



**Universidad de la República**  
**Facultad de Ciencias**  
**Programa de Posgrado en Ciencias Ambientales**

**Variabilidad espacial, temporal y controles del flujo de energía en  
sistemas ganaderos de Uruguay**

Francisco Manuel Gutiérrez Troncoso

**Directora de Tesis**

Claudia Rodríguez Fábregas

**Tribunal**

Alice Altesor

Hermes Morales

Santiago Baeza

Agosto 2016

Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales

**Tesis de Maestría:** “Variabilidad espacial, temporal y controles del flujo de energía en sistemas ganaderos de Uruguay”

**Maestría en Ciencias Ambientales**

**Autor:** Francisco Manuel Gutiérrez Troncoso

**E-mail:** franman\_@hotmail.com

**Directora de Tesis:** Claudia Rodríguez Fábregas

**Tribunal:** Alice Altesor, Hermes Morales y Santiago Baeza

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	5
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	7
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	10
<b>LISTA DE ABREVIATURAS</b> .....	13
<b>RESUMEN</b> .....	14
<b>ABSTRACT</b> .....	15
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	16
<b>OBJETIVOS</b> .....	29
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	30
Período y área de estudio.....	31
Obtención de series temporales de productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica.....	32
<i>Obtención de datos de productividad primaria neta aérea (PPNA)</i> .....	33
<i>Cálculo de la productividad secundaria neta (PSN)</i> .....	36
<i>Compatibilización de las bases de datos de PPNA y PSN</i> .....	38
<i>Cálculo de la eficiencia trófica</i> .....	38
Análisis de datos .....	39
<i>Dinámica temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica</i> .....	39
<i>Variabilidad espacial y temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica</i> .....	39
<i>Relación entre la eficiencia trófica y sus controles</i> .....	41
<b>RESULTADOS</b> .....	45
Dinámica temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica.....	45
<i>Productividad primaria neta aérea</i> .....	45
<i>Productividad secundaria neta</i> .....	46
<i>Eficiencia trófica</i> .....	47
<i>Tendencias temporales regionales de la PPNA, PSN y eficiencia trófica</i> .....	48
Variabilidad espacial y temporal – Escala interregional.....	48
<i>Análisis de la tendencia central</i> .....	48
<i>Análisis de los coeficientes de variación temporal</i> .....	52
<i>Dinámica de la variabilidad temporal</i> .....	53

Variabilidad espacial y temporal – Escala intra-regional .....	55
<i>Dinámica temporal de la variabilidad espacial</i> .....	55
<i>Análisis espacial de la variabilidad temporal</i> .....	60
<i>Distribución espacial de la PPNA, PSN y eficiencia trófica</i> .....	62
<i>Tendencias temporales por sección policial</i> .....	68
Relación espacial de la eficiencia trófica con sus controles .....	68
Relación temporal de la eficiencia trófica con sus controles .....	72
<b>DISCUSIÓN</b> .....	75
Dinámica temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica.....	75
Patrones de variabilidad espacial y temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica.....	79
Distribución espacial del flujo de energía en sistemas ganaderos.....	82
Relación de la eficiencia trófica con sus controles.....	87
<b>CONCLUSIONES</b> .....	92
<b>CONSIDERACIONES</b> .....	93
<b>PERSPECTIVAS</b> .....	94
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	96
<b>ANEXO I: Definiciones de coberturas del suelo y categorías de herbívoros</b> .....	116
Coberturas del suelo (DICOSE, 1992) .....	116
<i>Correspondencia con los “recursos forrajeros perennes”</i> .....	117
Categorías de bovinos y ovinos .....	117
<b>ANEXO II: Cálculo de las existencias mensuales de bovinos y ovinos</b> .....	119
Obtención de datos de movimientos de hacienda .....	119
Obtención de datos anuales de existencias, mortalidad y consumo .....	120
Estimación de flujos demográficos mensuales por categoría .....	120
Estimación de las existencias mensuales por categoría.....	123
<b>ANEXO III: Cálculo del peso vivo individual de bovinos y ovinos</b> .....	125
<b>ANEXO IV: Tablas de contrastes <i>a posteriori</i> de ANOVA para medidas repetidas</b> .....	127
<b>ANEXO V: Revisión de los datos de movimientos de hacienda</b> .....	131

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar, quiero dar las gracias a Claudia Rodríguez por aceptar la Dirección de esta tesis, por su certera orientación mediante valiosos consejos y sugerencias, por ayudarme a superar algunas de mis limitaciones, y por su paciencia para con las demás.

A Alice Altesor, Hermes Morales y Santiago Baeza; por aceptar revisar tanto el manuscrito como el Proyecto de tesis, y por las sugerencias y comentarios que permitieron mejorarlos.

A José Paruelo, por su análisis crítico y sus sugerencias, que me permitieron mejorar sustancialmente la aproximación conceptual y metodológica de la primera versión del Proyecto de tesis, así como por recibirme en el LART.

Al equipo del LART, en especial a Dolores Arocena, Mariano Oyarzabal y Facundo Facio, por proporcionar los datos de PPNA y enseñarme cómo fueron generados.

Al personal de DICOSE, particularmente a José Sosa Dias y Ricardo Panizzolo, por proporcionar los datos de existencias y movimientos de hacienda, así como a Ruth Frascolla y Ariel Carro por los documentos que me permitieron interpretarlos.

A Daniel Panario y Ofelia Gutiérrez, por la bibliografía y datos geoespaciales proporcionados.

A Cecilia Regules, por brindarme espacio, tiempo, conocimientos e información, la cual en su mayoría no fue posible plasmar en esta tesis, pero espero podamos analizar próximamente.

A Jorge Acosta, José Bervejillo, Pablo Caputi, Santiago Larghero, Walter Oyhançabal, Juan Carlos Pesok y Mónica Rodríguez Sabarrós, por su tiempo y dedicación al atender mis consultas.

Al Programa de Posgrado en Ciencias Ambientales, por los conocimientos recibidos y por la posibilidad de reconvertirme profesionalmente.

Al Grupo de Ecología de Pastizales, por el curso homónimo donde me enseñaron a “ver” los pastizales, en todos los sentidos del término.

A la ANII por su Sistema Nacional de Becas, del que fui beneficiario en esta Maestría.

A mis compañeros de Maestría, por lo que aprendí de ellos, por sus palabras de ánimo, y por los megajoules de PPN y PSN compartidos; en especial a Federico Gallego, Marcelo Piñeyro y Mauricio Ceroni, por su invaluable apoyo técnico, logístico y bibliográfico.

A mis amigos dentro y fuera de fronteras, por su estímulo, su apoyo, y su comprensión ante mi ausencia; en particular a Herman Gonnet por enseñarme a procesar los datos de DICOSE, a Augusto Borca por permitirme extender los períodos de prueba de Statistica, y a Claudio Borteiro y Marcelo Tedros, por haberme invitado a comenzar a iniciarme en la investigación y porque en las jornadas de campo compartidas con ellos surgió el embrión de esta tesis.

A mi familia, por rodearme de cariño en el camino a ser quien soy. A mi padre, por seguir conmigo aún sin estar físicamente; a mi abuela, por transmitirme -sin que ella ni yo lo advirtiéramos entonces- las primeras enseñanzas de ciencias ambientales que recuerdo; y a mi madre y mis hermanas, que aún tengo conmigo, por su constante apoyo -de todas las formas imaginables- en los momentos difíciles y por su paciencia al tratarme durante los mismos. En particular a Lauri, por ayudarme a mejorar la versión final del manuscrito.

A Gus y Moby, por ser quienes más tiempo me acompañaron durante esta aventura, porque mientras estuvimos juntos me recordaron constantemente que el universo continúa más allá del escritorio, y por permitirme el placer de acariciar a dos tigres.

