



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Evaluación de la preferencia de tipos funcionales de gramíneas de campo natural por bovinos de carne en crecimiento

María Alejandra Vulliez Dutour

Magíster en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Animales

Agosto 2023

**Evaluación de la preferencia de tipos
funcionales de gramíneas de campo
natural por bovinos de carne en
crecimiento**

María Alejandra Vulliez Dutour

Magíster en Ciencias Agrarias
opción Ciencias Animales

Agosto 2023

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Med. y Tec. Vet. (Dr.) Pablo Damián, Ing. Agr. (Dra.) Lucrecia Lezana e Ing. Agr. (Dr.) Martín Durante el 26 de octubre de 2023. Autora: Ing. Agr. María Alejandra Vulliez Dutour. Director: Ing. Agr. Pablo Soca (Dr.). Codirectoras: Ing. Agr. María Bruni (Mag.) e Ing. Agr. Ana Trujillo (Dra.).

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores, Pablo Soca, Ana Inés Trujillo y María de los Ángeles Bruni, por su dedicación y paciencia a lo largo de todo mi proceso de formación.

A todo el personal de INTA Concepción del Uruguay que colaboró en la etapa de campo y nos permitió trabajar con total comodidad y confianza, y a quienes me acompañaron en la etapa de laboratorio: Guillermo Moyna y Andrés López, por permitir y apoyar el uso del equipo de resonancia magnética nuclear del polo agroalimentario; a Lucía Mele, Alberto Casal, Cecilia Di Pace y Belén Martínez, quienes junto a mis tutores formaron parte de las actividades.

A Oscar Bentancur, por su gran disposición y colaboración en el análisis de resultados y en toda la parte estadística.

A la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC), por hacer posible la experiencia académica y personal más relevante hasta el momento, financiando un período de casi 3 meses en Utah State University (Estados Unidos) y la posibilidad de presentar resultados de la tesis en el congreso anual ASAS-CSAS 2019 en Texas.

A Juan Villalba, por su calidez al recibirme en Utah State University y hacerme sentir más cerca de casa. Por su humildad, dedicación y por hacerme parte de uno de sus proyectos junto con Raúl Guevara, fundamental en esta experiencia.

A mi familia, principalmente a mis padres, por ser el pilar que sostiene cada decisión con total confianza, un símbolo de resiliencia y un ejemplo de que el esfuerzo vale la pena.

A Andrés Hernández, de quien tengo mucho para aprender, por brindar el compañerismo y la empatía que lo caracteriza, y a todos aquellos compañeros y amigos que se cruzaron en este recorrido y que, de alguna forma, son parte de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
RESUMEN.....	VII
SUMMARY.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS</u>	3
2.1. PREFERENCIA Y CONSUMO DE FORRAJE EN CAMPO NATURAL....	3
2.2. TIPOS FUNCIONALES DE PLANTA Y SU VINCULACIÓN CON LA PREFERENCIA.....	7
2.3. CARACTERIZACIÓN QUÍMICA Y BIOLÓGICA DE LA DIETA QUE MODIFICAN EL CONSUMO.....	9
2.4. MEDICIONES DE PREFERENCIA EN RUMIANTES.....	11
2.5. PLANTEO DEL PROBLEMA.....	12
3. <u>HIPÓTESIS Y OBJETIVOS</u>	14
3.1. HIPÓTESIS.....	14
3.2. OBJETIVO GENERAL.....	14
3.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
4. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	15
4.1. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	15
4.2. COLECTA DE ESPECIES Y PRUEBAS DE PREFERENCIA.....	15
4.2.1. <u>Sitio y condiciones experimentales</u>	15
4.2.2. <u>Colecta de especies y animales experimentales</u>	16
4.2.3. <u>Pruebas de preferencia</u>	17
4.3. CARACTERIZACIÓN DE LAS ESPECIES Y DE LAS MEZCLAS OBTENIDAS.....	18

4.3.1. <u>Caracterización funcional</u>	18
4.3.2. <u>Caracterización química</u>	19
4.3.3. <u>Caracterización biológica</u>	19
4.4. PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	21
5. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	23
5.1. PREFERENCIA Y COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO ANIMAL.....	23
5.2. COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS ESPECIES.....	29
5.3. CONSUMO DE NUTRIENTES.....	32
5.4. CARACTERIZACIÓN DE LA FERMENTACIÓN RUMINAL <i>IN VITRO</i> ..	38
6. <u>CONSIDERACIONES FINALES</u>	43
7. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	45
8. <u>ANEXOS</u>	53
8.1 PREFERENCIA DE TIPOS FUNCIONALES DE PLANTA EN BOVINOS DE CARNE.....	53

RESUMEN

Los tipos funcionales de planta (TFP) se han definido como el conjunto de especies que comparten rasgos biológicos. Esta clasificación permite resumir la complejidad del clásico abordaje de la taxonomía y proponer el manejo del campo natural con base en la diversidad funcional. El objetivo de este estudio fue describir y analizar las bases de la preferencia de gramíneas de campo natural por bovinos de carne en crecimiento. Se evaluaron cuatro especies de campo natural, clasificadas por TFP: *Andropogon lateralis* C, *Nassella neesiana* D, *Paspalum urvillei* A y *Sporobolus indicus* C, en un diseño de bloques al azar con medidas repetidas en el tiempo. Las pruebas de preferencia (otoño, invierno y verano) se realizaron utilizando terneros dispuestos al azar en cuatro corrales. En tres sesiones de diez minutos se ofrecieron a los animales entre 300 y 500 g de hojas verdes de cada especie. Se evaluó la preferencia como el consumo de materia seca instantáneo, la tasa de consumo, el tiempo efectivo de consumo, el número de visitas a cada comedero y la caracterización funcional. Las especies y las mezclas de especies consumidas en cada prueba se caracterizaron química y biológicamente a través del análisis de la cinética de producción de gas y de productos finales de la fermentación a las 24 h de incubación *in vitro*. Los animales mezclaron las especies ofrecidas en las pruebas de preferencia y las proporciones de las especies consumidas en las mezclas fueron diferentes según la estación del año ($P < 0,05$). El *Paspalum urvillei* no fue la especie preferida en ninguna de las estaciones ($P < 0,001$) a pesar de presentar los mejores contenidos de proteína cruda, digestibilidad, parámetros que describen la cinética de producción de gas y menores valores de fibra y lignina. Los animales no presentaron un único patrón de preferencia a lo largo de las estaciones, ya que compusieron una mezcla integrada por las diferentes especies ofrecidas. El consumo de las especies que compusieron la mezcla se relacionó con algunos indicadores de fermentabilidad y no se vinculó a rasgos tales como nitrógeno, componentes fibrosos, digestibilidad de la materia seca y/o TFP.

Palabras clave: consumo, diversidad funcional, producción de gas

Preference evaluations of plant functional types in Campos grassland of growing beef cattle

SUMMARY

Functional plant types (FPT) have been defined as a group of species sharing biological traits. This classification makes it possible to summarize the complexity of the classical taxonomy approach and to propose the management of the natural field based on functional diversity. The objective of this study was to describe and analyze the basis of preference for native grasses by growing beef cattle. Four species from natural grasslands were evaluated, classified by FPT: *Andropogon lateralis* C, *Nassella neesiana* D, *Paspalum urvillei* A and *Sporobolus indicus* C, in a randomized block design with repeated measures over time. Preference trials (autumn, winter and summer) were conducted using calves randomly placed in four pens. During three ten-minute sessions, animals were provided with 300-500 g of green leaves from each species. Preference was assessed as instantaneous dry matter intake, intake rate, effective feeding time, the number of visits to each feeder and functional characterization. The species and species mixtures consumed in each trial were chemically and biologically characterized through the analysis of gas production kinetics and end-products of fermentation after 24 h of in vitro incubation. Animals mixed the offered species in preference trials and the proportions of species consumed in the mixtures varied according to the season ($P < 0.05$). *Paspalum urvillei* was not preferred in any season ($P < 0.001$) despite having the highest contents of crude protein, digestibility, parameters describing gas production kinetics, and lower fiber and lignin values. Animals did not present a single preference pattern throughout the seasons, since they made up a mixture made up of the different species offered. The consumption of species composing the mixture was related to certain indicators of fermentability and not linked to traits such as nitrogen, fibrous components, dry matter digestibility and/or FPT.

Keywords: intake, functional diversity, gas production

1. INTRODUCCIÓN

Los modelos de pastoreo suelen explicar las decisiones de consumo de los rumiantes en función de las propiedades intrínsecas de los alimentos, incluyendo la concentración y abundancia de nutrientes (Villalba et al., 2015). Sin embargo, el ambiente del campo natural es diverso y, en consecuencia, las decisiones de búsqueda y selección del forraje están influenciadas por las interacciones que se generan entre los múltiples componentes del alimento y del animal (Villalba et al., 2015).

La preferencia es definida por Hodgson (1979) como la discriminación del animal entre los diferentes alimentos ofrecidos y describe lo que el animal selecciona cuando tiene la opción de hacerlo sin estar limitado por factores externos. En consecuencia, la selectividad es una función de la preferencia, pero está limitada por el contexto ambiental, como la disponibilidad y la accesibilidad de los alimentos (Meier et al., 2012). La aceptación y la preferencia, como mecanismos que afectan el consumo de forraje en comunidades heterogéneas, no son absolutas sino relativas al contexto nutricional en el que se consume (Distel y Villalba, 2018); la experiencia que incluye la valoración sobre las consecuencias con un alimento particular puede ser tan importante como el conocimiento de las propiedades nutricionales de este (Villalba et al., 2015).

El enfoque de tipos funcionales de plantas (TFP) ha sido planteado por diferentes trabajos para analizar los cambios en la vegetación ante diversas perturbaciones como el pastoreo (Diaz et al., 1999, Louault et al., 2005, Caram et al., 2021). Los TFP se han definido como el conjunto de especies que comparten rasgos biológicos que responden de manera similar a los factores del medioambiente y cumplen funciones específicas dentro del ecosistema (Cruz et al., 2010, Durante et al., 2012, Cruz et al., 2019). Esta clasificación complementa la propuesta por Rosengurt (1979) en Uruguay, basada en los tipos vegetativos.

En Uruguay, las pasturas naturales ocupan el 64 % de la superficie terrestre (DIEA, 2018), proporcionando un factor primordial en la sostenibilidad de los sistemas

ganaderos, y constituyen la base de las ventajas comparativas de Uruguay como país exportador de carne vacuna y ovina y lana. La eficiencia en los sistemas de producción de rumiantes está determinada por la calidad de la dieta ofrecida y seleccionada, reflejo principalmente de la tasa de consumo y el valor nutritivo de las especies seleccionadas, lo cual fundamenta la necesidad de conocer de forma integrada la preferencia, la conducta ingestiva y el patrón de fermentación ruminal de la dieta preferida (Rossetto, 2015).

En el contexto nacional y regional, se llevaron a cabo experimentos que intentan comprender la selectividad y el consumo que ocurren a diferentes escalas espacio-temporales como resultado de cambios en la oferta de forraje (Piaggio, 1994, Caram, 2019). Dichos trabajos emplearon animales fistulados y la descripción de las plantas defoliadas como aproximación metodológica para estudiar la selectividad (Montossi et al., 2000, Cruz et al., 2010). Caram (2019) estudió la frecuencia e intensidad de defoliación de los TFP en campo natural sometido a cambios en la oferta de forraje. No obstante, se desconoce la relación entre la preferencia de gramíneas nativas, su integración como tipo funcional y su vinculación con la caracterización química y biológica de las gramíneas en campo natural.

Por lo tanto, el presente trabajo propone generar información cuantitativa sobre la preferencia de tipos funcionales de gramíneas vinculada con el valor nutritivo de las especies, la conducta ingestiva y la fermentación ruminal que generan.

2. ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS

2.1. PREFERENCIA Y CONSUMO DE FORRAJE EN CAMPO NATURAL

Los pastizales son ecosistemas naturales de alto valor económico, social y ambiental por los beneficios directos que proporcionan y la diversidad de servicios ambientales que brindan (Paruelo et al., 2010). El bioma Pampa es una de las zonas de pastizales más extensas del mundo (Carvalho et al., 2011), que ocupa unos 700.000 km² el noreste de Argentina, el sur de Brasil y todo Uruguay. La vegetación predominante de esta área se denomina *Campo* (Allen et al., 2011) y representa la principal fuente de alimento de la ganadería vacuna y ovina del Río de la Plata (Berretta et al., 2000).

En esta región, coexisten numerosas gramíneas que tienen una concentración en la producción de forraje en primavera y verano, contenido de proteína variable (6-15 %) y una digestibilidad de 58 % (Berretta et al., 2000). Las principales especies que componen el tapiz natural son gramíneas C4 (*Paspalum notatum*, *Axonopus affinis*, *Andropogon ternatus*, *Bothriochloa laguroides*, *Paspalum plicatulum*, *Paspalum dilatatum*, *Coelorhachis selloana*, *Panicum milioides*, *Cynodon dactylon*, *Sporobolus indicus*, *Bouteloua megapotamica*) y el 30 % corresponde a gramíneas perennes invernales (*Piptochaetium stipoides*, *Stipa setigera*, *Stipa charruana*, *Aristida murina*, *Piptochaetium montevidense*); las leguminosas son muy escasas en todos los suelos del país (Milot et al., 1987).

La complejidad que engloban las pasturas naturales, donde el animal se enfrenta al desafío continuo de decidir dónde, cuándo y qué consumir (Heitschmidt et al., 1990), puede ser descompuesta en factores que facilitan su manejo, identificando la escala espacial en la que ocurre la interacción planta-animal y cómo estas relaciones son modificadas por el proceso de pastoreo (Coughenour, 1991).

El pastoreo se define como el proceso de remoción, completa o parcial, de las partes aéreas de las plantas, provocada por los animales sobre la pastura. Desde el punto de vista animal, incluye búsqueda, aprehensión e ingesta de plantas (Hodgson, 1979). El proceso de pastoreo se puede describir como un sistema jerárquico de selección de

especies que interactúan con las necesidades fisiológicas del animal, dando como resultado un patrón único de uso en un paisaje determinado. Este sistema de interacciones planta-animal-suelo refleja el manejo en relación con la manipulación de los animales y de la vegetación (Stuth, 1991).

La preferencia refiere a lo que el animal selecciona dadas las mínimas restricciones ambientales (Parsons et al., 1994), por lo que puede considerarse como lo que un animal «quiere» comer (Rutter, 2006), mientras que la selección es función de la preferencia, pero limitada por el contexto ambiental, como la disponibilidad y la accesibilidad de los alimentos (Meier et al., 2012), la experiencia previa y las consecuencias posingestivas que se generen. En este sentido, el comportamiento y la nutrición están directamente relacionados a través de mecanismos de retroalimentación (Provenza, 1995).

Los animales pastoreando el campo natural se enfrentan a un entorno en constante cambio, por lo que se adaptan constantemente. Es probable que se produzcan cambios en la preferencia como resultado de la experiencia continua de los efectos de los alimentos sobre el estado interno del animal (Provenza, 1995). Los rumiantes nacen con una capacidad inherente para aprender sobre los alimentos mediante la experiencia individual y social (Provenza et al., 1990).

Trabajos de Provenza (1995), Provenza et al. (1996) y Villalba et al. (2015) afirman que la preferencia está influenciada por factores internos del animal que inhiben o facilitan el comportamiento, como ser la morfología, la fisiología, los sentidos (gusto, olfato), el entorno físico y social, las condiciones nutricionales, las experiencias previas, la retroalimentación posingestiva, etc., que interactúan con las características propias del alimento, como la calidad nutricional, la disponibilidad de nutrientes y los compuestos tóxicos, entre otros.

Los sentidos, los nervios viscerales, el tronco cerebral, el sistema límbico y los centros corticales superiores interactúan a través de las fibras neuronales para facilitar o inhibir el consumo de alimentos. Los nervios aferentes y viscerales forman la primera sinapsis en el tronco encefálico (relacionado con las funciones viscerales,

cardíacas y respiratorias) y proceden al sistema límbico (relacionado con la memoria emocional). La retroalimentación desde el intestino al tronco cerebral y al sistema límbico causa cambios en la preferencia dependiendo del efecto de los alimentos en el ambiente interno del animal (Provenza, 1995, Villalba et al., 2015). Los rumiantes parecen poseer cierto grado de sabiduría nutricional, de modo que son capaces de seleccionar alimentos que satisfacen sus necesidades nutricionales y evitar aquellos que les son tóxicos (Distel y Villalba, 2018).

