ITEA (2003), Vol. **99A N.° 3**, 145-166

CAPACIDAD DE UTILIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN ESPONTÁNEA POR LOS RUMIANTES

L. Torrano*, J. Valderrábano**

* Laboratorio Regional C.A. La Rioja. Apartado 433, 46080 Logroño, España

** Centro de Investigación y Tecnología Agroalimentaria de Aragón. Apartado 727, 50080 Zaragoza, España

RESUMEN

La capacidad de utilización de la vegetación espontánea por los rumiantes domésticos sugiere una complementariedad idónea entre el desarrollo de sistemas ganaderos extensivos, con una clara repercusión económica y social, y el mantenimiento del medio ambiente. La vinculación entre la acción del ganado y la respuesta de la vegetación impone un límite superior a la producción animal que no debe ser sobrepasado por el manejo. El impacto ganadero en cada especie vegetal aparece condicionado por la capacidad de utilización que cada herbívoro exhibe frente a ella, la eficacia de los mecanismos de tolerancia que la planta desarrolla frente al consumo por herbívoros y las interacciones competitivas que se establecen entre las plantas. En consecuencia, el conocimiento de la interacción animal x planta y, más concretamente, de los hábitos alimenticios de herbívoros en pastoreo son esenciales para un manejo eficiente de los recursos naturales.

En este trabajo se revisan los progresos habidos en el conocimiento de los principales factores que pueden influir en la utilización de las especies vegetales, prestando especial atención a los mecanismos por los que los ungulados seleccionan los alimentos y la base que sostiene las interacciones competitivas entre ellos.

Palabras clave: Selección de la dieta, Tolerancia al pastoreo, Mecanismos de defensa.

SUMMARY

UTILIZATION ABILITY OF SPONTANEOUS VEGETATION BY RUMINANTS

The utilization ability of spontaneous vegetation by domestic ruminants suggests an ideal complementarity between the extensive grazing systems development and the environment maintenance. The connection between livestock impact and the vegetation response imposes a maximum limit to animal production that should not be overpassed. The livestock impact on each plant species appears conditioned by the utilization ability each animal exhibits on it, the efficiency of the plant tolerance mechanisms against herbivory as well as the competitive interaction developed between plants. As a result, the knowledge of animal / plant interaction and, in particular, the herbivores' grazing habits are essential for an efficient management of natural resources.

This article reviews some of the main findings in this area, mainly in relation with the mechanisms involved in feed selection and the bases holding the competitive interactions between them.

Key words: Diet selection, Grazing tolerance, Defence mechanisms.

Introducción

El despoblamiento que han venido sufriendo las áreas de montaña en las últimas décadas ha supuesto una disminución drástica del censo ganadero que aprovechaba los recursos vegetales de estas áreas con el consiguiente incremento del riesgo de incendios, paralelamente a la pérdida de calidad paisajística en zonas en las que se asienta una actividad turística con clara repercusión económica y social. La capacidad de utilización de la vegetación espontánea de los rumiantes sugiere una complementariedad idónea entre el desarrollo de sistemas ganaderos extensivos que mejoren la vida social y económica de las áreas rurales y el mantenimiento del medio ambiente.

En el Pirineo, cuya problemática puede hacerse extensiva a otras zonas de montaña de la U.E., la falta de información técnica sobre la respuesta de la vegetación es suplida, en numerosas ocasiones, por la aplicación de una normativa histórica de gestión colectiva de los recursos pastables, no siempre acorde con criterios relativos a las exigencias del ganado o al estado de la vegetación. El hecho de que tanto el proceso del pastoreo como el manejo que lleva asociado tienen lugar dentro de sistemas ecológicos comunes justifica la evaluación del manejo del pastoreo en un contexto ecológico (BRISKE y HEITSCHMIDT, 1991).

Durante el pastoreo, los animales se encuentran con una variedad de hábitats y de alimentos que difieren en su valor nutritivo sobre los que realizan una utilización diferenciada de unos componentes, especies o áreas vegetales en relación a otros (GALT *et al.*, 1966; SINEIRO y DÍAZ, 1986; HARRINGTON, 1986a). Dentro de este proceso de selección de la dieta cabe distinguir dos niveles principales: la elección espacial y la elección de especies. Mediante las elecciones espaciales, el animal sigue un sistema jerárquico (nivel del paisaje, nivel de comunidad vegetal, nivel de pequeñas superficies) antes de la selección de especies o partes vegetales en el conjunto de plantas disponibles (STUTH, 1991; ROGUET *et al.*, 1998). Una vez que el animal establece su lugar de pastoreo, utiliza su experiencia con la vegetación disponible en la evaluación de las especies vegetales así como en el proceso de selección (STUTH, 1991).

Este mecanismo basado en el diferente grado de utilización es un proceso clave en las interacciones entre el animal y la vegetación porque afecta tanto al estado nutritivo del animal como al proceso sucesional en las comunidades vegetales (HANLEY, 1997) y, por consiguiente, a la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (ARCHER y SMEINS, 1991; ALLAN y HOLST, 1996). En consecuencia, el conocimiento de la interacción animal x planta y, más concretamente, de los hábitos alimenticios de herbívoros en pastoreo son esenciales para un manejo eficiente de los recursos naturales (MALECHEK y LEINWEBER, 1972; HOLECHEK *et al.*, 1982; PEREVOLOTSKY *et al.*, 1998). Asimismo, es necesaria una mejor comprensión de las razones por las que los ungulados seleccionan los alimentos y la base que sostiene las interacciones competitivas entre ellos (HANLEY, 1982; RITTENHOUSE, 1991; DUMONT, 1995).

En este trabajo se recoge una información dispersa sobre los principales factores involucrados en la utilización de la vegetación, centrando la discusión en los mecanismos por los que los ungulados seleccionan los alimentos y la base que sostiene las interacciones competitivas entre ellos.

Factores del animal que influyen en la capacidad de utilización de la vegetación

Factores ligados a la especie animal

Diversos investigadores han analizado la importancia de la relación del metabolismo y la capacidad digestiva con el *tamaño corporal* (DEMMENT y GREENWOOD, 1988; BELOVSKY, 1997) y se ha sugerido este factor como la variable que mejor explica la composición de la dieta en grandes herbívoros (MILNE, 1991 y 1994; HANLEY, 1997).

La teoría nutricional sugiere que los mamíferos de gran tamaño pastan de manera diferente a los de pequeño formato debido a que el volumen digestivo aumenta linealmente con el peso corporal, mientras que el metabolismo de mantenimiento (M) de un mamífero es una función exponencial del peso corporal ($PV^{0.75}$) (DEMMENT y VAN SOEST, 1985). Como la capacidad del aparato digestivo determina, en parte, la capacidad digestiva (CD) de un herbívoro, los mamíferos de gran tamaño corporal presentan una menor proporción de gasto metabólico:capacidad de procesamiento del alimento (M/CD) que los pequeños mamíferos (DEMMENT y VAN SOEST, 1985). Una baja proporción M/CD permite un mayor tiempo de retención de partículas alimenticias en el aparato digestivo y, en consecuencia, los herbívoros de gran tamaño corporal, como es el caso del vacuno y el bisonte, pueden extraer una mayor cantidad de nutrientes a partir de materiales fibrosos y sobrevivir utilizando alimentos de menor valor nutritivo que las especies de tamaño pequeño (ILLIUS y GORDON, 1991; HUSTON y PINCHAK, 1991; BELOVSKY, 1997). En cambio, la estrategia desarrollada por los herbívoros de pequeño tamaño corporal, entre ellos la oveja y la cabra, consiste en consumir una dieta de componentes altamente digestibles para compensar el dilema metabólico (HUSTON, 1978; DEMMENT y GREENWOOD, 1988). Debido a sus inferiores demandas metabólicas totales, los mamíferos de este grupo presentarán una mayor capacidad para cubrir sus necesidades metabólicas con alimentos escasos pero de alta calidad (DEMMENT y VAN SOEST, 1985; BELOVSKY, 1997).

El tamaño corporal parece influir no sólo en la capacidad digestiva del animal sino también sobre las respuestas comportamentales que realizan los animales frente a las variaciones de las condiciones del pasto (MILNE, 1994). En este sentido, HODGSON *et al.* (1991) observaron que mientras en el ganado ovino los ajustes comportamentales estaban principalmente dirigidos hacia el mantenimiento de la concentración nutritiva, en el ganado vacuno lo estaban hacia el mantenimiento de la velocidad de ingestión, resultado que apoya la teoría general de que las estrategias que conducen al sostenimiento de la concentración de nutrientes en la dieta son más importantes en pequeños que en grandes ungulados.

El consumo de una dieta de alta calidad conlleva un mayor grado de discriminación en la selección de la dieta (HUSTON y PINCHAK, 1991). El *tamaño bucal* así como la agilidad prensil de los labios y la lengua determinan, en definitiva, la capacidad del animal para seleccionar especies, plantas e incluso, partes vegetales a partir del conjunto heterogéneo de biomasa disponible (DUDZINSKI y ARNOLD, 1973; HUSTON y PINCHAK, 1991). En este sentido, la mayor mandíbula y la utilización de la lengua del vacuno en la aprehensión de material herbáceo dificulta la selección de los componentes del pasto en esta especie en comparación con el ovino (DUDZINSKI y ARNOLD, 1973; HANLEY, 1982), mientras que la arcada dental más estrecha y puntiaguda de la cabra es asociada generalmente a un alto grado de selectividad (MILNE, 1991).

Si bien el tamaño corporal es considerado como una variable importante para predecir el comportamiento alimenticio y la estrategia digestiva, su influencia, en ocasiones, puede quedar diluida debido a que los efectos del tamaño corporal se confunden con los de la anatomía digestiva (DEMMENT y VAN SOEST, 1985). Un sistema conceptual basado en cuatro parámetros morfológicos fue propuesto por Hanley (1982) para comprender las razones que justifican la selección de los diferentes grupos alimenticios por los ungulados y confirmado mediante análisis discriminante en cinco especies de ungulados en el noreste de California y Noroeste de Nevada (HANLEY y HANLEY, 1982). El tamaño corporal y el tamaño de la boca son incluidos en este sistema conceptual siguiendo la línea anteriormente señalada mientras que los otros dos parámetros hacen referencia al tipo de sistema digestivo y a la proporción volumen retículo-ruminal:peso corporal.

