

REVISIONES DE LITERATURA

IMPORTANCIA DE EVALUAR LAS DIETAS DE UNGULADOS EN PASTOREO. I. ADAPTACIONES ANATÓMICAS Y FISIOLÓGICAS QUE INFLUYEN SOBRE LA SELECCIÓN DE LAS DIETAS Y DESCRIPCIÓN DE LOS MÉTODOS MÁS USADOS PARA ESTIMAR LA COMPOSICIÓN BOTÁNICA DE ESTAS

THE IMPORTANCE OF DIET ASSESSMENT OF UNGULATES UNDER GRAZING CONDITION. I. ANATOMIC AND PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS INFLUENCING DIET SELECTION AND DESCRIPTION OF THE MORE IMPORTANT METHODS FOR ESTIMATING THEIR BOTANIC COMPOSITION

GIORGIO CASTELLARO G.

Universidad de Chile
Facultad de Ciencias Agronómicas
Departamento de Producción Animal
Casilla 1004, Santiago, Chile

RESUMEN

El principal objetivo del trabajo es revisar y discutir la información más relevante relacionada con los fundamentos nutricionales que explican la selección de las dietas de los ungulados en condiciones de pastoreo extensivo. Para ello se analizan resultados de estudios relacionados con la composición botánica de las dietas de ungulados domésticos y silvestres (ovinos, bovinos, caprinos, camélidos, caballos y ciervos). Se analizan cuatro variables nutricionales: tamaño corporal, naturaleza del sistema digestivo, relación entre el volumen rumino-reticular con el peso vivo y anatomía bucal, que explican la adaptación de un herbívoro a un tipo de dieta en particular. Se presentan ejemplos y trabajos al respecto. Se describen, además, los métodos más utilizados para determinar la composición botánica de las dietas. Se destaca especialmente la técnica del análisis microhistológico, por ser una de las más simples, barata y por lo tanto más utilizada, sobre todo en animales silvestres y domésticos en condiciones de pastoreo extensivo.

Palabras clave: análisis microhistológico, composición botánica de las dietas, nutrición de herbívoros en pastoreo, pastizales naturales, ungulados.

SUMMARY

The main objective of this paper is to review and discuss the most relevant information related to the nutritional bases ungulate's diet selection on grazing condition in the range. Data of studies referred to the diet botanical composition of the domestic and wild ungulates (sheep, bovine, goat, camelid, horse and deer) was used. Four nutritional variables are analyzed: body size, type of digestive system, reticulo-rumen volume/live weight ratio and mouth anatomy explains the adaptation of herbivores to a particular type of diet. Examples and studies are presented. In addition, the most used methods for determination of the botanical composition of diets are described. Microhistological analysis technique emphasized, because it is one of the simplest, cheapest and therefore more used, mainly in wild and domestic animals under extensive grazing conditions.

Key words: microhistological analysis, diet's botanical composition, grazing herbivore's nutrition, range, ungulates.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales problemas con que suelen enfrentarse los ecólogos de praderas y los administradores de áreas silvestres, es la adecuada determinación de la composición botánica de la dieta de los ungulados en pastoreo. Generalmente estos utilizan grandes extensiones de terreno, donde las comunidades vegetales que forman las praderas presentan una gran diversidad. Los animales manifiestan, además, preferencia por ciertas especies vegetales, realizando un proceso selectivo que, de acuerdo a la información proporcionada por Hanley (1982), sería función del tamaño corporal, el tipo del sistema digestivo, el volumen de este en relación al peso vivo, y tanto el tamaño como la forma del hocico. También es común que estas praderas sean utilizadas al mismo tiempo por varias especies herbívoras, tanto de tipo doméstico como silvestre.

La información respecto a la composición botánica de la dieta de los animales en pastoreo es, según Holechek *et al.* (1982), de gran importancia para una serie de actividades, por ser:

- esencial para una óptima asignación de las praderas a los distintos tipos de herbívoros;
- importante para elegir adecuados tipos de animales compatibles con el recurso pratero;
- relevante, puesto que permite seleccionar especies vegetales y recuperar praderas degradadas;
- necesaria como antecedente para predecir el resultado del sobrepastoreo ocasionado por diferentes tipos de animales;
- útil como antecedente para determinar la adaptabilidad de animales exóticos en un sector en particular y fundamentar su manejo;
- necesaria para determinar la posibilidad de realizar una producción mixta con más de una especie en una misma pradera;
- útil para identificar especies vegetales "claves" que permita definir la condición de la pradera.

En función de lo anteriormente expuesto, los objetivos de esta revisión son analizar los fundamentos nutricionales de la selección de las dietas de diferentes especies de ungulados y describir e interpretar los métodos que permiten determinar la composición botánica de estas.

BASES NUTRICIONALES QUE INFLUYEN SOBRE LA SELECCIÓN DE LAS DIETAS EN UNGULADOS

Tamaño corporal

Los requerimientos de alimento de los mamíferos aumentan al incrementarse el peso vivo, pero esta relación no es proporcional. Si bien un gran tamaño requiere una mayor cantidad de alimento diario en comparación a otro más pequeño, sus requerimientos por unidad de peso (o peso metabólico) son menores. El tamaño depende, por consiguiente, de la disponibilidad de nutrientes en el alimento. Un mamífero de gran porte requiere de una mayor cantidad de nutrientes al día, y por ello dispone de un menor tiempo por unidad de nutrimento para ser invertido en el proceso de selección de la dieta. Estos mamíferos tienen, sin embargo, un requerimiento relativo menor, por lo tanto pueden mantener sus necesidades con forrajes de baja calidad. Por este motivo cuando la cantidad es escasa, un tamaño corporal pequeño tiene ventajas comparativas, mientras que cuando es la calidad la limitante, un mayor tamaño se ve favorecido. La naturaleza limitante de un forraje dado, en cuanto a su cantidad o a su calidad, se encuentra determinada por las restricciones de tiempo y energía que enfrente el consumidor. Un herbívoro pequeño tiene relativamente más tiempo a destinar para conseguir su alimento y, por lo tanto, puede realizar una acción más selectiva con este fin. El mayor tiempo debe ser cotejado, sin embargo, con el incremento del costo energético que ello significa, debido al mayor esfuerzo empleado en la cosecha, ya que ambas variables se encuentran estrechamente relacionadas.

