

Búho real – *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758)

Vincenzo Penteriani y María del Mar Delgado
Estación Biológica de Doñana (CSIC)
penteriani@ebd.csic.es

Fecha de publicación: 30-03-2010



© Vincenzo Penteriani.

Nombres vernáculos

Castellano: búho real; catalán: duc; gallego: bufo real; vasco: hontza handia (Clavell et al., 2005). Alemán: uhu; francés: grand-duc d'Europe; inglés: eurasian eagle-owl; italiano: gufo reale; portugués: bufo real (Lepage, 2009).

Sistemática

El Búho real *Bubo bubo* pertenece a la clase taxonómica Aves, orden Strigiformes y familia Strigidae. Las relaciones filogenéticas entre las rapaces nocturnas incluidas en esta familia son complejas, existiendo tres subfamilias (Striginae, Asioninae y Surniinae), que a su vez se han dividido en seis tribus. La subfamilia Striginae incluye las tribus Otini, Strigini y Bubonini. En esta última tribu Bubonini se incluyen los géneros *Bubo*, *Nyctea*, *Ketupa* y *Scotopelia*. Aunque los avances en genética molecular han propuesto la reordenación de alguna especie, como por ejemplo el búho nival *Bubo scandiacus* (antes denominado *Nyctea scandiaca*), el búho real *Bubo bubo* sigue integrado por un grupo estable de subespecies (Wink et al., 2009).

Identificación

Ave de gran tamaño (60-75 cm) de aspecto críptico y color ocre manchado de oscuro. Las alas pardas con rayas transversales ocre y la garganta blanca. Cabeza característica, con el pico oscuro, ojos anaranjados, garganta clara o blanquecina y dos grupos de plumas en la parte superior de la cabeza que pueden encrespase con aspecto de falsas orejas. Patas cubiertas de plumas. Reconocible en vuelo por su trayectoria rectilínea y alas redondeadas que bate pocas veces.

Una colección de imágenes útiles para identificar a corta distancia al búho real está disponible [aquí](#) (Blasco-Zumeta, 2009) y [aquí](#) (Martínez et al., 2002). En la red telemática hay disponibles varios vídeos filmados en España que permiten la identificación del búho real en movimiento. Por ejemplo, varios pollos en un nido en Madrid [aquí](#) (Ortas, 2005), un macho cantando al atardecer en Navarra [aquí](#) (Owl, 2008) y diferentes videos sobre pollos y adultos de esta especie (<http://www.vincenzopenteriani.org>).

La diferencia entre los individuos jóvenes y los adultos es muy sutil, dependiendo esencialmente de pequeños detalles como el hecho de que las rectrices, rémiges y primarias son más redondas en los adultos, así como en pequeñas diferencias en las barras oscuras de las plumas (Martínez et al., 2002).

Dimorfismo sexual

Esta especie presenta dimorfismo sexual de tamaño revertido, y a través del análisis de los parámetros morfológicos se puede llegar a asignar correctamente el género en un 90% de los casos, aproximadamente (Delgado y Penteriani, 2004). Las variables morfológicas de mayor utilidad para asignar el género se han demostrado se la profundidad del pico, la longitud de la segunda garra, la longitud del antebrazo (véase también Martínez et al., 2002) y la longitud de la parte expuesta del culmen sin cera (Delgado y Penteriani, 2004), con las demás variables morfológicas presentando un alto grado de solapamiento (Martínez et al., 2002). El peso puede representar otra variable con poco solapamiento, por cuanto este último depende esencialmente de las variaciones estacionales y del estado físico de los individuos (Martínez et al., 2002; Penteriani y Delgado, obs. pers.).

Biometría

Las poblaciones de la península Ibérica, parecen ser de las de menor talla de Europa. La longitud del ala mide de media 430 mm en machos (rango= 420 – 450 mm; n= 7) y 453 mm en hembras (rango= 445 – 470 mm; n= 8) (Cramp, 1985). Según Martínez et al. (2002) la longitud del ala de los búhos reales ibéricos está entre un 4 y un 6% por debajo de los valores registrados por los machos y las hembras, respectivamente, de otros países del centro y del norte de Europa.

Peso

El peso de los búhos reales ibéricos (Martínez et al., 2002: machos= 1.543 ± 164 g, rango = 1.220-1.270 g, n= 11; hembras= 2.027 ± 163 g, rango = 1.750-2.390 g, n= 14; Penteriani, Delgado y Campioni, obs. pers.: machos= 1.724 ± 220 g, rango = 1.500-2.490 g, n= 26; hembras= 2.194 ± 152 g, rango = 1.920-2.490 g, n= 11) se encuentra alrededor de un 30% por debajo de los búhos reales del resto de Europa.

Osteología

No hay información en España para identificar los restos óseos de esta especie.

Muda

Informaciones muy detalladas sobre la muda del búho real se pueden encontrar en Martínez et al. (2002) y en la versión online de este guía [aquí](#). Resumiendo, la secuencia de muda se puede sintetizar así: (a) 1^{er} año otoño – 2^o año primavera: no muda rectrices, rémiges ni cobertoras primarias (estos grupos de plumas son juveniles); (b) 2^o año otoño – 3^o año primavera: remplazo de terciarias y el par central de la cola, el resto de las plumas son aún juveniles; (c) 3^o año otoño – 4^o año primavera: remplazo de las cobertoras primarias; (d) 4^o año otoño – 5^o año primavera: prosigue la muda de las primarias juveniles; (e) 5^o año otoño – 6^o año primavera: todas las plumas son adultas.

Variación geográfica

El búho real es una especie politépica, es decir se manifiesta a nivel regional con diferencias importantes en color y tamaño. Como regla general, los individuos más septentrionales y de zonas de mayor altitud son más grandes, los de zonas húmedas y templadas más oscuros, y los de las áreas más abiertas y secas de color más claro. Un típico ejemplo de este patrón se encuentra en *Bubo bubo turcomanus*, búhos de hábitats secos y de áreas de desierto que son de tamaño reducido y una coloración muy clara. De todas las posibles subespecies, el *Bubo bubo bubo* es el más oscuro: se encuentra distribuida desde el sur de Europa (con excepción de la Península Ibérica y otras áreas del este europeo) hasta el norte de Ucrania y las regiones orientales de la Rusia europea (con límite en los distritos de Arkhagel'sk, Gorkij y Voronezh). Por cuanto sólo la genética podrá realmente establecer si subdivisiones geográficas y subespecies de *Bubo bubo* son realmente correctas, este parece ser el escenario de la distribución mundial del búho real. La subespecie *rutheus* se encuentra en las regiones centrales de la Rusia europea, en la cadena de lo Urales hasta el 50° paralelo norte y el bajo Volga. La subespecie *sibiricus* está localizada principalmente en la vertiente occidental de los Urales orientales hasta el río Ob, siendo su límite sur el 50° paralelo norte. La subespecie *interpositus* es típica de Turquía, Irán norte-occidental, de una amplia área entre Cáucaso y Moldavia, en Ucrania meridional, en el bajo Don y el delta del Volga, en la banda más meridional de Rumanía y, probablemente, en Bulgaria. La subespecie *turcomanus* se encuentra en las estepas comprendidas entre el bajo Volga y el bajo Ural, desde el Caspio hasta las zonas de llanura del Asia central soviética. En el oriente de Irak se encuentra la subespecie *nikolskii*, que extiende su distribución hacia Irán (exceptuado las regiones norte-occidentales), Afganistán (exceptuado las regiones norte-orientales) y Pakistán occidental. Fuera de los límites del Paleártico oriental encontramos la que antes se consideraba como la subespecie *bengalensis*, ahora pasada al rango de especie. Estas separaciones geográficas, todavía en muchos casos discutibles, no son tan marcadas, y en las zonas de contactos entre diferentes subespecies se pueden encontrar poblaciones intermedias en cuanto a coloración y tamaño (Voous, 1988). Parece confirmada la presencia de poblaciones intermedias (probablemente por hibridación) del más grande y oscuro *B. b. interpositus* y el más pálido *B. b. desertorum* en Oriente Medio (Siria, Liban e Israel), también conocidas como *B. b. aharonii*. Se manera parecida, parece existir una población híbrida de *B. b. nikolskii* x *B. b. desertorum* a lo largo del río Éufrates, en el sur de Irán. Recientemente, la subespecie *ascalaphus* se ha elevado a rango de especie, y se encuentra localizada principalmente en el norte de África y en el Oriente Medio, al interior de una amplia zona este-oeste comprendiente Irak, Sahara y el norte de Sudán y Arabia.

La subespecie *Bubo bubo hispanus* Rothschild y Hartert (1910), típica de la Península Ibérica, parece haber estado presente también en el norte de Marruecos y en Argelia. Se caracteriza por su talla menor, coloración general más pálida y manchas oscuras más estrechas y puntiagudas, especialmente en las partes inferiores. Las poblaciones pirenaicas son intermedias con la subespecie típica (Cramp, 1985). La variabilidad genética del Búho Real en España no ha sido descrita.

Hábitat

Se trata de una especie muy ecléctica tanto en la elección de las áreas de cría como de las áreas de caza, teniendo como único requisito que la estructura del hábitat no sea demasiado cerrada (por ejemplo bosques jóvenes, en los que el espacio para el vuelo es especialmente restringido).

Hábitat invernal y estival

El hábitat invernal y estival para esta especie no difiere, dado que el búho real no es migrador invernal ni estival, manteniendo un territorio durante todo el año. El análisis realizado por Carrascal et al. (2005) en el Atlas virtual de las aves terrestres de España no encuentra un patrón claro de tipos de hábitat para esta especie de preferencias eclécticas y supeditadas a la abundancia de conejos, siendo más abundantes ambos (conejos y por tanto búhos) en zonas con suelo de uso agropecuario, formaciones arbustivas y poca altitud relativa (Carrascal et al., 2005).

Hábitat de nidificación

Aunque su preferencia para criar son los roquedos y los cortados situados entre el nivel del mar y hasta más de 2.000 m de altitud (Cramp, 1985; Mikkola, 1983; Penteriani, 1996), también puede criar en áreas abiertas y despejadas, marismas, bosques maduros y áreas urbanas. Es capaz de tolerar una amplia gama climática ocupando zonas boreales, templadas, de estepas y zonas mediterráneas (Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Penteriani, 1996). El nido generalmente es una pequeña depresión escarbada en el suelo y parcialmente recubierta con restos de egagrópilas y plumas. Sin embargo, esta especie puede criar en agujeros de grandes árboles o en árboles rotos, cajas nidos y nidos de otras especies como rapaces (e.g. nidos de ratonero, milanos, águila calzada y águila imperial) y cigüeñas (Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Penteriani, 1996). Una de las claves del éxito y de la estabilidad de una pareja reproductora es la presencia, en las proximidades del nido, de hábitats de caza adecuados (tanto en cuanto a estructura como a recursos tróficos). En hábitats mediterráneos, los búhos reales suelen criar en áreas de matorral alternado con zonas abiertas, coincidiendo este hábitat con el preferido por el conejo, *Oryctolagus cuniculus*, presa base del búho real (Ruiz et al., 1992; Penteriani et al., 2002a, b; Martínez et al., 2003).

A lo largo de la dispersión natal, los búhos reales pueden frecuentar hábitats completamente diferentes a los sitios elegidos posteriormente para criar (como por ejemplo áreas de campiña y cultivos), siendo la abundancia y/o accesibilidad de recursos tróficos uno de los elementos claves determinantes de sus rutas de dispersión y de la selección de las áreas de asentamiento temporal.

En Galicia se ha descrito la nidificación de búhos reales en encajonamientos fluviales de áreas montañosas, entre roquedos de granitos y esquistos (Epifanio et al., 2006) y donde el matorral (tojales, brezos, zarzas, escobas, jaras, etc.) abunda más que el arbolado. El lugar de nidificación puede variar entre años dentro de un mismo territorio, como indica la existencia de varios nidos en el territorio (1 a 5 nidos, Epifanio et al., 2006). El nido en Galicia es rudimentario o inexistente, en ocasiones una pequeña depresión excavada en el suelo.

En ambientes mediterráneos semiáridos de Murcia el búho real selecciona para nidificar roquedos de pequeñas dimensiones, en zonas de baja pendiente y poco accesibles (Martínez y Calvo, 2000). La presencia de otros búhos reales fue el principal factor limitante en la selección del cortado de cría, debido a la saturación de búhos reales en el área de estudio.

En Alicante, los roquedos de nidificación son más escarpados, tienen una mayor superficie de bosque en los alrededores y están más lejos de la carretera más próxima que los sitios no ocupados (Martínez et al., 2003).

La característica primordial de los lugares de nidificación de los búhos reales en el sur de Navarra fue según el estudio realizado por Donazar (1988) la ausencia de molestias humanas, mientras que en otros lugares de la montaña Navarra fue la abundancia o escasez de conejos la principal causa de la situación de los nidos.

Al contrario que en Navarra, en Toledo el grado de antropización (distancias a poblaciones, infraestructuras, etc.) alrededor de los nidos fue inferior que en una muestra de lugares control sin nidos (Ortego, 2007). Además, los nidos de los búhos se situaron en zonas paisajísticas irregulares (cortados, etc.) cubiertas de matorral y también con bosque mediterráneo, siendo además lugares con alta abundancia de conejos. La abundancia de conejos no determina la localización de los nidos en los estudios realizados por Ortego y colaboradores debido a la elevada densidad de conejos en lugares cercanos a los nidos y en los lugares control sin presencia de nidos. Esta aparente contradicción con estudios anteriores se explica por la falta de lugares adecuados para nidificar, ya que en esa zona de estudio el fracaso reproductivo es debido a molestias y predación (Ortego, 2007; Ortego y Díaz, 2007).

Abundancia

Cuando las condiciones son óptimas en términos de recursos tróficos y disponibilidad de sitios de cría, las densidades alcanzadas en las poblaciones españolas son las más altas registradas hasta ahora en Europa ($\geq 35-40$ parejas reproductoras / 100 km^2 ; Delgado y Penteriani, 2007; Penteriani y Delgado, 2008). A estos números hay que añadir además aquellos individuos (cuya estima es muy compleja) que constituyen la porción no-reproductora de la población.

Tamaño poblacional

La población europea de búho real se estima entre 12.000 y 42.000 parejas reproductoras (Penteriani 1996; BirdLife International/EBCC, 2000). Entre los años 1950 y 1970 la especie experimentó un gran declive en Europa (Radler y Bergerhausen, 1988), principalmente debido a la persecución directa y al incremento de los tendidos eléctricos de media tensión. Sin embargo, tanto la reducción de su persecución como el desarrollo de proyectos de reforzamiento poblacional en varios países de Europa (por ejemplo Alemania, Noruega, Suecia y Suiza) han logrado el aumento de los efectivos poblacionales tanto en los mencionados países europeos como en zonas limítrofes (como el noreste de Francia, Luxemburgo, Bélgica y Países Bajos).

En España la población de búhos reales se ha estimado en algunas provincias, pero no se dispone de un registro histórico de censos o estimas poblacionales fiables a nivel nacional que permita evaluar la evolución de sus poblaciones. Los dos únicos intentos de estimar la población española indican que el tamaño real de la población debe superar las propias estimas realizadas (Tabla 1). A grandes rasgos la evolución del búho real en los últimos 50 años estaría compuesta por una etapa de disminución durante la que fue perseguida hasta el decreto de especies protegidas en 1973 (González et al., 1980), seguida por otra etapa de protección en la que el tamaño poblacional podría estar aumentando (Martínez-Climent y Zuberogoitia (2003). Según Martínez-Climent y Zuberogoitia (2003) la población española mínima se encuentra alrededor de las 2.400 parejas, aunque se cree que este número puede estar subestimado debido a que esta especie puede pasar fácilmente desapercibida. Además, actualmente se está registrando un incremento de las poblaciones, por lo que el tamaño poblacional de búhos reales en España debe ser superior a la estimada por Martínez-Climent y Zuberogoitia.