En los ungulados, el "sistema rumiante" y el de "digestor cecal" son los dos tipos principales de *sistema digestivo* desarrollados que permiten a los animales digerir las paredes celulares por fermentación anaeróbica así como sobrevivir con dietas altamente fibrosas. En el "sistema rumiante", el alimento debe ser fraccionado a un tamaño de partícula relativamente pequeño mediante la regurgitación y la masticación del bolo alimenticio para facilitar una digestión microbiana del alimento previa a su entrada en el verdadero estómago. El "digestor cecal", sin embargo, no está limitado por tal inconveniente, pero la fermentación después de que el alimento ha pasado el estómago conlleva a un escaso reciclaje de la proteína microbiana. En consecuencia, el rumiante debe ser más selectivo que el "digestor cecal", pero siendo un digestor más eficiente, requiere una menor cantidad absoluta de forraje (HANLEY, 1982).

La eficiencia de procesamiento de cada tipo de alimento en los rumiantes parece estar también determinada por la *proporción volumen retículo-ruminal: peso corporal* (HANLEY, 1982; GORDON, 1989; MANTECÓN *et al.*, 1993). Un elevado volumen retículo-ruminal en relación al peso del cuerpo es una adaptación a dietas con alto contenido en celulosa (típico de una dieta constituida principalmente por gramíneas) mientras que una baja proporción volumen retículo-ruminal: peso corporal es una adaptación a una dieta con alto contenido celular o con alto contenido en lignina (típico de dietas constituidas principalmente por gramíneas jóvenes, herbáceas de hoja ancha y leñosas) (HOFMANN y STEWART, 1972).

Los rumiantes han sido clasificados en un sistema flexible de 3 tipos morfofisiológicos: consumidores de gramíneas y forraje basto, selectores de dieta concentrada y consumidores intermedios (HOFMANN y STEWART, 1972; HUSTON y PINCHAK, 1991). Los consumidores de gramíneas y forraje grosero (vacuno, bisonte, búfalo,...) son los más eficientes utilizadores de material celulósico y pastan la fracción herbácea de la vegetación indiscriminadamente. Los selectores de dieta concentrada (cérvidos americanos como el ciervo de cola blanca y ciervo mulo), por el contrario, presentan labios y boca flexibles y una lengua ágil que les permite seleccionar plantas o partes vegetales con alto contenido celular y poca fibra. Los consumidores intermedios se distinguen de los otros dos grupos por una plasticidad en la dieta, caracterizada por variedad y frecuentes cambios en la composición de la misma. La oveja doméstica, clasificada como un consumidor intermedio, a menudo se aproxima al grupo de consumidores de gramíneas y forraje basto, mientras que la

cabra es un verdadero consumidor intermedio y su selección de dieta abarca el rango entero de forrajes.

Estas clasificaciones del comportamiento alimenticio de animales en pastoreo no son estrictamente rígidas y, a menudo, se producen solapamientos en los hábitos alimenticios entre diferentes especies (BRYANT y KOTHMANN, 1979; NORTON *et al.*, 1990; EKBLAD *et al.*, 1993). Además, la teoría de Hofmann y Stewart ha sido puesta en entredicho. En primer lugar, los resultados obtenidos tras análisis alométricos comparativos con un elevado número de especies de rumiantes sugieren que, si se efectúa una corrección para el tamaño corporal, las diferencias en la calidad de la dieta consumida por las distintas especies de rumiantes se reducen considerablemente (GORDON y ILLIUS, 1994), insistiéndose, nuevamente, en la importancia del tamaño corporal como determinante de la selección de la dieta. En la teoría de Hofmann y Stewart se ha echado en falta, además, un análisis estadístico de los datos que tenga en cuenta el parentesco filogenético, sugiriéndose (FRUTOS *et al.*, 2001) la importancia de incluir las relaciones filogenéticas en cualquier análisis en el que las unidades muestrales sean especies. La presencia de los compuestos secundarios en las plantas es otro de los factores que ha contribuido a la necesidad de reinterpretar esta teoría (GORDON e ILLIUS, 1996) y su influencia sobre la utilización de la vegetación será comentada posteriormente en esta revisión.

A pesar de estas controversias, se puede concluir que las limitaciones morfológicas y fisiológicas de los herbívoros se traducen en diferencias en las necesidades energéticas, de aptitud a la selección y de capacidad digestiva, que influyen grandemente en la selección de la dieta y, en último término, en qué especies están adaptadas a los componentes particulares de la vegetación.

Influencia de la capacidad de utilización de la vegetación por cada especie animal en el manejo del pastoreo

Las discrepancias en la composición botánica de la dieta entre especies animales e, incluso, entre razas dentro de la misma especie (WARREN *et al.*, 1984; PRITZ *et al.*, 1997; DU TOIT, 1998), tienen una trascendencia importante sobre las prácticas de manejo del pastoreo. La combinación en pastoreo conjunto, comúnmente conocido como "pastoreo mixto", de especies o razas que tienen diferentes preferencias de dieta puede resultar interesante con el fin de lograr una utilización más eficiente del total de la vegetación (FRASER y GORDON, 1995; OLIVÁN *et al.*, 1997). Asimismo, la evidencia de una estratificación espacial de las especies animales en la utilización del territorio (BLANCH *et al.*, 1995; OREGUI y MARIJUAN, 1998), probablemente asociada a factores morfo-fisiológicos del animal (GARCÍA GONZÁLEZ *et al.*, 1990), sugiere el pastoreo mixto de varias especies para lograr una utilización integral del territorio y, en consecuencia, de los recursos naturales. Este tipo de pastoreo permitiría, además, mejorar el control de parásitos, diversificar la producción animal e incrementar el control de especies no deseadas (CLARK *et al.*, 1982; OSORO y MARTÍNEZ, 1995).

El empleo de una especie animal que utilice un mayor número de especies vegetales podría sustituir al pastoreo mixto simplificando considerablemente el manejo en condiciones extensivas. En este sentido, la mayor diversidad de la dieta en la especie caprina respecto a la de otras especies domésticas (WILSON *et al.*, 1975; GALINA *et*

al., 1995; BARTOLOMÉ *et al.*, 1998) sugiere esta especie como la más adecuada para aprovechar de manera más eficiente recursos forrajeros que presentan un alto grado de heterogeneidad. WARREN *et al.* (1984) atribuyeron la habilidad de las cabras para utilizar una gran variedad de tipos de vegetación a su destreza, una boca más estrecha, labio superior móvil y lengua prensil así como a la propensión a apoyarse en sus patas traseras y emplear las ágiles patas delanteras para utilizar las especies leñosas. La posición bípeda del caprino demuestra ser una ventaja adaptativa importante respecto a otras especies animales puesto que le permite explotar en épocas críticas estratos de mayor altura y disponer de un mecanismo válido para la protección frente a los depredadores, al tiempo que reduce el riesgo de infección por parásitos localizados en estratos inferiores del pasto a los que el ganado caprino es más sensible que otras especies (OSORO y MARTÍNEZ, 1995; LLORENTE *et al.*, 1997). Asimismo, la especie caprina puede disponer de una mayor variedad de especies forrajeras como resultado del recorrido de largas distancias durante la jornada de pastoreo (LU, 1988; LACHICA *et al.*, 1999) y el hecho de ser menos afectadas por las barreras físicas que otros animales (CAMPBELL *et al.*, 1962; NASTIS, 1996).

Aunque hay una evidencia creciente de que el caprino tiene un comportamiento alimenticio oportunista como resultado de su adaptación rápida a las variaciones en las condiciones del pasto (RICARDI y SHIMADA, 1992; PAPACHRISTOU y NASTIS, 1993; KRONBERG y MALECHEK, 1997), es importante destacar la capacidad ramoneadora que exhibe este ganado frente a pastos heterogéneos, en los que la contribución de leñosas a la dieta puede oscilar entre 39% (MALECHEK y LEINWEBER, 1972) y 99% (DUMONT *et al.*, 1995).

La capacidad ramoneadora de la cabra y su facilidad de penetración en sotobosques constituidos por especies espinosas (QARRO, 1986; GARMO *et al.*, 1993) han sido utilizadas en múltiples ocasiones y en muchas partes del mundo para aprovechar y, al mismo tiempo, desbrozar áreas fuertemente invadidas por matorral (TSIOUVARAS *et al.*, 1989; MAGADLELA *et al.*, 1995; LUGINBUHL *et al.*, 1999). Por otra parte, las preferencias de dieta del caprino hacia malas hierbas rechazadas por otras especies ganaderas como cardos (HOLST y ALLAN, 1996; TORRANO *et al.*, 1999) y juncos (MERCHANT, 1993) han derivado en la utilización del caprino como herramienta de control biológico de especies problemáticas en determinadas áreas.

Otros factores ligados al animal

En el seno de cada especie animal, la *experiencia alimenticia* previa influye en la selección de la dieta (DUMONT, 1995; NASTIS, 1996). En este sentido, FLORES *et al.* (1989) evidenciaron que los corderos con experiencia en pastar arbustos fueron más eficientes en el ramoneo de plantas que los corderos inexpertos. Asimismo, la ingestión y el número total de bocados impartidos a la especie arbustiva *Coleogyne ramosissima* fue mayor en las cabras con experiencia respecto a la observada en las cabras sin experiencia (ORTEGA-REYES y PROVENZA, 1993). Al menos, dos factores parecen estar asociados con la falta de experiencia y el comportamiento alimenticio de pastoreo en medios nuevos: la aceptación de los alimentos desconocidos y la destreza para consumirlos eficientemente (PROVENZA y BALPH, 1988; NASTIS, 1996).

El sistema más utilizado por los animales para descubrir el valor de un alimento resulta del aprendizaje por prueba y error (FREE-

LAND y JANZEN, 1974; NASTIS, 1996). De esta manera, las preferencias o las aversiones hacia alimentos se instauran a partir del aprendizaje basado en un muestreo cauteloso y las consecuencias nutricionales y fisiológicas resultantes y se ha sugerido que los animales aprenden a relacionar los efectos postingestivos del alimento con sus características sensoriales (DUMONT, 1995; BAUMONT, 1996; FRUTOS *et al.*, 1997).

A un rumiante, sin embargo, le cuesta más asociar un alimento con sus consecuencias específicas como resultado de la ingestión de dietas mixtas sobre largos períodos de tiempo, la asociación simbiótica entre el animal y la microflora y el propio proceso de rumia (PROVENZA y BALPH, 1987). El aprendizaje social permite a los individuos sin experiencia evitar la ineficacia y el riesgo de probar todo por sí mismos (PROVENZA y MALECHEK, 1986; PRITZ *et al.*, 1997).

