

MODELACIÓN APLICADA A LA
CONSERVACIÓN DEL
QUEBRANTAHUESOS EN LA
PENÍNSULA IBÉRICA

Inmaculada Navarro Ramírez

Tesis Doctoral

2025

Dirigida por: *Antonio Román Muñoz Gallego y
Miguel Ángel Farfán Aguilar*

Universidad de Málaga

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología Animal

Programa de Doctorado en Diversidad Biológica y Medio Ambiente



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



Cita recomendada para esta tesis doctoral:

Navarro, I. 2025. Modelación aplicada a la conservación del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en la península ibérica. Tesis doctoral. Universidad de Málaga, Málaga, España.

This thesis should be cited as:

Navarro, I. 2025. Towards the conservation of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in the Iberian Peninsula: a modeling approach. PhD thesis. University of Malaga, Málaga, Spain.

Dibujos de portada y contraportada/Covers Drawing: Julia Rodríguez

Dibujos de inicios de capítulos/Early chapters drawing: Inés Díaz

Dibujo de página 4/Pag 4 drawing: Lourdes Berzas

Fotografías de inicios de capítulos/Early chapters photographs: Massimo Prati

Fotografías de / Photographs by: Inmaculada Navarro, Massimo Prati, Antonio Romero, Javier Gil, Irene Jiménez, Jose Chinchilla y Jose Sánchez



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTORA: Inmaculada Navarro Ramírez

 <http://orcid.org/0000-0001-9474-3574>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es



Memoria presentada para optar al grado de Doctora en Ciencias Ambientales

Dissertation to fulfill the requirements for the degree of Doctor in
Environmental Sciences

Defensa pública el 18 de Julio de 2025 a las 10:30

Miembros del Tribunal/Examining Comitee:

Dr. Antoni Margalida – Consejo Superior de Investigaciones Científicas, España

Dra. Ana Luz Márquez – Universidad de Málaga, España

Dr. Francisco Díaz – Universidad de Extremadura

Dr. Pascual López-López – Universidad de Valencia

Dr. Jesús Olivero – Universidad de Málaga

Dra. Martina Carrete – Universidad Pablo de Olavide

Informes de expertos externos/Reports from external experts:

Dra. Ainara Cortés-Avizanda – Consejo Superior de Investigaciones Científicas,
España

Dr. Andrea Santangeli – Consejo Superior de Investigaciones Científicas,
España

Dr. Raphael Arlettaz – University of Bern, Switzerland

Esta es la tesis doctoral nº 29 que produce el Grupo de Investigación “Biogeografía, Diversidad y Conservación” (Código RNM-262), del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Málaga, dirigido por el Catedrático Raimundo Real Giménez.

This is the thesis number 29 produced by the Research Group “Biogeography, Diversity and Conservation” (Code RNM-262), Department of Animal Biology, University of Málaga, headed by Professor Raimundo Real Giménez.





A Jose y a mis padres, por darme alas.

1.	Introducción	39
1.1.	Buitres en las culturas del mundo.....	42
1.2.	Servicios ecosistémicos proporcionados por los buitres	46
1.2.1.	Función sanitaria	46
1.2.2.	Ciclo de nutrientes	49
1.2.3.	Valor sociocultural.....	51
1.3.	Conflictos entre buitre y ser humano	53
1.3.1.	Restricciones sanitarias y consecuencias	56
1.4.	Buitres de la familia <i>Accipitridae</i>	59
1.5.	Sobre el quebrantahuesos	62
1.5.1.	Identificación y comportamiento.....	67
1.5.2.	Hábitat y reproducción.....	73
1.5.3.	Movimientos	78
1.5.4.	Dinámica poblacional	81
1.5.5.	Alimentación	83
1.6.	Conservación del quebrantahuesos.....	85
1.6.1.	Amenazas para la especie	85
1.6.2.	Proyectos de reintroducción	94
1.6.3.	Tecnología aplicada a la conservación del quebrantahuesos	98
1.7.	Sobre la modelación matemática	102
1.7.1.	Modelos ecológicos.....	103
1.7.2.	Modelos biogeográficos	108
1.7.3.	Modelación aplicada a la conservación de especies.....	109
1.7.4.	Modelación aplicada a la conservación del quebrantahuesos	111
1.8.	Objetivos / Objectives.....	116
1.9.	Hipótesis/Hypotheses	120
2.	Enhancing <i>conservation efforts: Leveraging species distribution models for the Bearded Vulture in Spain</i>	127
2.1.	Abstract	127
2.2.	Introduction	128
2.3.	Materials and Methods	131
2.3.1.	Study area.....	131
2.3.2.	The species	133
2.3.3.	Species distribution data.....	135
2.3.4.	Predictor variables used for distribution modelling	137

2.3.1.	Favourability model.....	138
2.3.1.	Model assessment.....	140
2.4.	Results	146
2.5.	Discussion.....	150
3.	<i>Linking Landscapes: Analyzing Home Range, Space Use, and Corridors for Bearded Vultures in the Iberian Peninsula.....</i>	161
3.1.	Abstract	161
3.2.	Introduction	162
3.3.	Materials and Methods.....	167
3.3.1.	Study area.....	167
3.3.2.	Data collection.....	170
3.3.3.	Home range and space use	171
3.3.4.	Distribution modelling.....	173
3.3.5.	Corridor analysis.....	177
3.4.	Results	179
3.4.1.	Home range analysis	179
3.4.2.	Corridor analysis.....	189
3.5.	Discussion.....	195
4.	<i>Survival estimation using multistate Cormack-Jolly-Seber models. The case of the Bearded Vulture Gypaetus barbatus</i>	205
4.1.	Abstract	205
4.2.	Introduction	206
4.3.	Material and methods.....	211
4.3.1.	Study area.....	211
4.3.2.	Data collection.....	212
4.3.3.	Survival analyses	213
4.3.4.	Productivity trend analyses.....	214
4.3.5.	Number of pairs trend analyses	214
4.4.	Results	215
4.5.	Discussion.....	218
5.	<i>Teleconnection between the reproductive parameters of the Bearded Vulture and macroclimatic oscillations: implications for conservation</i>	225
5.1.	Abstract	225
5.2.	Introduction	226
5.3.	Material and methods.....	228

5.3.1. Study area and time period.....	228
5.3.2. Data collection.....	229
5.3.3. Predictive models.....	232
5.4. Results	234
5.5. Discussion.....	240
6. Discusión general	246
6.1. Modelación aplicada a la conservación del quebrantahuesos	249
6.2. El éxito de los proyectos de reintroducción y la necesidad de un enfoque integral	258
6.3. Compatibilización de la conservación con las actividades humanas	263
7. Conclusiones/Conclusions	271

MOTIVACIÓN PARA EMBARCARME EN ESTA TESIS Y AGRADECIMIENTOS



Buscando quebrantahuesos en Picos de Europa (septiembre 2024). Autor: Jose Sánchez

Desde que era pequeña, he sentido una conexión profunda con la naturaleza. Recuerdo cómo mi fascinación empezó cuando veía los documentales de "El hombre y la Tierra", dirigidos por el gran Félix Rodríguez de la Fuente. Aquellos momentos, compartidos con mi padrino Juan (que en paz descansa), al volver del colegio y sentarnos juntos a ver la televisión mientras comíamos en casa de mi madrina Antoñita, están grabados en mi memoria como instantes de absoluta felicidad. Fue ahí, viendo esas historias sobre la fauna salvaje, cuando empecé a enamorarme de la vida en la naturaleza, especialmente de las aves. Había algo en su vuelo, en esa libertad de moverse sin límites por el cielo, que me cautivaba. Esa pasión creció conmigo.

A medida que fui haciéndome mayor, ese interés por las aves no solo permaneció, sino que se intensificó. Salía al campo cada vez que podía, disfrutando del entorno natural, rodeada de cantos de aves y maravillada por el entorno. Uno de los recuerdos más especiales que guardo es cuando, siendo muy pequeña, vi quebrantahuesos por primera vez en el centro de cría de la especie de Cazorla, junto a mis padres, quienes son mi mayor tesoro. Aunque era solo una niña, aquel momento dejó una huella imborrable en mi corazón.

Además, no puedo olvidar los paseos por los carriles con mi abuelo Miguel (que en paz descansa). Salíamos juntos por los caminos, y él me contaba tantas historias sobre los animales y la vida en el campo... Esos momentos, tan sencillos pero llenos de significado, los disfrutábamos muchísimo. Mi abuelo siempre tenía

una manera especial de transmitirme su amor y respeto por la naturaleza, además de enseñarme la importancia de la sinergia entre ser humano y medio ambiente. Cada paseo con él me ayudaba a fortalecer esa conexión profunda que siento por la fauna y el entorno natural, algo que sigue acompañándome hasta el día de hoy.

Con los años, conocí a Jose, mi compañero de vida. Gracias a él, mi relación con el entorno rural se profundizó aún más. Juntos exploramos la vida en el campo, y fue él quien me enseñó a identificar más especies de aves. Jose siempre me traía plumas, me llevaba a buscar pájaros, y juntos disfrutábamos de la inmensidad del paisaje natural. Le debo tanto a él. Me ayudó a nutrir esa pasión que llevo dentro y me animó a seguir mi instinto.

En la universidad, mientras cursaba la carrera de Ciencias Ambientales, tuve claro desde el principio que quería dedicarme a la conservación de la fauna, y especialmente de las aves rapaces. Siempre he sentido una conexión especial con ellas, algo casi inexplicable. Iba a cualquier lugar para fotografiarlas; me hacían sentir paz y asombro. Durante mi Trabajo de Fin de Grado, guiada por el profesor Miguel Ángel, descubrí el apasionante mundo de la ciencia y los experimentos, y gracias a otro de mis profesores, Antonio Román, cuyo entusiasmo por las aves era contagioso, mi interés por la investigación se consolidó.

Tras completar mis estudios de grado en 2020, decidí darme un regalo por haber terminado la carrera: un voluntariado en el Centro de Cría de Quebrantahuesos de Guadalentín, en Cazorla. Esa experiencia fue transformadora. Aprendí muchísimo, y aún conservo las notas de todo lo que viví allí. Recuerdo la emoción y el miedo al tener que alimentar a un pequeño quebrantahuesos recién nacido. Nada tenía que ver con los vencejos o aviones que había rescatado antes. Ver nacer un quebrantahuesos fue una de las experiencias más impactantes de mi vida. Estoy profundamente agradecida a Pakillo Rodríguez, quien me enseñó tanto en aquellos días. Si ya amaba a las rapaces, fue allí donde me enamoré definitivamente de los quebrantahuesos.



Con un pollo de quebrantahuesos en el Centro de Cría de Quebrantahuesos de Guadalentín. Autora: Inmaculada Navarro

Esa pasión por ayudar a los quebrantahuesos no ha cesado desde entonces. A pesar de los momentos de duda y de las dificultades, siempre he contado con el apoyo de Jose. Él me ha animado a seguir adelante cuando las cosas se ponían difíciles. Guardo con especial cariño el libro que me regaló: *El quebrantahuesos*, de Jean-François Terrasse, con una pequeña dedicatoria que decía que no abandonara mis sueños. Ese gesto, aunque me llenó de lágrimas, me dio la fuerza que necesitaba para continuar.

Después de mi máster en Diversidad Biológica, allá por 2021, decidí hacer prácticas en la Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos, en Picos de Europa. Allí, bajo la guía de José Carlos, Javi, Contxi, Gerardo y David, aprendí muchísimo sobre el comportamiento y la reintroducción de esta especie. Recuerdo cada conversación con Javi por el walkie mientras observábamos a los individuos y las comidas antes de nuestras expediciones (para una chica de Andalucía, caminar en Picos de Europa se considera una expedición). Contxi me enseñó sobre divulgación ambiental, mientras que Gerardo y José Carlos me dieron la oportunidad de tener en mis manos un pollo de quebrantahuesos a punto de surcar los cielos de los Picos de Europa. Ese fue el momento en el que decidí que debía dedicarme a esto por completo. Quizás mis habilidades de campo no fueran mis mayores puntos fuertes, pero mi amor por la matemática y la modelación sí lo eran, y sabía que podía usarlas para contribuir a su conservación.



Sosteniendo un pollo de quebrantahuesos en Picos de Europa. Autor: José Carlos González

Esta tesis es una expresión de mi compromiso profundo con los quebrantahuesos. Es un instinto de protección el que me impulsa a querer salvarlos, un sentimiento que no puedo ignorar. Ellos me han dado paz, esperanza y fortaleza. Han estado presentes en algunos de los momentos más importantes de mi vida. También me han servido de ejemplo, como Quiteria, símbolo de resiliencia y superación. Esta tesis es para ella y para todos los quebrantahuesos. Es mi manera de devolverles todo lo que me han dado y de contribuir a su protección, para que puedan seguir surcando los cielos, libres y majestuosos, durante muchas generaciones más.

Y porque esta tesis no es solo mía, sino de mucha gente más, es el turno de agradecer a toda persona que siento parte de la misma:

Empiezo por mi familia, cuya presencia y apoyo han sido fundamentales para llegar hasta aquí. A Inmaculada, mi madre, por instarme a corregir mi camino cuando lo necesité y animarme a seguir mi sueño de dedicarme a la fauna salvaje. Gracias por acompañarme, cuidarme tanto y, sobre todo, por creer en mí incluso en los momentos en los que yo misma dudaba. A Adolfo, mi padre, por elevarme el ánimo cuando más lo necesitaba y darme ese empujón que me hacía falta justo cuando lo requería. A mi hermana Carolina, por su empatía y comprensión cuando me sentía agotada y desanimada, por estar siempre a mi lado y entender mis tropiezos sin juzgar. También a su marido David, por hacerme sentir que está ahí y a sus hijas: A Vega, la calma de las estrellas, con quien he compartido tantas charlas sobre naturaleza, incluso dibujando juntas un quebrantahuesos. A Sofía, mi pequeña y dulce golondrina, cuyo dinamismo y energía me recuerdan la belleza de la vida en su estado más puro. A mi hermana Marta, que con su apoyo incondicional y su capacidad de escuchar me ha ayudado a superar mis momentos más difíciles. También a su pareja Joseph, gracias por ser siempre tan genial conmigo, por mandarme tantas fotos de rapaces para identificar y compartir conmigo ese interés que nos une.



Dibujo de quebrantahuesos adulto. Autora: Vega Martínez

A la familia que Jose me ha dado, también les debo mucho. A mi suegra María, por preocuparse tanto por mí y cuidarme de la manera que solo ella sabe hacer, con ese cariño eterno. A mi suegro Francisco, con quien he tenido tantas conversaciones sobre naturaleza, y que ha disfrutado mis logros como si suyos fueran, siempre agradecida por volcarse tanto. A mi cuñado Fran y su mujer Mari, por saber escuchar y ofrecerme siempre su apoyo incondicional. Y, por supuesto, a sus hijos, mi sobrina Carlota, ese pajarillo de ojos azules que me ha sacado tantas sonrisas, y a mi ahijado Javier, cuya llegada al mundo me llenó de una felicidad indescriptible. También quiero agradecer a mi cuñado Jesús y su pareja María del Mar, quienes siempre han estado presentes para mí, y a mi sobrina Valentina, que nos llenó de alegría con su llegada. Espero que esta tesis, de alguna forma, la sientan todos como suya.

Quiero expresar mi agradecimiento más profundo a mi madrina Antoñita, quien ha sido como una segunda madre para mí. Gracias por todo tu apoyo incondicional, por quererme tanto y por siempre creer en mí. Tu positivismo y alegría de vivir me han contagiado en los momentos en los que más lo he necesitado, y no sabes cuánto te lo agradezco. También quiero agradecer a mi abuela Josefina, con quien he compartido tantas charlas entrañables en la terraza, disfrutando de la brisa del mar, esos momentos de paz y felicidad que tanto valoro. Y como no podía ser de otra manera, a mi tercera abuela, Dolores, por todo el cariño que me ha dado. A mi primo Jorge, que siempre ha estado ahí para ayudarme cada vez que lo he necesitado, y a su hijo Alejandro, que con su energía y sonrisas me ha dado tantas alegrías. A toda mi familia en general, gracias por estar siempre presentes y dedicarme una sonrisa sincera, por ser el pilar en el que me apoyo, y por ser parte de este viaje tan especial que he decidido emprender.

También quiero agradecer a mis compañeros del *Alcornocal*, ese espacio en el que los doctorandos compartimos nuestros días. A Marina, que con su dulzura, comprensión y cariño siempre ha estado dispuesta a escucharme y ofrecerme su ayuda cuando más la he necesitado. A Sandro, por su inagotable sentido del humor, que ha sido un alivio en los momentos difíciles, y por su disposición a ayudarme siempre que lo he requerido. A Chema, con quien he compartido tantas conversaciones sobre aves que deseamos observar, y que me ofreció su amabilidad cuando estaba recién llegada y todo me parecía nuevo y un poco solitario. También quiero agradecer al resto de mis alcornoques: Juandi, Adrián,

Alisa, Olga y Ernesto. Cada uno de ellos ha contribuido de alguna manera a hacer este proceso más llevadero y enriquecedor.

En el ámbito académico, también quiero agradecer a compañeros del departamento. A Ana Luz, por su valiosa ayuda con los modelos; a Raimundo, por su apoyo en la metodología; a Jesús, por su inmensa ayuda, tanto metodológica como moral, y por brindarme oportunidades laborales cuando más las necesitaba; a David, por nuestras charlas y los vinos compartidos; a Javivi por tratarme con tanto cariño; y a Paco, por su constante disposición a ayudarme en cada paso del camino.

Quiero agradecer profundamente a mis directores de tesis, Antonio Román y Miguel Ángel, por ser guías a lo largo de todo este proceso. Su apoyo ha sido fundamental, especialmente en los momentos de mayor estrés durante los últimos meses. Sin su orientación y paciencia, esta tesis no habría sido posible. También les agradezco por darme la libertad de explorar diferentes metodologías y por confiar en mí para probar cosas nuevas, lo que me ha permitido crecer tanto a nivel académico como personal. Su apoyo ha sido un pilar en esta travesía.

También quiero expresar mi agradecimiento a la Fundación Artemisan, el lugar donde trabajo, por confiar en mí desde el primer momento en que me uní al equipo. Gracias a ellos he tenido la oportunidad de combinar mi pasión por los buitres con el mundo rural, algo que nunca había imaginado que podría hacer de manera tan plena. A Luis Fernando, en especial, quiero agradecerle por haberme brindado esta increíble oportunidad y haberme enseñado tanto. Estoy en deuda contigo para siempre. Del mismo modo, gracias a mi coordinadora de investigación, Raquel, por apostar por mí y ayudarme a alcanzar mis objetivos más ambiciosos. Asimismo, quiero mencionar a todos mis compañeros de Artemisan: Irene, Edu, José Antonio, Carlos S., Macarena, César, Fiden, Davide, José Manuel, Gonzalo, Almudena, Joaquín, Mayte, Carlos L., Elena, Adrián, Claudia, María... gracias a todos por hacer de este camino una experiencia mucho más llevadera y feliz.



Oniria, buitre leonado adulto a punto de ser liberado con compañeros de Fundación Artemisan. Autora: Irene Jiménez

Quiero también expresar mi más profundo agradecimiento a todo el equipo de la Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos, especialmente a Javi por cuidarme tanto, a José Carlos por sus enseñanzas, a Gerardo por darme la oportunidad, a Contxi por su calidad humana, a David por sus nociones de montaña, a Juan Carlos por tantas conversaciones sobre pollos y a Kiko, por ser tan bueno conmigo.

Gracias, Pepe, por compartir conmigo tus conocimientos sobre los modelos bayesianos y mostrarme nuevas perspectivas para analizar el mundo. Aprecio mucho todas las experiencias que has compartido conmigo y, sobre todo, cómo me levantaste el ánimo llevándome a censar buitre negro en el Parque Nacional de Cabañeros, un momento que atesoro profundamente. A Antoni, te agradezco de corazón por tu constante apoyo, ya sea en un correo o en una conversación, siempre encontraste la manera de darme ese impulso que necesitaba para seguir adelante. Gracias de corazón.

Quiero también dedicar unas palabras a mis amigos de siempre (o más bien recientes), quienes han sido un pilar constante a lo largo de mi vida: Rubén, Mariquilla, Juanma, Irene, Anabel, Bea, Javi, Fran, Isa y Eli. Gracias por estar ahí en cada paso, en los buenos y malos momentos. Una mención muy especial para Remun, quien en los últimos años de mi tesis se convirtió en un pilar fundamental. También quiero agradecer a mis queridos Amparo y Víctor, quienes me han dado tanto cariño y ánimo durante todo este tiempo. Amparo, en particular, ha sido una hermana para mí, recogiendo los pedazos cuando más lo he necesitado, y parte de esta tesis es suya. Su apoyo incondicional es algo por lo que siempre estaré agradecida.

Por último, quiero dedicar unas palabras muy especiales a Jose, la persona más importante en mi vida. Ese ser majestuoso que me llena de orgullo y admiración. Es la mejor persona del mundo, mi compañero de vida, y no hay día en que no me sienta afortunada por tenerlo a mi lado. Mi criatura favorita, a la que siempre cuidaré con todo el amor del mundo, como el más raro y valioso de los animales que se debe proteger. Él ha sido mi refugio en los momentos más difíciles, la razón por la que no me rendí cuando las cosas se pusieron cuesta arriba. Es el vuelo que me impulsa a seguir adelante, mi animal favorito, el que me da paz y felicidad en cada instante. Su apoyo, su paciencia y su amor me han sostenido a lo largo de esta travesía, y por eso, esta tesis también es suya, a partes iguales. Porque sin él, nada de esto habría sido posible. Te quiero muchísimo, Jose.

*Que el regreso del quebrantahuesos a las montañas sea insignia
y bandera de un mundo sostenible*
[Anónimo en Benia de Onís]



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

CAPÍTULO 0

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

OUTLINE OF THE THESIS

Esta tesis doctoral está compuesta de 7 capítulos que tratan diferentes aspectos relacionados con modelos aplicados a la conservación del quebrantahuesos. La pretensión de este estudio es crear herramientas que puedan ser aplicadas en proyectos de conservación y reintroducción actuales y futuros de esta amenazada especie. Así mismo, aunque la escala usada en esta tesis es, principalmente, la península ibérica, la metodología y conclusiones derivadas de esta tesis podrán ser aplicadas a toda el área de distribución del quebrantahuesos.

En el **Capítulo 1** se introducen las primeras nociones sobre la ecología y conservación del quebrantahuesos, una especie emblemática de los ecosistemas montañosos. Se hace un recorrido por el papel que los buitres han desempeñado en diversas culturas alrededor del mundo, destacando su relevancia simbólica. Además, se explora la importancia de los buitres como proveedores de servicios ecosistémicos, tales como su función sanitaria a través de la eliminación de cadáveres, el reciclaje de nutrientes y su valor socioeconómico en contextos de conservación y turismo. También se exponen los conflictos históricos y actuales entre los buitres y las actividades humanas, así como las restricciones sanitarias que afectan negativamente a las poblaciones de estas aves carroñeras. Se introduce la familia *Accipitridae*, a la que pertenece el quebrantahuesos, y se detallan aspectos clave sobre su identificación, distribución, hábitat, fenología y movimientos, dinámica poblacional y alimentación. Posteriormente, se presenta un análisis de las amenazas que enfrenta la especie, así como los proyectos de reintroducción y las tecnologías utilizadas para su conservación. Además, se

aborda la relevancia de los modelos en la conservación de especies en general, y del quebrantahuesos en particular, utilizando enfoques biogeográficos y bayesianos, destacando cómo la modelación ha contribuido a la planificación de medidas de gestión más efectivas. Finalmente, se presentan los objetivos de esta tesis, orientados a aportar herramientas prácticas para la conservación del quebrantahuesos, utilizando la modelación para optimizar las estrategias de conservación a largo plazo.

En el **Capítulo 2** se aborda la importancia de identificar los factores que influyen en la distribución de la población reproductora del quebrantahuesos. Para ello, se utilizaron modelos de distribución de especies (SDMs) obtenidos a partir de la Función de Favorabilidad, que integran una amplia gama de variables espaciales, topográficas, climáticas, litológicas, de uso del suelo y antropogénicas. El estudio se llevó a cabo a partir de datos recopilados en cuadrículas UTM de 10x10 km, abarcando la España peninsular, con un total de 5335 cuadrículas UTM. La información sobre las presencias de la especie se obtuvo tanto del III Atlas de Aves (período 2014-2018) como del seguimiento realizado por la Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos (actualizado a 2024). En total, se usaron 80 cuadrículas UTM con presencia reproductora de la especie y para la construcción del modelo se incluyeron un total de 95 variables predictoras. De todas ellas, destaca la influencia sobre la distribución de la población reproductora del componente espacial, el Índice de Humedad Topográfica, la precipitación, la temperatura, la proximidad a cultivos de regadío, la distancia a autovías y la

altitud. Estos elementos demostraron ser los principales predictores de la distribución de la especie, permitiendo identificar áreas clave para la reproducción del quebrantahuesos. Los resultados señalaron las regiones prioritarias para la conservación de la especie, como los Pirineos, los Picos de Europa o Sierra de Cazorla, así como las amenazas derivadas de actividades humanas como la expansión de infraestructuras energéticas y el turismo masivo. Además, se identificaron áreas favorables para futuras reintroducciones, destacando los Parques Nacionales de Sierra Nevada y Sierra de las Nieves, garantizando, a través de estos modelos de favorabilidad ambiental, que las condiciones sean óptimas para la supervivencia a largo plazo de la especie.

El **Capítulo 3** se centra en el análisis del área de campeo, el uso del espacio y la conectividad en la España peninsular. El análisis de área de campeo y uso del espacio se llevó a cabo con individuos equipados con dispositivos GPS-GSM en tres poblaciones diferentes: Pirineos como población madura, y Picos de Europa y Sierra de Gredos como poblaciones reintroducidas. A través de técnicas de estimación de densidad (Kernel Density Estimation, 95%) y de la obtención de polígonos mínimos convexos (Minimum Convex Polygons, MCP), se estudiaron las variaciones en los movimientos según la zona, además del impacto del estatus reproductivo en el tamaño de las áreas de campeo. Además, en el contexto existente actualmente de aislamiento de las poblaciones de la especie y debido a su carácter filopátrico, que dificulta su dispersión, se llevó a cabo un modelo de corredores basado en modelos de favorabilidad ambiental. Los resultados

revelaron que los individuos territoriales presentan áreas de campeo más pequeñas, así como diferencias entre las tres zonas de estudio. El sexo no influye en los tamaños de las áreas de campeo según los resultados. Mediante las técnicas de estimación de densidad, se identificaron zonas de alto uso por parte de los quebrantahuesos, lo que arroja información sobre zonas sensibles a perturbaciones humanas que deben ser protegidas. El análisis de corredores basado en modelación ambiental identificó las posibles rutas de alta conectividad entre poblaciones ya existentes de la especie, a saber: Pirineos, Picos de Europa, Sierra de Gredos, Maestrazgo y Sierra de Cazorla. Este modelo se ha validado mediante movimientos dispersivos realizados por dos individuos, que realizaron desplazamientos repetitivos entre Picos de Europa y Pirineo, coincidiendo con las zonas predichas de alta conectividad. En este sentido y en base a los resultados, se resalta la importancia de conservar estos corredores frente a amenazas antropogénicas, como los aerogeneradores y otras infraestructuras de transporte de energía. Por todo ello, es esencial una óptima gestión de estas zonas de uso y corredores ecológicos para proteger a la especie de amenazas, así como para facilitar la dispersión natural de la especie.

En el **Capítulo 4** se analiza la supervivencia, un parámetro demográfico esencial en la dinámica de poblaciones de las especies de vida larga como el quebrantahuesos. El área de estudio fue el Pirineo aragonés, una población especialmente sensible por ser donante de individuos para proyectos de reintroducción como los realizados en Picos de Europa y Sierra de Gredos.

Utilizando modelos captura-recaptura Cormack–Jolly–Seber desde una aproximación bayesiana, se estimó la tasa de supervivencia en diferentes clases de edad (juveniles, subadultos y adultos) a lo largo de un período de 33 años (1987–2020). Además, se examina la disminución en la productividad y se discuten las implicaciones de estos resultados para las estrategias de conservación. Los resultados principales mostraron una alta tasa de supervivencia subadulta (0.95 ± 0.04) y adulta (0.92 ± 0.05), y una menor supervivencia juvenil (0.90 ± 0.08). La evolución de la supervivencia en el periodo de estudio ha sido, en general, positiva, pero ha habido una disminución notable de la productividad debido a fenómenos denso-dependientes. La mayor supervivencia de los individuos subadultos respecto a la de adultos se debe, probablemente, a una mayor detectabilidad de individuos subadultos en puntos de alimentación suplementaria o a una mayor supervivencia real de esta clase de edad dada su dependencia a estas estaciones. En este estudio se pone de manifiesto la importancia de la monitorización continua de las poblaciones de quebrantahuesos y de sus parámetros demográficos, para identificar las clases de edad más vulnerables y hacer recomendaciones para mejorar las acciones de conservación, como un replanteamiento de las estaciones de alimentación suplementaria.

El **Capítulo 5** ofrece un análisis de la relación entre los parámetros reproductivos del quebrantahuesos (productividad, tasa de eclosión y tasa de vuelo) y oscilaciones en el clima. A través del análisis de 26 índices macroclimáticos, se identifican teleconexiones entre patrones climáticos a gran escala y la reproducción del quebrantahuesos en el Pirineo aragonés, fracción de la población que, como se discute en el **Capítulo 4**, es esencial mantener monitorizada y bien estudiada por su condición de donante de individuos. Para ello, se utilizaron métodos propios de la biogeografía, elaborando un modelo temporal mediante la Función de Favorabilidad. Para los análisis, se usó el promedio del valor de los índices macroclimáticos de los tres meses anteriores al inicio del período reproductor de la especie. El índice del Atlántico Norte Tropical (TNA) y el índice del Atlántico Este/Rusia Occidental, mostraron relación significativa con los parámetros reproductivos de la especie. Se discuten las implicaciones de estos hallazgos para la conservación, incluyendo cómo estas conexiones climáticas pueden influir en la viabilidad de las poblaciones en el futuro y qué medidas se deben tomar para mitigar estos efectos, ya que la mayor ventaja del uso de estos modelos es la predicción de eventos climáticos adversos antes de que ocurran, arrojando luz sobre cómo serán las condiciones climáticas durante la época crítica para la especie. Con este estudio, se propone la incorporación de factores climáticos a gran escala en las estrategias de conservación del quebrantahuesos para mejorar su viabilidad a largo plazo y optimizar los esfuerzos de conservación.

El **Capítulo 6** ofrece una discusión integradora de los hallazgos obtenidos en los capítulos anteriores. Se exploran las implicaciones de los modelos de distribución, análisis de áreas de campeo, modelos de corredores ecológicos, modelos de supervivencia con aproximación bayesiana, y modelos temporales usando métodos propios de la biogeografía en un contexto de conservación a largo plazo del quebrantahuesos en la península ibérica. Se discuten los retos y oportunidades para la implementación de políticas de conservación basadas en estos resultados. Por último, se ofrecen recomendaciones para futuras investigaciones.

En el **Capítulo 7** se recogen las principales conclusiones aportadas por esta investigación al conocimiento científico y la conservación práctica del quebrantahuesos. Se destacan las contribuciones metodológicas, así como la importancia de proteger corredores ecológicos y gestionar las áreas críticas para la especie. También se recalca la urgencia de hacer políticas de conservación basadas en ciencia. Las conclusiones ofrecen recomendaciones para políticas de conservación que aseguren la viabilidad del quebrantahuesos a largo plazo.

This doctoral thesis is composed of seven chapters that address different aspects related to models applied to the conservation of the Bearded Vulture. The aim of this study is to create tools that can be applied to current and future conservation and reintroduction projects for this threatened species. Although the scale used in this thesis is mainly focused on the Iberian Peninsula, the methodology and conclusions derived from this thesis can be applied to the entire distribution range of the Bearded Vulture.

Chapter 1 introduces the basic concepts of the ecology and conservation of the Bearded Vulture, an emblematic species of mountainous ecosystems. It explores the role vultures have played in various cultures around the world, highlighting their symbolic relevance. Additionally, it delves into the importance of vultures as providers of ecosystem services, such as their sanitary role through the removal of carcasses, nutrient recycling, and their socioeconomic value in conservation and tourism contexts. In this context, historical and current conflicts between vultures and human activities, as well as sanitary restrictions negatively affecting populations of these scavenger birds, are also analyzed. The *Accipitridae* family, to which the Bearded Vulture belongs, is introduced, and key aspects of its identification, distribution, habitat, phenology and movements, population dynamics, and feeding are detailed. Following this, an analysis of the threats facing the species is presented, along with reintroduction projects and the technologies used for its conservation. The relevance of models in species

conservation, particularly that of the Bearded Vulture, is also discussed, using biogeographical and Bayesian approaches, to highlight how modeling has contributed to the planning of more effective management measures. Finally, the objectives of this thesis are presented, aimed at providing practical tools for the conservation of the Bearded Vulture, using ecological modeling to optimize long-term conservation strategies.

Chapter 2 addresses the importance of identifying the factors that influence the distribution of the Bearded Vulture's breeding population. Species distribution models were used using the Favourability Function, integrating a wide range of spatial, topographic, climatic, lithological, land-use, and anthropogenic variables. The study was conducted using data collected from 10x10 km UTM grids across peninsular Spain, totaling 5,335 UTM grids. Information on the species' presence was obtained from both the III Bird Atlas (2014–2018) and monitoring carried out by the Foundation for the Conservation of the Bearded Vulture (updated to 2024). A total of 80 UTM grids with the presence of the species were used. The model included 95 predictor variables. Among them, the spatial component, Topographic Wetness Index, precipitation, temperature, proximity to irrigated crops, distance to highways, and altitude were the main predictors of the species' distribution, helping to identify key breeding areas. The results highlighted priority regions for the species' conservation, such as the Pyrenees, Picos de Europa, or Sierra de Cazorla, as well as threats from human activities such as the

expansion of energy infrastructures and mass tourism. Additionally, favourable areas for future reintroductions were identified, including the Sierra Nevada National Park or the Sierra de las Nieves National Park, ensuring, through these environmental favourability models, that the conditions are optimal for the long-term survival of the species.

Chapter 3 focuses on the analysis of the home range, space use, and connectivity in peninsular Spain. The home range and space use analysis were conducted using individuals equipped with GPS-GSM devices in three different populations: the mature Pyrenean population and the reintroduced populations of Picos de Europa and Sierra de Gredos. Using Kernel Density Estimation (95%) and Minimum Convex Polygons (MCP), variations in movements according to the area were studied, as well as the impact of reproductive status on the size of the home ranges. Moreover, given the isolation of existing populations and the species' philopatric nature, which hinders dispersion, a corridor model based on environmental favourability models was developed. The results revealed that territorial individuals have smaller home ranges, with differences observed among the three study areas. According to the results, sex does not influence home range sizes. Using density estimation techniques, high-use zones for the Bearded Vulture were identified, providing information on sensitive areas that should be protected from human disturbances. The corridor analysis based on environmental modeling identified high-connectivity routes between existing

populations, namely: Pyrenees, Picos de Europa, Sierra de Gredos, Maestrazgo, and Sierra de Cazorla. This model has been validated by dispersive movements of two individuals, who repeatedly moved between Picos de Europa and the Pyrenees, matching the predicted high-connectivity zones. Based on these results, the importance of conserving these corridors from anthropogenic threats, such as wind turbines, is emphasized. Therefore, optimal management of these use areas and ecological corridors is essential to protect the species from threats and facilitate its natural dispersion.

Chapter 4 analyzes survival, a key demographic parameter in the population dynamics of long-lived species like the Bearded Vulture. The study area was the Aragonese Pyrenees, a particularly sensitive population as it serves as a donor of individuals for reintroduction projects like those in Picos de Europa and Sierra de Gredos. Using Cormack–Jolly–Seber capture-recapture models from a Bayesian approach, survival rates were estimated for different age classes (juveniles, subadults, and adults) over a 33-year period (1987–2020). Additionally, the decline in productivity is examined, and the implications of these results for conservation strategies are discussed. The main results showed a high subadult survival rate (0.95 ± 0.04) and adult survival rate (0.92 ± 0.05), and a lower juvenile survival rate (0.90 ± 0.08). Overall, survival has increased, but there has been a significant decrease in productivity due to density-dependent factors. The lower survival of subadult individuals compared to adults is likely due to a higher

detectability of subadults at supplementary feeding points or to the actually higher survival of this age class given their dependence on these stations. This study highlights the importance of continuous monitoring of Bearded Vulture populations and their demographic parameters to identify the most vulnerable age classes and provide recommendations for improving conservation actions, such as rethinking supplementary feeding stations.

Chapter 5 provides an analysis of the relationship between Bearded Vulture reproductive parameters (productivity, hatching rate, and fledging rate) and macroclimatic oscillations. By analyzing 26 macroclimatic indices, teleconnections between large-scale climatic patterns and Bearded Vulture reproduction in the Aragonese Pyrenees were identified, a fraction of the population that, as discussed in **Chapter 4**, is essential to keep well-monitored and studied due to its role as a donor of individuals. Biogeographical methods were used to develop a temporal model using the Favourability Function. The analysis used the average index value of the three months prior to the start of the species' reproductive period. The Tropical North Atlantic Index (TNA) and the East Atlantic/Western Russia Index showed a correlation with the species' reproductive parameters. The implications of these findings for conservation are discussed, including how these climatic connections may influence the population's viability in the future and what measures should be taken to mitigate these effects. The greatest advantage of using these models is the prediction of adverse climatic events before they

occur, shedding light on what the climatic conditions will be like during the critical period for the species. This study proposes incorporating large-scale climatic factors into the conservation strategies of the Bearded Vulture to improve its long-term viability and optimize conservation efforts.

Chapter 6 offers an integrative discussion of the findings obtained in the previous chapters. The implications of the distribution models, home range analysis, ecological corridor models, Bayesian survival models, and temporal models using biogeographical methods are explored in the context of long-term conservation of the Bearded Vulture in the Iberian Peninsula. The challenges and opportunities for implementing conservation policies based on these results are discussed. Lastly, recommendations for future research are provided.

Chapter 7 summarizes the main conclusions this research has contributed to the scientific knowledge and practical conservation of the Bearded Vulture. The methodological contributions are highlighted, as well as the importance of protecting ecological corridors and managing critical areas for the species. The urgency of science-based conservation policies is also emphasized. The conclusions offer recommendations for conservation policies to ensure the long-term viability of the Bearded Vulture.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

INTRODUCTION

1. Introducción

Los buitres, con su porte solemne y su vuelo en espirales casi hipnóticas, son aves que no pasan desapercibidas (Figura 1.1). Mientras planean en el cielo, trazando círculos sobre las tierras que dominan desde las alturas (Sherub et al. 2016), recuerdan que la naturaleza tiene sus propios guardianes, encargados de mantener el equilibrio en la vida y, también, en la muerte. Su imagen, a menudo rodeada de mitos y malentendidos, no les ha hecho justicia (Duriez et al. 2019). Sin embargo, pocas criaturas desempeñan un papel tan crucial para la salud de los ecosistemas como estos carroñeros majestuosos (Santangeli et al. 2024).



Figura 1.1. Quebrantahuesos en el Pirineo Aragonés. Autora: Inmaculada Navarro

Divididos en dos grandes grupos separados por miles de kilómetros (Figura 1.2), los buitres del Viejo Mundo (dieciséis especies) y los del Nuevo Mundo (siete especies) parecen espejos que la evolución ha pulido de formas distintas, pero con el mismo propósito. A simple vista, estas aves pueden parecer similares: ambas sobrevuelan llanuras, montañas y desiertos en busca de seres que han agotado su tiempo. Sin embargo, lo fascinante es que estos dos linajes no están emparentados tan estrechamente como se podría pensar. Es un ejemplo de lo que los científicos llaman "evolución convergente" (Chen et al. 2023), en la que especies de diferentes continentes y origen distinto desarrollan adaptaciones similares para cumplir una misma función.

Los buitres del Viejo Mundo, que se encuentran en Europa, Asia y África, son parte de la familia *Accipitridae*. Estas aves poseen una vista prodigiosa: desde lo alto, con el viento bajo sus alas extendidas, pueden detectar cadáveres a kilómetros de distancia (Freedman & Frost 2020, Moore & Montiani-Ferreira 2022). Un talento perfeccionado a lo largo de millones de años, que les ha permitido convertirse en los guardianes invisibles de los ecosistemas. Aquí, se encuentra el icónico quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*), una de las especies más asombrosas, capaz de alimentarse de huesos que deja caer desde las alturas para partirlos (Margalida 2008), o el buitre leonado (*Gyps fulvus*), cuyo vuelo en grupo puede parecer un ballet aéreo cuando encuentran alimento (Pennycuick 1973).

Mientras tanto, al otro lado del Atlántico, en las vastas tierras de América, vuelan los buitres del Nuevo Mundo, que pertenecen a la familia *Cathartidae*. Aunque su linaje es diferente, su función sigue siendo la misma. Pero aquí, la evolución ha añadido un toque distintivo. Algunas de estas especies, como el buitre negro americano (*Coragyps atratus*), no solo se guían por la vista, sino que cuentan con un agudo sentido del olfato (Santos et al. 2023), una herramienta con la que no cuentan los buitres del Viejo Mundo, que les permite detectar incluso el más sutil rastro de descomposición a gran distancia. Entre ellos destaca el majestuoso cóndor andino (*Vultur gryphus*), uno de los seres voladores más grandes del planeta, cuyo vasto rango de vuelo abarca las alturas más imponentes de Sudamérica (Houston et al. 2020).

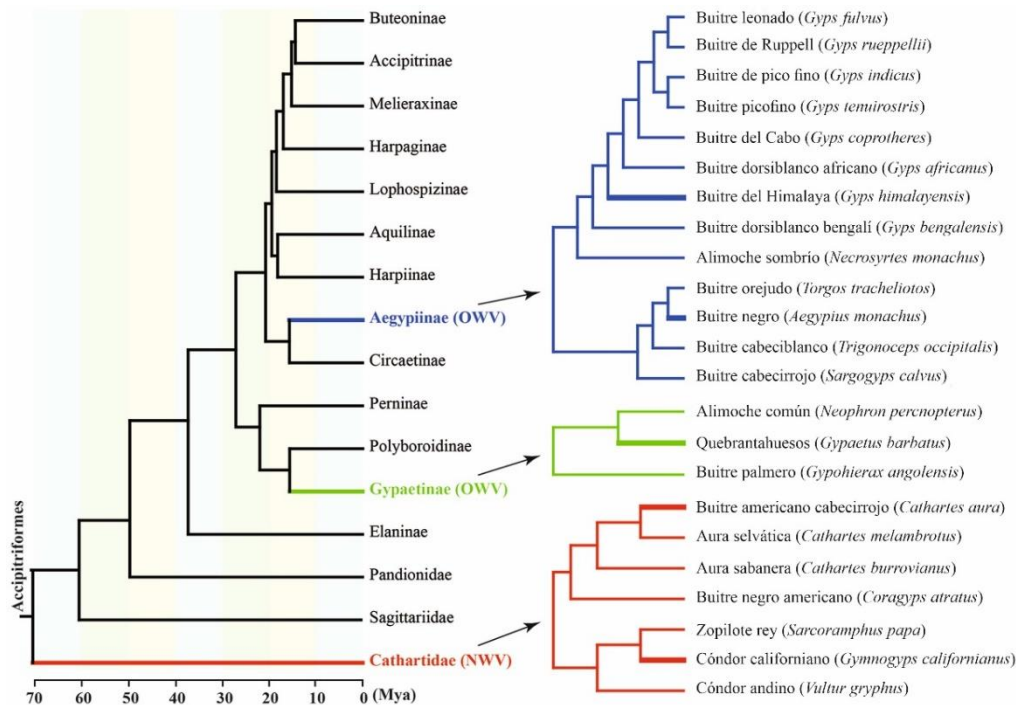


Figura 1.2. Filogenia de buitres del Viejo Mundo (azul y verde) y buitres del Nuevo Mundo (rojo). Traducida de: Chen et al. 2023.

A pesar de sus diferencias genéticas, morfológicas y geográficas, los buitres del Viejo y Nuevo Mundo comparten un destino común. Durante milenios, han sido los vigilantes que mantienen el ciclo de la vida en marcha. Pero, como tantas otras criaturas, hoy en día enfrentan amenazas que ponen en riesgo su existencia, como el veneno, la escasez de alimento o las infraestructuras humanas (Ogada et al. 2012). El equilibrio que garantizan, que parece eterno desde lo alto de las montañas y las llanuras, está lejos de ser inquebrantable.

Estos buitres, dispersos por tierras de todo el mundo, desde el cóndor de California (*Gymnogyps californianus*) hasta el quebrantahuesos en los Pirineos, recuerdan la fragilidad y la interdependencia de los ecosistemas que habitan. Su presencia es un indicativo de la salud de los ecosistemas (Van Wyk et al. 2001), y su protección es vital para el bienestar del planeta.

1.1. Buitres en las culturas del mundo

Culturalmente, los buitres han ocupado un lugar especial en diversas sociedades a lo largo de la historia, tejiendo un rico tapiz de significados y simbolismos (Michel et al. 2020). En la mitología egipcia, estas aves eran veneradas como símbolos de protección y maternidad, asociándose estrechamente con la diosa Nekhbet (Figura 1.3), guardiana del Alto Egipto. Su figura representaba la

vigilancia y el amparo, un recordatorio constante de la conexión entre la vida y la muerte (Kushwaha 2016).



Figura 1.3. Diosa Nekhbet. Autora: Loretta Rossiter. Fuente: Pixabay

En la antigua Grecia, los buitres también tenían su espacio en la narrativa cultural. Se creía que estas aves eran guardianes de la naturaleza y que su presencia predecía la llegada de eventos importantes, como cambios en el clima o en la fauna. Esta percepción resalta la dualidad del buitre, visto como un ser que, aunque se alimenta de lo muerto, está intrínsecamente ligado a la renovación y el equilibrio de la vida (Kushwaha 2016).

En la cultura indígena americana, especialmente entre los pueblos navajo, el buitre es considerado un símbolo de limpieza y renovación. Estas comunidades ven a los buitres como mensajeros de los espíritus, encargados de purificar el mundo al consumir la carne muerta y, por ende, liberarla de su carga. La presencia de buitres en el cielo es vista como una señal de que la naturaleza se está regenerando, recordando a las comunidades la importancia de vivir en armonía con su entorno (Parmalee 1977, Lake 2004).

En el budismo tibetano, los buitres desempeñan un papel crucial en los "entierros celestiales" o funerales del cielo, una práctica en la que los cuerpos de los difuntos son dejados al aire libre para ser consumidos por estas aves (Kushwaha 2016). Este ritual no solo simboliza la purificación, sino que también ilustra un profundo respeto por la naturaleza, mostrando cómo los restos humanos son devueltos al ciclo vital de la Tierra (Kushwaha 2016, Michel et al. 2020). En este contexto, el buitre se convierte en un mediador entre lo terrenal y lo espiritual, un puente hacia el más allá.

En el folclore de otras regiones, como en las tradiciones africanas, los buitres son a menudo protagonistas de historias que enseñan lecciones sobre la vida y la muerte. Se les asocia con la sabiduría, representando la idea de que incluso en la muerte hay un ciclo que debe ser respetado y comprendido (Saale 2017).

Este panorama cultural revela que los buitres son mucho más que animales carroñeros: son símbolos de transición, purificación y conexión entre el mundo físico y espiritual. A través de sus interacciones con las diversas culturas, estas aves recuerdan que la vida y la muerte están intrínsecamente entrelazadas, y que cada ser, sin importar su papel, contribuye al gran ciclo de la existencia.

A pesar de su importancia ecológica y cultural, la percepción pública de los buitres ha sido a menudo ambivalente (Kushwaha 2016). Su naturaleza carroñera y su asociación con la muerte han generado en muchas culturas una imagen negativa, asociada con la decadencia y la impureza. En algunas regiones, los buitres han sido erróneamente vistos como portadores de enfermedades o como competidores de los humanos por los recursos (Ogada et al. 2012). Estas percepciones equivocadas no solo han contribuido al declive de las poblaciones de buitres, sino que también han obstaculizado los esfuerzos de conservación en diversas partes del mundo (Ogada et al. 2012).

1.2. Servicios ecosistémicos proporcionados por los buitres

1.2.1. Función sanitaria

Los buitres, a través de su papel como carroñeros, cumplen una función sanitaria vital en los ecosistemas que habitan. Al alimentarse de cadáveres de animales muertos (Figura 1.4), actúan como los "limpiadores" naturales de su entorno (Grilli et al. 2019, Santangeli et al. 2024). Este proceso de eliminación de restos en descomposición es fundamental para evitar la acumulación de materia orgánica, que podría atraer a otras especies oportunistas y propiciar la proliferación de enfermedades infecciosas (Pastoret et al. 2014, Van de Burgwal et al. 2017).

Uno de los mayores beneficios sanitarios que aportan los buitres es su capacidad para consumir grandes cantidades de carne en descomposición sin verse afectados por las bacterias y patógenos presentes en los cadáveres (Chen et al. 2023). A través de su sistema digestivo altamente especializado, los buitres pueden neutralizar microorganismos peligrosos como el *Clostridium botulinum* o el *Bacillus anthracis*, bacterias que pueden causar enfermedades graves en otras especies, incluidos los seres humanos (Ogada et al. 2012, Campbell 2021). Este rasgo evolutivo convierte a los buitres en barreras biológicas que interrumpen la cadena de transmisión de enfermedades zoonóticas (Chen et al. 2023). La presencia de buitres en áreas ganaderas y silvestres también reduce la necesidad de intervención humana para gestionar los restos animales, disminuyendo el

riesgo de brotes epidémicos relacionados con cadáveres abandonados (Van de Burgwal et al. 2017). Al consumir carroña rápidamente, estas aves limitan la proliferación de insectos, roedores y otros vectores de enfermedades que podrían poner en peligro la salud del ganado y de las comunidades humanas cercanas (Van Den Heever et al. 2021).



Figura 1.4. Buitre leonado (*Gyps fulvus*) consumiendo un cadáver de jabalí (*Sus scrofa*) en la comarca de Sobrarbe. Autora: Inmaculada Navarro

Además de su papel preventivo frente a epidemias, la función sanitaria de los buitres tiene un impacto económico considerable. La desaparición o disminución de estas especies en ciertos territorios ha provocado un aumento en los costes de gestión de residuos animales, ya que las autoridades locales deben implementar métodos artificiales, como la incineración o el enterramiento de

cadáveres, para evitar problemas de salud pública (Margalida & Colomer 2012, Ishwar & Das 2024). En este sentido, los buitres se consideran aliados naturales en la gestión ambiental y sanitaria, contribuyendo a la sostenibilidad de los sistemas ganaderos y silvestres.

Por último, es importante señalar que la función sanitaria de los buitres no se limita a una región o un ecosistema en particular, sino que tiene implicaciones globales. En áreas donde las poblaciones de buitres han disminuido drásticamente, como en Asia y África, se ha documentado un aumento en la aparición de enfermedades infecciosas, lo que subraya la importancia de su conservación para la salud pública y la estabilidad ecológica (Markandya et al. 2008). Un ejemplo reciente que ilustra esta relación se dio en el subcontinente indio, donde la drástica disminución de varias especies de buitres debido al envenenamiento por diclofenaco, un antiinflamatorio utilizado en el ganado (Galligan et al. 2016), resultó en un aumento significativo de la población de perros asilvestrados. Este incremento provocó un repunte en los casos de rabia y otras enfermedades transmitidas por estos animales, lo que evidenció el valor indispensable que tienen los buitres en la regulación de la salud ambiental y humana (Markandya et al. 2008, Ishwar & Das 2024). Proteger a los buitres no solo es crucial para el mantenimiento de la biodiversidad, sino también para asegurar la integridad sanitaria de los ecosistemas en los que desempeñan su rol imprescindible. Es por ello que es vital que las decisiones políticas estén alineadas con la protección de estos carroñeros (Safford et al. 2019).

1.2.2. Ciclo de nutrientes

Además de su función sanitaria, los buitres son piezas clave en el reciclaje de nutrientes dentro del ecosistema (Margalida & Ogada 2018). Al consumir grandes cantidades de carroña (Figura 1.5), contribuyen a la descomposición de materia orgánica, facilitando la reincorporación de nutrientes esenciales como el nitrógeno, el fósforo y el carbono al suelo, lo que favorece la fertilidad del ecosistema y el crecimiento de plantas (Donázar et al. 2016). Este proceso de reciclaje natural es crucial, especialmente en zonas áridas y semiáridas, donde la disponibilidad de nutrientes es limitada y la eficiencia en el ciclo de nutrientes puede determinar la productividad del ecosistema (Tully & Ryals 2017, Meisuria et al. 2024). En este tipo de ecosistemas, resalta la importancia de los buitres como catalizadores en la transferencia de energía y materia (Campbell 2021).



Figura 1.5. Buitres leonados en el Pirineo Aragonés. Autora: Inmaculada Navarro

En este sentido, la presencia de buitres también actúa como un regulador natural en el tiempo que tarda un cadáver en descomponerse. Esto no solo evita que los nutrientes queden atrapados durante largos periodos, sino que también contribuye a evitar el desequilibrio que podrían generar grandes cantidades de materia orgánica en un mismo lugar (Buechley 2017). En ecosistemas más productivos, como las sabanas o zonas de pastoreo, su papel permite que los nutrientes sean rápidamente absorbidos por las plantas, impulsando la regeneración vegetal que, a su vez, alimenta a otras especies herbívoras, cerrando así un ciclo ecológico altamente eficiente (Houston 2001, Henriques et al. 2018, Carucci et al. 2022).

Asimismo, el proceso de dispersión de nutrientes que llevan a cabo los buitres no solo tiene un impacto local, sino que también influye en la heterogeneidad del paisaje. Al trasladar partes de los cadáveres y sus desechos a diferentes zonas adyacentes, estos carroñeros dispersan nutrientes de manera desigual, lo que puede crear parches de fertilidad que beneficien a la vegetación local y contribuyan a la diversidad ecológica de la región. En definitiva, los buitres, como componentes clave del ciclo de nutrientes, no solo aseguran la eficiencia en el reciclaje de la materia orgánica, sino que contribuyen de manera activa a la productividad de los ecosistemas (Michel et al. 2020).

1.2.3. Valor sociocultural

Más allá de su papel espiritual en diversas culturas, como se ha explorado en el apartado 1.1., los buitres continúan siendo un símbolo de la naturaleza salvaje y un foco de admiración en el mundo contemporáneo. Estas aves, con su imponente vuelo y su adaptabilidad a diferentes paisajes, capturan la atención tanto de expertos como de turistas. El avistamiento de buitres se ha convertido en una de las principales atracciones en reservas naturales y parques nacionales de todo el mundo, especialmente en regiones como los Pirineos, donde la observación del quebrantahuesos atrae a miles de visitantes cada año (Donázar et al. 2016) (Figura 1.6).

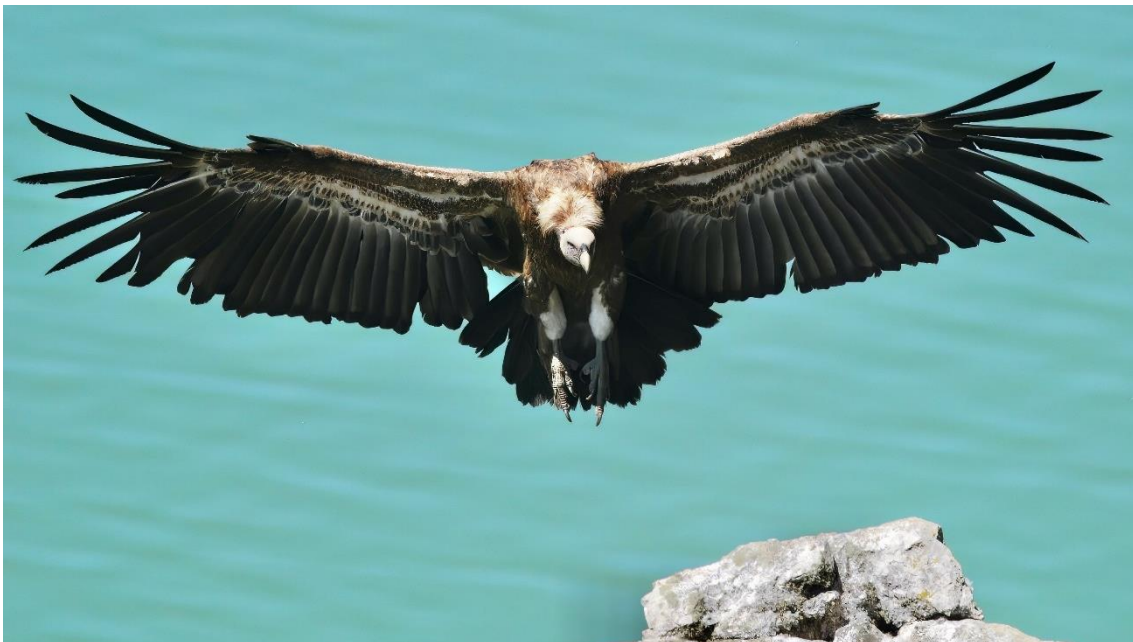


Figura 1.6. Buitre leonado posándose sobre un risco en el Parque Nacional de Monfragüe.
Autor: Antonio Romero.

El ecoturismo relacionado con los buitres no solo genera ingresos económicos para las comunidades locales, sino que también promueve la concienciación ambiental (García-Jiménez et al. 2021). Ver en vuelo a una de estas aves carroñeras puede ser una experiencia transformadora para quienes participan en actividades de observación de fauna, que a menudo conllevan un mayor interés en la conservación de estas especies (Cortés-Avizanda et al. 2018).

Los buitres también desempeñan un papel educativo crucial en programas de sensibilización y campañas de conservación. Son utilizados como especies bandera en muchas iniciativas de protección de la biodiversidad debido a su relevancia ecológica y su vulnerabilidad (Safford et al. 2019). Por ejemplo, campañas globales como el "Día Internacional del Buitre", promovida por la ONG Vulture Conservation Foundation (VCF), no solo buscan destacar su valor ecológico, sino también recalcar la importancia de preservar las poblaciones de buitres en declive (Ogada et al. 2012, Vulture Conservation Foundation 2024a).

Además, el valor estético de los buitres se refleja en el arte y la fotografía de la naturaleza. Muchos artistas y fotógrafos buscan capturar la majestuosidad de estas aves en vuelo o alimentándose, resaltando tanto su importancia ecológica como su belleza salvaje (Jiménez 2021). Estas representaciones refuerzan el vínculo entre las aves carroñeras y su entorno natural, sirviendo como un recordatorio del delicado equilibrio entre el hombre y la naturaleza.

Sin embargo, es fundamental señalar que todas estas actividades, desde el ecoturismo hasta la fotografía de naturaleza, deben gestionarse de manera sostenible y regulada (Bokov et al. 2020). El creciente interés en el avistamiento de buitres y otras especies protegidas puede, en algunos casos, generar una presión adicional sobre sus hábitats. Por tanto, es crucial que estas prácticas se realicen bajo normativas estrictas que minimicen el impacto sobre las aves y su entorno, garantizando que su preservación sea una prioridad (Bokov et al. 2020). Solo a través de una gestión responsable será posible disfrutar de los beneficios culturales y estéticos que estas aves ofrecen, sin comprometer su supervivencia a largo plazo ni el equilibrio ecológico que representan (García-Jiménez et al. 2021).