Finalmente, la selección de la dieta de un rumiante podría estar condicionada por un complejo grupo de factores de origen preingestivo, como aquellos asociados a las características de las plantas y de los animales, y posingestivos (los productos de la digestión ruminal), así como por el aprendizaje por consecuencia del pastoreo selectivo (Montossi et al., 2000).

Horadaga et al. (2009) cuantificaron la preferencia de 14 especies forrajeras (gramíneas, leguminosas y herbáceas) en bovinos de leche a lo largo de 2 años y su relación con la composición química de las pasturas. Encontraron una relación positiva entre la preferencia y la concentración de carbohidratos solubles en agua y negativa entre la preferencia y el contenido de nitrato. Smit et al. (2006) estudiaron la preferencia de seis diferentes cultivares de raigrás en bovinos y concluyeron que los carbohidratos solubles en agua se correlacionaron fuertemente con la palatabilidad de raigrás por bovinos. Alonso-Díaz et al. (2008), evaluaron la preferencia de 4 árboles forrajeros de México en cabras y su relación con la composición química, la digestibilidad de la materia seca y la producción de gas *in vitro*, y encontraron que los componentes de fibra digestible (fibra detergente neutro, celulosa y hemicelulosa) están estrechamente relacionados con la preferencia y el consumo en el corto plazo; los animales fueron capaces de discriminar entre los alimentos, seleccionando aquellos con mayor digestibilidad para optimizar la tasa de consumo de nutrientes.

La investigación nacional y regional se ha centrado en estudiar la selectividad de pasturas natural frente a cambios en el control de la intensidad de pastoreo. Piaggio (1994), en un experimento de pastoreo en Uruguay, describe las relaciones entre la

vegetación y la respuesta animal de novillos bajo pastoreo rotativo en campo natural mejorado con *Lotus corniculatus* y concluye que la dieta seleccionada fue de mayor calidad que el total de la pastura ofrecida y que la diferencia entre la dieta y lo ofrecido creció con el incremento en la oferta. Dichos resultados coinciden con lo reportado por Montossi et al. (2000) en un estudio sobre selectividad de ovinos y vacunos en diferentes comunidades vegetales de la región de basalto.

Da Trindade et al. (2016) investigaron la hipótesis de que no solo la cantidad de forraje, sino también la estructura de la pastura afecta el consumo de forraje por novillas de carne en campo natural del bioma Pampa (sur de Brasil). Los resultados demostraron que el consumo de materia seca estuvo positivamente correlacionado con la asignación de forraje; sin embargo, niveles más altos de asignación de forraje pueden causar tasas más bajas de consumo de nutrientes. Caram et al. (2021) cuantificaron el comportamiento diario de bovinos en crecimiento sobre pastoreo de campo natural con diferentes estructuras como resultado de diferentes prácticas de manejo y encontraron que, al controlar la asignación de forraje de la pastura (volumen y altura), los animales dan prioridad a la calidad por la mañana y a la cantidad por la tarde, integrando y modificando el patrón de pastoreo-búsqueda y de rumia-espera.

Sin embargo, son escasos, recientes y parciales los trabajos que documentan la preferencia de gramíneas de campo natural en el bioma Pampa y cómo se relaciona con el comportamiento de selección de la dieta en campo natural.

2.2. TIPOS FUNCIONALES DE PLANTA Y SU VINCULACIÓN CON LA PREFERENCIA

Con el objetivo de resumir la complejidad del clásico abordaje de la taxonomía y reemplazar la diversidad de especies en diversidad funcional, surge la agrupación de especies en tipos funcionales de plantas.

Los tipos funcionales son grupos no filogenéticos que tienen respuestas similares a los factores ambientales y cumplen funciones específicas dentro del ecosistema

(Cruz et al., 2010). Esta clasificación representa una nueva herramienta para categorizar especies que complementa los tipos vegetativos propuestos por Rosengurtt (1979), la guía más aceptada en el manejo de pastizales naturales en Uruguay (Jaurena et al., 2012).

El análisis de la respuesta de la vegetación al pastoreo mediante un enfoque funcional se ha llevado a cabo en estudios internacionales (Diaz et al., 1999, Louault et al., 2005) y regionales (Cruz et al., 2010, Durante et al., 2012, Cruz et al., 2019). Louault et al. (2005) demostraron que, en respuesta a una disminución del régimen de pastoreo, la vegetación presenta hojas con un contenido de materia seca específica foliar mayor (MSE) y una menor área foliar específica (AFE).

Durante et al. (2012), en un primer intento de clasificar en grupos funcionales 45 gramíneas de Entre Ríos (Argentina) y Uruguay, agruparon gramíneas en 4 tipos funcionales: A, B, C y D. Los rasgos biológicos que permitieron caracterizar las especies por su valor forrajero fueron MSE, AFE, resistencia a la tracción de las hojas (RT) y contenido de nitrógeno (N). El grupo A comprende especies con valores de AFE más elevados y MSE inferiores. Los grupos C y D presentaron un AFE inferior y los mayores valores de MSE, mientras que el grupo B presentó valores intermedios para ambos rasgos funcionales. Con respecto a la calidad del forraje, el grupo A presentó el mayor contenido de N y RT más bajo, por lo que podría asociarse con un alto valor nutritivo. Entre los grupos B, C y D no hubo diferencias en el contenido de N, mientras que la RT fue diferente para todos los grupos, lo que permitió separarlos en términos de calidad.

Cruz et al. (2010) describieron, mediante rasgos funcionales de la hoja (MSE y AFE), respuestas a largo plazo de 10 gramíneas del estado de Rio Grande do Sul (Brasil) sometidas a un gradiente de presión de pastoreo continuo. Demostraron que las especies con una estrategia de captura de recursos son más abundantes en condiciones de sobrepastoreo y que en condiciones de subpastoreo hay una fuerte presencia de especies correspondiente al grupo D, que por su escaso valor nutritivo limitan la producción animal.

Recientemente, Cruz et al. (2019), con el objetivo de ampliar el enfoque funcional a la gran diversidad de especies de los pastizales del bioma Pampa, clasificaron 63 gramíneas únicamente por la MSE, en un conjunto de experimentos ubicados en Brasil, Uruguay y Argentina. Afirman que el uso de MSE por sí solo evita clasificar especies utilizando rasgos que están correlacionados entre sí, como MSE y AFE o MSE y RT. En cada grupo metabólico (C3 y C4), se obtuvieron 4 tipos funcionales homogéneos; los grupos A y B siguen una estrategia de captura de recursos con valores medios de MSE inferiores a 300 mg/g y los grupos C y D, con valores medios de MSE más altos, tienden a seguir una estrategia de conservación de recursos. Concluyeron que la MSE puede considerarse un marcador funcional confiable, lo que permite desarrollar un TFP homogéneo basado en este rasgo.

Algunos estudios regionales han vinculado las características funcionales de especies de campo natural con la selectividad animal. Cingolani et al. (2005), en un experimento con ovinos, midieron rasgos funcionales de 35 especies nativas de la estepa fueguina en Argentina y estimaron índices de selectividad a partir de la técnica microhistológica y de datos de disponibilidad de especies. Encontraron que los indicadores directos de calidad de la planta (área foliar específica y dureza de la hoja), no estaban relacionados con la selectividad de las ovejas.

Sin embargo, se desconoce la relación entre la preferencia de gramíneas nativas que representan los diversos tipos funcionales.

2.3. CARACTERIZACIÓN QUÍMICA Y BIOLÓGICA DE LA DIETA QUE MODIFICAN EL CONSUMO

Los rumiantes tienen la capacidad de elegir entre los alimentos cuando tienen la oportunidad de hacerlo; aparentemente expresan «sabiduría nutricional» (Duncan y Gordon, 1999) siendo capaces de seleccionar dietas que cumplen con sus requerimientos, ayudan a mantener un rumen ambientalmente favorable o aliviar algún dolor (Villalba et al., 2010).

Las plantas y sus constituyentes bioquímicos no actúan aisladamente en el animal

(Villalba et al., 2015), se convierten en relaciones asociativas o antagónicas que producen beneficios diferentes de los observados cuando un animal consume cualquier alimento aislado (Villalba et al., 2004). La experiencia de un animal con una planta concreta puede ser tan importante como el conocimiento de las propiedades nutricionales de esta. Tal es el caso de especies con alto contenido en metabolitos secundarios como son los taninos condensados, sustancias bioactivas que, además de sus propiedades antinutricionales, tienen potenciales efectos beneficiosos como ser: propiedades antihelmínticas, antidiarreicas, antibacterianas, antisépticas y antifúngicas y efectos antioxidantes (Catanese et al., 2015).

La eficiencia en los sistemas de producción de rumiantes se encuentra determinada por la calidad de la dieta ofrecida, reflejo principalmente de la tasa de consumo y de la utilización digestiva y metabólica de la dieta. La microbiota del rumen es la principal responsable de la degradación de los alimentos, mediante la cual, a partir de la fermentación de los carbohidratos como celulosa, hemicelulosa, pectina, almidones y azúcares, se producen ácidos grasos volátiles (AGV), gases y biomasa microbiana (Van Soest, 1994).

Los AGV derivados del metabolismo microbiano, luego de ser absorbidos, son los principales proveedores de energía para los procesos metabólicos de los rumiantes (Voelker y Allen, 2003). Los principales AGV generados son acetato, propionato y butirato, entre otros (Van Soest, 1994) y las proporciones en el rumen se mantienen estables pese a las oscilaciones en la población microbiana y a las diferencias en el consumo de alimentos, siendo próximas a 65, 25 y 10 para acetato, propionato y butirato, respectivamente, con dietas a base de pasturas (Church, 1993). Como producto final de la degradación microbiana de proteínas, péptidos, aminoácidos y sustancias nitrogenadas no proteicas surge el nitrógeno amoniacal ($N-NH_3$), principal nutriente nitrogenado necesario para el crecimiento de los microorganismos ruminales (Church, 1993).

Las diversas transformaciones morfológicas que sufren las plantas durante su proceso fisiológico modifican su composición química y su valor nutritivo. Existen

diferentes aproximaciones para evaluar la calidad de la dieta: las mediciones en respuesta animal, la composición química y las características de utilización digestiva y/o fermentativas las que pueden estudiarse mediante pruebas *in vivo*, *in situ* e *in vitro* (Rossetto, 2015).

Dentro de los métodos *in vitro*, la técnica de producción de gas es una de las más sencillas y económicas; se basa en la relación que existe entre la degradación/fermentación del alimento y la producción de gas que se genera al incubar un sustrato con microorganismos ruminales en un medio de cultivo bajo condiciones de temperatura y anaerobiosis controladas (Menke, 1988, Theodorou et al., 1994, Van Soest, 1994). Dentro de los beneficios de esta técnica, diversos autores mencionan la posibilidad de ejecutar numerosas muestras por corrida, hacer comparaciones relativas entre muestras, valoración de la digestibilidad y la capacidad de medir la cinética de fermentación de fracciones solubles e insolubles de diferentes alimentos (Schofield y Pell, 1995).

Las investigaciones que presentan resultados de cinética de fermentación *in vitro* en pasturas naturales son escasas. Rossetto (2015), en un estudio donde evaluó el valor nutricional y la cinética de producción de gas *in vitro* en hojas de 26 especies forrajeras del bioma Pampa en el sur de Brasil, encontró que existe una gran variación en el valor nutricional y en la cinética ruminal entre las especies y una correlación positiva entre la tasa de producción de gas y la digestibilidad de la fibra detergente neutro.

Si bien existe alguna información puntual de valores de degradabilidad *in situ* de campo natural consumido por bovinos de carne (52.4 %, Clariget, 2014), no se encontraron trabajos regionales que estudien los patrones de degradación ruminal de especies de campo natural ni las características de fermentación y sus productos finales que generan las gramíneas de campo natural del bioma Pampa preferidas por bovinos de carne y vinculada con la caracterización química del forraje.

2.4. MEDICIONES DE PREFERENCIA EN RUMIANTES

Los experimentos que estudian la preferencia ayudan a mejorar la comprensión del comportamiento del consumo y los factores que influyen en dicha decisión, ya que brindan la posibilidad de estudio en condiciones que se controlan ampliamente, sin ningún tipo de restricciones (Meier et al., 2012).

Un ejemplo de estudios de preferencia, son los denominados «prueba de preferencia» o «pruebas de cafetería» (Alonso-Díaz et al., 2008), los cuales se basan en una exposición breve de animales frente a determinados alimentos, donde se miden las proporciones consumidas y las preferencias de los alimentos ofrecidos. La grabación de video es una alternativa adecuada para la observación directa y es especialmente útil para la cuantificación de patrones de comportamiento de corta duración (Weigensberg y Fairbairn, 1994).

La mayoría de las pruebas de preferencia a corral en rumiantes se han realizado con ovejas (Cooper et al., 1995, Villalba et al., 2010) y cabras (Provenza et al., 1990, Duncan et al., 2006, Alonso-Díaz et al., 2008). Dado que estos experimentos necesitan recursos considerables, a menudo se utilizan números bajos de animales como repeticiones o unidades experimentales (Provenza et al., 1996, Catanese et al., 2009).

Para este tipo de pruebas de preferencia, los investigadores proponen un período de adaptación de los animales con los alimentos en estudio, con el lugar de experimentación y el personal. Estos períodos varían entre una semana (Dikmen et al., 2009) y dos semanas (Alonso-Díaz et al., 2009). La cantidad de alimentos probados debe limitarse a un número que permita comparaciones entre ellos y debe garantizarse que los animales tengan el mismo acceso a todos los comederos para evitar que diferentes posiciones puedan influir en la elección.

Las pruebas pueden determinarse en períodos cortos, ofreciendo los alimentos durante ≤ 30 min (Ginane et al., 2002, Morand-Fehr, 2003) o períodos más largos de hasta 8 h (Papachristou et al., 2003, Alonso-Díaz et al., 2009). De todos modos, el

uso de recursos puede considerarse como criterio de decisión para limitar la duración de exposición a los alimentos experimentales. Es importante establecer que los resultados de este tipo de pruebas son completamente válidos solo para la situación específica investigada (Meier et al., 2012).

Si bien existen numerosos experimentos de preferencia en rumiantes, el trabajo de Lecloux et al. (2009) es el que relaciona las características funcionales de las gramíneas con la preferencia animal. Dicho autor evalúa la preferencia en ovinos de 10 gramíneas en relación con sus características funcionales y concluye que las especies referidas como buenas forrajeras, se presentaron menos preferidas que aquellas especies que son consideradas como de bajo valor forrajero. Agrega, además, que la digestibilidad de las hojas fue la variable que mejor explicó la preferencia.

No se encontraron antecedentes regionales que relacionen las características funcionales de las gramíneas de campo natural con la preferencia y su integración como tipo funcional.

2.5. PLANTEO DEL PROBLEMA

Es probable que se produzcan modificaciones en la preferencia como resultado de la experiencia continua de los efectos de los alimentos sobre el estado interno del animal (Provenza, 1995). Investigadores sostienen la idea de que ofrecer a los animales forrajes variados y darle la oportunidad de elegir es la mejor manera de satisfacer sus necesidades (Provenza et al., 2007, Villalba et al., 2010). Sin embargo, se necesita más investigación sobre el comportamiento de selección de la dieta en campo natural y una valoración más conceptual a los aportes de este enfoque teórico de control del consumo.

El conocimiento sobre la preferencia, la utilización digestiva y los productos finales de la digestión de las especies de campo natural y su relación con la clasificación en tipos funcionales ayudará a entender los modelos de preferencia de los vacunos, lo cual permitirá avanzar en la comprensión del proceso de selectividad y consumo de

rumiantes en pastoreo de campo natural.

Si bien se han realizado trabajos nacionales y regionales que intentan comprender los procesos que ocurren a diferentes escalas espacio-temporales como resultado del manejo de la oferta de forraje vinculando la selectividad (Piaggio, 1994, Caram, 2019) con el abordaje de la composición química de las pasturas naturales (Cruz et al., 2010), se desconoce la relación entre la preferencia de gramíneas nativas y su integración como tipo funcional.

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. HIPÓTESIS

Las especies clasificadas como tipos funcionales de plantas A son preferidas por sobre las especies correspondientes a los tipos funcionales C y D en todas las estaciones del año.

La preferencia se relaciona con las características químicas y biológicas de cada tipo funcional.

3.2. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la preferencia de 3 tipos funcionales de plantas (TFP) de campo natural por bovinos de carne en crecimiento.

3.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Describir y cuantificar la preferencia de 3 tipos funcionales representados por principales gramíneas del campo natural del bioma Pampa: *Andropogon lateralis* (AL) del TFP C, *Nassella neesiana*, (NN) del TFP D, *Paspalum urvillei* (PU) del TFP A y *Sporobolus indicus* (SI) del TFP C.

