

1

REVISIÓN CIENTÍFICA

LA SELECCIÓN DE DIETA EN LOS FITÓFAGOS: CONCEPTOS, MÉTODOS E ÍNDICES

M. FERNÁNDEZ-OLALLA Y A. SAN MIGUEL-AYANZ

E.T.S. Ingenieros de Montes (Universidad Politécnica de Madrid). Ciudad Universitaria s/n 28040 Madrid (España).

alfonso.sanmiguel@upm.es

RESUMEN

El estudio de las causas y los procesos que llevan a los fitófagos, y en especial al ganado y la caza, a seleccionar unas u otras especies para alimentarse y la cuantificación de las preferencias que se derivan de esa selección constituyen temas centrales de la pascología. Por ello, son muy numerosos los trabajos científicos que, con diferentes puntos de vista y desde planteamientos muy diversos, los abordan o utilizan conceptos, métodos o índices relacionados con ellos.

El trabajo que ahora se presenta pretende sintetizar la información más relevante relacionada con el tema, y lo hace desde un punto de vista conceptual y metodológico, no centrado en los resultados obtenidos sino en los conceptos y métodos de investigación utilizados y en la descripción y comparación de los índices propuestos.

Después de una breve introducción y una descripción general del problema planteado, se revisan los conceptos básicos relacionados con el tema: palatabilidad, selección, preferencia y tipos de alimentos según su utilización por parte de los fitófagos. A continuación se ofrece un análisis de los factores que intervienen en los procesos de selección de dieta y, como consecuencia de la necesidad de cuantificar esas preferencias, se introduce el concepto de índice de selección y se definen las variables que contempla habitualmente: abundancia, disponibilidad y utilización, o consumo. Posteriormente se ofrece una revisión de los principales métodos de investigación empleados tanto para estimar la oferta (disponibilidad) de alimento de las plantas como para cuantificar el consumo de las mismas por parte de los fitófagos. Para finalizar se describen los principales tipos de índices de selección de dieta, se discuten sus ventajas e inconvenientes y se analizan sus posibilidades de elección y utilización.

Palabras clave: Preferencia, elección, utilización, consumo.

INTRODUCCIÓN

Las causas y los procesos que llevan a los fitófagos, y en especial al ganado y la caza, a seleccionar unas u otras especies para alimentarse han despertado siempre un gran interés tanto en el mundo rural como en los ámbitos técnico y científico. Como se puede comprender, ese conocimiento resulta esencial para los que pretenden planificar la alimentación y nutrición de los animales con objetivos productivos, como sucede con el ganado; pero igualmente lo es para los interesados en su biología y etología, para los preocupados por el complejo mundo de las relaciones animal-planta (plagas, polinización o dispersión de semillas, por ejemplo) o, simplemente, para los relacionados con el mundo de la caza o la conservación. Sin embargo, el tema puede ser contemplado también desde otro punto de vista complementario: el de las comunidades vegetales. Así, se trata de una cuestión relevante para garantizar la persistencia y mejora de las comunidades vegetales que proporcionan alimento al ganado y la fauna silvestre y que con frecuencia constituyen su hábitat (capacidad de carga, o sustentadora; respuesta de los pastos al pastoreo, conservación de especies o comunidades amenazadas) y para planificar la utilización de los fitófagos como “herramienta” de mejora o control de esas comunidades con distintos fines: mejora de pastos herbáceos, control del matorral o prevención de incendios forestales, por ejemplo.

Como consecuencia de todo lo expuesto, el tema que nos ocupa ha estado siempre presente en el acervo cultural relacionado con el pastoralismo. Existen evidencias escritas de conocimientos relacionados con él de más de 2000 años de antigüedad. Si no se tienen en cuenta las inscripciones sumerias, la escritura jeroglífica del antiguo Egipto y algunos documentos de los antiguos imperios de China y la India, de alrededor de cuatro milenios de antigüedad, ni tratados de historia general, como los *Nueve libros de la Historia* de Herodoto, que se centran más en la actividad agrícola, probablemente la primera referencia concreta a la selección de dieta en los fitófagos se deba a Aristóteles (Vara, 1990), con su *Historia de los animales*, datada en el siglo IV a.C. En ella, en sus libros VIII y IX, el autor analiza lo que él denomina “psicología” de esas especies y describe, por ejemplo, la alimentación del ganado ovino, caprino, bovino, porcino y equino, así como la de diversas especies silvestres, desde insectos hasta elefantes, pasando por ciervos, perdices o grullas. Resulta sorprendente comprobar cómo describe que, tras el parto, las ciervas buscan con avidez umbelíferas del género *Seseli*, o como, ya en aquella época, se conocía el crecimiento compensatorio en los cerdos que habían sido hambreados previamente, o el timpanismo que provocan las leguminosas en el ganado bovino, o la baja apetencia del ganado equino por las gramíneas florecidas.

El conocimiento recopilado por Aristóteles fue recogido e incrementado en otras obras clásicas posteriores, como la *Historia Natural* de Plinio el Viejo, en el siglo I a. C., o *De Re Rustica* o *Los doce libros de la Agricultura*, del gaditano Columela, en el siglo I

d.C. (Álvarez de Sotomayor, 1979), cuyos libros VI a IX abordan el tema que nos ocupa. También merecen especial mención, por su trascendencia, el famoso *Libro de Agricultura*, de Abu-Zacaria, del siglo XII (Banqueri, 1988), y *De animalibus* y *De vegetalibus et plantis*, de Alberto Magno, en el siglo XIII, trabajos de carácter enciclopédico que dieron paso, con Roger Bacon, al inicio de la ciencia experimental moderna. Sin embargo, a pesar de esos brillantes trabajos, hasta hace pocas décadas la mayor parte del conocimiento relacionado con las preferencias alimenticias de los fitófagos ha presentado dos serias deficiencias: en su mayoría ha sido transmitido de generación en generación de forma oral, pero hoy se está perdiendo con la desaparición de los últimos pastores y ganaderos tradicionales, y ha sido adquirido de forma empírica, por simple observación, pero a menudo con escasos o nulos fundamentos científicos que puedan acreditar su fiabilidad y objetividad.

Afortunadamente, como ya se ha dicho, en las últimas décadas el tema que nos ocupa ha sido objeto de atención tanto por pascólogos interesados en el aprovechamiento racional de los recursos y servicios que proporcionan los pastos, el ganado y la caza, como por ecólogos, más preocupados por el conocimiento de las bases biológicas y evolutivas que permiten explicar el complejo y fascinante mundo de las relaciones animal-planta. Como es lógico, los primeros trabajos experimentales sobre el particular datan de la segunda mitad del siglo XIX. Gracias a ellos, durante la primera mitad del siglo XX, aparecen los primeros datos cuantitativos sobre las pautas de selección de la dieta de ganado y fauna silvestre y las características de las plantas, herbáceas y leñosas de las que se alimentan (González Vázquez, 1921; Moore, 1949). Del mismo modo, surgen también las primeras referencias científicas al efecto de ese consumo sobre las comunidades vegetales. No obstante, se trata de trabajos preliminares, que en la práctica se limitan a aportar datos. Ya en la segunda mitad del siglo XX, la comunidad científica, y por supuesto, desde su fundación en 1960, la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos, empieza a profundizar en el porqué de esos comportamientos, en la elaboración de índices que permitan cuantificar las preferencias y en las repercusiones que su conocimiento puede tener en la gestión, tanto del ganado como de los sistemas pastorales. De ese modo, iniciado ya el siglo XXI, existe un sólido cuerpo doctrinal y una abundante información sobre el tema, aunque también, a veces, una proliferación de términos no siempre bien empleados. Por ello, y por su interés científico y aplicado, sobre todo en el medio natural, hemos considerado conveniente elaborar esta revisión, que se centra en aspectos de terminología, métodos e índices y que, entre otras cosas, pretende sintetizar la aportación de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos al conocimiento del tema.

PLANTEAMIENTO GENERAL

La primera pregunta que suelen hacerse científicos y técnicos con relación a la alimentación de los fitófagos es cómo cuantificar sus necesidades. Se trata de un problema de zootecnia, y más concretamente de nutrición animal. Afortunadamente, aunque todavía queda mucho por conocer, sobre todo en el campo de los fitófagos silvestres, la información disponible sobre el particular alcanza ya niveles elevados, en especial en el caso de la ganadería intensiva. En el caso de la extensiva y los fitófagos silvestres, que tienen una capacidad de elección de su alimento mucho más amplia, se plantean otras dudas: ¿cómo van a tratar de satisfacer esas necesidades? ¿qué alimentos prefieren? ¿cuál es el orden de preferencia de los alimentos disponibles? El conocimiento de las respuestas a esas preguntas, unido al de la disponibilidad de recursos alimenticios, puede permitir predecir su consumo por parte de esos fitófagos, y ello resulta esencial, tanto desde el punto de vista de la etología y producción animal como desde el complementario de la gestión de los pastos, sea cual sea su finalidad. Sin embargo, aunque esa información es necesaria para comprender cómo funciona el sistema, no resulta suficiente, porque también hace falta saber cómo van a reaccionar las plantas o comunidades vegetales a ese consumo y, en definitiva, cuál va a ser el efecto de los fitófagos sobre ellas. Así, por ejemplo, hoy se sabe que las comunidades vegetales herbáceas mejoran con un pastoreo intenso y racional; que gracias a él mejoran su cobertura y producción, tanto en cantidad como en calidad. En definitiva que, como es bien sabido, los mejores pastos herbáceos los crea y perpetúa el ganado o, de forma más general, su propio aprovechamiento. Es la conocida “paradoja pastoral”, formulada en el ámbito científico como “*grazing optimization hypothesis*” (McNaughton, 1979). Sin embargo, con las plantas leñosas sucede lo contrario: la posición apical de sus meristemas de crecimiento hace que, bajo una presión creciente de pastoreo, puedan dejar de regenerarse, por desaparición del denominado “reclutamiento”, y, con posterioridad, sufrir alteraciones que dificulten su crecimiento, reproducción y persistencia (San Miguel, 2001). De ese modo, como ya se dijo, se podría planificar la gestión ganadera o de la fauna silvestre para mejorar los pastos, para garantizar su persistencia, o la de determinadas especies e, incluso, para reducir de forma controlada su biomasa; por ejemplo, con la finalidad de reducir el riesgo de incendio o la de controlar la invasión de los pastos herbáceos por vegetación leñosa. Finalmente, si se desea planificar la gestión del sistema con el objetivo de optimizar el aprovechamiento de sus recursos o servicios de forma sostenida, se pueden utilizar los conocimientos técnicos sobre gestión ganadera y agroforestal para conseguirlo. En la Figura 1 se presenta un esquema de ese proceso de gestión integrada de un sistema silvopastoral.

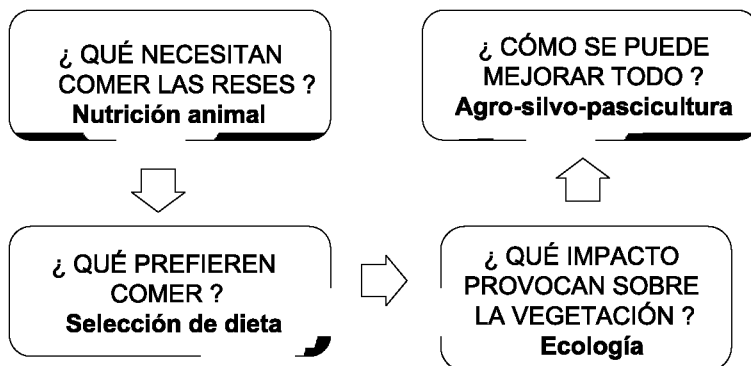


FIGURA 1

Principales cuestiones científicas relacionadas con la alimentación de los fitófagos, domésticos y silvestres, en el medio natural.

Major scientific questions related to feeding of domestic and wild phytophagy on natural environments.

Como ya se afirmó, algunos de los principales problemas actuales de la gestión silvopastoral son los relacionados con la determinación de la carga admisible y la minimización de los daños producidos por los fitófagos en el monte (Pérez-Carral *et al.*, 1995; San Miguel *et al.*, 1995, 1996, 1997, 1999, 2000; Fernández-Olalla *et al.*, 2006). También se ha intentado controlar la invasión de plantas indeseables mediante el manejo adecuado del ganado. Algunos ejemplos han sido descritos recientemente por Etienne *et al.* (1995) en áreas cortafuegos; Rigueiro (2000) en sistemas silvopastorales; Celaya *et al.* (2003), Martínez-Jaúregui (2007) y Zea *et al.* (2007) en brezales y tojales y Busqué *et al.* (2007) en puertos invadidos por *Euphorbia polygalifolia*. Todas estas cuestiones, y muchas otras, tienen un denominador común, que es que cada fitófago, doméstico o no, selecciona las plantas que consume de entre un rango más o menos amplio de especies, e incluso individuos o partes de ellos. Según la teoría conocida como *Optimal Foraging Theory*, enunciada por primera vez por McArthur y Pianka (1966), los animales consumen todo lo que les permite su capacidad de ingestión, pero para conseguirlo eligen aquellos alimentos que satisfacen de forma óptima sus necesidades nutritivas. Incluso, como ponen de manifiesto investigaciones más recientes (Provenza, 2003; Provenza *et al.*, 2003), son capaces de “aprender” a ingerir cantidades moderadas de alimentos con diversas toxinas, tanto de forma directa como inducida por el hombre. De ahí el interés que siempre ha habido en la comunidad científica por comprender los hábitos de selección de dieta de las diferentes especies animales, por saber si eligen las especies que les aportan mayor cantidad de nutrientes o si hay otros factores implicados y, finalmente, por comprender cómo cambia la dieta al variar la disponibilidad de alimentos en el medio, el estado

fisiológico del animal, la competencia con otras especies o cualquier otro elemento o proceso del sistema. El conocimiento de las relaciones entre los fitófagos y la vegetación es fundamental para la gestión racional del medio natural y para la conservación de la biodiversidad y los paisajes (Anderson *et al.*, 2000; Vera, 2000; Pedroli *et al.*, 2007).

PALATABILIDAD, PREFERENCIA Y TIPOS DE ALIMENTOS SEGÚN SU UTILIZACIÓN

El término **palatabilidad** se ha empleado en la literatura tradicional como sinónimo de preferencia (Ivins, 1952; Soc. Am. Foresters, 1958). Sin embargo, muchos autores de reconocido prestigio (Sampson, 1952; Stoddart and Smith, 1955; Heady, 1964, 1975) afirman que la palatabilidad debe ser considerada como un atributo del alimento, en este caso la planta, mientras que la preferencia es un concepto más relacionado con el animal. En ese sentido, la palatabilidad de una especie o individuo estimula una respuesta selectiva, positiva (preferencia) o negativa (rechazo), por parte de los animales. Sin embargo, esa respuesta no sólo depende de esa palatabilidad y de las circunstancias que afectan al animal que puede consumir la planta, sino también del entorno, y en concreto de la disponibilidad y palatabilidad del resto de especies del entorno. En muchos trabajos se afirma que una determinada especie es muy palatable porque es seleccionada favorablemente por los animales, cuando lo que se debería decir es que es muy preferida porque es seleccionada favorablemente, puesto que quizás la razón de esa selección no sea su alta palatabilidad sino, por ejemplo, que no haya especies más palatables a su disposición.

El término **preferencia** se reserva para la selección que el animal realiza de entre los recursos que tiene disponibles. Al elegir, el animal hace que haya alimentos preferidos y otros rechazados, como ya se explicó anteriormente. Es frecuente que se defina la preferencia como la elección que el animal hace de unos recursos frente a otros cuando todos ellos están igualmente disponibles. Cuando su disponibilidad es diferente, es imprescindible tenerla en cuenta (Ellis *et al.*, 1976). Cuando el recurso considerado es el alimento, se suele hablar indistintamente de **preferencia o selección de dieta**.

Como consecuencia de la consideración de los atributos palatabilidad y preferencia, los alimentos pueden recibir distintos calificativos, que a veces se emplean de forma muy laxa. Por consiguiente, hemos creído conveniente analizar los empleados con mayor frecuencia.

