DIFERENCIAS INTERHABITAT EN LA ALIMENTACION DEL BUHO REAL (BUBO BUBO) EN EL VALLE MEDIO DEL EBRO (NE DE ESPAÑA): EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE CONEJO (ORYCTOLAGUS CUNICULUS)

David SERRANO LARRAZ*

RESUMEN.—Diferencias interhábitat 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). En el presente estudio se examinan las diferencias tróficas entre dos subpoblaciones muy próximas de Búho Real que difieren tanto en la proporción de hábitats como en la disponibilidad de conejos en hábitat favorable en torno a los nidos (Norte: 25-50% de regadío y 10,4 conejos/100 km; Sur: 0-10% de regadío y 56 conejos/100 km). Se analizaron 3670 presas aparecidas en egagrópilas de 14 parejas. En el sector septentrional Mus spretus es la especie más capturada, cediendo importancia a Oryctolagus cuniculus en la zona meridional. En términos de biomasa el conejo es la presa principal en ambas zonas, aunque con mucha menor importancia en la zona norte, donde Rattus y Mus contribuyen también de forma considerable a la dieta del ave. Otros taxones presentan diferentes tasas de captura entre ambos sectores; los peces únicamente son capturados en los territorios septentrionales mientras reptiles e invertebrados son significativamente más atrapados en el sur. Asimismo, se examinan las diferencias en diversidad trófica y tamaño de presa entre ambas subpoblaciones, llegando a la conclusión de que el Búho Real diversifica sus fuentes de energía en la zona norte debido a la escasez de una presa energéticamente tan óptima como es el conejo para esta especie.

Palabras clave: alimentación, Bubo bubo, diferencias interhábitat, disponibilidad de conejo, valle del Ebro.

SUMMARY.—Interhabitat differences in the diet of the Eagle Owl (Bubo bubo) in the mid Ebro river valley (NE Spain): effect of European rabbit (Oryctolagus cuniculus) availability. In this paper, we examine the trophic differences between two nearby subpopulations of the Eagle Owl that inhabit a climatic and geographical homogeneous area (mid Ebro valley, Aragón, NE Spain) as related to small-scale diferences in habitat types and rabbit availability. This fine-grained approach has been scarcely considered in Mediterranean habitats of southern Europe. The climate of the study area is Mediterranean-semiarid (rainfall around 300 mm). Between 1994 and 1998 we examined 3670 prey items (Table 1) found in pellets of 14 pairs (6 in the northern area and 8 in the southern one). The proportion of habitats in a circular surface of 2.4 km radius around each nest was determined. "Humid habitats" included irrigated lands, groves and river banks while "dry habitats" included dry lands, Mediterranean scrub and pine woods of Pinus halepensis. On the other hand, the density of European rabbits, the main prey of Eagle Owls in Mediterranean areas of the Western Palearctic, was estimated by means of 25 and 30 km nocturnal transects driven in winter and spring of 1995. Both subpopulations differed in the proportion of habitats available and in the availability of European rabbits found in appropriate habitats (North: 25-50% of "humid habitats" and 10.4 rabbits/100 km; South: 0-10% and 56 rabbits/100 km). The nuclei of both subpopulations were 30 km away from each other. We carried out two principal components analyses (PCA) (Tables 2 and 3) that showed the replacement of Lagomorpha, Alectoris rufa and Invertebrata by little Muridae and Pisces in the frequency of prey items captured between the southern and the northern area and that of Lagomorpha by small Muridae, Rattus and Columbidae in the biomass contribution of prey between areas. In the northern area, Mus spretus was numerically the most important prey, while Oryciologus cuniculus was the most captured species in the southern territories (Table 4). In terms of biomass, the rabbit was the main prey in both areas, although a lesser importance in the northern area was detected. Secondary prey showed different frequencies of appearance between both subpopulations: fish were captured only in northern territories, while reptiles and invertebrates were taken significantly more in the southern ones. Moreover, results of the PCAs showed that the importance of other prey linked to "dry habitats" such as Alectoris and Invertebrata in the diet of Bubo, was significantly related to the frequency of rabbits in such diets, suggesting a change in the use of the habitat in northern territories. Likewise, the differences in the average size of prey (Fig. 1) and trophic diversity (Table 4) between both subpopulations was determined. The mean weight of prey was 87 g in the northern area and 266.7 g in southern territories. Only trophic diversity expressed as biomass frequencies showed highly significant variation between both areas, revealing that Bubo diversifies its energy sources in the northern area due to the lower abundance of an optimal prey species like the rabbit.

Key words: Bubo bubo, diet, Ebro basin, interhabitat differences, rabbit availability.

^{*} C/ Océano Atlántico, 16; 4.º 1. E-50012 Zaragoza, España.

Introducción

En aves rapaces, las variaciones en los efectivos poblacionales de sus presas principales han sido frecuentemente relacionadas con cambios en la diversidad trófica (Delibes, 1975: Herrera & Hiraldo, 1976; Fernández & Purroy, 1990) y en el uso del hábitat (Jamieson et al., 1982; Rudolph, 1982; Blanco et al., 1990). En el Búho Real (Bubo bubo), especie especializada en el consumo de conejo (Oryctolagus cuniculus) en ecosistemas mediterráneos (Hiraldo et al., 1975a), ha sido observada una tendencia similar como consecuencia de la ausencia o escasez de esta especie en gran parte de su área de distribución (véase Hiraldo et al., 1976; Jaksic & Marti, 1984; Donázar et al., 1989). No obstante, los trabajos que han analizado este tema se han centrado en las diferencias existentes en la ecología trófica de la especie a gran escala geográfica, sin prestar atención a variaciones locales entre diferentes subpoblaciones.

