

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**Dinámica espacio temporal de la estructura del campo
natural bajo dos ofertas de forraje**

por

Felipe Carlos CASALÁS MOURIÑO

TESIS presentada como uno
de los requisitos para obtener
el título de Magíster en
Ciencias Agrarias
opción Ciencias Animales

MONTEVIDEO
URUGUAY
Agosto 2019

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Ing. Agr. (Dr.) Emilio Laca, Ing. Agr. (Dr.) Martín Jaurena e Ing. Agr. (Dr.) Marcelo Wallau, el 29 de agosto de 2019. Autor: Ing. Agr. Felipe Casalás. Director Ing. Agr. (Dr.) Pablo Boggiano, Co-director Ing. Agr. (Dr.) Pablo Soca.

Dedico este trabajo a mi familia, novia y amigos.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de la República-Facultad de Agronomía, por su responsabilidad en el programa de Posgrados y la disponibilidad de excelentes profesores y enseñanza de calidad.

Al profesor Pablo Boggiano por su constante y continuo apoyo en mi formación docente, académica, profesional y personal.

A la profesora Mónica Cadenazzi por su valioso aporte desde el comienzo de la tesis en el diseño y análisis estadístico de esta tesis.

Al profesor Pablo Soca por sus enormes enseñanzas y aportes en el abordaje de la temática y la posibilidad de estudiar en un sitio experimental integrado por un grupo de trabajo de primer nivel.

A los profesores Ramiro “Toto” Zanoniani y David Silveira, por su invaluable colaboración en este trabajo.

A mi amigo y compañero Nico Caram, por el continuo acompañamiento en este camino.

A Marcelo Wallau, por su gran apoyo desde su lugar en el tribunal de seguimiento, así como por la posibilidad de realizar una pasantía en su lugar de trabajo, University of Florida, EEUU.

A Matías Oborsky, amigo y parcerero entrañable.

A los integrantes del tribunal de mis seminarios y defensa: Carlos Nabinger, Martín Claramunt, Emilio Laca, Martín Jaurena, Oscar Bentancur, Raquel Pérez y Virginia Beretta por sus valiosos aportes.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por el financiamiento de mi beca de maestría y a la CAP-Udelar por la disposición a financiarlo.

TABLA DE CONTENIDO

	página
PÁGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS.....	IV
RESUMEN.....	VII
SUMMARY.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LA COMUNIDAD DEL CAMPO NATURAL BAJO PASTOREO ANIMAL.....	3
1.2. ESTUDIO DE LA INTERFAZ PLANTA-ANIMAL EN PASTURAS NATURALES PLURIESPECÍFICAS.....	5
1.3 MODELO CONCEPTUAL	7
1.4 DESCRIPCIÓN DEL PROBLEMA Y FUNDAMENTACIÓN DEL TRABAJO.....	8
1.5 OBJETIVO GENERAL.....	9
1.5.1 <u>Objetivos específicos</u>	9
1.6 HIPÓTESIS.....	10
1.7 ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS.....	10
1.8 MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
2. <u>STRUCTURAL ATTRIBUTES OF VEGETATION AND DEFOLIATION PATTERNS OF HETEROGENOUS GRASSLAND UNDER GRAZING WITH TWO HERBAGE ALLOWANCE LEVELS</u>	13
2.1. ABSTRACT.....	13
2.2. INTRODUCTION.....	14
2.3. MATHERIALS Y METHODS.....	16
2.3.1. <u>Experimental site and evaluation period</u>	16
2.3.2. <u>Experimental design and treatments</u>	17
2.3.3. <u>Vegetation measurements</u>	18
2.3.4. <u>Statistical analysis</u>	18

2.4. RESULTS.....	19
2.4.1. <u>Climate conditions and paddock level measurements</u>	19
2.4.2. <u>Community level</u>	22
2.4.3. <u>Parch level</u>	24
2.4.4. <u>Bite level</u>	26
2.5. DISCUSSION.....	28
2.6. CONCLUSIONS.....	31
2.7. BIBLIOGRAPHY.....	32
3. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	40
3.1. CAMBIOS DE ATRIBUTOS ESTRUCTURALES Y ACTIVIDADES DE DEFOLIACIÓN.....	40
3.2. ESTUDIO DE LA FRECUENCIA E INTENSIDAD DE PASTOREO POR ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE.....	43
3.3 CONSIDERACIONES GENERALES	47
4. <u>CONCLUSIONES</u>	49
5. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	50
6. <u>ANEXOS</u>	60

RESUMEN

La descripción y entendimiento de la heterogeneidad espacial de pasturas naturales resulta de importancia central para la conservación de la biodiversidad y optimización del manejo de ecosistemas pastoriles. El ambiente pastoril que crea y mantiene el animal en pastoreo, se configura en una estructura de parches, de variable forma y tamaño, imprimiéndole una funcionalidad al ambiente con oportunidades tanto de altos consumos de forraje como de la provisión de otros servicios ecosistémicos. Sobre un campo natural en Bañados de Medina, Cerro Largo, perteneciente a la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt (Facultad de Agronomía-UdelaR), se caracterizaron atributos de la estructura de la pastura y de la actividad del pastoreo bovino en tres estaciones del año y a cuatro escalas espaciales. A través de la delimitación de transectas, se fijaron cuadros en donde se midió y/o estimó la biomasa de forraje, altura de la pastura por fracciones (láminas y vainas), relación verde/seco y lámina/vaina, composición botánica, frecuencia e intensidad de pastoreo. El objetivo fue caracterizar la dinámica espacio-temporal de comunidades vegetales y la frecuencia e intensidad de defoliación animal sometidos a tratamientos de Alta y Baja oferta de forraje. A través de la conformación de conglomerados fue posible armar la configuración del ambiente pastoril por escala espacial. Alta oferta de forraje presentó mayor nivel de heterogeneidad espacial y estrategias de pastoreo con mayor selectividad a lo largo de las tres estaciones y en todas las escalas espaciales. A partir de análisis de regresiones, fue posible captar un mayor número de variables de calidad de la pastura en controlar las actividades de pastoreo en Alta mientras que para Baja la fracción de láminas resultó con mayor frecuencia. Los niveles de oferta de forraje son responsables de generar y mantener ambientes pastoriles de mayor nivel de heterogeneidad y oportunidad para el animal.

Palabras clave: selectividad, heterogeneidad espacial, masa de forraje, pastizal natural, escalas jerárquicas

TEMPORAL SPACE DYNAMICS OF NATURAL GRASSLANDS STRUCTURE UNDER TWO FORAGE ALLOWANCE

SUMMARY

Description and understanding of spatial heterogeneity in natural grasslands are central to the conservation of biodiversity and optimal use of pastoral ecosystems. Grazing environment that creates and maintains the grazing animal is configured in patches, variable in shape and size, related to the forage intake and also with the provision of other ecosystem services. On a natural grassland in Bañados de Medina, Cerro Largo, belonging to the Bernardo Rosengurtt Experimental Station (Facultad de Agronomía-UdelaR), attributes of pasture structure and grazing activity were characterized in three seasons and at four spatial scales. Through the delimitation of transects, quadrat was set and measured or estimated the forage biomass, height of the pasture by fractions, green / dry ratio and lamina / sheath, botanical composition, frequency and intensity of grazing. The objective of this study was to characterize the spatial-temporal dynamics of the structure of natural grassland communities and the frequency and intensity of animal defoliation under treatments of High and Low forage allowance. Through the conformation of clusters, it was possible to assemble the configuration of the grazing environment by spatial scale. At High forage allowance level, a higher level of spatial heterogeneity and grazing strategies with greater selectivity throughout the three seasons and at all spatial scales was registered. Based on regression analysis, it was possible to identify several pasture quality variables related to livestock grazing activities in High, while for Low, the fraction of sheath was the single significant factor. Control of forage allowance is responsible for generating and maintaining pastoral environments with a higher level of heterogeneity and opportunity for the animal.

Keywords: selectivity, spatial heterogeneity, forage mass, natural grassland, hierarchical scales

1. INTRODUCCIÓN

El campo natural ocupa el 64% de la superficie terrestre del Uruguay (DIEA-MGAP, 2014). Dicho ecosistema está constituido por una cobertura vegetal desarrollada ininterrumpidamente sobre un mosaico de suelos y topografías diferentes. Estas características determinan, en cortas distancias, variaciones importantes en fertilidad, regímenes hídricos, radiación, temperaturas, etc. (Del Puerto, 1987) imprimiéndole características particulares a las vegetaciones que se desarrollan sobre ellos (Boggiano, 2003). Este recurso es la base forrajera de la actividad pecuaria y le da sustento de la economía de los sistemas productivos pastoriles. Estos sistemas sobre campo natural encuentran en su biodiversidad el potencial para lograr producciones sustentables con el medio ambiente. Existen actualmente exigencias, tanto de consumidores como de productores, para conservar y mejorar el medio ambiente con menor dependencia de insumos externos no renovables (Provenza et al., 2009). El campo natural es el pilar de la competitividad ganadera de la región de Campos (Allen et al., 2011) y actualmente se han logrado avances en propuestas a partir de modelos de cambios técnicos (Do Carmo et al., 2019). En este sentido, existe una ausencia de propuestas que se enfoquen en la comprensión del rol de la estructura de la pastura con el comportamiento ingestivo y el desempeño de los animales en pastoreo.

Las comunidades de plantas que hacen a la estructura del campo natural pueden ser vistas como el resultado de una jerarquía de factores abióticos (clima, recursos disponibles, disturbios) y bióticos (competencia, predación, mutualismo) (Lavorel y Garnier, 2002). Estos factores actúan como filtros sucesivos de un pool regional de especies, restringiendo la composición y características de las que persisten en un determinado sitio (Keddy, 1992; Lavorel y Garnier, 2002). A escala regional los factores climáticos son los responsables de la determinación de la estructura de la comunidad vegetal, a medida que se reduce la escala, los disturbios y las interacciones bióticas pasan a ser factores más relevantes. Con diferentes niveles de resolución, el

entendimiento de la funcionalidad ecosistémica en estos ambientes complejos es posible mediante el agrupamiento de plantas por su tipo funcional. Estos agrupamientos funcionales permiten la percepción de asociación entre la vegetación y el ambiente (Pillar, 1999), así como también facilitan la predicción y/o diagnóstico del estado del ecosistema natural (Landsberg et al., 1999).

La complejidad que engloban las pasturas naturales puede ser descompuesta en constituyentes más fáciles de manejar, identificando la escala espacial que ocurre la interacción planta-animal (Coughenour, 1991). Estudios focalizados en un nivel de organización sin importancia en niveles superiores, pueden generar una vasta cantidad de información, pero poco entendimiento de los procesos (Archer y Bowman, 2002). En este sentido, una mejor comprensión de los mecanismos asociados con las respuestas al ambiente y los factores de manejo, insertados en leyes mayores de funcionamiento, pueden contribuir a mejorar la eficiencia de la producción. Así mismo, estos estudios pueden ser una herramienta muy importante para predecir los la composición florística de la pastura, la performance animal y la sustentabilidad de la producción efectos del manejo sobre (Grant y Marriot, 1994).

Las producciones ganaderas exitosas sobre pasturas heterogéneas, como lo es el campo natural, necesitan de la comprensión de las interacciones de la interfaz planta-animal y como estas relaciones son modificadas por el manejo del pastoreo (Senft et al., 1985). Laca (2000) sostiene que la consideración de las características espaciales del pastoreo es importante para manejar tanto la productividad primaria como secundaria, la sustentabilidad y los impactos ambientales. Además, el abordaje espacial es una forma de generar paradigmas realistas para el estudio de los ecosistemas de pastoreo. En trabajos recientes, Díaz Falú et al. (2014) destacan que es necesario entender el rol relativo de los factores que determinan los patrones de distribución espacial de herbívoros para el manejo sustentable de los

ecosistemas pastoriles. La extensión y heterogeneidad que caracteriza a las pasturas naturales permite a los herbívoros expresar su habilidad de selección a varias escalas espacio-temporales. Este proceso usualmente resulta en patrones espaciales desiguales de pastoreo sobre la comunidad vegetal (Parsons y Dumont, 2003; Laca, 2008; Utsumi et al., 2009).

1.1. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LA COMUNIDAD DEL CAMPO NATURAL BAJO PASTOREO ANIMAL

La estructura de comunidad de plantas refiere a la composición de especies presentes y la configuración espacial de los componentes de la biomasa. Puede ser caracterizada por la distribución vertical y espacial de las hojas y por el listado de especies presentes (Adler et al., 2001). El pastoreo por herbívoros puede influir fuertemente en la composición de especies, en su modo de vida y hábito de crecimiento de la comunidad que forma la pastura (Sala et al., 1986; Olmos et al., 2005). En este sentido, el proceso de pastoreo es considerado como un agente capaz de modificar la estructura y la funcionalidad de la comunidad vegetal (McNaughton, 1985). Estos efectos sobre las pasturas pueden ser positivos o negativos (Semmartin y Oesterheld, 1996). La presión de selección resultante de factores abióticos y de pastoreo son dos fuerzas importantes que hacen evolucionar a la estructura de pastura (composición y fisionomía), y generar la capacidad de soporte al pastoreo (Milchunas et al., 1988). Los efectos del animal en pastoreo sobre la comunidad vegetal están relacionados primariamente al efecto directo que la defoliación tiene sobre el crecimiento y la reproducción de individuos de plantas y a la disparidad que existe en frecuencia e intensidad de defoliación entre individuos, lo que es un producto de la selectividad animal (Walker et al., 1989). Altesor et al. (2005) reportan un aumento en la riqueza de especies en un área pastoreada en comparación a un sitio excluido del pastoreo en Uruguay y por otro lado, Altesor et al. (1998) indican la pérdida de especies

en un sitio caracterizado inicialmente por Gallinal et al. (1938) y Rosengurtt (1943) bajo pastoreo continuo.

El pastoreo afecta en el modo de competencia entre especies de la comunidad vegetal y puede influir en la longevidad de relaciones entre cambios de competencia luego de una sesión de pastoreo. Estas respuestas incluyen el rebrote y la capacidad de macollaje o la propagación de rizomas y estolones. La estructura de la comunidad vegetal cambia el modo de relación de competición afectando la susceptibilidad a pastoreos sucesivos (Milchunas et al., 1988; Noy-Meir et al., 1989; McIntyre y Lavorel, 2001). Las especies que logran adaptarse exitosamente al pastoreo poseen mecanismos de escape que les permiten explorar el espacio, incluso en condiciones de alta intensidad de defoliación. Atributos como el hábito de crecimiento, la capacidad de propagación vegetativa por bulbos, rizomas o estolones, la relación hoja/tallo en la estación de crecimiento son algunas de las principales características adaptativas (Oesterheld y McNaughton, 1991; Altesor et al., 2005). El tiempo de recuperación luego de un evento de pastoreo está vinculado con los niveles de nutrientes disponibles y sustancias de reserva que la planta posee (Ferraro y Oesterheld, 2002). A través de cambios en el manejo del pastoreo y ajustes estacionales de descanso de la pastura Boggiano et al. (2005) reportan aumentos en la proporción de grupos de especies de mayor productividad. Blanco et al. (2007) concluyen que atributos de la biomasa conforman atracciones fenotípicas para los animales en pastoreo y esto les brinda a las plantas ventajas competitivas para tolerar el pastoreo. Estos atributos se comparten en grupos funcionales que tenían menor proporción de hojas senescentes y tejidos fibrosos. Por su parte Jaurena et al. (2012) reportan la identificación de tres grupos funcionales, utilizando características foliares (contenido de materia seca de lámina y área foliar específica), asociados a distintas cargas animales, como respuesta a la interacción con el pastoreo.

Mazzanti (1997) destaca que ya hace varias décadas se ha avanzado en la elaboración de bases explicativas del impacto de diferentes modelos de

defoliación sobre las respuestas fisiológicas instantáneas de las plantas (asimilación y pérdidas de carbono, asignación de asimilados a los meristemas, metabolismo en la zona de crecimiento) y sobre los ajustes morfológicos de largo plazo (tamaño y número de meristemas, órganos e individuos). Estas respuestas les permiten a las plantas, dentro de ciertos límites, estabilizar los niveles de productividad primaria. Concluyendo de esta manera que para la elaboración de programas de utilización de pasturas es necesario conocer la capacidad diferencial de las especies para reponer el área foliar en respuesta a la defoliación y el control que ejercen las variables ambientales sobre el crecimiento.