Siguiendo la definición propuesta por Petrides (1975), son **alimentos principales** en la dieta de un animal aquellos que consume en mayores cantidades, es decir, aquellos que contribuyen con mayor biomasa a su dieta, con independencia de cuál sea su disponibilidad. La razón por la cual una determinada especie vegetal comprende la mayor parte de la dieta de un animal no tiene por qué ser necesariamente su elevado valor nutricional;

ni siquiera se puede afirmar que el animal la prefiera; quizás simplemente la consume porque no hay disponible nada mejor. Sin embargo, con excesiva frecuencia los trabajos sobre alimentación animal hacen mención a la existencia de alimentos preferidos, cuando en realidad se están refiriendo a alimentos principales.

Alimentos preferidos son aquellos que son proporcionalmente más abundantes en la dieta de un animal que en el medio donde se alimenta (Petrides, 1975). Análogamente, cuando un alimento es menos abundante en la dieta de un animal que en su entorno se dice que es un **alimento rechazado**. Si la proporción es igual a la unidad, se afirma que el fitófago no muestra ni preferencia ni rechazo por esa planta, es decir, que se trata de un **alimento indiferente**. Así, por ejemplo, del hecho de que las especies leñosas constituyan la mayor parte de la dieta del ciervo ibérico en determinadas épocas del año (Palacios *et al.*, 1980; 1989; Álvarez y Ramos, 1991; Álvarez *et al.*, 1991; Soriguer *et al.*, 1994; Martínez, 1996a) no se puede deducir que esa especie prefiera el ramón a la hierba. De hecho, como se ha demostrado con posterioridad (San Miguel *et al.*, 2000), sucede lo contrario. Sin embargo, la disponibilidad de hierba verde es muy inferior a la de ramón, especialmente en verano e invierno, y ello impide que su contribución a la dieta sea más alta. Si varias especies son consumidas en el mismo grado por un animal, pero una de ellas está menos disponible en el medio, se dice que ésta última es preferida. Las razones por las cuales una especie es preferida o rechazada deben ser objeto de estudio, pero no pueden deducirse del grado de preferencia o rechazo calculado mediante un índice de selección. Estas razones se deben a muchos factores implicados que se comentarán con posterioridad.

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA SELECCIÓN DE DIETA

Se sabe que son numerosos los factores que, además de la palatabilidad, afectan a la preferencia relativa de los alimentos, si bien es cierto que las relaciones estímulo-respuesta en la selección de dieta son complejas y no todas ellas bien conocidas. Muchos han sido los autores que han intentado explicar cuáles son los factores involucrados. En concreto, Heady (1964) hace una interesante labor de recopilación y propone cinco grupos de factores influyentes en la preferencia mostrada por los animales: a) la palatabilidad de las especies vegetales; b) sus especies acompañantes; c) el clima, el suelo y la topografía; d) el tipo de animal y, por último, d) su estado fisiológico. Según Ellis *et al.* (1976, 1977) la preferencia depende del tamaño y forma de la planta, de su contenido nutricional, de su novedad con relación con otros recursos presentes, del estado reproductivo y fisiológico del consumidor y de la temperatura y humedad del medio. Posteriormente, otros autores han sugerido que la preferencia es una función de las características individuales de la planta, esto es, de su estructura y composición química, así como de todos los factores

que hacen que esa planta sea un alimento potencial para el fitófago considerado (Hartley *et al.*, 1997; Lawler *et al.*, 1998).

Palatabilidad

Numerosos estudios analizan la relación que pudiera existir entre la composición química y la palatabilidad de las especies vegetales. Algunos autores afirman que existe una elevada correlación positiva entre las preferencias y el contenido de proteínas y azúcares en distintos tipos de animales (Heady, 1975; Longhurst *et al.*, 1979; Ríos *et al.* 1990; Martínez, 1996b). Laska (2002) mostró que determinados animales, como los conejos, prefieren los azúcares sencillos derivados del almidón (maltosa y asociados), en lugar de otros característicos de las frutas (glucosa y fructosa), que son preferidos por los primates. Así mismo, se ha encontrado que la preferencia está positivamente correlacionada con el contenido en grasas (Allen y Porter, 1954; Blaser *et al.*, 1960) y en fósforo y potasio (Leigh, 1961; Lindlöf *et al.*, 1974). En este sentido, parece ser que, para una especie dada, la preferencia por alimentos ricos en proteínas o en energía depende del estado nutricional del individuo, al menos en el caso de insectos (Simpson y Raubenheimer, 1993, 1999), roedores (Gibson y Booth, 1986, 1989; Pérez *et al.*, 1996; Ramirez, 1997; Gietzen, 2000; Sclafani, 2000) y rumiantes (Cooper *et al.*, 1993; Kyriazakis and Oldham, 1993; Kyriazakis *et al.*, 1994; Berteaux *et al.*, 1998; Villalba y Provenza, 1999). Además, parece que los animales prefieren alimentos con un elevado contenido en energía después de haber ingerido alimentos ricos en proteína y viceversa (Pérez *et al.*, 1996; Villalba y Provenza, 1999). En ese sentido, Aldezábal *et al.* (1993) han utilizado la concentración de N fecal como indicador del contenido de Materias Nitrogenadas en la dieta. Sin embargo, también es necesario recordar que algunos investigadores (Chinea *et al.*, 1998) no han encontrado relación entre las preferencias de los animales y las características químico-bromatológicas de los alimentos disponibles.

Un factor que parece estar detrás del rechazo de los fitófagos hacia determinadas plantas es su contenido en compuestos antinutritivos (Rosenthal y Janzen, 1979; Palo y Robbins, 1991; Dannell y Bergström, 2002). Estas sustancias suelen ser productos secundarios del metabolismo de las células y pueden ser clasificados, atendiendo a su naturaleza química, en tres grupos: a) compuestos fenólicos, al que pertenecen los taninos; b) derivados nitrogenados, donde se incluye a los alcaloides y c) terpenoides, incluidos los aceites aromáticos de labiadas, cistáceas o compuestas (Dannell y Bergström, 2002). De hecho, la presencia habitual de tales compuestos en algunas familias, como compuestas y labiadas, permite su destilación y utilización como insecticidas. Existen evidencias de que la existencia de esos metabolitos secundarios es muy antigua, prácticamente tanto como la existencia de los primeros fitófagos, probablemente insectos, hace aproximadamente 400 M años. También de que la selección natural ha llevado a plantas y fitófagos a co-

evolucionar mediante procesos de radiación adaptativa que modifican las relaciones de competencia (Terradas, 2001) y que han llevado a las plantas a “inventar” (selección natural de mutaciones más favorables) nuevas defensas químicas, y por consiguiente nuevos taxones vegetales, para defenderse de los fitófagos, mientras que éstos han respondido desarrollando “adaptaciones” para evitar los problemas creados por ellas (nuevos taxones animales). En algunos casos, especialmente en insectos, que son muy selectivos en la selección de su dieta (Hodkinson y Hughes, 1993), el resultado final ha sido el desarrollo de árboles filogenéticos prácticamente simétricos en el taxón vegetal y el animal que se ha especializado en su consumo: es la denominada cladogénesis paralela o co-especiación (Price, 2002). A pesar de ello, la situación no resulta tan clara en el caso de los mamíferos, de aparición y expansión muy posteriores a las de los insectos y generalmente menos selectivos en su dieta, cuya adaptación a las defensas químicas de las plantas que consumen puede tener un carácter muy diferente. Así, en algunos casos, la respuesta del fitófago es una selección de dieta que evita las plantas que poseen más defensas químicas; por ejemplo, los que se centran más en el consumo de hierbas: herbívoros preferentes o “grazers”, categoría que podríamos considerar representada por la mayoría de las razas ovinas. En otros casos, como el de los llamados ramoneadores oportunistas, parece que el problema se evita mediante una dieta variada, en la que intervienen, en cantidades moderadas, plantas leñosas con diferentes metabolitos secundarios cuyos efectos pueden compensarse, al menos hasta cierto punto. Un buen ejemplo de ello es el ganado caprino o, en el caso de los ungulados silvestres, la cabra montés o el ciervo. Finalmente, los ramoneadores especialistas se han adaptado a tolerar determinados metabolitos secundarios y se concentran en el consumo de especies vegetales que sólo contienen los de ese tipo (McArthur *et al.*, 1991; Dannell y Bergström, 2002). Por otra parte, existen evidencias de que los animales son capaces de “aprender” a evitar el consumo excesivo de plantas con compuestos antinutritivos e, incluso, que mediante una buena actividad de pastoreo, se pueden modificar esos comportamientos (Provenza, 2003). Para finalizar, señalaremos que San Andrés *et al.* (2000) han recopilado abundante información sobre el contenido de compuestos tóxicos en numerosas especies vegetales españolas, así como de los síntomas que provoca su consumo y los tratamientos más recomendables en cada caso.

Los taninos, que son especialmente abundantes en las plantas leñosas, y parece que tanto más cuanto más intenso es su ramoneo (Martínez *et al.*, 1999), dificultan la asimilación de las proteínas (Garín *et al.*, 1996, 2001; Barroso *et al.*, 1999a). Sin embargo, en dosis moderadas pueden tener efectos contrarios (positivos), e incluso antiparasitarios o medicinales. Quizás ello pueda explicar situaciones como las descritas por Martínez *et al.* (1999) en las que, aunque las plantas de *Periploca angustifolia* más ramoneadas exhiben mayores concentraciones de taninos, siguen siendo ramoneadas con más intensidad por el ganado caprino en el Cabo de Gata (Almería).

En resumen, la mayoría de los trabajos que abordan el tema coinciden en señalar que las preferencias alimentarias de los animales suelen estar relacionadas con buenas características químico-bromatológicas, especialmente con elevados porcentajes de proteínas, azúcares y grasas, así como con bajos porcentajes de lignina, fibra bruta, compuestos fenólicos, derivados nitrogenados y terpenoides, aunque quizás más significativa que la cantidad de cada metabolito secundario sea la combinación de ellos que se presente en el alimento. A pesar de ello, algunos investigadores afirman no haber encontrado correlaciones significativas entre ambos factores (Johnstone-Wallace y Kennedy, 1944; Hardison *et al.*, 1954; Chinea *et al.*, 1998).

Por otro lado, también es importante tener presente que la composición química de una planta varía de unas partes a otras: las hojas son más ricas en extracto etéreo (lípidos) y en proteína bruta que los tallos, y más pobres que ellos en lignina, celulosa y fibra bruta. La composición química de los frutos y las semillas varía de unas especies a otras pero, en general, son alimentos ricos en grasas, hidratos de carbono solubles y, a veces (leguminosas, por ejemplo), proteína bruta. Esta puede ser la razón por la que el ganado ovino y el vacuno tienen preferencia por las hojas y los frutos (Van Dyne, 1963; Otal *et al.*, 1991).

Otras vías de aproximación al efecto de la composición de los alimentos y la selección de dieta en fitófagos se deben a Lechner-Doll *et al.* (1995), que revisan la relación existente entre selección de dieta y digestión en rumiantes, y a Barroso *et al.* (1995) y Dannell y Bergström (2002), que ponen de manifiesto la influencia de la fenología de la vegetación en la selección de la dieta por parte de los fitófagos, lo que resulta lógico, habida cuenta de la ya conocida variación de la palatabilidad de las plantas con su fenología, puesto que cambian su composición química general (disminuye el contenido de proteína bruta y aumenta el de fibra bruta, lignina y celulosa), su relación hojas-tallos-frutos y la succulencia y dureza de su follaje. Así, Río *et al.* (1991) comprobaron que el contenido en nitrógeno y potasio de encina, coscoja, enebro y otras leñosas disminuía a lo largo del periodo vegetativo, mientras que el de fibra aumentaba. Del mismo modo, Garín *et al.* (1996) describen variaciones estacionales en el contenido en taninos de diversas especies leñosas del Pirineo y Mandaluniz *et al.* (2003) analizan las variaciones en la calidad nutritiva de pastos herbáceos y leñosos y los relacionan con las preferencias y la gestión del ganado. Puesto que no todas las especies maduran a la vez, es razonable pensar que la preferencia relativa de los animales cambia a medida que la formación vegetal va evolucionando, como demostraron Crawley y Weiner (1991) para el caso del conejo. En el mismo trabajo, los autores citados afirman que los fitófagos tratan de equilibrar sus dietas, llegando incluso a incorporar factores antinutritivos en pequeñas cantidades, bien para compensar la ingesta de otras sustancias químicas, bien por cuestiones de tolerancia a parásitos y enfermedades, como ya se comentó en el caso de los taninos.

Para finalizar, señalaremos que la actuación humana sobre la vegetación también puede modificar su palatabilidad. A modo de ejemplo, parece que algunas actuaciones selvícolas (clareos y claras, por ejemplo) y la quema periódica y controlada pueden incrementar la ingesta de nutrientes porque, al rejuvenecer el sistema (retroceder en el proceso de sucesión ecológica), incrementan la oferta de alimento tierno y palatable y facilitan el acceso de los fitófagos a él (Miller y Watson, 1974). Del mismo modo, se ha descrito que la fertilización nitrogenada aumenta el consumo de gramíneas y brinzales (arbolillos procedentes de semilla) por parte del ciervo (Bayoumi y Smith, 1976).

Especies acompañantes

La preferencia relativa de un animal por una determinada especie vegetal está estrechamente relacionada con el resto de especies de su entorno y con su disponibilidad. Este aspecto es frecuentemente olvidado en los trabajos científicos, pero resulta esencial. En el apartado anterior ya se ha afirmado que la palatabilidad de una determinada especie varía dentro de una formación a lo largo del tiempo, puesto que no todas las especies maduran a la vez. En este sentido, las especies acompañantes y su fenología hacen variar la preferencia relativa de un fitófago por una especie vegetal. Hooper (1960) encontró que una misma especie era ramoneada con diferente intensidad por el ciervo cuando se encontraba sobre distintos tipos de suelo y, por tanto, acompañada de diferentes especies. Además, la experiencia pone de manifiesto que si una especie se encuentra en una formación dominada por especies más palatables, estará tanto más comida cuanto menor sea su cobertura y cuanto más dispersa sea su distribución. A pesar de ello, o quizás por ello, es frecuente que especies de elevada palatabilidad se protejan de los fitófagos cuando se asocian a otras poco palatables (Atsatt y O'Dowd, 1976; Pfister y Hay, 1988), en lo que se considera una relación de **facilitación** de las últimas sobre las primeras. Eso parece suceder en el monte mediterráneo con los brinzales de fagáceas o arbustos palatables característicos de etapas avanzadas de la sucesión (labiérnago, madroño, mirto y otras), cuya supervivencia puede verse facilitada por especies de matorral heliófilo menos seleccionadas por los ramoneadores, como jaras y brezos (Jiménez-Herrera, com. pers.). Lo mismo sucede con enebros rastreros (Gómez Sal, 1982; Zamora *et al.*, 2004), que protegen a los brinzales de pino silvestre y otras especies, o con *Juniperus phoenicea* o *J. oxycedrus*, en cuyo interior se “refugian” las madreselvas (*Lonicera* sp.), con *Erinacea anthyllis* y, en general, con todos los arbustos espinosos característicos de la clase *Rhamno-Prunetea*, que constituyen “refugios” naturales para muchas especies de fauna y flora, y muy especialmente para brinzales de árboles tan palatables como el fresno de hoja estrecha (*Fraxinus angustifolia*) (González y San Miguel, 2004). Por otra parte, Eiberle y Bucher (1989) demostraron que el grado de ramoneo de los pies de abeto era menor cuando se encontraban en formaciones junto con especies arbóreas

menos palatables, pero que aumentaba cuando esas especies estaban en el sotobosque. Algo parecido ocurre en los hayedos-abetales españoles durante el invierno, cuando, dado el carácter caducifolio del arbolado y gran parte del matorral, los ungulados silvestres ramonean con intensidad sobre los abetos, llegando a provocar que cargas cinegéticas inferiores a 1 res/km² eliminen por completo la regeneración de la conífera y resulten, por consiguiente, no sustentables (Oyaregui, c.p).