Naturaleza del sistema digestivo (fermentación cecal vs. ruminal)

Un aspecto interesante de esta discusión se relaciona con las diferencias que existen entre los ungulados que poseen fermentación cecal, grupo al que pertenece el orden *Perisodactyla* como los equinos, en comparación con los rumiantes del orden *Artiodactyla*. Ambos herbívoros poseen adaptaciones anatomofisiológicas que les permiten la digestión de la fibra mediante una fermentación microbial (bacterias-protozoos), siendo el proceso fermentativo muy similar en el rumen y en el ciego.

El rumen es una porción alargada del tracto digestivo donde el alimento debe pasar antes de llegar al estómago verdadero. El ciego es, en cambio, una porción agrandada del intestino delgado, donde el alimento llega después de pasar por el estómago. A pesar de que el proceso es similar, los rumiantes presentan dos ventajas importantes respecto a los ungulados de fermentación cecal (Holechek *et al.*, 2001):

- el proceso de rumia logra una mayor reducción en el tamaño de las partículas, lo cual aumenta la superficie de ataque por parte de los microorganismos. Debido a que el alimento es finamente triturado, los rumiantes retienen más tiempo los alimentos fibrosos en el tracto digestivo, lo que permite una mayor digestión de la fibra (Cuadro 1);

- en los rumiantes, los cuerpos microbiales pasan desde el rumen al abomaso donde son digeridos, proporcionando una valiosa fuente de proteína. Los *Perisodactyla*, en cambio, pueden absorber solo una pequeña cantidad de la proteína microbial a nivel del ciego, ya que esta fermentación ocurre después que el alimento ha pasado por el estómago. En los caballos se ha observado que lo anterior es de algún modo compensado mediante la ingestión de las fecas frescas o coprofagia, cuando la dieta es pobre en proteína.

Los ungulados de fermentación cecal poseen, no obstante, adaptaciones que compensan las limitantes señaladas anteriormente. El forraje consumido por los *Perisodactyla* pasa rápidamente por el ciego sin una mayor reducción de tamaño de las partículas. Si bien la digestión de la fibra es menor que en los rumiantes, este efecto se compensa porque estos herbívoros pueden consumir una mayor cantidad de forraje. Holechek (1988) y Holechek *et al.* (2001) señalan que, en promedio, los equinos consumen diariamente un 3% de su peso vivo, en comparación con el rumiante en los que solo es de un 2%. Aparentemente los ungulados de fermentación cecal pueden subsistir con dietas de menor calidad nutritiva, pero deben tener una mayor disponibilidad de forraje que el rumiante, dado que utilizan la fibra con menor eficacia. Esto explica el motivo por el cual el caballo puede sobrevivir con dietas compues-

Cuadro 1
Promedio diario de consumo de MS y digestibilidad de tres henos de gramíneas en yeguas y vacas¹

Tipo de animal	Consumo (% peso vivo)	Digestibilidad (%)	Consumo diario de MS digestible (% peso vivo)	Tiempo de retención de la digesta (horas)
Yegua	2,33	54,8	1,28	8,47
Vaca	1,39	61,5	0,85	20,4

¹ Fuente: Johnson *et al.* (1982), citado por Holechek *et al.* (2001).

tas por especies más toscas y maduras, en comparación con el bovino. Los rumiantes en una situación de gran abundancia de forraje, pero de pobre calidad, se encuentran en desventaja debido a que retienen un mayor tiempo la digesta, lo que limita la cantidad de forraje que pueden consumir y por ende los nutrimentos que pueden extraer del alimento (Holechek *et al.*, 2001; Lyons *et al.*, 1993). Lo expuesto anteriormente se resume en el Cuadro 2.

Volumen del retículo-rumen respecto del tamaño corporal

Los herbívoros de gran tamaño, como el vacuno y el bisonte, poseen una alta capacidad ruminal en relación a su tamaño corporal, lo que les hace retener más tiempo la digesta a nivel ruminal (Figura 1). Esta característica les permite extraer una gran cantidad de nutrientes desde materiales fibrosos, los que frecuentemente satisfacen sus requerimientos. Contrariamente, los pequeños rumiantes, como caprinos y ciervos, po-

seen un rumen relativamente pequeño en relación a su tamaño corporal y, por lo tanto, no pueden extraer niveles comparables de nutrientes desde los mismo forrajes en comparación con los grandes rumiantes anteriormente mencionados (Hanley, 1982; Huston y Pinchack, 1991). En estos animales, los requerimientos son mayores por unidad de peso metabólico, la capacidad ruminal es significativamente menor, el tiempo de retención de la digesta es más corto y la tasa de pasaje de esta es más rápida (Cuadro 3). De acuerdo a lo anterior, para un nivel relativo de consumo equivalente, las dietas fibrosas tienen un menor valor nutricional para estos rumiantes de menor tamaño.

Los pequeños rumiantes han desarrollado, sin embargo, ciertos mecanismos de adaptación para compensar la mayor demanda relativa de nutrimentos. Uno de ellos es la reducción del tiempo de retención de la digesta a nivel del rumen, lo cual les permite proteger de la fermentación ruminal a componentes altamente digestibles de la dieta. Un menor tiempo de retención también se

Cuadro 2

Comparación de la estrategia de alimentación de rumiantes y equinos¹.

Tipo de pradera	Caballos	Vacunos
Pradera corta y tierna, baja relación fibra/proteína	Tasa de pasaje de 48 h. Alta proporción de tallos en la dieta. Alto consumo	Tasa de pasaje de 80 h. Alta proporción de hojas en la dieta. Consumo moderado.
Pradera alta y madura, alta relación fibra/proteína	La tasa de pasaje puede incrementarse. El consumo puede incrementarse. La absorción de nutrientes por unidad de tiempo permanece constante Se mantiene la misma eficiencia en la digestión de la celulosa.	La tasa de pasaje decrece. La calidad y cantidad del forraje consumido decrece. La absorción por unidad de tiempo decrece. La eficiencia de la digestión de la celulosa decrece.