Así, las diferencias existentes en la alimentación de esta especie en distintos ecosistemas de áreas geográficamente homogéneas del sur de Europa han sido raramente estudiadas (ver, sin embargo, Papageorgiou et al., 1993), cinéndose en la península Ibérica al estudio de la disimilitud que manifiestan áreas de vegetación mediterránea, ricas en Oryctolagus cuniculus, y áreas antropizadas, que presentan elevadas densidades de Rattus norvegicus en vertederos de basura (Pérez-Mellado, 1980; Real et al., 1985; Donázar, 1992).

El presente estudio trata de analizar las diferencias existentes en la alimentación de dos subpoblaciones de Búho Real muy próximas entre sí que ocupan áreas geográfica y climáticamente similares, examinando las implicaciones que tiene la disponibilidad de conejo en ambas zonas sobre la diversidad trófica, el tamaño de presa y el uso del hábitat del ave.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está comprendida en el valle medio del río Ebro, en la provincia de Zaragoza (NE de España), y se halla inmersa en la región Mediterránea Fría (Aschman, 1973). El clima es mediterráneo semiárido, con una acusada continentalidad y precipitaciones

muy irregulares, tanto interanual como intraanualmente. Estas precipitaciones se sitúan en torno a los 300 mm anuales en el centro de la depresión del Ebro (Suárez et al., 1992).

El área de estudio se caracteriza por la presencia de paisajes abiertos o suavemente alomados. Algunas «planas» o «muelas», topónimos locales que se refieren a las zonas más elevadas, jalonan la depresión al norte y sur del Ebro ocupando los interfluvios de sus afluentes. Entre los materiales más característicos de los piedemuelas se encuentran yesos, arcillas y margas, cuya erosión superficial ha configurado abruptos barrancos, con escasa presencia humana, donde habitualmente nidifica el Búho Real. Las poblaciones humanas se sitúan principalmente en las llanuras de inundación de los ríos (Suárez et al., 1992).

Desde el punto de vista fitogeográfico el área de estudio queda enmarcada en el piso mesomediterráneo (Peinado & Rivas-Martínez, 1987). La vegetación está condicionada principalmente por la aridez del medio. El centro de la cubeta corresponde al dominio del Rhamno-Quercetum cocciferae, con Juniperus thurifera en la parte baja y Pinus halepensis y Quercus ilex ballota sucediéndose en altitud (Braun-Blanquet & De Bolós, 1987). El paisaje vegetal ha sido profundamente transformado por el hombre, de forma que amplias extensiones de cultivo de cereal de secano en régimen extensivo sustituyen en gran parte del territorio a la vegetación natural. En la llanura de inundación del río Ebro existen cultivos de regadío (alfalfa y maíz principalmente), monocultivos de chopos y retazos de sotos fluviales. Puede encontrarse más información sobre distintos aspectos biológicos y ecológicos de la zona de estudio en Suárez et al. (1992).

MATERIAL Y MÉTODOS

Entre 1994 y 1998 se recogieron egagrópilas en catorce territorios de Búho Real ubicados entre los 250 y los 550 m s.n.m. En el presente trabajo se han diferenciado dos subpoblaciones de Búho Real separadas geográficamente y caracterizadas a su vez por la proporción de hábitats «secos» (campos de cereal de secano, monte bajo y pinares de *Pinus halepensis*) y «húmedos» (campos de regadío, soto fluvial y río) en un radio de 2,4 kilóme-

tros en torno a los nidos (véase Ruiz-Martínez et al., 1996). La subpoblación septentrional presenta territorios que tienen entre el 25 y el 50% de hábitats «húmedos» y la meridional sólo el 0-10%. Han sido recogidas regurgitaciones en 6 localidades de la zona norte y 8 de la zona sur, de modo que la posible especialización trófica de cada pareja influyera mínimamente en los resultados globales (Willgohs, 1974; Blondel & Badan, 1976). Los núcleos de ambas subpoblaciones distan aproximadamente 30 Km entre sí.

Todas las localidades fueron visitadas al menos una vez por cada estación del año, de forma que se han evitado los posibles sesgos producidos por las variaciones estacionales en la alimentación del ave (Donázar, 1989). Por otra parte, la recolección de muestras durante cuatro años mitiga las posibles variaciones interanuales naturales en las poblaciones de presas (Rusch et al., 1972; Olsson, 1979). Se han recolectado únicamente regurgitaciones de adultos, eludiendo los restos que quedan en los nidos y las egagrópilas de los pollos volanderos, toda vez que Bubo bubo parece optimizar el transporte de presas a los pollos llevando al nido las más grandes y consumiendo los propios adultos las de menor biomasa (Donázar, 1988). Las regurgitaciones fueron individualizadas y etiquetadas en el campo para su posterior análisis en laboratorio.

Para la determinación de presas se utilizaron claves dicotómicas (Moreno, 1985, 1986; Gosàlbez, 1987; Barbosa, 1991) y colecciones de esqueletos confeccionadas para tal fin. El conteo de individuos-presa se realizó según el método del número mínimo (Olsson, 1979), teniendo en cuenta la simetría bilateral de las piezas óseas y quitinosas.

La asignación de biomasa se ha efectuado según pesos medios extraídos de la bibliografía (Hiraldo et al., 1975b; Gosàlbez, 1987; Perrins, 1987; Castells & Mayo, 1993) o de pesos aproximados obtenidos por el autor. En el conejo se han asignado pesos medios de acuerdo con las tres categorías (250, 750 y 1250 gramos) propuestas por Donázar y Ceballos (1989) en función de la longitud de tres huesos largos (húmero, fémur y tibia). En Rattus se han usado los pesos medios de captura obtenidos por Zamorano et al. (1986). El peso de las aves que no han podido ser determinadas se ha calculado en función de la longitud del húmero siempre

que ha sido posible, ya que, al contrario que otros huesos como el tarso cuya longitud es una característica adaptativa a los hábitos del ave, la relación entre el húmero y el peso del ave no puede variar mucho sin afectar la capacidad de vuelo (Morris & Burgis, 1988).

