

1995-B

091520737

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



**VALOR NUTRICIONAL DE LA VEGETACION EN EL HABITAT
DEL VENADO COLA BLANCA EN EL BOSQUE
TROPICAL DE CHAMELA, JALISCO**

TESIS PROFESIONAL

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA**

P R E S E N T A

MARÍA GABRIELA SILVA VILLALOBOS

DIRECTOR DE TESIS

M. C. SALVADOR MANDUJANO RODRIGUEZ

ZAPOPAN, JALISCO. NOVIEMBRE DE 1996.

DEDICATORIAS

A MIS PADRES

Domingo y Juana, por creer en mí.

A MIS HERMANDOS

Isabel, Paty, Lupita, Domingo y Abel, por su cariño.

A VICTOR

Por su amor y su amistad.

A MI FAMILIA

Abuelos, Tíos, Primos y Sobrinos.

AGRADECIMIENTOS

Salvador Mandujano por su trabajo en la dirección de la tesis, su continuo apoyo académico, moral y económico *sin los cuales no hubiera terminado, pero sobre todo por su amistad.*

Biól. Sergio Guerrero Vázquez, Biól. Guillermo Barba Calvillo y M.V. Miguel Carbajal Soria por su asesoría como *sinodales.*

Biól. Gloria Arceo Castro por su compañía y ayuda en *los muestreos para coleccionar las plantas, así como por su interés en el desarrollo del trabajo aportando algunas ideas y en especial por su amistad.*

M.C. Lucía Barrientos Ramírez por su interés mostrado desde el principio, ayudándome con el servicio social en el Laboratorio de Biotecnología permitiéndome utilizar el molino, apoyándome con *bibliografía y consiguiendo los reactivos necesarios para los análisis bromatológicos.*

Q.F.B. Marcelo Barrientos Ramos por su asesoría en la determinación de polifenoles, conseguir los reactivos, apoyarme con *bibliografía del tema, por las discusiones académicas y por su amistad.*

Victor Morales Torres por su constante apoyo moral en los momentos difíciles, así como por su ayuda laboral en el laboratorio para la determinación de polifenoles, trabajando toda una noche, junto con varios días y fin de semana, para terminar el día señalado.

M.V. Mario Castellanos Lozano por su asesoría y ayuda técnica en la realización de los análisis bromatológicos, *dándome libertad de utilizar el laboratorio de bromatología por las mañanas según mis necesidades y usar un molino mas grande para terminar de moler lo último que faltaba.*

M.C. Alfredo Pérez Jiménez, Instituto de Biología, UNAM por la determinación de las especies vegetales.

Q. Gabriela López Ortiz y Q. Lilian Villarino Miranda por su asesoría química para entender algunas reacciones del análisis bromatológico y para comprobar la vialidad de los reactivos, *atendiéndome cordialmente.*

Dr. Sonia Gallina y M.C. Gerardo Sánchez Rojas por la revisión del borrador final, dando buenas sugerencias para el enriquecimiento del trabajo.

Compañeros Bolcheviquez por su amistad, compañerismo, ánimos y ayuda cuando se las pedía. En especial a aquellos que colaboraron conmigo directamente como Tito, Esther, Claudia (Musa), Gina y Roberto Carlos.

M.C. Martín P. Tena Meza por permitirme invadir su cubículo y utilizar su computadora para trabajar.

Ocean. Salvador Velázquez por su asesoría estadística que me permitió recordar las bases de esta herramienta.

Prof. Ma. del Refugio Vázquez como maestra de dibujo y por su consejos que me ayudaron a seguir adelante.

M.C. José Luis Navarrete Heredia por su asesoría administrativa y por ser nuestro padrino de generación.

Estación de Biología en Chamela, a su Jefe Felipe Noguera y su administrador Ignacio Ramírez, por permitir el desarrollo del trabajo facilitando el uso de las instalaciones, del material necesario y permitir el uso de la vegetación del área protegida para lograr los objetivos.

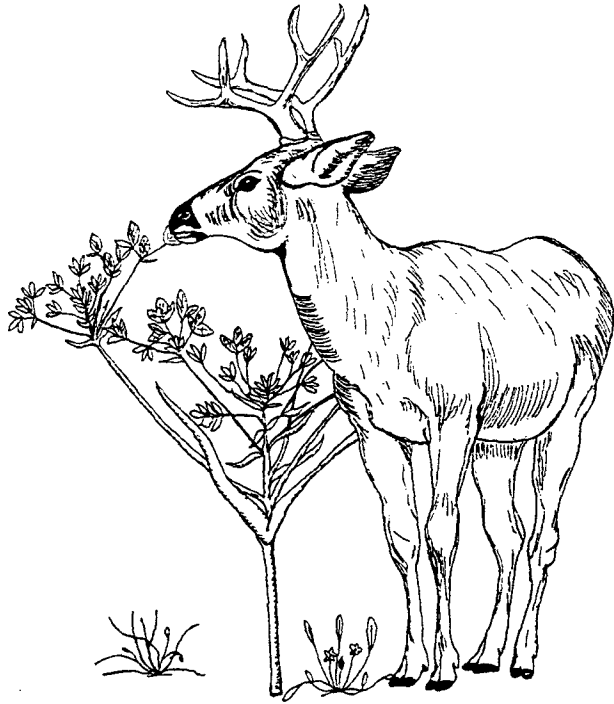
Instituto de Ecología, A.C. y al Departamento de Ecología y Comportamiento Animal por apoyar este trabajo. A los compañeros de trabajo por su amistad e interés mostrado en la fase final del trabajo. Por igual al Laboratorio de Suelos y su personal por permitirme el uso de sus instalaciones y material para la determinación de polifenoles, y a Ma. de Lourdes Cruz por resolver mis dudas.

Departamento de Botánica y Zoología y al Ing. Gregorio Nieves por facilitarme el uso de la sala de secado y el área de Etnobotánica para extender las plantas al aire libre.

Departamento de Madera, Celulosa y Papel, al Laboratorio de Biotecnología y Virgilio Zúñiga por el uso de las instalaciones y equipo para moler. Sergio Zepeda y Arturo Camacho por su asesoría y amistad.

Laboratorio de Bromatología de la División de Ciencias Veterinarias, Evelia Martínez y Adolfo Rodríguez por permitirme el uso de las instalaciones y equipo dándome oportunidad de trabajar por las tardes.

A mis maestros que contribuyeron a mi formación como bióloga, logrando llegar al final de esta etapa.



INDICE

RESUMEN	vii
INTRODUCCION	1
1. Generalidades	1
2. Estudios sobre Herbivoría del Venado en México	2
3. Antecedentes en el Area de Estudio	2
4. Planteamiento del Problema	5
OBJETIVOS	6
AREA DE ESTUDIO	7
METODOS	9
1. Trabajo de Campo	9
2. Trabajo de Laboratorio	11
3. Análisis Estadístico	13
RESULTADOS	15
1. Extracto Libre de Nitrógeno	15
2. Proteína Cruda	15
3. Cenizas	18
4. Grasa Cruda	18
5. Fibra Cruda	20
6. Polifenoles Totales	20
7. Taninos Condensados e Hidrolizables	22
8. Proteína Digestible	23
9. Correlaciones entre las Variables Nutricionales	23
10. Ordenación de las Variables Nutricionales	27
DISCUSION	29
1. Tendencia del Contenido Nutricional del Bosque Tropical Caducifolio y del Bosque Tropical Subperennifolio.	29
2. Relación entre el Contenido Nutricional de la Vegetación y los Requerimientos Nutricionales del Venado.	31
3. Limitaciones y Recomendaciones	36
CONCLUSIONES	38
BIBLIOGRAFIA CITADA	40

RESUMEN

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) es el herbívoro vertebrado de mayor talla y abundancia en el bosque tropical caducifolio de Chamela en la costa Pacífica de Jalisco, México. En esta región, el bosque tropical caducifolio se establece en los lomeríos y dominan especies arbóreas y arbustivas que pierden sus hojas durante la época seca (6-7 meses). En los arroyos se establece vegetación riparia o bosque tropical subperennifolio y dominan especies perennes. Como parte de un estudio sobre la ecología del venado cola blanca el cual pretende conocer las estrategias demográficas, el comportamiento de los individuos y el uso del hábitat en un bosque tropical de la costa de Jalisco, se realizó el presente trabajo. El objetivo fue determinar las tendencias generales en el valor nutricional de algunas especies que consume el venado y de especies que no consume pero que son frecuentes o abundantes en el sotobosque del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio. Se determinó bimensualmente, del período de octubre de 1994 a agosto de 1995, los porcentajes de proteína cruda, extracto libre de nitrógeno, grasa cruda, cenizas, fibra cruda, polifenoles totales y presencia de taninos hidrosolubles y condensados, de 36 especies agrupadas en tres categorías: 11 especies de la dieta del venado, 10 del bosque tropical caducifolio y 15 del bosque tropical subperennifolio. Las determinaciones nutricionales se hicieron por categoría. El valor nutricional fue más alto (mayor porcentaje de proteína, extracto libre de nitrógeno, grasas y cenizas) durante la época húmeda y disminuyó (mayor porcentaje de fibra cruda y polifenoles) durante la época seca. Las plantas que consume el venado tuvieron más proteína, extracto libre de nitrógeno, polifenoles, taninos hidrolizables y menor fibra, que el resto de la vegetación. Las plantas del bosque tropical subperennifolio presentaron mayor porcentaje de fibra y menor de proteína y extracto libre de nitrógeno durante todo el año, y mayor contenido de polifenoles en la época seca. Las plantas del bosque tropical caducifolio tuvieron un valor nutricional alto durante la época de lluvias y menor durante la época seca. Correlaciones positivas y negativas significativas entre estas variables, sugieren que hay tendencias distintas en el valor nutricional de las plantas del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio. Una ordenación por medio de un análisis de componentes principales, sugiere que la elección o no de las plantas del bosque tropical caducifolio o del bosque tropical subperennifolio por parte del venado, no puede ser explicado únicamente por una variable sino una interrelación de éstas. No obstante el bajo valor nutricional de la vegetación durante la época seca, los requerimientos nutricionales diarios de los venados pueden ser potencialmente cubiertos en este período. Sin embargo, es necesario realizar análisis más detallados donde se determine la composición bioquímica de cada especie, particularmente su contenido celular, digestibilidad, lignina y alcaloides.

INTRODUCCION

1. Generalidades.

Los ungulados son un grupo de mamíferos representados por casi 200 especies de los Ordenes Perissodactyla y Artiodactyla, y se caracterizan por haberse especializado principalmente a una dieta herbívora (Van Soest 1982, Pough *et al.* 1990). Los patrones de forrajeo de los ungulados influyen sobre la arquitectura, crecimiento, sobrevivencia y adecuación de las plantas (Trlica y Rittenhouse 1993, Danell *et al.* 1994, Kelt y Valone 1995), y sobre la composición y estructura de las comunidades vegetales (McNaughton y Georgiadis 1986, Dirzo y Miranda 1991, Huntly 1991, McNaughton 1991). Por otro lado, las plantas han desarrollado estrategias antiherbivoría tales como defensas físicas, compuestos secundarios que disminuyen o inhiben la tasa de ingestión y aprovechamiento de los nutrientes por parte de los animales, disminución de su valor nutritivo, o no son predecibles en tiempo y espacio lo cual las hace difícil de localizar por los herbívoros (Lundberg y Aström 1990, Bryant *et al.* 1991, Belovsky y Schmitz 1991, 1994).

La biomasa vegetal es relativamente abundante en los distintos hábitats donde viven los ungulados. La celulosa es un componente importante de las plantas y representa una de las principales fuentes alimenticias proveedoras de energía (Van Soest 1982). Sin embargo, aunque la celulosa esté compuesta por glucosa, los animales superiores son incapaces de utilizarla (Hungate 1982). Al mismo tiempo, el contenido de nutrientes en los tejidos de las plantas normalmente es bajo y se encuentra envuelto dentro de las paredes de celulosa poco digeribles (Stevens 1988). Los ungulados resolvieron evolutivamente este problema desarrollando aparatos digestivos monogástricos relativamente simples, o formando asociaciones con microorganismos degradadores de celulosa, los cuales se hospedan en cámaras de fermentación en su complejo aparato digestivo (rumiantes). Por lo tanto, la dieta de un herbívoro está limitada por los nutrientes y toxinas consumidas, las tasas de ingestión y digestión, que dependen de su aparato digestivo, y por el tiempo que tienen durante el día para buscar, consumir y rumiar el alimento (Belovsky 1981, Stephen y Krebs 1986, Laca y Demment 1991, Belovsky y Schmitz 1991).

Lo anterior implica que los patrones de forrajeo de los herbívoros varían en el tiempo y en el espacio, y los individuos tienen que tomar decisiones para balancear la máxima energía y nutrientes que pueden obtener de las plantas, contra el riesgo de exponerse a condiciones climáticas adversas, depredadores, parásitos y al efecto negativo de algunos factores como compuestos secundarios y alto contenido de fibra en las plantas (Crawley 1983, Belovsky y Schmitz 1991, Batzli 1994, Shipley y Spalinger 1995). La variación en la disponibilidad de las plantas influye sobre el éxito individual y los patrones de distribución y abundancia de las poblaciones de

mamíferos herbívoros (Batzli 1994). Por lo tanto, los herbívoros tienen respuestas espaciales (movimientos y selección de hábitat) y temporales (patrones de actividad y demográficos) a la variación en la disponibilidad de alimento y en la cobertura vegetal.

2. Estudios sobre Herbivoría del Venado en México.

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) es el ungulado rumiante con mayor área de distribución en el continente Americano (Hall 1981, Eisenberg 1989) y habita diversos tipos de vegetación (Halls 1984). En México, el venado cola blanca se distribuye por todo el territorio excepto la península de Baja California y el norte de Sonora (Hall 1981). Habita diferentes tipos vegetacionales como son bosques templados de encino y coníferas, matorrales xerófilos, y bosques tropicales caducifolios y perennifolios (Leopold 1965).

En México, el aspecto de la herbivoría que más se ha estudiado es la dieta, abarcando aspectos como la composición botánica, la calidad de las especies, y su disponibilidad en el hábitat (Gallina *et al.* 1978, Clemente 1984, Morales 1985, Villarreal 1986, Dietrich 1989, Foroughbakhch y Hauad 1989, Quintanilla 1989, Treviño 1989, Mandujano y Hernández 1986, Moreno-Loo *et al.* 1990, Mandujano y Rico-Gray 1991, Gallina 1993, Zermeño 1993, González-Saldivar *et al.* 1994, Molina 1994, Arceo *et al.* 1996). Estos aspectos se han estudiado principalmente en bosques templados y matorrales áridos, y muy poco en hábitats tropicales.