1.2. ESTUDIO DE LA INTERFAZ PLANTA-ANIMAL EN PASTURAS NATURALES PLURIESPECÍFICAS

Para avanzar hacia una producción eficiente es necesario una debida caracterización de la variabilidad espacial-temporal de los padrones dinámicos de los procesos de pastoreo sobre campo natural (Coughenour, 1991). Los procesos implicados en el pastoreo pueden ser jerarquizados a través de varios niveles de organización (Senft et al., 1987; Senft, 1989) y clasificados por la tasa en que las distintas actividades comportamentales de los herbívoros ocurren (Bailey y Provenza, 2008). Díaz Falú et al. (2014) afirman que factores relacionados al forraje (biomasa aérea, altura de láminas, relación tejido verde/seco, etc.) son los que explican la variación en los patrones de selección de sitios de alimentación de ovejas y vacas sobre pasturas naturales. Para un acercamiento completo de los patrones y procesos de la vegetación a nivel de comunidad, es necesario el entendimiento a nivel de individuos y poblaciones de plantas (Gordon, 2000), debido a que los patrones de defoliación de los herbívoros en pastoreo son en función de individuos, poblaciones y comunidades de plantas (Laca, 2000).

Las decisiones del animal al pastorear se confrontan con las variaciones espacio-temporales de los recursos asociados al ecosistema natural, típicamente distribuido en mosaicos de parches variables en tamaño

y forma, fluctuando así la cantidad y calidad del alimento disponible (Coughenour, 1991; Wallis De Vries, 1994). Es así que comprender los patrones de comportamiento, consumo y selección de dietas, relacionadas a las estructuras vegetales, son fundamentales para orientar estrategias de manejo que proporcionen elevada adquisición de nutrientes para los animales. En ambientes complejos y dinámicos como los campos naturales, solamente el manejo de la carga animal es insuficiente para la optimización de las condiciones de la estructura de la pastura que maximizan el consumo instantáneo de los animales. Para avanzar en el conocimiento de la interfaz planta-animal, es necesario también contemplar los tipos funcionales que conforman el ambiente pastoril (Carvalho et al., 2009). Esta perspectiva de agrupar plantas por características, no necesariamente filogénicas, se presenta como una posibilidad para resumir la complejidad del clásico abordaje de la taxonomía en grupo de plantas con característica y respuestas similares (Pillar y Orlóci, 1993; Quadros et al., 2009).

La variabilidad de la heterogeneidad vegetacional debería ser caracterizada desde el punto de vista funcional. Los bovinos si bien tiene la capacidad de diferenciar entre material verde y senescente o entre hojas y tallos, las características anatómicas de la boca no le permite realizar bocados con activa selección (Prache y Peyraud, 2001). De cualquier forma, si solamente seleccionaran hojas el consumo de energía y nutrientes sería insuficiente por lo que la conformación de la dieta se da con otras fracciones (vainas, tallos florales, inflorescencias) (Demment y Laca, 1993). Mientras el incremento de la diversidad de especies ha sido asociado a incrementos en las funciones ecosistémicas medida a través de la producción primaria (Grace et al., 2007), los efectos en la producción secundaria no han sido bien explorados. A pesar de su importancia práctica, el conocimiento acerca de la selección animal por especies y partes de plantas, así como también porque, como y cuando son elegidas plantas específicas es insuficiente. (Provenza et al., 2009). Los patrones de defoliación pueden ser parcialmente caracterizados por la frecuencia e intensidad de defoliación a que es sometida

una planta (Jensen et al., 1990). Estos patrones están influenciados por la oferta de forraje, la estación del año, la morfología y fenología del tallo, la selección de especies y el largo del periodo de pastoreo (Hodgson y Ollerenshaw, 1969; Gammon y Roberts, 1980; Curll y Wilkins, 1982; Barthram y Grant, 1984). Para caracterizar dichos efectos, se ha identificado a la fuerza de tensión de lámina como un atributo indicador correlacionado con el patrón de defoliación (Boggiano, 1995).

1.3. MODELO CONCEPTUAL

El diagrama presentado por Nabinger y Carvalho (2009) (Figura 1) muestra como las variables de ambiente definen la composición botánica de la vegetación. Esta vegetación puede ser modificada por la frecuencia e intensidad del pastoreo, definiendo la composición relativa de grupos funcionales que conforman las comunidades. Estos grupos funcionales presentan respuestas morfogénéticas clásicas de acuerdo con el modelo propuesto por Chapman y Lemaire (1993). Por otra parte, la frecuencia e intensidad del pastoreo, determinan la intensidad de defoliación y median el cambio en la conducta espacio temporal de pastoreo al modificar el índice de área foliar (IAF) de los grupos funcionales más seleccionados por los animales. Por esta razón el modelo morfogénético está determinado para cada una de las especies que componen el campo natural, modificado por el tipo productivo (Rosengurtt, 1979), el cual va a determinar la frecuencia e intensidad del pastoreo en función de la carga animal. En síntesis, el campo natural es un sistema dinámico en donde funcionan en forma simultánea varios modelos morfogénéticos específicos interactuando entre sí, los cuales son determinantes de la composición y estructura de la comunidad.

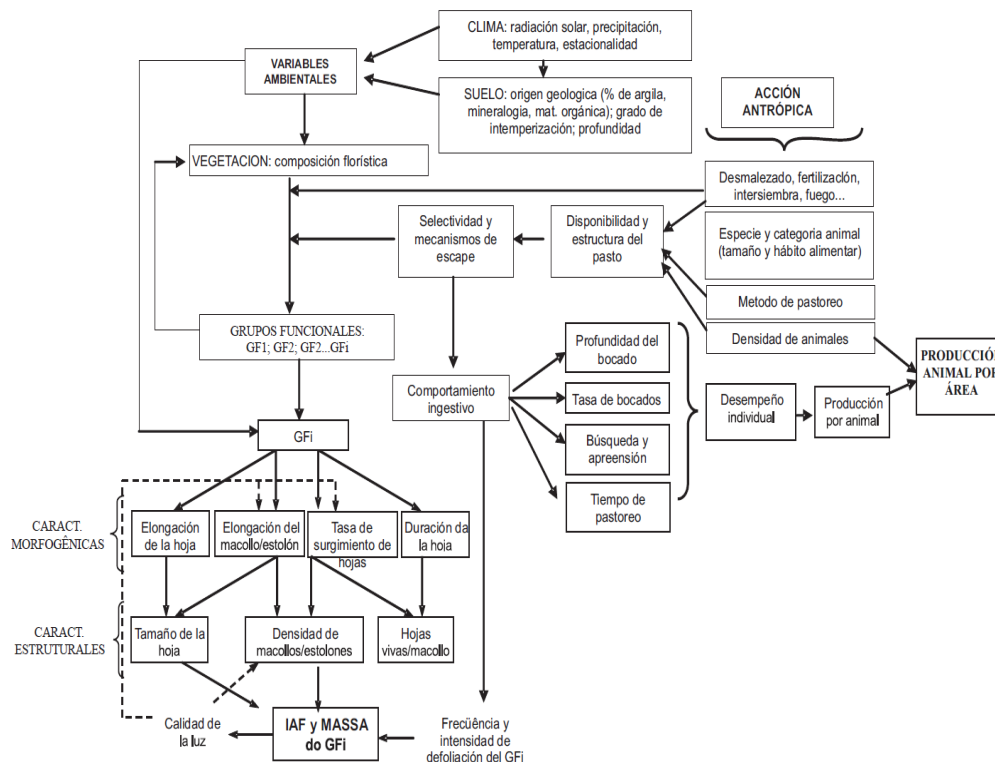


Figura 1. Modelo conceptual de funcionamiento del ecosistema pastoril natural (Nabinger y Carvalho, 2009).

El modelo conceptual descrito establece el marco de este trabajo que se concentra en el estudio de los procesos que involucran a la frecuencia e intensidad de defoliación y su retroalimentación con el IAF o masa de forraje.

1.4. DESCRIPCIÓN DEL PROBLEMA Y FUNDAMENTACIÓN DEL TRABAJO

En la comprensión de la interfaz planta-animal en pasturas naturales, se debe incorporar el alto nivel de biodiversidad que las caracteriza (Duru et al., 2014). Además, es necesario integrar el conocimiento de la conformación de grupos funcionales de plantas determinados por los atributos foliares (Cruz et al., 2010), con el estudio de la conducta y consumo de forraje por el animal (Da Trindade et al., 2016), sujeto a cambios metabólicos de vacas de cría (Laporta et al., 2014). El enfoque de experimentación que manipula la oferta

de forraje posee ventajas en el entendimiento de la interfaz planta-animal (Carvalho et al., 2008). Sin embargo, en Uruguay son pocos los antecedentes que expresan sus resultados de esta manera.

La investigación en cuestión se realizó en un experimento de largo plazo en donde se combinan ofertas de forrajes variables entre estaciones en campo natural con vacas de cría. El aporte proveniente de diversos trabajos realizados en el sitio experimental, (Do Carmo, 2013; Scarlato, 2013; Soca et al., 2013; Olmos et al., 2013; Claramunt, 2015; Do Carmo et al., 2018) aborda inicialmente las respuestas a nivel de la pastura y animales sin profundizar en el estudio acerca de las modificaciones que sufre el tapiz natural a nivel funcional por el efecto de la intensidad del pastoreo. Para abordar el estudio de los cambios de la estructura del campo natural como consecuencia de la frecuencia e intensidad de pastoreo, se planteó trabajar en este experimento con diferentes niveles de oferta de forraje que en consecuencia determinan intensidades de pastoreo.

1.5 OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este trabajo fue cuantificar la heterogeneidad y su evolución espacio-temporal de comunidades de plantas de campo natural, bajo pastoreo con dos niveles de oferta de forraje.

1.5.1. Objetivos específicos

Caracterizar cambios en el corto plazo provocados por modificaciones en la oferta de forraje en atributos que definen la estructura del campo natural; biomasa aérea, relación lámina/vaina y verde/seco, altura de láminas y vainas y su relación con la frecuencia e intensidad de defoliación.

Caracterizar cambios asociados a la estación del año y la oferta de forraje sobre la estructura de la vegetación a las diferentes escalas jerárquicas (sitio de alimentación-parche-bocado).

1.6. HIPÓTESIS

i) La heterogeneidad estructural del campo natural es modificada por la oferta de forraje que afecta la frecuencia e intensidad de pastoreo y varía con la estación del año.

ii) Las variables de estructura de la pastura que condicionan la frecuencia e intensidad varían a nivel de la escala de observación y estos son modificados por el nivel de oferta de forraje.

1.7. ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS

El trabajo de tesis consta de 6 capítulos. El primer capítulo corresponde a la introducción y justificación del problema, se marcan las hipótesis y objetivos planteados dentro del marco conceptual y por último se resume los materiales, métodos y diseño estadístico del experimento. El segundo capítulo corresponde a un artículo científico a ser enviado a una revista internacional de la *British Ecological Society*, donde a partir del uso de técnicas estadísticas multivariadas se buscan mejorar el entendimiento del efecto de la oferta de forraje definiendo conglomerados particionado por la estación del año a tres escalas jerárquicas espaciales. En el tercer y cuarto capítulo se presentan resultados, discusión y consideraciones generales de manera integradora con los capítulos anteriores. El abordaje en los capítulos finales se da a partir de la exploración dentro de la misma base de datos, pero con técnicas estadísticas diferentes, se ajustaron modelos mixtos y se realizaron análisis de regresiones lineales entre las variables estructurales de la pastura y la frecuencia e intensidad de pastoreo. El cuarto capítulo corresponde a las conclusiones del trabajo de tesis. El material bibliográfico consultado se presenta tanto al final del artículo (capítulo 2) y del trabajo de tesis.

1.8. MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el año 2017, en las estaciones de otoño, invierno y primavera sobre un campo natural virgen de 48 hectáreas, donde desde hace 10 años se lleva a cabo un experimento de pastoreo, sobre la formación geológica Melo (Bossi et al., 1975) y Unidades de Suelo Palleros y Zapallar (Altamirano et al., 1976) perteneciente a la Facultad de Agronomía (EEBR), Universidad de la Republica (lat 32°21'58.85"S; long 54°26'39.73"W) se evaluaron características estructurales de la comunidad del campo natural y actividades de pastoreo animal (frecuencia de visita e intensidad de defoliación).

La temperatura media anual del aire es de 17,8°C y el promedio de precipitación es 1411 mm anuales (Castaño et al., 2011). En un diseño experimental de Bloques Completos al Azar (DBCA) con dos repeticiones, se ajustaron los tratamientos de oferta de forraje (kg MS/kg PV) (Sollenberger et al., 2005); Alta y Baja que en promedio anual objetivo es de 8,0 y 5,0 con variaciones estacionales de 8,0 y 4,0 en verano, 8,0 y 4,0 en otoño, 4,0 y 4,0 en invierno y 12,0 y 8,0 en primavera para alta y baja respectivamente. Se utilizó mensualmente el método "*put and take*" (Mott y Lucas, 1952) para el ajuste de peso animal de vacas de cría de raza Hereford, Aberdeen Angus y sus cruza según la cantidad de forraje presente. La masa de forraje se midió mensualmente por el método comparativo (Haydock y Shaw, 1975). Para las mediciones en la vegetación se delimitaron 24 transectas fijas de 50 metros de largo, 14 correspondientes a Alta y 10 a Baja, variable según tamaño de la parcela y proporción en el tipo de suelo. Sobre cada transecta se colocaron de 10 cuadros fijos cada 5 metros con dimensiones de 0,4 x 0,4 metros, que a su vez era subdividido en 4 subcuadros de 0,2 x 0,2 metros. En cada subcuadro se midió o estimó: masa de forraje (kg/ha de MS), altura de mayor densidad de láminas y vainas (cm), relación verde/seco y lamina/vaina (%), composición botánica (Brown, 1954) que explicaba el 70-90% de la biomasa aérea (Berretta, 2001) y estado fisiológico, presencia e intensidad de pastoreo. La frecuencia de medición fue de 4 a 9 días durante periodos de 30

a 45 días según la estación del año. Una mayor descripción de la metodología empleada se reporta en el capítulo 3.

El estudio estadístico para el análisis de las variables biomasa de forraje (BM), altura máxima de contacto con regla (amax), altura de horizonte de mayor concentración de láminas (aden), altura de vainas (avai), relación verde/seco (g/d), relación lamina/vaina (l/v), frecuencia de pastoreo e intensidad de pastoreo se realizó por medio del ajuste de un modelo mixto que varió según la escala de estudio (de transectas asociado a comunidad vegetal o cuadro asociado a parche). Los efectos fijos del modelo fueron el tratamiento y la estación del año, mientras que el bloque se consideró como efecto aleatorio. También se realizó (capítulo 4) un análisis de regresión lineal múltiple para las variables frecuencia e intensidad de pastoreo, donde las regresoras fueron las variables estructurales de atributos de la pastura. Se utilizó la técnica de selección de modelos paso a paso (Stepwise) para la selección de variables regresoras con un p-valor máximo para retener de 0,10. Los softwares estadísticos empleados fueron InfoStat (Di Rienzo et al., 2018) y SAS.

2. STRUCTURAL ATTRIBUTES OF VEGETATION AND DEFOLIATION PATTERNS OF HETEROGENOUS GRASSLAND UNDER GRAZING WITH TWO HERBAGE ALLOWANCE LEVELS

2.1. ABSTRACT

Vegetation heterogeneity in grasslands moderates functionality of grazing systems. By providing adequate amount of forage for grazing animals, it is possible to improve animal performance, and forage production and utilization. However, herbage allowance alone may not be a sufficient determinant of intake/productivity. Thus, it is important to understand its relationship between the vegetation attributes and defoliation patterns in a spatial-temporal scale. The aim of this work is to evaluate structural attributes of vegetation community and the effects of frequency and intensity of defoliation on a Campos grassland, submitted to two levels of herbage allowance. Forage mass, height of lamina and sheath, green/dead and lamina/sheath ratios, and frequency and intensity of defoliation were measured in quadrats along transects in paddocks with High (8 kg DM/kg LW) and Low (5 kg DM/kg LW) herbage allowance treatments. We analyzed the data at four spatial hierarchical levels (i.e. paddock, patch, feeding station, bite), using cluster analysis to describe vegetation heterogeneity and defoliation patterns. At the paddock level, most of the variables measured were independent of the herbage allowance treatment. However, at lower spatial scales, the High herbage allowance treatment had greater heterogeneity during all evaluation periods, had sites with greater forage mass and less intensity and frequency of defoliation. Our results indicate that High herbage allowance leads to more heterogeneous forage and defoliation patterns within and among seasons.