1.3. Conflictos entre buitre y ser humano

En las últimas décadas, ha habido un aumento en las denuncias por parte de algunos ganaderos sobre supuestos ataques de buitres a ganado vivo (Figura 1.7). Estas afirmaciones, sin embargo, carecen de evidencias científicas sólidas que las respalden. La percepción de que los buitres, conocidos por su naturaleza carroñera, puedan atacar a animales sanos ha generado tensión en áreas rurales, pero la mayoría de los estudios apunta a una explicación diferente: los casos reportados suelen involucrar animales que ya están moribundos o en condiciones críticas, como complicaciones durante el parto, enfermedades graves o desnutrición, y que no han recibido la atención veterinaria o cuidados adecuados.

En este sentido, los buitres, atraídos por la debilidad del animal, actúan de manera oportunista como carroñeros, pero no como depredadores activos (Oliva-Vidal et al. 2022).



Figura 1.7. Rebaño de *Ovis* y *Capra* con perro pastor en el Pirineo Aragonés. Autora: Inmaculada Navarro

Hasta la fecha, no se ha documentado ningún ataque directo de buitres a animales vivos y sanos (Oliva-Vidal et al. 2022). Los buitres carecen de la anatomía necesaria para cazar: sus picos, diseñados para desgarrar carne, no están adaptados para matar presas, y sus garras carecen de la fuerza característica de otros grandes rapaces depredadoras, como las águilas o los halcones

(Lambertucci et al. 2021). Su comportamiento se basa en la detección de cadáveres o animales extremadamente debilitados, que ya están al borde de la muerte, para desempeñar su función en el ecosistema como consumidores de carroña.

En algunos casos, cuando un animal muere sin supervisión, el cadáver puede ser rápidamente consumido por los buitres, lo que puede llevar a la falsa impresión de un "ataque". Este malentendido, junto con la falta de información adecuada, ha alimentado la controversia entre ganaderos y conservacionistas, pese a la evidencia de que los buitres continúan siendo especies que cumplen una función sanitaria esencial (Duriez et al. 2019).

A pesar de ello, el conflicto persiste, muchas veces debido a la percepción errónea y a la falta de educación ambiental. Es crucial que los programas de conservación y manejo de la biodiversidad en áreas rurales incluyan un componente de sensibilización y comunicación para evitar que estos malentendidos deriven en la persecución de los buitres, a menudo mediante uso de venenos ilegales, lo que pone en riesgo no solo a las poblaciones de estas aves, sino también a otras especies de fauna salvaje (Duriez et al. 2019).

En resumen, los conflictos entre buitres y seres humanos derivan más de una percepción equivocada que de una amenaza real. Es necesario fomentar el diálogo entre los actores implicados, desde ganaderos hasta conservacionistas, para asegurar una coexistencia armónica y beneficiosa tanto para los seres humanos como para los buitres, cuyo papel sigue siendo clave en el equilibrio ecológico de los entornos rurales (Margalida et al. 2014a, Duriez et al. 2019, Oliva-Vidal et al. 2022).

1.3.1. Restricciones sanitarias y consecuencias

La interacción entre los buitres y las actividades humanas ha dado lugar a conflictos significativos, también en el marco de las restricciones sanitarias impuestas para proteger la salud pública. Estas regulaciones, diseñadas para controlar enfermedades zoonóticas y garantizar la seguridad alimentaria, han tenido repercusiones profundas en las poblaciones de buitres, alterando su acceso a fuentes de alimento y, en consecuencia, amenazando su supervivencia (Margalida 2016). A medida que se examinan las implicaciones de estas políticas, es fundamental comprender cómo la gestión de los residuos animales, impulsada por la normativa sanitaria, contribuyó a la disminución de los recursos alimentarios disponibles para los buitres del Viejo Mundo, generando tensiones entre la conservación de estas especies y las preocupaciones de salud pública.

Entre 1996 y 2000, la aparición de la encefalopatía espongiforme bovina se convirtió rápidamente en una de las crisis de salud pública más graves relacionadas con la seguridad alimentaria en la Unión Europea (UE) (Margalida et al. 2010). Las regulaciones sanitarias que se implementaron como respuesta condujeron a cambios profundos en la gestión de los cadáveres de ganado, no permitiendo el depósito de los animales en el medio ambiente, lo que resultó en la destrucción industrial de alrededor del 80% de todos los cadáveres provenientes de la ganadería. Esta situación amenazó las últimas poblaciones europeas sanas de buitres, contradiciendo así las políticas medioambientales a largo plazo de la UE (Margalida et al. 2010).

Las señales de advertencia comenzaron a aparecer, incluyendo una disminución en el éxito reproductivo de los buitres, un aparente aumento en la mortalidad de las clases de edad más jóvenes y un incremento en las denuncias de casos de buitres atacando ganado (Margalida et al. 2010, Oliva-Vidal et al. 2022). Estos factores, junto con la paralización del crecimiento poblacional, muestran que la disminución en la disponibilidad de recursos alimentarios tuvo efectos perjudiciales en las poblaciones de buitres (Camina 2004, Margalida et al. 2010).

Entre 2002 y 2005, algunas disposiciones de las regulaciones de la UE (2003/322/CE y 2005/830/CE) permitieron a los gestores de conservación adoptar soluciones rápidas, como la creación de estaciones de alimentación suplementaria para buitres (Figura 1.8), destinadas a satisfacer las necesidades alimenticias de estas aves. Sin embargo, estas medidas de conservación podrían alterar el comportamiento natural de los buitres, especialmente en relación con los patrones de búsqueda de alimento (Margalida et al. 2010).



Figura 1.8. Buitres leonados con restos de oveja en una estación de alimentación suplementaria en Picos de Europa. Autora: Inmaculada Navarro

Como conclusión, es fundamental que los gestores de conservación y los responsables políticos encuentren un equilibrio entre la protección de la salud pública y la conservación a largo plazo de la biodiversidad. Las regulaciones relacionadas con el abastecimiento de carroña necesitan ser más flexibles y debe haber una mayor compatibilidad entre las políticas sanitarias y ambientales.

1.4. Buitres de la familia *Accipitridae*

La familia *Accipitridae* es una de las más diversas y fascinantes de las aves. Está compuesta por 237 especies, entre las que se incluyen no solo a los buitres del Viejo Mundo, sino también a águilas, milanos, gavilanes y azores (Muñoz 2013). Estas aves comparten características que las hacen formidables: una visión excepcionalmente aguda, picos fuertes y curvados, y una anatomía diseñada para la caza o el aprovechamiento de carroña, según la especie (McClure et al. 2019). La evolución ha dado forma a estas aves, perfeccionando sus habilidades para cazar o, en el caso de los buitres, para localizar y consumir cadáveres. Lo que diferencia a los buitres del Viejo Mundo de sus parientes dentro de los *Accipitridae* es su dependencia exclusiva de la carroña. Mientras que el resto de miembros de la familia son cazadores activos, los buitres han evolucionado para cumplir un rol especializado.

En las extensas tierras de Europa, Asia y África, los buitres del Viejo Mundo (Figura 1.9), parte de esta imponente familia, dominan los cielos. Entre ellos se encuentran especies icónicas como el quebrantahuesos, el buitre leonado y el buitre negro (*Aegypius monachus*), cada uno con su propia estrategia y especialización (Casas-Díaz et al. 2016).

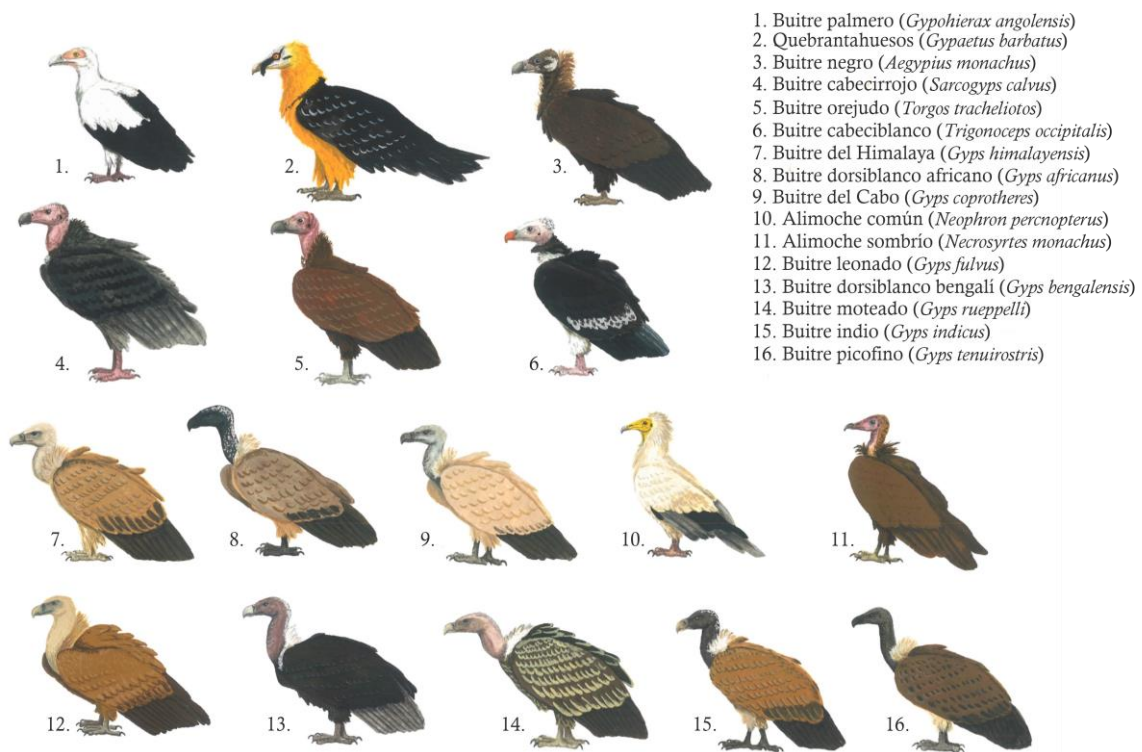


Figura 1.9. Especies de buitres del Viejo Mundo (familia *Accipitridae*). Ilustración: Irene Alonso.

Los buitres del Viejo Mundo constituyen el grupo más amenazado de rapaces, con 12 de sus 16 especies clasificadas como En Peligro o En Peligro Crítico, y más del 80% de las especies en declive (Figura 1.10A) (IUCN 2024). Estas especies han experimentado el mayor deterioro en su estado de conservación dentro de la

Lista Roja de Especies Amenazadas de cualquier grupo de rapaces desde 1988, y posiblemente de cualquier grupo de aves (Figura 1.10B) (McClure et al. 2018).

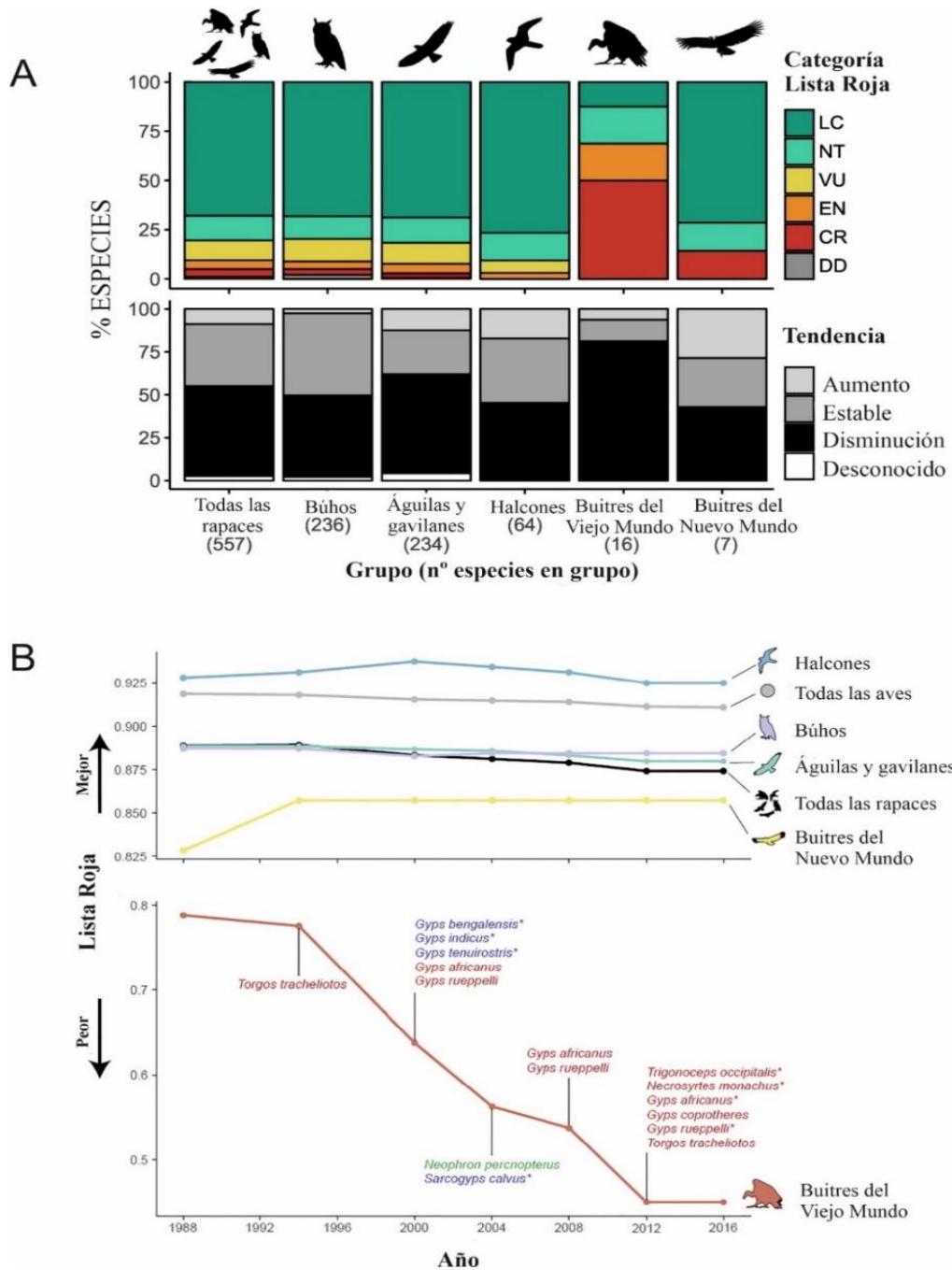


Figura 1.10. A: Porcentajes de especies de rapaces existentes dentro de las categorías de la Lista Roja de la UICN (En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN), Vulnerable (VU), Casi Amenazada (NT), Preocupación Menor (LC) y Datos Insuficientes (DD)), y tendencias poblacionales para cada grupo. **B:** Índices de la Lista Roja (ILR) (muestra las tendencias del riesgo de extinción de las especies) para 1988-2016 para halcones, todas las aves, búhos, gaviolanes y águilas, todas las rapaces, buitres del Nuevo Mundo y buitres del Viejo Mundo. Los asteriscos indican una reclasificación a En Peligro Crítico. Según McClure et al. 2018.

Esta situación crítica subraya la urgencia de implementar medidas de conservación eficaces para proteger a estas especies vitales, cuya desaparición podría tener consecuencias devastadoras para la salud de los ecosistemas y la biodiversidad en general.

1.5. Sobre el quebrantahuesos

El quebrantahuesos, cuyo nombre científico *Gypaetus barbatus* significa "buitre-águila barbuda", debido a su parecido anatómico con las águilas y al penacho de plumas característico situado bajo su pico, es una de las especies de buitre más singulares del mundo. Su distribución histórica abarcaba amplias regiones de Europa, Asia y África, desde el sur de Europa hasta el Himalaya y las montañas de Etiopía (Streicher et al. 2021). En la península ibérica, ocupaba las principales cordilleras montañosas, como la Cordillera Cantábrica, los Pirineos, el Sistema Ibérico y el Sistema Bético (Hiraldo et al. 1979) (Figura 1.11), habitando las zonas escarpadas. Aunque su distribución solía incluir una vasta área que se extendía también por los Alpes y otras zonas montañosas de Europa central, la especie ha sufrido un dramático retroceso en las últimas décadas (Hiraldo et al. 1979, Margalida 2016).

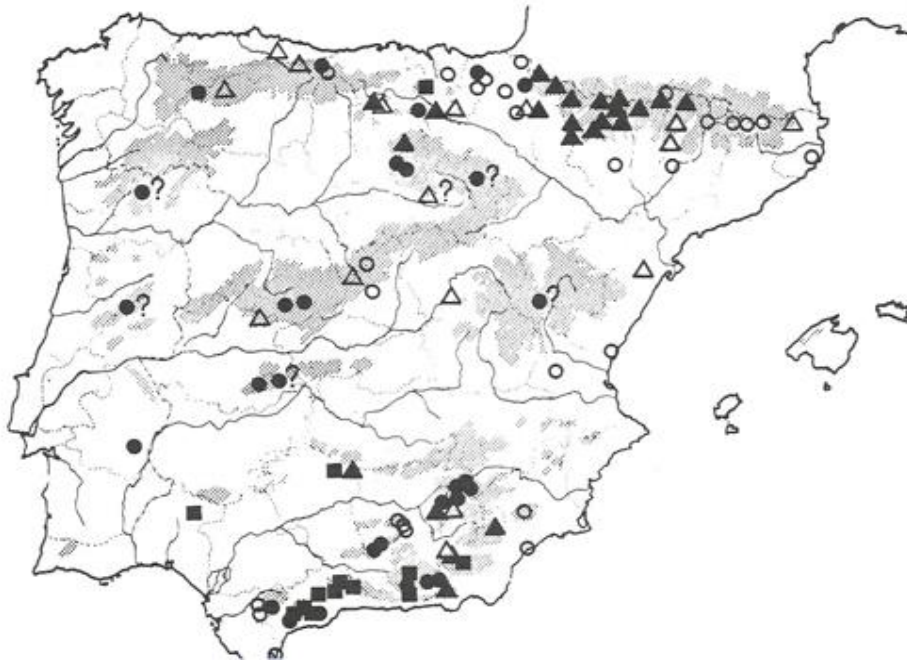


Figura 1.11. Distribución del quebrantahuesos en la península ibérica antes de 1900. Círculos blancos: referencias bibliográficas; círculos negros: registros de reproducción; cuadrados: datos procedentes de museos; triángulos: información proporcionada por los autores. Según Hiraldo et al. (1979).

En la actualidad, el quebrantahuesos se encuentra distribuido en áreas montañosas específicas de Europa, Asia y África, aunque su rango ha disminuido considerablemente en comparación con su distribución histórica. En Europa, la población más significativa se localiza en los Pirineos, donde ha habido una recuperación moderada gracias a los esfuerzos de conservación, y existen programas de reintroducción en los Alpes (Austria, Francia, Italia y Suiza), Causses (Francia), Córcega (Francia), Andalucía y los Picos de Europa (Margalida & Martínez 2020, Tréhin et al. 2024), además de la reintroducción de ejemplares iniciada recientemente en la Sierra de Gredos. En Asia, el quebrantahuesos está presente en zonas montañosas de Turquía, el Cáucaso, Irán, Pakistán y hasta las regiones montañosas del Himalaya y China occidental. En África, su distribución

se limita principalmente a Etiopía y otras áreas del este y sur del continente, pero sigue siendo escasa y fragmentada (Orta et al. 2020) (Figura 1.12).

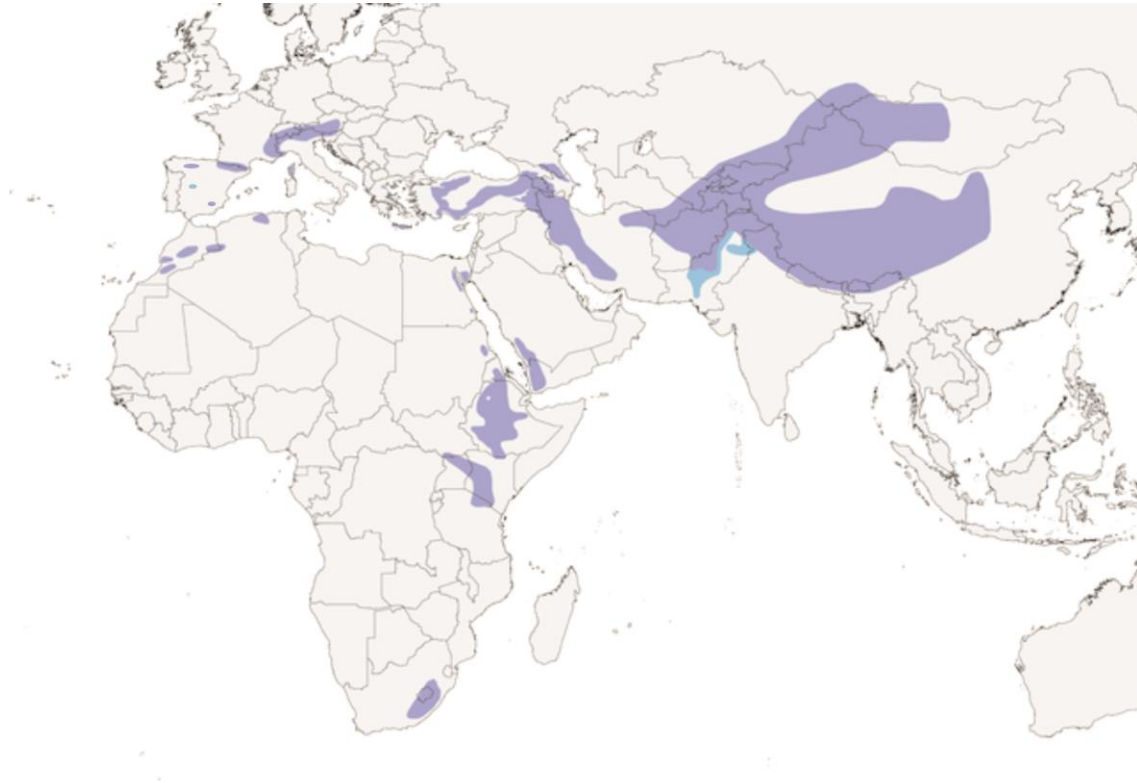


Figura 1.12. Distribución del quebrantahuesos. Modificada de Orta et al. 2020 con los nuevos núcleos de la Cordillera Cantábrica y la Sierra de Gredos. En morado: residentes; en azul: no reproductores.

A pesar de estos esfuerzos de conservación, la población mundial del quebrantahuesos sigue siendo reducida y afronta amenazas significativas, lo que lo mantiene clasificado globalmente como "Casi Amenazada" por la IUCN. La tendencia global muestra una recuperación lenta en algunas áreas, pero la especie aún depende de la protección activa y de programas de reintroducción para garantizar su viabilidad a largo plazo en todo su rango de distribución (Orta et al. 2020).

El quebrantahuesos se divide en dos subespecies principales que presentan ligeras variaciones en su morfología y distribución (Krüger et al. 2014b). *Gypaetus barbatus barbatus*, la subespecie más ampliamente distribuida, habita en Europa y Asia, además de en el norte de África, siendo la que se encuentra en la península ibérica. Por otro lado, *Gypaetus barbatus meridionalis* se localiza en las zonas montañosas del este y sur de África. A pesar de estas diferencias geográficas, ambas subespecies comparten los mismos hábitos alimenticios y ecológicos, aunque muestran pequeñas diferencias morfológicas y de plumaje (Margalida et al. 2008c). Estas diferencias pueden incluir variaciones leves en el tamaño corporal, el patrón de plumaje, y la intensidad de coloración en ciertas zonas, como la cabeza y las alas (Figura 1.13).

A.



B.



Figura 1.13. Subespecies descritas para el quebrantahuesos. a: *Gypaetus barbatus barbatus*. Autor: David Ruh. b: *Gypaetus barbatus meridionalis*. Autor: Ákos Lumnitzer.

1.5.1. Identificación y comportamiento

En vuelo, la silueta del quebrantahuesos es inconfundible. Su cuerpo estilizado, con alas estrechas y una cola larga en forma de cuña, lo distingue de otras aves carroñeras (Figura 1.14). Este es un rasgo distintivo que le otorga una maniobrabilidad en el aire que otros buitres, con colas más cortas, no poseen. Las alas, con una longitud media de 81,5 cm en la península ibérica (Hiraldo et al. 1979), están diseñadas para volar a grandes alturas y recorrer largas distancias en busca de alimento. A diferencia de la mayoría de los buitres, su cabeza está cubierta de plumas. En los adultos, la coloración de su cabeza, tarsos y parte ventral varía entre el blanco puro y tonalidades cálidas de naranja intenso. Este cambio en el plumaje no es casual: es fruto del contacto con suelos ricos en óxidos de hierro, cuyas aguas ferruginosas aportan esos matices rojizos (Negro et al. 1999, Forsman 2016).



Figura 1.14. Quebrantahuesos en vuelo con la característica cola en forma de cuña. Autor: Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos.

La parte superior de sus plumas, de un negro pizarra, esconde un sofisticado mecanismo estructural que las hace resplandecer con mayor o menor intensidad dependiendo de la luz (Galván et al. 2009), y esa oscuridad contrasta con el blanco radiante de sus raquis. Sus ojos, profundamente llamativos, varían entre el marfil y los tonos amarillentos, rodeados por un intenso anillo esclerótico de color rojo que los hace inconfundibles. Un antifaz negro envuelve sus ojos y se extiende hasta la base de su pico, donde aparecen las características "barbas", esas plumas que cuelgan como signo distintivo. Sobre su cabeza, una mancha de plumas negras forma un capirote cuya forma es muy variable. Además, una marca oscura de filoplumas se despliega en la región auricular (Margalida 2016) (Figura 1.15).



Figura 1.15. Quebrantahuesos adulto. Autor: Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos.

Su envergadura varía entre 255 y 275 cm, posicionándolo como uno de los buitres más majestuosos en vuelo (Margalida 2008). En cuanto a su peso, oscila entre 4 y 6 kg, aunque algunos ejemplares pirenaicos pueden superar este rango, alcanzando los 6,6 kg (Margalida 2008, 2016). Esta masa es relativamente ligera en comparación con otros parientes, como el buitre negro, que puede superar los 10 kilogramos (Del Moral & De la Puente 2017).

La identificación del quebrantahuesos varía considerablemente en función de su edad, lo que permite diferenciar varias fases a lo largo de su desarrollo. Estas etapas, definidas por Adam & Llopis (2003), incluyen cambios en el plumaje, en la forma de las alas, y en el aspecto general del ave, siendo muy útiles para su identificación en el campo (Figura 1.16).

- Juvenil (primer año): Durante su primer año de vida, el quebrantahuesos presenta un aspecto robusto, con alas largas y una cola larga, aunque más corta que en los adultos. Su cabeza y cuello son negros, con un iris oscuro y una barba pequeña apenas perceptible. En la parte superior de la espalda, se destaca un "escudo" blanco en forma de V, rodeado de plumas marrones en la espalda y cobertoras, que a veces presentan algunas plumas blancas. El pecho y vientre son de un tono marrón oscuro, salpicado de manchas claras. En esta fase, todavía no se observa muda en las plumas de vuelo, lo que hace que sus rémiges secundarias sean puntiagudas.

- Joven (segundo año): A partir del segundo año, comienza la muda en las rémiges primarias internas, lo que provoca una silueta de vuelo algo irregular, aunque sigue siendo robusta. La cabeza y el cuello siguen siendo negros, en marcado contraste con el pecho marrón. El iris empieza a aclararse y el escudo blanco de la espalda se va difuminando. Las cobertoras, más claras que el resto de las plumas, aún pueden estar salpicadas de plumas blancas, pero el moteado claro del pecho y las calzas desaparece. También se inicia la muda de las plumas de la cola, lo que le da una apariencia de transición.

- Inmaduro (tercer año): En esta fase, la silueta en vuelo se vuelve más irregular debido a la muda de las rémiges secundarias, lo que da lugar a un perfil algo dentado. La cabeza y el cuello siguen siendo negros, contrastando con el vientre marrón, pero la cara comienza a blanquear y la barba se vuelve más

prominente. El escudo dorsal desaparece por completo y la espalda adquiere una coloración marrón más uniforme. Las plumas de la cola siguen mudando, mientras que las cobertoras pueden mantener algunas plumas blancas dispersas.

- Subadulto (cuarto año): En esta etapa, la silueta del ave se estiliza, y las mudas en las rémiges primarias externas son evidentes. La cara se vuelve mayoritariamente blanca y la parte superior de la cabeza empieza a aclararse, revelando un patrón más definido. Se aprecia una mancha auricular negra y el cuello aún conserva algunas plumas oscuras. La espalda muestra un tono marrón homogéneo, mientras que las cobertoras, más claras que las rémiges, pueden continuar presentando algunas manchas blancas dispersas.

- Adulto imperfecto (quinto o sexto año): A medida que el quebrantahuesos se aproxima a la edad adulta, su silueta se afina y su plumaje se vuelve más abigarrado, mezclando plumas marrones con las de color gris pizarra características del adulto. Todavía pueden apreciarse algunas plumas oscuras en el vientre y el cuello, mientras que la cabeza es predominantemente blanca y puede presentar un collar de plumas más largo que el de los adultos plenos. Las alas aún no muestran el contraste tan marcado entre las cobertoras negras y las rémiges grises, que se verá más claramente en la siguiente fase.

- Adulto (a partir de los 7 años): Al alcanzar la madurez completa, el quebrantahuesos presenta un plumaje completamente limpio y contrastado. La cabeza, el pecho y el vientre varían del blanco al naranja intenso, dependiendo

del uso de suelos ferruginosos que tiñen sus plumas. En el pecho puede aparecer un collar fino. La espalda adquiere un tono gris pizarra o negro, mientras que la parte inferior de las alas muestra un claro contraste entre las cobertoras negras y las rémiges grises, que presentan un borde oscuro distintivo.

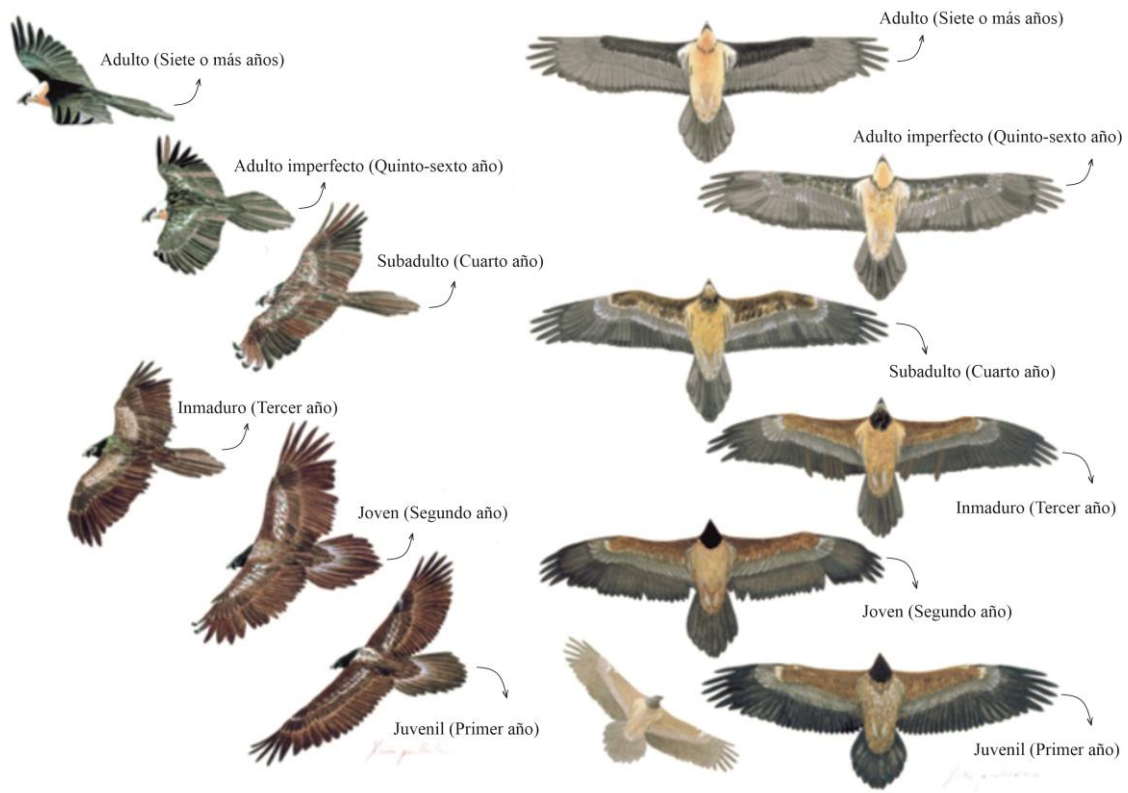


Figura 1.16. Fases del plumaje del quebrantahuesos según Adam & Llopis (2003). Ilustraciones: Xabier Parellada.

El comportamiento del quebrantahuesos es fascinante y revela su singularidad en el mundo de las aves. A menudo se puede observar a estas rapaces solas o, en el mejor de los casos, en pequeños grupos de unos pocos individuos (Bertran & Margalida 1999). Su estilo de vida es predominantemente solitario, lo que les permite patrullar amplias áreas en busca de alimento (Margalida et al. 2016). La mayor parte del tiempo, el quebrantahuesos se encuentra volando, inmerso en

un elegante vuelo planeado (Rushworth & Krüger 2014, Forsman 2016). Es habitual verlo deslizarse por las laderas de las montañas, aprovechando las corrientes térmicas para elevarse a considerables altitudes. En ocasiones, realiza remolinos en el aire, ascendiendo en círculos (Pennycuick 1973) hasta alcanzar alturas sorprendentes, lo que le permite tener una visión panorámica de su entorno y detectar posibles fuentes de alimento (Ferguson-Lees & Christie 2001). Aunque es un ave carroñera que comparte hábitats con otros buitres, su comportamiento alimentario es cauteloso. Cuando se une a otros buitres en una carroña, suele mantenerse en la periferia, evitando el caos del frenesí alimentario que caracteriza a estos encuentros (Van Overveld et al. 2020).

1.5.2. Hábitat y reproducción

El hábitat del quebrantahuesos está estrechamente vinculado a zonas montañosas abruptas y remotas, donde predominan acantilados escarpados y barrancos (Figura 1.17) que ofrecen refugio seguro para la nidificación. La presencia del quebrantahuesos está ligada a montañas, donde suele ubicarse en zonas con una altitud superior a los 1.000 metros (Donázar et al. 1993). Estas áreas proporcionan las condiciones adecuadas tanto para la reproducción como para la alimentación, ya que la especie depende en gran medida de los restos de ungulados, tanto silvestres como domésticos, que encuentra en estas regiones (Margalida et al. 2008b).



Figura 1.17. Ejemplar hembra de quebrantahuesos identificado mediante marca alar frente a un cortado rocoso del Pirineo Aragonés. Autora: Inmaculada Navarro

La presencia de la especie muestra una correlación positiva con la altitud y la topografía accidentada (Margalida et al. 2007). Se ha observado que la presencia de vegetación escasa y la baja densidad de población humana también favorecen su establecimiento (Margalida et al. 2007). Sin embargo, la elección de los sitios de nidificación es particularmente selectiva. El quebrantahuesos prefiere anidar en cortados rocosos, principalmente en cuevas (entre el 68% y el 74% de los casos) y en repisas (Canut et al. 1987, Hiraldo et al. 1979, Margalida 2016). La altitud media de los nidos en los Pirineos oscila entre los 1.250 y 1.300 metros, aunque se han documentado casos a altitudes que varían entre los 600 y los 2.300 metros (Donázar et al. 2005).

El uso de estos hábitats también varía según la época del año, en especial entre las aves preadultas (hasta alcanzar el plumaje adulto, ver figura 1.16) y los individuos flotantes, que muestran variaciones estacionales en el uso del espacio. Según un estudio de Antor et al. (2005) en el Pirineo, durante el invierno, estas aves prefieren la vertiente sur del sector central, mientras que la vertiente norte es utilizada mayoritariamente en verano.

En cuanto a la orientación de los nidos, los quebrantahuesos en la vertiente sur de los Pirineos tienden a preferir orientaciones hacia el este y el norte (Hiraldo et al. 1979), aunque en diferentes subregiones se han observado variaciones, como la preferencia por exposiciones al sur en áreas de mayor altitud para evitar el viento y asegurar un mayor acceso a la luz solar (Margalida 2016).

Las montañas que habitan no solo ofrecen refugio y lugares de nidificación, sino un ecosistema diverso donde los quebrantahuesos encuentran abundantes ungulados silvestres y domésticos, como rebecos (*Rupicapra rupicapra*) (Figura 1.18), cabras montesas (*Capra pyrenaica*) y animales domésticos del género *Capra* y *Ovis*. Los restos de estos animales, especialmente sus huesos, constituyen el recurso alimenticio fundamental para la especie (Margalida & Marín-Arroyo 2013). La disponibilidad de carroña no solo es esencial para su alimentación, sino que también influye en su comportamiento social y éxito reproductor, pues los quebrantahuesos suelen agruparse en torno a fuentes de alimento,

particularmente en momentos de escasez (Cortés-Avizanda et al. 2016, Tréhin et al. 2024).



Figura 1.18. Grupo de rebecos (*Rupicapra rupicapra*) en la Garganta de Escuaín. Autora: Inmaculada Navarro

El ciclo de cría del quebrantahuesos sigue un patrón adaptado a las condiciones de su entorno montañoso. Este proceso comienza a finales de diciembre y se extiende hasta el verano, dependiendo de la zona y las condiciones específicas de su hábitat (Donázar et al. 1993). Las parejas suelen ser monógamas y permanecen en los mismos territorios durante muchos años (Donázar et al. 1993, Margalida et al. 2008b).

El periodo de puesta tiene lugar entre enero y febrero, con una media de uno o dos huevos por nidada. La incubación dura aproximadamente 54-58 días, y es realizada por ambos progenitores de forma alternada. Tras la eclosión, el polluelo permanece en el nido entre 110 y 130 días. Es común que solo uno de los

polluelos sobreviva, ya que el quebrantahuesos, como otras especies rapaces, exhibe cainismo, donde el polluelo mayor desplaza al más pequeño para asegurar su acceso a los recursos alimenticios (Margalida & Bertran 2005).

El quebrantahuesos es una especie longeva que puede llegar a vivir más de 40 años en cautividad (Orta et al. 2020). Sin embargo, apenas hay datos de longevidad en libertad (Margalida 2016). Según Margalida & Martínez (2020), la edad media de primera reproducción de la especie se estima en 10,3 años. En el contexto de la población pirenaica, la productividad media ha sido de 0,41 pollos por pareja, mostrando una preocupante tendencia a la baja, ya que en 1987 se registró una productividad de 0,56 y, para 2016, este valor descendió a 0,28. Este declive en la productividad se asocia con una fecundidad denso-dependiente negativa, lo que sugiere que el aumento de la densidad de población podría estar afectando el éxito reproductor de los individuos (Carrete et al. 2006, Margalida et al. 2014b, Margalida et al. 2020). La probabilidad de que un individuo reproductor se reproduzca se sitúa en 0,62, con la edad más tardía de reproducción registrada a los 28 años. Del mismo modo, se ha observado un aumento en las formaciones poliándricas dentro de la población de quebrantahuesos de 0,21% en 1987 a 0,30% en 2016. Es importante destacar que la productividad en estas unidades reproductoras es generalmente menor en comparación con las parejas monógamas (Margalida & Martínez 2020).

1.5.3. Movimientos

Los quebrantahuesos son altamente territoriales, estableciendo nidos en cortados rocosos y zonas protegidas. Como se indica en el apartado 1.5.2. la época de cría se extiende desde finales del invierno hasta principios del verano. Este periodo coincide con la época de mayor disponibilidad de carroña, esencial para alimentar a las crías (Margalida 2016). Una vez que los polluelos alcanzan la independencia, la especie muestra un comportamiento más errático en sus desplazamientos, buscando nuevas áreas de alimentación (Margalida & Martínez 2020) (Figura 1.19).



Figura 1.19. Quiteria, quebrantahuesos inmaduro en Picos de Europa. Autor: Javier Gil.

Los movimientos de los quebrantahuesos varían según la edad. Los juveniles suelen ser más exploradores, lo que los lleva a recorrer distancias más largas en busca de alimento y oportunidades para establecer su propio territorio. Por el contrario, los adultos territoriales son más propensos a permanecer en áreas conocidas y a realizar desplazamientos menores (Margalida et al. 2016, Tréhin et al. 2024).

También existen diferencias ligadas al sexo de los individuos (Margalida et al. 2016). Las hembras no territoriales suelen recorrer menos distancia que los machos, mientras que las hembras territoriales se desplazan distancias mayores. Además, las hembras territoriales utilizan áreas más amplias que los machos (Margalida et al. 2016). Este patrón es complejo, dado que ambos sexos comparten responsabilidades en la crianza, lo que sugiere que las diferencias en las distancias de forrajeo pueden estar relacionadas con la dependencia de fuentes de alimento predecibles, como los puntos de alimentación suplementaria (Margalida et al. 2016).

El estudio llevado a cabo por Margalida et al. (2013) sugiere que la región de liberación influye en su capacidad de dispersión y movimiento, ya que los individuos provenientes de Andalucía y los Alpes se desplazaron considerablemente más que los de los Pirineos. Esta menor capacidad de dispersión de la población pirenaica podría ser una adaptación local o el resultado de la diezmación de la población (Margalida et al. 2013). Estos patrones también

podrían reflejar una alta competencia por recursos y territorios, así como una abundancia de alimento que reduce el incentivo para dispersarse (Margalida et al. 2020).

La mayoría de los quebrantahuesos son residentes sedentarios en su hábitat, aunque se han documentado desplazamientos locales en función de la disponibilidad de recursos (Donázar et al. 1993). Un rasgo interesante de su comportamiento es el carácter filopátrico que presentan algunos individuos: tienden a permanecer en la misma área donde nacieron, lo que puede influir en la dinámica poblacional y en la colonización de nuevas áreas (López-López et al. 2013).

En el marco de la filopatría, el estudio de Jenny et al. (2018) examina este comportamiento en una población reintroducida de quebrantahuesos en los Alpes. Los hallazgos revelan que tanto juveniles como adultos exhiben elevados niveles de filopatría. Esta característica puede dificultar la dispersión de la especie y limitar su expansión geográfica, así como contribuir a una menor diversidad genética (López-López et al. 2013). Por lo tanto, es crucial que la conservación del quebrantahuesos se enfoque en mejorar la conectividad entre hábitats para facilitar su dispersión y resiliencia ante cambios ambientales al reducir barreras que limitan sus movimientos naturales y ofrecer más rutas seguras entre poblaciones (Tréhin et al. 2024).

1.5.4. Dinámica poblacional

El conocimiento de la dinámica poblacional permite conocer cómo cambian las poblaciones de organismos a lo largo del tiempo y el espacio (Hastings 2013, Horvitz 2016). Este campo de la ecología examina factores como la natalidad, la mortalidad, la migración y las interacciones entre individuos, así como las influencias del ambiente (Caswell 2001). La comprensión de estos procesos es crucial para evaluar la viabilidad de las poblaciones, desarrollar estrategias de conservación y predecir cómo responderán las poblaciones a cambios ambientales, como el cambio climático y la intervención humana (Lande et al. 2003).

La dinámica poblacional del quebrantahuesos ha sido objeto de numerosos estudios debido a los esfuerzos de reintroducción que se llevan a cabo para reestablecer una metapoblación (Bustamante 1998, Schaub et al. 2009, Margalida et al. 2020, Schaub et al. 2024). La supervivencia, el éxito reproductivo y la tasa de crecimiento poblacional son factores clave a estudiar, ya que determinan la viabilidad de las poblaciones a largo plazo (Margalida et al. 2020).

En los Alpes, la población de quebrantahuesos ha aumentado desde el programa de reintroducción de la especie en esta zona, que comienza en 1986 y es actualmente autosuficiente, sin mostrar signos de dependencia negativa de la densidad (Schaub et al. 2024). Sin embargo, el crecimiento es heterogéneo, siendo más lento en los bordes de la distribución, lo que se debe principalmente

a diferencias en la supervivencia adulta. Un incremento en la mortalidad podría revertir la tendencia actual de crecimiento. Es crucial monitorizar parámetros poblacionales como la supervivencia para garantizar su viabilidad a largo plazo (Schaub et al. 2024).

En la península ibérica, la zona más estudiada es el Pirineo debido a la importancia de esta región para la conservación de la especie a nivel europeo. Los estudios de Margalida (2016, 2020) sugieren que la población de quebrantahuesos en el Pirineo ha mostrado un crecimiento estable en las últimas décadas, gracias a una alta tasa de supervivencia en individuos adultos. Esto es crucial para una especie como el quebrantahuesos, que tiene una baja tasa reproductiva y una esperanza de vida larga, lo que hace que la supervivencia de los adultos sea determinante para la estabilidad de la población (Margalida 2016). Las estrategias de conservación aplicadas en la región han jugado un papel importante en mantener esta tendencia positiva. No obstante, a pesar de los logros alcanzados, existen amenazas latentes (como fenómenos de denso-dependencia) que pueden comprometer la estabilidad a largo plazo de estas poblaciones (Margalida et al. 2007).

La fenología reproductiva del quebrantahuesos (apartado 1.5.3.) es otro aspecto crucial para entender su dinámica poblacional. Las condiciones climáticas, particularmente en las zonas de alta montaña, tienen un impacto directo en el éxito reproductivo de esta especie. Margalida et al. (2003, 2010) han resaltado la

importancia crucial de los factores meteorológicos en la supervivencia de los pollos y en la capacidad de las parejas reproductoras para criar con éxito. Cambios en las condiciones climáticas, como inviernos más cálidos o primaveras más lluviosas, pueden tener un impacto directo en el éxito reproductivo, influyendo tanto en la disponibilidad de recursos como en el comportamiento de las aves. Este enfoque cobra aún más relevancia en el contexto actual del cambio climático, que está alterando los patrones estacionales tradicionales, desajustando el ciclo reproductivo de muchas especies, incluido el quebrantahuesos, y aumentando la incertidumbre sobre su futuro (Visser et al. 2004, Møller et al. 2010, Subedi et al. 2022).

1.5.5. Alimentación

El quebrantahuesos se distingue por su extraordinaria especialización alimentaria, basada casi exclusivamente en el consumo de huesos (Aristóteles 343 a.C., Houston & Copey 1994) (Figura 1.20). A diferencia de otros buitres, que se alimentan principalmente de carne en descomposición, el quebrantahuesos tiene la capacidad de tragar y digerir huesos, incluso de gran tamaño, gracias a su potente sistema digestivo (Sanz et al. 2023). Esta adaptación le permite aprovechar una fuente de alimento que otros animales no pueden explotar, otorgándole una ventaja competitiva en su entorno. De hecho, es conocido por su comportamiento característico de dejar caer huesos en zonas rocosas desde

grandes alturas para romperlos, una técnica que le ha valido su nombre común (Margalida 2008, 2009).



Figura 1.20. Quebrantahuesos ingiriendo una pata de ungulado. Autor: Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos.

Los estudios sobre su dieta han revelado que los mamíferos constituyen el 95.2% de sus presas identificadas, con un 67% de estos siendo ungulados domésticos y salvajes (Margalida 2016). Aunque el quebrantahuesos se alimenta principalmente de huesos, también muestra un comportamiento oportunista al incluir en su dieta carne, especialmente durante la crianza, cuando puede utilizar fuentes de alimento que contengan más proteínas (Margalida 2016).

El uso de rompederos, superficies rocosas donde el quebrantahuesos rompe y prepara los restos óseos, es fundamental para su alimentación. Estos lugares suelen estar situados en zonas expuestas al viento y a altitudes que oscilan entre 860 y 2.300 m, y son utilizados con mayor regularidad durante la crianza (Heredia 1991, Margalida & Bertran 2001). Además, se ha observado que el quebrantahuesos puede hostigar a otras aves, como águilas reales y cuervos, para apoderarse de sus presas, una práctica conocida como cleptoparasitismo, que ocurre principalmente entre individuos inmaduros (Margalida & Bertran 2003).

1.6. Conservación del quebrantahuesos

1.6.1. Amenazas para la especie

Entre las principales amenazas actuales que enfrenta el quebrantahuesos se encuentran varios factores interrelacionados que afectan tanto su supervivencia como la viabilidad a largo plazo de sus poblaciones. Estas amenazas incluyen el envenenamiento accidental, las colisiones con infraestructuras humanas, la reducción de fuentes de alimento y la pérdida y fragmentación de su hábitat.

1. Envenenamiento

El envenenamiento es una de las principales causas de mortalidad del quebrantahuesos en la península ibérica (Margalida 2016). Aunque en la actualidad el uso de veneno no está dirigido directamente a esta especie, el

quebrantahuesos se ve gravemente afectado por el envenenamiento indirecto. En muchas áreas rurales, los venenos son utilizados ilegalmente para controlar poblaciones de depredadores como lobos, zorros o perros asilvestrados, considerados una amenaza para el ganado doméstico. Los cebos envenenados se dejan en los campos para eliminar estos depredadores, pero son consumidos también por aves carroñeras, entre ellas el quebrantahuesos, que sufre una alta mortalidad al ingerir restos contaminados (Ogada et al. 2012, Margalida 2016).

A pesar de que en España el uso de venenos está prohibido por ley (Real Decreto 1095/1989), la práctica persiste en algunas áreas rurales debido a la falta de alternativas eficaces para el control de depredadores, la escasa vigilancia y la percepción de que es una solución rápida y barata. En muchos casos, los venenos utilizados, como el carbofurano, son altamente tóxicos y actúan de forma letal incluso en pequeñas dosis (Plaza et al. 2019, Mishra et al. 2020). Esto ha llevado a la muerte no solo de quebrantahuesos, sino también de otras especies de buitres (Hernández & Margalida 2009).

Además del uso de veneno dirigido, existe también el riesgo de envenenamiento secundario a partir de animales tratados con productos veterinarios. Un ejemplo de esto es el uso del diclofenaco, un antiinflamatorio no esteroideo utilizado en el ganado que ha causado la muerte de miles de buitres en el subcontinente indio (Shultz et al. 2004, Cuthbert et al. 2016). Si bien su uso en Europa ha sido limitado, sigue siendo una preocupación latente para las aves necrófagas, incluidos los

quebrantahuesos. De hecho, se han reportado los primeros casos de envenenamiento de aves necrófagas por este producto en Europa (Herrero-Villar et al. 2021)

2. Colisiones con infraestructuras

La expansión de infraestructuras humanas en áreas naturales es otra amenaza significativa para el quebrantahuesos (Margalida 2016). Las colisiones con tendidos eléctricos y aerogeneradores representan una causa importante de mortalidad para las aves de gran tamaño como los buitres. Las líneas eléctricas, especialmente las que no están adecuadamente aisladas y señaladas, son un riesgo grave tanto por electrocuciones como por colisiones, respectivamente. En áreas de alta actividad de aves carroñeras, los tendidos eléctricos sin las medidas de protección adecuadas pueden convertirse en trampas mortales (Margalida et al. 2008a, Guil et al. 2011, Krüger et al. 2015).

En cuanto a los parques eólicos, aunque representan una fuente de energía renovable importante (Herbert et al. 2007), su instalación en zonas de alta biodiversidad puede tener consecuencias negativas para las especies de aves. Los aerogeneradores suelen ubicarse en áreas montañosas y ventosas, que coinciden con los hábitats del quebrantahuesos y otras especies de buitres. Las colisiones con las aspas de los aerogeneradores causan muertes frecuentes entre las aves que utilizan estas zonas para volar, alimentarse o nidificar (De Lucas et al. 2012, Reid et al. 2015, Vignali et al. 2021).

Para mitigar estos impactos, se han desarrollado medidas como la señalización de tendidos eléctricos, la modificación de los cables para hacerlos más visibles (Jenkins et al. 2010, Bernardino et al. 2019), y la parada selectiva de los aerogeneradores con mayor tasa de mortalidad (De Lucas et al. 2012). No obstante, estas soluciones no se aplican de manera uniforme, y la construcción de nuevas infraestructuras sigue aumentando el riesgo de colisiones (Krüger & Amar 2022).

3. Reducción de fuentes de alimento

A lo largo de los siglos, la especie se ha beneficiado de la abundancia de cadáveres de ungulados en zonas rurales y montañosas. Sin embargo, en las últimas décadas, esta fuente de alimento ha disminuido debido a cambios en las prácticas ganaderas (Ruiz-Mirazo 2011, Marini et al. 2011).

La modernización de la ganadería ha reducido la presencia de animales muertos en los campos (Ruiz-Mirazo 2011), sumado a las restricciones impuestas por la normativa sanitaria en orden de disminuir riesgos de transmisión de enfermedades (Margalida 2016). Aunque se han habilitado puntos de alimentación suplementaria para aves necrófagas en ciertas áreas, estos no siempre son suficientes ni están bien distribuidos geográficamente. Además, estos puntos de alimentación también traen asociadas desventajas que hay que considerar (creación de dependencia, alteración de movimientos, favorecer a otras especies no objetivo y riesgo sanitario) (Cortés-Avizanda 2008). La menor

disponibilidad de carroña obliga al quebrantahuesos y otras especies necrófagas a desplazarse mayores distancias en busca de alimento, lo que incrementa el riesgo de colisiones con infraestructuras o de envenenamiento al consumir cadáveres contaminados (Monsarrat et al. 2013, López-López et al. 2014, Genero 2017).

En cuanto a los ungulados silvestres, como cabras montesas y rebecos, sus poblaciones han aumentado en diversas áreas de la península ibérica en las últimas décadas, en parte debido a la reducción de sus depredadores naturales y a cambios en el manejo del territorio (Acevedo et al. 2011, Valente et al. 2020). Este incremento podría beneficiar al quebrantahuesos al proporcionar una mayor disponibilidad de restos para su alimentación. Sin embargo, la clave está en garantizar una gestión cinegética eficaz, que incluya el uso de munición libre de plomo (Clark & Scheuhammer 2003, Bassi et al. 2021), y depositando los restos en zonas accesibles tras la jornada de caza o en puntos específicos de alimentación para aves necrófagas, como los puntos de depósito de restos cinegéticos (Jackson et al. 2008). Esta práctica no solo reduce la exposición al plomo, que representa un riesgo importante para la salud de estas aves (Plaza & Lambertucci 2019), sino que también asegura un suministro constante de carroña.

4. Persecución directa

A pesar de las medidas de conservación implementadas en las últimas décadas, la persecución directa sigue siendo una amenaza significativa para los buitres, aunque con una incidencia decreciente en comparación con épocas anteriores. Durante los años ochenta, el disparo intencionado era una práctica habitual, siendo responsable de la mayor parte de las muertes documentadas, lo que llevó a un declive considerable en muchas poblaciones (Margalida 2016). Si bien las políticas de protección y la concienciación pública han logrado reducir este tipo de mortalidad, aún persisten incidentes aislados que afectan negativamente al quebrantahuesos (Margalida 2016).

5. Perturbaciones humanas

Las perturbaciones humanas alrededor de las áreas de nidificación representan una amenaza significativa para el éxito reproductor de las rapaces (Perona et al. 2019), incluyendo al quebrantahuesos. Actividades humanas como las batidas de caza, maniobras militares, vuelos a baja altitud, prácticas forestales y la construcción de infraestructuras afectan negativamente a las parejas reproductoras, causando frecuentemente el abandono de los nidos y, en consecuencia, el fracaso reproductor (Hiraldo et al. 1979, Layna & Rico 1991, Arroyo & Razin 2006, Margalida 2016).

6. Contaminación química

La contaminación química representa otra amenaza relevante para los buitres, incluido el quebrantahuesos. El uso de insecticidas organoclorados y bifenilos policlorados (PCBs), así como la intoxicación por plomo proveniente de fragmentos de munición de caza, son factores que pueden afectar la salud de las poblaciones (Antor et al. 2005, Margalida 2016). El plomo, en particular, ha mostrado ser una causa significativa de mortalidad en la especie. La exposición al plomo ocurre principalmente a través de la ingestión de restos de presas cazadas con munición de plomo. Este metal pesado se acumula en los tejidos de las aves, afectando sus funciones biológicas y pudiendo causar la muerte (Hernández & Margalida 2009).

Estudios han evidenciado un aumento en la carga de contaminantes organoclorados en los cadáveres de quebrantahuesos desde los años noventa, lo que refleja la persistencia de estos compuestos tóxicos en el ambiente, a pesar de su regulación (Margalida 2016).

7. Competencia interespecífica

El buitre leonado, al ser más numeroso y menos selectivo en cuanto a los lugares donde anida, puede desplazar a las parejas de quebrantahuesos hacia zonas menos adecuadas para la cría, lo que puede afectar el éxito reproductor de la especie (Margalida 2016).

8. Pérdida y fragmentación de hábitat

La pérdida y fragmentación del hábitat es otra amenaza crítica que afronta el quebrantahuesos (Krüger et al. 2015). Esta especie requiere grandes territorios con zonas rocosas donde pueda anidar, así como áreas circundantes que le proporcionen suficiente alimento (Margalida 2016). Sin embargo, el aumento de la actividad humana en zonas montañosas, incluyendo la construcción de infraestructuras, el desarrollo turístico y la expansión de actividades recreativas, ha alterado significativamente el hábitat natural del quebrantahuesos (Perona et al. 2019, Lyu et al. 2024).

La fragmentación del hábitat no solo reduce la cantidad de territorio disponible, sino que también aumenta el aislamiento entre las diferentes poblaciones de la especie, limitando los intercambios genéticos necesarios para mantener una metapoblación sana y viable. Este aislamiento puede conducir a problemas de consanguinidad y a una disminución de la diversidad genética, lo que incrementa la vulnerabilidad de la especie a enfermedades y a cambios ambientales (Godoy et al. 2004, Zou et al. 2021).

9. Cambio climático

Además, el cambio climático representa una amenaza emergente para el hábitat del quebrantahuesos (Figura 1.21). Las alteraciones en los patrones de precipitación y temperatura pueden modificar la disponibilidad de recursos y

afectar a los ecosistemas montañosos donde habita esta especie (Guisan et al. 2019). Eventos climáticos extremos, como olas de calor o sequías, aumentan la presión sobre las poblaciones de buitres, exacerbando los efectos de la pérdida de hábitat, la competencia por recursos y la fragmentación del territorio (Krüger et al. 2015, Guisan et al. 2019). La conservación de estas aves requiere, por tanto, integrar medidas que aborden tanto las actividades humanas como los impactos del cambio climático.

En conclusión, las amenazas que enfrenta el quebrantahuesos son múltiples y complejas, derivadas tanto de actividades humanas directas como de cambios ambientales. La combinación de estas amenazas pone en riesgo la viabilidad a largo plazo de esta especie única, lo que hace imprescindible el desarrollo de estrategias de conservación integrales que incluyan la protección de su hábitat, la regulación estricta del uso de venenos, y la minimización de los impactos de infraestructuras humanas en las áreas donde habita (Ogada et al. 2012).



Figura 1.21. Quebrantahuesos en la nieve pirenaica. Autor: Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos.