Prácticamente no han sido abordados como eje principal en los objetivos de los estudios en México, temas específicos de la herbivoría tales como la influencia directa de la variación espacial y temporal de la disponibilidad (cantidad y calidad) de alimento y cobertura vegetal sobre los patrones de uso de hábitat y actividad del venado, o la influencia del forrajeo del venado sobre la composición y estructura del sotobosque o a la sobrevivencia y adecuación de plantas.

3. Antecedentes en el Area de Estudio.

A partir de 1989 se inició un proyecto sobre la ecología del venado cola blanca (*O. v. sinaloe*, J. A. Allen 1903) en la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM en la costa del Pacífico de Jalisco. El estudio tiene la finalidad de conocer las estrategias poblacionales (demografía) e individuales (patrones de actividad y uso del hábitat) de los venados, en relación con la heterogeneidad (espacial y temporal) del hábitat. A continuación se presenta una síntesis de los resultados obtenidos de este estudio. La síntesis se basa en artículos en revistas (Mandujano y Gallina 1993, 1995a, 1995b, 1996, Mandujano *et al.* 1994, Mandujano y Martínez-Romero, enviado), y tesis (Mandujano 1992, Sánchez-Rojas 1995, Arceo 1996).

El venado cola blanca es una especie residente en el bosque tropical caducifolio de "Chamela" (Ceballos y Miranda 1986). La presencia de este tipo de vegetación está determinada en gran medida por la marcada estacionalidad en el régimen de lluvias (Murphy y Lugo 1986). El área de estudio se caracteriza por un período de secas de 6 a 7 meses con menos del 20% de la lluvia anual (Bullock 1986). Esto influye sobre la composición, estructura, fenología, biomasa y productividad de este tipo de vegetación (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Lott *et al.* 1987, Martínez-Yrizar *et al.* 1992, 1996).

El bosque tropical caducifolio abarca más del 75% de la superficie y en las partes bajas se desarrolla el bosque tropical subperennifolio (Lott *et al.* 1987). La riqueza y biomasa de especies en el sotobosque disminuyen, en promedio 78% y 83% respectivamente, en la transición de la época húmeda a la época seca en el bosque tropical caducifolio, y el 50% y 56% en el bosque tropical subperennifolio (Mandujano *et al.* 1995).

La dieta del venado está constituida por 113 especies incluidas en 19 familias (Arceo 1996). Las familias más representadas son la Euphorbiaceae, Leguminosae, Convolvulaceae, Malvaceae y Sapindaceae. Algunos de los géneros más consumidos son: *Acalypha* spp., *Croton* sp., *Ipomoea* spp., *Abutilon* sp., *Cardiospermum* sp., *Thouinia* sp. y *Rourea* sp. De la biomasa total durante la época seca, el 23% del bosque tropical caducifolio y el 9% del bosque tropical subperennifolio, corresponden a plantas que consume el venado (Mandujano y Gallina 1995b). Esto implica que el venado debe enfrentar una heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de alimento y cobertura vegetal en este tipo de hábitat. La manera en que solucione esta variación tendrá influencia en la sobrevivencia y adecuación de los individuos, lo cual influirá sobre la demografía de la población.

La demanda de agua por la población de venados en este sitio al final de la época seca es de 5 a 12 l/ha (Mandujano y Gallina 1995b). Un aspecto muy importante es que no hay fuentes de agua libre durante la época seca. Particularmente, la disponibilidad de agua que potencialmente pueden proveer las especies que consume el venado en la época seca es de 10 a 56 l/ha en el bosque tropical caducifolio y de 4 a 50 l/h en el bosque tropical subperennifolio. Suponiendo que el venado consumiera el 100% de esta biomasa vegetal, la población cubriría sus necesidades. Sin embargo, el venado debe satisfacer sus necesidades aprovechando otras fuentes de agua como son el rocío y la humedad contenida en las hojas y frutos. Las observaciones indican que en esta época los venados buscan frutos con alto contenido de humedad.

La fructificación de las especies arbóreas tiende a concentrarse de julio a agosto y de febrero a la primera quincena de abril (Bullock y Solís-Magallanes 1990). El venado consume frutos de *Opuntia excelsa*, *Spondias purpurea*, *Ficus* spp. *Brosimum alicastrum*, *Jacquinia pungens* y varias especies de leguminosas. En

particular, los frutos de *Spondias purpurea* (ciruelo) son un recurso clave para el venado en este sitio (Mandujano *et al.* 1994, Arceo 1996). Esto se debe al alto contenido de humedad en los frutos (> 75%) ya que es una de las pocas especies que fructifica al final de la época seca (mayo y junio). Se han encontrado grupos de 4 a 510 endocarpos de ciruelo regurgitados por el venado. Este árbol es una especie dioica, con una densidad de árboles adultos de 8 ind/ha, de los cuales el 50% son hembras y el 38% de éstas producen más de 500 frutos (Mandujano *et al.* 1994). Los frutos maduros tienen un peso promedio de 8 g y la producción de frutos es de 15 kg/ha. El agua que proveen los frutos de esta especie, estimada en promedio es de 10 l/ha (Mandujano y Gallina 1995b).

La chachalaca (*Oryzopsis poliocephala*) consume los frutos de este árbol y su modo de forrajeo tiene influencia sobre la tasa de caída de los mismos (Mandujano y Martínez-Romero, enviado). En ausencia de esta ave la caída de frutos es muy baja. Por otro lado, la tasa de germinación de las semillas que han sido regurgitadas por el venado es mayor que de las que sólo caen y no son consumidas (Mandujano *et al.* 1994). Sin embargo, el efecto que tiene el venado sobre la sobrevivencia de las plántulas del ciruelo, las cuales también consume, no se ha estudiado. En consecuencia, la actividad de las chachalacas podría tener efectos sobre los patrones de movimientos de los venados al final de la época seca. Mientras que la ausencia de frutos de *S. purpurea* podría tener efectos sobre los patrones de actividad y uso del hábitat de los individuos y sobre su sobrevivencia.

Durante la época seca las hembras están gestando y los nacimientos comienzan a finales de esta época (Mandujano 1992). Los cervatillos comienzan a consumir plantas en la época de máxima cantidad y calidad de vegetación, que corresponde a la época húmeda. De 1989 a 1994 la densidad fue de 10 a 14 venados/km² (Mandujano 1992, Mandujano y Gallina 1993, 1995a). La estructura de edades se mantuvo relativamente estable. La proporción de sexos de la categoría de adulto fue de 1 macho por cada 3 hembras. La mayor tasa de mortalidad se encontró en los machos. La tasa de natalidad fue de 1 cría por hembra, y solo el 39% del total de hembras fueron observadas con crías. Esta información indica que el crecimiento de la población se ha mantenido estable.

En el área de estudio los venados no forman manadas numerosas (Mandujano y Gallina 1996). La unidad social básica es la de una hembra adulta con sus crías de ese año y en ocasiones una cría hembra del año anterior. Lo común es observar animales solitarios durante todo el año. Esto se puede interpretar como una estrategia para disminuir los riesgos de depredación y aumentar la obtención de energía y nutrientes (Hirth 1977). Por otro lado, datos preliminares indican que los venados prefieren el bosque tropical caducifolio durante todo el año, mientras que el bosque tropical subperennifolio es menos usado. Además, parece que hay una tendencia a que los machos usen más constantemente el bosque tropical subperennifolio. Los

machos son más activos durante la noche y tienen un ámbito hogareño más grande, mientras que las hembras son más activa durante el día y ocupan un área menor (Sánchez-Rojas 1995). Lo anterior sugiere que la estrategia de forrajeo de las hembras será ocupar áreas que le provean con recursos (alimento y agua) predecibles durante el período previo al parto y durante la lactancia, y que incrementen la seguridad de las crías durante el período que son más vulnerables a la depredación (Main *et al.* 1996). Mientras que los machos explotarán áreas donde los recursos sean abundantes con el fin de consumir la mayor cantidad de alimento para incrementar su peso, el tamaño de las astas y acumular grasa para los combates durante el período de apareamiento.

4. Planteamiento del Problema.

Los antecedentes anteriores sugieren que los venados podrían tener diferentes estrategias para enfrentar la variación espacial y temporal de los recursos en este tipo de hábitat. Un aspecto importante que no ha sido abordado en este lugar hasta el momento, es el papel que tiene la variación en el valor nutricional de la vegetación sobre los patrones de actividad y uso del hábitat del venado observados. El valor nutricional tiene un papel fundamental en la selección de las especies vegetales en la dieta de los herbívoros, por tal motivo es importante abordar este aspecto. Algunas de las preguntas que surgen al respecto son: ¿habrá alguna variación en el valor nutricional y los compuestos secundarios de la vegetación entre la época húmeda y la época seca?, ¿existe algún patrón en la concentración de nutrientes y compuestos secundarios entre especies que se establecen exclusivamente en el bosque tropical caducifolio o en el bosque tropical subperennifolio?, y ¿hay diferencias en la concentración de nutrientes y compuestos secundarios entre algunas plantas muy consumidas por el venado y otras muy abundantes pero no consumidas?.

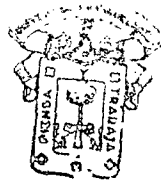
OBJETIVOS

1. Determinar el valor nutricional de algunas especies vegetales consumidas por el venado y otras no consumidas pero abundantes del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio.
2. Analizar los cambios que tienen en su valor nutricional las especies consumidas por el venado y las no consumidas pero abundantes del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio.
3. Establecer si hay diferencias en el valor nutricional entre las especies consumidas por el venado y las no consumidas.

AREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Investigación y Difusión Biológica "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México, situada en la costa de Jalisco, México (19° 30'N y 105° 00' W) (Figura 1). La Estación tiene una extensión de 3200 ha, se caracteriza por una topografía irregular, con pendientes de 21° a 34°; el intervalo altitudinal es de 30 a 580 m, aunque la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m (Bullock 1988). Los suelos tienen buen drenaje, la textura es arenosa, con pH de 5.2 a 7.0 y 0.8 - 5.8% de materia orgánica (Barradas y Fanjul 1985). El clima es tropical con una marcada estacionalidad, de tipo Aw que es el más seco de los tropicales (Bullock 1988). La temperatura media anual es 25°C, con los meses más calientes entre mayo y septiembre (Bullock 1986). La precipitación promedio anual del período 1977-1993 ha sido 735 mm (SD= 210). La temporada de lluvias es de julio a noviembre, aunque son frecuentes lluvias esporádicas durante diciembre y febrero (Bullock 1986). Un aspecto significativo es que Murphy y Lugo (1986) sitúan a Chamela entre los bosques más secos al compararla con 16 lugares en el mundo con vegetación similar.

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio (Lott *et al.* 1987). Se localiza en lomeríos con suelos someros, el estrato arbóreo tiene una altura de 4 a 15 m y presenta un sotobosque bien desarrollado; numerosas especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas durante la época seca. Algunas de las especies arbóreas más comunes son: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Lonchocarpus lanceolatus* y *Caesalpinia eriostachys*. También se encuentra el bosque tropical subperennifolio, el cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos; el estrato arbóreo tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies arbóreas más comunes son: *Thouinidium decandrum*, *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* y *Sideroxylon capiri* (Lott *et al.* 1987).



BIBLIOTECA CENTRAL

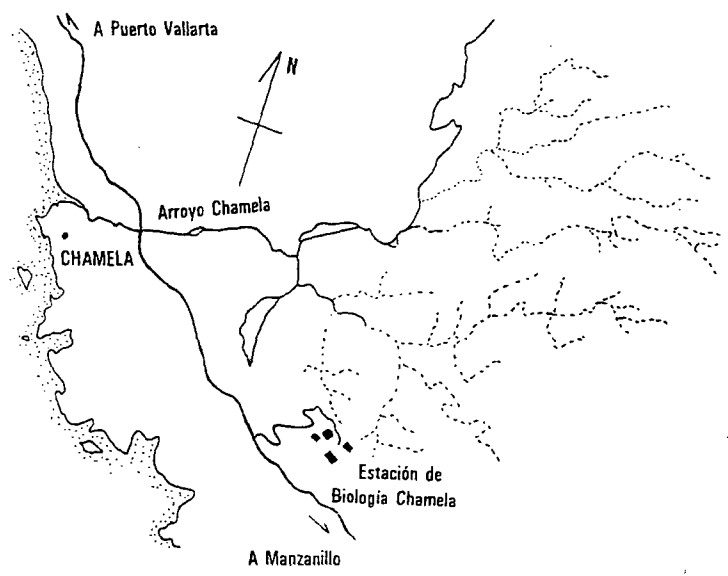
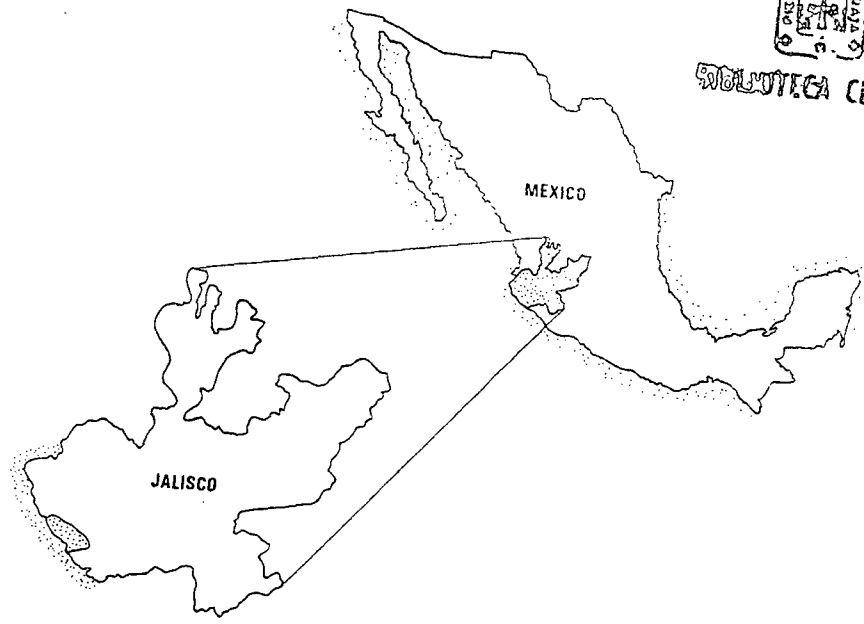


Figura 1. Ubicación geográfica de la Estación de Biología "Chamela", Jalisco.

