

2

TRABAJOS CIENTÍFICOS

## VARIACIÓN DEL CONTENIDO DE TANINOS EN PLANTAS DEL MONTE GALLEGO

M.P. GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ<sup>1</sup>, E.E. STARKEY<sup>2</sup> Y J. KARCHESY<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Producción Vegetal. Universidad de Santiago de Compostela. Escuela Politécnica Superior, Campus Universitario. 27002-Lugo (España).

<sup>2</sup>USGS-Forest and Rangeland Ecosystem Science Center. 3200 SW Jefferson Way. Corvallis, OR 97331 (EEUU).

<sup>3</sup>Oregon State University. Department of Forest Products. 3200 SW Jefferson Way. Corvallis, OR 97331 (EEUU).

### RESUMEN

Los taninos son compuestos fenólicos de importancia en las relaciones herbívoro-planta, ya que pueden reducir la digestibilidad de la vegetación y actuar como sustancias repelentes debido a su característico sabor astringente y a veces toxicidad. En muchas ocasiones, pueden formar complejos insolubles con las proteínas que son excretados a través de las heces, de este modo disminuyendo la cantidad de proteína digestible en el alimento.

Se estudió la variación estacional del contenido de taninos en plantas del monte gallego que forman parte de la dieta de cérvidos (ciervo, corzo) y del ganado doméstico. Los taninos estuvieron ausentes en grupos de plantas consideradas altamente palatables. Es el caso de las pertenecientes al grupo de las leguminosas, gramíneas, hiedra (*Hederá helix*), acebo (*Ilex aquifolium*) y sanguino (*Frángula alnus*). Las ericáceas, ya citadas por otros autores como de baja preferencia en las dietas, así como la zarza (*Rubus sp.*), presentaron taninos. La capacidad de los taninos para formar complejos insolubles con las proteínas fue mayor en los períodos de mayor actividad vegetativa. Se discute la importancia que la variación en el contenido de taninos en las plantas puede tener en el manejo de los ecosistemas forestales con presencia de ramoneadores y herbívoros.

**Palabras clave:** Compuestos antinutritivos, palatabilidad, calidad nutritiva, silvopastoralismo

### INTRODUCCIÓN

El manejo adecuado de la vegetación espontánea como habitat de la fauna y ganado requiere el entendimiento de factores que afectan a la calidad del forraje. Los mamíferos herbívoros se ven obligados a superar diversos retos en la utilización de las plantas en su

dieta. Estos desafíos incluyen la variabilidad en el valor nutritivo entre diferentes especies de plantas, estados de desarrollo y porción de la planta consumible, así como las defensas mecánicas y químicas que presenta el material vegetal. Estas últimas son particularmente importantes en las plantas arbustivas, ya que producen una gran variedad de metabolitos secundarios (Kramer y Kozłowski, 1979), muchos de los cuales son defensas químicas frente al ramoneo de mamíferos, aunque algunos son considerados una respuesta evolutiva al ramoneo (Bryant *et al.*, 1991). No todos los metabolitos secundarios son igualmente efectivos frente al ramoneo, y ninguno ofrece una completa protección (Reichardt *et al.*, 1987), ya que los mamíferos han desarrollado barreras anatómicas, fisiológicas y de comportamiento frente a las defensas que presentan las plantas (Distel y Provenza, 1990; Lindroth, 1988). Como resultado, algunas son más consumidas que otras, basándose la selección de alimento de los herbívoros en complejas relaciones entre éstos y la composición química de las plantas.

Los estudios de selección de las dietas demuestran que la mayoría de los herbívoros evitan consumir fenoles por encima de los niveles habituales en sus dietas, ocurriendo esto de manera particular cuando son compuestos fenólicos del grupo de los taninos (Mole y Waterman, 1987). Aunque la digestibilidad y los niveles de proteína bruta en el forraje están vinculadas a la calidad de la dieta, y la fibra está asociada con un descenso del valor nutritivo, parece que la proporción entre el contenido de nitrógeno y fenoles en la planta sería un mejor indicador de la selección del alimento. Los efectos antinutritivos que puede causar la presencia de compuestos fenólicos en las plantas afecta a la composición de la dieta de los herbívoros, ya que pueden reducir la digestibilidad, actuando también a veces como elementos tóxicos (McArthur *et al.*, 1993). Dentro de los polifenoles, los taninos son metabolitos secundarios ampliamente reconocidos como posibles reductores de la digestibilidad en herbívoros que se alimentan de plantas leñosas, disminuyendo su palatabilidad y la digestibilidad de las proteínas al formar complejos insolubles con éstas que son finalmente excretados a través de las heces (Happe *et al.*, 1990; Hagerman *et al.*, 1992).