Describir bioquímica y biológicamente las especies para vincular características nutricionales de los TFP con las respuestas encontradas en la preferencia de estas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Se colectaron las especies que fueron empleadas en las pruebas de preferencia en INTA, Concepción del Uruguay (Argentina), y en la caracterización química y biológica que se llevó a cabo posteriormente en el laboratorio de metabolismo y ecología microbiana de la EEMAC, Paysandú (Uruguay) y en el laboratorio de la USU, Utah (Estados Unidos).

Se realizaron 3 pruebas de preferencia consecutivas: mayo 2017 (otoño), julio 2018 (invierno) y diciembre 2018 (verano). Se analizó proteína bruta, fibra detergente neutro, fibra detergente ácido y lignina detergente ácido, carbohidratos no fibrosos, almidón y digestibilidad de la materia seca, con base en espectroscopia de reflectancia de infrarrojo cercano (NIRS, por sus siglas en inglés).

Se reprodujeron las proporciones consumidas de cada especie simulando la dieta que compusieron los animales en cada prueba de preferencia para realizar su caracterización biológica (mezclas simuladas). Para dicha caracterización de las especies y mezclas, se utilizó la técnica de producción de gas propuesta por Theodorou et al. (1994).

4.2. COLECTA DE ESPECIES Y PRUEBAS DE PREFERENCIA

4.2.1. Sitio y condiciones experimentales

Las pruebas de preferencia y la colección de muestras de plantas de gramíneas fueron realizadas durante 2017-2018 en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA, Concepción del Uruguay, Argentina), latitud 32 ° 29 ' 12,5 '' S, longitud 58 ° 20 ' 44,2 '' W, 46 m sobre el nivel del mar. El clima es templado húmedo de llanura con una precipitación media anual de 1122 mm bien distribuida a lo largo del año y una temperatura media de 18 °C (Castaño et al., 2011).

4.2.2. Colecta de especies y animales experimentales

Se seleccionaron 4 gramíneas representativas de la composición botánica del campo natural que predominan en los potreros donde pastorean bovinos y se clasificaron por tipos funcionales de plantas de acuerdo con Cruz et al. (2019), tal como se presenta en la tabla 1.

Tabla 1. Especies evaluadas, vía metabólica y su clasificación por tipo funcional (TFP) según Cruz et al. (2019).

Espece	Vía metabólica	TFP
<i>Andropogon lateralis</i> (AL)	C4	C
<i>Nassella neesiana</i> (NN)	C3	D
<i>Paspalum urvillei</i> (PU)	C4	A
<i>Sporobolus indicus</i> (SI)	C4	C

La colecta de las especies se realizó el día anterior de cada prueba de preferencia al menos 2-3 horas después del amanecer y 3-4 horas antes del atardecer. Se cosecharon alrededor de 1,5 kg totales de cada especie y se seleccionaron láminas jóvenes, totalmente expandidas e iluminadas, sin daño herbívoro o patógeno. Las láminas fueron colectadas y almacenadas en un ambiente fresco hasta el momento de la prueba.

Se utilizaron terneros cruza hereford x aberdeen angus de 250 ± 20 kg de peso vivo, que provenían del rodeo de INTA (Concepción del Uruguay), pastoreando potreros de campo natural con abundancia de las 4 especies seleccionadas y, por ende, conocedores de ellas.

Los animales fueron encerrados en corrales a cielo abierto de 20 x 10 m una semana antes de cada prueba de preferencia con el fin de lograr una adecuada adaptación a los corrales, a los comederos y al personal. Durante esa semana, los terneros recibieron pastura *ad libitum* (comunidad de especies de campo natural similar a la

presente en los potreros donde se realizó la colecta de especies), agua y sombra. Antes del comienzo de cada prueba de preferencia, los terneros mantuvieron un ayuno de alimento durante 12 horas.

Cabe destacar que el uso de animales en todas las pruebas de preferencia estuvo aprobado por la Comisión de Ética de Uso de los Animales (CEUA).

4.2.3. Pruebas de preferencia

Se realizaron tres pruebas de preferencia consecutivas: mayo 2017 (otoño), julio 2018 (invierno) y diciembre 2018 (verano) utilizándose 2 animales por corral en otoño e invierno y 1 animal por corral en verano. El diseño experimental fue de bloques completos al azar. La unidad experimental fue el corral (4) y las 4 especies de gramíneas constituyeron los tratamientos. El criterio de bloqueo fue la orientación de los corrales en el espacio.

Los corrales utilizados en las pruebas fueron los mismos que los usados para la adaptación de los animales. Los comederos donde se ofrecieron las especies fueron de iguales dimensiones (45 x 30 x 26 cm de largo, ancho y alto, respectivamente), color y forma. Las pruebas transcurrieron en un ambiente controlado permitiendo a los animales seleccionar y consumir libremente.

En cada prueba, que comenzó a las 9:00 AM, se ofrecieron simultáneamente a los animales entre 300 y 500 g de materia fresca de láminas de cada especie. Estas, dispuestas en comederos (1 comedero por especie) al azar a lo ancho del corral, se ofrecieron en 3 sesiones consecutivas de 10 minutos. Entre cada sesión hubo un intervalo de 5 minutos, donde los comederos eran repuestos nuevamente con cada especie.

La preferencia medida como el consumo instantáneo en 10 minutos (CMSI) se estimó como la diferencia entre la cantidad ofrecida y rechazada (expresada en g MS). Con la información de la composición química del material ofrecido y el CMSI se estimó el consumo de nutrientes.

Las pruebas de invierno y verano fueron filmadas, lo que permitió estimar el tiempo efectivo de consumo (TEF) y el porcentaje de visitas (% VIS) que realizó cada animal a cada comedero. A partir de la filmación, se estimó la tasa de consumo (TC) de cada especie como la cantidad consumida dividido el tiempo efectivo de consumo (expresada en g MS/min) y el número de visitas realizadas en cada comedero en relación con el número de visitas totales al conjunto de los comederos (expresada como porcentaje).

4.3. CARACTERIZACIÓN DE LAS ESPECIES Y DE LAS MEZCLAS PREFERIDAS POR LOS ANIMALES

Previo al inicio de cada prueba de preferencia, se colectaron y conservaron muestras de cada especie, que fueron secadas en estufa de aire forzado a 55 °C hasta peso constante y molidas en molino Willey (Thomas Scientific, Swedesboro, Nueva Jersey) con malla de 1 mm. Una vez finalizadas cada una de las pruebas de preferencia, se reprodujeron las proporciones consumidas de cada especie simulando la dieta que compusieron los animales (mezclas simuladas). Las especies individuales y las mezclas simuladas de cada prueba de preferencia fueron almacenadas para su posterior caracterización química y biológica.

4.3.1. Caracterización funcional

Se midieron como caracteres funcionales la materia seca específica rehidratada (MSE) y el área foliar específica (AFE) según Garnier et al. (2001) y Cornelissen et al. (2003). La MSE se estimó por secado de las muestras en estufa a 60 °C durante 48 horas y la AFE con un escáner de escritorio y un programa de análisis digital de imágenes (Leaf area A. P. Askew, University of Sheffield, Reino Unido; Perez-Harguindeguy et al., 2013), de 15 láminas jóvenes, sanas y completamente expandidas de cada especie, previamente saturadas durante al menos 8 horas. Los rasgos foliares permitieron ordenar tres TFP dentro de los materiales colectados (tabla 2).

Tabla 2. Rasgos foliares que describen los TFP de las 4 especies evaluadas en las 3 estaciones.

		Especie			
		NN	PU	AL	SI
MSE, g/kg	Otoño	455 ± 87	256 ± 20	487 ± 36	473 ± 41
	Invierno	300 ± 57	325 ± 52	410 ± 40	400 ± 34
	Verano	410 ± 60	262 ± 24	370 ± 29	400 ± 21
AFE, m ² /kg	Invierno	12,6 ± 4	16,7 ± 3	10,9 ± 1	11,3 ± 3
	Verano	13,0 ± 3	22.0 ± 2	13,2 ± 3	11,9 ± 2

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*. MSE: materia seca específica; AFE: área foliar específica. Resultados descriptivos expresados como media ± desvío estándar.

4.3.2. Caracterización química

Con base en espectroscopia de reflectancia de infrarrojo cercano (NIRS), se analizaron en el laboratorio de USU, Utah (Estados Unidos), proteína bruta (PB), fibra detergente neutro (FDN), fibra detergente ácido (FDA), lignina detergente ácido (LDA), carbohidratos no fibrosos (CNF), almidón y digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DMS).

La distribución y los límites de los espectros de las muestras analizadas estaban representados por la estructura de la población de los espectros obtenidos en la calibración.

4.3.3. Caracterización biológica

En el laboratorio se reprodujeron las proporciones consumidas de cada especie simulando la dieta que compusieron los animales en cada prueba de preferencia para realizar su caracterización biológica (mezclas simuladas).

La caracterización biológica de las especies y mezclas se llevó a cabo en el laboratorio de metabolismo y ecología microbiana de la EEMAC, Paysandú

(Uruguay), utilizando la técnica de producción de gas propuesta por Theodorou et al. (1994), la que permite caracterizar la cinética de fermentación ruminal *in vitro*. Esta técnica se basa en la medición del gas generado por la fermentación de las muestras incubadas a 39 °C en botellas de 125 ml, en un medio de cultivo (Goering y Van Soest, 1970) e inóculo en una relación medio 3:1. Las muestras a incubar fueron pesadas (0,5 g MS) en bolsa de nylon (4 x 5 cm, 45 ± 3 µm de porosidad promedio), posteriormente selladas y colocadas en las botellas de incubación. El líquido ruminal (inóculo) fue colectado de tres novillos hereford previo a la sesión de alimentación de la mañana (700 ± 70 kg de peso corporal) provistos de una cánula ruminal (KEHL® Industria e Comercio LTDA ME, Brasil), pastoreando campo natural. De cada animal se colectó 1 L incluyendo fracción sólida de diferentes lugares del rumen. El líquido ruminal fue transportado al laboratorio en termos precalentados a 39 °C, mezclado en porciones iguales y filtrado con 4 capas de tela de quesería. Todas las manipulaciones se realizaron manteniendo las condiciones de temperatura (39 °C) y bajo flujo continuo de CO₂. Una vez dispensado el medio de cultivo e inóculo en cada botella precalentada y cargada con muestra problema, se sellaron con tapones de goma y precintos de aluminio y se incubaron a 39 °C en baño maría durante 96 h. La presión y el gas resultantes de la fermentación se midieron con transductor de presión conectado a una válvula de tres vías y jeringas graduadas. Las mediciones se realizaron cada una hora durante las primeras 8 horas y posteriormente, en función de la presión generada en la botella de incubación, hasta las 96 horas.

Las especies y las mezclas simuladas fueron incubadas en dos corridas independientes y en cada corrida se incubaron 4 botellas por especie (2 réplicas para la cinética de producción de gas y 2 para la evaluación de los productos finales de la fermentación). Adicionalmente, se utilizaron 3 botellas sin sustrato como blanco. A las 24 horas de iniciada la fermentación, se retiraron las 2 botellas de evaluación de los productos finales, se midió el pH con pHmetro (Orion model 260 A Fisher Scientific), el contenido fue filtrado y se tomaron 5 mL y 10 mL, los cuales se preservaron en freezer a -20 °C con 5 mL de ácido sulfúrico 0,1 N y 0,2 mL de ácido

fosfórico (85 %) para la posterior determinación N-NH₃ y AGV, respectivamente. La concentración de N-NH₃ se llevó a cabo siguiendo la técnica descrita por Weatherburn (1967) y el análisis de AGV mediante la técnica de espectroscopia de resonancia magnética nuclear (RMN) propuesta por Attaelmannan et al. (1999), utilizando un equipo BRUKER Ascend™ 400. El análisis de los espectros para cada ácido se realizó con el programa MestReNova 11.0.3.

4.4. PROCESAMIENTO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El consumo de nutrientes de la mezcla que realizaron los animales se obtuvo en función del CMSI de cada especie y su respectiva composición química; adicionalmente se analizó y comparó el consumo de estos simulando que el mismo valor de CMSI total fuera solo de la especie PU.

Las variables obtenidas en las pruebas de preferencia y en el consumo de nutrientes se analizaron con un modelo mixto, donde se consideran como efectos fijos las estaciones del año en que fueron realizadas las pruebas de preferencia, los tratamientos (especies), las sesiones y las respectivas interacciones simples, y, como efecto aleatorio, el corral (bloque) anidado dentro del experimento,

$$Y_{ijkl} = \mu + E_i + T_j + S_k + B_l(E_i) + (T \cdot E)_{ij} + (T \cdot S)_{jk} + \epsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijkl} = CMSI (consumo de MS instantáneo); TEF (tiempo efectivo de consumo); TC (tasa de consumo); VIS (porcentaje de visitas realizadas en cada comedero); consumo de nutrientes; μ = media; E_i = Estación (i = otoño, invierno, verano); T_j = tratamiento (j = AL, PU, NN, SI); S_k = sesión (k = 1 al 3, si corresponde); B = bloque (l = 1 al 4) y ϵ_{ijkl} = error residual.

Para estimar los parámetros que describen la cinética de producción de gas, los registros de presión fueron convertidos a volumen de gas de acuerdo con la relación entre producción de gas y presión ajustada para las condiciones de medición. Los datos fueron ajustados al modelo general propuesto por Mertens y Ely (1982):

$$PG = B \max (1 - \exp (- C (t - L)))$$

donde PG = producción de gas (mL/gMSinc); B = potencial de PG (mL/gMSinc); C = tasa de PG (h⁻¹) y L = fase Lag (h).

Los parámetros que describen la cinética del modelo de producción de gas se estimaron usando PROC NLIN de SAS (PROC NLIN iterative Marquardt method; Academic Edition, SAS OnDemand for Academics, SAS Institute Inc.).

Los parámetros que caracterizan la cinética de producción de gas *in vitro* y variables de fermentación ruminal se analizaron mediante un modelo mixto, donde se consideran como efectos fijos los tratamientos (especies y mezclas simuladas resultantes de cada prueba de preferencia), la estación y la interacción tratamiento-estación y, como efecto aleatorio, la corrida,

$$Y_{ijk} = \mu + E_i + T_j + C_k + (T \cdot E)_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} = parámetros de la cinética de producción de gas: B, C, L; AGV; pH; N-NH₃; CH₄ + CO₂; μ = media; E_i = estación (i = otoño, invierno, verano); T_j = tratamiento (j = AL, PU, NN, SI, mezcla); C_k = corrida (k = 1 al 2) y ϵ_{ijk} = error residual.

Para todos los casos, se realizaron pruebas de hipótesis para analizar la normalidad de los residuos y se utilizó el test de Tukey considerando que las medias difieren cuando $P < 0,05$. Los datos se presentan como medias de mínimos cuadrados.

Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS Academic Edition SAS OnDemand for Academics, SAS Institute Inc.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. PREFERENCIA Y COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO ANIMAL

El CMSI resultó afectado por la interacción entre estación y especie ($P < 0.0001$). Las especies AL y SI incrementaron el CMSI desde el otoño al verano, mientras que las especies NN y PU no presentaron diferencias entre las estaciones (tabla 3).

Durante el otoño, los animales tuvieron un mayor CMSI de la especie NN (50.2 % del total consumido), intermedios de PU y AL (22,2 y 21,0 %, respectivamente) y los menores de la especie SI (6,5 %), lo que confirma que, si bien NN fue la especie consumida en mayor proporción, los animales también incorporaron el resto de las especies en la dieta. En el invierno, la mezcla fue constituida por 29,9 % de NN, 24,6 % de PU, 20,8 % de AL y 24,7 % de la especie SI. Dicha mezcla presenta proporciones muy similares y equilibradas de cada especie y difiere de la mezcla de otoño (tabla 3). A diferencia del invierno, en el verano se encontró un mayor porcentaje de las especies AL y SI (32,4 y 31,6 %), siendo NN y PU las especies menos consumidas (18,7 y 17,3 %, respectivamente), observándose un cambio en la mezcla generada, donde AL y SI fueron las especies preferidas presentando el 64 % del total de la mezcla consumida (tabla 3).

Tomando el CMSI como criterio de preferencia, no se encontró un único patrón de preferencia. Los animales no mostraron rechazo por ninguna especie en las 3 pruebas realizadas, sino que incorporaron a la dieta proporciones distintas de cada especie en cada estación y generaron 3 mezclas claramente diferentes.