Tabla 1. Estimación del número de búhos reales en España. * Se indica el promedio (rango: 520 – 600).

Año	Parejas	Referencia
1997	560	(Purroy, 1997) *
2003	2.400	(Martínez-Climent y Zuberogoitia, 2003)

Estatus de conservación

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

Categoría España IUCN (2004): No Evaluado NE (Madroño et al., 2004).

El búho real está incluido en la categoría SPEC 3 en el ámbito europeo (BirdLife International, 2004), lo que indica que aunque la población global está en aumento, esta especie tiene todavía un estado de conservación desfavorable debido a los diversos problemas que la amenazan y que se describen a continuación.

Amenazas

Los principales factores de amenaza (Penteriani, 1996; Martínez-Climent y Zuberogoitia, 2003; Martínez et al., 2006; Sergio et al., 2004) vienen representados por la mortalidad no natural, en particular aquella vinculada con: (a) la persecución directa (disparos, destrucción de huevos y pollos nidícolas), (b) la electrocución debida a los tendidos eléctricos de media tensión (por ejemplo, Sergio et al., 2004; Moleón et al., 2007), y (c) a los choques con vallas y alambradas (Figura 1). Entre las causas de mortalidad no natural menores hay que señalar el atropello y el choque con cables de alta tensión. Por último, es también importante mencionar que la reducción de recursos tróficos como consecuencia de alteraciones en los hábitats naturales puede representar un factor de amenaza a nivel local.



Figura 1. Búho real muerto por choque con alambrada. © Vincenzo Penteriani.

En la Comunidad de Valencia los factores anteriormente descritos causaron el ingreso en centros de recuperación de fauna de la Comunidad Valenciana de 126 búhos reales heridos entre 1984 y 1993 (Martínez et al., 1996). En la Tabla 2 se desglosan las causas de ingreso. Debido a que en los centro de recuperación se suelen entregar individuos vivos, no hay registro de búhos ingresados por electrocución, a pesar de ser una de las principales amenazas.

Tabla 2. Búhos reales ingresados en los centros de recuperación de la Comunidad Valenciana (información de Martínez et al., 1996).

	individuos	%
disparo	28	22,2
cautividad	19	15,1
trampeo	7	5,6
traumatismo	29	23
atropello	5	4
otras causas diversas	26	20,6
causa desconocida	12	9,5
total	126	100

Entre 1972 y 1980 se registró una disminución en la mortalidad producida por causas no naturales en 25 provincias españolas, en parte debido a la entrada en vigor la protección de especies protegidas (González et al., 1980). En ese periodo la mortalidad del búho real disminuyó durante los periodos anuales de veda, indicando que la persecución ilegal de los cazadores fue responsable del incremento de mortalidad en esta especie. Con posterioridad se ha reiterado el efecto que tiene la actividad cinegética ilegal en la mortalidad del búho: entre 1984 y 1986 al menos 52 búhos reales fueron abatidos en el centro de España (Hernández, 1989).

Amenazas por exposición a contaminantes

En pollos de búho real analizados entre 2003 y 2005 se ha detectado la presencia en sangre de varios insecticidas entre los que sobresalen por la elevada frecuencia y concentración el endosulfan, endosulfán-sulfato y el endrin-aldehído (Gómez-Ramírez et al., 2008). Estos compuestos tienen efectos a largo plazo alterando el sistema inmune y aumentando la predisposición de los búhos a las enfermedades infecciosas.

Se ha detectado mercurio en el plumaje de pollos (Ortego et al., 2006) y envenenamiento por plomo (García-Fernández et al., 1997; Mateo et al., 2003).

Medidas de conservación

Las medidas más urgentes de conservación vienen representadas por la modificación de los tendidos eléctricos de media tensión que todavía siguen representando estructuras de alto riesgo de mortalidad por electrocución (Penteriani, 1996, 1998; Sergio et al., 2004). Una sensible reducción de los vallados, especialmente aquellos que presentan en su extremo superior alambres espinados, disminuiría el efecto perjudicial de este factor de mortalidad que actualmente es responsable de la muerte de varias centenas de individuos cada año en España. Además, el control de los expolios de los nidos y de disparos que todavía siguen realizando guardas de cotos de cazas (así como algunos socios cazadores de las fincas) contribuiría de forma considerable a reducir la mortalidad no natural de esta especie en España. Esta medida de conservación es difícil de ejecutar pero sin duda es necesaria.

El reforzamiento poblacional como una forma de recuperar poblaciones amenazadas de búho real se ha probado con éxito en Vizcaya (Zuberogoitia et al., 2003). Durante cinco años se liberaron búhos reales que provenían de centros de rehabilitación de fauna silvestre de distintas localidades españolas (Madrid, Cádiz, Huelva), que fueron mantenidos 45 días en cautividad en el Centro de Recuperación de la Fauna Silvestre de Bizkaia forzándoles a desarrollar los músculos de vuelo y mejorar en las técnicas de caza. Hasta 2003 se han

liberado 64 búhos reales en siete zonas de Bizkaia. Diecinueve de estos Búhos se recuperaron muertos en un periodo medio de 101 días tras la liberación. Se localizaron 10 territorios establecidos a una distancia media del punto de suelta de 8 km. Por último, se constataron tres casos de reproducción.

Distribución

Especie de distribución paleártico-oriental (olopaleártico-sahara-sindico-indiana; Boano y Brichetti 1989). Con esta definición se entiende una especie de amplia distribución geográfica (Voous, 1988; Penteriani, 1996), comprendiendo la totalidad de la Eurasia templada y boreal, desde Noruega (al oeste) hasta la isla de Sakhalin al este, excluyendo las zonas más extremas de Siberia, Kamchatka y Japón (aunque existen observaciones esporádicas en la zona de Okkaido y posibles intentos de cría en las zonas más meridionales de las Islas Kurile, Etorofu e Kunashiri, donde el búho real es reemplazado por *Ketupa blakistoni*, de tamaño y exigencias ecológicas análogas). Recientemente la especie ha vuelto a colonizar Gran Bretaña, donde sólo se conocían restos de huesos del Pleistoceno antiguo, y donde la especie se creía extinguida desde antes de la Edad Media.

Parte de su distribución más oriental está representada en el subcontinente indio y en toda China: el límite de su distribución sur-oriental se sitúa entre Bangladesh, Burma e Indochina, no más allá de los límites más orientales de Sikkim y Bangladesh. Los extensos bosques nort-orientales de Siberia y Kamchatka parecen representar el límite norte de la distribución del búho real, encontrándose aquí reemplazado por *Strix uralensis* y *Strix nebulosa*, así como por *Nyctea scandiaca* en las zonas de tundra.

La población europea (SPEC 3) ha sido estimada entre 19.000 y 38.000 parejas (<http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/143220/0>).

En España (Martínez-Climent y Zuberogoitia, 2003), el búho real se encuentra ampliamente distribuido, a excepción del litoral cantábrico. Las poblaciones con densidades más altas se localizan en el centro, sur, levante y Extremadura. Falta en Baleares y Canarias, Ceuta y Melilla. La población mínima estimada (Martínez-Climent y Zuberogoitia, 2003) alcanza valores alrededor de las 2.350 parejas, aunque este número podría representar más bien el mínimo poblacional para España, dado que: (a) recientemente se han encontrado parejas reproductoras en regiones de la Península donde nunca se había registrado, como en Cantabria, Asturias y Galicia (Martínez-Climent y Zuberogoitia, 2003; Epifanio et al., 2006), algunas de ellas fruto de programas de reforzamiento poblacional; (b) la especie es extremadamente ecléctica en términos de selección de lugares de cría. Por tanto, muchas parejas han podido pasar desapercibida a lo largo de estos últimos años. De hecho, las parejas reproductoras de búho real pueden adaptarse a una amplia diversidad de hábitats, desde los más clásicos lugares de reproducción como son los cortados y pequeñas rocas (naturales y artificiales) hasta zonas semidesérticas sin arbolado, amplias extensiones forestales o pequeñas manchas de bosque (donde puede criar tanto en el suelo como en nidos de otras aves), hábitats costeros y urbanos. En Alava en 1980 no se citaba ninguna pareja (De Juana, 1980), pero cinco años más tarde se localizan dos parejas en la zona sureste (Faus, 1985). Diez años después se localizaron 12 parejas en las sierras más mediterráneas de la región (Fernández, 1993). La ausencia del búho en las sierras septentrionales de Alava se relacionó con la baja densidad de conejos y perdices. En Navarra el Búho real se distribuye casi exclusivamente en la zona media y en las Bardenas Reales de la llanura del Ebro (Donázar, 1988). En Zaragoza el búho real está presente en zonas en el que abunda el conejo al sur del Ebro, pero también en otras en las que, a diferencia de Alava, la baja densidad de conejos se suple con presas alternativas (*Rattus*, *Mus* y peces, Serrano, 1998).

Voz

El repertorio sonoro del búho real es relativamente variado y complejo (Penteriani, 1996; Delgado y Penteriani, 2007). Algunos de los motivos más frecuentes de los adultos, y emitidos por ambos sexos, son: el típico y más frecuente *uuuu* (Figura 1; más agudo en las hembras), y gritos más aislados como *kvék*, *wehe* y *greck*. Cuando los dos miembros de la misma pareja están muy cerca, suelen además emitir sonidos a bajos más tonos, como *hohohoho... y*

boubouboubou...; otra vocalización más corta y seca, frecuente como contacto entre macho y hembra, es un sordo *uh* o *uh-chu*. Muy particular es el grito conocido como “risa satánica” *uáúúúúúúúúú...*, que puede señalar amenaza o, en general, un estado de particular excitación del individuo. Los pollos también tienen un repertorio vocal relativamente diversificado (Penteriani, 1996; Penteriani et al., 2005). Aparte de la vocalización más frecuente *schwtsch* o *esch* (Figura 2), utilizada en situaciones muy diferentes como llamada de contacto entre hermanos y hacia los padres así como para pedir comida, otra vocalización muy frecuente (sobre todo cuando los individuos son aún muy pequeños y generalmente asociada a la ceba) es un agudo y repetido *bibibi-bibibi-bibibi...*. Tanto los adultos como los pollos pueden producir un fuerte ruido con el pico, relacionado a un estado de particular excitación.

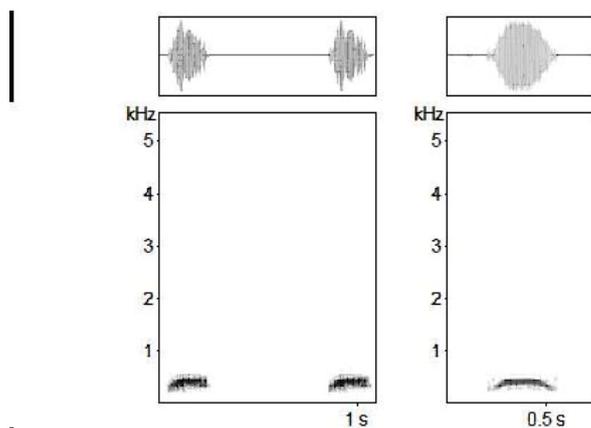


Figura 1. Dos ejemplos de sonograma de la llamada típica de un macho de búho real. Datos propios no publicados.

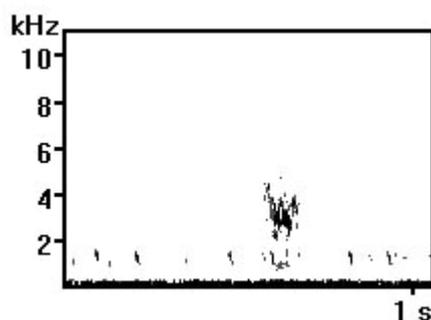


Figura 2. Sonograma de la llamada típica de un pollo de búho real. Datos propios no publicados.

Patrones de vocalización de los reproductores

La mayor parte de las vocalizaciones, tanto de machos como de hembras, tienen lugar a lo largo del período de pre-incubación (desde septiembre a diciembre, en ocasiones hasta enero). El período de menor actividad vocal corresponde con el de incubación para las hembras y con el de pollos volantes para los machos (Delgado y Penteriani, 2007). La frecuencia de vocalizaciones se reduce con viento o lluvia (Ruiz-Martínez et al., 1996). En general, el primer y el último canto ocurren muy cerca del anochecer y del amanecer: 29-145 minutos después del anochecer y entre 66 minutos antes a 55 minutos después del amanecer. Sin embargo, a lo largo del período de pollos volantes, la última vocalización ocurre generalmente antes del amanecer (2-60 minutos antes). Al contrario que los machos, los cantos de las hembras están

menos vinculados con el anochecer y el amanecer. El tiempo dedicado a cantar por los machos podría ser un indicativo de la calidad del territorio que poseen (Martínez y Zuberogoitia, 2003).

La actividad vocal de los reproductores se encuentra particularmente influida por la densidad de conespecíficos en las vecindades, aumentando a medida que disminuye la distancia de los vecinos y aumenta, por tanto, la densidad de reproductores (Penteriani et al., 2002; Penteriani, 2003). En general, los jóvenes en dispersión no suelen realizar vocalizaciones, siendo esta actividad vocal típica y casi exclusiva de individuos territoriales.

Posaderos de canto

Los posaderos de canto de un macho territorial se encuentran generalmente localizados a unos 200 m de media entre ellos (rango: 1,5 – 1134 m), a unos 300 m de media del nido (rango: 26 – 1.140 m), y a un kilómetro de media de los posaderos de canto del macho reproductor más cercano (rango: 125 – 2.500 m). La extensión de territorio delimitada por los posaderos de canto suele ocupar sólo un 17% (~30 ha) del área total de campeo de un individuo reproductor (~175 ha): los posaderos de canto se encuentran concentrados en la parte del área de campeo más frecuentemente utilizada por los individuos. Sin embargo, algunos posaderos pueden localizarse a una mayor distancia del núcleo del área de campeo, localizándose en este caso vecinos a los posaderos de canto de los reproductores más cercanos (Delgado y Penteriani, 2007).

Patrones de vocalizaciones de pollos nidícolas y volantones

El número de gritos emitidos por noche por pollos y volantones aumenta con la edad, pudiendo llegar a más de 300 vocalizaciones en una noche cuando los pollos tienen alrededor de 50-70 días y a más de 1000 cuando se encuentran cercanos al comienzo de la dispersión (Penteriani et al., 2005). El comportamiento vocal de los jóvenes a lo largo del período de dependencia de los padres muestra dos fases muy evidentes. A lo largo de la primera, cuando tienen entre 70 y 110 días de edad, los jóvenes suelen vocalizar principalmente en los momentos cercanos al anochecer y al amanecer, reduciendo considerablemente la actividad vocal en el medio de la noche (sobre todo entre 70 y 90 días). En la segunda fase, a partir de los 110 días de edad, la actividad vocal a lo largo de toda la noche es más importante, alcanzando su máximo entre los 130 y los 150 días. Es en este momento cuando se manifiestan cuatro picos de canto muy evidentes a lo largo de toda una noche (Penteriani et al., 2005). Pollos y volantones pueden cantar también a lo largo del día (Penteriani et al., 2000).

Grabaciones recomendadas: Una pareja de búhos reales durante la copula se pueden escuchar [aquí](#) (Penteriani y Delgado, datos propios). La llamada de un macho y el reclamo de una pareja disponibles [aquí](#) (SEO/BirdLife, 2009).

Movimientos

Especie no migradora en España, el mayor movimiento se produce desde la dispersión postnatal hasta el asentamiento en un territorio de cría. Antes de dispersarse y mientras son juveniles dependientes se producen movimientos de pequeña distancia.