1.6.2. Proyectos de reintroducción

Los proyectos de reintroducción del quebrantahuesos (Figura 1.22) han sido fundamentales en los esfuerzos para restaurar sus poblaciones en áreas donde la especie había desaparecido, tanto en Europa como en otras partes del mundo. Estos programas, impulsados por la necesidad de revertir el declive de la especie a nivel global, han requerido la combinación de un profundo conocimiento ecológico, un enfoque multidisciplinar y una colaboración internacional (Vulture Conservation Foundation 2024b).

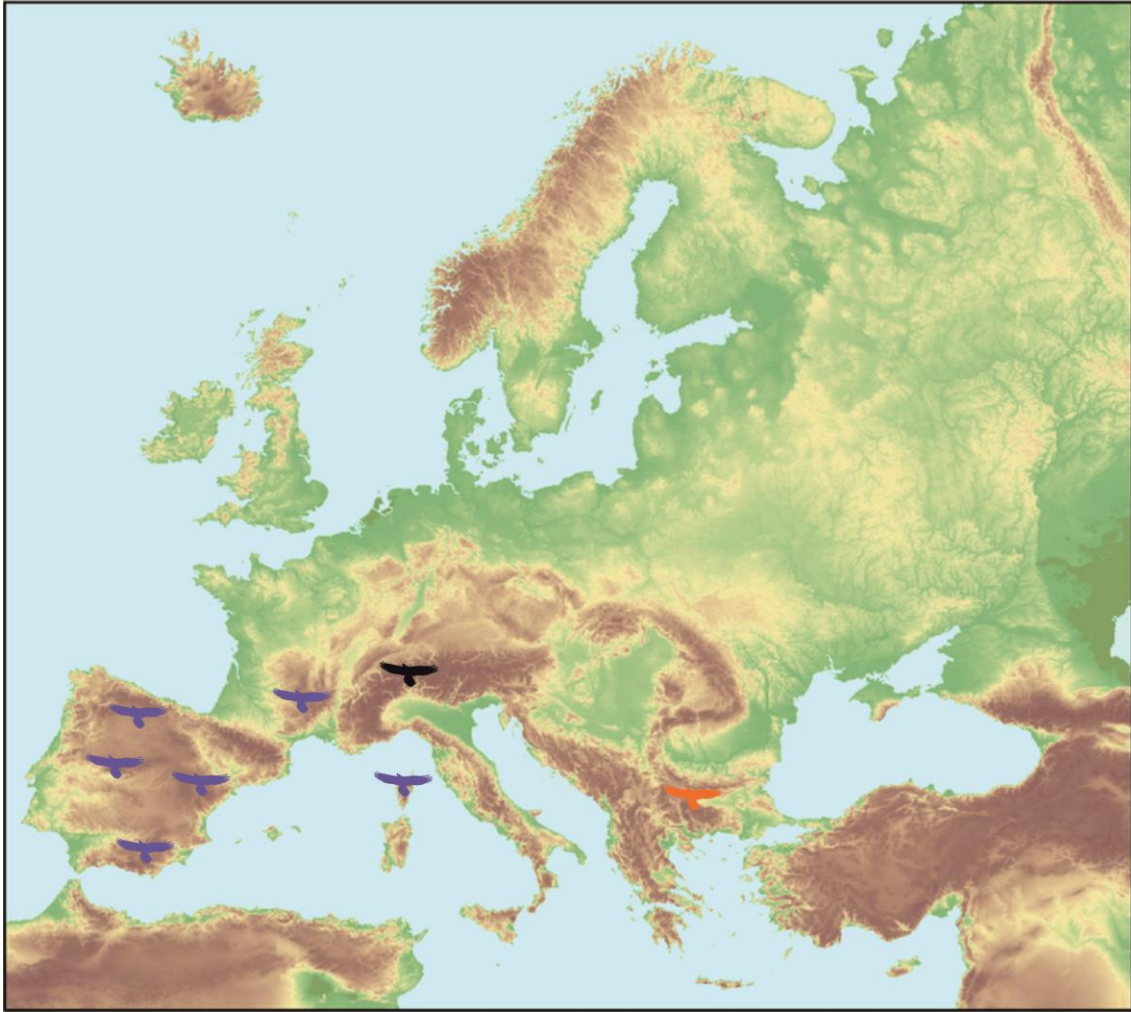


Figura 1.22. Reintroducciones de quebrantahuesos llevadas a cabo en Europa. En morado: reintroducciones en curso; en negro: reintroducciones finalizadas; en naranja: reintroducciones previstas. (Las reintroducciones referentes a Sierra de Cazorla y Parque Nacional de Sierra Nevada se incluyen juntas como parte de la reintroducción en Andalucía).

El quebrantahuesos, debido a su especialización ecológica y a la presión antropogénica, sufrió una significativa reducción poblacional en toda Europa, llegando a extinguirse en los Alpes a principios del siglo XX (Schaub et al. 2024). En respuesta, se lanzaron los primeros proyectos de reintroducción en la década de 1980, con el programa pionero en los Alpes, que ha sido uno de los más exitosos a nivel mundial. Gracias a estos esfuerzos, se ha logrado establecer una

población estable en los Alpes, con casos documentados de reproducción exitosa en libertad (Schaub et al. 2024).

En la península ibérica, algunos de los proyectos más destacados han sido la reintroducción de la especie en Andalucía, en Picos de Europa y, más recientemente, en la Sierra de Gredos. El proyecto de reintroducción pionero en la península ibérica fue el realizado en Andalucía, concretamente en la Sierra de Cazorla, cuyos esfuerzos comenzaron en 2006 (Margalida & Martínez 2020). Más tarde, la Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos comenzó a reintroducir ejemplares en Picos de Europa en 2010, donde ya se ha logrado la reproducción en libertad (Margalida & Martínez 2020), y su éxito ha motivado la expansión de estas iniciativas hacia Gredos, donde las liberaciones comenzaron en 2022. Además, iniciativas similares se han llevado a cabo en otras regiones, como en Córcega, donde las poblaciones han sido reforzadas con individuos criados en cautividad o trasladados desde otras áreas (Llopis & Frey 2005, Margalida 2016). Estos proyectos han proporcionado un marco valioso para la investigación científica y para la mejora de las estrategias de conservación.

Los proyectos de reintroducción del quebrantahuesos han logrado avances significativos en términos de recuperación poblacional (Margalida & Martínez 2020), pero también han enfrentado una serie de desafíos. El éxito de estos programas no se mide únicamente por la liberación de individuos, sino también por su capacidad para establecer poblaciones autosuficientes a largo plazo (Jones

2004). Del mismo modo, estos proyectos no solo buscan restaurar las poblaciones locales, sino también fomentar la conectividad entre poblaciones a través de corredores ecológicos que permitan el intercambio genético y el fortalecimiento de la metapoblación (Stacey 2018).

En Picos de Europa, desde 2010, se han liberado un total de 51 individuos, de los cuales 35 siguen vivos actualmente. Dentro de este grupo, se encuentran 8 ejemplares que forman parte de las 4 unidades reproductoras establecidas en la región. Además, se han registrado 3 pollos nacidos en libertad que ya han volado en el área de Picos de Europa. En cuanto a Sierra de Gredos (Sistema Central), se han liberado 9 individuos desde 2022, de los cuales 8 siguen vivos (Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos 2024).

La ciencia detrás de estos proyectos ha evolucionado enormemente en las últimas décadas. Los avances en técnicas de monitoreo, como el uso de radiotransmisores y sistemas de GPS, han permitido seguir de cerca a los individuos liberados, proporcionando datos valiosos sobre sus movimientos, comportamiento y supervivencia (Margalida et al. 2020). Estos datos, junto con el desarrollo de modelos matemáticos, han sido esenciales para ajustar y mejorar las estrategias de manejo (Margalida et al. 2020).

Sin embargo, aún existen lagunas de conocimiento. En algunas áreas, como en las zonas de reintroducción recientes, la supervivencia y reproducción de los individuos liberados no ha sido estudiada en detalle, lo que dificulta una evaluación precisa del éxito a largo plazo. A medida que los proyectos avanzan, es crucial seguir investigando los factores que afectan la adaptación de las aves a su nuevo entorno, así como las amenazas emergentes como el cambio climático (Subedi et al. 2022).

A pesar de estos avances, el quebrantahuesos sigue siendo una especie en peligro en España (Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero) y en muchas otras partes de su rango de distribución global (BirdLife International 2021).

1.6.3. Tecnología aplicada a la conservación del quebrantahuesos

El estudio del movimiento animal, especialmente en aves, ha captado la atención de naturalistas y científicos, acumulando una vasta cantidad de datos sobre diferentes especies y regiones geográficas. Para integrar esta información, surgió la "ecología del movimiento" (Nathan et al. 2008), cuyo objetivo es desarrollar una teoría integral sobre las causas, mecanismos y consecuencias del movimiento animal. Las tecnologías de seguimiento individual, como el radioseguimiento, los transmisores satelitales y los geolocalizadores, han sido clave para esta disciplina

emergente (López-López 2016), las cuales continúan desarrollándose para reducir el peso e incrementar la información recogida.

A lo largo de las décadas, se han perfeccionado varios dispositivos de seguimiento. Desde los primeros transmisores de radio (Figura 1.23) en la década de 1950 (Lemunyan et al. 1959, Cochran & Lord 1963), hasta los transmisores satelitales en los años 80 (Fuller et al. 1984), estas tecnologías han permitido el seguimiento remoto y a escala global de aves, como el quebrantahuesos. Los avances continuaron con la introducción de geolocalizadores en los 90, que calculan la posición basándose en la luz solar (Bridge et al. 2016), y más recientemente, los dataloggers, capaces de recopilar miles de ubicaciones diarias con alta precisión y que integran sensores adicionales como acelerómetros, temperatura o incluso cámaras (Cooke et al. 2004, Kays et al. 2015). Estos avances tecnológicos han revolucionado la ecología del movimiento, marcando una "edad dorada" para el estudio de las aves (López-López 2016).



Figura 1.23. Radioseguimiento de quebrantahuesos pertenecientes al proyecto de reintroducción en Picos de Europa. Autor: Javier Gil.

La tecnología ha tenido un papel decisivo en la conservación del quebrantahuesos, proporcionando datos fundamentales para su protección. El uso de transmisores GPS ha permitido monitorear sus rutas de vuelo (Gil et al. 2014), identificar áreas de alimentación clave (Margalida et al. 2016) y cartografiar sus zonas de dispersión juvenil (Margalida et al. 2013). Estos dispositivos son esenciales para detectar amenazas como el uso de venenos, colisiones con infraestructuras humanas (Vignali et al. 2021) y evaluar la eficacia de los puntos de alimentación suplementaria (Margalida et al. 2016). Asimismo, se utilizan para monitorizar a los individuos liberados en programas de reintroducción, asegurando el seguimiento detallado de los ejemplares tras su liberación (Gil et al. 2014). Por ejemplo, en los Picos de Europa, el radioseguimiento y GPS (Figura

1.24) han permitido confirmar la formación de nuevas unidades reproductoras, proporcionando información crítica para la gestión de futuros proyectos.



Figura 1.24. Ejemplar de quebrantahuesos reintroducido en Picos de Europa equipado con emisor GPS y con transmisor de radio. Autora: Inmaculada Navarro.

Los avances recientes como el uso de big data e inteligencia artificial permiten un análisis más profundo de los movimientos y comportamientos de los individuos, optimizando los recursos de conservación (López-López 2016, Nathan et al. 2022). La capacidad de procesar grandes volúmenes de datos en tiempo real mejora la toma de decisiones en la gestión de la especie, facilitando la creación de estrategias de conservación basadas en modelos predictivos (Vignali et al. 2021).

En definitiva, el uso de tecnologías de seguimiento ha transformado la conservación del quebrantahuesos, integrando la ciencia del movimiento animal con aplicaciones prácticas que ayudan a garantizar la supervivencia de esta emblemática especie. Gracias a estas herramientas, se pueden ajustar de manera eficiente las estrategias de manejo y proteger al quebrantahuesos frente a amenazas tanto conocidas como emergentes.

1.7. Sobre la modelación matemática

Desde tiempos ancestrales, el ser humano ha tratado de desentrañar los misterios de la naturaleza y anticipar el comportamiento del entorno (Paxson 2012, Loewe & Blacker 2021). En las antiguas civilizaciones, los oráculos y chamanes buscaban señales en los cielos, los movimientos de los astros o las entrañas de los animales, tratando de predecir lo impredecible: el clima, la caza, las cosechas (Loewe & Blacker 2021). En cierto sentido, la ciencia moderna, ha heredado esta antigua aspiración de prever el futuro, pero ha sustituido los ritos y conjuros por modelos matemáticos y datos.

En este sentido, los modelos son mucho más que ecuaciones y algoritmos: son una forma de comprender cómo interactúan los componentes del mundo natural, y una forma de hacer frente a la incertidumbre inherente a estos sistemas. Son mapas hacia lo desconocido, una síntesis del conocimiento acumulado y una

ventana al futuro que, aunque imperfecta, permite atisbar cómo podrían evolucionar los sistemas en respuesta a las acciones humanas o a las fuerzas naturales (Costanza et al. 1993, Ladle & Whittaker 2011).

1.7.1. Modelos ecológicos

Los modelos ecológicos surgieron como herramientas para comprender las complejas interacciones entre los seres vivos y su entorno, y más importante aún, para predecir el futuro de estos sistemas dinámicos (Jørgensen et al. 1992, Costanza et al. 1993). En sus primeras fases, estos modelos eran relativamente simples, como los diagramas de redes tróficas o las ecuaciones de crecimiento poblacional propuestas por Malthus (Ehrlich & Lui 1997) y más tarde refinadas por Verhulst en su modelo logístico (Miner 1933). Con el tiempo, la ecología matemática ha evolucionado, y ahora los científicos, como modernos hechiceros, utilizan sofisticadas herramientas computacionales para analizar los flujos de energía y materia, las interacciones entre especies y los efectos del cambio climático (Allen 1975, Mace & Shorter 2000, Wiens et al. 2009, Subedi et al. 2022). Al igual que los antiguos augures (Figura 1.25), los ecólogos modernos también enfrentan la incertidumbre y el caos inherente a los sistemas naturales (Zeyer 2021). Aunque los métodos actuales son más precisos, el desafío sigue siendo el mismo: descifrar el código oculto de la naturaleza para hacer predicciones sobre el futuro. Como toda predicción, éstas no son perfectas; los modelos se basan en supuestos y datos limitados, y al igual que los brujos de antaño, se debe aceptar

que las sorpresas y lo impredecible forman parte de la naturaleza misma del mundo vivo (Zeyer 2021).



Figura 1.25. Ilustración de un augur de la Antigua Roma. Fuente: Shutterstock

Los modelos ecológicos son representaciones simplificadas de los sistemas naturales, creadas con el fin de comprender mejor las complejas relaciones entre los organismos y su entorno, así como predecir el comportamiento de estos sistemas a lo largo del tiempo (Guisan et al. 2017). En esencia, un modelo ecológico traduce el conocimiento empírico de la naturaleza en ecuaciones matemáticas, gráficos o simulaciones computacionales, permitiendo a los científicos analizar fenómenos como la dinámica poblacional, la dispersión de especies, la competición por recursos o los efectos de la meteorología sobre las especies (Jørgensen & Bendoricchio 2001). Estos modelos combinan datos empíricos con hipótesis sobre cómo interactúan los componentes de un ecosistema, desde individuos hasta comunidades enteras, para ofrecer una

imagen coherente de los posibles futuros de estos sistemas. Aunque simplifican una realidad compleja y multifacética, los modelos ecológicos son herramientas poderosas que permiten evaluar distintos escenarios y tomar decisiones informadas en la gestión y conservación de los recursos naturales (Liu et al. 2008, Guisan et al. 2017).

Existe una gran variedad de tipos de modelos ecológicos que se utilizan para comprender y predecir las dinámicas de los ecosistemas. Por ejemplo, los Modelos de Población Integrados (IPMs) han ganado popularidad en la ecología moderna. Estos modelos combinan datos demográficos detallados y funciones ecológicas, integrando información sobre el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de individuos dentro de una población. Los IPMs son cruciales para comprender la dinámica poblacional a largo plazo y evaluar el impacto de factores como el cambio climático o las perturbaciones humanas en las poblaciones de especies vulnerables (Kéry & Schaub 2012). También existen Modelos de Dinámica de Poblaciones, como el modelo de Lotka-Volterra, que describen la relación depredador-presa, fundamental para comprender la regulación de estas especies (Wangersky 1978).

Dentro de esta gran variedad de modelos, la aproximación bayesiana en los modelos ecológicos cobra especial importancia. Esta aproximación se basa en la teoría de la probabilidad para realizar inferencias sobre parámetros desconocidos (Kéry & Schaub 2012). A diferencia de los métodos frecuentistas, que tratan la

probabilidad como una frecuencia de eventos en un experimento repetido, el enfoque bayesiano interpreta la probabilidad como un grado de creencia subjetiva sobre un parámetro (Jiménez 2017). Esto permite a los investigadores incorporar información previa, o "priors", en sus modelos, actualizándola a medida que se recopilan nuevos datos para obtener estimaciones más precisas y robustas (Kéry & Schaub 2012).

Los modelos bayesianos en ecología se dividen en dos componentes principales: el proceso ecológico y el proceso observacional. El proceso ecológico describe la dinámica real de las poblaciones y cómo interactúan con su entorno, mientras que el proceso observacional se refiere a cómo se recogen y analizan los datos sobre estas poblaciones (Jiménez 2017) (Figura 1.26). Estos modelos permiten integrar múltiples fuentes de información y manejar la incertidumbre, ofreciendo un marco robusto para estimar parámetros demográficos y evaluar intervenciones de conservación (Kéry & Schaub 2012, Margalida et al. 2020).

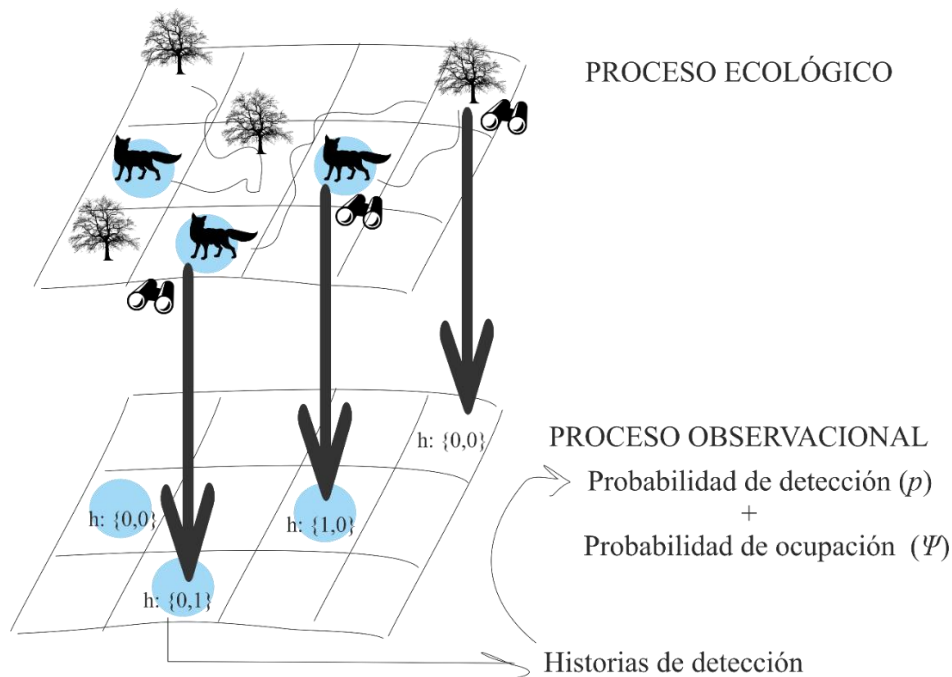


Figura 1.26. Esquema de muestro de un mamífero. Círculos azules: espacios ocupados por la especie; h = historia de detección de dos eventos de muestro, donde 1 es presencia y 0 ausencia de detección. Algunos individuos no son detectados pese a que ocupan el sitio, lo que se denomina detectabilidad imperfecta (Andrade-Ponce et al. 2021).

Los modelos bayesianos son fundamentales en el manejo de la incertidumbre en estudios ecológicos. Este enfoque probabilístico permite integrar datos de diversas fuentes y evaluar dinámicas poblacionales y el impacto de intervenciones de conservación, incluso con datos limitados. Gracias a su flexibilidad, los modelos bayesianos son capaces de proporcionar estimaciones robustas sobre la probabilidad de éxito de diferentes estrategias de manejo, haciendo posible una toma de decisiones más informada y ajustada al riesgo (Kéry & Schaub 2012).

La precisión en las estimaciones poblacionales es fundamental para la toma de decisiones en la gestión de especies. Sin estimaciones adecuadas y su correspondiente evaluación de precisión, los gestores pueden tomar decisiones erróneas que comprometan la eficacia de las medidas implementadas (Pollock et

al. 2002). La evaluación robusta de las poblaciones antes y después de las intervenciones es esencial para medir su efectividad, alineándose con los principios de gestión adaptativa (Jiménez 2017). Por lo tanto, emplear métodos confiables en las estimaciones poblacionales y sus parámetros, como la supervivencia, es crucial para asegurar el éxito de las estrategias de conservación.

1.7.2. Modelos biogeográficos

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los organismos en el espacio geográfico y cómo dicha distribución cambia a lo largo del tiempo (Brown & Lomolino 1998). Se centra en comprender los patrones de diversidad y abundancia de especies en distintos ecosistemas y escalas espaciales. Desde sus inicios en el siglo XIX ha abordado aspectos como la dispersión, colonización, extinción y cómo factores geológicos, climáticos y evolutivos moldean la distribución de la vida en la Tierra (Lomolino et al. 2004).

Los modelos biogeográficos son herramientas clave en la conservación de especies, ya que permiten entender cómo factores geográficos, climáticos y antropológicos afectan la distribución y abundancia de la fauna y la flora. Estos modelos son útiles para predecir cambios en la distribución de especies debido a fenómenos como el calentamiento global o la transformación de hábitats, ayudando a identificar áreas prioritarias para su conservación (Subedi et al. 2022,

López-Ramírez et al. 2024). Además, ofrecen un marco que facilita el análisis de la conectividad de hábitats (Pulido-Pastor et al. 2021) y el potencial de colonización de nuevas áreas por especies amenazadas (Barbosa & Real 2010).

Los modelos biogeográficos no solo predicen cambios futuros en la distribución de especies, sino que también permiten evaluar la efectividad de las estrategias de conservación a largo plazo. Al integrar datos geospaciales y ambientales, estos modelos ayudan a planificar redes de áreas protegidas y a anticipar desplazamientos o extinciones locales (Li et al. 1999, Real et al. 2009). En el contexto del cambio climático y la creciente fragmentación del hábitat, estos modelos son esenciales para priorizar esfuerzos de conservación y fomentar la resiliencia de los ecosistemas (Subedi et al. 2022).

1.7.3. Modelación aplicada a la conservación de especies

En el ámbito de la conservación de especies, la modelación ha emergido como una herramienta indispensable para comprender y predecir la dinámica de las poblaciones, identificar zonas de hábitat adecuadas, analizar las amenazas que enfrentan y evaluar la efectividad de las estrategias de conservación (Schuwirth et al. 2019). Gracias a la capacidad de integrar datos provenientes de múltiples fuentes (biológicos, ambientales, climáticos, entre otros), los modelos matemáticos ofrecen una visión holística de los factores que influyen sobre una

especie, proporcionando un marco sólido para la toma de decisiones informadas (Marcot et al. 2006, Franklin 2013).

Entre los beneficios más destacados que la modelación aporta a la conservación de especies, se encuentran los siguientes:

- **Identificación de zonas prioritarias para la conservación:** Los modelos espaciales biogeográficos permiten identificar áreas donde las condiciones ambientales resultan óptimas para una especie, lo que facilita la concentración de los esfuerzos de conservación en zonas con mayor potencial para mantener poblaciones viables. Esto es crucial para la creación y gestión de reservas naturales o la planificación de corredores ecológicos (Real et al. 2009, López-Ramírez et al. 2024).
- **Proyecciones de futuro:** La modelación también permite simular escenarios futuros para evaluar cómo el cambio climático y otras alteraciones ambientales podrían afectar aspectos críticos de la biología de las especies. Estas proyecciones son vitales para anticipar posibles impactos y tomar medidas preventivas que mitiguen sus efectos (Subedi et al. 2022).
- **Evaluación de riesgos y amenazas:** Al evaluar la vulnerabilidad de las poblaciones frente a amenazas como el envenenamiento o las colisiones con infraestructuras, los modelos pueden orientar intervenciones específicas, como

diseñar estrategias de mitigación para cada clase de edad o implementar políticas más eficaces de prevención (Reid et al. 2015).

- **Monitoreo y gestión adaptativa:** La modelación proporciona un marco para la gestión adaptativa, en el que las estrategias de conservación se ajustan y mejoran continuamente a medida que se recopilan nuevos datos. Este enfoque flexible permite responder de manera dinámica a los cambios en el entorno o en el estado de la población, optimizando las intervenciones de conservación a largo plazo (Margalida et al. 2020, Navarro et al. 2024a, Navarro et al. 2024b).

1.7.4. Modelación aplicada a la conservación del quebrantahuesos

La conservación del quebrantahuesos no es solo un esfuerzo científico, es un acto de profundo compromiso con la protección de una especie única, majestuosa y esencial para los ecosistemas de montaña. Para quienes trabajamos en su estudio, la protección del quebrantahuesos es una causa personal, pues representa la supervivencia de una criatura que ha evolucionado en equilibrio con su entorno durante milenios. En un mundo cada vez más alterado por la actividad humana, el quebrantahuesos no solo es un testigo silencioso de ese cambio, sino también un símbolo de esperanza para aquellos que aún creen en la posibilidad de revertir la pérdida de biodiversidad.

El uso de modelos no es solo una herramienta técnica para la gestión del quebrantahuesos, sino una forma de comprender mejor su comportamiento, su interacción con el entorno y las amenazas que lo acechan (Bretagnolle et al. 2004, Margalida et al. 2008a, Colomer et al. 2020, Margalida et al. 2020). Recientemente, Estrada et al. (2025) han mostrado cómo los modelos de favorabilidad vinculados a parámetros reproductivos pueden mejorar significativamente las acciones de gestión y conservación en aves carroñeras amenazadas, subrayando la relevancia de integrar múltiples dimensiones ecológicas en el análisis. El quebrantahuesos tiene unas necesidades ecológicas muy particulares: depende de vastas áreas de montaña, de la disponibilidad de carroña (Margalida et al. 2008b), y de la estabilidad de estos ecosistemas. Cualquier alteración inducida por actividades humanas o por los efectos del cambio climático, puede tener consecuencias devastadoras (Krüger et al. 2015, Subedi et al. 2022). Esta tesis, a través de la modelación, busca ofrecer una visión detallada de estos procesos, con la esperanza de que contribuya a proteger esta especie.

En un escenario de crisis global de biodiversidad, en el que las especies desaparecen a un ritmo alarmante (Ceballos et al. 2010), el quebrantahuesos está en una encrucijada. Necesita más que buenas intenciones o medidas a corto plazo (Driscoll et al. 2018). Precisa de conservación informada, basada en datos sólidos y en una comprensión profunda de su ecología (Margalida et al. 2020). Los modelos no solo ayudan a entender el presente, sino también a predecir posibles futuros (López-Ramírez et al. 2024). Permiten simular cómo podrían afectar los

cambios en la disponibilidad de alimento, el impacto del calentamiento global, o incluso la presión humana, y a partir de ahí, trazar estrategias que aseguren su viabilidad (Krüger et al. 2015, Colomer et al. 2020, Subedi et al. 2022).

Además, uno de los aspectos más cruciales de la modelación aplicada al quebrantahuesos es su capacidad para integrar los efectos del clima a gran escala en la biología reproductiva de la especie. En un contexto de cambio climático, las alteraciones en los patrones meteorológicos están afectando la disponibilidad de recursos y las condiciones adecuadas para la reproducción (Subedi et al. 2022).

Al examinar la relación entre los índices macroclimáticos y los parámetros reproductivos, la modelación permite una aproximación, con meses de antelación, al efecto que las condiciones ambientales pueden tener sobre la reproducción de la especie. Esto no solo permitirá anticipar problemas potenciales, sino también tomar decisiones de gestión proactivas y adaptativas que optimicen las oportunidades reproductivas y maximicen las tasas de éxito (Navarro et al. 2024b). Este enfoque es vital para una especie tan dependiente de su entorno como el quebrantahuesos, donde los cambios en los ciclos climáticos pueden determinar su viabilidad a largo plazo.

Otro aspecto crucial en la conservación del quebrantahuesos es el estudio de la supervivencia de las poblaciones, especialmente en áreas clave como el Pirineo Aragonés, donde se encuentra una población donante fundamental para futuros proyectos de reintroducción (Colomer et al. 2020). La supervivencia de los

individuos es un parámetro demográfico esencial, ya que determina la estabilidad y crecimiento de la población (Navarro et al. 2024a). Si la tasa de supervivencia es baja, incluso con un éxito reproductivo alto podría no ser suficiente para asegurar la viabilidad de la especie a largo plazo (Margalida et al. 2020).

Lo que realmente hace relevante a esta tesis es que en muchas ocasiones las decisiones políticas no se basan en la ciencia (Wallace & Jago 2017, Driscoll et al. 2018). El quebrantahuesos ha sido testigo de políticas que, sin una base científica clara, han puesto en riesgo su supervivencia. Un ejemplo claro de esto es la implementación de normativas sanitarias en Europa que restringieron la disposición de cadáveres de ganado en el medio natural tras la crisis de las "vacas locas" (apartado 1.3.1.). Con la modelación matemática, se dispone de una oportunidad de generar información robusta y fiable que pueda influir directamente en la toma de decisiones (Liu et al. 2008, Campbell 2015). Este estudio busca precisamente dar voz a los datos, proporcionar herramientas que garanticen que las decisiones de conservación estén respaldadas por la mejor ciencia posible, y que no se dejen llevar por intereses políticos o económicos que no contemplan el valor irremplazable de esta especie.

Mi intención es que este trabajo, y los modelos que he desarrollado, ayude a trazar un futuro en el que los quebrantahuesos puedan seguir surcando los cielos de las montañas, alimentándose y reproduciéndose en armonía con su entorno. Porque la conservación del quebrantahuesos no es solo preservar una especie, es

defender la integridad de nuestros paisajes naturales, y en última instancia, la propia capacidad humana de coexistir con el mundo natural, creando una sinergia (Figura 1.27).



Figura 1.27. Quiteria sobrevolando el Lago Ercina, en Picos de Europa. Autor: Javier Gil.

1.8. Objetivos / Objectives

El presente trabajo se enmarca en la urgente necesidad de desarrollar estrategias de conservación efectivas para asegurar la viabilidad a largo plazo del quebrantahuesos en la península ibérica, especialmente en un contexto de crisis de biodiversidad. La tesis tiene los siguientes objetivos principales:

1. Desarrollar un modelo ambiental que identifique zonas favorables para el quebrantahuesos en España, integrando variables espaciales, climáticas, antrópicas y de usos del suelo, para conocer cuáles son las áreas más importantes para la especie y, de este modo, identificar las zonas óptimas para su reintroducción y gestión.
2. Determinar el área de campeo y de uso del espacio de ejemplares marcados de quebrantahuesos en diferentes territorios y bajo diferentes proyectos de conservación y reintroducción de la península ibérica, para comprender mejor sus requerimientos espaciales y para generar un mapa de conectividad entre los núcleos de población existentes para diseñar políticas de conservación que aseguren su bienestar. Este objetivo busca asegurar que las decisiones sobre el uso del suelo y el desarrollo de proyectos en su hábitat se basen en criterios científicos y ecológicos, priorizando la protección de los espacios que son vitales para la salud y la continuidad de las poblaciones de quebrantahuesos

3. Estudiar la supervivencia de los individuos de Pirineo Aragonés, una población donante de la especie, mediante métodos bayesianos.
4. Examinar la relación entre índices macroclimáticos y los parámetros reproductivos del quebrantahuesos utilizando métodos biogeográficos, con el fin de crear una herramienta que permita aproximarnos, con meses de antelación, al efecto que las condiciones ambientales pueden tener sobre la reproducción de la especie, y así tomar decisiones de gestión más acertadas.
5. Promover la implementación de estrategias de conservación del quebrantahuesos que se basen en evidencia científica sólida, evitando acciones por parte de los gestores que carezcan de fundamento científico.

Esta investigación tiene el potencial de contribuir significativamente al conocimiento científico y a la conservación práctica de una de las especies más amenazadas de la avifauna europea. La integración de diferentes metodologías en este contexto permitirá generar herramientas que puedan ser utilizadas tanto por gestores ambientales como por entidades no gubernamentales en la implementación de medidas de conservación más efectivas. La protección del quebrantahuesos no solo es vital para la biodiversidad, sino que también enriquece nuestro patrimonio natural y cultural, recordando la importancia de actuar en conjunto por un futuro sostenible.

The present thesis addresses the urgent need to develop effective conservation strategies to ensure the long-term viability of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in the Iberian Peninsula, especially within the context of a biodiversity crisis. This thesis has the following main objectives:

1. To develop an environmental model to identify favorable areas for the Bearded Vulture in Spain, integrating spatial, climatic, anthropogenic, and land use variables to pinpoint optimal zones for its reintroduction and management.
2. To determine the home range and spatial use of tagged Bearded Vultures in different territories and under various conservation and reintroduction projects within the Iberian Peninsula, in order to better understand their spatial requirements and generate a connectivity map between existing population nuclei. This will help design conservation policies that ensure their welfare. This objective seeks to ensure that decisions regarding land use and the development of projects in their habitat are based on scientific and ecological criteria, prioritizing the protection of spaces vital to the health and continuity of Bearded Vulture populations.
3. To study the survival of individuals from the Aragonese Pyrenees, a donor population of the species, using Bayesian methods.

4. To examine the relationship between macroclimatic indices and the reproductive parameters of the Bearded Vulture using biogeographic methods, aiming to create a tool that predicts, months in advance, the impact of environmental conditions on the species' reproduction. This will enable more informed management decisions.
5. To promote the implementation of conservation strategies for the Bearded Vulture that are based on solid scientific evidence, avoiding actions by managers that lack scientific foundation.

This research has the potential to significantly contribute to scientific knowledge and the practical conservation of one of the most threatened bird species in Europe. The integration of different methodologies in this context will provide tools that can be used by both environmental managers and non-governmental organizations to implement more effective conservation measures. The protection of the Bearded Vulture is not only vital for biodiversity but also enriches our natural and cultural heritage, underscoring the importance of collective action for a sustainable future.

1.9. Hipótesis/Hypotheses

A continuación, se presentan las hipótesis asociadas a cada uno de los objetivos específicos desarrollados en este trabajo:

- Hipótesis 1 (modelo ambiental): El análisis pormenorizado de variables ambientales (climáticas, topográficas y de uso del suelo), permite delimitar áreas de alta favorabilidad para el quebrantahuesos, proporcionando una base sólida para la planificación de acciones de reintroducción y conservación de la especie.
- Hipótesis 2 (área de campeo y conectividad): El seguimiento de individuos concretos mediante dispositivos GPS-GSM, combinado con el uso de modelos espaciales, permite identificar áreas de conectividad funcional entre núcleos poblacionales que pueden resultar clave. Estas zonas resultan fundamentales para garantizar el flujo genético y la viabilidad a largo plazo de las poblaciones de quebrantahuesos.
- Hipótesis 3 (supervivencia): La supervivencia de los individuos del Pirineo Aragonés puede estimarse con precisión mediante modelos bayesianos, aportando información crucial para evaluar los efectos de las extracciones y reintroducciones, diferenciando según clases de edad.

- Hipótesis 4 (reproducción y macroclima): Existe una relación significativa entre los índices macroclimáticos y los parámetros reproductores del quebrantahuesos, lo que permite anticipar posibles variaciones en el éxito reproductivo en función de condiciones ambientales a gran escala.
- Hipótesis 5 (aplicación a la gestión): La integración de los distintos modelos desarrollados (ambientales, de conectividad, de supervivencia y de respuesta al clima) en los procesos de toma de decisiones puede contribuir a optimizar la planificación y ejecución de estrategias de conservación, permitiendo que esta sea informada, precisa y proactiva. Esta aproximación basada en la evidencia contribuiría a mejorar la eficacia de las estrategias de conservación del quebrantahuesos, facilitando la identificación de prioridades, la evaluación de riesgos y la optimización de recursos. Además, proporciona herramientas transferibles a otros programas de conservación de especies amenazadas, reforzando el enfoque adaptativo y multidimensional necesario ante escenarios de cambio global.

The following are the hypotheses associated with each of the specific objectives addressed in this work:

- Hypothesis 1 (environmental model): A detailed analysis of environmental variables (climatic, topographic, and land use) allows the identification of areas with high favorability for the bearded vulture, providing a solid foundation for the planning of reintroduction and conservation actions for the species.
- Hypothesis 2 (home range and connectivity): The monitoring of specific individuals using GPS-GSM devices, combined with spatial modeling, enables the identification of functional connectivity areas between population nuclei that may be critical. These zones are essential to ensure gene flow and the long-term viability of bearded vulture populations.
- Hypothesis 3 (survival): The survival of individuals from the Aragonese Pyrenees can be accurately estimated through Bayesian models, providing crucial information to assess the effects of extractions and reintroductions, while accounting for age classes.
- Hypothesis 4 (reproduction and macroclimate): There is a significant relationship between macroclimatic indices and the reproductive parameters of the bearded vulture, which allows the anticipation of possible variations in reproductive success based on large-scale environmental conditions.

- Hypothesis 5 (management application): The integration of the different models developed (environmental, connectivity, survival, and climate response) into decision-making processes can help optimize the planning and implementation of conservation strategies, making them more informed, precise, and proactive. This evidence-based approach would improve the effectiveness of conservation strategies for the bearded vulture by supporting priority identification, risk assessment, and resource optimization. Moreover, it provides transferable tools for other endangered species conservation programs, reinforcing the adaptive and multidimensional approach required in the face of global change scenarios.



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA





CAPÍTULO 2

*Enhancing conservation efforts: Leveraging species distribution models for the
Bearded Vulture in Spain*

*Mejorando los esfuerzos de conservación: Aprovechamiento de los modelos de
distribución de especies para el quebrantahuesos en España*

Este capítulo se basa en/ This chapter is based on:

Navarro, I., López-Ramírez, S., Real, R., Farfán, M. Á. & Muñoz, A. R. (2024).
Enhancing conservation efforts: Leveraging species distribution models for the
Bearded Vulture in Spain. *Submitted*.

2. Enhancing *conservation efforts: Leveraging species distribution models for the Bearded Vulture in Spain*

2.1. Abstract

Understanding the environmental factors that influence the distribution of species in their breeding areas is essential for developing effective conservation strategies. This study models the breeding distribution of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in mainland Spain, using spatio-environmental variables such as topography, climate, human activity, land use, lithology, and spatial factors. The most significant predictor was the spatial component, followed by the Topographic Wetness Index. Our model identified key breeding areas in the Pyrenees, Cantabrian Mountains, and parts of southern Spain, including Sierra de Cazorla, Sierra Nevada and Sierra de las Nieves. These regions are characterized by proximity to existing Bearded Vulture populations, moderate autumn precipitation, irrigated crops, and distance from highways. Our findings underscore the need to protect these areas from human activities such as the expansion of renewable energy infrastructures and mass tourism, which pose threats through habitat disturbance and turbine collisions. Additionally, ecological corridors are crucial for maintaining genetic exchange between populations, and supplementary feeding stations could enhance connectivity. By considering both spatial and environmental factors, this study provides essential

insights to inform conservation strategies and ensure the long-term survival of the Bearded Vulture in mainland Spain.

2.2. Introduction

Species distributions are dynamic, both in space and time, as individuals undertake daily, seasonal, and annual movements (Müller 1979). Changes in distribution are more pronounced at the boundaries of a species' range because environmental conditions are generally less favourable at the edges than in the centre, typically reducing individual density (Lomolino & Channell 1995, Castro et al. 2008). Over time, populations at the range margins may weaken or disappear (local marginal extinction) or be repopulated by individuals from other populations (colonization), generating specific dynamics at the distributional edges that continuously alter their shape (Eldredge 1995). Identifying the biotic (species' natural history, interactions with other species, individual mobility, among others), abiotic (temperature, precipitation, humidity, etc.), and anthropogenic (e.g distance to highways or distance to population centres) factors driving these changes is crucial for understanding the biogeographical responses of species to new scenarios, such as climate change or increased human disturbances (Filz 2014, López-Ramírez et al. 2024). These threats occur in mountain ecosystems, which harbour unique biodiversity and are particularly vulnerable (Scridel et al. 2018).

Changes in land use have led to a decline in extensive livestock farming, which is vital for mountain ecosystems (Pătru-Stupariu et al. 2020). Livestock farming is essential for the conservation of some vulture species, as these birds depend on domestic ungulates (such as sheep and goats) and wild ungulates (such as *Rupicapra* and *Capra*) for their diet (Margalida et al. 2018, Arrondo et al. 2023). Livestock, including sheep and cattle, not only rely on natural pastures but also help fertilize agricultural soils after harvesting (Lasanta et al. 2024). Therefore, the decline of livestock farming in mountain areas has made vultures particularly vulnerable (Oliva-Vidal et al. 2022). This vulnerability has led the development of recovery and reintroduction plans to ensure their survival, such as those for the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) and the Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*) (Margalida & Martínez 2020, Moreno-Opo et al. 2021). The loss of traditional livestock practices, combined with habitat destruction and changes in land use, has reduced the availability of food resources and suitable habitats for these birds. Consequently, conservation efforts are crucial to address these challenges and support the recovery of vulture populations nationwide (Moreno-Opo & Margalida 2014).

In Spain, the Bearded Vulture was reduced to a single stronghold in the Pyrenees over the past century, where it faced the risk of extinction. However, thanks to significant conservation efforts, both in situ and ex situ, the situation of the species has gradually improved (Margalida & Martínez 2020). These efforts have

not only strengthened the Pyrenean population but also supported the reintroduction and recovery of the species in other regions where it had disappeared. Conservation projects are currently underway in Asturias, Andalusia, Castilla y León, and Valencia (Margalida & Martínez 2020). Understanding which areas are most favourable for the Bearded Vulture, both historically and currently, is crucial for guiding these projects and ensuring their success in restoring the species to its former range.

To support conservation efforts, biogeographic modeling proves invaluable for targeting interventions and identifying both the most vulnerable areas and those of highest relevance for the species (Muñoz et al. 2005, Estrada et al. 2025). Species distribution models (SDMs) have become essential tools in biogeography, ecology, evolution, conservation biology, and climate change research. This importance is due to the abundance of environmental data available today and the sophisticated methods used for managing and analyzing this information (Guisan & Zimmermann 2000, Muñoz & Real 2006, Chamorro et al. 2021, Pulido-Pastor et al. 2021). SDMs estimate species' ecological needs by correlating their geographical distributions with various environmental predictors, allowing for the simulation of ecological processes and the prediction of species responses to environmental changes. A growing array of modeling techniques is now available to researchers, enhancing the accuracy and applicability of these models (Austin 2002, Elith et al. 2008, Sillero et al. 2021).

The vulture guild is extensively documented and studied by numerous researchers (Donázar et al. 1993, Chen et al. 2023, Kane et al. 2022, García-Macía et al. 2024), and their populations are rigorously monitored (Del Moral 2009a, Del Moral 2009b, De la Puente et al. 2007, Margalida & Martínez 2020). However, identifying their optimal breeding areas remains essential for developing effective conservation strategies and informing policy decisions. This paper focuses on the Bearded Vulture in Spain, which supports the majority of the European population (Margalida et al. 2020). The main objective of this study is to identify the most favourable breeding areas for the Bearded Vulture in peninsular Spain. By pinpointing these key areas, we aim to prioritize conservation efforts and ensure that resources are effectively allocated to protect and enhance the habitats crucial for the species' breeding success and long-term survival.

2.3. Materials and Methods

2.3.1. Study area

The area analyzed in this study is mainland Spain, which constitutes nearly 85% of the Iberian Peninsula, covering 493,518 km². Located in southwestern Europe, between the continents of Europe and Africa, and bordered by the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean, it represents a biogeographical unit of significant interest (Figure 2.1A). Situated around latitude 40°N, its diverse topography

contributes to a highly varied climate, with precipitation generally decreasing towards the east and south, and temperatures decreasing towards the north (Font 2000). Three main climatic regions can be identified: Atlantic, Mediterranean, and Inland (Capel 1981). The Atlantic region includes the entire northern coast and is characterized by mild winters, cool summers, and abundant, regular rainfall. The Mediterranean region covers the southern and eastern coasts, with hot, dry summers, mild winters, and annual rainfall seldom exceeding 500 mm. The Inland region experiences high summer temperatures, low winter temperatures, and irregular, scarce precipitation. Roughly three-quarters of mainland Spain is occupied by the vast Inner Plateau, with an average elevation of 760 m above sea level, surrounded by major mountain ranges (Figure 2.1B): the Pyrenees in the northeast (maximum elevation 3,404 m a.s.l.), the Cantabrian Mountains in the northwest (maximum elevation 2,648 m a.s.l.), the Iberian System in the central-eastern part (maximum elevation 2,313 m a.s.l.), the Central System in the center of the Inner Plateau, dividing it into northern and southern halves (maximum elevation 2,592 m a.s.l.), Sierra Morena in the central-southern part (maximum elevation 1,323 m a.s.l.), and the Baetic Mountains in the southeast, which include Sierra Nevada, the highest peak in mainland Spain at 3,478 m a.s.l. (Fischer 1902).



Figure 2.1. Location of mainland Spain on the European continent (A) and the main mountain ranges in peninsular Spain (B).

2.3.2. The species

The Bearded Vulture is a scavenging bird specializing in an osteophagous diet (Margalida 2008). It inhabits mountain ranges with steep terrain and rocky nesting sites, and forages in nearby plains and plateaus characterized by extensive open spaces and sparse vegetation (Ferguson-Lees & Christie 2001, Orta et al. 2020). Bearded Vultures are distributed across mountainous regions in Eurasia and Africa (Orta et al. 2020). Over the past century, its distribution has significantly declined due to both direct and indirect persecution. In Europe the species was confined to a few isolated mountain areas in the Pyrenees, Corsica, Greece, and the Balkans (Hiraldo et al. 1979; Margalida & Martínez 2020). Recently, various

conservation and reintroduction efforts in Spain have improved the overall status of the Bearded Vultures, allowing them to begin recolonizing some of their former habitats (Margalida & Martínez 2020).

Currently, the main breeding population of Bearded Vultures in Spain is confined to the Pyrenees, specifically in Catalonia, Aragon, and Navarre. As of 2019, this population comprised 126 reproductive units (RU), accounting for over 70% of the European population (Margalida & Martínez 2020). Additionally, two naturally occurring nuclei have emerged, one RU in the Vasco-Navarras mountain chains (Guipúzcoa) and another in the Moncayo Massif (Zaragoza). Furthermore, through reintroduction efforts, two additional nuclei have been established: one in the Cantabrian Mountains (Asturias and Cantabria) and another in the Cazorla mountain chain (Jaén) (Margalida & Martínez 2020). Although the overall population trend is positive, in the Pyrenees, where the largest population in Europe is found, the reproductive parameters of the species show a negative trend due to density-dependent factors (Carrete et al. 2006, Margalida et al. 2020). This situation renders the Bearded Vulture highly vulnerable to extinction (Sergio et al. 2021, Navarro et al. 2024a).

2.3.3. Species distribution data

The distribution data across mainland Spain were obtained from the III Spanish Bird Atlas (Margalida 2022), with field data collected from 2014 to 2018. Atlas data are frequently used for modelling species distributions (Muñoz & Real 2006, Real et al. 2008, Romero et al. 2019, López-Ramírez et al. 2024). We adhered to the standardized breeding categories commonly employed in ornithological atlases (Keller et al. 2020) and focused on the probable and confirmed breeding categories for the Bearded Vulture, excluding possible breeding cases. Additionally, we incorporated new breeding records until 2024, which were confirmed by the Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos (FCQ) in the Cantabrian Mountains, which were not included in the Atlas. In total, we used 80 UTM 10X10 grid cells with breeding presence (Figure 2.2) to model the species' distribution within the study area.

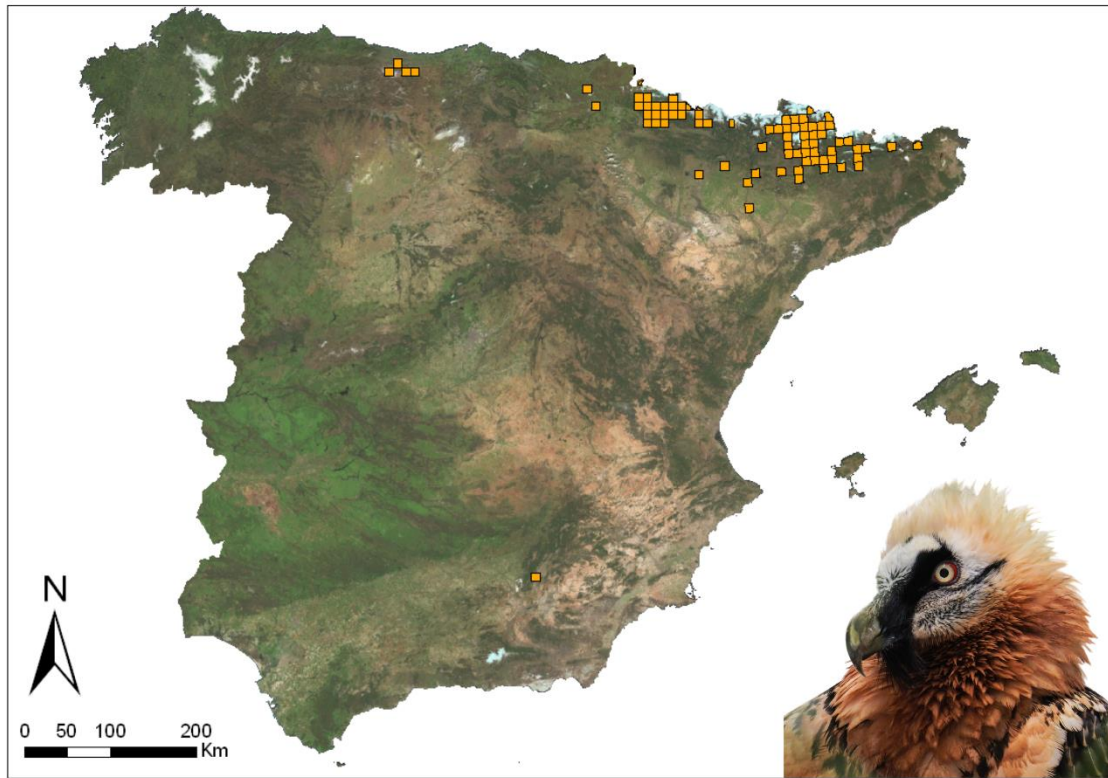


Figure 2.2. Bearded Vulture breeding presences based on UTM 10 × 10 km grid cells of the study area.

Breeding distribution data for the Bearded Vulture were organized using UTM 10 × 10 km grid cells as operational geographic units (OGUs). This method is widely used in environmental modelling studies (Muñoz & Real 2006, Real et al. 2008, López-Ramírez et al. 2024) and forms the cartographic basis for most species distribution atlases in Spain (Doadrio 2001, Martí & Del Moral 2003, Pleguezuelos et al. 2004, Molina et al. 2022). The grid size facilitates the detection of macro-environmental processes around sampling points that may affect species distribution patterns (Pearson & Dawson 2003). Mainland Spain encompasses a total of 5,335 such grid cells.

2.3.4. Predictor variables used for distribution modelling

A set of 95 predictor variables were used to model the breeding distribution of the Bearded Vulture in mainland Spain (Table 2.1). To facilitate the characterisation of the areas occupied by the species, the selected variables were grouped into the following factors: spatial ($n = 1$), topography ($n = 4$), climate ($n = 70$), human activity ($n = 4$), land use ($n = 8$) and lithology ($n = 8$). These variables were chosen based on their potential predictive power.

The spatial variable was constructed according to a second-degree trend-surface approach, as suggested by Legendre & Legendre (1998). In the present study, the spatial descriptor was calculated by performing a backward-stepwise logistic regression of the species breeding presence/absence on a set of variables defined by combinations of longitude (X) and latitude (Y) in monomials up to the second degree: X , Y , X^2 , Y^2 and $X \times Y$. The logit function resulting from the logistic regression was taken as the descriptor variable of the spatial structure of the species, which we called Y_{Spat} . The environmental variables were downloaded in raster format at a resolution of approximately 1 km^2 pixels. The values of these variables at each OGU were obtained by averaging the values of the 1 km^2 pixels inside each OGU using the zonal statistic as table function in ArcGIS ver. 10.4.1 (ESRI 2016). In this way, we got an average value for the surrounding environment in which each breeding presence (and absence) is considered.

2.3.1. Favourability model

Spatial and environmental variables were used as predictors in the biogeographic modelling process to develop a favourability model of the species' breeding distribution in the study area. First, pairwise Spearman correlation coefficients were calculated among all of the predictor variables to control the noise effect of multicollinearity. For each pair of variables with a correlation > 0.8 within each factor, only the variable with the highest individual predictive power was retained (López-Ramírez et al. 2024). In species distribution models in which many variables can potentially predict the presence or absence of a species, some variables may be incorporated by chance (García 2003). This type of error (type I error) can be controlled by evaluating the False Discovery Rate (FDR), as proposed by Benjamini & Hochberg (1995). Based on the set of pre-selected variables in the previous step, only the ones whose significance in the score test was less than an FDR value of 0.05 were used in the following steps (Benjamini & Yekutieli 2001).

Next, we performed a multivariate forward–backward stepwise logistic regression of the species breeding distribution on the remaining subset of variables that passed the two previous filters in order to build a spatio-environmental model. This procedure began with a null model (model with no predictor variables) that produced a constant probability of breeding at each OGU equal to the prevalence. In the first step, the procedure selected the variable with the most significant

relationship to the breeding distribution of the Bearded Vulture, according to the Rao's score test. In the following steps, the variable most significantly related to the residues not explained in the previous step was added to the model, until the step in which any variable significantly increased the predictive capacity of the model was reached (Legendre & Legendre 1998). Thus, the predictor variables included in the final model were a parsimonious representation of all the effects imputable to the set of variables analysed in the stepwise procedure. By using a forward-backward stepwise variable selection procedure, before adding a new variable to the model, the possibility of improving its predictive capacity was evaluated by eliminating any of the variables introduced in a previous step. Finally, a significant combination of predictors was obtained (y or logit function), where the coefficients of the predictor variables were estimated using a machine learning algorithm based on a likelihood ascent gradient. The relative weight of each variable in the model was assessed using the Wald test (Wald 1943).

The result of the logistic regression analysis is a probability value (P) for each OGU of breeding presence based on environmental conditions, which was affected by the prevalence of the species modelled in the dataset. Since the prevalence of breeding occurrences may be underestimated, especially in poorly sampled areas that are difficult to access, it is crucial to eliminate the effect of prevalence. For that purpose, we transformed the probability values into favourability values using the Favourability Function (Real et al. 2006):

$$F = \frac{\frac{P}{1-P}}{\frac{n_1}{n_0} + \frac{P}{1-P}}$$

where n_1 and n_0 are the numbers of OGU's with Bearded Vulture breeding presences and absences within the study area, respectively.

Favourability values range from 0 (non-favourable environmental conditions) to 1 (high-favourable environmental conditions), with a value of 0.5 suggesting that the likelihood of the species' breeding presence is equal to its prevalence in the study area. Hence, favourability refers to the degree in which environmental conditions favour the breeding presence of the Bearded Vulture (Acevedo & Real 2012). All modelling processes were run with the IBM SPSS Statistics 25 software package and maps were created using ArcMap software (ArcGIS version 10.4.1; <https://desktop.arcgis.com/es/arcmap/>).

2.3.1. Model assessment

The resulting distribution model was assessed in terms of its discrimination and classification capacity. The discrimination capacity was evaluated using the area under the receiver operating characteristic (ROC) curve, known as the AUC (Lobo et al. 2008, Romero et al. 2013). The classification capacity, using the value of $F = 0.5$ as the classification threshold, was assessed through the following measures: sensitivity (conditional probability of OGU's with reported breeding classified as

favourable), specificity (conditional probability of OGUs with no reported breeding classified as unfavourable), correct classification rate (CCR, conditional probability of correctly classified OGUs), the over-prediction rate (OPR, proportion of OGUs with no reported breeding in an area with $F > 0.5$) and the under-prediction rate (UPR, proportion of OGUs with reported breeding in an area with $F < 0.5$). Each of these measures is widely used, with values ranging from 0 to 1 (Fielding & Bell 1997, Barbosa et al. 2013). We also used Cohen's Kappa index (Cohen 1960), whose values range from -1 to $+1$, to measure the degree to which the favourability of OGUs with reported or no reported breeding in the dataset was greater or less than 0.5, respectively.

Table 2.1. Spatial and environmental predictor variables used to model the breeding distribution of the Bearded Vulture in mainland Spain, grouped by factors.

