



**INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN RECURSOS  
CINEGÉTICOS (IREC, CSIC-UCLM-JCCM)**

**“Respuestas funcionales del búho real (*Bubo  
bubo*) ante los cambios en la abundancia de  
conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el centro  
de la Península Ibérica”**

**Trabajo Fin de Máster  
Máster universitario en investigación básica y aplicada en recursos cinegéticos**

**Jorge Tobajas González  
Tutor: Pablo Ferreras de Andrés  
Ciudad Real, 2012**

**“Respuestas funcionales del búho real (*Bubo bubo*) ante los cambios en la abundancia de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en el centro de la Península Ibérica”**

**INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN RECURSOS CINEGÉTICOS  
(IREC, CSIC-UCLM-JCCM)**

Trabajo presentado por  
**Jorge Tobajas González**  
para obtener el título del Máster universitario en investigación básica y  
aplicada en recursos cinegéticos

VºBº Tutor

Firma del alumno

Dr. Pablo Ferreras de Andrés

Jorge Tobajas González

## Índice

<b>1. Resumen y palabras claves</b>	1
<b>2. Introducción</b>	1
<b>3. Material y métodos</b>	6
3.1. Área de estudio	6
3.2. Recogida y análisis de egagrópilas de búho real	7
3.3. Estimación de la biomasa de las presas consumidas	9
3.4. Seguimiento de la abundancia de conejo	10
3.5. Análisis estadísticos	11
<b>4. Resultados</b>	13
4.1. Dieta del búho real	13
4.2. Variación geográfica y estacional	14
4.3. Abundancia de conejo	16
4.4. Respuesta funcional y preferencia de presas	17
<b>5. Discusión</b>	22
5.1. Dieta del búho real	22
5.2. Respuesta funcional	24
5.3. Depredación intragremial	25
<b>6. Conclusiones</b>	26
<b>7. Bibliografía</b>	26
<b>8. Agradecimientos</b>	37
<b>Apéndice 1</b>	38
<b>Apéndices 2 y 3</b>	39

## 1. Resumen

El conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*) es una de las especies más importantes dentro de la cadena trófica de una gran parte de los depredadores de la Península Ibérica, y especialmente para las aves rapaces de gran tamaño como el búho real (*Bubo bubo*). Hasta la actualidad no existen estudios sobre la respuesta funcional del búho real que tengan en cuenta estimas de la densidad absoluta de su principal presa en la Península Ibérica, el conejo. Hemos explorado la variación en la dieta del búho real en tres localidades del Centro-Sur de la Península Ibérica, estimando al mismo tiempo las variaciones en la abundancia de conejo, para poder estudiar la respuesta funcional del búho real ante los cambios en la abundancia del lagomorfo. Se ha observado un aumento en la diversidad de la dieta y en la amplitud de nicho trófico al disminuir la abundancia de conejo. Por el contrario, el consumo de conejo aumenta al aumentar su densidad hasta alcanzar una asíntota, pero no es posible determinar si la respuesta funcional es de tipo II (convexa, típica de depredadores especialistas) o de tipo III (sigmoideal, típica de depredadores generalistas). Se observa un mejor ajuste de la biomasa consumida a la respuesta del tipo II y del número de capturas a la respuesta de tipo III. El búho consume otras presas, como la liebre ibérica (*Lepus granatensis*) y las aves de tamaño medio como las galliformes y columbiformes para substituir al conejo cuando este es escaso. También se ha observado un incremento de la depredación intragremial por competencia con el aumento de la abundancia de conejo.

Palabras clave: respuesta funcional; dieta del búho real; *Bubo bubo*; depredación intragremial; selección de presas.

## 2. Introducción

El búho real (*Bubo bubo*) es uno de los mayores depredadores de la Península ibérica, depredando sobre más de 100 especies animales (Olsson, 1979), encontrándose en su dieta desde escarabajos hasta zorros (Pérez-Mellado, 1980), incluyendo carroña (Hiraldo *et al.*, 1975; Díaz-Ruiz *et al.*, 2010) y peces (Serrano, 1998). Se encuentra ampliamente distribuido por toda Europa, Asia y

Norte de África (Mikkola, 1994), prefiriendo las zonas de topografía irregular, con matorral, dehesas y cursos de agua (Ortego, 2007). Estos hábitats son frecuentes en el Centro-Sur de la Península Ibérica, donde la gran disponibilidad de presas como el conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*) supone unas condiciones excelentes para la estrigiforme.

El conejo de monte está considerado como una especie de gran importancia en los ecosistemas Mediterráneos Ibéricos (Delibes-Mateos *et al.*, 2007), formando parte de la dieta de más de 40 depredadores (Delibes-Mateos *et al.*, 2008b), y siendo una parte importante en la dieta para más de 17 especies de rapaces y 9 carnívoros terrestres (Delibes y Hiraldo, 1981). En el caso que nos ocupa, se registra un mayor número de especies y de observaciones de rapaces en las zonas con mayor abundancia de conejo (Delibes-Mateos *et al.*, 2007; Rouco, 2008; Díaz-Ruiz *et al.*, 2007). También se ha comprobado que muchas rapaces que se alimentan de conejo en la Península Ibérica adaptan su dieta a otras presas cuando el conejo es escaso (Fernández, 1993; Mañosa, 1994; Ontiveros *et al.*, 2005). En el caso del búho real, la mayoría de estudios realizados en la Península Ibérica, concluyen que el conejo es la especie más importante en su dieta, debido en gran medida al poco tiempo necesario para el búho para localizarlo, y la facilidad que tiene esta rapaz para su captura (Penteriani *et al.*, 2008).

Algunos trabajos consideran al búho real como un depredador especialista (Hiraldo *et al.*, 1975), mientras que otros lo consideran como un depredador generalista (Mikkola, 1976, 1983). En muchos casos ha sido considerado como un depredador generalista con un cierto grado de especialización en alimentos ventajosos como los lagomorfos (Donázar, 1989) o un especialista oportunista (Serrano, 1998), aumentando el consumo de especies más difíciles de apresar como las liebres o las aves al disminuir la abundancia de sus presas preferidas como el conejo (Lourenço, 2006), comportándose entonces como un oportunista (Penteriani *et al.*, 2002). Quizá lo más adecuado sería considerarlo como un *depredador facultativo* sobre el conejo, es decir que se especializa localmente en el consumo de conejos donde estos son abundantes (Delibes-Mateos *et al.*, 2008a). Las hipótesis teóricas de la dieta óptima de caza,

predicen que las presas preferidas por un depredador son aquellas que son más rentables energéticamente, según el balance entre la energía que les aporta y el gasto necesario para encontrar, apresar y consumirlas (McArthur y Pianka, 1966, Schoener, 1971, Green, 1986). Teniendo en cuenta esto, se ha descrito que las especies de grandes búhos (género *Bubo*) son capaces de seleccionar sus presas según la especie (Trejo *et al.*, 2005), tamaño (Donázar y Castien, 1989; Trejo y Guthman, 2003) y estado de condición física (Pérez-Mellado, 1980; Fernández-Llario y Hidalgo, 1995; Penteriani *et al.*, 2008; Melis *et al.*, 2011) a lo largo de toda su distribución geográfica. Por lo tanto, parece lógico pensar que el búho real sea un ave rapaz con un alto grado de especialización sobre ciertas presas, aunque muestra gran plasticidad alimentaria (Hiraldo *et al.*, 1976; Herrera y Hiraldo, 1976; Jaksic y Martí, 1984). Esta dependerá de la situación geográfica, como se demuestra en la variación existente entre el Norte de Europa, donde la dieta se basa en micromamíferos de la familia *Muridae* (Olsson, 1979; Mysterud y Dunker, 1982) y la Península Ibérica, donde su principal presa son los lagomorfos. Sin embargo, se pueden encontrar a su vez dentro de la Península Ibérica poblaciones de búho real con dietas basadas en los micromamíferos (eg. Burgos, en Hiraldo *et al.*, 1975) como las del Norte de Europa, debido a las características ambientales que producen una determinada comunidad de especies con mayor abundancia.

Los depredadores especialistas tienen una fuerte dependencia de la cantidad de sus presas preferidas, y a su vez de la abundancia de presas alternativas que puedan sustituirlas, siendo especialmente importante la cantidad y abundancia de especies de un tamaño similar a la presa en que es especialista (Hiraldo *et al.*, 1976; Jaksic y Martí, 1984; Donázar *et al.*, 1989). Sin embargo, esta especialización tiene un coste cuando esa presa es escasa, disminuyendo su efectividad en la caza (Terraube *et al.*, 2010) y afectando al éxito reproductor (Herrera y Hiraldo, 1976; Futuyma y Moreno, 1988; Fernández-de-Simón, sometido), pudiendo afectar de forma importante a las poblaciones del depredador (Martínez y Calvo, 2001; Martínez y Zuberogoitia, 2001). Esta variación de la densidad o de la tasa reproductiva del depredador resultante de las variaciones en la abundancia de las presas recibe el nombre de *respuesta*

*numérica* (Solomon, 1949). Por otro lado, las variaciones en el número de presas provocan otras reacciones en la alimentación y el comportamiento de los depredadores. Estas variaciones en la dieta para adaptarse a cambios en la disponibilidad de las presas se conocen como *respuesta funcional* (Solomon, 1949). Esta respuesta se puede expresar como cambios en el número total de presas de la población consumidas por cada depredador, o en términos relativos, como cambios en la proporción de la población de la presa consumida por el depredador, relacionándose ambas con la densidad o abundancia de su presa (Pech *et al.*, 1995). Gráficamente, Holling (1959) representó esta relación entre depredador-presa mediante 3 modelos, uno lineal (Tipo I) y dos no lineales (Tipo II y III) (figura 1). El primero supone teóricamente que cada depredador consume una proporción fija de presas, con un apetito ilimitado al aumentar la densidad de presas, algo muy poco probable en la naturaleza. Los dos siguientes modelos sí son posibles en el mundo natural, y están contruidos en base a la denso-dependencia de los depredadores con su presa. El primero de ellos (Tipo II) supone que la tasa de captura del depredador tiene una relación directamente dependiente de la densidad de la presa a bajas densidades de esta, volviéndose constante cuando las densidades son mayores. Esta función tiene forma curvilínea convexa con una asíntota horizontal en el punto de saciado del depredador respecto a la presa, y está asociada a depredadores especialistas (O'Donoghue *et al.*, 1998). La curva de Tipo III tiene una forma sigmoideal, cóncava a bajas densidades de presa, indicando una baja denso-dependencia de la tasa de captura a niveles bajos de presa, y aumentando con densidades medias y altas. Esta curva se atribuye a depredadores generalistas (Andersson y Erlinge, 1977), que poseen la capacidad de suplir la falta de presas con otros alimentos alternativos.

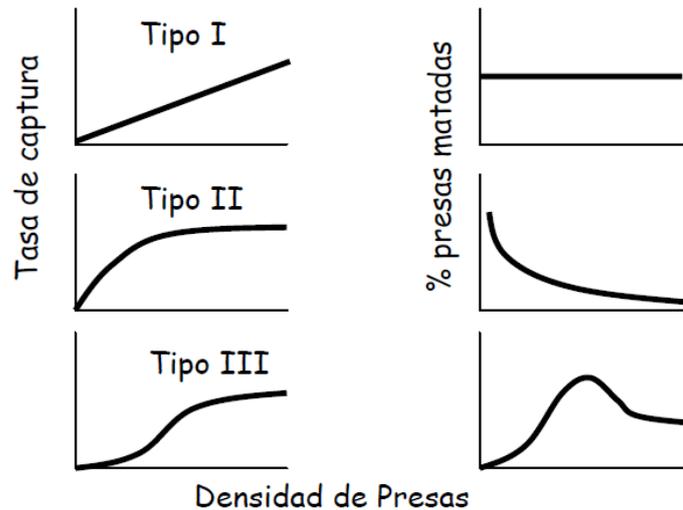


Figura 1: Tipos de respuestas funcionales según Holling (1959).