Los hábitos alimenticios de animales adultos son más estables que los de los herbívoros jóvenes, probablemente, porque al envejecer el animal resulta más difícil reorganizar las respuestas del patrón comportamental (ORTEGA-REYES y PROVENZA, 1993). Por otra parte, el período en que el aparato digestivo del joven rumiante se transforma parece particularmente propicio a la impronta alimenticia (PROVENZA y BALPH, 1987). La exposición del ganado, antes del destete y en presencia de la madre, a alimentos que encontrará en la vida futura podría favorecer la eficiencia de aprendizaje y los rendimientos productivos. Como resultado, las experiencias alimenticias a edad joven pueden jugar un papel importante en el desarrollo de los hábitos alimenticios y las destrezas de pastoreo de rumiantes domésticos y se ha sugerido (PROVENZA y BALPH, 1987) que, a través de la manipulación de la dieta previa, el gestor podría ajustar mejor los animales en pastoreo a los objetivos de manejo.

Las diferencias en la composición de la dieta observadas tanto en vacuno (GALT *et al.*, 1982) como en caprino (RIDDLE *et al.*, 1996) parecen estar asociadas a su jerarquía social dentro del grupo de forma que, dentro de la misma especie, también compiten entre ellos, accediendo los individuos dominantes a la mejor dieta (MOSS, 1991).

El *estado nutritivo* de los animales puede, asimismo, influir en su capacidad selectiva puesto que los animales hambrientos bajan su umbral de rechazo de plantas (ARNOLD, 1980). En cambio, tanto el *estado fisiológico* (ARNOLD y DUDZINSKI, 1978; DUMONT, 1997) como el *sexo* (GORDON, 1989) no parecen afectar a la selección ejercida sobre las especies vegetales. Tampoco las observaciones realizadas sobre cabras y ovejas pusieron en evidencia preferencias en la composición botánica de la dieta relacionadas con la edad (HUGHES *et al.*, 1984; DE ROSA *et al.*, 1997). No obstante, ambos trabajos fueron realizados sobre comunidades herbáceas, por lo que la posible influencia de la edad del animal en este aspecto precisaría su estudio en comunidades de matorral.

Factores de la vegetación que influyen en su capacidad de utilización por el animal

Mecanismos de defensa

Las características de las plantas en su medio natural pueden ser consideradas como consecuencias de dos presiones evolutivas amplias: su medio físico y sus interacciones con otros organismos. Una parte importante de estas interacciones tienen

lugar con los animales que consumen las plantas (MOSS, 1991), cuyo impacto inmediato consiste en una reducción en la capacidad fotosintética asociada a la disminución en el área foliar (BRISKE, 1991).

Con el fin de luchar frente al consumo por herbívoros, las plantas han desarrollado diversos mecanismos que varían en formas y expresión entre especies vegetales. La resistencia al pastoreo, término que describe la capacidad relativa de las plantas para sobrevivir a la defoliación, puede organizarse en un componente de tolerancia y otro de defensa (figura 1). Los mecanismos de tolerancia facilitan el crecimiento tras la defoliación mediante un reemplazamiento rápido del área foliar extraída por los herbívoros, mientras que los mecanismos de defensa reducen la probabilidad y la severidad de la defoliación de la planta (BRISKE, 1991).

En consecuencia, las plantas se encuentran ante el siguiente dilema: crecer rápido para competir o generar las defensas necesarias para sobrevivir en presencia de patógenos y herbívoros (HERMS y MATTSON, 1992). No obstante, en ciertas especies y bajo condiciones específicas ambientales, un componente puede predominar sobre el otro. Por ejemplo, muchas plantas leñosas, fundamentalmente especies de hoja perenne caracterizadas por una lenta velocidad de crecimiento y un reducido ritmo de adquisición de recursos, son menos eficientes en reemplazar las superficies fotosintéticas extraídas por los herbívoros (GRIME, 1977) y, con frecuencia, se apoyan en mecanismos de defensa más que en mecanismos de tolerancia para combatir el pastoreo (GRIME, 1977; BRYANT *et al.*, 1989; BRISKE, 1991).

La importancia de las estrategias de defensa vegetal es evidente dado el alto coste que supone para los productores agrarios de determinadas zonas las plantas provistas de mecanismos de defensa (NIELSEN, 1988; RALPHS *et al.*, 1988). Dentro de los sistemas de defensa desarrollados por las plantas, se pueden distinguir dos tipos de mecanismos: mecánico y bioquímico.

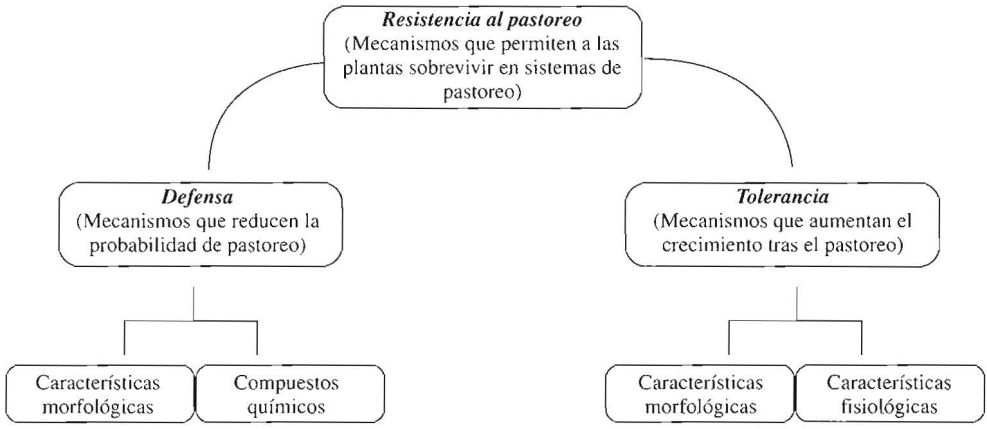


Figura 1. Organización de la resistencia al pastoreo en componentes de defensa y de tolerancia (BRISKE, 1991).

Figure 1. Organization of grazing resistance into avoidance and tolerance components (BRISKE, 1991).

Mecanismos mecánicos

Los mecanismos de defensa de tipo mecánico influyen principalmente en la accesibilidad y la palatabilidad de la planta. Dentro de este tipo de estrategias vegetales, el desarrollo de fuertes espinas y pinchos constituye la principal defensa contra el pastoreo de numerosas plantas tanto herbáceas como leñosas (MACCARTER, 1980; SINEIRO y DÍAZ, 1986; TORRANO *et al.*, 1999). Todos los herbívoros son afectados por este sistema de defensa puesto que requiere la manipulación cuidadosa de la planta en la boca de los animales, aunque su eficacia puede variar en intensidad entre diferentes herbívoros (BUTTENSCHON y BUTTENSCHON, 1979; BELOVSKY y SCHMITZ, 1991).

En general, se puede decir que la anatomía foliar y vegetal (dureza foliar, ángulo y acumulación de tallos, proporción de tallos vegetativos/reproductivos, aristas de inflorescencias, características epidérmicas como pelos, ceras, sílice, etc.) pueden modificar la capacidad de utilización de las plantas por los herbívoros (BRISKE, 1991; ESTELL *et al.*, 1994). Asimismo, los cambios en ciertos rasgos vegetales (tamaño de partes vegetales, cambio en la forma de crecimiento, ...) pueden constituir un sistema de defensa potencial frente al consumo por herbívoros (BELOVSKY y SCHMITZ, 1991). En este sentido, OWENS (1991) sugirió que la estructura física de *Acacia rigidula* basada en grandes espinas y hojas pequeñas en relación a las grandes hojas y pequeñas espinas del arbusto *Acacia berlandieri* pudo dificultar en mayor medida el ramoneo de la primera especie.

Mecanismos bioquímicos: Compuestos secundarios

La defensa química de las plantas frente al consumo por herbívoros implica la elaboración y acumulación de compuestos orgánicos que, en cierta manera, disuaden el consumo. Estas sustancias constituyen un grupo amplio de elementos y compuestos que pueden resultar amargos, venenosos, con olor ofensivo o con efectos antinutritivos. Son conocidos como compuestos o metabolitos secundarios puesto que la gran mayoría son productos del metabolismo secundario de las plantas, aunque algunos productos del metabolismo primario, como determinados ácidos orgánicos (oxalatos), ácidos grasos y aminoácidos proteicos, se encuentran ocasionalmente involucrados en la defensa química (HARBORNE, 1991). A partir de la naturaleza química de estos compuestos, HARBORNE (1991) clasificó los compuestos secundarios en tres clases principales: fenólicos, nitrogenados y terpenoides.

Los *compuestos fenólicos* son estructuras aromáticas que llevan uno o más grupos hidroxilo. La mayoría son polifenoles y comparten un origen biosintético común a partir de la fenilalanina. Los taninos son los compuestos polifenólicos que más atención han recibido como barreras frente al consumo por mamíferos en especies leñosas (PROVENZA *et al.*, 1983; AHARONI *et al.*, 1998). Su gran diversidad estructural dificulta dar una definición rigurosa, pero lo que sí parece claro es su capacidad para unirse a las proteínas aunque también pueden unirse a otro tipo de moléculas. VAN SOEST (1987) los define como "cualquier compuesto fenólico de suficiente peso molecular y que contenga suficientes grupos hidroxilo para formar complejos con proteínas y otras macromoléculas". Dentro de los taninos, podemos distinguir dos tipos de compuestos: taninos condensados, ampliamente presentes en las plantas leñosas y los taninos hidrolizables, con una presencia más limitada (HARBORNE, 1991).

La hipótesis de que los taninos actúan principalmente inhibiendo la digestión

mediante la reducción en la disponibilidad proteica como resultado de su unión con las proteínas alimenticias y la inactivación de enzimas del tracto digestivo (KUMAR y VAITHIYANATHAN, 1990; CHIRYAA *et al.*, 1997; AHARONI *et al.*, 1998) resulta incompleta (BRYANT *et al.*, 1992) ya que en la actuación de los taninos pueden intervenir otros mecanismos. Estos compuestos pueden también reducir la palatabilidad de las plantas mediante una posible irritación de la mucosa intestinal, toxicidad sistémica en el caso de taninos hidrolizables (JONES, 1979; BRYANT *et al.*, 1992) o una astringencia (HARBORNE, 1991), sensación de sequedad intensa y amargor asociada a la interacción de taninos con la proteína salivar y la mucosa oral.

La ingestión moderada de taninos, sin embargo, puede resultar positiva para los animales. Se ha sugerido que los taninos podrían beneficiar la digestión bajo circunstancias que favorecen la diarrea de los animales al tener efecto astringente sobre la mucosa en contacto con soluciones ácidas (BUTTENSCHON y BUTTENSCHON, 1979). Asimismo, pueden prevenir el timpanismo y tener efectos positivos en la digestión de la proteína mediante el escape de la proteína al ataque microbiano (WAGHORN *et al.*, 1987; RAFIQUE *et al.*, 1992; HERVÁS *et al.*, 1999) o a través de otros mecanismos como puede ser un aumento tanto en la síntesis de proteína microbiana y en la utilización de nitrógeno endógeno en el rumen como en la secreción de glucoproteínas salivares (REED, 1995). No obstante, el diferente impacto de los taninos en la respuesta animal enfatiza la necesidad de identificar y definir las estructuras físicas y funcionales de este tipo de compuestos con el fin de comprender los efectos biológicos de los diferentes taninos en la producción animal (NHERERA *et al.*, 1998).