El TEF resultó afectado por la interacción entre estación y especie ($P < 0,001$). En invierno, los animales tuvieron más TEF en la especie NN y en verano lo tuvieron en la especie AL, lo que podría indicar una asociación positiva entre el TEF y el CMSI. Las especies PU y SI mantuvieron valores intermedios en ambas estaciones. El TEF utilizado por los animales disminuyó de invierno a verano en las especies NN, PU y SI (tabla 3).

La TC de los animales resultó afectada por la estación y la especie ($P < 0,01$). En invierno, no hubo diferencias en la TC entre las 4 especies. En verano, la TC fue mayor que en invierno en las especies NN, AL y SI (tabla 3). Se observa que, en verano, cuando la TC fue mayor, las especies AL y SI presentaron mayor CMSI; esto podría indicar que los animales fueron capaces de consumir mayor cantidad en un período de tiempo más corto, lo que resultó en una mayor tasa de consumo.

El porcentaje de visitas a cada comedero (VIS) presentó diferencias significativas entre especies solo para el verano ($P < 0,001$), siendo las especies SI y AL las más visitadas en esta estación. Las razones de por qué en verano las especies NN y PU fueron menos consumidas y visitadas parecen haber sido diferentes. La especie NN fue poco visitada, pero con elevada TC, mientras que la especie PU resultó numéricamente más visitada, pero con menor TC (tabla 3). Posiblemente esto esté asociado a los rasgos funcionales de las especies y a otros factores asociados a señales cognitivas y/o intrínsecas de las especies en interacción con el ambiente ecológico no estudiadas en las pruebas de cafetería en estos experimentos.

Tabla 3. Consumo y comportamiento alimentario de los animales en las pruebas de preferencia.

		Especie				EE	<i>P</i> valor				
		NN	PU	AL	SI		Est	Esp	Ses	Est x Esp	Esp x Ses
CMSI, g	Otoño	118,0 ^a	52,2 ^b	49,4 ^{Bb}	15,3 ^{Bc}	13,8	0,09	<0,001	0,46	<0,0001	0,49
	Invierno	113,2 ^a	93,3 ^{ab}	78,6 ^{ABb}	93,5 ^{Aab}						
	Verano	69,0 ^b	63,8 ^b	119,1 ^{Aa}	116,3 ^{Aa}						
TEF, min	Invierno	3,2 ^{Aa}	3,0 ^{Aab}	2,1 ^b	2,7 ^{Aab}	0,3	0,003	0,75	0,05	<0,001	0,76
	Verano	0,5 ^{Bb}	1,4 ^{Bab}	1,8 ^a	1,5 ^{Bab}						
TC, g MS/min	Invierno	37,0 ^B	30,2	33,1 ^B	34,1 ^B	8,4	<0,001	0,01	0,72	0,09	0,45
	Verano	93,7 ^{Aa}	49,4 ^b	70,4 ^{Aab}	89,7 ^{Aa}						
VIS, %	Invierno	22,8	22,9	24,4	29,7	0,03	0,78	<0,001	0,98	0,08	0,14
	Verano	15,8 ^b	20,8 ^b	30,5 ^a	32,4 ^a						

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*. EE: error estándar; Est: estación; Esp: especie; Ses: sesión. CMSI: consumo de materia seca durante 10 min; TEF: tiempo efectivo de consumo; TC: tasa de consumo; VIS: número de visitas al comedero/número de visitas totales. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) y columna (A, B, C) difieren con un $P < 0,05$.

La hipótesis central postulada en este experimento de que los tipos funcionales A serían mayoritariamente preferidos sobre los tipos funcionales C y D no se cumplió y varió con la estación del año. Se esperaba una preferencia hacia la especie PU por pertenecer al TFP A y un menor consumo o rechazo de la especie AL por pertenecer esta última al TFP D y ser de inferior calidad. No obstante, en ninguna de las estaciones PU fue la especie preferida. Esto podría estar indicando que otros factores, tales como tipo de prueba, contenido de nutrientes y energía y variación en los rasgos funcionales estarían influyendo en las decisiones de consumo. Del mismo modo, Lecloux et al. (2009) encontraron que el raigrás y el dactylis, especies calificadas como buen forraje, comparables con el TFP A, y que constituyen gran parte de las praderas sembradas, resultaron en el ensayo menos preferidas que otras consideradas como gramíneas de bajo valor forrajero.

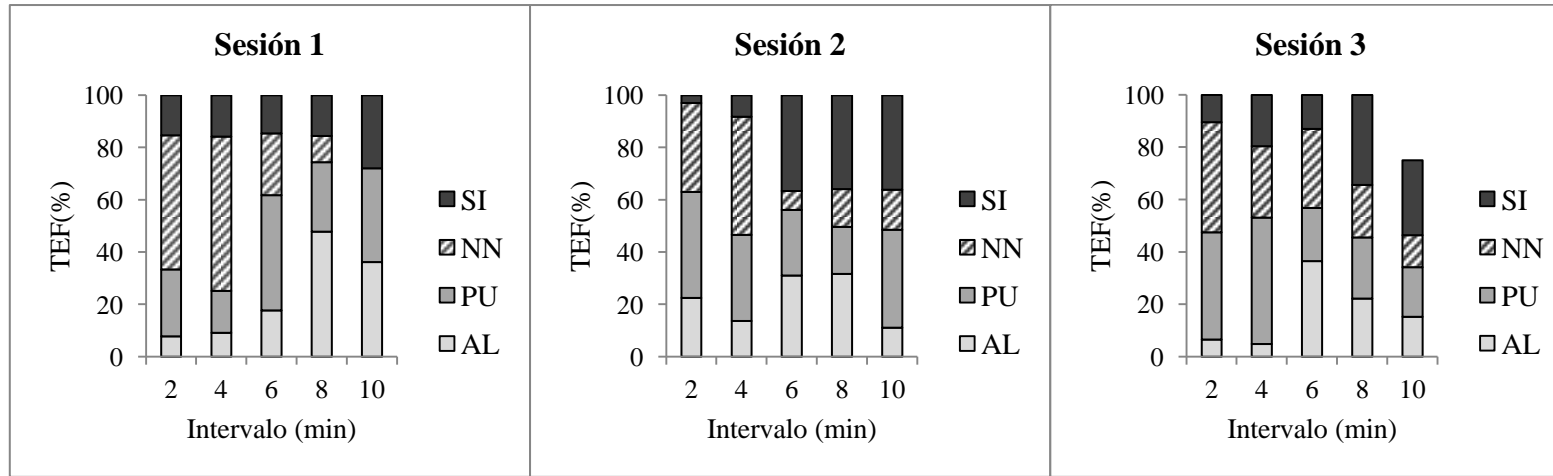
Las pruebas de preferencia por especies de duración de 10 minutos han sido documentadas como buen indicador del valor que los animales dan a las especies (Ginane et al., 2002). Sin embargo, han sido reportadas pruebas de cafetería que varían entre 4 y 14 horas y entre 4 y 10 días (Alonso-Díaz et al., 2008, Catanese et al., 2009). Asimismo, el tiempo de exposición a los alimentos que implica mayor o menor disponibilidad de recursos ha sido considerado como un criterio de decisión del tipo y la duración de la prueba (Meier et al., 2012). Las preferencias parciales observadas en este estudio podrían ser el resultado del placer asociado al cambio de especies, que puede considerarse un proceso hedónico (Provenza y Balph, 1990). Algunos autores sostienen que la tasa de consumo instantánea no es un buen predictor del consumo energético a largo plazo y que el animal puede maximizar el consumo de energía diariamente en lugar de instantáneamente (De Vries y Dalebout, 1994). El consumo de energía, la composición química y/o biológica de las especies y/o de la mezcla generada podrían estar asociadas también a la preferencia observada en las estaciones.

Según la bibliografía, la especie PU pertenece al TFP A por presentar valores de MSE inferiores a 300 mg/g y un contenido de AFE cercano a 26 m²/kg (Durante et al., 2012). Sin embargo, en nuestro trabajo encontramos que la MSE de PU varía

entre estaciones presentando valores superiores a 300 mg/g en invierno. El AFE en verano fue 22 m²/kg, valor que, según Durante et al. (2012), posiciona a las especies en el TFP B, y en invierno presentó valores de 16,7 m²/kg, similares a los que contienen las especies pertenecientes a los TFP C y D (tabla 2). Dichos cambios de atributos foliares con la estación del año podrían resultar de una adaptación de la especie a cambios ambientales, siendo coincidente con lo reportado bajo pastoreo por Caram (2019).

La filmación de la conducta alimentaria permitió cuantificar la secuencia de consumo de las especies cada 2 minutos dentro de cada sesión. Los animales comenzaron cada evento de consumo con la especie preferida en cada estación (a modo de ejemplo, se describen los TEF del experimento de invierno, gráfica 1). Es así que la especie NN en invierno fue la primera a la que el animal se aproximó. En verano, los animales iniciaron las sesiones con el consumo de las especies AL y SI. Se podría decir que el animal reconoce al comienzo del evento la especie que le genera preferencia y que será la más consumida en cada prueba. A lo largo de las sesiones, se observó que el animal combina diferentes especies, con variaciones en las proporciones de tiempo dedicadas a cada una.

Gráfica 1. Tiempo efectivo de consumo (TEF, %) de las especies durante el experimento de invierno.



NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*.

Por otro lado, Caram (2019) confirma que la selectividad (preferencia corregida por limitantes ambientales) y, por lo tanto, la probabilidad de pastoreo está asociada a la estación del año y a características tanto de la pastura como nutricionales y ambientales. Esto se refleja en una utilización variable de las especies a lo largo del año; en algunas estaciones los animales seleccionan ciertas especies, mientras que en otras estaciones el pastoreo se incrementa sobre otras, logrando un balance entre especies, lo que determina que no dominen aquellas de menor valor forrajero por su mayor utilización en alguna estación del año (Caram, 2019). Del mismo modo, en nuestro trabajo, AL y SI, caracterizadas por Rosengurt (1979) como especies duras, fueron las preferidas por sobre especies tiernas-finas como NN y PU durante el verano.

5.2. COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS ESPECIES

La especie PU fue la que presentó los mayores niveles de PB en todas las estaciones, presentando un contenido mayor a 10 %, lo cual coincide con lo reportado por Cantet (2008) y Rossi (2013) para la especie *Paspalum dilatatum*. Por otro lado, la especie AL fue la que presentó los menores valores de PB, cercanos a 6 %, mientras que las especies NN y SI presentaron valores de PB intermedios, siendo mayores a 10 % en el verano. Los mayores contenidos de fibra (FDN, FDA y LDA) los presentó la especie AL tanto en otoño como en invierno, mientras que NN los presentó en verano. La especie AL tuvo el mayor contenido de CNF en todas las estaciones, siendo siempre mayor a 10 %. Las otras especies presentaron valores menores a 10 %, con excepción de la estación de verano, cuando presentaron valores mayores o iguales a 10 %. Dentro de los CNF, es interesante cuantificar tanto el almidón como otros carbohidratos que se almacenan según la fisiología de la planta. Sin embargo, en estos experimentos solo se determinó almidón. La especie que presentó mayor contenido de almidón en todas las estaciones fue NN, seguido por SI; las especies PU y AL fueron las que presentaron los menores contenidos, destacándose que, en verano, la especie PU tiene un contenido similar de almidón que la especie SI. La DMS fue superior en la especie PU, mientras que la especie AL presentó los menores valores de DMS en todas las estaciones y las especies NN y SI presentaron valores

intermedios. La concentración de nutrientes y la DMS de la mezcla presentaron valores intermedios en las tres estaciones para todos los componentes evaluados (tabla 4).

Tabla 4. Composición química en base seca (%) de las gramíneas y mezclas evaluadas.

		Especie				Mezcla
		NN	PU	AL	SI	
PB, %	Otoño	7,8	10,8	5,6	8,0	8,0
	Invierno	12,6	14,1	6,2	10,3	11,1
	Verano	4,8	10,8	6,6	6,8	7,0
FDN, %	Otoño	68,8	63,0	73,4	69,6	68,5
	Invierno	63,6	58,2	73,6	64,7	64,6
	Verano	76,3	66,2	72,2	72,6	72,1
FDA, %	Otoño	40,2	38,5	42,3	35,6	45,3
	Invierno	35,8	31,5	43,5	33,6	40,7
	Verano	43,6	37,6	40,0	37,0	44,2
LDA, %	Otoño	5,3	5,0	6,6	6,1	5,6
	Invierno	4,9	5,1	7,3	5,2	5,5
	Verano	6,2	5,3	5,6	5,7	5,7
EE, %	Otoño	2,7	2,2	2,2	2,4	2,1
	Invierno	1,8	2,3	1,6	2,4	2,0
	Verano	2,5	2,5	2,4	2,5	2,5
CNF, %	Otoño	8,4	12,1	10,4	9,7	9,7
	Invierno	10,2	13,2	13,9	13,8	12,6
	Verano	5,7	8,9	10,5	9,0	8,9
Almidón, %	Otoño	3,2	1,4	0,7	2,2	2,2
	Invierno	2,3	0,8	0,8	1,9	1,5
	Verano	3,3	2,1	1,0	2,3	2,1
DMS, %	Otoño	66,4	72,5	54,7	59,1	64,8
	Invierno	70,2	76,8	53,2	67,0	67,5
	Verano	57,9	69,4	58,3	58,9	60,3

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*. Mezcla: mezclas de la dieta que compusieron los animales en cada prueba. PB: proteína bruta; FDN: fibra detergente neutro; LDA: lignina detergente ácido; EE: extracto etéreo; CNF: carbohidratos no fibrosos; DMS: digestibilidad de la materia seca *in vitro*. Resultados descriptivos expresados en base seca.

Estas especies que integran el CN están en línea con lo reportado en Uruguay y la región en lo que se refiere a la composición química mostrando concentraciones de PB de entre 6 y 13 %, concentraciones de fibra con variaciones de 50-60 % y una digestibilidad muy variable, presentando valores de 55 y 70 % (Montossi et al., 2000, Risso et al., 2005, Iacopini y Brizuela, 2009, Clariget, 2014, Rossetto, 2015, Carrasco y Juárez, 2022).

De acuerdo a la hipótesis, se esperaba que la especie PU, con mayores niveles de proteína y digestibilidad y menores de fibra y lignina fuera la preferida por los animales. Sin embargo, no se encontraron asociaciones que permitan vincular la preferencia de las especies con la composición química evaluada en las tres estaciones.

Las especies de gramíneas pueden clasificarse en tres grupos, basándose en los carbohidratos de reservas en los tejidos vegetativos según acumulen fructanos, almidón o sucrosa (Ojima y Isawa, 1967, Smouter y Simpson, 1989). Las plantas de metabolismo C3, en general, son acumuladoras de fructanos, a excepción del género *Stipa* que acumula también sucrosa, mientras que las plantas de metabolismo C4 acumulan principalmente almidón (Miyake, 2016). En nuestro trabajo, la especie NN (única C3) fue la que tuvo mayores contenidos de almidón en las 3 estaciones evaluadas. Posiblemente, en la cuantificación del almidón se hayan incluido otras fracciones de carbohidratos del contenido celular que no son exclusivamente este polisacárido.

Algunas relaciones entre la preferencia y la caracterización química de las especies se reportan en la bibliografía. Horadagoda et al. (2009) determinaron la relación entre características químicas y físicas de los forrajes pastoreados por vacas lecheras y su preferencia a través de un análisis de regresión múltiple y encontraron que la

preferencia se relaciona positivamente con la concentración de carbohidratos solubles en agua y negativamente con el nitrato-N, y, en menor medida, con el contenido de FDN.

La fibra digestible se asoció con la preferencia y tasa de consumo de árboles forrajeros nativos medidos en pruebas de cafetería con cabras (Alonso-Díaz et al., 2008). En el estudio de Lecloux et al. (2009), se compararon la palatabilidad de especies nativas y su relación con las propiedades estructurales, químicas y funcionales de la hoja, y encontraron que la digestibilidad, el contenido de nitrógeno y la superficie específica de la hoja fueron las variables que más influyeron en la elección de los animales, siendo la digestibilidad la que mejor explica la preferencia ($P < 0,02$). Cabe destacar que los estudios mencionados anteriormente se realizaron con especies que presentan una composición química muy distinta entre ellas, a diferencia de nuestro experimento que como, ya fue discutido, no muestra grandes diferencias en cuanto a la composición química.