MÉTODOS

1. Trabajo de Campo.

Con base en observaciones previas sobre las especies que consume el venado cola blanca en este lugar (Mandujano y Gallina 1991) y la variación en la composición y estructura del sotobosque (Mandujano *et al.* 1995), se decidió trabajar únicamente con 36 especies vegetales. Las especies seleccionadas son algunas que consume frecuentemente el venado, y otras que no consume pero que son muy abundantes y casi exclusivas en el sotobosque del bosque tropical caducifolio o del bosque tropical subperennifolio. Las 36 especies se incluyeron en tres grupos, que son: especies consumidas por el venado, especies no consumidas del bosque tropical caducifolio, y especies no consumidas del bosque tropical subperennifolio (Cuadro 1). El número de especies en cada grupo varió, sobre todo al que se refiere al grupo de "dieta" y al de "bosque tropical caducifolio", debido a que conforme avanzó la época seca el número de especies disminuyó en estos grupos debido a su fenología.

Una vez seleccionadas las especies, el trabajo de campo consistió en buscar a lo largo de los caminos de terracería y veredas dentro de la Estación de Biología, varios individuos de cada especie. Las muestras fueron tomadas manualmente simulando la alimentación natural observada en el venado, es decir, sólo se cortaron hojas y ramas tiernas que son las partes que comúnmente selecciona (McCullough 1985).

El trabajo de campo se llevó a cabo entre octubre de 1994 y agosto de 1995. Se realizaron seis muestreos, durante 3 días de la primera quincena del mes de colecta. Se trató de que los meses de muestreo coincidieran con cambios en el patrón de precipitación. Los meses de muestreo fueron:

- Octubre de 1994 (mediado de época húmeda)
- Diciembre de 1994 (fin de época húmeda)
- Febrero de 1995 (inicio de época seca)
- Abril de 1995 (mediado de época seca)
- Junio de 1995 (fin de época seca)
- Agosto de 1995 (inicio de época húmeda)

La cantidad recolectada por especie fue de 200 g de materia húmeda, la cual fue transportada en papel periódico para evitar la pudrición de las mismas (Tejada 1992). Las muestras se secaron en estufa a 50°C durante 2 ó 5 días, dependiendo de la humedad de las plantas, en el cuarto de secado del Departamento de Botánica y Zoología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (C.U.C.B.A.) de la Universidad de Guadalajara. Es importante señalar que, para evitar que el calor volatizara algunos compuestos secundarios, una fracción de cada muestra (50 g) no se secó de esta manera. Para este caso, las plantas se secaron al aire libre en un cuarto bien

CUADRO 1. Especies colectadas del bosque tropical caducifolio, del bosque tropical subperennifolio y de la dieta del venado cola blanca, durante el inicio (In), mediado (Me) y final (Fi) de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jalisco.

GRUPOS	EPOCA HUMEDA			EPOCA SECA		
	In	Me	Fi	In	Me	Fi
Bosque Tropical Caducifolio						
<i>Lasiacis ruscifolia</i>	x	x	x	x		
<i>Jacquinia pungens</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Trichilia trifolia</i>	x	x	x	x	x	
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	x	x	x	x		
<i>Elytraria imbricata</i>	x	x	x			
<i>Apoplanesia paniculata</i>	x	x	x			
<i>Hybanthus mexicanus</i>	x	x	x			
<i>Croton suberosus</i>	x	x	x			
<i>Decachaeta haenkeana</i>	x	x	x			
<i>Eupatorium solidaginifolium</i>		x	x			
Bosque Tropical Subperennifolio						
<i>Thouinidium decandrum</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Cynometra oaxacana</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Forchhammeria pallida</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Rourea glabra</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Cupania dentata</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Clytostoma binatum</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Adenocalyma inundatum</i>	x	x	x	x	x	x
No determinada Branquia	x	x	x	x	x	x
<i>Capparis vermucosa</i>	x	x	x	x	x	x
No determinada Herb. Peg.		x	x	x		
<i>Combretum fruticosum</i>	x		x	x		
No determinada Escrupu.	x	x	x	x		
<i>Potopteris cordifolius</i>	x	x	x	x		
No determinada Flor Bca.	x	x	x	x		
<i>Guapira macrocarpa</i>		x				
Dieta del Venado						
<i>Dicliptera resupinata</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Caesalpinea enostachys</i>	x	x	x	x		
<i>Acalypha</i> spp.	x	x	x			
<i>Croton</i> sp.	x	x	x	x		
<i>Spondias purpurea</i>	x	x				
<i>Heliocarpus pallidus</i>	x	x	x			
<i>Coursetia canbaea</i>	x	x	x			
<i>Desmodium procumbens</i>	x	x				
<i>Brosimum alicastrum</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Tephrosia</i> spp.	x	x	x	x		
<i>Serjania brachycarpa</i>	x	x	x	x		

ventilado del mismo Departamento. Una vez secas las plantas, se procesaron por separado en un molino de aspas de Arthut H. Thomas Co. de General Electric 113C925AB3 (H.P. 1/4) con criba de 1 mm del Laboratorio de Biotecnología del Departamento de Madera, Celulosa y Papel de la Universidad de Guadalajara. Después se colocaron en bolsitas de plástico, se sellaron para evitar la humedad y se enviaron a cada laboratorio para su análisis correspondiente.

2. Trabajo de Laboratorio

Las determinaciones realizadas fueron las siguientes:

- Extracto Libre de Nitrógeno (ELN)
- Proteína Cruda
- Cenizas
- Grasa Cruda
- Fibra Cruda
- Polifenoles totales
- Taninos condensados e hidrolizables
- Proteína Digestible

Para cada determinación, primero se peso la misma cantidad de cada una de las especies por grupo (dieta, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio) y se hizo una mezcla homogénea. El análisis proximal (extracto libre de nitrógeno, proteína cruda, grasa cruda, fibra cruda y cenizas) se realizó en el Laboratorio de Bromatología de la División de Ciencias Veterinarias del CUCBA. Los métodos utilizados fueron los recopilados y modificados por Tejada (1992) del AOAC (1980). Cada determinación se hizo por triplicado. La concentración de proteína cruda, grasa cruda, fibra cruda, cenizas y extracto libre de nitrógeno se obtuvo en porcentaje en base seca. Los compuestos bioquímicos que generalmente contiene cada determinación están enlistados en el Cuadro 2.

La determinación de polifenoles totales (antocianinas, antoxantinas, catequinas, flavonoides, taninos) se llevó a cabo en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz. La técnica utilizada fue la empleada y modificada por Barrientos (1996), el cual se basó en el trabajo de Leslie-Harti y Johnstone (1989) y de Hernández (1992). En esta técnica se empleó el método de Folin-Dennis para cuantificar la concentración de polifenoles y se ratificó por absorbancia de luz en un espectrofotómetro Milton Roy, Spectronic 21D a 760 nanómetros (nm). Cada determinación se hizo por triplicado. La concentración de polifenoles se obtuvo en miligramos (mg) en base seca por medio de una regresión de mínimos cuadrados utilizando el programa STATGRAPHICS. Para la determinación de presencia de taninos condensados o hidrolizables se empleó el ensayo de cloruro férrico (Trease y Evans 1988). La

determinación se hizo por duplicado. Se realizó la determinación de presencia de taninos para cada especie del grupo de "dieta" del mes de Octubre. La muestra de las especies del bosque tropical caducifolio del final de la época seca se extravió, por lo que no se hizo ningún análisis.

CUADRO 2. Compuestos bioquímicos que generalmente se encuentran en los componentes de un análisis próximoal.

ANALISIS PROXIMAL	COMPUESTOS BIOQUIMICOS
Proteína Cruda	Proteínas solubles Nitrógeno de la pared celular Nitrógeno lignificado Urea, Nitrógeno inorgánico Aminas, amidas
Extracto Libre de Nitrógeno	Carbohidratos solubles, hemicelulosa Vitaminas solubles en agua Lignina alkali soluble Compuestos secundarios (taninos) Pectíνας, ácidos orgánicos
Fibra Cruda	Celulosa, Lignina insoluble Hemicelulosa
Grasa Cruda	Lípidos, carotenos, clorofila Vitaminas solubles en grasa Prótidos, alkalis, ceras, resina Compuestos secundarios grasos
Cenizas	Fósforo, Potasio, Calcio Boro, Cobalto, Cobre, Cloro Iodo, Hierro, Sodio, Cinc Selenio, Sílice, Manganeso Molibdeno

Para la determinación de proteína digestible se utilizaron las fórmulas presentadas por Ford *et al.* (1994), donde se recurre a la capacidad de los taninos para precipitar las proteínas (Haslam 1980). Para ello, se convierten los valores de taninos expresados en miligramos por miligramo de materia seca a miligramos de precipitación de la albúmina del suero de bovinos (ASB) por miligramo de materia seca, mediante la ecuación de regresión: $Y = 4.56 x$, donde x es el contenido de taninos. Para estimar la reducción del potencial en la digestibilidad de proteína, se utilizó la siguiente ecuación: $Z = -3.87 + 0.9283 X - 11.82 Y$ (Robbins *et al.* 1987a), donde Z es el porcentaje de proteína digestible, X es el contenido de proteína cruda en porcentaje de materia seca y Y es la precipitación de ASB. Debido a que en el presente estudio no se obtuvo una estimación cuantitativa de los taninos, se empleó la información de polifenoles totales. Por lo tanto, la proteína digestible obtenida de la fórmula descrita anteriormente, está subestimada. Este método sólo se aplicó a las especies consumidas por el venado.

3. Análisis Estadístico.

Debido a que los datos están expresados en porcentaje, para analizarlos se transformaron con la función arcoseno (Sokal y Rohlf 1969). Los datos pasaron las pruebas de normalidad y de igualdad de varianza entre tratamientos, por lo tanto se aplicaron pruebas paramétricas. Las pruebas se aplicaron para cada determinación nutricional (fibra cruda, proteína cruda, extracto libre de nitrógeno, ceniza, grasa y polifenoles) por separado.

Se trató de conocer si para cada una de las determinaciones nutricionales, existen diferencias entre los tres grupos de plantas (plantas del bosque tropical caducifolio, del bosque tropical subperennifolio y las que consume el venado) a través del tiempo. La variable temporal se analizó de dos maneras: 1) comparando entre meses (inicio, mediado y final de la época húmeda y de la época seca), y 2) comparando entre la época húmeda y la época seca.

Para el primer caso se aplicaron análisis de varianza de dos vías (grupo y mes) sin replicas (Sokal y Rohlf 1969). Debido a que no se obtuvo información de las determinaciones nutricionales de las plantas del bosque tropical caducifolio al final de la época seca, se utilizó el promedio anual de cada variable de este tipo de vegetación como dato para poder realizar los análisis de varianza. Analizando los datos de esta manera no fue posible evaluar la significancia de la interacción grupo x mes.

Para el segundo caso, también se aplicaron análisis de varianza de dos vías (grupo y época) con diferente número de repeticiones (Sokal y Rohlf 1969). Para lo cual, se consideraron los meses (inicio, mediado y final de cada época) como repeticiones.

Para este análisis si fue posible determinar la significancia de la interacción grupo x época.

En caso de un valor de F significativo ($P < 0.05$), se empleó la prueba *a posteriori* SNK de comparación múltiple de medias, para definir cuales grupos difieren entre sí.

Se realizaron correlaciones lineales simples para las variables nutricionales, combinando los datos de los grupos (comidas, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio) y por grupo. Para el manejo de los datos se utilizó el programa QUATTRO PRO para WINDOWS. El programa estadístico utilizado fue el SIGMASTAT para WINDOWS.

Se realizó una ordenación mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), empleando la matriz de correlaciones entre variables nutricionales contra los grupos (comidas, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio) durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca. El análisis se hizo utilizando el paquete MULTIVAR (Sánchez-Colón y Ornelas 1988).

RESULTADOS

1. Extracto Libre de Nitrógeno.

El porcentaje promedio anual de ELN en las plantas fue del 46.4% en las que consume el venado, 44.7% en las del bosque tropical caducifolio, y 41.4% en las del bosque tropical subperennifolio. Estas diferencias fueron significativas ($F= 22.4$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.0001$), siendo las plantas del bosque tropical subperennifolio las que tuvieron menos ELN (Figura 2 y Cuadro 3). No hubo diferencia significativa en el porcentaje de ELN promedio de los grupos de plantas (especies que consume, especies del bosque tropical caducifolio y especies del bosque tropical subperennifolio) entre meses ($F= 1.28$, $gl= 5$ y 17 , $P= 0.34$), ni entre las épocas húmeda y la seca ($F= 0.001$, $gl= 1$ y 16 , $P= 0.97$).

Si bien la interacción de la época del año con el grupo de plantas no fue significativa ($F= 2.85$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.10$), se observó que durante la época húmeda las especies que consume el venado y las del bosque tropical caducifolio, tuvieron un mayor porcentaje de ELN en comparación a las plantas del bosque tropical subperennifolio (Figura 2). Mientras que en la época seca disminuyó el porcentaje de ELN en las plantas del bosque tropical caducifolio y se incrementó en las plantas del bosque tropical subperennifolio. Durante ambas épocas, las plantas que consume el venado tuvieron un porcentaje de ELN similar.

2. Proteína Cruda.

El porcentaje promedio anual de proteína cruda de las plantas fue del 14.8% en las que consume el venado, 14.2% en las del bosque tropical caducifolio y 14.0% en las del bosque tropical subperennifolio (Figura 3 y Cuadro 3). Estas diferencias no fueron significativas ($F= 0.12$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.88$).

Hubo diferencia significativa en el porcentaje de proteína promedio de los grupos entre meses ($F= 7.41$, $gl= 5$ y 17 , $P= 0.004$), y entre épocas ($F= 31.0$, $gl= 1$ y 16 , $P= 0.0002$). Durante los meses que abarca la época húmeda (agosto a octubre), toda la vegetación tuvo un mayor porcentaje de proteínas (Figura 3). Mientras que este porcentaje disminuyó gradualmente durante la época seca, llegando al mínimo en el mes de junio.

No hubo interacción significativa entre la época del año y el grupo de plantas ($F= 2.11$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.17$). Sin embargo, se observó que durante la época húmeda las especies que consume el venado y las del bosque tropical caducifolio tuvieron más contenido de proteínas que en la época seca (Figura 3).

CUADRO 3. Porcentaje promedio del valor nutricional de las plantas del bosque tropical caducifolio (BTC), del bosque tropical subperennifolio (BTS) y de algunas especies de la dieta del venado cola blanca al inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jalisco.