Code	Variable and Unit	Source
Spatial		
Y_Spat	Combinations of: X = longitude (degrees) Y = latitude (degrees)	(1)
Topography		
Alti	Altitude (m)	(2)
AR	Altitude range (m)	(2)
Slop	Slope (degrees)	(3)
TWI	Topographic Wetness Index	(4)
Climate		
T	Mean annual temperature (°C)	(5)
T _{Spr}	Mean temperature in spring (°C)	(5)
T _{Sum}	Mean temperature in summer (°C)	(5)
T _{Aut}	Mean temperature in autumn (°C)	(5)
T _{Win}	Mean temperature in winter (°C)	(5)
T _{Jan}	Mean temperature in January (°C)	(5)
T _{Jul}	Mean temperature in July (°C)	(5)
T _n	Minimum mean annual temperature (°C)	(5)
T _{nSpr}	Minimum mean temperature in spring (°C)	(5)
T _{nSum}	Minimum mean temperature in summer (°C)	(5)
T _{nAut}	Minimum mean temperature in autumn (°C)	(5)
T _{nWin}	Minimum mean temperature in winter (°C)	(5)
T _{nJan}	Minimum mean temperature in January (°C)	(5)
T _{nJul}	Minimum mean temperature in July (°C)	(5)
T _x	Maximum mean annual temperature (°C)	(5)
T _{xSpr}	Maximum mean temperature in spring (°C)	(5)
T _{xSum}	Maximum mean temperature in summer (°C)	(5)
T _{xAut}	Maximum mean temperature in autumn (°C)	(5)

T _{XWin}	Maximum mean temperature in winter (°C)	(5)
T _{XJan}	Maximum mean temperature in January (°C)	(5)
T _{XJul}	Maximum mean temperature in July (°C)	(5)
DT _{n0}	Mean annual number of days with minimum temperature ≤ 0 °C	(5)
DT _{n0Spr}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in spring	(5)
DT _{n0Sum}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in summer	(5)
DT _{n0Aut}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in autumn	(5)
DT _{n0Win}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in winter	(5)
DT _{n20}	Mean annual number of days with minimum temperature ≥ 20 °C	(5)
DT _{n20Aut}	Mean number of days with minimum temperature ≥ 20 °C in autumn	(5)
DT _{x25}	Mean annual number of days with maximum temperature ≥ 25 °C	(5)
DT _{x25Spr}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in spring	(5)
DT _{x25Sum}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in summer	(5)
DT _{x25Aut}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in autumn	(5)
DT _{x25Win}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in winter	(5)
P	Mean annual precipitation (mm)	(5)
P _{Spr}	Mean precipitation in spring (mm)	(5)
P _{Sum}	Mean precipitation in summer (mm)	(5)
P _{Aut}	Mean precipitation in autumn (mm)	(5)
P _{Win}	Mean precipitation in winter (mm)	(5)
DP01	Mean annual number of days with precipitation ≥ 0.1 mm	(5)
DP01 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in spring	(5)
DP01 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in summer	(5)
DP01 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in autumn	(5)
DP01 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in winter	(5)
DP1	Mean annual number of days with precipitation ≥ 1 mm	(5)
DP1 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in spring	(5)
DP1 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in summer	(5)

DP1 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in autumn	(5)
DP1 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in winter	(5)
DP10	Mean annual number of days with precipitation ≥ 10 mm	(5)
DP10 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in spring	(5)
DP10 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in summer	(5)
DP10 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in autumn	(5)
DP10 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in winter	(5)
DP30	Mean annual number of days with precipitation ≥ 30 mm	(5)
DP30 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in spring	(5)
DP30 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in summer	(5)
DP30 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in autumn	(5)
DP30 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in winter	(5)
MDI	Mean direct irradiance [1983-2005] ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MDI _{Spr}	Mean direct irradiance in spring ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MDI _{Sum}	Mean direct irradiance in summer ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MDI _{Aut}	Mean direct irradiance in autumn ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MDI _{Win}	Mean direct irradiance in winter ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MGI	Mean global irradiance [1983-2005] ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MGI _{Spr}	Mean global irradiance in spring ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MGI _{Sum}	Mean global irradiance in summer ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MGI _{Aut}	Mean global irradiance in autumn ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
MGI _{Win}	Mean global irradiance in winter ($\text{kwh m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	(5)
PET	Mean annual potential evapotranspiration (mm)	(5)
AET	Mean annual actual evapotranspiration (mm)	(5)
Human activity		
DHi	Distance to the nearest highway (km)	(6)
U100	Distance to the nearest town with more than 100 000 inhabitants (km)	(6)
U500	Distance to the nearest town with more than 500 000 inhabitants (km)	(6)

PopDens	Population density (inhabitants/km ²)	(7)
Land use		
Spar_Gras	Sparse grasslands	(8)
High_Gras	High grasslands	(8)
Def_Riv	Deforested riverbanks	(8)
Wat_Mas	Water masses: reservoirs, ponds, lagoons, ...	(8)
Dry_crop	Rainfed arable crops (wheat, barley, ...)	(8)
Irri_crop	Irrigated crops (corn, alfalfa, ...)	(8)
Farm_mos	Farming mosaics	(8)
Rock_area	Rocky areas: crags, cliffs, malpais, ...	(8)
Lithology		
Clay	Presence of clay	(9)
PClay	Proportion of clay	(9)
Sil	Presence of siliceous rocks	(9)
PSil	Proportion of siliceous rocks	(9)
Calc	Presence of calcareous rocks	(9)
PCalc	Proportion of calcareous rocks	(9)
Grav	Presence of gravel	(9)
PGrav	Proportion of gravel	(9)

Data sources: (1) These two variables were combined up to the second degree following a trend surface approach (Legendre 1993); (2) Farr & Kobrnick (2000); (3) calculated from Alti using the slope function in ArcGIS ver. 10.4.1 software; (4) <https://www.hydrosheds.org/products> (5) AEMET & IMP (2011); (6) DERA (2013); (7) ORNL (2001); (8) Corine Land Cover (2018); (9) IGME (2015).

2.4. Results

The resulting spatio-environmental model included ten variables: two related to topography, five to climate, one to human activity, one to land use, and one to spatial factors (Table 2.2). The spatial component was the best predictor, followed by the Topographic Wetness Index, as it had the greatest weight in the model according to the Wald test. The mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in autumn, distance to the nearest highway, irrigated crops and the spatial variable positively influenced the species' breeding distribution. Conversely, the mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in summer, the mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in spring, the mean annual number of days with minimum temperature $\geq 20^{\circ}\text{C}$, the mean number of days with maximum temperature $\geq 25^{\circ}\text{C}$ in winter, altitude and the Topographic Wetness Index had a negative effect on the breeding distribution (Table 2.2).

The model identifies the most favourable areas for the breeding distribution of the Bearded Vulture as those that are characterized by proximity to existing Bearded Vulture populations, nearness to irrigated crops, and areas far from highways. Additionally, regions with a higher number of days with heavy precipitation (≥ 30 mm) in autumn also support the species' breeding. Conversely, areas with higher altitudes, higher topographic wetness index, and regions experiencing more days of heavy precipitation in spring or moderate precipitation in summer are less favourable. The model further indicates that regions with

extreme temperatures, such as those with frequent days of minimum temperatures above 20°C annually or maximum temperatures above 25°C in winter, are less suitable for the species. Overall, this suggests that the most favourable breeding areas for the Bearded Vulture are likely to be regions with moderate precipitation in autumn, proximity to certain human activities, such as distance from highways, which may serve as a proxy for environmental disturbance, and specific land uses, such as irrigated crops, which could benefit the species indirectly. Additionally, the influence of the spatial factor is very pronounced, indicating that the presence of existing Bearded Vulture nuclei strongly conditions the effects of these other variables.

Table 2.2. Variables added to the logistic regression model via a forward–backward stepwise selection process, ranked by their order of addition. β s are the coefficients in the logit function, SE is the standard error of these coefficients, Wald is the Wald’s statistic value representing the relative importance of the variable in the model and p is the significance of the coefficients according to the Wald test. Variable codes are shown in Table 2.1.

Variable	B	SE	Wald	P
DP10 _{Sum}	-0.406	0.162	6.299	0.012
Y_Spat	0.799	0.122	42.798	< 0.001
DHi	0.00004	0.00001	15.911	< 0.001
TWI	-2.364	0.465	25.812	< 0.001
Irri_crop	0.066	0.018	13.506	< 0.001
DTn20	-0.171	0.048	12.842	< 0.001
Alti	-0.001	0.0004	6.511	0.011
DP30 _{Spr}	-1.854	0.428	18.759	< 0.001
DP30 _{Aut}	1.474	0.313	22.121	< 0.001
DTx25 _{Win}	-0.948	0.380	6.212	0.013
Constant	41.668	8.144	26.175	< 0.001

The model showed high favourability values ($F > 0.8$) for the Bearded Vulture’s breeding mainly in the northern part of mainland Spain, particularly in the Pyrenees and the Cantabrian Mountains, as well as in the Maestrazgo region (Iberian System) (Figure 2.3) In southern peninsular Spain, the model revealed high favourability values in the Sierra de Cazorla, Segura and Las Villas. Sierra Nevada National Park and Sierra de las Nieves National Park showed intermediate-high favourability values ($0.5 < F \leq 0.8$) (Figure 2.3).

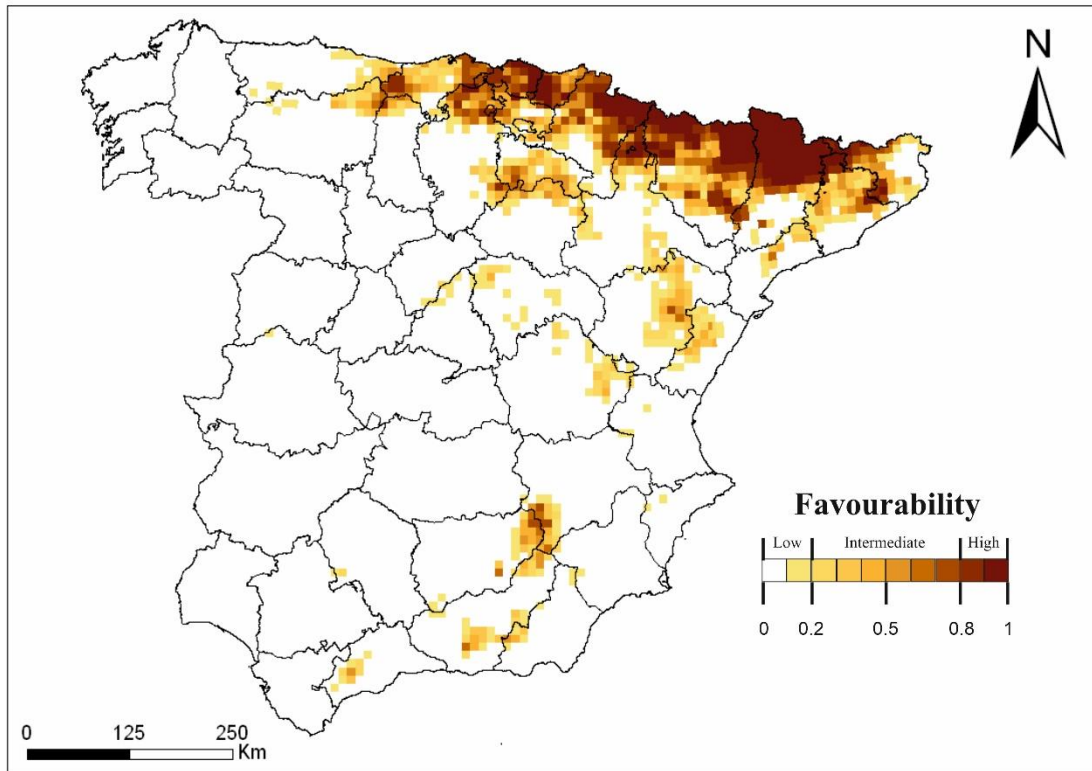


Figure 2.3. Favourability values for the Bearded Vulture in each UTM 10 × 10 km grid cell of mainland Spain. The black lines represent the provincial boundaries.

The model demonstrated high discrimination ($AUC > 0.98$) and classification performance, with sensitivity, specificity, and CCR all exceeding 0.92, and a positive Cohen's kappa value (Table 2.3). The UPR was very low ($UPR < 0.01$), while the OPR was substantial, with more than 80% of the predicted favourable breeding OGUs remaining unoccupied.

Table 2.3. Assessment of the discrimination and classification capabilities of the favourability model. Indices evaluated include: AUC, sensitivity, specificity, correct classification rate, over-prediction rate, under-prediction rate, and Cohen’s Kappa index.

Measure	Values
Area Under the Curve (AUC)	0.981
Sensitivity	0.925
Specificity	0.942
Correct Classification Rate (CCR)	0.942
Over-prediction rate (OPR)	0.805
Under-prediction rate (UPR)	0.001
Cohen’s Kappa Index	0.305

2.5. Discussion

A biogeographical perspective and the use of species distribution models is crucial for managing and conserving biodiversity and threatened species. Understanding the spatial patterns and environmental factors influencing species distribution, such as the Bearded Vulture, enables more informed decisions on habitat protection, restoration, and species reintroduction. This approach helps identify critical areas essential for the species' survival and expansion, thereby enhancing the effectiveness of conservation programs and promoting the long-term viability of species (Muñoz et al. 2005, Elith et al. 2006, Farfán et al. 2019). The Bearded Vulture faces significant extinction risks due to habitat loss, human

disturbances, the abandonment of extensive livestock farming, collisions with power lines, electrocution, and poisoning (Margalida et al. 2008a, Margalida et al. 2014b, Gil 2020). These threats underscore the critical importance of continuous monitoring to track population trends and detect early signs of decline (Navarro et al. 2024a). Effective conservation strategies rely on precise data obtained through regular surveillance, which enables timely intervention and adaptive management (Colomer et al. 2020). Coordinated efforts and sustained vigilance are essential to mitigate these threats and promote effective management measures, as has been suggested for other species (Sergio et al. 2021).

Emerging challenges for the Bearded Vulture include the expansion of renewable energy infrastructures and mass tourism. The increasing installation of wind turbines in areas that are crucial for their reproduction poses significant risks (Serrano et al. 2020). Wind turbines can lead to fatal collisions, disrupt breeding activities, and ultimately decrease population numbers. Therefore, it is crucial to implement strict regulations that prevent the construction of wind turbines in key breeding areas (Pérez-García et al. 2022). For example, as our study shows, the area of El Maestrazgo (Iberian System) exhibits high values of Bearded Vulture breeding favourability, indicating that this region should be prioritized for protection against infrastructure development. Conservation efforts must focus on identifying and protecting these critical areas to ensure that human development does not compromise the reproductive success and long-term

viability of the Bearded Vulture population. Similarly, the installation of power lines in favourable areas or transit routes for the Bearded Vulture poses a critical threat to their survival. These infrastructures can cause fatal collisions and electrocutions, significantly impacting their population (Margalida et al. 2008a). To safeguard this vulnerable species, it is imperative to avoid the construction of power lines in such key areas. Where power lines are already present or unavoidable, companies must implement protective measures, such as installing bird diverters, insulating wires, or even burying the power lines to prevent collisions and electrocutions. These actions are essential to support the species' conservation (Bernardino et al. 2019).

Another significant threat to the Bearded Vulture comes from mass tourism in areas favourable for their dispersal, such as the Pyrenees, Sierra Nevada, and Cazorla. High levels of tourist activity in these regions can lead to noise and disturbances that disrupt the natural behaviours of the Bearded Vulture, including feeding, nesting, and breeding (Krüger et al. 2015). To ensure the long-term survival of the Bearded Vulture, it is crucial to manage tourism in a way that minimizes noise and other disturbances (Arroyo & Razin 2006, Perona et al. 2019). Implementing quiet zones, regulating visitor numbers, and promoting awareness about the species in areas of high favourability can help create a harmonious balance between human recreation and wildlife conservation. Our study also highlights the importance of identifying ecological corridors that can enhance

genetic exchange between Bearded Vulture populations. For instance, connecting the Pyrenean population with the Cantabrian Mountain population is a highly viable strategy, as there is a high-favourability zone between these mountain ranges. Similarly, to facilitate the movement of individuals from Cazorla and Sierra Nevada to the Sierra de las Nieves National Park, another area with high favourability for the species, it is crucial to mitigate threats within this corridor. Maintaining and protecting these ecological corridors is vital to support the genetic diversity and overall viability of the Bearded Vulture populations (Magro-Moraes et al. 2023). One potential management strategy to enhance connectivity is the installation of supplementary feeding stations. These feeding points can be strategically placed within ecological corridors to encourage movement between isolated populations, facilitating greater genetic exchange and reducing the risk of inbreeding. By providing reliable food sources in key areas, these stations can help sustain vulture populations as they navigate between habitats, ultimately supporting their expansion into new, favourable territories. Implementing such measures is crucial for promoting the long-term viability of the species and ensuring successful conservation outcomes (Moreno-Opo et al. 2015).

Our distribution model has identified favourable zones for the colonization of the Bearded Vulture, such as Sierra de las Nieves National Park, which shows intermediate favourability values. This is particularly interesting from a conservation perspective, as it can assist managers in making more efficient

conservation and reintroduction decisions by focusing on areas favourable to the species. By prioritizing these key areas, conservation efforts can be optimized to support the establishment and growth of new populations, thereby enhancing the overall resilience and sustainability of the species (Reed & Frankham 2003). Considering that Sierra de las Nieves National Park is a highly protected area and is already surrounded by healthy populations of Griffon Vultures with well-utilized feeding stations, establishing a new core site for the Bearded Vulture in this region would be highly beneficial.

The current distribution of the Bearded Vulture plays a pivotal role in shaping the species' dispersal patterns, making the spatial factor the most significant variable influencing potential distribution areas. Due to the species' strong philopatric nature (Streicher et al. 2021), Bearded Vultures tend to disperse into areas where established populations already exist. This preference for proximity to conspecifics leads to a clustering effect, where new individuals are more likely to settle in regions with higher densities of the species (López-López et al. 2013). Consequently, understanding and incorporating this spatial factor into conservation strategies may be essential for accurately predicting and supporting the natural expansion of the Bearded Vulture's range, thereby enhancing the success of reintroduction and habitat restoration efforts.

In addition to spatial factors, climatic variables such as precipitation and temperature have been identified as significant explanatory variables for areas favourable to the reproduction of the Bearded Vulture. Therefore, it is crucial to closely monitor climate change and shifting climate patterns, as well as their effects on species distribution (López-Ramírez et al. 2024). Changes in these environmental factors can alter the suitability of breeding habitats, potentially threatening the species' reproductive success. Understanding and anticipating these changes will allow conservation managers to implement adaptive strategies, ensuring the preservation of critical habitats and supporting the long-term viability of the Bearded Vulture populations (Navarro et al. 2024b).

Our analysis also revealed that altitude has a statistically significant yet minimal effect on species distribution. This suggests that while altitude slightly decreases the favourability of breeding occurrence of the species, its overall impact is modest compared to other factors. Another variable that emerged as negative for the Bearded Vulture is the Topographic Wetness Index (TWI), which measures the accumulation of water in a landscape based on its topography. High TWI values indicate areas with greater moisture retention, which are less favourable for the Bearded Vulture, as it prefers open habitats for feeding and nesting (Margalida et al. 2007, Bogliani et al. 2011). Consequently, areas with high TWI may not meet the species' ecological requirements, highlighting the importance of considering this variable in habitat conservation and management strategies.

The variable Distance from Highways has proven to be significant in the model and positively affects the breeding distribution of the Bearded Vulture. This finding suggests that areas farther from major highways are more favourable for the species. Highways should be seen as large-scale surrogates for disturbances, as proximity to highways means higher economic activity, and, in general, a higher level of human activity (Muñoz & Real 2006, Muñoz & Real 2013). Therefore, maintaining and promoting habitats at a greater distance from highways and away from humanized areas can enhance the suitability of these areas for the Bearded Vulture, supporting their conservation. Similarly, the presence of irrigated crops has proven to be significant in the model, potentially due to the attraction of more ungulates to these areas (Kitina-Nyamasyo & Odiara-Kihima 2014). Irrigated crops are linked to livestock (Vidal-Macua et al. 2018), which could benefit the Bearded Vulture by increasing the availability of carrion, an essential part of their diet (Margalida et al. 2011). The presence of ungulates and their remains in agricultural areas might create favourable feeding opportunities for the vultures, thereby positively influencing their distribution. Understanding this relationship highlights the complex interactions between agricultural practices and wildlife conservation, underscoring the need to consider these dynamics in management strategies.

Our study offers an updated assessment of the Bearded Vulture's nesting areas and identifies key favourable zones for the species. These insights are crucial for informing and refining future conservation strategies, enabling targeted actions to protect and enhance critical habitats. By integrating these findings into conservation plans, we can better support the species' recovery and long-term sustainability.



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA





CAPÍTULO 3

*Linking Landscapes: Analyzing Home Range, Space Use, and Corridors for
Bearded Vultures in the Iberian Peninsula*

*Enlazando Paisajes: Análisis del área de campeo, uso del espacio y corredores del
quebrantahuesos en la Península Ibérica*

Este capítulo se basa en/ This chapter is based on:

Navarro, I., Farfán, M. Á., González, J. C., Gil, J. A. & Muñoz, A. R. (2024). Linking Landscapes: Analyzing Home Range, Space Use, and Corridors for Bearded Vultures in the Iberian Peninsula. *Submitted*.

3. Linking Landscapes: Analyzing Home Range, Space Use, and Corridors for Bearded Vultures in the Iberian Peninsula

3.1. Abstract

The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) is a raptor that belongs to the vulture group and is listed in the Spanish Catalogue of Threatened Species as "Endangered." Historically, it occupied mountainous regions across Asia, Europe, and Africa, and had a wide distribution throughout the Iberian Peninsula; however, its current presence in Spain is now limited to specific mountain ranges. The decline is due to various threats, including habitat loss, human disturbance, and declining food availability, which necessitate targeted conservation efforts such as reintroduction and conservation programs. This study examines the home range and space use of Bearded Vultures across three key regions in Spain: the Sierra de Gredos, Picos de Europa, and the Pyrenees. Utilizing Minimum Convex Polygons (MCP) and Kernel Density Estimation (KDE), we analysed patterns in spatial behavior and assessed the influence of breeding status on home range sizes. Our findings reveal that territorial (established) individuals exhibit smaller MCPs. We observed regional variations, with the Pyrenees displaying the largest overall MCP and KDE values, which are indicative of high population density and competition for breeding territories. In contrast, home ranges in Sierra de Gredos

were the smallest, reflecting the early stages of population reintroduction, while those in Picos de Europa showed intermediate sizes with less intense territorial competition. The analysis of ecological corridors highlighted critical connectivity between populations, emphasizing the importance of safeguarding these routes from anthropogenic threats. High-connectivity corridors were identified, particularly between Picos de Europa and the Pyrenees, suggesting existing functional pathways for Bearded Vultures. The results highlight the urgent need for comprehensive management plans that balance wildlife conservation and human activities, ensuring the long-term viability of Bearded Vulture populations across the Iberian Peninsula.

3.2. Introduction

The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) is one of the most endangered birds of prey in Europe (subsp. *G. b. barbatus*) (The species is listed in Annex I of the EU Birds Directive (79/409/EEC and its codified version 2009/147/EC), Appendix II of the Bern Convention, and is also included in the Bonn Convention and CITES). In North Africa (subsp. *G. b. barbatus*), it is classified as Critically Endangered based on IUCN criteria, due to its rarity and small population size (Allaoui & Cherkaoui 2018). Similarly, in South Africa, where the subspecies *G. b. meridionalis* is found, it is also considered Critically Endangered (Krüger 2015). In 2019, its conservation status in Europe was updated to Vulnerable according to IUCN. In Spain, it is

classified as Endangered in the Spanish Catalogue of Threatened Species (Real Decreto 139/2011, February 4). Historically, this species inhabited all major mountain ranges of the Iberian Peninsula (Hiraldo et al. 1979, Orta et al. 2020). However, due to persecution, declining food availability and habitat loss, the population suffered a drastic reduction, leading to its extinction in several regions (Margalida & Martínez 2020). Today, it persists mainly through a relict breeding population in the Pyrenees, with an estimated 126 reproductive units (RUs), comprising over 70% of the European population (Margalida & Martínez 2020).

Conservation efforts have focused on reintroduction programs aimed at recovering the species in areas where it had been extirpated. One of the most successful initiatives took place in the Alps, where a stable population has been re-established (Schaub et al. 2024). In Spain, reintroduction programs have restored small populations in the Cantabrian Mountains (Picos de Europa) and Sierra de Cazorla (Andalucía), where the species had disappeared for decades (Margalida & Martínez 2020). Additionally, natural recolonization has been documented in the Vasco-Navarras mountains (Guipúzcoa) and the Moncayo Massif (Zaragoza), further expanding the species' range (Margalida & Martínez 2020). These reintroduction programs are critical for enhancing the long-term viability of the species, especially in areas where its historical presence was lost. The reintroduction of Bearded Vultures in Sierra de Gredos (Central System) represents one of the latest efforts to reestablish the species outside its traditional

range. These initiatives aim to expand the species' distribution and genetic diversity by promoting connectivity between isolated populations, reducing risks associated with inbreeding and limited genetic flow (Arrondo et al. 2023).

Most Bearded Vultures are sedentary residents within their habitat, although local movements occur in response to resource availability (Donázar et al. 1993, Margalida et al. 2013). A remarkable aspect of their behavior is philopatry, where individuals tend to remain in their birthplace, influencing population dynamics and the colonization of new areas (López-López et al. 2013). This trait can hinder dispersal and limit geographic expansion, potentially affecting genetic diversity (López-López et al. 2013). Therefore, enhancing habitat connectivity is crucial to promote dispersal and improve resilience to environmental changes (Tréhin et al. 2024).

This osteophagous species (Margalida 2008, Margalida et al. 2009), inhabits mountain ranges with steep terrain and rocky nesting sites (Ferguson-Lees & Christie 2001). Bearded Vultures also frequent adjacent plains and plateaus, relying on open spaces with minimal vegetation to locate food (Ferguson-Lees & Christie 2001, Orta et al. 2020). Livestock farming plays a key role in their conservation, as their diet primarily consists of domestic ungulates (*Ovis* and *Capra*) and wild ungulates (*Rupicapra* and *Capra*) (Margalida et al. 2018, Arrondo et al. 2023). Extensive livestock farming is critical to the conservation of mountain

ecosystems in developed countries (Pătru-Stupariu et al. 2020, Muñoz et al. 2021), contributing significant economic, social, and ecological value (Reiné 2017).

Technology has been instrumental in the conservation of the Bearded Vultures, providing essential data through the use of GPS transmitters. These devices have allowed researchers to monitor flight paths (Gil et al. 2014), identify key feeding areas (Margalida et al. 2016) and map juvenile dispersal zones (Margalida et al. 2013). GPS data are essential for detecting threats, such as poisoning and collisions with human infrastructure (Vignali et al. 2021), and assessing the effectiveness of supplementary feeding sites (Margalida et al. 2016). Additionally, it aids in monitoring individuals released during reintroduction programmes to ensure their survival (Gil et al. 2014).

Understanding species' spatial use and home range patterns is fundamental, particularly for scavengers like the Bearded Vulture, which plays a pivotal role in ecosystem functioning. The home range defines the area in which an animal lives and moves regularly, offering insights into its behaviour, habitat preferences, and ecological needs (Downs & Horner 2008, Monsarrat et al. 2013). Vultures contribute to ecosystem health by consuming carcasses, helping control disease spread and recycling nutrients (Cortés-Avizanda et al. 2016). Home range size reflects food resource distribution. A larger range may indicate resource scarcity, forcing individuals to traverse wider areas, while a smaller range suggests sufficient food availability, often bolstered by supplementary feeding stations

(Monsarrat et al. 2013, Zuberogoitia et al. 2013). Additionally, understanding home range patterns can reveal how human activities and environmental changes affect the species, guiding conservation efforts to protect critical areas (Margalida et al. 2007, Krüger et al. 2015, Santangeli et al. 2019).

By studying home ranges in different regions, we can better understand how habitat characteristics influence spatial distribution and territory size (Hansen & DeFries 2007). Each area presents unique environmental conditions, including variations in food availability, nesting sites, and human disturbance levels (Pop et al. 2018, Monsarrat et al. 2013). Analyzing these regional differences helps identify critical habitats and informs conservation strategies that align with the species' natural behavior (Zuberogoitia et al. 2013, Van Overveld et al. 2018).

The aim of this study is to investigate the Bearded Vulture's home range and space use across three regions: Sierra de Gredos, Picos de Europa, and the Pyrenees. While previous research has analysed home range and space use in other parts of Spain, particularly the Pyrenees (Margalida et al. 2016, Tréhin et al. 2024), no similar studies has been conducted in Sierra de Gredos, where reintroduction efforts are still recent. Additionally, this study seeks to identify potential ecological corridors across the Iberian Peninsula, highlighting priority areas for species protection and contributing to effective management and conservation efforts, particularly in areas lacking prior monitoring.

3.3. Materials and Methods

3.3.1. Study area

This study focuses on several major mountain ranges of the mainland Spain, located in southern Europe (Figure 4.1A), including the Central System, the Cantabrian Mountains, and the Pyrenees. The Central System, which divides the Inner Plateau into northern and southern halves, is characterized by its varied topography and elevations. Its highest point is in the Sierra de Gredos, reaching 2,592 m above sea level (a.s.l.), making it a key geographical feature in the region (Figure 4.1B). The Cantabrian Mountains, located along the northern coast, are known for their rugged landscapes and distinct climate. Within this range, the Picos de Europa sub-range stands out, with a maximum elevation of 2,648 m a.s.l. These peaks are notable for their steep slopes and karst formations. Due to the range's proximity to the Atlantic Ocean it experiences abundant rainfall throughout the year, creating a cool, wet climate that sharply contrasts with the drier, warmer inland areas. Further to the northeast, the Pyrenees form a natural border between Spain and France, stretching from the Mediterranean Sea to the Bay of Biscay. This range features dramatic peaks, with the highest point reaching 3,404 m a.s.l. The Pyrenees play a critical role in shaping local climates by acting as a barrier to Atlantic moisture, which contributes to diverse weather patterns across the region (Fischer 1902). Sierra de Gredos, Picos de Europa, and the

Pyrenees each offer unique ecological settings that shape the habitat requirements and environmental conditions for the Bearded Vulture (Margalida & Bertran 2000, Margalida et al. 2013).

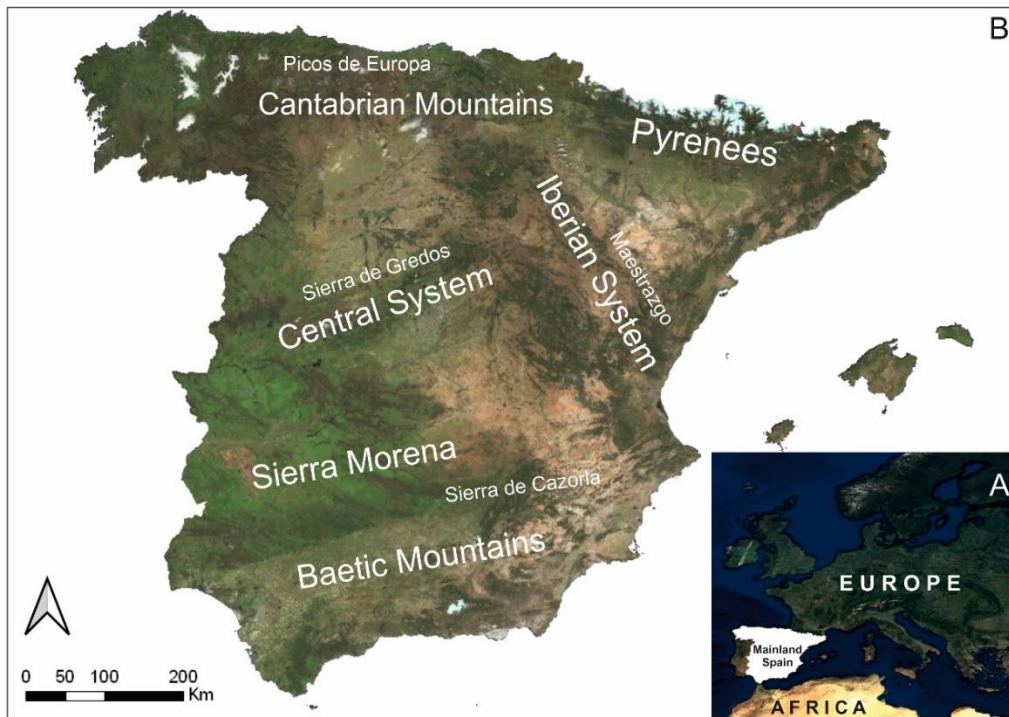


Figure 4.1. Location of mainland Spain on the European continent (A) and the main mountain ranges in peninsular Spain (B).

Sierra de Gredos, part of the Central System of Spain, is characterized by its rocky peaks and high-altitude grasslands (López-Sáez et al. 2014). In this region, the Bearded Vulture’s diet includes Iberian wild goats (Herrero et al. 2021), and domestic sheep and goats. Reintroduction efforts for the Bearded Vulture began in 2022, aiming to establish a stable population. The region’s extensive livestock farming is beneficial for the Bearded Vulture, providing a reliable source of carrion (López-Sáez et al. 2014).

In Picos de Europa, a sub-range of the Cantabrian Mountains (northern Spain), impressive limestone formations and lush valleys dominate the landscape (Wallace 1972). The reintroduction of the Bearded Vulture commenced in 2010, and the species has found ample food sources, such as chamois (Herrero et al. 2022), sheep, and domestic goats. The extensive pastoralism in the area further ensures a continuous supply of carrion (Fernández-Guisuraga et al. 2022).

The Pyrenees, spanning the border between Spain and France, feature lofty peaks and expansive plateaus (Whittlesey 1933). This diverse region provides a variety of habitats and food sources essential for the Bearded Vulture. Historically, the Pyrenees have supported one of the last surviving populations of the Bearded Vulture from the previous century (Margalida & Martínez 2020). The diet in this area consists mainly of chamois (Herrero et al. 2022), domestic goats, and sheep. The extensive livestock farming further contributes to a favorable environment for the Bearded Vulture (García-Ruiz & Lasanta-Martínez 1993).

Overall, the extensive livestock farming across these three regions plays a crucial role in supporting the Bearded Vulture by providing a consistent supply of carrion, which is vital for the species' survival and reproductive success (Aguilera-Alcalá et al. 2022). These mountain ranges are crucial for the conservation and study of the Bearded Vulture, as they offer the necessary resources and habitat conditions necessary for the species' survival and reproduction (Margalida & Bertran 2000).

3.3.2. Data collection

The location data for each Bearded Vulture was obtained through advanced tracking technologies, specifically with 50 g solar-powered GPS/GSM Ornitrack transmitters (Ornitela, Lithuania) and 90 g solar-powered GPS/GPRS Bird Solar GPRS transmitters (e-obs, Germany). These devices, fitted to the vultures with a teflon thoracic harness by the Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos, enabled precise monitoring by capturing their coordinates (Tomkiewicz et al. 2010).

A total of 57 Bearded Vultures were tracked across three distinct areas. In Sierra de Gredos, 5 vultures were tagged, with 60% being females (3 individuals) and 40% being males (2 individuals). In Picos de Europa, 39 vultures were monitored, including 67% females (26 individuals) and 33% males (13 individuals). In the Aragonese Pyrenees, 13 vultures were tracked, with 54% females (7 individuals) and 46% being males (6 individuals). The data collection periods varied between the study areas. In the Pyrenees tracking occurred from 2006 to 2023; in Picos de Europa, from 2010 to 2023; and in Sierra de Gredos, from 2022 to 2023.

3.3.3. Home range and space use

To calculate the Minimum Convex Polygon (MCP) (Blair 1940, Burgman & Fox 2003) we utilized the R software version 4.4.1 (R Core Team 2024) and the `adehabitatHR` package version 0.4.22 (Calenge & Fortmann-Roe 2023), which computes the smallest convex polygon that encompasses all the recorded vulture locations (Pebsworth et al. 2012). The MCP method provides a straightforward estimate of the home range, identifying the overall area utilized. However, it does not account for variations in the intensity of space use within different parts of the home range (Pebsworth et al. 2012).

To gain a more nuanced understanding of the space use by Bearded Vultures, we also estimated the Kernel Density for each population and sex, using the same R software and `adehabitatHR` package. Specifically, we applied Kernel Density Estimation (KDE) at the 95% level (Worton 1989), which highlights areas of higher and lower use within the home range, providing insights into preferred habitats and critical foraging areas. This method complements the MCP approach by incorporating the intensity of space use, offering a more detailed view of habitat utilization (Worton 1989, Pebsworth et al. 2012).

To compare the MCPs of males and females within each region, we performed the Mann-Whitney U test (Wilcoxon 1945, Mann & Whitney 1947). This non-

parametric test is suitable for comparing differences between two independent groups when the data may not follow a normal distribution.

To explore the factors influencing home range size (MCP), we applied Generalized Additive Models (GAMs) with a Gamma distribution and a log link function. This analysis was implemented using the `mgcv` package version 1.9-1 (Wood 2015) in R software version 4.4.1 (R Core Team 2024). The Gamma family was selected due to the positive, continuous nature of the MCP data, which tends to have skewed distributions. The log link function was chosen to handle non-linear relationships between the predictors and the response variable, ensuring that MCP area predictions remain positive (Wood 2017). The response variable was MCP area, and the model included the following predictors: sex, region and territoriality.

3.3.4. Distribution modelling

We built an environmental favourability model for the Bearded Vulture applying the following favourability function (Real et al. 2006):

$$F = \frac{\frac{P}{1-P}}{\frac{n_1}{n_0} + \frac{P}{1-P}}$$

where n_1 and n_0 represent the number of OGUs with Bearded Vulture breeding presences and absences, respectively, within the study area. P is the probability of occurrence, which we obtained using logistic regression, representing the likelihood of breeding presence based on environmental factors.

Favourability values range from 0, indicating unfavourable environmental conditions, to 1, representing highly favourable conditions. A value of 0.5 suggests that the probability of the species breeding in a given area is equivalent to its prevalence across the study region (Acevedo & Real 2012). Thus, favourability reflects the extent to which environmental factors support the breeding presence of the Bearded Vulture. All modelling procedures were conducted using IBM SPSS Statistics 25, and the maps were generated with ArcMap (ArcGIS version 10.4.1; <https://desktop.arcgis.com/es/arcmap/>).

The performance of the resulting distribution model was evaluated based on its ability to discriminate and classify. Discrimination capacity was measured using the area under the receiver operating characteristic (ROC) curve, commonly referred to as AUC (Lobo et al. 2008). For classification capacity, a threshold of $F = 0.5$ was used, and the following metrics were assessed: sensitivity (the probability that OGUs with reported breeding are classified as favourable), specificity (the probability that OGUs with no reported breeding are classified as unfavourable), correct classification rate (CCR, the probability that OGUs are correctly classified), over-prediction rate (OPR, the proportion of OGUs without reported breeding but classified with $F > 0.5$), and under-prediction rate (UPR, the proportion of OGUs with reported breeding but classified with $F < 0.5$). These metrics are well established, with values ranging from 0 to 1 (Fielding & Bell 1997, Barbosa et al. 2013). Additionally, Cohen's Kappa index (Cohen 1960), which ranges from -1 to $+1$, was employed to measure how well the favourability of OGUs with or without reported breeding exceeded or fell below 0.5, respectively.

To construct the favourability model based on the favourability function for the species (without incorporating a spatial component, as the subsequent corridor analysis focuses on environmental characteristics), following the methodology described in Acevedo & Real (2012), using topographical, climatic, human activity, and land use variables (Supplementary Material, Table S1). First, we calculated Spearman correlation coefficients between each pair of predictor variables to

reduce the potential noise from multicollinearity. For variable pairs with a correlation greater than 0.8 within each factor, we retained only the variable with the highest individual predictive power (López-Ramírez et al. 2024). In species distribution models, where many variables may predict the species' presence or absence, some may be included by chance (García 2003). This issue, known as type I error, was managed by assessing the False Discovery Rate (FDR) following the method proposed by Benjamini and Hochberg (1995). From the pre-selected variables, only those with a score test significance below an FDR threshold of 0.05 were carried forward to subsequent steps (Benjamini & Yekutieli 2001). The final favourability model included variables related to topography, climate, human influence, and habitat features (Acevedo & Real 2012), which are known to influence the Bearded Vulture's demographic parameters (Donázar et al. 1993, Margalida et al. 2007). We then applied a multivariate forward-backward stepwise logistic regression to model the species' breeding distribution (Figure 4.2), using the subset of variables that passed the previous filtering steps. This process started with a null model, which assigned a constant breeding probability to each OGU (UTM 10 × 10 km grid cells) based on species prevalence. In the first step, the variable most strongly associated with the Bearded Vulture's breeding distribution, as determined by Rao's score test, was added. In subsequent steps, the variable most significantly associated with the unexplained residuals from the previous step was incorporated into the model. This process continued until no further variable significantly improved the model's predictive capacity (Legendre

& Legendre 1998). The final model, therefore, represented a simplified but comprehensive set of variables explaining the observed patterns. The forward-backward stepwise approach also allowed for the removal of previously included variables, ensuring that the model's performance was optimized before adding new ones. The result was a significant combination of predictor variables (y or logit function), with their coefficients estimated using a machine learning algorithm based on the likelihood ascent gradient. The relative contribution of each variable was then assessed using the Wald test (Wald 1943).

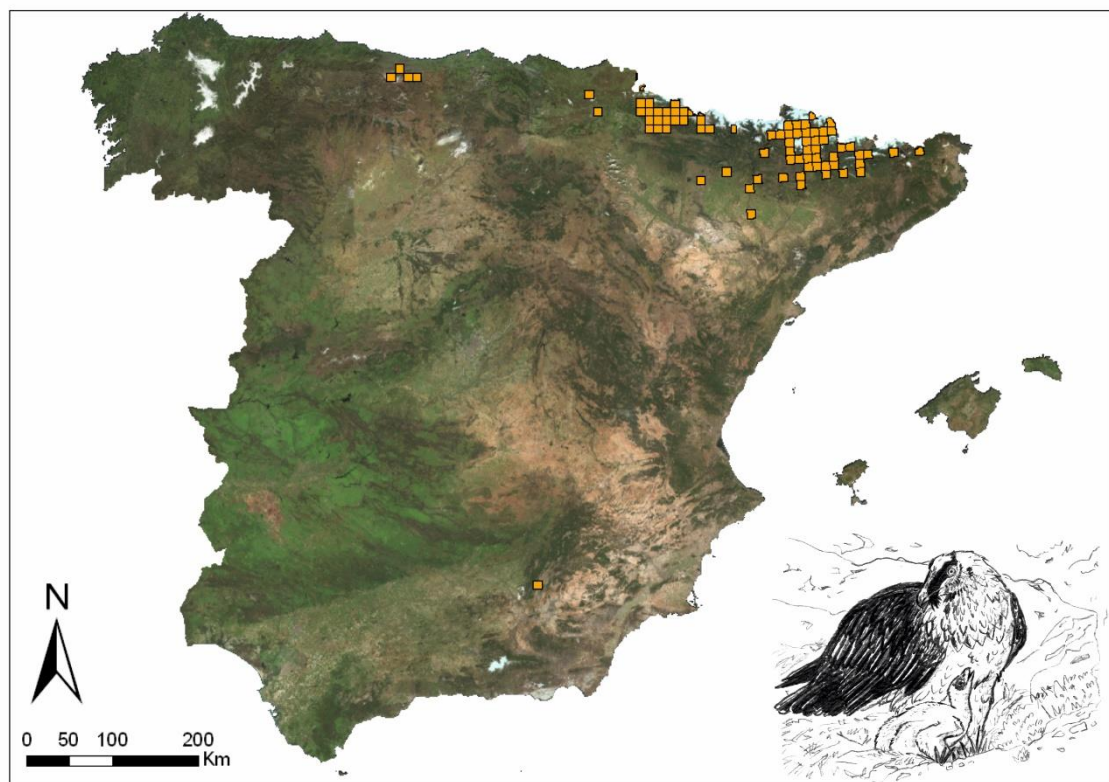


Figure 4.2. Bearded Vulture breeding presences based on UTM 10 × 10 km grid cells of the study area (Margalida 2022, Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos 2024).

3.3.5. Corridor analysis

Before modelling the movement corridors, we transformed the environmental favourability values into costs, and we created a cost raster. To develop the cost raster, we assumed that movement costs were inversely related to environmental favourability. Specifically, the cost of moving through any given area was defined as the inverse of the favourability value, i.e., the cost was calculated using the following formula:

$$COST = \frac{1}{FAVOURABILITY}$$

This approach represents a generalization commonly used in connectivity studies to model ecological corridors (Pulido-Pastor et al. 2021). It is closely related to methods based on habitat quality, resistance, or ecological favourability. By inverting favourability values, areas of lower habitat suitability are assigned higher movement costs, reflecting their reduced viability for species movement. This methodology builds on the concepts outlined by Adriaensen et al. (2003) and Zeller et al. (2012), which review the application of inverse habitat quality values in cost-based models for corridor planning.

This approach means that areas with higher favourability (closer to 1) had lower movement costs, making them easier for the species to traverse. Conversely, areas with lower favourability (closer to 0) had higher movement costs, indicating less suitable conditions for movement or settlement. For the Bearded Vulture,

movements are closely linked to environmental factors such as topography, food availability, and human disturbance, which influence both their flight paths and habitat selection (Margalida et al. 2016, Vignali et al. 2021). By using favourability values to inform the cost raster, we ensure that the model reflects the ecological preferences of the species. Areas with high favourability align with known suitable habitats that provide essential resources, such as access to food (carrion) and safe nesting sites, and therefore, are expected to facilitate movement. Conversely, less favourable areas, which may lack these resources or present risks like human infrastructure (Krüger et al. 2015, Vignali et al. 2021) or unsuitable terrain (Hirzel et al. 2004), represent greater barriers to movement. By converting high favourability areas into low-cost regions, we thus effectively identified optimal movement pathways that reflect the species' ecological needs. Once this cost raster was prepared, it served as the basis for the connectivity analysis. Using ArcMap's cost distance and corridor tools, we modeled the least-cost paths between Bearded Vulture populations, identifying potential movement corridors for the species.

3.4. Results

3.4.1. Home range analysis

The following sections present the home range analyses, both using Kernel Density Estimation (95KDE) and Minimum Convex Polygon (MCP) methods, organized according to the three primary study areas: Sierra de Gredos, Picos de Europa, and Pyrenees. By examining each region separately, we aim to provide a clearer understanding of the spatial behavior and habitat use of the Bearded Vulture across distinct geographical zones.

➤ Sierra de Gredos

The Kernel Density Estimation (95KDE) analysis for Sierra de Gredos revealed a total home range area of 4,705.9 km², reflecting the spatial distribution and activity patterns of the Bearded Vultures in the region. The Minimum Convex Polygon (MCP) for all Bearded Vultures covered an area of 7,679.12 km² (Figure 4.3).

When broken down by sex (Figure 4.4A), the MCP for female vultures was larger, encompassing 7,210.10 km², while the MCP for male vultures was substantially smaller, covering 1,255.08 km². These results indicate a difference in spatial ranges between sexes, with females utilizing a much larger area compared to

males in the Gredos region. However, the Mann-Whitney U test found no statistically significant difference in MCP areas between males and females ($U = 1, p = 1$). Furthermore, when analysing the MCP of each individual separately (Figure 4.4B), we observed that only one female has a markedly larger MCP (7152.7 km²) compared to the others (454.7 km², 188.22 km², 1,169.72 km², 182.8 km²).

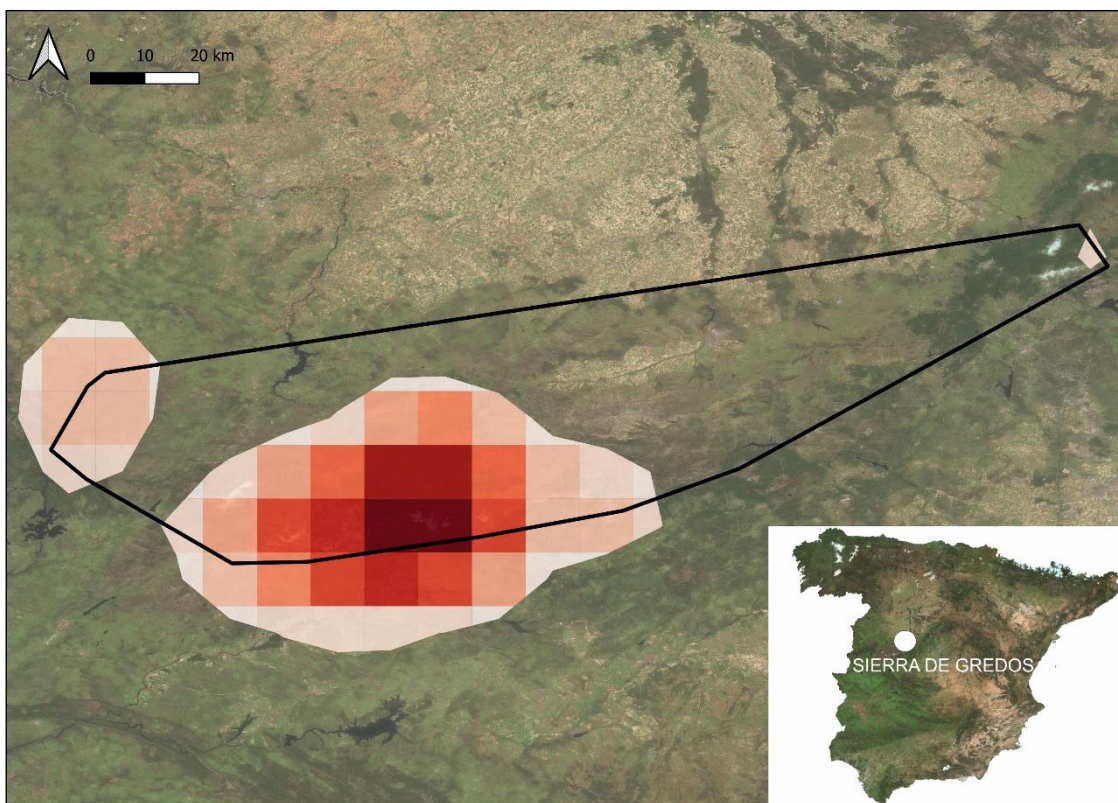


Figure 4.3. Kernel Density Estimation (95KDE) map of Bearded Vultures in Sierra de Gredos. The map shows vultures use intensity, with darker colors representing higher density areas and lighter colors indicating lower density areas. The black line represents the Minimum Convex Polygon (MCP), which encompasses the home ranges of all Bearded Vultures in the Gredos region.

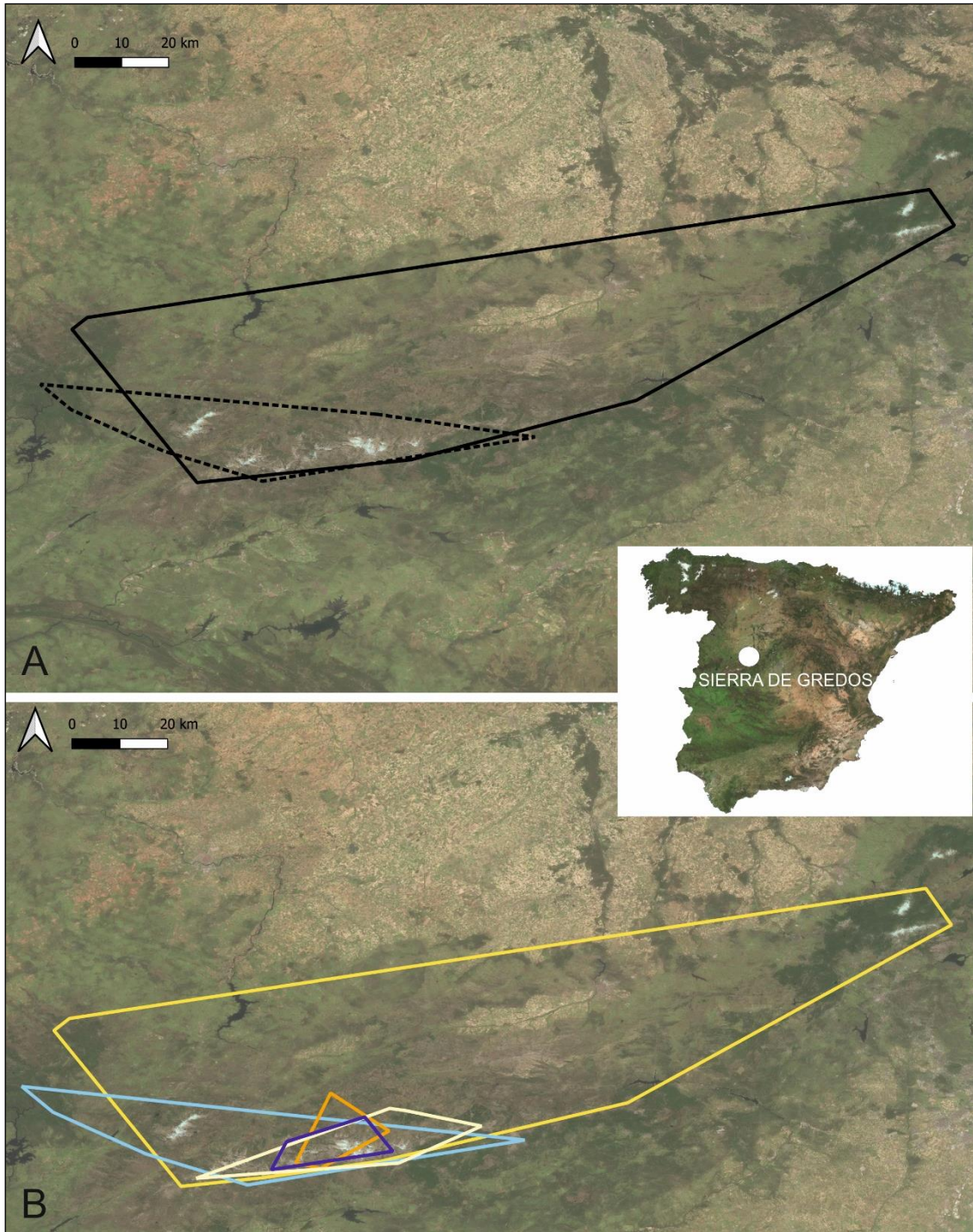


Figure 4.4. A: Minimum Convex Polygon (MCP) map for female and male Bearded Vultures in Sierra de Gredos. Solid black line: MCP for females; dashed black line: MCP for males. **B:** Minimum Convex Polygon (MCP) map for individual Bearded Vulture (N = 5). Each line colour represents a different individual: yellow colour ranges lines indicate females; blue colour ranges lines represent males.

➤ Picos de Europa

The Kernel Density Estimation (95KDE) for Picos de Europa indicated a total home range area of 9009.81 km², illustrating the spatial distribution and concentration of Bearded Vultures in this region. The Minimum Convex Polygon (MCP) that encompasses the home ranges of all Bearded Vultures in Picos de Europa covered 18,715.58 km² (Figure 4.5).

When analyzed by sex (Figure 4.6A, 4.6B), the MCP for female vultures was slightly larger, covering 18,582.21 km², compared to 10,908.2 km² for males. This suggests that, while both sexes utilize substantial areas, females tend to occupy a larger home range in the Picos de Europa. Nevertheless, the Mann-Whitney U test indicated that there were no statistically significant difference in MCP areas between males and females ($U = 1, p = 1$). This result indicates that, within the Picos de Europa region, there is no significant variation in spatial utilization between sexes.

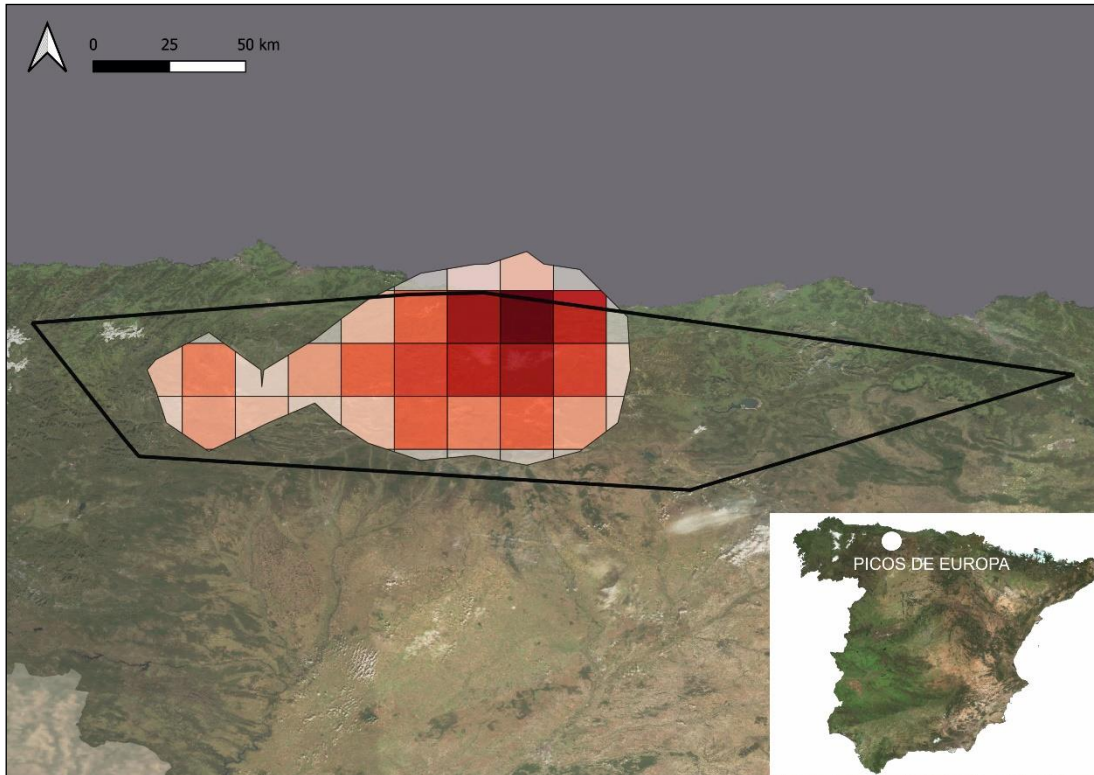


Figure 4.5. Kernel Density Estimation (95KDE) map of Bearded Vultures in Picos de Europa. The map shows vultures use intensity, with darker colors representing higher density areas and lighter colors indicating lower density areas. The black line represents the Minimum Convex Polygon (MCP), which encompasses the home ranges of all Bearded Vultures in Picos de Europa.

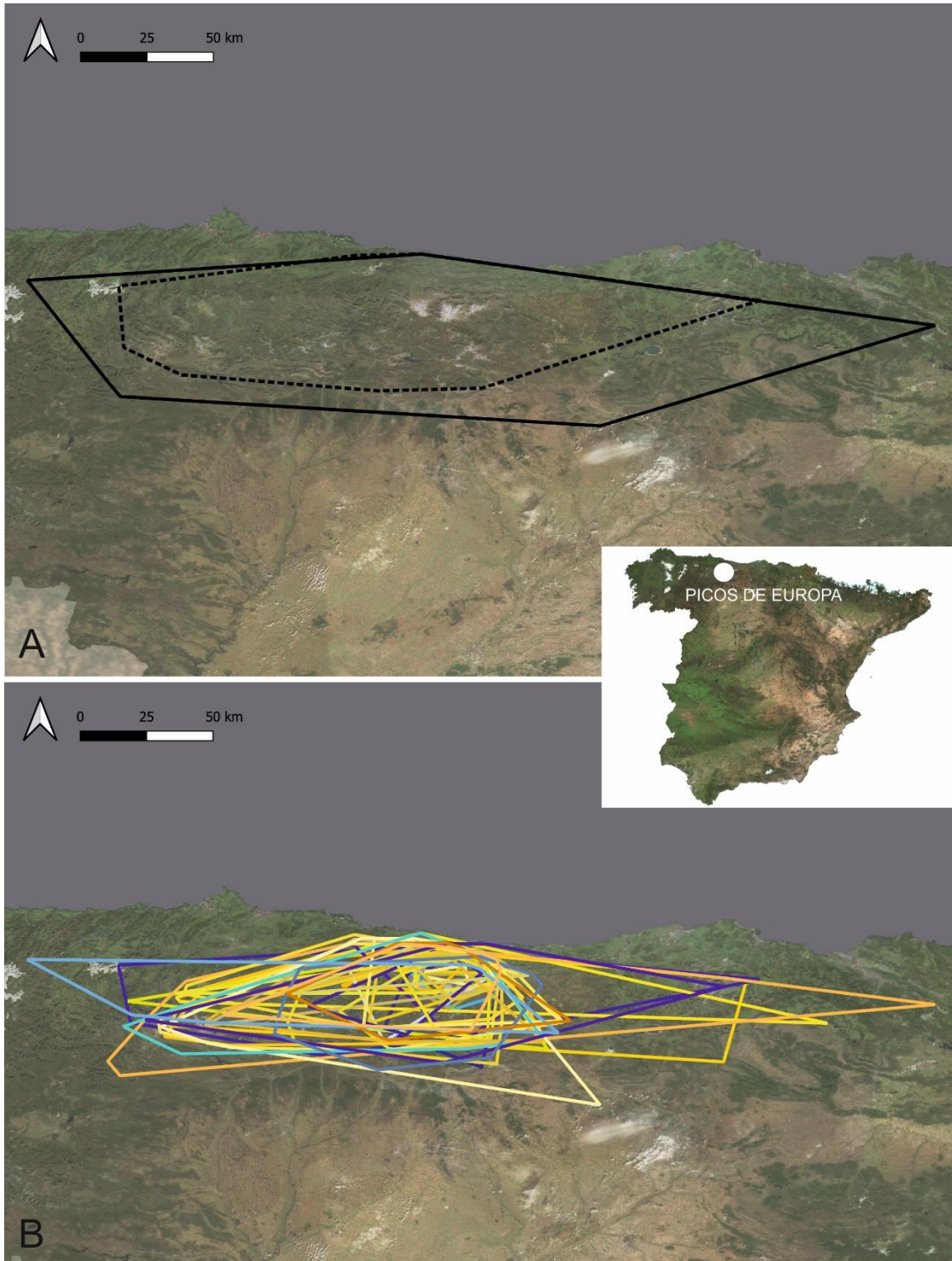


Figure 4.6. A: Minimum Convex Polygon (MCP) map for female and male Bearded Vultures in Picos de Europa. Solid black line: MCP for females; dashed black line: MCP for males. **B:** Minimum Convex Polygon (MCP) map for individual Bearded Vulture (N = 39). Each line colour represents a different individual: yellow colour ranges lines indicate females; blue colour ranges lines represent males.