Como ya se ha comentado anteriormente, las variaciones en la abundancia de presas preferidas pueden desencadenar cambios comportamentales, que también se podrían incluir como respuestas funcionales, tales como la selección de presas (Janes *et al.*, 1985; Zamorano *et al.*, 1986; Donázar y Ceballos, 1989) o el aumento de la depredación intragremial (Serrano, 2000; Penteriani *et al.*, 2008; Lourenço *et al.*, 2011a, 2011b). Estas respuestas se explican según dos hipótesis: 1) la *hipótesis del estrés alimentario*, por la necesidad de suplir la falta de energía proveniente de su presa principal (Tella y Mañosa, 1993), y 2) la *hipótesis de la eliminación de competidores* en la obtención de su presa preferida (Mikkola, 1983; Lourenço *et al.*, 2011b).

Los objetivos de este estudio son: (a) caracterizar las variaciones estacionales de la alimentación del búho real en tres localidades del Centro-Sur de la Península Ibérica; (b) determinar la respuesta funcional del búho real ante los cambios en la abundancia de conejo; y (c) identificar los posibles cambios en la alimentación del búho real ante las variaciones en la abundancia de conejo, como pueden ser la depredación intragremial y el consumo de presas alternativas al conejo.

### 3. Material y métodos

#### 3.1. Área de estudio

El presente estudio se ha realizado en tres localidades de la zona centro-Sur de la Península Ibérica, concretamente en los municipios de Ruidera (Ciudad Real), Ossa de Montiel (Albacete) y Almadén de la Plata (Sevilla). La primera localidad tiene una densidad de conejos media-baja, y las dos restantes tienen una densidad alta de conejos.

Ruidera se encuentra al Este de la provincia de Ciudad Real, localizándose la zona de estudio dentro del Parque Natural Lagunas de Ruidera. Este conjunto de 15 lagunas es muy rico en especies animales y vegetales, creando un mosaico de ambiente mediterráneo dominado por bosquetes de sabina albar (*Juniperus thurifera*) con matorral mediterráneo, manchas de encinas (*Quercus ilex* subsp. *rotundifolia*) adhesadas, vegetación de ribera cerca de las masas de agua y áreas de cultivo para la fauna.

Muy próxima a Ruidera pero ya en la provincia de Albacete se encuentra Ossa de Montiel. El área de estudio en este caso se encuentra en una finca de caza menor con una fisonomía muy parecida a la descrita para Ruidera, formada por masas poco densas de sabina albar y encina, salpicadas por fragmentos de matorral mediterráneo, viñas y campos de cultivo.



Figura 2: Localización de las zonas de estudio

Almadén de la Plata se encuentra al Norte de la provincia de Sevilla. El área de estudio se encuentra en la finca “Los Melonares”, en el área de compensación ecológica del embalse del mismo nombre. Está dominada en un 70% por pastizales de gramíneas con presencia muy dispersa de pies de encinas y acebuches (*Olea europea var. sylvestris*). El 30% restante está compuesto por matorral mediterráneo formado principalmente por cistáceas, labiadas y en menor medida, mirto (*Myrtus communis*), lentisco (*Pistacia lentiscus*) y retama (*Retama sphaerocarpa*).

La población de conejo en el área de estudio de Melonares es el resultado de una repoblación experimental (ver Rouco, 2008; Rouco *et al.*, 2008; Rouco *et al.*, 2010). De forma resumida, las actuaciones realizadas en Melonares consistieron en la creación de 4 núcleos poblacionales de alta densidad de conejos con abundante refugio y alimento, con dispersión natural o traslados artificiales (dispersión dirigida). Dos de estos núcleos contaban con un cercado de exclusión de depredadores terrestres (“núcleos cerrados”) y los otros dos carecían de dicho cercado (“núcleos abiertos”) (ver Rouco *et al.*, 2008).

### *3.2. Recogida y análisis de egagrópilas de búho real*

En las zonas de estudio de Ossa de Montiel y Ruidera se realizaron recorridos mensuales entre septiembre de 2006 y mayo de 2009 en las zonas de nidificación y caza de las parejas de búho real detectadas en muestreos anteriores (ver Fernández-de-Simón *et al.*, sometido), especialmente las zonas próximas a nidos y posaderos utilizados normalmente por los búhos, donde se recogieron las egagrópilas. En Melonares las egagrópilas fueron recogidas dentro de los núcleos durante revisiones semanales, entre enero de 2003 y febrero de 2005. Las egagrópilas encontradas se recogieron, etiquetaron y se secaron en una estufa a 60°C durante 24 horas, almacenándose posteriormente en recipientes herméticos con sustancia antipolillas para su correcta conservación. Se han desestimado restos óseos y desplumaderos hallados en el campo porque pueden ocasionar subestimación de presas pequeñas y sobrestimación de presas de gran tamaño y aves (Donázar y Ceballos, 1984; Donázar, 1989; Marchesi *et al.*, 2002). Para evitar

duplicidades, durante la recogida de muestras todas las egagrópilas encontradas en el mismo punto durante un mismo muestreo se consideraron como una sola muestra (Donázar y Ceballos, 1989).

En el laboratorio se analizaron las egagrópilas mediante separación de los restos en seco. Para el estudio de la dieta se ha utilizado el método del número mínimo de individuos (Olsson, 1979), asignando todos los huesos presentes en una egagrópila a una misma presa a no ser que hubiera pruebas de la existencia de más de un individuo por la duplicidad de estructuras únicas por individuo (García, 2006). Es conocido que muchos restos de presas pequeñas consumidas por aves rapaces pueden ser digeridos (Mikola, 1983). Sin embargo, en las egagrópilas del búho real, se encuentran frecuentemente pequeños huesos de roedores (Donázar, 1989). Aun así, las plumas pequeñas de algunas aves de pequeño tamaño pueden ser digeridas (Simmons, 1991; Salamolard *et al.*, 2000). Para minimizar la infravaloración de estas especies de aves, en el presente estudio se han escrutado los restos de las egagrópilas bajo una lupa binocular para localizar pequeños fragmentos de pluma (especialmente la punta de los cañones) para después realizar preparaciones al microscopio e identificar el orden de las mismas, ya que se suelen encontrar fragmentos de las bárbulas junto a estos fragmentos.

Para la identificación de los restos se han utilizado guías de campo (Brown, 2003; Bang y Dahlstroem, 1999), trabajos de identificación de especies mediante restos de plumas y pelos (Chandler, 1916; Day, 1966; Teerink, 1991), así como claves osteológicas de los diferentes grupos taxonómicos (Moreno, 1985, 1986, 1987; Gallego y Alemany, 1983, 1985, 1987, Gonsálvez y Noguera, 1987). Siempre que fue posible se identificaron los restos hasta nivel de especie, pero en muchos casos, especialmente con las aves, los restos solo permitían identificar hasta el nivel de Orden.

Los datos obtenidos tras el análisis en el laboratorio se han agrupado por localidad, estación y año. Las estaciones consideradas han sido: primavera (marzo-mayo), verano (junio-agosto), otoño (septiembre-noviembre) e invierno (diciembre-febrero). Teniendo en cuenta la frecuencia de aparición de los

diferentes órdenes y especies, se han agrupado los datos en las siguientes categorías:

- Conejo
- Liebre
- Micromamíferos
- Passeriformes
- Rapaces
- Otras aves (galliformes y columbiformes)
- Artrópodos
- Otros (reptiles y carnívoros)

### 3.3. *Estimación de la biomasa de las presas consumidas*

Para cuantificar la importancia de cada presa o grupo de presas en la dieta del búho real se ha estimado la biomasa total de las presas aparecidas en el contenido de las egagrópilas. Se han utilizado los valores de biomasa media de las especies según Bustamante (1985), Mañosa (1991), Dunning (1993) y Purroy y Varela (2003).

En el caso del conejo, se ha estimado la biomasa de los individuos encontrados en las egagrópilas a partir de los parámetros morfológicos más correlacionados con el peso (Soriguer, 1981). Para el estudio de la dieta de aves rapaces se utilizan generalmente las relaciones existentes entre la longitud de los huesos largos (tibia, húmero y fémur) y el peso de los conejos (Donázar, 1989). Sin embargo la aparición de estos huesos completos no fue muy frecuente en nuestro caso, por lo que para estimar la biomasa de los conejos se empleó la relación entre el peso del animal y la longitud del tarso, que sigue una función exponencial (Villafuerte, 1994). Para obtener esta función y poder estimar el peso se utilizaron muestras de patas de conejos procedentes de la Finca experimental Dehesa de Galiana (Ciudad Real), de los cuales se conocía el peso. El resultado muestra un ajuste relativamente bajo debido a que los tarsos utilizados provenían de conejos extraídos con una mala condición física, lo que ha aumentado el error. Las ecuaciones utilizadas para el cálculo de la biomasa de los conejos a partir de la longitud de distintos huesos son:

<b>Hueso</b>	<b>N</b>	<b>Función</b>	<b>Signif.</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Fuente</b>
Húmero	42	$\log Y = 1,411 + 0,028x$	$P < 0,001$	91,0%	Donázar (1989)
Fémur	37	$\log Y = 1,441 + 0,021x$	$P < 0,001$	92,0%	Donázar (1989)
Tibia	36	$\log Y = 1,407 + 0,019x$	$P < 0,001$	90,0%	Donázar (1989)
Tarso	20	$\log Y = 1,6118 + 0,0696x$	$P < 0,001$	39,3%	Propia

Tabla 1: Ecuaciones utilizadas para la estimación de la biomasa de los conejos mediante la longitud de los huesos encontrados en las egagrópias. Y = peso del conejo; X = longitud del hueso.

Para aquellos conejos de los que se encontraran dos o más de estos huesos, se ha asignado el peso estimado con la función de mayor R<sup>2</sup>.

#### 3.4. Seguimiento de la abundancia de conejo

Se han utilizado dos métodos diferentes para calcular la abundancia relativa de conejo, teniendo en cuenta los datos disponibles para cada localidad. En Ossa de Montiel y Ruidera se ha utilizado el conteo de excrementos con limpieza en estaciones fijas (ver Palomares, 2001; Fernández-de-Simón *et al.*, 2011a; Fernández-de-Simón *et al.*, 2011b). Este método nos permite estimar la abundancia relativa en función del número de excrementos acumulado en un periodo de tiempo determinado por unidad de superficie (Moreno y Villafuerte, 1995; Delibes-Mateos *et al.*, 2008a). El índice que se obtiene es una tasa diaria de acumulación (TDA) expresada como el número de excrementos por metro cuadrado y día (excrementos/m<sup>2</sup>xdía). Los conteos se han realizado mensualmente en 40 círculos de 0.5 m<sup>2</sup> dentro de la zona con mayor abundancia de conejos de cada área de estudio, entre verano de 2006 y 2009. Se ha calculado también un “índice corregido de abundancia de conejo”, para lo cual se han corregido los conteos mediante la tasa de persistencia de los excrementos, tal como se explica en Fernández-de-Simón *et al.* (2011a).

Por otro lado, el índice de abundancia de conejo utilizado en Melonares se basa en los datos de capturas de conejo realizadas entre 2003 y 2005 en los

vivares de los núcleos de alta densidad, tanto abiertos como cerrados. Para el cálculo del índice de abundancia se ha dividido el número total de conejos capturados en cada núcleo entre el número de vivares cuyas trampas fueron activadas en cada captura. Este índice resultante (número de conejos capturados por vivar) no es comparable con el índice de abundancia relativa obtenido mediante el conteo de excrementos, por lo que los datos de Melonares se han analizado de forma independiente de los datos de Ossa de Montiel y Ruidera.

### 3.5. Análisis estadístico

Para comprobar el efecto de la localidad y la estación del año en la abundancia de conejo se ha empleado el test ANOVA multifactorial con la localidad y estación del año como factores. En el caso de la existencia de diferencias significativas se ha empleado el test de Tukey *a posteriori* para comparar pares de localidades o estaciones entre sí. Con estos mismos tests se ha evaluado el efecto de la localidad y las estaciones del año en el consumo de conejo, la diversidad trófica y el tamaño de las presas y de los conejos depredados.