El carácter estacional de las dietas en la mayoría de los vertebrados herbívoros (Cederlund *et al.*, 1980; Kuropat y Bryant, 1983), así como la estacionalidad de los parámetros indicadores de la calidad nutritiva (González-Hernández y Silva-Pando, 1999), de la producción (González-Hernández *et al.*, 1998) y de la fenología de la vegetación hacen necesarios planes estacionales del pastoreo coordinados con los ciclos de demanda de alimento, oferta y calidad de la vegetación. Estudios previos han demostrado variaciones en el contenido de compuestos fenólicos que se relacionan directamente con la selección del alimento en la dieta de cérvidos (Radwan *et al.*, 1978; Happe *et al.*, 1990), concluyendo que un descenso en el nivel de fenoles totales puede

resultar en un incremento de la palatabilidad y digestibilidad del material vegetal. Asimismo, variaciones estacionales en el contenido de compuestos fenólicos se han visto coincidentes con la estacionalidad del material vegetal en las dietas (Leslie *et ai*, 1984).

Una manera de evaluar la importancia biológica del contenido de taninos en las dietas es a través de la estimación de su astringencia, o capacidad de los taninos para formar complejos insolubles con las proteínas. En nuestro estudio se determinó la concentración de taninos en diferentes plantas del monte gallego que son más o menos palatables para el ganado doméstico y cérvidos, con el fin de determinar si su potencial para reducir la digestibilidad de la proteína se corresponde con la mayor o menor preferencia del herbívoro por aquellas. También se ha estudiado su variación estacional, dado el carácter estacional de las dietas de los herbívoros.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El muestreo se efectuó en un brezal (*Genistello tridentatae-Ericetum aragonensis* Rothm. 1954 *em.* Rivas-Martínez 1979) y en un robledal (*Myrtillo-Quercetum roboris* P. Silva, Rozeira y Fontes 1950), situados en A Serra do Invemadeiro (Ourense) y A Lama (Pontevedra) respectivamente. El Parque Natural de Invemadeiro está localizado a una altitud de 1100 m. El clima está reflejado por la confluencia de dos tendencias, mediterránea y atlántica, con veranos calurosos y secos pero también una alta precipitación anual, por encima de los 2200 mm. La temperatura media anual es de 8 °C. El sustrato edáfico está constituido por pizarras.

El robledal de A Lama está localizado a 700 m de altitud sobre un sustrato granítico. La zona presenta una precipitación y temperatura media anuales de 2800 mm y 10,6 °C, respectivamente.

### **Metodología**

Se seleccionaron árboles, arbustos y plantas herbáceas conocidas como componentes de las dietas del ganado doméstico y corzo en Galicia. Para el análisis se recogieron las partes preferentes para el animal, correspondiendo a porciones apicales en las plantas arbustivas y a hojas en los árboles. Se seleccionaron partes apicales de menos de 1 cm de diámetro y no más 15 cm de longitud en el caso de los arbustos. Las hojas de los árboles elegidas fueron aquellas potencialmente accesibles considerando los

hábitos alimenticios del herbívoro (i.e. altura del árbol). El material vegetal en cada especie se recogió de diferentes pies al azar, combinándose el total en una sola muestra para el análisis. Las muestras se transportaron inmediatamente al laboratorio donde se procedió a su liofilización, y posterior molido (1 mm malla). Los taninos se extrajeron con acetona al 70%. Se utilizó un gramo de muestra en 10 ml de solvente centrifugándose durante 15 min. Se guardó el sobrenadante, extrayéndose la muestra de nuevo durante 15 min con solvente fresco, repitiéndose el proceso cuatro veces. Se procedió a la evaporación de la acetona en el sobrenadante, mezclándose la solución acuosa resultante con un volumen igual de éter etílico. Se guardó la fase acuosa en tubos de polipropileno, almacenándose a -10°C hasta su análisis. La capacidad de los taninos para precipitar las proteínas, se estimó mediante la técnica de difusión radial de Hagerman (1987), basada en la precipitación de la proteína seroalbúmina bovina en placas de agar.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La cantidad de proteína aprovechable en la planta puede estar afectada por el contenido en taninos que reducen su digestibilidad. Las leguminosas y gramíneas de nuestro estudio no presentaron taninos en ninguna de las estaciones del año muestreadas (Tabla 1 y 2). Sus niveles de proteína bruta se ha visto con anterioridad que están