Keywords: hierarchical scales, grazing ecology, defoliation frequency, defoliation intensity, sward height, forage mass, Campos

2.2. INTRODUCTION

Description and interpretation of vegetation heterogeneity in natural grassland can be used as a tool to identify the shape functioning of ecosystem (Glimp, 1988; Fuhlendorf & Engle, 2001; Laca, 2009). Structural characteristics (e.g. floristic composition, spatial arrangement, plant functional type) define ecosystem functionality (Stuth, Fuhlendorf, & Quirk 1997; Sosinski et al., 2008), and are the basis for the nutritional management of domestic herbivores (Milchunas et al., 1988). Vegetation is typically arranged in mosaic patches, varying size and shape, fluctuating the amount and nutritive value of the available forage across space and time (Coughenour, 1991; Wallis De Vries, 1994; Carvalho & Lecture, 2013). At a different spatial scale, those variations in heterogeneity impose changes in the herbivore's exploration patterns (Fuhlendorf & Smeins, 1998), interacting with the internal state of the animal (i.e. gut filling and nutrient status; Provenza & Launchbaugh, 1999), and impact the efficiency of energy use (Casal et al., 2014). Understanding the spatiotemporal dynamics of the environment and defoliation patterns can help improving primary and secondary production (Da Trindade et al., 2016; Archer & Smeins, 1991; Soares et al., 2005; Soder, Gregorini, Scaglia, & Rook 2009), allowing for increasing the precision in the adjustment of grazing pressure along the year (Do Carmo, Sollenberger, Carriquiry, & Soca 2018). Grazing pressure (i.e. controlled by herbage allowance, stocking rate, or canopy height) is given as the sole major factor determining efficiency in pastoral systems (Holechek, 1988; Sollenberger & Vanzant, 2011), and is important determinant of the diversity of natural resources (Knapp et al., 1999).

Depending on the disturbance level (intensity and duration) imposed, grazing shifts the dynamics of patches in the plant community (Fuhlendorf & Smeins, 1998). As grazing intensity increases, defoliation intensity increases, first on more desirable species, then over all the community. Thus, the community structure is a result of the frequency and intensity of grazing, modulated by the plants traits (Cruz et al., 2010), and regrowth capacity after the event (Lucas, 1963). The animals explore the environment to compose

diets that match internal demand for nutrients (Provenza & Launchbaugh, 1999), which are determined by species, category and metabolic state (O'reagain & Schwartz, 1995). Variation in nutrient demands (i.e. metabolic stage of the animal) can be partially matched by variation in production and nutritive value of the grasslands along the year. For example, a phase of low nutrient requirements (mid-gestation, dry cows) can be organized to match a time of lower herbage production, like fall and winter, when most of the forage available is left over from the summer (Do Carmo, Claramunt, Carriquiry, & Soca 2016).

Ecosystem functioning can be decomposed into hierarchical scales (O'Neill, Johnson, & King 1989), which contribute to the understanding of different processes that occur at different rates (Kotliar & Wiens, 1989) of the plant-animal interface (Senft et al. al., 1987; Stuth, 1991). Lower hierarchical scales are conformed by patches (i.e. 1 – 30 min; 1 m² to 1 ha) linked to their associated grazing activity. The description has greater variability and less repeatability than larger scales (Fuhlendorf & Smeins, 1998). Animal movements are not random but follow a pattern guided by spatial memory (Bailey et al., 1996). Patch selection is oriented by characteristics of height and forage mass (Neves et al., 2009; Utsumi et al., 2009), nutritive characteristics of plants (Bonnet et al., 2015) and animal internal state (i.e. physiological state). This ability allows animal to achieve more efficient average intake through spatiotemporal scales (Launchbaugh & Howery, 2005). As a result, there is a coexistence of horizontal structures of environment patches with averages high level remobilization of resources and grazing activity and other patches with high resource conservation and low grazing activity (Walker, 1995; Cruz et al., 2010). Varying the proportion of each type of patch according to defoliation intensity level (Ring, Nicholson, & Launchbaugh 1985; Neves et al., 2009) and the probability for the animal to find sites with high nutritional value (Bailey & Sims, 1998).

New paradigms in natural grasslands managements identify the importance of managing spatiotemporal distribution of herbivores to maintain

ecosystem services and biodiversity (Fuhlendorf, Fynn, McGranahan, & Twidwell 2017). It is necessary to know if higher levels of herbage allowance generate greater structural variation in pasture characteristics, and if those indeed represent a less restrictive environmental conditions for plant production and grazing activity for all seasons. A greater level of heterogeneity is able to provide greater opportunity for selection and preserve sites of better nutritional level (Fuhlendorf & Engle, 2001) and activities of frequency and intensity animal defoliation vary depending on the type of plant community, the species within the community and the season of the year (Gammon & Roberts, 1978). Objective of this work was to study the effect of grazing intensity on structural attributes of grasslands and characterize the spatiotemporal dynamics of plant community under two herbage allowance levels at different spatial scales along the year.

2.3. MATERIALS AND METODHS

2.3.1. Experimental site and evaluation period

The study was carried out at the experimental station Prof. Bernardo Rosengurtt, Cerro Largo, Uruguay (lat 32°21'58.85"S; long 54°26'39.73"W; 162 m above sea level) belonging to the Facultad de Agronomía, Universidad de la República del Uruguay. The experimental site is an area of 48 ha on the Melo geological formation (Bossi et al., 1975) and on the Zapallar, Arroyo Blanco and Palleros soil units (Altamirano et al., 1976) representative of a Campos phyto-physionomy (Allen et al., 2011). Soil main type is Cambisols (USDA-Soil taxonomy, 1999) with different proportion of clay and sandy soils. The experimental site is a native pasture managed under continuous stocking at different herbage allowances since 2007. The only anthropic intervention is monthly adjustments of grazing intensity via forage allowance. Average annual precipitation is 1411 mm and temperature 17.8 °C (Castaño et al., 2011). Vegetation community is dominated by Gramineae, Cyperaceae, Juncaceae, Fabaceae and Compositae families. Principal species were: *Andropogon ternatus*, *Axonopus affinis*, *Coelorhachis selloana*, *Cyperus eragrostis*,

Cynodon dactylon, *Desmodium incanum*, *Bothriichloa laguroides*, *Paspalum dilatatum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum plicatulum*, *Piptochaetium stipoides*, *Schizachyrium microstachyum*, *Stipa charruana* and *Stipa setigera*.

The study covered fall, winter, and spring in 2017. Sampling dates were 1 March to 15 April for Fall; 30 July to 26 August for Winter; and 1 October to 15 November for Spring.

2.3.2. Experimental design and treatments

The experimental was arranged in a randomized complete block design with two replicates. Treatments consisted of two levels of herbage allowance (HA) [kg dry matter (DM) per kg body weight (BW)], High (Hi) and Low (Lo), variable with season. Mean annual HA for Hi and Lo treatments were 8 and 5 kgDM/kgLW. Levels during fall, winter, spring and summer were 8.0, 4.0, 12.0, 8.0 kgDM/kgLW for Hi and 4.0, 4.0, 8.0, 4.0 kgDM/kgLW for Lo. Average paddock size was 13.5 ± 0.7 ha for Hi and 10.5 ± 0.7 for Lo. HA was adjusted monthly by measuring forage availability with the comparative method (Haydock & Shaw, 1975) and using the *put and take* method (Mott & Lucas, 1952; Sollenberger, Moore, Allen, & Pedreira 2005). Experimental animals were Hereford and Aberdeen Angus mature cows (*Bos taurus taurus*) with similar live weight, metabolic state, body condition at the beginning of the experiment.

The sward structure was measured on fixed transects on vegetational communities, defined *a priori* by type of soil and proportion on the surface, an attempt will be made to capture the greatest possible heterogeneity. In each paddock, 50-m transects (5 in Lo and 7 in Hi) were marked for the vegetation measurements. Transects location were defined according to topographic position and soil type, to represent all combinations of vegetation communities in each paddock.

2.3.3. Vegetation measurements

In each transect, 10 fixed quadrats of 0.4- x 0.4-m were marked, in 5-m intervals. Each quadrat was subdivided into 4 quadrants (0.2 x 0.2 m) where it is measured and/or estimated: forage mass (FM; kg/ha DM), height of highest density of leaf lamina (hden; cm), height of highest density of sheath (hshe; cm), green/dead material ratio (g/d; %), lamina/sheath ratio (l/s; %), and attributed a grazing intensity index; frequency (fre) and intensity (int). Recurrent measurements were taken every 4 to 9 days, depending on vegetation growth rate. Each evaluation consisted of 14 (Hi) and 10 transect (Lo), 140 and 100 quadrats, 560 and 400 quadrants, measured five times per season, in three seasons.

Frequency of defoliation of leaves was measured by painting the tip of the defoliated lamina with water-based ink of different colors according to successive periods, and expressed as total number of defoliations per season, thus number 4 means returns on each measurement or 100% of revisiting. Grazing intensity is a measure of how much of the lamina was removed at each grazing event: 0 = no grazing, 0.5 = nipped lamina, 1.0 = half lamina removed, 1.5 = third part lamina remove, 2.0 = maximum intensity of grazing. At five nearby sites of similar vegetation characteristics, a 0.16-m² quadrat was placed and vegetation clipped to ground level. Those samples were then taken to the lab, sorted by component, and dried at 65°C to constant weight for accessing FM, g/d, and l/s. Hden and hshe was measured with a sward stick on maximum horizon concentration of lamina (Hodgson 1990).

FM was evaluated in each paddock using a calibrated graduate plate at the beginning and end of each evaluation period. Forage growth rate (GR) of pasture was assessed using grazing exclusion cages (Klingman, Miles, & Mott 1943).

2.3.4. Statistical analysis

Statistical analyses of variables used four hierarchical approximates: paddock level (transect mean by paddock); community level (transect mean);

patch level (quadrat mean) and bite level (quadrant mean). FM, GR, hlam and hshe, g/d, l/s, frequency and intensity for paddock level was analyzed using a mixed general model. Fixed effects were season and treatment, random effects were block and soil type. Interaction between season and HA treatment is presented. Least square means were compared using LSD Fischer significant test at $P < 0.05$. At community, patch and bite level, responses were analyzed using a cluster analysis. Euclidean distance was utilized and Ward's clustering method. Numbers of cluster was elected by half distance on dendrogram (Everitt, Landau, Leese, & Stahl 2011; Di Rienzo et al., 2018), partitioned by season. Cophenetic correlation was used to compare the dissimilarities between clusters. Software utilized was InfoStat (Di Rienzo et al., 2018).

2.4. RESULTS

2.4.1. Climate conditions and paddock level measurements

Precipitation amount and distribution for fall season allowed conditions to growth and maintenance pasture production without moisture limitations (Figure 1). For winter and spring season conditions has large amount of precipitation and low temperature even for early spring, these factors influence negatively in pasture production. HA result superiority in fall for Hi treatment ($p=0.005$) and rest of evaluation period was similar (Table 1).

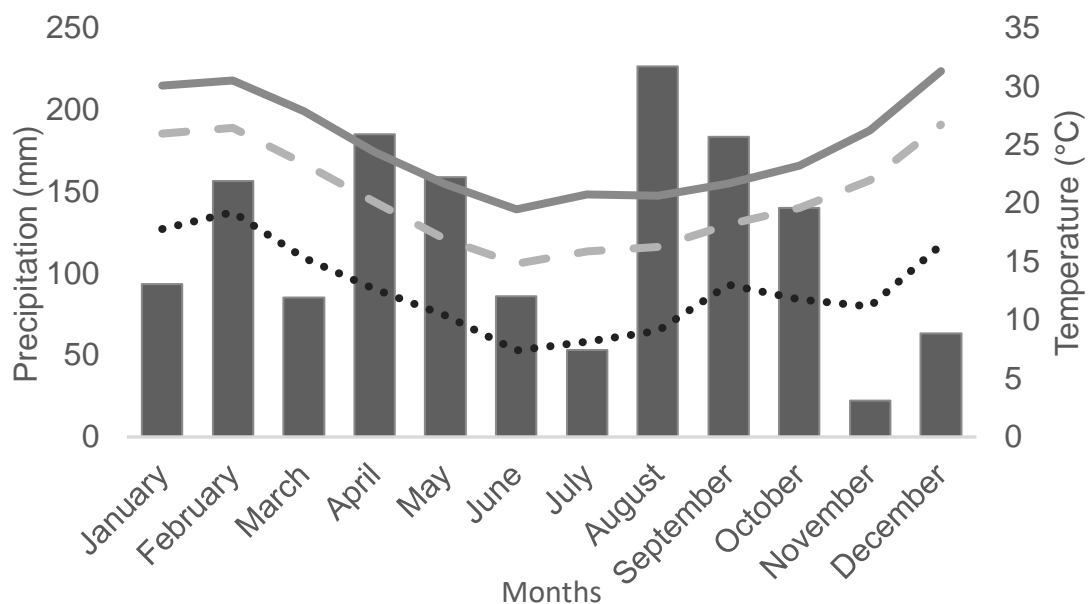


Figure 1 Wheatear conditions for 2017 precipitation (mm), mean (dashed line) air temperature (°C), maximum (solid line line) air temperature, minimum (dotted line) air temperature

For the vegetation characteristics, there was significant interaction between HA and season for FM, GR and l/s. FM was greater in the Fall ($p=0.001$) but only for Hi HA treatments (Table 1). Forage GR during fall and spring were similar and higher than winter, except for Lo treatment in fall and Hi treatment on winter ($p=0.003$). There was no statistical difference of l/s or g/d for HA treatments or season. For the effect of HA x season on l/s ratio ($p=0.048$), there was a greater proportion of lamina on both treatments on spring, but higher for Lo HA in fall, associated with less FM.

For the defoliation patterns, there was no statistical difference at paddock level. Only fre of visit is superior on spring for Lo HA ($p=0.0002$), rest of evaluations results similar. Intensity of defoliation kept constant during all evaluation period at same level of both treatments (Table 1).

Table 1 Mean and standard error of herbage allowance (HA), forage mass (FM), growth rate (GR), height lamina, height sheath, ratio lamina/sheath, ratio green/dead, frequency and intensity defoliation by treatment during three experimental seasons. The left value in each season row is mean and the right value standard deviance.

	Season						P-value HAX season
	Fall		Winter		Spring		
FM (kg DM/ha)							
<i>Hi</i>	3681 ^a	206	1564 ^c	33	1164 ^d	106	0.001
<i>Low</i>	2379 ^b	299	1258 ^{cd}	76	1045 ^d	94	
GR (kg DM/ha/day)							
<i>Hi</i>	16.4 ^a	13.8	7.1 ^{bc}	3.5	14.5 ^a	8.0	0.003
<i>Low</i>	12.0 ^{ab}	12.3	4.1 ^c	2.1	15.3 ^a	7.7	
Height lamina (cm)							
<i>Hi</i>	8.3	3.8	4	1.9	4.2	1.7	Ns
<i>Low</i>	7.2	3.1	3.6	1.4	4.3	1.7	
Height sheath (cm)							
<i>Hi</i>	2.8	1.5	1.4	0.7	1.5	0.6	Ns
<i>Low</i>	2.4	1.1	1.3	0.5	1.5	0.6	
Ratio lamina/sheath (%)							
<i>Hi</i>	61 ^c	5	64 ^b	6	67 ^a	4	0.048
<i>Low</i>	61 ^c	5	66 ^a	6	68 ^a	3	
Ratio green/dead (%)							
<i>Hi</i>	58	7	57	9	62	9	Ns
<i>Low</i>	57	5	59	8	63	7	
Frequency (n°)							
<i>Hi</i>	2.6 ^b	0.5	2.8 ^b	0.7	2.7 ^b	1.0	0.0002
<i>Low</i>	2.8 ^b	0.0	2.3 ^b	0.7	3.9 ^a	0.0	
Intensity (%)							
<i>Hi</i>	59	9	67	11	62	19	Ns
<i>Low</i>	66	4	68	4	68	5	

2.4.2. Community level

At community level vegetation attributes and grazing pattern result in 2, 3 and 5 cluster groups for fall, winter and spring respectively (Figure 2). Groups are defined by the structural and defoliation characteristics rather than by species per se, and species composing a given group in one season or scale are not necessarily part of the same group in the following season or scale. On Figure 2 (and similar figures further on), the length of vectors represent the importance (weight) of each factor in defining the given group. The shape of the star shows the arrangements between variable observation and the number of groups represents the structural heterogeneity of the plant community.