Otro tipo de fenoles ampliamente extendidos en las leguminosas son las isoflavonas. Pertenecientes al grupo de los fitoestrógenos, pueden provocar una infertilidad temporal o permanente en función de la duración de la exposición del animal al alimento estrogénico (COX y BRADEN, 1974; VALDERRÁBANO *et al.*, 1988; BARBERÁN *et al.*, 1990; ADAMS, 1995).

El origen de los *metabolitos nitrogenados* lo constituyen los aminoácidos proteicos. Dentro de los metabolitos secundarios con nitrógeno, los alcaloides son el grupo más conocido. Aunque desde el punto de vista de la defensa vegetal se han considerado menos importantes que los fenólicos ya que sólo se encuentran en el 20% de las especies de angiospermas (HARBORNE, 1991), estos compuestos se caracterizan por su gran potencia a bajas dosis y su gran eficacia como agentes de defensa (CHEEKE, 1988; BRISKE, 1991). Otras clases de metabolitos con nitrógeno (aminoácidos no proteicos, glucósidos cianogénicos, glucosinolatos) son de presencia limitada pero de efectos tóxicos y antinutritivos evidentes (VALDERRÁBANO *et al.*, 1986; BARBERÁN y VALDERRÁBANO, 1987). Asimismo, algunas proteínas pueden ser tóxicas o dañinas para los herbívoros mamíferos (HARBORNE, 1991).

Los *metabolitos terpenoides* son hidrocarburos cíclicos insaturados caracterizados por sus propiedades lipofílicas. Dentro de este tipo de sustancias, destacan los aceites esenciales por su presencia en numerosas especies leñosas y su acción reductora sobre la palatabilidad a través de sus efectos negativos sobre los microorganismos o el metabolismo hepático, así como por un posible olor o sabor desagradable (BRYANT *et al.*, 1981). En este sentido, el escaso consumo por rumiantes de especies pertenecientes al género *Juniperus* (WARREN *et al.*, 1984; HUSTON *et al.*, 1994) ha sido principalmente atribuido a la presencia de estos compuestos (RIDDLE *et al.*, 1996; PRITZ *et al.*, 1997).

Los factores del medio en que crecen las plantas pueden modificar la expresión fenotípica de la defensa química. Por una parte, las limitaciones de recursos inducen una respuesta mediada por hormonas que implica cambios en el balance de nutrientes, agua y carbono, lo que ha dado origen a la teoría del balance nutrientes-carbono (BRYANT *et al.*, 1991 y 1992). Esta teoría sostiene que las variaciones en el balance nutrientes-carbono asociadas a la disponibilidad de recursos afectan notablemente a la distribución de recursos por las plantas hacia el metabolismo secundario. Mientras el estrés de nutrientes favorece la producción de compuestos secundarios basados en carbono y reduce la de compuestos nitrogenados, la insuficiencia de luz tiene efectos contrarios. Como ampliación de esta teoría, HERMS y MATTSON (1992) propusieron la teoría del balance crecimiento-diferenciación que sostiene que cualquier factor ambiental que retrasa el crecimiento más que la fotosíntesis puede aumentar la cantidad de recursos disponibles para el metabolismo secundario.

El ramoneo por mamíferos también puede afectar a la distribución de recursos hacia la defensa química en plantas leñosas (BRISKE, 1991). En algunos casos, el ramoneo resulta en un aumento en la defensa de la biomasa vegetal mientras en otros se reduce la defensa como consecuencia del consumo (BRYANT *et al.*, 1991 y 1992). Por otra parte, cuando existe un alto riesgo de consumo, los mecanismos de defensa se incrementan (PROVENZA y MALECHEK, 1986; MONTLOR *et al.*, 1990; NOLAN y NASTIS, 1997).

Mecanismos de destoxificación de compuestos secundarios

La naturaleza ubicua de los compuestos secundarios haría imposible el consumo por herbívoros a menos que los animales dispongan de mecanismos para degradarlos y excretarlos. De hecho, los herbívoros han desarrollado estrategias para compensar este sistema de defensas mediante la "destoxificación" y la eliminación de los compuestos secundarios (FREELAND y JANZEN, 1974; MOSS, 1991). Seis mecanismos fisiológicos diferentes aparecen involucrados en la reducción de la actividad de compuestos secundarios presentes en las plantas: formación de un complejo menos reactivo, modificación del medio para inhibir las reacciones, degradación, adición de grupos funcionales, conjugación para aumentar la solubilidad del compuesto y alteración del ritmo metabólico para reducir la ingestión total (MCARTHUR *et al.*, 1991).

Como consecuencia de la diferente capacidad fisiológica de los animales para superar los efectos de estas sustancias, algunos herbívoros pueden ser afectados por los compuestos secundarios mientras que otros no (CHEEKE, 1988; SMITH, 1992), lo que podría explicar, en cierta manera, la diferente selección de dieta entre especies animales. En este sentido, MCARTHUR *et al.* (1991) sugirieron la existencia de una capacidad creciente para luchar frente a los compuestos secundarios de las plantas asociada con los hábitos alimenticios, desde animales consumidores de herbáceas y de alimentación intermedia hasta los ramoneadores generalistas y especialistas. La superior capacidad de destoxificación de los animales ramoneadores ha sido atribuida a una mayor protección por proteínas salivares ricas en prolina que sirve para neutralizar los taninos (ROBBINS *et al.*, 1991) y, en el caso de los compuestos secundarios que se absorben, a un superior potencial de destoxificación ligado a un mayor tamaño del hígado (HOFMANN, 1989). En relación a este gradiente, las cabras parecen ser más tole-

rantes a los compuestos fenólicos nocivos que otros rumiantes domésticos probablemente debido a su mayor excreción de prolina salivar (NASTIS, 1996), aunque una mayor degradación microbiana de compuestos fenólicos en el rumen podría también estar implicada en la capacidad de esta especie para tratar eficazmente los taninos (SILANIKOVE, 1997). Además, existen otros compuestos como los oxalatos, que se degradan totalmente en el rumen por las bacterias *Oxalobacter formigenes*, para los que también las cabras han mostrado una mayor capacidad de degradación en comparación con las ovejas (DUNCAN *et al.*, 1997), lo que sugiere otros mecanismos que expliquen la diferente capacidad de las distintas especies de rumiantes para destoxificar compuestos secundarios. En este sentido, la diferencia observada podría estar relacionada, entre otras razones, con unas condiciones del medio ruminal del ganado caprino más favorables para el desarrollo de la bacteria *Oxalobacter* (FRUTOS *et al.*, 2001).

La destoxificación es, sin embargo, un proceso energéticamente costoso y siempre existe un límite para que las enzimas sean inducidas a catalizar tales reacciones (HARBORNE, 1991; MOSS, 1991). Además, los sistemas que intervienen en la destoxificación requieren una adaptación gradual para procesar tales compuestos (HAMMOND, 1995; GUPTA y ATREJA, 1998) y, ocasionalmente, pueden producir un resultado contraproducente (HARBORNE, 1991; MCARTHUR *et al.*, 1991). Todas estas limitaciones en los mecanismos de destoxificación parecen forzar a los grandes herbívoros a tratar los alimentos nuevos con precaución (PROVENZA y BALPH, 1987; THORHALLSDOTTIR *et al.*, 1987) y a consumir una variedad de alimentos vegetales a la vez (FREELAND y JANZEN, 1974). Estas estrategias permiten a los animales mantener la diversidad de su flora microbiana y, en consecuencia, conservan una posibilidad de adaptación a un cambio brutal de dieta (DUMONT, 1995). En este sentido, el mantenimiento a lo largo del año de una alta proporción de leñosas en la dieta del caprino ha sido explicado (SILANIKOVE, 2000) como una estrategia para preservar su adaptación a un alimento rico en taninos que encuentra disponible en grandes cantidades todo el año.

Otros factores ligados a la vegetación

El problema de la selección de dieta al que un animal se enfrenta es a menudo de gran complejidad y la dificultad para el científico consiste en postular una teoría que prediga satisfactoriamente las soluciones a dicho problema (EMMANS, 1991). El principal modelo aplicado al estudio de las estrategias alimenticias ha sido la *Teoría de Pastoreo Óptimo* (PYKE *et al.*, 1977; BELOVSKY, 1984). Este enfoque asume que el animal maximiza alguna función objetiva, generalmente, *la energía capturada por unidad de tiempo* (BELOVSKY, 1984; DEMMENT y GREENWOOD, 1988) y, por ello, la selección de un lugar durante el pastoreo parece responder a la elección de áreas con material vegetal que conducen a una mayor velocidad de ingestión de nutrientes para un gasto energético mínimo (MILNE, 1991 y 1994). En este sentido, BLACK y KENNEY (1984) observaron cómo ovejas expuestas a dos pastos con diferentes características en la vegetación generalmente preferían el pasto que les permitía un consumo más rápido. Alimentarse de manera óptima puede reducir la duración de la ingestión diaria, período en el que los herbívoros son más sensibles a la depredación (DUMONT, 1995). En otros casos, la ingestión óptima de una cantidad de determinados nutrientes

parece dictaminar las elecciones de los animales, como ha sido evidenciado en ovejas estabuladas que seleccionaban una dieta que les permitía cubrir sus necesidades proteicas mientras evitaban la ingestión de un exceso de proteína (KYRIAZAKIS y OLDHAM, 1992).

Los modelos de la Teoría de Pastoreo Óptimo, desarrollados inicialmente en insectos, roedores y pájaros, presentan ciertos problemas de definición en su transferencia al comportamiento alimenticio de los herbívoros (EMMANS, 1991) y, además, no parece que los herbívoros se alimenten sistemáticamente de una manera óptima (DUMONT, 1995). De hecho, los rumiantes consumen una gama de especies vegetales que varían en morfología, dureza, valor nutritivo y toxicidad. PROVENZA (1996) señaló que tanto la Teoría de Pastoreo Óptimo como la prudencia nutricional para reducir la sobreingestión de toxinas (FREELAND y JANZEN, 1974) son inconsistentes con la tendencia de los herbívoros a consumir una diversidad de alimentos y propuso una explicación a este comportamiento basada en el concepto de *aversión* que comprendería tanto el rechazo de toxinas como la adquisición de nutrientes. Definió la aversión como el descenso en la preferencia hacia un alimento recién consumido como resultado de señales sensoriales (sabor, olor, textura) y efectos postingestivos (de los nutrientes y las toxinas en los receptores químicos, osmóticos y mecánicos) propios de cada alimento. Estos efectos interaccionan y, en consecuencia, resulta difícil determinar los efectos independientes de cada uno.