A Karen, mi paisaje más soñado, por acompañarme en esta vida, por su apoyo incondicional e infinita paciencia, y por hacerme sentir tan feliz.

Gracias.

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1.** Contrastes entre coeficientes de variación (CV) temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica en tres unidades espaciales. (PPNA) productividad primaria neta aérea; (PSN) productividad secundaria neta; (EfTr) eficiencia trófica; (CV interanual) coeficiente de variación de valores anuales del período julio 2005 – junio 2012; (CV intra-anual) coeficiente de variación de valores mensuales de un año típico, calculados como la media de meses homónimos.

**Pág. 53**

**Tabla 2.** Valores medios de productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, por sección policial para el período comprendido entre el 1 de julio de 2005 y el 30 de junio de 2012.

**Pág. 64**

**Tabla 3.** Tendencias de series temporales de productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica, en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay), entre el 1 de julio de 2005 y el 30 de junio de 2012.

**Pág. 67**

**Tabla 4.** Regresión lineal múltiple de eficiencia trófica en función de variables analizadas, en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) para el período julio 2005 – junio 2012. Modelo espacial I: efectos regionales confundidos. Modelo espacial II: interceptos regionales discriminados. Diferencia interceptos (SdE – CB): diferencia entre interceptos de SdE y CB.

**Pág. 69**

**Tabla 5.** Contrastes interregionales de la relación espacial intra-regional entre la eficiencia trófica y sus controles, en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, Uruguay, en el período julio 2005 – junio 2012. Los modelos incluyen las 13 variables listadas y una variable de interacción entre una de ellas y una variable ficticia que identifica una de las regiones. Variable Interacción: variable independiente interactuante con la variable ficticia regional.

**Pág. 71**

**Tabla 6.** Regresión lineal múltiple para variables ficticias de eficiencia trófica en función de variables analizadas, en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio de 2005 y junio de 2012. Modelo temporal I: sin retardos en variables independientes; Modelo temporal II: efectos retardados en un año (variable  $t_{-1}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación; Modelo temporal III: efectos retardados hasta dos años (variable  $t_{-2}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación. **Pág. 73**

**Tabla 7.** Efecto del sitio (sección policial) sobre la eficiencia trófica en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) durante el período julio 2005 – junio 2012, derivado de modelos de regresión múltiple para variables ficticias. Los modelos incluyeron 10 variables independientes, 6 variables ficticias del efecto año y 31 variables ficticias de secciones policiales. Modelo temporal I: sin retardos en variables independientes; Modelo temporal II: efectos retardados en un año (variable  $t_{-1}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación; Modelo temporal III: efectos retardados en uno y dos años (variable  $t_{-2}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación. **Pág. 74**

**Anexo I Tabla 1.** Caracteres que definen las categorías bovinas y ovinas utilizadas en la Declaración Jurada Anual de DICOSE y sus equivalencias en unidades ganaderas (U.G.). Evento reclutamiento: suceso que determina el inicio del período en que el animal pertenece a la categoría en cuestión. Categoría supervivencia: categoría que puede suceder a la categoría en cuestión durante el transcurso de un ejercicio agrícola. Adaptado de DICOSE (1992) excepto donde se indica. Equivalencias en U.G. tomadas de Saravia *et al.* (2011) para las categorías bovinas y de Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012) para las ovinas, excepto donde se indica. **Pág. 118**

**Anexo III Tabla 1.** Asignación y cálculo de peso vivo individual de bovinos y ovinos, para las categorías definidas por DICOSE (1992). Pesos estándar de bovinos excepto novillos > 3 años según Andregnette & Baethgen (2004); pesos estándar de novillos > 3 años basados en Berretta (2006); pesos estándar de ovinos según Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012). Modelos no lineales según Bistolfi *et al.* (2014); ponderaciones en modelos no lineales basadas en Andregnette & Baethgen (2004). **Pág. 125**



**Anexo IV Tabla 1.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias anuales de productividad primaria neta aérea ( $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ ), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 127**

**Anexo IV Tabla 2.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias anuales de productividad secundaria neta ( $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ ), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 127**

**Anexo IV Tabla 3.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias anuales de eficiencia trófica ( $\text{PSN}\cdot\text{PPNA}^{-1}$ ), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 127**

**Anexo IV Tabla 4.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias de productividad primaria neta aérea ( $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) por mes de un año típico, *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 128**

**Anexo IV Tabla 5.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias de productividad secundaria neta ( $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) por mes de un año típico, *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 129**

**Anexo IV Tabla 6.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias de eficiencia trófica ( $\text{PSN}\cdot\text{PPNA}^{-1}$ ) por mes de un año típico, *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 130**

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Área de estudio en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, Uruguay. (a) Distribución del área de estudio y sus respectivas unidades morfo-geo-estructurales en la división política nacional; (b) secciones policiales seleccionadas en Cuesta Basáltica; (c) secciones policiales seleccionadas en Sierras del Este. **Pág. 32**

**Figura 2.** Series mensuales del 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012 y de un año típico en dicho período, de PPNA, PSN y eficiencia trófica en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este. **Pág. 45**

**Figura 3.** Productividad primaria neta aérea anual de recursos forrajeros perennes de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012. **Pág. 49**

**Figura 4.** Productividad secundaria neta anual de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012. **Pág. 50**

**Figura 5.** Eficiencia trófica anual de los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012. **Pág. 52**

**Figura 6.** Variabilidad intra-anual de la productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, durante el período julio 2005 – junio 2012, expresada como el coeficiente de variación (CV intra-anual) de valores mensuales de las variables en cada año agrícola. **Pág. 54**

**Figura 7.** Variabilidad interanual de la productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012, expresada como el coeficiente de variación (CV interanual) de los valores de meses homónimos en el período. **Pág. 54**

**Figura 8.** Series mensuales de PPNA y su coeficiente de variación espacial intra-regional, del 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012 y de un año típico en dicho período, en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica (a, b) y Sierras del Este (c, d). (a, c) PPNA: productividad primaria neta aérea, medias mensuales de píxeles de cada sección, y su media ponderada; (e) CV\_esp PPNA: coeficiente de variación espacial de la PPNA, coeficiente de variación de valores mensuales de secciones policiales pertenecientes a una misma región; (b, d) medias de PPNA de meses homónimos del período para cada serie; (f) coeficiente de variación de valores mensuales de PPNA en un año típico, de secciones policiales pertenecientes a una misma región.

**Pág. 55**

**Figura 9.** Series mensuales de PSN y su coeficiente de variación espacial intra-regional, del 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012 y de un año típico en dicho período, en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica (a, b) y Sierras del Este (c, d). (a, c) PSN: productividad secundaria neta, valores mensuales de cada sección policial, y su media ponderada; (e) CV\_esp PSN: Coeficiente de variación espacial de la PSN, coeficiente de variación de valores mensuales de secciones policiales pertenecientes a una misma región; (b, d) medias de PSN de meses homónimos del período para cada serie; (f) coeficiente de variación de valores mensuales de PSN en un año típico, de secciones policiales pertenecientes a una misma región.

**Pág. 56**

**Figura 10.** Series mensuales de eficiencia trófica y su coeficiente de variación espacial intra-regional, del 1 de julio de 2005 y al 30 de junio de 2012 y de un año típico en dicho período, en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica (a, b) y Sierras del Este (c, d). (a, c) Ef. Trófica: eficiencia trófica, cociente entre valores mensuales de productividad secundaria neta (PSN) y productividad primaria neta aérea (PPNA) por sección policial, cociente entre medias ponderadas de PSN y de PPNA del conjunto de secciones policiales de cada región; (e) CV\_esp Ef. Trófica: Coeficiente de variación espacial de la eficiencia trófica, coeficiente de variación de valores mensuales de secciones policiales pertenecientes a una misma región; (b, d) medias de eficiencia trófica de meses homónimos del período para cada serie; (f) coeficiente de variación de valores mensuales de eficiencia trófica en un año típico, de secciones policiales pertenecientes a una misma región.