Major heterogeneity is attributive to spring because of a greater number of groups. The Hi HA treatment systemically had more equal participation in all groups (Table 2). On fall, season with higher FM, hden and hshe, defoliation pattern concentrates on group 1 with less forage mass. Different situation occurs in winter, where, given the lower FM and HA, communities were grazed more frequently and intensively, independent of the characteristics associated to nutritive value (g/d and l/s).

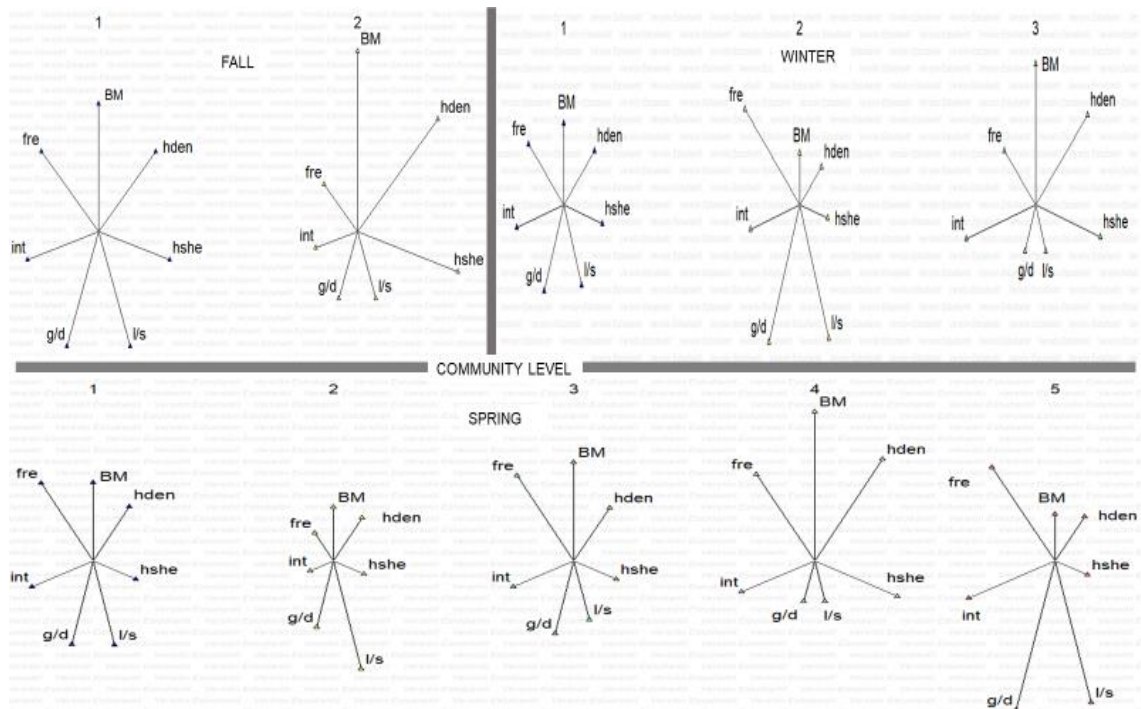


Figure 2. Star plots showing the relationship between vegetation attributes and defoliation patterns at “community” level along the seasons evaluated. Arrows are representative of the magnitude of each response variable in determining the cluster. (BM: biomass, hden: height density of lamina, hshe: height density of sheath, l/s: lamina/sheath ratio, g/d: green dead ratio, int: intensity, fre: frequency)

Table 2 Community (transect) level description for three seasons under evaluation. Vegetation attributes and defoliation pattern sorted by cluster. Proportion of occupancy by herbage allowance on cluster groups at three seasons.

Cluster	Season									
	Fall		Winter			Spring				
	1	2	1	2	3	1	2	3	4	5
FM (kg DM/ha)	1761	2391	1237	1240	1724	864	906	1126	1372	872
Height lamina (cm)	7.4	10.5	3.7	3.8	5.2	3.8	4.2	4.5	5.9	4.3
Height sheath (cm)	2.4	3.9	1.3	1.3	1.8	1.3	1.4	1.6	2.1	1.4
Ratio l/s (%)	62	59	64	67	64	67	68	67	66	69
Ratio g/d (%)	57	53	56	61	54	62	60	60	57	68
Intensity (%)	64	55	67	69	70	68	57	67	71	75
Frequency (n°)	3.0	2.2	2.7	2.9	2.8	3.8	1.3	3.4	3.5	3.8
High (%)	71	29	57	21	21	7	21	50	7	14
Low (%)	90	10	50	40	10	50	0	20	10	20

2.4.3. Patch level

At patch level description of vegetation attributes and grazing pattern resulted 2, 3 and 2 cluster groups for fall, winter and spring respectively (Figure 3). Similar to community level Hi treatment present a homogeneous participation on conformed cluster groups (Table 3). For spring, reduction within spatial scale results in lesser heterogeneity comparable to community level. In the winter, grazing frequency increases at patches with more BM and less quality while patches with higher g/d and less BM were more intensively grazed.

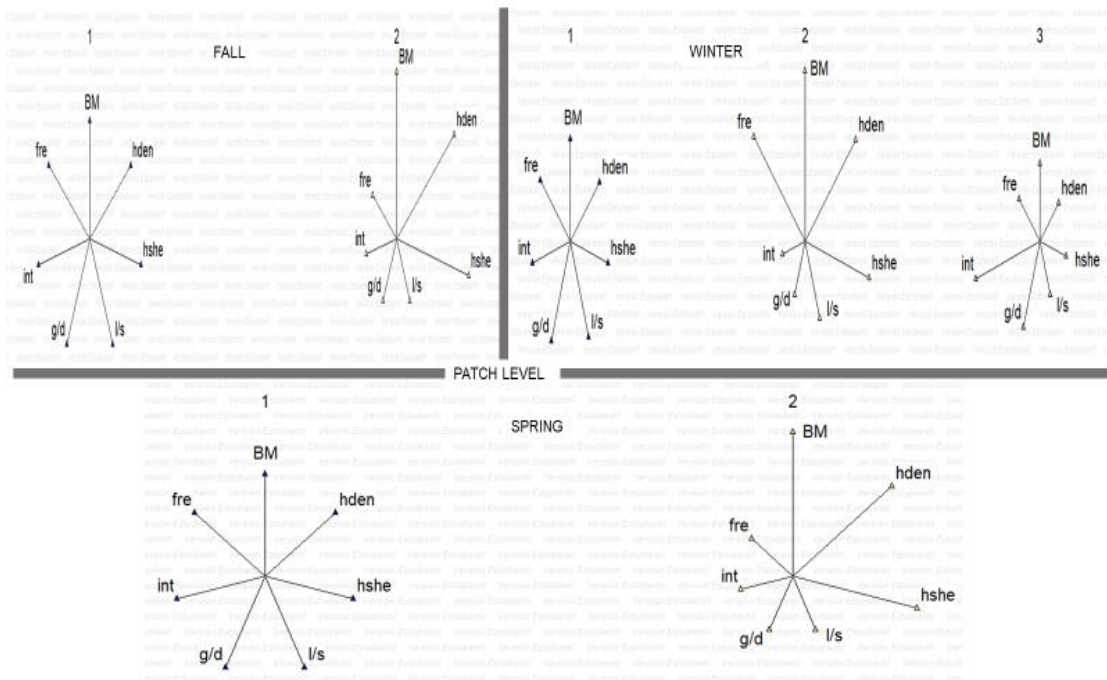


Figure 3. Star plots showing relationship between variables magnitude of vegetation attributes and defoliation patterns. Number cluster defined by dendrogram are partitioned by season at patch level. (BM: biomass, hden: height density of lamina, hshe: height density of sheath, l/s: lamina/sheath ratio, g/d: green dead ratio, int: intensity, fre: frequency)

Table 3 Patch (quadrat) level description for three seasons under evaluation. Vegetation attributes and defoliation pattern sorted by cluster. Proportion of occupancy by herbage allowance on cluster groups at three seasons.

Cluster	Season						
	Fall		Winter			Spring	
	1	2	1	2	3	1	2
FM (kg DM/ha)	1597	2723	1086	2059	1244	839	1549
Height lamina (cm)	6.5	12.3	3.5	6.9	3.5	3.8	6.2
Height sheath (cm)	2.1	4.3	1.2	2.3	1.3	1.3	2.2
Ratio l/s (%)	61	60	71	65	63	68	66
Ratio g/d (%)	57	54	64	52	56	64	56
Intensity (%)	64	48	65	64	69	69	62
Frequency (n°)	1.8	1.1	1.1	1.4	1.1	1.4	1.0
High (%)	66	34	20	21	59	68	32
Low (%)	81	19	25	5	70	83	17

2.4.4. Bite level

At bite level, 2, 3 and 4 cluster groups were formed for fall, winter and spring respectively (Figure 4). Low HA treatment had a greater proportion of groups with lower FM for all seasons (Table 4). Results confirm the different conformation on groups by seasons with defoliation pattern differences according to FM volume. In all cases it is possible to observe balance between the variables in each group.

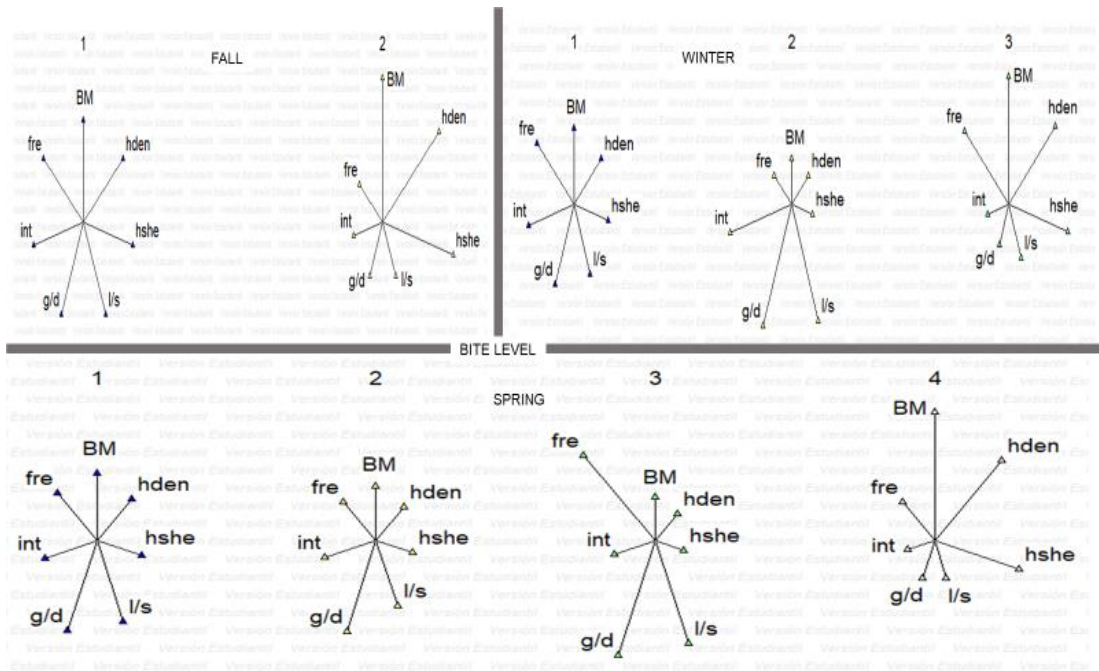


Figure 4 Star plots showing relationship between variables magnitude of vegetation attributes and defoliation patterns. Number cluster defined by dendrogram are partitioned by season at bite level. (BM: biomass, hden: height density of lamina, hshe: height density of sheath, l/s: lamina/sheath ratio, g/d: green dead ratio, int: intensity, fre: frequency)

Table 4 Bite (quadrant) level description for three seasons under evaluation. Vegetation attributes and defoliation pattern sorted by cluster. Proportion of occupancy by herbage allowance on cluster groups at three seasons.

Cluster	Season								
	Fall		Winter			Spring			
	1	2	1	2	3	1	2	3	4
FM (kg DM/ha)	1543	2869	1225	1096	2372	816	1171	850	3371
Height lamina (cm)	6.4	12.7	3.5	3.4	7.9	3.8	4.9	3.8	12.1
Height sheath (cm)	2.1	4.4	1.2	1.2	2.8	1.3	1.7	1.3	4.1
Ratio l/s (%)	62	59	63	71	65	70	65	68	62
Ratio g/d (%)	58	53	56	63	49	65	57	64	42
Intensity (%)	64	48	70	72	60	85	68	63	57
Frequency (n°)	1.1	0.6	0.7	0.1	0.6	0.2	0.5	1.5	0.5
High (%)	68	32	61	22	17	42	37	18	3
Low (%)	78	22	56	39	6	36	30	31	3

2.5. DISCUSSION

Structural changes in plant community were related to variations in scale observation and season. FM at paddock level showed a continued reduction towards the end of the growing season despite of the greater growth rates in the spring. Greater FM and height were found during fall in which attributes with minor proportions of the l/s and g/d fraction. Similar relationships were reported by Gonçalves et al. (2009), wherein the proportions of sheath structure tend to increase with pasture height. Grazing patterns at paddock scale presented average values like those reported by Hodgson & Ollerenshaw (1969) and Laca, Ungar, Seligman, and Demment (1992). Both authors found that proportion of lamina grazed was 60% of original length. This indicates that the proportion of severed lamina is constant to changes in the HA. Frequency of visit to the community into paddock also behaved very similar between seasons, detected only in the spring season the highest level

of visits associated with a lower FM, as reported by Hodgson (1966) and Hodgkinson (1980). Those authors suggested that stocking rate is major factor controlling defoliation interval. Structural attributes observed at the level of paddock level are within optimal range of FM (Moojen & Maraschin, 2002) that should maximize both the rate of pasture growth and the animal intake rate (Carvalho et al., 2015), adequate quantities even in deficit stations of resources for vegetable production.

Adjusting HA and stocking density can be used as a tool to manipulate plant community structure (Claramunt, Fernández-Foren, & Soca 2018) for matching animal requirements with the spatial configuration of the landscape. (Coughenour, 1991), This can reduce the risk of damage due to changes in the ecological environment (Stuth, Fuhlendorf, & Quirk 1997). The structure of the plant community was affected by animal utilization, since defoliation imposed changes in the structure of the community in each season. At lower levels of HA, cows explored a greater degree the community with a lower level of forage mass, but with high values of the lamina fraction and green material. Communities with greater FM and lower defoliation intensity/frequency composed most of the available resources at Hi for all three seasons. Those are represented by less preferred species, such *Nassella charruana* or *Schizachyrium microstachium*, which under lower grazing pressure tend to form tussocks with high herbage mass and low nutritive value. Harmonious relationships between community variables were found (vectors on the star chart are of similar size), within groups that represented the greatest participation in both treatments for fall and winter. In the spring, group configuration shows a large variation in the relative importance of each response variable of the definition of the groups, even with the lowest values of FM, principally for fall and spring. Animal exploration was adjusted to supply imposed by the environment, Lo HA treatments harvested forage diet was presumably more similar to the characteristics of the vegetation, relationships that were established by Launchbaugh, Stuth, and Holloway (1990) evaluating spatio-temporal variations in natural grasslands.