Una de las consecuencias de las aversiones es el consumo por los animales de una variedad de alimentos lo que produce numerosos beneficios como son una dieta equilibrada, reducción en la ingestión de alimentos tóxicos, optimización del consumo y la rumia, muestreo de alimentos y mantenimiento de una microflora diversa en el rumen (WESTOBY, 1978; PROVENZA, 1996). Estos principios han sido empleados en los sistemas de pastoreo en Francia con el fin de estimular la ingestión durante los trayectos de pastoreo (MEURET *et al.*, 1994) y, además, permiten comprender los patrones de pastoreo de los herbívoros. En este sentido, los estudios del comportamiento de animales en pastoreo han permitido evidenciar un patrón diurno en las preferencias alimenticias del ganado que consiste en una mayor selección por la mañana (DUMONT *et al.*, 1995), una fase de exploración y utilización de un superior número de especies en la primera hora del día (SOLANKI, 1994) y, principalmente, en un superior consumo de leñosas en las horas matinales tanto en ovejas (GARCÍA GONZÁLEZ *et al.*, 1990) como en cabras (GÓMEZ CASTRO *et al.*, 1991; TORRANO y VALDERRÁBANO, 2000) y llamas (DUMONT *et al.*, 1995).

El superior consumo de especies leñosas al inicio de la jornada de pastoreo puede responder, al menos parcialmente, al rechazo por parte del ganado a pastar por la mañana la hierba con rocío o con hielo (GARCÍA GONZÁLEZ *et al.*, 1990; GÓMEZ CASTRO *et al.*, 1991; YUJIE *et al.*, 1996), lo que concuerda con la mayor utilización de leñosas por el ganado caprino durante días lluviosos (KABABYA *et al.*, 1997). El daño que provoca el consumo de hierba húmeda en los animales ha sido atribuido a una reducción en la digestibilidad del forraje consumido (PHILLIPS *et al.*, 1991) o la mayor ingestión de parásitos concentrados en la parte superior de la hierba con humedad que pudiera alterar los procesos digestivos (GARCÍA GONZÁLEZ *et al.*, 1990).

Si bien los cambios en la dieta a lo largo del día pueden suceder, asimismo, como resultado de cambios en la localización del ganado durante el pastoreo (ARNOLD y DUD-

ZINSKI, 1978), la mayor selección de la dieta y el superior consumo de leñosas en las primeras horas del día podrían estar relacionados con el principio de aversión anteriormente señalado (ARNOLD y DUDZINSKI, 1978; PROVENZA, 1996). Además, se ha argumentado (DUMONT *et al.*, 1995; DUMONT, 1997) que los rumiantes parecen preferir el consumo de forrajes de digestión y ritmo de paso lentos por la tarde para llenar su rumen antes de la noche, mientras que un comportamiento selectivo al principio del día previene que el rumen se llene con material de baja digestibilidad que podría limitar la ingestión. De esta manera, la estrategia de los animales podría estar basada en la utilización de alimentos preferidos o más digestibles al principio de la jornada de pastoreo mientras que una posible aversión desarrollada hacia ellos originaría el consumo de material forrajero menos apetecible o con ritmo de digestión más lento durante el resto del día.

Algunos autores sugieren que la selección está dictada por el *hedonismo*, es decir, la búsqueda de sensaciones agradables, gustativas, olfativas o táctiles (ARNOLD, 1985). Aunque el animal utiliza la vista para orientarse en pastoreo, es sobre todo el sabor el que dicta las elecciones alimenticias (ARNOLD, 1966; MILNE, 1991). Una sensación agradable puede resultar igualmente del consumo de un alimento nuevo (NEWMAN *et al.*, 1992), lo que podría explicar parcialmente la diversidad de la dieta observada en rumiantes (DUMONT, 1995). No obstante, a este nivel es esencial diferenciar el concepto de hedonismo de la palatabilidad. Si bien HODGSON (1979) define apetecible como algo agradable al sabor y describe una característica inherente a la planta, para otros autores (ROGERS y BLUNDELL, 1991; BAUMONT, 1996), la palatabilidad designa las características de un alimento que provocan una respuesta sensorial en el animal e integra también los efectos postingestivos que el animal ha aprendido para asociar sus propiedades sensoriales con las necesidades nutritivas del animal o los efectos tóxicos del alimento. Por tanto, la *palatabilidad*, medida como la repuesta sensorial provocada por un alimento, combina sus valores nutritivo y hedónico (BAUMONT, 1996) y constituye una respuesta comportamental dependiente de múltiples factores cuya significación varía para cada situación específica (MOLYNEUX y RALPHS, 1992).

Las limitaciones en la *disponibilidad de recursos forrajeros* que encuentran los herbívoros mientras pastan afectan a la dieta que seleccionan, lo que justifica una distinción entre la preferencia y la selección (DUMONT, 1997), conceptos habitualmente empleados de manera indistinta. La preferencia es la discriminación desarrollada por los animales entre los componentes vegetales cuando se les da completa libertad de elección, mientras que la selección de la dieta consiste en la utilización superior de unos componentes vegetales en relación a otros (HODGSON, 1979). Al ser una función de la preferencia modificada por la oportunidad para elegir, la selección está determinada por las proporciones relativas de los componentes preferidos en la vegetación y su distribución espacial en la cubierta vegetal (HODGSON, 1979; DUMONT, 1997). Por ello, MERRIL y TAYLOR (1981) enfatizaron la importancia de aportar información relativa a la vegetación disponible en estudios de selección de dieta. La fórmula de Durham y KOTHMANN (1977) ha sido el criterio más utilizado para relacionar la selección de dieta con la vegetación disponible y ha permitido clasificar las plantas en categorías generales de selectividad a las que se les asigna un diferente papel nutricional y funcional (cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de preferencias de las plantas y funciones asociadas (STUTH, 1991)
Table 1. Preference classification of plants and associated function (STUTH, 1991)

Grupo de selectividad	Ratio Dieta:disponibilidad*	Papel nutricional	Papel funcional
Preferidas	> +3,5	Productivo	Potenciador de la dieta
Proporcionales	–3,5 a +3,5	Mantenimiento	Forraje basto
Forzadas	< –3,5	Sobrevivencia	Sobrevivencia
Detrimentes	–9	Tóxico	Muerte
No consumibles	0	+/– composición	Reducción de la capacidad de carga

* Basado en la fórmula de DURHAM y KOTHMANN (1977):
Ratio de selectividad = (% dieta - % disponible) x 10 / (% dieta + % disponible).

La capacidad de utilización de las especies vegetales por ungulados depende, sin embargo, no sólo de la disponibilidad relativa específica sino además de la cantidad total de forraje de que disponen los animales. Este hecho explica el consumo de ciertas especies habitualmente rechazadas por el ganado (HARRINGTON, 1986b; MELLADO *et al.*, 1991) e incluso, venenosas, bajo condiciones de extrema escasez de forraje (HARRINGTON, 1979).

Numerosos autores en diversas regiones del mundo han encontrado una variación estacional en la preferencia de las clases forrajeras tanto en caprino (NASTIS, 1987; RICARDI y SHIMADA, 1992; SHARMA *et al.*, 1998) como en otros rumiantes (GALT *et al.*, 1982; FIERRO y BRYANT, 1990; KRAUSMAN *et al.*, 1997). En numerosas ocasiones, la variación estacional en la selección de dieta responde no sólo a los cambios en el volumen total de forraje disponible y en la disponibilidad relativa de cada componente vegetal (FIERRO y BRYANT, 1990) sino también a las modificaciones que acontecen en el *estado fenológico* de las plantas (GÓMEZ CASTRO *et al.*, 1992; JUNG *et al.*, 1989; KRAUSMAN *et al.*, 1997). Estas modificaciones conllevan cambios en el valor nutritivo (IBRAHIM, 1981; LAMBERT *et al.*, 1989; SHINDE *et al.*, 1998) y la concentración y composición de compuestos secundarios (DICK y URNESS, 1991; GENIN y PIJOAN, 1993; RIDDLE *et al.*, 1996) así como en la estructura de las plantas y, en consecuencia, en la palatabilidad de las mismas.

La variación temporal en la preferencia por las plantas debe ser tenida en cuenta en el diseño de estrategias de manejo del pastoreo encaminadas al control de determinadas especies vegetales (RALPHS *et al.*, 1988; GENIN y PIJOAN, 1993). Concretamente, en áreas de pastos fuertemente invadidos por *Juniperus* sp., RIDDLE *et al.* (1996) recomendaban aumentos en el número de cabras durante los meses de invierno, época en que las concentraciones de aceites volátiles de estas plantas son inferiores y, en consecuencia, resultan más apetecibles para este ganado.

Reflexión final

En resumen, la selección de la dieta es un problema muy complejo debido a las interacciones entre las limitaciones de recursos, los objetivos del pastoreo animal y la enorme heterogeneidad de los recursos alimenticios (HANLEY, 1997). Elementos de maxi-

mización de la energía, mezcla apropiada de nutrientes, utilización eficiente de recursos, valor hedónico de los alimentos, aversión y disuasión de toxinas vegetales pueden jugar todos un papel en determinar la estrategia forrajera de los herbívoros y tienen un impacto importante en las prácticas de manejo del pastoreo (LAGORY *et al.*, 1985). Pero el animal involucra, además, otros criterios en la utilización de la vegetación como son la distribución geográfica de la vegetación, las interacciones sociales, la búsqueda de cobijo o agua, sin olvidar los límites de sus habilidades cognitivas (NOLAN y NASTIS, 1997; ROGUET *et al.*, 1998), factores que también deben ser tenidos en cuenta para comprender el proceso de selección de dieta.

Bibliografía

ADAMS N.R., 1995. Detection of the effects of phytoestrogens on sheep and cattle. J. Anim. Sci., 73: 1509-1515.

AHARONI Y., GILBOA N., SILANIKOVE N., 1998. Models of suppressive effect of tannins. Analysis of the suppressive effect of tannins on ruminal degradation by compartmental models. Anim. Feed. Sci. Tech., 71: 251-267.

ALLAN C.J., HOLST P.J., 1996. The ecological role of the goat in maintaining pasture and range. Proc. VI Int. Conf. on Goats, 427-435, Beijing (China).