Se dispone de datos sobre densidades de Oryctolagus en ambas subpoblaciones, estimadas en base a recorridos nocturnos en automóvil de 25 y 30 kilómetros de longitud con un foco halógeno realizados en invierno y primavera de 1995 (datos inéditos, Ebronatura S.L. y Asesoría de Caza y Pesca de la Dirección General del Medio natural, Diputación General de Aragón). En cada transecto se hicieron dos recorridos mensuales, tomando para los cálculos el valor más alto de cada mes (veáse Gortázar, 1998). En lo referente a los recorridos realizados en hábitats «secos» en ambos sectores, en el área septentrional se estimaron 10,4 individuos/100 km frente a 54 individuos/100 km en el sector meridional. En el transecto realizado en hábitats «húmedos» por la vega del Ebro no se observó ni un solo individuo.

Las diferencias tróficas entre las dos subpoblaciones consideradas han sido medidas, además de mediante el examen de frecuencias de captura y biomasa, en función de la diversidad trófica, variable cuantitativa que ha sido calculada según el índice de Shannon utilizando logaritmos naturales (Herrera, 1974). La diversidad trófica ha sido determinada tanto en relación al número de individuos capturados (H'N) como en relación a la biomasa aportada (H'B) por cada gran grupo taxonómico de acuerdo con los siguientes grupos: lagomorfos, pequeños múridos (excepto Rattus), otros mamíferos, aves, reptiles, peces, insectos y otros invertebrados para H'N e idénticos grupos para H'B, solo que agrupando todos los invertebrados en un mismo conjunto.

Por otro lado, se ha categorizado el tamaño de captura (biomasa) de acuerdo con cuatro clases: A (<100 g), B (100-500 g), C (501-1000 g) y D (>1000 g).

Para detectar relaciones entre distintos grupos de presas, tanto en frecuencia de capturas como de biomasa, se han realizado dos análisis de componentes principales seguidos por una rotación Varimax considerando las siguientes categorías: frecuencia numérica: LAGO=Lagomorpha, PMUR=Mus y Apodemus, RATT=Rattus, OTMA=Otros Mammalia, ALEC=Alectoris rufa, COLU=Columbidae, RAPA=Falconiformes y Strigiformes, PASS=Passeriformes, OTAV=Otras Aves, REPT=Reptilia, PISC=Pisces e INVE=Invertebrata. Para las frecuencias de biomasa se han utilizado idénticas categorías excluyendo RAPA y agrupando REPT, PISC e INVE en OTTA. Las posibles diferencias en la alimentación entre ambas subpoblaciones han sido examinadas mediante la prueba de la G (Sokal & Rohlf, 1986) utilizando frecuencias absolutas numéricas y aplicando correcciones de Bonferroni, ya que la frecuencia de aparición de cualquier presa condiciona las frecuencias de las restantes. El test no paramétrico utilizado para examinar las diferencias en diversidad trófica ha sido la prueba de la U de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1986).

RESULTADOS

Composición y variaciones en la dieta

Para la realización de este trabajo han sido determinadas 3670 presas. La tabla 1 desglosa en frecuencia absoluta de capturas los taxones depredados en las 14 localidades del área de estudio.

Las tablas 2 y 3 detallan los análisis de componentes principales para capturas y biomasa respectivamente. En el caso de las frecuencias numéricas, los tres primeros componentes absorbieron el 70,6% de la varianza. El eje I contrapuso lagomorfos, perdices e invertebrados frente a pequeños múridos y, en menor grado, frente a peces. El eje II asoció la aparición en la dieta de Bubo de falconiformes y strigiformes, paseriformes y reptiles en tanto que el eje III agrupó ratas y colúmbidos, taxones mayormente capturados en ambientes antrópicos, en la zona negativa frente a otros mamíferos en la positiva. En frecuencias de biomasa los tres primeros componentes absorbieron el 73,9% de la varianza. El eje I mostró la sustitución energética de lagomorfos por pequeños múridos, ratas y colúmbidos, el eje II agrupó perdices, paseriformes y otras aves y por último el eje III únicamente mostró asociación significativa entre otros mamíferos y otros taxones.

Mus spretus y Oryctolagus cuniculus constituyeron las presas más habituales en el área de estudio. Existieron, sin embargo, notables diferencias entre los dos sectores considerados en este trabajo. En la tabla 4 pueden observarse las diferencias en frecuencia relativa de capturas y biomasa de los principales grupos taxonómicos entre las dos subpoblaciones estudiadas. Mus fue mucho menos capturado en los territorios meridionales (entre el 1,8 y el 19,5% de las presas, n=8 territorios) que en los septentrionales, donde esta especie representó entre el 24,3 y el 75,5% de las presas (n=6). Existieron igualmente diferencias significativas entre ambas áreas en la captura de lagomorfos, que duplicaron su importancia como fuente de energía en la zona sur. Rattus no presentó diferencias significativas entre ambas áreas, aunque adquirió mucha mayor importancia como fuente de biomasa en la zona «húmeda», en virtud de la diferencia energética por individuo capturado entre las dos presas principales (Mus y Oryctolagus) de cada subpoblación, que refleja las disparidades en contribución en capturas y en biomasa de un mismo taxón entre ambas zonas. Los principales elementos orníticos, Alectoris y Columbidae, mostraron diferencias significativas en frecuencia de captura, exhibiendo por el mismo motivo frecuencias biomásicas muy similares entre ambos sectores.

La captura de peces se restringió a aquellos territorios cercanos al Ebro (subpoblación septentrional), mientras que reptiles y artrópodos fueron significativamente más depredados en los territorios meridionales.

Diversidad trófica y tamaño de presa

En lo referente a la diversidad trófica (Tabla 4), globalmente fue ligeramente menor en la zona norte en frecuencia numérica, con diferencias en el límite de significación entre ambas subpoblaciones (U=37; p<0,1). En frecuencia biomásica la diversidad total siguió un patrón opuesto, si bien esta vez aparecieron diferencias altamente significativas al comparar la diversidad por territorios (U=47; p=0,001).