¹ Fuente: adaptado de Holechek *et al.* (2001).

encuentra asociado a una mayor tasa de consumo, la que a su vez se encuentra relacionada con una ligera disminución en la digestibilidad de los materiales fibrosos. Tomando en cuenta ambos factores, este tipo de rumiantes puede igualar o exceder el consumo de nutrientes digestibles totales logrado por los rumiantes de gran tamaño (Cuadro 3).

Otro aspecto de interés dice relación con el porcentaje de lignina en la dieta. Como es sabido, este compuesto afecta en gran medida la digestión de la celulosa y constituye una desventaja para un rumiante que tenga un gran volumen ruminal y una tasa de pasaje relativamente lenta. Consumir una dieta rica en lignina, como lo serían aquellas compuestas en una alta proporción por ramillas de arbustos, reduciría la eficiencia de la fermentación ruminal. Contrariamente, un rumen con una tasa de pasaje más rápida, sería ventajosa para un animal ramoneador que consume una dieta relativamente alta en lignina. En este caso, los contenidos celulares

se digieren rápidamente, en consecuencia una elevada tasa de tránsito por el tracto digestivo de los materiales lignificados es beneficiosa.

El volumen rumino-reticular en relación al peso vivo de un rumiante determina, por lo tanto, el tipo de alimento que el animal digiere eficientemente. Cuando esta relación es alta, indica una adaptación al consumo de dietas ricas en celulosa, como lo son aquellas obtenidas de las praderas dominadas por gramíneas. Contrariamente, cuando la relación volumen rumino-reticular/peso vivo es baja, denota una adaptación a dietas ricas en contenido celular y/o altas en lignina, obtenidas a partir de gramíneas muy tiernas, hierbas dicotiledóneas y arbustos (Hanley, 1982). Lo anterior se ha demostrado en el trabajo realizado por Hanley y Hanley (1982) en el que se comparó la relación volumen rumino-reticular/peso vivo de diferentes ungulados con la composición de sus dietas (Cuadro 4).

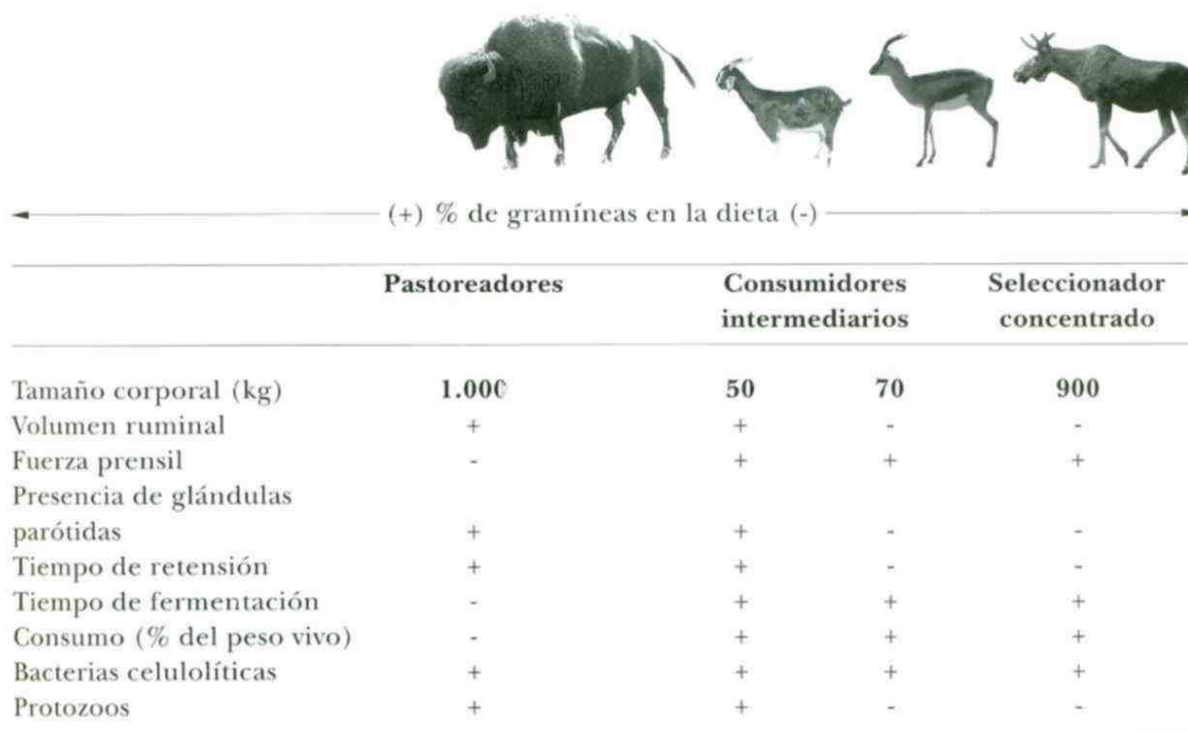


Figura 1. Esquema generalizado de las relaciones entre herbívoros pastoreadores, consumidores intermediarios y seleccionadores concentrados (adaptado de Huston y Pinchack, 1991).

Cuadro 3
Dinámica nutricional comparativa de rumiantes domésticos¹

Medición	Bovino	Ovino	Caprino
Consumo, % peso vivo	1,7 - 2,1	1,7 - 4,8	1,5 - 5,9
Tiempo de retención ruminal, horas	33 - 40	26 - 40	26 - 29
Digestibilidad de la MS, %	48 - 58	44 - 59	36 - 52
Calidad de la dieta, % digestibilidad <i>in vitro</i>	50 - 62	52 - 64	50 - 62

¹ Fuente: adaptado de Huston y Pinchack (1991).

Cuadro 4
Comparación de la relación volumen rumino-reticular/
peso vivo y la dieta seleccionada por ungulados norteamericanos¹

Especie de ungulado	Peso vivo promedio adulto (kg)	Relación volumen rumino-reticular/ peso vivo (L kg ⁻¹)	Composición promedio de la dieta ²		
			Graminoides ³ (%)	Hierbas ⁴ (%)	Arbustos ⁵ (%)
Caballo	500	-	89,5	5,5	5,0
Bovino	475	0,240	92,8	3,4	3,7
Ovino	50	0,250	54,0	15,4	30,6
Barrendo	50	0,127	2,3	15,4	82,3
Ciervo mula	60	0,104	6,2	4,2	89,7

¹ Fuente: elaborado sobre la base de datos proporcionados por Hanley y Hanley (1982).