ARCHER S., SMEINS F.E., 1991. Ecosystem-level processes. pp. 109-139. En: Grazing management. An ecological perspective. R.K. Heitschmidt; J.W. Stuth (Eds.).Timber Press, Portland, Oregon.

ARNOLD G.W., 1966. The special senses in grazing animals. II. Smell, taste, and touch and dietary habits in sheep. Aust. J. Agric. Res., 17: 531-542.

ARNOLD G.W., 1980. Grazing behaviour. pp. 79-104. En: Grazing animals. F.H.W. Morley (Ed.). World Animal Science. B 1. Elsevier, Amsterdam.

ARNOLD G.W., 1985. Ingestive behaviour. pp. 183-200. En: Ethology of farm animals. A comprehensive study of behavioural features of the common farm animals. A.F. Fraser (Ed.). Elsevier, Amsterdam.

ARNOLD G.W., DUDZINSKI M.L., 1978. Ethology of free-ranging domestic animals. 198 pp. Ed. Elsevier, Amsterdam.

BARBERÁN M., VALDERRÁBANO J., 1987. Pathological features in thymus and thyroids of lambs fed on turnips. Vet. Rec., 120: 367-368.

BARBERÁN M., VALDERRÁBANO J., BASCUAS J.A., 1990. Histopathological changes in ewe lambs exposed to prolonged diet on lucerne. Ann. Rech. Vet, 21: 161-166.

BARTOLOMÉ J., FRANCH J., PLAIXATS J., SELIGMAN N.G., 1998. Diet selection by sheep and goats on Mediterranean heathwoodland range. J. Range Manage., 51: 383-391.

BAUMONT R., 1996. Palatability and feeding behaviour in ruminants. A review. Ann. Zootech., 45: 385-400.

BELOVSKY G.E., 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. Am. Nat., 124: 97-115.

BELOVSKY G.E., 1997. Optimal foraging and community structure: the allometry of herbivore food selection and competition. Evol. Ecol., 11: 641-672.

BELOVSKY G.E., SCHMITZ O.J., 1991. Mammalian herbivore optimal foraging and the role of plant defenses. pp. 1-28. En: Plant defenses against mammalian herbivory. R.T. Palo, C.T. Robbins (Eds.). Ed. CRC Press, Boca Raton, Florida.

BLACK J.L., KENNEY P.A., 1984. Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. Aust. J. Agric. Res., 35: 565-578.

BLANCH M., VILLALBA D., CASASÚS I., BERGUA A., REVILLA, R., 1995. Actividad espacial y alimenticia de rebaños ovinos en puertos de montaña. ITEA, Vol. Extra, n.º 16: 177-179.

BRISKE D.D., 1991. Development Morphology and Physiology of Grasses. pp. 85-108. En: Grazing management. An ecological perspective. R.K. Heitschmidt; J.W. Stuth (Eds.). Ed.Timber Press, Portland, Oregon.

BRISKE D.D., HEITSCHMIDT R.K., 1991. An ecological perspective. pp. 11-26. En: Grazing management.

An ecological perspective. R.K. Heitschmidt; J.W. Stuth (Eds.). Ed. Timber Press, Portland, Oregon.

BRYANT F.C., KOTHMANN M.M., 1979. Variability in predicting edible browse from crown volume. J. Range Manage., 32: 144-146.

BRYANT F.C., TAYLOR C.A., MERRILL L.B., 1981. White-tailed deer diets from pastures in excellent and poor range condition. J. Range Manage., 34: 193-200.

BRYANT J.P., KUROPAT P.J., COOPER S.M., FRISBY K., OWEN-SMITH N., 1989. Resource availability hypothesis of plant antiherbivore defence tested in a South African savanna ecosystem. Nature, 340: 227-229.

BRYANT J.P., KUROPAT P.J., REICHARDT P.B., CLAUSEN T.P., 1991. Controls over the allocation of resources by woody plants to chemical antiherbivore defence. pp. 83-102. En: R.T. Palo, C.T. Robbins (Eds.), Plant defences against mammalian herbivory. CRC Press, Boca Raton, Florida.

BRYANT J.P., REICHARDT P.B., CLAUSEN T.P., 1992. Chemically mediated interactions between woody plant and browsing mammals. J. Range Manage., 45: 18-24.

BUTTENSCHON J., BUTTENSCHON R.M., 1979. The effect of browsing by cattle and sheep on trees and bushes. Nat. Jutl., 31: 79-94.

CAMPBELL Q.P., EBERSÖHN J.P.; BROEMBSEN H.H., 1962. BROWSING BY GOATS and its effects on the vegetation. Herb. Abstr., 32: 273-275.

CHEEKE P.R., 1988. Toxicity and metabolism of pyrrolizidine alkaloids. J. Anim. Sci., 66: 2343-2350.

CHRIYAA A., MOORE K.J., WALLER S.S., 1997. Intake, digestion, and nitrogen balance of sheep fed shrub foliage and medic pods as a suplement to wheat straw. Anim. Feed. Sci. Tech., 65: 183-196.

CLARK D.A., LAMBERT M.G., ROLSTON M.P., DYMOCK N., 1982. Diet selection by goats and sheep on hill country. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 42: 155-157.

COX R.I., BRADEN A.W., 1974. The metabolism and physiological effects of phyto-oestrogens in livestock. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 10: 122-129.

DEMMENT M.W., GREENWOOD G.B., 1988. Forage ingestion: effects of sward characteristics and body size. J. Anim. Sci., 66: 2380-2392.

DEMMENT M.W., VAN SOEST P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. Am. Nat., 125: 641-672.

DE ROSA G., FEDELE V., NAPOLITANO F., GUBITOSI L., BORDI A., RUBINO R., 1997. Dietary preferences in adult and juvenile goats. Anim. Sci., 65: 457-463.

DICK B.L., URNESS P.J., 1991. Nutritional value of fresh Gambel oak browse for Spanish goats. J. Range Manage., 44: 361-364.

DUDZINSKI M.L., ARNOLD G.W., 1973. Comparisons of diets of sheep and cattle grazing together on sown pastures on the Southern Tablelands of New South Wales by Principal Components Analysis. Aust. J. Agric. Res., 24: 899-912.

DUMONT B., 1995. Déterminisme des choix alimentaires des herbivores au pâturage: principales théories. INRA Prod. Anim., 8: 285-292.

DUMONT B., 1997. Diet preferences of herbivores at pasture. Ann. Zootech., 46: 105-116.

DUMONT B., MEURET M., PRUD'HORN M., 1995. Direct observation of biting for studying grazing behaviour of goats and llamas on garrigue rangelands. Small Rum. Res., 16: 27-35.

DUNCAN A.J., FRUTOS P., YOUNG S.A., 1997. Rates of oxalic acid degradation in the rumen of sheep and goats in response to different levels of oxalic acid administration. Anim. Sci., 65: 451-455.

DURHAM A.J. JR., KOTHMANN M.M., 1977. Forage availability and cattle diets on the Texas Coastal Prairie. J. Range. Manage., 30: 103-106.

DU TOIT P.C.V., 1998. A comparison of the diets selected by Merino and Dorper sheep on three range types of the Karoo, South Africa. Arch. Zootec., 47: 21-32.

EKBLAD R.L., STUTH J.W., OWENS M.K., 1993. Grazing pressure impacts on potential foraging competition between Angora goats and white-tailed deer. Small Rum. Res., 11: 195-208.

EMMANS G.C., 1991. Diet selection by animals: theory and experimental design. Proc. Nutr. Soc., 50: 59-64.

ESTELL R.E., FREDRICKSON E.L., ANDERSON D.M., MUELLER W.F. REMMENGA M.D., 1994. Relationship of tarbush leaf surface secondary chemistry to livestock herbivory. J. Range. Manage., 47: 424-428.

FIERRO L.C., BRYANT F.C., 1990. Nutrition of herded sheep in the Andes of southern Perú. Small Rum. Res., 3: 117-134.

FLORES E.R., PROVENZA F.D., BALPH D.F., 1989. Role of experience in the development of foraging skills of lambs browsing the shrub serviceberry. Appl. Anim. Behav. Sci., 23: 271-278.

FRASER M.D., GORDON I.J., 1995. Grazing ecology of goats and guanacos on sown and indigenous swards in Scotland. Eur. Fine Fibre Netw., Occas. Publ., n.° 3: 141-150.

FREELAND W.J., JANZEN D.H., 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. Am. Nat., 108: 269-289.

FRUTOS P., YOUNG S.A., DUNCAN A.J., 1997. Aversiones condicionales desarrolladas por ganado caprino hacia un alimento que contiene ácido oxálico. I.T.E.A., Vol. Extra, n.° 18: 10-12.

FRUTOS P., HERVÁS G., RAMOS G., MANTECÓN A.R., GIRÁLDEZ F.J., 2001. La selección de la dieta: papel de los compuestos secundarios de las plantas. Ovis. 74: 81-101.

GALINA M., PALMA J.M., MORALES R., AGUILAR A., HUMMEL J., 1995. Voluntary dry matter intake by dairy goats grazing on rangeland or on agricultural by-products in Mexico. Small Rum. Res., 15: 127-137.

GALT H.D., THEURER B., EHRENREICH J.H., HALE W.H., MARTIN S.C., 1966. Botanical composition of the diet of steers grazing a desert grassland range. Proc., West. Sect., Am. Soc. Anim. Sci., 17: 397-401.

GALT H.D., THEURER B., MARTIN S.C., 1982. Botanical composition of steer diets on mesquite and mesquite-free desert grassland. J. Range Manage., 35: 320-325.

GARCÍA GONZÁLEZ R., HIDALGO R., MONTSERRAT C., 1990. Patterns of livestock use in time and space in the summer ranges of the Western Pyrenees: a case study in the Aragón Valley. Mount. Res. Dev., 10: 241-255.

GARMO T.H., HANSEN H.H., SKJEVDAL T., 1993. Use of small ruminants to maintain environments in the Nordic countries. Proc. 44th Ann. Meet. of E.A.A.P., 214. Aarhus (Denmark).

GENIN D., PIJOAN A.P., 1993. Seasonality of goat diet and plant acceptabilities in the coastal scrub of Baja California, Mexico. Small Rum. Res., 10: 1-11.

GÓMEZ CASTRO A.G., PEINADO LUCENA E., SANCHEZ RODRÍGUEZ M., MATA MORENO C., DOMENECH GARCÍA V., 1992. Evolución de la selección de plantas leñosas por caprinos de aptitud lechera en pastoreo. Arch. Zootec., 41: 607-618.