**Pág. 58**

**Figura 11.** Dinámica temporal de la variabilidad espacial intra-regional de la productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) durante el período julio 2005 – junio 2012. (a) series del coeficiente de variación espacial (CV espacial) intra-regional a través del período de estudio, coeficiente de variación de promedios anuales de las variables analizadas por sección policial; (b) series del coeficiente de variación espacial (CV espacial) intra-regional en un año típico (julio a junio), coeficiente de variación de promedios de meses homónimos para las variables analizadas por sección policial. **Pág. 60**

**Figura 12.** Relación entre la variabilidad intra e interanual de (a) productividad primaria neta aérea; (b) productividad secundaria neta; (c) eficiencia trófica, registradas en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 60**

**Figura 13.** Relación entre la variabilidad intra-anual de (a) PSN y PPNA; (b) eficiencia trófica y PPNA; (c) eficiencia trófica y PSN, registradas en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio 2005 y junio de 2012. **Pág. 61**

**Figura 14.** Relación entre la variabilidad interanual de (a) PSN y PPNA; (b) eficiencia trófica y PPNA; (c) eficiencia trófica y PSN, registradas en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio de 2005 y junio de 2012. **Pág. 62**

**Figura 15.** Distribución espacial de (a) productividad primaria neta aérea; (b) productividad secundaria neta; y (c) eficiencia trófica, de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, Uruguay. Se representan valores medios por sección policial para el período comprendido entre 1 de julio de 2005 y 30 de junio de 2012. **Pág. 63**

**Figura 16.** Análisis de conglomerados de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) en función de valores medios de (a) productividad primaria neta aérea; (b) productividad secundaria neta; (c) eficiencia trófica, correspondientes a sus sistemas ganaderos en el período julio 2005 – junio 2012. **Pág. 65**

## LISTA DE ABREVIATURAS

**ANCOVA:** análisis de covarianza

**ANOVA:** análisis de varianza

**cal:** caloría

**CONEAT:** Comisión Nacional de Estudio Agro-económico de la Tierra

**CV:** coeficiente de variación

**DICOSE:** División Contralor de Semovientes

**EUR:** eficiencia en el uso de la radiación

**fRFAA:** fracción absorbida de la radiación fotosintéticamente activa

**ha:** hectárea

**INAC:** Instituto Nacional de Carnes

**INIA:** Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria

**IPA:** Instituto Plan Agropecuario

**IVM:** índice de vegetación mejorado

**IVN:** índice de vegetación normalizado

**kg:** kilogramos

**kgMS:** kilogramos de materia seca

**kgPV:** kilogramos de peso vivo

**LART:** Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección

**MGAP:** Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca

**MInt:** Ministerio del Interior

**MJ:** megajoules

**MODIS:** *Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer*

**NASA:** *National Aeronautics and Space Administration*

**PPNA:** productividad primaria neta aérea

**PSN:** productividad secundaria neta

**RFAi:** radiación fotosintéticamente activa incidente

**SUL:** Secretariado Uruguayo de la Lana

**UG:** unidad ganadera

## RESUMEN

En Uruguay, la importancia de los pastizales naturales y su actual pérdida y fragmentación, destacan la relevancia de usos compatibles con su conservación, como la ganadería pastoril. En una aproximación multi-escalar, se estudió la variabilidad espacial y temporal de la productividad primaria neta aérea (PPNA), productividad secundaria neta (PSN) y eficiencia trófica, y la relación de ésta con atributos estructurales y funcionales de los herbívoros y la vegetación, en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, donde aún predominan los pastizales naturales. Los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica fueron más eficientes, debido a su menor PPNA y a la ausencia de diferencias interregionales en PSN. A escala interregional, la transferencia trófica de PPNA a PSN amortiguó la variabilidad espacial del flujo de energía, pero la amplificó dentro de cada región. En la dimensión temporal, dicha transferencia amortiguó la variabilidad intra-anual del flujo de energía y, dependiendo de la sección policial, amplificó o amortiguó su variabilidad interanual. En ambas escalas, los sistemas ganaderos desacoplaron la variabilidad temporal de la PSN, de la correspondiente a la PPNA. La variabilidad intra-anual de la eficiencia trófica se relacionó con las de la PPNA y PSN, mientras que la interanual sólo se relacionó con la de la PSN, mediante asociaciones positivas con la carga, su variabilidad intra-anual y su proporción correspondiente a individuos jóvenes. En ambas escalas espaciales, la eficiencia trófica se relacionó positivamente con la carga y su proporción joven. En Sierras del Este, se relacionó negativamente con la PPNA. En Cuesta Basáltica, se relacionó positivamente con la incorporación de leguminosas y negativamente con la variabilidad interanual de la PPNA. Estos aportes contribuirían a la gestión y monitoreo de sistemas ganaderos y al diseño de estrategias de conservación de pastizales naturales, que promuevan sinergias entre el mantenimiento de sus propiedades ecosistémicas y la resiliencia de los sistemas pastoriles.

**Palabras clave:** pastizales naturales, sistemas ganaderos, productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta, eficiencia trófica, variabilidad espacial, variabilidad temporal, Uruguay.

## ABSTRACT

In Uruguay, the importance of natural grasslands and their current loss and fragmentation, highlight the relevance of uses compatible with their conservation, such as grazing livestock production. Using a multi-scale approach, spatial and temporal variability of aerial net primary production (ANPP), net secondary production (NSP) and trophic efficiency, and the relationship between the latter and structural and functional attributes of vegetation and herbivores, were studied on livestock systems of *Cuesta Basáltica* and *Sierras del Este* regions in Uruguay, where natural grasslands still prevail. Livestock systems of *Cuesta Basáltica* were more efficient than those of *Sierras del Este*, due to lack of interregional differences in NSP and a lower ANPP in the former. Among regions, trophic transfer from ANPP to NSP buffered spatial variability of energy flux, but amplified it within regions. In the temporal dimension, trophic transfer from ANPP to NSP buffered intra-annual variability of energy flux but, varying spatially, it either amplified or buffered interannual variability. At both scales, livestock systems decoupled NSP's temporal variability from that of ANPP. Intra-annual variability of trophic efficiency was significantly related to those of ANPP and NSP, but its interannual variability was only related to that of NSP, due to positive relationships with stocking rate, stocking-rate intra-annual variability, and stocking-rate-percentage corresponding to young individuals. At both spatial scales, trophic efficiency was positively related to stocking rate and its percentage corresponding to young individuals. In *Sierras del Este*, it was negatively related to ANPP. In *Cuesta Basáltica*, it was positively related to legume interseeding and negatively related to ANPP's interannual variability. This study might aid livestock-systems management and monitoring, and provide inputs to the design of natural-grasslands conservation strategies that synergize the maintenance of their ecosystem structure and functioning, and the resilience of grazing livestock systems.

**Keywords:** natural grasslands, livestock systems, net aerial primary production, net secondary production, trophic efficiency, spatial variability, temporal variability, Uruguay.

## INTRODUCCIÓN

La supervivencia y bienestar de la humanidad dependen de los servicios que brindan los ecosistemas de la Tierra (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). En particular, los pastizales han sido esenciales en la evolución (Reed, 1997), desarrollo y bienestar de los humanos (White *et al.*, 2000). Los pastizales templados en especial, son uno de los ambientes más propicios para el asentamiento humano y una importante fuente de alimentos (White *et al.*, 2000). Son ecosistemas dominados por gramíneas o graminoideas, que ocurren principalmente en latitudes medias cuya estacionalidad favorece la dominancia de esa vegetación, así como en áreas tropicales y templadas de alta montaña, a altitudes que superan la línea regional de árboles, donde generalmente ocurren ambientes similares y afinidades biogeográficas templadas (Peart, 2008). Se encuentran en todos los continentes excepto la Antártida, constituyendo uno de los grandes biomas de la Tierra (White *et al.*, 2000).