TABLA 1

Contenido de taninos en algunas especies presentes en robledal (A Lama, Pontevedra). Los resultados están expresados en mg de ácido tánico/g de peso seco.

Table 1. Tannin content of plants in an oakwood (A Lama, Pontevedra). Values are expressed in tannic acid mg/g dry weight

ESPECIE	FAMILIA	Primavera	Verano	Invierno
<i>Ilex aquifolium</i>	<i>Aquifoliaceae</i>	0	0	0
<i>Hederá helix</i>	<i>Araliaceae</i>	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Ericaceae</i>	14,68	-	30,56
<i>Erica arbórea</i>	<i>Ericaceae</i>	35,96	8,40	22,36
<i>Quercus robur</i>	<i>Fagaceae</i>	43,87	--	--
<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Hypolepidaceae</i>	--	4,16	--
<i>Cytisus striatus</i>	<i>Leguminosae</i>	0	0	0
<i>Genista florida</i>	<i>Leguminosae</i>	0	0	0
<i>Ulex gallii</i>	<i>Leguminosae</i>	0	0	0
<i>Ulex europaeus</i>	<i>Leguminosae</i>	0	0	0
<i>Frángula alnus</i>	<i>Rhamnaceae</i>	0	0	0
<i>Rubus</i> sp.	<i>Rosaceae</i>	181,6	79,54	89,47

TABLA 2

Contenido de taninos en algunas especies presentes en A Serra do Invernadeiro (Ourense). Los resultados están expresados en mg de ácido tánico/g de peso seco.

Table 2. Tannin content of plants in A Serra do Invernadeiro (Ourense). Values are expressed in tannic acid mg/g dry weight

ESPECIE	FAMILIA	Pri mavera	Invierno
<i>Halimium alyssoides</i>	<i>Cistaceae</i>	32,70	34,87
<i>Erica australis</i>	<i>Ericaceae</i>	29,51	43,87
<i>Salix atrocinerea</i>	<i>Salicaceae</i>	40,43	~
<i>Betula alba</i>	<i>Betulaceae</i>	12,85	—
<i>Agrostis curtisi</i>	<i>Gramineae</i>	0	0
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	<i>Gramineae</i>	0	0
<i>Cytisus multiflorus</i>	<i>Leguminosae</i>	0	0
<i>Pterospartium tridentatum</i>	<i>Leguminosae</i>	0	0

próximos al 10% (González-Hernández y Silva-Pando, 1999), mínimo requerido por los rumiantes para cubrir sus necesidades nitrogenadas (ARC, 1968). La ausencia de taninos encontrada en las leguminosas, además de su considerable contenido en nitrógeno a lo largo del año por ser fijadoras del nitrógeno atmosférico, hace prever a este grupo como recurso importante de proteína para los ramoneadores en estos ecosistemas forestales. Se sabe que tanto las xestas (*Cytisus* sp.) como los toxos (*Ulex* sp.) son consumidos por el caballo, cabra, oveja, ciervo y corzo, siendo algunas gramíneas de vital importancia en la dieta de ganado vacuno y ovino (Rigueiro *et al*, 1998; González-Hernández y Silva-Pando, 1996; Costa, 1992). Aunque cabe destacar que, para ambos grupos de plantas se han encontrado valores de digestibilidad "in vitro" en torno al 32-42%, valores bajos para los rumiantes; por otro lado algo común en el conjunto de la vegetación espontánea del monte (González-Hernández y Silva-Pando, 1999).