Con el objetivo de identificar las especies o grupos taxonómicos que podrían sustituir al conejo al disminuir este en la dieta, se han empleado regresiones lineales simples entre la proporción en la dieta de conejo (variable independiente), bien como el total de individuos presa (%N\_Conejo) o como porcentaje de biomasa consumida (%B\_Conejo), y la proporción correspondiente a los diferentes grupos taxonómicos presentes en la dieta (variable dependiente). Se ha asumido que la proporción de la presencia de un grupo taxonómico depende de la proporción de conejo presente en la dieta. La existencia de una relación negativa significativa con respecto a la proporción de conejo en la dieta indicaría que se trata de una presa alternativa al conejo (Hiraldo *et al.*, 1976; Futuyma y Moreno, 1988). En todos estos análisis la unidad de muestreo ha sido cada combinación de estación y localidad.

A su vez, se ha calculado la diversidad trófica según el índice ( $H'$ ) de Shannon-Wiener (1949) y la amplitud de nicho trófico mediante el índice ( $B$ ) de Levins (1968). El primero nos indica la diversidad de especies presentes en la dieta y

el segundo el grado de utilización de los recursos existentes, siendo a su vez una medida inversa del grado de especialización o dependencia del conejo por el búho real. Ambos índices se han relacionado mediante regresiones lineales simples con la abundancia de conejo, para poder identificar las posibles variaciones en la dieta en función de la abundancia de conejo. La presencia de relaciones significativas y negativas entre la diversidad trófica y la proporción del conejo en la dieta indicaría preferencia por el conejo (Futuyma y Moreno, 1988).

Para el estudio de la respuesta funcional se ha comprobado el ajuste de distintos modelos a la relación entre la abundancia de conejo y su proporción en la dieta del búho real. Para conseguir la normalidad de la proporción de capturas y de biomasa en la dieta se han transformado los datos mediante la función arco-seno. Se han utilizado 6 modelos (lineales y no-lineales) para estudiar la respuesta de la dieta (Holling, 1959). Los modelos utilizados son 1) modelo nulo (*null*), solo intercepto, 2) modelo lineal, 3, 4) dos modelos asintóticos, y 5, 6) dos modelos sigmoidales (tabla 2 y 3). Los datos han sido ponderados por el número de muestras (número de egagrópilas) ya que difieren entre localidad y estación (Raoul *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2011). Se ha elegido como modelo más parsimonioso el de menor valor del AICc (Akaike, 1973), teniendo en cuenta el peso de cada modelo ( $w$ ) y la proporción de la desviación (*deviance*) explicada ( $D^2$ ) (Crawley, 2007; Zuur, Leno y Smith, 2007), y el nivel de significación ( $p$ ) en caso de que no se pudiera elegir uno u otro modelo al tener una diferencia del AICc ( $\Delta AICc$ ) menor a 2 (Burnham y Anderson, 2002). Los datos de Ossa de Montiel y Ruidera se han analizado de forma conjunta para seleccionar los modelos de respuesta funcional que producen un mejor ajuste.

Con los datos de Melonares se ha empleado una regresión lineal simple debido al bajo número de puntos (5), ya que no es correcto utilizar un modelo de 3 variables con solo 5 puntos. Para conseguir la normalidad de los datos se ha transformado la proporción de capturas y proporción de biomasa mediante la función arco-seno. Del mismo modo se ha transformado la abundancia de conejo mediante la transformación logarítmica. Una regresión significativa y

positiva indicaría una respuesta funcional, sin ofrecer información de qué tipos, y con poca potencia por el bajo número de muestras.

Los modelos de la respuesta funcional se han realizado con el programa "R" versión 2.15.0 (R Development Core Team, 2012). Todos los demás análisis se han realizado con el programa IBM SPSS Statistics 20 (2011), ponderándose todos los análisis por el número de muestras (utilizando solo estaciones por localidad con más de 3 egagrópilas), y considerando los resultados estadísticamente significativos con valores de  $p < 0,05$ .

## **4. Resultados**

### *4.1 Dieta del búho real*

Se analizaron 173 egagrópilas de búho real, procedentes de las 3 localidades: 55 de Ruidera, 70 de Ossa de Montiel y 48 de Melonares. En total se han identificado 306 presas pertenecientes a un mínimo de 25 especies, distribuidas en 12 órdenes (Apéndice 1).

Los mamíferos son el grupo taxonómico más importante, contribuyendo en torno al 92% de la biomasa consumida y entre el 75 y el 81% de las presas capturadas, correspondiendo siempre estos rangos en la dieta a los valores máximos y mínimos entre las tres localidades. Los lagomorfos suponen entre el 87 y el 91% de la biomasa ingerida y entre el 67 y el 75% de las capturas. Los micromamíferos suponen una pequeña porción en la dieta con valores entre el 0,5 y el 3,6% de la biomasa, pero contribuyendo de forma más importante en el número de capturas, que se encuentran entre el 6 y el 13% de las presas consumidas.

Las aves es el segundo grupo más importante con un aporte en torno al 8% de la biomasa y entre el 13 y el 22% de las capturas. Los órdenes de aves que más contribuyen a la dieta son las galliformes y estrigiformes con un 2-3% y un 1-3% de biomasa respectivamente. En cuanto al número de capturas, los passeriformes suponen entre el 5 y el 10%, seguida de las galliformes con el 2-7% y las columbiformes con el 2-3% de las capturas.

El resto de los grupos como reptiles e invertebrados tienen una importancia muy baja, menor al 1% en biomasa. Adquieren mayor importancia de forma eventual en el número de capturas, debido a la posible mayor disponibilidad de dichas presas, como los coleópteros.

A nivel de especie, el conejo es la presa más consumida, tanto en número de capturas (rango 62-72%) como en biomasa (rango 73-89%), correspondiendo el valor mínimo a Ruidera y el máximo a Ossa de Montiel. La segunda especie en importancia es la liebre ibérica (*Lepus granatensis*) con una biomasa entre el 7% de Ossa de Montiel y el 14% de Ruidera, y unos porcentajes de capturas del 2 al 5,5% respectivamente. También tienen importancia ciertas aves en algunas épocas del año, especialmente la perdiz (*Alectoris rufa*), alcanzando valores de biomasa consumida entre el 1 y el 3%, y ocurrencia de capturas del 1-6,7%. Se han encontrado perdigones de plomo en egagrópilas que contenían restos de conejo, concretamente 3 (5,54%) en Ruidera y 1 (1,42%) en Ossa de Montiel. Los pesos de los perdigones están entre los 36 y los 99 mm, correspondiente a munición para conejo (nº7-nº9), mostrando alguna evidencias de erosión.

#### 4.2. Variación geográfica y estacional

No existen diferencias significativas en el consumo de conejo entre las 3 localidades, ni en proporción de capturas ( $F_{2, 14} = 0,441$ ,  $p = 0,71$ ) ni en consumo de biomasa ( $F_{2, 14} = 1,916$ ,  $p = 0,261$ ). Solo se observan diferencias significativas entre las diferentes localidades en la proporción de biomasa consumida de rapaces ( $F_{2, 14} = 4,553$ ,  $p = 0,033$ ), siendo mayor en Melonares respecto a Ossa de Montiel y Ruidera. Se observa también que hay diferencias estacionales en la biomasa consumida ( $F_{3, 14} = 9,5$ ,  $p = 0,027$ ) y el número de capturas de rapaces ( $F_{3, 14} = 7,188$ ,  $p = 0,043$ ), siendo mayor en verano y otoño que en invierno y primavera.

En cuanto a la diversidad trófica según el Índice de Shannon-Wiener calculado a partir del número de presas consumidas (%N\_H') existen diferencias significativas entre las tres localidades ( $F_{2, 14} = 23,722$ ,  $p = 0,006$ ), y marginalmente significativas en la diversidad calculada a partir de la biomasa

consumida ( $F_{2, 14} = 6,035$ ,  $p = 0,062$ ). Según las comparaciones por pares la diversidad de presas en la dieta en Ruidera es significativamente mayor que en Melonares (%N\_H':  $p = 0,005$ ), y que en Ossa de Montiel (%N\_H':  $p = 0,01$ ). De la misma forma, la amplitud de nicho trófico según la ocurrencia de presas y la biomasa consumida es también mayor en Ruidera que en Melonares y Ossa de Montiel (Apéndice 2 y 3).

Por otro lado se observan diferencias significativas en cuanto al peso medio de los conejos capturados ( $F_{2, 14} = 25,782$ ,  $p = 0,005$ ) entre las tres localidades. Concretamente, el tamaño medio de los conejos capturados es significativamente mayor en Ruidera que en Ossa de Montiel ( $p = 0,003$ ), y que en Melonares ( $p=0,002$ ) (Fig. 3).

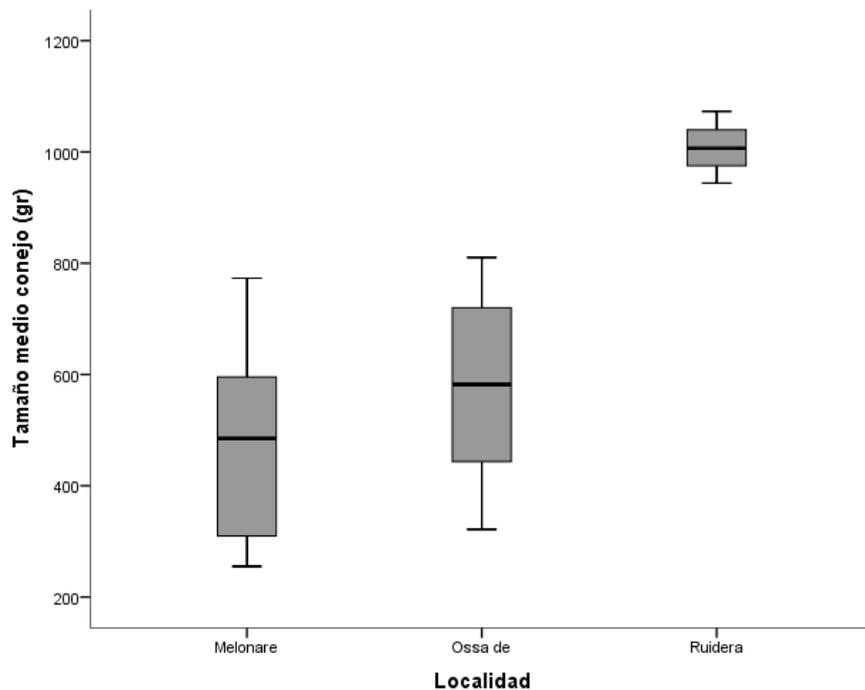


Fig. 3: Tamaño medio estacional de los conejos capturados (gr) por el búho real en las tres localidades estudiadas. La línea negra horizontal indica el valor de la mediana, las cajas corresponden a los percentiles del 25% y 75%, y las barras a los valores extremos.

A pesar de no encontrarse diferencias entre localidades y estaciones anuales en la proporción de la mayoría de los grupos taxonómicos en la dieta, en las tres localidades los mamíferos componen principalmente la dieta con el 88-99% de la biomasa entre otoño y primavera, disminuyendo en verano a valores en

torno al 77%. Principalmente son sustituidos por aves como las galliformes, estrigiformes en verano y otoño, y columbiformes en primavera.

En cuanto a las especies presa, el conejo es la más importante en las tres localidades, manteniendo en Ossa de Montiel y Melonares valores por encima del 80% de biomasa aportada durante todo el año. En Ruidera, en cambio, el consumo de conejo es del 82% en invierno, 73% en primavera, 62% en otoño y, siendo sustituido por la liebre y la perdiz principalmente (ver Apéndice 2 y 3).