El concepto de servicios ecosistémicos es una aproximación integral que explicita el vínculo entre el funcionamiento de los ecosistemas y el bienestar humano; una perspectiva antropocéntrica y utilitaria para la incorporación de la dimensión ambiental al proceso de toma de decisiones aplicado a la gestión de los recursos naturales (Daily, 1997; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Fisher *et al.*, 2009). Los servicios ecosistémicos han sido definidos como aspectos estructurales o funcionales de los ecosistemas que son consumidos o utilizados, directa o indirectamente y en forma activa o pasiva, para producir bienestar humano (Fisher *et al.*, 2009). Un aspecto fundamental de dicho concepto es la comprensión y cuantificación de la asociación entre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, y los servicios que proveen, o sea, de las funciones de producción de los servicios ecosistémicos (Daily *et al.*, 2009). La provisión de dichos servicios depende del funcionamiento “saludable” de los ecosistemas, y éste de su estructura, esencialmente de la biodiversidad, cuya complementariedad y redundancia funcionales permiten mantener diversos servicios ecosistémicos en un entorno dinámico (Haines-Young & Potschin, 2010).

Son pocos los casos en que se conocen bien las funciones de producción de los servicios ecosistémicos de los pastizales (Altesor, 2011); no obstante, su biodiversidad se asocia a la provisión directa de beneficios como alimentos, fibra y combustible, valor estético o de existencia, recursos genéticos precursores de los principales cultivos que alimentan la humanidad, y control de la erosión (White *et al.*, 2000; Suttie *et al.*, 2005; Balvanera *et al.*,



2006). También se asocia a la magnitud y estabilidad de servicios ecosistémicos indirectamente utilizados, como la fijación de carbono mediante la producción primaria neta (Tilman *et al.*, 1996), que sustenta servicios utilizados directamente, como la producción de forraje utilizada por la ganadería, el ciclado de nutrientes utilizado por los cultivos (Balvanera *et al.*, 2006), así como el secuestro de carbono en los suelos, que regula el clima global (Soussana *et al.*, 2004). Los pastizales regulan el ciclo hidrológico, implicando servicios ecosistémicos directamente utilizados como la regulación climática regional mediante la evapotranspiración, o indirectos como el rendimiento hidrológico, que sustenta la provisión de agua para bebida, riego y producción de energía (Altesor, 2011), a la vez que sustenta los servicios ecosistémicos de los sistemas acuáticos que drenan los pastizales (Henwood, 2010). En relación a los aspectos mencionados, Heidenreich (2009) realizó una síntesis de los beneficios de los pastizales templados, clasificados según impliquen su conversión, y según si su valor de uso es directo, indirecto o inexistente.

El vínculo entre propiedades ecosistémicas, provisión de servicios ecosistémicos, y bienestar humano, evidencia el acoplamiento entre ecosistemas y sociedad en sistemas sociales-ecológicos (Redman *et al.*, 2004; Haines-Young & Potschin, 2010), definidos como *“el subconjunto de sistemas sociales en que algunas de las relaciones de interdependencia entre humanos están mediadas a través de interacciones con unidades biofísicas y biológicas no humanas”* (Anderies *et al.*, 2004). Los sistemas ecológicos y sociales contienen unidades que interactúan en forma interdependiente y autoorganizada debido a las retroalimentaciones existentes entre ellas; a su vez, cada sistema puede contener subsistemas interactivos. Cuando están tan conectados, el sistema social-ecológico en su totalidad es un sistema adaptativo complejo que involucra subsistemas y se encuentra contenido en sistemas mayores, ocurriendo así en múltiples escalas espaciales y temporales (Holling, 2001; Anderies *et al.*, 2004). Esta estructura autoorganizada y jerárquica trans-escalar se denomina *“panarquía”*, y permite a los sistemas complejos ser creativos y conservativos al mismo tiempo (Holling, 2001). La resiliencia es una propiedad emergente de los sistemas ecológicos, sociales, o sociales-ecológicos (Allen & Holling, 2010); es definida como *“la capacidad de un sistema de absorber perturbaciones y reorganizarse al ser sometido a cambio, de tal manera de conservar en esencia la misma función, estructura, identidad y retroalimentaciones”* (Walker *et al.*, 2004). La integración conceptual de servicios ecosistémicos y sistemas sociales-ecológicos

hace que los primeros estén determinados tanto por los atributos de las personas que se benefician de ellos, como por los de la biología que los provee (Rounsevell *et al.*, 2010).

Los humanos modifican la gestión de los sistemas sociales-ecológicos buscando maximizar la producción de los servicios ecosistémicos que consideran prioritarios, mediante diversas tecnologías (Fisher *et al.*, 2009). Los efectos sistémicos y locales acumulativos de las transformaciones de la superficie terrestre, la alteración de los principales ciclos biogeoquímicos y la remoción o adición de especies, que resultan de la aplicación de dichas tecnologías, hacen que ningún ecosistema de la Tierra sea ajeno a la influencia humana, fenómeno denominado “cambio global” (Vitousek *et al.*, 1997).

Los pastizales templados han sido profundamente modificados a raíz de los cambios producidos en los sistemas sociales-ecológicos que integran; el 54,5% de su área ha sido convertido a uso agrícola, urbanización, forestación y otras perturbaciones, siendo los ecosistemas más alterados del planeta (White *et al.*, 2000). La remoción de su cobertura vegetal al cambiar el uso del suelo reduce y fragmenta su área, extinguiendo localmente las especies que lo habitan; el uso de agroquímicos, la introducción de especies invasoras y el sobrepastoreo, afectan su estructura y funcionamiento. Además, el cambio en el régimen de precipitaciones y el aumento de los niveles de CO<sub>2</sub> y temperatura atmosféricos debidos al cambio climático, así como la alteración del régimen de perturbaciones tales como fuego y herbivoría, modifican la composición específica de los pastizales (White *et al.*, 2000).

Los cambios antropogénicos en las propiedades biofísicas afectan la producción de servicios ecosistémicos implicando disyuntivas, asumidas o no socialmente, entre los servicios que se buscan maximizar y aquellos cuya provisión es afectada en consecuencia (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Rodríguez *et al.*, 2006), relegando servicios ecosistémicos importantes para el bienestar humano que incluso sustentan aquellos que se busca maximizar, comprometiendo así la sustentabilidad de los sistemas sociales-ecológicos. Las no-linealidades entre la provisión de distintos servicios ecosistémicos hacen que el incremento en la provisión de uno pueda causar deterioros súbitos en la provisión de otros (Gordon *et al.*, 2008). Por ejemplo, la conversión agrícola de los pastizales templados, que maximiza la provisión de alimentos o fibras, transforma el sistema de importante sumidero a emisor de CO<sub>2</sub>, afectando así la regulación climática (Scherr & Sthapit, 2009), lo que finalmente compromete la producción de los cultivos. Además, la simplificación de los

ecosistemas para priorizar los servicios ecosistémicos que proveen bienes comercializables, como por ejemplo al disminuir la biodiversidad por la instalación de un cultivo monoespecífico, reduce su capacidad operativa en condiciones altamente variables (Elmqvist *et al.*, 2003). La urbanización y globalización concomitantes disocian la producción de servicios ecosistémicos del goce de sus beneficios, así como a sus afectadores de sus beneficiarios, suprimiendo controles retroalimentativos que habitualmente regulan las disyuntivas cuando existe coincidencia espacial (Paruelo, 2011).