Patches with greater FM, height and range in their structural variables were associated with the Hi treatment. Changes in the vegetation community are related to the presence of tussock-forming grasses, such as *Mezcalira*, *Bremm*, *Da Trindade*, *Nabinger*, and *Carvalho* (2012). Those species present lower grazing frequency except in winter, when other more preferred species are less abundant. At that time, animals explored sites with higher FM and height with lower quality to meet dry matter intake requirements. This was also observed by *Blanco, Sosinski, Santos, Silva, and Pillar* (2007), who found that animal initially seeks for green material but then quantity of forage is scarce choice shifts to less palatable materials. In situations where paddock forage mass was low, sites visited presented high relative levels of FM and low leaf and green material fractions (*Wallace, Turner, Romme, O'Neill, & Wu* 1995). This suggests that the strategy adapted by the animal is the rapid filling of the rumen (*Ring, Nicholson, & Launchbaugh* 1985). With these defoliation patterns, changes in grazing strategy and the heterogeneity of the environment, overgrazing high-nutrient concentration plants is avoided (*Provenza & Launchbaugh*, 1999; *Jaurena, Lezama, & Cruz* 2012). This dynamic exploration of the environment and maintenance of high level of heterogeneity in the ecosystem can be result in greater provision of ecosystem services (*Nabinger et al.*, 2011; *Pogue et al.*, 2018).

The structural characteristics of the vegetation at selected sites changed with the seasons. At Lo HA, quality attributes of pasture became less important grazing selection switched to patches of highest volume of forage, for adjusting the composition of the diet to the pastoral environment as it was established by *Cid & Brizuela* (1998) working on fescue. In seasons where FM and height of pasture and HA were greater (fall), exploration of the environment was targeted towards finding green material with a higher proportion of lamina. Similar results were reported by *Gonçalves et al.* (2009) working with cattle and sheep grazing similar grassland maintained at various target height. This support our observations, where animals assume that the demand and reward

of seeks when grazing a certain species or spot of species group (Launchbaugh & Howery, 2005), is the result of the structure of the pastoral environment (Senft et al., 1987) and the internal state animal (Casal et al., 2014). The greater degree of heterogeneity resulting from Hi HA resulted in a more rapid regeneration of the pasture (Parsons & Dumont, 2003), as well as a more favorable grazing environment which permitted greater exploration capacity due to the higher number of patches with high amount of forage (Dumont, Carrère, & D'Hour 2002). This scenario is also more resilient and stable to changes in weather factors (i.e. short droughts; Tonn, Raab, & Isselstein 2019).

Community vegetational structure description on grasslands must integrate attributes based on the amount of FM, fractions and proportion of constituents, in terms of lamina and sheath, and green/senescent ratio. However, this is related to the proportion space configuration of different arrangements of patches and not only the average value of paddock level. The horizontal structure plays a preponderant role in defining the productive outcome of livestock systems (Bremm et al., 2012). Environment heterogeneity should be understood as responsible for generating more productive and sustainable systems (O'reagain & Schwartz, 1995; Fuhlendorf, Fynn, McGranahan, Twidwell 2017).

2.6. CONCLUSIONS

The management of herbage allowance drive changes in community structure of natural grasslands, that were reflected in temporal variations in the shape and composition of the forage biomass and on how it was explored by the grazing animals. The extent of these changes is sensitive to the scale of observation, where the knowledge of the role of the structural heterogeneity on the functioning of this pastoral ecosystem could be improved integrating several spatial scales.

2.7. BIBLIOGRAPHY

- Allen, V. G., Batello, C., Berretta, E. J., Hodgson, J., Kothmann, M., Li, X., ... & Sanderson, M. (2011). An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and forage science*, 66(1), 2-28. doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00780.x
- Altamirano, A., Da Silva, H., Durán, A., Echeverría, A., Panario, D., Puentes, R., (1976). Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay: Clasificación de suelos. Montevideo, Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. 96 p.
- Archer, S. & Smeins, F. (1991). Ecosystem - Level Processes. In J. Stuth & R. Heitschmidt, eds. *Grazing management: an ecological perspective*. Portland (OR), pp. 123–136.
- Bailey, D. W., Gross, J. E., Laca, E. A., Rittenhouse, L. R., Coughenour, M. B., Swift, D. M., & Sims, P. L. (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Rangeland Ecology & Management* 49(5), 386-400.
- Bailey, D. W., & Sims, P. L. (1998). Association of food quality and locations by cattle. *Journal of Range Management*, 2-8.
- Blanco, C., Sosinski, E., Santos, B., Silva, M., & Pillar, V. (2007). On the overlap between effect and response plant functional types linked to grazing. *Community Ecology*, 8(1), 57-65.
- Bremm, C., Laca, E. A., Fonseca, L., Mezzalira, J. C., Elejalde, D. A. G., Gonda, H. L., & de Faccio Carvalho, P. C. (2012). Foraging behaviour of beef heifers and ewes in natural grasslands with distinct proportions of tussocks. *Applied Animal Behaviour Science*, 141(3-4), 108-116.
- Bonnet, O.J.F., Meuret, M., Tischler, M. R., Cezimbra, I. M., Azambuja, J. C., & Carvalho, P. C. (2015). Continuous bite monitoring: A method to assess the foraging dynamics of herbivores in natural grazing conditions. *Animal Production Science*, 55(3), pp.339–349. doi.org/10.1071/AN14540
- Bossi, J., Ferrando, L., Fernández, A., Elizalde, G., Morales, H., Ledesma, J., & Montaña, J. (1975). Carta geológica del Uruguay: Escala 1/1.000.

000. Montevideo: MAP. 32p.

- Carvalho, P. C. F., & Lecture, H. S. M. (2013). Can grazing behavior support innovations in grassland management. *Tropical Grasslands*, 1, 137-155.
- Carvalho, P. D. F., Bremm, C., Mezzalira, J. C., Fonseca, L., Da Trindade, J. K., Bonnet, O. J. F., & Laca, E. A. (2015). Can animal performance be predicted from short-term grazing processes?. *Animal Production Science*, 55(3), 319-327.
- Casal, A., Veyga, M., Astessiano, A. L., Espasandin, A. C., Trujillo, A. I., Soca, P., & Carriquiry, M. (2014). Visceral organ mass, cellularity indexes and expression of genes encoding for mitochondrial respiratory chain proteins in pure and crossbred mature beef cows grazing different forage allowances of native pastures. *Livestock science*, 167, 195-205. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.06.024>
- Castaño, J.P., Giménez, A., Ceroni, M., Furest, J., Aunchayna, R., & Bidegain, M. (2011). Caracterización agroclimática del Uruguay 1980-2009. Montevideo, Uruguay. Serie técnica INIA 193. pp.1–23.
- Cid, M. S., & Brizuela, M. A. (1998). Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 51(6), 644-649.
- Claramunt, M., Fernández-Foren, A., & Soca, P. (2018). Effect of herbage allowance on productive and reproductive responses of primiparous beef cows grazing on Campos grassland. *Animal Production Science*, 58(9), 1615-1624.
- Coughenour, M.B., 1991. Spatial components Economic feasibility and management considerations. *Journal of Rangeland Management*, 44(6), pp.530–542.
- Cruz, P., De Quadros, F. L. F., Theau, J. P., Frizzo, A., Jouany, C., Duru, M., & Carvalho, P. C. F. (2010). Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63(3), 350-358. <https://doi.org/10.2111/08-016.1> [Get rights and content](#)

- Da Trindade, J. K., Neves, F. P., Pinto, C. E., Bremm, C., Mezzalira, J. C., Nadin, L. B., & Carvalho, P. C. (2016). Daily forage intake by cattle on natural grassland: response to forage allowance and sward structure. *Rangeland ecology & management*, 69(1), 59-67. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2015.10.002>
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Do Carmo, M., Claramunt, M., Carriquiry, M., & Soca, P. (2016). Animal energetics in extensive grazing systems: Rationality and results of research models to improve energy efficiency of beef cow-calf grazing Campos systems. *Journal of Animal Science*, 94(6), 84-92. <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0596>
- Do Carmo, M., Sollenberger, L. E., Carriquiry, M., & Soca, P. (2018). Controlling herbage allowance and selection of cow genotype improve cow-calf productivity in Campos grasslands. *The Professional Animal Scientist*, 34(1), 32-41. <https://doi.org/10.15232/pas.2016-01600>
- Dumont, B., Carrère, P., & D'Hour, P. (2002). Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *Animal Research*, 51(05), 367-381.
- Everitt, B.S., Landau, S., Leese, M., Stahl, D., (2011). *Cluster Analysis*, 5th Edition. Wiley, King's college London, UK. 346 p. [ISBN: 978-0-470-74991-3](https://doi.org/10.1002/9781119973818).
- Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E., (1998). The Influence of Soil Depth on Plant Species Response to Grazing within a Semi-Arid Savanna. *Plant Ecology*, 138(1), pp.89–96. <https://doi.org/10.1023/A:1009704723526>
- Fuhlendorf, S.D. & Engle, D.M., (2001). Restoring Heterogeneity on Rangelands: Ecosystem Management Based on Evolutionary Grazing Patterns. *BioScience*, 51(8), p.625. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0625:RHOREM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0625:RHOREM]2.0.CO;2)
- Fuhlendorf, S. D., Fynn, R. W., McGranahan, D. A., & Twidwell, D. (2017).

- Heterogeneity as the basis for rangeland management. In: Briske, D. (ed). Rangeland systems (pp. 169-196). Springer, Cham.
- Gammon, D. M., & Roberts, B. R. (1978). Patterns of defoliation during continuous and rotational grazing of the Matopos Sandveld of Rhodesia. 1. Selectivity of grazing. Rhodesian Journal of Agricultural Research.
- Glimp, H.A., (1988). Multi-Species Grazing and Marketing. Society for Range Management, 10(6), pp.275–278.
- Gonçalves, E. N., Carvalho, P. C. D. F., Devincenzi, T., Lopes, M. L. T., Freitas, F. K. D., & Jacques, A. V. Á. (2009). Relações planta-animal em ambiente pastoril heterogêneo: padrões de deslocamento e uso de estações alimentares. Revista brasileira de zootecnia, Brazilian Journal of Animal Science. Viçosa, MG. 38(11), 2121-2126.
- Haydock, K. & Shaw, N., (1975). Correction - The comparative yield method for estimating dry matter yield of pasture. Australian Journal of Experimental Agriculture, 15(76), p.663.
- Hodgkinson, K. C. (1980). Frequency and extent of defoliation of herbaceous plants by sheep in a foothill range community in northern Utah. Journal of Range Management, 164-169.
- Hodgson, J. (1966). The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. Grass and Forage Science, 21(4), 258-263.
- Hodgson, J., & Ollerenshaw, J. H. (1969). The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. Grass and Forage Science, 24(3), 226-234.
- Hodgson, J. (1990). Grazing management. Science into practice. Longman Group UK Ltd.
- Holechek, J. L. (1988). An approach for setting the stocking rate. Rangelands Archives, 10(1), 10-14.
- Jaurena, M., Lezama, F., & Cruz, P. (2012). Perennial grasses traits as functional markers of grazing intensity in basaltic grasslands of Uruguay. Chilean Journal of Agricultural Research, 72(4), 541-549.
- Knapp, A. K., Blair, J. M., Briggs, J. M., Collins, S. L., Hartnett, D. C., Johnson,

- L. C., & Towne, E. G. (1999). The keystone role of bison in North American tallgrass prairie: Bison increase habitat heterogeneity and alter a broad array of plant, community, and ecosystem processes. *BioScience*, 49(1), 39-50. [DOI: 10.1525/bisi.1999.49.1.39](https://doi.org/10.1525/bisi.1999.49.1.39)
- Kotliar, N. B., & Wiens, J. A. (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 253-260. [DOI: 10.2307/3545542](https://doi.org/10.2307/3545542)
- Klingman, D. L., Miles, S. R., & Mott, G. O. (1943). The cage method for determining consumption and yield of pasture herbage. *Journal of the American Society of Agronomy*, 35, 739-746.
- Laca, E. A., Ungar, E. D., Seligman, N., & Demment, M. W. (1992). Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science*, 47(1), 91-102.
- Laca, E. A. (2009). New approaches and tools for grazing management. *Rangeland Ecology & Management*, 62(5), 407-417. <https://doi.org/10.2111/08-104.1>
- Launchbaugh, K. L., Stuth, J. W., & Holloway, J. W. (1990). Influence of range site on diet selection and nutrient intake of cattle. *Journal of Range Management*, 109-116.
- Launchbaugh, K. L., & Howery, L. D. (2005). Understanding landscape use patterns of livestock as a consequence of foraging behavior. *Rangeland Ecology & Management*, 58(2), 99-108. <https://doi.org/10.2111/03-146.1>
- Lucas, H.L. (1963). Determination of forage yield and quality from animal responses. *Range research methods*. Miscellaneous publication n°940. December 1963. Forest Service. 43-54 pp.
- Mezzalana, J. C., Bremm, C., Da Trindade, J. K., Nabinger, C., & da Faccio Carvalho, P. C. (2012). The ingestive behaviour of cattle in large-scale and its application to pasture management in heterogeneous pastoral environments. *Journal of Agricultural Science and Technology*. A, 2(7A), 909.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K., (1988). A Generalized Model

- of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist*, 132, p.87. <https://doi.org/10.1086/284839>
- Moojen, E. L., & Maraschin, G. E. (2002). Potencial produtivo de uma pastagem nativa do Rio Grande do Sul submetida a níveis de oferta de forragem. *Ciência Rural*. Santa Maria. Vol. 32, n. 1 (jan./fev. 2002), p. 127-132.
- Mott, G.O. & Lucas, H.L., (1952). The design, conduct, and interpretation of grazing trials on cultivated and improved pastures. *International Grassland Congress*, 2, pp.1380–1385.
- Nabinger, C., Carvalho, P. C. D. F., Pinto, C. E., Mezzalira, J. C., Brambilla, D. M., & Boggiano, P. (2011). Servicios ecosistémicos de las praderas naturales: ¿ es posible mejorarlos con más productividad. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, 19(3-4), 27-34.
- Neves, F. P., Carvalho, P. C. D. F., Nabinger, C., Carassai, I. J., Santos, D. T. D., & Veiga, G. V. D. (2009). Structural characterization of a natural pasture vegetation from Pampa Biome under different herbage allowance management strategies. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 38(9), 1685-1694. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-35982009000900007>
- O'Neill, R. V., Johnson, A. R., & King, A. W. (1989). A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape ecology*, 3(3-4), 193-205. <https://doi.org/10.1007/BF00131538>
- O'reagain, P. J., & Schwartz, J. (1995). Dietary selection and foraging strategies of animals on rangeland. Coping with spatial and temporal variability. In: *International symposium on the nutrition of herbivores* (Vol. 4, pp. 419-424).
- Parsons, A. J., & Dumont, B. (2003). Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*, 52(2), 161-179.
- Pogue, S. J., Kröbel, R., Janzen, H. H., Beauchemin, K. A., Legesse, G., de Souza, D. M., ... & McAllister, T. A. (2018). Beef production and ecosystem services in Canada's prairie provinces: A review. *Agricultural*

Systems, 166, 152-172.

- Provenza, F. D., & Launchbaugh, K. L. (1999). Foraging on the edge of chaos. Grazing behavior of livestock and wildlife. Moscow: University of Idaho, 1-12.
- Ring, I. I., Nicholson, R. A., & Launchbaugh, J. L. (1985). Vegetational traits of patch-grazed rangeland in west-central Kansas. *Journal of Range Management*, 51-55.
- Senft, R. L., Coughenour, M. B., Bailey, D. W., Rittenhouse, L. R., Sala, O. E., & Swift, D. M. (1987). Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37(11), 789-799. [DOI: 10.2307/1310545](https://doi.org/10.2307/1310545)
- Soares, A. B., Carvalho, P. C. D. F., Nabinger, C., Semmelmann, C. E. N., Trindade, J. K. D., Guerra, E., & Frizzo, A. (2005). Produção animal e de forragem em pastagem nativa submetida a distintas ofertas de forragem. *Ciência Rural*. Santa Maria. Vol. 35, n. 5 (set./out. 2005), p. 1148-1154. [ISSN 0103-8478](https://doi.org/10.1590/S0103-84782005000500010)
- Soder, K. J., Gregorini, P., Scaglia, G., & Rook, A. J. (2009). Dietary selection by domestic grazing ruminants in temperate pastures: current state of knowledge, methodologies, and future direction. *Rangeland Ecology & Management*, 62(5), 389-398.
- Sollenberger, L. E., Moore, J. E., Allen, V. G., & Pedreira, C. G. (2005). Reporting forage allowance in grazing experiments. *Crop Science*, 45(3), 896-900. [doi:10.2135/cropsci2004.0216](https://doi.org/10.2135/cropsci2004.0216)
- Sollenberger, L.E. & Vanzant, E.S., (2011). Interrelationships among Forage Nutritive Value and Quantity and Individual Animal Performance and quantity effects. *Crop Science*, 51, pp.420–432. [doi:10.2135/cropsci2010.07.0408](https://doi.org/10.2135/cropsci2010.07.0408)
- Sosinski, J., Carrère, P., Louault, F., & Soussanna, J. F. (2008). Development of a functional approach in a grassland vegetation sub-model. *Acta Scientiarum-Animal Sciences*, 30(2), 145-153.
- Stuth, J. W. (1991). Foraging behavior. In: Heitschmidt, R. K., & Stuth, J. W. *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press, Portland,

Oregon. 65-83 pp.