Respecto a las tendencias en tamaño de captura de cada subpoblación (Fig. 1), puede observarse que mientras en la subpoblación norte la clase A representó con diferencia la mayor parte de las capturas, en los territorios meridionales las clases A y B adquirieron similar importancia. En cuanto al aporte biomásico de

TABLA 1

Frecuencias absolutas de aparición de especies-presa en la dieta del Búho Real en 14 localidades del valle medio del Ebro. 1-6: Territorios septentrionales; 7-14: Territorios meridionales. [Absolute frequency of occurrence of prey-items in the diet of Eagle Owls occupying 14 localities in the mid Ebro valley. 1-6: northern localities; 7-14: southern localities.]

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
MAMMALIA														
Myotis sp.	_	_	1	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Erinaceus europaeus	4	_	_	_	_	1	3	4	1	1		_	_	7
Crocidura russula	2		2	1	_	2	_	1	ı	_	_	_	_	4
Lepus granatensis	4		2	3	3	3	20	5	5	3	_	3	9	10
Orvetolagus cuniculus	7	7	7	13	21	9	70	15	32	33	58	67	60	59
Lepus/Oryctolagus	7	5	_	1	9	10	8	7	7	6	8	9	7	11
Arvicola sapidus	_	4	_	_	26	4	1	-	1	_	_	_	_	_
Pitymys duodecimcostatus	2	_	1	3	99	5	1	1	_	3	4	I	17	65
Apodemus sylvaticus	38	8	3	_	13	5	3	1	5	l	1	_	14	97
Mus spretus	572	210	111	63	367	38	4	2	25	9	6	4	25	99
Mus/Apodemus	17	9	_	_	5	2	I	_	_	_	2	_	3	27
Rattus rattus	18	5	3	8	3	6	9	3	4	1	_	_	2	4
Rattus norvegicus	16	2	5	13	15	19	28	_	3	_	_	_	1	1
Rattus sp.	8	_	2	_	-	_	6	1	2	_	_	_	2	2
Eliomys quercinus	1	ı	_	_	1	1	_	2	_	_	3	2	1	6
Vulpes vulpes	_	_	_	_	-		_	_	_	~	_	1	_	_
Mammalia no det.	_	_	_	_	_	_	1	_	_	_	_	_	_	1
AVES														
Bubulcus ibis	1	_	_	1	_	_	_	_	_	_	_	_		_
Nycticorax nycticorax		_	_		ì	-	_	_	_	_	_	_	_	_
Anas platyrhynchos	_	_	_	_	1	_	_	-		_		~	_	_
Pernis apivorus	_		_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	1	_
Milvus migrans	_	_	_	_	-	~	_	_	_	_	-	_	2	_
Circus aeruginosus	_	_	_	_	1	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Falco tinnunculus	5	_	_	_	1	_	- 1	1	2	_	~	_	4	2
Falconiforme no det.	_	_	_	_	2	_	_	_	_	_	_	_	_	
Alectoris rufa	5	_	1	1	8	4	8	1	3	2	6	5	5	15
Gallus sp.	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	2	12
Gallinula chloropus	2	~	_	2	5	_	_	_	l	_	_	_	_	_
Gallinago gallinago	_	1	_	_	_	_		_	_	_	_	_	_	_
Himantopus himantopus	_		_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	1	_
Columba livia domestica	2	1	3	1	_	5	13	2	I	_	_	_	_	24
Columba oenas	_	_	_	2	_	~		_	_	_	_	_	_	_
Columba palumbus	1	1	1	_	_	1	3	_	2	1	_	1	3	3
Columba sp.	_	_	2	_	Į	_	1		_	_	_	1		2
Streptopelia turtur	I	_	3	2	_	1	ſ	_	2	_	_	1	_	_
Cuculus canorus	1	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Tyto alba	3	ì	_	_	7	2	_	_		_		_	1	
Asio otus	1	_	_	_	_	1	_	_	_	_	1	_	_	1
Athene noctua	2		_	_	_	2	2	2	2	1	_	1	3	14
Upupa epops	1	_	l	_	_	_	_	_	1	_	_	_		_
Melanocorypha calandra	_	_	_	_	_			_	_	_	_	_	1	1
Galerida cristata	l	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Galerida thecklae	2	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	2	
Turdus sp.	4	_	_	_	1	1	_	1	5	_	_	_	l	8
Pica pica	7	_	_	_	1	1	1	_	_	_	_	_	1	3
Pyrrhocorax pyrrhocorax	_	_			_	_	_	1	_		1	_	2	1

TABLA 1 (Continuación)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Corvus corax	_	_	_	_	_	1	1	_	_	_	_	_	_	_
Corvus corone	_	_	_	_	_	_	1	_	_	_	_	_	1	_
Corvus monedula	1	_	_		_	_	_	_	—	_		_	1	_
Sturnus sp.	2	_		I	_		_	_	1	_	_	_		2
Passer sp.	1	_	1	2		_	_	_	_	_	_		_	_
Carduelis carduelis	1		_	_	_	_		_	_		_	_	_	_
Emberiza cia	_	_	3	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Emberiza sp.	_			_	_	_	_	_	_	_		_	_	1
Miliaria calandra	1	_	_		_	_	_	_	_	_	_		_	_
Passeriforme no det.	8	_	3	2	4	4	_	1	7	_	_	1	2	6
Ave pequeña no det.														
[Small bird]	3	1	1	_	_	2	1	_	1		_	_	3	_
Ave mediana no det.														
[Medium-sized bird]	3	_	ì	3	2	2	1	_	2	1	_	1	1	2
Ave grande no det.														
[Large bird]	_	_	_	_	3	1	_	_	~	_	1	_	_	_
REPTILIA														
Lacerta lepida	_	_		1	_	_	_	_	_	_	_	_	1	1
Lagartija no det.			_	_		_	_	_	_	_	~	_	1	_
Colubridae no det.	4	_	2	1	2	3	1	3	6	_	8	3	12	40
PISCES														
Cyprinidae no det.	_	_	2	_	15	2	_	_		_	_	_	_	_
INVERTEBRATA														
Coleoptera	7	2	_	_	9	1	8	1	3	1	8	4	3	17
Mantis/Empusa	_	_	_	_	_	_	_	ì	_	_	3		_	2
Anacridium aegyptium	9	20	1	_	4	1	2	3	2	_	_	1	_	4
Orthoptera no det.	_	_	_	_	_	_	1	_	_	_	_	_	_	_
Buthus occitanus	2	_	_	1	10	16	16	3	1	1	22	7	3	45
Scolopendra sp.	_		_	î	2	_	3	_	_	_	2	2	_	7
Invertebrata no det.	_	_	_	_	~	_	_	_	_	2	_	_	_	_
TOTAL PRESAS	777	278	162	126	642	156	220	62	128	66	134	115	198	606