En este contexto de cambio e incertidumbre, se destaca la necesidad de construir resiliencia en los sistemas sociales-ecológicos. Para ello, es necesario conservar y comprender su estructura panárquica, así como sus escalas estructurales y funcionales en el tiempo y en el espacio, para evaluar la contribución de éstas a la sustentabilidad e identificar los puntos en que los sistemas son capaces de aceptar cambios positivos y aquellos en los que son vulnerables (Holling, 2001). Así, la conservación de la biodiversidad, en una aproximación basada en servicios ecosistémicos, es esencial (Perrings *et al.*, 2011; Cardinale *et al.*, 2012). Tan sólo el 4,1% de la superficie de pastizales templados se encuentra en áreas protegidas (Coad *et al.*, 2009). Considerando el cociente entre el área convertida y el área bajo protección, los pastizales templados son el bioma más amenazado del mundo en un orden de magnitud respecto a los demás (Hoekstra *et al.*, 2005). Es así que las áreas remanentes de pastizales templados adquieren una elevada importancia para la continuidad de la provisión de servicios ecosistémicos esenciales para el bienestar humano (White *et al.*, 2000).

Los pastizales son clave para Uruguay, hecho poco percibido hasta el momento por la sociedad, que no asocia los beneficios obtenidos con los servicios ecosistémicos que los sustentan, debido al desconocimiento de su relación causal y a su disociación espacial en un contexto social urbano (Bilenca & Minarro, 2004; Altesor & Paruelo, 2011; Paruelo, 2012). La producción de forraje podría ser una excepción, ya que los beneficios obtenidos mediante la ganadería son fácilmente apropiables, directamente consumibles, tienen valor de mercado (Altesor, 2011) y son además la base histórica de la economía y la principal fuente proteica para la población, la que le asigna gran valor cultural. El territorio uruguayo se encuentra íntegramente incluido en la región de los Pastizales del Río de la Plata que, con más de 700 mil km<sup>2</sup> en el SE de Sudamérica, es una de las mayores áreas de pastizales naturales templados subhúmedos del mundo (Soriano, 1991; Paruelo *et al.*, 2007). Con una riqueza

estimada en 2.000 especies (Del Puerto, 1987), los pastizales naturales representan el 80% del total de las especies vegetales registradas en Uruguay, así como un tercio de las especies de vertebrados (Rodríguez *et al.*, 2004), lo que sugiere una gran biodiversidad.

El predominio de su uso ganadero extensivo durante casi 400 años, permitió que los pastizales en Uruguay aún ocuparan el 71% del territorio nacional en 2000 (DIEA-MGAP, 2000) y que, debido además a características edáficas relativamente limitantes para su uso agrícola, junto con la Pampa Inundable en Argentina, sean los menos transformados de los Pastizales del Río de la Plata (Paruelo *et al.*, 2007). No obstante, la protección de los pastizales en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay es escasa hasta el momento, ocurriendo predominantemente en tierras privadas (Bilenca & Minarro 2004); además, el desarrollo normativo en ordenamiento territorial es incipiente. La gobernanza de los pastizales en Uruguay recae así en el sector privado, influenciado por la lógica de mercado. En este sentido, a partir de la última década del siglo XX, en Uruguay ocurrió un proceso de intenso cambio del uso del suelo hacia cultivos silvícolas y agrícolas (Marshall, 2009; Achkar *et al.*, 2011; Gautreau, 2014), que condujo a la fragmentación de los pastizales y a la reducción de su superficie en un 10% en 11 años (DIEA-MGAP, 2000; 2014), afectando los servicios ecosistémicos de secuestro de CO<sub>2</sub>, rendimiento hidrológico, ciclado de nutrientes y provisión de agua (Jobbágy *et al.*, 2006; Farley *et al.*, 2008; Céspedes-Payret *et al.*, 2009), lo que hace cuestionable la sustentabilidad de esos modelos productivos. Sin embargo, el despoblamiento rural y la extranjerización de la tierra concomitantes, incrementan la disociación entre afectados y beneficiarios de los servicios ecosistémicos mencionados, y dificultan que la relevancia política de las afectaciones supere a la de los beneficios que maximizan los cultivos (Paruelo, 2011; Paruelo, 2012). Este contexto destaca la importancia de aquellos usos de los pastizales que mantengan su estructura y funcionamiento y promuevan la valoración social integral de sus servicios ecosistémicos (Henwood, 2010).

La ganadería pastoril es el principal modo en que los humanos se apropian de la producción forrajera de los pastizales, con fines de subsistencia o comerciales (Suttie *et al.*, 2005). En términos ecosistémicos, dicha actividad obtiene beneficios de la energía solar retenida en forma de biomasa aérea por la vegetación, o sea, de la fracción aérea del flujo neto de energía de los productores primarios, disponible para los herbívoros, denominada productividad primaria neta aérea (PPNA) (Briske & Heitschmidt, 1991; Chapin *et al.*, 2002d). Parte de la

PPNA es consumida ingresando así a la cadena trófica de herbivoría, mientras que la fracción no consumida senesce y pasa entonces a la cadena trófica de detritos (Chapin *et al.*, 2002d). De la PPNA consumida por los herbívoros, parte no es asimilada, así como parte de la energía asimilada es respirada para sustentar funciones como el mantenimiento de la temperatura corporal en homeotermos, la locomoción, y otras funciones; la energía restante es retenida en forma de producción animal (Chapin *et al.*, 2002d). Este flujo neto de energía a partir de los herbívoros, disponible para el siguiente nivel trófico (humanos, en el contexto de los sistemas ganaderos), es denominado productividad secundaria neta (PSN), y comprende la producción pecuaria (Chapin *et al.*, 2002d; Irisarri, 2012). Los sistemas ganaderos son entonces sistemas sociales-ecológicos cuya estructura biótica está constituida por los niveles tróficos de los productores, los consumidores primarios o herbívoros, los consumidores secundarios (humanos), y los detritívoros (Briske & Heitschmidt, 1991; Gross *et al.*, 2006). El aspecto funcional central de dichos sistemas es el flujo de energía a lo largo de la cadena de herbivoría (a través de los productores, consumidores primarios y secundarios) y su gestión se basa en estrategias tendientes a maximizar, a largo plazo, el flujo de energía entre herbívoros y humanos, es decir, la PSN (Briske & Heitschmidt, 1991; Altesor & Paruelo, 2011).

$$\text{PSN} = \text{PPNA} * \text{eficiencia trófica} \quad \text{Ec. I}$$

$$\text{Eficiencia trófica} = \text{eficiencia de consumo} * \text{eficiencia de utilización} \quad \text{Ec. II}$$

La PSN es determinada por la magnitud de su insumo, la PPNA, y por la proporción en que ésta se transforma en PSN, denominada eficiencia trófica (Ecuación I), la que a su vez es determinada (Ecuación II) por la eficiencia con que el forraje se consume y la eficiencia con que el forraje consumido es utilizado (Chapin *et al.*, 2002d) y, si se desglosan los beneficios que constituyen la PSN (carne, leche, lana, cuero, etc.), por la proporción del flujo de energía que deriva en el producto de interés (Irisarri, 2012).

La PPNA depende de la disponibilidad de recursos (luz, CO<sub>2</sub> atmosférico, y agua y nutrientes del suelo) y condiciones necesarias para la fotosíntesis, de la eficiencia con que dichos recursos son utilizados para la fijación de carbono, de los costos respiratorios de adquisición y mantenimiento de la biomasa vegetal, y de la proporción de la biomasa adquirida que se encuentra sobre la superficie del suelo (Chapin *et al.*, 2002a; 2002c). La PPNA de los pastizales varía ampliamente en el espacio y en el tiempo (Briske & Heitschmidt, 1991). A escalas espaciales que impliquen variabilidad climática, el principal control de la PPNA es la

precipitación anual media, mientras que a escalas espaciales menores en las que no se observa variabilidad climática, la PPNA varía principalmente en función de variables topográficas y edáficas que condicionan la disponibilidad de agua en el suelo, así como en función del régimen de perturbaciones como sequías, herbivoría y fuego (Oesterheld *et al.*, 1999). En la dimensión temporal, la precipitación media anual también explica la variabilidad interanual de la PPNA, pero en menor magnitud que en el espacio, posiblemente debido a limitaciones biogeoquímicas o de la vegetación para adaptarse a la variabilidad interanual de las precipitaciones (Paruelo *et al.*, 1999). La variabilidad estacional de la PPNA está determinada principalmente por la periodicidad de la disponibilidad de luz y la temperatura, así como por las precipitaciones (Chapin *et al.*, 2002a; Craine *et al.*, 2012).