Clima, tipo de suelo y topografía

Estos factores pueden estar directamente relacionados con cambios en el comportamiento de los animales y, por tanto, con sus preferencias alimenticias. Por ejemplo, la temperatura, la lluvia y la humedad del pasto hacen variar la preferencia relativa de los animales (Corbett, 1953; Taylor, 1953). Barroso *et al.* (1997) demostraron que diversas especies vegetales, como la albaida (*Anthyllis cytisoides*), son más consumidas en épocas con elevadas precipitaciones y otras, como el almendro (*Prunus dulcis*), lo son en periodos de escasez de lluvias. Así mismo, se ha apuntado que el clima, la textura del suelo y la pendiente, al influir en los movimientos de los animales, lo hacen también indirectamente en sus preferencias relativas. Si las condiciones climáticas implican un mayor gasto energético, los animales intentarán seleccionar una dieta más rica en energía (Caballero, 1985). Así, en Europa, es posible distinguir tres patrones en la alimentación del ciervo, que están estrechamente relacionados con el clima: el oceánico, propio de las Islas Británicas y de la franja costera de la Europa occidental, que se caracteriza por la preponderancia de las herbáceas y de los brezos, como representantes de las leñosas; el centroeuropeo, extendido por el interior del continente, en el que se alterna el consumo de herbáceas y de leñosas, y el patrón mediterráneo, propio del área climática del mismo nombre, en el que el consumo de especies leñosas se produce durante todo el año, aunque con intensidad muy superior en invierno y verano (Venero, 1984; Álvarez y Ramos, 1991; García y Cuartas, 1992; San Miguel *et al.*, 2000; Garín *et al.*, 2001). Como las causas de esa selección son de tipo climático y fenológico, tanto de vegetales como de animales, ese comportamiento se repite en otras especies de fitófagos como el conejo de monte (Fa *et al.*, 1999, Cacho *et al.*, 2003) o la mayoría de las especies ganaderas. También se ha comprobado que una misma especie animal tiene distintos hábitos de consumo en función de la altitud en la que se encuentre pastando, lo cual está muy relacionado con el clima y la topografía. Así, Martínez (1988a, 1988b, 1997, 2000, 2004) ha descrito que la dieta de la cabra montés es diferente cuando pasta en zonas bajas que cuando lo hace en zonas altas, o en vertientes distintas de una misma cadena montañosa. En invierno, época en la que la variedad de especies y su biomasa es menor, la dieta resultó ser muy similar entre zonas, pero en el resto de estaciones consumió más leñosas en las zonas bajas que en las altas.

Especie animal

Como es lógico, cada especie animal tiene sus propios hábitos de alimentación y muestra una preferencia innata por determinadas especies vegetales, partes de plantas o incluso individuos en determinadas fases de desarrollo. Sin embargo, estas diferencias son difíciles de estudiar porque las especies preferidas por un animal pueden cambiar de unos lugares a otros (Leach, 1961), en periodos de pocos días (Nichol, 1938), e incluso suelen variar entre individuos de un mismo taxón vegetal (Van Dyne, 1963). Para una misma especie animal pueden encontrarse diferencias en las preferencias alimentarias en función de sexo y edad, como parece ocurrir en el caso del ciervo (Clutton-Brock *et al.*, 1982; Staines *et al.*, 1982), para el que se ha llegado a afirmar que machos y hembras se comportan, hasta cierto punto, como especies diferentes. Por otro lado, si varía la oferta de alimento disponible también cabe esperar que lo hagan las preferencias. Es destacable, igualmente, el hecho de que los animales aprenden y son capaces de adaptarse a distintos medios con comportamientos diferentes. Provenza *et al.* (2003) han estudiado la capacidad de aprendizaje de los animales, encontrando que éstos pueden aprender a consumir plantas con cantidades moderadas de compuestos tóxicos para optimizar su ingesta de nutrientes cuando se ven obligados a hacerlo, lo cual puede emplearse para controlar determinadas especies leñosas invasoras. Para finalizar señalaremos que el comportamiento y las relaciones sociales entre individuos también condicionan su selección de dieta, como destacan Galef y Giraldeau (2001) en su excelente revisión sobre el tema para el caso de los vertebrados, o como describen Cuartas y García-González (1991) cuando describen las desviaciones que la presencia de ganado provoca en la selección de dieta de la cabra montés en la Sierra de Cazorla, o Martínez (2003), cuando compara la dieta del muflón y el gamo en la misma Sierra.

Evidentemente, existen numerosos estudios sobre selección de dieta de muchas especies de fitófagos y en muy diversos ambientes. En el caso de los ungulados silvestres, por su amplia distribución y por las diferencias encontradas en diferentes tipos de hábitat, es paradigmático el caso del ciervo (*Cervus elaphus*). Algunos de los trabajos más relevantes realizados sobre la especie a escala internacional son los debidos a Clutton-Brock *et al.* (1982); Picard *et al.* (1985, 1992); Homolka (1995); Groot-Bruinderink y Hazebroek (1995); Heroldová (1993), mientras que en España son destacables los de Rodríguez-Berrocal (1978); Palacios *et al.* (1980, 1989); Venero (1984); Caballero (1985); Rodríguez y Molera (1985); Álvarez y Ramos (1991); Álvarez *et al.* (1991); García y Cuartas (1992); Soriguer *et al.* (1994); Martínez (1996a); González-Hernández y Silva-Pando (1999), San Miguel *et al.* (2000) y Garín *et al.* (2001), entre otros.

Estado fisiológico del animal

Este factor afecta directamente a la preferencia relativa de los animales, aunque ha sido poco estudiado. Como ya se ha comentado, múltiples trabajos han puesto de manifiesto que tanto la energía como las proteínas son críticas en alimentación animal; sin embargo, la tasa proteína/energía más adecuada depende en cada caso de las necesidades de la etapa en la que se encuentre el animal: crecimiento, gestación o lactación (Wilmshurst y Fryxell, 1995; Fisher, 1997; Villalba y Provenza, 1999). De ese modo, se ha observado, pero no medido ni probado, que la vista, el olfato, el sabor, el instinto y la experiencia adquirida por el individuo podrían estar relacionados con las elecciones que éste hace de entre los recursos alimenticios que se encuentran a su alcance. A modo de ejemplo, parece ser que las crías de ciervo eligen las plantas que eligen sus madres, comportamiento muy relacionado con el sentido de la vista, pero que no ha sido estudiado con profundidad (Halls, 1985).

ÍNDICES DE SELECCIÓN O PREFERENCIA: CONCEPTOS BÁSICOS

Los índices de selección son algoritmos que surgen de la necesidad de cuantificar el grado de preferencia de una especie por un recurso: alimento, hábitat, lugares de cría y otros. Todos ellos consisten en comparar la utilización de ese recurso con su disponibilidad en el entorno y la mayoría lo hacen no de forma absoluta sino relativa, es decir, comparando utilización relativa con disponibilidad relativa. Los principales conceptos que contemplan los índices de selección o preferencia son los siguientes:

- **Abundancia.** Es la cantidad, generalmente relativa, de un recurso que existe en el medio, con independencia del consumidor.
- **Disponibilidad.** Es la cantidad de un recurso que está accesible al consumidor. El estudio de la dieta debe hacerse teniendo en cuenta los recursos disponibles y no sólo los presentes. No puede deducirse que un animal rechace una determinada especie simplemente porque no forme parte de su dieta porque puede ocurrir que el motivo de ese aparente rechazo sea, simplemente, que los pies de esa planta o su biomasa forrajera estén presentes en el medio pero fuera de su alcance. A pesar de ello, es frecuente que los estudios de preferencias de los fitófagos, al contemplar la disponibilidad, sólo atiendan a la abundancia del recurso, omitiendo consideraciones sobre su accesibilidad real.
- **Disponibilidad relativa.** Es el porcentaje o proporción de disponibilidad de una especie vegetal en un determinado medio con respecto a la disponibilidad de todas las especies.
- **Utilización o consumo.** Es la cantidad de un recurso que es ingerida, o más genéricamente utilizada, por el consumidor durante un periodo de tiempo. En este

sentido, se dice que la utilización es selectiva cuando el recurso es usado de forma no proporcional a su disponibilidad. El término consumo es el empleado en los estudios de selección de dieta, mientras que en para otro tipo de recursos, como los relacionados con el hábitat, el término correcto es utilización.

- **Utilización o consumo relativo.** Es el porcentaje o proporción que supone el consumo (utilización) de una especie (recurso) con respecto al total (de todos los recursos).

Tanto el consumo relativo como la disponibilidad relativa se pueden medir con diferentes planteamientos y escalas y mediante métodos muy diversos. Por ello Manly *et al.* (1993) distinguen tres tipos de diseños para estudios de selección de recursos:

- **Diseño I.** Todas las medidas se toman a escala de población, no de individuos concretos. La disponibilidad y la utilización de los recursos se miden para toda el área de estudio. Ésta última, por ejemplo, a través de la presencia o ausencia de excrementos en una serie de parcelas. Un mayor número de excrementos en una parcela permite presumir que el animal ha hecho un uso más intenso de la misma.
- **Diseño II.** Se centra en individuos concretos para medir la utilización de los recursos; por ejemplo, a través de los contenidos estomacales. Sin embargo, no sucede lo mismo con la disponibilidad, que se mide para todo el área de estudio a escala de población.
- **Diseño III.** Tanto la disponibilidad como la utilización se miden a escala de individuo. Este tipo de estudios requieren técnicas más complejas como el radio-tracking, que permite delimitar el área de campeo de los animales y ver cómo seleccionan el hábitat. Sin embargo, la recaptura de los animales marcados para cuantificar su dieta es en muchos casos dificultosa (Van Vreede *et al.*, 1989).

Los diseños II y III plantean mayores dificultades pero son más completos, puesto que permiten estudiar las preferencias de individuos concretos y, por agrupación, de sexos, clases de edad y otras categorías sociales. Además, si los individuos estudiados constituyen una muestra aleatoria de la población, se pueden inferir las preferencias medias de toda la población, como hacen directamente los diseños más sencillos de tipo I.

El valor de los índices de selección ha sido muy discutido (Ivlev 1961; Cock, 1978; Lechowicz, 1982), puesto que existen numerosos problemas a la hora de realizar las mediciones de disponibilidad y consumo, así como al interpretar los resultados. Por esa razón, antes de presentar los principales tipos de índices de selección y de analizar las ventajas e inconvenientes de cada uno, hemos creído conveniente hacer una breve revisión de las principales técnicas utilizadas para medir la disponibilidad de las especies vegetales y el consumo que de éstas hacen los animales.

El proceso general que suele seguir cualquier estudio de selección de dieta es el que refleja la Figura 2, al que por ello hemos tratado de adaptar esta revisión.

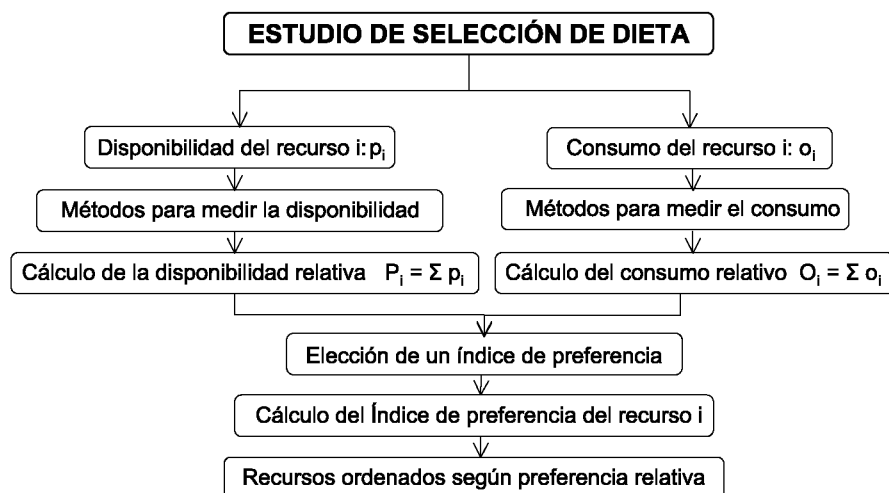


FIGURA 2

Esquema del proceso a seguir en un estudio de selección de dieta.

Process diagram of a diet selection study.

MÉTODOS DE ESTIMACIÓN DE LA OFERTA (DISPONIBILIDAD) DE ALIMENTO DE LAS PLANTAS

Brown (1954), Tothill (1978), Greig-Smith (1983) y Cook y Stubbendieck (1986), entre otros, han estudiado las principales formas de medir la disponibilidad de alimento de las plantas y los problemas derivados de cada una de ellas. Norbury y Sanson (1992) revisaron las técnicas empleadas en 36 estudios de selección de dieta publicados en revistas de reconocido prestigio internacional y descubrieron que en la mayoría de ellos las formas de medir la disponibilidad eran las mismas, que podrían reducirse a las cuatro que se describen a continuación.

Frecuencia de aparición

Esta técnica utiliza la presencia o ausencia de individuos de la especie en una parcela o muestra, e infiere que la disponibilidad es tanto mayor cuanto más alto es el porcentaje de parcelas o muestras en las que aparece (Halford *et al.*, 1984). Tiene la ventaja de ser un procedimiento simple que informa sobre la distribución espacial de la especie. Sin embargo, aporta poca información sobre la disponibilidad de alimento, pues no tiene en

cuenta diferencias en los tamaños de las plantas. Además, los resultados dependen del tamaño de la muestra y tienden a exagerar la importancia de las plantas raras frente a las comunes (Hansson, 1970).

Densidad

Considera el número de individuos de la especie presentes en una unidad de muestreo: su abundancia o densidad (Bailey *et al.*, 1971). Parte de la hipótesis de que si una planta presenta mayor número de individuos por unidad de superficie, tiene una disponibilidad mayor. Aparte del problema de no considerar el tamaño de las especies, la técnica resulta inadecuada para aquellas cuyos individuos son difícilmente separables.

Cobertura

Se mide el porcentaje de la superficie del suelo cubierta por la proyección vertical de las plantas de una especie (Dawson y Ellis, 1979; Williams y Cameron, 1986). La cobertura puede ser estimada de forma subjetiva, por ejemplo empleando los grados de cobertura de Braun-Blanquet (1932, 1951) o bien mediante otros métodos más objetivos, como el de intercepción de líneas o el del point-quadrat (Brown, 1954; Daget y Poissonet, 1971; Cook y Stubbendieck, 1986). En España, Cuartas y García-González (1991) han empleado el método del point-quadrat para estimar la cobertura de las especies herbáceas y el de intercepción de líneas (line-intercept) para el caso de las leñosas. Medir la cobertura es una de las técnicas más empleadas para estimar la disponibilidad de las especies vegetales, dado que permite obtener buenos resultados en general, a pesar de que no tiene en cuenta la altura, el volumen o la fitomasa de las especies. Sin embargo, hay autores que afirman que el método puede plantear limitaciones de cierta entidad (Ellis *et al.*, 1977).

Biomasa

Consiste en calcular el peso (materia seca) de la especie por unidad de superficie, para lo cual es necesario cosechar la biomasa, separar especies y secar cada fracción hasta peso constante (Leigh *et al.*, 1979; Taylor, 1983). Se trata de un proceso muy laborioso, y además, por tratarse de un método destructivo, no pueden repetirse las mediciones a lo largo del tiempo. Para evitar estos problemas, se han desarrollado otros procedimientos más rápidos para estimar la biomasa (Andrew *et al.*, 1979; Mayhew *et al.*, 1984; Robles y Passera, 1995). Hay autores (Robles y Passera, 1995; Etienne, 1996) que diferencian fitomasa total y fitomasa disponible, siendo esta última la que se encuentra al alcance de los fitófagos, que es realmente la que interesa en este tipo de estudios. Esta técnica ha sido empleada en numerosos trabajos en España, como los de Robledo *et al.* (1990); Revesado

et al. (1992); Delgado *et al.* (1995); Cano y Ruiz (1996), Martínez (1996b) o Cañellas y San Miguel (2001).