EPOCA	POLIFE- NOLES	GRASA CRUDA	CENIZA	PROTEINA CRUDA	FIBRA CRUDA	ELN
Inicio Húmeda						
BTC	1.55	1.62	11.08	16.43	24.65	46.22
BTS	1.50	1.38	10.18	15.21	31.46	41.44
DIETA	2.34	1.51	10.93	17.26	22.01	48.28
Mediado Húmeda						
BTC	1.59	2.77	10.55	16.37	21.87	48.44
BTS	1.50	1.97	12.73	15.22	27.58	42.49
DIETA	2.38	2.72	10.24	16.41	20.40	50.21
Final Húmeda						
BTC	2.07	2.46	10.26	16.30	23.63	47.34
BTS	1.80	2.01	12.32	15.19	28.83	41.64
DIETA	2.78	2.13	11.84	17.27	20.64	48.11
Inicio Seca						
BTC	1.52	2.91	9.09	13.96	27.79	46.24
BTS	1.75	2.41	11.74	14.23	26.77	44.85
DIETA	2.93	2.41	9.37	14.32	22.77	51.12
Mediado Seca						
BTC	1.52	2.26	9.30	11.15	32.88	44.40
BTS	2.15	2.63	10.42	12.65	30.35	44.21
DIETA	2.88	1.95	10.12	10.12	27.92	49.59
Final Seca						
BTC	no	no	no	no	no	no
BTS	2.27	3.25	10.01	11.76	31.03	43.93
DIETA	3.10	2.12	10.07	9.66	31.32	46.81

no: muestra extraviada.

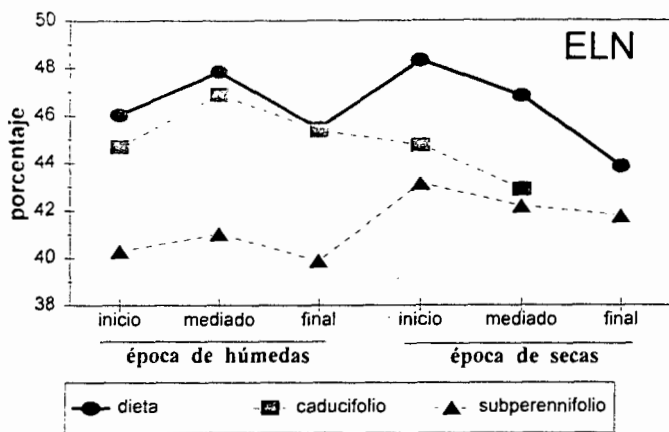


Figura 2. Porcentaje de extracto libre de nitrógeno (ELN) de las especies que consume el venado (DIETA), del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

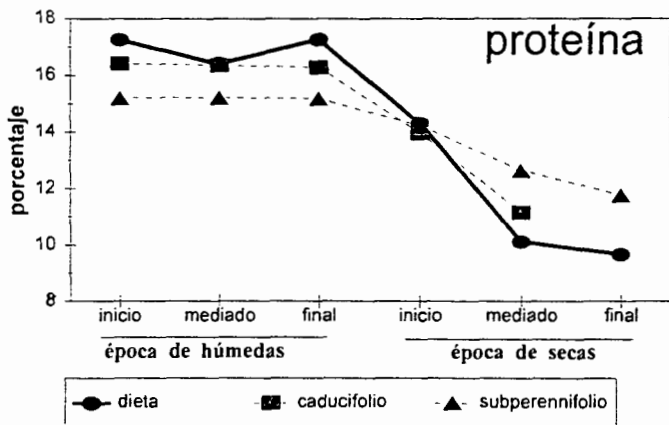


Figura 3. Porcentaje de proteína cruda de las especies que consume el venado (DIETA), del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

3. Cenizas.

El porcentaje promedio anual en el contenido de cenizas en las plantas fue del 11.2% en las del bosque tropical subperennifolio, 10.5% en las que consume el venado y 9.9% en las plantas del bosque tropical caducifolio. Sin embargo, estas diferencias no fueron significativamente distintas ($F= 3.08$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.09$).

No hubo diferencia significativa en el porcentaje de cenizas de los grupos entre meses ($F= 1.75$, $gl= 5$ y 17 , $P= 0.21$), pero sí entre épocas ($F= 9.07$, $gl= 1$ y 16 , $P= 0.01$). Durante la época húmeda la vegetación tuvo un mayor contenido de cenizas (Figura 4).

No hubo interacción significativa entre la época del año y el grupo de plantas ($F= 0.14$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.87$). Sin embargo, el porcentaje de cenizas tendió a ser mayor en las plantas del bosque tropical subperennifolio de mediado de la época húmeda a inicio de la época seca. Mientras que el porcentaje de cenizas fue disminuyendo de inicio de la época húmeda hasta la época seca en las plantas del bosque tropical caducifolio (Figura 4).

4. Grasa Cruda

El porcentaje promedio anual de grasa cruda en las plantas fue del 2.4% en las del bosque tropical caducifolio, 2.3% en las del bosque tropical subperennifolio y 2.1% en las que consume el venado. Estas diferencias no fueron significativas ($F= 0.56$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.59$).

Hubo diferencia significativa en el porcentaje de grasas promedio de los grupos entre meses ($F= 4.36$, $gl= 5$ y 17 , $P= 0.02$), pero no entre épocas ($F= 3.77$, $gl= 1$ y 16 , $P= 0.08$). El contenido de grasas fue mínimo a inicio de la época húmeda tanto en las especies que consume, como en las del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio. Posteriormente, se va incrementando este porcentaje, hasta alcanzar el máximo al final de la época seca en las plantas del bosque tropical subperennifolio (Figura 5).

No hubo interacción significativa entre la época del año y el grupo de plantas ($F= 1.34$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.30$). Sin embargo, se observó que durante la época seca se incrementó el contenido de grasas en las especies bosque tropical subperennifolio.



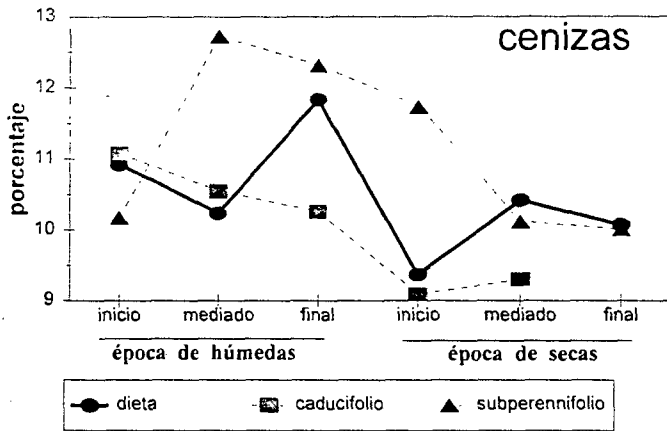


Figura 4. Porcentaje de cenizas de las especies que consume el venado (DIETA), del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

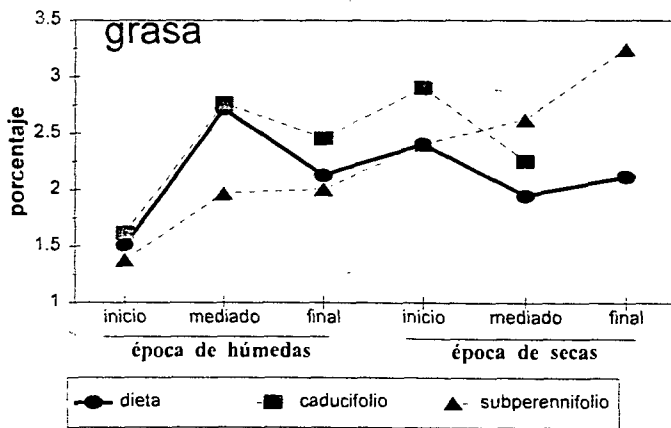


Figura 5. Porcentaje de grasas de las especies que consume el venado (DIETA), del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

5. Fibra Cruda.

El porcentaje promedio anual en el contenido de fibra cruda en las plantas fue del 29.3% en las del bosque tropical subperennifolio, 26.9% en las del bosque tropical caducifolio y 24.2% en las que consume el venado. Estas diferencias fueron significativas ($F= 6.39$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.01$), siendo las especies que consume el venado las que tuvieron menos fibra.

Hubo diferencia significativa en el porcentaje de fibra en los grupos entre meses ($F= 3.35$, $gl= 5$ y 17 , $P= 0.04$), y entre épocas ($F= 12.85$, $gl= 1$ y 16 , $P= 0.004$). El porcentaje de fibra de la vegetación fue menor durante la época húmeda. Se observó un incremento gradual de mediados de la época húmeda, hasta el final de la época seca (Figura 6). Esta tendencia fue más notoria en las plantas del bosque tropical caducifolio y las que consume el venado.

No hubo interacción significativa entre la época del año y el grupo de plantas ($F= 3.21$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.08$). Sin embargo, hubo tendencia a que el contenido de fibra en las plantas que consume el venado fue menor durante todo el año en comparación a las que no consume. Asimismo, durante la época húmeda las plantas del bosque tropical caducifolio y las que consume el venado tuvieron menos contenido de fibra en comparación a las plantas del bosque tropical subperennifolio. Y durante todo el año fue alto el contenido de fibra en las plantas del bosque tropical subperennifolio (Figura 6).

6. Polifenoles Totales.

El porcentaje promedio anual en el contenido de polifenoles fue del 2.6% en las plantas que consume el venado, 1.8% en las del bosque tropical subperennifolio y 1.6% en las del bosque tropical caducifolio. Estas diferencias fueron significativas ($F= 54.4$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.0001$), siendo las plantas que consume el venado las que tuvieron el mayor porcentaje de polifenoles.

No hubo diferencia significativa en el porcentaje de polifenoles en los grupos entre meses ($F= 3.02$, $gl= 5$ y 17 , $P= 0.06$), ni entre épocas ($F= 2.93$, $gl= 1$ y 16 , $P= 0.12$). Aunque se observó una tendencia en la vegetación de incrementar el porcentaje de polifenoles de inicio de la época húmeda hasta el final de la época seca (Figura 7).

No hubo interacción significativa entre la época del año y el grupo de plantas ($F= 3.67$, $gl= 2$ y 16 , $P= 0.06$). Sin embargo, durante ambas épocas el contenido de polifenoles fue mayor en las plantas que consume el venado en comparación a las que no consume. Mientras que el contenido de polifenoles tuvo la tendencia a ser mayor en las plantas del bosque tropical subperennifolio durante la época seca (Figura 7).

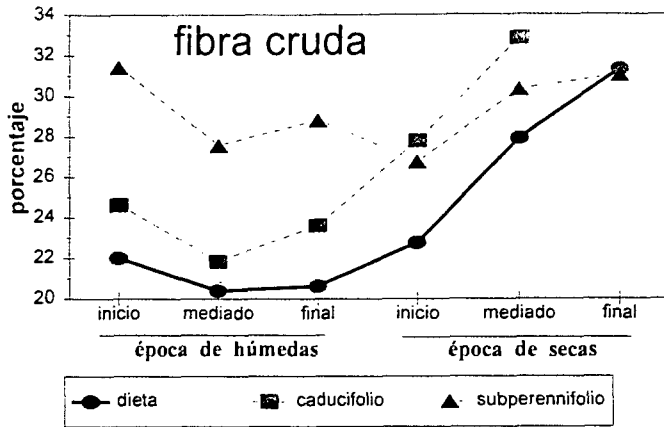


Figura 6. Porcentaje de fibra cruda de las especies que consume el venado (DIETA), del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

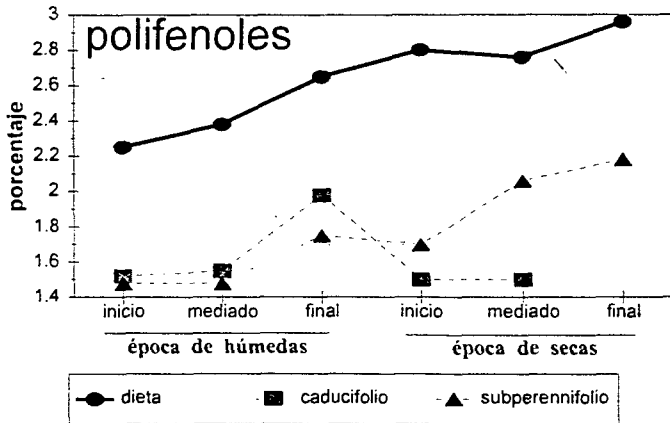


Figura 7. Porcentaje de polifenoles totales de las especies que consume el venado (DIETA), del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

7. Taninos Condensados e Hidrolizables.

Se observó una diferencia en la presencia de los tipos de taninos (hidrolizables y condensados) contenidos en las plantas que consume el venado y en las que no consume (Cuadro 4). En general, la mayor parte del año las plantas que consume el venado tuvieron presencia de taninos hidrolizables y condensados. Mientras que en las plantas del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio, únicamente se detectaron taninos condensados durante todo el año. Sin embargo, de las especies consumidas solo *Acalypha* spp. y *Caesalpinea eriostachys* contienen taninos hidrolizables (Cuadro 5).

CUADRO 4. Presencia de taninos hidrolizables (TH) y condensados (TC) en algunas plantas del bosque tropical caducifolio (BTC), del bosque tropical subperennifolio (BTS) y de la dieta del venado cola blanca de inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca. Presencia (+), Ausencia (-).

EPOCA	DIETA		BTC		BTS	
	TH	TC	TH	TC	TH	TC
Inicio Húmeda	+	+	-	+	-	+
Mediado Húmeda	+	+	-	+	-	+
Final Húmeda	+	+	-	+	-	+
Inicio Seca	+	+	-	+	-	+
Mediado Seca	-	+	-	+	-	+
Final Seca	-	+	*	*	-	+

* muestra extraviada.

CUADRO 5. Presencia de taninos hidrolizables (TH) y condensados (TC), en las especies de la dieta del venado cola blanca colectadas en octubre de 1994 (mediado de época seca) en Chamela, Jalisco. Presencia (+), Ausencia (-).

ESPECIE	TH	TC
<i>Dicliptera resupinata</i>	-	+
<i>Caesalpinea eriostachys</i>	+	+
<i>Acalypha</i> spp.	+	+
<i>Croton</i> sp.	-	+
<i>Spondias purpurea</i>	-	+
<i>Heliocarpus pallidus</i>	-	+
<i>Coursetia canbaea</i>	-	+
<i>Desmodium procumbens</i>	-	+
<i>Brosimum alicastrum</i>	-	+
<i>Tephrosia multiflora</i>	-	+
<i>Serjania brachycarpa</i>	-	+

8. Proteína Digestible.

El porcentaje promedio de proteína digestible de las especies que consume el venado fue del 10.5% en la época húmeda y de 5.1% en la época seca. El porcentaje de proteína digestible disminuyó gradualmente de inicio de la época húmeda hasta el final de la época seca (Figura 8). La pérdida de proteína cruda aprovechable, por acción del contenido de taninos, fue constante (6.4% en promedio) a través del año.