- Stuth, J.W., Fuhlendorf, S.D. & Quirk, M.F., (1997). Grazing Systems Ecology : a Philosophical Framework. In: Proceedings of the eighteenth international grassland congress. pp. 8–19.
- Tonn, B., Raab, C., & Isselstein, J. (2019). Sward patterns created by patch grazing are stable over more than a decade. *Grass and Forage Science*, 74(1), 104-114. <https://doi.org/10.1111/gfs.12389>
- USDA . 1999. Soil Taxonomy: A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys, The Soil Survey Staff, Natural Resources Conservation Service. U.S. Dept. of Agriculture; Washington, DC.
- Utsumi, S. A., Cangiano, C. A., Galli, J. R., McEachern, M. B., Demment, M. W., & Laca, E. A. (2009). Resource heterogeneity and foraging behaviour of cattle across spatial scales. *BMC Ecology*, 9(1), 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-9-9>
- Walker, J. W. (1995). Grazing management and research now and in the next millennium. *Journal of Range Management*, 350-357. [DOI: 10.2307/4002488](https://doi.org/10.2307/4002488)
- Wallace, L. L., Turner, M. G., Romme, W. H., O'Neill, R. V., & Wu, Y. (1995). Scale of heterogeneity of forage production and winter foraging by elk and bison. *Landscape Ecology*, 10(2), 75-83.
- Wallis De Vries, M.F., 1994. Foraging in a Landscape Mosaic Diet Selection and Performance of Free-ranging Cattle. Doctoral thesis. The Netherlands. Agricultural University Wageningen, Wageningen. 169p

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. CAMBIOS DE ATRIBUTOS ESTRUCTURALES Y ACTIVIDADES DE DEFOLIACIÓN

Las relaciones encontradas entre la estructura de la comunidad del campo natural y los patrones de defoliación animal fueron modificadas parcialmente por la OF, la estación del año y la escala de observación. El cuadro 1 muestra los resultados obtenidos a escala de comunidad (transectas) en variables estructurales de la pastura para alta y baja oferta de forraje en las tres estaciones del año. Las variables de estructura (biomasa, altura de láminas y altura de vainas) son mayores en otoño ($p=0,0001$), estación en la cual la OF es superior, mientras que en las siguientes estaciones los valores de BM y alturas son menores debido a una menor OF y condiciones ambientales más limitantes para el crecimiento de la pastura (Figura 1 sección 3). La única estación que reporta diferencia entre tratamientos es el invierno para BM, altura de vainas, relación lamina/vaina y verde/seco ($p\leq 0,05$) (cuadro 1). Los valores encontrados de altura de la pastura registrados en ambos tratamientos de oferta de forraje se encuentran en los rangos capaces de sostener los mayores niveles de diversidad y riqueza vegetal, según es reportada por Boavista et al. (2019) para comunidades de campo natural que mantienen alturas del forraje por encima de 7 cm.

Los resultados en actividad de pastoreo según la escala de observación (cuadro 2) permiten aseverar que la intensidad con que el animal defolia las láminas es de 56 a 69%, independientemente a la escala de observación y la estación del año, valores acordes a los publicados anteriormente (Hodgson, 1966; Laca et al., 1994). Dicha variable, solamente resultó diferente entre OF para la estación de otoño. Los valores de frecuencia de visita son modificados según la escala de observación, donde las comunidades vegetales en términos promedios reciben más visitas que escalas menores (parches), y esto a su vez fue significativo para los tratamientos de OF. En otoño y primavera el tratamiento de baja OF presentó

mayores valores de revisita ($p \leq 0,05$), mientras que en invierno el tratamiento de alta OF es que presenta mayor valor ($p \leq 0,01$) atribuible a la mayor dotación animal.

El control de la OF permitió para el tratamiento de alta un mayor valor en las variables estructurales. Por lo tanto, la conformación de la estructura del ambiente pastoril se da por una distribución de parches heterogéneos en cuanto a su tamaño, composición botánica y de mayor estabilidad a lo largo del tiempo (Fischer et al., 2019; Tonn et al., 2019). A su vez, por medio del ajuste estacional de la OF, la disminución de la oferta de forraje en invierno reduce la doble estructura conformada por áreas de sobrepastoreo y de rechazo al pastoreo con carga permanente. Adicionalmente, estos sitios en donde el animal decide visitar logran una retroalimentación con efectos secundarios a la defoliación como lo son el pisoteo, deposición de heces y orina que aumentan aún más la heterogeneidad espacial (Lezama y Paruelo, 2016).

Cuadro 1 Medias de variables estructurales de la comunidad de campo natural para alta y baja oferta de forraje según la estación del año a escala de comunidad vegetal. (ns: no significativo; *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$)

	Estación					
	Otoño	p-valor	Invierno	p-valor	Primavera	p-valor
BM (kg/ha MS)						
<i>Alta</i>	1963	ns	1384	*	1035	ns
<i>Baja</i>	1792		1228		982	
Altura máxima (cm)						
<i>Alta</i>	16,0	*	8,9	**	10,4	ns
<i>Baja</i>	14,3		7,6		10,1	
Altura láminas (cm)						
<i>Alta</i>	8,6	*	4,2	**	4,5	ns
<i>Baja</i>	7,3		3,6		4,3	
Altura vaina (cm)						
<i>Alta</i>	2,9	ns	1,5	**	1,5	ns
<i>Baja</i>	2,4		1,3		1,4	
Lámina/vaina (%)						
<i>Alta</i>	62	ns	64	**	67	ns
<i>Baja</i>	60		66		67	
Verde/seco (%)						
<i>Alta</i>	56	ns	56	*	61	ns
<i>Baja</i>	57		59		62	

Cuadro 2 Valores de actividad de pastoreo; frecuencia de visita e intensidad de pastoreo para alta y baja oferta de forraje según la estación del año a escala de comunidad vegetal y de parche. (ns: no significativo; *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$)

	Estación					
	Otoño	p-valor	Invierno	p-valor	Primavera	p-valor
	Escala comunidad					
Frecuencia (%)						
<i>Alta</i>	68	*	73	**	77	**
<i>Baja</i>	75		63		100	
Intensidad (%)						
<i>Alta</i>	59	**	67	ns	68	ns
<i>Baja</i>	67		69		69	
	Escala parche					
Frecuencia (%)						
<i>Alta</i>	37	**	33	**	26	**
<i>Baja</i>	45		23		41	
Intensidad (%)						
<i>Alta</i>	56	**	66	ns	67	ns
<i>Baja</i>	65		68		68	

El estudio de atributos de la pastura, frecuencia e intensidad de pastoreo a nivel de media por transectas se presentan en el capítulo de anexos, en los cuadros 1, 2 y 3. Las relaciones encontradas en la dinámica temporal de las transectas a lo largo de las tres estaciones son de mayor número de transectas con valores más altos en BM y alturas en Alta OF. Estas transectas mantuvieron sus valores superiores a lo largo de las tres estaciones. Para el Baja OF se observa que en otoño es la estación con mayor número de transectas con altos valores en volumen de forraje, en las siguientes estaciones los valores son inferiores en la mayoría de las transectas.

3.2. ESTUDIO DE LA FRECUENCIA E INTENSIDAD DE PASTOREO POR ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL

El ajuste de modelos de regresión con variables estructurales de la pastura que explican la actividad de pastoreo (frecuencia e intensidad) logro

bajos niveles de explicación ($R^2 < 0,4$), debido a que ninguna variable por sí sola tiene alta capacidad de predicción. Bailey (2005) afirma que los modelos de predicción de actividades de pastoreo deben integrar el recorrido espacial de los animales con factores bióticos y abióticos para aumentar su precisión. Si fue posible en el estudio por oferta de forraje y por estación la retención de variables significativas en el modelo ($p < 0,1$). El cuadro 3 muestra para alta y baja oferta de forraje por estación y por escala de observación las variables de estructura del campo natural que fueron retenidas en el modelo de regresión tanto para intensidad como para frecuencia de pastoreo.

La escala de bocado permitió en términos globales mayores ajustes de variables que a escala de parche. Al reducir la escala las variables de estructura tienen mayor importancia en explicar las actividades de pastoreo. En invierno, ninguna variable fue retenida en el modelo a escala de parche, mientras que si fue posible a escala de bocado. Sin embargo, en los casos en que se retuvieron variables a ambas escalas, las de parche se repiten a escala de bocado, principalmente para alta OF.

El estudio por Alta o Baja OF establece relaciones según el nivel de OF. Para alta OF variables de estructura como relación verde/seco y lamina/vaina tienen una mayor participación que en baja oferta de forraje, donde las variables principales retenidas son BM y altura de fracciones (láminas y vainas). Esto sugiere que animales pastoreando a Alta OF son capaces de seleccionar una dieta de mayor concentración energética sin restricciones de estructura para la conformación del bocado. Resultados reportados por Ring et al. (1985) sugieren que animales pastoreando con altas OF crean una estructura con una configuración de parches de mayor tamaño y mayor acumulación de material senescente, logrando mayor selectividad animal.

La variable estructural con mayor número de retenciones en los modelos fue la relación v/s, en todos los casos presento relaciones positivas tanto para frecuencia como para intensidad de pastoreo. Las variables altura de láminas y relación lamina/vaina mostraron siempre relaciones negativas, lo

que se asocia a manchas de forraje que no son elegidas por los animales debido a un endurecimiento del forraje. Mientras que las variables BM y altura de vainas presentaron un comportamiento cambiante según la escala de observación, a escala de parche se mostraron negativos y a menores escalas fueron positivos. Relaciones similares son reportadas por Owens et al. (1991), donde a través de regresiones lineales entre factores bióticos y abióticos concluyen que cuando la estructura de forraje no es limitante, las características de la pastura (biomasa total, verde/seco, abundancia de especies leñosas) explican la selectividad, mientras que con estructuras deficientes (que restringen la conformación del bocado) características arquitectónicas del forraje afecta la utilización. Esto permite aseverar que la misma variable estructural de la pastura define en primer término la ubicación espacial del animal en pastoreo y en segundo, define las características del bocado.

Cuadro 3 Ajuste de modelo de regresión lineal múltiple para las variables de frecuencia e intensidad de defoliación para Alta y Baja oferta de forraje por estación del año según escala de observación (parche y bocado). Const: constante; v/s: verde/seco; l/v: lámina/vaina; BM: biomasa aérea; amax: altura máxima; aden; altura horizonte láminas; avai: altura horizonte vainas

OF	Estación																
	Otoño						Invierno				Primavera						
	parche			bocado			parche		bocado		parche		bocado				
		p-valor		p-valor				p-valor			p-valor		p-valor				
Alta	Fre	n	140		n	560		n	140	n	560		n	140		n	560
		R ²	0,15		R ²	0,09		R ²	0	R ²	0,01		R ²	0,05		R ²	0,06
		const	-44,4	0,0096	const	-11,3	0,1381		const	9,31	<0,0001	const	140,39	0,0054	const	50,99	0,0004
		v/s	1,45	<0,0001	v/s	0,68	<0,0001		BM	0,003	0,0119	l/v	-2,2	0,0115	l/v	-1,09	<0,0001
					BM	0,003	0,0061					v/s	0,56	0,0807	v/s	0,51	<0,0001
														avai	2,7	0,0398	
	Int	n	125		n	368		n	111	n	248		n	92		n	220
		R ²	0,3		R ²	0,21		R ²	0	R ²	0,02		R ²	0,08		R ²	0,08
		const	40,28	0,0059	const	69,04	<0,0001		const	76,96	<0,0001	const	35,11	0,0025	const	104,83	<0,0001
		aden	-1,91	<0,0001	aden	-1,78	<0,0001		v/s	0,39	0,0174	v/s	0,52	0,0058	v/s	0,5	0,0001
v/s		0,57	0,0179	v/s	0,53	0,0022		l/v	-0,46	0,0839				l/v	-1,03	0,0005	
			l/v	-0,45	0,0197												
Baja	Fre	n	100		n	400		n	100	n	400		n	100		n	400
		R ²	0,09		R ²	0,08		R ²	0	R ²	0		R ²	0,03		R ²	0,03
		const	58,6	<0,0001	const	36,77	<0,0001					const	51,69	<0,0001	const	-11,99	0,1506
	avai	-5,33	0,0029	avai	4,42	<0,0001					BM	-0,01	0,065	v/s	0,49	0,0002	
	Int	n	97		n	303		n	78	n	131		n	89		n	232
		R ²	0,35		R ²	0,16		R ²	0	R ²	0,07		R ²	0,13		R ²	0,06
		const	92,58	<0,0001	const	83,15	0,0001		const	81,91	<0,0001	const	74,38	<0,0001	const	54,78	<0,0001
		BM	-0,02	<0,0001	aden	-2,71	<0,0001		aden	-3,95	0,0023	avai	-16,15	0,0032	aden	-1,87	0,0107
		avai	4,6	0,00734							amax	1,73	0,0937	v/s	0,34	0,0619	

3.3. CONSIDERACIONES GENERALES

El ambiente de pastoreo estudiado evidenció que la intensidad de defoliación en conjunto con la dinámica temporal (recursos ambientales y ajuste de la oferta de forraje) son los responsables de incrementar o reducir la heterogeneidad espacial de la pastura. La presentación estructural de la pastura puede facilitar o dificultar las estrategias de consumo de los animales. Asimismo, una configuración espacial en mosaico de parches, que paralelamente permitan altas tasas de consumo, son generadas y estabilizadas por la heterogeneidad espacial (Ren et al.,2015). Adler et al. (2001) proponen que el animal en pastoreo es capaz de aumentar o disminuir la heterogeneidad espacial en función de las relaciones entre la heterogeneidad previa al pastoreo y el grado de selectividad animal (definido por la intensidad de pastoreo). Cuando la heterogeneidad espacial es mayor a la heterogeneidad de pastoreo se tiende a una homogenización de la pastura mientras que con mayor heterogeneidad de pastoreo la pastura incrementa su variabilidad. Los resultados obtenidos muestran como estaciones del año de mayor nivel de recursos abióticos que implican mayor crecimiento y ofertas de forraje no son los que presentan mayor nivel de heterogeneidad. En este caso, es cuando la acción del pastoreo transforma el ambiente pastoril y cuando las condiciones ambientales vuelven a ser no limitantes, en primavera.

El estudio del proceso de pastoreo descompuesto por escalas jerárquicas supone no linealidad entre información obtenida en diferentes niveles de resolución (Laca, 2009). Esto posiblemente acarrearía errores en el intento de proveer de bases de manejo para el pastoreo animal, ya que los procesos jerárquicos del animal en pastoreo integra las mismas variables de estructura de diferente forma según el nivel de resolución. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran como las escalas espacio-temporales menores (parche-estación de alimentación-bocado) propuestas por Senft et al. (1987) y Bailey et al. (1996), son definidas por varios componentes de la estructura de la pastura y a su vez la importancia relativa de cada uno de ello

es modificada por el nivel de OF. Es necesario a su vez integrar en el estudio espacio-temporal el efecto de factores abióticos, principalmente la distancia al agua y a la sombra, factores que presentan mayores correlaciones con el comportamiento ingestivo según la estación del año (Larson-Praplan et al., 2015).