Las cuatro técnicas descritas se han empleado para el cálculo de la disponibilidad de la vegetación herbácea, pero con la leñosa la situación es más compleja porque la medición es más difícil, porque no toda la biomasa puede ser considerada como alimento y, finalmente, porque en plantas de gran tamaño es necesario tener en cuenta la accesibilidad de la biomasa para el fitófago. Atendiendo a los resultados obtenidos por Norbury y Sanson (1992), las técnicas más empleadas en los estudios de selección de dieta que revisaron fueron el cálculo de la cobertura (44% del total) y de la biomasa (42%), de lo que podría deducirse que son las que mejores resultados proporcionan. En cambio, el método de la frecuencia fue empleado sólo en un 6% de los trabajos y el de la densidad, en un 8%.

Antes finalizar este apartado, es necesario poner de manifiesto la existencia de una serie de problemas comunes a todos los métodos descritos. Unos se relacionan con la toma de datos en el campo, que han sido investigados con cierta profundidad (Holechek *et al.*, 1982; McInnis *et al.*, 1983; Norbury, 1988a). Así, por ejemplo, es evidente que la precisión de las mediciones hechas en estudios de selección de dieta de animales en libertad no es la misma que la correspondiente a pruebas de cafetería realizadas en una granja o laboratorio. Sin embargo, hay otros problemas conceptualmente más complejos que han sido ignorados o menos estudiados por los investigadores. Uno de ellos es el relacionado con la superficie potencial en la que el animal puede alimentarse. Criterios distintos pueden considerar áreas potenciales diferentes, lo que puede traducirse en resultados heterogéneos y difícilmente comparables sobre las preferencias de alimento o hábitat de una misma especie animal (Pennycuick, 1975; Priddel, 1986).

MÉTODOS DE ESTIMACIÓN DEL CONSUMO DE ESPECIES VEGETALES

La medición del consumo de plantas por los fitófagos entraña menos problemas conceptuales que la estimación de biomásas y disponibilidades. Igual que hicieron con las técnicas de medición de la disponibilidad de recursos, Norbury y Sanson (1992) revisaron las principales formas de medir el consumo. Examinaron 68 trabajos de selección de dieta realizados durante los últimos 30 años, encontrando de nuevo que se repetían los procedimientos empleados. Otras revisiones interesantes sobre el tema son las debidas a Holechek *et al.* (1982), sobre selección de dieta en rumiantes, y Cook y Stubbendieck (1986), sobre métodos de investigación en pascología.

A continuación se describen brevemente los principales métodos de estudio del consumo de plantas por los fitófagos.

Métodos de estimación ocular

Como su nombre indica, consisten en la estimación visual de ese consumo. Existen muchas variantes, como las que analizan plantas de características medias, la comparación por cajas, la comparación de parcelas antes y después del pastoreo, el análisis de los restos dejados por los fitófagos, la relación altura/peso, el conteo de tallos, la estimación del porcentaje de plantas no consumidas, el empleo de fotografías y otros.

Métodos de utilización

Miden la cantidad de vegetación extraída por los fitófagos (Short, 1986) o bien la diferencia entre la biomasa disponible en parcelas pastadas y no pastadas (Cook y Stoddart, 1953; Chippendale, 1968; McInnis *et al.*, 1983; Pitt y Schwab, 1990). En ambas técnicas se asume que todos los efectos observados sobre la vegetación se deben a la especie animal objeto de estudio, lo que no tiene por qué ser cierto. En España, Sotomayor *et al.* (1997) han estudiado las diferencias entre parcelas pastadas y no pastadas por el ganado ovino para calcular el efecto que éste produce en el matorral en Murcia. Para la cuantificación del ramoneo en especies leñosas, Bartolomé *et al.* (1992), Gallego *et al.* (1993), Etienne *et al.* (1995), Robles y Passera (1995) y Fernández-Olalla *et al.* (2006), entre otros, han empleado técnicas de establecimiento de rangos o grados de ramoneo, que suelen oscilar entre 0 y 5.

Observación del pastoreo de los fitófagos

Requiere preparación, equipo y una gran cantidad de tiempo y proporciona una información de alto interés sobre etología, pero los resultados obtenidos son imprecisos para estimar las proporciones de las plantas consumidas (Free *et al.*, 1970), especialmente cuando se centran en animales salvajes o cuando el tipo de formación vegetal no permite una observación continua y correcta de los fitófagos. Aún así, es la técnica que se empleó en el 11% de los casos estudiados por Norbury y Sanson (1992). En España han utilizado este método, con diversas especies ganaderas y en ambientes muy diferentes, Gómez *et al.* (1988), Oliván *et al.* (1994), Barroso *et al.* (1999b); Mandaluniz *et al.* (1999, 2000, 2003), Osoro *et al.* (2000, 2005), Celaya y Osoro (2002) y Martínez Jauregui (2007), entre otros.

Empleo de fístulas

Consiste en la introducción de un tubo en el esófago o rumen del animal (Heady y Torell, 1959; Krueger *et al.*, 1974; Leigh *et al.*, 1979), lo cual permite la extracción de las plantas nada más ser ingeridas desde el exterior. Es una técnica que proporciona

información muy fiable (McInnis *et al.*, 1983), pero es necesario que los animales puedan capturarse fácilmente, y evidentemente afecta a su comportamiento, lo que en la práctica limita su empleo a fitófagos domésticos. En España han utilizado este método, entre otros, Pérez Villota (1977) y Revesado *et al.* (1992), ambos con ganado ovino.

Análisis de excrementos

Es una de las técnicas más habituales en los estudios de selección de dieta, puesto que las muestras son recolectadas de forma rápida y no se molesta a los animales (Dawson y Ellis, 1979; Copley y Robinson, 1983). Además, permite el estudio de zonas mucho más amplias que el resto de técnicas, pero tiene dos problemas fundamentales. Uno de ellos deriva del tiempo transcurrido entre el consumo y la excreción, que hace que las heces no sean representativas de la dieta del animal en la zona donde fueron depositadas. El otro problema es que en ocasiones los resultados no muestran realmente la dieta del animal, puesto que no todas las plantas se digieren de igual modo (Smith y Shandruk, 1979; McInnis *et al.*, 1983). Existe otra serie de contrariedades derivadas de la manipulación de muestras en el laboratorio, de las dificultades de identificación de determinadas especies mediante este tipo de análisis, de la necesidad de tener personal especializado y de los costes del equipo y del tiempo necesario (Hansson, 1970; Griffiths *et al.*, 1974). En España han utilizado este método García-González y Montserrat (1986), Álvarez y Ramos (1991), Álvarez *et al.* (1991), Cuartas y García-González (1991) y Martínez (1988a,1992), entre otros, todos ellos con ungulados salvajes, y los primeros también con domésticos: vacas, potros y ovejas.

Análisis estomacales

Esta técnica solventa muchos de los problemas de la anterior, proporcionando estimaciones muy precisas de la dieta del animal (Ellis *et al.*, 1977; Krausman, 1978; Williams y Cameron, 1986). Sin embargo, exige la muerte del animal, lo que la restringe, en la práctica, a estudios de dieta de fitófagos salvajes y muy frecuentemente a los periodos hábiles de caza. Se trata de una técnica costosa en equipos, tiempo y personal especializado y poco precisa a la hora de estimar porcentajes de contribución de cada especie o grupo de especies al total de la materia seca ingerida. Este método ha sido ampliamente utilizado en España con ungulados silvestres: Rodríguez Berrocal (1978), Palacios *et al.* (1980), Garzón *et al.* (1982, 1983) Fandos *et al.* (1987), Rodríguez y Molera (1985), Martínez (1988b, 1993, 1996a, 1997, 1999, 2001), San Miguel *et al.* (2000) y Pradells *et al.* (2004), entre otros.

Norbury y Sanson (1992) indican que el porcentaje de los trabajos revisados por ellos que empleaba cada una de las seis técnicas anteriores fue, respectivamente: 3%, 3%,

11%, 19%, 32% y 32%. Por tanto, las técnicas más empleadas para medir el consumo en los estudios de selección de dieta son los análisis de excrementos, los estomacales y el empleo de fístulas. Sin embargo, las dos primeras, y a veces la tercera, tienen el problema común de que siempre queda una parte del alimento ingerido que no se puede identificar, dependiendo de la especie vegetal, lo cual puede afectar en mayor o menor medida a los resultados obtenidos (Griffiths y Barker, 1966; Norbury, 1988a, 1988b).

Para finalizar, señalaremos que otra técnica utilizada para estudiar la dieta de los fitófagos es la de los **n-alcanos**, que ha sido empleada en Asturias, con pastos mejorados (praderas) y naturales (herbáceos y leñosos: brezos y tojos), por Oliván y Osoro (1994) y Martínez-Jauregui (2007), entre otros.

Como conclusión a todo lo expuesto sobre los métodos utilizables para medir la disponibilidad de los recursos vegetales y el consumo de éstos por parte de los fitófagos, puede decirse que las posibilidades son muy diversas y que cada técnica tiene sus ventajas e inconvenientes. La elección de las más adecuadas en cada caso dependerá de la especie animal con la que se trabaje, del objetivo del estudio, del grado de precisión deseado, de la extensión del área de estudio y del tiempo y los equipos disponibles (Norbury y Sanson, 1992).

TIPOS DE ÍNDICES DE PREFERENCIA

Una vez medidos disponibilidad y consumo, el siguiente paso es la elección de un **índice de selección o de preferencia** que compare consumo, o utilización, con disponibilidad. Existen numerosos índices de selección, aunque muchos de ellos son modificaciones sucesivas de otros anteriores. Algunos índices fueron creados para el estudio de la dieta de carnívoros, pero casi todos pueden extenderse a fitófagos. Esta revisión trata de recoger los principales índices de selección existentes, exponerlos de forma ordenada, tal y como fueron surgiendo, y poner de manifiesto tanto sus ventajas como sus limitaciones. En ese sentido, es deseable que el índice elegido permita comparar más de dos recursos a la vez, ya que, obviamente, los animales siempre disponen de más de dos recursos. Hay autores que afirman que los índices desarrollados para dos pueden generalizarse a muchos, agrupando todos excepto uno en una misma categoría y tratando el problema como si sólo hubiera dos. Sin embargo, esa aproximación no es viable si las especies agrupadas no son igualmente preferidas. Cock (1978) sugiere tres criterios a considerar a la hora de decidir si un índice es apropiado o no. Son los siguientes:

- la escala de valores resultante, siendo preferible que alcance tanto valores positivos como negativos, y además simétricos con respecto al cero;
- que sirva para comparar más de dos recursos a la vez;

- por último, es mejor si los máximos valores que puede alcanzar para un recurso pueden darse con todas las posibles combinaciones de disponibilidad.

Los símbolos que, siguiendo a sus autores, utilizaremos en esta revisión son los siguientes:

o_i = consumo de la especie i , en términos absolutos.

$i = 1, 2, \dots, n$. Siendo n el número de especies que forman parte de la dieta.

$\sum_1^n o_i$ = total consumido. Suma de los consumos de todas las especies.

$O_i = o_i / \sum o_i$ = consumo relativo de la especie i , es decir, proporción o porcentaje que supone la especie i en la dieta.

p_i = disponibilidad de la especie i en el medio, en términos absolutos.

$\sum_1^n p_i$ = total disponible para el consumo.

$P_i = p_i / \sum p_i$ = disponibilidad relativa de la especie i .

Índice de Scott (1920)

Empleó la expresión o_i/p_i en su estudio de preferencias. En realidad, no proporciona una medida muy adecuada de ellas, puesto que no tiene en cuenta la proporción que supone la especie i con respecto al total consumido, ni cuánto supone su disponibilidad con respecto a la total. Sin embargo, fue el primer intento de cuantificar las preferencias de los animales.

Forage Ratio (FR)

Es, probablemente, el índice de selección más sencillo, porque resulta muy intuitivo. Fue propuesto por Savage (1931) y posteriormente ratificado por Williams y Marshall (1938) y Hess y Swartz (1940). La expresión del FR para la especie i , es el cociente entre su consumo relativo y su disponibilidad relativa:

$$w_i = \frac{O_i}{P_i} = \frac{o_i / \sum o_i}{p_i / \sum p_i}$$

Mediante este índice se pueden comparar a la vez todos los recursos disponibles. El rango de valores que adopta varía de cero a infinito. Si el índice toma valores inferiores a la unidad significa que la especie i es seleccionada negativamente o, lo que es lo mismo, que es rechazada. Por el contrario, si una especie es seleccionada positivamente su índice tendrá un valor superior a la unidad. Valores iguales a la unidad implican indiferencia por parte del animal hacia esa especie. Cuando una especie es tan rara que aparece en la dieta pero no ha sido encontrada durante los inventarios en el campo ($P_i = 0$), el índice toma

valor infinito para ella. Este rango de posibles valores dificulta las comparaciones entre especies y la interpretación de los resultados. Además, el máximo valor que puede llegar a alcanzar para una especie depende de las disponibilidades de todas las demás.

Larsen (1936) propuso el empleo de una expresión inversa de FR, que presenta la desventaja de que a medida que la preferencia aumenta, el valor del índice disminuye, por lo que apenas se utiliza.

Para solventar el problema derivado de la escala de valores entre cero e infinito se han sucedido en el tiempo diferentes soluciones. Jacobs (1974) demuestra que si se toman logaritmos en la ecuación inicial de FR, se pueden obtener medidas de la preferencia positivas y negativas, simétricas con respecto al cero. Kautz y Van Dyne (1978) emplean un índice cuya expresión es:

$$\ln (w_i) = \ln \left(\frac{O_i + 0,1}{P_i + 0,1} \right)$$

El término 0,1 se introduce para evitar problemas cuando w_i es cero o infinito, pero no se ha analizado si ello puede tener alguna repercusión en los resultados (Loehle y Rittenhouse, 1982).

Manly *et al.* (1993) proponen una modificación consistente en ponderar el índice para una especie por la suma de los índices de todas. El índice ponderado para la especie i es:

$$B_i = \frac{w_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

B_i toma valores comprendidos entre 0 y 1, de forma que la suma de los índices de todos los recursos es 1. Índices ponderados inferiores a $1/\text{número de recursos}$ indican rechazo, y mayores, selección positiva.

Electivity Index (E)

Este índice, creado por Ivlev (1961), es más sofisticado que el anterior, como puede comprobarse de su ecuación:

$$z_i = \frac{O_i - P_i}{O_i + P_i}$$

Su ventaja con respecto al *forage ratio* es que toma valores comprendidos entre -1 y 1 (valores negativos indican rechazo y positivos preferencia), que son más sencillos de comprender y utilizar. Por lo demás, el comportamiento de ambos índices es similar: los dos permiten comparar más de dos especies y alcanzan valores máximos que dependen de

las disponibilidades de todas las especies. El índice de Ivlev ha sido utilizado en España por Martínez (1988b, 1993), tanto con ungulados silvestres como domésticos.

Índices de Jacobs (1974)

Este autor propone dos índices, que son en realidad una modificación del *forage ratio* y otra del *electivity index*, respectivamente. Se discuten por separado porque parten de una filosofía diferente. Jacobs pone de manifiesto que tanto FR como E no dependen simplemente de la naturaleza de la preferencia, sino que además sus máximos valores dependen también de las disponibilidades de todas las especies. Esta idea ya había sido manifestada por Landerberger (1968). Para solventar ese inconveniente, Jacobs propone versiones modificadas de ambos índices, calculadas a partir de la tasa de decrecimiento de los recursos debida al consumo mediante una serie de cálculos matemáticos que son independientes de su disponibilidad. Ambos permiten comparar varias especies (recursos) a la vez.

Modificación de Jacobs para el *forage ratio*. Tiene la expresión siguiente

$$Q_i = \frac{O_i * (1 - P_i)}{P_i * (1 - O_i)}$$

Para que el índice tome valores simétricos con respecto a cero,

Jacobs sugiere el uso del logaritmo de Q_i .

Modificación de Jacobs para el *electivity index*. Esta ecuación es

$$D_i = \frac{O_i - P_i}{O_i + P_i - 2 * O_i * P_i}$$

Jacobs manifestó la conveniencia de probar ambos índices en todos los estudios que se realicen, a pesar de que a priori ninguno de los dos parece tener ventajas sobre el otro.