² Corresponde al promedio anual.

³ Incluye especies herbáceas de gramíneas, juncáceas y ciperáceas.

⁴ Incluye especies herbáceas dicotiledóneas.

⁵ Incluye hojas y tallos tiernos de arbustos.

Anatomía bucal

Un cuarto aspecto de importancia se refiere a la anatomía bucal. Un tamaño relativamente más pequeño del hocico y una mayor agilidad prensil de los labios, dientes y lengua determinan una mayor habilidad para consumir selectivamente diferentes especies, o incluso diferentes partes de una misma planta. Lo anterior es altamente significativo en cierto tipo de ciervos y en la jirafa, donde la dieta está dominada por una alta proporción de hojas y frutos provenien-

tes de plantas dicotiledóneas herbáceas y arbustivas, con alto contenido de proteína cruda, fósforo, una elevada digestibilidad y una baja proporción de fibra. Este tipo de animales pueden seleccionar los materiales que consumen dado que, además, tiene una relativamente baja demanda por forraje. También, el tamaño promedio de bocado en estos rumiantes es menor.

En el Cuadro 5 se resumen las características del sistema digestivo y de la anatomía bucal de rumiantes de hábitos pastoreadores y ramoneadores (Hofmann, 1993).

Cuadro 5

Comparación de la anatomía de la boca y el sistema digestivo de rumiantes ramoneadores y pastoreadores¹

Comparación	Ramoneadores	Pastoreadores	Significado
Abertura de la boca	Grande, angosta	Pequeña, ancha	Una abertura bucal más grande permite descortezar ramillas y morder flores y frutos.
Labios	Flexibles	Rígidos	Labios más flexibles permiten una mayor selectividad de diferentes partes de las plantas consumidas.
Lengua	Delgada	Gruesa	Los ramoneadores usan su delgada lengua y los labios para seleccionar diferentes partes de las plantas. Los pastoreadores enrollan su lengua alrededor de las culmos de las plantas. No son eficientes para la selección individual de hojas.
Papilas gustativas	Pocas	Muchas	El olfato es probablemente más importante en la selección del alimento en los ramoneadores. El gusto lo es más en los pastoreadores.
Dientes	Afilados	Planos	Los ramoneadores pueden picar el material vegetal rápidamente para, de ese modo, liberar fácilmente los contenidos celulares de rápida fermentación. Los pastoreadores maceran el alimento para una mejor digestión de las paredes celulares.
Músculos de las mandíbulas	Débiles	Fuertes	Músculos mandibulares fuertes son necesarios para un eficiente macerado de los materiales fibrosos.
Glándulas salivales	Grandes	Pequeñas	Los ramoneadores necesitan más saliva para mantener el pH ruminal, ya que el pH baja más rápidamente debido a la mayor facilidad de fermentación de los contenidos celulares.
Rumen	Simple	Subdividido	Un rumen simple permite una mayor velocidad de pasaje, lo cual es una desventaja para dietas muy fibrosas que requieren un mayor tiempo de fermentación.
	Pequeño	Grande	Los ramoneadores no pueden mantener grandes cantidades de alimento en el rumen. Los pastoreadores pueden almacenar grandes cantidades de forraje en el rumen, lo cual es una ventaja para dietas ricas en fibra.
Músculos ruminales	Débiles	Fuertes	Fuertes músculos ruminales permiten al pastoreador manipular mayores cantidades de forraje almacenado en el rumen.
Papilas ruminales	Cubren la pared ruminal	Partes más bajas del rumen	Con un incremento en dichas estructuras, la absorción ocurre en una mayor proporción en el rumen de un ramoneador, permitiendo que los ácidos producidos en la fermentación sean rápidamente evacuados del rumen, lo que ayuda a controlar el pH.
Retículo:			
Tamaño	Grande	Pequeño	Un retículo pequeño además de muchas y profundas subdivisiones ayudan a mantener por más tiempo el forraje en el rumen de un pastoreador, permitiendo un mayor tiempo de fermentación.
Subdivisiones	Poco profundas	Muy profundas	
Omaso	Pequeño	Grande	Un mayor tamaño proporciona una mayor superficie de absorción.
Hígado	Grande	Pequeño	Un hígado más grande es necesario para absorber más rápidamente los productos de la fermentación de los contenidos celulares aportado por el rumen de un ramoneador y también para detoxificar ciertas sustancias contenidas en el alimento.
Volumen del intestino posterior	Grande	Pequeño	Un mayor volumen indica que la fermentación en el intestino grueso es más importante en los ramoneadores. El material vegetal menos digestible que abandona rápidamente el rumen del ramoneador puede ser sometido a una fermentación adicional en el intestino grueso, proporcionando energía adicional.

¹ Fuente: elaborado sobre la base de antecedentes proporcionados por Hofmann (1993).

CLASIFICACIÓN DE LOS UNGULADOS SEGÚN LAS CARACTERÍSTICAS DE LA DIETA

Según lo señalado anteriormente, es posible clasificar a los ungulados en tres grupos de acuerdo a sus hábitos dietarios (Hanley, 1982; Hofmann, 1993; Holechek *et al.*, 2001).

- *Pastoreadores*. Consumen dietas dominadas por gramíneas, ricas en fibra (pared celular) y bajas en materiales digestibles (contenido celular). Algunas especies, no obstante, pueden consumir grandes cantidades de hierbas dicotiledóneas y arbustos cuando existe poca disponibilidad de gramíneas verdes. Este tipo de ungulados muestran un fuerte rechazo por los arbustos que poseen un alto contenido de sustancias oleosas volátiles, debido a que carecen de mecanismos fisiológicos que reduzcan los efectos tóxicos de estas sustancias. Como ejemplos de este tipo de ungulados se citan, entre otros, al vacuno (*Bos taurus*), bisonte (*Bison bison*), caballo (*Equus caballus*), muflón (*Ovis musimon*), wapiti (*Cervus elaphus*) y vicuña (*Vicugna vicugna*).
- *Ramoneadores (seleccionadores concentrados)*. La proporción de gramíneas en la dieta de estos ungulados es muy limitada, ya que esta proviene casi completamente de hojas de arbustos y hierbas dicotiledóneas, que son ricas en sustancias digestibles y bajas en fibra. Los pequeños rumiantes de este grupo pueden consumir grandes cantidades de hojas de especies arbustivas que poseen aceites volátiles, ya que debido a la gran movilidad de sus labios y lengua pueden seleccionar las porciones de estas plantas que contienen una menor concentración de dichas sustancias. También tienen una mayor capacidad de masticación, lo que aparentemente les ayuda a eliminar las sustancias volátiles, previo a la ingestión, lo cual re-