cada clase, en la zona norte la mitad de la biomasa procedió de la clase B, a pesar de su baja frecuencia de captura. En las localidades del sur, sin embargo, las clases B y C contribuyeron de forma similar. El peso medio de presa fue de 87 g en la zona norte y de 266,7 g en la zona sur.

Discusión

El Búho Real es uno de los principales depredadores del conejo en ecosistemas mediterráneos (Soriguer, 1984; Iborra et al., 1990), haciendo gala de una especialización oportunista basada en la abundancia de esta especie. Su idoneidad como presa hace que sus tasas de depredación representen un estimador válido de su disponibilidad, hasta el punto de que incluso en condiciones de baja densidad éstas son relativamente altas (Donázar, 1989; 1990).

La homogeneidad geográfica y climática de la cubeta del Ebro permite en principio relacionar las diferencias tróficas observadas entre las dos subpoblaciones consideradas con la disponibilidad de las especies-presa en distintos hábitats y no con diferencias geográficas reales en la distribución o abundancia de éstas (ver Torre et al., 1997). Sin embargo, los territorios septentrionales ocupados por el Búho Real no

TABLA 2

Resultados del análisis de componentes principales realizado con las frecuencias relativas de captura. Veáse Material y Métodos para el significado de las variables. Sólo se muestran los resultados significativos del ACP: *=p<0.05; ***=p<0.01; ***=p<0.001.

[Results of the principal components analysis carried out on the percentage of prey-items of Eagle owl in the mid Ebro river valley. LAGO=Lagomorpha, PMUR=Mus and Apodemus, RATT=Rattus, OTMA=Other Mammalia, ALEC=Alectoris rufa, COLU=Columbidae, RAPA=Falconiformes and Strigiformes, PASS=Passeriformes, OTAV=Other Aves, REPT=Reptilia, PISC=Pisces, INVE=Invertebrata. Only significant results are shown: *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001.]

	Componentes							
Variables	1	11	111					
LAGO	0,89***	_						
PMUR	-0,90***	_	_					
RATT		_	-0,82***					
OTMA		_	0,61*					
ALEC	0,90***	_	_					
COLU	·—	_	-0,77**					
RAPA		0,85***	_					
PASS	_	0,77***						
OTAV	_	·	_					
REPT	_	0,76***	_					
PISC	-0,54*	·						
INVE	0,77**	_	_					
Eigenvalue	3,86	2,54	2,07					
Varianza absorbida (%)	32,16	21,16	17,29					
Varianza acumulada (%)	32,16	53,32	70,61					

TABLA 3

Resultados del Análisis de componentes principales realizado con las frecuencias relativas de biomasa de cada tipo de presa. Veáse Material y Métodos para el significado de las variables. Sólo se muestran los resultados significativos del ACP: *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001.

[Results of the principal components analysis carried out on the percentage of biomass consumed by the Eagle Owls in the mid valley of the Ebro river. LAGO=Lagomorpha, PMUR=Mus and Apodemus, RATT=Rattus, OTMA=Other Mammalia, ALEC=Alectoris rufa, COLU=Columbidae, PASS=Passeriformes, OTAV=Other Aves, OTTA=Other taxa. *=p<0,05; ***=p<0,01; ***=p<0,001.]

	Componentes							
Variables	I	11	111					
LAGO	-0,75**	_						
PMUR	0,72**	_	_					
RATT	0,85***		_					
OTMA	· <u> </u>	_	0,82***					
ALEC	_	0,82***	<u> </u>					
COLU	0,74**	_						
PASS	· <u> </u>	0,70**	_					
OTAV	_	0,72**	_					
OTTA	_	· <u> </u>	0,74**					
Eigenvalue	3,09	2,18	1,37					
Varianza absorbida (%)	34,32	24,29	15,27					
Varianza acumulada (%)	34,32	58,61	73,88					

TABLA 4

Porcentaje del número de presas (%N) y porcentaje de biomasa (%B) en dos subpoblaciones de Búho Real del valle medio del Ebro. La última columna muestra los valores de la G y sus significaciones (n.s.=no significativo; *=p<0,05; ***=p<0,001) al comparar N en ambas localidades. H'N y H'B: diversidad trófica relativa a número de presas y biomasa, respectivamente.

[Percentage of prey-items (%N) and percentage of biomass (%B) in northern (Norte) and southern (Sur) sub-populations of the Eagle Owl in the mid Ebro valley. Last column shows G test values and their significances after Bonferroni corrections (n.s.=not significant; *=p<0,05; ***=p<0,001) for the comparison of prey frecuencies between subpopulations. H'N and H'B: trophic diversity considering prey-items and biomass, respectively, according to the following prey categories: H'N: Lagomorpha, Muridae (Rattus excluded), Other Mammalia, Aves, Reptilia, Pisces, Hexapoda and Other Invertebrata; H'B: the same but grouping all Invertebrata in only one category.]