#### *4.3 Abundancia de conejo*

Existen diferencias significativas en la abundancia de conejo (TDA) entre las localidades de Ossa de Montiel y Ruidera ( $F_{1, 66} = 67,632$ ,  $p < 0,001$ , Fig. 4), siendo siempre mayor en la primera. En cuanto a la variación de la abundancia entre las estaciones anuales no existen diferencias en Ossa de Montiel ( $F_{3, 32} = 0,883$ ,  $p = 0,467$ ), ni existe una interacción significativa entre la estación y el año ( $F_{7, 33} = 1,091$ ,  $p = 0,407$ ). Pero si se observa un efecto significativo del año ( $F_{3, 32} = 9,621$ ,  $p < 0,001$ ), siendo mayores los valores del año 2006 (Fig. 4). En Ruidera, sin embargo sí existe un efecto significativo de las estaciones ( $F_{3, 33} = 3,447$ ,  $p = 0,035$ ), correspondiendo el verano e invierno con el máximo y el mínimo poblacional respectivamente (TDA rango = 0,241-0,612). Al igual que en Ossa de Montiel, no existe una interacción significativa entre estación y año ( $F_{6, 33} = 0,821$ ,  $p = 0,566$ ), pero si se observa de nuevo unos valores más altos del año 2006 con respecto a los años 2007 y 2008 (Fig. 4).

Por lo que se refiere a Melonares existe un efecto significativo de la estación en la abundancia de conejo ( $F_{3, 28} = 4,119$ ,  $p = 0,019$ ), siendo los valores del máximo poblacional en verano y los del mínimo en otoño (número de conejos capturados por vivar: rango = 4,179-13,232). No existen un efecto significativo del año ( $F_{3, 28} = 2,94$ ,  $p = 0,75$ ), ni de la interacción entre los años y las estaciones ( $F_{3, 28} = 3,065$ ,  $p = 0,68$ ) (Fig. 5).

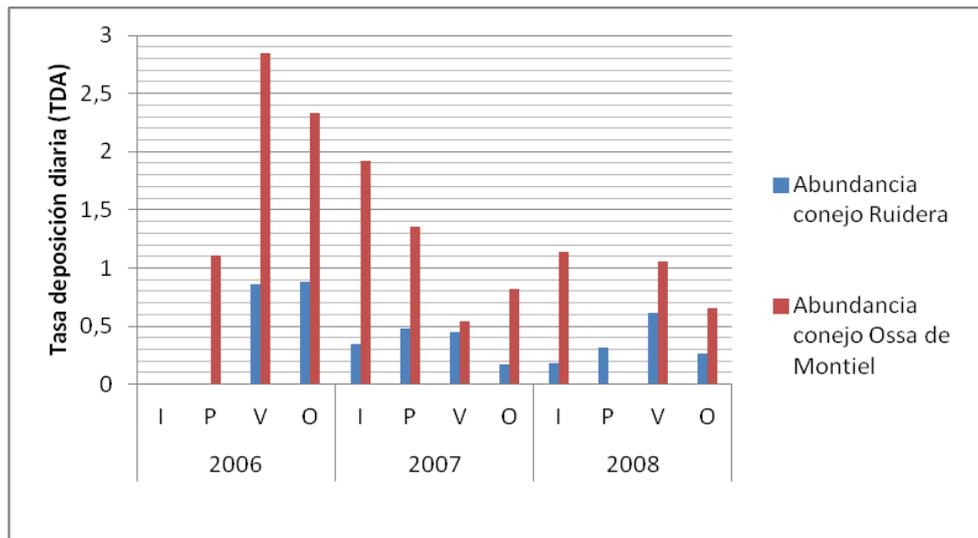


Fig. 4: Abundancia media estacional de conejo (TDA, excrementos  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) entre los años 2006-2008 en las localidades de Ossa de Montiel y Ruidera. I: invierno; P: primavera; V: verano; O: otoño.

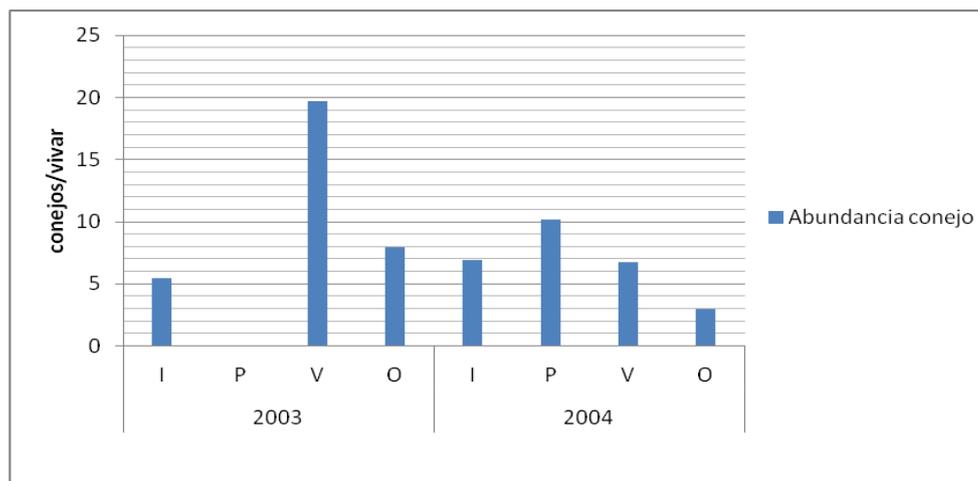


Fig. 5: Abundancia media estacional de conejo (número de conejos capturados por vivar) los años 2003 y 2004 en la localidad de Melonares. I: invierno; P: primavera; V: verano; O: otoño.

#### 4.4. Respuesta funcional y preferencia de presas

La abundancia de conejo (TDA) en Ossa de Montiel y Ruidera está relacionada de forma negativa con la diversidad trófica ( $H'$ ) y la amplitud de nicho trófico ( $B$ ), siendo solo significativa la relación con  $H'$  y  $B$  según la proporción de capturas ( $N_{H'}$ :  $r^2 = 0,601$ ,  $F_{1, 9} = 12,055$ ,  $p = 0,008$ ;  $N_B$ :  $r^2 = 0,533$ ,  $F_{1, 9} = 9,147$ ,  $p = 0,016$ ) (Fig. 6), no en cambio con las variables de diversidad trófica ( $B_{H'}$ ) y amplitud de nicho trófico ( $B_B$ ) según la biomasa aportada ( $B_{H'}$ :  $r^2 =$

0,29,  $F_{1,9} = 3,273$ ,  $p = 0,108$ ; B\_B:  $r^2 = 0,2$ ,  $F_{1,9} = 2,006$ ,  $p = 0,194$ ). También existe una relación negativa significativa entre la TDA y el tamaño medio de las presas depredadas ( $r^2 = 0,552$ ,  $F_{1,9} = 9,838$ ,  $p = 0,014$ ), así como del tamaño medio de los conejos depredados ( $r^2 = 0,59$ ,  $F_{1,9} = 11,52$ ,  $p = 0,009$ ) (Fig. 6).

Teniendo en cuenta los valores de la dieta de las tres localidades, se ha observado una relación significativamente negativa entre la proporción de biomasa del conejo en la dieta (%B\_conejo) y la proporción de biomasa de la liebre en la dieta (%B\_liebre:  $r^2 = 0,5$ ,  $F_{1,14} = 12,996$ ,  $p = 0,003$ ; Fig. 7). Del mismo modo, se ha observado una relación negativa entre la proporción de biomasa de conejo y la proporción de biomasa del grupo de otras aves (%B\_Otras\_aves:  $r^2 = 0,383$ ,  $F_{1,14} = 8,081$ ,  $p = 0,014$ ), que incluye principalmente columbiformes y galliformes (Fig. 7).

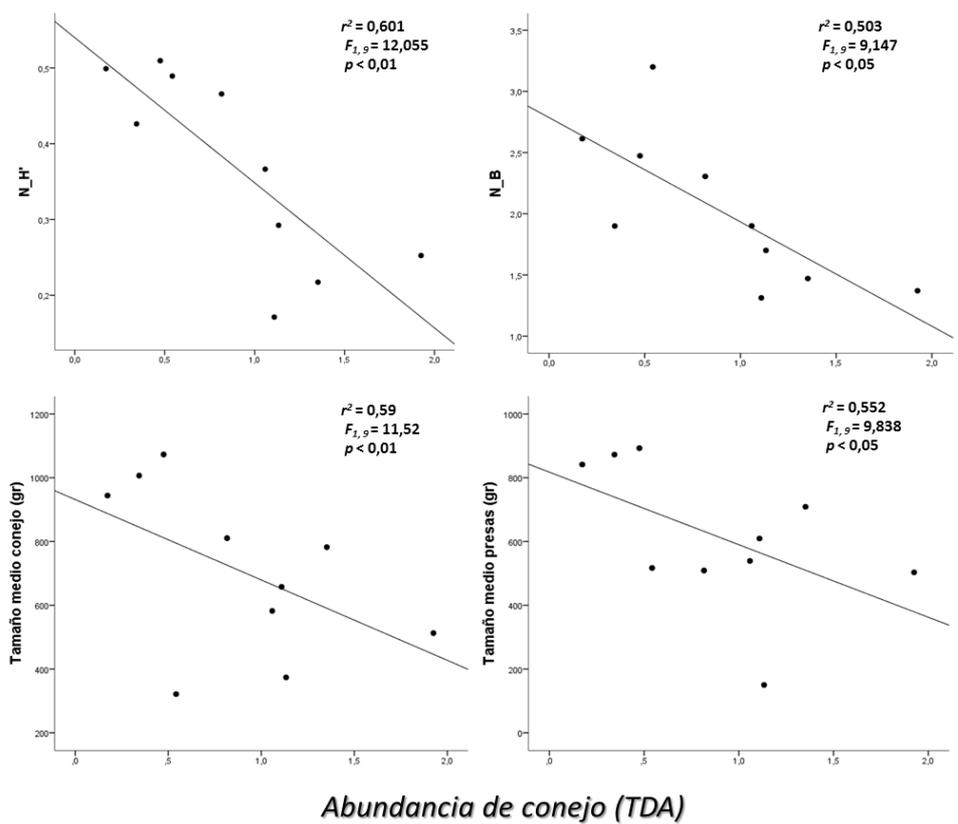


Fig. 6: Relaciones entre la abundancia de conejo (TDA: tasa de deposición diaria) y la diversidad trófica ( $N_H'$ ), amplitud de nicho trófico ( $N_B$ ), tamaño medio de las presas y de los conejos consumidos por el búho real. Datos de Ruidera y Ossa de Montiel. Se presentan los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) y los valores de F y probabilidad de cada ajuste de regresión.

Sobre esto último, cabe destacar una relación marginalmente significativa entre %B\_conejo y el aporte de biomasa de la perdiz (%B\_perdiz:  $r^2 = 0,22$ ,  $F_{1, 14} = 3,669$ ,  $p = 0,078$ ). A su vez existe una relación negativa marginalmente significativa entre la proporción de capturas de conejo (%N\_conejo) con la proporción de capturas del grupo de las aves de tamaño medio (%N\_Otras\_aves:  $r^2 = 0,243$ ,  $F_{1, 14} = 4,179$ ,  $p = 0,062$ ).

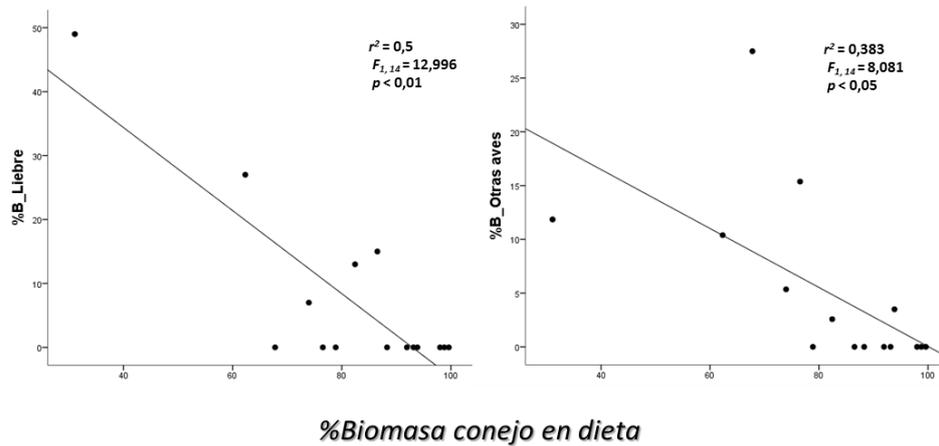


Fig. 7: Relación de la proporción de biomasa de liebre (%B\_Liebre), proporción de biomasa de otras aves (%B\_Otras aves) con la proporción de la biomasa de conejo en la dieta del búho real. Datos de Ruidera, Ossa de Montiel y Melonares. Se presentan los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) y los valores de F y probabilidad de cada ajuste de regresión.