La eficiencia con que es consumido el forraje disponible depende del balance entre la magnitud de la PPNA y la demanda energética de los herbívoros. Ésta a su vez depende de la cantidad de animales y de sus requerimientos individuales (Heitschmidt & Taylor, 1991). La carga medida en unidades ganaderas combina ambos aspectos, ya que es una estimación del requerimiento de energía metabolizable de los herbívoros en su conjunto por unidad de espacio y tiempo, tomando como unidad -en Uruguay- el correspondiente al mantenimiento de una vaca de 380 kg (Crempien, 1983). Si la oferta de forraje es muy superior a la demanda energética de los herbívoros, la proporción consumida de la PPNA será menor que si ocurre la situación inversa (Briske & Heitschmidt, 1991). Dado que ambas variables fluctúan con el tiempo entre estaciones o entre años, el grado de similitud en la dinámica temporal de oferta y demanda de forraje determina la eficiencia con que éste es consumido (Briske & Heitschmidt, 1991). Ya que habitualmente la oferta presenta fluctuaciones a las que difícilmente los herbívoros pueden acoplar su demanda (Briske & Heitschmidt, 1991), la PSN es generalmente determinada por las estaciones más restrictivas en PPNA, implicando superávits forrajeros en épocas de abundancia (Briske & Heitschmidt, 1991; McNaughton *et al.*, 1991). De ese modo, los sistemas ganaderos especializados en la reproducción (criadores), estructurados en base a hembras adultas cuyos requerimientos energéticos fluctúan en el año (siendo máximos al final de la gestación y durante la lactancia), se adaptan mejor a la variación estacional de la PPNA que sistemas orientados al engorde (invernadores, estructurados en base a animales jóvenes) o a ambos procesos (ciclo completo), caracterizados por requerimientos energéticos menos variables en el tiempo (Melo, 1995;

Pereira, 2003; Saravia *et al.*, 2011). La estructura del tapiz vegetal, tanto desde el punto de vista de la cantidad de biomasa disponible como de la fisonomía vegetal, también condiciona la eficiencia de consumo a través de su interacción con la anatomía y fisiología del aparato aprehensor de los herbívoros (Nabinger & Carvalho, 2009; Irisarri, 2012). La diversidad de herbívoros suele incrementar la eficiencia de consumo al conferir a dicho nivel trófico una mayor capacidad de adaptación a la heterogeneidad estructural del forraje y de la topografía (Heitschmidt & Taylor, 1991). La digestibilidad del forraje también aumenta la eficiencia de consumo al disminuir el tiempo de pasaje del alimento por el tubo digestivo (Huston & Pinchak, 1991; Chapin *et al.*, 2002d). Finalmente, el aumento del tiempo dedicado a actividades incompatibles con la ingesta de forraje, como algunas conductas antipredatorias, los desplazamientos entre sitios de pastoreo y desde/hacia sitios de abrevado, o la rumia en el caso de los rumiantes, disminuye la eficiencia de consumo (Bailey *et al.*, 1996; Chapin *et al.*, 2002d). El incremento en la eficiencia de consumo implica, mediante la defoliación, una disminución del área foliar que reduce la proporción de radiación interceptada por el dosel y por tanto también la PPNA; los sistemas ganaderos adoptan entonces compromisos entre los procesos de captura de energía solar por la vegetación y la eficiencia con que los herbívoros la cosechan (Briske & Heitschmidt, 1991).

La eficiencia en el uso de la energía consumida aumenta con la digestibilidad del forraje y disminuye con las pérdidas de energía en forma de calor respiratorio, ya sea a partir de energía asimilada de los alimentos o derivada de la biomasa de los herbívoros (Chapin *et al.*, 2002d). El mantenimiento de una temperatura corporal constante en homeotermos es un importante costo energético que depende principalmente de la diferencia de temperatura con el ambiente y de la superficie de intercambio térmico. De ese modo, la eficiencia en el uso de la energía consumida disminuye a medida que la temperatura ambiente se aparta de un rango óptimo, así como a menores tamaños corporales de los herbívoros, al incrementarse la superficie por unidad de volumen corporal (Heitschmidt & Taylor, 1991; Chapin *et al.*, 2002d). El trabajo muscular también implica pérdidas respiratorias, así como las enfermedades (McNaughton *et al.*, 1991; Chapin *et al.*, 2002d). En forma independiente a las pérdidas respiratorias, la mortalidad y la depredación, que implican respectivamente flujos de energía hacia la cadena de detritos o hacia consumidores secundarios no humanos, disminuyen también la eficiencia en el uso de la energía en sistemas ganaderos. Ésta también disminuye

con la edad de los animales, ya que el uso de la energía cambia del crecimiento a la reproducción, el aumento del tamaño corporal implica mayores costos respiratorios de mantenimiento, y el tejido en que predomina la incorporación de biomasa cambia de muscular a adiposo, incrementando el costo energético de dicha incorporación (Trenkle & Willham, 1977; Chapin *et al.*, 2002d). Finalmente, el tipo de producto pecuario obtenido (carne, cuero, leche, lana, etc.) también determina la eficiencia en el uso de la energía consumida, ya que ello implica diferencias en su contenido calórico (Paladines *et al.*, 1964; Tyrrell & Reid, 1965; Coughenour *et al.*, 1985); además, como se mencionó en este párrafo, la eficiencia con que la energía asimilada es retenida varía según el tejido o producto en cuestión (Trenkle & Willham, 1977). En este sentido, la producción de lana tiene la particularidad de mantenerse aún en condiciones de balance energético negativo, ya que se sustenta tanto de la energía asimilada del forraje como de la retenida en los tejidos (Ferguson, 1962).

Los sistemas ganaderos incorporan diversos subsidios de energía con el fin de maximizar la PSN. La incorporación de los herbívoros, la adecuación entre la oferta de energía del forraje y su demanda por los herbívoros, el control de los depredadores, la selección artificial de forrajeras y herbívoros, la incorporación de infraestructura (como divisiones espaciales, abrevaderos y resguardos de la intemperie), los manejos sanitarios, la fertilización, los cultivos forrajeros y la irrigación son ejemplos de subsidios que tienen por objetivo incrementar la PPNA o la eficiencia trófica (Briske & Heitschmidt, 1991; Irisarri *et al.*, 2014).

La incorporación de los herbívoros al sistema es el subsidio mínimo necesario para apropiarse de la energía contenida en el forraje. La composición específica de los mismos afecta la eficiencia de consumo a través de su adecuación a la estructura de la vegetación, y la eficiencia en el uso de la energía consumida a través de su adaptación a las condiciones ambientales de temperatura, humedad y relieve (Heitschmidt & Taylor, 1991). Las estrategias para adecuar la oferta y demanda de energía entre productores y herbívoros consisten en modificar estructural o funcionalmente uno o ambos niveles tróficos. Los sistemas pastoriles extensivos suelen modificar en el espacio y el tiempo la estructura de los herbívoros, especialmente su cantidad o la carga ganadera, para adaptar su demanda energética a las fluctuaciones de la PPNA, lo que suele inducir cambios estructurales y funcionales en los productores. Las modificaciones funcionales a los herbívoros consisten en sincronizar las etapas más demandantes de su ciclo vital con la estación de mayor PPNA (Briske & Heitschmidt, 1991).