GÓMEZ CASTRO A.G., PEINADO LUCENA E., SANCHEZ RODRÍGUEZ M., MATA MORENO C., MARTÍNEZ TERUEL M., DOMENECH GARCÍA V., 1991. Análisis de la evolución del comportamiento selectivo de un rebaño de ganado caprino a lo largo de la jornada de pastoreo. Arch. Zootec., 40: 273-281.

GORDON I.J., 1989. Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. III. Determinants of vegetation community selection. J. Appl. Ecol., 26: 65-79.

GORDON I.J., ILLIUS A.W., 1994. The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. Oecologia, 98: 167-175.

GORDON I.J., ILLIUS A.W., 1996. The nutritional ecology of African ruminants: a reinterpretation. J. Anim. Ecol., 65: 18-28.

GRIME J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat., 111: 1169-1194.

GUPTA H.K., ATREJA P.P., 1998. Influence of gradual adaptation of cattle to Leucaena leucocephala leaf meal on biodegradation of mimosine and 3-hydroxy-4(1H)-pyridone (3,4 DHP) in rumen, their levels in blood, fate and influence of absorbed DHP on thyroid hormones and liver enzymes. Anim. Feed Sci. Technol., 74: 29-43.

HAMMOND A.C., 1995. Leucaena toxicosis and its control in ruminants. J. Anim. Sci., 73: 1487-1492.

HANLEY T.A., 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. J. Range Manage., 35: 146-151.

HANLEY T.A., 1997. A nutritional view of understanding and complexity in the problem of diet selection by deer (Cervidae). Oikos, 79: 209-218.

HANLEY T.A., HANLEY K.A., 1982. Food resource partitioning by sympatric ungulates on Great Basin rangeland. J. Range Manage., 35: 152-158.

HARBORNE J.B., 1991. The chemical basis of plant defense. pp. 45-59. En: Plant defenses against mammalian herbivory. R.T. Palo, C.T. Robbins (Eds.). CRC Press, Boca Raton, Florida.

HARRINGTON G., 1979. The effects of feral goats and sheep on the shrub population in a semi-arid woodland. Austr. Rangel. J., 1: 334-345.

HARRINGTON G.N., 1986a. Herbivore diet in a semi-arid Eucaliptus populnea woodland. 1. Merino sheep. Aust. J. Exp. Agric., 26: 413-421.

HARRINGTON G.N., 1986b. Herbivore diet in a semi-arid Eucaliptus populnea woodland. 2. Feral goats. Aust. J. Exp. Agric., 26: 423-429.

HERMS D.A., MATTSON W.J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. Q. Rev. Biol., 67: 283-335.

HERVÁS G., FRUTOS P., SERRANO E., CLIFTON G., GIRÁLDEZ F.J., MANTECÓN A.R., 1999. Efecto del tratamiento de la torta de soja con taninos condensados sobre su degradación ruminal y digestibilidad intestinal en ganado ovino. I.T.E.A., Vol. Extra n.° 20: 499-501.

HODGSON J., 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. Grass For. Sci., 24: 11-18.

HODGSON J., FORBES T.D.A., ARMSTRONG R.H, BEATTIE M.M., HUNTER E.A., 1991. Comparative studies of the ingestive behaviour and herbage intake of sheep and cattle grazing indigenous hill plant communities. J. Appl. Ecol., 28: 205-227.

HOFMANN R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia, 78: 443-457.

HOFMANN R.R., STEWART D.R.M., 1972. Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of east African ruminants. Mammalia, 36: 226-240.

HOLECHEK J.L., VAVRA M., PIEPER R.D., 1982. Botanical composition determination of range herbivore diets: a review. J. Range Manage., 35: 309-315.

HOLST P.J., ALLAN C.J., 1996. Targeting grazing of thistles using sheep and goats. Plant. Prot. Q., 11: 271-273.

HUGHES T.P., SYKES A.R., POPPI D.P., 1984. Diet selection of young ruminants in late spring. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 44: 109-112.

HUSTON J.E., 1978. Forage utilization and nutrient requirements of the goat. J. Dairy Sci., 61: 988-993.

HUSTON J.E., PINCHAK W.E., 1991. Range animal nutrition. pp. 27-63. En: Grazing management. An ecological perspective. R.K. Heitschmidt; J.W. Stuth (Eds.). Timber Press, Portland, Oregon.

HUSTON J.E., TAYLOR C.A., (Jr.), Straka, E., 1994. Effects of juniper on livestock production. pp. 45-51. En: Proc. 1994 Juniper Symp., Texas Agr. Res. Sta., Tech. Rep. 94-2. Sonora, Texas.

IBRAHIM K.M., 1981. Shrubs for fodder production. pp. 601-642. En: Advances in food-producing systems for arid and semiarid lands. J.T. Manassah, E.J. Briskey (Eds.). Academic Press, New York.

ILLIUS A.W., GORDON I.J., 1991. Prediction of intake and digestion in ruminants by a model of rumen kinetics integrating animal size and plant characteristics. J. Agric. Sci., Camb., 116: 145-157.

JONES R.J., 1979. Value of Leucaena leucocephala as a feed for ruminants in the tropics. World Anim. Rev., 31: 13-23.

JUNG H.G., BENETT G.L., SAHLU T., 1989. Magnitude of diet selection by sheep grazing smooth bromegrass. J. Anim. Sci., 67: 2106-2115.

KABABYA D., PEREVOLOTSKY A., BRUCKENTAL I., LANDAU S., 1997. Nutritional potential of woody vegetation for local goats in Israel. pp. 47-52. En: Opt. Mediterr. Serie A. Séminaires Méditerranéennes, n.° 34 "Recent Advances in Small Ruminant Nutrition". J.E. Lindberg, H. L. Gonda, I. Ledin. (Eds.). CIHEAM/FAO/Inst. Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Zaragoza.

KRAUSMAN P.R., KUENZI A.J., ETCHBERGER R.C., RAUTENSTRAUCH K.R., ORDWAY L.L., HERVERT J.J., 1997. Diets of desert mule deer. J. Range Manage., 50: 513-522.

KRONBERG S.L., MALECHEK J.C., 1997. Relationships between nutrition and foraging behaviour of free-ranging sheep and goats. J. Anim. Sci., 75: 1756-1763.

KUMAR S., VAITHIYANATHAN S., 1990. Occurrence, nutritional significance and effect on animal productivity of tannins in tree leaves. Anim. Feed Sci. Technol., 30: 21-38.

KYRIAZAKIS I., OLDHAM J.D., 1992. The ability of growing sheep to select a diet that meets their protein requirements. Anim. Prod., 54: 455.

LACHICA M., SOMLO R., BARROSO F.G., BOZA J., PRIETO C., 1999. Goats locomotion energy expenditure under range grazing conditions: Seasonal variation. J. Range Manage., 52: 431-435.

LAGORY M.K., LAGORY K.E., TAYLOR D.H., 1985. Winter browse availability and use by white-tailed deer in Southeastern Indiana. J. Wildl. Manage. 49: 120-124.

LAMBERT M.G., JUNG G.A., HARPSTER H.W., LEE J., 1989. Forage shrubs in North Island hill country. 4. Chemical composition and conclusions. N. Z. J. Agric. Res., 32: 499-506.

LLORENTE M., TORRANO L., VALDERRÁBANO J. URIARTE J., 1997. Dinámica de parasitación por nemátodos gastrointestinales en cabras y ovejas en pastoreo mixto de praderas en regadío. ITEA, Vol. Extra, n.° 18: 266-268.

LU C.D., 1988. Grazing behaviour and diet selection of goats. Small Rum. Res., 1: 205-216.

LUGINBUHL J.M., HARVEY T.E., GREEN J.T., POORE M.H., MEULLER J.P., 1999. Use of goats as biological agents for the renovation of pastures in the Applachian region of the United States. Agrofor. Sys., 44: 241-252.

MACCARTER L.E., 1980. Gorse: a subject for biological control in New Zealand. N. Z. J. Exp. Agric., 8: 321-330.

MAGADLELA A.M., DABAAN M.E., BRYAN W.B., PRIGGE E.C., SKOUSEN J.G., D'SOUZA G.E., ARBOGAST B.L., FLORES G., 1995. Brush clearing on hill land pasture with sheep and goats. J. Agron. Crop Sci., 174: 1-8.

MALECHEK J.C., LEINWEBER C.L., 1972. Forage selectivity by goats on lightly and heavily grazed ranges. J. Range Manage., 25: 105-111.

MANTECÓN A.R., LAVÍN P., FRUTOS P., MANSO T. GIRÁLDEZ F.J., CHASO M.A., 1993. Evolución en la composición corporal y sistemas de producción ovina. pp. 159-171. En: Nutrición de rumiantes en zonas áridas y de montaña y su relación con la conservación del medio natural. J.F. Aguilera (Ed.). Junta de Andalucía, Consejería de Agricultura y Pesca, Sevilla.

MCARTHUR C., HAGERMAN A.E., ROBBINS C.T., 1991. Physiological strategies of mammalian herbivores against plant defenses. pp. 103-114. En: Plant defenses against mammalian herbivory. R.T. Palo, C.T. Robbins (Eds.). CRC Press, Boca Raton, Florida.

MELLADO M., FOOTE R.H., RODRÍGUEZ A., ZARATE P., 1991. Botanical composition and nutrient content of diets selected by goats grazing on desert grassland in northern Mexico. Small Rum. Res., 6: 141-150.

MERCHANT M., 1993. The potential for control of the soft rush (Juncus effusus) in grass pasture by grazing goats. Gras For. Sci., 48: 395-409.

MERRIL L.B., TAYLOR C.A., 1981. Diet selection, grazing habits, and the place of goats in range management. pp. 233-252. En: Goat Production. C. Gall (Ed.). Academic Press, London (UK).

MEURET M., VIAUX C., DHADOEUF J., 1994. Land heterogeneity stimulates intake rate during grazing trips. Ann. Zootech., 43: 296.

MILNE J.A., 1991. Diet selection by grazing animals. Proc. Nutr. Soc., 50: 77-85.

MILNE J.A., 1994. Comparative abilities of different herbivorous species to graze in upland areas: consequences for productivity and vegetation. Ann. Zootech., 43: 3-9.

MOLYNEUX R.J., RALPHS M.H., 1992. Plant toxins and palatability to herbivores. J. Range. Manage., 45: 13-18.

MONTLOR C.B., BERNAYS E.A., BARBEHENN R.V., 1990. Importance of quinolizidine alkaloids in the relationship between larvae of Uresiphita reversalis (Lepidoptera: Pyralidae) and a host plant, Genista monspessulana. J. Chem. Ecol., 16: 1853-1865.

MOSS R., 1991. Diet selection - an ecological perspective. Proc. Nutr. Soc., 50: 71-75.