El modelo de respuesta funcional más parsimonioso para la proporción de biomasa de conejo en la dieta del búho real en Ossa de Montiel y Ruidera, es el modelo sigmoideal de Tipo III con 2 parámetros (Fig. 8; Tabla 3). Sin embargo tampoco se puede descartar el modelo asintótico de Tipo II con 2 parámetros ( $\Delta AICc < 2$ ) (Tabla 3). De hecho, si observamos las dos representaciones de las curvas (Fig. 8), la forma sigmoideal es imperceptible en la curva de Tipo III. Además la significación es mayor para la respuesta asintótica de Tipo II, siendo los valores de sus parámetros marginalmente significativos (a:  $p < 0,0001$ ; b:  $p = 0,0534$ ). En cuanto al ajuste de la respuesta funcional para la proporción de capturas de conejo, el modelo más parsimonioso es el sigmoideal de Tipo III (Fig. 9; Tabla 4), sin ser significativos los valores de sus parámetros (a:  $p = 0,63$ ; b:  $p = 0,136$ ).

Type	Equation	K	AICc	$\Delta$ AICc	Wi	D <sup>2</sup>
III	<b>Arcoseno %B_conejo = <math>(e^{(a+b \times (AB))}) / (1 + e^{(a+b \times (AB))})</math></b>	3	<b>-166,52</b>	<b>0,00</b>	<b>0,50</b>	<b>0,17</b>
II	<b>Arcoseno %B_conejo = <math>a \times (1 - e^{(-b \times (AB))})</math></b>	3	<b>-166,27</b>	<b>0,25</b>	<b>0,44</b>	<b>0,20</b>
II	Arcoseno %B_conejo = $a - b \times e^{(-c \times (AB))}$	4	-160,91	5,61	0,03	0,24
III	Arcoseno %B_conejo = $a / (1 + b \times e^{(-c \times (AB))})$	4	-160,88	5,64	0,03	0,24
Null	Arcoseno %B_conejo = $a$	2	6,66	173,18	0,00	0,00
I	Arcoseno %B_conejo = $a + b \times (AB)$	3	9,19	175,73	0,00	0,16

Tabla 2: Ajuste de la respuesta funcional del búho real, expresada como cambios en la proporción de biomasa de conejo en su dieta, ante los cambios en la abundancia de conejos (AB=TDA). El ajuste ha sido ponderado por el número de egagrópias analizadas. Tipo I, II y III tienen forma lineal, asintótica y sigmoideal respectivamente, mientras que el modelo nulo solo incluye el intercepto, y se considera para validar los demás modelos. Modelos en negrita significa  $\Delta$ AICc < 2. Para más detalles leer texto.

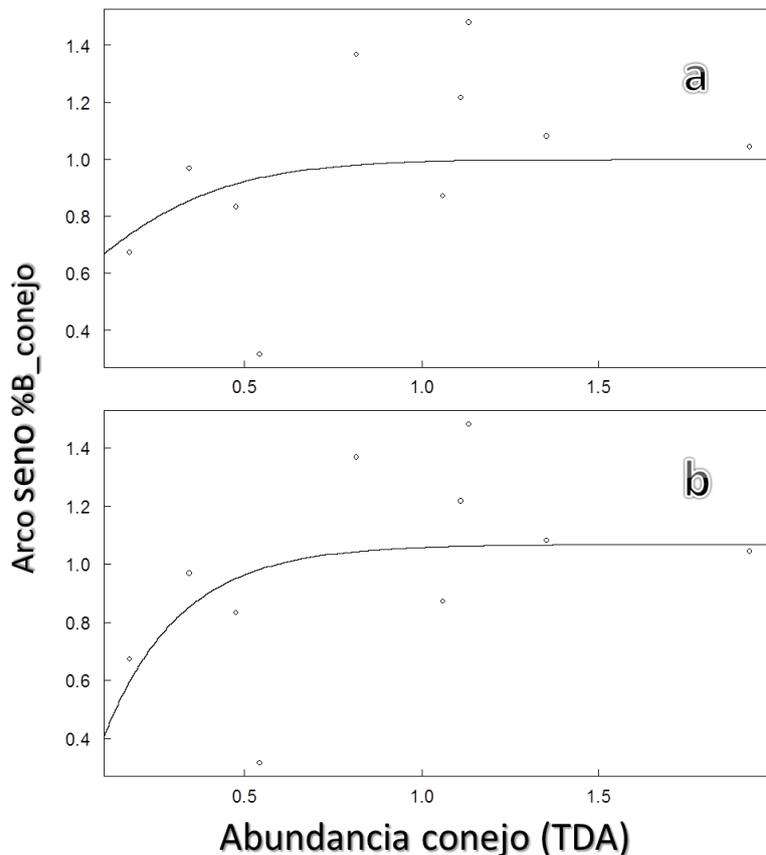


Fig. 8: Respuesta funcional del búho real, expresada como cambios en la proporción de biomasa de conejo en su dieta (transformada según el arco-seno), ante los cambios en la abundancia de conejos en las localidades de Ossa de Montiel y Ruidera.  
**a:** Respuesta funcional del modelo sigmoideal Tipo III con 2 parámetros.  
**b:** Respuesta funcional del modelo asintótico Tipo II con 2 parámetros.

Type	Equation	K	AICc	$\Delta$ AICc	Wi	$D^2$
III	<b>Arcoseno %N_conejo = <math>(e^{(a+b \times (AB))}) / (1 + e^{(a+b \times (AB))})</math></b>	3	<b>-172,71</b>	<b>0,00</b>	<b>0,77</b>	<b>0,17</b>
II	Arcoseno %N_conejo = $a \times (1 - e^{(-b \times (AB))})$	3	-168,64	4,07	0,10	0,20
II	Arcoseno %N_conejo = $a - b \times e^{(-c \times (AB))}$	4	-167,78	4,92	0,07	0,24
III	Arcoseno %N_conejo = $a / (1 + b \times e^{(-c \times (AB))})$	4	-167,77	4,94	0,06	0,24
I	Arcoseno %N_conejo = $a + b \times (AB)$	3	-0,47	172,24	0,00	0,16
Null	Arcoseno %N_conejo = $a$	2	1,71	174,42	0,00	0,00

Tabla 3: Ajuste de la respuesta funcional del búho real, expresada como cambios en la proporción de capturas de conejo, ante los cambios en la abundancia de conejos (AB=TDA). El ajuste ha sido ponderado por el número de egagrópilas analizadas. Tipo I, II y III tienen forma lineal, asintótica y sigmoideal respectivamente, mientras que el modelo nulo solo incluye el intercepto, y se considera para validar los demás modelos. Modelos en negrita significa  $\Delta$ AICc < 2.

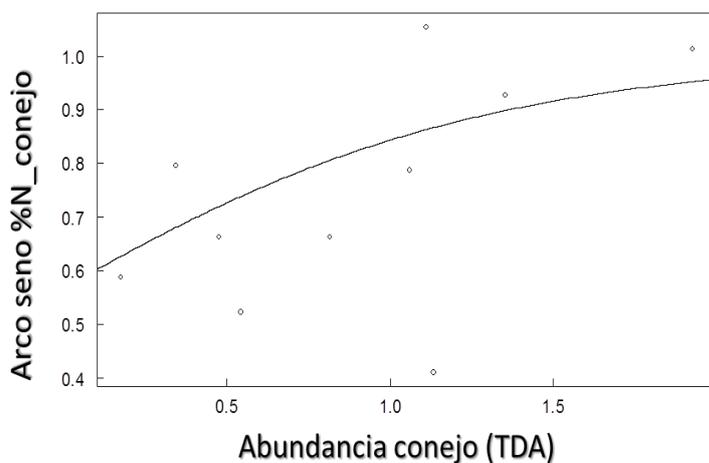


Fig. 9: Respuesta funcional del búho real, expresada como cambios en la proporción de capturas de conejo (transformada según el arco-seno), ante los cambios en la abundancia de conejos en las localidades de Ossa de Montiel y Ruidera. Respuesta funcional del modelo sigmoideal Tipo III con 2 parámetros.

Los datos de Melonares también reflejan la existencia de una respuesta funcional del búho real ante los cambios de la abundancia de conejo (AB). Las regresiones lineales resultan significativas tanto para la proporción de biomasa ( $r^2 = 0,853$ ,  $F_{1,3} = 17,43$ ,  $p = 0,025$ ), como para la proporción de capturas ( $r^2 = 0,954$ ,  $F_{1,3} = 62,01$ ,  $p = 0,004$ ) de conejo en la dieta del búho real (Fig.10).

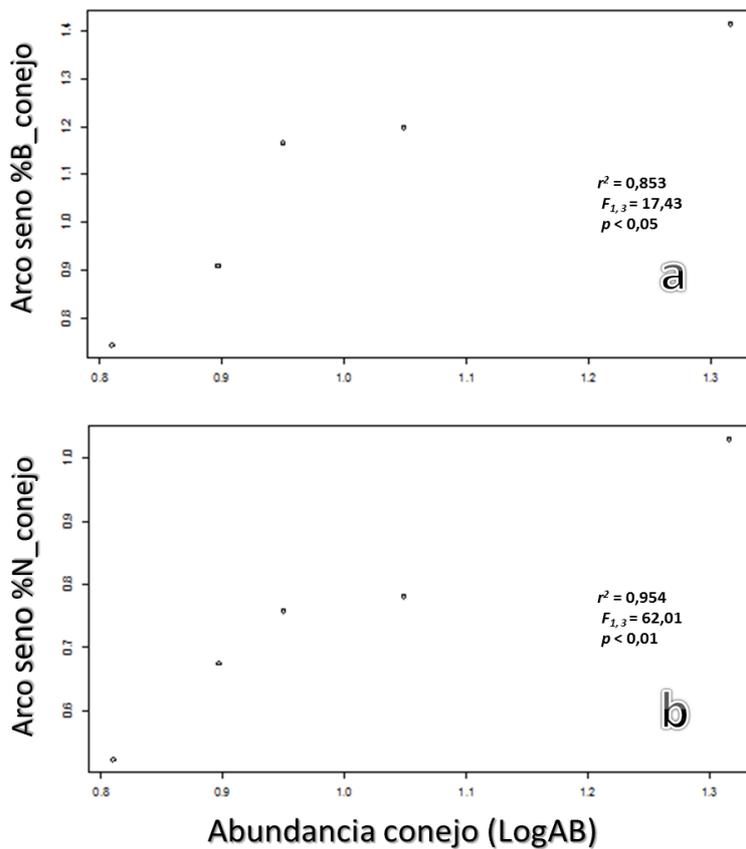


Fig. 10: Respuesta funcional del búho real, expresada como cambios en la proporción de capturas de conejo (transformada según el arco-seno), ante los cambios en la abundancia de conejo (transformada según el logaritmo) en la localidad de Melonares.

**a:** Relación de la proporción de biomasa de conejo en la dieta.

**b:** Relación de la proporción de capturas de conejo en la dieta.

## 5. Discusión

### 5.1. Dieta del búho real

Los resultados obtenidos muestran que los lagomorfos son el componente principal de la dieta del búho real en las zonas de estudio, en el Centro-Sur de la Península Ibérica, al igual que se ha descrito para otras especies del género *Bubo* donde los lagomorfos son abundantes (Keith *et al.*, 1984; Jacksic y Martí, 1984; Donázar *et al.*, 1989). El conejo es el alimento básico, mostrando el búho una diversificación de su dieta al disminuir la abundancia de conejo. Esta dependencia del búho real sobre el conejo en ambientes mediterráneos ya ha sido descrita por varios autores (Hiraldo *et al.*, 1975, 1976; Pérez-Mellado, 1980; Donázar, 1989; Serrano, 1998, entre otros), sin embargo hay que tener en cuenta la gran variabilidad que puede haber en la dieta del búho real debido a su gran capacidad de especialización en determinadas presas más o menos abundantes en las diferentes localidades (Hiraldo *et al.*, 1975; Herrera e

Hiraldó, 1976; Lourenço, 2006), y aprovechar los posibles conejos heridos en la actividad de la caza como demuestran los perdigones encontrados. Por ello cabe destacar que los resultados se han obtenido en un tipo de hábitat muy concreto, y que podrían variar notablemente de una localidad a otra en una especie, como es el búho real, que vive en ambientes muy heterogéneos (Penteriani *et al.*, 2005). La similitud entre las áreas de estudio, la gran disponibilidad de conejo, y la facilidad para su captura en los ambientes mediterráneos del Centro-Sur de la Península Ibérica (Penteriani *et al.*, 2002), provocan que no existan diferencias significativas en el consumo de conejo entre las diferentes localidades estudiadas (Hiraldó *et al.*, 1975, 1976; Pérez-Mellado, 1980).