La complejidad de entendimiento del ambiente pastoril se torna aún más alta cuando se integra con la amplitud dietaria del animal en pastoreo (Villalba et al., 2009; Villalba et al., 2015). Y aún más, al considerar las retroalimentaciones con su estado interno (Hill et al., 2009). El ajuste de la OF puede imprimir cambios metabólicos en el animal (Casal et al., 2014) que lleva a integrar estrategias de consumo de acuerdo a las características estructurales de su ambiente de pastoreo. Fue posible observar situaciones que cambiaron según la estación del año, la oferta de forraje y la interacción entre ambos factores. Por ejemplo, la estrategia adoptada por animales en alta OF fue de ajuste de la frecuencia e intensidad de defoliación según la heterogeneidad estructural de la pastura. Esto, a su vez fue observado en las tres estaciones de muestreo, generando un ambiente pastoril con mayor capacidad de producción y posible también de mejorar el proceso de pastoreo (Parsons y Dumont, 2003).

Es necesario una mayor comprensión entre las interacciones del suelo con la intensidad de defoliación y las precipitaciones con el fin de comprender el rol de diversidad ambiental y la capacidad de brindar servicios ecosistémicos (Duru et al., 2015). El modelaje de la funcionalidad ecosistémica es en base a la heterogeneidad espacial y la diversidad vegetal, y es en definitiva definido por las condiciones ambientales (Guo et al., 2018).

El abordaje de las relaciones entre la estructura de las comunidades del campo natural y su importancia en la frecuencia e intensidad de pastoreo se centran en priorizar relaciones de retroalimentación entre la condición dinámica de la pastura y las necesidades internas del animal en pastoreo. La descripción de la estructura de comunidades vegetales integrada en escalas jerárquicas espaciales y su evolución en el tiempo son en definitiva la forma

de estudio holístico de los procesos abordados. El rol de la heterogeneidad espacial de la vegetación supone una multifuncionalidad en el ambiente pastoril, donde el ensamblaje percibido por el abordaje humano resulta muchas veces en intentos fallidos de catalogar a la estructura de la pastura en condiciones óptimas para el animal. Más compleja es tal interpretación si a la heterogeneidad presente se le integra la dinámica impuesta por condiciones ambientales (eventos previsibles o no), cambios de estados fenológicos (O`reagain y Mentis, 1989) y estrategias de alimentación animal.

4. CONCLUSIONES

La frecuencia e intensidad de pastoreo de vacas de cría presenta diferentes estrategias según el nivel de OF, que a su vez son variables según la estación del año y principalmente a la estructura previa de la pastura.

A través del ajuste de la OF es posible modificar la estructura del campo natural, afectando las componentes que hacen a la producción de la pastura y fracciones que logran conformar ambientes de pastoreo de mayor nivel de selectividad animal durante todas las estaciones del año.

La percepción de factores que definen la frecuencia e intensidad de pastoreo y las condiciones de estructura que resultan más seleccionadas por los animales son variables según la escala jerárquica de observación y el nivel de OF.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Adler P, Raff D, Lauenroth W. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128(4): 465-479.
- Allen VG, Batello C, Berretta EJ, Hodgson J, Kothmann M, Li X, Mclvor J, Milne J, Morris C, Peeters A, Sanderson M. 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science*, 66(1): 2–28.
- Altamirano A, Da Silva H, Durán A, Echeverría A, Panario D, Puentes R. 1976. Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay: Clasificación de suelos. Montevideo, Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. 96 p.
- Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, Lezama F, Rodríguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179(1): 83-91.
- Altesor A, Di Landro E, May H, Ezcurra E. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*, 9(2): 173-180.
- Archer S, Bowman A. 2002. Understanding and managing rangeland plant communities. En: Grice AC, Hodgkinson KC. (Eds.). *Global Rangelands: Progress and Prospects*. Oxford, UK. CABI Publishing. 63-80.
- Bailey DW, Provenza FD. 2008. Mechanisms determining large-herbivore distribution. In: Prins, H. H. T., van Langeveld, F. (Eds.) *Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging*. Wageningen UR Frontis Series. 7-29 pp.
- Bailey DW. 2005. Identification and creation of optimum habitat conditions for livestock. *Rangeland Ecology & Management*, 58(2): 109-118.
- Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM, Sims PL. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Rangeland Ecology & Management*, 49(5): 386-400.
- Barthram GT, Grant SA. 1984. Defoliation of ryegrass-dominated swards by sheep. *Grass and Forage Science*, 39(3): 211-219.

- Berretta EJ. 2001. Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of Southern South America. En: Gomide JA, Mattos WRS, Da Silva SC (Eds.). 19th International Grassland Congress, (2001, São Pedro, SP, Brasil). Resúmen. Fealq. São Pedro, Brasil. 11-21.
- Blanco C, Sosinski E, Santos B, Silva M, Pillar V. 2007. On the overlap between effect and response plant functional types linked to grazing. *Community Ecology*, 8(1): 57-65.
- Boavista LDR, Trindade JPP, Overbeck GE, Müller SC. 2019. Effects of grazing regimes on the temporal dynamics of grassland communities. *Applied Vegetation Science*, 22(2): 326-335.
- Boggiano PR, Zanoniani R, Millot JC. 2005. Respuestas del campo natural a manejos con niveles crecientes de intervención. Seminario de Actualización Técnica en Manejo de Campo Natural. Montevideo, Uruguay. INIA. Serie Técnica 151. 105-113 pp.
- Boggiano PR. 2003. Manejo y conservación de la diversidad biológica. Montevideo, Uruguay. Proyecto combinado GEF/IBRD. 72p.
- Boggiano PR. 1995. Relações entre estrutura da vegetação e pastejo seletivo de bovinos em campo natural. Dissertação mestrado. Porto Alegre, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Faculdade de Agronomia. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. 147 p.
- Bossi J, Ferrando LA, Fernández A, Elizalde G, Morales H, Ledesma J, Montaña J. 1975. Carta geológica del Uruguay (1: 1.000. 000). Dirección de Suelos y Fertilizantes. Montevideo, Uruguay. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca.
- Brown D. 1954. Methods of surveying and measuring vegetation. Methods of surveying and measuring vegetation. (Eds.). Farnham Royal, Bucks, England. Commonwealth Agricultural Bureaux. 223 p.
- Carvalho PCF, Teixeira dos Santos D, Nunes Gonçalves, E., Cassiano, E. P., Pereira Neves F., Kuhn da Trindade J., Bremm, C., Mezzalira, J.C., Nabinger,

- C., Ávila Jacques, A, V. 2009. Lotação animal em pastagens naturais: Políticas, Pesquisas, Preservação e Produtividade. In: Pillar, V.P. et al. (Org.). Campos Sulinos - Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade. 1 ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. pp. 214-228.
- Carvalho PCF, Gonda HL, Wade MH, Mezzalira JC, Amaral MF, Gonçalves EN, Santos DT, Nadin L, Poli. 2008. Características estruturais do pasto e o consumo de forragem: o que pastar, quanto pastar e como se mover para encontrar o pasto. En: Simpósio sobre manejo estratégico da pastagem-2º Simposio Internacional sobre produção animal em pastejo (2008, Viçosa, Brasil). Anais, Vicosa, Brasil. 101-130 pp.
- Casal A, Veiga M, Astessiano AL, Espasandin A, Trujillo AI, Soca P, Carriquiry M. 2014. Visceral organ mass, cellularity indexes and expression of genes encoding for mitochondrial respiratory chain proteins in pure and crossbred mature beef cows grazing different forage allowances of native pastures. *Livestock Science*, 167(1): 195–205.
- Castaño JP, Giménez A, Ceroni M, Furest J, Aunchayna R, Bidegain M. 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay 1980-2009. Montevideo, Uruguay. INIA. Serie Técnica 193. 40 p.
- Chapman DF, Lemaire G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. En: 17th International Grassland Congress (1993, Palmerstone North, Nueva Zelanda) pp. 95-104.
- Claramunt M. 2015. Efecto de la oferta de forraje sobre parámetros productivos, reproductivos y eficiencia de uso del forraje de vacas primíparas en pastoreo de Campos de Basalto. Tesis de Maestría. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 94 p.
- Coughenour MB. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44(6): 530-542.

- Cruz P, De Quadros FLF, Theau JP, Frizzo A, Jouany C, Duru M, Carvalho PCF. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, 63(3): 350-358.
- Curll ML, Wilkins RJ. 1982. Frequency and severity of defoliation of grass and clover by sheep at different stocking rates. *Grass and Forage Science*, 37(4): 291-297.
- Da Trindade JK, Neves FP, Pinto CE., Bremm C, Mezzalira JC, Nadin LB, Carvalho PC. 2016. Daily forage intake by cattle on natural grassland: response to forage allowance and sward structure. *Rangeland Ecology & Management*, 69(1): 59-67.
- Del Puerto O. 1987. La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República, Facultad de Agronomía. Notas Técnicas 1. 12p.
- Demment MW, Laca EA. 1993. The grazing ruminant; models and experimental techniques to relate sward structure and intake. En: *World Conference on Animal Production (1993, Edmonton, Canada)*. Proceedings. Edmonton, University of Alberta. Department of Animal Science. pp. 439-460.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. InfoStat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Díaz Falú EM, Brizuela MÁ, Cid MS, Cibils AF, Cendoya MG, Bendersky D. 2014. Daily feeding site selection of cattle and sheep co-grazing a heterogeneous subtropical grassland. *Livestock Science*, 161(1): 147–157.
- DIEA-MGAP. (Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias-Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). 2014. Censo agropecuario. Montevideo, Uruguay. pp. 25-29. Consultado 30 jul. 2016. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-censo-2011-resultados-definitivos,O,es,0>.

- Do Carmo M, Cardozo G, Jaurena M, Soca P. 2019. Demonstrating control of forage allowance for beef cattle grazing Campos grassland in Uruguay to improve system productivity. *Tropical Grasslands*, 7(1): 35-47.
- Do Carmo M, Sollenberger LE, Carriquiry M, Soca P. 2018. Controlling herbage allowance and selection of cow genotype improve cow-calf productivity in Campos grasslands. *The Professional Animal Scientist*, (34):32–41.
- Do Carmo, M. 2013. Efecto de la oferta de forraje y genotipo vacuno sobre la productividad de la cría vacuna en campos de Uruguay. Tesis de Maestría. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 85 p.
- Duru M, Therond O, Martin G, Martin-Clouaire R, Magne MA, Justes E, Sarthou JP. 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4): 1259-1281.
- Duru M, Cruz P, Ansquer P, Navas ML. 2014. Standing herbage mass: An integrated indicator of management practices for examining how fertility and defoliation regime shape the functional structure of species-rich grasslands. *Ecological Indicators*, 36: 152–159.
- Ferraro DO, Oesterheld M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98(1): 125-133.
- Fischer FM, Bonnet OJ, Cezimbra IM, Pillar VD. 2019. Long-term effects of grazing intensity on strategies and spatial components of functional diversity in subtropical grassland. *Applied Vegetation Science*, 22(1): 39-47.
- Gallinal H, Bergalli L, Campal E, Aragone L, Rosengurtt B. 1938. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay: Primera Contribución. Montevideo, Uruguay. Imprenta Germano Uruguay. 208p.
- Gammon DM, Roberts BR. 1980. Aspects of defoliation during short duration grazing of the Matopos sandveld of Zimbabwe. *Zimbabwe Journal of Agricultural Research*, 18(1): 29-38.

- Gordon IJ. 2000. Plant-animal interactions in complex plant communities: from mechanism to modelling. En: Lemaire G, Hodgson J, Moraes A. (Eds.). Grassland ecophysiology and grazing ecology. Nueva York, Estados Unidos. CAB International, pp. 191-207.
- Grace JB, Michael Anderson T, Smith MD, Seabloom E, Andelman SJ, Meche G, Knops J. 2007. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, 10(8): 680-689.
- Grant SA, Marriot CA. 1994. Detailed studies of grazed sward-techniques and conclusions. *Journal of Agricultural Science*, 122(1):1-6.
- Guo T, Weise H, Fiedler S, Lohmann D, Tietjen B. 2018. The role of landscape heterogeneity in regulating plant functional diversity under different precipitation and grazing regimes in semi-arid savannas. *Ecological Modelling*, 379(1): 1-9.
- Haydock KP, Shaw NH. 1975. The comparative yield method for estimating dry matter yield of pasture. *Animal Production Science*, 15(76): 663-670.
- Hill J, Chapman DF, Cosgrove GP, Parsons AJ. 2009. Do ruminants alter their preference for pasture species in response to the synchronization of delivery and release of nutrients?. *Rangeland Ecology & Management*, 62(5): 418-427.
- Hodgson J, Ollerenshaw JH. 1969. The frequency and severity of defoliation of individual tillers in set-stocked swards. *Grass and Forage Science*, 24(3): 226-234.
- Hodgson J. 1966. The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. *Grass and Forage Science*, 21(4): 258-263.
- Jaurena M, Lezama F, Cruz P. 2012. Perennial grasses traits as functional markers of grazing intensity in basaltic grasslands of Uruguay. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 72(4): 541-549.
- Jensen HP, Rollins D, Gillen RL. 1990. Effects of cattle stock density on trampling loss of simulated ground nests. *Wildlife Society Bulletin*, 18(1): 71-74.

- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 157-164.
- Laca EA. 2009. New approaches and tools for grazing management. *Rangeland Ecology and Management*. 62(5): 407-417.
- Laca EA. 2008. Foraging in heterogeneous environment, intake and diet choice. En: Prins, H.H.T., Van Langevelde, F. (Eds.). *Resource Ecology. Spatial and Temporal Dynamics of Foraging*. The Netherlands. Springer Ed. 81–100.
- Laca E.A. 2000. Modelling spatial aspects of plant-animal interactions. En: Lemaire G, Hodgson J, Moraes A. (Eds.). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Nueva York, Estados Unidos. CAB International, p.209-232.
- Laca EA, Ungar ED, Demment MW. 1994. Mechanisms of handling time and intake rate of a large mammalian grazer. *Applied Animal Behaviour Science*, 39(1): 3-19.
- Landsberg J, Lavorel S, Stol J. 1999. Grazing response groups among understory plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10(5): 683-696.
- Laporta J, Astessiano AL, López-Mazz C, Soca P, Espasandin AC, Carriquiry M. 2014. Effects of herbage allowance of native grasslands in purebred and crossbred beef cows: Metabolic, endocrine and hepatic gene expression profiles through the gestation-lactation cycle. *Animal*, 8(7): 1119–1129.
- Larson-Praplan S, George MR, Buckhouse JC, Laca EA. 2015. Spatial and temporal domains of scale of grazing cattle. *Animal Production Science*, 55(3): 284-297.
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5): 545-556.
- Lezama F, Paruelo JM. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, 19(4): 557-566.
- Mazzanti A. 1997. Adaptación de especies forrajeras a la defoliación. En: Simpósio sobre avaliação de pastagens com animais. Ed: Cabrerira, C., Tadeu, G.,

- Cecato, N. (1997, Maringá, Brasil). Anais. Universidade Estadual de Maringá. Brasil. pp. 75-84.
- McIntyre S, Lavorel S. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, 89(2): 209-226.
- McNaughton SJ. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*, 55(3): 259-294.
- Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth W. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132(1): 87-106.
- Mott GO, Lucas HL. 1952. The design, conduct and interpretation of grazing trials on cultivated and improved pastures. En: Wagner RE, Myers WM, Gaines SH, Lucas HL. *Proceedings 6th International Grassland Congress (1992, Pennsylvania State Collage, Estados Unidos)*. Hershey, Pennsylvania, Estados Unidos. 1380-1395.
- Nabinger C, Carvalho PC. 2009. Ecofisiología de sistemas pastoriles: aplicaciones para su sustentabilidad. *Agrociencia Uruguay*, 13(3): 18-27.
- Noy-Meir I, Gutman M, Kaplan Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *The Journal of Ecology*, 77 (1): 290-310.
- Oosterheld M, McNaughton SJ. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 85(3): 305-313.
- Olmos F, Sosa M, Do Carmo M, Cal V, Bentancur D, Soca P, Garcia E, Genro C. 2013. Monitoreo de cambios en la composición botánica. En: Soca P, Espasandin A, Carriquiry M (Eds.). *Efecto de la oferta de forraje y grupo genético de las vacas sobre la productividad y sostenibilidad de la cría vacuna en campo natural*. Montevideo, Uruguay. Serie FPTA/INIA. Proyecto FPTA-242. 86 p.
- Olmos F, Franco M, Sosa M. 2005. Impacto de las prácticas de manejo en la productividad y diversidad de pasturas naturales En: *Seminario de*

- atualização técnica em manejo de campo natural. Montevideo, Uruguay. Serie Técnica 151 INIA. 93-104.
- O'reagain PJ, Mentis MT. 1989. The effect of plant structure on the acceptability of different grass species to cattle. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa*, 6(3): 163-170.
- Owens MK, Launchbaugh KL, Holloway JW. 1991. Pasture characteristics affecting spatial distribution of utilization by cattle in mixed brush communities. *Rangeland Ecology & Management*, 44(2): 118-123.
- Parsons AJ, Dumont B. 2003. Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*, 52(1): 21-34.
- Pillar VD. 1999. On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, 10(5): 631-640.
- Pillar VD, Orlóci L. 1993. Taxonomy and perception in vegetation analysis. *Coenoses*, 8(1): 53-66.
- Prache S, Peyraud JL. 2001. Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands. En: Gomide JA, Mattos WRS, Da Silva SC (Eds.) 19th International Grassland Congress (2001, São Pedro, Brasil). Proceedings. Fealq, São Pedro, Brasil, 309-319.
- Provenza F, Villalba J, Wiedmeier R, Lyman T, Owens J, Lisonbee L, Lee S. 2009. Value of plant diversity for diet mixing and sequencing in herbivores. *Rangelands*, 31(1): 45-49.
- Quadros FLF, Trindade JPP, Borba M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. 2009. En: Pillar V, Muller SC, De Souza ZM, Avila AV, (Eds.) Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade. Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Departamento de Conservação da Biodiversidade. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil. 206-213.
- Ren H, Han G, Ohm M, Schönbach P, Gierus M, Taube F. 2015. Do sheep grazing patterns affect ecosystem functioning in steppe grassland ecosystems in Inner Mongolia?. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 213(1): 1-10.