NASTIS A., 1996. Feeding behaviour of goats and utilisation of pasture and rangelands. Proc. VI Int. Conf. on Goats., 487-494. Beijing (China).

NASTIS A.S., 1987. Diet composition of goats grazing in mixed shrubs-grass rangeland. Ann. Zootech., 36: 334.

NEWMAN J.A., PARSONS A.J., HARVEY A., 1992. Not all sheep prefer clover: diet selection revisited. J. Agric. Sci., Camb., 119: 275-283.

NHERERA F.V., NDLOVU L.R., DZOWELA B.H., 1998. Utilisation of Leucaena diversifolia, Leucaena esculenta, Leucaena pallida and Calliandra calothyrus as nitrogen supplements for growing goats fed maize stover. Anim. Feed. Sci. Technol., 74: 15-28.

NIELSEN D.B., 1988. Economic impact of poisonous plants on the rangeland livestock industry. J. Anim. Sci., 66: 2.330-2.333.

NOLAN T., NASTIS A., 1997. Some aspects of the use of vegetation by grazing sheep and goats. pp. 11-25. En: Opt. Mediterr. Serie A. Séminaires Méditerranéennes, n.° 34 "Recent Advances in Small Ruminant Nutrition". J.E. Lindberg, H. L. Gonda, I. Ledin. (Eds.). CIHEAM/FAO/Inst. Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Zaragoza.

NORTON B.W., KENNEDY P.J., HALES J.W., 1990. Grazing management studies with Australian cashmere goats. 3. Effect of season on the selection of diet by cattle, sheep and goats from two tropical grass-legume pastures. Austr. J. Exp. Agric., 30: 783-788.

OLIVÁN M., OSORO K., CELAYA R., 1997. Selección de dieta de ovino y caprino en comunidades de brezal-tojal parcialmente mejoradas. ITEA, Vol. Extra n.° 18: 278-280.

OREGUI L.M., MARIJUAN S., 1998. Utilización por el ovino de los pastos de montaña del Macizo de Gorbea. Actas de la XXXVIII Reunión Científica de la S.E.E.P., 377-380, Soria.

ORTEGA-REYES L., PROVENZA F.D., 1993. Amount of experience and age affect the development of foraging skills of goats browsing blackbrush (Coleogyne ramosissima). Appl. Anim. Behav. Sci., 36: 169-183.

OSORO K., MARTÍNEZ A., 1995. Grazing behaviour and performance of goats and sheep on natural and improved vegetation. Eur. Fin. Netw. Occas. Pub., n.° 3: 109-125.

OWENS M.K., 1991. Utilization patterns by Angora goats within the plant cannopies of two Acacia shrubs. J. Range Manage., 44: 456-461.

PAPACHRISTOU T.G., NASTIS A.S., 1993. Diets of goats grazing oak shrublands of varying cover in northern Greece. J. Range Manage., 46: 220-226.

PEREVOLOTSKY A., LANDAU S., KABABIA D., UNGAR E.D., 1998. Diet selection in dairy goats grazing woody Mediterranean rangeland. Appl. Anim. Behav. Sci., 57: 117-131.

PHILLIPS C.J.C., MARGERISON J.K., AZAZI S., CHAMBERLAIN A.G., OMED H., 1991. The effect of adding surface water to herbage on its digestion by ruminants. Grass For. Sci., 46: 333-338.

PRITZ R.K., LAUNCHBAUGH K.L., TAYLOR C.A., 1997. Effects of breed and dietary experience on juniper consumption by goats. J. Range Manage., 50: 600-606.

PROVENZA F.D., 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. J. Anim. Sci., 74: 2.010-2.020.

PROVENZA F.D., BALPH D.F., 1987. Diet learning by domestic ruminants: theory, evidence and practical implications. Appl. Anim. Behav. Sci., 18: 211-232.

PROVENZA F.D., BALPH D.F., 1988. Development of dietary choice in livestock on rangelands and its implications for management. J. Anim. Sci., 66: 2.356-2.368.

PROVENZA F.D., BOWNS J.E., URNESS P.J., MALECHEK J.C., BUTCHER J.E., 1983. Biological manipulation of blackbrush by goat browsing. J. Range. Manage., 36: 513-518.

PROVENZA F.D., MALECHEK J.C., 1986. A comparison of food selection and foraging behaviour in juvenile and adult goats. Appl. Anim. Behav. Sci., 16: 49-61.

PYKE G.H., PULLIAM H.R., CHARNOV E.L., 1977. Optimal foraging: a selective review of theories and tests. Quart. Rev. Biol., 52: 137-153.

QARRO M., 1986. La chèvre et les écosystèmes forestiers: orientations pour la recherche et le développement concernant le pastoralisme en forêt au Maroc. Fourrages, 106: 3-9.

RAFIQUE S., WALLACE J.D., HOLECHEK J.L., GALYEAN M.L., ARTHUN D.P., 1992. Influence of forbs and shrubs on nutrient digestion and balance in sheep fed grass hay. Small Rum. Res., 7: 113-122.

RALPHS M.H., OLSEN J.D., PFISTER J.A., MANNERS G.D., 1988. Plant-animal interactions in larkspur poisoning in cattle. J. Anim. Sci., 66: 2.334-2.342.

REED J.D., 1995. Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. J. Anim. Sci., 73: 1.516-1.528.

RICARDI C., SHIMADA A., 1992. A note on diet selection by goats on a semi-arid temperate rangeland throughout the year. Appl. Anim. Behav. Sci., 33: 239-247.

RIDDLE F.C., TAYLOR C.A. (JR.), KOTHMANN M.M., HUSTON J.E., 1996. Volatile oil content of ashe and redberry juniper and its relationship to preference by Angora and Spanish goats. J. Range Manage., 49: 35-41.

RITTENHOUSE L.R., 1991. Spatial decisions by large ungulates. pp. 658-659. En: Proc. IVth Int. Rangel.

Congr. A. Gaston, M. Kernick, H-N., Le Houerou (Eds.). CIRAD, Montpellier (France).

ROBBINS C.T., HAGERMAN A.E., AUSTIN P.J., MCARTHUR C., HANLEY T.A., 1991. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. J. Mammal., 72: 480-486.

ROGERS P.J., BLUNDELL J.E., 1991. Mechanisms of diet selection: the translocation of needs into behaviour. Proc. Nutr. Soc., 50: 65-70.

ROGUET C., DUMONT B., PRACHE S., 1998. Selection and use of feeding sites and feeding stations by herbivores: A review. Ann. Zootech., 47: 225-244.

SHARMA K., SAINI A.L., SINGH N., OGRA J.L., 1998. Seasonal variations in grazing behaviour and forage nutrient utilization by goats on a semi-arid reconstituted silvipasture. Small Rum. Res., 27: 47-54.

SHINDE A.K., KARIM S.A., SANKHYAN S.K., BHATTA R., 1998. Seasonal changes in biomass growth and quality and its utilization by sheep on semiarid Cenchrus ciliaris pasture of India. Small Rum. Res., 30: 29-35.

SILANIKOVE N., 1997. Why goats raised on harsh environment perform better than other domesticated animals. pp. 185-194. En: Opt. Mediterr. Serie A. Séminaires Méditerranéennes, n.º 34 "Recent Advances in Small Ruminant Nutrition". J.E. Lindberg, H.L. Gonda, I. Ledin. (Eds.), CIHEAM/FAO/Inst. Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Zaragoza.

SILANIKOVE N., 2000. The physiological basis of adaptation in goats to harsh environments. Small Rum. Res., 35: 181-193.

SINEIRO F., DÍAZ N., 1986. Estudio de algunos factores que determinan la utilización de la vegetación espontánea y del pasto. Pastos, 16: 107-131.

SMITH G.S., 1992. Toxification and detoxification of plant compounds by ruminants: an overview. J. Range. Manage., 45: 25-30.

SOLANKI G.S., 1994. Feeding habits and grazing behaviour of goats in a semi-arid region of India. Small Rum. Res., 14: 39-43.

STUTH J.W., 1991. Foraging behaviour. pp. 65-83. En: Grazing management. An ecological perspective. R.K. Heitschmidt; J.W. Stuth (Eds.). Timber Press, Portland, Oregon.

THORHALLSDOTTIR A.G., PROVENZA F.D., BALPH D.F., 1987. Food aversion learning in lambs with or without a mother: discrimination, novelty and persistence. Appl. Anim. Behav. Sci., 18: 327-340.

TORRANO L., HOLST P.J. , STANLEY D.F., 1999. The effect of herbicide and goats on survival and seed production of Illyrian thistle (Onopordum illyricum L.). Plant Prot. Q., 14: 13-15.

TORRANO L., VALDERRÁBANO J., 2000. Capacidad de utilización de la vegetación del sotobosque por el ganado caprino. ITEA, 96A: 155-161.

TSIOUVARAS C.N., HAVLIK N.A., BARTOLOME J.W., 1989. Effects of goats on understory vegetation and fire hazard reduction in a coastal forest in California. For. Sci., 35: 1.125-1.131.

VALDERRÁBANO J., RAMÓN J.P., BARBERÁN M., 1988. Morphological alterations in the reproductive organs of ewe lambs reared on lucerne. Anim. Prod., 47: 271-274.

VALDERRÁBANO J., URIARTE J., MUÑOZ F., 1986. Voluntary intake, health and performance of lactating ewes fed on turnips with or without straw supplement. Anim. Prod., 42: 241-246.

VAN SOEST P.J., 1987. Plant defensive chemicals, pp. 196-212. En: Nutritional Ecology of the ruminant. P.J. Van Soest (Ed.). Ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.

WAGHORN G.C., ULYATT M.J., JOHN A., FISHER M.T., 1987. The effect of condensed tannins on the site of digestion of amino acids and other nutrients in sheep fed on Lotus corniculatus L. Br. J. Nutr., 57:115-126.

WARREN L.E., UECKERT D.N., SHELTON J.M., 1984. Comparative diets of Rambouillet, Barbado and Karakul sheep and Spanish and Angora goats. J. Range Manage., 37: 172-180.

WESTOBY M., 1978. What are the biological bases of varied diets? Am. Nat., 112: 627-631.

WILSON A.D., LEIGH J.H., HINDLEY N.L., MULHAM W.E., 1975. Comparison of the diets of goats and sheep on a Casuarina cristata-Heterodendrum oleifolium woodland community in western New South Wales. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb., 15: 45-53.

YUJIE L., YONGIUM L., HIAIZHI J., YAQIN S., 1996. Study on vegetation grazed by liaoning Cashmere goat. Proc. VI Int. Conf. on Goats, 587-589. Beijing (China).

(Aceptado para publicación el 1 de agosto de 2003).