9. Correlaciones entre las Variables Nutricionales.

Proteína-Fibra. En general, se observó una correlación negativa entre los porcentajes de proteína y fibra, es decir al incrementarse las proteínas la fibra disminuye (Cuadro 6). A nivel global (agrupando la información de la dieta, bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio) se encontró una correlación negativa significativa ($r = -0.76$, $P = 0.0004$). Esta misma tendencia se observó en el grupo de las especies que consume el venado ($r = -0.95$, $P = 0.003$) y en las del bosque tropical caducifolio ($r = -0.97$, $P = 0.006$). Mientras que en las especies del bosque tropical subperennifolio se observó la misma tendencia negativa, pero no fue significativa ($r = -0.41$, $P = 0.41$).

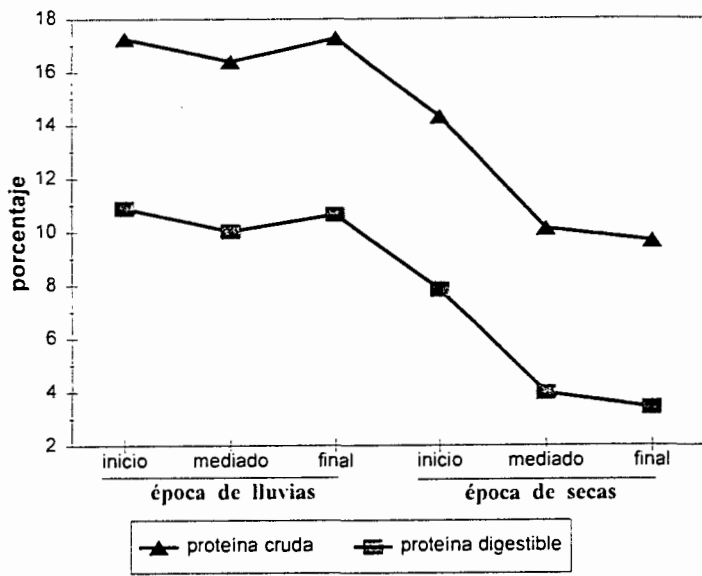


Figura 8. Porcentaje de proteína cruda y proteína digestible de las especies que consume el venado cola blanca durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jal.

ELN-Fibra. En general, se observó una correlación negativa entre los porcentajes de extracto libre de nitrógeno y fibra (Cuadro 6). A nivel global se encontró una correlación negativa significativa ($r = -0.74$, $P = 0.0007$). Esta misma tendencia se observó en el grupo de las especies que consume el venado aunque no significativa ($r = -0.57$, $P = 0.24$), mientras que en las del bosque tropical caducifolio sí fue significativa ($r = -0.93$, $P = 0.02$). En las especies del bosque tropical subperennifolio la correlación fue negativa, pero no significativa ($r = -0.34$, $P = 0.51$).

Proteína-Polifenoles. En general, se observó una correlación negativa entre los porcentajes de proteína y polifenoles (Cuadro 6). A nivel global la correlación no fue significativa ($r = -0.30$, $P = 0.26$). Esta misma tendencia se observó en el grupo de las especies que consume el venado ($r = -0.77$, $P = 0.07$) y en las del bosque tropical caducifolio ($r = -0.44$, $P = 0.46$). Mientras que en las especies del bosque tropical subperennifolio la tendencia negativa sí fue significativa ($r = -0.94$, $P = 0.0006$).

ELN-Polifenoles. A nivel global se encontró una correlación positiva significativa entre extracto libre de nitrógeno y polifenoles ($r = 0.51$, $P = 0.04$) (Cuadro 6). Sin embargo, la correlación fue positiva, pero no significativa, en las del bosque tropical caducifolio ($r = 0.28$, $P = 0.65$) y en las del bosque tropical subperennifolio ($r = 0.41$, $P = 0.42$). Por otro lado, para el grupo de las especies que consume el venado la correlación fue negativa aunque no significativa ($r = -0.32$, $P = 0.54$).

Proteína-ELN. A nivel global se encontró una correlación positiva pero no significativa ($r = 0.19$, $P = 0.46$) (Cuadro 6). Esta misma tendencia se observó en el grupo de las especies que consume el venado ($r = 0.32$, $P = 0.53$) y en las del bosque tropical caducifolio ($r = 0.82$, $P = 0.09$). Mientras que en las especies del bosque tropical subperennifolio se observó una tendencia negativa aunque no significativa ($r = -0.55$, $P = 0.25$).

Fibra-Polifenoles. A nivel global se encontró una correlación negativa no significativa ($r = -0.24$, $P = 0.35$) (Cuadro 6). Para el grupo de las especies que consume el venado la correlación fue positiva pero no significativa ($r = 0.71$, $P = 0.11$). Para el bosque tropical caducifolio la correlación fue negativa no significativa ($r = -0.43$, $P = 0.48$). Mientras que en las especies del bosque tropical subperennifolio la correlación fue positiva aunque no significativa ($r = 0.38$, $P = 0.46$).

Otras Correlaciones. En el Cuadro 6 se presentan el resto de las correlaciones entre las variables restantes. De éstas, destacan algunas correlaciones significativas en el bosque tropical subperennifolio. En este bosque hubo correlación negativa entre cenizas y fibra ($r = -0.85$, $P = 0.03$) y entre grasa y proteína ($r = -0.92$, $P = 0.01$), y una correlación positiva entre grasa y polifenoles ($r = 0.90$, $P = 0.01$).

CUADRO 6. Coeficientes de correlación lineal entre las seis variables nutricionales de la vegetación, en total (dieta, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio) y por dieta, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio de Chamela, Jalisco. * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$.

TOTAL						
	ELN	Proteína	Fibra	Polifen	Cenizas	Grasa
ELN	1	0.19	-0.74**	0.51*	-0.35	0.18
Proteína		1	-0.76**	-0.30	0.42	-0.21
Fibra			1	-0.24	-0.21	-0.02
Polifen				1	-0.17	0.06
Cenizas					1	-0.39
Grasa						1

DIETA						
	ELN	Proteína	Fibra	Polifen	Cenizas	Grasa
ELN	1	0.32	-0.57	-0.32	-0.42	0.47
Proteína		1	-0.95**	-0.77	0.48	0.03
Fibra			1	0.71	-0.35	-0.22
Polifen				1	-0.36	0.21
Cenizas					1	-0.42
Grasa						1

BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO						
	ELN	Proteína	Fibra	Polifen	Cenizas	Grasa
ELN	1	0.82	-0.93*	0.28	0.52	0.39
Proteína		1	-0.97**	-0.44	0.81	-0.11
Fibra			1	-0.43	-0.74	-0.08
Polifen				1	0.22	0.07
Cenizas					1	-0.58
Grasa						1

BOSQUE TROPICAL SUBPERENNIFOLIO						
	ELN	Proteína	Fibra	Polifen	Cenizas	Grasa
ELN	1	-0.55	-0.34	0.41	-0.20	0.61
Proteína		1	-0.41	-0.94**	0.68	-0.92**
Fibra			1	0.38	-0.85*	0.07
Polifen				1	-0.56	0.90**
Cenizas					1	-0.34
Grasa						1

10. Ordenación de las Variables Nutricionales.

El análisis de componentes principales de los tratamientos (plantas en la dieta, del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio) al inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca, en función de las 6 variables nutricionales, explicó el 69.8% de la variación con los dos primeros componentes (Cuadro 7). Las variables nutricionales proteína cruda y extracto libre de nitrógeno se correlacionaron positivamente y la fibra cruda negativamente con el primer componente principal. Mientras que con el segundo componente, la grasa cruda y los polifenoles se correlacionaron positivamente, y la ceniza y proteína cruda negativamente (Cuadro 7).

Las especies de la dieta del venado se caracterizaron, durante la época húmeda e inicio de la época seca, por un contenido de proteína, ELN y polifenoles mayores al resto de la vegetación. Mientras que su valor nutricional disminuyó en calidad (menor contenido de proteína y ELN, pero mayor en contenido de grasa y polifenoles) a mediado y final de la época seca (Figura 9). Por otro lado, la ordenación del ACP separó las especies del bosque tropical subperennifolio de la época húmeda e inicio de la época seca, como especies de menor calidad, pues tuvieron mayor cantidad de cenizas y menor de proteína, grasas y ELN.

CUADRO 7. Valores estandarizados para cada variable nutricional en los tres principales eigenvectores. Los eigenvectores de componentes principales fueron extraídos de las variables que caracterizan el valor nutricional de los tratamientos (comidas, bosque tropical caducifolio y subperennifolio) durante el inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca en Chamela, Jalisco.

VARIABLES NUTRICIONALES	EIGENVECTORES		
	I	II	III
Grasa Cruda	0.023	0.611	0.573
Polifenoles	0.374	0.569	-0.669
Cenizas	0.123	-0.779	-0.329
Proteína Cruda	0.663	-0.632	0.325
Fibra Cruda	-0.989	0.113	-0.082
Extracto Libre de Nitrógeno	0.815	0.490	-0.023
Porcentaje de Varianza Explicada	37.2	32.6	16.6
Porcentaje Acumulado		69.8	86.5

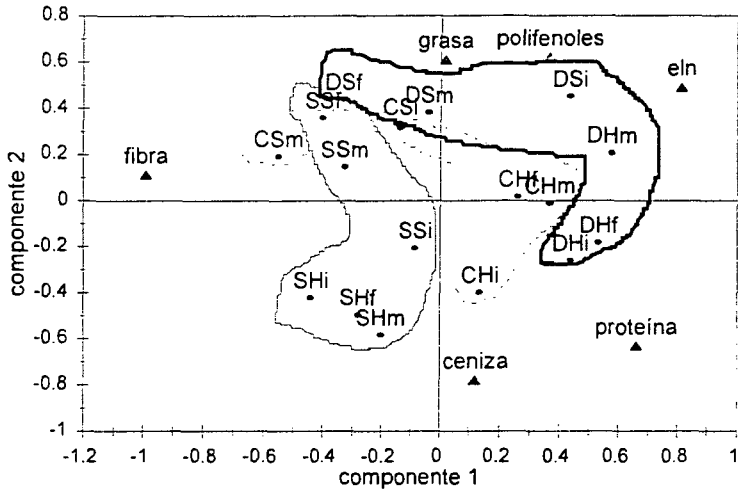


Figura 9. Ordenación de la vegetación en función de las variables nutricionales (proteína extracto libre de nitrógeno [ELN], ceniza, grasa, fibra y polifenoles).

Claves:

- DHi = dieta inicio época húmeda
- DHm = dieta mediado época húmeda
- DHf = dieta final época húmeda
- DSi = dieta inicio época seca
- DSm = dieta mediado época seca
- DSf = dieta final época seca
- CHi = bosque tropical caducifolio inicio época húmeda
- CHm = bosque tropical caducifolio mediado época húmeda
- CHf = bosque tropical caducifolio final época húmeda
- CSi = bosque tropical caducifolio inicio época seca
- CSm = bosque tropical caducifolio mediado época seca
- CSf = muestra extraviada
- SHi = bosque tropical subperennifolio inicio época húmeda
- SHm = bosque tropical subperennifolio mediado época húmeda
- SHf = bosque tropical subperennifolio final época húmeda
- SSi = bosque tropical subperennifolio inicio época seca
- SSm = bosque tropical subperennifolio mediado época seca
- SSf = bosque tropical subperennifolio final época seca

DISCUSION

1. Tendencia del Contenido Nutricional del Bosque Tropical Caducifolio y del Bosque Tropical Subperennifolio.

De manera general, el contenido nutricional de la vegetación varió espacial (entre el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subperennifolio) y temporalmente (desde el inicio de la época húmeda hasta el final de la época seca). Esto puede deberse a que en el área de estudio el patrón de precipitación provoca una época húmeda y una época seca muy contrastantes (Bullock 1986, García-Oliva *et al.* 1991); además, las distintas condiciones microclimáticas, topográficas y del suelo influyen (Barradas y Fanjul 1985, Bullock 1986, Lott *et al.* 1987, Galicia-Sarmiento 1992), en el cambio de la composición, fenología, biomasa y productividad de las especies que se establecen en los bosques tropicales caducifolio y subperennifolio (Lott *et al.* 1987, Bullock y Solis-Magallanes 1990, Martínez-Yrizar *et al.* 1992, 1996, Mandujano *et al.* 1995). Como tendencia general de toda la vegetación, considerando las especies del bosque tropical caducifolio, del bosque tropical subperennifolio y de la dieta (ver **total** en el Cuadro 6), se observó que al aumentar el contenido de fibra disminuyó significativamente el contenido de proteína y ELN. Asimismo, se observó que al aumentar el ELN en la vegetación se incrementó significativamente el contenido de polifenoles. Esto no se observó para la relación proteína y polifenoles. Además, no hubo relación significativa entre los porcentajes de proteína y ELN, ni entre fibra y polifenoles. Sin embargo, cuando se analiza por separado estas relaciones en cada tipo de vegetación (bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio) y en la dieta, se obtiene un patrón diferente entre las variables nutricionales en relación a la época del año. A continuación se discute este aspecto para cada tipo de vegetación en relación a las épocas del año.

El bosque tropical caducifolio se establece en las laderas y cimas de los cerros (Lott *et al.* 1987) donde la profundidad del suelo es menor y la retención de agua disminuye (Bullock 1988). Por lo tanto, un porcentaje alto de las especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas durante varios meses del año como una estrategia para soportar la época seca. Además, en este tipo de bosque es común durante la época de lluvias la aparición de especies herbáceas anuales de corta vida. Por el contrario, los sitios donde se establece el bosque tropical subperennifolio se caracterizan por pendientes someras, una profundidad del suelo mayor, y mayor retención de humedad (Lott *et al.* 1987). Por lo tanto, un menor número de especies tiran sus hojas durante la época seca. En este bosque dominan las especies arbóreas, arbustivas y lianas perennes y de ciclo de vida largo. Como consecuencia, el sotobosque de uno u otro tipo de bosque tienen diferencias en su composición florística, fenología, forma de vida y en sus estrategias antiherbivoría. Lo anterior debe influir en la disponibilidad de alimento y en el

patrón de uso de hábitat por el venado cola blanca en este sitio.

Durante la época húmeda el bosque tropical caducifolio ofrece una mayor riqueza de especies pero una cantidad de biomasa similar a la del bosque tropical subperennifolio (Mandujano *et al.* 1995). Sin embargo, contiene un mayor valor nutricional de las plantas (mayor contenido de proteínas cruda y ELN, y menor porcentaje de fibra cruda) en comparación al bosque tropical subperennifolio. En esta época las plantas están en fase de crecimiento, por lo tanto invierten más energía en los tejidos de crecimiento que en los estructurales (partes leñosas con contenido alto en fibras). Se ha documentado que las plantas adultas durante el período de crecimiento y las plantas juveniles presentan mayor cantidad de compuestos nitrogenados, mayor digestibilidad y menores contenidos de fibra y lignina (Short *et al.* 1974, Blair *et al.* 1977, Mattson 1980). En consecuencia, durante este periodo la relación proteína/fibra es alta en las plantas. En el sitio de estudio, esta relación fue mayor en las plantas del bosque tropical caducifolio que en las del bosque tropical subperennifolio. Esto podría ser un factor para explicar porque el venado cola blanca selecciona para su dieta un mayor porcentaje de especies arbustivas y trepadoras, tales como *Acalypha* spp., *Croton* spp., e *Ipomoea* spp., que se establecen principalmente en el bosque tropical caducifolio (Arceo 1996). Es decir, durante la época húmeda el venado cola blanca cuenta no sólo con una mayor diversidad y biomasa de especies, sino con un alto valor nutricional de la vegetación.