➤ Pyrenees

The Kernel Density Estimation (95KDE) for the Pyrenees revealed a total home range area of 21,740.4 km², reflecting the extent of Bearded Vulture activity and distribution across this region. The Minimum Convex Polygon (MCP) for all Bearded Vultures in the Pyrenees covered an area of 39,350.7 km² (Figure 4.7).

When separated by sex (Figure 4.8A, 4.8B), the MCP for female was 14,837.8 km², while for males it was considerably larger at 39,257.1 km². These results indicate a marked difference in spatial use, with males occupying a much larger area than females in the Pyrenees. However, the Mann-Whitney U test again indicates that there was no statistically significant difference in MCP areas between males and females ($U = 0, p = 1$), indicating that spatial utilization in the Pyrenees does not significantly differ between sexes.

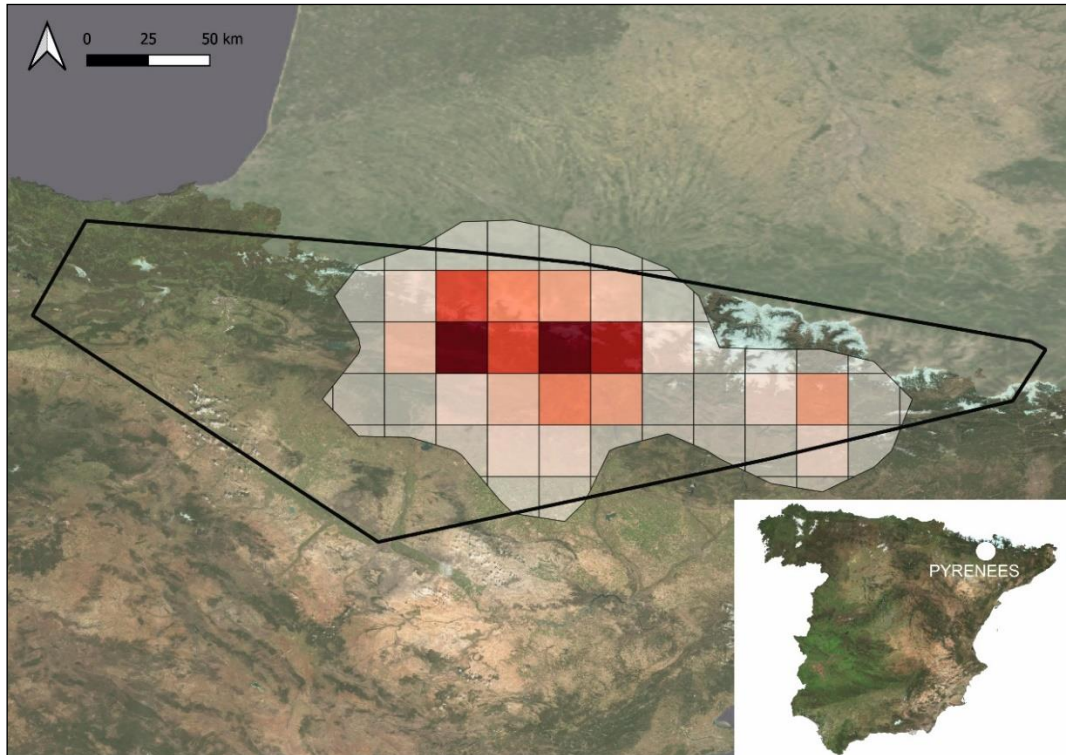


Figure 4.7. Kernel Density Estimation (95KDE) map of Bearded Vultures in Pyrenees. The map shows vultures use intensity, with darker colors representing higher density areas and lighter colors indicating lower density areas. The black line represents the Minimum Convex Polygon (MCP), which encompasses the home ranges of all Bearded Vultures in Pyrenees.

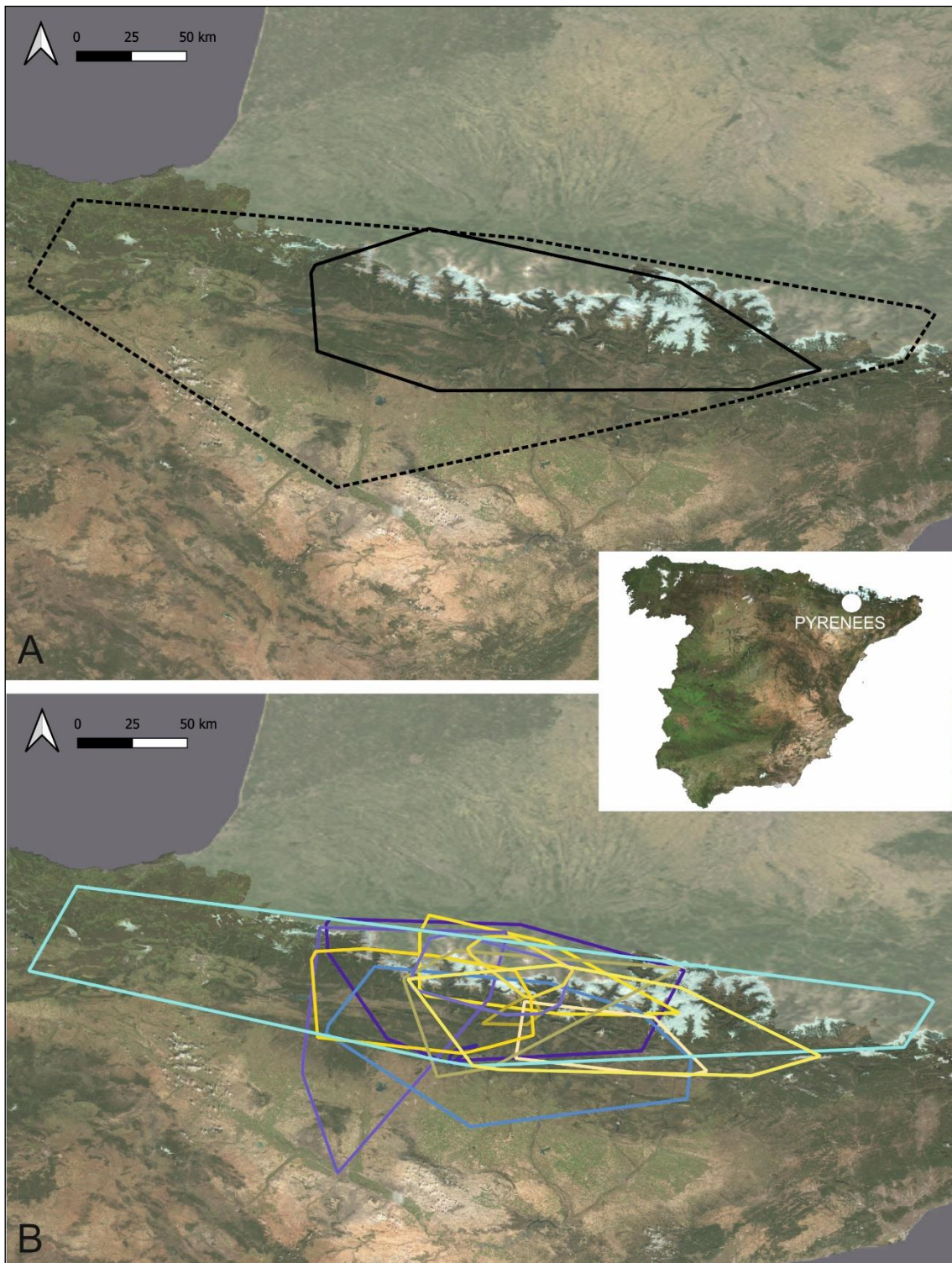


Figure 4.8. A: Minimum Convex Polygon (MCP) map for female and male Bearded Vultures in Pyrenees. Solid black line: MCP for females; dashed black line: MCP for males. **B:** Minimum Convex Polygon (MCP) map for individual Bearded Vulture (N = 13). Each line colour represents a different individual: yellow colour ranges lines indicate females; blue colour ranges lines represent males.

The results of the GAM (Table 4.1) revealed several significant findings regarding the effects of sex, zone, and territoriality on the home range area (MCP). Sex did not have a significant impact on MCP area. In contrast, the location Picos de Europa was associated with a significant increase in home range compared to Sierra de Gredos, while the Pyrenees exhibited the most substantial positive effect on MCP area. Additionally, territorial individuals were associated with a significant decrease in home range size. Overall, the model explained 44.2% of the variability in MCP area, with an adjusted R-squared of 0.442 and a deviance explained of 29%, highlighting the importance of geographic zone and breeding status in determining home range area.

Table 4.1. Results of the Generalized Additive Model (GAM) with a Gamma distribution for predicting MCP area. The table presents the parameter estimates (coefficient), standard errors (S.E.) and associated p-values (p) for each predictor variable, including the intercept, sex, zone, and territoriality. The model has an adjusted R-squared value of 0.442.

Predictor	Coefficient	S.E.	P
<i>Intercept</i>	-102.105	0.0545	$p < 0.001$
<i>Sex (male)</i>	-0.0106	0.0321	$p = 0.7415$
<i>Zone (Picos)</i>	0.2097	0.0574	$p < 0.001$
<i>Zone (Pyenees)</i>	10.902	0.0602	$p < 0.001$
<i>Territoriality</i>	-0.7450	0.0343	$p < 0.001$

3.4.2. Corridor analysis

The resulting environmental model included ten variables: two related to topography, five to climate, one to human activity, one to land use, and one to lithology (Table 4.2). The Topographic Wetness Index was the best predictor, having the greatest weight in the model according to the Wald test. Variables such as the mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in summer, distance to the nearest highway, irrigated crops, the proportion of calcareous rocks, the mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in autumn, and the mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in winter positively influenced the species' breeding distribution. Conversely, the mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in summer, the mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in spring, altitude and the Topographic Wetness Index had a negative effect on the breeding distribution (Table 4.2).

Table 4.2. Variables included in the logistic regression model via a forward–backward stepwise selection process, ranked by their order of addition. β s are the coefficients in the logit function, SE is the standard error of these coefficients, Wald is the value of Wald’s statistic, representing the relative importance of each variable in the model, and p is the significance of the coefficients according to the Wald test. Variable codes are provided in *Supplementary Material, Table S1*.

Variable	B	S.E.	Wald	p
<i>DP10_{Sum}</i>	0.392	0.108	13.049	< 0.001
<i>DHi</i>	0.00002	0.00001	5.971	0.014
<i>DTn0_{Sum}</i>	-1.654	0.507	10.627	< 0.001
<i>TWI</i>	-1.946	0.367	27.989	< 0.001
<i>Irri_crop</i>	0.069	0.016	17.891	< 0.001
<i>DP30_{Spr}</i>	-1.114	0.349	10.158	0.001
<i>PCalc</i>	0.879	0.393	4.999	0.025
<i>DP30_{Aut}</i>	0.750	0.243	9.474	0.002
<i>DTNO_{Win}</i>	0.059	0.014	17.213	< 0.001
<i>Alti</i>	-0.002	0.0006	13.062	< 0.001
<i>Constant</i>	24.628674	6.405	14.783	< 0.001

The model demonstrated high discrimination (AUC > 0.98) and strong classification performance, with sensitivity, specificity, and CCR all exceeding 0.94, and a positive Cohen’s kappa value (Table 4.3). The UPR was very low (UPR < 0.01), while the OPR was substantial, with over 78% of the predicted favourable breeding OGU remaining unoccupied.

Table 4.3. Assessment of the discrimination and classification capabilities of the favourability model. The indices evaluated include AUC, sensitivity, specificity, correct classification rate, over-prediction rate, under-prediction rate, and Cohen’s Kappa index.

<i>Measure</i>	<i>Values</i>
<i>Area Under the Curve</i>	0.981
<i>Sensitivity</i>	0.925
<i>Specificity</i>	0.945
<i>Correct Classification Rate (CCR)</i>	0.945
<i>Over-prediction rate (OPR)</i>	0.786
<i>Under-prediction rate (UPR)</i>	0.001
<i>Cohen’s Kappa Index</i>	0.330

After transforming the favourability values into cost values, we derived a range from 1 to 108, where lower values indicate more favourable conditions for the Bearded Vulture’s movement. Our connectivity map shows the potential movement corridors for the Bearded Vulture across various populations—specifically Sierra de Cazorla, Maestrazgo, Picos de Europa, the Pyrenees, Sierra de Cazorla, and Sierra de Gredos— (Figure 4.9). The map visually represents connectivity levels, categorized into four distinct classes: low, medium, high, and very high connectivity.

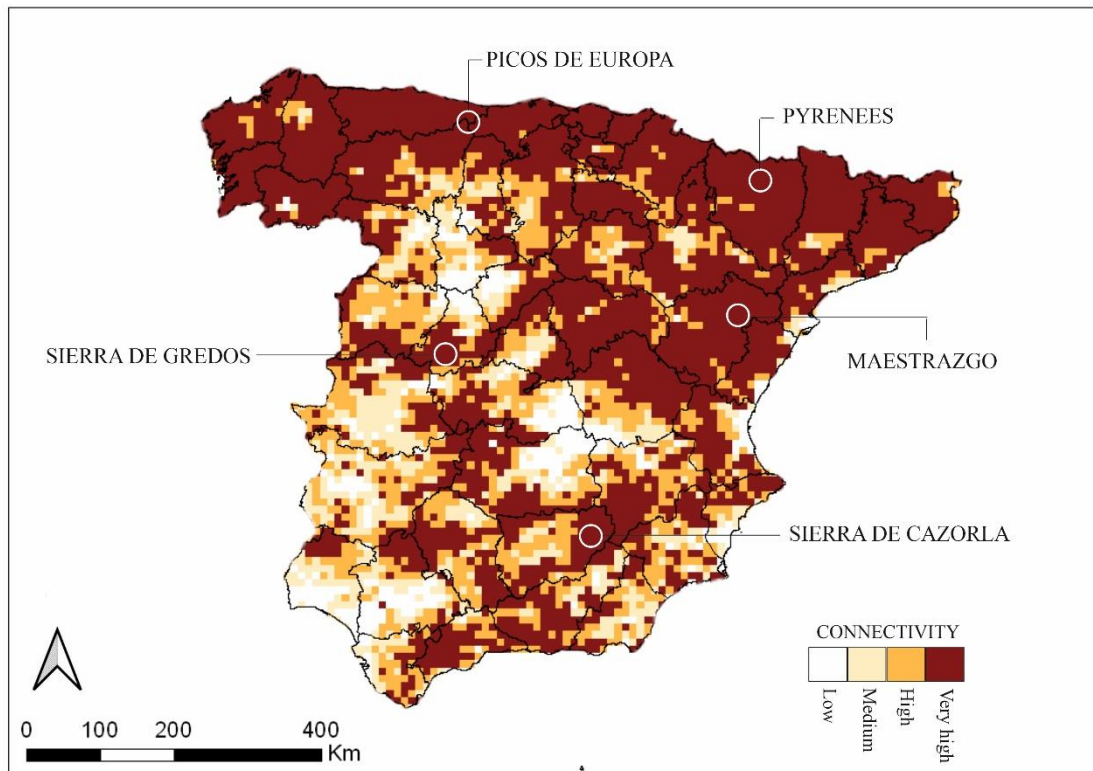


Figure 4.9. Connectivity map for Bearded Vultures in Mainland Spain. Black lines represent administrative boundaries (provinces), while circles denote Bearded Vulture population centres.

Corridor validation

The spatial analysis revealed that both Eva and Monica, two female Bearded Vultures (released in Picos de Europa in 2018 and originally from Pyrenees), exhibited significant movement between these regions during different seasons. These two birds were the only ones tracked that made movements outside Picos de Europa.

- Eva made two round trips between Picos de Europa and the Pyrenees: one during the winter of 2022-2023 (Supplementary Material, Figure S1A) and another during the summer of 2022 (Supplementary Material, Figure S1B).

- Monica also completed a round trip, traveling from Picos de Europa to the Pyrenees and back during the spring of 2023 (Supplementary Material, Figure S2). Unfortunately, this individual was found dead in France in 2024.

For both Bearded Vultures, movements occurred more frequently in grid cells with very high connectivity, avoiding territories of lower connectivity (Table 4.4, Figure 4.10).

Table 4.4. Proportion of points classified into different connectivity categories for each individual (Eva (summer 2022), Eva (winter 2022-23), and Monica (spring 2023)). The categories reflect the level of connectivity based on the corridor analysis, ranging from Very High to Low. Percentages indicate the distribution of GPS locations across these categories; N refers to the total number of GPS locations.

<i>ID</i>	<i>N</i>	<i>Very high</i>	<i>High</i>	<i>Medium</i>	<i>Low</i>
<i>Eva (2022)</i>	7753	97.89%	2.11%	0%	0.04%
<i>Eva (2023)</i>	727	99.72%	0.28%	0%	0%
<i>Monica (2023)</i>	2863	80.56%	19.20%	0%	0.21%

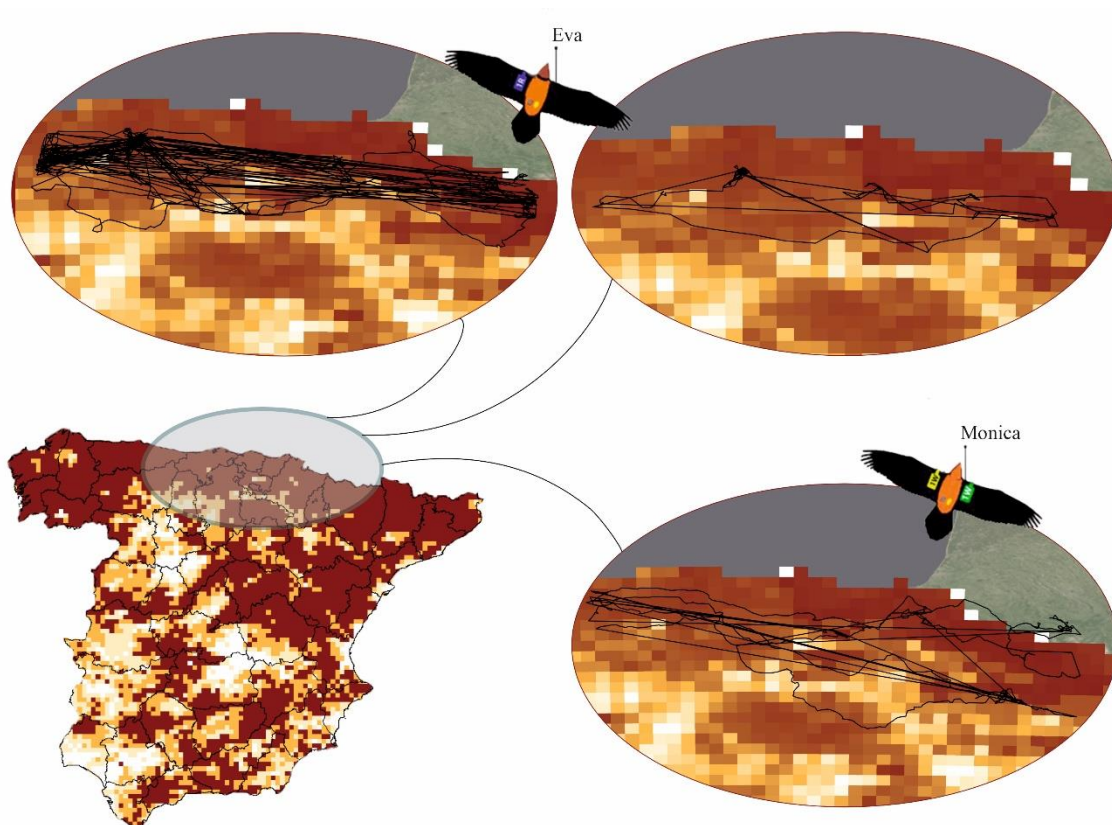


Figure 4.10. Movement pattern of Eva and Monica during their travels between Picos de Europa and the Pyrenees and vice versa. Black lines represent movement paths, with stronger colour indicating better connectivity.

Kernel Density vs. Favourability

We performed a generalized linear model (GLM) for each study area—Sierra de Gredos, Picos de Europa, and the Pyrenees—to explore the relationship between 95 KDE values and the values of the favourability model used. The analysis was carried out using a Gamma distribution with a log link function. Our results show a positive relationship between 95KDE and environmental favourability across all three study areas. In Sierra de Gredos, the estimate for favourability was 2.823, with a significant p -value (< 0.001), indicating that areas with higher favourability

had greater intensity of use of the species. Similarly, in Picos de Europa, we observed a positive association, with an estimate of 1.155 and a significant p -value (< 0.001). In the Pyrenees, the favourability estimate was 0.678, with a significant p -value (< 0.001), further confirming that more favourable areas in this region correspond to higher kernel density.

3.5. Discussion

The results of the home range analyses, using both Minimum Convex Polygons (MCP) and Kernel Density Estimation (95KDE), reveal notable patterns in space use by Bearded Vultures across Sierra de Gredos, Picos de Europa, and the Pyrenees. Although there were differences in MCP and KDE values between sexes, these differences were not statistically significant, which aligns with previous studies (Krüger et al. 2014). However, our GAM analysis showed that breeding status (territorial vs. non-territorial) and the study area had a significant influence on MCP size. This suggests that territorial individuals, regardless of sex, tend to have smaller home ranges, likely due to the need to defend a specific area, while non-territorial birds travel over larger distances in search of resources and potential breeding sites. The smaller MCP area of territorial individuals is consistent with findings from Gil et al. (2014) and Margalida et al. (2016).

In Sierra de Gredos, the larger MCP for females, compared to males, appears to result from the movement patterns of a single female whose long-distance excursions expanded her home range considerably. This outlier likely skewed the overall results, suggesting larger female home ranges that do not necessarily reflect typical spatial behavior in this region. In contrast, in the Pyrenees, males had consistently larger MCPs than females, suggesting potential differences in resource use or movement strategies between sexes. In Picos de Europa, although MCP values were large for both sexes, females still showed nearly double the MCP size compared to males. These regional variations suggest that local environmental factors, such as resource availability or population density, may influence space-use differently across the study areas. In more established populations like those in the Pyrenees and Picos de Europa, competition for optimal breeding territories might drive non-territorial individuals to expand their home ranges, especially among females.

The Pyrenees, home to the largest Bearded Vulture population, showed the highest overall MCP and KDE values. This likely reflects a density-dependent scenario (Margalida et al. 2020), where high population density increases competition for breeding territories. As a result, individuals may expand their home ranges, traveling greater distances to find favourable areas for foraging and nesting. Extensive livestock farming, which provides a reliable source of carrion,

remains critical in this region. However, the high density of vultures may limit territorial availability, further driving larger space use.

In contrast to the findings of Margalida et al. (2016), who tracked a larger number of Bearded Vultures across the entire Pyrenees, including both the Spanish and French sides, our study focused on a smaller sample of individuals confined to the Aragonese Pyrenees. Margalida et al. (2016) reported a total MCP of 48,738.6 km² for the entire Pyrenean population, while our study found a total MCP of 39,350.7 km² in the Pyrenees, likely due to the more limited geographic scope and number of tagged individuals. Just as Margalida et al. (2016) found no significant sex-related differences in MCP for territorial adults, our results show no significant differences in MCP between males (39,257.1 km²) and females (14,837.8 km²) ($U = 0, p = 1$).

In Sierra de Gredos, where reintroduction efforts began in 2022, males had the smallest home range sizes. These smaller home ranges may reflect the early stages of population reintroduction, and more years of monitoring are needed to better understand the dynamics of this population.

The findings from Picos de Europa, where reintroductions began earlier in 2010, show more extensive home ranges than in Gredos, but not as large as those in the Pyrenees. The territoriality factor plays a key role in this region, as competition for breeding sites may not yet be as intense as in the Pyrenees, allowing birds to optimize space use more gradually. The Picos de Europa region supports a variety

of food sources, including domestic goats and sheep, and wild species like chamois, contributing to the sustainability of the reintroduced population. As noted by Margalida et al. (2016), space use dynamics vary based on population density and habitat characteristics. Additionally, the influence of breeding status highlighted by the GAM model offers information into how competition for breeding territories drives spatial patterns in reintroduced populations.

Furthermore, our GLM results demonstrate a positive relationship between kernel density and environmental favourability across the three study regions. This suggests that areas with higher favourability values, which reflect better conditions for the species, such as limestone and lower human disturbance, also have higher concentrations of individuals. This re-emphasises the versatility of the use of biogeography in the study and management of biodiversity.

Overall, our findings emphasize the importance of continued monitoring of reintroduced populations, particularly in Sierra de Gredos and Picos de Europa. The significant influence of territorial status and regional factors on space-use patterns suggest the need to consider these variables when designing conservation and management strategies. Balancing livestock farming and wildlife conservation will be essential for ensuring the success of these reintroduction efforts, given the Bearded Vulture's reliance on carrion from domestic ungulates in all three regions (Aguilera-Alcalá et al. 2022).

Conservation implications

The conservation of the Bearded Vulture faces several critical challenges, requiring a comprehensive approach that integrates habitat protection, connectivity, and mitigation of human impacts (Margalida et al. 2013). One of the most urgent conservation needs is the establishing and protecting ecological corridors to facilitate movement between isolated populations. The corridor analysis conducted using biogeographical methods in this study provides valuable insights into the potential connectivity between key Bearded Vulture populations across the Iberian Peninsula, including Sierra de Gredos, Picos de Europa, Pyrenees, Sierra de Cazorla and Maestrazgo.

This strong connectivity suggests that functional ecological pathways already exists, as evidenced by the round trips made by reintroduced individuals Eva and Monica in 2023. Despite the Bearded Vulture's philopatric tendencies (López-López et al. 2013), both females undertook dispersal movements, indicating that individuals can travel large distances when necessary. However, while these corridors are promising, risks from anthropogenic factors, such as collisions with human infrastructure, pose significant threats to successful dispersal, underlining the need for targeted conservation efforts to mitigate these risks.

In addition to strong connectivity between Picos de Europa and the Pyrenees, high-connectivity corridors were also identified between other key regions, particularly between Sierra de Gredos and Picos de Europa, as well as between

Sierra de Cazorla and Gredos. These high-connectivity pathways may be critical for facilitating movement and genetic exchange between isolated populations. The corridor between Maestrazgo and nearby regions also exhibited strong connectivity, suggesting that these areas play a pivotal role in maintaining a functional network for the Bearded Vulture across the Iberian Peninsula.

Recognizing and incorporating these corridors into regional conservation strategies is essential. Authorities should prioritise the protection and management of these high connectivity zones to ensure that human activities do not disrupt these vital ecological links. Habitat management, conservation planning, and mitigation measures, such as reducing risks from infrastructure, should focus on maintaining and enhancing the functionality of these corridors to support safe dispersal and connectivity of Bearded Vultures.

Furthermore, addressing human activities in high-use zones identified through home range analyses is crucial, especially in areas like Canal Roya in the Pyrenees. This heavily utilized area is currently threatened by infrastructure development plans to connect two ski resorts, which could lead to habitat fragmentation, increased human disturbance, and collisions with man-made structures (Arroyo & Razin 2006). Protecting key habitats like Canal Roya is essential to prevent further fragmentation, which could negatively impact the regional population.

Across all three regions, human infrastructure, such as roads, wind turbines, and power lines, remains a significant threat to the species (Margalida 2016). Given

the Bearded Vulture's low tolerance for human disturbance (Arroyo & Razin 2006), these activities must be carefully managed, particularly in areas with high overlap of home ranges. The establishment of buffer zones around critical habitats, where infrastructure projects are restricted, would be a crucial conservation measure. The Canal Roya case exemplifies the urgency of stronger protections for key areas, as further fragmentation could have devastating effects on the regional population.

Livestock farming also remains a fundamental factor in the conservation of the Bearded Vulture, as extensive grazing provides a reliable source of carrion. In Sierra de Gredos, Picos de Europa, and the Pyrenees, traditional farming practices that sustain domestic sheep and goats directly support the vultures' feeding ecology. To ensure that these practices are maintained, economic incentives and sustainable farming policies must be prioritized (Aguilera-Alcalá et al. 2022).

Public outreach and education also play a key role in reducing human-wildlife conflicts (Espinosa & Jacobson 2012). Although the Bearded Vulture feeds primarily on carrion and poses little threat to livestock, misunderstandings can lead to conflicts with local communities. Engaging these communities through education programs that highlight the species' ecological importance can foster coexistence and garner local support for conservation efforts (Margalida et al. 2014a).

At the policy level, stronger protections for critical habitats and ecological corridors are urgently needed. This could include stricter regulation of tourism, especially in Picos de Europa and Sierra de Gredos, where increasing human activity may encroach on vulture nesting and feeding sites. Collaborative efforts between Spain and France are also vital for maintaining cross-border population connectivity in the Pyrenees, ensuring that individuals can move freely between regions without encountering habitat fragmentation (Godoy et al. 2004).

In conclusion, ensuring the long-term survival of the Bearded Vulture in Spain requires a comprehensive conservation strategy that prioritizes habitat connectivity, mitigates human impacts in critical areas, and promotes sustainable land-use practices (Vignali et al. 2021). Strengthening ecological corridor and regulating human activities in high-use zones will enhance the species' ability to thrive in both established populations and reintroduction areas. This study highlights the importance of these measures, not only for the conservation of the Bearded Vulture but also for preserving the ecological integrity of the regions it inhabits.





CAPÍTULO 4

Survival estimation using multistate Cormack-Jolly-Seber models. The case of the Bearded Vulture Gypaetus barbatus

Estimación de la supervivencia mediante modelos multiestado Cormack-Jolly-Seber. El caso del quebrantahuesos Gypaetus barbatus

Este capítulo se basa en/ This chapter is based on:

Navarro, I., Farfán, M. Á., Gil, J. A. & Muñoz, A. R. (2024). Survival Estimation Using Multistate Cormack-Jolly-Seber Models—The Case of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Spain. *Animals* 2024, 14, 403. DOI: 10.3390/ani14030403

4. Survival estimation using multistate Cormack-Jolly-Seber models. The case of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*

4.1. Abstract

The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) is an endangered species with a specialist osteophagous (bone) diet. We estimated the survival and productivity of this vulture in the Aragonese Pyrenees, where the main population of the species in Europe is found. We used a database covering a period of 33 years (1987–2020). To estimate the probability of survival, we used Cormack–Jolly–Seber models with a Bayesian approach. Our models estimated a survival rate of 0.90 ± 0.08 in juveniles, 0.95 ± 0.04 in subadults and 0.92 ± 0.05 in adults. The survival probability increased over the study period in adults and subadults but not in juveniles. By contrast, productivity decreased over the same period. Our study provides updated information on the status of two demographic parameters of great importance to the species and allows us to identify the most vulnerable age classes and to plan conservation actions to improve the situation of the species in a territory that is a donor of specimens for reintroduction projects. The estimated survival values suggest that more caution should be exercised when planning these feeding points according to the use the species makes of them.

4.2. Introduction

Continuous monitoring of endangered species is essential for conservation (Robinson et al. 2018). Biodiversity monitoring can be challenging, leading to errors due to environmental factors, imperfect detection (Kéry & Schaub 2012) and other factors, such as insufficient information, that can lead to errors (Likens & Lindenmayer 2018). Continuous monitoring provides valuable information for understanding changes in ecosystems, identifying emerging threats and designing effective management and conservation strategies (Robinson et al. 2018). This is why long-term population monitoring programs are essential for accurate knowledge on wildlife populations (Likens & Lindenmayer 2018). The monitoring of species and the use of statistical models to deal with imperfect detection allow us to properly understand the population dynamics, better understand their ecology and manage them efficiently (Jiménez 2017).

In wild populations, survival is one of the demographic parameters governing population dynamics (Jankowiak et al. 2016). To estimate the probability of survival of birds, capture–recapture models are frequently used, with the Cormack–Jolly–Seber (CJS) model (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965) being the most commonly used methodology (Jankowiak et al. 2016). The CJS model ascribes probabilities to every conceivable capture history using two sets of parameters. These represent the capture probabilities, signifying the chances that animals present during a single capture event are indeed captured, and the

survival probabilities, indicating the likelihood that animals alive on one capture occasion remain alive by the next. While these probabilities are permitted to vary over time, the CJS model enforces the assumption that the capture and survival probabilities remain consistent for all animals in the population during a single capture event. Additional assumptions within the model include the consideration that capture events are instantaneous occurrences, no harm befalls the animals during capture, emigration is permanent and individuals act autonomously without influence from one another (Bonner & Schwarz 2006). Following this, statisticians and ecologists have introduced extensions to the CJS model, permitting the adjustment of capture and survival rates based on covariates. Pollock (2002) offers an extensive overview of these techniques, which include the adoption of multistate models and the application of generalised linear models (GLMs) (Bonner & Schwarz 2006). In a multistate model, the capture and survival rates can independently fluctuate among animals, each of which belongs to a finite number of states defined by one or more factors. A significant benefit of employing a multistate model lies in its capacity to integrate covariates that are not only time-varying but also specific to each individual. This is achieved by utilising a Markov chain to depict individuals' transitions between states and to factor unobserved covariate values into the model likelihood (Bonner & Schwarz 2006, Jiménez 2017).

The Bearded Vulture, with a specialised osteophagous diet (Margalida & Martínez 2020), inhabits mountain ranges characterised by a steep topography and rocky nesting sites. This bird also frequents adjacent plains and plateau areas, where it relies on extensive open spaces with minimal vegetation to locate food (Ferguson-Lees & Christie 2001, Orta et al. 2020). While it depends on thermal currents and wind for gliding, this reliance is notably less than that of most other vultures (Ferguson-Lees & Christie 2001, Orta et al. 2020).

Bearded Vultures have a distribution across mountainous regions spanning Eurasia and Africa (Gil et al. 2019). Historically, they occupied all major mountain systems within the Iberian Peninsula (Hiraldo et al. 1979, Gil 2020). Presently, the Spanish population is confined to a breeding population in the Pyrenees, specifically Catalonia, Aragon and Navarre. In 2019, this population consisted of 126 reproductive units (RU: each RU is defined as a breeding pair or, if applicable, polyandrous trios), accounting for over 70% of the European population (Margalida & Martínez 2020). Additionally, two more nuclei have emerged naturally, with one RU located in the Vasco–Navarras mountain chains (Guipúzcoa) and another in the Moncayo Massif (Zaragoza). Furthermore, through reintroduction initiatives, two new nuclei have been established: one in the Cantabrian Mountains (Asturias and Cantabria) and the other in the Cazorla mountain chain (Jaén) (Margalida & Martínez 2020).

The Bearded Vulture's habitat is confined to mountain regions characterised by extensive livestock farming (Margalida & Martínez 2020). Livestock farming plays a vital role in the conservation of this species, particularly in the Pyrenees, where the Bearded Vulture's diet primarily consists of domestic ungulates (*Ovis* and *Capra*) and wild ungulates (*Rupicapra*) (Gil et al. 2019, Lozano & Jauregui 2021). Extensive livestock farming represents a pivotal activity in developed countries' mountain ecosystems (Pătru-Stupariu et al. 2020, Muñoz et al. 2021). In the Aragonese Pyrenees, it holds essential significance (Estévez-Moreno et al. 2021), leading to the maintenance of extensive meadows in the region, subject to regular grazing on both public and private lands. This practice carries significant economic, social and ecological value (Reiné 2017).

The Bearded Vulture is a large and long-lived species, with a clutch size of two eggs, of which only one chick survives due to inter-sibling competition (Margalida et al. 2020). Although it is a monogamous species, polyandrous trios are easily observed in the Pyrenees, probably due to the density dependence caused by the increase in the population and the decrease in optimal territories for the species (Margalida et al. 2020). The estimated age of first breeding is 10.31 years for the Pyrenean population (Margalida et al. 2020).

The Bearded Vulture is considered at the European level to be one of the most endangered birds of prey (The species is listed in Annex I of the EU Birds Directive (79/409/EEC and its codified version 2009/147/EC), Appendix II of the Bern Convention, and is also included in the Bonn Convention and CITES). Within North Africa, it attains the classification of Critically Endangered based on the IUCN criteria, owing to its exceedingly rare occurrence and small population (Allaoui & Cherkaoui 2018). Likewise, in South Africa, where the subspecies *G. b. meridionalis* is found, it is also classified as Critically Endangered (Krüger 2015). As of 2019, its conservation status in Europe, as per the IUCN, is deemed Vulnerable. In Spain, it holds the designation of Endangered according to the Spanish Catalogue of Threatened Species, under RDL 139/4 2011 February.

The main objective of this study is to define the status of the Bearded Vulture population in the Aragonese Pyrenees. The management decisions on a donor population, like the Aragonese Pyrenees population, must take into account possible fluctuations in the demographic and reproductive parameters, making a continuous and updated analysis of these parameters necessary (Anders et al. 1997).

4.3. Material and methods

4.3.1. Study area

The geographical context of this study was the Aragonese Pyrenees (northern Spain), where the main population of the species in Spain is located (Margalida & Martínez, 2020) (Figure 4.1). The study area is delimited by the recovery plan for the species: it covers 9,537 km² and fully includes the Ordesa y Monte Perdido National Park, declared a World Heritage Site by UNESCO. The study area thus encompasses part of the Bearded Vulture population present in the Pyrenees.

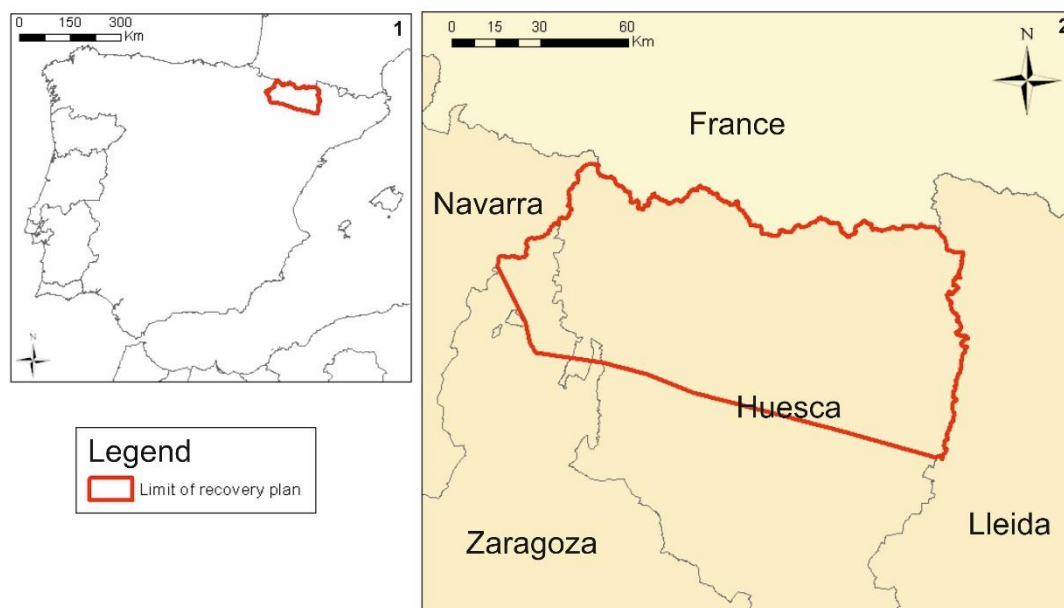


Figure 4.1. Study area. 1: Iberian Peninsula context; 2: Pyrenean context.

The Aragonese Pyrenees are made up of a large number of rocky cliffs and valleys with livestock activity (García-Ruiz & Valero-Garcés 1998). It is in this type of ecosystem that the Bearded Vulture finds its optimal habitat (Margalida & Martínez 2020).

4.3.2. Data collection

CMR (Capture–Mark–Recapture) data have been collected over a long-term study. For this purpose, 227 birds of known age were marked over a period of 33 years (1987–2020). The capture and tagging of juveniles was carried out at nests, and subsequent ring-reading was done at active nests and SFS (supplementary feeding stations). The marking process consisted of ringing and attaching wing bands that can be seen from a distance. The wing bands are alphanumerically coded and coloured differently for each individual so that each bird can be easily identified. Sightings were carried out by monitoring breeding territories, as well as by visiting weekly SFS located in the study area (Figure 4.1). Sightings occurred during winter counts. From these sightings, a database of the absence and presence of sightings of each Bearded Vulture has been constructed for every year. For the analysis of trends in the reproductive parameters and in the number of pairs, data derived from the monitoring program of the species from 1990 to 2021 have been used.

4.3.3. Survival analyses

The estimation of the probability of survival of the Bearded Vultures was carried out by means of a multistate Cormack–Jolly–Seber (CJS) model (Kéry & Schaub, 2012). The CJS model used is an age-dependent model, which can be formulated as follows:

$$\text{logit}(\phi_{i,t}) = \beta_{x(i,t)} + \varepsilon_i$$

$$\varepsilon_i \sim \text{Normal}(0, \sigma^2),$$

where $\beta_{x(i,t)}$ demonstrates the effects of the age class x of individual i at time t , and ε_i is the year random effect.

For a survival analysis grouped by age class, we defined three classes according to plumage characteristics (Margalida et al. 2020). We have defined juvenile birds as those under 2 years of age, subadults as birds between 2 and 6 years of age and adults as those over 6 years of age. In total, the database consisted of 227 birds of known age.

The statistical analyses were performed in R version 4.3.1 (R Core Team 2021) and the JAGS version 4.3.1 (Plummer 2015) for programming Markov Chain Monte Carlo (MCMC) methods for Bayesian models and thus assessing the convergence of the random samples (Du et al. 2022). The “jagsUI” R package (Kellner et al. 2019) was used to call JAGS from the R software. We specified 150,000 iterations, a burn-in of 5000 and a rate of thin of 3 and 3 chains. We used Brooks–Rubin–

Gelman diagnostics (Brooks & Gelman 1998). The results were always less than 1.1, indicating that the chains converged to a stable distribution (Kéry & Schaub 2012).

4.3.4. Productivity trend analyses

An analysis of Bearded Vultures' productivity from 1995 to 2020 was carried out. Productivity as a reproductive parameter of the Bearded Vultures was defined as follows: total number of chicks fledged/total number of pairs (Margalida & Martínez 2020).

To examine the relationship between the independent variable (year) and the dependent variable (productivity), Spearman's coefficient (Spearman 1904) was used.

4.3.5. Number of pairs trend analyses

To understand the productivity results, an analysis of the evolution of the number of pairs in the study area was carried out. Pairs could be composed of two or three individuals, forming polyandrous groups in the latter case. The database covers 33 years, from 1990 to 2021.

To explore the connection between the independent variable (year) and the dependent variable (number of pairs), we used Spearman's coefficient (Spearman 1904).

4.4. Results

Juvenile survival was estimated at 0.907 (0.821–0.993), subadult survival at 0.958 (0.915–1) and adult survival at 0.924 (0.924–0.979). Regarding the trends in this parameter in the Aragonese Pyrenees, we observed a weak positive trend in subadults and adults in recent years, while there was no trend in juveniles, with large interannual variations, especially in recent years (Figure 4.2).

The resighting rate was 0.88 (0.871–0.889) for the whole set of individuals. For juvenile individuals, the resighting rate was 0.881 (0.871–0.889); for subadult individuals, the resighting rate was 0.88 (0.871–0.889); while adult individuals had the lowest resighting rate at 0.879 (0.87–0.889).

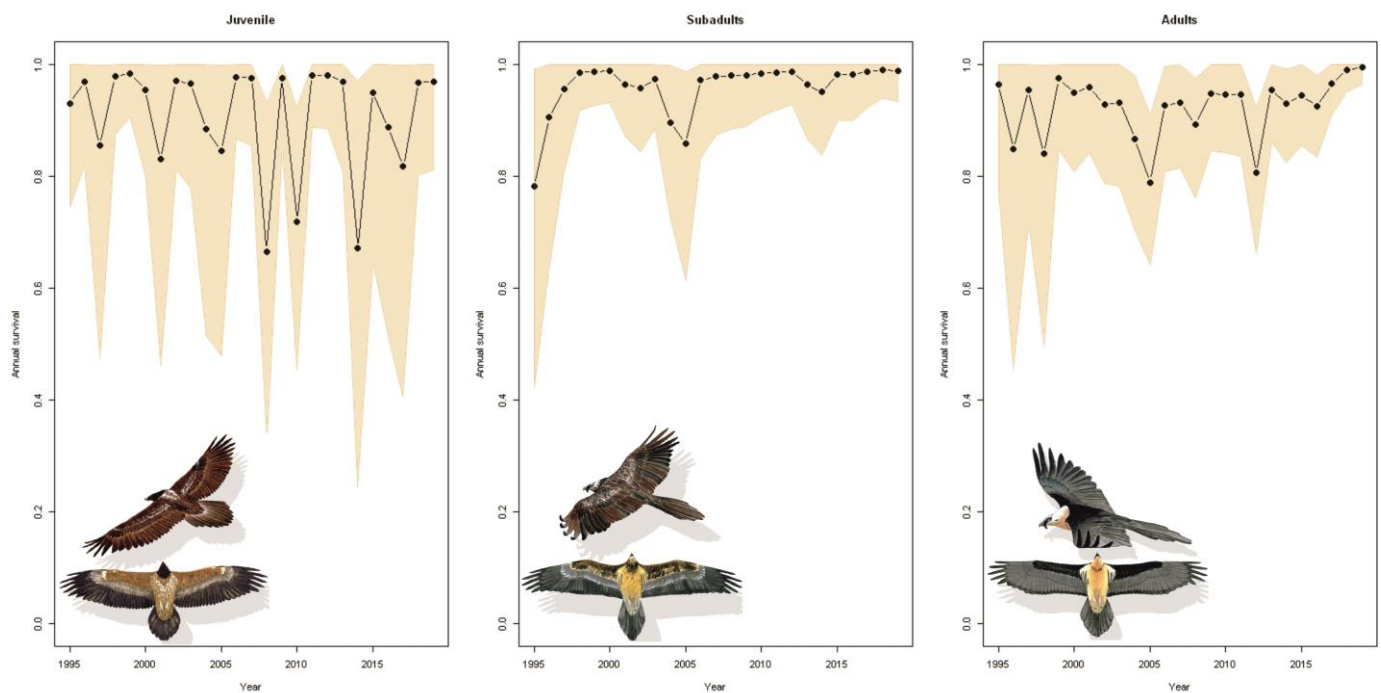


Figure 4.2. Interannual variation of mean annual survival for the three age classes of Bearded Vultures in the Aragonese Pyrenees from 1995 to 2019. Survival means are shown as dots and lines, and the 95% confidence interval around the means are shaded.

Interannual variability was observed in their productivity (Figure 4.3). Spearman's correlation between productivity and the study time period was negative and significant at a 99% confidence level ($R = -0.65, p < 0.01$).

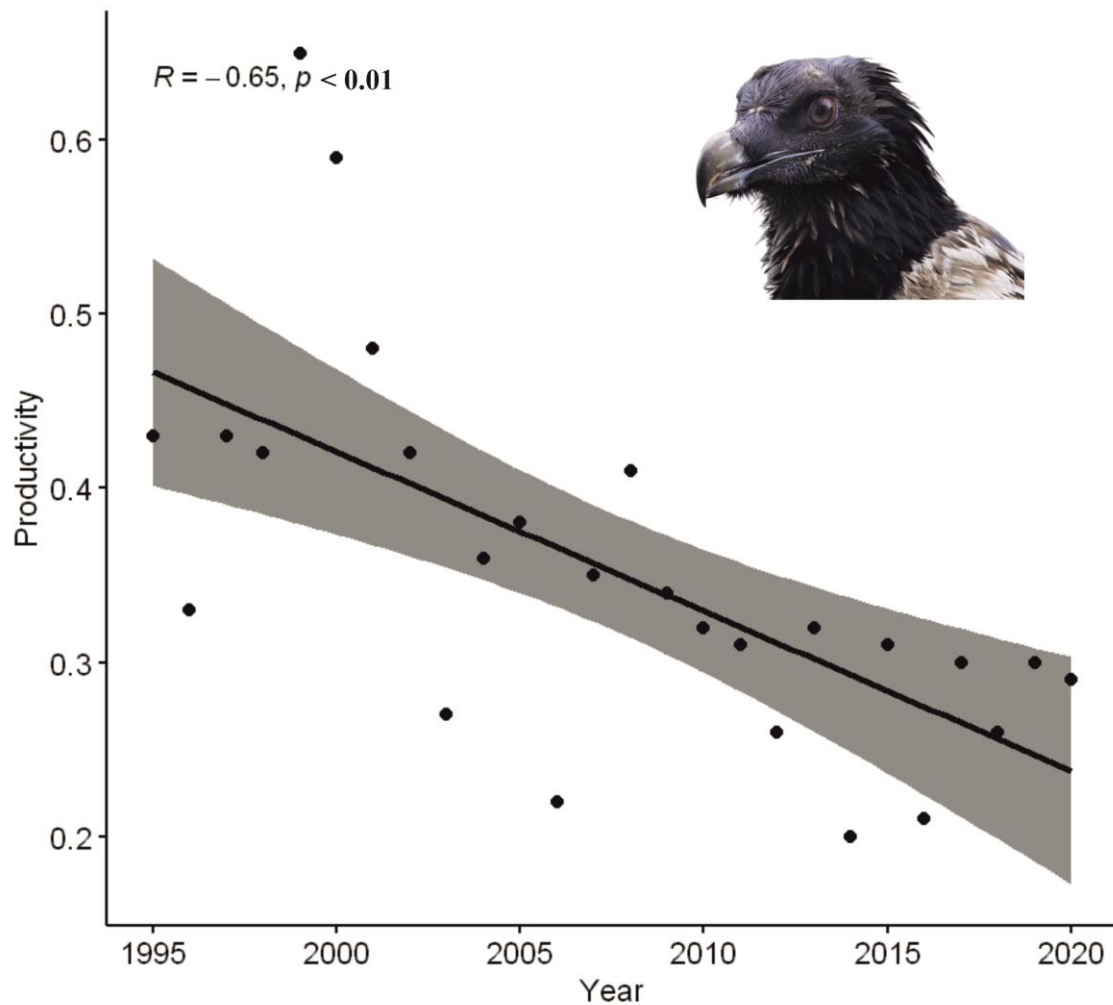


Figure 4.3. Interannual variation of productivity of Bearded Vultures in the Aragonese Pyrenees from 1995 to 2020.

Likewise, interannual variability was observed in the number of pairs (Figure 4.4).

Spearman's correlation between the number of pairs and the study time period was positive and significant at a 99% confidence level ($R = 0.99, p < 0.01$).

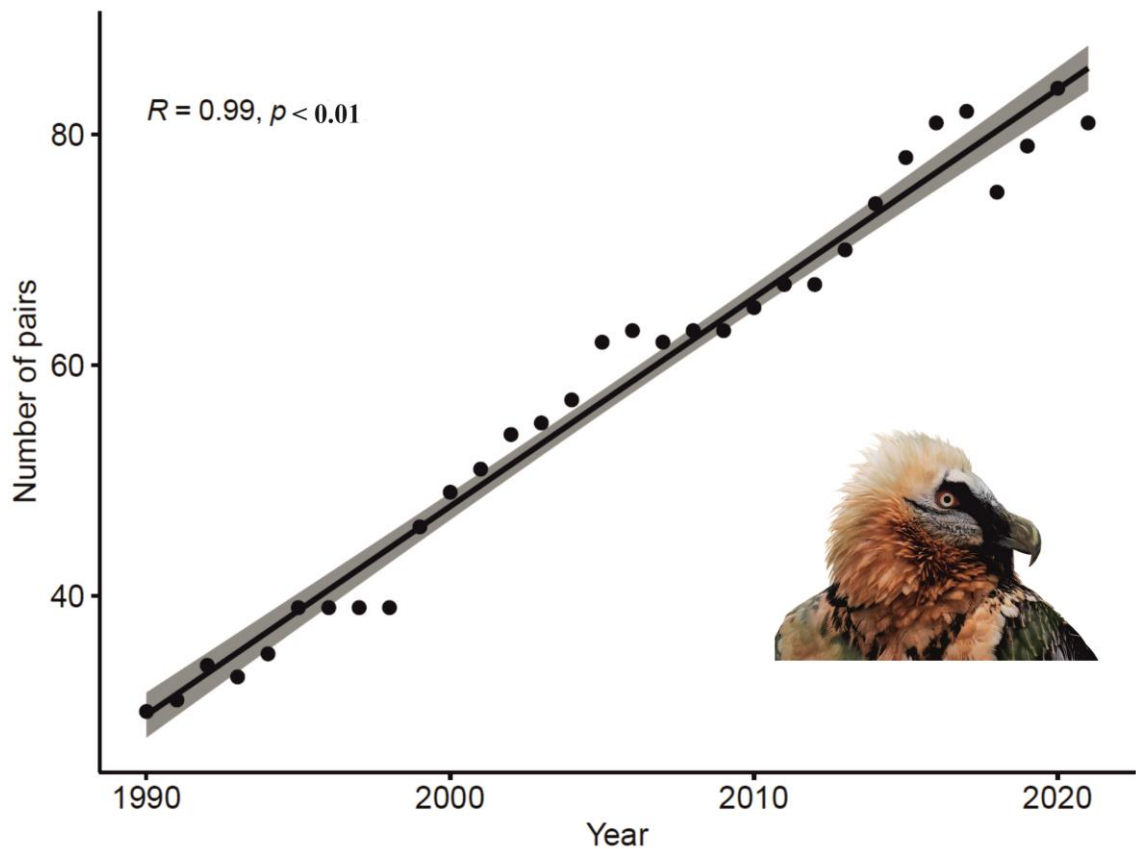


Figure 4.4. Interannual variation in number of pairs of Bearded Vultures in the Aragonese Pyrenees from 1990 to 2020.

4.5. Discussion

Investigating the survival dynamics of the Bearded Vulture in the Pyrenees is pivotal to biodiversity conservation efforts. Our findings reveal interannual variations in survival across all age classes, with a slight positive trend in the Aragonese Pyrenees in recent years, except for the interannual variation in juvenile survival, particularly recently. Monitoring this variation is crucial, given the vulnerability of this species to extinction, as emphasised by Sergio et al. (2021). The lower survival among juveniles may be linked to intraspecific competition for food, indicating potential density-dependent effects.

Understanding these nuances is imperative for effective conservation strategies not only in the Pyrenees but in the Iberian Peninsula as a whole.

The negative trend in productivity and the increase in the number of pairs could also reflect a density-dependent population status, as other studies have already pointed out for the Pyrenees as a whole (Margalida & Martínez 2020, Margalida et al. 2020). These data, together with the low stability of juvenile survival over time, indicate that the species is fragile in the long term and that its continuity is not assured, as it is vulnerable to stochastic processes. In addition to the density-dependence phenomena, feeding, not so much in terms of quantity as in terms of quality, is important and should be assessed as a modulating factor in juvenile survival. Wild ungulates with traces of lead from hunting and other toxins found in carcasses can negatively influence reproductive parameters and the survival of the species (Margalida et al. 2020).

The sharp decline in survival in all age classes in 2005 could be due to the health regulations in Spain from 2005 to 2011 due to Bovine Spongiform Encephalopathy, as trophic resources decreased. Perhaps individuals had to move away from the study area due to these food restrictions. This decline in the estimated survival during the health restrictions highlights the need to find a balance between public health protection and biodiversity conservation.

The intriguing disparity in survival rates between subadult and adult Bearded Vultures presents a matter that warrants careful consideration. The observed higher subadult survival values compared to those in adults raise questions about the underlying factors influencing these patterns, presenting two possible scenarios: first, there may be a potential underestimation of adult survival using the models, possibly attributed to the higher resighting rate in subadults. Alternatively, the elevated survival rates in subadults might be indicative of an increased trophic availability, as they are more likely to frequent supplementary feeding sites (SFS) compared to territorial adults (Margalida et al. 2020). The SFS have undeniably exerted a pivotal role in the proliferation of Bearded Vulture populations. However, it is imperative to acknowledge that their impact may be multifaceted, encompassing not only positive outcomes but also noteworthy negative implications. It should be noted that the convenience of sightings at these SFS exceeds that of other, often isolated or remote, locations. Sightings of ringed or wing-tagged individuals are much easier at these locations and, consequently, a substantial proportion of sightings tend to occur at these frequented sites, which attract mainly non-breeding individuals (Margalida et al. 2020). Moreover, considering the outcomes of the productivity trend analysis under a density-dependent scenario, coupled with the pronounced philopatry observed in Pyrenean specimens, there is a pressing need for enhanced management of the SFS. One potential strategy could involve reducing the

predictability of food inputs, thereby encouraging specimens to disperse (Margalida et al. 2016).

Even in a territory marked by a high density of Bearded Vultures, there are some disconcerting features influencing the future of the species (exposure to toxins, environmental issues, etc.), a concern echoed not only in the Aragonese Pyrenees but throughout the Pyrenean region, as highlighted by Margalida et al. (2020). In light of our findings, we propose a reflective reassessment of the supplementary feeding stations strategy in the Aragonese Pyrenees. This aims to address the identified issues and design specific studies to further explore the potential relationship between supplementary feeding stations (SFS) and toxins in the dynamics of the species. Furthermore, it is imperative to continue monitoring for the implementation of effective and science-based management practices. The ongoing tracking of key parameters ensures a comprehensive understanding of the evolving dynamics and facilitates adaptive management strategies in the context of Bearded Vulture conservation in the Aragonese Pyrenees.

Our investigation into the survival dynamics of the Bearded Vulture in the Aragonese Pyrenees highlights the critical role of understanding these dynamics in biodiversity conservation. While we observed a positive overall trend in the Aragonese Pyrenees, the concerning decline in juvenile survival, potentially linked to food competition and density-dependent effects, emphasises the species'

vulnerability. The negative trend in productivity, influenced by factors like lead exposure and toxins in prey, raises alarms about the species' long-term fragility. A complex interplay of factors, including the impact of health regulations and the disparity in survival rates between subadults and adults, underscores the need for careful management of supplementary feeding stations to balance positive outcomes with potential drawbacks. Our findings call for a reflective reassessment of conservation strategies, particularly in the Aragonese Pyrenees, and emphasise the importance of ongoing monitoring and adaptive management practices to ensure the survival of the Bearded Vulture in this region.