	Norte		S	ur	To		
	%N	%B	%N	%B	%N	%B	G
Lagomorpha	5,2	36,4	33,5	67,9	17,0	58	520,5***
Arvicolidae	6,7	5,6	6,1	0,7	6,5	2,2	0,49 n.s.
Muridae(1)	68,2	12,0	21,5	1,4	48,8	4,7	816,6***
Rattus	5,7	14,3	4,5	3,6	5,2	6,9	2,77 n.s.
Otros Mamif.	0,9	2,2	2,6	4,3	1,5	3,8	18,1***
Alectoris rufa	0,9	4,3	2,9	4,8	1,7	4,7	21,8***
Columbidae	1,3	4,4	4	4,6	2,4	4,5	26,8***
Rapaces(2)	1,3	4,9	2,7	2,2	1,9	3,1	8,96*
Passeriformes	2,5	2,8	3,5	1,9	2,9	2,2	3,46 n.s.
Otras Aves	1,8	6,9	2,1	6,4	2,0	6,4	0,19 n.s.
Reptilia	0,6	1,0	5	2,1	2,4	1,8	74,8***
Pisces	0,9	5,1	~	_	0,5	1,6	_
Invertebrata	4,0	0,1	11,6	0,1	7,2	0,1	76,8***
H'N	1,11		1,72		1,52		
H,B		1,50		0,94		1,20	

⁽¹⁾ Excepto Rattus.

sólo mostraron menor proporción de hábitat potencialmente favorable para el conejo en torno a los nidos, sino que las densidades del lagomorfo en áreas apropiadas fueron mucho menores.

De acuerdo con los modelos teóricos de optimización de los recursos tróficos, la escasez de alimento debería repercutir de forma general en la selectividad y hábitos alimenticios del depredador (Schoener, 1971; Pyke, 1984; Stephens & Krebs, 1986), por lo que cabe esperar una flexibilización del espectro trófico en el área septentrional dirigida hacia otros grupos faunísticos ante la falta de presas de sustitución de biomasa similar al conejo, tal y como ha sido probado a diferentes escalas biogeográficas (Hiraldo et al., 1976; Jaksic & Marti, 1984; Donázar et al., 1989). Sin embargo, en la

zona septentrional del área de estudio la diversidad trófica referida a las capturas fue incluso ligeramente menor que en la zona sur, debido al elevado número de apresamientos que monopoliza Mus spretus, que repercute directamente en la frecuencia numérica de otros grupos y explica también en buena parte la preponderancia de la menor clase de biomasa y el menor peso de presa medio en este sector. No obstante, las diferencias existentes en la diversidad trófica referida a la biomasa entre ambos sectores resultaron altamente significativas, reflejando una diversificación taxonómica de fuentes de energía en la zona norte en contraposición a los territorios meridionales, donde el conejo aporta con diferencia la mayor parte de la biomasa y donde las tendencias en tamaño de captura por presa se acercan mucho más a

⁽²⁾ Falconiformes + Strigiformes.

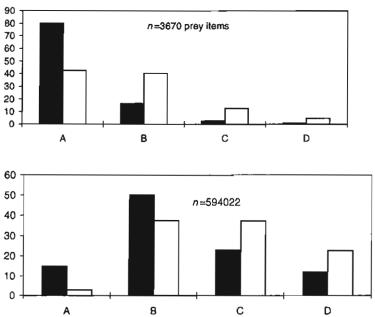


Fig. 1.—Frecuencias relativas sobre el número (arriba) y la biomasa (abajo) para cada clase de tamaño (A: <100g; B: 100-500g; C: 501-1000g; D: >1000g) en dos subpoblaciones de Búho Real en el valle del Ebro: septentrional (negro) y meridional (blanco).

[Relative frequency of prey-items (above) and of biomass (below) for each size class (A: <100g; B: 100-500g; C: 501-1000g; D: >1000g) in two subpopulations of Eagle Owl in the mid Ebro valley: northern (filled) and southern (open).]

los 300-400 g que aproximadamente necesita ingerir un Búho Real adulto diariamente (Cramp, 1985). Otras especies oportunistas con requerimientos tróficos diarios equiparables, como el Alimoche Neophron percnopterus o el zorro Vulpes vulpes, muestran igual tendencia en la zona de estudio, con un enriquecimiento de la dieta en las proximidades del Ebro y mayor dependencia del conejo en áreas de matorral xerófilo y campos de cereal de secano (Tella, 1991; Villafuerte et al., 1996).

Los datos recogidos en el presente trabajo, y como ya destaca Donázar (1987), difieren de los de otros autores (Jaksic & Marti, 1984; Orsini, 1985), que consideran los micromamíferos como presas anecdóticas en áreas mediterráneas debido a su baja rentabilidad energética. No obstante, la diversificación de fuentes de biomasa es consecuencia directa de la incapacidad de los micromamíferos para sustituir energéticamente por sí solos a los lagomorfos en la dieta del Búho Real (Hiraldo et al., 1976; Donázar, 1987). De esta forma, la

mayor estructuración del hábitat y diversidad faunística en las proximidades del Ebro permite la persistencia de parejas bastante menos estenófagas en cuanto a las fuentes de biomasa aprovechadas por el ave, compensando así la escasez de lagomorfos y adoptando un patrón alimenticio más propio de zonas mediterráneas húmedas (Donázar, 1987). Los análisis de componentes principales muestran que otras presas ligadas a ambientes estepáricos, como Alectoris rufa y artrópodos, se encuentran asociadas a la captura de lagomorfos, reflejando un cambio en el uso del hábitat de las parejas septentrionales dirigido hacia ecosistemas con mayor abundancia de presas de sustitución, principalmente roedores, colúmbidos y peces, ante la baja disponibilidad de Oryctolagus. Esta hipótesis se sustenta además en el hecho de que los nidos de las parejas septentrionales estudiadas tienden a estar situados en las proximidades de la desembocadura de los barrancos, cercanos a la llanura de inundación del Ebro, de forma que se minimiza el esfuerzo

de desplazamiento entre los hábitats «húmedos» y los nidos. Por otro lado, el Búho Real se rarifica hacia el interior de los barrancos en el área septentrional, conociéndose la existencia de dos territorios ocupados en el pasado y actualmente abandonados cuyo radio teórico de acción no incluye hábitats «húmedos». En este sentido, la escasez de conejo en la zona septentrional puede haberse acentuado tras la irrupción de la Neumonía Hemorrágico Vírica (Villafuerte et al., 1995), motivando la desaparición del Búho Real en algunas localidades, tal y como sugirieron diversos autores tras la mixomatosis (Thiollay, 1969; Choussy, 1971; Donázar & Ceballos, 1984).