duciría su posterior asimilación. También una fina masticación permite una mayor mezcla de las proteínas de la saliva con los aceites volátiles y taninos, reduciendo su toxicidad. Como ejemplo de este tipo de ungulados se citan, entre otros, al alce (*Alces alces*), barrendo (*Antilocapra americana*), ciervo mula (*Odocoileus hemionus*), ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), huemul (*Hippocamelus bisulcus*) y jirafa (*Giraffa camelopardalis*).

- *Consumidores intermediarios*. Consumen cantidades relativas similares de gramíneas, hierbas dicotiledóneas y arbustos. Estos animales tienen una mayor capacidad para ajustar sus hábitos de consumo según la disponibilidad de forraje de la pradera. Como ejemplos se pueden citar a la oveja (*Ovis aries*), el burro (*Equus asinus*), el caribú (*Rangifer tarandus*), el guanaco (*Lama guanicoe*), la llama (*Lama glama*), la alpaca (*Lama pacos*) y la cabra doméstica (*Capra hircus*).

En la Figura 2 se presenta un resumen de la composición promedio anual de las dietas de diferentes ungulados.

La clasificación anterior no es completamente estricta, ya que existe una serie de interacciones entre los parámetros de la anatomía con la fisiología digestiva discutidos anteriormente, que determinan la mayor o menor capacidad de un herbívoro para ser clasificado dentro de un grupo determinado. El ovino es un ejemplo, puesto que según su relación volumen rumino-reticular/peso, debería ser un ungulado esencialmente pastoreador, al igual que el bovino. Posee, sin embargo, una gran movilidad de su aparato bucal, que le confiere una alta capacidad de selección. De acuerdo a esta combinación de particularidades, es un ungulado que se adapta muy bien a las variaciones en la disponibilidad y a los diferentes tipos de forraje, siendo su dieta relativamente equilibrada en la proporción de graminoides, hierbas y material proveniente de arbustos.

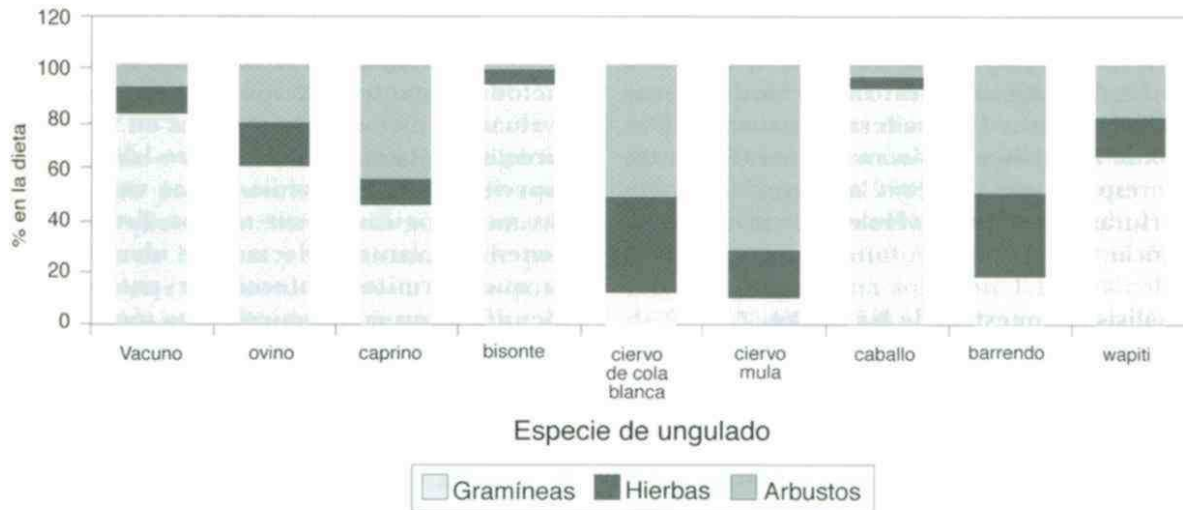


Figura 2. Composición promedio anual de la dieta de diferentes ungulados (adaptado de Lyons *et al.*, 1993).

MÉTODOS PARA ESTIMAR LA COMPOSICIÓN BOTÁNICA DE UNA DIETA

En esta sección se describen y discuten algunos métodos utilizados para determinar la composición botánica de las dietas de ungulados, que son más factibles de aplicar en condiciones de pastoreo extensivo en praderas.

Observación de la utilización

Esta técnica es una de las aproximaciones más antiguas para evaluar la dieta de animales en pastoreo. La ventaja de este método es la rapidez con que se obtiene la información, lo que permite evaluar dónde y en qué grado se está utilizando una pradera. El momento en que una especie es usada y cómo fue utilizada, no son preguntas que este método responda. Otro serio problema de esta técnica es la importante pérdida de plantas o partes de estas por pisoteo, por causas climáticas o por el consumo de otros animales, lo cual puede alterar los resultados (Smith y Shandruk, 1979, citado por McInnis *et al.*, 1983).

Observación directa de los animales

Este método permite determinar la composición botánica de las dietas por la observación directa de los animales en pastoreo. Las principales fortalezas de este sistema son: su simplicidad, menor requerimiento de equipos y su facilidad de uso. La dificultad para identificar las especies y cuantificar la cantidad consumida de cada planta son las limitantes más importantes asociadas al método (Holechek *et al.*, 1982; McInnis *et al.*, 1983). En animales silvestres, además, es muy difícil de llevar a la práctica, ya que cuesta mucho acercarse lo suficiente a estos, para permitir una observación adecuada del consumo. En animales domésticos este problema se reduce. A pesar de esto, la observación puede estar dirigida solo a un animal en un tiempo determinado. Hay otros problemas asociados con la observación directa, dado que la conducta de selectividad es un comportamiento complejo de los animales domésticos. Esta se encuentra influenciada por varios factores tales como: la condición fisiológica, el nivel de hambre, la topografía del lugar, la presencia de otros animales, el conocimiento que tengan del lugar de pasto-

reo y la alteración que pueda producir el observador, lo cual puede cambiar el consumo de las distintas especies. Este método es más fácil de aplicar en praderas de zonas áridas donde las plantas están más separadas entre sí, respecto de praderas que presentan coberturas más densas (Holechek *et al.*, 1982; Azócar, 1987).