Durante la época seca el bosque tropical subperennifolio tiene una mayor biomasa y riqueza de especies en comparación al caducifolio (Mandujano *et al.* 1995), pero es más bajo su valor nutricional (mayor porcentaje de fibra y menor de proteína cruda y ELN). En esta época un número alto de especies pierde sus hojas o mueren, lo cual es más notorio en el bosque tropical caducifolio (Lott *et al.* 1987, Bullock y Solís-Magallanes 1990). De hecho, la riqueza y biomasa de especies en el sotobosque disminuye, en promedio, el 78% y 83% de la época húmeda a la época seca en el bosque tropical caducifolio, y el 50% y 56% en el bosque tropical subperennifolio (Mandujano *et al.* 1995). Por lo tanto, durante esta época el venado cola blanca enfrenta no solo una baja riqueza y biomasa de plantas, sino también una baja calidad del alimento que se refleja en una relación proteína/fibra baja y altos contenidos de polifenoles. No obstante que durante la época seca el bosque tropical subperennifolio ofrece mayor riqueza y biomasa, el venado lo utiliza poco como área de forrajeo (Sánchez-Rojas 1995, Mandujano y Gallina, datos no publicados), lo cual sugiere que la baja calidad de las plantas en este tipo de vegetación tiene un papel importante sobre este aspecto. Particularmente, la concentración de lignina podría ser clave para entender esto.

Las correlaciones significativas de las variables nutricionales mostraron que las plantas en el bosque tropical caducifolio conforme tienen más proteína y ELN tienen menos fibra, mientras que esta relación no se observó en las plantas del bosque tropical subperennifolio. Además, en el bosque tropical subperennifolio existen algunas

correlaciones significativas importantes. Conforme las especies de este bosque tienen menos proteína tienen más polifenoles, entre más fibra menos ceniza, entre más grasa menos proteína, y entre más grasa más polifenoles. Es decir, cuando hay una mayor cantidad de fibra, polifenoles y grasa en las plantas del bosque tropical subperennifolio, hay una menor cantidad de cenizas y proteína. Esto sugiere que la composición bioquímica de las plantas del bosque subperennifolio es de bajo valor nutricional para el venado. Es decir, desde la perspectiva del venado cola blanca, y posiblemente otros herbívoros (Dirzo y Domínguez 1995), las plantas del bosque tropical caducifolio tienen características nutricionales que las hacen más atractivas para los herbívoros.

Estas diferencias en la composición nutricional de las especies que se establecen en el bosque tropical caducifolio o el bosque tropical subperennifolio en el área de estudio, parecen ser una tendencia general de la vegetación tropical. En varios estudios (Stanton 1975, Milton 1979, Coley 1983, Prudhomme 1983, Janzen y Waterman 1984) se ha encontrado que el porcentaje de fibra, principalmente lignina, polifenoles y taninos es mayor en las hojas de especies perennes en comparación a la especie caducifolia, mientras que en éstas últimas el contenido de nitrógeno y fósforo es mayor (Holbrook *et al.* 1995, Jaramillo y Sanford 1995). Además, dentro de un mismo tipo de vegetación hay diferencias en la composición química de las hojas jóvenes o maduras, o entre especies colonizadoras o clímax, lo cual sugiere que la mayoría de las especies del bosque tropical subperennifolio, al estar presentes durante todo el año, tienden a desarrollar mecanismos más eficientes para reducir el ataque de los herbívoros. Sin embargo, no podemos deducir que estos mecanismos sean una respuesta exclusiva de la herbivoría del venado en este sitio. Evidentemente otros herbívoros, principalmente invertebrados, deben tener un papel importante en este proceso.

2. Relación entre el Contenido Nutricional de la Vegetación y los Requerimientos Nutricionales del Venado.

El venado cola blanca está clasificado dentro de los rumiantes selectores de concentrados (Vangilder *et al.* 1982, Van Soest 1982, Church 1993). Es decir, seleccionan plantas ricas en contenidos celulares de rápida fermentación, fácilmente digeribles y nutritivos, pues no toleran una lenta digestión de fibra, ya que su rumen es pequeño en relación al tamaño corporal y necesitan compensar su menor capacidad ruminoreticular con alimentos de alta calidad (Short 1963, Vangilder *et al.* 1982, Van Soest 1982, Henke *et al.* 1988, Church 1993). Por consiguiente, el venado aprovecha para su alimentación generalmente las partes de las plantas tales como hojas jóvenes, ramas tiernas, retoños y plántulas (Blair *et al.* 1977, Carlson *et al.* 1993). Además, prefiere arbustos y especies arbóreas (Gallina 1993).

De manera general, el valor nutricional de las especies que consume el venado

fue mayor (mayor porcentaje de ELN, proteína cruda y digestible, y menor porcentaje de fibra cruda) en la época húmeda en comparación al contenido bioquímico de las especies del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio. En particular, las especies consumidas por el venado presentaron una correlación negativa significativa entre proteína y fibra durante todo el año (ver Cuadro 6). Por otro lado, del análisis de componentes principales se obtuvieron aspectos muy interesantes que ayudan a interpretar algunos factores que podrían influir en la selección de la dieta por el venado cola blanca. Se obtuvo una separación del bosque tropical subperennifolio durante la época húmeda y el inicio de la época seca, del bosque tropical caducifolio y de la dieta. Lo cual sugiere que el bosque tropical subperennifolio, tiene un menor valor nutricional para el venado. De igual manera, las especies de la dieta del venado, de la época húmeda e inicio de la seca, se separan de las del bosque tropical caducifolio y al parecer son las más nutritivas. Por otro lado, durante la época seca es bajo el valor nutricional de las especies en la dieta, del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio.

Lo anterior implica que el venado debe seleccionar las plantas de mayor valor nutritivo o menor valor perjudicial (las que tengan menos lignina y compuestos secundarios) del total de especies presentes durante la época seca, con el fin de que los individuos puedan cubrir sus requerimientos nutricionales (Westoby 1974, Vangilder *et al.* 1982). En este sentido, hasta el momento se han determinado 113 especies de la dieta del venado, y un alto porcentaje de éstas se establecen principalmente en el bosque tropical caducifolio (Arceo *et al.* 1996). Además, se ha observado que durante la época seca selecciona muchas especies de varias familias (mayor diversidad), mientras que durante la época húmeda selecciona un menor número de especies (menor diversidad) (Arceo 1996). Lo anterior implica que su capacidad para seleccionar, de entre la riqueza específica del bosque tropical caducifolio, las especies más digeribles y de mayor calidad resulta más esencial para su supervivencia, que la abundancia de especies menos digeribles y de baja calidad en el bosque tropical subperennifolio. Este mismo aspecto ha sido sugerido por Weckerty (1994).

El contenido de ELN (carbohidratos solubles, vitaminas solubles en agua, pectinas, ácidos orgánicos, etc.) fue mayor en las especies consumidas por el venado durante todo el año. El venado requiere de 173 Kcal diarias por kilogramo de peso durante los periodos de crecimiento (época húmeda) y de 125 Kcal/Kg en los periodos de estrés durante la época crítica (Thompson *et al.* 1973). Ullrey *et al.* (1970) calculó el requerimiento de energía para el mantenimiento de una hembra preñada en 131 Kcal/kg (citado por Thompson *et al.* 1973). French *et al.* (1956), Ullrey *et al.* (1967), y Thompson *et al.* (1973) encontraron que los venados voluntariamente disminuyen la ingestión de alimento durante el invierno, que es la época de escasez, no hay aumento de peso y reducen su metabolismo por lo que requieren menos energía. Thompson *et al.* (1973) lo

interpretan como parte de un proceso complejo de adaptación para la sobrevivencia del individuo en dicha época. Otra alternativa, para satisfacer sus requerimientos energéticos, es incrementar el consumo de frutos y flores de alto valor nutritivo (Branan *et al.* 1985, Granado 1989, Ford *et al.* 1993, Johnson *et al.* 1995). De hecho, en el área de estudio el venado consume altos porcentajes ($\approx 30\%$) de frutos y flores durante la época seca (Arceo 1996). Lo anterior sugiere que el venado cuenta con alternativas adaptativas y de comportamiento para sobrevivir a los cambios estacionales tan drásticos del área de estudio.

En el área de estudio el venado consumió especies con mayor contenido de proteínas durante la época húmeda. El porcentaje promedio de proteína cruda de las especies consumidas por el venado fue del 17% en la época húmeda y del 11.4% en la época seca. En cuanto a la proteína digestible, el porcentaje promedio fue del 10.5% en la época húmeda y del 5.1% en la época seca. Estos porcentajes potencialmente pueden cubrir los requerimientos del venado los cuales se estima que son del 13 al 16% de proteína cruda (French *et al.* 1956, Thompson *et al.* 1973) y del 7.3 al 10.9% de proteína digestible (Happe *et al.* 1990), necesarios para el crecimiento y desarrollo de las crías, y para el mantenimiento de los adultos. Para reponer las pérdidas de peso durante la época crítica, el venado bura (*Odocoileus hemionus*) sólo requiere del 5 al 7% de proteína cruda y del 0.8 al 2.6% de proteína digestible (Happe *et al.* 1990). Las dos especies de venado del género *Odocoileus*, no obstante su diferencia en el tamaño y peso, no difieren significativamente en su eficiencia digestiva (Robbins *et al.* 1987a). Por lo tanto, las necesidades de proteína del venado cola blanca en el área de estudio, potencialmente podrían ser satisfechas aún en la época seca. Lo anterior sugiere que la proteína no es un elemento limitante para el desarrollo de los venados en este bosque tropical. Además, los rumiantes pueden reutilizar el nitrógeno de la urea cuando la dieta es baja en su contenido de nitrógeno y en particular cuando el agua es un factor limitante (Ullrey *et al.* 1967, Verme y Ozoga 1980, Van Soest 1982), lo cual ocurre durante la época seca en el área de estudio (Mandujano y Gallina, 1995b).

El contenido de cenizas en las especies que consume el venado fue similar a lo largo del año, fluctuando entre el 9 y el 12%. Sin embargo, estos porcentajes no muestran los minerales presentes en la ceniza. Es importante realizar análisis más específicos acerca del contenido de minerales como el fósforo y el calcio (y la relación entre ellos) esenciales para el crecimiento de los huesos en las crías y de las astas en los machos (French *et al.* 1956, Ullrey *et al.* 1973, 1975), así como del sílice, el cual disminuye la ingestión del alimento por los animales debido a que inhibe la digestibilidad cuando se encuentra en grandes cantidades (Robbins *et al.* 1987b, Pough *et al.* 1990). Las crías del venado cola blanca requieren del 0.46 al 0.51% de calcio y del 0.25 al 0.27% de fósforo, para un óptimo desarrollo después del destete (Ullrey *et al.* 1973, 1975). Por lo tanto, es importante conocer si estos requerimientos son cubiertos por la vegetación en este sitio.

Los rumiantes regularmente obtienen del 1 al 4 % de grasa cruda de las plantas, por lo que ellos mismos sintetizan aproximadamente el 90% de su grasa mediante una vía metabólica distinta a la mayoría de los mamíferos (Van Soest 1982). Por otro lado, a la grasa cruda se le da un valor promedio de 9 Kcal de energía metabolizable por gramo de materia seca de las plantas (Moen 1973). En el área de estudio, el porcentaje promedio de grasa cruda fue bajo (2.1%) en las especies consumidas por el venado, este porcentaje da un total de 19.3 Kcal/g de materia seca. Esta cantidad es muy baja, por lo que no es redituable para el venado. Lo anterior sugiere que el venado debe satisfacer sus necesidades energéticas por medio de otros compuestos (como carbohidratos solubles) que le brindan mayor asimilación de energía por unidad de alimento ingerido y en menor tiempo de asimilación.

El venado cola blanca selecciona plantas con bajo contenido de fibra durante todo el año, esto indica que prefiere aquellas especies que contienen altas cantidades de contenido celular (proteínas y carbohidratos solubles) y bajo contenido de pared celular (celulosa, hemicelulosa y lignina). Por lo general, se encuentran más nutrientes solubles en las plantas de alta calidad que en las especies con alto porcentaje de fibra (Risenhoover 1989, Church 1993). Por otro lado, la celulosa para los rumiantes es digerible del 50 al 90% cuando las plantas son jóvenes, pero si las plantas son maduras su digestibilidad es menor al 50% (Moen 1973). Es importante señalar, que la digestibilidad de la celulosa está regulada por las cantidades de lignina en la pared celular (Vangilder *et al.* 1982, Robbins *et al.* 1987b) y que este compuesto aumenta conforme las plantas maduran (Vangilder *et al.* 1982, Maynard *et al.* 1983, Swift y Sullivan 1985, Risenhoover 1989). Debido a esto, es necesario realizar análisis más específicos acerca del contenido de este compuesto a lo largo del año, para así tener más elementos para comprender los patrones de selección de dieta de esta especie.

En cuanto al contenido de polifenoles se obtuvo un resultado inesperado. Debido a su acción astringente e indigerible (Mattson 1980, Risenhoover 1989, Clausen *et al.* 1992, Church 1993, Haufler y Servello 1994), se esperaba que el venado seleccionara aquellas especies que tuvieran un menor contenido de taninos. Sin embargo, en el área de estudio el venado seleccionó plantas con un mayor porcentaje de polifenoles, comparándolo con el porcentaje de polifenoles contenido en las plantas no consumidas del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio. Swain (1979) y Church (1993) sostienen que la mayoría de los herbívoros, incluyendo a los rumiantes, rechazan aquellos alimentos que contienen más del 2% de taninos. El porcentaje promedio anual de polifenoles de las especies de la dieta fue del 2.6%. Sin embargo, este porcentaje abarca el total de los polifenoles y las plantas contienen cantidades considerables de otros compuestos fenólicos, por lo que es necesario aplicar métodos específicos para estimar el contenido de los taninos (Swain 1979). Happe *et al.* (1990) y Ford *et al.* (1994) encontraron que en varias especies caducifolias hay una correlación

positiva entre el contenido de taninos y la incidencia de luz, y éstos tienen correlación negativa con la cantidad de agua disponible. Sin embargo, si comparamos la cantidad de polifenoles encontrada en la dieta del área de estudio (2.6%) con la cantidad que puede existir en las plantas, que va de 0 al 40% (Haslam 1980), podemos considerar que la cantidad es mínima. Por otro lado, la toxicidad de una sustancia está en función de la cantidad y de la sensibilidad de los consumidores (Bourges 1987). Robbins *et al.* (1987a) y Ford *et al.* (1994) encontraron que los venados prefieren especies arbóreas y arbustivas caducifolias que perennifolias. Por lo tanto, es probable que la cantidad de taninos, así como la reducción de la digestibilidad por estos, estén sobreestimadas en el área de estudio. Además, según Robbins *et al.* 1987a y Ford *et al.* 1994, al parecer los taninos no son una defensa importante en la mayoría de las especies caducifolias consumidas por los venados. Del mismo modo, Clausen *et al.* (1992) y Lees (1992) sostienen que en pequeñas cantidades los taninos pueden ser beneficiosos, pues las plantas que no los contienen provocan hinchamiento por gases en los rumiantes.