Movimientos en el periodo de dependencia

Antes de comenzar la dispersión, cuando todavía los jóvenes se encuentran en su territorio natal y, en mayor o menor medida, aún dependen de los cuidados parentales, la movilidad entre otros comportamientos cambian en un plazo breve de unas semanas (Delgado et al., 2009a). Tras abandonar el nido, los jóvenes búhos realizan pequeños desplazamientos, centralizando sus actividades y prospectando un área pequeña en las vecindades de su nido. Tras pocas semanas, el patrón de los movimientos de los individuos experimenta un marcado cambio: las trayectorias son más largas, se sitúan con mayor frecuencia lejos del nido y prospectan áreas mayores. Aunque el área prospectada por los jóvenes aumenta a lo largo del período de dependencia, siempre incluye el nido. Es decir, el nido parece ser un elemento muy importante a lo largo de toda la fase. El cambio en los patrones de movimientos puede estar

relacionado con el aumento en las capacidades de vuelo que van adquiriendo los individuos a lo largo de este período. Cuando los jóvenes abandonan el nido no están completamente capacitados para volar, y los desplazamientos son principalmente realizados a través de pasos y saltos. En cuanto a las interacciones familiares, durante las primeras semanas se observa que los hermanos del mismo núcleo familiar permanecen juntos prácticamente todas las noches. La distancia entre ellos aumenta progresivamente a medida que transcurren las semanas. Sin embargo, aunque la distancia entre hermanos aumenta durante el período de dependencia, los jóvenes de diferentes sexos suelen permanecer a una menor distancia, vínculo que, además, no se disuelve forzosamente en las primeras fases de la dispersión.

Durante el período de dependencia, los jóvenes se mueven según un patrón no orientado, probablemente debido a que: (a) a esta edad los jóvenes se encuentran protegidos y alimentados por los padres; (b) tras abandonar el nido, los jóvenes se encuentran inmersos en un hábitat desconocido, entorno que exploran al azar; y (c) sus habilidades para volar y su rango de percepción no están completamente desarrollados. Ante tales circunstancias, los movimientos no-orientados pueden representar una buena estrategia para explorar áreas desconocidas. En el momento de abandonar el nido las trayectorias descritas por los búhos se caracterizan por un elevado grado de tortuosidad. En las semanas siguientes y a medida que los individuos se aproximan al período de independencia (es decir, al inicio de la dispersión), las trayectorias adquieren un diseño más rectilíneo, posiblemente asociado al incremento en el rango de percepción de los jóvenes. El rango de percepción, es decir, la distancia máxima a la que un animal es capaz de percibir el ambiente, representa la ventana de información del individuo. Cuando los animales se mueven con movimientos no-orientados, los mecanismos de comportamiento que gobiernan los patrones de movimientos suelen actuar a pequeñas escalas espaciales, escalas espaciales que a su vez están determinadas por el rango de percepción. Un incremento en el rango de percepción podría facilitar que los jóvenes aumenten sus desplazamientos, describiendo trayectorias más rectas. Por tanto, la tortuosidad de las trayectorias podría venir determinada por la interacción entre el grado de crecimiento corporal de los jóvenes que les permite moverse distancias cada vez mayores y el aumento de las habilidades cognitivas. A medida que crecen, los individuos son capaces de desarrollar estos dos aspectos, incrementando su rango de percepción, familiarizándose más con su entorno y, por tanto, explorando de forma más eficiente áreas mayores (Delgado et al., 2009a).

Dado que esta fase representa una etapa intensiva, cargada de experiencias y aprendizajes, tenemos que tener presente que el comportamiento de los jóvenes búhos en ella podría tener grandes consecuencias en el siguiente período, fundamental en la vida de los animales y crucial en la dinámica y estructura de las poblaciones, es decir, en la dispersión natal.

Dispersión natal

En el sur de la península Ibérica la mayoría de los jóvenes búhos reales empiezan la dispersión en agosto (datos de 74 individuos marcados con emisores de radio en Sierra Norte, Andalucía), con una edad de 170 ± 21 días (edad media \pm desviación estándar; rango de edad = 131 – 232 días). No obstante una alta variación interindividual, un 35% de los dispersantes encuentra un área de asentamiento temporal alrededor de la mitad de marzo del siguiente año, a una edad media de 395 ± 110 días (rango = 181 - 640 días). La distancia de dispersión de esta población del sur de España es $6,0 \pm 4,2$ km, aunque se han registrado distancias extremas en algunos búhos de 2 y 34 km.

La dispersión puede ser subdividida en tres fases secuenciales, pero diferentes en cuanto a su comportamiento: (1) inicio, cuando los individuos abandonan su lugar de nacimiento, (2) transferencia o fase de búsqueda, comprende los movimientos realizados por los jóvenes cuando exploran áreas durante un tiempo variable antes de encontrar una nueva área en la que definitivamente asentarse, y (3) parada, cuando los dispersantes se asientan en un área de forma más estable, es decir, cuando encuentran un área en el que pasarán el período de tiempo más largo del proceso de la dispersión o cuando los dispersantes se establecen finalmente como reproductores.

El análisis de los patrones de movimientos durante la fase de transferencia indica la presencia de importantes cambios en el comportamiento de los individuos, en función a diferentes factores, como la escala espacial de los desplazamientos, la configuración de las trayectorias,

la respuesta individual a la presencia de individuos de la misma especie y la variación intraindividual de los tipos de movimientos. Mientras que algunos individuos muestran exclusivamente un tipo de comportamiento, permaneciendo durante toda la fase de búsqueda en el estado intensivo, otros adoptan durante toda la etapa de búsqueda un comportamiento extensivo. Este tipo de comportamientos o personalidades extremas han sido previamente documentadas en vertebrados, bajo la denominación de animales “tímidos” y “atrevidos”, respectivamente. En general, los individuos atrevidos son animales más agresivos y con una gran capacidad de adaptación frente a diferentes estímulos externos. Por el contrario, los individuos tímidos actúan con más precaución, siendo a su vez, más sensibles a los estímulos externos. La dispersión es entonces el resultado de varios tipos de movimientos claramente diferenciables, estando unos asociados a las actividades diarias de los búhos y otros más directos y asociados a aquellos encaminados a realizar grandes desplazamientos con el fin de encontrar un área de asentamiento nueva y estable. Los búhos con personalidades más atrevidas suelen desplazarse mayores distancias a además sus trayectorias son más rectilíneas. Por el contrario, los búhos tímidos tienen pequeños desplazamientos a través de trayectorias tortuosas. Por último, pero no por ello menos importante, un alto porcentaje de los búhos dispersantes puede mostrar una transición entre los dos estados de comportamiento. Durante el estado de transferencia se observa generalmente un alto solapamiento entre los individuos, solapamiento que disminuye en el estado de parada, con la consecuente notable reducción de la densidad de los individuos, debido a que los dispersantes se desplazan a zonas más exclusivas (es decir más alejadas de otros conoespecíficos) y aisladas. Con una alta densidad de búhos reales, la mejor opción para los jóvenes dispersantes es localizar un área particular lo más rápido posible, área que puede ser alcanzada de forma rápida y eficaz a través de movimientos a grandes distancias y describiendo trayectorias rectas. Como descripción general, la dispersión de los búhos reales en España debe ser considerada como un proceso dimórfico, con individuos más sedentarios que restringen sus movimientos, y otros que realizan grandes desplazamientos (Delgado y Penteriani, 2008).

Las interacciones entre los factores externos (tipo de hábitat, disponibilidad de alimento, etc.) e internos (estado físico, cognitivo, etc.) afectan los patrones de los movimientos durante el proceso de la dispersión de los búhos reales (Delgado et al., en prensa; Penteriani y Delgado, sometido). Los búhos jóvenes nacidos en el mismo nido suelen seguir rutas de dirección parecidas, frecuentando áreas muy próximas, y no es infrecuente que hermanos del mismo año se queden muy cerca entre ellos a lo largo de la dispersión (Penteriani y Delgado, sometido).

Un análisis detallado de los patrones de movimiento de los búhos reales ha demostrado que (1) la tortuosidad de las trayectorias descritas por los animales depende fuertemente de la estructura del hábitat, siendo similares cuando los búhos explotaron áreas comunes que cuando explotaron áreas más distantes. El efecto de la calidad del individuo no parece tener fuertes efectos sobre la tortuosidad descritas por los búhos en sus desplazamientos, ya que un mismo individuo adopta diferentes trayectorias en diferentes hábitats; y (2) la velocidad de los movimientos está determinada por la interacción entre la condición física de los individuos y el sexo, siendo los individuos de mejor calidad y, especialmente las hembras, las que se desplazan a mayor velocidad (velocidad de desplazamiento entre dos movimientos consecutivos del individuo). La velocidad es un factor clave en muchos procesos relacionados con el comportamiento de los animales, como la caza y el uso del espacio. En concreto, los búhos se caracterizan por ser depredadores “a la espera”, no empleando tácticas de persecución, en las que los periodos de espera o pausa representan un factor fundamental para el éxito de la captura de la presa. De hecho, movimientos intermitentes son beneficiosos para los búhos reales, ya que les permite por un lado obtener más información sobre el entorno en los breves desplazamientos, mientras que las pausas les permiten ahorrar reservas energéticas. Por tanto, los búhos en mejores condiciones físicas y especialmente las hembras, que son más grandes que los machos, no necesitan moverse tan rápido como aquellos búhos en peores condiciones físicas o los machos, que son de tamaño inferior (Delgado et al., 2010).

Se ha comprobado que la dirección general seguida por los dispersantes es la misma que la dirección del viento predominante (Delgado et al., 2010), como resultado de que aprovechan las corrientes de aire para dispersarse.

Las características del hábitat de las áreas de asentamiento no tienen porque ser equiparables a las del área natal (Delgado et al., 2009b). Sin embargo, las áreas frecuentadas por los búhos durante la dispersión sí son equiparables a las áreas de asentamiento.

Generalizando, se pueden clasificar dos tipos de estrategias dispersivas: (1) búhos que exploran intensivamente las áreas por las que viajan y que tardan más tiempo en asentarse y finalizar la dispersión; y (2) individuos que exploran con menos intensidad las zonas de dispersión y que tardan menos tiempo en asentarse. Estas diferencias están determinadas por el tipo de hábitat que los búhos tienen que atravesar. En general, los movimientos más rectos parecen ser más frecuentes cuando los búhos se desplazan por hábitats fragmentados o poco favorables. La fragmentación de hábitat puede causar un aumento en los costes a lo largo de la dispersión y, por tanto, largas travesías pueden venir asociadas a altos riesgos de mortalidad. En un contexto de selección de hábitat, los búhos en dispersión parecen regirse más por señales (es decir, características del hábitat) que han ido aprendiendo durante la fase de búsqueda, más que por aquellas con las que estuvieron familiarizados durante el período de dependencia en el territorio natal (Delgado et al., 2009b).

Los patrones de movimientos experimentan una clara transición desde las primeras fases de la dispersión hasta cuando los individuos se establecen en un área. En las primeras etapas de la dispersión, los animales tienen que atravesar áreas desconocidas y, a veces, desfavorables, teniendo poco tiempo para familiarizarse con el entorno. La falta de información en cuanto a otros búhos presentes en las zonas que recorren, recursos y predadores conlleva un alto riesgo. Este proceso queda bien reflejado por el cambio de comportamiento de los movimientos de los individuos desde las primeras fases de la dispersión a cuando los jóvenes encuentran un área donde asentarse y familiarizarse. Cuando los dispersantes se establecen en un área nunca muestran un comportamiento territorial pero tienen un dominio vital bien definido y explotado de forma similar a como lo hacen los adultos reproductores y territoriales. Disponer de un dominio vital aunque no sean aún reproductores les permite terminar su aprendizaje y familiarizarse con el tipo de hábitat ocupado. Los jóvenes a lo largo de la dispersión presentan en Andalucía una zona de caza más amplia de las de los adultos. Los jóvenes no son territoriales y pueden desplazarse por diferentes áreas de caza, aún solapando con la de otros individuos dispersantes (Delgado et al., 2008, 2009b).

Los dispersantes no muestran comportamiento territorial pero, por el contrario permanecen de forma estable en áreas fijas, como se observa en individuos territoriales, pudiéndose beneficiar viviendo en ellas, ya que pueden familiarizarse con el entorno. La necesidad de los adultos reproductores de expresar un comportamiento territorial puede también explicar las diferencias en la velocidad de los movimientos ya que, por ejemplo, los adultos territoriales tienen que invertir parte de su tiempo en realizar actividades propias del comportamiento territorial (como cantar) para delimitar el territorio y comunicarse con su pareja. Estas tareas requieren invertir un tiempo que los dispersantes pueden dedicar a otras actividades. (Delgado et al., 2009b).

Ecología trófica

La alimentación del búho real, su variación geográfica y la selección de presas han sido relativamente bien estudiadas en toda Europa y en la Península Ibérica (ver por ejemplo Ruiz Bustos y Camacho Muñoz, 1973; Hiraldo et al., 1975, 1976; Vericad et al., 1976; Herrera y Hiraldo, 1976; Pérez Mellado, 1978; Zamorano et al., 1986; Donázar, 1989a; Donázar y Ceballos, 1988; Donázar y Castián, 1989, Fernández-Llario e Hidalgo de Trucios, 1995; Fernández y Pinedo, 1996; Lourenco, 2006).

De manera resumida se puede describir al búho real como un cazador extremadamente ecléctico: en la dieta del búho real en Europa se han detectado aproximadamente más de 90 especies de mamíferos, 170 de aves, 10 de reptiles, 9 de anfibios, 30 de peces y 15 de invertebrados (Ver apéndice al final para las especies citadas en España). No obstante, en la Península Ibérica las presas más frecuentes son conejos y ratas. Por ejemplo, en Sierra Morena (Andalucía) la mayoría de la biomasa capturada fue conejo ($64 \pm 15\%$, $N= 32$ parejas, Delgado, Lourenço y Penteriani, datos no publicados), con un peso medio de 376 ± 90 g por presa. En el centro de España la biomasa ingerida procedente del conejo representa el 84% de la dieta ($N= 20$ parejas, Pérez Mellado, 1978).

Además de conejos y ratas, otro grupo importante en la dieta del búho real son las perdices, especialmente en el centro de la península Ibérica (Hiraldo et al., 1975). Las aves y los mamíferos representan casi el 96% de las especies incluidas en la dieta, aunque hay variaciones provinciales (Tabla 1).

Con la lista de especies identificadas en los estudios incluidos en la Tabla 1 se puede calcular el índice H de Shannon-Wiener y comprobar que H es similar en los estudios con mayor esfuerzo de recolección de egagrópilas (varios años y estaciones del año, identificación de especies exhaustiva, etc.): H = 2.6 (Hiraldó et al., 1975), H = 2.7 (Donázar et al., 1989a) y H = 2.5 (Serrano, 1998). La diversidad de la dieta de los búhos en Navarra (Donázar et al., 1989a) y Zaragoza (Serrano, 1998) fue semejante a la estimada a escala peninsular (Hiraldó et al., 1975).

Tabla 1. Frecuencia relativa de las presas identificadas en egagrópilas de búho real recogidas en territorios de algunas provincias españolas. Los estudios se presentan por orden cronológico. § – número de territorios controlados (t), egagrópilas recogidas (e) y presas identificadas (p). ‡ – Varias provincias (Andalucía, Extremadura, Castilla, etc.). † – 3.5% en las cinco categorías, pero principalmente reptiles e invertebrados.

	Mamíferos	Aves	Reptiles	Peces	Anfibios	Invertebrados	t [§]	e [§]	p [§]	Referencia
España ‡	64.9	25.4	0.8	2.6	0.3	6.0	28	-	3499	Hiraldó et al., 1975
Toledo	84.1	15.9	0.0	0.0	0.0	0.0	10	-	829	Pérez Mellado, 1978
Cáceres	62.2	27.4	1.4	0.3	7.0	1.7	6	-	357	Pérez Mellado, 1978
Navarra	78.4	18.4	0.7	1.4	0.6	0.5	18	-	2258	Donázar, 1989a
Ciudad Real	76.9	19.6	†	†	†	†	-	224	143	Fernández-Llario y Hidalgo de Trucios, 1995
Alicante	84.8	14.4	0.2	0.0	0.0	0.6	49	-	507	Martínez et al., 1996
Zaragoza	79.0	10.9	2.4	0.5	0.0	7.2	14	-	3670	Serrano, 1998
Galicia	65.1	34.5	0.4	0.0	0.0	0.0	8	-	278	Epifanio et al., 2006
Huelva	59.7	24.7	0.3	0.3	1.6	13.4	19	-	1752	Penteriani et al., 2008a

Algunas variaciones estacionales en las frecuencias numéricas del conejo parecen ajustarse a las propias fluctuaciones de las poblaciones de lagomorfos (Donázar, 1989a): el máximo veraniego, además de coincidir con la época de máxima abundancia del conejo, puede estar relacionado también a un incremento en la vulnerabilidad de esta especie por la mixomatosis, que alcanza su máxima virulencia en verano.