Tampoco presentaron taninos especies como el sanguino (*Frángula alnus*) y la hiedra (*Hederá helix*) (Tabla 1), habiendo sido señaladas con anterioridad sus buenas características nutritivas, con valores de digestibilidad y proteína bruta que se sitúan dentro de los mínimos energéticos y nitrogenados requeridos por estos animales (González-Hernández y Silva-Pando, 1999). Aunque la zarza (*Rubus* sp.) presentó características astringentes, se sabe que, junto a la hiedra, es incluso preferente para los cérvidos durante el otoño e invierno, cuando el pasto es más limitante (Jackson, 1980; Maizeret y Tran Manh Sung, 1984); también los brotes jóvenes de la zarza son comidos por ramoneadores como el caballo y la cabra (Rigueiro *et al*, 1998). Se han encontrado picos máximos de contenido en proteína bruta durante el otoño e invierno en el caso de la hiedra (González-Hernández y Silva-Pando, 1999) y ausencia de taninos en las tres

estaciones estudiadas (Tabla 1). En el caso de la zarza, el contenido en taninos aumentó a medida que avanzó la primavera, descendiendo gradualmente hacia el invierno (Tabla 1). Se ha apuntado con anterioridad que sus niveles estacionales de proteína se mantienen dentro de los mínimos requeridos en nutrición animal (González-Hernández y Silva-Pando, 1999). De esta forma, la zarza podría representar una importante reserva de proteína en épocas desfavorables en las que la calidad del forraje es menor debido a la fenología de las plantas. A pesar de su contenido en taninos, la zarza es considerada una planta muy palatable para el corzo (Jackson, 1980; Hosey, 1981)

Otras especies que han presentado taninos, se ha demostrado que son poco preferentes en la dieta de mamíferos herbívoros. Es el caso de algunas ericáceas (*Erica arborea*, *E. australis*), ya catalogadas como poco apetecibles (Montoya y Menson, 1993), y con unas características nutritivas no muy óptimas debido a su alto contenido en fibra, baja digestibilidad y escaso contenido proteico (González-Hernández y Silva-Pando, 1999). A pesar de ello, el brezo (*Erica arborea*) es ramoneado por el ciervo y la vaca; y en general, en épocas durante las cuales los recursos alimenticios son más limitantes, la oveja, cabra y caballo también ramonean otros brezos (Rigueiro *et al.* 1998). El contenido en taninos para los brezos pareció estar relacionado directamente con el comienzo de su período vegetativo, siendo mayor hacia el final del invierno (*Erica australis*) y en la primavera (*Erica arborea*) (Tabla 1, 2), época previa a la floración. Se sabe que la variación de metabolitos secundarios a escala espacial y temporal puede constituir parte de la defensa de la planta frente al herbivorismo (Waterman y Mole, 1994). En algunos casos se ha visto que el ramoneo de mamíferos tiene un gran impacto sobre las plantas en el invierno (Danell, 1983), justificando algunos autores las mayores proporciones de algunos de estos compuestos durante esta época del año, aludiendo a que en verano la diversidad de plantas potencialmente disponibles para el herbívoro es mayor, rebajándose la necesidad de una defensa química para éstas (Palo, 1984).

El arándano (*Vaccinium myrtillus*) y la carrasca (*Halimium alyssoides*) se sabe que forman parte de la dieta del corzo en los Aneares leoneses y lucenses (Costa, 1992), y de la del ciervo en otros puntos de la Península Ibérica (Fandos *et al.*, 1987, Palacios *et al.* 1980); se trata de plantas poco apetecibles con bajos valores de digestibilidad y proteína bruta (González-Hernández y Silva-Pando, 1999), habiéndose confirmado poco preferentes en general para otros rumiantes menos ramoneadores. El contenido de taninos en ambas especies fue mayor en invierno que en primavera (Tablas 1 y 2).

El ramoneo de las especies arbóreas va a tener importancia en el éxito de su la regeneración natural y en las repoblaciones. Las hojas de abedul (*Betula alba*), sauce (*Salix atrocinerea*) y roble (*Quercus robur*) presentaron taninos (Tabla 1 y 2). Se sabe que fenoles del grupo de los glucósidos inhiben la digestibilidad de *Betula péndula*

(Sunnerheim *et al.*, 1988). También se le han atribuido propiedades antiherbivorismo a glucósidos fenólicos en los sauces (*Salix* spp.) (Tahvanainen *et al.*, 1985). Ambos géneros de plantas se han visto consumidos por mamíferos herbívoros, siendo preferente el sauce frente al abedul, pudiendo ello estar asociado a diferencias en las tácticas de defensa de estas plantas frente al herbivorismo, o a una mayor capacidad de los herbívoros a detoxificar y excretar los metabolitos del sauce (Palo, 1984).