La mayor contribución de invertebrados y reptiles a la dieta del Búho Real en ambientes mediterráneos ya ha sido puesta de manifiesto con anterioridad (Hiraldo et al., 1976; Donázar et al., 1989). Las tendencias observadas en el valle del Ebro coinciden nuevamente con los patrones descritos para grandes áreas biogeográficas, alcanzando sus más elevadas frecuencias en áreas semiáridas como la que nos ocupa, con características fitoclimáticas similares a las de algunas localidades del norte de África, donde aparecen parecidas proporciones de artrópodos en la dieta del ave (Lesne & Thevenot, 1981; Sellami & Belkacemi, 1989).

AGRADECIMIENTOS.—El Servicio de Vida Silvestre y el Servicio Provincial de Agricultura y Medio Ambiente de la Diputación General de Aragón facilitaron los permisos para trabajar con la especie y para la obtención de restos óseos de especies catalogadas. Christian Gortázar facilitó datos sobre densidades de conejo en el área de estudio y M. Carmen Escala, del departamento de Zoología-Ecología de la Universidad de Navarra, revisó las primeras muestras. Por último, José Antonio Donázar, Mario Díaz y José Luis Tella realizaron valiosísimas sugerencias a las primeras versiones del manuscrito, mejorándolo sustancialmente. Mi más sincero agradecimiento para todos ellos, así como para aquellos que me acompañaron al campo o «padecieron» la realización de este trabajo en alguna de sus fases, especialmente a mi familia.

BIBLIOGRAFÍA

ASCHMAN, H. 1973. Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems. En, Di Castri, F. & H.A. Mooney (Eds.): Mediterranean Type Ecosistems, pp. 11-19.

- BARBOSA, A. 1991. European waders identification key on the basis of the cranial morphology. Ardeola, 38: 249-263.
- BLANCO, J. C., HIRALDO, F. & HEREDIA, B. 1990. Variations in the diet and foraging behaviour of a wintering Red Kite (*Milvus milvus*) population in response to changes in food availability. *Ardeola*, 37: 267-278.
- BLONDEL, J. & BADAN, O. 1976. La biologie du Hibou Grand-duc en Provence. Nos Oiseaux, 33: 189-219.
- Braun-Blanquet, J. & De Bolós, O. 1987. Las comunidades vegetales de la depresión del Ebro y su dinamismo. Ayuntamiento de Zaragoza. Zaragoza.
- CASTELLS, A. & MAYO, M. 1993. Guía de los mamíferos en libertad de España y Portugal. Pirámide. Madrid.
- CHOUSSY, D. 1971. Etude d'une population de Grand-ducs Bubo bubo dans le Massif Central. Nos Oiseaux, 31: 37-56.
- CRAMP, S. (Ed.). 1985. The Birds of the Western Paleartic. Vol. IV. Oxford University Press. Oxford.
- Delibes, M. 1975. Some characteristic features of predation in the Iberian Mediterranean ecosystem. En, XII Congresso da Uniao Internacional dos Biologistas da Caça. Lisboa, Portugal.
- DONÁZAR, J. A. 1987. Geographic variations in the diet of Eagle Owls in Western Mediterranean Europe. En, Biology and conservation of Northern Forest Owls Symposium, pp. 220-224. Winnipeg, Manitoba, Canada.
- —— 1988. Variaciones en la alimentación entre adultos reproductores y pollos en el Búho Real (Bubo bubo). Ardeola, 35: 278-284.
- —— 1989. Variaciones geográficas y estacionales en la alimentación del Búho Real (Bubo bubo) en Navarra. Ardeola, 36:25-39.
- —— 1990. Geographic variation in clutch and brood size of the Eagle Owl Bubo bubo in the Western Paleartic. Journal für Ornithologie, 131: 439-443.
- 1992. Muladares y basureros en la biología y conservación de las aves en España. Ardeola, 39: 29-40.
- & CEBALLOS, O. 1984. Algunos datos sobre status, distribución y alimentación del Búho Real (Bubo bubo) en Navarra. Rapinyaires Mediterranis, 2: 246-254.
- & 1989. Selective predation by Eagle Owls Bubo bubo on Rabbits Oryctolagus cuniculus: Age and sex preferences. Ornis Scandinavica, 20: 117-122.
- ——, 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 Paleartic and Neartic biomes. Ornis Scandinavica, 20: 298-306.
- FERNÁNDEZ, C. & PURROY, F. J. 1990. Tendencias geográficas en la alimentación del Águila Real