El búho real selecciona conejos jóvenes en verano y conejos subadultos en invierno, mientras que los conejos adultos son cazados con menor frecuencia que la esperada por su abundancia (Donázar y Ceballos, 1989). En Navarra los conejos machos son capturados con mayor probabilidad que las hembras.

Adaptación a la heterogeneidad de hábitats y recursos: el caso del entorno natural de Doñana

Un estudio realizado a lo largo de tres años en el entorno natural de Doñana representa un buen ejemplo de la capacidad de adaptación trófica del búho real (Penteriani et al. 2008a).

A lo largo de tres años se analizaron un total de 1.752 presas recogidas en 19 territorios. Los lagomorfos (conejo y liebre) han representado las presas más frecuentes, así como el mayor aporte energético, constituyendo el 46% de las presas capturadas y el 56% de la biomasa ingerida. Los Anseriformes ha sido el segundo grupo de presas más importante en la dieta del búho real en Doñana (7% de la biomasa), reflejo de su disponibilidad como presa en los territorios cerca de las marismas y lagunas. Siguen por importancia los Gruiformes (polla de agua, calamón y focha), que han resultado ser presas incluidas en la dieta en algunos territorios (5,9% de la biomasa). El erizo en algunos territorios, también ha resultado ser un elemento incluido en la dieta, representando una media de 5,4% de la biomasa ingerida. Las 10

especies de presas más frecuentes en la dieta (Figuras 1, 4) han representado en su conjunto el 67% de las presas capturadas. Los 10 órdenes de presas más frecuentes en la dieta (Figura 2) han representado el 94% de las presas capturadas. Entre ellos, los Lagomorfos se han destacado claramente de los demás grupos.

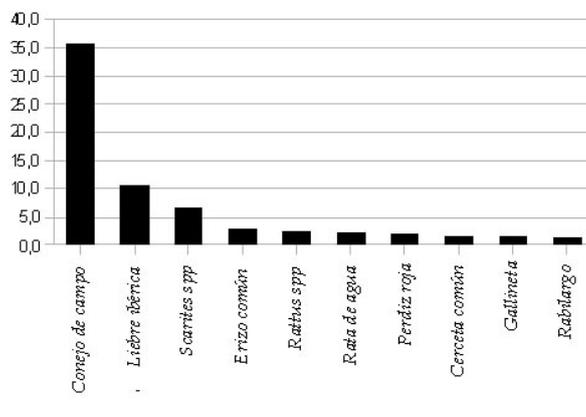


Figura 1. Las 10 especies de presas más frecuentes en la dieta del búho real en Doñana (Penteriani et al. 2008a).

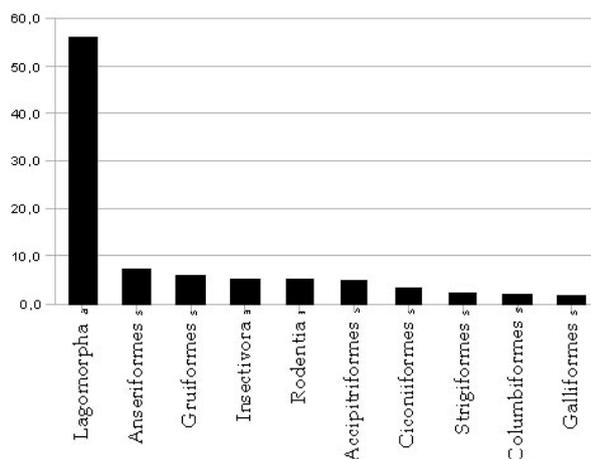


Figura 2. Las 10 órdenes de presas con mayor aporte energético para el búho real en Doñana (Penteriani et al. 2008a).

La frecuencia de otros predadores (predación intragremio) en la dieta del búho real en Doñana ha presentado valores similares a los observados en otras localidades en Europa. Los carnívoros predados fueron siempre cachorros, encontrándose entre ellos tres de zorro, uno de gato doméstico y dos de otros cánidos (zorro o perro). La frecuencia media de carnívoros fue de 0,4%, representando en media un aporte energético de 0,8%, que puede considerarse prácticamente irrelevante en la composición de la dieta. Este valor se encuentra por debajo de la media de consumo de carnívoros por el búho real en Europa, que es de 0,8% (Lourenço et al., en prensa). En la dieta aparecieron también siete especies de rapaces diurnas (elanio azul, milano real, milano negro, ratonero, águila calzada, cernícalo vulgar y cernícalo primilla), siendo la más frecuente el milano negro, una de las rapaces más abundantes en Doñana. La frecuencia media de rapaces diurnas incluidas en la dieta fue de 2,7%, valor que está escasamente por encima de la media en Europa (1,1%, Lourenço et al., en prensa). Las rapaces diurnas representaron un aporte energético de 5,0%, valor en general poco relevante. Las rapaces nocturnas más predadas fueron el cárabo y la lechuza común, dos especies

abundantes en el área de estudio. Su frecuencia media fue de 2,5%, valor muy parecido al encontrado en Europa, que alcanza el valor del 2,2% (Lourenço et al., en prensa). El aporte energético de las rapaces nocturnas (2,4%), al igual que por las rapaces diurnas, es poco relevante. De estos resultados se concluye que: (a) la predación por parte del búho real sobre otros predadores es semejante a la observada en el resto de Europa, (b) la predación intragremio representa porcentajes de frecuencia y biomasa irrelevantes; y (c) cuando esta predación ocurre, incide sobre todo en especies que son particularmente abundantes en Doñana y/o lugares específicos en los que algunas especies de rapaces son muy abundantes.



Figura 3. Búho real con una presa (Meloncillo, *Herpestes ichneumon*). © Vincenzo Penteriani.



Figura 4. Pollo de Búho real con una presa (Rabilargo, *Cyanopica cooki*). © Vincenzo Penteriani.

Depredación selectiva hacia los individuos de peor condición física

La incidencia de depredación selectiva sobre las presas con algún tipo de anomalía se puede evaluar considerando aquellos huesos presentes en las egagrópilas que presenten malformaciones detectables tales como callos óseos, tumores, etc. En un estudio realizado en Almagro (Ciudad Real) se estimó que al menos el 18% de las aves capturadas presentaban algún tipo de anomalía ósea (Fernandez-Llario e Hidalgo de Trucios, 1995). Este porcentaje es superior al estimado en las aves no capturadas, lo que sugiere que los búhos reales podrían seleccionar durante la caza individuos con deformidades óseas que afectan a su movilidad e incrementen el éxito de la captura.

En los estudios realizados sobre depredación se ha asumido en general que los predadores realizan una selección sobre los individuos en peor condición física (Errington, 1946; Curio, 1976). Tales asunciones concuerdan bien con los clásicos modelos de la caza óptima, en los que se predice que los predadores maximizan la energía que gastan durante la caza seleccionando presas fáciles de cazar (Greene, 1986; Giraldeau y Caraco, 2000). El grado de selección de la presa se encuentra relacionada con la técnica de caza empleada por el predador (Kruuk, 1972; Schaller, 1967, 1972). Los predadores que realizan una caza de forma activa (capaces de seleccionar a sus presas a muy largas distancias, como es el caso de muchas especies pertenecientes a los cánidos y a los felinos) tienen más oportunidades para

seleccionar presas en peores condiciones físicas que los predadores que realizan la caza de modo pasivo, esperando el encuentro con la presa, como es el caso de los búhos. Este último grupo de predadores al acecho realizan una predación más azarosa, debido a la estocasticidad del encuentro con diferentes tipos de presa. Sin embargo, recientes estudios demuestran que el proceso de predación es más complejo de lo que antes se pensaba, debido a que es el resultado de la interacción de una gran cantidad de factores (tamaño de grupo, edad y sexo, así como el nivel de vigilancia de la presa, hábitat, entorno y las tácticas del predador). En este sentido, la simple dicotomía entre predadores activos y pasivos, así como la regla general de que los predadores predan sobre individuos en peores condiciones físicas no son reglas tan generales (Reich, 1981; Koivunen et al., 1996; FitzGibbon y Fanshawe, 1989; Rohner y Krebs, 1996; Husseman et al., 2003). Anteriores estudios demuestran que el grado en que los individuos en peores condiciones físicas son predados es un reflejo de la dificultad de capturar a la presa (Temple, 1987). Es decir, cuando una presa es fácil de capturar, los individuos de baja calidad serán predados en una proporción que será un reflejo de su presencia en la población.

El búho real es un predador que, junto al águila imperial, representa una de las rapaces europeas más especializada en el conejo (Delibes y Hiraldo, 1981; Penteriani et al., 2002, 2005). El búho real alcanza picos de máxima densidad en los hábitats mediterráneos en los que el conejo se encuentra ampliamente distribuido (Donazar, 1987). Recientemente (Penteriani et al., 2008) se ha podido demostrar como el búho real selecciona el conejo mediante señales visuales a través de la información que transmite la reflectancia del color blanco de la cola de los conejos. La reflectancia del blanco que caracteriza las colas de conejos está correlacionada con el índice de condición física de los mismos: las colas de los conejos capturados por búhos reales tuvieron una reflectancia menor que las colas de los conejos no capturados, siendo además de peor condición física. Por último, utilizando la información de búhos marcados con emisores, y la información disponible en relación a las técnicas de caza y el esfuerzo que el proceso conlleva, se ha podido mostrar como el búho, aún teniendo un esfuerzo de caza bajo, presenta una alta proporción de presas de baja calidad física. El radioseguimiento continuo de los individuos apoyó la idea de que los conejos representan una presa fácil en nuestra área de estudio. De hecho (Figura 5), se registraron: (a) cortos períodos de tiempo entre el comienzo de un evento de caza y la finalización del mismo con éxito (97 ± 63 min, con un rango de 35 y 378 min); (2) el tiempo que los individuos invirtieron en cazar fue corto respecto a la duración total de la noche ($17 \pm 12\%$, en un rango entre 3 y 79%).

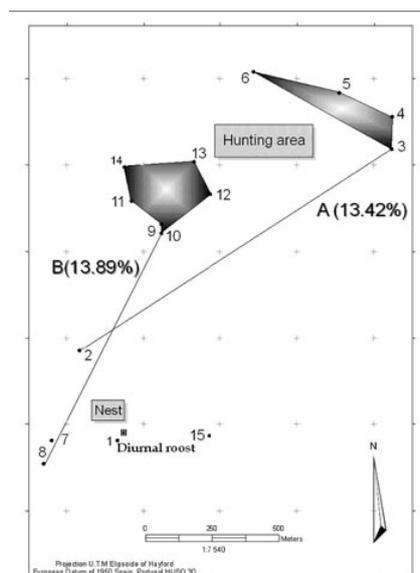


Figura 5. Movimientos realizados por un macho de búho a lo largo de la noche. Al cesar la actividad vocal del anochecer el individuo se dirige hacia se zona de campeo. A y B representan los bajos valores de tiempo invertidos en la caza.

El principal resultado de este estudio fue que, efectivamente, el búho real selecciona presas en baja condición física (como mostraron las comparaciones de reflectancia de las colas de los conejos encontrados en los nidos respecto a los niveles de las colas recogidas en el área de estudio), aún siendo la presa fácil de obtener (como mostraron los datos tomados a través del radioseguimiento). Esta es la primera evidencia de que un predador pasivo, con un esfuerzo de caza bajo, selecciona presas en peor condición física. Los individuos en baja condición física son más fáciles de preda que los normales. De hecho, niveles bajos de condición física pueden afectar las habilidades evasivas de los individuos (Norrdahl and Korpimäki, 1998; Murray, 2002; Wirsing et al., 2002). Como consecuencia, los predadores que seleccionan presas en baja condición física tienen mayor probabilidad de acabar el proceso de forma exitosa e invertir menos energía en llevar a cabo su propósito. Sin embargo, los beneficios de preda sobre individuos de baja condición física se ven reducidos cuando el predador tiene facilidad para capturar a la presa, cuando también los individuos más sanos son fáciles de cazar (Temple, 1987). El que el conejo represente una presa fácil para el búho, como muestran los datos de comportamiento registrados a través del radioseguimiento, son apoyados por los ritmos de actividad y el uso del espacio del lagomorfo en la Península Ibérica (Moreno et al., 1996), donde el número de predadores diurnos es mayor que los nocturnos. Como consecuencia, el riesgo de ser predados durante el día es mayor y los conejos (Villafuerte, 1994; Moreno et al., 1996): (1) prefieren alimentarse cerca de lugares protegidos durante las horas del día, y en zonas abiertas durante la noche, volviéndose más visibles y, por tanto, más vulnerables a los búhos; y (2) son más activos durante la noche que durante el día, aumentando su tasa de encuentro con los búhos.

Entonces, ¿por qué los búhos seleccionan presas, que son fáciles de cazar, en baja condición física? En teoría, el encontrar una mayor proporción de individuos en baja condición física podría ser el resultado de dos procesos (Temple, 1987). El primero, en el que los predadores no realizan una selección activa sobre sus presas, predando por igual a individuos en baja condición física e individuos normales, pero los ataques presentan una mayor tasa de éxito cuando el individuo es de peor calidad. El segundo proceso opera mediante la percepción de las presas en baja condición física, que presentan señales visuales que el predador puede detectar y asociar con una mayor facilidad de captura. En este sentido, obteniendo prácticamente los mismos resultados pero con menos costes, se satisface la teoría de la caza óptima. Greene (1986) resalta que los predadores pasivos son más propensos a cazar sobre individuos en baja condición física si determinadas señales visuales representan el principal factor que determina el ataque del predador. Los búhos no son percibidos por las presas en la mayoría de los casos y, en situaciones en las que la caza es fácil, no hay razones para pensar que el éxito en la predación sobre individuos en peor condición física podría ser la causa de la desproporción que hemos encontrado de estos individuos. Por el contrario, se podría lanzar la hipótesis de que las decisiones de caza del búho están guiadas por señales visuales. Aunque hay poca información disponible sobre señales visuales entre predador-presa, algunas evidencias indican que la señal blanca de la cola de los conejos desempeña un importante papel en la preferencia de los búhos. Trabajos empíricos, llevados a cabo tanto en mamíferos como en aves (Woodland et al., 1980) demuestran que existen señales por parte de las presas para indicar al predador que han sido percibidos (Hansson, 1991) o estas señales pueden informar al predador de que se encuentra en un estado saludable como para escapar (FitzGibbon y Fanshawe, 1989).