Las plantas y los herbívoros han coevolucionado, unas sintetizando compuestos químicos de defensa y los otros desarrollando mecanismos para vencerlos. Al contrario que otras herbáceas y arbustivas, las gramíneas y leguminosas que han coevolucionado con el pastoreo no están bien protegidas químicamente frente al herbivorismo y sobreviven a defoliaciones frecuentes. En este proceso coevolutivo, también se han producido adaptaciones de los herbívoros a hábitats en los que la vegetación presenta taninos, tanto a nivel de comportamiento como fisiológicas. Los herbívoros ramoneadores podrán resistir mejor los efectos adversos de taninos, ya que son compuestos a menudo presentes en las especies arbóreas y arbustivas que forman parte de su dieta, además de encontrar este tipo de vegetación más palatable que los estrictamente herbívoros. Se sabe que algunos cérvidos tienen proteínas en la saliva que se unen a los taninos formando complejos estables a amplios rangos de pH, contrarrestando así sus efectos astringentes en el tracto digestivo (Austin *et al.*, 1989). Estas proteínas salivares están ausentes en la oveja y en la vaca.

La variación en los niveles de defensas químicas en las plantas, así como el grado de tolerancia de éstas por los diferentes herbívoros, pueden tener consecuencias para los ecosistemas pascícolas, pudiendo cambiar un ramoneo selectivo la composición de las comunidades vegetales, además de repercutir en el ciclo de nutrientes de los ecosistemas y en la diferente adecuación de las comunidades vegetales como recurso alimenticio para los diferentes herbívoros.

## CONCLUSIONES

Los taninos son sólo una parte de la ecuación en la selección de la dieta, ya que los metabolitos primarios, fibra y agua, entre otros, también contribuyen como índices de calidad nutritiva de las plantas. Sin embargo, la ausencia de taninos puede, en algunos casos, suponer una ventaja a nivel nutricional frente a otras especies con niveles de taninos que pueden reducir la digestibilidad de la proteína. Las gramíneas y leguminosas estudiadas, consideradas como muy palatables para herbívoros, ramoneadores o no, mostraron ausencia de taninos. Los brezos y las plantas arbustivas con presencia de

taninos son más frecuentes en las dietas de los más ramoneadores. La diferente tolerancia de los herbívoros a los niveles de taninos, revela la importancia del conocimiento de la composición de las dietas, así como la de un manejo dirigido hacia comunidades mosaico en las que se intercalen diferentes tipos de vegetación que puedan cubrir los requerimientos nutritivos de los herbívoros en las diferentes épocas del año. La mayor capacidad de los taninos para formar complejos insolubles con las proteínas encontrada en los períodos de más actividad vegetativa, vuelve a poner de manifiesto la importancia, ya numerosas veces apuntada, de los planes de manejo estacionales.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la ayuda prestada por M<sup>a</sup> José Rozados y Margarita Alonso Santos del Centro de Investigaciones Forestales de Lourizán (Consellería de Medio ambiente, Xunta de Galicia) en la labor de recogida y conservación de muestras. La investigación se llevó a cabo durante la colaboración del primer autor en el Forest and Rangeland Ecosystem Science Center of the U.S. Geological Survey, y en el Department of Forest Products de la Oregon State University, USA. Estancia financiada por la Secretaría Xeral de Investigación e Desenvolvemento (Consellería Presidencia, Xunta de Galicia).