Los sistemas pastoriles más intensivos suelen modificar estructural o funcionalmente a los productores. Las modificaciones estructurales implican cambios en el tapiz vegetal, desde la incorporación de forrajeras seleccionadas artificialmente al pastizal natural hasta la sustitución total de éste por un cultivo forrajero, buscando incrementar la PPNA y/o la eficiencia de consumo a través de un aumento de la digestibilidad o una disminución de las fluctuaciones temporales de la PPNA, al incrementarla en las estaciones más restrictivas (Briske & Heitschmidt, 1991). Las modificaciones funcionales de la vegetación consisten en suministrarle recursos limitantes, mediante la irrigación o la fertilización, o a través de cambios estructurales como la incorporación de leguminosas. Al modificar las condiciones y recursos, estas acciones suelen derivar en cambios estructurales de la comunidad vegetal (Briske & Heitschmidt, 1991; Chapin *et al.*, 2002a). En el extremo de máxima intensificación, los productores y herbívoros son disociados espacial y temporalmente, debido a que la demanda de energía de los herbívoros, cuyos costos respiratorios son minimizados mediante el confinamiento, es satisfecha mediante alimentos concentrados derivados de cultivos de cereales (Trenkle & Willham, 1977; Altesor & Paruelo, 2011).

La implementación de los subsidios mencionados, asociada a la retracción de la ganadería a zonas marginales por la expansión agrícola, condujo a la existencia del gradiente de intensificación, simplificación, y desacople entre la PPNA y la PSN descripto, desde sistemas pastoralistas trashumantes o nómades hasta sistemas confinados basados en cultivos de cereales (Suttie *et al.*, 2005; Irisarri, 2012), con diversas implicancias ambientales. El aumento de la carga altera el régimen de herbivoría modificando la composición florística (Cingolani *et al.*, 2005) y, superado cierto umbral, conduciendo al sobrepastoreo y a la desertificación (Briske *et al.*, 2006). La simplificación inherente a los sistemas intensivos, que pueden integrar todos los eslabones de la cadena productiva, implica pocas y fuertes conexiones sistémicas, impartiendo dependencia y rigidez a los sistemas sociales-ecológicos (Cabell & Oelofse, 2012). La coevolución de ungulados y pastizales, la adaptación de su biota a las perturbaciones de herbivoría, fuego y sequías, y la autoorganización que emerge de la coincidencia entre afectados y beneficiarios, confieren a la ganadería pastoril mayor resiliencia (White *et al.*, 2000; Elmqvist *et al.*, 2003; Briske *et al.*, 2006; Paruelo, 2011).

Los sistemas ganaderos de Uruguay, basados tradicionalmente en pastizales naturales y en el pastoreo mixto de bovinos y ovinos, son gestionados a través de establecimientos privados,

con fines primordialmente comerciales (Pereira, 2003; Berretta, 2006). Existe heterogeneidad espacial en la orientación productiva de dichos sistemas y por consiguiente en la estructura de los herbívoros. Su composición específica varía con la relevancia relativa de las producciones bovina y ovina, observándose orientaciones ovinas más marcadas en zonas de suelos más superficiales (DIEA, 2015; Panario, 2016). Las orientaciones de los subsistemas bovino (cría, invernada y ciclo completo) y ovino (cría, invernada y lana) también varían en el espacio (DIEA, 2008; 2010). El cociente entre la cantidad de novillos (machos castrados destinados al engorde) y hembras reproductoras, conocido como relación novillo/vaca, es el indicador estructural utilizado para clasificar los sistemas carniceros bovinos (Pereira, 2003). El cociente entre la cantidad de capones (machos castrados adultos destinados a producir lana) y de hembras reproductoras (relación capón/oveja) se utiliza para determinar la orientación del subsistema ovino (Uraga, 2004). Los sistemas criadores y los laneros, debido a la variabilidad temporal de sus requerimientos energéticos (principalmente en el caso de los primeros) y a que pueden utilizar la energía retenida por los herbívoros sin comprometer su productividad (Ferguson, 1962), se adaptan a la variabilidad estacional de la PPNA que caracteriza a los pastizales, siendo así poco dependientes de los subsidios aplicados a los sistemas intensivos (Melo, 1995). Los sistemas estructurados en base a categorías jóvenes tienen altas demandas de energía durante todo el proceso de engorde, requiriendo una oferta forrajera de alta calidad y poco fluctuante en el tiempo, lo cual suele implicar subsidios forrajeros (Melo, 1995; Pigurina *et al.*, 1998a; Berretta, 2006).

Como resultado de los cambios en el uso del suelo ocurridos en las últimas décadas, el sistema ganadero uruguayo se ha intensificado ante el avance de la frontera agrícola, incorporando cultivos forrajeros perennes y anuales, suplementación con granos y sistemas de engorde confinado (Bervejillo, 2013). Éstos incrementan la rigidez y vulnerabilidad del sistema social-ecológico, tanto a nivel del subsistema biofísico ante la variabilidad climática y epidemias por la disminución de la biodiversidad, como en el subsistema socioeconómico por su estrecha dependencia de los precios de insumos y productos, y el aumento del riesgo por las modificaciones nutricionales de la carne y el alto consumo de la población (Daley, *et al.*, 2010; Cabell & Oelofse, 2012). No obstante, la ocurrencia de estos cambios ha predominado en las zonas de suelos más profundos y fértiles, concentrando la superficie ganadera en zonas marginales, como Cuesta Basáltica y Sierras del Este, donde aún se conservan altas

proporciones de cobertura de pastizal natural (DIEA, 2015; Panario *et al.*, 2011). Incluso en este contexto, Uruguay aún posee excelentes condiciones para la producción pecuaria de alta calidad sustentada en los servicios ecosistémicos de sus pastizales naturales (Altesor & Paruelo, 2011), debido al uso primordialmente ganadero de dichos ecosistemas, a la gravitación económica y arraigo cultural de la ganadería y el consumo de sus productos, así como a los sistemas de información que, a partir de la teledetección y la trazabilidad, permiten vincular los beneficios obtenidos con los servicios ecosistémicos que los proveen. Su perfil exportador y la escasa magnitud de su producción a escala global, permitirían orientar la misma a segmentos de consumo que asignan alto valor a los productos de origen pastoril, otorgando así a los sistemas sociales-ecológicos una configuración social que valore más integralmente los servicios ecosistémicos de los pastizales. Por ejemplo, la certificación de carnes en función de su producción basada en pastizales naturales podría ser una herramienta para la conservación de los Pastizales del Río de La Plata (Michelson, 2008).

La integración de la ganadería pastoril a estrategias de conservación de los pastizales en una aproximación sistémica social-ecológica requiere mejorar la comprensión multi-escalar del funcionamiento de los sistemas ganaderos en áreas donde predomina dicha cobertura vegetal, e identificar las áreas de pastizales naturales más aptas para dicha actividad. Esto implica conocer la variabilidad espacial y temporal de sus servicios ecosistémicos, específicamente de la PPNA, de los beneficios obtenidos de ellos (la PSN) y de la relación entre ambos (la eficiencia trófica). También requiere conocer cómo se relaciona la eficiencia trófica, a través del espacio y el tiempo, con atributos estructurales de ambos niveles tróficos (como la proporción de modificaciones realizadas al tapiz vegetal, la composición específica y etaria de los herbívoros, y la carga y su variabilidad temporal) que dependen directamente de las decisiones de quienes gestionan el sistema, así como con atributos funcionales de los productores (como la PPNA y su variabilidad espacial y temporal) a los que deben adaptarse los sistemas ganaderos.