Apéndice: Lista de especies citadas en la dieta del búho real en España

Mamíferos: *Erinaceus europaeus*, *Atelerix algirus*, *Sorex coronarius*, *Crocidura russula*, *Lepus capensis*, *Oryctolagus cuniculus*, *Sciurus vulgaris*, *Clethrionomys glareolus*, *Arvicola sapidus*, *Neomys anomalus*, *Pitymys duodecimcostatus*, *Microtus agrestis*, *Apodemus sylvaticus*, *Mus musculus*, *Mus spretus*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus*, *Myotis myotis*, *Eliomys quercinus*, *Glis glis*, *Vulpes vulpes*, *Felis sp.*, *Canis familiaris*, *Herpestes ichneumon*, *Mustela nivalis*, *Martes foina*, *Bovidae sp.*

Aves: *Anser anser*, *Bubulcus ibis*, *Nycticorax nycticorax*, *Anas platyrhynchos*, *Anas crecca*, *Buteo buteo*, *Accipiter gentilis*, *Milvus migrans*, *Circaetus gallicus*, *Falco tinnunculus*, *Pernis apivorus*, *Circus aeruginosus*, *Circus pygargus*, *Alectoris rufa*, *Coturnix coturnix*, *Gallinula chloropus*, *Vanellus vanellus*, *Scolopax rusticola*, *Tringa sp.*, *Burhinus oedichnemus*, *Columba*

palumbus, Columba livia, Columba oenas, Columba oenas, Gallus gallus, Gallinago gallinago, Himantopus himantopus, Porphyrio porphyrio, Fulica atra, Streptopelia turtur, Otis tetrax, Cuculus canorus, Bubo bubo, Tyto alba, Asio otus, Asio flammeus, Otus stops, Athene noctua, Strix aluco, Caprimulgus sp., Apus apus, Coracias garrulus, Upupa epops, Galerida sp., Lullula arborea, Picus viridis, Monticola solitarius, Erithacus rubecula, Turdus merula, Turdus philomelos, Emberiza calandra, Miliaria calandria, Carduelis carduelis, Carduelis chloris, Fringilla coelebs, Coccothraustes Coccothraustes, Sturnus unicolor, Oriolus oriolus, Garrulus glandarius, Cyanopica cooki, Pica pica, Ptyonoprogne rupestris, Melanocorypha calandra, Phyrhacorax phyrhacorax, Corvus monedula, Corvus corone, Corvus corax.

Reptiles: *Mauremys leprosa, Podarcis hispanica, Psammodromus algirus, Timon lepidus.*

Anfibios: *Pelophylax perezii, Pelobates cultripes.*

Peces: *Chondrostoma toxostoma, Chondrostoma polylepis, Barbus barbus, Barbus bocagei.*

Invertebrados: *Cerambyx cerdo, Oryctes nasicornis, Lucanus cervus, Scarabeus sacer,*

Copris hispanus, Geotrupes sp., Mantis religiosa, Anacridium aegyptium, Akis sp., Butlus occitanus, Scolopendra sp., Scarites sp.

Reproducción

La época de reproducción del búho real comienza poco después de la dispersión de los jóvenes, aunque ya en septiembre y de forma más frecuente se escuchan los duetos vocales entre machos y hembras de una misma pareja o entre reproductores de territorios vecinos. Las primeras puestas registradas en las Península Ibérica tienen lugar en diciembre. Aunque esta especie normalmente realiza una puesta, Martínez et al. (2003) han señalado la posibilidad de una segunda puesta en base a la observación de dos puestas realizadas en un mismo lugar y espaciadas en un amplio intervalo de tiempo. Ortego (2004) señala un caso de posible doble puesta.

En Navarra la fecha de puesta desde 1980 hasta 1987 varió entre el 19 de enero y el 23 de marzo (media = 17 de febrero; n = 19 nidos; Donázar, 1989b).

Tampoco se puede excluir la posibilidad de que dos hembras realicen puestas en un mismo nido. Las puestas de reposición son muy frecuentes en esta especie, sobre todo si la primera puesta fracasa en las primeras semanas de incubación.

El búho real pone de 1 a 6 huevos (siendo lo más frecuentemente entre 2 y 4) en un intervalo de 1-2 días (o de 2 a 5 días) entre cada huevo. En Navarra el tamaño medio de puesta entre 1980 y 1987 fue 2,6 huevos (n= 5 nidos), con una frecuencia de huevos infértiles del 15% (Donázar, 1989b). En Cataluña el tamaño medio de puesta fue de 2,9 huevos (n= 8 nidos; Real, 1984; Real et al., 1985).



Figura 1. Pollos de 2 y 4 días de búho real. © Vincenzo Penteriani.

Las hembras comienzan la incubación con el primer huevo, de forma que la eclosión es asincrónica (Figura 1) (Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Penteriani, 1996). El período de incubación dura de 33 a 36 días y es llevado a cabo por la hembra. La hembra permanece con los pollos de forma casi continua en el nido hasta el primer mes de vida de los mismos,

momento en el que éstos ya son capaces de abandonar el nido si para ello no necesitan volar (Figura 2).



Figura 2. Hembra de búho real en el nido. © Vincenzo Penteriani.

El éxito reproductor es extremadamente variable, dependiendo en gran medida de la disponibilidad de su presa base, el conejo, o de otras presas que localmente lo puedan remplazar con éxito, como ratas y erizos. Al igual que otras muchas especies de rapaces, tanto diurnas como nocturnas, las lluvias fuertes y prolongadas pueden hacer que las hembras decidan abandonar la incubación o pueden acabar con la vida de los pollos de pocos días de vida. Las perturbaciones por parte del hombre pueden representar otra causa de fracaso en la reproducción. Las hembras prefieren abandonar el nido si son descubiertas, principalmente en las primeras semanas de incubación, realizando en la mayoría de los casos una segunda puesta entre una y tres semanas después del primer fracaso. De la misma forma, pollos de pocos días (todavía incapaces de termoregularse por la casi total ausencia de plumón) pueden morir rápidamente si la hembra abandona el nido durante varias horas. En Navarra a la mortalidad entre la eclosión de los huevos y el abandono del nido fue 5,7% entre 1980 y 1987 (Donázar, 1989b).

Tabla 1. Éxito reproductor del búho real en varias zonas de España. 1 – Número medio de pollos volados por nido. 2 – Número de nidos incluidos en el cálculo.

Zona	período	individuos1	n2	Referencia
Navarra	1980-1987	2,1	38	Donázar 1989b
Cataluña		1,6	11	Real 1984; Real et al. 1985
Murcia	1998-2004	2,6	31	Martínez et al., 1992; Martínez y Calvo, 2001

Casos probables de poligamia se han detectado en una población del Sierra Morena. En Murcia se ha descrito un caso de cría cooperativa poligínica en el que una segunda hembra ayudó en las cebas de pollos de otra hembra (Martínez et al., 2005),

La selección del lugar de nidificación se explica en la sección de hábitat.

Estructura y dinámica de poblaciones

En España, la madurez sexual la alcanza en el primer año de edad (Penteriani et al., datos propios).

La tasa de supervivencia del búho real en España es desconocida, al igual que en otros lugares. Se desconoce la longevidad media en España, aunque en otros lugares se ha estimado que la longevidad máxima en libertad es 21 años en base a 3.910 recuperaciones de individuos marcados (Møller, 2006). No hay otros datos disponibles sobre la demografía y

dinámica de poblaciones. Fuera del periodo reproductor se desconoce la proporción de sexos en España, la estructura de edades de la población y la supervivencia diferencial entre sexos y por edades.

La marcada variabilidad en los parámetros reproductivos entre territorios, los patrones relacionados al porcentaje de parejas que se reproducen con éxito cada año y la fidelidad a los diferentes sitios de cría que pueden detectarse dentro de cada población de búho real indican una marcada heterogeneidad espacial en la estructura de las poblaciones de esta especie (Penteriani et al., 2004). Esta heterogeneidad se manifiesta en que la diferencias de fecundidad entre territorios es menos marcada años buenos para la reproducción (ej. años con alta disponibilidad de presas y/o escasas precipitaciones lluviosas durante la época de la incubación y pollos nidícola). Esta característica, típica de las poblaciones de aves, se ve acentuada en el búho real por su fuerte dependencia con el alimento en los entornos próximos al territorio de cría, ya que los reproductores no suelen desplazarse largas distancias en busca de alimento. Esta movilidad limitada conlleva que áreas de cría lindantes o muy próximas presenten parámetros reproductivos muy diferentes si los recursos alimentarios de sus territorios son también de distinta calidad o cantidad.

Aunque otros factores diferentes de la calidad del hábitat, como es por ejemplo la calidad individual de los reproductores, pueden determinar las características demográficas de una población, existe una estrecha relación entre las características del entorno próximo a las áreas de cría y la productividad (Penteriani et al., 2002, 2004).

Esta heterogeneidad intrínseca en la estructura de las poblaciones de búho real puede tener importantes consecuencias en términos de genética de poblaciones y conservación. En una situación en la que los territorios de alta calidad son los que producen la mayoría de los jóvenes de una población, su contribución a la estructura genética de la población será mayor que la de aquellos territorios de baja calidad. Bajo este escenario, resulta crucial la identificación de ambos tipos de territorio para (a) preservar la alta fecundidad de las áreas de cría de alta calidad e (b) identificar aquellos factores que están determinando una menor calidad en las demás áreas de reproducción, con el objetivo de evaluar las posibles actuaciones necesarias para incrementar su calidad.

En situaciones de alta densidad, como es el caso de muchas poblaciones de búho real en la Península Ibérica, y debido tanto a las frecuentes interacciones entre reproductores como a la alta saturación de las áreas potencialmente idóneas para la cría (que determinan una fuerte competición tanto por los mejores territorios como para emparejarse), se pueden detectar reemplazos relativamente frecuentes de los individuos. Frecuentemente, estos se deben a una dispersión de reproductores entre territorios de cría diferentes, que en algunas ocasiones pueden venir acompañados de agresiones intraespecíficas (sobre todo entre machos).

Los patrones de dispersión de los jóvenes, caracterizados en general por una distancia media de dispersión de pocos kilómetros (Delgado et al., 2010), unido a la fuerte agresividad intraespecífica de los machos territoriales frente a las intrusiones, son otros de los factores que pueden regular y caracterizar la dinámica poblacional del búho real.

Interacciones

La frecuencia de otros predadores en la dieta del búho real se detallan en la sección Ecología trófica de esta enciclopedia. Se puede además resaltar que en un área de estudio del sur de España (Andalucía, Doñana, periodo 2005-2008; Lourenço, Delgado y Penteriani, datos no publicados), la frecuencia de otros predadores en la dieta del búho real representa un ejemplo muy interesante del porcentaje de predación intragremio típico de esta especie en un área en las que el búho real comparte sus áreas vitales con diferentes especies de predadores en situaciones de alta densidad. Nótese que el consumo de otros predadores supera el ámbito estricto de la alimentación y tiene una importancia especial en el ámbito de las interacciones ecológicas, debido a que de manera indirecta aumenta la disponibilidad de alimento al eliminar especies competidoras. No obstante la alta densidad de otros carnívoros, la predación intragremio ha presentado valores dentro de los normales observados en otras localidades en Europa. Los mamíferos predados fueron siempre cachorros, encontrándose entre ellos tres de zorro, uno de gato doméstico y dos de otros cánidos (zorro o perro). La frecuencia media de carnívoros fue de 0,4%, representando de media un aporte energético del 0,8%, que puede

considerarse prácticamente despreciable. Este valor se encuentra por debajo de la media de consumo de carnívoros por el búho real en Europa, que es de 0,8% (Lourenço et al., en prensa). En la dieta aparecieron también siete especies de rapaces diurnas, siendo entre las más frecuentes el milano negro, caracterizada por su alta abundancia en Doñana. La frecuencia media de rapaces diurnas fue de 2,7%, valor que está escasamente por encima de la media en Europa (1,1%). Las rapaces diurnas representaron un aporte energético de 5,0%, valor en general poco relevante, siendo como única excepción un territorio en el que las rapaces diurnas significaron el 19% de la biomasa ingerida.

Las rapaces nocturnas más depredadas en Doñana fueron el cárabo y la lechuza común, dos especies abundantes en el área de estudio. Su frecuencia media fue de 2,5%, valor muy parecido al encontrado en Europa, que alcanza el valor del 2,2%. El aporte energético de las rapaces nocturnas (2,4%), al igual que ya hemos comentado que ocurría con las rapaces diurnas, es poco relevante.

De estos resultados se puede concluir que: (a) la predación por parte del búho real sobre otros predadores no es muy diferente de la observada en el resto de Europa, (b) esta predación intragremio representa porcentajes de frecuencia y biomasa irrelevantes; y (c) cuando esta predación ocurre, incide sobre todo en especies que son particularmente abundantes y/o lugares específicos en los que algunas especies de rapaces son muy abundantes.

Otras especies de gran tamaño como águila perdicera (Real y Mañosa, 1990) y alimoche (Tella y Mañosa, 1993) han sido citadas como presas del búho real, aunque de manera muy puntual o anecdótica. Reducciones importantes en la disponibilidad de presas bases como el conejo pueden estar en el origen de este fenómeno (Tella y Mañosa, 1993), así como de un incremento repentino de la predación sobre otros predadores (Serrano, 2000). En otros casos la disminución de conejos no afectó a la composición de la dieta o a la predación sobre otras rapaces, aunque si lo hizo en la disminución de la productividad su inclusión en la dieta (Martínez y Calvo, 2001; Martínez y Zuberogoitia, 2001).

La presencia del búho real en una determinada área puede también tener efectos no letales sobre las demás especies de depredadores, alterando los patrones de distribución de las potenciales presas intragremio (Sergio et al., 2007).

Depredadores

No hay datos de depredación de adultos de búho real en España. Los casos de depredación de nidos de búho real por parte de otras especies son escasos. Esto se debe probablemente a que: (a) los casos de cría en el suelo (que potencialmente son los más expuestos al riesgo de depredación) están numéricamente limitados en zonas y hábitats específicos; y (b) la presencia constante de la hembra en el nido a lo largo de toda la incubación y del primer mes de desarrollo de los pollos reduce el riesgo de predación. Se han también registrados casos de predación sobre volantones de búho (Penteriani, 2006). Los predadores de huevos y pollos de búho real más frecuentes son el zorro y el tejón (Mysterud y Dunker, 1982). En Tarragona se han registrado cuatro casos de depredación por parte de zorros entre 1992 y 1995 sobre un total de 24 nidos de búho real (Solé, 2000). Las características de los nidos depredados (accesibilidad, poca profundidad, etc.) podrían explicar estos sucesos.

Parásitos e infecciones

Entre los parásitos más comunes en España se encuentran: *Leucocytozoon ziemanni*, un protozoo parásito de la sangre y el único *Leucocytozoon* registrado en rapaces nocturnas (Ortego et al., 2007), *Carnus haemapterus*, un insecto externo y *Rhipicephalus* sp., una garrapata (Ortego y Espada, 2007). En Portugal se han citado las garrapatas *Hyalomma marginatum*, *H. lusitanicum*, *Ixodes canisuga*, *Rhipicephalus sanguineus*, *R. turanicus* and *R. pusillus* (Silva et al., 2001).

Los búhos con una mayor presencia de parásitos suelen estar próximos a hábitats forestales húmedos y ríos, lo que permite que muchos endo- y ectoparásitos utilicen el agua para desarrollar parte de su ciclo vital.

En las infecciones oculares del búho real se ha descrito la presencia de hongos del género *Fusarium* Fusarium (González-Alonso-Alegre et al., 2006).

Actividad

Especie crepuscular y nocturna, aunque puede estar activa a lo largo del día. En primavera caza ocasionalmente a lo largo de toda la tarde y temprano por la mañana, por la necesidad de aportar alimento a los jóvenes. Algunos individuos han sido observados dándose baños de sol para secarse después de lluvias nocturnas. Tanto los adultos como los pollos pueden tener actividad vocal diurna a cualquier hora del día (Penteriani et al., 2000). Las actividades como el canto y la defensa del nido no están restringida a las horas nocturnas, aunque los ritmos diurnos de actividad han sido registrados principalmente en invierno, cuando a menudo las condiciones de luz son reducidas por el mal tiempo o por ser el período en que los reproductores tienen un estado particular de agitación y en particular cerca del momento de la puesta. También se ha observado a los reproductores alimentando a los pollos a la luz del día en España y otros países de Europa (Blondel y Badan, 1976; Mysterud y Dunker 1982).