Es conocido que los depredadores aumentan su diversidad trófica cuando su presa preferida es escasa (Hiraldó *et al.*, 1976; Fedriani *et al.*, 1998; Raoul *et al.*, 2010), incluso especies especialistas pueden llegar a consumir una alta proporción de presas alternativas (Moleón *et al.*, 2012). El búho real en la zona Centro-Sur de la Península Ibérica muestra esta misma tendencia al disminuir la abundancia de conejo, aumentando su diversidad trófica y la amplitud de nicho trófico, disminuyendo su grado de especialización, y depredando sobre otros grupos como las liebres, los micromamíferos y las aves. Otros autores (Hiraldó *et al.*, 1975, 1976; Pérez-Mellado, 1980; Serrano, 1998) ya habían observado esto en otras partes de la Península Ibérica, pero nunca teniendo estimas precisas de la densidad de conejo en el mismo momento y lugar.

Por otro lado, hay que tener en cuenta que el bajo número de muestras del presente estudio podría inducir a errores en los resultados de la diversidad trófica, que podría estar subestimada. En este sentido, algunos trabajos plantean la necesidad de contar con más de 500 egagrópilas para una estimación precisa de la diversidad trófica (Williams *et al.*, 2012), número obviamente mucho mayor que los tamaños de muestra de nuestro estudio. Del mismo modo, aunque todos los cálculos y modelos realizados han sido ponderados por el número de egagrópilas, el número total de unidades de muestreo (estación-localidad) ha sido bajo ( $n = 15$ ), contando en algunos casos

con menos de 5 egagrópilas, por lo que es conveniente tomar los resultados de la diversidad con cierta cautela.

Las relaciones negativas obtenidas entre las proporciones de biomasa de conejo y de liebre en la dieta por un lado, y de biomasa de conejo y del grupo otras aves (columbiformes y galliformes) por otro, indican que la liebre, las columbiformes y las galliformes son las presas alternativas al conejo cuando éste es escaso en la zona Centro-Sur de la Península Ibérica. Las hipótesis de la dieta óptima, predicen que las presas preferidas por un depredador son aquellas que son más rentables energéticamente (McArthur y Pianka, 1966, Green, 1986), por ello es lógico pensar que con abundancias relativamente altas de presas alternativas, los depredadores seleccionarán aquellas de tamaño próximo al de la presa preferida (el conejo), como es el caso de la liebre, las columbiformes y las galliformes, como la perdiz roja. La importancia de las palomas (*Columba sp.*) y la perdiz roja en la dieta del búho real en la Península Ibérica debido a su tamaño, ya ha sido observada por varios autores (Hiraldo *et al.*, 1975, 1976; Pérez-Mellado, 1980; Serrano, 1998). A la vista de estos estudios y el presente, se puede concluir que ante la disminución de la abundancia del conejo, el búho real intenta capturar especies de un valor energético similar al del conejo, como son las aves de tamaño medio y la liebre.

## 5.2. Respuesta funcional

Tras la evaluación de los distintos modelos de respuesta funcional del búho real ante variaciones en la abundancia de conejo, el búho real puede calificarse como un depredador facultativo del conejo. Se ha observado un gran consumo de conejo a abundancia media-alta y un consumo moderado a baja abundancia del mismo, sin poderse diferenciar entre una respuesta de Tipo II o de Tipo III. A su vez, a bajas abundancias de conejo, el búho real responde diversificando su dieta, especialmente en cuanto al número de capturas de otros grupos, reflejando una curva de Tipo III típica de los depredadores generalistas. Esto es debido a que en muchos casos no consiguen el aporte necesario de energía para suplir al conejo (Donázar, 1989).

Esta dificultad para diferenciar entre respuestas funcionales de Tipo II y Tipo III puede deberse al bajo número de muestras disponibles en situaciones de baja densidad de conejo, que es donde se observa la diferencia entre los dos tipos de respuestas (Trexler *et al.*, 1988; Fernández-Arhex y Corley, 2004). Algunos autores (ver Ferrer y Negro, 2004; Lourenço *et al.*, 2011a) consideran que ciertos depredadores como el búho real son incapaces de aumentar su espectro trófico al disminuir su presa principal. Sin embargo, otros autores concluyen que en la Península Ibérica muchos de los depredadores que basan su dieta en el conejo son capaces de depredar sobre otras presas como la perdiz roja (Ontiveros *et al.*, 2005; Delibes-Mateos *et al.*, 2007), llegando incluso a una especialización en otras presas tras la evolución histórica de la relación múltiple entre depredadores y presas (Moleón *et al.*, 2012), hecho que puede dificultar la diferenciación entre una respuesta funcional de Tipo II o de Tipo III (Raoul *et al.*, 2010).

### *5.3 Depredación intragremial*

El búho real es uno de las mayores rapaces de la Península Ibérica y es capaz de depredar sobre al menos 18 especies de otras rapaces (Mikkola, 1983) y 6 especies de carnívoros (Penteriani y Delgado, 2010; Lourenço *et al.*, 2011a). Este hecho lo convierte en un superdepredador con capacidad de producir una fuerte segregación espacial de otras especies de depredadores, especialmente rapaces (Sergio *et al.*, 2007), e incluso regular sus poblaciones (Serrano, 2000; Sergio, 2003, 2004). Varios autores han confirmado el aumento de la diversidad y abundancia de rapaces en las zonas con mayor abundancia de conejo (Delibes-Mateos *et al.*, 2007; Díaz-Ruiz *et al.*, 2007; Rouco, 2008), por lo que cabe esperar un aumento también de la depredación intragremial. Nuestros datos coinciden con esto último, reflejando una mayor proporción de capturas y biomasa de rapaces en la dieta del búho real en Melonares (con densidades de conejo localmente muy elevadas) respecto a Ruidera. En Melonares, debido a la repoblación de conejos, se constató un aumento significativo de la presencia de rapaces (ver Rouco, 2008). El cambio en la dieta estaría posiblemente provocado por la búsqueda de alimento por parte del búho en zonas de baja abundancia de conejo que no se encuentran dentro

de su área de campeo habitual, donde las otras especies de rapaces habían sido segregadas por el propio búho (Serrano, 2000; Penteriani *et al.*, 2008). También hemos observado una depredación estacional mayor sobre rapaces en verano y otoño que en invierno y primavera, posiblemente debido a que a finales de verano y principios de otoño la mayoría de las rapaces terminan el periodo de cría y empiezan los primeros vuelos de los volantones, siendo más susceptibles a ser depredados por el búho real (Real y Mañosa, 1990).

## **6. CONCLUSIONES**

Los lagomorfos son el alimento principal en la dieta del búho real en las tres localidades del Centro-Sur de la Península Ibérica estudiadas. Concretamente el conejo es la especie más consumida, depredando sobre otros grupos de tamaño similar como las liebres y las aves columbiformes y galliformes (perdiz roja) cuando disminuye la abundancia de conejo.

La respuesta funcional del búho real refleja un gran consumo de conejo a abundancias media-alta de conejo, y un consumo moderado a baja abundancia del mismo, sin poderse diferenciar entre una respuesta de Tipo II o de Tipo III. Responde diversificando su dieta al disminuir la abundancia de conejo, depredando sobre otros grupos taxonómicos de menor tamaño que el conejo, sin poder conseguir el aporte de energía suficiente para substituir al conejo. Por lo tanto se propone calificar al búho real como un depredador facultativo sobre el conejo, especializándose localmente en el consumo de conejos donde estos son abundantes.

Existe la posibilidad de un aumento de la depredación intragremial por parte del búho real al aumentar la densidad de conejo por el incremento de la competencia provocada por el aumento en la población de otras especies de rapaces (*hipótesis de la eliminación de competidores*).

## **7. BIBLIOGRAFÍA**

Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B., N., Csaki, F. (eds). Second International

Symposium on Information Theory. Akademiai, Kiado, Budapest, Hungary, pp. 267-281.

Andersson, M., Erlinge, S. (1977). Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, **29**:591–597.

Bang, P., Dahlstrom, P. (1999). Huellas y señales de animales de Europa. Ediciones Omega.

Brown, R. (2003). Huellas y señales de las aves de España y Europa. Ediciones Omega.

Burnham, K., P., Anderson, D., R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. – Springer.

Bustamante, J., M. (1985). Alimentación del Ratónero común (*Buteo buteo* L: 1758) en el norte de España. Doñana, *Acta Vertebrata*, **12**: 51-62.

Chandler, A., C. (1916). A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance. University of California. Publications In Zoology. **13**:243-446.

Crawley, M., J. (2007). The R Book. Wiley.

Day, M., G. (1966). Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *Journal of Zoology*, **148**:201-217.

Delibes, M., Hiraldo, F. (1981). The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. In: Myers, K., MacInnes, C., D. (Eds.). Proceedings of the I World Lagomorph Conference. University of Guelph, Ontario, pp. 614-622.

Delibes-Mateos, M., Redpath, S., M., Angulo, E., Ferreras, P., Villafuerte, R. (2007). Rabbits as a keystone species in southern Europe. *Biological Conservation*, **137**:149–156.

Delibes-Mateos, M., Ferreras, P., Villafuerte, R. (2008a). Rabbit populations and game management: the situation after 15 years of rabbit haemorrhagic disease in central-southern Spain. *Biodiversity Conservation*, **17**:559–574.

Delibes-Mateos, M., Delibes, M., Ferreras, P., Villafuerte, R (2008b). The key role of European rabbits in the conservation of the western Mediterranean basis hotspot. *Conservation Biology*, **22**:1106-1117.

Díaz-Ruiz, J., Fernández-de-Simón, J., Delibes-Mateos, M., Villafuerte, R., Ferreras, P. (2007). Relación entre las rapaces diurnas y la densidad de conejo en tres zonas de la provincia de Ciudad Real. *Anuario Ornitológico de Ciudad Real*, 33-41.

Díaz-Ruiz, F., Buenestado, F., Fernández-de-Simón, J., Ferreras, P. (2010). First record of rabbit carrion consumption by Eurasian Eagle-Owl (*Bubo bubo*) on the Iberian Peninsula. *Journal of Raptor Research*, **44**(1):78-79.

Donázar, J. (1989). Variaciones geográficas y estacionales en la dieta del Búho Real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola* **36**: 25-39.

Donázar, J., Castien, E. (1989). Predación del búho real (*Bubo bubo*) sobre la perdiz roja (*Alectoris rufa*): selección de edad y sexo. *Doñana Acta Vertebrata*, **16**(2):219-225.

Donázar, J., Ceballos, O. (1984). Algunos datos sobre estatus, distribución y alimentación del búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Rapinyaires Mediterranis* **2**: 246-254.

Donázar, J., Ceballos, O. (1989). Selective predation by Eagle Owls *Bubo bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: Age and sex preferences. *Ornis Scandinavica*, **20**:117-122.

Donázar, J., Hiraldo, F., Delibes, M., Estrella, R., R. (1989). Comparative food habits of the Eagle Owl *Bubo bubo* and the Great Horned Owl *Bubo virginianus* in six Palearctic and Nearctic biomes. *Ornis Scandinavica*, **20**:298-306.

Dunning, J., B. (1993). *CRC Handbook of Avian Body Masses*. CRC Press.

Fedriani, J., M., Ferreras, P., Delibes, M. (1998). Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *Journal of Zoology London*, **245**:214-218.