Se encontró que las especies consumidas por el venado contienen presencia de taninos hidrolizables y condensados, mientras que las que no consume sólo contienen taninos condensados. En las plantas existe una mayor cantidad de taninos condensados que hidrolizables (Butler 1992, Church 1993). El 62% de las especies de dicotiledóneas contienen taninos condensados, mientras que sólo el 18% contienen hidrolizables; de las monocotiledóneas el 29% contiene taninos condensados y ninguna presenta hidrolizables (Swain 1979). Se ha sugerido que los taninos hidrolizables son menos dañinos para la digestión de las proteínas vegetales en los rumiantes, pues es posible que estos taninos se hidrolicen bajo las condiciones de los ácidos gástricos y liberen la proteína vegetal atrapada (Van Soest 1982). Por otro lado, Robbins *et al.* (1987a) sugieren que los compuestos fenólicos simples y el componente fenólico de los taninos hidrolizables pueden ser absorbidos y luego excretados en la orina. Sin embargo, estos compuestos pueden disminuir el consumo de las plantas, pues alteran el sistema fisiológico, son tóxicos y se requiere un uso extra de energía para su eliminación (Robbins *et al.* 1987a). De las plantas consumidas, sólo *Acalypha* spp. y *Caesalpinea eriostachys* tuvieron taninos hidrolizables y estas se encuentran disponibles principalmente durante la época húmeda. Sin embargo, la muestra analizada de especies de la dieta es muy pequeña y no es posible afirmar si el venado tiene alguna preferencia por las especies que contienen uno o ambos tipos de taninos. Sería interesante conocer en qué cantidad se encuentran los taninos en las plantas, para saber si en realidad no son tan abundantes para causarle daño, o si el venado presenta alguna defensa para inhibir el exceso de los taninos, como producir algunas proteínas en la saliva que formen complejos con los taninos para saturarlos y disminuir su efecto (Robbins *et al.* 1987b) o seleccionar una dieta de acuerdo a su capacidad para tolerar los compuestos fenólicos en su cuerpo y a su índice de desintoxicación y eliminación mediante la orina (Robbins *et al.* 1987a).

Por otro lado, una época particularmente difícil en el desarrollo del venado es inmediatamente después del período del destete, pues ya no dependen de los nutrientes de la leche (Ullrey *et al.* 1973), la cual contiene 30% de grasa en materia seca que representa más del 50% de las calorías que ingiere, y del 65 al 70% de proteína digestible (Van Soest 1982). Además, deben crecer y acumular suficientes reservas energéticas para sobrevivir los rigores de la época crítica (Ullrey *et al.* 1973). Los venados nacen con la función de un estómago simple, pues sólo digieren leche, y empiezan a comer plantas en la segunda semana de edad (Church 1993). Conforme aumenta la edad de las crías, el rumen se va desarrollando y maduran los procesos digestivos los cuales vienen acompañados de una mayor eficiencia en la utilización de los carbohidratos y éstos son el principal nutriente de los vegetales (Thompson 1973, Church 1993). Verme y Ozoga (1980) afirman que para el sostenimiento de las crías en otoño (que en el área de estudio corresponde al final de la época húmeda y principio de la época seca) la dieta rica en proteínas no es realmente vital, mientras que una deficiencia en energía puede ser perjudicial. Lo anterior sugiere, que para el crecimiento de la población en este sitio, es particularmente importante la primera época seca de los cervatillos, en donde la severidad y la duración de ésta, así como la producción de flores y frutos de la vegetación y la acumulación de reservas energéticas en su cuerpo durante la época húmeda, serán determinantes para la sobrevivencia de los mismos. Esto mismo fue sugerido por Mandujano y Gallina (1995b).

3. Limitaciones y Recomendaciones.

Una de las limitaciones más importantes de este trabajo fue el bajo número de especies incluidas en los tres grupos (dieta, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio), y que el contenido nutricional se obtuvo agrupando las especies. Se ha documentado ampliamente que el valor nutricional de las plantas varía dependiendo de la especie, su forma de vida, la ontogenia de la planta, la parte de la planta, la hora del día y la época del año (Freeland y Janzen 1974, Levin 1976, Milton 1979, Mattson 1980, Lundberg y Åström 1990, Bryant *et al.* 1991). Por lo tanto, hasta el momento sólo se puede hablar de tendencias generales que presenta la vegetación que consume el venado, el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subperennifolio, en su composición nutricional a lo largo del año.

Otro factor importante que pudiera sesgar los resultados aquí obtenidos es el referente a la proporción de cada especie seleccionada en el grupo de la dieta. Para seleccionar las especies de este grupo es importante tomar en cuenta aquellas especies y/o familias que consume el venado en mayor cantidad y frecuencia, y representar esta proporción en la muestra para analizar. Además, es necesario incluir en la muestra a analizar únicamente las partes de las plantas que efectivamente se sabe que consume

el venado. Si bien en este estudio sólo se incluyeron hojas y ramas tiernas, es probable que para algunas especies el venado haga una selección distinta de las partes de las plantas.

Es conveniente realizar análisis químicos más específicos, ya que determinar sólo el análisis próximo no es suficiente para indicar la calidad de un forraje (Tejada 1992). Para un análisis más completo, es necesario realizar otras determinaciones como: análisis por detergentes (fibra detergente ácida y neutra) para separar la pared celular del contenido celular de las plantas. Un compuesto importante a determinar es el contenido de lignina por ser un compuesto que influye en la digestibilidad de la celulosa. Además, son necesarios análisis de minerales claves para el desarrollo del venado como fósforo, sodio, potasio y calcio y dañinos como el sílice. Desde una perspectiva energética, es necesario obtener el contenido calórico. La determinación de compuestos secundarios específicos inhibidores de la digestibilidad (taninos) y tóxicos (alcaloides), es uno de los aspectos más importantes a considerar en futuros trabajos. Asimismo, obtener una estimación de la digestibilidad *in vitro* de las especies, es muy importante para comprender los patrones de forrajeo del venado en este tipo de habitat. Además, es recomendable realizar análisis separando las hojas jóvenes de las maduras, y flores y frutos. Asimismo, es importante tomar en cuenta la variabilidad entre individuos y partes de un individuo de la misma especie.

CONCLUSIONES

De manera general, el conjunto de especies analizadas tuvieron un mayor valor nutricional (mayor porcentaje de proteína, extracto libre de nitrógeno, ceniza y grasa) durante la época húmeda, y menor (mayor porcentaje de fibra y polifenoles) durante la época seca.

En la época húmeda las especies del bosque tropical caducifolio tuvieron un mayor valor nutricional que las especies del bosque tropical subperennifolio. Mientras que en la época seca el valor nutricional de las especies disminuyó en ambos bosques.

Durante la época húmeda, las especies consumidas por el venado cola blanca tuvieron un valor nutricional más alto en comparación a las especies no consumidas. Mientras que en la época seca las especies consumidas tuvieron valor nutricional similar al resto de la vegetación.

El extracto libre de nitrógeno es el elemento que aporta más energía aprovechable para el venado, y su contenido fue mayor en las especies consumidas durante todo el año.

Durante la época húmeda el contenido de proteína cruda y digestible fueron mayores en las especies consumidas y potencialmente pueden cubrir los requerimientos necesarios para el mantenimiento de venados crías y adultos. No obstante que estas mismas determinaciones fueron más bajas durante la época seca, potencialmente pueden cubrir los requerimientos del venado cola blanca en esta época.

Al parecer la fibra cruda, junto con el extracto libre de nitrógeno y proteína, es el compuesto más importante para determinar la selección de las plantas en la dieta del venado cola blanca en el área de estudio. El contenido de fibra fue mayor en las especies del bosque tropical subperennifolio durante todo el año. Particularmente, el contenido de lignina en la vegetación podría ser determinante en la selección de especies en la dieta del venado cola blanca.

El contenido de polifenoles fue mayor en las especies consumidas por el venado cola blanca en comparación al contenido de especies no consumidas. Sin embargo, el contenido fue bajo y podría no afectar la palatabilidad de las plantas para el venado.

Al parecer, para el venado cola blanca en el área de estudio es más importante la relación (proteína + carbohidratos solubles)/fibra que la relación proteína/polifenoles, pues la cantidad de polifenoles en las especies consumidas no alcanza a disminuir la proteína digestible y ésta es suficiente para cubrir los requerimientos mínimos necesarios de los venados.

Aunque la vegetación durante la época seca podría cubrir los requerimientos del venado cola blanca, es necesario realizar análisis más específicos para determinar este aspecto. Específicamente, además del valor nutricional de las plantas, es necesario considerar otros aspectos de su disponibilidad en el área de estudio.

Durante la época húmeda, parece ser que la estrategia del venado cola blanca es buscar dentro del bosque tropical caducifolio aquellas especies con mayor cantidad de extracto libre de nitrógeno y un bajo valor en la relación fibra/proteína, independientemente del contenido de polifenoles. En principio, estas especies le reditarán una mayor cantidad de energía y nutrientes a un menor costo de búsqueda y digestión, lo que le permite la acumulación de reservas para el periodo de apareamiento y para la época crítica que en el área de estudio es la época seca.

Durante la época seca, la estrategia del venado cola blanca será buscar, de la poca riqueza y baja biomasa existente, aquellas plantas, y partes de las mismas, que sean más nutritivas. En este sentido, el consumo de otras fuentes alternativas como flores y frutos de alto valor nutricional, debe ser importante para el venado en esta época. Asimismo, dada la baja disponibilidad de alimento en esta época, una estrategia que pudiera tener el venado cola blanca en este sitio es bajar su metabolismo, vía reducción de actividad, para disminuir su demanda energética.

Por último, los resultados obtenidos en el presente estudio, aunque no concluyentes, ayudarán a comprender otros aspectos de la ecología del venado cola blanca en este tipo de hábitat tropical. Particularmente, la variación espacial y temporal en el contenido bioquímico de las plantas influirá en la selección de especies en la dieta. A su vez, esto tendrá incidencia sobre el uso del hábitat y los patrones de actividad de los venados a lo largo del año. Asimismo, la manera en que los individuos satisfagan sus requerimientos nutricionales tendrá repercusión directa sobre su sobrevivencia y adecuación, lo que influirá finalmente en la dinámica de la población. Además, en la medida en que se comprenda mejor el aspecto nutricional del venado cola blanca en este tipo de hábitat tropical y la variación en la disponibilidad del alimento, se podrán plantear alternativas de manejo de la población y del hábitat.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Arceo, G. 1996. Hábitos alimentarios del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Tesis Maestría, Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Arceo, G., S. Mandujano y S. Gallina. 1996. Hábitos alimentarios del venado cola blanca en un bosque tropical de Chamela, Jalisco. Tercer Congreso Nacional de Mastozoología. Cuernavaca, Morelos.
- Barradas, V. L. y L. Fanjul. 1985. Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biotica* 10: 199-210.
- Barrientos, M. 1996. Efecto de taninos de la testa en la germinación de semillas del nopal rastrero (*Opuntia rastrera* Weber). Tesis de Licenciatura. Fac. Quím. Farm. Biol., Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz.
- Batzli, G. O. 1994. Special feature: mammal-plant interactions. *Journal of Mammalogy* 75: 813-815.
- Belovsky, G. E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020-1030.
- Belovsky, G. E. y O. J. Schmitz. 1991. Mammalian herbivore optimal foraging and the role of plant defenses. Pp 1-28, *In* Palo, R. T. y C. T. Robbins (eds.). *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida.
- Belovsky, G. E. y O. J. Schmitz. 1994. Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores. *Journal of Mammalogy* 75: 816-832.
- Blair, R. M., H. L. Short y E. A. Epps. 1977. Seasonal nutrient yield and digestibility of deer forage from a young pine plantation. *Journal of Wildlife Management* 41: 667-676.
- Bourges, R. H. 1987. Las leguminosas en la alimentación humana. 2da. parte. Instituto Nacional de la Nutrición Salvador Zubirán. Cuadernos de Nutrición 10(2).
- Branan, W. V., M. C. M. Werkhoven y R. L. Marchinton. 1985. Food habits of brocket and white-tailed deer in Suriname. *Journal of Wildlife Management* 49: 972-976.
- Bryant, J. P., F. D. Provenza, J. Pastor, P. B. Reichardt, T. P. Clausen y J. T. du Toit. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 431-446.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Archives for Metereology, Geophysics and Bioclimatology* 36: 297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5-17.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.

- Butler, L. G. 1992. Antinutritional effects of condensed and hidrolizable tannins. Pp. 693-698, *In* Hemingway, R. H. y P. E. Laks (eds.). *Plant Polyphenols: synthesis, properties, significance*. Basic Life Sciences 59. Plenum Press. New York, U.S.A.
- Carlson, P. E., G. W. Tanner, J. M. Wood y S. R. Humprey. 1993. Fire in key deer habitat improves browse, prevents succession, and preserves endemic herbs. *Journal of Wildlife Management* 57: 914-928.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los Mamíferos de Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, UNAM. México D.F.
- Church, C. D. 1993. *El Rumante: Fisiología digestiva y nutrición*. Ed. Acribia. Zaragoza.
- Clausen, T. P., P. B. Reichardt, J. P. Bryant y F. Provenza. 1992. Condensed tannins in plant defense: A perspective on classical theories. Pp 639-651, *In* Hemingway, R. H. y P. E. Laks (eds.). *Plant Polyphenols: synthesis, properties, significance*. Basic Life Sciences 59. Plenum Press. New York.
- Clemente, S. F. 1984. Utilización de la vegetación nativa en la alimentación del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Hays) en el estado de Aguascalientes. Tesis Maestría, Colegio Postgraduados Chapingo. México.
- Coley, P. D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 420-433.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Danell, K., R. Bergström y L. Edenius. 1994. Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *Journal of Mammalogy* 75: 833-844.
- Dietrich, U. 1989. Nota sobre la preferencia alimenticia del venado cola blanca (*O. virginianus*) para 10 especies arbustivas bajo condiciones controladas. III Simposio sobre Venados en México. UANL y UNAM. N.L., México. 58-64.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 273, *in* P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G. Wilson-Fernandes y W.W. Benson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons Co., CA.
- Dirzo, R. y C. A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Pp. 304-325, *In* Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, New York, U.S.A.
- Einsénberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: the Northern Neotropics*. Vol. 1. The University of Chicago Press, Chicago & London, U.S.A.
- Ford, W. M., A. S. Johnson y P. E. Hale. 1993. Yellow-poplar flowers in the spring diet of white-tailed deer in the Southern Appalachians. *Journal of the Tennessee Academy of Science* 68: 56.