El trabajo de Caram (2019) muestra que los atributos de los TFP varían con las estaciones y la intensidad de pastoreo; entonces, una misma especie puede pertenecer a más de un TFP según la estación, reflejando en el animal una utilización variable de especies a lo largo del año. En este sentido, en nuestro trabajo la mezcla generada podría indicar que los animales tienen la capacidad de adaptarse y ajustar su consumo y preferencia en función de las características de las especies en diferentes momentos del año. Aunque no se encontró un patrón de preferencia consistente basado en la composición química de las especies evaluadas, es posible que los animales estén utilizando estrategias para maximizar su ingesta de nutrientes en función de la estacionalidad de las plantas.

5.3. CONSUMO DE NUTRIENTES

El consumo de los diferentes nutrientes presentó diferencias significativas entre las especies estudiadas a lo largo de las tres estaciones evaluadas ($P < 0,0001$). Estas variaciones pueden atribuirse tanto a las diferencias en el CMSI como a las variaciones en la composición química de las especies durante las distintas estaciones

del año.

Durante el otoño, el consumo de PB fue mayor al preferir la especie NN y menor al consumir la especie SI. En invierno, el mayor consumo de PB se observó al preferir las especies NN y PU y el menor consumo de PB se observó al consumir la especie AL, mientras que, en verano, el consumo de PB fue mayor al consumir las especies SI, AL y PU. En cuanto a la fibra, tanto la FDN como la FDA presentaron mayores consumos en otoño cuando los animales consumieron la especie NN, y los menores consumos al optar por la especie SI. Sin embargo, en verano, los mayores consumos de FDN se obtuvieron al optar por las especies AL y SI. El consumo de CNF fue mayor al preferir NN en otoño, mientras que, en verano, las especies SI y AL se destacaron por los mayores consumos de esta fracción. Respecto al almidón, se observó que la especie NN tuvo el mayor consumo en las tres estaciones y en verano se destaca la especie SI siendo similar al consumo de almidón cuando el animal consumió la especie NN (tabla 5).

Tabla 5. Consumo de nutrientes de las gramíneas evaluadas en las pruebas de preferencia.

		Especie				<i>P</i> valor			
		NN	PU	AL	SI	EE	Est	Esp	Est x Esp
Consumo, g									
MSI	Otoño	118,0 ^a	52,2 ^b	49,4 ^{Bb}	15,3 ^{Bc}	13,8	0,09	<0,001	<0,0001
	Invierno	113,2 ^a	93,3 ^{ab}	78,6 ^{ABb}	93,5 ^{Aab}				
	Verano	69,0 ^b	63,8 ^b	119,1 ^{Aa}	116,3 ^{Aa}				
PB	Otoño	9,2 ^{ABa}	5,6 ^{Bb}	2,8 ^{bc}	1,2 ^{Bc}	1,3	0,01	<0,0001	<0,0001
	Invierno	14,3 ^{Aa}	13,2 ^{Aa}	4,9 ^c	9,7 ^{Ab}				
	Verano	3,3 ^{Bb}	6,9 ^{Ba}	7,9 ^a	7,9 ^{Aa}				
FDN	Otoño	81,2 ^a	32,8 ^b	36,2 ^{Bb}	10,6 ^{Bc}	9,5	0,09	<0,0001	<0,0001
	Invierno	72,1	54,3	57,8 ^{AB}	60,5 ^A				
	Verano	52,6 ^b	42,2 ^b	86,0 ^{Aa}	84,4 ^{Aa}				

FDA	Otoño	47,5 ^a	20,1 ^b	20,9 ^{Bb}	5,4 ^{Bc}	5,4	0,13	<0,0001	<0,0001
	Invierno	44,9 ^a	29,4 ^b	34,2 ^{ABb}	31,4 ^{Ab}				
	Verano	30,0 ^b	24,0 ^b	47,6 ^{Aa}	43,0 ^{Aa}				
LDA	Otoño	6,3 ^b	2,6 ^c	3,3 ^c	9,2 ^{Aa}	0,8	0,10	<0,001	<0,0001
	Invierno	5,5	4,8	5,7	4,8 ^B				
	Verano	4,3 ^b	3,4 ^b	6,7 ^a	6,7 ^{Ba}				
EE	Otoño	3,1 ^b	1,2 ^c	1,1 ^{Bc}	3,6 ^{Aa}	0,3	0,11	0,001	<0,0001
	Invierno	2,1 ^a	2,1 ^a	1,3 ^{Bb}	2,2 ^{Ba}				
	Verano	1,8 ^b	1,6 ^b	2,8 ^{Aa}	2,8 ^{Ba}				
CNF	Otoño	9,9 ^a	6,3 ^b	5,2 ^b	1,5 ^{Bc}	1,6	0,03	0,26	<0,0001
	Invierno	11,5	12,3	10,9	12,9 ^A				
	Verano	4,0 ^b	5,7 ^b	12,5 ^a	10,5 ^{Aa}				
Almidón	Otoño	3,8 ^{Aa}	0,7 ^b	0,4 ^b	0,3 ^{Bb}	0,3	0,11	<0,0001	<0,0001
	Invierno	2,5 ^{Ba}	0,7 ^c	0,7 ^c	1,7 ^{Ab}				
	Verano	2,3 ^{Ba}	1,4 ^b	1,2 ^b	2,7 ^{Aa}				
MSD	Otoño	78,2 ^{Aa}	37,8 ^{Bb}	27,0 ^{Bb}	9,0 ^{Bb}	7,1	<0,0001	<0,001	<0,0001
	Invierno	79,4 ^{Aa}	71,6 ^{Aab}	41,8 ^{ABc}	62,7 ^{Abc}				
	Verano	39,9 ^B	44,2 ^B	69,4 ^A	68,5 ^A				

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*. EE: error estándar; Est: estación; Esp: especie; MSI: materia seca instantánea, PB proteína bruta; FDN: fibra detergente neutro; FDA: fibra detergente ácido; LDA: lignina detergente ácido; EE: extracto etéreo; CNF: carbohidratos no fibrosos; MSD: materia seca digestible *in vitro*. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) difieren con un $P < 0,05$.

Con respecto a la mezcla que construyeron los animales a través del consumo de las diferentes especies, la estación del año fue el único efecto que resultó significativo ($P < 0,05$) tanto para CMSI como para todos los nutrientes (tabla 6).

El CMSI de la mezcla fue menor en otoño que en invierno y verano y el consumo de nutrientes y de MSD, en general, acompañó el comportamiento de la cantidad de

materia ingerida. El consumo de PB de la mezcla fue mayor en invierno, dado el aporte de PB realizado por las especies NN y PU en dicha estación; el consumo de CNF de la mezcla también fue mayor en invierno debido a que todas las especies presentaron contenidos similares y elevados de esta fracción. El consumo de almidón de la mezcla registró los valores más altos en verano, dado probablemente por los mayores CMSI de las especies AL y SI y por la concentración de almidón de la especie SI en esta estación (tabla 4).

Tabla 6. Consumo de materia seca y de nutrientes de la mezcla construida por los animales.

		Mezcla	EE	<i>P valor</i>		
				Est	Ses	Est x ses
Consumo, g						
MSI	Otoño	235 ^b	30,9	0,003	0,74	0,98
	Invierno	379 ^a				
	Verano	368 ^a				
PB	Otoño	18,9 ^b	3,17	<0,001	0,67	0,98
	Invierno	42,0 ^a				
	Verano	25,9 ^b				
FDN	Otoño	161 ^b	20,5	0,003	0,76	0,98
	Invierno	245 ^a				
	Verano	265 ^a				
FDA	Otoño	94 ^b	11,6	0,008	0,77	0,98
	Invierno	140 ^a				
	Verano	145 ^a				
LDA	Otoño	13 ^b	1,74	0,005	0,77	0,98
	Invierno	21 ^a				
	Verano	21 ^a				
EE	Otoño	5,7 ^b	0,67	0,007	0,75	0,99
	Invierno	7,7 ^{ab}				
	Verano	9,0 ^a				

CNF	Otoño	23 ^b	3,9	<0,001	0,62	0,97
	Invierno	48 ^a				
	Verano	33 ^b				
Almidón	Otoño	5,2 ^b	0,5	0,015	0,93	0,98
	Invierno	6,0 ^{ab}				
	Verano	8,0 ^a				
MSD	Otoño	153 ^b	20,4	0,002	0,73	0,98
	Invierno	256 ^a				
	Verano	222 ^a				

EE: error estándar; Est: etación; Ses: sesión; MSI: materia seca instantánea; PB: proteína bruta; FDN: fibra detergente neutro; FDA: fibra detergente ácido; LDA: lignina detergente ácido; EE: extracto etéreo; CNF: carbohidratos no fibrosos; MSD: materia seca digestible *in vitro*. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) difieren con un $P < 0,05$.

Al analizar el consumo de nutrientes de la mezcla construida por los animales en comparación con un consumo donde los animales hubieran preferido únicamente la especie PU, es interesante destacar el nivel de nutrientes que el animal efectivamente cosecha al realizar la mezcla (tabla 7). En términos generales, los animales construyeron una mezcla con 27 % menos de PB y 15 % menos de MSD ($P < 0,001$), resultados que no están en línea con lo reportado por Lecloux et al. (2009), el cual reporta que la digestibilidad de las hojas fue la variable que mejor explicó la preferencia ($P < 0,02$), ni con Rossetto (2015), que encontró una relación positiva entre la tasa de producción de gas y la digestibilidad de la fibra detergente neutro. Interesantemente, la mezcla preferida por los animales contiene 10 % más de FDN y entre 10 y 50 % más de almidón ($P < 0,001$). La cantidad de almidón ingerido en la mezcla puede estar asociado a la disponibilidad de energía ruminal así como a la relación nitrógeno:almidón ingerido, puede dar cuenta de mejores condiciones ruminales que se generan al consumir especies y/o combinaciones de especies. En este sentido, la relación nitrógeno:almidón de la mezcla estuvo en un rango de 0,5-1, mientras que, en la dieta hipotética 100 % PU, la relación entre estos nutrientes estaría en un rango de 1-3. Esto permitiría hipotetizar que el animal estaría

prefiriendo una mejor relación entre las fuentes de nitrógeno y las fuentes de energía, en este caso el almidón.

Tabla 7. Consumo de nutrientes de la mezcla y consumo de nutrientes de una dieta 100 % PU.

		Mezcla	PU	EE	<i>P valor</i>		
					Est	Esp	Est x Esp
Consumo, g							
MSI	Otoño	234,8 ^B	234,8 ^B	30,9	<0,0001	1,000	1,000
	Invierno	378,7 ^A	378,7 ^A				
	Verano	368,1 ^A	368,1 ^A				
PB	Otoño	18,9 ^B	25,4 ^C	3,64	<0,0001	<0,0001	0,436
	Invierno	42,0 ^{Ab}	53,4 ^{Aa}				
	Verano	25,9 ^{Bb}	40,0 ^{Ba}				
FDN	Otoño	160,9 ^B	147,9 ^B	19,6	<0,0001	0,172	0,944
	Invierno	244,7 ^A	220,4 ^A				
	Verano	265,2 ^A	243,7 ^A				
FDA	Otoño	93,9 ^B	90,4 ^B	11,0	<0,0001	0,210	0,642
	Invierno	139,9 ^A	119,3 ^A				
	Verano	144,6 ^A	138,4 ^A				
LDA	Otoño	13,1 ^B	11,7 ^B	1,66	<0,0001	0,231	1,00
	Invierno	20,9 ^A	19,3 ^A				
	Verano	20,9 ^A	19,5 ^A				
EE	Otoño	5,7 ^B	5,1 ^B	0,69	<0,0001	0,697	0,431
	Invierno	7,7 ^{AB}	8,7 ^A				
	Verano	9,0 ^A	9,2 ^A				
CNF	Otoño	22,9 ^B	28,4 ^B	3,90	<0,0001	0,277	0,666
	Invierno	47,6 ^A	50,0 ^A				
	Verano	32,6 ^B	32,8 ^B				
Almidón	Otoño	5,2 ^{Ba}	3,3 ^{Bb}	0,45	<0,0001	0,0002	0,007

	Invierno	6,0 ^{Ba}	3,0 ^{Bb}				
	Verano	8,0 ^A	7,7 ^A				
MSD	Otoño	152,6 ^B	170,2 ^B	21,8	<0,0001	0,056	0,866
	Invierno	255,6 ^A	290,8 ^A				
	Verano	222,1 ^A	255,4 ^A				

PU: *Paspalum urvillei*; EE: error estándar; Est: estación; Esp: especie; PB: proteína bruta; FDN: fibra detergente neutro; FDA: fibra detergente ácido; LDA: lignina detergente ácido; EE: extracto etéreo; CNF: carbohidratos no fibrosos; MSD: materia seca digestible *in vitro*. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) y columna (A, B, C) difieren con un $P < 0,05$.

5.4. CARACTERIZACIÓN DE LA FERMENTACIÓN RUMINAL *IN VITRO*

Los parámetros que caracterizan la cinética de producción de gas se presentan en la tabla 8. El potencial de producción de gas fue afectado por la estación del año, siendo superior ($P < 0,05$) en otoño que en invierno y verano (309,8; 231,2 y 287 mL/gMSinc, respectivamente). La tasa de producción de gas fue afectada por la estación y la especie. En invierno, la tasa de producción de gas fue mayor que en otoño y verano (0,024; 0,013 y 0,019 h⁻¹, respectivamente). Las especies SI, NN y AL presentaron similares tasas (0,018; 0,016 y 0,014 h⁻¹, respectivamente), mientras que la especie PU y la mezcla se diferenciaron de las anteriores al presentar significativamente mayores tasas (0,024 y 0,021 h⁻¹, respectivamente). La fase Lag resultó afectada por la interacción entre estación y especie ($P 0,039$), siendo la especie AL la que presentó mayor Lag en otoño comparado con las de invierno y verano (4,6 vs. 1,3 y 1,6 h); sin embargo, la especie NN presentó su menor tiempo de inicio de la fermentación en verano. Por otro lado, en otoño, la especie AL fue la que presentó valores superiores, diferenciándose de PU y de la mezcla, mientras que, en invierno, la especie NN fue la que presentó mayor fase Lag (tabla 8).

La especie PU presentó características de fermentabilidad (altos valores de potencial de producción gas, mayor C y menor Lag) que están en concordancia con la disponibilidad de nutrientes (mayor concentración de PB, menores concentraciones de componentes fibrosos y mayor digestibilidad) para su utilización.

La mezcla presentó mejores características de fermentabilidad que las especies individuales. En general, tanto el potencial como la tasa de producción de gas fueron numéricamente superiores al promedio de cada especie, mientras que la fase Lag fue menor, lo que refuerza la idea de que con esta mezcla los animales lograron una mayor cantidad y/o más rápida disponibilidad de sustrato fermentable para los microorganismos ruminales.

Tabla 8. Parámetros de la cinética de producción de gas *in vitro* de las especies evaluadas y las mezclas simuladas.

		Especie					<i>P</i> valor			
		NN	PU	AL	SI	Mezcla	EE	Est	Esp	Est x Esp
B, mL/gMSinc	Otoño	297,7	319,0	270,9	320,5	340,8	46,4	0,046	0,395	0,901
	Invierno	197,3	215,4	240,2	245,3	258,0				
	Verano	247,3	269,4	258,4	378,2	286,8				
C, h ⁻¹	Otoño	0,013	0,018	0,011	0,011	0,016	0,005	0,001	0,017	0,211
	Invierno	0,021	0,034	0,012	0,028	0,025				
	Verano	0,017	0,023	0,020	0,015	0,023				
L, h	Otoño	2,8 ^{Aab}	1,8 ^b	4,6 ^{Aa}	2,9 ^{ab}	1,7 ^b	0,976	0,006	0,070	0,039
	Invierno	3,1 ^{Aa}	1,5 ^b	1,3 ^{Bb}	1,7 ^b	1,8 ^b				
	Verano	1,7 ^B	1,8	1,6 ^B	1,9	1,0				

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*; Mezcla: mezclas simuladas de la dieta que compusieron los animales en cada prueba; EE: error estándar; Est: estación; Esp: especie; B: potencial de producción de gas; C: tasa de producción de gas; L: fase Lag. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) y columna (A, B, C) difieren con un $P < 0,05$.

Rossetto (2015), en un estudio donde evaluó la composición química y la cinética de producción de gas *in vitro* de hojas de especies forrajeras del bioma Pampa en el sur de Brasil, encontró para el género *Paspalum* valores de potencial menores a los que se presentan en este trabajo, entre 96 y 124 ml/gMOinc, y una tasa similar, con valores entre 0,036 y 0,040 h⁻¹.