CAPÍTULO 5

Teleconnection between the reproductive parameters of the Bearded Vulture and macroclimatic oscillations: implications for conservation

Teleconexión entre los parámetros reproductivos del quebrantahuesos y las oscilaciones macroclimáticas. Implicaciones para la conservación

Este capítulo se basa en/ This chapter is based on:

Navarro, I., Real, R., Muñoz, A. R., González, J. C., Farfán, M. Á. (2024) Teleconnection Between the Reproductive Parameters of the Bearded Vulture and Macroclimatic Oscillations: Implications for Conservation. *Journal of Raptor Research* 58(4):1–11. DOI: 10.3356/jrr2357

5. Teleconnection between the reproductive parameters of the Bearded Vulture and macroclimatic oscillations: implications for conservation

5.1. Abstract

The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) is a scavenging bird of prey that was once widespread on the Iberian Peninsula. Its current distribution in Spain is limited to specific mountain ranges, including the Aragonese Pyrenees. The decline of the Iberian population has been linked to factors acting at a microscale level, such as the use of poisons, illegal hunting, and a decrease in extensive livestock farming. There are, however, other factors acting on a biogeographical scale that are not currently being considered and may also be affecting the viability of populations. The aim of this case study was to investigate the influences of large-scale environmental conditions on temporal variation in the reproductive parameters of the Bearded Vulture breeding population in the Aragonese Pyrenees. We tested the degree to which each of 26 macroclimatic oscillation indices with an effect on regional weather conditions were teleconnected with three reproductive parameters (hatching rate, fledging rate, and productivity). Two indices—the Tropical Northern Atlantic and East Atlantic/West Russia Pattern—were temporally correlated with Bearded Vulture reproductive parameters. The study results provide novel information to facilitate Bearded Vulture conservation because no previous studies have addressed this

issue from a biogeographical and macroecological perspective. The results could have important implications for the management and conservation of the species and its successful reintroduction in other territories.

5.2. Introduction

The Bearded Vulture is a necrophagous bird specializing in an osteophagous diet (Margalida & Martínez 2020). It is found in mountain ranges with steep topography and rocky nesting sites, and forages on surrounding plains and plateaus with large open areas and little or low vegetation (Ferguson-Lees & Christie 2001, Orta et al. 2020). Bearded Vultures are distributed throughout mountainous regions of Eurasia and Africa (Orta et al. 2020). In the last century, the distribution of the Bearded Vulture was increasingly restricted due to both direct and indirect persecution, which reduced the species' current range to a few isolated massifs in the Pyrenees, Corsica, Greece, and the Balkans (Margalida & Martínez 2020). Recently, various conservation and reintroduction projects have helped to improve the overall status of Bearded Vultures by enabling the species to begin returning to territories it once occupied (Margalida & Martínez 2020).

The distribution and population dynamics of Bearded Vultures are conditioned by factors acting locally, such as illegal hunting, poisoning, power line collisions and electrocutions, human disturbance in breeding areas, abandonment of

extensive livestock farming and the consequent decrease in trophic resources, and interspecific competition with Griffon Vultures (*Gyps fulvus*) for nesting sites (Margalida 2016, Gil 2020). On a wider geographical scale, the species' distribution is linked to and modified by specific environmental conditions (Vanderwal et al. 2013). Similarly, population dynamics are related to the meteorological conditions existing at certain points of the biological cycle (Kostin & Mooij 1995, Ramos et al. 2002, McDonald et al. 2004). Local weather conditions are concurrently controlled by remote macroclimatic atmospheric and oceanic circulatory patterns (Formenty et al. 2003), which are quantified by macroclimatic indices that support comparing time series to estimate means and identify extreme values and trends (Jiménez 2014). As a result of these relationships, temporal weather patterns can be described using indices derived from monitoring macroclimatic oscillations (Gordo et al. 2011), which ultimately trigger ecological processes affecting the population dynamics of species. Such links between ecosystem properties and distant climatic oscillation patterns, termed teleconnections (Heffernan et al. 2014), have been reported for other species (Báez et al. 2021, 2022). There is normally a time lag between macroclimatic oscillations and the ecological processes they activate. This could support advanced weather forecasting to provide advantages when planning management and conservation actions for Bearded Vultures.

In this study, we focused on understanding the relationship between the rates of macroclimatic oscillations and reproductive parameters of the main Bearded Vulture population in Europe. We first identified relevant oscillation indices related to reproduction of the species and associated response time lags. Our initial hypothesis was that Bearded Vulture breeding parameters are determined, at least in part, by weather patterns that can be anticipated by measuring certain macroclimatic indices. The underlying assumption was that macroclimatic indices determine local weather conditions, which affect breeding parameters and thus population dynamics. We developed a model to predict the degree to which the macroclimatic indices and, therefore, the consequent meteorological conditions, appeared to influence reproduction of Bearded Vultures during a 32-year study period. The resulting insight can be used to improve management and conservation actions designed to better conserve the species.

5.3. Material and methods

5.3.1. Study area and time period

The geographical context of this study was the Aragonese Pyrenees in northern Spain (see Figure 4.1), where the main European population of Bearded Vultures is located (Margalida & Martínez 2020). The study area was delimited by the recovery plan for the species (General Council of Aragón 1994), covering 9,537

km² and including Ordesa y Monte Perdido National Park, which is a UNESCO World Heritage Site. The database of reproductive parameters used in this study covered a 32-year period from 1990–2021, with standardized annual monitoring begun in December when the earliest clutches were laid (Margalida et al. 2003). This population has been monitored since 1990 by the Government of Aragon and the Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos (FCQ).

5.3.2. Data collection

Species data

We created a database from a monitoring dataset provided by the FCQ and Government of Aragon that contained information about laying, hatching, and fledging for all reproductive units (i.e., an adult pair or a polyandrous group) in the study area and for each year of the study. We defined three annual reproductive parameters to serve as dependent variables for our analyses: (1) hatching rate = percentage of eggs that hatched; (2) fledging rate = number of nestlings that fledged/number of pairs with hatchlings; and (3) productivity = number of fledglings/number of successful pairs, where a successful pair was one that raised one nestling to fledgling. To differentiate between years with high and low values of these reproductive parameters, we established six intervals using a logarithmic scale for each reproductive parameter (Vargas et al. 2006, Farfán et al. 2012). We then considered values in the three highest intervals (≥ 0.7) as

representative of high reproductive years and values in the three lower intervals (<0.7) as low reproductive years, thereby composing three binary response variables reflecting high and low years for each reproductive parameter.

Macroclimatic Oscillation Indices

We compiled information for 26 climate indices (Table 5.1) with data available from the National Oceanic and Atmospheric Administration (2023) and Indian Institute of Tropical Meteorology (2023). These indices are calculated on a monthly basis from measurements of different climate characteristics over time (Xiao 2020). Given that the oscillations in circulatory patterns could have a delayed teleconnection effect on Bearded Vulture reproductive parameters in the study area, we considered different possible features of the oscillation indices to represent temporal lags in our predictors (Stenseth et al. 2002, Báez et al. 2013). Specifically, as a predictor of high or low reproductive parameters, we tested average values of the oscillation indices from the quarter previous to the start of a given annual reproductive period (November–January), which is an appropriate period within which to identify management measures to be carried out.

Table 5.1. Macroclimatic oscillation indices used to assess possible links with reproductive parameters of Bearded Vulture.

Index	Code	Index	Code
Atlantic Oscillation Index	AAO	Atlantic Meridional Mode	AMM
Atlantic Multidecadal Oscillation	AMO	Artic Oscillation Index	AO
East Atlantic Pattern	EA	Dipole Mode Index	DMI
East Pacific/North Pacific Pattern	EP/NP	East Atlantic/West Russia Pattern	EA/WR
North Atlantic Oscillation	NAO	Multivariate ENSO Index	MEI
East Central Tropical Pacific SST	NIÑO 34	Extreme Eastern Tropical Pacific SST	NIÑO 1+2
Nort Pacific Pattern	NP	Central Tropical Pacific SST	NIÑO 4
Oceanic Nino Index	ONI	North Tropical Atlantic SST Index	NTA
Polar/Eurasia Pattern	POL	Pacific/North American Pattern	PNA
Scandinavian Pattern	SCA	Quasi-Biennial Oscillation	QBO
Tropical Northern Atlantic Index	TNA	Southern Oscillation Index	SOI
Tropical Southern Atlantic Index	TSA	Tropical/Northern Hemisphere Pattern	TNH
West Pacific Pattern	WP	Western Hemisphere Warm Pool	WHWP

5.3.3. Predictive models

We trained predictive models for the three dependent variables for the period 1990–2021. We developed models of climatically favourable years using the favourability function described by Real et al. (2006):

$$F = \frac{\frac{P}{1-P}}{\frac{n_1}{n_0} + \frac{P}{1-P}}$$

where F is the meteorological favourability of the quarter previous to the start of the reproductive period (ranging from 0 to 1), P is the probability of occurrence of a high reproductive parameter value during the year, and n_1 and n_0 are the number of years during 1990–2021 with occurrence and absence of a high reproductive parameter value, respectively.

Models based on the favourability function identified with $F > 0.5$ indicate years with weather conditions that caused the probability of high reproductive parameter values to be higher than the prevalence of these events in the temporal dataset (Acevedo & Real 2012). We obtained probability values using logistic regression to relate each binary dependent variable to the macroclimatic oscillation indices (Hosmer & Lemeshow 2000).

We derived logistic regression parameters by maximum likelihood estimation using a gradient-ascent, machine-learning algorithm (Schein & Ungar 2007, Rymarczyk et al. 2019). To minimize multicollinearity between predictors, we grouped predictor variables with significant Spearman correlation coefficients

and for each group retained only the variable demonstrating the strongest relationship with the dependent variables. We generated ensemble forecasting models based on the assumption that the effects of the different uncorrelated predictors are additive (Romero et al. 2016). We conducted multivariate logistic regression analyses of each dependent variable on the subset of retained predictors using a forward-backward stepwise approach. This stepwise process identified the most significant model with only one predictor based on Rao's score test (Rao 2005), and then sequentially added other predictors that significantly improved the model based on the omnibus test (Hosmer & Lemeshow 2000). We used Wald tests (Freund 1993) to assess the relative contributions of each predictor in the multivariate models.

We classified each study year as favourable or unfavourable for the occurrence of high reproductive parameter values using $F = 0.5$ as the favourability threshold according to each model. Then we used six indices to evaluate the classification capacity of each model: (1) sensitivity = proportion of high reproductive years classified as favourable; (2) specificity = proportion of low reproductive years classified as unfavourable; (3) correct classification rate = proportion of years correctly classified as favourable or unfavourable based on high versus low reproductive parameters, respectively; (4) over-prediction = proportion of years classified as favourable that presented low reproductive parameter values; (5) under-prediction = proportion of years classified as unfavourable that presented high reproductive parameters; and (6) Cohen's kappa coefficient = proportion of

specific agreement between the occurrence of high or low reproductive parameter values and favourability classifications (Fielding & Bell 1997). To assess the overall discrimination capacity of the models, we also used estimates of the area under receiver operating characteristic curve (AUC) as a measure independent of favourability thresholds (Lobo et al. 2008). We used the Hosmer and Lemeshow's goodness-of-fit test (Hosmer & Lemeshow 2000) to assess calibration.

5.4. Results

Eleven of 32 years had high hatching rates, 17 years had high fledging rates, and 13 years had high productivity values. We obtained significant climatic favourability models for all dependent variables (Tables 5.2 and 5.3). The Tropical Northern Atlantic (TNA) index was significantly and negatively associated with the likelihood of obtaining high values of all three reproductive parameters (Table 5.2). The average TNA index during the quarter prior to the November–January reproductive period was positive in 23 years (72%) and negative in 9 years (28%; Figure 5.2A). High hatching rates, fledging rates, and productivity occurred in 4 years (36%), 9 years (53%), and 5 years (39%) after quarters with negative TNA values, respectively. High reproductive parameter values were favoured ($F > 0.5$) by TNA values ≤ 0.2 in the quarter prior to the reproductive period (Figure 5.2B–D).

Table 5.2. Logits of the significant models for target variables according to the features of the macroclimatic oscillation indices. Logits represent either univariate models or multivariate combinations under the assumption that the individual effects of predictors could compensate each other.

Variable	Predictor	Constant	β	Wald Statistic	<i>P</i>
Hatching rate	TNA	-0.069	-2.886	3.732	0.053
Fledge rate	TNA	1.024	-3.664	5.394	0.020
Productivity	TNA	1.011	-6.341	6.677	0.010
	EA/WR	–	1.650	3.925	0.048

β : coefficient of predictors. Wald: Value of Wald test statistic quantifying predictor weight in the model. *p*: statistical significance

Table 5.3. Classification and discrimination measures of the significant climatic favourability models.

Test Statistic	Dependent Variable		
	Hatching Rate	Fledging Rate	Productivity
AUC	0.701	0.859	0.870
Kappa	0.188	0.502	0.680
Sensitivity	0.636	0.706	0.846
Specificity	0.571	0.800	0.842
CCR	0.594	0.750	0.844
Over-prediction	0.563	0.200	0.214
Under-prediction	0.250	0.294	0.111
H-L	$\chi^2 = 4.317, P =$ 0.634	$\chi^2 = 14.166, P =$ 0.05	$\chi^2 = 5.324, P =$ 0.503

AUC: Area Under the receiver-operating-characteristic Curve. Kappa: Cohen's Kappa coefficient. Sensitivity: proportion of years classified as favourable. Specificity: proportion of years classified as unfavourable. CCR: Correct classification rate. Over-prediction: proportion of years unfavourable classified as favourable. Under-prediction: proportion of years favourable classified as unfavourable. H-L: Hosmer-Lemeshow calibration index. Hatching Rate: percentage of eggs that hatched. Fledging Rate: number of nestlings that fledged / pair with hatchlings. Productivity: total number of fledglings / total number of pairs.

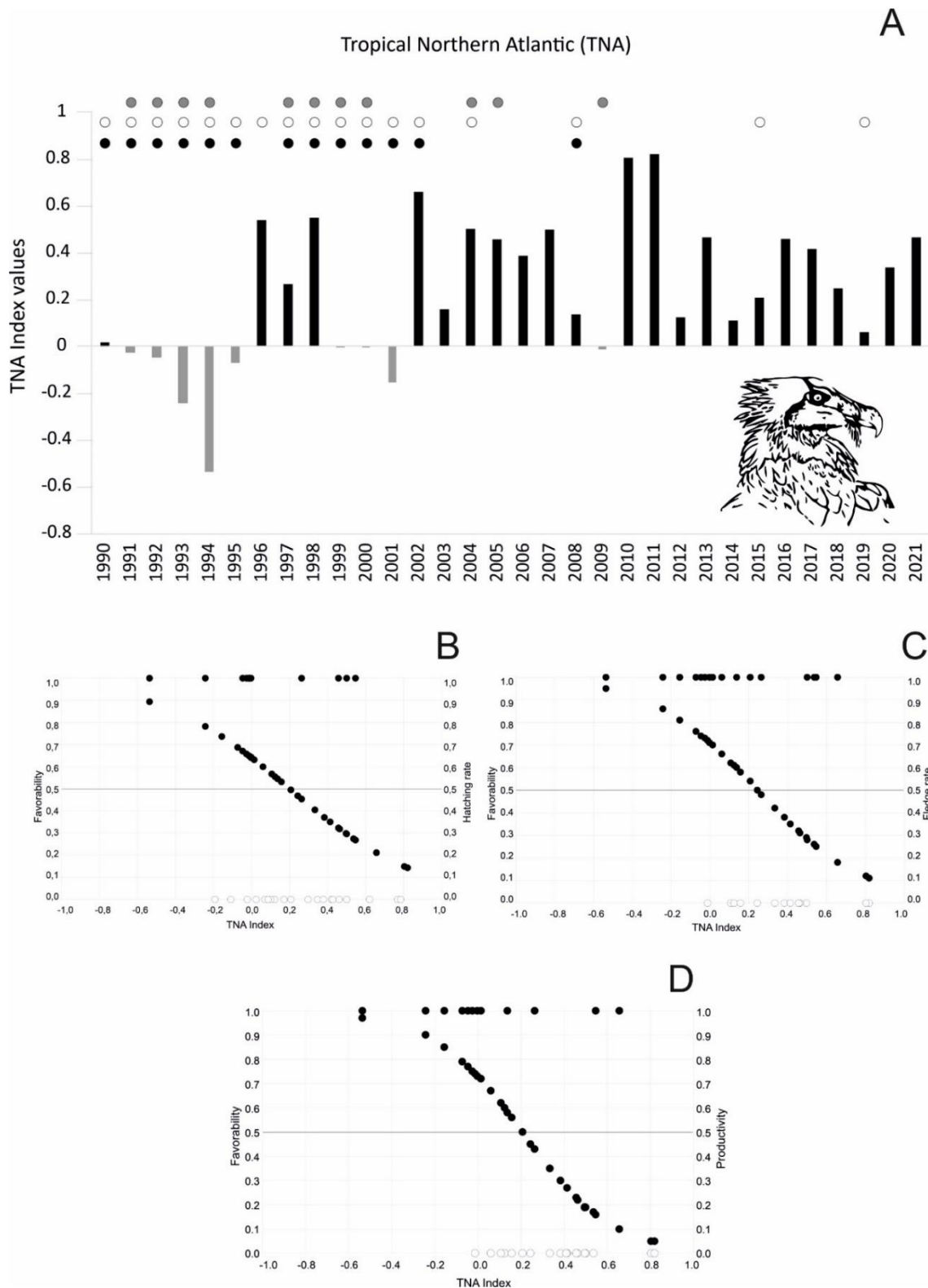


Figure 5.2. A. Variation of the Tropical Northern Atlantic (TNA) macroclimatic oscillation index during the quarter November–January and occurrence of high reproductive parameters (grey circle: high hatching rate; white circle: high fledging rate; black circle: high productivity) for Bearded Vultures from 1990–2021. B, C, and D. Relationship between climatic favourability for the occurrence of high reproductive parameters and TNA values during the quarter prior to the November–January reproductive period. Bearded Vulture illustration: Carlos Lázaro.

The East Atlantic/West Russia Pattern (EA/WR) index was the other informative macroclimatic oscillation index. The averaged values during the quarter prior to the reproductive period were significantly and positively associated with the likelihood of obtaining high productivity values (Figure 5.3A). The EA/WR index in the quarter prior to the reproductive period was positive in 13 of 32 years (41%) and negative in 19 years (59%). High productivity occurred in 6 years (46%) after quarters with positive EA/WR index values and was favoured ($F > 0.5$) by positive values of the EA/WR index in the quarter prior to the reproductive period (Figure 3B).

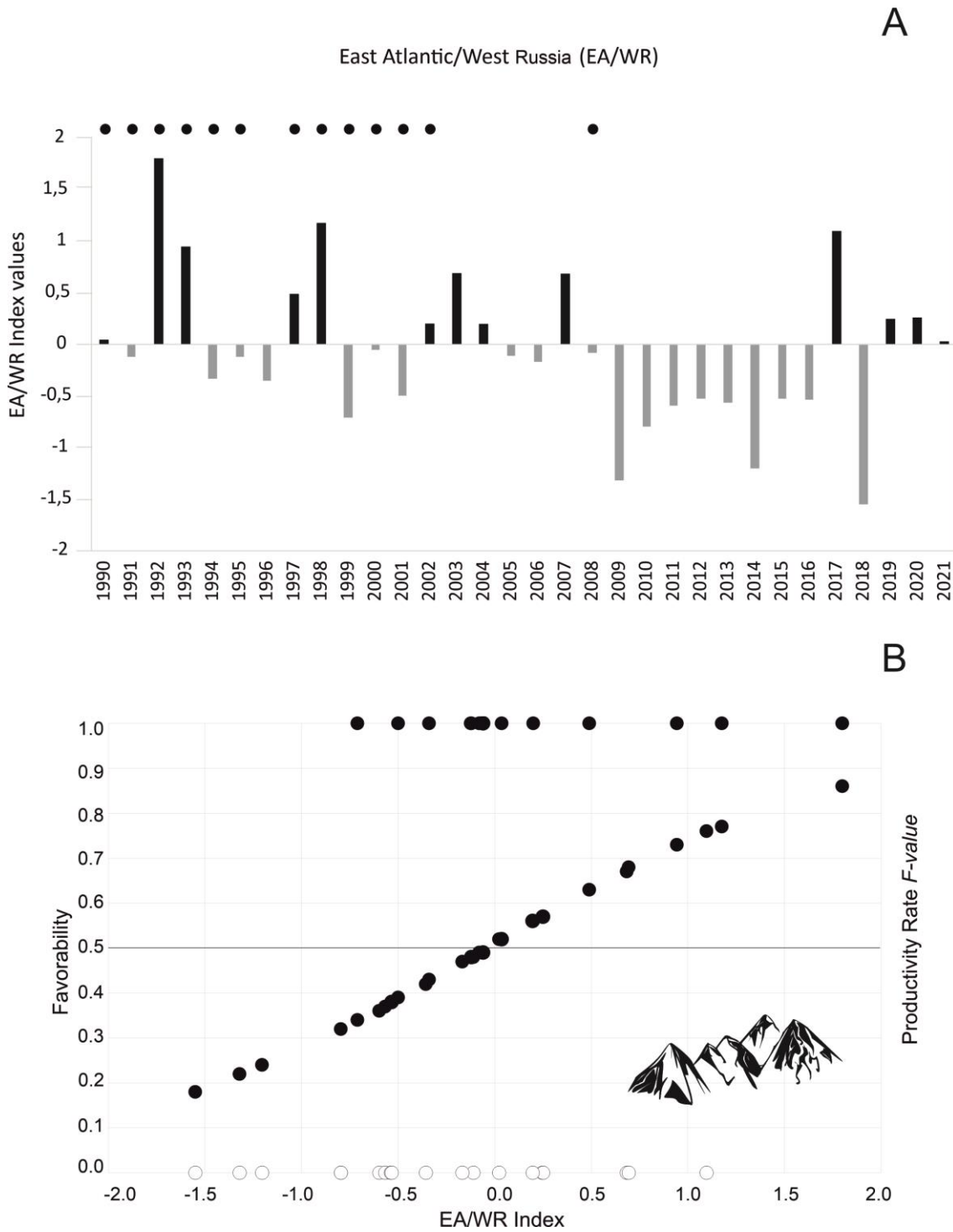


Figure 5.3. A. Variation of East Atlantic/West Russia Pattern (EA/WR) macroclimatic oscillation index during November–January and occurrence of high productivity (black circles) of Bearded Vultures from 1990–2021. B. Relationship between climatic favourability for the occurrence of high productivity and EA/WR values during the quarter prior to the November–January reproductive period.

5.5. Discussion

Our study results suggest that Bearded Vulture reproductive parameter values are teleconnected with two macroclimatic oscillation indices. From the perspective of environmental sciences, teleconnection refers to any phenomenon that creates links between distant and otherwise disconnected regions (Heffernan et al. 2014), including the link between ecosystem features and distant global circulation patterns. This implies the existence of macroclimatic patterns of meteorological effects that could trigger ecosystem changes favouring, or not, reproduction of Bearded Vultures.

It is well known that the Pyrenean Bearded Vulture population is strongly affected by a phenomenon of negative density-dependence (Margalida & Martínez 2020), along with other factors that also act on a local scale, such as human disturbance, poisoning, or illegal hunting (Margalida 2016, Gil 2020). It is essential, however, to also know about other factors that, acting on a larger biogeographical scale, may also be conditioning the reproductive parameters and, ultimately, viability of the population. As our results show, the TNA index appears to be the most important macroclimate driver of reproductive parameters for the Bearded Vulture in the study area. The TNA index is an indicator of ocean surface temperatures in the eastern tropical North Atlantic Ocean, mainly associated with thermodynamic air-sea interactions (Huang 2004). Several authors have shown that the TNA index has a clear influence on weather conditions in many regions.

For instance, variations in precipitation in the Caribbean and in northeastern Brazil are closely related to changes in the TNA index (Uvo et al. 1998, Enfield & Alfaro 1999), and precipitation in southeastern Europe and East Asia is strongly correlated with the TNA index (Chen et al. 2018, Li et al. 2018). In our study area, positive TNA values are associated with frequent and severe droughts, whereas negative TNA values are associated with opposite trends (International Centre for Theoretical Physics 2011, Souza & Reboita 2021). Consequently, our results (which show that negative TNA index values correlate with the occurrence of high reproductive parameters) are consistent with the existing literature on Bearded Vultures, which states that reproduction is adversely affected by prolonged drought and is favoured by moderate rainfall and temperatures (Margalida 2016). Our results indicate that TNA index values from the quarter preceding the November–January reproductive period are good predictors of these conditions during the critical period for successful Bearded Vulture reproduction in the study area.

The other informative index (EA/WR) is driven by stationary eddy advection and transient eddy vorticity fluxes, and affects weather patterns from eastern North America to Eurasia (Franzke & Feldstein 2005, Lim 2015). In the Mediterranean region, Krichak et al. (2013) showed how the frequency of extreme precipitation is closely correlated with the EA/WR Pattern, whereas in East Asia it has a role in modulating winter-monsoon variability (Kim et al. 2013). In our study area, positive EA/WR values are associated with moderate rainfall and temperatures,

whereas negative EA/WR values are associated with very low temperatures and excess precipitation (World Climate Service 2021). Again, our results regarding productivity being favored by positive EA/WR values coincide with the specialized literature on meteorological conditions that favour the reproductive biology of Bearded Vultures (Margalida 2016).

Conservation measures currently being carried out to benefit Bearded Vultures include reducing damage due to accidents, maintaining extensive livestock farming, creating and maintaining supplementary feeding points, and marking and monitoring individuals (López-Sañudo et al. 2001, Ferrer et al. 2014, Margalida & Martínez 2020). One of the measures currently being carried out with the aim of achieving a stable population includes extracting egg clutches from nests with a high risk of failure, captive breeding, and reintroduction in territories from which the Bearded Vulture was previously extirpated, such as at Picos de Europa and Maestrazgo (Margalida & Martínez 2020). Having information about the weather conditions expected during the reproductive period can be a useful tool for making decisions about which nests to act on. This approach can be achieved from the biogeographical perspective addressed in this study. The models based on teleconnections with macroclimatic oscillation indices can be the basis for making specific management decisions aimed to improve population viability. Conservation objectives for threatened species will be favoured if we can forecast in advance the weather conditions expected during upcoming

reproduction periods, or if we can anticipate extreme weather events that are becoming more frequent given global climate change.

In addition, the information provided by these teleconnection models can complement insights obtained from species distribution models, which relate a species' geographical distribution to multiple factors (e.g., historical, topographical, environmental, anthropogenic; Muñoz & Real 2006, Acevedo et al. 2011, Olivero et al. 2017). The combined use of these biogeographic tools could enable the adoption of specific management measures, such as egg removal for ex situ incubation, based on forecasts of unfavourable weather conditions. Our results could also complement distribution models that identify the most favourable areas for species and their carrying capacity (Muñoz et al. 2005, Muñoz et al. 2021), thereby supporting the selection of favourable reintroduction locations.

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN GENERAL

GENERAL DISCUSSION



6. Discusión general

En esta tesis se han abordado diferentes facetas relativas a la biología y conservación del quebrantahuesos, contribuyendo de manera significativa a su conocimiento y creando unas bases con el potencial de ser aplicadas en la conservación de esta especie amenazada. A través del uso y la combinación de diferentes modelos avanzados, se han estudiado zonas potenciales para su reintroducción o colonización natural y se han identificado corredores ecológicos que conectan áreas críticas. Además, se han analizado variables cruciales para la especie (supervivencia y productividad, entre otras), concretamente en el fragmento de la población pirenaica perteneciente al Pirineo aragonés, la cual actúa como donante de individuos y cuyo estado de conservación es crucial para los programas de reintroducción y para la población pirenaica en su conjunto. Por otro lado, se ha evaluado cómo el macroclima influye en los parámetros reproductores de dicho fragmento de la población pirenaica de quebrantahuesos, destacando la importancia de entender variables a gran escala que pueden influir en su fenología y éxito reproductivo.

Este capítulo da respuesta al quinto y último objetivo planteado en esta tesis, que propone integrar todos estos enfoques (distribución, conectividad, supervivencia, macroclima, etc.) en una perspectiva aplicada a la toma de decisiones. La hipótesis asociada sostiene que la implementación conjunta de estos modelos puede mejorar la planificación y ejecución de estrategias de conservación, al permitir

una gestión más informada, proactiva y adaptativa. Esta visión integradora, especialmente relevante en escenarios de cambio global, pretende optimizar los recursos disponibles, anticipar riesgos y reforzar la efectividad de los programas de conservación del quebrantahuesos y otras especies amenazadas.

En su conjunto, este trabajo no solo proporciona herramientas prácticas para la planificación de reintroducciones y la protección de zonas de interés para la especie, sino que también resalta la necesidad de enfoques adaptativos y basados en datos actualizados para su gestión efectiva. Asimismo, pone de manifiesto la utilidad de incorporar una aproximación biogeográfica en la conservación del quebrantahuesos, ya que aporta herramientas complementarias a las ecológicas y una visión que trasciende fronteras administrativas. Con estas contribuciones, la tesis puede ayudar a establecer un marco robusto que oriente decisiones futuras en la conservación del quebrantahuesos, y potencialmente también en la de otras especies amenazadas. La conservación del quebrantahuesos en la península ibérica ha avanzado significativamente en las últimas décadas, en gran medida gracias a los esfuerzos de conservación y reintroducción de la especie llevadas a cabo por diferentes entidades (Margalida & Martínez 2020, Vulture Conservation Foundation 2024b). La modelación ha jugado un papel central en este proceso (Margalida et al. 2015, 2020, Navarro et al. 2024a, 2024b, Tréhin et al. 2024), proporcionando una base sólida para la toma de decisiones informadas. A lo largo de este trabajo, se han aplicado diferentes tipos de modelación con la intención de poder aportar herramientas a los gestores, identificando

previamente las lagunas de conocimiento existentes y destacando los aspectos prioritarios para la conservación de la especie.

En este sentido, uno de los mayores retos que enfrenta el quebrantahuesos en Europa es la reducción de la mortalidad adulta, especialmente debido a causas antropogénicas (Margalida et al. 2008a, Krüger & Amar 2017). En esta línea, los modelos de distribución desarrollados en esta investigación proporcionan información valiosa para identificar zonas prioritarias con objeto de favorecer la conservación de la especie. Además, la conectividad entre las poblaciones aisladas sigue siendo una prioridad en los esfuerzos de conservación (Ferrer et al. 2014), cuya importancia crecerá una vez se asienten nuevos núcleos reproductores, fruto o no de los proyectos de reintroducción. Los modelos de distribución y corredores ecológicos presentados en esta tesis ofrecen un marco inicial para mejorar dicha conectividad y evitar el aislamiento genético. Sin embargo, este trabajo debe ser complementado con acciones concretas, como la protección de los corredores identificados, la instalación de muladares en zonas de interés y la identificación de nuevos corredores en otras regiones y en situaciones futuras en las que haya otros núcleos poblacionales establecidos, con el fin de ampliar las conexiones entre poblaciones desde una perspectiva biogeográfica.

6.1. Modelación aplicada a la conservación del quebrantahuesos

Uno de los pilares de esta investigación ha sido el uso de modelos predictivos como herramientas fundamentales para entender las complejas dinámicas que afectan al quebrantahuesos en la península ibérica. Los modelos de distribución de especies han facilitado la identificación de áreas idóneas para la reintroducción, al integrar múltiples variables que afectan a la presencia de la especie, como el tipo de hábitat, la topografía, la climatología y la actividad humana (capítulo 2). Por tanto, una perspectiva biogeográfica amplia enriquece significativamente la gestión y conservación de la especie, ya que permite considerar aspectos clave que pueden no percibirse en estudios locales o de menor escala, especialmente en un momento en el que se plantean nuevos proyectos de reintroducción que pretenden aumentar el área de distribución y el número de ejemplares, lo que conlleva la necesidad de conectar las nuevas poblaciones. El estudio a escalas geográficas amplias permite identificar patrones de distribución que están influenciados por factores regionales o globales, como los cambios en los regímenes climáticos (López-Ramírez et al. 2024) o la conectividad entre distintas poblaciones (Pulido-Pastor et al. 2021), lo que favorece una planificación de su conservación más allá del territorio de cría. Esto es crucial para entender cómo las áreas potencialmente idóneas para la reintroducción pueden estar conectadas a nivel de paisaje y cómo las dinámicas

de dispersión pueden facilitar la expansión o recolonización de hábitats históricos o incluso nuevas zonas. Desde esta perspectiva, se pueden identificar corredores ecológicos que favorezcan el flujo genético entre poblaciones, minimizando los riesgos de aislamiento genético, tal y como se expone en el capítulo 3.

Una de las principales fortalezas de estos modelos es su capacidad para combinar una amplia gama de factores bióticos y abióticos, permitiendo así prever la favorabilidad de nuevas áreas para la liberación de individuos. Sin embargo, una de las debilidades detectadas en los modelos empleados es que no se ha considerado de forma directa la disponibilidad de alimento, un factor crucial para la supervivencia y el éxito reproductivo del quebrantahuesos (Donázar et al. 1993, Hirzel et al. 2004, Margalida et al. 2020). A este respecto es necesario tener en cuenta que, en toda su área de distribución dentro de la península ibérica, los puntos de alimentación suplementaria son una herramienta ampliamente utilizada para garantizar un suministro constante de alimento y, aunque con matices, es importante reconocer su papel como parte fundamental del contexto de conservación de la especie. Por otra parte, si bien la relación entre cultivos de regadío y el quebrantahuesos no tiene por qué ser directa, esta variable antropogénica podría considerarse como una variable *proxy*, que bajo un enfoque ecosistémico podría estar relacionada con la disponibilidad de recursos tróficos, modificando el paisaje y la ganadería, como sugiere Vidal-Macua et al. (2018). Sin embargo, sería interesante que futuras investigaciones incorporen datos más precisos sobre la calidad y disponibilidad de recursos alimentarios en

áreas clave, utilizándolos como potenciales predictores para identificar zonas de mayor favorabilidad para la reintroducción, o para promover la colonización natural. Una de las principales dificultades para considerar la disponibilidad de alimento en los modelos empleados radica en la falta de acceso a datos completos y actualizados a la escala a la que se han realizado los modelos. Las administraciones responsables a menudo no proporcionan la información necesaria y no está disponible en portales públicos, lo que limita el alcance de los estudios. Además, algunos de los datos disponibles están desactualizados, pudiendo afectar a la precisión de los análisis. Otro desafío significativo sería la complejidad de cuantificar la aportación de alimento procedente de la actividad cinegética, especialmente aquella destinada al autoconsumo, donde no hay registros claros y fiables. La estacionalidad en la disponibilidad de carroña es otro factor que introduce un alto grado de variabilidad, ya que las fuentes de alimento fluctúan a lo largo del año, afectando directamente a la cantidad y distribución del alimento disponible (Moleón et al. 2019) y generando también una temporalidad en la favorabilidad para la especie, especialmente durante su periodo dispersivo. Por ejemplo, durante periodos de menor disponibilidad de carroña, ciertas áreas podrían volverse menos favorables, lo que resalta la importancia de considerar estrategias complementarias, como la gestión estacional de muladares o la protección de hábitats alternativos, para garantizar una disponibilidad de alimento más constante a lo largo del año.

El presente trabajo también ha destacado que los modelos de distribución de especies generados mediante la función de favorabilidad (Real et al. 2006) proporcionan una base accesible para la identificación de corredores ecológicos (capítulo 3). Los corredores, y su conservación, son esenciales para asegurar que los individuos puedan dispersarse entre diferentes núcleos poblacionales, fortaleciendo la diversidad genética y aumentando la resiliencia de la especie (Tréhin et al. 2024). Este concepto se alinea con la teoría de metapoblaciones desarrollada por Hanski (1999), que enfatiza la importancia de la conectividad entre poblaciones locales para mantener dinámicas poblacionales viables a largo plazo. En este contexto, los corredores ecológicos no solo facilitan el intercambio genético, sino que también actúan como puentes que mitigan los efectos de la fragmentación del hábitat, asegurando que las poblaciones no queden aisladas y susceptibles a extinciones locales. Los modelos presentados en el capítulo 3 proponen áreas clave para los movimientos de la especie, basadas en la favorabilidad de hábitat y los asentamientos actuales de la especie. Al integrar los datos de los modelos de distribución con los núcleos poblacionales actuales, se pueden desarrollar estrategias de conservación más efectivas que respondan tanto a las necesidades actuales de la población como a los desafíos futuros. Los corredores no solo son importantes en términos de dispersión física, sino que también fortalecen la resiliencia de las poblaciones frente a cambios ambientales y eventos estocásticos, como brotes de enfermedades o fluctuaciones en los recursos alimentarios (Epps et al. 2007, Christie & Knowles 2015, Dragicevic &

Gurtoo 2022). Si bien la identificación de corredores ecológicos es esencial para la segura conectividad de las poblaciones, su eficacia depende en gran medida de la existencia de núcleos poblacionales que funcionen como fuentes viables de individuos. En el marco de la teoría de metapoblaciones (Hanski, 1999), los corredores no solo facilitan el intercambio genético, sino que también permiten que eventos temporales que afectan negativamente a una población—convirtiéndola en inviable por un tiempo—sean mitigados por la llegada de individuos desde poblaciones fuente. Esta dinámica de fuente-sumidero subraya la importancia de mantener y proteger no solo los corredores, sino también los núcleos poblacionales críticos que garantizan el flujo de individuos y la estabilidad del sistema a largo plazo. Sin una población fuente robusta, la funcionalidad de los corredores puede verse limitada, ya que no habría un flujo suficiente de individuos que garantice la dispersión y la conectividad genética (Hilty et al. 2020). Es fundamental, por tanto, que estos corredores estén asociados a poblaciones que puedan sostener un intercambio regular de individuos y que estén conectadas de manera efectiva para maximizar su potencial (Hilty et al. 2020). En este sentido, es esencial continuar con los estudios enfocados en la identificación de factores que limitan la viabilidad de la especie en las regiones de potencial colonización.

Por otra parte, los modelos de supervivencia aplicados a la población pirenaica (capítulo 4) han contribuido a la monitorización precisa de un parámetro demográfico clave de la especie en esta región, donante de individuos. Uno de

los hallazgos más destacados son las depresiones en la supervivencia en el fragmento de la población pirenaica perteneciente a Aragón. Estas depresiones pueden estar asociadas, en parte, a la falta de alimento debido a las restricciones sanitarias impuestas desde 2005 a 2011 por la Unión Europea debido a la encefalopatía espongiforme bovina (Margalida et al. 2010, 2020). Además, otros trabajos para el conjunto de la población pirenaica, apuntaban a una posible interacción con las estaciones de alimentación suplementaria (Margalida et al. 2014b, 2020). En un contexto de densodependencia, como se expone en el capítulo 4, mantener estaciones de alimentación suplementaria para una especie como el quebrantahuesos puede tener efectos tanto positivos como negativos, dependiendo de cómo se gestionen y de las necesidades de la población local. La densodependencia implica que la dinámica poblacional está influenciada por la densidad de la población, de modo que, a mayor densidad, aumenta la competencia por los recursos, lo que puede afectar a la reproducción, la supervivencia y el comportamiento de la especie (Donázar et al. 2009), ya que la búsqueda de alimento ocupa una parte sustancial del tiempo diario en las aves carroñeras (Houston & McNamara 1986). La imprevisibilidad espacial y temporal de los recursos alimentarios obliga a los individuos a explorar áreas extensas, y el comportamiento de forrajeo óptimo está influenciado por la calidad de la zona de campeo y la condición física del individuo (Houston & McNamara 1986, McNamara & Houston 1986). Esta incertidumbre provoca un balance entre las ganancias energéticas y la supervivencia (Olsson et al. 2002), y las limitaciones en

el suministro de alimento pueden obligar a los animales a evaluar este tipo de compensaciones (Olsson et al. 2002). La disponibilidad de alimento, por tanto, es un motor importante en los movimientos de los buitres (DeVault et al. 2004, Carrete & Donázar 2005, Kertson & Marzluff 2011). Las estaciones de alimentación suplementaria son una herramienta de gestión esencial en poblaciones que aún no están asentadas, o en zonas sin disponibilidad de alimento, tanto cualitativa como cuantitativamente (Oro et al. 2008). Estas estaciones son particularmente útiles como medida temporal mientras se abordan las causas subyacentes de la escasez de alimento, como el uso de veneno y otras amenazas antropogénicas (Oro et al. 2008). La población pirenaica, que actúa como fuente de individuos para los programas de reintroducción, requiere de una monitorización continua de sus parámetros demográficos para evaluar las medidas de gestión realizadas y asegurar su estabilidad, dada su vulnerabilidad a la extinción (Sergio et al. 2021). Estos modelos de supervivencia han permitido continuar monitorizando la población, además de proporcionar una herramienta de utilidad para planificar acciones de conservación orientadas a mitigar estos riesgos. En este sentido, la gestión de estaciones de alimentación suplementaria se presenta como un aspecto crucial que debe ser manejado con cautela, ya que, si bien pueden ser beneficiosas en determinadas circunstancias, también pueden alterar los patrones naturales de conducta y perjudicar a largo plazo a la especie (Oro et al. 2008).

Por otro lado, uno de los retos que se discuten en esta tesis es la necesidad de minimizar la mortalidad adulta del quebrantahuesos. Este es un aspecto crucial para asegurar la estabilidad de las poblaciones, tanto en los territorios establecidos como en las zonas de reintroducción (Krüger & Amar 2017). Las principales causas de mortalidad adulta en el quebrantahuesos incluyen las colisiones con infraestructuras humanas (como líneas eléctricas y aerogeneradores), el envenenamiento y la perturbación humana en áreas críticas de cría (Margalida 2016). Los modelos de supervivencia presentados en esta tesis han sido una importante herramienta para analizar los años críticos de mortalidad y diseñar estrategias para mitigar los factores de riesgo más significativos (capítulo 4). Por ejemplo, uno de los enfoques de mitigación más efectivos ha sido el marcado del cableado, la planificación de las rutas de los tendidos eléctricos (evitando las zonas sensibles), la configuración de las líneas y el soterramiento de tendidos en áreas de alta mortalidad (Bernardino et al. 2019). Además, en las últimas décadas, las campañas de sensibilización y la persecución del uso de cebos envenenados han reducido las tasas de envenenamiento, aunque esta sigue siendo una gran amenaza para la especie (Margalida et al. 2008a, Krüger & Amar 2017). Estos esfuerzos, sin embargo, deben continuar y fortalecerse, principalmente en zonas de reciente colonización, ya que la reducción de la mortalidad adulta es clave para la recuperación a largo plazo de las poblaciones de quebrantahuesos (Krüger & Amar 2017).

Por último, la capacidad de los modelos para ofrecer herramientas de conservación, incluyendo la habilidad de predecir con semanas de antelación el éxito reproductor de la especie asociado a las condiciones climáticas de un determinado lugar (capítulo 5), convierte a la modelación aplicada en una herramienta sumamente valiosa para los gestores de biodiversidad. Esta capacidad predictiva podría permitir a los gestores anticiparse a cambios en el entorno, facilitando la toma de decisiones informadas para la conservación del quebrantahuesos. Sin embargo, es fundamental tener en cuenta que la incertidumbre inherente a todos los modelos matemáticos debe ser cuidadosamente considerada en el proceso de gestión (Walker et al. 2003). Esta incertidumbre puede surgir de diversos factores, como la calidad de los datos utilizados, la complejidad de las interacciones ecológicas y las suposiciones realizadas durante la modelación (Walker et al. 2003). Por lo tanto, aunque los modelos son herramientas poderosas, es esencial complementarlos con un enfoque crítico que considere estas limitaciones, permitiendo así una mejor interpretación de los resultados y una implementación más efectiva de las estrategias de conservación.

6.2. El éxito de los proyectos de reintroducción y la necesidad de un enfoque integral

Los proyectos de reintroducción en áreas como los Picos de Europa y Andalucía han demostrado ser estrategias eficaces para restaurar la presencia del quebrantahuesos en su área de distribución histórica (Margalida & Martínez 2020). La reintroducción de ejemplares no solo ha permitido recuperar poblaciones en declive, sino que ha ofrecido la oportunidad de ampliar el rango geográfico de la especie y aumentar la diversidad genética (Vulture Conservation Foundation 2022).

Sin embargo, como se recalca en esta investigación, es fundamental que los proyectos de reintroducción se realicen siempre con un enfoque basado en ciencia y con una planificación rigurosa (Ewen et al. 2011). Mediante el uso de modelos bien diseñados es posible prever y gestionar con precisión las dinámicas poblacionales que determinarán el éxito o fracaso de estas intervenciones. La experiencia obtenida hasta ahora muestra que, aunque los proyectos de reintroducción han tenido éxitos notables, como el aumento en el número de individuos en las áreas liberadas o incluso las primeras reproducciones en libertad (Margalida & Martínez 2020), aún quedan desafíos importantes para asegurar la viabilidad a largo plazo de la especie. Entre estos, destaca la necesidad de mejorar la conectividad entre poblaciones, reducir la mortalidad por causas humanas en zonas de alta actividad de la especie, y asegurar una gestión eficaz de las

herramientas de gestión. Para lograr estos objetivos, se hace imperativa la monitorización continua. El seguimiento es la herramienta que permite detectar cambios en las poblaciones de quebrantahuesos, como variaciones en las tasas de supervivencia (capítulo 4) o en el éxito reproductivo (capítulo 5). Por otra parte, también ofrece una herramienta valiosa para evaluar la eficacia de las intervenciones de conservación implementadas (Nichols & Williams 2006, Margalida & Martínez 2020). Por ejemplo, al monitorizar los parámetros demográficos, las estaciones de alimentación suplementaria y los corredores ecológicos, los gestores podrían ajustar las estrategias de gestión en función de los resultados obtenidos. Asimismo, es importante comprobar que otros quebrantahuesos se dispersen a través de los corredores identificados mediante los movimientos realizados por los individuos estudiados en esta tesis, como se ha hecho en el capítulo 3. Además, los modelos predictivos expuestos en esta tesis pueden tener un papel central en iniciativas de reintroducción, por ejemplo, al ayudar a identificar las áreas más prometedoras para la liberación de individuos (capítulo 2).

Por otro lado, los avances en tecnología de seguimiento, como los dispositivos GPS y la telemetría (López-López 2016), han sido fundamentales para el éxito de los proyectos de reintroducción y conservación del quebrantahuesos. Estas herramientas permiten una recopilación precisa y en tiempo casi real de datos sobre el comportamiento, movimientos y áreas de uso de la especie (Margalida et al. 2016, Alarcón & Lambertucci 2018, Tréhin et al. 2024) (capítulo 3), lo que a

su vez facilita la toma de decisiones informadas para ajustar las estrategias de gestión. Por ejemplo, con estos dispositivos, se pueden identificar rutas de dispersión, evaluar la eficacia de los corredores ecológicos y detectar áreas de alto riesgo (Safford et al. 2019), como zonas con una mayor incidencia de colisiones o envenenamientos. Además, el seguimiento permite la identificación de nuevas zonas de especial interés conforme la especie aumente el número de núcleos de distribución, como es el caso del Parque Nacional Sierra de las Nieves (capítulo 3). Para maximizar el impacto de estas tecnologías, es crucial que los proyectos de conservación utilicen los mejores dispositivos disponibles, los cuales ofrezcan datos de alta resolución y larga duración (Kays et al. 2015), minimizando el impacto sobre los individuos monitorizados (Wilmers et al. 2015). Además, es importante fomentar el uso de plataformas de acceso abierto, como Movebank (Kays et al. 2022), donde los datos recopilados puedan ser compartidos y reutilizados por la comunidad científica y los gestores de la conservación (Kranstauber et al. 2011). Este enfoque colaborativo no solo podría mejorar la calidad de las decisiones, sino que también permitiría comparar y validar los resultados entre diferentes regiones y proyectos (Kranstauber et al. 2011). La transparencia y el intercambio de datos enriquecerían los modelos predictivos desarrollados, ayudando a mejorar las proyecciones y respuestas a amenazas emergentes, como el cambio climático y las intervenciones humanas.

Un aspecto adicional que merece atención es el estado de conservación de la población de quebrantahuesos en Marruecos (Cherkaoui 2005) y su posible papel

en el refuerzo de las poblaciones ibéricas y europeas, y viceversa. Históricamente, estas poblaciones seguramente estuvieron conectadas, como indica el trabajo de Hiraldo et al. (1984). La estructura genética de la especie, analizada por Streicher et al. (2021), muestra patrones que subrayan la importancia de mantener la conectividad entre núcleos poblacionales para preservar la diversidad genética y la resiliencia global de la metapoblación. Sin embargo, en la actualidad, la falta de estudios y seguimiento en Marruecos y Argelia limita el conocimiento sobre su tamaño, distribución y dinámica poblacional, representando una laguna crítica en la gestión transfronteriza de la especie en un lugar donde la población es pequeña y fragmentada (Allaoui & Cherkaoui 2018). Sin embargo, esta posibilidad está condicionada por la necesidad de realizar investigaciones exhaustivas en Marruecos, implementando tecnologías de seguimiento como las discutidas en esta tesis, para obtener datos sobre número de ejemplares, rutas de dispersión, corredores potenciales y amenazas específicas en la región. Además, la colaboración internacional sería esencial para diseñar estrategias de conservación integradas que incluyan a Marruecos como un pilar fundamental en la recuperación del quebrantahuesos a escala global (Safford et al. 2019). La falta de información actual en Marruecos no solo dificulta la implementación de estas estrategias, sino que también subraya la necesidad de priorizar esta región en futuras iniciativas de conservación y seguimiento.

El éxito en la conservación del quebrantahuesos en la península ibérica no depende de una única estrategia, sino de un enfoque múltiple e integral que

combine la reducción de la mortalidad, la mejora de la conectividad y la dispersión, la disponibilidad de alimento seguro, y la monitorización continua de las poblaciones. Tal como muestra este trabajo, los modelos son herramientas fundamentales para guiar cada una de estas acciones. Sin embargo, es esencial que se continúe trabajando en la integración dentro de proyectos de conservación de diferentes tipos de modelos, como los modelos de distribución de especies, los modelos bayesianos y los modelos de corredores, para mejorar la eficiencia y precisión en la gestión de la especie. Esta coordinación debe ir acompañada de una planificación a largo plazo, que considere tanto los objetivos de conservación a nivel regional como las fluctuaciones y cambios que podrían afectar a la especie en el futuro (Araújo & New 2007).

Un aspecto que a menudo se subestima en los proyectos de conservación es la necesidad de una financiación estable y sostenida (Balmford & Whitten 2003). Dado que la recuperación del quebrantahuesos es un proceso que se extiende durante décadas, es fundamental garantizar que los recursos financieros necesarios estén disponibles para mantener los esfuerzos de conservación en curso (Balmford & Whitten 2003). Además, un enfoque múltiple requiere la colaboración entre diferentes actores involucrados en la conservación, como administraciones dedicadas a la gestión medioambiental, organizaciones no gubernamentales, investigadores y comunidades locales. La coordinación entre estos actores es crucial para garantizar que los esfuerzos de conservación sean coherentes y se mantengan a largo plazo. Por último, es fundamental que estos

esfuerzos cuenten con un marco de gestión adaptativa, donde las decisiones se basen en datos científicos actualizados, se ajusten de manera flexible a medida que cambian las condiciones ambientales y sociales (Stravinsky 2000) y se actualicen con suficiente regularidad.

Esta tesis aboga por la combinación de varias estrategias complementarias que, trabajando en sinergia, puedan abordar los diversos desafíos que enfrenta la especie y, por ende, los proyectos de conservación y reintroducción.

6.3. Compatibilización de la conservación con las actividades humanas

La interacción entre las actividades humanas y la conservación del quebrantahuesos es otro aspecto clave que se aborda en esta tesis. El quebrantahuesos comparte su hábitat con actividades humanas como la ganadería, la agricultura y el turismo. La gestión de estas interacciones es fundamental para evitar conflictos y garantizar que las medidas de conservación sean aceptadas por las comunidades locales (Arroyo & Razin 2006, Margalida et al. 2014a). Uno de los puntos críticos en este sentido es la reducción de las perturbaciones humanas en áreas de cría y alimentación, críticas para la especie. En este sentido, identificar estas zonas prioritarias es esencial, tanto en núcleos establecidos como en nuevos asentamientos (capítulo 3). El turismo y las actividades recreativas en áreas montañosas pueden tener un impacto

significativo sobre el éxito reproductivo del quebrantahuesos, al causar estrés y provocar el abandono de nidos (Arroyo & Razin 2006). Las políticas de zonificación que limiten el acceso humano a las áreas sensibles durante los periodos críticos de cría son esenciales para mitigar estos impactos (Perona et al. 2019). Por todo ello, identificar las áreas de especial importancia de las nuevas poblaciones se hace prioritario para minimizar las perturbaciones en estas zonas (capítulo 3).

NUEVAS PERSPECTIVAS Y FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN

A lo largo de esta tesis, se ha demostrado que los modelos son herramientas poderosas para comprender y gestionar la conservación del quebrantahuesos. No obstante, quedan aspectos por investigar y perfeccionar, lo que abre la puerta a futuras líneas de trabajo que podrían mejorar aún más la efectividad de los proyectos de conservación. Aquí se plantean algunas de las áreas de investigación y mejora que podrían desarrollarse a partir de los resultados obtenidos.

1. Modelos de corredores ecológicos a gran escala

Si bien se han realizado avances significativos en la identificación de modelos de corredores ecológicos para mejorar la conectividad entre poblaciones de quebrantahuesos, sería interesante expandir estos modelos a una escala mayor, abarcando toda la metapoblación europea occidental de *Gypaetus barbatus barbatus*. Actualmente, los esfuerzos se han centrado en la España peninsular,

pero un modelo más amplio que integre todas las poblaciones existentes y potenciales podría ofrecer una visión más completa de las necesidades de conectividad, como señalan Keeley et al. (2019). Este enfoque permitiría prever corredores que, además de conectar las poblaciones actuales, también anticipen futuras expansiones o recolonizaciones en áreas que históricamente formaban parte del rango de distribución de la especie. La implementación de estos modelos a gran escala podría ayudar a identificar puntos clave de fragmentación del hábitat y sugerir estrategias de restauración o protección de áreas de conectividad, promoviendo un flujo genético estable entre las diferentes poblaciones.

2. Evaluación de los efectos a largo plazo del cambio climático

Aunque esta tesis ha abordado la relación entre las condiciones macroclimáticas y las dinámicas poblacionales del quebrantahuesos, un enfoque más específico sobre los efectos a largo plazo del cambio climático sería un área de investigación necesaria para predecir el destino de las poblaciones de la especie bajo las nuevas y futuras condiciones ambientales. Subedi et al. (2022) ya exploraron esta línea de investigación, concluyendo que las condiciones macroclimáticas influyen significativamente en la dinámica poblacional y distribución de esta especie. A través de modelos climáticos y datos biogeográficos, identificaron que el calentamiento global podría alterar la disponibilidad de recursos alimentarios y afectar la viabilidad de los hábitats actuales del quebrantahuesos. Esto sugiere

que el cambio climático podría poner en peligro la especie al modificar sus condiciones de vida necesarias para la supervivencia y reproducción. Sería de interés explorar los efectos del cambio climático a escala ibérica en detalle. A medida que las temperaturas y los patrones de precipitación cambian en la península ibérica, es probable que se produzcan alteraciones en la distribución de los recursos alimentarios y en la idoneidad de los hábitats actuales. Futuros trabajos podrían integrar modelos climáticos más detallados, combinados con datos demográficos, para predecir cómo cambiarán las áreas de distribución del quebrantahuesos en las próximas décadas. Esto permitiría a los gestores de conservación no solo adaptar las estrategias actuales, sino también anticiparse a los cambios futuros en el hábitat. Además, sería útil investigar el impacto de los eventos climáticos extremos, como sequías prolongadas o inviernos inusualmente cálidos, en el éxito reproductivo y la mortalidad del quebrantahuesos, a fin de diseñar intervenciones preventivas y comprobar la resiliencia de la especie, estudiando su plasticidad fenotípica (Moritz & Agudo 2013). Los modelos predictivos, especialmente los modelos de distribución de especies, permiten anticipar las consecuencias del cambio climático sobre las especies al integrar variables bióticas con abióticas (Huntley et al. 2007). Autores como Subedi et al. (2022) señalan el peligro que el cambio climático supone para el quebrantahuesos, y ponen de relevancia la urgencia de investigar en esta línea. La capacidad de anticipar los efectos del cambio climático en la dinámica poblacional del quebrantahuesos es particularmente relevante, dado que el clima

puede influir de manera significativa en la disponibilidad de alimento, las tasas de supervivencia y el éxito reproductivo. Al combinar modelos climáticos con datos demográficos y de distribución (capítulo 2 y capítulo 5), sería posible desarrollar estrategias de gestión más resilientes y proactivas, que permitan mitigar los efectos negativos del cambio climático antes de que ocurran (Huntley et al. 2007). Por tanto, el enfoque adaptativo basado en modelos permitiría ajustar las estrategias de conservación a largo plazo, al mismo tiempo que actuar a corto plazo, anticipando los cambios que podrían afectar a la especie en el futuro próximo (capítulo 5).

3. Optimización de la gestión de estaciones de alimentación suplementaria

Aunque las estaciones de alimentación suplementaria han demostrado ser efectivas para aumentar las tasas de supervivencia, su gestión a largo plazo sigue siendo un tema de debate y abierto a mejoras (Oro et al. 2008, Margalida et al. 2014a). Se necesitan estudios más detallados que evalúen cómo el uso de estas estaciones afecta a la dispersión y movimiento del quebrantahuesos, incluyendo su dependencia de los puntos de alimentación y los posibles efectos en la dispersión juvenil. Investigaciones futuras podrían centrarse en optimizar la localización y frecuencia de las estaciones de alimentación, minimizando su impacto negativo y asegurando que no alteren patrones de comportamiento como la búsqueda de alimento natural y la dispersión. Además, sería valioso investigar el equilibrio entre la alimentación suplementaria y el fomento de la

disponibilidad de recursos naturales, como la mejora de los hábitats de pastoreo que favorezcan la presencia de carroña natural (Margalida et al. 2011, Moreno-Opo et al. 2016). Por otro lado, sería crucial investigar estrategias para manejar el comportamiento filopátrico de los individuos en los Pirineos. Al fomentar una dispersión natural hacia otras áreas de la península, se podría promover una mayor conectividad genética y reducir la presión sobre los recursos locales. En este sentido, una exhaustiva revisión de las estaciones de alimentación suplementaria a gran escala como posibles retenedores de la población es esencial (Oro et al. 2008).