Índice de Krueger (1972)

Este autor considera que los índices que incluyen en su expresión las frecuencias de aparición de la especie, tanto en el pasto (fp_i) como en la dieta (fd_i), son más sensibles a cambios en las preferencias. Según él, fd_i sirve para evaluar la consistencia de la ingesta mientras que fp_i mide la distribución de la especie en el pasto. Krueger prueba cuatro índices: uno de ellos fue FR, que no tiene en cuenta las frecuencias, mientras que en los otros tres incluye tanto fp_i como fd_i y ambos a la vez. Finalmente, propone como el mejor índice el que llama RP_1 , creado por Heady y Van Dyne (1965), y cuya expresión es la siguiente:

$$RP_{ii} = \frac{O_i * fd_i}{P_i * fr_i}$$

Este índice apenas ha sido utilizado en otros trabajos sobre preferencias. Esto puede deberse a que la frecuencia de una especie en el pasto depende del tamaño y forma de la parcela de muestreo, lo que hace difícil comparar resultados de distintos lugares y realizados por diferentes equipos. Por otro lado, la frecuencia de una especie en la dieta de un fitófago depende de factores como su movilidad, visibilidad de la comida y otros (Loehle y Rittenhouse, 1982).

Índice de Murdoch (1969).

Este índice ha sido propuesto de forma independiente por varios autores, entre ellos Cain y Sheppard (1950), Kettlewell (1956) y Tinbergen (1960). Es uno de los más usados en los estudios de dieta de animales carnívoros, a pesar de presentar el inconveniente de servir para comparar solamente dos tipos de presas a la vez. Su expresión, para dos especies *i* y *j*, es:

$$C_i = \frac{r_i/n_i}{r_j/n_j} = \left(\frac{r_i}{r_j} \right) \left(\frac{n_j}{n_i} \right)$$

r_i, r_j : proporción de las especies *i* y *j* en la dieta.

n_i, n_j : proporción de las especies *i* y *j* en el medio.

Los valores que toma tienen los mismos problemas de escala que el FR: valores de 1 a infinito para selección positiva e inferiores a la unidad para rechazo.

El índice de Murdoch es similar al coeficiente de selección instantáneo propuesto por Cook (1971) y al índice conocido como tasa de supervivencia de Paulik y Robson (1969).

Índice α de Manly, Miller y Cook (1972)

También conocido como Índice α de Chesson (1978). Es el único que tiene en cuenta que la disponibilidad varía a lo largo del tiempo, puesto que, a medida que se va produciendo el consumo, van quedando cada vez menos recursos disponibles. Podrían considerarse constantes siempre que el alimento se fuera reponiendo a medida que se consume, lo cual sólo es posible en experimentos de laboratorio, o que la disponibilidad de la especie fuera tan grande y el consumo tan pequeño que los cambios pudieran obviarse. Este índice, junto con el anterior, son los más utilizados en el estudio de las dietas de animales carnívoros, aunque pueden extenderse al caso de fitófagos. Mientras que el

índice de Murdoch sólo permitía comparar dos tipos de presas, ahora puede aplicarse a tantos como se desee. Existen dos situaciones posibles a la hora de calcular este índice. Chesson (1978) describe la metodología para contemplar tanto una como otra.

Disponibilidad constante. La fórmula para calcular α para la especie i es:

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \left(\frac{1}{\sum r_j / n_j} \right)$$

r_i, r_j : proporción de las especies i y j en la dieta (i y $j = 1, 2, \dots, m$)

n_i, n_j : proporción de las especies i y j en el medio.

m : número de recursos.

Como puede observarse, este índice toma valores comprendidos entre 0 y 1, siendo la suma de todos los α para todas las especies consideradas igual a la unidad. Si $\alpha_i < 1/m$ la especie i es rechazada; análogamente si $\alpha_i > 1/m$ es preferida.

Disponibilidad variable. Este problema es mucho más complejo que el descrito en la situación anterior. La expresión a emplear para la especie i es la siguiente:

$$\alpha_i = \left(\frac{\log p_i}{\sum_{i=1}^m p_j} \right)$$

p_i, p_j : proporción de las especies i y j que quedan al final del estudio (i y $j = 1, 2, \dots, m$). Siendo

$p_i = e_i / n_i$

e_i : número de presas de la especie i que no se han comido al final del estudio.

n_i : número inicial de presas de la especie i .

Cualquier tipo de logaritmo conduce al mismo resultado final. Manly puntualiza que esta expresión da mejores resultados cuando el número de presas consumidas y el número de presas que quedan al final del experimento es superior a diez.

Índice de preferencia relativa

Johnson (1980) critica que los resultados obtenidos en un estudio de selección de dieta que emplee los índices tradicionales dependan de la cantidad de recursos que el investigador considere disponibles. Bartonek y Hickey (1969) reconocieron que su decisión de medir sólo aquellos alimentos que consideraban disponibles era subjetiva. Para solventar el problema de la inclusión o exclusión de alimentos dudosos, Johnson propone un método diferente, menos subjetivo según él, que consiste en ordenar todas

las especies consumidas desde la que lo es en menor cuantía hasta la que lo es con mayor intensidad. Se hace lo mismo para la disponibilidad. Una vez hecho eso, el índice de preferencia relativa para la especie i es el siguiente:

$$t_i = r_i - s_i$$

r_i : orden que ocupa la especie i en la ordenación de los consumos.

s_i : orden que ocupa la especie i en la ordenación de las disponibilidades.

Estos índices permiten ordenar las especies que conforman la dieta, proporcionando una clasificación de las preferencias relativas de unas con respecto a otras. La especie que tenga la diferencia t_i más pequeña será la más preferida. Según Johnson, como la disponibilidad y el consumo en la mayoría de los trabajos de campo se miden con gran inexactitud, es preferible la ordenación de disponibilidades y consumos de mayor a menor.

Índice de Rodgers y Lewis (1985) para pruebas de cafetería

Las pruebas de cafetería consisten en poner a disposición del animal una serie de alimentos en cantidades iguales, por lo que la disponibilidad deja de ser un problema, y ver cuánto consume de cada una de ellas. Norbury y Sanson (1992) ponen en duda la validez de este tipo de experimentos, puesto que considera que la elección que un animal realiza en una situación tan artificial poco tiene que ver con la que haría en la realidad cuando otros factores, como el acceso, entran en juego. Rodgers y Lewis (1985) consideran que, si al final del experimento simplemente se considera el total de cada alimento consumido, se está produciendo un error a la hora de evaluar las preferencias. Ese error deriva del hecho de que las especies más preferidas son las que se consumen al principio y las más rechazadas al final, diferencia que debe ser tenida en cuenta en los cálculos. Rodgers y Lewis consideran que la mejor forma de medir la preferencia es calcular el área bajo la curva de consumo acumulado para cada tipo de comida y después estandarizarlos, de forma que las preferencias de todos los alimentos sumen la unidad. Este tipo de curvas son las que se obtienen al representar en el eje de abscisas el tiempo que transcurre desde el comienzo del experimento y en el de ordenadas el consumo acumulado de la especie i hasta este momento, como se muestra en la Figura 3.

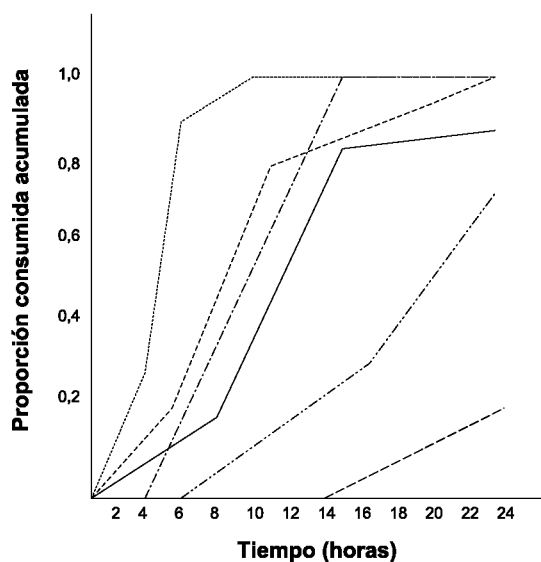


FIGURA 3

Representación de una prueba de cafetería que compara el consumo de seis tipos de alimentos durante 24 horas. Las curvas permiten ver el orden en que se produce el consumo y la tasa de consumo de cada alimento. El área bajo cada curva (poligonal) es la forma más apropiada para cuantificar la preferencia.

Figura basada en un trabajo de Rodgers y Lewis (1985).

Cafeteria test comparing the intake of six types of food for 24 hours. The curves show the relative order and the rate of intake of each food type. The area under each curve is the most appropriate way to quantify dietary preferences, according to Rodgers and Lewis (1985).

Figure based on the above mentioned article.

Para calcular las preferencias en las pruebas de cafetería también se puede emplear el índice α de Manly. No obstante, éste último no es aplicable cuando se consume el total de alguno de los alimentos (recordamos que una de las variables que consideraba era el número de presas de la especie que no se han comido al final del estudio), mientras que el índice de Rodgers sí que lo es. Este tipo de pruebas se realizan con frecuencia en estudios con animales domésticos (Cebrián, 1982; Otal *et al.*, 1991), aunque también, a veces, con silvestres, como lemingos (Rodgers y Lewis, 1985) o conejos de monte (Donald *et al.*, 2003).

ELECCIÓN Y UTILIZACIÓN DE LOS ÍNDICES DE SELECCIÓN

Una vez conocidas las preferencias de una especie animal y las disponibilidades de los alimentos vegetales presentes en un determinado medio, se puede predecir cuál será el consumo de cada uno de ellos a lo largo del tiempo. Para ello, Ellis *et al.* (1976) desarrollaron un modelo predictivo muy interesante, que fue usado también por Anway (1976), en el que la selección de dieta es tratada como un proceso dentro del ecosistema. En el modelo se tienen en cuenta cuatro elementos de partida: la disponibilidad de los recursos, las necesidades del animal, sus preferencias y si se trata de un animal selectivo o no. Las preferencias pueden calcularse mediante cualquiera de las técnicas descritas.

Volviendo a los índices de selección, como se ha podido comprobar, las posibilidades a la hora de calcular las preferencias son muchas y muy diversas, al igual que ocurría con los procedimientos para medir la disponibilidad y el consumo. ¿Qué índice es entonces el más adecuado? Por desgracia, no existe una respuesta generalizada; de hecho, las opiniones son muy dispares. En esta revisión hemos puesto de manifiesto los aspectos más relevantes de cada uno de los índices, aspectos que se pueden emplear a la hora de hacer la elección. Del mismo modo, numerosos investigadores han tratado de ahondar en esta cuestión, aunque obteniendo conclusiones muy diferentes. En 1978, Cock hace una revisión de los principales índices de preferencia existentes hasta ese momento. Según él, los mejores son el de Murdoch, la modificación de Jacobs para el *electivity index*, cuando la disponibilidad pueda considerarse constante, y el índice α de Manly, Miller y Cook, cuando la disponibilidad no sea constante. Del mismo modo, Lechowicz (1982) analiza las características de gran número de índices, entre ellos el *forage ratio*, el *electivity index* de Ivlev, los índices modificados de Jacobs y el α de Manly. Este autor identifica una serie de problemas para cada uno de los índices y concluye que la elección de uno u otro, si lo que se pretende es ordenar las especies en función de las preferencias, es relativamente poco importante, puesto que todos llevan a la misma ordenación. En su magnífico tratado sobre métodos de investigación en ecología, Krebs (1999) afirma que el *forage ratio*, el índice α de Manly y el índice de preferencias relativas parecen ser los que mejores resultados proporcionan en la mayoría de las situaciones, excepto cuando algún recurso es consumido totalmente, situación en la que recomienda el índice de Rodgers o alguno de los métodos propuestos por Manly *et al.* (1993). Estos tres ejemplos ponen de manifiesto la inexistencia de acuerdo entre los investigadores, por lo que la elección del índice a emplear en cada estudio es una decisión que debe tomarse en función de la escala valores que se desee obtener, del número de recursos considerados, de si se puede suponer que la disponibilidad no varía a medida que se produce el consumo, etc. Lo que parece estar claro es que no existe una respuesta única válida para todos los casos.

Como complemento a todo lo anterior, señalaremos que existen otras formas de aproximarse a la selección de dieta de los animales. En esta revisión nos hemos centrado en

los índices de selección, pero existen además modelos para predecir las preferencias. Son los llamados *functional response models*. Algunos de ellos fueron descritos y discutidos por Cook (1978), quien además trata brevemente métodos gráficos de predicción.

Para finalizar esta revisión, plantaremos algunas consideraciones relacionadas con la evaluación de este tipo de trabajos:

- Cada vez más autores reconocen la naturaleza jerárquica de la selección (Johnson, 1980; Herrera y Pellmyr, 2002). Esta teoría considera que la selección del alimento por parte de los animales se produce a diferentes escalas. En un primer nivel, los animales eligen la región en la que se alimentan (aquí habría que tener en cuenta las migraciones estacionales que ya mencionamos en esta revisión); en segundo lugar, eligen zonas concretas dentro de la anterior (por ejemplo, zonas de pendiente o más llanas); después seleccionan formaciones vegetales y, finalmente, eligen entre especies, entre individuos de la especie y entre partes concretas de cada uno de ellos. Por este motivo, la inclusión o exclusión de especies vegetales en un estudio de selección de dieta debe plantearse teniendo en cuenta este contexto. Esto nos lleva a pensar que deben evitarse las afirmaciones absolutas en este tipo de trabajos. Si un animal consume un 50% de una especie y ésta supone el 90% del área disponible, podría concluirse que esta especie está siendo rechazada. Sin embargo, es muy probable que el animal haya elegido esa zona porque la especie abundaba allí... Esto debería tenerse presente en todos los trabajos, pero son tantos los factores implicados en la selección y tan pequeño el conocimiento que se tiene de muchos de ellos, que resulta realmente complicado.
- Es necesario tener claro que los resultados son relativos, sirven para comparar unas especies con otras en la situación en la que realizó el estudio. En este sentido, Ivlev (1961) y Chesson (1978), cuyos índices ya han sido comentados en esta revisión, reconocieron que los valores de sus índices de preferencia sólo indican el valor relativo de un alimento comparado con otros. Como un animal elige de entre la serie de alimentos que tiene disponibles en ese momento, es más correcto hablar de preferencias relativas, puesto que si la oferta fuera diferente, la elección probablemente también lo sería. Se ha tendido a exagerar la aplicabilidad de los resultados y a extrapolarlos de unos trabajos a otros sin cautela. Cada estudio se realiza en un medio determinado, en el que hay unas especies, y para unos animales en concreto. Esto debe tenerse en cuenta a la hora de enunciar las conclusiones de cada estudio y la hora de comparar unos con otros.
- Muchos trabajos científicos relacionados con el tema de esta revisión científica proporcionan resultados cuantitativos, pero omiten las desviaciones típicas o intervalos de confianza, o no los validan mediante procedimientos estadísticos, o lo hacen sin tener en cuenta sus requisitos de aplicación (Krebs, 1999). Del mismo modo, a veces se tiende a identificar significación estadística con causalidad, y es posible que aunque los resultados obtenidos en los experimentos sean estadísticamente significativos, ello no se deba a una relación causa-efecto,