La producción total de ácidos grasos volátiles de la mezcla en comparación con la producción total de las especies por separado, para todas las estaciones, fueron numéricamente mayores (194,3 vs. 129,6 mmol/L para la mezcla y el promedio de las especies, respectivamente). Las proporciones molares de ácido propiónico (C3) y la relación C2:C3 fueron afectadas significativamente por la interacción estación-especie (P <0,05). En invierno, la especie NN presentó la menor proporción de C3, mientras que la especie SI presentó la mayor proporción, lo cual podría estar explicado por las concentraciones de almidón y de fibras en ambas especies. La relación C2:C3 para la especie NN respondería a los cambios en las proporciones de C3, mientras que, en la especie AL, respondería a los cambios en las proporciones tanto de C3 como de C4. Es de destacar la estabilidad de esta relación (3,8), así como de los ácidos grasos volátiles individuales, que resultaron de la fermentación de la mezcla (tabla 9).

Por otro lado, y en general, los valores de pH (6,9-7,0 ± 0,07) y las concentraciones de N-NH₃ (87,9-93,0 ± 4,94 mg/L) para las especies y/o mezclas estuvieron dentro de los rangos normales para el mantenimiento y crecimiento de las poblaciones microbianas que sustentan la fermentación (Mehrez y Ørskov, 1977, Van Soest, 1994).

Tabla 9. Proporciones de acético, propiónico y butírico medidas a las 24 horas de incubación *in vitro* de las especies evaluadas y las mezclas simuladas.

		Especie				Mezcla	EE	P valor		
		NN	PU	AL	SI			Est	Esp	Est x Esp
Acético, %	Otoño	71,5	74,1	76,2	74,7	71,2	0,01	0,628	<0,001	0,070
	Invierno	77,3	72,5	75,7	70,3	71,0				
	Verano	73,6	70,9	73,5	74,6	71,6				
Propiónico, %	Otoño	21,1 ^{Aa}	19,3 ^{ab}	16,5 ^b	18,3 ^{Bab}	18,7 ^{ab}	0,01	0,639	0,012	0,048
	Invierno	16,0 ^{Bc}	21,6 ^a	16,8 ^c	21,5 ^{Aab}	18,9 ^{bc}				
	Verano	19,5 ^A	21,3	19,0	18,5 ^B	18,5				
Butírico, %	Otoño	7,6	6,9	7,3	7,0	10,1	0,01	0,885	<0,001	0,056
	Invierno	7,0	7,0	7,5	7,9	10,0				
	Verano	7,0	8,1	7,2	7,0	10,0				
C2:C3	Otoño	3,4 ^{Bb}	3,9 ^b	4,6 ^{Aa}	4,1 ^{ab}	3,8 ^b	0,21	0,537	0,017	0,043
	Invierno	4,9 ^{Aa}	3,3 ^b	4,5 ^{Aba}	3,2 ^b	3,8 ^b				
	Verano	3,8 ^B	3,3	3,9 ^B	4,1	3,9				

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicu*; Mezcla: mezclas simuladas de la dieta que compusieron los animales en cada prueba; EE: error estándar; Est: estación; Esp: especie; AGVT: ácidos grasos volátiles totales; C2:C3: relación de ácido acético y propiónico; N-NH3: amoníaco. (-) no determinado. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) y columna (A, B) difieren con un $P < 0,05$.

6. CONSIDERACIONES FINALES

En este estudio se contribuyó al conocimiento del valor que le dan los animales a especies que integran el campo natural pertenecientes a tres TFP de gramíneas representativas de Campos de bioma Pampa. Se cuantificó la preferencia, el comportamiento alimentario y la valoración del aporte de nutrientes de estas especies y de la mezcla construida por los animales en las pruebas de preferencia.

La hipótesis central de que los tipos funcionales A serían siempre preferidos sobre los tipos funcionales C y D no se confirmó. Se esperaba una preferencia en todas las estaciones hacia PU y un menor consumo o rechazo de AL por pertenecer al TFP D, especie con inferior calidad nutricional. Sin embargo, las especies preferidas fueron NN, SI y AL en las distintas estaciones, mientras que PU en ninguna de las estaciones fue la especie preferida. Los animales no presentaron un único patrón de preferencia a lo largo de las estaciones, ya que compusieron una mezcla integrada por las diferentes especies ofrecida.

Si bien el consumo de cada especie que compuso la mezcla se relacionó con el comportamiento alimentario y con algunos indicadores de fermentabilidad, no se vinculó a los rasgos típicos de contenido de nitrógeno, componentes fibrosos y/o digestibilidad de las especies estudiadas. La preferencia no se pudo vincular con los atributos foliares que definen los grupos funcionales de las especies ofrecidas. Se encontró variación en los atributos foliares de una misma especie entre estaciones. Estos cambios podrían explicarse como adaptaciones de las especies a cambios ambientales y/o cambios en las proporciones y características de las paredes y contenidos celulares conforme cambia la estación del año y la especie considerada.

Resulta importante destacar el aspecto innovador de este trabajo, ya que aporta información sobre la preferencia de especies forrajeras nativas vinculadas al valor nutricional integrando el carácter dinámico de la utilización de los nutrientes. Esta aproximación debería vincularse y ser tomada en cuenta en los modelos de gestión del campo natural, teniendo en cuenta la posibilidad de generar un pastizal con diversidad funcional, es decir, con presencia de especies de todos los tipos

funcionales.

Este estudio permitió explorar cómo el animal compone su consumo de corto plazo cuando se ofrecen especies individuales sin restricciones, poniendo en juego diferentes mecanismos que interpretan señales de tipo cognitivas, afectivas y periféricas que deberían ser incorporados en futuras investigaciones.

7. BIBLIOGRAFÍA

Allen VG, Batello C, Berretta E, Hodgson J, Kothmann M, Li X, McIvor J, Milne J, Morris C, Peeters A. 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science* 66, 2.

Alonso-Díaz M, Torres-Acosta J, Sandoval-Castro C, Hoste H, Aguilar-Caballero A, Capetillo-Leal C. 2009. Sheep preference for different tanniniferous tree fodders and its relationship with in vitro gas production and digestibility. *Animal Feed Science and Technology* 151, 75-85.

Alonso-Díaz M, Torres-Acosta J, Sandoval-Castro C, Hoste H, Aguilar-Caballero A, Capetillo-Leal C. 2008. Is goats' preference of forage trees affected by their tannin or fiber content when offered in cafeteria experiments? *Animal Feed Science and Technology* 141, 36-48.

Attaelmannan M, Dahl A, Reid R. 1999. Analysis of volatile fatty acids in rumen fluid by proton NMR spectroscopy. *Canadian Journal of Animal Science* 79, 401-404.

Berretta EJ, Risso D, Montossi F, Pigurina G. 2000. Campos in Uruguay. En: Lemaire G, Hodgson J, de Moraes A, Nabinger C, Carvalho PCF. (Eds.). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Wallingford, CT: CABI. 377-394.

Cantet JM. 2008. Potencial metanogénico y eficiencia de digestión de forrajeras megatérmicas utilizadas en la alimentación para rumiantes. Tesis presentada para optar al título de doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires 145 p.

Caram N. 2019. Patrón de defoliación de comunidades de campo natural bajo dos ofertas de forraje. Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias, Facultad de Agronomía, Universidad de la República 219 p.

Caram N, Casalás F, Soca P, Anfuso V, García-Favre J, Wallau M, Zanoniani R, Cadenazzi M, Boggiano P. 2021. Configuration of daily grazing and searching of growing beef cattle in grassland: observational study. *Animal* 15, 100336.

Carrasco A, Juárez N. 2022. Resistencia y resiliencia a la sequía en gramíneas forrajeras perennes C3 y C4. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía 92 p.

Carvalho P, Nabinger C, Lemaire G, Genro T. 2011. Challenges and opportunities for livestock production in natural pastures: the case of Brazilian Pampa Biome., in: Embrapa Pecuária Sul-Artigo Em Anais de Congresso (ALICE). En: International Rangeland Congress, 9., 2011, Rosario, Argentina.

Castaño JP, Giménez A, Ceroni M, Furest J, Aunchayna R, Bidegain M. 2011. Caracterización agroclimática del Uruguay 1980-2009. INIA, Montevideo.

Catanese F, Distel RA, Arzadun M. 2009. Preferences of lambs offered Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.) herbage as choices. *Grass and Forage Science* 64, 304-309.

Catanese F, Distel RA, Villalba JJ. 2015. Expression of conditioned preference for low-quality food in sheep is modulated by foraging costs. *Animal* 9, 1045-1052.

Church D. 1993. El rumiante, fisiología digestiva y nutrición. Zaragoza, Ed. Acribia, 641p.

Cingolani AM, Posse G, Collantes MB. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42, 50-59.

Clariget JM. 2014. Utilización de la glicerina cruda derivada de la industria del biodiesel para la suplementación de vacas de cría. Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 120 p.

Cooper S, Kyrizakis I, Nolan J. 1995. Diet selection in sheep: the role of the rumen environment in the selection of a diet from two feeds that differ in their energy density. *British Journal of Nutrition* 74, 39-54.

Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D, Reich P, Ter Steege H, Morgan H, Van Der Heijden M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.

Coughenour MB. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* 44, 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, 350-358.

Cruz P, Lezana L, Durante M, Jaurena M, Figari M, Oliveira LB, Theau JP, Massa ES, Viegas J, Quadros FL. 2019. A functional classification of 63 common Poaceae in the "Campos" grasslands of South America. *Ecología Austral*, 29(2), 239-248.

Da Trindade JK, Neves FP, Pinto CE, Bremm C, Mezzalira JC, Nadin LB, Genro TC, Gonda HL, Carvalho PC. 2016. Daily forage intake by cattle on natural grassland: response to forage allowance and sward structure. *Rangeland Ecology & Management* 69, 59-67.

De Vries MFW, Daleboudt C. 1994. Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia* 100, 98-106.

Diaz S, Perez-Harguindeguy N, Vendramini F, Basconcelo S, Funes G, Gurvich D, Cabido M, Cornelissen J, Falczuk V. 1999. Plant traits as links between ecosystem structure and functioning, in: *Proceedings of the VIth International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, pp. 896-901.

DIEA (Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2018. Anuario estadístico agropecuario 2018. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). [En línea]. Consultado 1 de agosto 2021. Disponible en: https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2018/Anuario_2018.pdf

Dikmen S, Ustuner H, Turkmen I, Ogan M. 2009. Fattening performance and feed source preference of native Awassi lambs fed individually in a cafeteria feeding system. *Tropical Animal Health and Production* 41, 485-491.

Distel RA, Villalba JJ. 2018. Use of unpalatable forages by ruminants: the influence of experience with the biophysical and social environment. *Animals* 8, 56.

Duncan AJ, Ginane C, Elston D, Kunaver A, Gordon I. 2006. How do herbivores trade-off the positive and negative consequences of diet selection decisions? *Animal Behaviour* 71, 93-99.

Duncan AJ, Gordon IJ. 1999. Habitat selection according to the ability of animals to eat, digest and detoxify foods. *Proceedings of the Nutrition Society* 58, 799-805.

Durante M, Lezana L, Massa E, Figari M, Lezama F, Jaurena M, Cruz P. 2012. A first attempt to classify in functional groups grasses of Entre Rio (Argentina) and Uruguay, in: IIth International Symposium on Integrated Crop-Livestock Systems. 2012; II. International Symposium on Integrated Crop-Livestock Systems, Porto Alegre, BRA, 2012-10-08-2012-10-12.

Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelier P, Ducout B, Roumet C, Navas ML. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152, 69-83.

Ginane C, Dumont B, Petit M. 2002. Short-term choices of cattle vary with relative quality and accessibility of two hays according to an energy gain maximisation hypothesis. *Applied Animal Behaviour Science*. Washington, DC. 75: 269-279.

Goering HK, Van Soest PJ. 1970. Forage fiber analyses (apparatus, reagents, procedures, and some applications). *US Agricultural Research Service* 387-598.

Heitschmidt RK, Briske DD, Price DL. 1990. Pattern of interspecific tiller defoliation in a mixed-grass prairie grazed by cattle. *Grass and Forage Science*. 45: 215-222.

Hodgson J. 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. *Grass and Forage Science* 34, 11-17.

Horadagoda A, Fulkerson W, Nandra K, Barchia I. 2009. Grazing preferences by dairy cows for 14 forage species. *Animal Production Science* 49, 586-594.

Iacopini ML, Brizuela MA. 2009. Caracterización y respuesta de la paja colorada (*Andropogon lateralis* Nees) a diferentes momentos, frecuencias e intensidades de defoliación. Tesis Magister scientiae en producción animal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. 93 p.

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, 541-549.

Lecloux E, Duru M, Jouany C, Martin G, Theau J, Cruz P. 2009. Características morfológicas y funcionales de gramíneas nativas en relación con la preferencia alimentaria de ovinos al pastoreo. *Rencontres autour des recherches sur les ruminants* (16) 25-28.

Louault F, Pillar V, Aufrere J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16, 151-160.

Mehrez A, Ørskov E. 1977. A study of artificial fibre bag technique for determining the digestibility of feeds in the rumen. *The Journal of Agricultural Science* 88, 645-650.

Meier JS, Kreuzer M, Marquardt S. 2012. Design and methodology of choice feeding experiments with ruminant livestock. *Applied Animal Behaviour Science* 140, 105-120.

Menke KH. 1988. Estimation of the energetic feed value obtained from chemical analysis and in vitro gas production using rumen fluid. *Animal Research and Development* 28, 7-55.

Mertens D, Ely L. 1982. Relationship of rate and extent of digestion to forage utilization—a dynamic model evaluation. *Journal of Animal Science* 54, 895-905.

Millot J, Risso D, Methol R. 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Montevideo: Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Comisión Honoraria del Plan Agropecuario. 195 p.

Miyake H. 2016. Starch accumulation in the bundle sheaths of C3 plants: a possible pre-condition for C4 photosynthesis. *Plant and Cell Physiology* 57, 890-896.

Montossi F, Pigurina G, Santamarina I, Berretta E. 2000. Selectividad animal y valor nutritivo de la dieta de ovinos y vacunos en sistemas ganaderos: teoría y práctica. INIA Tacuarembó Serie Técnica 113.

Morand-Fehr P. 2003. Dietary choices of goats at the trough. *Small Ruminant Research* 49, 231-239.

Ojima K, Isawa T. 1967. Physiological studies on carbohydrates of forage plants. II. Characteristics of carbohydrate compositions according to species of plants. *J. Jpn. Grassl. Sci.* 13, 39-50.

Papachristou TG, Nastis AS, Mathur R, Hutchings MR. 2003. Effect of physical and chemical plant defences on herbivory: implications for Mediterranean shrubland management. *Basic and Applied Ecology* 4, 395-403.

Parsons A, Newman J, Penning P, Harvey A, Orr R. 1994. Diet preference of sheep: effects of recent diet, physiological state and species abundance. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 63, 2: 465-478.

Paruelo JM, Pineiro G, Baldi G, Baeza S, Lezama F, Altesor A, Oesterheld M. 2010. Carbon stocks and fluxes in rangelands of the Rio de la Plata basin. *Rangeland Ecology & Management* 63, 94-108.

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich, D., others, 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. Bot.* 61, 167–234.

Piaggio L. 1994. Parâmetros determinantes do consumo e seletividade de novilhos em pastejo em campo nativo melhorado. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 455 p.

Provenza FD. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Rangeland Ecology & Management* 48, 2–17.

Provenza FD, Balph DF. 1990. Applicability of five diet-selection models to various foraging challenges ruminants encounter, in: *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Springer, pp. 423-460.

Provenza FD, Burritt EA, Clausen T, Bryant J, Reichardt P, Distel RA. 1990. Conditioned flavor aversion: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *The American Naturalist* 136, 810-828.

Provenza FD, Scott CB, Phy TS, Lynch JJ. 1996. Preference of sheep for foods varying in flavors and nutrients. *Journal of Animal Science* 74, 2355-2361.

Provenza FD, Villalba JJ, Haskell J, MacAdam JW, Griggs T, Wiedmeier RD. 2007. The value to herbivores of plant physical and chemical diversity in time and space. *Crop science* 47, 382-398.

Risso D, Ayala W, Bermúdez R, Bereetta E. 2005. Seminario de actualización técnica en manejo de campo natural. Técnica.

Rosengurt 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 República, Facultad de Agronomía. 158 p.

Rossi CA. 2013. Composición Florística y Caracterización Nutricional de las Especies Forrajeras en el Sistema Silvopastoril del Delta del Paraná. Tesis para optar al grado académico de doctor en Ciencias Agropecuarias. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. 144 p.

Rossetto J. 2015. Caracterização do valor nutritivo e cinética de produção de gases in vitro das espécies de ocorrência no bioma Pampa. Dissertação de Mestre em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 77 p.