4. Análisis de la competencia intraespecífica e interespecífica

Otro campo de investigación importante para el futuro es la evaluación más precisa de la competencia intraespecífica e interespecífica por los recursos alimentarios y territoriales. En los Pirineos, donde la densidad de quebrantahuesos es mayor, se ha detectado una competencia significativa que podría estar limitando la productividad de algunos individuos, en concordancia con fenómenos de denso-dependencia (Carrete et al. 2006, Margalida et al. 2008b). Modelos que incorporen la dinámica de competencia, utilizando modelos ecológicos que simulen las interacciones entre individuos y la dinámica de poblaciones, podrían ofrecer una visión más completa de cómo se distribuyen los recursos y cómo esta distribución afecta la estructura social y reproductiva de las poblaciones de quebrantahuesos.

En resumen, aunque esta investigación ha logrado avances significativos en el uso de modelos para la conservación del quebrantahuesos, queda mucho por hacer. Las futuras líneas de investigación deberían centrarse en la mejora continua de estos modelos, integrando nuevas variables y metodologías para abordar los desafíos emergentes. Además, la colaboración entre diferentes disciplinas—como la biogeografía y la ecología del comportamiento—ofrece un camino prometedor para avanzar en la comprensión y gestión de esta especie emblemática.

CAPÍTULO 7

CONCLUSIONES

CONCLUSSIONS

7. Conclusiones/Conclusions

En la presente tesis doctoral se aborda el uso de la modelización para crear herramientas de conservación aplicadas al quebrantahuesos en la península ibérica. A través del uso de modelos de diferentes tipos, se ha profundizado en aspectos de gran interés para favorecer la viabilidad a largo plazo de la especie. Este trabajo ha integrado datos de diferentes fuentes y enfoques para ofrecer recomendaciones en la planificación y gestión de estrategias de conservación. De los resultados obtenidos en la investigación llevada a cabo se han obtenido las siguientes conclusiones:

1. Los modelos de distribución de especies obtenidos en este estudio fueron robustos, prediciendo las áreas más favorables para la especie. Esto destaca la relevancia de la biogeografía como disciplina crucial en conservación, ya que permite identificar áreas idóneas para la reintroducción y zonas menos favorables para el asentamiento del quebrantahuesos a una escala geográfica amplia, optimizando las estrategias de conservación.
2. El modelo espacio-ambiental obtenido ha identificado las variables que explican la distribución del quebrantahuesos durante el periodo reproductor en la península ibérica. Las áreas más favorables se caracterizan por su proximidad a poblaciones ya existentes de

quebrantahuesos, presencia de cultivos de regadío (asociados a una mayor densidad de ungulados y, por tanto, alimento) y una mayor distancia a autovías, lo cual sugiere que las actividades humanas impactan en su presencia. Asimismo, se destaca la importancia de precipitaciones moderadas en otoño, mientras que las condiciones de temperaturas extremas y precipitaciones intensas en otras estaciones le son desfavorables.

3. Regiones del sur peninsular, como el Parque Nacional de Sierra Nevada y el Parque Nacional de la Sierra de las Nieves, ofrecen condiciones ambientales favorables que las convierten en áreas de alto interés para la reintroducción del quebrantahuesos. La consideración de estas zonas podría incrementar las probabilidades de éxito en los esfuerzos de reintroducción. Por lo tanto, se recomienda considerar estas zonas como lugares potenciales para dicho propósito. A este respecto conviene reseñar que el Parque Nacional de la Sierra de las Nieves, y otras zonas serranas de la provincia de Málaga, acogen con cierta regularidad, desde hace dos años, ejemplares inmaduros procedentes de Cazorla.

4. Los análisis de área de campeo del quebrantahuesos mostraron que el uso del espacio varía significativamente según el estado reproductivo y la zona de reintroducción. Los ejemplares no territoriales tienden a explorar áreas más amplias, mientras que los adultos territoriales restringen sus

movimientos a territorios más acotados. Este patrón espacial resalta la importancia de proteger tanto las áreas de cría como las de dispersión juvenil para así disminuir la mortalidad de la especie en áreas de uso intenso.

5. El seguimiento y estudio de las poblaciones reintroducidas, como en la Sierra de Gredos o Picos de Europa, es crucial para evaluar el éxito a largo plazo de las iniciativas de conservación. El monitoreo constante de estas poblaciones (parámetros demográficos, áreas de uso, movimientos, etc.) permite identificar áreas críticas de campeo y su evolución espacial, lo cual es fundamental para ajustar las estrategias de manejo en tiempo real. Estos estudios ayudan a anticipar posibles desafíos en la recolonización natural y guían intervenciones adaptativas que maximicen la supervivencia y el establecimiento de las poblaciones.
6. Se ha desarrollado una metodología para identificar corredores, que se ha validado con datos de movimientos de ejemplares reintroducidos y que podría ser de aplicación en otras zonas. Este modelo, basado en un modelo ambiental previo, subraya la versatilidad de la biogeografía, y en particular de la función de favorabilidad, como herramienta para identificar corredores que faciliten la dispersión y conectividad de las poblaciones.

7. El uso de modelos bayesianos ha permitido actualizar la supervivencia de la especie en el Pirineo aragonés, uno de los parámetros demográficos más importantes dentro de las especies de vida larga y que, además, es donante para proyectos de reintroducción. Estos modelos ofrecen una aproximación del proceso ecológico, permitiendo decisiones de manejo mejor informadas.
8. La disminución observada en la productividad, junto con una menor supervivencia juvenil, indica que la competencia intraespecífica por recursos podría ser un factor limitante. Es esencial implementar estrategias de gestión que consideren estos efectos densodependientes para asegurar el equilibrio entre la conservación de la especie y el mantenimiento de su hábitat. En este sentido, la adecuada gestión de las fuentes de alimentación predecibles, como los puntos de alimentación suplementaria, juegan un rol esencial.
9. La aproximación utilizada para relacionar los parámetros reproductivos del quebrantahuesos con índices macroclimáticos es innovadora y representa un avance significativo en la biogeografía aplicada a la conservación. Este enfoque demuestra que los métodos biogeográficos son versátiles y pueden ser utilizados para predecir condiciones ambientales que impactan directamente en la viabilidad de poblaciones. Al integrar factores macroclimáticos en la gestión de especies, se pueden desarrollar

estrategias de conservación más efectivas y adaptativas frente a los desafíos del cambio climático, ya que permiten predecir con antelación.

10. Los parámetros reproductivos del quebrantahuesos están relacionados con oscilaciones macroclimáticas como el índice del Atlántico Norte Tropical (TNA) y el índice Atlántico oriental/Rusia occidental (EA/WR), lo que demuestra la importancia de predecir condiciones climáticas favorables o desfavorables para la reproducción y planificar la conservación de manera más efectiva, llevando a cabo intervenciones sobre nidos concretos o monitorizando nidos para evitar depredación.
11. Con base en los resultados obtenidos, la gestión del quebrantahuesos debe seguir adaptándose, integrando información sobre densidad-dependencia, macroclima y modelización para mejorar las estrategias de conservación. La capacidad de predecir condiciones climáticas y ecológicas favorables permitirá planificar intervenciones más efectivas, como determinadas estrategias de manejo *in-situ* o la optimización de áreas de reintroducción basadas en modelos de favorabilidad.

In this doctoral thesis, modeling is used to create conservation tools applied to the Bearded Vulture in the Iberian Peninsula. Through the use of various types of models, key aspects have been explored to promote the species' long-term viability. This work has integrated data from different sources and approaches to offer recommendations for planning and managing conservation strategies. The following conclusions were drawn from the results of the research conducted:

1. The species distribution models developed in this study were robust, predicting the most favourable areas for the species. This highlights the relevance of biogeography as a crucial discipline in conservation, as it allows for the identification of suitable areas for reintroduction and less favourable zones for the settlement of Bearded Vultures at a broad geographic scale, optimizing conservation strategies.
2. The species distribution models developed in this study were robust, predicting the most favourable areas for the species. This highlights the relevance of biogeography as a crucial discipline in conservation, as it allows for the identification of suitable areas for reintroduction and less favorable zones for the settlement of Bearded Vultures at a broad geographic scale, optimizing conservation strategies.

3. The spatial-environmental model developed identified the variables explaining the distribution of the Bearded Vulture during the breeding season in the Iberian Peninsula. The most favorable areas are characterized by their proximity to existing Bearded Vulture populations, the presence of irrigated crops (associated with higher densities of ungulates and, therefore, food), and greater distance from highways, suggesting that human activities impact their presence. Additionally, moderate autumn precipitation is highlighted as favourable, while extreme temperatures and heavy precipitation in other seasons are unfavourable.
4. Regions in southern Spain, such as Sierra Nevada National Park and Sierra de las Nieves National Park, offer favourable environmental conditions, making them areas of high interest for the reintroduction of the Bearded Vulture. Considering these zones could increase the success rate of reintroduction efforts. In this regard, it is noteworthy that Sierra de las Nieves National Park and other mountainous areas in Málaga province have regularly hosted immature individuals from Cazorla for the past two years.
5. The analysis of the Bearded Vulture's home range showed that space use varies significantly depending on reproductive status and reintroduction zone. Non-territorial individuals tend to explore larger areas, while territorial adults restrict their movements to smaller territories. This spatial

pattern underscores the importance of protecting both breeding areas and juvenile dispersal zones to reduce species mortality in high-use areas.

6. Monitoring and studying reintroduced populations, such as those in Sierra de Gredos or Picos de Europa, is crucial to evaluating the long-term success of conservation initiatives. Constant monitoring of these populations (demographic parameters, range use, movements, etc.) helps identify critical home-range areas and their spatial evolution, which is essential for real-time adjustments to management strategies. These studies help anticipate potential challenges in natural recolonization and guide adaptive interventions to maximize population survival and establishment.
7. A methodology to identify corridors has been developed, validated with movement data from reintroduced individuals, and applicable to other areas. This model, based on a prior environmental model, highlights the versatility of biogeography, particularly the favorability function, as a tool for identifying corridors that facilitate population dispersal and connectivity.
8. The use of Bayesian models has allowed for updated survival estimates of the species in the Aragonese Pyrenees, one of the most important demographic parameters for long-lived species and a donor population

for reintroduction projects. These models provide an approximation of ecological processes, enabling better-informed management decisions.

9. The observed decrease in productivity, along with lower juvenile survival, indicates that intraspecific competition for resources could be a limiting factor. It is essential to implement management strategies that consider these density-dependent effects to ensure the balance between species conservation and habitat maintenance. In this regard, the proper management of predictable food sources, such as supplementary feeding points, plays a crucial role.

10. The approach used to relate the Bearded Vulture's reproductive parameters with macroclimatic indices is innovative and represents a significant advance in applied biogeography for conservation. This approach demonstrates that biogeographic methods are versatile and can predict environmental conditions directly impacting population viability. By integrating macroclimatic factors into species management, more effective and adaptive conservation strategies can be developed to address the challenges of climate change, enabling advanced prediction.

11. The reproductive parameters of the Bearded Vulture are related to macroclimatic oscillations such as the Tropical North Atlantic (TNA) Index and the East Atlantic/West Russia (EA/WR) Index. This underscores the importance of predicting favorable or unfavorable climatic conditions for reproduction and planning conservation efforts more effectively by targeting specific nests or monitoring nests to prevent predation.

12. Based on the results obtained, the management of the Bearded Vulture must continue to adapt, integrating information on density dependence, macroclimate, and modeling to improve conservation strategies. The ability to predict favorable climatic and ecological conditions will enable more effective planning of interventions, such as specific in-situ management strategies or optimizing reintroduction areas based on favorability models.

REFERENCIAS

REFERENCES

Acevedo, P., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Delibes-Mateos, M., Real, R. & Vargas, J. M. (2011). Past, present and future of wild ungulates in relation to changes in land use. *Landscape Ecology* 26, 19–31. Doi: 10.1007/s10980-010-9538-2

Acevedo, P. & Real, R. (2012). Favourability: concept, distinctive characteristics and potential usefulness. *Naturwissenschaften* 99, 515–522. Doi: 10.1007/s00114-012-0926-0

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

Adriaensen, F., Chardon, J. P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. & Matthysen, E. (2003). The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and urban planning* 64(4), 233–247. Doi: 10.1016/S0169-2046(02)00242-6.

AEMET & IMP. (2011). Atlas climático ibérico: Temperatura del aire y precipitación (1971–2000). Departamento de Producción de la Agencia Estatal de Meteorología de España - Departamento de Meteorología e Clima, Instituto de Meteorología de Portugal.

Aguilera-Alcalá, N., Arrondo, E., Pascual-Rico, R., Morales-Reyes, Z., Gil-Sánchez, J. M., Donázar, J. A., Moleón, M. & Sánchez-Zapata, J. A. (2022). The value of transhumance for biodiversity conservation: Vulture foraging in relation to livestock movements. *Ambio* 51(5), 1330–1342. Doi: 10.1007/s13280-021-01668-x.

Alarcón, P. A., & Lambertucci, S. A. (2018). A three-decade review of telemetry studies on vultures and condors. *Movement Ecology* 6(1), 13. Doi: 10.1186/s40462-018-0133-5

Allaoui, I. & Cherkaoui, S. (2018). New breeding record of Lammergeier (*Gypaetus barbatus barbatus*) in Morocco and proposals for its conservation. *Go-South Bulletin* 15, 137–140.

Allen, J. C. (1975). Mathematical models of species interactions in time and space. *The American Naturalist* 109(967), 319–342.

Anders, A., Dearborn, D., Faaborg, J. & Thompson, F. (1997). Juvenile Survival in a Population of Neotropical Migrant Birds. *Conservation Biology* 11, 698–707. Doi: 10.1046/j.1523-1739.1997.95526.x

Andrade-Ponce, G., Cepeda-Duque, J. C., Mandujano, S., Velásquez-C, K. L., Gómez-Valencia, B., & Lizcano, D. J. (2021). Modelos de ocupación para datos de cámaras trampa. *Mammalogy Notes* 7(1), 200–200. Doi: 10.47603/mano.v7n1.200.

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

Araújo, M. B. & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22(1), 42-47. Doi: 10.1016/j.tree.2006.09.010.

Aristóteles (343 a.C.). *Historia animalium* (Theodoro Gaza, Trad. 1476). Venecia: Johannem de Colonia y Johannem Manthen. Real Biblioteca Digital. <https://rbdigital.realbiblioteca.es/s/realbiblioteca/item/1729>

Arrondo, E., Guido, J., Oliva-Vidal, P., Margalida, A., Lambertucci, S., Donázar, J.A., Anadón, J., Cortés-Avizanda, A. & Sánchez-Zapata, J.A. (2023). From Pyrenees to Andes: the relationship between of transhumant livestock and vultures. *Biological Conservation* 283, 110081. Doi: 10.1016/j.biocon.2023.110081

Arroyo, B. & Razin, M. (2006). Effect of human activities on Bearded Vulture behaviour and breeding success in the French Pyrenees. *Biological Conservation* 128, 276-284. Doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.035

Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157, 101–118. Doi: 10.1016/S0304-3800(02)00205-3

Báez, J. C., Gimeno, L., Gómez-Gesteira, M., Ferri-Yáñezand, F. & Real, R. (2013). Combined effects of the North Atlantic Oscillation and the Arctic Oscillation on sea surface temperature in the Alborán Sea. *PLoS One* 8(4), e62201. Doi:10.1371/journal.pone.0062201

Báez, J. C., Gimeno, L. & Real, R. (2021). North Atlantic Oscillation and fisheries management during global climate change. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 31, 319–336. Doi: 10.1007/s11160-021-09645-z

Báez, J. C., Pennino, M.G., Albo-Puigserver, M., Coll, M., Giraldez, A. & Bellido, J.M. (2022). Effects of environmental conditions and jellyfish blooms on small pelagic fish and fisheries from the Western Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 264,107699. Doi:10.1016/j.ecss.2021.107699

Balmford, A. & Whitten, T. (2003). Who should pay for tropical conservation, and how could the costs be met? *Oryx* 37(2), 238-250.

Barbosa, A.M. & Real, R. (2010). Favourable areas for expansion and reintroduction of Iberian lynx accounting for distribution trends and genetic diversity of the European rabbit. *Wildlife Biology in Practice* 6(3), 34-47. Doi: 10.2461/wbp.lynx.3

Barbosa, A. M., Real, R., Muñoz, A.R. & Brown, J. A. (2013). New measures for assessing model equilibrium and prediction mismatch in species distribution models. *Diversity and Distributions* 19, 1333–1338. Doi: 10.1111/ddi.12100

Bassi, E., Facchetti, R., Ferloni, M., Pastorino, A., Bianchi, A., Fedrizzi, G., Bertolotti, I. & Andreotti, A. (2021). Lead contamination in tissues of large avian scavengers in south-central Europe. *Science of The Total Environment* 778, 146130. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.146130

Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57, 289–300. Doi: 10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x

Benjamini, Y. & Yekutieli, D. (2001). The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *The Annals of Statistics* 29, 1165–1188. Doi: 10.1214/aos/1013699998

Bernardino, J., Martins, R. C., Bispo, R. & Moreira, F. (2019). Re-assessing the effectiveness of wire-marking to mitigate bird collisions with power lines: A meta-analysis and guidelines for field studies. *Journal of Environmental Management* 252, 109651. Doi: 10.1016/j.jenvman.2019.109651

Bertran, J., & Margalida, A. (1999). Copulatory behavior of the Bearded Vulture. *The Condor* 101(1), 164-168. Doi: 10.2307/1370459

BirdLife International (2021). Species factsheet: Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. Downloaded from: <https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/bearded-vulture-gypaetus-barbatus>

Blair, W.F. (1940). Notes on home ranges and populations of the short-tailed shrew. *Ecology* 21(2), 284-288. Doi: 10.2307/1930504

Bogliani, G., Viterbi, R. & Nicolino, M. (2011). Habitat use by a reintroduced population of Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) in the Italian Alps. *Journal of Raptor Research* 45(1), 56-62. Doi: 10.3356/JRR-09-69.1

Bokov, Y., Davydova, M., Abezin, D. & Zolotovskiy, V. (2020). Legal restrictions in Ecotourism. En: IV International Scientific and Practical Conference 'Anthropogenic Transformation of Geospace: Nature, Economy, Society' (ATG 2019) (pp. 46-50). Atlantis Press.

Boletín Oficial del Estado. (1989). *Real Decreto 1095/1989, de 8 de septiembre, por el que se declaran las especies de animales que pueden ser objeto de caza y pesca y se establecen las normas para su protección.* BOE núm. 233, 29 de septiembre de 1989, pp. 30720–30724.

Boletín Oficial del Estado. (2011). Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas. BOE núm. 46, 23 de febrero de 2011, pp. 20912–20951. <https://www.boe.es/boe/dias/2011/02/23/pdfs/BOE-A-2011-3582.pdf>

Bonner, S. & Schwarz, C. (2006). An extension of the Cormack-Jolly-Seber model for continuous covariates with application to *Microtus pennsylvanicus*. *Biometrics* 62, 142–149. Doi: 10.1111/j.1541-0420.2005.00399.x

Bretagnolle, V., Inchausti, P., Seguin, J.F. & Thibault, J. C. (2004). Evaluation of the extinction risk and of conservation alternatives for a very small insular population: the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Corsica. *Biological conservation* 120(1), 19–30. Doi: 10.1016/j.biocon.2004.01.023.

Bridge, E.S., Ross, J.D., Contina, A.J. & Kelly, J.F. (2016). Do molt-migrant songbirds optimize migration routes based on primary productivity? *Behavioral Ecology* 27(3), 784–792. Doi: 10.1093/beheco/arv199.

Brooks, S. & Gelman, A. (1998). General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7, 434–455. Doi: 10.1080/10618600.1998.10474787

Brown, J.H. & Lomolino, M. V. (1998). Biogeography. Sinuer Associates Publishers.

Buechley, E.R. (2017). Ecology, ecosystem services, and conservation of endangered scavengers. Doctoral dissertation, University of Utah, USA.

Burgman, M.A. & Fox, J.C. (2003). Modeling Ecological Risk. New York: Academic Press.

Bustamante, J. (1998). Use of simulation models to plan species reintroductions: the case of the Bearded Vulture in southern Spain. *Animal Conservation* 1, 229–238. Doi: 10.1111/j.1469-1795.1998.tb00033.x

Camina, A. (2004). Consequences of Bovine Spongiform Encephalopathy (BSE) on breeding success and food availability in Spanish vulture populations. *Raptors Worldwide* 27–44.

Campbell, M.O.N. (2015). Vultures: their evolution, ecology and conservation. CRC Press.

Campbell, M.O.N. (2021). Vulture foraging and the chemistry of putrefaction. *Critical research techniques in animal and habitat ecology* 153–172.

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. (2005). Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological Conservation* 126(4), 582-590. Doi: 10.1016/j.biocon.2005.06.031

Carrete, M., Donázar, J.A. & Margalida, A. (2006). Density-dependent productivity depression in Pyrenean Bearded Vultures: implications for conservation. *Ecological Applications* 16, 1674-1682. Doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[1674:DPDIPB]2.0.CO;2.

Carucci, T., Whitehouse-Tedd, K., Yarnell, R. W., Collins, A., Fitzpatrick, F., Botha, A. & Santangeli, A. (2022). Ecosystem services and disservices associated with vultures: A systematic review and evidence assessment. *Ecosystem Services* 56, 101447. Doi: 10.1016/j.ecoser.2022.101447.

Calenge, C. & Fortmann-Roe, C. (2023). adehabitatHR: Home Range Estimation. R package version 0.4.21. <https://CRAN.R-project.org/package=adehabitatHR>.

Casas-Díaz, E., Cristofol, C., Cuenca, R., Agustín, S., Carneiro, M., Marco, I., Lavin, S. & Margalida, A. (2016). Determination of antibiotic residues in plasma of two populations of Eurasian griffon vulture (*Gyps fulvus*) in Spain. *Science of the Total Environment* 557, 620–626

Castro, A., Muñoz, A.R. & Real, R. (2008). Modelling the spatial distribution of the Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in its Southwestern Palaearctic limit (NE Spain). *Ardeola* 55, 71–85.

Caswell, H. (2001). Matrix population models (Vol. 1). Sunderland, MA: Sinauer.

Capel, J.J. (1981). Los climas de España. Oikos-Tau Ediciones.

Ceballos, G., García, A. & Ehrlich, P. R. (2010). The sixth extinction crisis: loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology* 8, 1821-1831.

Chamorro, D., Martínez-Freiría, F., Real, R. & Muñoz, A.R. (2021). Understanding parapatry: how do environment and competitive interactions shape Iberian vipers' distributions? *Journal of Biogeography* 48, 1322–1335. Doi: 10.1111/jbi.14078

Chen, J.P., Wang, X., Zhou, W., Wang, C.Z., Xie, Q., Li, G. & Chen, S. (2018). Unusual rainfall in southern China in decaying August during extreme El Niño 2015/16: Role of the Western Indian Ocean and north tropical Atlantic SST. *Journal of Climate* 31:7019–7034. Doi:10.1175/JCLI-D-17-0827.1

Chen, Y., Xiang, L., Chen, P. & Zhao, H. (2023). Vultures as a model for testing molecular adaptations of dietary specialization in birds. *Avian Research* 14, 100128. Doi: 10.1016/j.avrs.2023.100128

Cherkaoui, I. (2005). The Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Morocco. *Vulture news* 52, 37.

Christie, M. R. & Knowles, L. L. (2015). Habitat corridors facilitate genetic resilience irrespective of species dispersal abilities or population sizes. *Evolutionary Applications* 8(5), 454-463. Doi: 10.1111/eva.12255

Clark, A.J. & Scheuhammer, A.M. (2003). Lead poisoning in upland-foraging birds of prey in Canada. *Ecotoxicology* 12, 23-30. Doi: 10.1023/a:1022576510445

Cochran, W. & Lord, R. (1963). A radio-tracking system for wild animals. *Journal of Wildlife Management* 27, 9-24. Doi: 10.2307/3797775

Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20, 37-46. Doi: 10.1177/001316446002000104

Colomer, M. A., Oliva-Vidal, P., Jiménez, J., Martínez, J. M. & Margalida, A. (2020). Prioritizing removal actions for the reintroduction of endangered species: insights from Bearded Vulture simulation modeling. *Animal Conservation* 23, 396-406. Doi: 10.1111/acv.12549

Comisión Europea (2003). Decisión 2003/322/CE de la Comisión, de 12 de mayo de 2003, por la que se autoriza a los Estados miembros a establecer excepciones para el uso de subproductos animales para alimentar especies necrófagas de aves silvestres. *Diario Oficial de la Unión Europea*, L 117, 41-42. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/ES/TXT/?uri=CELEX%3A32003D0322>

Comisión Europea (2005). Decisión 2005/830/CE de la Comisión, de 3 de noviembre de 2005, por la que se establecen condiciones sanitarias para alimentar a determinadas aves necrófagas silvestres con determinados subproductos animales. *Diario Oficial de la Unión Europea*, L 302, 62-63. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/ES/TXT/?uri=CELEX%3A32005D0830>

Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (CMS or Bonn Convention). (1979). Bonn, 23 June 1979. United Nations Environment Programme. <https://www.cms.int>

Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES). (1973). Washington, D.C., 3 March 1973. <https://cites.org>

Cooke, S. J., Hinch, S. G., Wikelski, M., Andrews, R.D., Kuchel, L.J., Wolcott, T.G. & Butler, P. J. (2004). Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 334-343. Doi: 10.1016/j.tree.2004.04.003

Corine Land Cover (2018). Copernicus Land Monitoring Service. <https://land.copernicus.eu/en/products/corine-land-cover>

Cormack, R.M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 62, 142-149.

Cortés-Avizanda, A. (2008). Pros and cons of vulture restaurants. *Endangered Species Update* 25(1), 19-23.

Cortés-Avizanda, A., Blanco, G., DeVault, T. L., Markandya, A., Virani, M. Z., Brandt, J. & Donázar, J. A. (2016). Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14(4), 191-199. Doi: 10.1002/fee.1257.

Cortés-Avizanda, A., Martín-López, B., Ceballos, O., & Pereira, H. M. (2018). Stakeholders perceptions of the endangered Egyptian vulture: Insights for conservation. *Biological Conservation* 218, 173-180. Doi: 10.1016/j.biocon.2017.09.028

Costanza, R., Wainger, L., Folke, C. & Mäler, K. G. (1993). Modeling complex ecological economic systems: toward an evolutionary, dynamic understanding of people and nature. *BioScience* 43(8), 545-555. Doi: 10.1007/978-1-4612-4018-1_15.

Council of Europe. (1979). *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention)*. Bern, 19 September 1979. <https://www.coe.int/en/web/bern-convention>

Council of the European Communities. (1979). *Council Directive 79/409/EEC of 2 April 1979 on the conservation of wild birds. Official Journal of the European Communities*, L 103, 1–18. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A31979L0409>

Cuthbert, R.J., Taggart, M.A., Saini, M., Sharma, A., Das, A., Kulkarni, M.D., Deori, P., Ranade, S., Shringarpure, R., Galligan, T. & Green, R. E. (2016). Continuing mortality of vultures in India associated with illegal veterinary use of diclofenac and a potential threat from nimesulide. *Oryx* 50(1), 104-112. Doi: 10.1017/S003060531500037X

De la Puente, J., Moreno-Opo, R. & Del Moral, J.C. (2007). El buitre negro en España. Censo Nacional (2006). SEO/BirdLife. Madrid

De Lucas, M., Ferrer, M., Bechard, M. J. & Muñoz, A. R. (2012). Griffon vulture mortality at wind farms in southern Spain: Distribution of fatalities and active mitigation measures. *Biological Conservation* 147(1), 184-189. Doi: 10.1016/j.biocon.2011.12.029

Del Moral, J.C. (Ed.) (2009a). El alimoche común en España. Población reproductora en 2008 y método de censo. SEO/BirdLife. Madrid, Spain.

Del Moral, J.C. (Ed.) (2009b). El buitre leonado en España. Población reproductora en 2008 y método de censo. SEO/BirdLife. Madrid, Spain.

Del Moral, J.C. & De la Puente, J. (2017). Buitre negro – *Aegypius monachus*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org>

DERA (2013). Datos espaciales de referencia de Andalucía. – Instituto de Estadística y Cartografía de Andalucía, Consejería de Economía y Conocimiento.

DeVault, T.L., Reinhart, B. D., Brisbin Jr, I.L. & Rhodes Jr, O.E. (2004). Home ranges of sympatric black and turkey vultures in South Carolina. *The Condor* 106(3), 706-711.

Doadrio, I. (2001). Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente-CSIC.

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. Doi: 10.2307/2404190

Donázar, J. A., Margalida, A. Bustamante, J., Henández, F., Romero, 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). In: Margalida, A. & Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos Gypaetus barbatus en España*, pp. 139-152, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Donázar, J. A., Margalida, A. & Campión, D. (2009). Vultures, feeding stations and sanitary legislation: a conflict and its consequences from the perspective of conservation biology. *Munibe* 29, 1-551.

Donázar, J. A., Cortés-Avizanda, A., Fargallo, J. A., Margalida, A., Moleón, M., Morales-Reyes, Z., Moreno-Opo, R., Pérez-García, J., Sánchez-Zapata, J. A., Zuberogoitia, I. & Serrano, D. (2016). Roles of raptors in a changing world: from flagships to providers of key ecosystem services. *Ardeola* 63(1), 181-234. Doi: 10.13157/arla.63.1.2016.rp8

Downs, J. A. & Horner, M. W. (2008). Effects of point pattern shape on home-range estimates. *The Journal of Wildlife Management* 72(8), 1813-1818. Doi: 10.2193/2007-454

Dragicevic, A.Z. & Gurtoo, A. (2022). Stochastic control of ecological networks. *Journal of Mathematical Biology* 85(1), 7. Doi: 10.1007/s00285-022-01777-5

Driscoll, D.A., Bland, L. M., Bryan, B. A., Newsome, T. M., Nicholson, E., Ritchie, E. G., & Doherty, T.S. (2018). A biodiversity-crisis hierarchy to evaluate and refine conservation indicators. *Nature Ecology & Evolution* 2(5), 775-781. Doi: 10.1038/s41559-018-0504-8

Du, H., Ke, Z., Jiang, G. & Huang, S. (2022). The Performances of Gelman-Rubin and Geweke's Convergence Diagnostics of Monte Carlo Markov Chains in Bayesian Analysis. *Journal of Behavioural Data Science* 2, 47-72. Doi: 10.35566/jbds/v2n2/p3.

Duriez, O., Descaves, S., Gallais, R., Neouze, R., Fluhr, J. & Decante, F. (2019). Vultures attacking livestock: a problem of vulture behavioural change or farmers' perception? *Bird Conservation International* 29(3), 437-453. Doi: 10.1017/S0959270918000345

Ehrlich, I. & Lui, F. (1997). The problem of population and growth: A review of the literature from Malthus to contemporary models of endogenous population and endogenous growth. *Journal of Economic Dynamics and Control* 21(1), 205-242. Doi: 10.1016/0165-1889(95)00930-2

Eldredge, N. (1995). Reinventing Darwin: great evolutionary debate. Weidenfeld & Nicolson, London, UK.

Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., Phillips, S., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. & Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151. Doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

Elith, J., Leathwick, J. R. & Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77, 802-813. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x

Enfield, D. B. & Alfaro, E. J. (1999). The dependence of Caribbean rainfall on the interactions of the Tropical Atlantic and Pacific Oceans. *American Meteorological Society* 12, 2093-2103. Doi: 10.1175/1520-0442(1999)012<2093:TDOCRO.2.0.CO;2

Epps, C. W., Wehausen, J. D., Bleich, V. C., Torres, S. G., & Brashares, J. S. (2007). Optimizing dispersal and corridor models using landscape genetics. *Journal of applied ecology* 44(4), 714-724. Doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01325.x

Espinosa, S. & Jacobson, S.K. (2012). Human-wildlife conflict and environmental education: Evaluating a community program to protect the Andean bear in Ecuador. *The Journal of Environmental Education* 43(1), 55-65. Doi: 10.1080/00958964.2011.579642

ESRI (2016). ArcGIS [software GIS], version 10.4.1. <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-desktop/resources>

Estévez-Moreno, L.X., Miranda-de la Lama, G.C., Villarroel, M., García, L., Abecia, J.A., Santolaria, P. & María, G.A. (2021). Revisiting cattle temperament in beef cow-calf systems: Insights from farmers' perceptions about an autochthonous breed. *Animals* 11(1), 82. Doi: 10.3390/ani11010082

Estrada, A., Martínez-Padilla, J., Martínez, J. M., Anadón, J. D., de la Cruz, L., Vicente-Serrano, S. M., García, D., Vega, E., Villanúa, D., López-Liberal, M. & Margalida, A. (2025). Linking favourability models with breeding output: a modelling approach to improve management and conservation actions for a threatened avian scavenger. *Biological Conservation* 307, 111165. Doi: [10.1016/j.biocon.2025.111165](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111165)

European Parliament and Council. (2009). Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds (codified version). *Official Journal of the European Union*, L 20, 7–25. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A32009L0147>

Ewen, J. G., Armstrong, D. P., Parker, K. A. & Seddon, P. J. (Eds.). (2011). Reintroduction biology: integrating science and management. John Wiley & Sons, USA.

Farr, T.G. & Kobrick, M. (2000). Shuttle radar topography mission produces a wealth of data. *Eos, Transactions American Geophysical Union* 81(48), 583-585. Doi: 10.1029/EO081i048p00583

Farfán, M. A., Duarte, J., Vargas, J. M. & Fa, J. E. (2012). Effects of human induced land-use changes on the distribution of the Iberian hare. *Journal of Zoology* 286:258–265. Doi: 10.1111/j.1469-7998.2011.00873.x

Farfán, M.A., Aliaga-Samanez, A., Olivero, J., Williams, D., Dupain, J., Guian, Z. & Fa, J. (2019). Spatial modelling for predicting potential wildlife distributions and human impacts in the Dja Forest Reserve, Cameroon. *Biological Conservation* 230, 104-112. Doi: 10.1016/j.biocon.2018.12.015

Ferguson-Lees, J. & Christie, D.A. (2001). Raptors of the World. Christopher Helm, London, UK.

Fernández-Guisuraga, J. M., Fernández-García, V., Tárrega, R., Marcos, E., Valbuena, L., Pinto, R., Monte, P., Beltrán, D., Huerta, S. & Calvo, L. (2022). Transhumant sheep grazing enhances ecosystem multifunctionality in productive mountain grasslands: a case study in the Cantabrian Mountains. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10, 861611. Doi: 10.3389/fevo.2022.861611

Ferrer, M., Newton, I., Muriel, R., Baguena, 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* 51:1255–1263. Doi: 10.1111/1365-2664.12308

Fielding, A.H. & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24, 38-49. Doi: 10.1017/S0376892997000088

Filz, K. J. (2014). Global change impacts on biodiversity and their implications for species conservation. Doctoral dissertation, University of Trier, Germany. Doi: 10.25353/ubtr-xxxx-7d8b-39a8

Fischer, T. (1902). The Iberian Peninsula. In: Mill, H. R. (Ed.). The international geography. D. Appleton and Company, pp. 368–385.

Font, I. (2000). Climatología de España y Portugal. Universidad de Salamanca.

Formenty, P., Libama, F., Epelboin, A., Allarangar, Y., Leroy, E., Moudzeo, H., Tarangonia, P., Molamou, A., Lenzi, M., Ait-Ikhlef, K., Hewlett, B. et al. (2003). L'épidémie de fièvre hémorragique à virus Ebola en République du Congo, 2003: Une nouvelle stratégie? *Médecine Tropicale* 63, 291-295.

Forsman, D. (2016). Flight identification of raptors of Europe, North Africa and the Middle East. Bloomsbury Publishing.

Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and distributions* 19(10), 1217-1223. Doi: 10.1111/ddi.12125

Franzke, C. & Feldstein, S.B. (2005). The continuum and dynamics of northern hemisphere teleconnection patterns. *Journal of the Atmospheric Sciences* 62, 3250–3267. Doi:10.1175/JAS3536.1

Freedman, B. & Frost, R. (2020). Vultures. *The Gale Encyclopedia of Science* 8, 4715-4719.

Freund, Y. (1993). Data filtering and distribution modelling algorithms for machine learning. Doctoral dissertation, University of California, USA.

Fuller, M.R., Levanon, N., Strikwerda, T. E., Seegar, W. S., Wall, J., Black, H.D., Ward, F.P., Howey, P.W. & Partelow, J. (1984). Feasibility of a bird-borne transmitter for tracking via satellite. In: Kimmich H. P. & Klewe H. J. (Eds.). *Biotelemetry VIII: Proceedings of the Eighth International Symposium on Biotelemetry*, pp. 375–378. International Society on Biotelemetry. Nijmegen.

Fundación para la Conservación del Quebrantahuesos (2024). Seguimiento de ejemplares. <https://quebrantahuesos.org/seguimiento-de-ejemplares-vivos-list/>

Galligan, T.H., Taggart, M. A., Cuthbert, R. J., Svobodova, D., Chipangura, J., Alderson, D., Prakash, V. & Naidoo, V. (2016). Metabolism of aceclofenac in cattle to vulture-killing diclofenac. *Conservation Biology* 30(5), 1122-1127. Doi: 10.1111/cobi.12711

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. Doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04820.x

García, L.V. (2003). Controlling the false discovery rate in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 553–554. Doi: 10.1016/j.tree.2003.08.011

García-Jiménez, R., Morales-Reyes, Z., Pérez-García, J. M. & Margalida, A. (2021). Economic valuation of non-material contributions to people provided by avian scavengers: Harmonizing conservation and wildlife-based tourism. *Ecological Economics* 187, 107088. Doi: 10.1016/j.ecolecon.2021.107088

García-Ruiz, J. M. & Lasanta-Martínez, T. (1993). Land-use conflicts as a result of land-use change in the Central Spanish Pyrenees: A review. *Mountain Research and Development* 295-304. Doi: 10.2307/3673658

García-Ruiz, J.M. & Valero-Garcés, B.L. (1998). Historical geomorphic processes and human activities in the Central Spanish Pyrenees. *Mountain Research and Development* 18, 309–320. Doi: 10.18172/cig.1041

García-Macía, J., Álvarez, E., Galán, M., Iglesias-Lebrija, J.J., Gálvez, M., Plana, G., Vallverdú, N. & Urios, V. (2024). Age, season and sex influence juvenile dispersal in the Iberian cinereous vultures (*Aegypius monachus*). *Journal of Ornithology* 165(2), 325-335. Doi: 10.1007/s10336-023-02126-z

General Council of Aragón (1994). Decree 184/1994 of 31 August, of the General Council of Aragón, establishing a protection regime for the Bearded Vulture and approving the Recovery Plan. Official Bulletin of Aragón No.108, 9 September 1994. Government of Aragón, Zaragoza, Spain. <https://www.boa.aragon.es/cgi-bin/EBOA/BRSCGI?CMD¼VEROBJ&MLKOB¼473072830056&type¼pdf>.

Genero, F. (2017). Movements and home range of the Eurasian Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) in the eastern Alps and Adriatic region, in relation to food availability. Doctoral dissertation, Università degli studi di Udine, Italy.

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. Doi: 10.13157/arla.61.2.2014.379

Gil, J. A., Báguena, G. & Díez, O. (2019). El Quebrantahuesos y sus Montañas: Biología y Conservación; Gobierno de Aragón: Zaragoza, Spain.

Gil, J. A. (2020). Pasado, presente y futuro del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en el maestrazgo (Teruel). Archivo de la comarca de Andorra-Sierra de Arcos, Ejulve, Aragón, Spain. <https://quebrantahuesos.org/wp-content/uploads/2021/01/01-2020-Celan-Estudios00-1.pdf>.

Godoy, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. & Donazar, 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. Doi: 10.1046/j.1365-294x.2003.02075.x

Gordo, O., Barriocanal, C. & Robson, D. (2011). Ecological impacts of the North Atlantic Oscillation (NAO) in Mediterranean ecosystems. In: *Advances in Global Change Research, Volume 46*, Vicente-Serrano, S. M. & Trigo, R. M. (Eds.). Springer, Dordrecht, South Holland, Netherlands. pp. 153–170.

Grilli, M. G., Bildstein, K. L., & Lambertucci, S. A. (2019). Nature's clean-up crew: Quantifying ecosystem services offered by a migratory avian scavenger on a continental scale. *Ecosystem Services* 39, 100990. Doi: 10.1016/j.ecoser.2019.100990

Guil, F., Fernández-Olalla, M., Moreno-Opo, R., Mosqueda, I., Gómez, M. E., Aranda, A., Arredondo, A., Guzmán, J., Oria, J., González, L.M. & Margalida, A. (2011). Minimising mortality in endangered raptors due to power lines: the importance of spatial aggregation to optimize the application of mitigation measures. *PloS One* 6(11), e28212. Doi: 10.1371/journal.pone.0028212

Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147–186. Doi: 10.1016/S0304-3800(00)00354-9

Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Ecological Niches and Models in Space and Time*. Oxford University Press.

Guisan, A., Broennimann, O., Buri, A., Cianfrani, C., D'Amen, M., Cola, V., Fernandes, R., Gray, S., Mateo, R., Pinto, E., Pradervand, J., Scherrer, D., Vittoz, P., Däniken, I. & Yashiro, E. (2019). CHAPTER SEVENTEEN: Climate Change Impacts on Mountain Biodiversity. In: Lovejoy, T. E. & Hannah, L. (Eds.), *Biodiversity and Climate Change: Transforming the Biosphere* (pp. 229-241). New Haven: Yale University Press. Doi: 10.12987/9780300241198-026

Hansen, A. J. & DeFries, R. (2007). Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological applications* 17(4), 974-988. Doi: 10.1890/05-1098

Hanski, I. (1999). Metapopulation ecology. Oxford University Press.

Hastings, A. (2013). Population Dynamics. In: Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition). Levin, S. (Ed.). Academic Press, pp. 175-181. Doi: 10.1016/B978-0-12-384719-5.00115-5

Heffernan, J. B., Soranno, P. A., Angilletta, M. J., Buckley, L. B., Gruner, D. S., Keitt, T. H., Kellner, J. R., Kominoski, J. S., Rocha, A. V., Xiao, J., Harms, T. K., Goring, S.J., Koenig, L.E., McDowell, W.H., Powell, H., Richardson, A.D., Stow, C.A., Vargas, R. & Weathers, K.C. (2014). Macrosystems ecology: Understanding ecological patterns and processes at continental scales. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 5-14. Doi: 10.1890/130017

Henriques, M., Granadeiro, J. P., Monteiro, H., Nuno, A., Lecoq, M., Cardoso, P., Regalla, A. & Catry, P. (2018). Not in wilderness: African vulture strongholds remain in areas with high human density. *PloS One* 13(1), e0190594. Doi: 10.1371/journal.pone.0190594

Herbert, G. J., Iniyar, S., Sreevalsan, E., & Rajapandian, S. (2007). A review of wind energy technologies. *Renewable and sustainable energy Reviews* 11(6), 1117-1145.

Heredia, R. (1991). Alimentación y recursos alimenticios. In: El quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos: características ecológicas y biología de la conservación. Heredia, R., Heredia, B. (Eds.), pp. 79-89, ICONA, Madrid.

Hernández, M. & Margalida, A. (2009). Poison-related mortality effects in the endangered Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) population in Spain. *European Journal of Wildlife Research* 55(4), 415-423. Doi: 10.1007/s10344-009-0255-6

Herrero, J., Acevedo, P., Arnal, M.C., Fernández de Luco, D., Fonseca, C., García-González, R., Pérez, J.M. & Sourp, E. (2021). *Capra pyrenaica* (amended version of 2020 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T3798A195855497. Doi: 10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T3798A195855497.en

Herrero, J., Lovari, S., Nores, C. & Toigo, C. (2022). *Rupicapra pyrenaica* (amended version of 2020 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T19771A217715455

Herrero-Villar, M., Delepouille, É., Suárez-Regalado, L., Solano-Manrique, C., Juan-Sallés, C., Iglesias-Lebrija, J. J., Camarero, P. R., González, F., Álvarez, E. & Mateo, R. (2021). First diclofenac intoxication in a wild avian scavenger in Europe. *Science of the Total Environment* 782, 146890.

Hilty, J., Worboys, G., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B., Locke, H., Carr, M., Pulsford, I., Pittock, J., White, J. W., Theobald, D., & Jessica, L. (2020). Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors. (1st ed.) International Union for Conservation of Nature (IUCN). Doi:10.2305/IUCN.CH.2020.PAG.30.en

Hiraldo, F., Delibes, M. & Calderón, J. (1979). El quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* en España. Monografía 22. ICONA, Madrid.

Hiraldo, F., Delibes, M. & Calderón, J. (1984). *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758). *Bonner zoologische Beiträge* 35(1-3), 91.

Hirzel, A. H., Posse, B., Oggier, P. A., Crettenand, Y., Glenz, C. & Arlettaz, R. (2004). Ecological requirements of reintroduced species and the implications for release policy: the case of the Bearded Vulture. *Journal of applied ecology* 41(6), 1103-1116. Doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00980.x

Horvitz, C. C. (2016). Life History Theory: Basics. In: Encyclopedia of Evolutionary Biology, Kliman, R. M. (Ed.), Academic Press, pp.: 384-389. Doi: 10.1016/B978-0-12-800049-6.00091-3

Hosmer, D. W., & S. Lemeshow (2000). Applied Logistic Regression. Wiley, New York, NY, USA.

Houston, A. I., & McNamara, J. M. (1986). Evaluating the selection pressure on foraging decisions. *Relevance of models and theories in ethology* 61-75.

Houston, D. C., & Copley, J. A. (1994). Bone digestion and intestinal morphology of the Bearded Vulture. *Journal of Raptor Research* 28(2), 1.

Houston D. C. (2001). Vultures and Condors. Colin Baxter Photography Ltd. Grantown on Spey, UK.

Houston, D., Kirwan, G. M., Christie, D. A. & Sharpe, C. J. (2020). Andean Condor (*Vultur gryphus*), version 1.0. In: Birds of the World, del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A., & de Juana, E. (eds.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. Doi: 10.2173/bow.andcon1.01

Huang, B. (2004). Remotely forced variability in the tropical Atlantic Ocean. *Climate Dynamics* 23, 133–152. Doi: 10.1007/s00382-004-0443-8

Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C. & Willis, S. G. (2007). A climatic atlas of European breeding birds. Lynx Edicions.

IGME (2015). Mapa Geológico de la Península Ibérica, Baleares y Canarias a Escala 1/1.000.000. Instituto Geológico y Minero de España (IGME), Laboratorio Nacional Portugués de Energía y Geología (LNEG)/Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades.

Indian Institute of Tropical Meteorology (2023). Climate data portal. Centre for Climate Change Research, Pune, India. <https://www.tropmet.res.in/DataArchival-51-Page>.

International Centre for Theoretical Physics (2011). Influence of tropical SST anomalies on climate fluctuations over South America. Unpublished digital presentation. Trieste, Italy. <https://indico.ictp.it/event/a10153/session/38/contribution/28/material/0/1.pdf>.

Ishwar, N. M. & Das, S. (2024). Economics of conserving endangered birds: the case for Gyps vultures in India. *Environment, Development and Sustainability* 1-23. Doi: 10.1007/s10668-024-04637-y

IUCN. (2024). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1. <https://www.iucnredlist.org>. Access: 2 October 2024.

Jackson, A. L., Ruxton, G. D. & Houston, D. C. (2008). The effect of social facilitation on foraging success in vultures: a modelling study. *Biology Letters* 4(3), 311-313. Doi: 10.1098/rsbl.2008.0038

Jankowiak, L., Wysocki, D. & Greno, J. (2016). Survival and Site Fidelity of Urban Blackbirds *Turdus merula*—Comparison of Cormack-Jolly-Seber and Barker Models. *Acta Ornithologica* 51, 189–197. Doi: 10.3161/00016454AO2016.51.2.005

Jenny, D., Kéry, M., Trotti, P. & Bassi, E. (2018). Philopatry in a reintroduced population of Bearded Vultures *Gypaetus barbatus* in the Alps. *Journal of Ornithology* 159, 507-515. Doi: 10.1007/s10336-017-1528-6.

Jenkins, A. R., Smallie, J. J. & Diamond, M. (2010). Avian collisions with power lines: a global review of causes and mitigation with a South African perspective. *Bird Conservation International* 20(3), 263-278. Doi: 10.1017/S0959270910000122

Jiménez, M. (2014). Indicadores climáticos. Una manera para identificar la variabilidad climática a escala global. *Inapesca* 29, 12–19.

Jiménez, J. (2017). Modelos Jerárquicos Bayesianos Aplicados al Seguimiento de Fauna. Doctoral dissertation, Universidad de Castilla-La Mancha, Spain.

Jiménez, R. G. (2021). Linking movement ecology with ecosystem services in Pyrenean scavenger populations. An innovative approach for the avian scavenger conservation. Doctoral dissertation, Universitat de Lleida, Spain.

Jolly, G.M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52, 225–247.

Jones, C. G. (2004). Conservation management of endangered birds. In: Bird ecology and conservation: a handbook of techniques, Sutherland, W. J., Newton, I. & Green, R. (eds.), pp.: 269-302. Oxford University Press, UK.

Jørgensen, S. E., Patten, B. C. & Straškraba, M. (1992). Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in a complex future. *Ecological Modelling* 62(1-3), 1-27. Doi: 10.1016/0304-3800(92)90080-X

Jørgensen, S. E. & Bendoricchio, G. (2001). Fundamentals of ecological modelling (Vol. 21). Elsevier, The Netherlands.

Kane, A., Monadjem, A., Aschenborn, H. O., Bildstein, K., Botha, A., Bracebridge, C., Buechley, E.R., Buij, R., Davies, J.P., Diekmann, M., Downs, C.T., Farwig, N., Galligan, T., Kaltenecker, G., Kelly, C., Hemp, R., Kolberg, H., MacKenzie, M.L., Mendelsohn, J., Mgumba, M., Nathan, R., Nicholas, A., Ogada, D., Pfeiffer, M.B., Phipps, W.L., Pretorius, M.D., Rösner, S., Schabo, D.G., Shatumbu, G.L., Spiegel, O., Thompson, L.J., Venter, J.A., Virani, M., Wolter, K. & Kendall, C. J. (2022). Understanding continent-wide variation in vulture ranging behavior to assess feasibility of Vulture Safe Zones in Africa: Challenges and possibilities. *Biological Conservation* 268, 109516. Doi: 10.1016/j.biocon.2022.109516

Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W. & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348(6240), aaa2478. Doi: 10.1126/science.aaa2478

Kays R, Davidson SC, Berger M, Bohrer G, Fiedler W, Flack A, Hirt J, Hahn C, Gauggel D, Russell B, Kölzsch, A., Lohr, A., Partecke, J., Quetting, M., Safi, K., Scharf, A., Scheneider, G., Lang, I., Schaefuffelhut, F., Landwehr, M., Storhas, M., van Schalkwyk, L., Vinciguerra, C., Weinzierl, R. & Wikelski, M. (2022). The Movebank system for studying global animal movement and demography. *Methods in Ecology and Evolution* 13(2), 419-431. Doi: 10.1111/2041-210X.13767

Keeley, A. T., Beier, P., Creech, T., Jones, K., Jongman, R. H., Stonecipher, G., & Tabor, G. M. (2019). Thirty years of connectivity conservation planning: An assessment of factors influencing plan implementation. *Environmental Research Letters* 14(10), 103001. Doi: 10.1088/1748-9326/ab3234

Keller, V., Herrando, S., Voříšek, P., Franch, M., Kipson, M., Milanese, P., Martí, D., Anton, M., Klvaňová, A., Kalyakin, M. V., Bauer, H.G. & Foppen, R.P.B. (2020). European breeding bird Atlas 2: distribution, abundance and change. European Bird Census Council & Lynx Edicions.

Kellner, K. Meredith, M. & Kellner, M.K. (2019). Package 'jagsUI'. A Wrapper Around 'rjags' to Streamline 'JAGS' Analyses, R Package Version, Volume 1. Available online: <http://CRAN.R-project.org/package=jagsUI>

Kertson, B. N., & Marzluff, J. M. (2011). Improving studies of resource selection by understanding resource use. *Environmental Conservation* 38(1), 18-27. Doi: 10.1017/S0376892910000706

Kéry, M. & Schaub, M. (2012). Estimation of survival from Capture-Recapture Data Using the Cormack-Jolly-Seber Model. In: Bayesian Population Analysis Using WinBUGS. A Hierarchical Perspective; Academic Press: Cambridge, MA, USA; Elsevier: Amsterdam, The Netherlands.

Kim, Y. J., Kim, K. Y. & Jhun, J. G. (2013). Seasonal evolution mechanism of the East Asian winter monsoon and its interannual variability. *Climate Dynamics* 41, 1213–1228. Doi: 10.1007/s00382-012-1491-0

Kitina-Nyamasyo, S. & Odiara-Kihima, B. (2014). Changing Land Use Patterns and Their Impacts on Wild Ungulates in Kimana Wetland Ecosystem, Kenya. *International Journal of Biodiversity* 1, 486727. Doi: 10.1155/2014/486727

Kostin, I. O. & Mooij, J. H. (1995). Influence of weather conditions and other factors on the reproductive cycle of Red-breasted Geese *Branta ruficollis* on the Taymyr Peninsula. *Wildfowl Journal* 46, 45–54.

Kranstauber, B., Cameron, A., Weinzerl, R., Fountain, T., Tilak, S., Wikelski, M. & Kays, R. (2011). The Movebank data model for animal tracking. *Environmental Modelling & Software* 26(6), 834-835. Doi: 10.1016/j.envsoft.2010.12.005

Krichak, S. O., Breitgand, J. S., Gualdi, S. & Feldstein, S. B. (2013). Teleconnection-extreme precipitation relationships over the Mediterranean region. *Theoretical and Applied Climatology* 117:679–692. Doi:10.1007/s00704-013-1036-4

Krüger, S., Reid, T. & Amar, A. (2014a). Differential range use between age classes of Southern African Bearded Vultures *Gypaetus barbatus*. *PLoS One* 9(12), e114920. Doi: 10.1371/journal.pone.0114920

Krüger, S. C., Allan, D. G., Jenkins, A. R. & Amar, A. (2014b). Trends in territory occupancy, distribution and density of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus meridionalis* in southern Africa. *Bird Conservation International* 24(2), 162-177. Doi: 10.1017/S0959270913000440

Krüger, S. C. (2015). Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. In: The Eskom Red Data Book of Birds of South Africa, Lesotho and Swaziland, Taylor, M.R., Peacock, F., Wanless, R.W. (eds.), BirdLife South Africa: Johannesburg, South Africa, pp. 55–57.

Krüger, S. C., Simmons, R. E. & Amar, A. (2015). Anthropogenic activities influence the abandonment of Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) territories in southern Africa. *The Condor* 117(1), 94-107. Doi: 10.1650/CONDOR-14-121.1

Krüger, S. C. & Amar, A. (2017). Productivity of the declining Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* population in southern Africa. *Ostrich* 88(2), 139-145.

Krüger, S. C. & Amar, A. (2022). The Ecology and Management of a Critically Endangered Population of Bearded Vultures. *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation* 313-323. Doi: 10.1016/B978-0-12-821139-7.00168-9

Kushwaha, S. (2016). Vultures in the Cultures of the World. *Indian Biodiversity Conservation Society* 1, 34-40.

Ladle, R. J. & Whittaker, R. J. (Eds.). (2011). Conservation biogeography. John Wiley & Sons, USA.

Lake, T. R. (2004). The divinity of eagles. In: MOHICAN SEMINAR 3, pp. 159-166. New York, USA.

Lambertucci, S. A., Margalida, A., Speziale, K. L., Amar, A., Ballejo, F., Bildstein, K. L., Blanco, G., Botha, A. J., Bowden, C. G. R., Cortés-Avizanda, A., Duriez, O., Green, R. E., Hiraldo, F., Ogada, D., Plaza, P., Sánchez-Zapata, J. A., Santangeli, A., Selva, N., Spiegel, O. & Donázar, J. A. (2021). Presumed killers? Vultures, stakeholders, misperceptions, and fake news. *Conservation Science and Practice* 3(6), e415. Doi: 10.1111/csp2.415

Lande, R., Engen, S. & Saether, B. E. (2003). Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press, USA.

Lasanta, T., Cortijos-López, M., Errea, M. P., Llena, M., Sánchez-Navarrete, P., Zabalza, J. & Nadal-Romero, E. (2024). Shrub clearing and extensive livestock as a strategy for enhancing ecosystem services in degraded Mediterranean mid-mountain areas. *Science of The Total Environment* 906, 167668. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.167668

Layna, J. F. & Rico, M. (1991). Incidencia de molestias humanas sobre territorios de nidificación de quebrantahuesos: vigilancia de nidos. In: El quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación. Colección Técnica. Heredia, R. & Heredia, B. (eds.), pp. 109-115. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673. Doi: 10.2307/1939924

Legendre, P. & Legendre, L. (1998). Numerical ecology (2nd English edition). Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.

Lemunyan, C. D., White, W., Nyberg, E. & Christian, J. J. (1959). Design of a miniature radio transmitter for use in animal studies. *Journal of Wildlife Management* 23, 107-110.

Li, W., Wang, Z., Ma, Z. & Tang, H. (1999). Designing the core zone in a biosphere reserve based on suitable habitats: Yancheng Biosphere Reserve and the red crowned crane (*Grus japonensis*). *Biological conservation* 90(3), 167-173.

Li, G., J. Chen, X. Wang, X. Luo, D. Yang, W. Zhou, Y. Tan, & H. Yan (2018). Remote impact of North Atlantic sea surface temperature on rainfall in southwestern China during boreal spring. *Climate Dynamics* 50, 541-553. Doi: 10.1007/s00382-017-3625-x

Likens, G. & Lindenmayer, D. (2018). Effective Ecological Monitoring. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia.

Lim, Y. (2015). The East Atlantic/West Russia (EA/WR) teleconnection in the North Atlantic: Climate impact and relation to Rossby wave propagation. *Climate Dynamics* 44, 3211-3222. Doi:10.1007/s00382-014-2381-4

Liu, Y., Gupta, H., Springer, E. & Wagener, T. (2008). Linking science with environmental decision making: Experiences from an integrated modeling approach to supporting sustainable water resources management. *Environmental Modelling & Software* 23(7), 846-858. Doi: 10.1016/j.envsoft.2007.10.007

Llopis, A. & Frey, H. (2005). La cría en cautividad del quebrantahuesos y su problemática (pp. 205-236). En A. Margalida & R. Heredia (Eds.), *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España* (Serie técnica). Organismo Autónomo Parques Nacionales.

Loewe, M. & Blacker, C. (Eds.). (2021). Divination and oracles. Routledge, UK.

Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: a mis-leading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17, 145-151. Doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x

Lomolino, M.V. & Channell, R. (1995). Splendid isolation: patterns of geographic range collapse in endangered mammals. *Journal of Mammalogy* 76, 335–347. Doi: 10.2307/1382345

Lomolino, M. V., Sax, D. F. & Brown, J. H. (Eds.). (2004). Foundations of biogeography: classic papers with commentaries. University of Chicago Press, USA.