Feinsinger, P., Spears, E., E., Poole, R., W. (1981). A simple measure of niche breadth. *Ecology*, **62**:27-32.

Fernández, C. 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the golden eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Revue D'Ecologie la Terre et la Vie*, **48**: 323-329.

Fernández-Arhex, V., Corley, J., C. (2004). La respuesta funcional: una revisión y guía experimental. *Ecología Austral*, **14**:83-93.

Fernández-de-Simón, J., Díaz-Ruiz, F., Villafuerte, R., Delibes-Mateos, M., Ferreras, P. (2011a). Assessing predictors of pellet persistence in European rabbits *Oryctolagus cuniculus*: towards reliable population estimates from pellet counts. *Wildlife Biology*, **17**: 317-325.

Fernández-de-Simón, J., Díaz-Ruiz, F., Cirilli, F., Sánchez-Tortosa, F., Villafuerte, R., Delibes-Mateos, M., Ferreras, P. (2011b). Towards a standardized index of European rabbit abundance in Iberian Mediterranean habitats. *European Journal of Wildlife Research*, **57**:1091–1100.

Fernández-de-Simón, J., Díaz-Ruiz, F., Cirilli, F., Sánchez-Tortosa, F., Villafuerte, R., Ferreras, P. (sometido). Role of prey density and intraspecific competition on the abundance of a top predator.

Fernández-Llario, P., Hidalgo, S., J. (1995). Importancia de presas con limitaciones físicas en la dieta del búho real, *Bubo bubo*. *Ardeola*, **42**(2):205-207.

Ferrer, M., Negro, J., J. (2004). The near extinction of two large European predators: super specialists pay a price. *Conservation Biology*, **18**(2):344-349.

Futuyma, D., J., Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**:207–233.

Gallego, L., Alemany, A. (1983). Vertebrados Ibéricos, 1. Peces, anfibios y reptiles. Antigua Imprenta Soler, Palma de Mallorca.

- Gallego, L., Alemany, A. (1985). Vertebrados Ibéricos, 6. Roedores y lagomorfos. Antigua Imprenta Soler, Palma de Mallorca.
- Gallego, L., Alemany, A. (1987). Vertebrados Ibéricos, 8. Mamíferos carnívoros. Antigua Imprenta Soler, Palma de Mallorca.
- García, I. (2006). Dieta del aguililla calzada en el Sur de Ávila: importancia de los passeriformes. *Ardeola*, **53**(1):39-54.
- Gonsálbez y Noguera, J. (1987). Insectívors i Rosegadors de Catalunya. Institució Catalana d'Història Natural. *Ketres*, **13**:1-241.
- Greene, C., H. (1986). Patterns of prey selection: implications of predator foraging tactics. *American Naturalist*, **128**:824–839.
- Herrera, C., M., Hiraldo, F. (1976). Food-niche and trophic relationships among European owls. *Ornis Scandinavica*, **7**:29-41.
- Hiraldo, F., Andrada, J., Parreño, F., F. (1975). Diet of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in Mediterranean Spain. *Doñana Acta Vertebrata*, **2**:161-177.
- Hiraldo, F., Parreño, F., F., Andrada, V., Amores, F. (1976). Variations in the food habits of the European Eagle Owl (*Bubo bubo*). *Doñana Acta Vertebrata*, **3**:137-156.
- Holling, C., S. (1959). The functional components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist*, **91**:293-320.
- IBM SPSS Statistics(2011) for Windows version 20. Chicago.
- Jaksic, F., M., Marti, C., D. (1984). Comparative food habits of *Bubo* owls in Mediterranean-type ecosystems. *Condor*, **86**:288–296.
- Janes, S., W., Barss, J., M. (1985). Predation by three owl species on northern pocket gophers of different body mass. *Oecologia*, **67**:76-81.

Jones, C., Pech, R., Forrester, R., King, C., M., Murphy, E., C. (2011). Functional responses of an invasive top predator *Mustela ermine* to invasive meso-predator *Rattus rattus* and *Mus musculus*, in New Zealand forests. *Wildlife Research*, **38**:131-140.

Keith, L., B., Cary, J., R., Rongstad, O., J., Brittingham, M., C. (1984). Demography and ecology of a declining snowshoe hare population. *Wildlife Monographs*, **90**:1-43.

Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Lourenço, O., R. (2006). The food habits of Eurasian Eagle Owl in southern Portugal. *Journal of Raptors Research*, **40**:297-300.

Lourenço, R., Santos, S., M., Rabaça, J., E., Penteriani, V. (2011a). Superpredation patterns in four large European raptors. *Population Ecology*, **53**:175–185.

Lourenço, R., Penteriani, V., Delgado, M., M., Marchi-Bartolozzi, M., Rabaça, J., E. (2011b). Kill before being killed: an experimental approach supports the predator-removal hypothesis as a determinant of intraguild predation in top predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**:1709-1714.

Mañosa, S. (1991). *Biologia tròfica, ús de l'hàbitat de la reproducció de l'astor (Accipiter gentilis Linnaeus, 1758) a la Segarra*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.

Mañosa, S. 1994. Goshawk diet in a Mediterranean area of northeastern Spain. *Journal of Raptors Research*, **28**: 84:94.

Marchesi, L., Pedrini, P., Sergio, F. (2002). Biases associated with diet study methods in the Eagle Owl. *Journal of Raptor Research*, **36**:11-16.

Martínez, J., E., Calvo, J., F. (2001). Diet and breeding success of Eagle Owl in southeastern Spain: effect of haemorrhagic disease. *Journal of Raptors Research*, **35**:259-262.

- Martínez, J., A., Zuberogoitia, I. (2001). The response of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *Journal of Ornithology*, **142**:204-211.
- McArthur, R., H., Pianka, E., R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, **100**: 611–617.
- Mikkola, H. (1976). Owls killing and killed by other owls and raptors in Europe. *British Birds*, **69**:144–154.
- Mikkola, H. (1983). *Owls of Europe*. Poyser, Berkhamsted.
- Mikkola, H. (1994). Eagle Owl. *Birds of Europe: their conservation status*. In: Tucker, G., M., Heath, M., F. (eds). *BirdLife Conservation Series*, 3. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 326–327.
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J., A., Gil-Sánchez, J., M., Ballesteros-Duperón, E., Barea-Azcón, J., M., Virgós, E. (2012). Predator-prey relationships in a Mediterranean vertebrate system: Bonelli's eagles, rabbits and partridges. *Oecologia*, **168**: 679-689.
- Moreno, E. (1985). Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. *Ardeola*, **32**(2): 295-377.
- Moreno, E. (1986). Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. *Ardeola*, **33**(1-2): 69-129.
- Moreno, E. (1987). Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. *Ardeola*, **34**(2): 243-273.
- Moreno, S., Villafuerte, R. (1995). Traditional management of scrubland for the conservation of rabbits *Oryctolagus cuniculus* and their predators in Doñana National Park, Spain. *Biological Conservation*, **73**:81-85.
- 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*, **12**:71-113.

- O'Donoghue, M., Boutin, S., Krebs, C., J., Zuleta, G., Murria, D., L., Hofer, E., J. (1998). Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology*, **79**:1193–1208.
- Olsson, V. (1979). Studies on a population of Eagle Owls. *Viltrevy*, **11**:1-99.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J., M., Caro, J. (2005). Prey density, prey detectability and food habits: The case of Bonelli's eagle and the conservation measures. *Biological Conservation*, **123**: 19-25.
- Ortego, J. (2007). Consequences of Eagle Owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. *Ornis Fennica*, **84**:78-90.
- Palomares, F. (2001). Comparison of 3 methods to estimate rabbit abundance in Mediterranean Environment. *Wildlife Society Bulletin*, **29**:578-585.
- Pech, R., P., Sinclair, A., R., E., Newsome, A., E. (1995). Predation models for primary and secondary prey species. *Wildlife Research*, **22**:55-64.
- Penteriani, V., Delgado, M., M. (2010). Búho real (*Bubo bubo*). En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Bautista, L., M. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- 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. *Journal of Zoology*, **257**:365–372.
- Penteriani, V., Sergio, F., Delgado, M., M., Gallardo, M., Ferrer, M. (2005). Biases in population diet studies due to sampling in heterogeneous environments: a case study with the Eagle Owl. *Journal Field Ornithology*, **76**(3):237-244.
- Penteriani, V., Delgado, M., D., M., Bartolommei, P., Maggio, C., Alonso-Alvarez, C., Holloway, G., J. (2008). Owls and rabbits: predation against substandard individuals of an easy prey. *Journal of Avian Biology*, **39**:215–221.

Pérez-Mellado, V. (1980). Alimentación del Búho Real (*Bubo bubo* L.) en España Central. *Ardeola*, **25**:93-112.

Purroy, F., Varela, J. (2003). Guía de los mamíferos de España. Península, Baleares y Canarias. Lynx edicions

R Development Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. Austria R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Raoul, F., Deplazes, P., Rieffel, D., Lambert, J., C., Giraudoux, P. (2010). Predator dietary response to prey density variation and consequences for cetode transmission. *Oecologia*, **164**:129-139.

Real, J., Mañosa, S. (1990). Eagle Owl (*Bubo bubo*) predation on juvenile Bonelli's Eagles (*Hieraaetus fasciatus*). *Journal of Raptors Research*, **24**(3):69-71.

Rouco, C. (2008). Restauración de las poblaciones de conejo de monte y mejora de la gestión para su conservación. Tesis doctoral. Universidad de Castilla la Mancha.

Rouco, C., Ferreras, P., Castro, F., Villafuerte, R. (2008). The effect of exclusion of terrestrial predators on short term survival of translocated European wild rabbits. *Wildlife Research*, **35**:625-632.

Rouco, C., Ferreras, P., Castro, F., Villafuerte, R. (2010). A longer confinement period favors European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) survival during soft releases in low-cover habitat. *European Journal of Wildlife Research*, **56**(3): 215-219.

Salamolard, M., Butet, A., Leroux, A., Bretagnolle, V. (2000). Response of an avian predator to variations in prey density at temperate latitude. *Ecology*, **81**: 2428–2441.

Schoener, T., W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**:369-404.

Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P. (2003). Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *Journal of Animal Ecology*, **72**:232–245.

Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P. (2004). Integrating individual habitat choices and regional distribution of a biodiversity indicator and top predator. *Journal of Biogeography*, **31**:619-628.

Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P., Penteriani, V. (2007). Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance?. *Animal Behavioral*, **74**:1607–1616.

Serrano, D. (1998). Diferencias interhabitat en la alimentación del Buho 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). Relationship between raptors and rabbits in the diet of eagle owls in southwestern Europe: competition removal or food stress? *Journal of Raptor Research*, **34**:305–310.

Shannon, C., E., Wiener, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. Illinois University Press, Urbana, Illinois, 125.

Simmons, R., E. (1991). Biases in diets determined from pellets and remains: corrections factors for a mammals and bird-eating raptors. *Journal of Raptor Research*, **25**(3):63-67.

Solomon, M., E. (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **18**:1-35.

Soriguer, R. C. (1981). Estructura de sexos y edades de una población de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) de Andalucía occidental. *Doñana Acta Vertebrata*, **8**: 225-236.

Teerink, B.J. (1991) *Hair of West-European Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.

Tella, J., L., Mañosa, S. (1993). Eagle Owl predation on Egyptian vulture and northern goshawk: possible effect of a decrease in European rabbit availability. *Journal of Raptor Research*, **27**:111–112.

Temple, S., A. (1987). Do predators always capture substandard individuals disproportionately from prey populations?. *Ecology*, **68**:669–674.

Terraube, J., Arroyo, B., Madders, M., Mougeot, F. (2010). Diet specialization and foraging efficiency under fluctuating vole abundance: a comparison between generalist and specialist avian predators. *Oikos*, **120**: 234-244.

Trejo, A., Guthmann, N. (2003). Owl selection on size and sex classes of rodents: activity and microhabitat use of prey. *Journal of Mammalogy*, **84**:652–658.

Trejo, A., Guthmann, N., Lozada, M. (2005). Seasonal selectivity of Magallanic horned owl (*Bubo magellanicus*) on rodents. *European Journal of Wildlife Research*, **51**:185-190.