Los búhos reales reproductores presentan un patrón de movimiento bien definido tanto a lo largo del año como de la noche. Si representamos las distancias entre desplazamientos sucesivos (Figura 1) se puede observar como, a pesar de existir una fuerte variación individual, durante el período de pre-incubación los individuos se mueven generalmente distancias cortas (341 ± 215 m). El período de pre-incubación se caracteriza por la existencia de un estrecho vínculo entre los miembros de una pareja, contacto que suelen realizar los reproductores en los alrededores de lo que, posteriormente, será elegido como sitio de nidificación. Por el contrario, durante los períodos en los que tienen lugar los cuidados parentales (es decir, cuando los pollos todavía están en el nido y cuando ya son volantones), los reproductores realizan desplazamientos de mayores distancias (533 ± 428 m y 483 ± 252 m, respectivamente), comportamiento posiblemente asociado a la necesidad de tener que buscar alimento para los pollos. En el período de incubación las distancias suelen disminuir (241 ± 173 m), correspondiendo este período con aquel en el que las hembras están siempre en el nido y el macho en general no se aleja grandes distancias de ella.

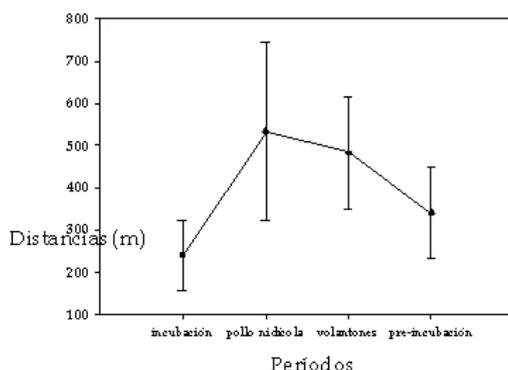


Figura 1. Distancia (m) entre pasos sucesivos de los adultos reproductores en los diferentes períodos del ciclo de vida del búho real. La duración de los períodos no es homogénea y el intervalo representa el intervalo de confianza 95%.

Si disminuimos la escala de tiempo y nos centramos en los patrones de movimiento realizados por los búho reales reproductores a lo largo de la noche, observamos que se caracteriza por la presencia de dos picos de máxima actividad en el que los individuos realizan los desplazamientos de mayores distancias entre pasos sucesivos a lo largo de la noche (Figura 2). Estos dos picos corresponden con el anochecer (1464 ± 1027 m) y el amanecer (351 ± 231 m). Al anochecer, cuando comienza el período de actividad de los búhos, los reproductores suelen moverse por las vecindades de su nido. En ese momento los individuos invierten más

tiempo en comunicarse (actividad vocal) que en moverse. Transcurridos esos primeros momentos de intensa actividad vocal, los individuos suelen desplazarse a sus áreas de campeo para cazar. Son los desplazamientos a esas zonas lo que conlleva que las distancias sean máximas (Figura 2). Una vez en las áreas de caza, los desplazamientos se caracterizan por ser de nuevo más cortos, movimientos característicos de la estrategia de cazar utilizada por los búhos reales. El búho real es un predador “a la espera” (Penteriani et al., 2008), es decir, no es un cazador activo que seleccione a sus presas a distancias muy largas. Por tanto, los individuos suelen realizar cortos desplazamientos, de unos posaderos a otros hasta conseguir su presa. Justo antes del amanecer, los individuos vuelven generalmente a su posadero diurno, que en general suele localizarse en las vecindades de su nido. Y ese desplazamiento de regreso es el que hace que al amanecer vuelvan a aumentar las distancias de los desplazamientos (Figura 2).

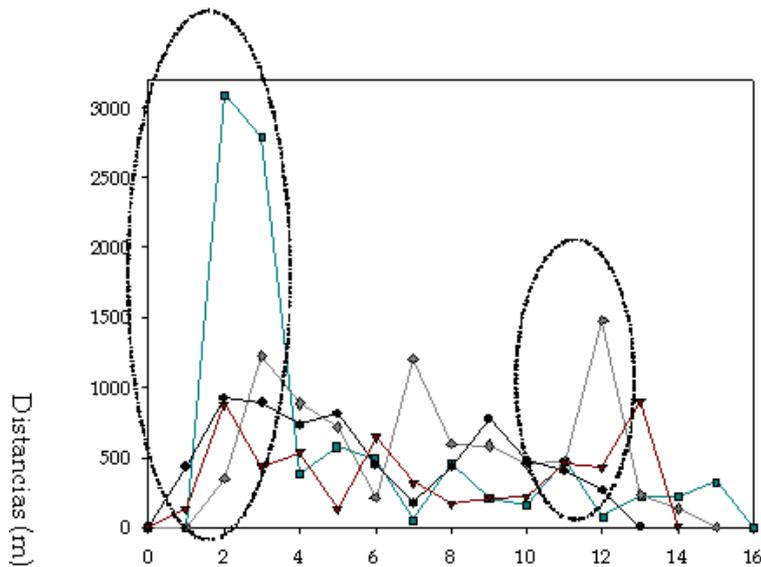


Figura 2. Distancias (m) entre pasos sucesivos de cuatro adultos reproductores a lo largo de las horas que conforman la noche. La hora cero corresponde con una hora antes del anochecer y el último bloque horario con una hora después del amanecer (Penteriani et al., 2008).

Uniando las dos escalas temporales anteriormente mencionadas, durante la noche y a lo largo del año, podemos tener una visión general de los patrones de movimiento de los reproductores de búho real.

El nido constituye uno de los elementos esenciales para una especie sedentaria y territorial, como es el caso del búho real. Los búhos reproductores no se desplazan grandes distancias respecto al mismo y concentran sus actividades en las vecindades de su lugar de nidificación.

En la Figura 3 se representa un ejemplo de los patrones de movimiento de un macho reproductor. Se puede observar como este individuo realizó desplazamientos mayores durante las fases de cuidados parentales, permaneciendo más cerca del nido durante la época de la incubación. Además, estos movimientos muestran dos picos de desplazamientos de larga distancia en las horas más próximas al anochecer y amanecer, dos de los momentos de caza más típicos de esta especie.

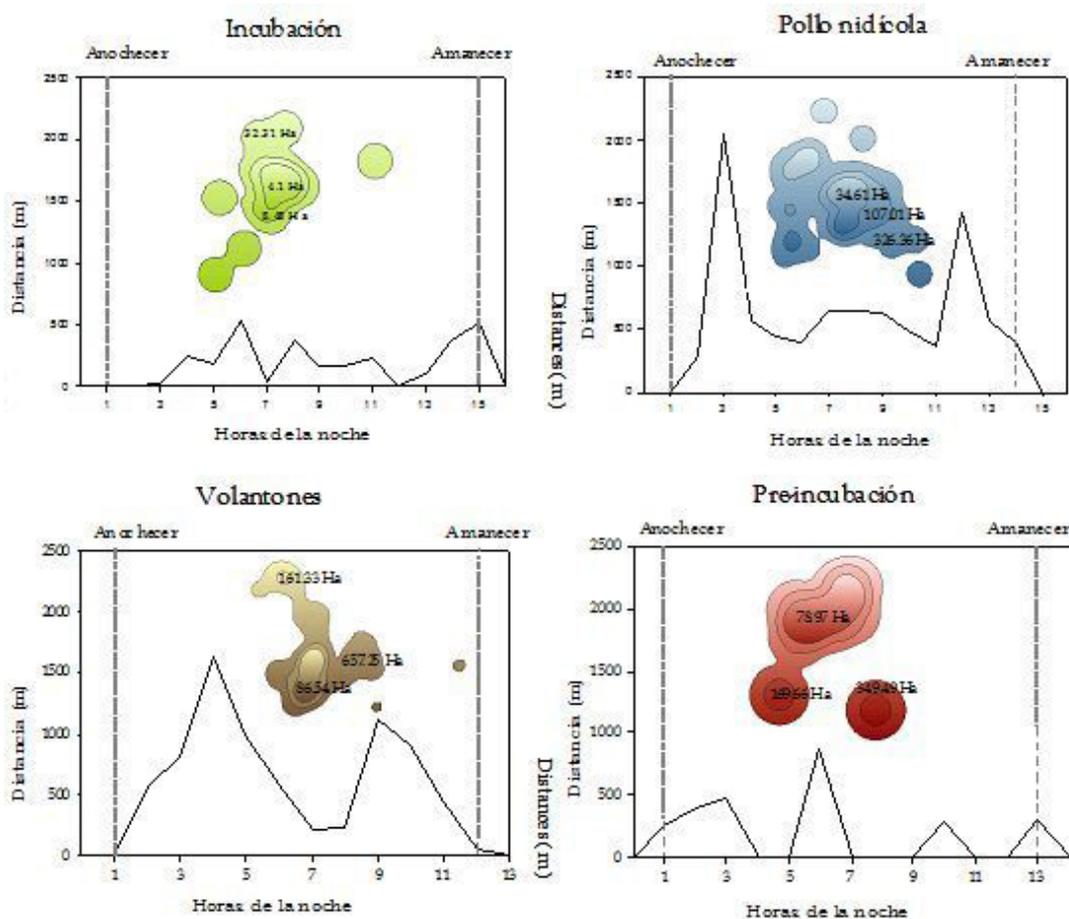


Figura 3. Patrones de movimiento de un macho reproductor. Aunque previamente hemos visto como durante el período de incubación los búhos suelen realizar pequeños desplazamientos, se observó como este individuo alcanzó las mayores distancias en esta fase de su ciclo biológico (hasta 6.000 m desde el nido). Este comportamiento, aparentemente anómalo, puede explicarse debido al fracaso reproductivo de esta pareja. En general, este macho siguió un comportamiento similar al de otros reproductores de búho real en el período no reproductivo, realizando un mayor número de movimientos y a mayores distancias durante los períodos en los que tendría que haber llevado a cabo los cuidados parentales. Merece la pena resaltar el hecho de que durante estos períodos (cuando los pollos están en el nido y cuando los mismos ya son volantones) las distancias que recorrió el reproductor se encontraron repartidas de forma más homogénea a lo largo de toda la noche que en los períodos correspondientes a la pre-incubación e incubación. El dominio vital con una probabilidad del 95% está representado por el área interna y el dominio vital con una probabilidad del 50% está representado por el área incluida en la línea externa de cada subfigura (Penteriani et al., datos no publicados)

El alejamiento del nido es mayor en búhos macho que en hembras cuando los pollos están en la fase de volantones (1.520 ± 134 m), que es la última fase reproductiva previa a la independencia de los pollos y en la que requieren menos cuidados parentales (Figura 4). Las hembras permanecen generalmente más cerca del nido (pre-incubación: 429 ± 347 m; volantones: 379 ± 741 m), realizando desplazamientos de pocas centenas de metros respecto al mismo (Figura 5).

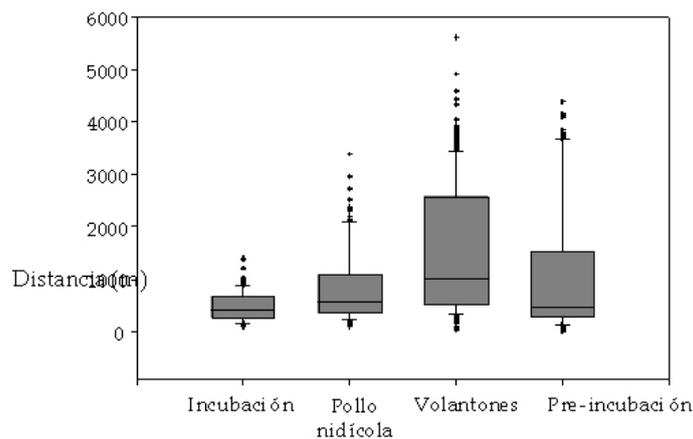


Figura 4. Distancia (m) de los machos reproductores al nido en cada uno de los períodos de su ciclo de vida (Penteriani et al., 2008).

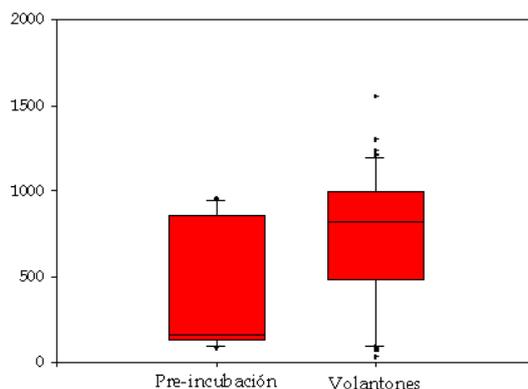


Figura 5. Distancia (m) de las hembras reproductoras al nido en cada uno de los períodos de su ciclo de vida.

Dominio vital

Los dominios vitales son aquellas áreas que los animales explotan día a día, realizando en ellas las actividades necesarias para obtener los elementos esenciales para su supervivencia. Son áreas que en muchas ocasiones engloban espacios que los animales sólo utilizan para desplazarse de un lado a otro de su dominio vital, generalmente como consecuencia de la distribución parcheada de los recursos. Suelen ser grandes extensiones difíciles de defender en su totalidad (Maher and Lott, 1995).

El tamaño de los dominios vitales de los reproductores de búho real cambia a lo largo de su ciclo de vida (Figura 5), mostrando un patrón similar a los comentados anteriormente para los movimientos. Los búhos reproductores utilizan dominios vitales de menor tamaño en los períodos en los que existe un contacto más estrecho entre los miembros de la pareja: pre-incubación (machos: 95 ± 64 ha; hembras: $18,94$ ha) e incubación (machos: 62 ± 39 ha; Figura 6), aumentando considerablemente el área total utilizada en las demás fases del ciclo biológico, especialmente en el período de volantones (machos: 123 ± 125 ha; hembras: 67 ± 66 ha). Los dominios vitales de las hembras son en general de menor tamaño que el de los machos. Las hembras parecen restringir sus dominios vitales a los alrededores del nido.

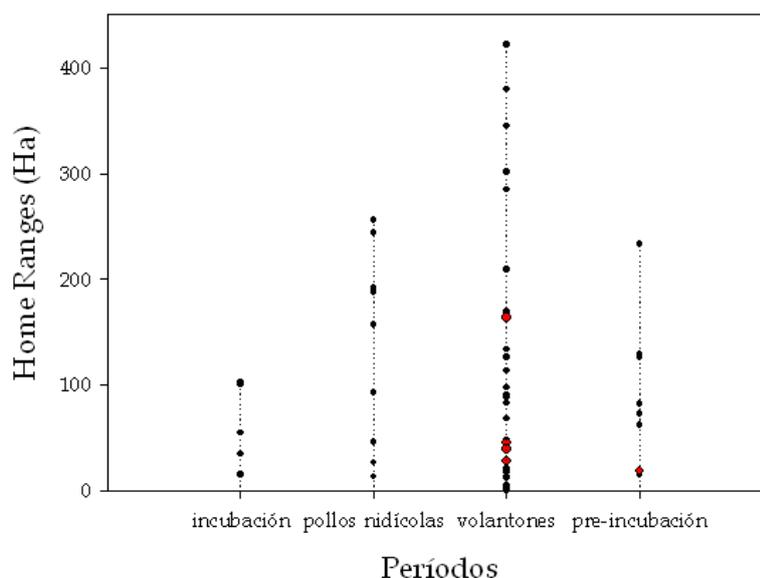


Figura 6. Dominios vitales (ha) de los adultos reproductores en cada uno de los períodos de su ciclo de vida. Los puntos negros representan los dominios vitales de los machos, y los puntos rojos representan el de las hembras. Dominios vitales calculados según el método del mínimo polígono convexo (Penteriani et al., 2008).

Nos parece importante mencionar el hecho de que el dominio vital puede presentar dos regiones claramente diferenciadas a partir de la fase de volantones y durante la pre-incubación. Esta discontinuidad en el dominio vital puede estar provocada por las excursiones esporádicas realizadas por el macho después del fracaso de la puesta. En general, los reproductores presentaron un dominio vital más continuo durante la época de pre-incubación e incubación, dominios vitales homogéneos que parecen ser especialmente propios en el caso de las hembras.