- (Aquila chrysaetos L.) en Navarra. Ardeola, 37: 197-206.
- GORTÁZAR, C. 1998. Relative Häufigkeit von Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) und Rotfuchs (U.v.) nach Auftreten der hämorrhagischen kaninchen krankheit im zentralen Ebrobecken in Nordwestspanien. Z. Jagdwiss, 43: 000-000.
- GOSÀLBEZ, J. 1987. Insectivors i rosegadors de Catalunya. Metodologia d'estudi i catàleg faunístic. Ketres. Barcelona.
- HERRERA, C. M. 1974. Trophic diversity of the Barn Owl Tyto alba in continental Western Europe. Ornis Scandinavica, 5: 181-191.
- & HIRALDO, F. 1976. Food-niche and trophic relationships among european owls. Omis Scandinavica, 7: 29-41.
- HIRALDO, F., ANDRADA, J. & PARREÑO, F. F. 1975a. Diet of the Eagle Owl (Bubo bubo) in Mediterranean Spain. Doñana, Acta Vertebrata, 2: 161-177.
- ——, FERNÁNDEZ, F. & AMORES, F. 1975b. Diet of the Montagu's Harrier (Circus pygargus) in southwestern Spain. Doñana, Acta Vertebrata, 2: 25-55.
- —, 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.
- IBORRA, O., ARTHUR, C. P. & BAYLE, P. 1990. Importance trophique du Lapin de Garenne pour les grands rapaces provençaux. Vie Milieu, 40: 177-188.
- JAKSIC, F. M. & MARTI, C. D. 1984. Comparative food habits of *Bubo* owls in Mediterranean-type ecosystems. *The Condor*, 86: 288-296.
- JAMIESON, I., SEYMOUR, N. R. & BANCROFT, R. P. 1982. Use of two habitats related to changes in prey availability in a population of Ospreys in northeastern Nova Scotia. Wilson Bulletin, 94: 557-574.
- LESNE, L. & THEVENOT, M. 1981. Contribution a l'etude du régime alimentaire du Hibou grand-duc Bubo bubo ascalaphus au Maroc. Bulletin de l'Institut Scientifique de Rabat, 5: 167-177.
- MORENO, E. 1985. Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos I. Ardeola, 32: 295-377.
- —— 1986. Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos II. Ardeola, 33: 69-129.
- MORRIS, P. A. & BURGIS, M. J. 1988. A method for estimating total body weight of avian prey items in the diet of Owls. *Bird Study*, 35: 147-152.
- OLSSON, V. 1979. Studies on a population of Eagle Owls. Viltrevy, 11: 1-99.
- ORSINI, P. 1985. Le régime alimentaire du Hibou Grand-duc Bubo bubo en Provence. Alauda, 53: 11-28.
- PAPAGEORGIOU, N., VLACHOS, C. & BAKALOUDIS, D. 1993. Diet and nest site characteristics of Eagle

- Owl (Bubo bubo) breeding in two different habitats in north-eastern Greece. Avocetta, 17: 49-54.
- Peinado, M. & Rivas-Martínez, S. (Eds.). 1987. La vegetación de España. Colección Aula Abierta. Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares.
- PÉREZ MELLADO, V. 1980. Alimentación del Búho Real (Bubo bubo L.) en España Central. Ardeolu, 25: 93-112.
- PERRINS, C. 1987. Aves de España y Europa. Nueva Generación de Guías. Omega, Barcelona.
- PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 523-575.
- REAL, J., GALOBART, A. & FERNÁNDEZ, J. 1985. Estudi preliminar d'una població de Duc (Bubo bubo) al Vallès i Bages. Medi natural del Vallès, 175-187.
- RUDOLPH, S. R. 1982. Foraging strategies of American Kestrels during breeding. *Ecology*, 63: 1268-1276.
- 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: 345-353.
- RUSCH, D. H., MESLOW, E. C. & KEITH, L. B. 1972. Response of Great Horned Owl populations to changing prey densities. *Journal of Wildlife Management*, 36: 282-296.
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics, 2: 369-404.
- SELLAMI, M. & BELKACEMI, H. 1989. Le régime alimentaire du Hibou Grand-duc Bubo bubo dans une réserve naturelle d'Algérie: le Mergueb. L'Oiseau et R.F.O., 59: 329-332.
- SOKAL, R. & ROHLF, F.J. 1986. Introducción a la bioestadística. Ed. Reverté. Barcelona.
- SORIGUER, R. C. 1984. El conejo: papel ecológico y estrategia de vida en los ecosistemas mediterráneos. En, Actas XV Congreso Internacional de Fauna Cinegética y Silvestre, pp. 517-542. Trujillo, Cáceres.
- STEPHENS, D. W. & KREBS, J. R. 1986. Foraging Theory. Princenton University Press. Princenton. New Jersey.
- SUÁREZ, F., SAINZ, H., SANTOS, T. & GONZÁLEZ, B. 1992. Las estepas ibéricas. Ministerio de Obras Públicas y Transporte. Madrid.
- Tella, J. L. 1991. Estudio preliminar de la alimentación del Alimoche (Neophron percnopterus) en el valle medio del Ebro. Actas I Congreso Internacional sobre Aves Carroñeras: 53-68.
- THIOLLAY, J. M. 1969. Essai sur les rapaces du Midi de la France. Distribution-écologie. Hibou Grand Duc, *Bubo bubo bubo* L. *Alauda*, 37: 15-27.
- TORRE, I., TELLA, J. L. & BALLESTEROS, T. 1997.
 Tendencias tróficas de la Lechuza Común (Tyto alba) en la depresión media del Ebro. Historia Animalium, 3: 35-44.

VILLAFUERTE, R., CALVETE, C., BLANCO, J. C. & LU-CIENTES, J. 1995. Incidence of viral hemorrhagic disease in wild Rabbit populations in Spain. Mammalia, 59: 651-659.

LUCO, D. F., GORTÁZAR, C. & BLANCO, J. C. 1996. Effect on Red Fox litter size and diet after rabbit haemorrhagic disease in north-eastern Spain. Journal of Zoology (Lond.), 240: 764-767. WILLGOHS, J. F. 1974. The Eagle Owl Bubo bubo (L.) in Norway. Sterna, 13: 129-177.

ZAMORANO, E., PALOMO, L. J., ANTÚNEZ, A. & VAR-GAS, J. M. 1986. Criterios de predación selectiva de Bubo bubo y Tyto alba sobre Rattus. Ardeola, 33: 3-9.

> [Recibido: 28-1-98] [Aceptado: 20-4-98]