- Ford, W. M., A. S. Johnson y P. E. Hafe. 1994. Nutritional quality of deer browse in southern Appalachian clearcuts and mature forests. *Forest Ecology and Management* 67: 149-157.
- Foroughbakhch, R. y L. A. Hauad. 1989. Valor nutritivo de algunas especies del matorral como fuente alimenticia del venado cola blanca en el Noreste de México. *In* III Simposio sobre Venados en México. UANL y UNAM. N.L., México. 65-74.
- Freeland, W. J. y D. H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *The American Naturalist* 108: 269-289.
- French, C. E., L. C. McEwen, N. D. Magruder, R. H. Ingram y R. W. Swift. 1956. Nutrient requirements for growth and antler development in the white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 20: 221-232.
- Galicia-Sarmiento, L. 1992. Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM. México. D.F.
- Gallina, S. 1993. White-tailed deer and cattle diets at La Michilia, Durango, México. *Journal of Range Management* 46: 487-492.
- Gallina, S., M. E. Maury y V. Serrano. 1978. Hábitos alimenticios del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Rafinesque) en la reserva La Michilia, estado de Durango. Pp. 47-108, *in* G. Halffter (ed.), Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73: 179-186.
- González-Saldivar, F., A. Martínez y J. Valds. 1994. Comparación de la composición de la dieta del ganado bovino y del venado cola blanca miquihuanensis (*Odocoileus virginianus miquihuanensis*) mediante la técnica de observación directa. IV Simposio sobre Venados en México. UNAM, México. 53-62.
- Granado, N. A. 1989. Dieta del venado caramerudo (*Odocoileus virginianus gymnotis*) en el Socorro, Estado Guarico. Tesis Licenciatura, Fac. de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. Vol. 2. John Wiley & Sons, New York, U.S.A.
- Halls, L. K. 1984. *White-Tailed Deer Ecology and Management*. Stackpole Books, Harrisburg, PA. U.S.A.
- Happe, P. J., K. J. Jenkins, E. E. Starkey y S. H. Sharrow. 1990. Nutritional quality and tannin astringency of browse in clear-cuts and old-growth forest. *Journal of Wildlife Management* 54: 557-566.
- Haslam, T. 1980. Vegetable Tannins. Pp 475-517, *In* Swain, T., J. B. Harbone y C. F. Van Sumere (eds.). Recent advances in phytochemistry 12. Biochemistry of plant phenolics. Plenum Press. New York. U.S.A.

- Haufler, J. B. y F. A. Servello. 1994. Techniques for wildlife nutritional analyses. Pp. 307-323. *in* T.A. Bookhout (ed.), *Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats*. Fifth ed. The Wildlife Society, Bethesda, Md.
- Henke, S. E., S. Demarais y J. A. Pfister. 1988. Digestive capacity and diets of white-tailed deer and exotic ruminants. *Journal of Wildlife Management* 52: 595-598.
- Hernández, H. R. 1992. Contenido de taninos y análisis químico proximal de la semilla de 21 líneas de Guandul (*Cajanus cajanus* (L) Millsp.). Tesis de Licenciatura. Fac. Quím. Farm. Biol., Universidad Veracruzana. Xalapa.
- Hirth, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs* 53: 1-55.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitebeck y H. A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 243-276, *in* Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Hungate, R. E. 1982. La Celulosa en la Nutrición Animal. C.E.C.S.A. Cia. Editorial Continental, S.A. de C.V., México.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Janzen, D. H. y P. G. Waterman. 1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: Some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- Jaramillo, V. J. y R. L. Sanford. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. Pp. 346-361, *in* Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, New York, NY.
- Johnson, A. S., P. E. Hale, W. M. Ford, J. M. Wentworth, J. R. French, O. F. Anderson y G. B. Pullen. 1995. White-tailed Deer Foraging in Relation to Successional Stage, Overstory Type and Management of Southern Appalachian Forests. *American Midland Naturalist* 133: 18-35.
- Kelt, D. A. y T. J. Valone. 1995. Effects of grazing on the abundance and diversity of annual plants in Chihuahuan desert scrub habitat. *Oecologia* 103: 191-195.
- Laca, E. A. y M. W. Demment. 1991. Herbivory: the dilemma of foraging in a spatially heterogeneous food environment. Pp. 29-44, *in* R. T. Palo y C. T. Robbins (eds.), *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*. CRC Press, Inc. London.
- Lees, G. L. 1992. Condensed tannins in some forage legumes: their role in the prevention of ruminant pasture bloat. Pp. 915-934, *in* Hemingway, R. H. y P. E. Laks (eds.). *Plant Polyphenols: synthesis, properties, significance*. Basic Life Sciences 59. Plenum Press. New York.
- Leopold, A. S. 1965. *Fauna Silvestre de México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.

- Lesli-Harti, F. y F. H. Johnstone. 1989. Análisis moderno de los alimentos. Editorial Acribia. Zaragoza, España.
- Levin, D. A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 7: 121-159.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in Coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235.
- Lundberg, P. y M. Aström. 1990. Low nutritive quality as a defense against optimally foraging herbivores. American Naturalist 135: 547-562.
- Main, M. B., F. W. Weckerly y V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. Journal of Mammalogy 77: 449-461.
- Mandujano, S. 1992. Estimación de la densidad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría, Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Mandujano, S. y G. Hernández. 1986. Especies vegetales en la dieta del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y su disponibilidad durante la época seca, en el Parque "Desierto de los Leones", D.F. IV Simposio sobre Fauna Silvestre en México. UNAM y AZARM, México, D.F. 59-72.
- Mandujano, S. y V. Rico-Gray. 1991. Hunting, use, and knowledge of the biology of the white-tailed deer, *Odocoileus virginianus* (Hays), by the maya of central Yucatan, Mexico. Journal of Ethnobiology 11: 175-183.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1991. El venado cola blanca en el bosque tropical de "Chamela", Jalisco. IX Simposio sobre Fauna Silvestre. UNAM y AZARM. México, México. 74-80.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. Acta Zoológica Mexica (nueva serie) 56: 1-37.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995a. Comparison of deer censusing methods in a tropical dry forest. Wildlife Society Bulletin 23: 180-186.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995b. Disponibilidad del agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. Vida Silvestre Neotropical 4: 107-118.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1996. Size and composition of white-tailed deer group in a tropical dry forest in Mexico. Ethology Ecology & Evolution 8: en prensa.
- Mandujano, S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of Mexico. Revista de Biología Tropical 42: 105-112.
- Mandujano, S., G. Arceo, S. Gallina y A. Pérez-Jiménez. 1995. Heterogeneidad del sotobosque en el habitat del venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. XIII Simposio sobre Fauna Silvestre. UNAM. Col., México. 201-210.

- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J. M. Mass, A. Solís-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8: 87-96.
- Martínez-Yrizar, A.; J. M. Mass, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhan. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest on western México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.
- Mattson, W. J., Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- Maynard, L. A., J. K. Loosli, H. F. Hintz y R. G. Warner. 1983. *Nutrición Animal*. Mc Graw Hill. México.
- McCullough, D. R. 1985. Chemical composition and gross energy of deer forage plants on the George Reserve, Michigan. *Research Report Natural Resources Technical Information* 465: 1-19.
- McNaughton, S. J. 1991. Evolutionary ecology of large tropical herbivores. Pp. 509-522, in: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G. Wilson-Fernandes y W.W. Benson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons Co., CA.
- McNaughton, S. J. y N. J. Georgiadis. 1986. Ecology of african grazing and browsing mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 39-65.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *American Naturalist* 114: 362-378.
- Moen, A. N. 1973. *Wildlife Ecology*. W.H. Freeman & Company, San Francisco. CA.
- Molina, V. M. 1994. Composición botánica de la dieta alimenticia del ganado bovino y venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*). Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- Morales, A. 1985. Análisis cuantitativo de las dietas de ganado vacuno y venado cola blanca en La Michilia, Durango. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Moreno-Loo, J., J. Murcia y J. G. Villarreal. 1990. Análisis de la dieta invernal del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) en el noreste de México, obtenida a través de contenido estomacal. In VIII Simposio sobre Fauna Silvestre. México D. F. 122-133.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Pough, F. H., J. B. Heiser y W. N. McFarland. 1990. *Vertebrate Life*. Thrid ed. Macmillan Publishing Company, New York.

- Prudhomme, T. I. 1983 Carbon allocation to antiherbivore compounds in a deciduous and evergreen subarctic shrub species. *Oikos* 40: 344-356.
- Quintanilla, J. B. 1989. Determinación de la composición botánica de la dieta del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) en el norte de Nuevo León. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- Risenhoover, K. L. 1989. Composition and quality of moose winter diets in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 53: 568-576.
- Robbins, C. T., T. A. Hanley, A. E. Hagerman, O. Hjeljord, D. L. Baker, C. C. Schwartz y W. W. Mautz. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68: 98-107.
- Robbins, C. T., S. Mole, A. E. Hagerman y T. A. Hanley. 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion?. *Ecology* 68: 1606-1615.
- Sánchez-Colón, S. y J. L. Ornelas. 1988. MULTIVAR: Un paquete de programas para análisis multivariado aplicado a la ecología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. México, D.F.
- Sánchez-Rojas, G. 1995. Ambito hogareño, desplazamientos y uso del habitat del venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. Tesis Maestría, Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Shipley L. A. y D. E. Spalinger. 1995. Influence of size and density of browse patches on intake rates and foraging decisions of young moose and white-tailed deer. *Oecologia* 104: 112-121.
- Short, H. L. 1963. Rumen fermentations and energy relationships in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 27: 184-195.
- Short, H. L., R. M. Blair y C. A. Segelquist. 1974. Fiber composition and forage digestibility by small ruminants. *Journal of Wildlife Management* 38: 197-209.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, Calif, U.S.A.
- Stanton, N. 1975. Herbivore pressure on two types of tropical forest. *Biotropica* 7: 8-11.
- Stephen, D. W. y J. R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Stevens, C. E. 1988. *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Swain, T. 1979. Tannins and Lignins. Pp. 657-682, *In* Rosenthal, G. A. y D. H. Janzen (eds.) *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press. New York.
- Swift, R. W. y E. F. Sullivan. 1985. Composición y valor nutritivo de los forrajes. Pp. 59-69, *In* Hughes, H. D., M. E. Heath y D. S. Metcalfe (eds.). *Forrajes*. CECSA. México.

- Tejada, H. I. 1992. Control de calidad y análisis de alimentos para animales. México.
- Thompson, C. B., J. B. Holter, H. H. Hayes, H. Silver y W. E. Urban, Jr. 1973. Nutrition of white-tailed deer. 1. Energy requirements of fawns. *Journal of Wildlife Management* 37: 301-311.
- Trease, G. E. y W. C. Evans. 1968. *Tratado de Farmacología*. Editorial Interamericana. México, D.F.
- Treviño, A. 1989. Valor nutritivo y digestibilidad in vitro de la dieta seleccionada por el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) en el norte del estado de Nuevo León. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- Trlica, M. J. y L. R. Rittenhouse. 1993. Grazing and plant performance. *Ecological Applications* 3: 21-23
- Ullrey, D. E., W. G. Youatt, H. E. Johnson, L. D. Fay y B. L. Bradley. 1967. Protein Requirement of white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 31: 679-685.
- Ullrey, D. E., W. G. Youatt, H. E. Johnson, L. D. Fay, B. L. Schoepke, W. T. Magee y K. K. Keahey. 1973. Calcium requirements of weaned white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 37: 187-194.
- Ullrey, D. E., W. G. Youatt, H. E. Johnson, A. B. Cowan, L. D. Fay, R. L. Covert, W. T. Magee y K. K. Keahey. 1975. Phosphorus requirements of weaned white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 39: 590-595.
- Van Soest, P. J. 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & B Books, Inc., Corvallis, Or.
- Vangilder, L. D., O. Torgerson y W. R. Porath. 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 46: 711-718.
- Verme, L. J. y J. J. Ozoga. 1980. Influence of protein-energy intake on deer fawns in autumn. *Journal of Wildlife Management* 44: 305-314.
- Villarreal, J. G. 1986. Importancia de las plantas leñosas en el habitat del venado cola blanca. *Revista DUMAC* 8: 9-10.
- Weckerly, F. W. 1994. Selective feeding by black-tailed deer: forage quality or abundance?. *Journal of Mammalogy* 75: 905-913.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108: 290-304.
- Zermeño, C. E. 1993. Aspectos de la ecología trófica del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus* Mearns) en el rancho San José, Anahuac, Nuevo León. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León. México.



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

C. MARIA GABRIELA SILVA VILLALOBOS
P R E S E N T E . _

0708/96

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado el tema de Tesis ("Valor nutricional de la vegetación en el hábitat del venado cola blanca en el bosque tropical de Chamela, Jalisco") para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicha tesis al M.C. SALVADOR MANDUJANO RODRIGUEZ

A T E N T A M E N T E
" PIENSA Y TRABAJA "

Las Agujas, Zapopan, Jal., Septiembre 10 de 1996
EL DIRECTOR


M.C. ALFONSO E. ISLAS RODRIGUEZ

EL SECRETARIO


OCEAN. SALVADOR VELAZQUEZ MAGAÑA

c.c.p. M.C. Salvador Mandujano R.- Director de Tesis.-
c.c.p. El expediente de la alumna.

AEIR/SVM/achm

C.U.C.B.A.



ES
BIOLÓGICAS Y
AMBIENTALES

D. M.C. Alfonso E. Islas Rodríguez
DIRECTOR DE LA DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
P R E S E N T E

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó la pasante MARÍA GABRIELA SILVA VILLALOBOS código 091520737 con el título "Valor nutricional de la vegetación en el hábitat del venado cola blanca en el bosque tropical de Chamela, Jalisco" consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva dar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., Octubre de 1996.

DIRECTOR DE TESIS

M. C. Salvador Mandujano Rodríguez

SINDOCALES

1. Sergio Guerrero Vázquez
2. Guillermo Barba Calvillo
3. Miguel Carbajal Soria