Comportamiento social

La demarcación del territorio de cría es tarea principal del macho y en Andalucía vuelve a ser intensa a final de verano – principio del otoño, tras empezar los jóvenes la dispersión (Penteriani, 1996; Penteriani, 2002; Delgado y Penteriani, 2007). Es generalmente el macho el que prepara y enseña los nidos a la hembra, antes de que sea elegido para la reproducción (para estudios en otros lugares de Europa véase también Blondel y Badan, 1976; Frey, 1973; Olsson, 1979). Los nidos pueden ser preparados con un mes de antelación a la puesta. Las hembras tienen un papel exclusivo en la incubación y dominante en las tareas de cría en el nido, siendo el macho el encargado de cazar y cebar a la hembra, quien posteriormente cebará a los pollos.

Sin datos disponibles de la selección sexual o cortejo en España. Las parejas son estables, aunque en situaciones de alta densidad se han registrado casos de divorcios, bigamia e intrusiones de machos en territorios vecinos con la consecuente eliminación del macho originario para poder criar con la hembra (este comportamiento parece ser estar asociado a aquellos machos que se han quedado sin pareja en su territorio original de cría). La cópula, frecuente tanto al crepúsculo como a lo largo de la noche, suele realizarse en un posadero cerca del nido. No es estrictamente limitada al período de pre-incubación: las cópulas pueden llevarse a cabo varios meses antes de la puesta, así como durante los períodos de pollos nidícolas y volantones (para observaciones en otros lugares de Europa véase también Cugnasse 1983). En los períodos previos a la pre-incubación, las cópulas en Andalucía son más frecuentes y generalmente acompañadas de duetos vocales entre machos y hembras (Penteriani, 2002). En este período es general observar al macho cantando en los alrededores

del nido junto a la hembra. A menudo estas interacciones vocales preceden a las cópulas, después de las que las hembras suelen quedarse cerca del nido mientras los machos se dirigen hacia las áreas de caza (Penteriani, 1996; 2002).

El tiempo de permanencia de los pollos en el nido es muy variable, dependiendo principalmente de la posición y altura a la que el mismo se encuentre. En aquellos nidos localizados en el suelo, en los que no es necesario un gran desarrollo de las alas para poder empezar a realizar pequeños vuelos (como es el caso de cavidades en cortados de escasa altura), el tiempo de permanencia suele comprender poco más de un mes (entre 35 y 45 días aproximadamente). Una vez en la fase de volantones, los movimientos de los jóvenes, así como su distancia respecto al nido y entre los hermanos, van aumentando con la edad (Delgado et al., 2009). Al principio de la fase de volantones, los pollos realizan desplazamientos en general de distancias cortas, distancias limitadas por sus características físicas. Al principio de esta etapa: (a) las primarias y secundarias sólo se han desarrollado el 80% y 40%, respectivamente; (b) las secundarias sólo han alcanzado entre 7-8 cm; y (c) las plumas cobertoras sólo han empezado a emerger (Penteriani et al., 2005). Desde que los pollos abandonan el nido, los desplazamientos van siendo progresivamente cada vez a mayores distancias, desde los primeros días después de salir del nido (344 ± 32 m) hasta pocos días antes del inicio de la dispersión (734 ± 161 m). A lo largo de esta fase de dependencia de los padres, las distancias al nido también van aumentando con la edad, pasando de poco más de 300 m a más de 1 km. Los volantones muestran patrones de agregación por sexo: en las primeras semanas los jóvenes están casi siempre muy cerca entre ellos, independientemente de su sexo (197 ± 30 m). Aunque la distancia entre hermanos va aumentando con el tiempo, los individuos que suelen localizarse más cerca son en primer lugar aquellos de sexo diferente (238 ± 31 m), luego individuos machos (290 ± 19 m) y por último y alcanzando las distancias mayores se encuentran las hembras (310 ± 25 m). Poco antes del comienzo de la dispersión, esta unidad familiar se vuelve más laxa, encontrándose los jóvenes distanciados aproximadamente unos 600 m (± 149 m). El área prospectada alrededor del nido también aumenta a lo largo de esta etapa pre-dispersiva, pasando a ser de 0.2 ± 0.1 km² en los primeros días tras dejar el nido a un máximo de 0.9 ± 0.3 km² días antes de la dispersión. La dispersión empieza aproximadamente a los 170 días (± 20.5 días, rango = 131–232 días; Delgado y Penteriani, 2008).

Por cuanto parece ser un fenómeno poco frecuente, en algunos casos los volantones han sido observado hacer intrusiones de carácter permanentes (los volantones nunca han vuelto a su área natal) en uno de las áreas de cría vecinas, siendo perfectamente adoptados y aceptado por los nuevos padres y su progenie (Penteriani y Delgado, 2008a).



Figura 7. Macho adulto mostrando la mancha blanca de la garganta. © Vincenzo Penteriani.

La comunicación visual juega un papel muy importante en esta especie, también durante la noche gracias a la luz reflejada por la luna (Penteriani et al., 2010), en las que es más frecuente emitir señales visuales. El blanco de algunas plumas es una señal que los búhos reales emplean en: (a) las relaciones intersexuales (por ejemplo en enfrentamiento territoriales)

y procesos relacionados con la selección sexual (Penteriani et al., 2006a; 2006b; 2009); (b) la comunicaciones padre-hijo (Penteriani et al., 2007), donde en función de las características de las señales emitidas por los jóvenes los padres determinan la inversión que realizar en ellos. También parece existir una 'comunicación visual' en la relación predador-presa, en particular entre el conejo (la presa principal del búho real en España) y los búhos (Penteriani et al., 2008). Por último, el blanco de las heces y el brillo de las plumas de algunas presas también parece ser utilizados por el búho real como señales visuales relacionadas con la ocupación de un sitio de cría por parte de una pareja (Penteriani y Delgado, 2008b).

Bibliografía

- BirdLife International. (2004). *Birds in Europe: population, estimates, trends and conservation status*. Cambridge, UK.
- BirdLife International. (2010). *Bubo bubo*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. <www.iucnredlist.org>.
- Birdlife International/EBCC. (2000). *European Bird populations: estimates and trends*. Birdlife International Series nº 10. Cambridge. U.K.
- Blasco-Zumeta, J. (2009). Búho real (*Bubo bubo*). En: *Atlas de Identificación de las Aves de Aragón*. Ibercaja, Zaragoza. http://www.ibercajalav.net/img/268_Bubo_bubo.pdf
- Blondel, J, Badan, O. (1976). La biologie du Hibou grand-duc en Provence. *Nos Oiseaux*, 33: 189-219.
- Boano, G., Bricchetti, P. (1989). Proposta di una classificazione corologica degli Uccelli italiani. Non Passeriformi. *Riv. Ital. Orn.*, 59: 141-158.
- Carrascal, L. M., Weykman, S., Palomino, D., Lobo, J. M., Díaz, L. (2005). Búho real (*Bubo bubo*). En: *Atlas Virtual de las Aves Terrestres de España*. Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales – CSIC y Sociedad Española de Ornitología. SEO/BirdLife. Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/aves/atlas/pdf/bubbub.pdf>
- Clavell, J., Copete, J. L., Gutiérrez, R., de Juana, E., Lorenzo, J. A. (2005). *Lista de las aves de España*. Sociedad Española de Ornitología / BirdLife. Madrid. http://www.seo.org/media/docs/Lista_Aves_multilingue.pdf
- Colwell, R. K. (2009). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8.2. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cramp, S. (1985). *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol. IV. Terns to Woodspeckers. Oxford University Press, Oxford.
- Cugnasse, J. M. (1983). Contribution à l'étude du Hibou grand-duc, *Bubo bubo*, dans le Massif Central de 1974 à 1983. *Nos Oiseaux*, 37: 117-128.
- De Juana, E. (1980). *Atlas Ornitológico de la Rioja*. Instituto de Estudios Riojanos, Logroño. 661 págs.
- Delgado, M. M., Penteriani, V. (2004). Gender determination of Eurasian Eagle-Owls (*Bubo bubo*) by morphology. *J. Raptor Res.*, 38: 375-377.
- Delgado, M. M., Penteriani, V. (2007). Vocal behaviour and neighbour spatial arrangement during vocal displays in eagle owls (*Bubo bubo*). *J. Zool. (Lond.)*, 271: 3-10.
- Delgado, M. M., Penteriani, V. (2008). Behavioral states help translate dispersal movements into spatial distribution patterns of floaters. *Am. Nat.*, 172: 475-485.
- Delgado, M. M., Penteriani, V., Nams, V. O. (2009a). How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case study with Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ardea*, 97: 7-15.

- Delgado, M. M., Penteriani, V., Nams, V. O., Campioni L. (2009b). Changes of movement patterns from early dispersal to settlement. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 64: 35-43.
- Delgado, M. M., Penteriani, V., Revilla, E., Nams, V. O. (2010). The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *J. Anim. Ecol.*, 79: 620-632.
- Delibes, M., Hiraldo, F. (1981). The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. Pp. 614-622. En: Myers, K., MacInnes, C.D. (Eds.). *Proceedings of the World Lagomorph Conference*. Guelph University Press, Guelph, Ontario.
- Donázar, J.A. (1987). Geographic variations in the diet of the eagle owls in western Mediterranean Europe. Pp. 220-224. En: Nero, R.W., Clark, R.J., Knapton, R.J., Hamre, R.H. (Eds.). *Biology and conservation of northern forest owl: symposium proceedings*. General Technical Report RM-142. USDA, Forest Service, Fort Collins, USA.
- Donázar, J. A. (1988). Selección del hábitat de nidificación por el Búho Real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola*, 35: 233-245.
- Donázar, J. A., (1989a). Variaciones geográficas y estacionales en la dieta del Búho Real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola*, 36: 25-36.
- Donázar, J. A. (1989b). Fecha de puesta y tasas reproductoras del Búho real (*bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola*, 36: 226-230.
- Donázar, J. A., Castián, E. (1989). Predación del Búho Real *Bubo bubo* sobre la perdiz roja *Alectoris rufa*. Selección de edad y sexo. *Doñana Acta Vertebr.*, 16: 219-225.
- Donázar, J. A., Ceballos, O. (1988). Sur l'alimentation du hibou grand duc (*Bubo bubo*) dans une localité de la haute montagne pyreneenne espagnole. *Alauda*, 56: 274-276.
- Donázar, J. A., Ceballos, O. (1989). Selective predation by Eagle Owls *Bubo bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: Age and sex preferences. *Ornis Scand.*, 20: 117-122.
- Curio, E. (1976). *The ethology of predation*. Springer-Verlag, New York.
- Epifanio, J. C., Novegil, A., Novegil, A., González, J. (2006). Primeros datos sobre la biología del búho real en Galicia. *Quercus*, 240: 8-13.
- Errington, P.L. (1946). Predation and vertebrate populations. *Q. Rev. Biol.*, 21: 221-245.
- Faus, J. M. (1985). Atlas de las aves nidificantes de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa. Pp. 101-267. En: *Atlas de los vertebrados Continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa (excepto Chiroptera)*. Gobierno Vasco, Bilbao.
- Fernández, J. M. (1993). Censo y distribución del Búho real (*Bubo bubo* L.) en Álava. *Est. Mus. Cienc. Nat. de Álava*, 8: 231-235.
- Fernández, J. M., Pinedo, X. (1996). Un cas de predation du grand-duc d'Europe *Bubo bubo* sur une ecrevisse rouge de Louisiane *Procambarus clarkii* (Crustacea Decapoda). *Alauda*, 64 (4): 396.
- Fernández-Llario, P., Hidalgo de Trucios, S. J. (1995). Importancia de presas con limitaciones físicas en la dieta del búho real, *Bubo bubo*. *Ardeola*, 42: 205-207.
- FitzGibbon, C. D., Fanshawe, J. H. (1989). The condition and age of Thomson's gazelles killed by cheetahs and wild dogs. *J. Zool. (Lond.)*, 218: 99-107.
- Frey, H. (1973). Zur Okologie niederosterreichischer Uhupopulationen. *Egretta*, 16: 1-68.
- García-Fernández, A. J., Motas-Guzmán, M., Navas, I., María-Mojica, P., Luna, A., Sánchez-García, J. A. (1997). Environmental exposure and distribution of lead in four species of raptors in southeastern Spain. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 33 (1): 76-82.
- Giraldeau, L. A., Caraco, T. (2000). *Social foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New York.

- Gómez-Ramírez, P., Martínez-López, E., Calvo, J. F., Botella, F., Sánchez-Zapata, J. A., García-Fernández, A. J. (2008). Influencia espacio-temporal de la exposición a insecticidas organoclorados en pollos de búho real (*bubo bubo*). *Rev. Toxicol.*, 24: 137-137.
- González, J. L., Lobón-Cerviá, J., González, L. M., Palacios, F. (1980). Datos sobre la evolución de la mortalidad no natural del búho real (*Bubo bubo* L., 1758) en España durante el periodo 1972-1980. *Bol. Estación Central Ecol.*, 9: 63-66.
- González-Alonso-Alegre, E. M., Rodríguez-Álvarez, A., Del Asua, M. D. R., Martínez-Nevado, E., Talavera-Cañete, C., Paya-Vicens, M. J. (2006). Mycotic blepharitis associated with *Fusarium* species in a Eurasian eagle owl (*Bubo bubo hispanus*). *Veterinary Record*, 159: 720-721.
- Greene, C. H. (1986). Patterns of prey selection: implications of predator foraging tactics. *Am. Nat.*, 128: 824-839.
- Hansson, O. (1991). Pursuit deterrent signals: communication between prey and predators. *Trends Ecol. Evol.*, 6: 325-329.
- Hernández, M. (1989). Mortalidad del búho real en España. *Quercus*, 40: 24-25.
- Herrera, C. M., Hiraldo, F. (1976). Food-niche and trophic relationship among European owls. *Ornis Scand.*, 7: 29-41.
- Hiraldo, F., Andrada, J., Parreno, F. F. (1975). Diet of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. *Doñana Acta Vertebr.*, 2: 161-177.
- Hiraldo, F., Parreno, F. F., Andrada, V., Amores, F. (1976). Variations in the food habits of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Doñana Acta Vertebr.*, 3: 137-156.
- Husseman, J. S., Murray, D. L., Power, G., Mack, C., Wenger, C. R., Quigley, H. (2003). Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, 101: 591-601.
- Hooge, P. (2000). *Animal Movement Analysis v. 2.04 ArcView Extension*. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division, Glacier Bay Research Center, Alaska.
- Jiménez-Valverde, A., Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev. Ibérica Aracnol.*, 8: 151-161.
- Koivunen, V., Korpimäki, E., Hakkarainen, H., Norrdahl, K. (1996). Prey choice of Tengmalm's owls (*Aegolius funereus*): preference for substandard individuals? *Can. J. Zool.*, 74: 816-823.
- Kruuk, H. (1972). *The spotted hyaena*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lepage, D. (2009). AviBase: the world bird database. BirdLife International. <http://avibase.bsc-eoc.org/species.jsp?lang=ES>
- Lourenco, R. (2006). The food habits of Eurasian eagle-owls in Southern Portugal. *Journal of Raptor Research*, 40 (4): 297-300.
- Lourenço, R., Santos, S., Rabaça, J. E., Penteriani, V. (en prensa). Patterns in superpredation by four large raptors in Europe. *Popul. Ecol.*
- Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) (2004). *Libro Rojo de Las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad - Seo/BirdLife, Madrid.
- Maher, C. R., Lott, D. F. (1995). Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.*, 49: 1581-1597.
- Martínez, J. E., Calvo, J. F. (2000). Selección de hábitat de nidificación por el Búho Real *Bubo bubo* en ambientes mediterráneos semiáridos. *Ardeola*, 47: 215-220.
- Martínez, J. E., Calvo, J. F. (2001). Diet and breeding success of Eagle Owl in Southeastern Spain: effect of Rabbit Haemorrhagic Disease. *J. Raptor Res.*, 35: 259-262.