Rutter SM. 2006. Diet preference for grass and legumes in free-ranging domestic sheep and cattle: Current theory and future application. *Applied Animal Behaviour Science* 97, 17-35.

Schofield P, Pell AN. 1995. Measurement and kinetic analysis of the neutral detergent-soluble carbohydrate fraction of legumes and grasses. *Journal of Animal Science* 73, 3455-3463.

Smit HJ, Tamminga S, Elgersma A. 2006. Dairy cattle grazing preference among six cultivars of perennial ryegrass. *Agronomy Journal* 98, 1213-1220.

Smouter H, Simpson RJ. 1989. Occurrence of fructans in the Gramineae (Poaceae). *New Phytologist* 111, 359-368.

Stuth JW. 1991. Foraging behavior, in: Heitschmidt, R., Stuth, J. (Eds.), *Grazing management: An ecological perspective*. Timber Press. Oregon. pp. 85-108.

Theodorou MK, Williams BA, Dhanoa MS, McAllan AB, France J. 1994. A simple gas production method using a pressure transducer to determine the fermentation kinetics of ruminant feeds. *Animal Feed Science and Technology* 48, 185-197.

Van Soest PJ. 1994. *Nutritional ecology of the ruminant*. Ed. Cornell University Press. 476p.

Villalba JJ, Provenza FD, Manteca X. 2010. Links between ruminants' food preference and their welfare. *Animal* 4, 1240-1247.

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, Provenza FD, Han G. 2004. Experience influences diet mixing by herbivores: implications for plant biochemical diversity. *Oikos* 107, 100-109.

Voelker J, Allen M. 2003. Pelleted beet pulp substituted for high-moisture corn: 3. Effects on ruminal fermentation, pH, and microbial protein efficiency in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* 86, 3562-3570.

Weatherburn M. 1967. Phenol-hypochlorite reaction for determination of ammonia. *Analytical Chemistry* 39, 971-974.

Weigensberg I, Fairbairn D. 1994. Conflicts of interest between the sexes: a study of mating interactions in a semiaquatic bug. *Animal Behaviour* 48, 893-901.

8. ANEXOS

8.1.

Preferencia de tipos funcionales de planta en bovinos de carne ¹

Alejandra Vulliez^{a} María Bruni^a Ana I. Trujillo^a y Pablo Soca^a*

^a*Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo 11400, Uruguay.*

**Autora correspondiente.*

E-mail: alejandravulliez@gmail.com; tel: + 598 91 273 359; (A. Vulliez).

RESUMEN

Los tipos funcionales de planta (TFP) se han definido como el conjunto de especies que comparten rasgos biológicos permitiendo resumir la complejidad del clásico abordaje de la taxonomía y proponer el manejo del campo natural con base en la diversidad funcional. El objetivo de este estudio fue describir y comprender las bases de la preferencia de tipos funcionales de gramíneas de campo natural por bovinos de carne en crecimiento. Para ello, se evaluaron cuatro especies representativas del campo natural clasificadas por TFP: *Andropogon lateralis* (C), *Nassella neesiana*, (D) *Paspalum urvillei* (A) y *Sporobolus indicus* (C). En un diseño de bloques al azar con medidas repetidas en el tiempo, se llevaron a cabo tres pruebas de preferencia independientes durante otoño, invierno y verano empleando terneros cruza hereford x aberdeen angus (n = 8 para otoño e invierno, n = 4 para verano, con un peso vivo entre 240 y 270 kg), los cuales fueron dispuestos en cuatro corrales. En tres sesiones de diez minutos cada una, los animales recibieron 300-500 g de hojas verdes completamente expandidas de cada TFP. Se evaluaron la preferencia como el consumo de materia seca instantáneo en diez minutos, la tasa de consumo y el comportamiento ingestivo. El patrón general de preferencia tendió a la mezcla de especies. El *Paspalum urvillei* no fue la especie preferida por sobre las demás en ninguna de las estaciones (P < 0,0001), lo cual estaría indicando que otros factores, más allá de la calidad nutricional, podrían estar influyendo en las decisiones de consumo. Además, se observó que los animales mezclaron de forma diferente en las

3 estaciones, y se generó un mayor consumo de *Nassella neesiana* en otoño, en invierno se consumieron proporciones similares de las 4 especies y en verano más de *Andropogon lateralis* y *Sporobolus indicus*, por lo que se llega a la conclusión de que es muy importante el estudio de cómo el animal compone la mezcla de las especies más que la evaluación de cada una por separado.

Palabras claves: preferencia; consumo; tipos funcionales de planta

¹ Se publicará en la revista *Applied Animal Behaviour Science*.

Introducción

Los modelos de pastoreo suelen explicar las decisiones de consumo de los rumiantes en función de las propiedades intrínsecas de los alimentos, incluyendo la concentración y abundancia de nutrientes (Villalba et al., 2015). Sin embargo, el ambiente del campo natural es diverso y, en consecuencia, las decisiones de búsqueda y selección del forraje están influenciadas por las interacciones que se generan entre los múltiples componentes del alimento y del animal (Villalba et al., 2015).

La preferencia es definida por Hodgson (1979) como la discriminación del animal entre los diferentes alimentos ofrecidos y describe lo que el animal selecciona cuando tiene la opción de hacerlo sin estar limitado por factores externos. En consecuencia, la selectividad es una función de la preferencia, pero está limitada por el contexto ambiental, como la disponibilidad y la accesibilidad de los alimentos (Meier et al., 2012). La aceptación y la preferencia, como mecanismos que afectan el consumo de forraje en comunidades heterogéneas, no son absolutas sino relativas al contexto nutricional en el que se consume (Distel y Villalba, 2018); la experiencia que incluye la valoración sobre las consecuencias con un alimento particular puede ser tan importante como el conocimiento de las propiedades nutricionales de este (Villalba et al., 2015).

El enfoque de tipos funcionales de plantas (TFP) ha sido planteado por diversos trabajos para analizar los cambios en la vegetación ante diversas perturbaciones como el pastoreo (Diaz et al., 1999, Louault et al., 2005, Caram et al., 2021). Los TFP se han definido como el conjunto de especies que comparten rasgos biológicos que responden de manera similar a los factores del medioambiente y cumplen funciones específicas dentro del ecosistema (Cruz et al., 2010, Durante et al., 2012; Cruz et al., 2019). Esta clasificación complementa la propuesta por Rosengurt (1979) en Uruguay, basada en los tipos vegetativos.

En Uruguay, las pasturas naturales ocupan el 64 % de la superficie terrestre (DIEA, 2018), proporcionando un factor primordial en la sostenibilidad de los sistemas ganaderos, y constituyen la base de las ventajas comparativas de Uruguay como país exportador de carne vacuna y ovina y lana. La eficiencia en los sistemas de producción de rumiantes está determinada por la calidad de la dieta ofrecida y seleccionada, reflejo principalmente de la tasa de consumo y el valor nutritivo de las especies seleccionadas, lo cual fundamenta la necesidad de conocer de forma integrada la preferencia, la conducta ingestiva y el patrón de fermentación ruminal de la dieta preferida (Rossetto, 2015).

Es probable que se produzcan modificaciones en la preferencia como resultado de la experiencia continua de los efectos de los alimentos sobre el estado interno del animal (Provenza, 1995). Investigadores sostienen la idea de que ofrecer a los animales forrajes variados y darle la oportunidad de elegir es la mejor manera de satisfacer sus necesidades (Provenza et al., 2007, Villalba et al., 2010). Sin embargo, se necesita más investigación sobre el comportamiento de selección de la dieta en campo natural y la relación entre la preferencia de gramíneas nativas y su integración como tipo funcional.

Con el objetivo de describir y cuantificar la preferencia y el consumo de 3 tipos funcionales representados por principales gramíneas del campo natural del bioma Pampa: *Andropogon lateralis* (C), *Nassella neesiana* (D), *Paspalum urvillei* (A) y *Sporobolus indicus* (C) y bajo la hipótesis de que las especies clasificadas como de

tipos funcionales de plantas A serán preferidas por sobre las especies correspondientes a los tipos funcionales C y D en todas las estaciones del año, en el presente trabajo se propone evaluar la preferencia de tipos funcionales de plantas de campo natural por bovinos de carne en crecimiento.

Materiales y métodos

Las pruebas de preferencia y la colección de muestras de plantas de gramíneas fueron realizadas entre 2017 y 2018 en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA, Concepción del Uruguay, Argentina), latitud 32 ° 29 ' 12.5 '' S, longitud 58 ° 20 ' 44.2 '' W, 46 m sobre el nivel del mar. El instituto está ubicado dentro del bioma Pampa con pasturas naturales típicas. El clima local es templado húmedo de llanura con una precipitación media anual de 1122 mm bien distribuida a lo largo del año y una temperatura media de 18 °C.

Especies y animales experimentales

Se seleccionaron 4 gramíneas representativas del campo natural y predominantes en los potreros donde pastorean bovinos en crecimiento. En la tabla 1, se detalla la clasificación de estas como tipos funcionales de plantas según Cruz et al. (2019).

Tabla 1 Especies evaluadas, vía metabólica y su clasificación por tipo funcional (TFP).

Espece	Vía metabólica	TFP
<i>Andropogon lateralis</i> (AL)	C4	C
<i>Nassella neesiana</i> (NN)	C3	D
<i>Paspalum urvillei</i> (PU)	C4	A
<i>Sporobolus indicus</i> (SI)	C4	C

Las colectas de las especies se realizaron el día anterior de cada prueba de preferencia, al menos 2-3 horas después del amanecer y 3-4 horas antes del atardecer. Se cosecharon alrededor de 1,5 kg de cada especie y se seleccionaron láminas jóvenes, totalmente expandidas e iluminadas, sin daño herbívoro o patógeno. Las láminas fueron colectadas y almacenadas en un ambiente fresco hasta el momento de la prueba.

Se utilizaron terneros cruza hereford x aberdeen angus de 250 ± 20 kg de peso vivo, que provenían de pastoreo de campo natural, en potreros con abundancia de las 4 especies seleccionadas.

Los animales fueron encerrados en corrales a cielo abierto de $20 \times 10 \text{ m}^2$ una semana antes de cada prueba de preferencia con el fin de lograr una adecuada adaptación a los corrales, a los comederos y al personal. Durante esa semana, los terneros recibieron pastura *ad libitum* (comunidad de especies de campo natural similar a la presente en los potreros donde se realizó la colecta de especies), agua y sombra. Antes del comienzo de cada prueba de preferencia, los terneros mantuvieron un ayuno de alimento de 12 horas.

Pruebas de preferencia

Se realizaron 3 pruebas de preferencia consecutivas: mayo 2017 (otoño), julio 2018 (invierno) y diciembre 2018 (verano) utilizándose 2 animales por corral en otoño e invierno y 1 animal por corral en verano. El diseño experimental fue de bloques completos al azar. La unidad experimental fue el corral (4) y las 4 especies de gramíneas constituyeron los tratamientos.

Los corrales utilizados en las pruebas fueron los mismos que los usados para la adaptación de los animales. Los comederos donde se ofrecieron las especies fueron de iguales dimensiones (45 x 30 x 26 cm de largo, ancho y alto, respectivamente), color y forma. Las pruebas transcurrieron en un ambiente controlado permitiendo a los animales seleccionar y consumir libremente.

En cada prueba, comenzando a las 9:00 h, se ofreció simultáneamente a los animales entre 300 y 500 g de materia fresca de láminas de cada especie dispuestas en comederos (1 comedero por especie) al azar a lo ancho del corral, en 3 sesiones consecutivas de 10 minutos con un intervalo de 5 minutos entre cada sesión, donde los comederos eran repuestos nuevamente con cada TFP.

La preferencia medida como el consumo instantáneo en 10 minutos (CMSI) se estimó como la diferencia entre la cantidad ofrecida y rechazada (expresada en g MS). Además, con la información de la composición química del material ofrecido se estimó el consumo de nutrientes en las tres pruebas de preferencia.

Las pruebas fueron filmadas, lo que permitió estimar el tiempo efectivo de consumo y el porcentaje de visitas que realizó cada animal a cada comedero. A partir de esta información se estimó la tasa de consumo como la cantidad consumida dividido el tiempo efectivo de consumo (expresada en g MS/min) y el número de visitas realizadas en cada comedero en relación con el número de visitas totales a todos los comederos (expresada como porcentaje).

Caracterización de las especies

Se midieron como caracteres funcionales que describen a las especies la materia seca específica (MSE) y el área foliar específica (AFE) según el protocolo propuesto por Garnier et al. (2001) y Cornelissen et al. (2003). La MSE se estimó por secado de las muestras en estufa a 60 °C durante 48 horas y la AFE con un escáner de escritorio y un programa de análisis digital de imágenes (Leaf area A. P. Askew, University of Sheffield, Reino Unido), de 15 láminas jóvenes, sanas y completamente expandidas de cada tipo funcional, previamente saturadas durante al menos 8 horas. Los resultados se presentan en la tabla 2.

Como se observa en la tabla, PU presentó valores de MSE menores y de AFE mayores respecto a las demás especies. Por otro lado, AL presentó valores de MSE mayores y menor AFE en invierno.

Tabla 2 Rasgos foliares que describen los TFP de las 4 gramíneas evaluadas en las 2 estaciones.

		Especie			
		NN	PU	AL	SI
MSE, g/kg	Invierno	300 ± 57	325 ± 52	410 ± 40	400 ± 34
	Verano	410 ± 60	262 ± 24	370 ± 29	400 ± 21
AFE, m ² /kg	Invierno	12,6 ± 4	16,7 ± 3	10,9 ± 1	11,3 ± 3
	Verano	13,0 ± 3	22,0 ± 2	13,2 ± 3	11,9 ± 2

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*.
MSE: materia seca específica; AFE: área foliar específica. Resultados descriptivos expresados como media ± desvío estándar.

Procesamiento y análisis estadístico

Las variables obtenidas en las pruebas de preferencia se analizaron con un modelo mixto, donde se consideran como efectos fijos las estaciones del año en que fueron realizadas las pruebas de preferencia, los tratamientos (especies), las sesiones y las respectivas interacciones simples, y, como efecto aleatorio, el corral (bloque) anidado dentro del experimento,

$$Y_{ijkl} = \mu + E_i + T_j + S_k + B_l(E_i) + (T \cdot E)_{ij} + (T \cdot S)_{jk} + \epsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijkl} = CMSI (consumo de MS instantáneo); TEF (tiempo efectivo de consumo); TC (tasa de consumo); VIS (porcentaje de visitas realizadas en cada comedero); μ = media. E_i = estación (i = otoño, invierno, verano); T_j = Tratamiento (j = AL, PU, NN, SI); S_k = sesión (k = 1 al 3); B_l = bloque (l = 1 al 4) y ϵ_{ijkl} = error residual.

Para todos los casos, se realizaron pruebas de hipótesis para analizar la normalidad de los residuos y se utilizó el test de Tukey considerando que las medias difieren cuando $P < 0,05$. Los datos se presentan como medias de mínimos cuadrados.

Los resultados fueron analizados con el paquete estadístico SAS Academic Edition SAS OnDemand for Academics, SAS Institute Inc.

Resultados y discusión

El CMSI resultó afectado por la interacción entre estación y especie ($P < 0,0001$). Las especies AL y SI incrementaron el CMSI desde el otoño al verano, mientras que NN y PU no presentaron diferencias entre las estaciones (tabla 3).

El CMSI resultó afectado por la interacción entre estación y especie ($P < 0,0001$). Las especies AL y SI incrementaron el CMSI desde el otoño al verano, mientras que las especies NN y PU no presentaron diferencias entre las estaciones (tabla 3).

Durante el otoño, los animales tuvieron un mayor CMSI de la especie NN (5,2 % del total consumido), intermedios de PU y AL (22,2 y 21,0 %, respectivamente) y los menores de la especie SI (6,5 %), lo que confirma que si bien NN fue la especie consumida en mayor proporción, los animales también incorporaron el resto de las especies en la dieta. En el invierno, la mezcla fue constituida por 29,9 % de NN, 24,6 % de PU, 20,8 % de AL y 24,7 % de la especie SI. Dicha mezcla presenta proporciones muy similares y equilibradas de cada especie y difiere de la mezcla de otoño (tabla 3). A diferencia del invierno, en el verano se encontró un mayor porcentaje de las especies AL y SI (32,4 y 31,6 %), siendo NN y PU las especies menos consumidas (18,7 y 17,3 % respectivamente), observándose un cambio en la mezcla generada, donde AL y SI fueron las especies preferidas presentando el 64 % del total de la mezcla consumida (tabla 3).