Análisis de muestras de las dietas

El sistema considera un conjunto de técnicas que han sido ampliamente utilizadas en estudios sobre la composición botánica de la dieta de animales silvestres y domésticos. La composición de esta se estima a partir de la colección de muestras obtenidas de fístulas esofágicas y ruminales y de las fecas. Las que provienen de fístulas esofágicas se consideran más representativas de la dieta. Estas se analizan mediante inspección visual, separación manual de fragmentos de plantas y mediante mediciones de puntos al microscopio. Esta última técnica es la única que permite una evaluación cuantitativa de la dieta. Si bien este método se considera de adecuada exactitud, el uso de fístulas esofágicas normalmente está restringido a ser utilizado solo en animales domésticos. Sus principales limitantes son: requerir de un alto número de individuos fistulados, tener un alto costo, la posible contaminación con contenido ruminal y presentar una baja precisión en el muestreo de especies individuales en la dieta. Las muestras estomacales implican el sacrificio del animal, por consiguiente, se encuentra generalmente restringida a especies de fauna silvestre de grandes poblaciones.

El análisis fecal, efectuado mediante microhistología, ha sido ampliamente utilizado tanto en estudios de fauna silvestre como de animales domésticos. Este procedimiento tiene una buena precisión, pero su exactitud es un problema debido principalmente a la digestión diferencial de las distintas especies de plantas en el tracto digestivo del animal (Holechek *et al.*, 1982). Esta última técnica se analiza a continuación.

Análisis microhistológico. La técnica microhistológica (Spark y Malechek, 1968) es un método bastante utilizado para determinar y evaluar las dietas de herbívoros en forma indirecta. Se basa en diferenciar las distintas especies vegetales mediante las características morfológicas de sus tejidos. Estos se obtienen de plantas colectadas e identificadas, lo que permite confeccionar patrones de identificación epidérmicos. Esta técnica puede ser aplicada a muestras obtenidas de extrusas, contenido ruminal y fecas (Ortega *et al.*, 1993). Su principal ventaja es la exactitud, la cual varía dependiendo del origen de la muestra (Ullrich *et al.*, 1996). En general, el análisis microhistológico aplicado a muestras fecales es el más utilizado (Bóo *et al.*, 1993; Posse *et al.*, 1996; Warren *et al.*, 1984). Según Holechek *et al.*, (1982) sus principales ventajas son:

- no interferir con los hábitos normales del animal;
- no limitar el número de muestras;
- permitir comparar dos o más especies de herbívoros en un mismo tiempo y en un mismo lugar de pastoreo (producción mixta);
- requerir de muy poco equipo.

Los autores citados anteriormente mencionan también las siguientes debilidades:

- existe poca precisión, porque las especies forrajeras que se encuentran en las fecas, frecuentemente no son proporcionales a las especies consumidas por existir una digestión diferencial;
- los índices de preferencia no pueden ser asignados con mucha precisión porque hay especies que, siendo consumidas, no son determinadas;
- el observador debe ser experimentado en la determinación de los fragmentos de las especies;
- en algunos casos es difícil determinar la especie e incluso el género;
- puede haber distinta fragmentación y digestión para las diferentes especies, en consecuencia el análisis obtiene una esti-

mación que puede estar sesgada respecto de la proporción relativa de las especies consumidas.

McInnis *et al.* (1983) y varias investigaciones citadas por Holechek *et al.* (1982) concuerdan que el análisis fecal subestima la presencia de hierbas y sobrestima la de pastos y especies arbustivas. A pesar de lo anterior, la técnica aplicada en fecas resulta de amplia utilidad en la evaluación de la composición botánica de las dietas, sobre todo en praderas naturales donde el número de especies es elevado¹.

Técnica microhistológica. Consiste en la obtención de patrones de referencia y calibración del observador. Debido a que es una técnica muy barata y relativamente sencilla, se considera pertinente describir los procedimientos usados en la implementación de la misma para obtener tanto las muestras como la de los fragmentos de epidermis que se utilizan como referencia (Ullrich *et al.*, 1996). También se presenta un método simple de calibración de esta.

La técnica se aplicó en las especies vegetales más comunes encontradas en la pradera mediterránea de la zona central subhúmeda del Centro Regional de Investigación Hidango, ubicado en el secano costero de la VI Región, Chile. Para la obtención de las muestras de referencia se confeccionaron herbarios con las principales especies de la pradera. Posteriormente, se obtuvieron los tejidos epidérmicos de las láminas y vainas foliares de las plantas mediante dos procedimientos, de acuerdo al tipo de planta. Las muestras de gramíneas (*Poaceae*) y graminoides (*Juncaceae* y *Cyperaceae*), previamente hidratadas, fueron sometidas a un proceso de raspado (Metcalf, 1960), en el cual se le retiró a la hoja los tejidos del mesófilo. En el caso de especies con epidermis más resistentes a este tratamiento, las muestras debieron

ser tratadas previamente con éter de petróleo al 96% por 24 horas y luego con ácido nítrico por 48 horas (Martín y Aguilar, 1994). Las especies dicotiledóneas herbáceas fueron sometidas a un proceso de diafanización (Stittmatter, 1993). En este caso el material se hirvió previamente en alcohol de 96° por 5 a 10 minutos, y luego, por el mismo tiempo, en una solución 1:1 de alcohol de 96° y NaOH al 5%.