o al menos a la que el investigador contempla. Por todo ello, queremos terminar esta revisión recomendando al lector interesado la consulta del ya mencionado trabajo de Manly *et al.* (1993), que ofrece una brillante revisión del problema de la selección de recursos por parte de los animales y una discusión estadística pormenorizada de los problemas derivados de la medición de las preferencias.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDEZABAL, A.; GARIN, I.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R. 1993. Concentración de nitrógeno fecal en ungulados estivantes en los pastos supraforestales del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Pastos*, **23(1)**, 101-114.
- ALLEN, R. S.; PORTER, A. R., 1954. Effect of added ground corn on the consumption and palatability of stacked legume grass silage. *J. Dairy Sci.*, **37**, 658.
- ALVAREZ, G.; MARTINEZ, T.; MARTINEZ, E., 1991. Winter diet of Red Deer stag (*Cervus elaphus* L.) and its relationship to morphology in Central Spain. *Folia Zoologica*, **40(2)**, 117-130.
- ALVAREZ, G.; RAMOS, J., 1991. Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. Doñana *Acta Vertebrata*, **18(1)**, 63-99.
- ÁLVAREZ DE SOTOMAYOR, J.M. 1979. *Los doce libros de la agricultura*, de L.M. Columela. Traducción. NESTLÉ-AEPA. Santander (España).
- ANDERSON, F. O.; FEGER, K. H.; HUTTL, R. F.; KRAUCHI, N.; MATTSON, L.; SATLNAS, O.; SJOBERG, K., 2000. Forest ecosystem research and priorities for Europe. *For. Ecol. Manage.*, **132**, 111-119.
- ANDREW, M. H.; NOBLE, I. R.; LANGE, R. T., 1979. A non-destructive method for estimating the weight of forage on shrubs. *Aust. Rangel.*, **1**, 225-231.
- ANWAY, J. C., 1976. Mammalian consumer submodel. In: G. W. Cole (ed.) ELM: Version 2.0. Range Sci. Dep. Sci. Ser. N° 20: 137-195. Colorado State Univ., Fort Collins.
- ATSATT, P. R.; O'DOWD, D.J., 1976. Plant defense guilds. *Science*, **193**, 24-29.
- BAILEY, P. T.; MARTENSZ, P. N.; BARKER, R., 1971. The red kangaroo in north-western New South Wales. *II Food. CSIRO Wildl. Res.*, **16**, 29-39.
- BANQUERI, J.A., 1988. *Libro de Agricultura*, de Abu-Zacaria o Ibn-al Awwan. Traducción facsímil. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid (España).
- BARROSO, F.G.; ALADOS, C.L.; BOZA, J., 1995. Food selection by domestic goats in Mediterranean arid shrublands. *Journal of Arid Environments*, **31**, 205-217.
- BARROSO, F.G.; ALADOS, C.L.; BOZA, J., 1997. Influencia del régimen de precipitaciones sobre la dieta seleccionada por el caprino en zonas áridas. En: *Actas XXXVII Reunión Científica SEEP*. 515-522. Ed. SEEP (Sevilla).
- BARROSO, F.G.; MARTÍNEZ, T.; PAZ, M.T., PARRA, A. 1999a. Presencia e importancia de los taninos en especies forrajeras del Parque Natural "Cabo de Gata - Níjar". En: *Actas XXXIX RC SEEP*. 349-354. Ed. SEEP (Almería).
- BARROSO, F.G.; ROBLES, A.B., GONZÁLEZ, A. 1999b. Selección de forrajeras por el ovino en una finca del parque Natural "Cabo de Gata-Níjar". En: *Actas XXXIX Reunión Científica SEEP*. 355-360. Ed. SEEP (Almería).
- BARTOLOMÉ, J.; PLAIXATS, J.; FRANCH, J.; SELIGMAN, NG. 1998. Estimación del efecto del pastoreo sobre la producción vegetal en la Reserva de la Biosfera del Montseny: implicaciones para su gestión. En: *Actas XXXVIII RC SEEP*. 369-372. Ed. SEEP (Soria).

- BARTONEK, J. C.; HICKEY, J. J., 1969. Selective feeding by juvenile diving ducks in summer. *Auk*, **86**, 443-457.
- BAYOUMI, M. A.; SMITH, A. D., 1976. Response of big game winter range to fertilization. *J. Range Manag.*, **29**, 44-48.
- BERTEAUX, D.; CRETE, M.; HUOT, J.; MALTAIS, J.; OUELLET, J.P., 1998. Food choice by white-tailed deer in relation to protein and energy content of the diet: a field experiment. *Oecologia*, **115**, 84-92.
- BLASER, R.E.; HAMES, R.C.; BRYANT, H.T.; HARDISON, W.A.; FONTENOT, J.P.; ENGEL, R.W., 1960. The effect of selective grazing on animal output. Proc. 8th Intern. Grassl. Congr., **8**, 601-606.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1932. *Plant Sociology. A Study of Plant Communities* (Trans. G. D. Fuller and H. S. Connard: 1966). Hafner Press, New York.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1951. *Planzensoziologie*. Springer, Vienne.
- BROWN, D., 1954. *Methods of surveying and measuring vegetation*. Bull. 42. Commonwealth Bur. of Pastures and Field Crops. 223 pp. Hurley, Berks, England.
- BUSQUÉ, J.; MORA, M.J.; BEDIA, J.; FERNÁNDEZ, B., 2007. Sobrepastoreo y degradación de pastos de puerto: ¿quién?, ¿cuándo?, ¿dónde? Respuestas del modelo de simulación "Puerto". En: *Los sistemas forrajeros: entre la producción y el paisaje*. 161-166. Ed. PINTO, M. (Vitoria).
- CABALLERO, R., 1985. *Habitat y alimentación del ciervo en ambiente mediterráneo*. Monografías ICONA n1 34. Madrid.
- CACHO, C.; MUÑOZ, J.; GUIL, F.; SAN MIGUEL, A., 2003. Selección y utilización de pastos sembrados por una población de conejos de los Montes de Toledo. En: *Pastos, desarrollo y conservación*. 525-530. Ed. ROBLES, A.B.; RAMOS, M.E.; MORALES, M.C.; SIMÓN, E.; GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L.; BOZA, J. (Granada).
- CAIN, A. J.; SHEPPARD, P. M., 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity, London*, **4**, 275-294.
- CANO, E.; RUIZ, I., 1996. *Modelos de capacidad de carga para el ciervo y para la ganadería ovino-caprina en Parques Naturales de Jaén*. Dip. Provincial de Jaén. Jaén.
- CAÑELLAS, I.; SAN MIGUEL, A. 2001. Determinación de la biomasa ramoneable y la calidad bromatológica en matorrales de *Quercus coccifera* L. En: *Biodiversidad en pastos*. 679-686. Ed. S.E.E.P. y CIBIO. (Alicante).
- CEBRIÁN, M.M., 1982. Estudio del valor nutritivo en una pradera mixta: variaciones en digestibilidad e ingestión. *Pastos* **12(1)**, 119-133.
- CELAYA, R.; OLIVAN, M.; MARTÍNEZ, J.; MOCHA, M.; MARTÍNEZ, A.; GARCÍA, U.; OSORO, K. 2003. Selección de dieta de ovinos, caprinos y vacunos en pastoreo mixto sobre matorrales de brezal-tojal con praderas mejoradas. En: *Pastos, desarrollo y conservación*. 487-494. Ed. ROBLES, A.B.; RAMOS, M.E.; MORALES, M.C.; SIMÓN, E.; GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L.; BOZA, J. (Granada).
- CELAYA, R.; OSORO, K. 2002. Efecto de la proporción de ovinos y caprinos en el rebaño sobre la dinámica vegetal de brezales-tojales parcialmente mejorados. En: *Producción de pastos, forrajes y céspedes*. 537-546. Ed. CHOCARRO, C; SANTIVERI, F.; FANLO, R.; BOVET, I.; LLOVERAS, J. (Lleida).
- CHESSON, J., 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology*, **59**, 211-215.
- CHINEA, E.; BARQUÍN, E.; MARTÍN, P.; AFONSO, C.; HITA, P.; HERNÁNDEZ, E. 1998. Apetencia por caprinos de varias leguminosas arbustivas de Canarias y su análisis químico-bromatológico. Estudio preliminar. En: *Actas XXXVIII RC SEEP*. 325-328. Ed. SEEP. (Soria).

- CHIPPENDALE, G. M., 1968. The plants grazed by red kangaroos in central Australia. *Proc. Linn. Soc. NSW*, **93**, 98-111.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; GUINNESS, F. E.; ALBON, S. D., 1982. Feeding behaviour and habitat use in Red Deer. En: *Behaviour and Ecology of Two Sexes*. 219-249. Ed. G. B. Schaller. University of Chicago Press (Chicago).
- COCK, M. J.W., 1978. The assessment of preference. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 805-816.
- COOK, L. M., 1971. *Coefficients of Natural Selection*. Hutchinson, London.
- COOK, C. W.; STODDART, L.A., 1953. The quandary of utilization and preference. *J. Range. Manage.*, **6**, 329-335.
- COOK, C.W.; STUBBENDIECK, J., 1986. *Range Research: Basic Problems and Techniques*. Society for Range Management. 317 pp. Denver, Colorado (USA).
- COOPER, S.D.B.; KYRIAZAKIS, I.; ANDERSON, D.H.; OLDHAM, J.D., 1993. The effect of physiological state (late pregnancy) on the diet selection of ewes. *Anim. Prod.*, **56**, 469A.
- COPLEY, P. B.; ROBINSON, A. C., 1983. Studies on the yellow-footed wallaby diet. *Aust. Wildl. Res.*, **10**, 63-76.
- CORBETT, J.L., 1953. Grazing behaviour in New Zealand. *Brit. J. Anim. Behav.*, **1**, 67-71.
- CRAWLEY, M. J; WEINER, J., 1991. Plant size variation and vertebrate herbivory: winter wheat grazed by rabbits. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 154-172.
- CUARTAS, P; GARCÍA-GONZÁLEZ, R., 1991. Utilización de la vegetación por la cabra montés en relación a la disponibilidad vegetal y a la densidad de ungulados. En: *Actas XXXI Reunión Científica de la SEEP*. 348-352. Ed. SEEP. (Murcia).
- DAGET, P.H.; POISSONET, J., 1971. Une methode d'analyse phytologique des prairies, critères d'application. *Annales Agronomiques* **22**, 5-41.
- DANNEL, K.; BERGSTRÖM, R., 2002. Mammalian herbivory in terrestrial environments, pp: 107-131. En: *Plant-animal interaction. An evolutionary approach*. Ed. Herrera, C.M. y Pellmyr, O. Blackwell Publishing. Oxford (UK).
- DAWSON, T. J.; ELLIS, B. A., 1979. Comparison of the diets of yellow-footed rock wallabies and sympatric herbivores in western New South Wales. *Aust. Wildl. Res.*, **6**, 245-254.
- DELGADO, I.; OCHOA JARAUTA, M.J.; ALBIOL, A.; LUNA, L.; MUÑOZ, F., 1995. Descripción y evaluación de la fitomasa presente en áreas no cultivadas de la comarca de los Monegros (Aragón). *Pastos*, **XXV (1)**: 87-97.
- DONALD, A.; LÓPEZ, I.; GALINDO, P.; RETAMOS, E.C.; JORDANO, D.; FERNÁNDEZ, J.; VILLAR, R. 2003. Selección de herbáceas de Doñana por conejos: experimentos de cafetería. En: *Pastos, desarrollo y conservación*. 519-524. Ed. ROBLES, A.B.; RAMOS, M.E.; MORALES, M.C.; SIMÓN, E.; GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L.; BOZA, J. Granada.
- EIBERLE, K.; BUCHER, H., 1989. Interdependence between browsing of different tree species in a selection forest region. *Z. Jagdwiss.*, **35**, 235-244.
- ELLIS, B. A.; RUSSELL, E. M.; DAWSON, T. J.; HARRPO, C. J. F., 1977. Seasonal changes in diet preferences of free-ranging red kangaroos, uros and sheep in western New South Wales. *Aust. Wildl. Res.*, **4**, 127-144.
- ELLIS, J. E.; WIENS, C. F.; RODELL, C. F.; ANWAY, J. C., 1976. A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. *Journal of Theoretical Biology*, **60**, 93-108.

- ETIÈNNE, M., 1996. Browse impact in silvopastoral systems participating in fire prevention in the French Mediterranean region. En: *Western European Silvopastoral Systems*. Ed. M. ETIÈNNE. INRA. Avignon.
- ETIÈNNE, M.; DERZKO, M.; RIGOLOTT, E., 1995. Impact du pâturage sur les arbustes dans des aménagements sylvopastoraux à l'objectif de prévention des incendies. *Options Méditerranéennes*, **12**, 217-220.
- FA, J.E.; SHARPLES, C.M.; BELL, D.J., 1999. Habitat correlates of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) distribution after the spread of RVHD in Cadiz Province, Spain. *Journal of Zoology (London)*, **249**, 83-96.
- FANDOS, P.; MARTINEZ, T.; PALACIOS, F., 1987. Alimentación del corzo (*Capreolus capreolus* L.) en España. *Ecología*, **1**, 161-186.
- FERNÁNDEZ-OLALLA, M.; MUÑOZ-IGUALADA, J.; MARTÍNEZ-JAÚREGUI, M.; RODRÍGUEZ-VIGAL, C.; SAN MIGUEL-AYANZ, A., 2006. Selección de especies y efecto del ciervo (*Cervus elaphus* L.) sobre arbustados y matorrales de los Montes de Toledo, España central. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, **15** (3), 329-338.
- FISHER, D.S., 1997. Modeling ruminant feed intake with protein, chemostatic, and distention feedbacks. *J. Anim. Sci.*, **74**, 3076-3081.
- FREE, J. C.; HANSEN, R. M.; SIMS, P. L., 1970. Estimating dry weights of foodplants in faeces of herbivores. *J. Range. Manage.*, **23**, 300-302.
- GALEF, B. G.; JR; GIRALDEAU, L. A., 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, **61**, 3-15.
- GALLEGO, J.A.; MEGÍAS, M.D.; MARTÍNEZ, A.; OLIVER, P.; SÁNCHEZ, M., 1993. Incidencia de los herbívoros en el estrato leñoso del parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y las Villas. En: *Actas XXXIII Reunión Científica de la SEEP*. 571-576. Ed. SEEP. (Ciudad Real).
- GARCÍA, R.; CUARTAS, P., 1992. Food habits of *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus* and *Dama dama* in the Cazorla Sierra (Spain). *Mammalia*, **56**(2), 195-202.
- GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; MONTSERRAT, P. 1986. Determinación de la dieta de ungulados estivantes en los pastos supraforestales del Pirineo occidental. En: *Actas XXVI RC SEEP*. 119-134. Ed. SEEP. (Oviedo).
- GARÍN, I.; AZORIN, J.; ALDEZABAL, A.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R. 1996. Implicaciones nutritivas del contenido en taninos de varias especies leñosas. En: *Actas XXXVI Reunión Científica de la SEEP*. 293-298. Ed. SEEP. (Logroño).
- GARIN, I.; ALDEZABAL, A.; GARCÍA-GONZÁLEZ, R.; AIHARTZA, J. R., 2001. Composición y calidad de la dieta del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en el norte de la península ibérica. *Animal Biodiversity and Conservation*, **24** (1), 53-63.
- GARZON, P.; PALACIOS, F.; IBAÑEZ, C., 1982. Primeros datos sobre la alimentación del jabalí (*Sus scrofa baeticus* Thomas, 1912) en el Parque Nacional de Doñana. En: *Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*. 466-475. (Cáceres).
- GARZON, P.; PALACIOS, F.; CUESTA, L., 1983. *Estudio de la alimentación del jabalí (Sus scrofa castilianus) en el Sistema Ibérico Noroccidental y su entorno*. Doc. no publicado. Unidad de Zoología Aplicada del ICONA. Madrid.
- GIBSON, E.L.; BOOTH, D.A., 1986. Acquired protein appetite in rats: dependence on a protein-specific need state. *Experientia*, **42**, 1003-1004.
- GIBSON, E.L.; BOOTH, D.A., 1989. Dependence of carbohydrate conditioned flavor preference on internal state in rats. *Learn. Motiv.*, **20**, 36-47.