- Ring CB, Nicholson RA, Launchbaugh JL. 1985. Vegetational traits of patch-grazed rangeland in west-central Kansas. *Journal of Range Management*, 38(1): 51-55.
- Rosengurtt B. 1979. Tablas de comportamiento de las principales especies del campo natural. Montevideo. Uruguay. Dirección General de Extensión Universitaria, División de Publicaciones y Edición, Universidad de la Republica, Facultad de Agronomía. 158 p.
- Rosengurtt B. 1943. Estudios sobre Praderas Naturales del Uruguay. 3era. Contribución. Montevideo, Uruguay. Casa Barreiro y Ramos, S.A. 283p.
- Sala OE, Oesterheld M, León RJC, Soriano A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetation*, 67(1): pp. 27-32
- Scarlato S. 2013. Conducta de vacas de cría en pastoreo de campo nativo: efecto de la oferta de forraje sobre la expresión del patrón temporal y espacial de pastoreo. Tesis de Maestría. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 71p.
- Semmartin M, Oesterheld M. 1996. Effect of grazing pattern on primary productivity. *Oikos*, 75(1): 431-436.
- Senft RL. 1989. Hierarchical foraging models: effects of stocking and landscape composition on simulated resource use by cattle. *Ecology Modelling*, 46: 283-303.
- Senft RL, Coughenour MB, Bailey DW, Rittenhouse LR, Sala OE, Swift DM. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37(11): 789-799
- Senft RL, Rittenhouse LR, Woodmansee RG. 1985. Factors influencing patterns of cattle grazing behavior on shortgrass steppe. *Journal of Range Management*, 38(1): 82-87.
- Soca P, Espasandín A, Carriquiry M. 2013. Efecto de la oferta de forraje y grupo genético de las vacas sobre la productividad y sostenibilidad de la cría vacuna en campo natural. Montevideo, Uruguay. Serie FPTA/INIA. Proyecto FPTA-242. 86 p.

- Sollenberger LE, Moore JE, Allen VG, Pedreira CG. 2005. Reporting forage allowance in grazing experiments. *Crop Science*, 45(3): 896-900.
- Tonn B, Raab C, Isselstein J. 2019. Sward patterns created by patch grazing are stable over more than a decade. *Grass and Forage Science*, 74(1): 104-114.
- Utsumi SA, Cangiano CA, Galli JR, McEachern MB, Demment MW, Laca EA. 2009. Resource heterogeneity and foraging behaviour of cattle across spatial scales. *BMC Ecology*, 9(1): 1-10.
- Villalba JJ, Provenza FD, Catanese F, Distel RA. 2015. Understanding and manipulating diet choice in grazing animals. *Animal Production Science*, 55: 261-271.
- Villalba JJ, Soder KJ, Laca EA. 2009. Understanding diet selection in temperate biodiverse pasture systems. *Rangeland Ecology & Management*, 62(5): 387-389.
- Walker JW, Heitschmidt RK, Dowhower SL. 1989. Some effects of a rotational grazing treatment on cattle preference for plant communities. *Journal of Range Management*, 42(2): 143–148.
- Wallis de Vries MF. 1994. Foraging in a landscape mosaic diet selection and performance of free-ranging cattle in heathland and riverine grassland. Doctoral thesis. The Netherlands. Agricultural University Wageningen, Wageningen, 169p.

6. ANEXOS

Cuadro 1 Medias de atributos de la pastura y actividad de pastoreo a escala espacial de transectas para la estación de otoño. Medias con distinta letra (por variable) son diferentes al ($P < 0,1$).

		Transecta																																				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14																							
BM (kg/ha MS)	<i>Alta</i>	2000	bc	3069	a	1572	c	1675	bc	1731	bc	1695	bc	2321	abc	2329	abc	1836	bc	1850	bc	2015	bc	1900	bc	1796	bc	2107	bc									
	<i>Baja</i>	2241	abc	1751	bc	2527	ab	1422	c	1516	c	1784	bc	1700	bc	1683	bc	1818	bc	1531	c																	
Altura máxima (cm)	<i>Alta</i>	19,6	abc	22,5	a	13,3	de	14,0	cde	15,1	bcde	13,1	de	21,1	ab	16,7	abcde	13,5	cde	14,1	cde	15,8	bcde	16,3	bcde	15,4	bcde	16,6	abcde									
	<i>Baja</i>	16,7	abcde	14,4	cde	18,5	acbd	13,5	cde	11,8	e	15,3	bcde	12,1	e	13,1	de	14,9	cde	13,2	de																	
Altura láminas (cm)	<i>Alta</i>	10,7	abc	14,8	a	7,2	bcde	7,9	bcde	8,2	bcde	6,8	cde	11,4	ab	9,1	bcde	7,0	cde	7,0	cde	8,3	bcde	8,1	bcde	7,8	bcde	7,8	bcde									
	<i>Baja</i>	8,7	bcde	7,8	bcde	9,9	bcd	5,9	de	5,3	e	7,7	bcde	6,4	cde	6,5	cde	8,2	bcde	6,2	de																	
Altura vaina (cm)	<i>Alta</i>	3,2	bcd	6,0	a	2,0	cd	2,8	bcd	2,4	bcd	2,5	bcd	3,9	b	3,5	bc	2,0	cd	2,2	cd	2,4	bcd	2,9	bcd	2,4	bcd	2,9	bcd									
	<i>Baja</i>	3,0	bcd	2,6	bcd	3,9	b	2,3	cd	1,9	d	2,1	cd	2,0	cd	2,1	cd	2,6	bcd	2,2	cd																	
Lámina/vaina (%)	<i>Alta</i>	64	abc	59	bcd	63	abcd	64	ab	62	abcd	61	abcd	60	abcd	60	abcd	65	a	63	abcd	61	abcd	62	abcd	58	d	59	bcd									
	<i>Baja</i>	62	abcd	62	abcd	59	bcd	58	d	58	cd	62	abcd	61	abcd	63	abcd	60	abcd	59	bcd																	
Verde/seco (%)	<i>Alta</i>	61	a	54	bcd	59	ab	59	ab	59	ab	59	abc	56	abc	52	cd	58	abc	57	abc	56	abc	57	abc	49	d	54	bcd									
	<i>Baja</i>	57	abc	56	abc	55	abcd	59	abc	57	abc	60	ab	56	abc	54	abcd	57	abc	55	abcd																	
Frecuencia (%)	<i>Alta</i>	58	a	33	abc	43	abc	50	abc	40	abc	53	ab	30	abc	30	abc	40	abc	28	bc	38	abc	30	abc	23	c	33	abc									
	<i>Baja</i>	45	abc	43	abc	38	abc	53	ab	48	abc	53	ab	45	abc	48	abc	40	abc	45	abc																	
Intensidad (%)	<i>Alta</i>	61	abc	40	d	53	abcd	52	bcd	59	abcd	66	abc	58	abcd	57	abcd	69	abc	67	abc	54	abcd	49	cd	49	bcd	53	abcd									
	<i>Baja</i>	61	abc	61	abc	52	bcd	73	a	62	abc	66	abc	71	ab	64	abc	66	abc	71	ab																	

Cuadro 2 Medias de atributos de la pastura y actividad de pastoreo a escala espacial de transectas para la estación de invierno. Medias con distinta letra (por variable) son diferentes al ($P < 0,1$).

		Transecta																											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14														
BM (kg/ha MS)	<i>Alta</i>	1347	abcde	1790	a	1279	abcde	1287	abcde	1703	abc	1299	abcde	1490	abcde	1697	abc	1331	abcde	1171	cde	1146	cde	1327	abcde	1197	bcde	1430	abcde
	<i>Baja</i>	1097	e	1320	abcde	1748	ab	1144	cde	1161	cde	1263	abcde	1124	de	1064	e	1147	cde	1221	abcde								
Altura máxima (cm)	<i>Alta</i>	9,8	abc	11,5	a	7,3	bc	7,3	bc	10,1	abc	9,1	abc	9,4	abc	10,6	ab	8,1	abc	7,4	bc	8,0	abc	8,4	abc	9,1	abc	8,9	abc
	<i>Baja</i>	6,3	c	8,0	abc	10,3	abc	8,2	abc	7,4	bc	8,3	abc	6,7	bc	6,3	c	6,9	bc	8,0	abc								
Altura láminas (cm)	<i>Alta</i>	4,4	abcd	5,8	a	3,5	bcd	3,6	bcd	4,7	abcde	4,3	abcde	4,5	abcde	5,4	ab	4,0	abcd	3,7	abcd	3,4	bcde	3,9	abcd	4,3	abcd	4,2	abcd
	<i>Baja</i>	3,0	d	3,9	abcd	5,2	abc	3,7	bcd	3,3	cd	3,8	abcd	3,1	cd	2,9	d	3,3	cd	3,6	bcd								
Altura vaina (cm)	<i>Alta</i>	1,6	abcd	2,0	a	1,3	bcd	1,2	bcd	1,6	abcd	1,5	abcd	1,6	abcd	1,8	abc	1,5	abcd	1,2	bcd	1,2	bcd	1,5	abcd	1,4	abcd	1,5	abcd
	<i>Baja</i>	1,1	d	1,3	abcd	1,9	ab	1,4	abcd	1,2	bcd	1,2	bcd	1,0	d	1,1	cd	1,2	bcd	1,4	abcd								
Lámina/vaina (%)	<i>Alta</i>	67	ab	64	ab	63	ab	62	b	63	ab	69	a	63	b	64	ab	64	ab	65	ab	66	ab	66	ab	64	ab	64	ab
	<i>Baja</i>	65	ab	68	ab	64	ab	66	ab	66	ab	68	ab	66	ab	67	ab	66	ab	64	ab								
Verde/seco (%)	<i>Alta</i>	59	abcd	55	abcd	56	abcd	58	abcd	55	abcd	62	ab	53	bcd	54	abcd	54	abcd	55	abcd	61	abc	56	abcd	51	d	52	cd
	<i>Baja</i>	59	abcd	61	ab	51	cd	63	a	62	ab	58	abcd	59	abcd	58	abcd	58	abcd	57	abcd								
Frecuencia (%)	<i>Alta</i>	35	abcde	40	abc	55	a	35	abcde	45	abc	30	abcde	48	ab	10	de	8	e	15	cde	43	abc	33	abcde	33	abcde	30	abcde
	<i>Baja</i>	30	abcd	25	abcd	28	abcd	23	bcde	20	bcde	25	abcde	23	bcde	23	bcde	18	bcde	23	bcde								
Intensidad (%)	<i>Alta</i>	61	a	71	a	73	a	59	a	73	a	71	a	71	a	68	a	46	a	78	a	66	a	65	a	70	a	58	a
	<i>Baja</i>	71	a	71	a	64	a	64	a	71	a	70	a	63	a	77	a	62	a	65	a								

Cuadro 3 Medias de atributos de la pastura y actividad de pastoreo a escala espacial de transectas para la estación de primavera. Medias con distinta letra (por variable) son diferentes al ($P < 0,1$).

		Transecta																																	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14																				
BM (kg/ha MS)	<i>Alta</i>	1115	ab	1163	ab	908	b	922	b	1293	ab	796	b	1204	ab	$\frac{127}{6}$	ab	$\frac{108}{4}$	ab	933	b	1119	ab	1006	ab	751	b	$\frac{107}{1}$	ab						
	<i>Baja</i>	847	b	1217	ab	1575	a	902	b	848	b	1081	ab	783	b	862	b	887	b	888	b														
Altura máxima (cm)	<i>Alta</i>	10,3	ab	11,1	ab	8,9	b	7,8	b	11,7	ab	10,3	ab	11,3	ab	11,0	ab	11,6	ab	$\frac{10,2}{2}$	ab	9,3	b	10,9	ab	11,1	ab	10,5	ab						
	<i>Baja</i>	9,3	b	10,7	ab	13,8	a	10,4	ab	9,9	ab	10,8	ab	8,2	b	9,4	b	9,0	b	9,7	ab														
Altura láminas (cm)	<i>Alta</i>	4,6	b	5,2	ab	4,2	b	3,7	b	4,6	b	4,3	b	4,8	ab	5,5	ab	4,8	ab	4,3	b	4,2	b	4,4	b	3,9	b	4,2	b						
	<i>Baja</i>	3,9	b	4,7	ab	6,8	a	4,4	b	4,0	b	4,4	b	3,5	b	4,0	b	3,8	b	4,0	b														
Altura vaina (cm)	<i>Alta</i>	1,5	bc	1,7	abc	1,5	bc	1,3	c	1,7	abc	1,6	bc	1,6	abc	2,0	ab	1,5	bc	1,3	bc	1,5	bc	1,5	bc	1,3	bc	1,6	abc						
	<i>Baja</i>	1,2	c	1,6	abc	2,3	a	1,4	bc	1,4	bc	1,5	bc	1,2	c	1,3	bc	1,3	c	1,4	bc														
Lámina/vaina (%)	<i>Alta</i>	67	abc	67	abc	69	ab	67	abc	66	bc	69	abc	67	abc	68	abc	69	ab	70	a	67	abc	66	bc	67	abc	67	abc						
	<i>Baja</i>	69	ab	68	abc	65	c	69	abc	69	abc	68	abc	68	abc	67	abc	67	bc	66	bc														
Verde/seco (%)	<i>Alta</i>	64	abc	62	abcd	62	abcd	63	abcd	57	cd	70	a	59	cd	59	bcd	61	bcd	64	abc	62	abcd	58	cd	56	cd	56	cd						
	<i>Baja</i>	63	abcd	62	abcd	55	d	70	a	68	ab	62	abcd	61	bcde	59	bcde	62	abcd	63	abcd														
Frecuencia (%)	<i>Alta</i>	25	abcde	38	abcd	15	bcde	13	cde	23	bcde	45	abc	33	abcde	20	bcde	0	e	10	de	45	abc	25	abcde	33	abcde	38	abcd						
	<i>Baja</i>	48	ab	20	abcde	25	abcde	43	abcd	45	abc	45	abc	40	abcd	45	abc	58	a	43	abcd														
Intensidad (%)	<i>Alta</i>	72	a	66	a	57	a	67	a	67	a	75	a	65	a	72	a	0	a	78	a	66	a	69	a	57	a	64	a						
	<i>Baja</i>	74	a	68	a	62	a	71	a	75	a	65	a	69	a	72	a	66	a	58	a														