Después de la obtención de la epidermis por cualquiera de los tratamientos señalados anteriormente, esta se aclaró con hipoclorito de sodio comercial y se lavó con agua destilada, para proceder posteriormente a su fijación en un portaobjeto. Como medio de montaje se usó gelatina glicerina y fenol como preservante. Finalmente se confeccionó una clave sencilla para la descripción y posterior identificación de las especies, siguiendo las pautas indicadas por Ortega *et al.* (1993). La obtención de la epidermis en la mayoría de las especies de gramíneas y graminoides no presentó complicación. La característica celular más importante que permitió diferenciar a las gramíneas y graminoides del resto de las otras familias herbáceas fue la disposición general de las células. Las gramíneas se diferenciaron a su vez, por:

- las características de las paredes celulares (puntiagudas, profundas, superficiales, homogéneas o heterogéneas);
- el tamaño y la forma celular (rectangular, cuadradas, hexagonales);
- la presencia y forma de células de corcho y sílice (redondas, en forma de hueso, de H, multinodular);
- la presencia y forma de los pelos o tricomas (unicelulares, multicelulares, lisos, ramificados, rectos, curvos, estrellados).

En el resto de las familias herbáceas contribuyeron a la identificación de las diferentes especies las siguientes características:

- la forma celular;
- la forma de los tricomas;
- la forma de los estomas (planos, ovales, cuadrados).

¹ Silvia Cid. Ingeniera Agrónoma Ph.D. Laboratorio de análisis microhistológico. Unidad integrada Universidad de Mar del Plata. Fac. de Agronomía - Instituto de Tecnología Agropecuaria E.E. Balcarce. República Argentina.

A pesar de que las gramíneas de la pradera mediterránea de la zona central presentan características microhistológicas similares, también fue posible diferenciarlas. Las especies *Vulpia bromoides* y *Hordeum berteroanum*, aparentemente muy similares, se distinguieron por sus vainas, el tamaño de las células de la zona intermedia, las células de corcho y la forma de los estomas. Sus láminas se diferenciaban, además, por la forma de los tricomas. Las especies *Stipa manicata* y *Bromus hordeaceus* se diferenciaron, principalmente, tanto por sus vainas como por sus láminas, por la presencia de grandes tricomas y la forma de las células de corcho.

El entrenamiento del observador es un aspecto clave del método. Para lograrlo se confeccionan muestras compuestas de mezclas de plantas con una composición conocida

(en base a peso), las cuales son tratadas y fijadas de la misma forma como se explicó anteriormente con las muestras de fecas y extrusas. Estas muestras de referencia son posteriormente procesadas por el observador sin que este conozca su composición. La persona debe ser capaz de determinar el porcentaje de cada una de las especies que componen las muestras, lo cual se comprueba contrastando sus estimaciones con los valores reales. La comprobación se efectúa con una regresión lineal entre los valores reales (X) versus los estimados mediante el método microhistológico (Y). El criterio de decisión descansa en el valor del coeficiente de determinación de la regresión obtenida y sobre los resultados de las pruebas t de Student realizadas tanto al intercepto de la regresión como al valor de la pendiente (Figura 3).

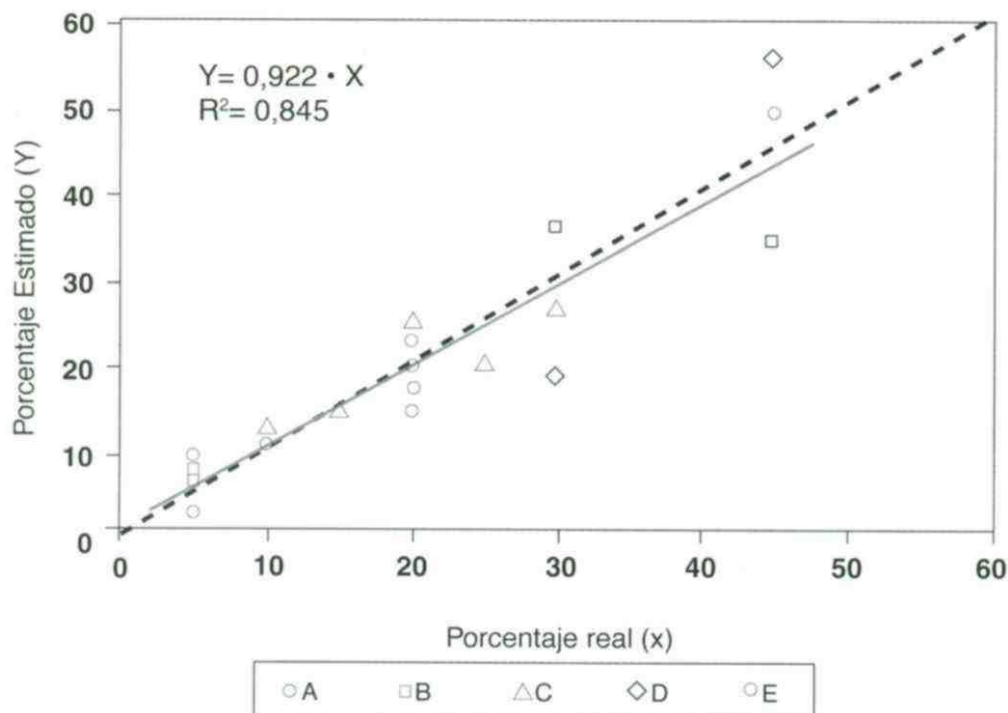


Figura 3. Recta de regresión obtenida en una calibración del método microhistológico utilizando cinco muestras de diferente composición, compuestas por cinco especies vegetales (León, 1999).

Uso de n-alcános

Los alcanos son componentes de las ceras epicuticulares de las plantas. Se mantienen inertes en el sistema digestivo y su medición es relativamente fácil y precisa. A partir de mediados de la década de los ochenta se han realizado una serie de experimentos que han permitido establecer y validar un procedimiento para estimar consumo y selectividad en animales a pastoreo mediante el uso de n-alcános. Las estimaciones se realizan a través de la determinación de estos compuestos en las fecas y en los forrajes (cadenas impares) y mediante el uso de n-alcános dosificados (cadenas pares). Este método ofrece una serie de ventajas por sobre otras opciones de determinación. En general, se busca que un buen marcador sea un compuesto que se pueda medir en forma directa y ojalá las mediciones sean tanto compatibles en forraje como en fecas (Mayes *et al.*, 1986). Además, no se necesita disponer de animales fistulados ni recolectar todas las fecas. El método tiene una gran precisión, exactitud y es de fácil análisis.