- GIETZEN, D.W., 2000. Amino acid recognition in the central nervous system. En: *Neural and Metabolic Control of Macronutrient Intake*. 339–357. Ed. BERTHOUD, H.R., SEELEY, R.J. CRC Press, New York, NY.
- GÓMEZ, A.G.; SÁNCHEZ, M.; PEINADO, E.; MATA, C.; DOMENECH, V.; MENGÍA, D., 1988-1989. Consumo de jaras (*Cistus* sp.) por ganado caprino lechero en régimen semiextensivo. *Pastos* **18-19** (1-2), 29-43.
- GÓMEZ SAL, A., 1982. *Estructura ecológica de los pastos de monte turolenses. Análisis de las relaciones entre los factores del medio y la vegetación en un territorio de vocación ganadera*. Tesis Doctoral. Univ. Complutense. Madrid.
- GONZALEZ-HERNANDEZ, M. P.; SILVA-PANDO, F. J., 1999. Nutritional attributes of understory plants known as components of deer diets. *Journal of Range Manage.*, **52**, 132-138.
- GONZÁLEZ, L.M.; SAN MIGUEL, A. 2004. *Manual de buenas prácticas de gestión para fincas de monte mediterráneo de la red Natura 2000*. D.G. Biodiversidad. Ministerio Medio Ambiente. Madrid.
- GONZÁLEZ-VÁZQUEZ, E. 1921. *Alimentación de la ganadería y los pastizales españoles*. Librería de Cuesta. 442 pp. Madrid.
- GREIG-SMITH, P., 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, London.
- GRIFFITHS, M.; BARKER, R., 1966. The plants eaten by sheep and by kangaroos grazing together in a paddock in south-western Queensland. *CSIRO Wildl. Res.*, **11**, 145-167.
- GRIFFITHS, M.; BARKER, R.; MACLEAN, L., 1974. Further observations on the plants eaten by kangaroos and sheep kangaroos grazing together in a paddock in south-western Queensland. *Aust. Wildl. Res.*, **1**, 27-43.
- GROOT-BRUIINDERINK, G. W. T. A.; HAZEBROEK, E., 1995. Ingestion and diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954 till 1992. *Mammalia*, **59**, 187–195.
- HALFORD, D. A.; BELL, D. T.; LONGERAGAN, W. A., 1984. Diet of the western grey kangaroo in a mixed-pasture-woodland habitat of Western Australia. *J. Roy. Soc. WA*, **66**, 119-128.
- HALLS, L. K., 1985. What do deer eat and why. *Wildlife Management Handbook*, **2**, 11-17.
- HANSSON, L., 1970. Methods of morphological diet micro-analysis in rodents. *Oikos*, **21**, 255-266.
- HARDISON, W.A.; REID, J.T.; MARTIN, C.M.; WOOLFOLK, P.G., 1954. Degree of herbage selection by grazing cattle. *J. Dairy Sci.*, **37**, 89-102.
- HARTLEY, S. E.; IASON, G. R.; DUNCAN, A. J.; HITCHCOCK, D., 1997. Feeding behaviour of red deer offered Sitka spruce saplings grown under different light and nutrient regimes. *Functional Ecology*, **11**, 348-347.
- HEADY, H. F., 1964. Palatability of Herbage and Animal Preference. *J. Range Manage.*, **17**, 76-82.
- HEADY, H.F., 1975. *Rangeland Management*. MacGraw Hill. 459 pp. New York.
- HEADY, H. F.; TORELL, D. T., 1959. Forage preferences exhibited by sheep with esophageal fistulas. *J. Range Manage.*, **12**, 28-34.
- HEADY, H. F.; VAN DYNE, G. M., 1965. Botanical composition of sheep and cattle diets on a mature annual range. *Hilgardia*, **36**, 465- 492.
- HEROLDOVÁ, M., 1993. The food of red deer (*Cervus elaphus*) in a part of the Krusné Hory Mountains affected by emission. *Folia Zoologica*, **42**, 381–382.
- HERRERA, C. M.; PELLMYR, O., 2002. *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford.

- HESS, A. D.; SWARTZ, A., 1940. The forage ratio in determining the food grade of streams. *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, **5**, 162-164.
- HODKINSON, I.D.; HUGHES, M.K., 1993. *La fitofagia en los insectos*. Ed Oikos-Tau. 99 pp. Vilasar de Mar (Barcelona)..
- HOLECHEK, J. L.; VAVRA, M.; PIEPER, R. D., 1982. Botanical composition determination of range herbivore diets: a review. *J. Range. Manag.*, **35**, 309-315.
- HOMOLKA, M., 1995. The diet of *Cervus elaphus* and *Capreolus capreolus* in deforested areas of the Moravskolezské Beskydy Mountains. *Folia Zoologica*, **44**, 227-236.
- HOOPER, J.F., 1960. *Influence of soils and deer browsing on vegetation following logging redwood-Douglas fir*. M.S. Thesis, Univ. of Calif., Berkeley.
- IVINS, J.D., 1952. The relative palatability. *J. Br. Grassl. Soc.*, **7**, 43-54.
- IVLEV, V.S., 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven.
- JACOBS, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, **14**, 413-417.
- JOHNSON, D. H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61**, 65-71.
- JOHNSTONE-WALLACE, D.C.; KENNEDY, K., 1944. Grazing magement practices and their relationship to the behaviour and grazing habits of cattle. *J. Agr. Sci.*, **34**, 190-197.
- KAUTZ, J. E.; VAN DYNE, G. M., 1978. Comparative analyses of diets of bison, cattle, sheep and pronghorn antelope on shortgrass prairie in northestern Colorado. 1st Int. Rangeland Congr. 438-443. Ed. SOC. RANGE MANAGE.
- KETTLEWELL, H. B. D., 1956. Further selection experiments of industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity, London*, **10**, 287-301.
- KRAUSMAN, P. R., 1978. Forage relationships between two deer species in Big Bend National Park, Texas. *J. Wildl. Manag.*, **42**, 101-107.
- KREBS, C. J., 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman Inc Eds. Menlo Park, CA (USA).
- KRUEGER, W. C., 1972. Evaluating animal forage preference. *J. Range. Manage.*, **25**, 471-475.
- KRUEGER, W. C.; LAYCOCK, W. A.; PRICE, D. A., 1974. Relationships of taste, smell, sight and touch to forage selection. *J. Wildl. Manag.*, **27**,: 258-262.
- KYRIAZAKIS, I., OLDHAM, J.D., 1993. Diet selection in sheep: the ability of growing lambs to select a diet that meets their crude protein (nitrogen×6.25) requirements. *Br. J. Nutr.*, **69**, 617-629.
- LANDENBERGER, D. E., 1968. Studies on selective feeding in the pacific starfish *Pisaster* in southern California. *Ecology*, **49**, 1062-1075.
- LARSEN, K., 1936. The distribution of the invertebrates in the Dybso Fjord, their biology and their importance as fish food. *Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture*, **41**, 3-35.
- LASKA, M., 2002. Gustatory responsiveness to food-associated saccharides in European rabbits, *Oryctolagus cuniculus*. *Physiology & Behavior*, **76**, 335-341.
- LAWLER, I. R.; FOLEY, W. J.; PASS, D. M.; HANDASYDE, K., 1998. Intraspecific variation in *Eucalyptus* secondary metabolites determines food intake by folivorous marsupials. *Oecologia*, **116**, 160-169.
- LEACH, H.R., 1961. Food habits of the Great Basin deer herds of California. *Fish and Game*, **42**, 243-308.

- LECHNER-DOLL, M. HUME, I.D.; HOFMANN, R.R. 1995. Comparison of herbivores forage selection and digestion. En: *Recent developments in the nutrition of herbivores*. 231-248. Ed. M. JOURNET; E. GRENET; M.H. FARCE; M.THERIEZ; C. DEMARQUILLY. INRA. (París).
- LECHOWICZ, M. J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia*, **52**, 22-30.
- LEIGH, J.H., 1961. The relative palatability of various varieties of weeping love grass (*Eragrostis curvula*). *J. Br. Grassl. Soc.*, **16**, 135-140.
- LEIGH, J. H.; WILSON, A. D.; MULHAM, W. E., 1979. A study of sheep grazing a belah-rosewood shrub woodland in western New South Wales. *Aust. J. Agric. Res.*, **3**, 1223-1236.
- LINDLÖF, B; LINDSTRÖM, E; PEHRSON, A., 1974. Nutrient content in relation to food preferred by Mountain Hare. *Journal of Wildl. Manage.*, **38(4)**, 875-879.
- LOEHLE, C.; RITTENHOUSE, L. R., 1982. An analysis of forage preference indices. *J. Range Manage.*, **35(3)**, 316-319.
- LONGHURST, W. M.; CONNOLLY, G. E.; BROWNING, B. M.; GASTON, E. O., 1979. Food interrelationship of deer and sheep in parts of Mendocino and Lake Counties, California. *Hilgardia*, **47**, 191-247.
- MANDALUNIZ, N.; ALDEZABAL, A.; OREGUI, L.M., 1999. Estrategia alimentaria del ganado vacuno en régimen extensivo en pastos de montaña. En: *Actas XXXIX Reunión Científica de la SEEP*. 413-418. Ed. SEEP. (Almería).
- MANDALUNIZ, N.; ALDEZABAL, A.; OREGUI, L.M., 2000. Comparación interanual de la estrategia alimentaria del ganado vacuno en pastos comunales del Macizo de Gorbea (Bizkaia). En: *Actas III Reunión Ibérica de Pastos y Forrajes*. 571-578. SEEP_Xunta de Galicia. (La Coruña-Bragança-Lugo).
- MANDALUNIZ, N.; ALDEZABAL, A.; OREGUI, L.M., 2003. Calidad nutritiva de los recursos pastables de las áreas de uso ganadero del parque Natural de Gorbea. En: *Pastos, desarrollo y conservación*. 237-241. Ed. ROBLES, A.B.; RAMOS, M.E.; MORALES, M.C.; SIMÓN, E.; GONZÁLEZ, J.L., BOZA, J. Junta de Andalucía-SEEP. (Granada).
- MANLY, B. J. F.; MILLER, P.; COOK, L. M., 1972. Analysis of a selective predation experiment. *American Naturalist*, **106**, 719-736.
- MANLY, B.J.F.; MCDONALD, L.L.; THOMAS, D.L., 1993. *Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies*. Chapman and Hall. London.
- MARTÍNEZ, T., 1988a. Utilisation de l'analyse micrographique des féces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia*, **52**, 465-473.
- MARTÍNEZ, T., 1988b. Comparación de los hábitos alimentarios de la cabra montés y de la oveja en la zona alpina de Sierra Nevada. *Arch. Zoot.*, **37**, 39-49.
- MARTÍNEZ, T., 1992. *Estrategia alimentaria de la cabra montés (Capra pirenaica) y sus relaciones tróficas con los ungulados silvestres y domésticos en Sierra Nevada, Sierra de Gredos y Sierra de Cazorla*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- MARTÍNEZ, T., 1993. Interés forrajero y aprovechamiento por los ungulados silvestres y domésticos de diferentes especies leñosas de los ecosistemas mediterráneos. En: *Actas XXXIII Reunión Científica SEEP*. 527-535. Ed. SEEP. (Ciudad Real).
- MARTÍNEZ, T., 1996a. Estrategia alimentaria del ciervo (*Cervus elaphus*) en la Sierra de Cazorla. En: *Actas XXXVI Reunión Científica SEEP*. 319-322. Ed. SEEP. (Logroño).
- MARTÍNEZ, T., 1996b. Selección de dieta por la oveja durante el periodo estival en Sierra Nevada. *Pastos*, **XXVI (1)**, 89-100.
- MARTÍNEZ, T., 1997. Dieta estacional de la cabra montés (*Capra pirenaica* Schinz) en dos zonas de diferente altitud en la Sierra de Cazorla. *Actas XXXVII Reunión Científica SEEP*. 433-440. Ed. SEEP. (Sevilla).

- MARTÍNEZ, T., 1999. Dieta del muflón (*Ovis musimon*) en invierno, primavera y por sexos en el Parque Natural Cazorla-Segura y Las Villas. En: *Actas XXXIX RC SEEP*. 427-434. Ed. SEEP. (Almería).
- MARTÍNEZ, T., 2000. Estudio y comparación de la dieta estacional de la cabra montés en las vertientes norte y sur de la Sierra de Gredos. En: *Actas III Reunión Ibérica de Pastos y Forrajes*. 743-748. Ed. SEEP-SPPE. (La Coruña-Bragança-Lugo).
- MARTÍNEZ, T., 2001. Dieta del gamo (*Dama dama*) en el sudeste español. En: *Biodiversidad en pastos*. 687-692. Ed. CIBIO-SEEP. (Alicante).
- MARTÍNEZ, T., 2003. Relaciones tróficas y selección de recursos por el muflón (*Ovis musimon*) y el gamo (*Dama dama*) en la Sierra de Cazorla. En: *Pastos, desarrollo y conservación*. 513-518. Ed. ROBLES, A.B.; RAMOS, M.E.; MORALES, M.C.; SIMÓN, E.; GONZÁLEZ REBOLLAR, J.L.; BOZA, J. (Granada).
- MARTÍNEZ, T., 2004. Comparación estacional de los hábitos alimentarios de la cabra montés en el sudeste de España. En: *Pastos y ganadería extensiva*. 733-738. Ed. GARCÍA-CRIADO, B.; GARCÍA CIUDAD, A.; VÁZQUEZ DE ALDANA, B.; ZABALGOGEAZCOA, I. (Salamanca).
- MARTÍNEZ, T.; BARROSO, F.G.; PAZ, M.T.; PARRA, A., 1999. Comparación del contenido en taninos de la sarguilla (*Periploca laevigata*) sometida a dos niveles de ramoneo en el Parque Natural "Cabo de Gata - Níjar". En: *Actas XXXIX RC SEEP. Almería*. 435-440. Ed. SEEP. (Almería).
- MARTÍNEZ JÁUREGUI, B., 2007. *Pastoreo de brezales-tojales por pequeños rumiantes: efectos de la quema, especie animal, raza y carga sobre la fauna y flora*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo. Oviedo.
- MAYHEW, P. W.; BURNS, M. D.; HOUSTON, D. C., 1984. An inexpensive and simple spectrophotometer for measuring grass biomass in the field. *Oikos*, **43**, 62-67.
- McARTHUR, C.; HAGERMAN, A.E.; ROBBINS, C.T., 1991. Physiological strategies of mammalian herbivores against plant defences. En: *Plant defenses against mammalian herbivory*. 103-114. Ed. PALO, R.T.; ROBBINS, C.T. (Eds.). CRC Press. Boca Ratón, FL. (U.S.A).
- McARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603-609.
- McNAUGHTON, S.J., 1979. Grassland-herbivore dynamic. En: *Serengeti. Dynamics of an Ecosystem*. 46-81. Ed. SINCLAIR, A.R.E.; NORTON-GRIFFITHS, M. The University of Chicago Press. (Chicago).
- McINNIS, M. L.; VAVRA, M.; KRUEGER, W. C., 1983. A comparison of four methods used to determine the diets of large herbivores. *J. Wildl. Manag.*, **36**, 302-306.
- MILLER, G. R.; WATSON, A., 1974. Some effect of fire on vertebrate herbivores in the Scottish Highlands. *Proc. Annual Tall Timber fire Ecol. Conf.*, **13**, 39-64.
- MOORE, H.I., 1949. *The science and practice of grassland farming*. Thomas Nelson and Sons Ltd. 166 pp. London.
- MURDOCH, W. W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*, **42**, 25-50.
- NICHOL, A. 1938. Experimental feeding of deer. *Ariz. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.*, **75**, 39pp.
- NORBURY, G. L., 1988a. A comparison of stomach and faecal samples for diet analysis of grey kangaroos. *Aust. Wildl. Res.*, **15**, 249-255.
- NORBURY, G. L., 1988b. Microscopic analysis of herbivore diets: a problem and a solution. *Aust. Wildl. Res.*, **15**, 51-57.
- NORBURY, G.L.; SANSON, G.D., 1992. Problems measuring diet selection of terrestrial mammalian herbivores. *Australian Journal of Ecology*, **17**, 1-7.