López-López, P., Zuberogoitia, Í., 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. Doi: 10.1080/00063657.2013.842537

López-López, P., García-Ripollés, C. & Urios, V. (2014). Food predictability determines space use of endangered vultures: implications for management of supplementary feeding. *Ecological Applications* 24(5), 938-949. Doi: 10.1890/13-2000.1

López-López, P. (2016). Individual-based tracking systems in ornithology: welcome to the era of big data. *Ardeola* 63(1), 103-136. Doi: 10.13157/arla.63.1.2016.rp5

López-Ramírez, S., Real, R. & Muñoz, A.R. (2024). The northern wheatear is reducing its distribution in its southernmost European range and moving to higher altitudes. *Journal of Avian Biology* e03217. Doi: 10.1111/jav.03217

López-Sáez, J. A., Abel-Schaad, D., Pérez-Díaz, S., Blanco-González, A., Alba-Sánchez, F., Dorado, M., Ruiz-Zapata, B., Gil-García, M.J., Gómez-González, G. & Franco-Múgica, F. (2014). Vegetation history, climate and human impact in the Spanish Central System over the last 9000 years. *Quaternary International* 353, 98-122. Doi: 10.1016/J.QUAINT.2013.06.034

López-Sañudo, I., Borbolla, A., Casado, P., Coronel, S. & Royo, I. (2001). Evaluación de los instrumentos de conservación del quebrantahuesos en el Pirineo Aragonés. *Ecosistemas* 10, 2–12.

Lozano, P.J. & Jauregui, M. (2021). Utilización de los sistemas de información geográfica para la modelización de la conectividad biogeográfica: El ejemplo del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en el Pirineo Occidental. *Lurralde: Investigación y Espacio* 44, 257–290.

Lyu, R., Pang, J., Zhang, J. & Zhang, J. (2024). The impacts of disturbances on mountain ecosystem services: Insights from BEAST and Bayesian network. *Applied Geography* 162, 103143.

Mace, B. R. & Shorter, P. J. (2000). Energy flow models from finite element analysis. *Journal of sound and vibration* 233(3), 369-389. Doi: 10.1006/jsvi.1999.2812

Magro-Moraes, A., Lima, J., Alexandre, B.R., Ayala-Burbano, P.A., Domingues de Freitas, P., Ruiz-Miranda, C.R. & Miyaki, C.Y. (2023). Genetic Management Applied to Conservation of Reduced and Fragmented Wild Populations. In: Conservation Genetics in the Neotropics, Galetti Jr., P.M. (Eds.). Springer, Cham. Doi: 10.1007/978-3-031-34854-9_1.

Mann, H. B. & Whitney, D. R. (1947). On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* 18, 50–60.

Marcot, B. G., Steventon, J. D., Sutherland, G. D., & McCann, R. K. (2006). Guidelines for developing and updating Bayesian belief networks applied to ecological modeling and conservation. *Canadian Journal of Forest Research* 36(12), 3063–3074.

Margalida, A. & Bertran, J. (2000). Breeding behaviour of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*): minimal sexual differences in parental activities. *Ibis* 142, 225–234. Doi: 10.1111/j.1474-919X.2000.tb04862.x

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. Doi: 10.2307/4089946.

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., 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. Doi: 10.1046/j.1474-919X.2003.00148.x

Margalida, A. & Bertran, J. (2005). Territorial defence and agonistic behaviour of breeding bearded vultures *Gypaetus barbatus* toward conspecifics and heterospecifics. *Ethology Ecology & Evolution* 17, 51–63.

Margalida, A., García, D. & Cortés-Avizanda, A. (2007). Factors influencing breeding density of Bearded Vultures, Egyptian Vultures and Eurasian Griffon Vultures in Catalonia (NE Spain): management implications. *Animal Biodiversity and Conservation* 30, 189–200. Doi: 10.32800/abc.2007.30.0189

Margalida, A. (2008). Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) prefer fatty bones. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63, 187–193. Doi: 10.1007/s00265-008-0649-6

Margalida, A., Heredia, R., Razin, M. & Hernández, M. (2008a). Sources of variation in mortality of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Europe. *Bird Conservation International* 18(1), 1–10. Doi: 10.1017/S0959270908000026

Margalida, A., Donázar, J.A., Bustamante, J., Hernández, F. & Romero-Pujante, M. (2008b). Application of a predictive model to detect long-term changes in nest-site selection in the Bearded Vultures: conservation in relation to territory shrinkage. *Ibis* 150, 242-249. Doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00768.x

Margalida, A., Negro, J. J. & Galván, I. (2008c). Melanin-based color variation in the Bearded Vulture suggests a thermoregulatory function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 149(1), 87-91.

Margalida, A., J. Bertran & Heredia, R. (2009). Diet and food preferences of the endangered Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: a basis for their conservation. *Ibis* 151, 235-243. Doi: 10.1111/j.1474-919X.2008.00904.x

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(4), 931-935. Doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01835.x

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, e20248. Doi: 10.1371/journal.pone.0020248

Margalida, A. & Colomer, M. À. (2012). Modelling the effects of sanitary policies on European vulture conservation. *Scientific reports* 2(1), 753.

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. Doi: 10.1017/S0959270912000500

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. Doi: 10.1371/journal.pone.0065857

Margalida, A., Campión, D. & Donázar, J. A. (2014a). Vultures vs livestock: conservation relationships in an emerging conflict between humans and wildlife. *Oryx* 48(2), 172-176. Doi: 10.1017/S0030605312000889

Margalida, A., Colomer, M.A. & Oro, D. (2014b). Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. *Ecological Applications* 24, 436-444. Doi: 10.1890/13-0414.1

Margalida, A., Colomer, M. À., 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(1), 16962. Doi: 10.1038/srep16962

Margalida, A. (2016). Quebrantahuesos – *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758). In Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles, Salvador, A. & Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain. <http://www.vertebradosibericos.org>.

Margalida, A., Pérez-García, J.M., Afonso, I. & Moreno-Opo, R. (2016). Spatial and temporal movements in Pyrenean Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*): Integrating movement ecology into conservation practice. *Scientific Reports* 6, 35746. Doi: 10.1038/srep35746.

Margalida, A. & Ogada, D. (2018). Old World Vultures in a Changing Environment. In: Birds of Prey, Sarasola, J., Grande, J. & Negro, J. (Eds.). Springer, Cham. Doi: 10.1007/978-3-319-73745-4_19

Margalida, A., Oliva-Vidal, P., Llamas, A. & Colomer, M.A. (2018). Bioinspired models for assessing the importance of transboundaring management and transhumance in the conservation of avian scavengers. *Biological Conservation* 228, 321-330. Doi: 10.1016/j.biocon.2018.11.004

Margalida, A., Jiménez, J., Martínez, J.M., Sesé, J.A., García-Ferré, D., Llamas, A., Razin, M., Colomer, M. & Arroyo, B. (2020). An assessment of population size and demographic drivers of the Bearded Vulture using integrated population models. *Ecological Monographs* 90, e01414. Doi: 10.1002/ecm.1414

Margalida, A. & Martínez, J. M. (2020). El quebrantahuesos en España, población reproductora en 2018 y método de censo. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (CSIC-UCLM-JCCM), Ciudad Real, Spain.

Margalida, A. (2022). Quebrantahuesos *Gypaetus barbatus*. In: III Atlas de las aves en época de reproducción en España, Molina, B., Nebreda, A., Muñoz, A. R., Seoane, J., Real, R., Bustamante, J. & del Moral, J. C. SEO/BirdLife, Madrid. <https://atlasaves.seo.org/ave/quebrantahuesos/>

Marini, L., Klimek, S. & Battisti, A. (2011). Mitigating the impacts of the decline of traditional farming on mountain landscapes and biodiversity: a case study in the European Alps. *Environmental science & policy* 14(3), 258-267.

Markandya, A., Taylor, T., Longo, A., Murty, M. N., Murty, S. & Dhavala, K. (2008). Counting the cost of vulture decline - an appraisal of the human health and other benefits of vultures in India. *Ecological economics* 67(2), 194-204.

Martí, R. & Del Moral, J. C. (Eds.) (2003). Atlas de las Aves reproductoras de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza- Sociedad Española de Ornitología.

McClure, C. J., Westrip, J. R., Johnson, J. A., Schulwitz, S. E., Virani, M. Z., Davies, R., Symes, A., Wheatley, H., Thorstrom, R., Amar, A., Buij, R., Jones, V., Williams, N. P., Buechley, E. R. & Butchart, S. H. (2018). State of the world's raptors: Distributions, threats, and conservation recommendations. *Biological Conservation* 227, 390-402. Doi: 10.1016/j.biocon.2018.08.012

McClure, C. J., Schulwitz, S. E., Anderson, D. L., Robinson, B. W., Mojica, E. K., Therrien, J. F., Oleyar, M. D. & Johnson, J. (2019). Commentary: defining raptors and birds of prey. *Journal of Raptor Research* 53(4), 419-430.

McDonald, P. G., Olsen, P. D. & Cockburn, A. (2004). Weather dictates reproductive success and survival in the Australian Brown Falcon *Falco berigora*. *Journal of Animal Ecology* 73, 683-692. Doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00842.x

McNamara, J. M. & Houston, A. I. (1986). The common currency for behavioral decisions. *The American Naturalist* 127(3), 358-378.

Meisuria, N., Spencer, E. E., Cairncross, R. J., Crowther, M. S. & Newsome, T. M. (2024). Scavenging and social interaction of an apex avian scavenger is governed by bioregional and seasonal variation. *Oikos* e10826. Doi: 10.1111/oik.10826

Michel, N. L., Whelan, C. J. & Verutes, G. M. (2020). Ecosystem services provided by Neotropical birds. *The Condor* 122(3), duaa022. Doi: 10.1093/condor/duaa022

Miner, J. R. (1933). Pierre-François Verhulst, the discoverer of the logistic curve. *Human Biology* 5(4), 673.

Mishra, S., Zhang, W., Lin, Z., Pang, S., Huang, Y., Bhatt, P. & Chen, S. (2020). Carbofuran toxicity and its microbial degradation in contaminated environments. *Chemosphere* 259, 127419. Doi: 10.1016/j.chemosphere.2020.127419

Moleón, M., Selva, N., Quaggiotto, M. M., Bailey, D. M., Cortés-Avizanda, A. & DeVault, T. L. (2019). Carrion availability in space and time. *Carrion ecology and management* 23-44.

Molina, B., Nebreda, A., Muñoz, A.-R., Seoane, J., Real, R., Bustamante, J. & Del Moral, J.C. (2022). III Atlas de aves en época de reproducción en España. SEO/BirdLife, Madrid, Spain.

Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W. & Duriez, O. (2013). How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PloS One* 8(1), e53077. Doi: 10.1371/journal.pone.0053077

Moore, B. A. & Montiani-Ferreira, F. (2022). Ophthalmology of Accipitrimorphae, Strigidae, and Falconidae: hawks, eagles, vultures, owls, falcons, and relatives. In: *Wild and Exotic Animal Ophthalmology: Volume 1: Invertebrates, Fishes, Amphibians, Reptiles, and Birds* (pp. 429-504). Cham: Springer International Publishing.

Møller, A. P., Flensted-Jensen, E., Klarborg, K., Mardal, W. & Nielsen, J. T. (2010). Climate change affects the duration of the reproductive season in birds. *Journal of Animal Ecology* 79(4), 777-784. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01677.x

Moreno-Opo, R. & Margalida, A. (2014). Conservation of the Cinereous Vulture *Aegypius monachus* in Spain (1966–2011): a bibliometric review of threats, research and adaptive management. *Bird Conservation International* 24(2), 178-191. Doi: 10.1017/S0959270913000427

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 vultures. *Biological Conservation* 181, 27-35. Doi: 10.1016/j.biocon.2014.10.022

Moreno-Opo, R., Trujillano, A. & Margalida, A. (2016). Behavioral coexistence and feeding efficiency drive niche partitioning in European avian scavengers. *Behavioral Ecology* 27(4), 1041-1052. Doi: 10.1093/beheco/arw010

Moreno-Opo, R., Carapeto, R., Casimiro, R., Rubio, C., Muñoz, B., Moreno, I. & Aymerich, M. (2021). The veterinary use of diclofenac and vulture conservation in Spain: Updated evidence and socio-ecological implications. *Science of the Total Environment* 796, 148851. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.148851

Moritz, C. & Agudo, R. (2013). The future of species under climate change: resilience or decline? *Science* 341(6145), 504-508. Doi: 10.1126/science.1237190.

Müller, P. (1979). El área de distribución y su dinámica. Introducción a la Zoogeografía, pp. 23–52. Blume, Spain.

Muñoz, A.R., Real, R., Barbosa, A.M. & Vargas, J.M. (2005). Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distributions* 11, 477-486. Doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00188.x

Muñoz, A.R. & Real, R. (2006). Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distributions* 12, 656-665. Doi: 10.1111/j.1472-4642.2006.00272.x

Muñoz, A.R. & Real, R. (2013). Distribution of Bonelli's Eagle *Aquila fasciata* in southern Spain: scale may matter. *Acta Ornithologica* 48, 93-101. Doi: 10.3161/000164513X670043

Muñoz, A. R. (2013). Modelos de distribución para el águila perdicera (*Aquila fasciata*) a diferentes escalas espacio temporales. Implicaciones en su gestión y conservación/distribution models for bonelli's eagle (*Aquila fasciata*) at different spatio-temporal scales. Implications for management and conservation. Doctoral dissertation, University of Málaga, Spain.

Muñoz, E., D. Martín, A. Tenza, I. Casasús, A. Bernués & Villalba, D. (2021). Exploración Preliminar del Impacto del Cambio Climático Sobre los Sistemas Ganaderos de Montaña en el Pirineo Aragonés. XIX Jornadas sobre Producción Animal, Aida, Spain.

Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49), 19052-19059.

Nathan, R., Monk, C. T., Arlinghaus, R., Adam, T., Alós, J., Assaf, M., Jarić, I. et al. (2022). Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375(6582), eabg1780. Doi: 10.1126/science.abg1780

National Oceanic and Atmospheric Administration (2023). Gridded climate data. Physical Sciences Laboratory, Boulder, CO, USA. <https://psl.noaa.gov/data/gridded/index.html> Accessed May 2024.

Navarro, I., Farfán, M. Á., Gil, J. A. & Muñoz, A. R. (2024a). Survival Estimation Using Multistate Cormack–Jolly–Seber Models—The Case of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Spain. *Animals* 14, 403. Doi: 10.3390/ani14030403

Navarro, I., Real, R., Muñoz, A. R., González, J. & Farfán, M. Á. (2024b). Teleconnection between the reproductive parameters of the Bearded Vulture and macroclimatic oscillations. Implications for conservation. *Journal of Raptor Research* 58(4), 426-436. Doi: 10.3356/jrr2357.

Negro, J. J., Margalida, A., Hiraldo, F. & Heredia, R. (1999). The function of the cosmetic coloration of Bearded Vultures: when art imitates life. *Animal Behaviour* 58(5), 14-17. Doi: 10.1006/anbe.1999.1251

Nichols, J. D. & Williams, B. K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends in ecology & evolution* 21(12), 668-673. Doi: 10.1016/j.tree.2006.08.007.

Ogada, D. L., Keesing, F. & Virani, M. Z. (2012). Dropping dead: causes and consequences of vulture population declines worldwide. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1249(1), 57-71. Doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06293.x

Oliva-Vidal, P., Sebastián-González, E. & Margalida, A. (2022). Scavenging in changing environments: woody encroachment shapes rural scavenger assemblages in Europe. *Oikos* e09310. Doi: 10.1111/oik.09310

Olivero, J., Fa, J. E., Real, R., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Vargas, J. M., Gonzalez, J. P., Cunningham, A. & Nasi, R. (2017). Mammalian biogeography and the Ebola virus in Africa. *Mammal Review* 47, 24-37. Doi:10.1111/mam.12074

Olsson, O., Brown, J. S. & Smith, H. G. (2002). Long-and short-term state-dependent foraging under predation risk: an indication of habitat quality. *Animal Behaviour* 63(5), 981-989.

ORNL (2001). LandScan 2000 global population database. Oak Ridge National Laboratory (ORNL), Oak Ridge, Tennessee, USA.

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. Doi: 10.1371/journal.pone.0004084

Orta, J., de Juana, E., Marks, J.S., Sharpe, C.J. & García, E.F. (2020). Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA. Doi: 10.2173/bow.lammer1.01

Parmalee, P. W. (1977). The avifauna from prehistoric Arikara sites in South Dakota. *Plains Anthropologist* 22(77), 189-222.

Pastoret, P. P., Van Gucht, S. & Brochier, B. (2014). Eradicating rabies at source. *Revue scientifique et technique* 33, 509-519.

Pătru-Stupariu, I., Hossu, C. A., Grădinaru, S. R., Nita, A., Stupariu, M. S., Huzui-Stoiculescu, A. & Gavriliadis A. A. (2020). A Review of Changes in Mountain Land Use and Ecosystem Services: From Theory to Practice. *Land* 9(9), 336. Doi: 10.3390/land9090336

Paxson, D. L. (2012). The way of the oracle: Recovering the practices of the past to find answers for today. Weiser Books, Massachusetts, USA.

Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12. 361–371. Doi: 10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x

Pebsworth, P. A., Morgan, H. R. & Huffman, M.A. (2012). Evaluating home range techniques: use of Global Positioning System (GPS) collar data from chacma baboons. *Primates* 53, 345-355. Doi: 10.1007/s10329-012-0307-5

Pennycuick, C. J. (1973). The soaring flight of vultures. *Scientific American* 229(6), 102-109.

Pérez-García, J.M., Morant, J., Arrondo, E., Sebastián-González, E., Lambertucci, S., Santangeli, A., Margalida, A., Sánchez-Zapata, J. A., Blanco, G., Donázar, J. A., Carrete, M. & Serrano D. (2022). Predicted wind and solar energy expansion has minimal overlap with multiple conservation priorities across global regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(6), e2204505119. Doi: 10.1073/pnas.2104764119

Perona, A. M., Urios, V. & López-López, P. (2019). Holidays? Not for all. Eagles have larger home ranges on holidays as a consequence of human disturbance. *Biological Conservation* 231, 59-66. Doi: 10.1016/j.biocon.2019.01.010

Plaza, P. I. & Lambertucci, S. A. (2019). What do we know about lead contamination in wild vultures and condors? A review of decades of research. *Science of the Total Environment* 654, 409-417. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.11.099

Plaza, P. I., Martínez-López, E. & Lambertucci, S. A. (2019). The perfect threat: Pesticides and vultures. *Science of the total environment* 687, 1207-1218. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.160

Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. (2004). Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Asociación Herpetologica Española. Madrid, Spain.

Plummer, M. (2015). JAGS Version 4.0 User Manual; Lyon, France. Available online: <http://sourceforge.net/projects/mcmc-jags/>

Pollock, K.H. (2002). The use of auxiliary variables in capture-recapture modelling: An overview. *Journal of Applied Statistics* 29, 85-102. Doi: 10.1080/02664760120108430

Pollock, K.H., Nichols, J.D., Simons, T.R., Farnsworth, G.L., Bailey, L.L. & Sauer, J.R. (2002). Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13, 105-119. Doi: 10.1002/env.514

Pop, M. I., Iosif, R., Miu, I. V., Rozyłowicz, L. & Popescu, V. D. (2018). Combining resource selection functions and home-range data to identify habitat conservation priorities for brown bears. *Animal Conservation* 21(4), 352-362. Doi: 10.1111/acv.12399

Pulido-Pastor, A., Márquez, A. L., Guerrero, J. C., García-Barros, E. & Real, R. (2021). Metapopulation patterns of Iberian butterflies revealed by fuzzy logic. *Insects* 12, 392. Doi: 10.3390/insects12050392

R Core Team. (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. Available online: <https://www.R-project.org/>

R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. Available online: <https://www.R-project.org/>

Ramos, J. A., Maul, A. M., Ayrton, V., Bullock, I., Hunter, J., Bowler, J., Castle, G., Mileto, R. & Pacheco, C. (2002). Influence of local and large-scale weather events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Marine Ecology Progress Series* 243, 271-279. Doi: 10.3354/meps243271.

Rao, C. R. (2005). Score test: Historical review and recent developments. In: Advances in Ranking and Selection, Multiple Comparisons, and Reliability: Methodology and Applications, pp. 3–20, Balakrishnan, N., Nagaraja, H. N. & Kannan, N. (eds.). Statistics for Industry and Technology, Birkhäuser, Boston, USA. Doi:10.1007/0-8176-4422-9_1.

Real, R., Barbosa, A. M. & Vargas, J. M. (2006). Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics* 13, 237-245. Doi: 10.1007/s10651-005-0003-3.

Real, R., Márquez, A. L., Estrada, A., Muñoz, A. R. & Vargas, J.M. (2008). Modelling chorotypes of invasive vertebrates in mainland Spain. *Diversity and Distributions* 14, 364-373. Doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00419.x

Real, R., Barbosa, A. M., Rodríguez, A., García, F. J., Vargas, J. M., Palomo, L. J. & Delibes, M. (2009). Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distributions* 15(3), 390-400. Doi: 10.1111/j.1472-4642.2008.00546.x

Reed, D. H. & Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17(1), 230-237. Doi: 10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x

Reid, T., Krüger, S., Whitfield, D. P. & Amar, A. (2015). Using spatial analyses of Bearded Vulture movements in southern Africa to inform wind turbine placement. *Journal of Applied Ecology* 52(4), 881-892. Doi: 10.1111/1365-2664.12468

Reiné, R.J. (2017). ¿Por qué investigar los pastos del Pirineo aragonés? *Lucas Mallada Revista de Ciencias* 19, 9–22.

Robinson, N. M., Scheele, B. C., Legge, S., Southwell, D. M., Carter, O., Lintermans, M. & Lindenmayer, D. B. (2018). How to ensure threatened species monitoring leads to threatened species conservation. *Ecological Management and Restoration* 19, 222-229. Doi: 10.1111/emr.12335

Romero, D., Olivero, J. & Real, R. (2013). Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirotris*. *Environmental Conservation* 40, 48-59. Doi: 10.1017/S0376892912000227

Romero, D., Olivero, J., Brito, J. C. & Real, R. (2016). Comparison of approaches to combine species distribution models based on different sets of predictors. *Ecography* 39, 561-571. Doi:10.1111/ecog.01477.

Romero, D., Olivero, J. & Real, R. (2019). Accounting for uncertainty in assessing the impact of climate change on biodiversity hotspots in Spain. *Animal Biodiversity and Conservation* 42(2), 355-367. Doi: 10.32800/abc.2019.42.0355

Rymarczyk, T., Kozłowski, E., Kłosowski, G. & Niderla, K. (2019). Logistic regression for machine learning in process tomography. *Sensors* 19, 3400. Doi: 10.3390/s19153400.

Ruiz-Mirazo, J. (2011). Environmental benefits of extensive livestock farming: wildfire prevention and beyond. *Economic, social and environmental sustainability in sheep and goat production systems*, 75-82

Rushworth, I. & Krüger, S. (2014). Wind farms threaten southern Africa's cliff-nesting vultures. *Ostrich* 85(1), 13-23. Doi: 10.2989/00306525.2014.913211

Saale, L. B. (2017). Vulture Significance in Ogoni Culture. *AFRREV LALIGENS: An International Journal of Language, Literature and Gender Studies* 6(2), 104-110. Doi: 10.4314/laligens.v6i2.9

Safford, R., Andevski, J., Botha, A., Bowden, C. G., Crockford, N., Garbett, R., Margalida, A., Ramírez, I., Shobrak, M., Tavares, J. & Williams, N. P. (2019). Vulture conservation: the case for urgent action. *Bird Conservation International* 29(1), 1-9. Doi: 10.1017/S0959270919000042

Santangeli, A., Girardello, M., Buechley, E., Botha, A., Minin, E. D. & Moilanen, A. (2019). Priority areas for conservation of Old World vultures. *Conservation Biology* 33(5), 1056-1065. Doi: 10.1111/cobi.13282

Santangeli, A., Lambertucci, S. A., Margalida, A., Carucci, T., Botha, A., Whitehouse-Tedd, K., & Cancellario, T. (2024). The global contribution of vultures towards ecosystem services and sustainability: An experts' perspective. *Iscience* 27(6). Doi: 10.1016/j.isci.2024.109925

Santos, L. H., Santos, C. D. & Da Silva, M. L. (2023). The limits of olfactory perception in black vultures: a field experiment. *Ethology Ecology & Evolution* 35(3), 340-347. Doi: 10.1080/03949370.2022.2062617

Sanz, M., Daura, J., Costa, A. M., & Araújo, A. C. (2023). The characterization of Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) coprolites in the archaeological record. *Scientific Reports* 13(1), 57. Doi: 10.1038/s41598-022-25288-x

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. Doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01585.x

Schaub, M., Loercher, F., Hegglin, D. & Arlettaz, R. (2024). Demographic assessment of reintroduced Bearded Vultures in the Alps: Success in the core, challenges in the periphery. *Ecological Solutions and Evidence* 5(2), e12347. Doi: 10.1002/2688-8319.12347

Schein, A. I. & Ungar, L. H. (2007). Active learning for logistic regression: An evaluation. *Machine Learning* 68, 235-265. Doi:10.1007/s10994-007-5019-5.

Schuwirth, N., Borgwardt, F., Domisch, S., Friedrichs, M., Kattwinkel, M., Kneis, D., Kuemmerlen, M., Langhans, S. D., Martínez-López, J. & Vermeiren, P. (2019). How to make ecological models useful for environmental management. *Ecological Modelling* 411, 108784. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108784

Scridel, D., Brambilla, M., Martin, K., Lehikoinen, A., Lemma, A., Matteo, A., Jähnig, S., Caprio, E., Bogliani, G., Pedrini, P., Rolando, A., Arlettaz, R. & Chamberlain, D. (2018). A review and meta-analysis of the effects of climate change on Holarctic mountain and upland bird populations. *Ibis* 160, 489-515. Doi: 10.1111/ibi.12585

Seber, G.A. (1965). A Note on the Multiple-Recapture Census. *Biometrika* 52, 149-159.

Sergio, F., Tavecchia, G., Blas, J., Tanferna, A. & Hiraldo, F. (2021). Demographic modeling to fine-tune conservation targets: Importance of pre-adults for the decline of an endangered raptor. *Ecological Applications* 31, e02266. Doi: 10.1002/eap.2266

Serrano, D., Margalida, A., Pérez-García, J. M., Juste, J., Traba, J., Valera, F., Carrete, M., Aihartza, J., Real, J., Mañosa, S., Flaquer, C., Garin, I., Morales, M. B., Alcalde, J. T., Arroyo, B., Sánchez-Zapata, J. A., Blanco, G., Negro, J. J., Tella, J. L., Ibáñez, C., Tellería, J. L., Hiraldo, F. & Donazar, J. A. (2020). Renewables in Spain threaten biodiversity. *Science* 370, 1282-1283. Doi: 10.1126/SCIENCE.ABF6509

Sherub, S., Bohrer, G., Wikelski, M. & Weinzierl, R. (2016). Behavioural adaptations to flight into thin air. *Biology letters* 12(10), 20160432. Doi: 10.1098/rsbl.2016.0432

Shultz, S., Baral, H. S., Charman, S., Cunningham, A. A., Das, D., Ghalsasi, G. R., Goudar, M. S., Green, R. E., Jones, A., Nighot, P., Pain, D. J. & Prakash, V. (2004). Diclofenac poisoning is widespread in declining vulture populations across the Indian subcontinent. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, S458-S460. Doi: 10.1098/rsbl.2004.0223

Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C.G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R. & Barbosa, A.M. (2021). Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling* 456, 109671. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2021.109671

Souza, C. A. & Reboita, M. S. (2021). Ferramenta para o Monitoramento dos Padrões de Teleconexão na América do Sul. *Terrae Didactica* 17, e021009. Doi: 10.20396/td.v17i00.8663474.

Spearman, C. (1904). The Proof and Measurement of Association Between Two Things. *The American Journal of Psychology* 15, 72–101. Doi: 10.2307/1412159

Stacey, K. (2018). Taking Wing: Once thought to be a major threat to livestock, the Bearded Vulture has been persecuted to near-extinction. Now, thanks to a small group of dedicated individuals, this misunderstood species is set to make a return to the European skies. *Geographical* 90(2), 40-44.

Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296. Doi:10.1126/science.1071281.

Stravinsky, I. (2000). Writing the wrongs: developing a safe-fail culture in conservation. *Conservation biology* 14(6), 1567-1568. Doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.01461.x

Streicher, M., Krüger, S., Loercher, F. & Willows-Munro, S. (2021). Evidence of genetic structure in the wide-ranging Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758)). *BMC Ecology and Evolution* 21, 1-11. Doi: 10.1186/s12862-021-01760-6

Subedi, T. R., Pérez-García, J. M., Gurung, S., Baral, H. S., Virani, M. Z., Sah, S. A. & Anadón, J. D. (2022). Global range dynamics of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) from the Last Glacial Maximum to climate change scenarios. *Ibis* 165(2), 403-419. Doi: 10.1111/ibi.13149

Tomkiewicz, S. M., Fuller, M. R., Kie, J. G. & Bates, K. K. (2010). Global positioning system and associated technologies in animal behaviour and ecological research. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1550), 2163-2176. Doi: 10.1098/rstb.2010.0090

Tréhin, C., Duriez, O., Sarrazin, F., Betton, B., Fonderflick, J., Lörcher, F., Marlé, E., Seguin, J.F., Traversier, J., Ziletti, N. & Mihoub, J. B. (2024). Long-distance post-release movements challenge the metapopulation restoration of Bearded Vultures. *Ecosphere* 15(8), e4856. Doi: 10.1002/ecs2.4856

Tully, K. & Ryals, R. (2017). Nutrient cycling in agroecosystems: Balancing food and environmental objectives. *Agroecology and Sustainable Food Systems* 41(7), 761-798. Doi: 10.1080/21683565.2017.1336149

Uvo, C. B., Repelli, C. A., Zebiak, S. E. & Kushnir, Y. (1998). The relationships between Tropical Pacific and Atlantic SST and Northeast Brazil Monthly Precipitation. *Journal of Climate* 11, 551-562. Doi: 10.1175/1520-0442(1998)011,0551:TRBTPA.2.0.CO;2.

Valente, A. M., Acevedo, P., Figueiredo, A. M., Fonseca, C. & Torres, R. T. (2020). Overabundant wild ungulate populations in Europe: management with consideration of socio-ecological consequences. *Mammal Review* 50(4), 353-366. Doi: 10.1111/mam.12202

Van de Burgwal, L. H. M., Neevel, A. M. G., Pittens, C. A. C. M., Osterhaus, A. D. M. E., Rupprecht, C. E., & Claassen, E. (2017). Barriers to innovation in human rabies prophylaxis and treatment: A causal analysis of insights from key opinion leaders and literature. *Zoonoses and public health* 64(8), 599-611. Doi: 10.1111/zph.12352

Van Den Heever, L., Thompson, L. J., Bowerman, W. W., Smit-Robinson, H., Shaffer, L. J., Harrell, R. M., & Ottinger, M. A. (2021). Reviewing the role of vultures at the human-wildlife-livestock disease interface: An African perspective. *Journal of Raptor Research* 55(3), 311-327.

Van Overveld, T., García-Alfonso, M., Dingemans, N. J., Bouten, W., Gangoso, L., de la Riva, M., Serrano, D. & Donázar, J. A. (2018). Food predictability and social status drive individual resource specializations in a territorial vulture. *Scientific Reports* 8(1), 15155. Doi: 10.1038/s41598-018-33564-y

Van Overveld, T., Blanco, G., Moleón, M., Margalida, A., Sánchez-Zapata, J. A., de la Riva, M. & Donázar, J. A. (2020). Integrating vulture social behavior into conservation practice. *The Condor* 122(4), duaa035. Doi: 10.1093/condor/duaa035

Vanderwal, J., H. T. Murphy, A. S. Kutt, G. C. Perkins, B. L. Bateman, J. J. Perry, & Reside, A. E. (2013). Focus on poleward shifts in species' distribution underestimates the fingerprint of climate change. *Nature Climate Change* 3, 239-243. Doi: 10.1038/nclimate1688.

Van Wyk, E., Van der Bank, F. H., Verdoorn, G. H. & Hofmann, D. (2001). Selected mineral and heavy metal concentrations in blood and tissues of vultures in different regions of South Africa. *South African Journal of Animal Science* 31(2), 57-64. Doi: 10.4314/sajas.v31i2.3831

Vargas, J. M., Guerrero, J. C., Farfán, M. A., Barbosa, A. M. & Real, R. (2006). Land use and environmental factors affecting Red-legged Partridge (*Alectoris rufa*) hunting yields in southern Spain. *European Journal of Wildlife Research* 52, 188–195. Doi: 10.1007/s10344006-0028-4.

Vidal-Macua, J.J., Ninyerola, M., Zabala, A., Domingo-Marimon, C., Gonzalez-Guerrero, O. & Pons, X. (2018). Environmental and socioeconomic factors of abandonment of rainfed and irrigated crops in northeast Spain. *Applied Geography* 90, 155-174. Doi: 10.1016/j.apgeog.2017.12.005

Vignali, S., Lörcher, F., Hegglin, D., Arlettaz, R. & Braunisch, V. (2021). Modelling the habitat selection of the Bearded Vulture to predict areas of potential conflict with wind energy development in the Swiss Alps. *Global Ecology and Conservation* 25, e01405. Doi: 10.1016/j.gecco.2020.e01405

Visser, M. E., Both, C. & Lambrechts, M. M. (2004). Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in ecological research* 35, 89-110. Doi: 10.1016/S0065-2504(04)35005-1

Vulture Conservation Foundation (2022). Annual Report Bearded Vulture EEP 2022. Retrieved from <https://4vultures.org>

Vulture Conservation Foundation (2024a). International Vulture Awareness Day. Retrieved from <https://4vultures.org/event/international-vulture-awareness-day-2024/>

Vulture Conservation Foundation. (2024b). Bearded Vulture reintroduction projects. Retrieved from <https://www.4vultures.org/bearded-vulture/projects/>

Wald, A. (1943). Tests of statistical hypotheses concerning several parameters when the number of observations is large. *Transactions of the American Mathematical Society* 54, 426–482.

Walker, W. E., Harremoës, P., Rotmans, J., Van Der Sluijs, J. P., Van Asselt, M. B., Janssen, P. & Kraayer von Krauss, M. P. (2003). Defining uncertainty: a conceptual basis for uncertainty management in model-based decision support. *Integrated assessment* 4(1), 5-17.

Wallace, P. (1972). The geology of the Palaeozoic rocks of the South-Western part of the Cantabrian Cordillera, North Spain. *Proceedings of the Geologists' Association* 83(1), 57-IN4.

Wallace, K. J. & Jago, M. (2017). Category mistakes: A barrier to effective environmental management. *Journal of Environmental Management* 199, 13-20. Doi: 10.1016/j.jenvman.2017.05.029

Wangersky, P. J. (1978). Lotka-Volterra population models. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 189-218. Doi: 10.1146/annurev.es.09.110178.001201

Whittlesey, D. (1933). Trans-Pyrenean Spain: The Vall D'Arán. *Scottish Geographical Magazine* 49(4), 217-228. Doi: 10.1080/00369223308734892

Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A. & Snyder, M. A. (2009). Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 19729-19736. Doi: 10.1073/pnas.0901639106

Wilcoxon, F. (1945). Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 1, 80-83.

Wilmers, C. C., Nickel, B., Bryce, C. M., Smith, J. A., Wheat, R. E. & Yovovich, V. (2015). The golden age of bio-logging: How animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. *Ecology* 96(7), 1741-1753. Doi: 10.1890/14-1401.1

World Climate Service (2021). The East Atlantic – Western Russia Pattern: 4 Important Impacts. Prescient Weather Ltd., State College, PA, USA. <https://www.worldclimateservice.com/2021/11/03/east-atlantic-western-russia>. Accessed May 2024

Wood, S. N. (2015). Package 'mgcv'. R package version 1(29), 729.

Wood, S. N. (2017). Generalized additive models: an introduction with R. Chapman and Hall/CRC.

Worton, B. J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70(1), 164

Xiao, M. (2020). Quantifying spatiotemporal influences of climate index on seasonal extreme precipitation based on hierarchical Bayesian method. *International Journal of Climatology* 40, 3087-3098. Doi:10.1002/joc.6384

Zeller, K. A., McGarigal, K. & Whiteley, A. R. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27, 777-797. Doi: 10.1007/s10980-012-9737-0

Zeyer, A. (2021). Coping with structural uncertainty in complex living systems. In: Science| Environment| Health: Towards a Science Pedagogy of Complex Living Systems, pp. 11-29. Springer Publishing, USA.

Zou, D., Tian, S., Zhang, T., Zhuoma, N., Wu, G., Wang, M., Dong, L., Rossiter, S. J. & Zhao, H. (2021). Vulture genomes reveal molecular adaptations underlying obligate scavenging and low levels of genetic diversity. *Molecular Biology and Evolution* 38(9), 3649-3663. Doi: 10.1093/molbev/msab130

Zuberogitia, I., González-Oreja, J. A., Martínez, J. E., Zabala, J., Gómez, I. & López-López, P. (2013). Foraging movements of Eurasian griffon vultures (*Gyps fulvus*): implications for supplementary feeding management. *European Journal of Wildlife Research* 59, 421-429. Doi: 10.1007/s10344-012-0687-2

MATERIAL SUPLEMENTARIO

SUPPLEMENTARY MATERIAL

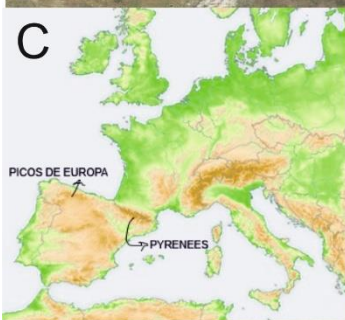
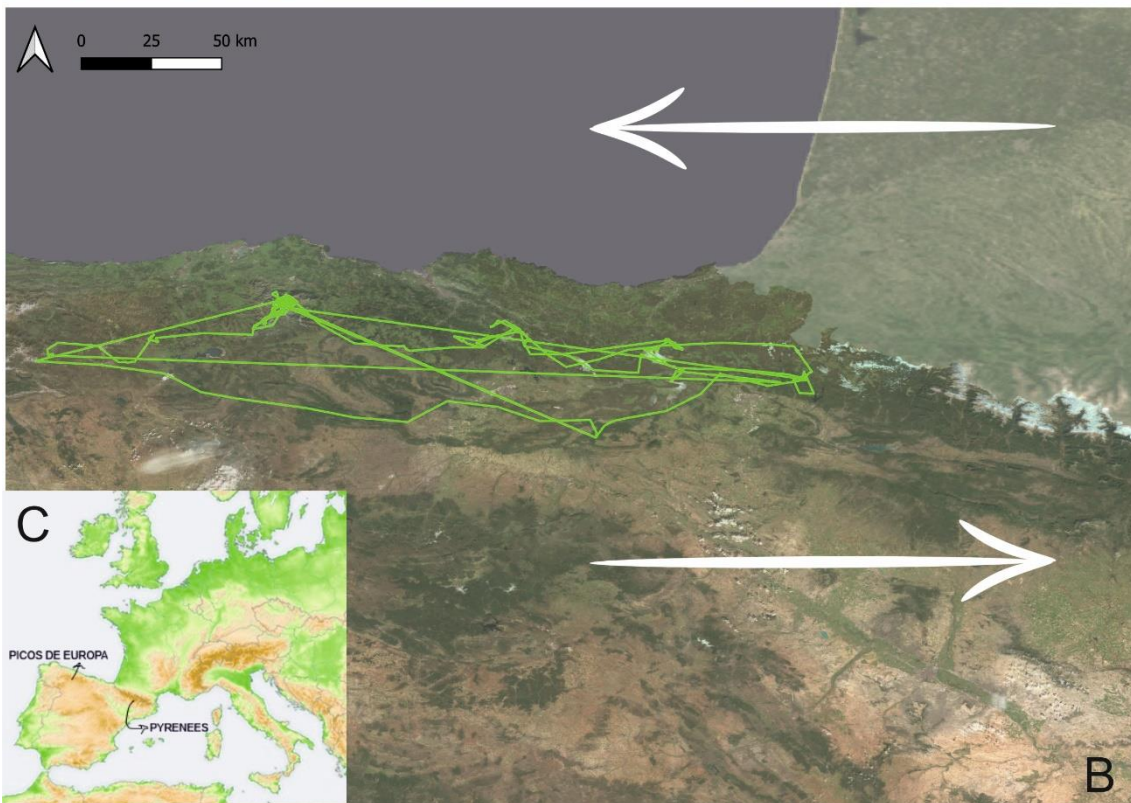
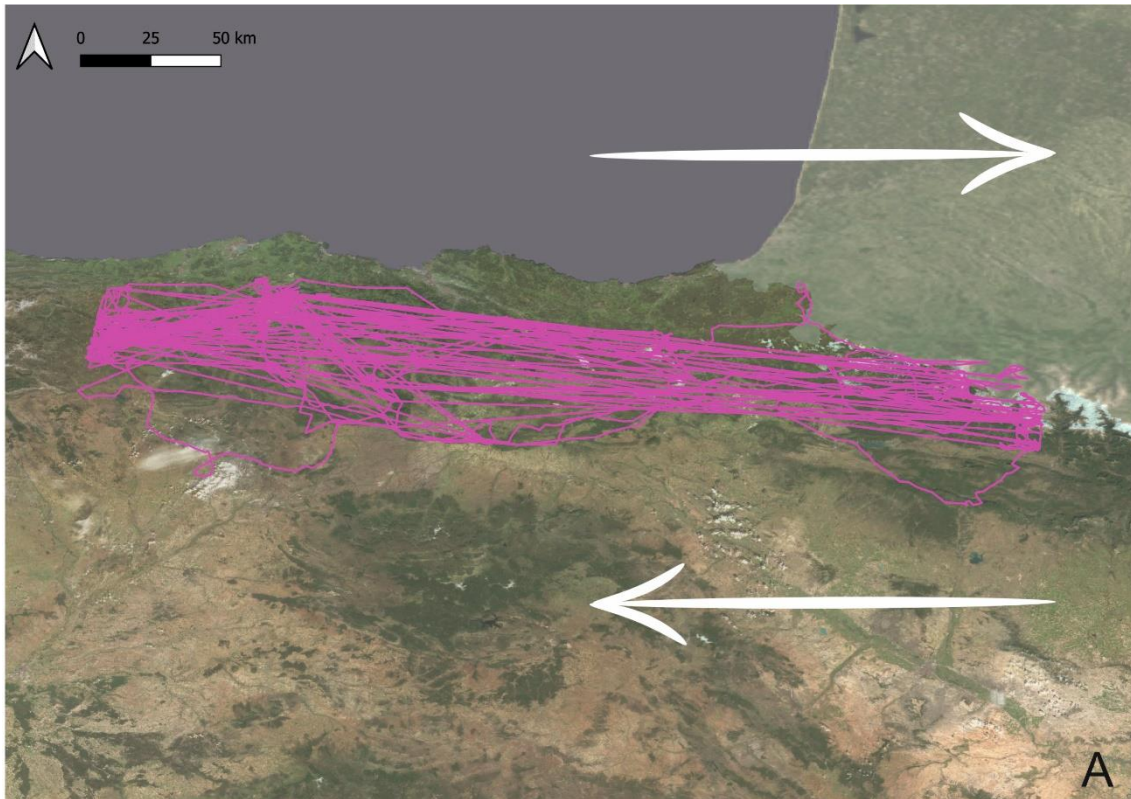


Figure S1. A: Movement path of Eva, a female Bearded Vulture, between Picos de Europa and Pyrenees during the summer of 2022. **B:** Movement path of Eva between Picos de Europa and Pyrenees during the winter of 2022-2023. White arrow: general direction of movement. **C:** Location of Picos de Europa and Pyrenees.

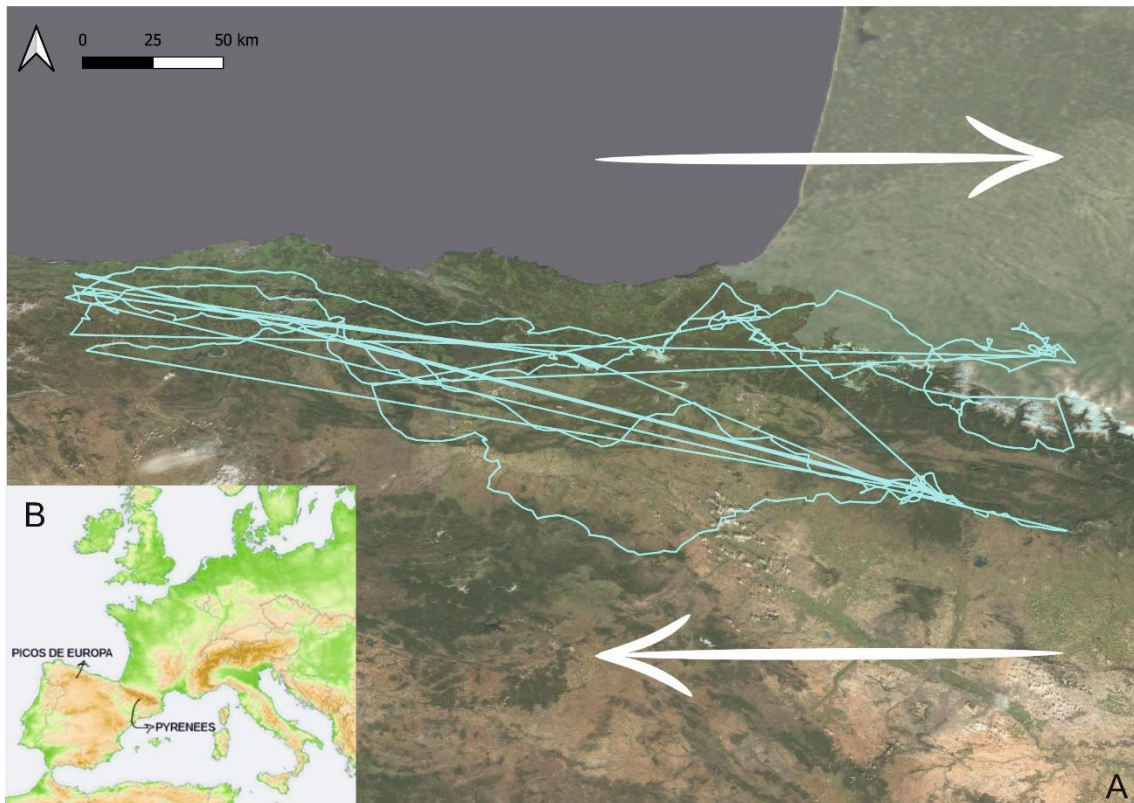


Figure S2. A: Movement path of Monica, a female Bearded Vulture, between Picos de Europa and Pyrenees in spring of 2023. Orange arrow: general direction of movement; white hexagons: GPS location of the individual. **B:** Location of Picos de Europa and Pyrenees.

Table S1. Environmental predictor variables used to model the breeding distribution of the Bearded Vulture in mainland Spain, grouped by factors.

Code	Variable and Unit	Source
Topography		
Alti	Altitude (m)	(1)
AR	Altitude range (m)	(1)
Slop	Slope (degrees)	(2)
TWI	Topographic Wetness Index	(3)
Climate		
T	Mean annual temperature (°C)	(4)
T _{Spr}	Mean temperature in spring (°C)	(4)
T _{Sum}	Mean temperature in summer (°C)	(4)
T _{Aut}	Mean temperature in autumn (°C)	(4)
T _{Win}	Mean temperature in winter (°C)	(4)
T _{Jan}	Mean temperature in January (°C)	(4)
T _{Jul}	Mean temperature in July (°C)	(4)
T _n	Minimum mean annual temperature (°C)	(4)
T _{nSpr}	Minimum mean temperature in spring (°C)	(4)
T _{nSum}	Minimum mean temperature in summer (°C)	(4)
T _{nAut}	Minimum mean temperature in autumn (°C)	(4)
T _{nWin}	Minimum mean temperature in winter (°C)	(4)
T _{nJan}	Minimum mean temperature in January (°C)	(4)
T _{nJul}	Minimum mean temperature in July (°C)	(4)
T _x	Maximum mean annual temperature (°C)	(4)
T _{xSpr}	Maximum mean temperature in spring (°C)	(4)
T _{xSum}	Maximum mean temperature in summer (°C)	(4)
T _{xAut}	Maximum mean temperature in autumn (°C)	(4)
T _{xWin}	Maximum mean temperature in winter (°C)	(4)
T _{xJan}	Maximum mean temperature in January (°C)	(4)
T _{xJul}	Maximum mean temperature in July (°C)	(4)
DT _{n0}	Mean annual number of days with minimum temperature ≤ 0 °C	(4)
DT _{n0Spr}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in spring	(4)
DT _{n0Sum}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in summer	(4)
DT _{n0Aut}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in autumn	(4)
DT _{n0Win}	Mean number of days with minimum temperature ≤ 0 °C in winter	(4)
DT _{n20}	Mean annual number of days with minimum temperature ≥ 20 °C	(4)
DT _{n20Aut}	Mean number of days with minimum temperature ≥ 20 °C in autumn	(4)
DT _{x25}	Mean annual number of days with maximum temperature ≥ 25 °C	(4)
DT _{x25Spr}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in spring	(4)
DT _{x25Sum}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in summer	(4)
DT _{x25Aut}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in autumn	(4)

DTx25 _{Win}	Mean number of days with maximum temperature ≥ 25 °C in winter	(4)
P	Mean annual precipitation (mm)	(4)
P _{Spr}	Mean precipitation in spring (mm)	(4)
P _{Sum}	Mean precipitation in summer (mm)	(4)
P _{Aut}	Mean precipitation in autumn (mm)	(4)
P _{Win}	Mean precipitation in winter (mm)	(4)
DP01	Mean annual number of days with precipitation ≥ 0.1 mm	(4)
DP01 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in spring	(4)
DP01 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in summer	(4)
DP01 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in autumn	(4)
DP01 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 0.1 mm in winter	(4)
DP1	Mean annual number of days with precipitation ≥ 1 mm	(4)
DP1 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in spring	(4)
DP1 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in summer	(4)
DP1 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in autumn	(4)
DP1 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 1 mm in winter	(4)
DP10	Mean annual number of days with precipitation ≥ 10 mm	(4)
DP10 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in spring	(4)
DP10 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in summer	(4)
DP10 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in autumn	(4)
DP10 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 10 mm in winter	(4)
DP30	Mean annual number of days with precipitation ≥ 30 mm	(4)
DP30 _{Spr}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in spring	(4)
DP30 _{Sum}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in summer	(4)
DP30 _{Aut}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in autumn	(4)
DP30 _{Win}	Mean number of days with precipitation ≥ 30 mm in winter	(4)
MDI	Mean direct irradiance [1983-2005] ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MDI _{Spr}	Mean direct irradiance in spring ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MDI _{Sum}	Mean direct irradiance in summer ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MDI _{Aut}	Mean direct irradiance in autumn ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MDI _{Win}	Mean direct irradiance in winter ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MGI	Mean global irradiance [1983-2005] ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MGI _{Spr}	Mean global irradiance in spring ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MGI _{Sum}	Mean global irradiance in summer ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MGI _{Aut}	Mean global irradiance in autumn ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
MGI _{Win}	Mean global irradiance in winter ($\text{kwh m}^{-2} \text{day}^{-1}$)	(4)
PET	Mean annual potential evapotranspiration (mm)	(4)
AET	Mean annual actual evapotranspiration (mm)	(4)
Human activity		
DHi	Distance to the nearest highway (km)	(5)
U100	Distance to the nearest town with more than 100 000 inhabitants (km)	(5)
U500	Distance to the nearest town with more than 500 000 inhabitants (km)	(5)
PopDens	Population density (inhabitants/km ²)	(6)
Land use		

Spar_Gras	Sparse grasslands	(7)
High_Gras	High grasslands	(7)
Def_Riv	Deforested riverbanks	(7)
Wat_Mas	Water masses: reservoirs, ponds, lagoons, ...	(7)
Dry_crop	Rainfed arable crops (wheat, barley, ...)	(7)
Irri_crop	Irrigated crops (corn, alfalfa, ...)	(7)
Farm_mos	Farming mosaics	(7)
Rock_area	Rocky areas: crags, cliffs, malpais, ...	(7)
Lithology		
Clay	Presence of clay	(8)
PCLay	Proportion of clay	(8)
Sil	Presence of siliceous rocks	(8)
PSil	Proportion of siliceous rocks	(8)
Calc	Presence of calcareous rocks	(8)
PCalc	Proportion of calcareous rocks	(8)
Grav	Presence of gravel	(8)
PGrav	Proportion of gravel	(8)

Data sources: (1) Farr & Kobrick (2000); (2) calculated from Alti using the *slope* function in ArcGIS ver. 10.4.1 software; (3) <https://www.hydrosheds.org/products> (4) AEMET & IMP (2011); (5) DERA (2013); (6) ORNL (2001); (7) Corine Land Cover (2018); (8) IGME (2015).





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

BREVE CURRICULUM VITAE

BRIEF CURRICULUM VITAE



Inmaculada Navarro holding a vulture in Ciudad Real. Photo: José Manuel Chinchilla

Inmaculada Navarro Ramírez holds a Bachelor's degree in Environmental Sciences and a Master's degree in Biological Diversity and Environment from the University of Málaga. Her academic and professional career has been deeply focused on the conservation of birds of prey, with a particular interest in vultures, including the Bearded Vulture, one of Europe's most endangered avian species.

Throughout her career, she has published several articles in scientific journals and presented various communications at national and international conferences. These contributions reflect her commitment to advancing knowledge in ecology, biogeography, and the conservation of birds of prey. She has completed several research stays to gain expertise in Bayesian modeling, complementing her skills in ecological data analysis and predictive modeling. She also has extensive experience in fieldwork and vulture management, having participated in and led monitoring, habitat assessment and conservation projects for these species.

Since 2023 she has been part of the Fundación Artemisan, where she is responsible for a project on the synergistic relationship between vultures and the hunting sector. Her work combines scientific research, data management and interdisciplinary collaboration to promote evidence-based conservation strategies.

Her scientific production, including peer-reviewed publications directly derived from this doctoral thesis, is summarized in the following section.

PRODUCCIÓN CIENTÍFICA

SCIENTIFIC PRODUCTION

Durante el desarrollo de esta tesis doctoral, la autora ha participado en la publicación y sometimiento a revisión de diversos trabajos científicos relacionados directamente con la conservación y ecología del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*), algunos de los cuales se derivan de los datos y análisis presentados en esta investigación.

Publicaciones en revistas indexadas (peer-reviewed) derivadas de esta tesis

- Navarro, I., Farfán, M. Á., Gil, J. A. & Muñoz, A. R. (2024). Survival Estimation Using Multistate Cormack-Jolly-Seber Models—The Case of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Spain. *Animals* 14, 403. <https://doi.org/10.3390/ani14030403>
- Navarro, I., Real, R., Muñoz, A. R., González, J. C. & Farfán, M. Á. (2024). Teleconnection Between the Reproductive Parameters of the Bearded Vulture and Macroclimatic Oscillations: Implications for Conservation. *Journal of Raptor Research* 58(4), 1–11. <https://doi.org/10.3356/jrr2357>

Trabajos en revisión relacionados directamente con la tesis

- Navarro, I., Farfán, M. Á., González, J. C., Gil, J. A. & Muñoz, A. R. (2024). Linking Landscapes: Analyzing Home Range, Space Use, and Corridors for Bearded Vultures in the Iberian Peninsula. Submitted.
- Navarro, I., López-Ramírez, S., Real, R., Farfán, M. Á. & Muñoz, A. R. (2024). Enhancing conservation efforts: Leveraging species distribution models for the Bearded Vulture in Spain. Submitted.

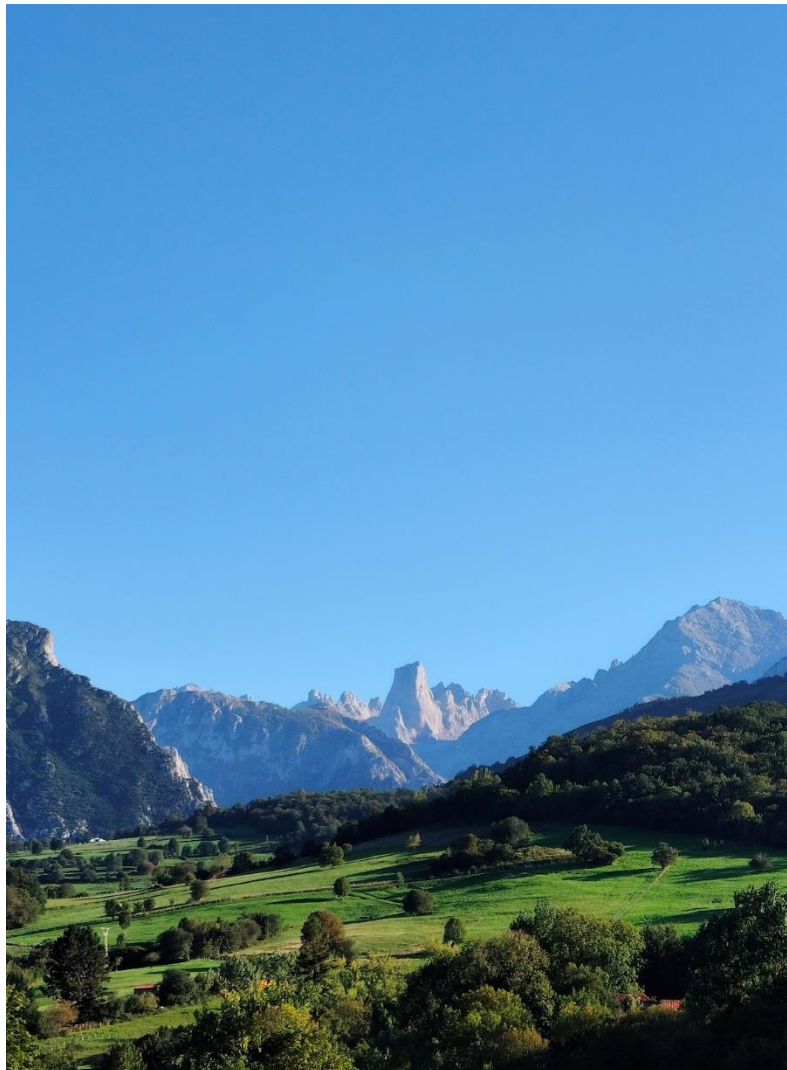
Publicaciones relacionadas fuera del ámbito directo de la tesis

- Navarro, I. & Castillo-Contreras, R. (2025). Game Species Management and Ecosystem Health: Leveraging Vulture Scavenging to Improve Carcass Disposal and Health Risk Reduction. *Animals* 15(5), 732. <https://doi.org/10.3390/ani15050732>



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

Las últimas palabras escritas de arduo este camino, brotan desde Picos de Europa. Hogar de quebrantahuesos. Donde primero vi su vuelo, donde me dejaron sin palabras y donde me sobrecogí con su misticismo. La energía de sus montañas no se puede explicar con empirismo. Protejamos a las aves que tienen capacidad de ver el Urriellu desde los cielos. Protejamos la sinergia entre humano y buitre. Y que el regreso del quebrantahuesos a las montañas sea insignia y bandera de un mundo sostenible.



Picu Urriellu. Otoño 2024. Autora: Inmaculada Navarro

*Habita donde comienza el cielo y
termina el silencio. El
quebrantahuesos no solo vuela:
traza en el aire la memoria de las
montañas y el eco de una
naturaleza que aún resiste.*