Tomando el CMSI como criterio de preferencia, no se encontró un único patrón de preferencia. Los animales no mostraron rechazo por ninguna especie en las 3 pruebas realizadas, sino que incorporaron a la dieta proporciones distintas de cada especie en cada estación y generaron 3 mezclas claramente diferentes.

El TEF resultó afectado por la interacción entre estación y especie ($P < 0,001$). En

invierno, los animales tuvieron más TEF en la especie NN y, en verano, lo tuvieron en la especie AL, lo que podría indicar una asociación positiva entre el TEF y el CMSI. Las especies PU y SI mantuvieron valores intermedios en ambas estaciones. El TEF utilizado por los animales disminuyó de invierno a verano en las especies NN, PU y SI (tabla 3).

La TC de los animales resultó afectada por la estación y la especie ($P < 0,01$). En invierno, no hubo diferencias en la TC entre las 4 especies. En verano, la TC fue mayor que en invierno en las especies NN, AL y SI (tabla 3). Se observa que, en verano, cuando la TC fue mayor, las especies AL y SI presentaron mayor CMSI; esto podría indicar que los animales fueron capaces de consumir mayor cantidad en un período de tiempo más corto, lo que resultó en una mayor tasa de consumo.

El porcentaje de visitas a cada comedero (VIS) presentó diferencias significativas entre especies solo para el verano ($P < 0,001$), siendo las especies SI y AL las más visitadas en esta estación. Las razones de por qué en verano las especies NN y PU fueron menos consumidas y visitadas parecen haber sido diferentes. La especie NN fue poco visitada, pero con elevada TC, mientras que la especie PU resultó numéricamente más visitada, pero con menor TC (tabla 3). Posiblemente esto esté asociado a los rasgos funcionales de las especies y a otros factores relacionados con señales cognitivas y/o intrínsecas de las especies en interacción con el ambiente ecológico no estudiadas en las pruebas de cafetería en estos experimentos.

Tabla 3 Consumo y comportamiento alimentario de los animales en las 3 pruebas de preferencia.

		Especie				EE	<i>P</i> valor				
		NN	PU	AL	SI		Est	Esp	Ses	Est x Esp	Esp x Ses
CMSI, g	Otoño	118,0 ^a	52,2 ^b	49,4 ^{Bb}	15,3 ^{Bc}	13,8	0,09	<0,001	0,46	<0,0001	0,49
	Invierno	113,2 ^a	93,3 ^{ab}	78,6 ^{ABb}	93,5 ^{Aab}						
	Verano	69,0 ^b	63,8 ^b	119,1 ^{Aa}	116,3 ^{Aa}						
TEF, min	Invierno	3,2 ^{Aa}	3,0 ^{Aab}	2,1 ^b	2,7 ^{Aab}	0,3	0,003	0,75	0,05	<0,001	0,76
	Verano	0,5 ^{Bb}	1,4 ^{Bab}	1,8 ^a	1,5 ^{Bab}						
TC, g MS/min	Invierno	37,0 ^B	30,2	33,1 ^B	34,1 ^B	8,4	<0,001	0,01	0,72	0,09	0,45
	Verano	93,7 ^{Aa}	49,4 ^b	70,4 ^{Aab}	89,7 ^{Aa}						
VIS, %	Invierno	22,8	22,9	24,4	29,7	0,03	0,78	<0,001	0,98	0,08	0,14
	Verano	15,8 ^b	20,8 ^b	30,5 ^a	32,4 ^a						

NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*. EE: error estándar; Est: estación; Esp: especie; Ses: sesión. CMSI: consumo de materia seca durante 10 min; TEF: tiempo efectivo de consumo; TC: tasa de consumo; VIS: número de visitas al comedero/número de visitas totales. Resultados expresados como medias de mínimos cuadrados. Valores con distintas letras en la misma fila (a, b, c) y columna (A, B, C) difieren con un $P < 0,05$.

La hipótesis central postulada en este experimento de que los tipos funcionales A serían mayoritariamente preferidos sobre los tipos funcionales C y D no se cumplió y varió con la estación del año. Se esperaba una preferencia hacia la especie *Paspalum urvillei* (PU) por pertenecer al TFP A y un menor consumo o rechazo de *Andropogon lateralis* (AL) por pertenecer al TFP D y ser de inferior calidad. No obstante, en ninguna de las estaciones PU fue la especie preferida. Esto podría estar indicando que otros factores, tales como tipo de prueba, el contenido de nutrientes y energía y la variación en los rasgos funcionales, estarían influyendo en las decisiones de consumo. Del mismo modo, Lecloux et al. (2009) encontraron que el raigrás y el dactylis, especies calificadas como buen forraje y que constituyen gran parte de las praderas sembradas, resultaron en el ensayo menos preferidas que otras consideradas como gramíneas de bajo valor forrajero.

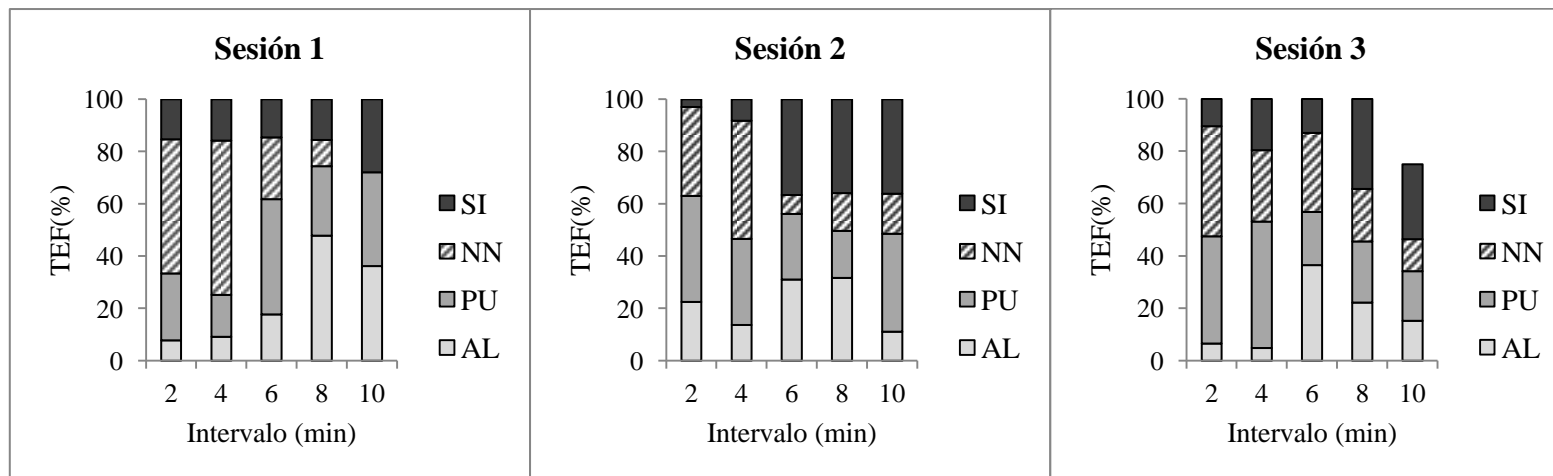
Las pruebas de preferencia por especies de duración de 10 minutos han sido documentadas como buen indicador del valor que los animales dan a las especies (Ginane et al., 2002). Sin embargo, han sido reportadas pruebas de cafetería que varían entre 4 y 14 horas y entre 4 y 10 días (Alonso-Díaz et al., 2008, Catanese et al., 2009). Asimismo, el tiempo de exposición a los alimentos que implica mayor o menor disponibilidad de recursos ha sido considerado como un criterio de decisión del tipo y duración de la prueba (Meier et al., 2012). Las preferencias parciales observadas en este estudio podrían ser el resultado del placer asociado al cambio de especies, que puede considerarse un proceso hedónico (Provenza y Balph, 1990). Algunos autores sostienen que la tasa de consumo instantánea no es un buen predictor del consumo energético a largo plazo y que el animal puede maximizar el consumo de energía diariamente en lugar de instantáneamente (De Vries y Dalebout, 1994). Asociado con el consumo de energía, la composición química y/o biológica de las especies y/o de la mezcla generada podrían estar asociados también a la preferencia observada en las estaciones.

Según la bibliografía, la especie PU pertenece al TFP A por presentar valores de MSE inferiores a 300 mg/g y un contenido de AFE cercano a 26 m²/kg (Durante et al., 2012). Sin embargo, en nuestro trabajo encontramos que la MSE de PU varía

entre estaciones presentando valores superiores a 300 mg/g en invierno. El AFE en verano fue 22 m²/kg, valor que, según Durante et al. (2012), posiciona a las especies en el TFP B y en invierno presentó valores de 16,7 m²/kg, similares a los que contienen las especies pertenecientes a los TFP C y D (tabla 2). Dichos cambios de atributos foliares con la estación del año podrían resultar de una adaptación de la especie a cambios ambientales, siendo coincidente con lo reportado, bajo pastoreo, por Caram (2019).

La filmación de la conducta alimentaria permitió cuantificar la secuencia de consumo de las especies cada 2 minutos dentro de cada sesión. Los animales comenzaron cada evento de consumo con la especie preferida en cada estación (a modo de ejemplo, se describen los TEF del experimento de invierno; gráfica 1). Es así que la especie NN en invierno fue la primera a la que el animal se aproximó. En verano, los animales inician las sesiones con el consumo de las especies AL y SI. Se podría decir que el animal reconoce al comienzo del evento, la especie que le genera preferencia y que será la más consumida en cada prueba. A lo largo de las sesiones, se observó que el animal combina diferentes especies, con variaciones en las proporciones de tiempo dedicadas a cada una.

Gráfica 1 Tiempo efectivo de consumo (TEF, %) presentado en intervalos de 2 minutos para las 3 sesiones del experimento 2.



NN: *Nassella neesiana*; PU: *Paspalum urvillei*; AL: *Andropogon lateralis*; SI: *Sporobolus indicus*.

Los animales tienen la capacidad de seleccionar y mezclar su dieta para satisfacer sus necesidades nutricionales, así como utilizar señales fisiológicas y bioquímicas generadas durante la ingestión-digestión para construir su consumo a través de la retroalimentación posingestiva (Provenza, 1995), la experiencia individual y el aprendizaje (Villalba et al., 2004, Villalba et al., 2015). En este sentido, Horadagoda et al. (2009), en un experimento de preferencia, encontraron que, dentro de las leguminosas, las especies forrajeras presentan diferentes niveles de preferencia por parte de los animales. Al igual que en nuestro trabajo, algunas especies fueron más consumidas en comparación con otras, lo que indica que los animales tienen la capacidad de discriminar incluso entre especies de una misma familia y sostiene que estas variaciones pueden deberse a cambios en las características físicas y químicas de la planta, ya que esta está relacionada con la madurez del forraje (Horadagoda et al., 2009). Estos resultados coinciden con el experimento de invierno, donde NN (gramínea invernal C3) fue la especie más consumida en dicha estación.

Caram (2019) confirma que la selectividad (preferencia corregida por limitantes ambientales) y, por lo tanto la probabilidad de pastoreo, están asociadas a la estación del año y a características tanto de la pastura como nutricionales y ambientales. Esto se refleja en una utilización variable de las especies a lo largo del año; en algunas estaciones, los animales seleccionan ciertas especies, mientras que, en otras estaciones, el pastoreo se incrementa sobre otras, lo que logra un balance entre especies y determina que no dominen aquellas de menor valor forrajero por su mayor utilización en alguna estación del año. Del mismo modo, en nuestro trabajo, AL y SI, caracterizadas por Rosengurtt (1979) como especies duras, fueron las preferidas por sobre especies tiernas-finas como NN y PU durante el verano.

Conclusiones

En este estudio se describió y cuantificó la preferencia y consumo de 3 tipos funcionales de plantas representados por las principales gramíneas del campo natural uruguayo. La hipótesis central de que los tipos funcionales A serían siempre

preferidos sobre los tipos funcionales C y D no se cumplió. Se esperaba una preferencia hacia *Paspalum urvillei* (PU) y un menor consumo o rechazo de *Andropogon lateralis* (AL) por pertenecer al TFP D, especie con inferior calidad nutricional. Sin embargo, en ninguna de las estaciones PU fue la especie preferida.

Si bien la preferencia se relaciona con la conducta y con los cambios en los patrones de digestión de las gramíneas, los animales no presentaron un único patrón de preferencia constante a lo largo de las estaciones. Se observó que el animal mezcla todas las especies ofrecidas y no consume únicamente PU, por lo que se llega a la conclusión de que es muy importante el estudio de cómo el animal compone la mezcla de las especies más que la evaluación de cada una por separado.

Referencias bibliográficas

Alonso-Díaz M, Torres-Acosta J, Sandoval-Castro C, Hoste H, Aguilar-Caballero A, Capetillo-Leal C. 2008. Is goats' preference of forage trees affected by their tannin or fiber content when offered in cafeteria experiments? *Animal Feed Science and Technology* 141, 36-48.

Caram N. 2019. Patrón de defoliación de comunidades de campo natural bajo dos ofertas de forraje. Tesis de maestría en Ciencias Agrarias, Facultad de Agronomía, Universidad de la República 219 p.

Caram N, Casalás F, Soca P, Anfuso V, García-Favre J, Wallau M, Zanoniani R, Cadenazzi M, Boggiano P. 2021. Configuration of daily grazing and searching of growing beef cattle in grassland: observational study. *Animal* 15, 100336.

Catanese F, Distel RA, Arzadun M. 2009. Preferences of lambs offered Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.) herbage as choices. *Grass and Forage Science* 64, 304-309.

Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D, Reich P, Ter Steege H, Morgan H, Van Der Heijden M. 2003. A handbook of protocols for

standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany* 51, 335-380.

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, 350-358.

Cruz P, Lezana L, Durante M, Jaurena M, Figari M, Oliveira LB, Theau JP, Massa ES, Viegas J, Quadros FL. 2019. A functional classification of 63 common Poaceae in the “Campos” grasslands of South America. *Asociación Argentina de Ecología*.

De Vries MFW, Daleboudt C. 1994. Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia* 100, 98-106.

Diaz S, Perez-Harguindeguy N, Vendramini F, Basconcelo S, Funes G, Gurvich D, Cabido M, Cornelissen J, Falczuk V. 1999. Plant traits as links between ecosystem structure and functioning, in: *Proceedings of the VIth International Rangeland Congress*. Australian Rangeland Society, pp. 896-901.

DIEA (Dirección de Estadísticas Agropecuarias). 2018. Anuario estadístico agropecuario 2018. Montevideo: MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca). [En línea]. Consultado 1 de agosto 2021. Disponible en: https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2018/Anuario_2018.pdf

Distel RA, Villalba JJ. 2018. Use of unpalatable forages by ruminants: the influence of experience with the biophysical and social environment. *Animals* 8, 56.

Durante M, Lezana L, Massa E, Figari M, Lezama F, Jaurena M, Cruz P. 2012. A first attempt to classify in functional groups grasses of Entre Rio (Argentina) and Uruguay, in: *IIth International Symposium on Integrated Crop-Livestock Systems*. 2012; II. International Symposium on Integrated Crop-Livestock Systems, Porto Alegre, BRA, 2012-10-08-2012-10-12.

Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas ML. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152, 69-83.

Ginane C, Dumont B, Petit M. 2002. Short-term choices of cattle vary with relative quality and accessibility of two hays according to an energy gain maximisation hypothesis. *Applied Animal Behaviour Science* 75, 269-279.

Hodgson J. 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. *Grass and Forage Science* 34, 11-17.

Horadagoda A, Fulkerson W, Nandra K, Barchia I. 2009. Grazing preferences by dairy cows for 14 forage species. *Animal Production Science* 49, 586-594.

Louault F, Pillar V, Aufrere J, Garnier E, Soussana JF. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16, 151-160.

Meier JS, Kreuzer M, Marquardt S. 2012. Design and methodology of choice feeding experiments with ruminant livestock. *Applied Animal Behaviour Science* 140, 105-120.

Provenza FD. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Rangeland Ecology & Management* 48, 2-17.

Provenza FD, Balph DF. 1990. Applicability of five diet-selection models to various foraging challenges ruminants encounter. En: *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Springer, pp. 423-460.

Provenza FD, Villalba JJ, Haskell J, MacAdam JW, Griggs T, Wiedmeier RD. 2007. The value to herbivores of plant physical and chemical diversity in time and space. *Crop Science* 47, 382-398.

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.

Villalba JJ, Provenza FD, Manteca X. 2010. Links between ruminants' food preference and their welfare. *Animal* 4, 1240-1247.

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, Provenza FD, Han G. 2004. Experience influences diet mixing by herbivores: implications for plant biochemical diversity. *Oikos* 107, 100-109.