- OLIVÁN, M.C.; OSORO, K., 1994. Posibilidades de la técnica de los n-alcanos en la estimación de la ingestión, digestibilidad y composición de la dieta de rumiantes en pastoreo. En: *Actas XXXIV Reunión Científica SEEP*, 391-396. Ed. SEEP. (Santander).
- OLIVÁN, M.C.; OSORO, K.; CELAYA, R., 1994. Ingestión y selección de dieta de vacuno en pastos de montaña constituidos por comunidades de *Agrostis – Festuca – Nardus* y *Calluna*. En: *Actas XXIV RC SEEP*, 379-384. Ed. SEEP. (Santander).
- OSORO, K.; CELAYA, R.; MARTÍNEZ, A.; ZORITA, E., 2000. Pastoreo de las comunidades vegetales de montaña por rumiantes domésticos: producción animal y dinámica vegetal. *Pastos*, **XXX(1)**, 3-50.
- OSORO, K.; MARTÍNEZ, A.; OLIVÁN, M.; GARCÍA, U., CELAYA, R., 2005. Manejo de herbívoros domésticos para la biodiversificación y el desarrollo rural sostenible. En: *Producciones agroganaderas: Gestión eficiente y conservación del medio natural*. 45-72. Ed. OSORO, K; ARGUMENTERÍA, A.; LARRACELETA, A. (Gijón).
- OTAL, J., CORREAL, E.; BELMONTE, C., 1991. Variaciones estacionales de la palatabilidad y consumo por el ganado ovino de diversos arbustos forrajeros preseleccionados en el SE español. *Actas XXXI Reunión Científica SEEP*. 353-357. Ed. SEEP. (Murcia).
- PALACIOS, F.; MARTINEZ, T.; GARZON, P., 1980. Datos sobre la ecología alimentaria del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*) y el gamo (*Dama dama*) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. En: *Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*. 444-454. (Cáceres).
- PALACIOS, F.; MARTÍNEZ, T.; GARZON-HEYDT, P., 1989. Data in the autumn diet of the red deer in the Montes de Toledo (Central Spain). *Doñana Acta Vertebrata*, **16**, 157-163.
- PALO, R.T.; ROBBINS, C.T., 1991. *Plant defenses against mammalian herbivory*. CRC Press. Boca Ratón, FL (U.S.A).
- PAULIK, G. J.; ROBSON, D. S., 1969. Statistical calculations for change-in-ratio estimators of population parameters. *J. Wildl. Manag.*, **33**, 1-27.
- PEDROLI, B.; DOORN, A. van; BLUST, G.; PARACCHINI, M.L.; WASCHER, D.; BUNCE, F., 2007. *Europe's Living Landscapes*. KNNV Publishing. Wageningen.
- PENNYCUICK, I., 1975. Movements of the migratory wildebeest population in the Serengeti area between 1960 and 1973. *East. Afr. Wildl. J.*, **13**, 65-87.
- PÉREZ, C.; ACKROFF, K.; SCLAFANI, A., 1996. Carbohydrate- and protein-conditioned flavor preferences: effects of nutrient preloads. *Phys. Behav.*, **59**, 467-474.
- PEREZ-CARRAL, C.; SAN MIGUEL, A.; CAÑELLAS, I., 1995. Gestión silvopastoral de una finca cinegética en los Montes de Toledo. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, **1**, 259-270
- PÉREZ VILLOTA, C.J., 1977. Selección de dieta de ovino en pastoreo. Praderas de alfalfa y Phalaris. *Pastos*, **7(2)**, 259-269.
- PETRIDES, J.A., 1975. Principal foods versus preferred foods and their relations to stocking rate and range condition. *Biol. Conserv.*, **7**, 161-169.
- PFISTER, C. A.; HAY, M. E., 1988. Associational plant refuges: convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanisms. *Oecologia*, **77**, 118-129.
- PICARD, J. F.; CABURET, A.; OLEFFE, P., 1985. Etude du régime alimentaire automnal et hivernal du cerf et du chevreuil par l'analyse des contenus stomacaux. En : *17th Congress of the International Union of Game Biologists*. 439-446. Ed. S. A. DE CROMBRUGGHE (Brussels).
- PICARD, J. F. & GEGOUT, J. C., 1992. L'alimentation du cerf (*Cervus elaphus*) en hiver dans une forêt feuillue de plaine. *Gibier Faune Sauvage*, **9**, 127-136.

- PITT, M.D.; SCHWAB, F.E. 1990. Assessment of a double-sampling technique for estimating browse biomass. *Journal of Wildlife Management*, **54(2)**, 342-348.
- PRADELLS, E.; DONAT, P.; MARTÍNEZ, F.J. 2004. Dieta otoñal del muflón de Córcega (*Ovis ammon musimon*) en la Reserva Nacional de caza "Muela de Cortés" (Valencia). En: *Pastos y Ganadería extensiva*. 129-132. Ed. GARCÍA-CRIADO, B.; GARCÍA CIUDAD, A.; VÁZQUEZ DE ALDANA, B.; ZABALGOGEAZCOA, I. (Salamanca).
- PRICE, P.W., 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. En: *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. 3-25. Ed. HERRRERA, C.; PELLMYR, O. Blackwell Publishing, Oxford (UK).
- PRIDDEL, D., 1986. The diurnal and seasonal patterns of grazing of the red kangaroo and the grey kangaroo. *Aust. Wildl. Res.*, **13**, 113-120.
- PROVENZA, F.D., 2003. Twenty-five years of paradox in plant-herbivore interactions and "sustainable" grazing management. *Rangelands*, **25**, 4-15
- PROVENZA, F. D.; VILLALBA, J. J.; DZIBA, L. E.; ATWOOD, S. B.; BANNER, R. E., 2003. Linking herbivore experience, varied diets and plant biochemical diversity. *Small ruminant research*, **49**, 257-274.
- RAMIREZ, I., 1997. Intra-gastric carbohydrate exerts both intake-stimulating and intake-suppressing effects. *Behav. Neurosci.*, **111**, 612-622.
- REVESADO, P.R.; MANTECÓN, A.R.; GONZÁLEZ, J.S.; RAMOS, G.; FRUTOS, P., 1992. Efecto del tipo de pasto sobre la evolución de la intensidad de selección ejercida sobre el mismo por dos razas ovinas. En: *Actas XXXII RC SEEP*. 321-325. Ed. SEEP. (Pamplona).
- RIGUEIRO, A., 2000. Sistemas silvopastorales en la Iberia Atlántica. En: *Actas III Reunión Ibérica de Pastos y Forrajes*. 649-658. Ed. SEEP-SPPF. (La Coruña-Bragança-Lugo).
- RÍO, V. del; CASTELLÁ, E.; MILÁN, J.L.; SEISDEDOS, M.T.; CRUZA, L., 1991. Evolución estacional de nutrientes en la vegetación leñosa de la dehesa "El Borril". Toledo. En: *Actas XXXI Reunión Científica SEEP*. 399-404. Ed. SEEP. (Murcia).
- RIOS, S.; CORREAL, E.; ROBLEDO, A. 1990. Palatability of the main fodder and pasture species present in SE Spain: I Woody species (trees and shrubs). En: *Proc. XIVth Int. Grassland Congress, 1*. 1531-1532. (Montpellier).
- ROBLEDO, A.; RIOS, S., CORREAL, E. 1990. Estimación de biomasa en los matorrales de albaida (*Anthyllis cytisoides*) del sureste de España. *Pastos*, **20-21(1-2)**, 107-129.
- ROBLES, A. B.; PASSERA, C. B., 1995. Native forage shrubs species in south-eastern Spain: forage species, forage phytomass, nutritive value and carrying capacity. *Journal of arid environments*, **30**, 191-196.
- RODGERS, A. R.; LEWIS, M. C., 1985. Diet selection in Arctic lemmings: food preferences. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 1161-1173.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J., 1978. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. I. Estudio de la dieta del ciervo. *Arch. Zoot.*, **27**, 73-82.
- RODRÍGUEZ BERROCAL, J.; MOLERA, M., 1985. Aprovechamiento de recursos alimenticios naturales: Contribución al estudio de la dieta del gamo (*Dama dama*) y del muflón (*Ovis musimon*) en el área ecológica de la Sierra de Cazorla. *Arch. Zoot.*, **27 (107)**, 243-255.
- ROSENTHAL, G.A.; JANZEN, D.H. (Eds.), 1979. *Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites*. 700 pp. Academic Press. New York.
- SAMPSON, A.W., 1952. Range management principles and practices. New York, Wiley.

- SAN ANDRÉS, M.I.; JURADO, R.; BALLESTEROS, E., 2000. *Toxicología animal originada por plantas (Flora silvestre española)*. Editorial Complutense. Madrid.
- SAN MIGUEL, A., 2001. *Pastos naturales españoles*. Fundación Conde del Valle de Salazar– Mundi-Prensa. Madrid.
- SAN MIGUEL, A.; SANZ, F.; PEREZ-CARRAL, C.; CAÑELLAS, I., 1995. Gestión de pastizales para la caza mayor en los montes de Toledo (España central). I: Problemática y posibles soluciones. En: *Actas XXXV Reunión Científica SEEP*. 119-124. Ed. SEEP. (Tenerife).
- SAN MIGUEL, A.; RODRÍGUEZ VIGAL, C.; SANZ, V., 1996. Ordenación del monte mediterráneo para la caza mayor. *Ecosistemas*, **16**, 7-13.
- SAN MIGUEL, A.; SANZ, F.; PEREZ-CARRAL, C.; ROIG, S., 1997. Gestión de recursos alimenticios para la caza mayor en los montes de Toledo. *Pastos*, **XXVI**, 39-59.
- SAN MIGUEL, A.; PÉREZ-CARRAL, C.; ROIG, S., 1999. Deer and traditional agrosilvopastoral systems of Mediterranean Spain. A new problem of sustainability for a new concept of land use. *Options Méditerranéennes*, **39**, 261-264.
- SAN MIGUEL, A.; ROIG, S.; GONZÁLEZ, S., 2000. Efecto de mejoras pastorales sobre la dieta de una población de ciervos (*Cervus elaphus L.*) de los Montes de Toledo. En: *Actas de la III Reunión Ibérica de Pastos y Forrajes*. 749-754. Ed. S.E.E.P.-S.P.P.F. (La Coruña-Bragança-Lugo).
- SAVAGE, R. E., 1931. The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigation. Ministry of Agriculture, Food and Fisheries. Series*, **2**, **12**, 1-88.
- SCLAFANI, A., 2000. Macronutrient-conditioned flavor preferences. En: *Neural and Metabolic Control of Macronutrient Intake*. 93–106. Ed. BERTHOUD, H.J., SEELEY, R.J. CRC Press, New York.
- SCOTT, A., 1920. Food of Port Erin Mackerel in 1919. *Report of the Lancashire Sea-Fisheries Laboratories*, **28**.
- SHORT, J., 1986. The effect of pasture availability on food intake species selection and grazing behaviour of kangaroos. *J. Appl. Ecol.*, **23**, 559-571.
- SIMPSON, S.J.; RAUBENHEIMER, D., 1993. A multi-level analysis of feeding behavior: the geometry of nutritional decisions. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, **342**, 381–402.
- SIMPSON, S.J.; RAUBENHEIMER, D., 1999. Assessing nutritional complexity: a geometrical approach. *Proc. Nutr. Soc.*, **58**, 779–789.
- SMITH, A. D.; SHANDRUK, L. J., 1979. Comparison of faecal, rumen and utilization methods for ascertaining Pronghorn diets. *J. Range Manag.*, **32**, 275-279.
- SOC. AM. FORESTERS, 1958. *Forestry terminology: A glossary of technical terms used in forestry*. 3rd Ed. 97 pp. Washington D. C.
- SORIGUER, R.C.; FANDOS, P.; BERNALDEZ, E.; DELIBES, J.R., 1994. *El ciervo en Andalucía*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- SOTOMAYOR, J.A. FERNÁNDEZ, S.; OLIVER, P.; LAFUENTE, A.; CARRIZOSA, J.A.; FALAGAN, A.; MANTECÓN, R., 1997. Notas sobre el efecto del pastoreo con ovino en un matorral mediterráneo del Parque Natural de Sierra Espuña (Murcia). En: *Actas XXXVII Reunión Científica SEEP*. 507-513. Ed. SEEP. (Sevilla).
- STAINES, B. W.; CRISP, J. M.; PARISH, T., 1982. Differences in the quality of food eaten by Red Deer stags and hinds in winter. *Journal of Applied Ecology*, **19**, 65-77.
- STODDART, I.A.; SMITH, A.D., 1955. *Range management*. New York, McGrawHill.

- TAYLOR, R. J., 1983. The diet of eastern grey kangaroo and wallaroo in areas of improved and native pasture in the New England Tablelands. *Aust. Wildl. Res.*, **10**, 203-211.
- TERRADAS, J., 2001. *Ecología de la vegetación*. Ed. Omega. 703 pp. Barcelona.
- TINBERGEN, L., 1960. The natural control of insects in pine woods. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives neerlandaises de Zoologie*, **13**: 265-344.
- TOTHILL, J.C., 1978. Measuring botanical composition of grasslands. En: *Measurement of Grassland Vegetation and Animal Production*. Ed. COMM. BUR. PAST. FIELD CROPS, Hurley, Berks. Bull, **52**.
- VAN VREEDE, G.; BRADLEY, L.C.; BRYANT, F.C.; DELIBERTO, T.J., 1989. Evaluation of forage preference indices for white-tailed deer. *J. Wildl. Manag.*, **53**, 210-213.
- VAN DYNE, G.M., 1963. *Forage intake and digestion by cattle and sheep on a common dry foothill annual range*. Ph.D. Thesis, Univ. of Calif. Davis.
- VARA, J., 1990. *Historia de los animales*, de Aristóteles. Traducción. Akal/Clásica. Madrid.
- VENERO, J. L., 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana, España. *Doñana Acta Vertebrata*, **11 (3)**, 1-130.
- VERA, F.W.M., 2000. *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing. New York.
- VILLALBA, J. J.; PROVENZA, F. D., 1999. Nutrient-specific preferences by lambs conditioned with intraruminal infusions of starch, casein, and water. *J. Anim. Sci.*, **77**, 378-387.
- WILLIAMS, L. R.; CAMERON, G. N., 1986. Food habits and dietary preferences of *Geomys attivateri*. *J. Mammal.*, **67**, 489-496.
- WILLIAMS, C.S.; W.H. MARSHALL., 1938. Duck nesting studies, Bear River Migratory Bird Refuge, Utah. *J. Wildl. Manag.*, **2**, 29-48.
- WILMSHURST, J. F.; FRYXELL, J. M., 1995. Patch selection by red deer in relation to energy and protein intake: a re-evaluation of Langvatn and Hanley's (1993) results. *Oecologia*, **104**, 297-300.
- ZAMORA, R.; GARCÍA-FAYOS, P; GÓMEZ-APARICIO, L. 2004. Interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 371-373. Ed. F. VALLADARES. O.A. Parques Nacionales. Ministerio Medio Ambiente. Madrid.
- ZEA, J.; DIAZ, N.; DÍAZ, M.D. 2007. Estudio, control y evolución de la vegetación espontánea mediante el pastoreo. I.- Efecto del tipo de animal. En: *Los sistemas forrajeros: entre la producción y el paisaje*. 39-45. Ed. PINTO, M. (Vitoria).

DIET SELECTION IN PLANT-EATING ANIMALS: CONCEPTS, METHODS AND INDEXES

SUMMARY

The study of causes and processes which result in the selection of species by plant-eating animals, and especially livestock and wildlife, and the quantification of those preferences are essential topics in pasture and rangeland sciences. Therefore, many scientific works deal with them using different approaches and make use of concepts, methods or indexes related with them.

The aim of this review-article is to summarize the essential information on the topic using a conceptual and methodological approach. It does not try to concentrate on results, but on concepts and research methods, and describes and compares many of the most important selection indexes used with plant-eating animals.

After a brief introduction and a general description of the problem, a review of the major concepts involved (palatability, selection, preference and types of foods according to usage) is presented. The major factors regulating diet selection processes are analyzed and, as a consequence of the need to quantify those preferences, the concept of selection index is introduced and their related variables (abundance, availability, usage or consumption) are defined. Later, a review is made of the most important research methods aimed at estimating both plant food availability and its usage, or consumption, by plant-eating animals. Finally, the most important types of diet selection indexes are described and their advantages and disadvantages are discussed with the aim of analyzing its possibilities of election and utilization.

Key words: Preference, electivity, utilization, usage, intake.