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL, 1968. *Necesidades nutritivas de los animales domésticos. Num. 2. Rumiantes*. Ed. Academia. León (España).
- AUSTIN, P.J.; SUCHAR, L.A.; ROBBINS, C.T.; HAGERMAN, A.E., 1989. Tannin-binding proteins in saliva of sheep and cattle. *J. Chem. Ecol.*, 15, 1335-47.
- BRYANT, J.P.; PROVENZA, F.D.; PASTOR, J.; REICHARDT, P.B.; CLAUSEN, T.P.; T. du TOIT, J, 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22,431-446.
- CEDERLUND, G.; LJUNGQVIST, H.; MARKGREN, G.; STALFELT, F, 1980. Foods of moose and roe-deer at Grimso in central sweden. Results of rumen content analyses. *Swedish Wildlife Research*, 11 (4), 171-247.
- COSTA PÉREZ, L., 1992. Ecología del corzo en las montañas cantábricas. Modelo de gestión. Tesis doctoral. Universidad de León (España).
- DANELL, K., 1983. Shoot growth of *Betula péndula* and *B. pubescens* in relation to moose browsing. *Alces*, 18, 197-209.
- DISTEL, R.A.; PROVENZA, F.D., 1990. Experience early in life affects voluntary intake of blackbrush by goats. *J. Chem. Ecol.*, 17, 431-450.
- FANDOS, R; MARTÍNEZ, T; PALACIOS, F., 1987. Estudio sobre la alimentación del corzo (*Capreolus capreolus* L. 1758) en España. *Ecología*, 1, 161-186.

- GONZÁLEZ HERNÁNDEZ, M.P.; SILVA-PANDO, F.J., 1999. Nutritional attributes of understory plants known as components of deer diets. *J. Range Manage*, **52** (2), 132-138.
- GONZÁLEZ HERNÁNDEZ, M.P.; SILVA-PANDO, F.J.; CASAL JIMÉNEZ, M., 1998. Production patterns of understory layers in several Galician (NW Spain) woodlands. Seasonality, net productivity and renewal rates. *Forest Ecology and Management*, **109**, 251-259.
- GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, M.P.; SILVA-PANDO, F.J., 1996. Grazing effects of ungulates in a Galician oak forest (northwest Spain). *Forest Ecology and Management*, **88**, 65-70.
- HAGERMAN, A.E., 1987. Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *J. Chem. Ecol*, **13**, 437-449.
- HAGERMAN, A.E.; ROBBINS, C.T.; WEERASURIYA, Y.; WILSON, T.C.; MCARTHUR, C., 1992. Tannin chemistry in relation to digestión. *J. Range. Manage.*, **45** (1), 57-62.
- HAPPE, P.J.; JENKINS, K.J.; STARKEY, E.E.; SHARROW, S.H., 1990. Nutritional quality and tannin astringency of browse in clear-cuts and old-growth forests. *J. Wildl. Manage.*, **54** (4), 557-566.
- HORNER, J.D., 1988. Astringency in douglas fir foliage in relation to phenology and xylem pressure potential. *Journal of Chemical Ecology*, **14**, 1227-1237.
- HOSEY, G., 1981. Annual foods of the Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in the south of England. *J. Zool*, **194** (2), 276-278.
- JACKSON, J., 1980. The annual diet of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in the new forest, Hampsire, as determined by rumen content analysis. *J. Zool*, **192** (1), 71-81.
- KUROPAT, P.; BRYANT, J.P., 1983. Digestibility of caribou forage in arctic alaska in relation to nutrient, fiber and phenolic constituents. *Acta Zoológica Fénica*, **175**, 51-52.
- KRAMER, P.J.; KOZŁOWSKI, T.T., 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic, 811 pp. Nueva York (EEUU)
- LESLIE, D.M.; STARKEY, E.E.; VAVRA, M., 1984. Elk and deer diets in old-growth forests of western Washington. *J. Wildl. Manage.*, **48**, 762-775.
- LINDROTH, R.L., 1988. Adaptations of mammalian herbivores to plant chemical defenses. En: *Chemical Mediation of Coevolution*, 415-445. Ed. K.C. SPENCER. Academic, 609 pp. Nueva York (EEUU).
- MAILLARD, D.; PICARD, J.F., 1987. Le régime alimentaire automnal et hivernal du chevreuil (*Capreolus capreolus*), dans une héraie caldcôle, déterminé par l'analyse des contenus stomacaux. *Gibier Faune Sauvage*, **4**, 1-30.
- MAIZERET, C; TRAN MANH SUNG, 1984. Etude du régime alimentaire et recherche du déterminisme fonctionnel de la sélectivité chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) des Landes de Gascogne. *Gibier Faune Sauvage*, **3**, 63-103.
- MCARTHUR, C; ROBBINS C.T; HAGERMAN, A.E.; HANLEY, T.A., 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Can. J. Zool*, **71**, 2236-2243.
- MOLE, S.; WATERMAN, P.G., 1987. Tannins as antifeedants to mammalian herbivores: still an open question? En: *Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry*, 572-587. Ed. G.R. WALLER. American Chemical Society. Washington DC (EEUU).
- MONTOYA, J.M.; MENSON, M.L., 1993. *Selvicultura mediterránea*. Mundi-Prensa. Madrid (España).
- PALACIOS, F.; MARTÍNEZ, T; GARZÓN, P, 1980. Datos sobre ecología alimenticia del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus* Hiltzheimer, 1909), y el gamo (*Dama dama* Linne, 1758) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. II. *Reunión Iberoamer. cons. Zool. Vert.* Cáceres (España).
- PALO, R.T., 1984. Distribution of birch (*Betula* Spp.), willow (*Salix* spp.), and poplar (*Populus* spp.)