- Martínez, J. E., Gil, F., Zuberogoitia, I., Martínez, J. A. (2005). First record of cooperative nesting in the eagle owl *bubo bubo*. *Ardeola*, 52: 351-353.
- Martínez, J. A., Izquierdo, A., Izquierdo, J. J., López, G. (1996). Causas de mortalidad de las rapaces nocturnas en la Comunidad Valenciana. *Quercus*, 126: 18-19.
- Martínez, J. A., Mañosa, S., Zuberogoitia, I., Calvo, J. F., Martínez, J. E. (2006). How to manage human-induced mortality in the eagle owl *Bubo bubo*. *Bird Conservation International*, 16 (3): 265-278.
- Martínez, J. A., Martínez, J. E., Pérez, E., Zuberogoitia, I., Izquierdo, A. (2003). Possible first record of multiple brooding of the Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ardeola*, 50: 77-79.
- Martínez, J. E., Sánchez, M. A., Carmona, D., Sánchez, J. A., Ortuño, A., Martínez, R. (1992). The ecology and conservation of Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Murcia, southeast Spain. Pp. 84-88. En: Galbraith, C. A., Taylor, I. R., Percival, S. (eds.). *The Ecology and conservation of European owls*. Nature Conservation no. 5, UK.
- Martínez, J. A., Serrano, D., Zuberogoitia, I. (2003). Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography*, 26: 21-28.
- Martínez, J. A., Zuberogoitia, I. (2001). The response of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *J. Ornithol.*, 142: 204-211.
- Martínez, J. A., Zuberogoitia, I. (2002). Factors affecting the vocal behaviour of Eagles Owls *Bubo bubo*: Effects of sex and territorial status. *Ardeola*, 49: 1-9.
- Martínez, J. A., Zuberogoitia, I. (2003). Factors affecting the vocal behaviour of eagle owls *Bubo bubo*: effects of season, density and territory quality. *Ardeola*, 50 (2): 255-258.
- Martínez-Climent, J. A., Zuberogoitia, I. (2003). Buho real (*Bubo bubo*). Pp. 316-317. En: Martí, R., del Moral, J.C. (Ed.). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Martínez, J. A., Zuberogoitia, I., Alonso, R. (2002). *Rapaces Nocturnas. Guía para la determinación de la edad y el sexo en las estrigiformes ibéricas*. Monticola Ediciones, Madrid. <http://www.brinzal.org/guiarapacesnocturnas.html>
- Mateo, R., Taggart, M., Meharg, A. A. (2003). Lead and arsenic in bones of birds of prey from Spain. *Environmental Pollution*, 126 (1): 107-114.
- Mikkola, H. (1983). *Owls of Europe*. T. & A. D. Poyser, Calton.
- Moleón, M., Bautista, J., Garrido, J. R., Martín-Jaramillo, J., Ávila, E., Madero, A. (2007). Correcting power lines in dispersal areas of Bonelli's eagle: Potential positive effects on the raptor community. *Ardeola*, 54: 319-325.
- Møller, A. P. (2006). Sociality, age at first reproduction and senescence: comparative analyses of birds. *J. Evol. Biology*, 19: 682-689.
- Moreno, S., Villafuerte, R., Delibes, M. (1996). Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Can. J. Zool.*, 74: 1656-1660.
- Murray, D. L. (2002). Differential body condition and vulnerability to predation in snowshoe hares. *J. Anim. Ecol.*, 71: 614-625.
- Mysterud, I., Dunker, H. (1982). *Food and nesting ecology of the eagle owl, Bubo bubo (L.) in four neighbouring territories in Southern Norway*. Swedish Wildlife Research, Viltrevy, 12, 3.
- Norrdahl, K., Korpimäki, E. (1998). Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology*, 79: 226-232.
- Olsson, V. (1979). *Studies on a population of eagle owls, Bubo bubo, in southwest Sweden*. Swedish Wildlife Research, Viltrevy, 11.

- Ortas, J. (2005). *Chicks at nest*. En: *The Internet Bird Collection*. Lynx edicions, Bellaterra, Barcelona. <http://ibc.lynxeds.com/video/eurasian-eagle-owl-bubo-bubo/chicks-nest>
- Ortego, J. (2004). A possible case of double brooding of eagle-owls (*Bubo bubo*) in Spain. *Journal of Raptor Research*, 38 (4): 378-379.
- Ortego, J. (2007). Consequences of Eagle Owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. *Ornis Fennica*, 84: 78-90.
- Ortego, J., Díaz, M. (2004). Habitat preference models for nesting Eagle Owls *Bubo bubo* in central Spain: how much can be inferred from changes with spatial scale. *Ardeola*, 51: 385–394.
- Ortego, J., Espada, F. (2007). Ecological factors influencing disease risk in Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ibis*, 149: 386-395.
- Ortego, J., Espada, F., Baquero, R. A. (2007) Ecology of parasitism of nestling Eurasian Eagle-Owls (*Bubo Bubo*) by *Leucocytozoon ziemanni*. *J. Raptor Res.*, 41: 247-251.
- Ortego, J., Jiménez, M., Díaz, M., Rodríguez, R. C. (2006). Mercury in feathers of nestling eagle owls, *Bubo bubo* L., and muscle of their main prey species in Toledo province, central Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 76 (4): 648-655.
- Owl, Dc. (2008). *A male singing at sunset*. En: *The Internet Bird Collection*. Lynx edicions, Bellaterra, Barcelona. <http://ibc.lynxeds.com/video/eurasian-eagle-owl-bubo-bubo/male-bird-singing-sunset>
- Penteriani, V. (1998). El impacto de los tendidos eléctricos en las aves. (en italiano) W.W.F. / Tuscany Region, Italy.
- Penteriani, V. (1996). *Il gufo reale*. Calderini Editore, Bologna.
- Penteriani, V. (2002). Variation in the function of Eagle Owl vocal behaviour: territorial defence and intra-pair communication? *Ethol. Ecol. Evol.*, 14: 275-281.
- Penteriani, V. (2003). Breeding density affects the honesty of bird vocal displays as possible indicators of male/territory quality. *Ibis*, 145 (on-line): E127–E135.
- Penteriani, V., Alonso-Alvarez, C., Delgado, M. M., Sergio F., Ferrer, M. (2006a). Brightness variability in the white badge of the eagle owl *Bubo bubo*. *J. Avian Biol.*, 37: 110-116.
- Penteriani, V., Delgado, M. M. (2008a). Brood-switching in Eagle Owl *Bubo bubo* fledglings. *Ibis*, 150: 816–819.
- Penteriani, V., Delgado, M. M. (2008b). Owls may use faeces and prey feathers to signal current reproduction. *PLoS ONE*, 3: e3014.
- Penteriani, V., Delgado, M. M. (2009). The dusk chorus from an owl perspective: eagle owls vocalize when their white throat badge contrasts most. *PLoS ONE*, 4: e4960.
- Penteriani, V., Delgado, M. M. (sometido). Are directions of natal dispersal determined *a priori* by the natal area? implication of birthplace-dependent dispersal for (meta)populations.
- Penteriani, V., Delgado, M. M., Alonso-Alvarez, C., Sergio F. (2006b). The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owls signal by badge brightness. *Behav. Ecol.*, 18: 143-147.
- Penteriani, V., Delgado, M. M., Bartolommei, P., Maggio, C., Alonso-Alvarez, C. Holloway, G.J. (2008b). Owls and rabbits: predation against substandard individuals of an easy prey. *J. Avian Biol.*, 39: 215-221.
- Penteriani, V., Delgado, M. M., Campioni, L., Lourenço, R. (2010). Moonlight makes owls more chatty. *PLoS One*, 5: e8696.
- Penteriani, V., Delgado, M. M., Maggio, C., Aradis, A., Sergio, F. (2005). Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 147: 155-168.

Penteriani, V., Delgado, M. M., Alonso-Alvarez, C., Viqueira, N. P., Sergio, F., Bartolommei, P., Thompson, L. J. (2007). The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owl fledglings signal with white mouth feathers. *Ethology*, 113: 934-943.

Penteriani, V., Delgado, M. M., Bartolommei, P., Maggio, C., Alonso-Alvarez, C. Holloway, G.J. (2008). Owls and rabbits: predation against substandard individuals of an easy prey. *J. Avian Biol.*, 39: 215-221.

Penteriani V., Delgado, M. M., Gallardo, M., Ferrer, M. (2004). Spatial heterogeneity and structure of bird populations: a case example with the eagle owl. *Popul. Ecol.*, 46: 185–192.

Penteriani V., Delgado, M. M., Maggio C., Aradis A., Sergio F. (2005). Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis*, 147: 155-168.

Penteriani, V., Gallardo, M., Cazassus, H. (2000). Diurnal vocal activity of young eagle owls and its implications in detecting occupied nests. *J. Raptor Res.*, 34: 232-235.

Penteriani, V., Gallardo, M., Cazassus, H. (2002). Conspecific density biases passive auditory surveys. *J. Field Ornith.*, 73: 387-391.

Penteriani, V., Gallardo, M., Roche, P. (2002). Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *J. Zool. (Lond.)* 257: 365-372.

Penteriani, V., Gallardo, M., Roche, P., Cazassus, H. (2002b). Effects of landscape spatial structure and composition on the settlement of the Eagle Owl *Bubo bubo* in a Mediterranean habitat. *Ardea*, 89: 331-340.

Penteriani, V., Lourenço, R. Delgado, M. M. (2008a). El fenómeno de la colonización de Doñana por parte del búho real. Patrones espacio-temporales de la población y efectos sobre las comunidades de aves y mamíferos. Convenio de colaboración entre la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) para la realización del trabajo denominado “Colonización del búho real en el Parque Natural de Doñana” EXPTE.:700/2005/M/00./

Penteriani V., Sergio F., Delgado M. M., Gallardo, M., Ferrer, M. (2005). Biases in population diet studies due to samplings in heterogeneous environments: a case study with the Eagle Owl. *J. Field Orn.*, 76: 237-244.

Pérez Mellado, V. (1978). Alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en España Central. *Ardeola*, 25: 93-112.

Purroy, F. J. (1997). *Atlas de las Aves de España (1975-1995)*. 583 pp. Lynx edicions y SEO/BirdLife. Barcelona.

Radler, K., Bergerhausen, W. (1988). On the life history of a reintroduced population of eagle owls (*Bubo bubo*). Pp. 83–94. En: Garcelon, D.K., Roemer, G.W. (Eds.). *Proceedings of the international symposium on raptor reintroductions*. Institute of Wildlife Studies, Arcat, CA, USA.

Real, J. (1984). *Bubo bubo*. Pp. 134-135. En: Muntaner, J., Ferrer, X., Martínez-Vilalta, A. (Eds.). *Atlas des ocells nidificants de Catalunya i Andorra*,. Ketres, Barcelona.

Real, J., Galobart, A., Fernández, J. (1985). Estudi preliminar d'una població de duc *Bubo bubo* al Vallés i Bages. *Annals C.E.E.M.*, 1: 175-187.

Real, J., Mañosa, S. (1990). Eagle Owl (*Bubo bubo*) predation on juvenile Bonelli's Eagles (*Hieraaetus fasciatus*). *J. Raptor Res.*, 24: 69-71.

Reich, A. (1981). Sequential mobilization of marrow fat in the Impala (*Aepyceros melampus*) and analysis of condition of Wild dog (*Lycaon pictus*) prey. *J. Zool. (Lond.)* 194: 409-419.

Rohner, C., Krebs, C. J. (1996). Owl predation on snowshoe hares: consequences of antipredator behaviour. *Oecologia*, 108: 303-310.

- Rothschild, W., Hartert, E. (1910). Notes on Eagle-Owls. *Nov. Zool.*, 17: 110-112.
- Serrano, D. (1998). Diferencias inter-hábitat en la alimentación del Búho Real (*Bubo bubo*) en el valle medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola*, 45: 47-53.
- Ruiz Bustos, A., Camacho Muñoz, I. (1973). Datos sobre la alimentación del *Bubo bubo* y determinación de micromamíferos en Sierra Nevada mediante egagrópilas. *Cuadernos Cienc. biol.*, 2 (2): 57-61.
- Ruiz-Martínez, I., Hodar, J. A., Camacho, I. (1996). Cantonnement et comportement vocal du grand-duc d'Europe *Bubo bubo* dans les monts de la Sierra Morena (sud de l'Espagne). *Alauda*, 64 (3): 345-353.
- Ruiz, I., Nieto, J. M., Sánchez-Pascual, N., Camacho, I. (1992). Biología y ecología del búho real (*Bubo bubo* L.) en Sierra Morena oriental. Selección de hábitat y estructura del territorio. *Naturalia Baetica*, 4: 25-41.
- Schaller, G.B. (1967). Hunting behaviour of the cheetah in the Serengeti National Park. *East Afr. Wildl. J.*, 6: 95-100.
- Schaller, G.B. (1972). The Serengeti lion. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- SEO/BirdLife. (2009). Búho real (*Bubo bubo*). En: *La Enciclopedia de las Aves de España*. Fundación BBVA y SEO/Birdlife. Madrid. <http://www.encyclopediadelasaves.es/originales/datasheetsolo.asp?IdFicha=333>
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., Ferrer, M., Penteriani, V. (2004). Electrocutation alters the distribution and density of a top predator, the eagle owl *Bubo bubo*. *J. Appl. Ecol.* 41: 836–845.
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., Penteriani, V. (2007). Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance? *Anim. Behav.*, 74: 1607-1616.
- Serrano, D. (1998). Diferencias inter-hábitat en la alimentación del Búho Real (*Bubo bubo*) en el valle medio del Ebro (NE de España): efecto de la disponibilidad de conejo (*Oryctolagus cuniculus*). *Ardeola*, 45: 47-53.
- Serrano, D. (2000). Use of farm chicken carcasses by the eagle owl *Bubo bubo*. *Ardeola*, 47: 101-103.
- Serrano, D. (2000). Relationship between raptors and rabbits in the diet of Eagle Owls in southwestern Europe: competition removal or food stress? *J. Raptor Res.*, 34: 305-310.
- Silva, M. M., Formosinho, P., Melo, P., Santos, A., Filipe, A. R. (2001). Ixodídeos (Acari: Ixodidae) parasitas de aves silváticas em Portugal. *Revista Portuguesa de Ciências Veterinarias*, 96 (540): 197-199.
- Solé, J. (2000). Depredaciones de Zorro *Vulpes vulpes* sobre Búho Real *Bubo bubo* en un área del litoral Ibérico. *Ardeola*, 47: 97-99.
- Tella, J. L., Mañosa, S. (1993). Eagle Owl predation on Egyptian Vulture and Northern Goshawk: possible effect of a decrease in European rabbit availability. *J. Raptor Res.*, 27: 111-112.
- Temple, S.A. (1987). Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations? *Ecology*, 68: 669-674.
- Vericad, J. R., Escarre, A., Rodríguez, E. (1976). Datos sobre la dieta de *Tyto alba* y *Bubo bubo* en Alicante (SE de Iberia). *Mediterranea*, 1: 47-59.
- Villafuerte, R. (1994). Riesgo de predación y estrategia defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus*, en el parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de Córdoba.
- Voous, K. H. (1988). *Owls of the northern hemisphere*. Collins Sons & Co., London.

Wink, M., El-Sayed, A., Sauer-Gürth., H., González, J. (2009). Molecular phylogeny of owls (Strigiformes) inferred from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome b and the nuclear RAG-1 gene. *Ardea*, 97: 582-591.

Wirsing, A.J., Steury, T.D., Murray, D.L. (2002). Relationship between body condition and vulnerability to predation in red squirrels and snowshoe hares. *J. Mammal.*, 83: 707-715.

Woodland, D. J., Jaafar, Z., Knight, M. (1980). The “pursuit deterrent” function of “alarm signals”. *Am. Nat.*, 116: 157-177.

Zamorano, E., Palomo, L. J., Antúnez, A., Vargas, J. M. (1986). Criterios de predación selectiva de *Bubo bubo* y *Tyto alba* sobre *Rattus*. *Ardeola*, 33 (1-2): 3-9.

Zuberogoitia, I., Torres, J. J., Martínez, J. A. (2003). Reforzamiento poblacional del búho real *Bubo bubo* en Bizkaia (España). *Ardeola*, 50:237-244.