Trexler, J., C., McCulloch, C., E., Travis, J. (1988). How can the functional response best be determined?. *Oecologia*, **76**:206-214.

Villafuerte, R. (1994). Riesgo de depredación y estrategias defensivas del conejo, *Oryctolagus cuniculus* (L ), en el Parque Nacional de Doñana. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba. España.

Williams, R., L., Goodenough, A., E., Stafford, R. (2012). Statistical precision of diet diversity from scat and pellet analysis. *Ecological Informatics*, **7**:30-34.

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.

Zuur, A., F., Ieno, E., N., Smith, G., M. (2007). *Analyzing ecological data*. Springer. 680 pp.

## **8. AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo fin de máster se ha podido realizar gracias al proyecto de investigación "La predación y la recuperación de las poblaciones de conejos en el Centro-Sur peninsular. Evaluación de la hipótesis del pozo de la predación" CGL2005–02340, financiado por el Plan Nacional de I+D, y al proyecto de investigación "Seguimiento y recuperación de las poblaciones de conejo silvestre en la zona de compensación del embalse de Melonares (Sevilla)", financiado por Melonares UTE y Confederación Hidrográfica del Guadalquivir.

Quiero agradecer especialmente al Dr. Pablo Ferreras de Andrés por darme la posibilidad de realizar este proyecto y colaborar en su grupo de investigación, además de su valiosa ayuda en la revisión del manuscrito, y a Javier Fernández de Simón por su constante ayuda durante el trabajo de laboratorio y el análisis estadístico.

También dar las gracias a Francisco Díaz Ruiz y a Carlos Rouco por la recogida de las muestras, y a Pedro Luis Peiro del grupo de Rafael Villafuerte por la ayuda prestada para la obtención de las muestras de tarsos de conejo de la Finca experimental Dehesa de Galiana.

**APENDICE 1. Especies depredadas por el búho real en cada localidad, número de presas encontradas (Nº presas), proporción de ocurrencia de capturas (%), proporción de biomasa (%) y peso medio estimado de las presas encontradas (gr).**

	Ruidera				Ossa de Montiel				Melonares				TOTAL PRESAS			
	Nº presas	% ocurrencia	% biomasa	Peso medio	Nº presas	% ocurrencia	% biomasa	Peso medio	Nº presas	% ocurrencia	% biomasa	Peso medio	Nº presas	% ocurrencia	% biomasa	Peso medio
<b>Mammalia</b>	68	75,56	91,90	1081,34	120	81,63	91,94	553,56	55	79,71	92,28	403,78	243	79,41	91,97	667,35
<b>Carnívora</b>	1	1,11	4,06	3250,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	1,84	3250,00
Vulpes vulpes	1	1,11	4,06	3250,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	1,84	3250,00
<b>Lagomorpha</b>	61	67,78	86,96	1140,55	110	74,83	91,43	600,49	46	66,67	88,64	463,75	217	70,92	89,02	723,32
Oryctolagus cuniculus	56	62,22	73,55	1050,90	107	72,79	83,97	566,98	46	66,67	88,64	463,75	209	68,30	79,88	673,92
Lepus granatensis	5	5,56	13,40	2144,73	3	2,04	7,46	1795,60	~	~	~	~	8	2,61	9,14	2013,81
<b>Rodentia</b>	6	6,67	0,88	117,92	10	6,80	0,52	37,36	9	13,04	3,64	97,28	25	8,17	1,11	78,26
Rattus rattus	1	1,11	0,24	192,50	1	0,68	0,27	192,50	1	1,45	0,80	192,50	3	0,98	0,33	192,50
Rattus norvegicus	1	1,11	0,47	380,00	~	~	~	~	1	1,45	1,58	380,00	2	0,65	0,43	380,00
Mus musculus	1	1,11	0,03	20,75	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,01	20,75
Apodemus sylvaticus	1	1,11	0,03	26,25	3	2,04	0,11	26,25	~	~	~	~	4	1,31	0,06	26,25
Mus spretus	1	1,11	0,02	13,00	5	3,40	0,09	13,00	6	8,70	0,32	13,00	12	3,92	0,09	13,00
Arvicola sapidus	~	~	~	~	~	~	~	~	1	1,45	0,93	225,00	1	0,33	0,13	225,00
Eliomys quercinus	1	1,11	0,09	75,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,04	75,00
<b>Aves</b>	20	22,22	7,66	306,56	19	12,93	8,04	305,88	12	17,39	7,71	154,55	51	16,67	7,83	270,54
<b>Passeriforme</b>	8	8,89	0,53	52,92	8	5,44	1,13	101,89	7	10,14	1,62	55,64	23	7,52	0,92	70,78
Turdus philomelos	~	~	~	~	1	0,68	0,19	67,75	1	1,45	0,28	67,75	3	0,98	0,12	67,75
Cyanopica cyanus	~	~	~	~	~	~	~	~	2	2,90	0,60	72,00	2	0,65	0,08	72,00
Parus sp.	~	~	~	~	~	~	~	~	1	1,45	0,08	19,00	1	0,33	0,01	19,00
<b>Galliforme</b>	6	6,67	2,95	393,55	3	2,04	2,62	630,64	2	2,90	2,12	255,28	11	3,59	2,70	433,07
Alectoris rufa	6	6,67	2,95	393,55	2	1,36	1,09	393,55	1	1,45	1,64	393,55	9	2,94	2,01	393,55
Phasianus colchicus	~	~	~	~	1	0,68	1,53	1104,81	~	~	~	~	1	0,33	0,63	1104,81
Coturnix coturnix	~	~	~	~	~	~	~	~	1	1,45	0,49	117,00	1	0,33	0,07	117,00
<b>Columbiforme</b>	3	3,33	1,84	490,00	3	2,04	2,03	490,00	~	~	~	~	6	1,96	1,67	490,00
Columba palumbus	1	1,11	0,61	490,00	1	0,68	0,68	490,00	~	~	~	~	2	0,65	0,56	490,00
<b>Strigiforme</b>	2	2,22	0,99	397,25	3	2,04	1,33	319,50	2	2,90	2,66	319,50	7	2,29	1,36	341,71
Strix aluco	1	1,11	0,59	475,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,27	475,00
Athene noctua	~	~	~	~	1	0,68	0,44	319,50	~	~	~	~	1	0,33	0,18	319,50
<b>Falconiforme</b>	~	~	~	~	1	0,68	0,44	315,50	1	1,45	1,31	315,50	2	0,65	0,36	315,50
Circus pygargus	~	~	~	~	~	~	~	~	1	1,45	1,31	315,50	1	0,33	0,18	315,50
<b>Anseriforme</b>	1	1,11	1,35	1082,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,61	1082,00
Anas platyrhynchos	1	1,11	1,35	1082,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,61	1082,00
Ave indeterminada	~	~	~	~	1	0,68	0,50	360,75	~	~	~	~	1	0,33	0,20	360,75
<b>Reptilia</b>	1	1,11	0,43	345,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,20	345,00
Timon lepidus	1	1,11	0,43	345,00	~	~	~	~	~	~	~	~	1	0,33	0,20	345,00
<b>Insecta</b>	1	1,11	0,00	1,00	8	5,44	0,01	1,13	1	1,45	0,00	1,00	10	3,27	0,01	1,10
Coleoptera	1	1,11	0,00	1,00	8	5,44	0,01	1,13	1	1,45	0,00	1,00	10	3,27	0,01	1,10
Scarites sp.	~	~	~	~	1	0,68	0,00	1,00	~	~	~	~	1	0,33	0,00	1,00
Pimela sp	~	~	~	~	6	4,08	0,01	1,00	~	~	~	~	6	1,96	0,00	1,00
Lucanidae	~	~	~	~	1	0,68	0,00	2,00	~	~	~	~	1	0,33	0,00	2,00
<b>Chilopoda</b>	~	~	~	~	~	~	~	~	1	1,45	0,01	2,00	1	0,33	0,00	2,00
Scolopendra cingulata	~	~	~	~	~	~	~	~	1	1,45	0,01	2,00	1	0,33	0,00	2,00
<b>Total</b>	<b>90</b>	<b>100,00</b>	<b>100,00</b>	<b>888,98</b>	<b>147</b>	<b>100,00</b>	<b>100,00</b>	<b>491,48</b>	<b>69</b>	<b>100,00</b>	<b>100,00</b>	<b>348,78</b>	<b>306</b>	<b>100,00</b>	<b>100,00</b>	<b>576,22</b>

**Apéndice 2. Proporción de capturas (%) de los diferentes grupos taxonómicos en la dieta del búho real y valores de diversidad trófica de Shannon-Wiener (H') y amplitud de nicho trófico de Levins (B)**

	Ruidera			Ossa de Montiel						Melonares					
	Invierno-07	Primavera-07	Otoño-07	Invierno-07	Primavera-07	Verano-07	Otoño-07	Invierno-08	Primavera-08	Verano-08	Invierno-03	Verano-03	Otoño-03	Invierno-04	Primavera-04
	<b>Conejo</b>	71,72	61,54	55,56	84,58	86,96	50,00	61,54	40,00	80,00	74,83	50,00	85,71	73,74	62,50
<b>Liebre</b>	5,71	2,56	11,11	4,43	0,00	12,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Micromamíferos</b>	5,71	7,69	0,00	7,28	0,00	12,50	15,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	37,50	18,52
<b>Otras aves</b>	5,71	10,26	22,22	0,00	4,35	12,50	0,00	0,00	0,00	12,62	25,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Passeriforme</b>	8,57	7,69	11,11	3,71	4,35	0,00	15,38	0,00	20,00	4,17	25,00	14,29	13,76	0,00	3,70
<b>Rapaces</b>	0,00	5,13	0,00	0,00	4,35	12,50	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	12,50	0,00	3,70
<b>Otros</b>	0,00	5,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Artrópodos</b>	2,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	60,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,70
<b>H' (Shannon-Wiener)</b>	0,43	0,51	0,50	0,25	0,17	0,49	0,47	0,29	0,22	0,37	0,15	0,06	0,22	0,29	0,30
<b>B (Levins)</b>	1,90	2,47	2,61	1,37	1,31	3,20	2,30	1,70	1,47	1,90	2,67	1,32	1,96	1,88	1,88

**Apéndice 3. Proporción de biomasa (%) de los diferentes grupos taxonómicos en la dieta del búho real y valores de diversidad trófica de Shannon-Wiener (H') y amplitud de nicho trófico de Levins (B)**

	Ruidera			Ossa de Montiel						Melonares					
	Invierno-07	Primavera-07	Otoño-07	Invierno-07	Primavera-07	Verano-07	Otoño-07	Invierno-08	Primavera-08	Verano-08	Invierno-03	Verano-03	Otoño-03	Invierno-04	Primavera-04
	<b>Conejo</b>	82,42	73,96	62,32	86,51	93,85	31,09	97,99	99,60	88,29	77,78	67,77	98,77	91,92	78,88
<b>Liebre</b>	13,19	6,94	26,59	12,65	0,00	48,70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Micromamíferos</b>	1,29	0,69	0,00	0,39	0,00	0,63	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	21,12	1,03
<b>Otras aves</b>	2,58	5,35	10,39	0,00	3,50	11,85	0,00	0,00	0,00	16,87	27,49	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Passeriforme</b>	0,52	0,46	0,70	0,45	0,38	0,00	1,60	0,00	11,71	0,41	4,73	1,23	1,17	0,00	0,84
<b>Rapaces</b>	0,00	2,28	0,00	0,00	2,28	7,73	0,00	0,00	0,00	4,91	0,00	0,00	6,90	0,00	4,99
<b>Otros</b>	0,00	10,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>Artrópodos</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
<b>H' (Shannon-Wiener)</b>	0,26	0,31	0,40	0,19	0,07	0,41	0,05	0,00	0,16	0,16	0,11	0,01	0,11	0,22	0,11
<b>B (Levins)</b>	1,43	1,77	2,13	1,31	1,13	2,94	1,04	1,01	1,26	1,70	1,86	1,02	1,18	1,50	1,15