- secondary metabolites and their potential role as chemical defense against herbivores. *J. Chem. Ecol.*, 10 (3), 499-520.
- RADWAN, M.A.; ELLIS, W.D.; CROUCH, G.L., 1978. *Chemical composition and deer browsing of red alder foliage*. USDA For. Serv. Res. Pap. PNW-246, 6pp. Pac. Northwest For. and Range Experiment Station. Portland. Oregon (EEUU).
- REICHARDT, P.B.; CLAUSEN, T.P.; BRYANT, J.P., 1987. Plant secondary metabolites as feeding deterrents to vertebrate herbivores. *Proceedings Symposium on Plant-Herbivore Interactions. USDA Forest Service Gen. Tech. Rept. INT-222*, 37-42. Ed. F.D. PROVENZA, J.T. FLINDERS, E.D., McARTHUR. Ogden/Intermountain Res. Sta. 179 pp.
- RIGUEIRO, A.; SILVA-PANDO, J.; RODRÍGUEZ, R.; CASTILLÓN, P.A.; ALVAREZ, R.; MOSQUERA, R.; ROMERO, R.; GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, M.P., 1998. *Manual de Sistemas Silvopastorales*. Monografías del Proxecto Columela. Área forestal. Serie Manuales Técnicos. Escuela Politécnica de Lugo. Universidad de Santiago de Compostela.
- SUNNERHEIM, K.; PALO, R.T.; THEANDER, O.; KNUTSSON, P., 1988. Chemical defense in birch. Platyphylloside: a phenol from *Betula péndula* inhibiting digestibility. *J. Chem. Ecol.*, 14 (2), 549-560.
- TAHVANAINEN, J.; HELLE, E.; JULKUNEN-TIITTO, R.; LAVÓLA, A., 1985. Phenolic compounds of willow bark as deterrents against feeding by mountain hare. *Oecologia*, 65, 319-323.
- WATERMAN, P.G.; MOLE, S., 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Blackwell Scientific Publications, 238 pp. Londres (RU).

## VARIATION OF TANNIN CONTENT IN PLANTS OF GALICIAN FORESTS

### SUMMARY

Tannins are phenolic compounds influencing feeding by mammals on woody plants. They may inhibit digestion of protein and fiber or their characteristically astringent taste may deter feeding. These secondary metabolites are commonly associated with defense mechanisms in plants against herbivores, and may be bound to protein and form insoluble complexes retained in the digestive tracts, and then excreted in faeces; thus diminishing the amount of digestible protein in forage.

Seasonal variation of tannin content in some trees, shrubs, and grasses components of livestock and deer diets in forest ecosystems was analyzed. Tannins were absent in groups of plants considered highly palatable (leguminosae, grasses, *Hederá helix*, *Ilex aquifolium* and *Frángula alnas*). *Rubus* sp. and *Ericaceae*, which have been reported before as plants of low preference, had tannins. Astringency, or the capacity of tannins to form insoluble complexes with proteins, increased in the growing season. The

significance of the variation in tannin content for the management of forest ecosystems where interactions between plants and browsing/grazing mammals occur are discussed.

Key words: Anti-nutritional compounds, palatability, nutritional quality, forest grazing.