Newman *et al.* (1995) estimaron la composición de la dieta a través de análisis de n-alcános en las fecas mediante el procedimiento de mínimos cuadrados, utilizando una ecuación matricial, basada en las sugerencias de Dove y Mayes (1991). Para obtener la estimación de la selección por parte del animal es necesario analizar los n-alcános presentes, tanto en las fecas como en el forraje, y luego construir un sistema de ecuaciones con la información obtenida de cada animal. Este sistema de ecuaciones se resuelve matricialmente a través del procedimiento de mínimos cuadrados, permitiendo obtener una estimación de lo que están consumiendo. Newman *et al.* (1995) desarrollan un buen ejemplo del procedimiento.

CONCLUSIONES

- La selección de la dieta por parte de los ungulados que pastorean praderas es un comportamiento complejo, ya que

depende de factores intrínsecos del animal y de atributos de las especies que componen la pradera.

- Existe un gradiente en cuanto a hábitos de consumo de los diferentes ungulados, lo cual permite clasificarlos en pastoreadores, consumidores intermediarios y selectores concentrados. Lo anterior está asociado a características anatomofisiológicas que determinan una mayor o menor capacidad de digestión de la fibra y de los contenidos celulares presentes en los forrajes consumidos.
- Existen diversas técnicas y procedimientos para cuantificar la composición botánica de las dietas, destacándose entre estas la microhistología de fecas. Esta es una técnica sencilla y barata, que si bien presenta algunas desventajas, sigue siendo utilizada ampliamente en los estudios de composición botánica con ungulados en pastoreo extensivo.

LITERATURA CITADA

- AZÓCAR, C. P. 1987. Hábitos de pastoreo y consumo de especies forrajeras del ganado caprino en zonas áridas. Avances en Producción Animal 12: 3-9.
- BÓO, R. L., O. E. LINDSTRÖM and M. MAYOR. 1993. Botanical composition and seasonal trends of cattle diets in central Argentina. J. Range Manage. 46(6): 479-492.
- DOVE, H. and R., MAYES. 1991. The use of plant wax alkanes as marker substances in studies of the nutrition of herbivores: a review. Aust. J. Agric. Res. 42: 913-952.
- HANLEY, T. A. 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. J. Range. Manage. 35: 146-152.
- HANLEY, T. A. and K. A. HANLEY. 1982. Food resource partitioning by sympatric ungulates on Great Basin rangelands. J. Range. Manage. 35: 152-158.
- HOFMANN, R. R. 1993. Anatomy of the gastrointestinal tract. Pp. 14-43. En: Church, D.C. Ed. The Ruminant Animal. Digestive Physiology and Nutrition. Cap. 2. Waveland Pres. 564 pp.

- HOLECHEK, J. L. 1988. An approach for setting the stocking rate. *Rangelands* 10:10-14.
- HOLECHEK, J. L., M. VAVRA and R. D. PIEPER. 1982. Botanical composition determination of range herbivore diets: a review. *J. Range Manage.* 35(3): 309-315.
- HOLECHEK, J. L., R. D. PIEPER and C. H. HERBEL. 2001. Range management, principles and practices. 4th edition. Prentice Hall, New Jersey. 587 pp.
- HUSTON, J. E. and W. E. PINCHACK. 1991. Range Animal Nutrition. Pp. 27-63. En: HEITSCHMIDT and STUTH. *Grazing Management. An ecological perspective.* Chapter 2. Timber Press. Portland, Oregon. 259 pp.
- LEÓN, C. F. 1999. Composición botánica de la dieta de alpaca en praderas del secano mediterráneo central y degradabilidad *in sacco* de las especies mayoritariamente seleccionadas. Memoria de Título Ingeniero Agrónomo. Facultad de Ciencias Agronómicas. Escuela de Agronomía. Universidad de Chile. 102 pp.
- LYONS, R. K., T. D. A. FORBES and R. MACHEN. 1993. What range herbivores eat and why. Texas Agricultural Extension Service. Texas A&M University System. 9 pp.
- MAYES, R., C. LAMB and P. COLGROVE. 1986. The use of dosed and herbage n-alkanes as markers for the determination of herbage intake. *J. Agric. Sci., Camb.* 107: 161-170.
- METCALFE, C. R. 1960. Anatomy of Monocotyledons. I. Graminae. I-LXI, 1-731, Fig. 1-29. Clarendon Press. Oxford. 731 pp.
- NEWMAN, J., W. THOMPSON, P. PENNING, and R. MAYES. 1995. Least-squares estimation of diet composition from n-alkanes in herbage and feces using matrix mathematics. *Journal of Animal Science, Camb.* 131: 465-476.
- ORTEGA, I., I. BERGER y M. FLORES. 1993. Manual de técnica microhistológica. Programa en la investigación de rumiantes menores en cooperación con el Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria. La Paz, Bolivia. 48 pp.
- MARTÍN, G. O. (h). y M. G. AGUILAR. 1994. Contribución a la metodología de extracción de epidermis vegetales para estudios de hábitos dietarios. *Rev. Arg. Prod. Anim.* Vol. 14 Sup. 1. p. 83.
- MCINNIS, M., M. VAVRA and W. KRUEGER. 1983. A comparison of four methods used to determine the diets of large herbivores. *J. Range Manage.* 36(3): 302-306.
- POSSE, G., J. ANCHORENA and M., COLLANTES. 1996. Seasonal diets of sheep in the steppe region of Tierra del Fuego, Argentina. *J. Range Manage.* 49 (1): 24-30.
- SPARKS, D. R. and J. C. MALECHEK. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *J. Range Manage.* 21: 264-265.
- STITTMATTER, C. G. y D. E. DIZEO, 1993. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 15:126-129.
- ULLRICH, T., G. CASTELLARO, B. WACKWITZ, G. FERRANDO, V. PARRAGUEZ y A. RAGGI. 1996. Utilización de la técnica microhistológica para la determinación de la composición botánica de la dieta de herbívoros. Libro de Resúmenes. XXI Reunión Anual. SOCHIPA A.G. pp. 3-4.
- WARREN, L., D. UECKERT and J. SHELTON. 1984. Comparative diets of Rambouillet, Barbado, and Karakul sheep and Spanish and Angora goats. *J. Range Manage.* 37(2): 172-180.