En la región de los Pastizales del Río de la Plata existen algunos antecedentes en tal sentido. En cuanto a funciones de producción de servicios ecosistémicos, y desde el punto de vista estructural, los grupos CONEAT (MGAP/DGRNR/CONEAT, 1979) vinculan la edafología con la PSN en Uruguay. A nivel de productores primarios, se ha descrito y cartografiado la composición florística de los pastizales uruguayos (Baeza *et al.*, 2011b; Lezama *et al.*, 2011),

determinante cuanti y cualitativo de la PPNA, así como estudiado las modificaciones estructurales que implica la ganadería (Rodríguez & Cayssials, 2011). En cuanto al funcionamiento ecosistémico, se ha estudiado la variabilidad espacial y temporal de la PPNA en Uruguay (Baeza, 2007; Ceroni, 2013; Guido *et al.*, 2014) y su relación con la composición florística (López Mársico, 2007; Baeza *et al.*, 2011a; Gallego, 2013) y con la carga ganadera en los Pastizales del Río de la Plata (Oesterheld *et al.*, 1992; 1998; Irisarri, 2012) y en Uruguay (Soca *et al.*, 2011; Oyhantçabal, 2013). Por otra parte, Bervejillo (2013) describió la variabilidad espacial y temporal de la PSN bovina a escala de regiones geomorfológicas en los sistemas ganaderos de Uruguay. Sin embargo, se desconoce para Uruguay la variabilidad espacial y temporal de la PSN conjunta de bovinos y ovinos y de la eficiencia trófica, así como la relación de dichas variabilidades con la de la PPNA en una aproximación multi-escalar. En cuanto a la relación de la eficiencia trófica con sus controles, Irisarri *et al.* (2014) estudiaron su variación espacial a través de un amplio gradiente de PPNA en grupos de establecimientos ganaderos argentinos; sin embargo, la relación entre eficiencia trófica y PPNA es confundida por la carga, que también varía en el espacio con la PPNA. Mott (1960) describió la relación entre la carga ganadera, la PSN y la producción individual de los herbívoros, caracterizada por un incremento de la PSN simultáneo a una disminución de la producción individual a medida que aumenta la carga, hasta alcanzar una carga óptima a partir de la cual la disminución de la producción individual implica también una disminución de la PSN. En Uruguay, varios estudios han relacionado la PSN con la carga ganadera (Pigurina *et al.*, 1998a; 1998b; Risso *et al.*, 1998a; 2001), con las modificaciones forrajeras realizadas al pastizal natural (Carámbula, 1991; Berretta *et al.*, 1998; Risso *et al.*, 1998b; San Julián *et al.* 1998) y con la composición específica de los herbívoros (Pigurina *et al.*, 1998b), a escalas prediales o menores. Sin embargo, hasta el momento no se han encontrado trabajos que describan la relación específica entre la eficiencia trófica y sus controles, a escalas supra-prediales.

Resolver los vacíos mencionados permitiría mejorar el conocimiento del funcionamiento de los sistemas pastoriles uruguayos y proveer instrumentos de apoyo a la toma de decisiones en su manejo. Las conclusiones resultantes de ello podrían servir como insumo a la toma de decisiones tendientes a la conservación de los pastizales, manteniendo así la provisión de sus servicios ecosistémicos y el bienestar de la sociedad a nivel local y global.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Caracterizar la variabilidad espacial y temporal del flujo neto de energía de productores y consumidores primarios y de la eficiencia trófica, así como la relación de ésta con sus controles, en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, en Uruguay.

### **Objetivos específicos**

- a)** Describir la dinámica temporal de la productividad primaria neta aérea (PPNA), la productividad secundaria neta (PSN) y la eficiencia trófica a escala regional.
- b)** Caracterizar la variabilidad espacial de la PPNA, la PSN y la eficiencia trófica a escala inter e intra-regional.
- c)** Caracterizar la variabilidad temporal de la PPNA, la PSN y la eficiencia trófica a escala inter e intra-anual.
- d)** Caracterizar la relación específica entre la eficiencia trófica y los posibles factores que la controlen a través del tiempo y el espacio: PPNA, variabilidad espacial y temporal de la PPNA, carga ganadera, variabilidad temporal de la carga, porcentaje de recursos forrajeros alternativos al pastizal natural, relación ovino/bovino y porcentaje de la carga correspondiente a categorías jóvenes.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La presente tesis tuvo por objeto de estudio los sistemas ganaderos de las unidades morfo-geo-estructurales Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Panario *et al.*, 2011), en Uruguay (Figura 1 a).

Uruguay, situado entre los paralelos 30° y 35° S y los meridianos 53° y 58° W, al SE de América del Sur, posee un clima subtropical templado, sin regionalizaciones climáticas, con una temperatura media anual de 17,5°C, variando entre los 19 y 16,5°C del extremo N al SE, y una precipitación media anual que varía de 1.600 a 1.100 mm en sentido NE-SW (<http://www.meteorologia.com.uy/ServCli/caracteristicasClimaticas>).

Cuesta Basáltica (Figura 1 b), situada al NW de Uruguay, debe su estructura geomorfológica dominante a la inclinación, en dirección E-W, de flujos basálticos de edad Cretácica que otorgan al paisaje una forma plana alternada, en sitios de menor resistencia a la meteorización, con amplias colinas y lomadas sin superficies planas (Panario, 2016). Los suelos predominantes pertenecen a las unidades cartográficas Cuchilla de Haedo-Paso de los Toros, Queguay Chico (ambas con predominio de suelos superficiales), Curtina (de profundidad media) e Itapebí-Tres Árboles (profundos), presentando un gradiente de profundidad en sentido E-W (Altamirano *et al.*, 1976; Panario, 2016). La cobertura vegetal dominante es el pastizal natural; en base a su composición florística se identificaron tres unidades principales de pastizal, asociadas a la profundidad y textura del suelo, así como a la pendiente y su forma (Lezama *et al.*, 2006). Las limitaciones edáficas en las zonas de suelos superficiales han impedido el desarrollo agrícola y silvícola, por lo que Cuesta Basáltica es el área de mayor predominio de pastizales naturales en Uruguay (DIEA-MGAP, 2000; 2014).

Sierras del Este (Figura 1 c), situada al SE de Uruguay, constituye un conjunto de colinas y serranías orientadas de SW a NE, que comprende una gran variedad de materiales geológicos (lavas ácidas, rocas metamórficas, granitos, cuarcitas, basaltos, etc.) y es el paisaje de mayor energía de relieve del país (Panario *et al.*, 2011; Panario, 2016). Predominan los suelos moderadamente superficiales de las unidades cartográficas Sierra de Polanco, Santa Clara, Cerro Chato y superficiales rocosos como la unidad Sierra de Aiguá (Altamirano *et al.*, 1976; Panario *et al.*, 2011). La cobertura vegetal dominante es el pastizal natural, con un componente leñoso más importante que en Cuesta Basáltica (Lezama *et al.*, 2011); también presenta mayor cobertura de bosque nativo y silvicultura (DIEA-MGAP, 2000; 2014). Los

pastizales de Sierras del Este poseen una gran heterogeneidad florística, identificándose cinco unidades de pastizal cuya ocurrencia se asocia principalmente a la profundidad del suelo y a la concavidad de la pendiente (Lezama *et al.*, 2011).

La ganadería pastoril de bovinos y ovinos es la actividad económica que utiliza mayor superficie en ambas unidades morfo-geo-estructurales (DIEA-MGAP, 2000; 2014). Si bien éstas poseen las mayores proporciones de ovinos en la estructura de los herbívoros y la mayor vocación criadora de bovinos del país, sus sistemas ganaderos difieren entre sí en que Cuesta Basáltica posee una mayor proporción de ovinos a la vez que una mayor heterogeneidad en las orientaciones productivas bovinas, con mayor proporción de sistemas de ciclo completo e invernadores, en comparación con Sierras del Este, más especializada en la cría bovina (DIEA, 2008; 2010; 2015).

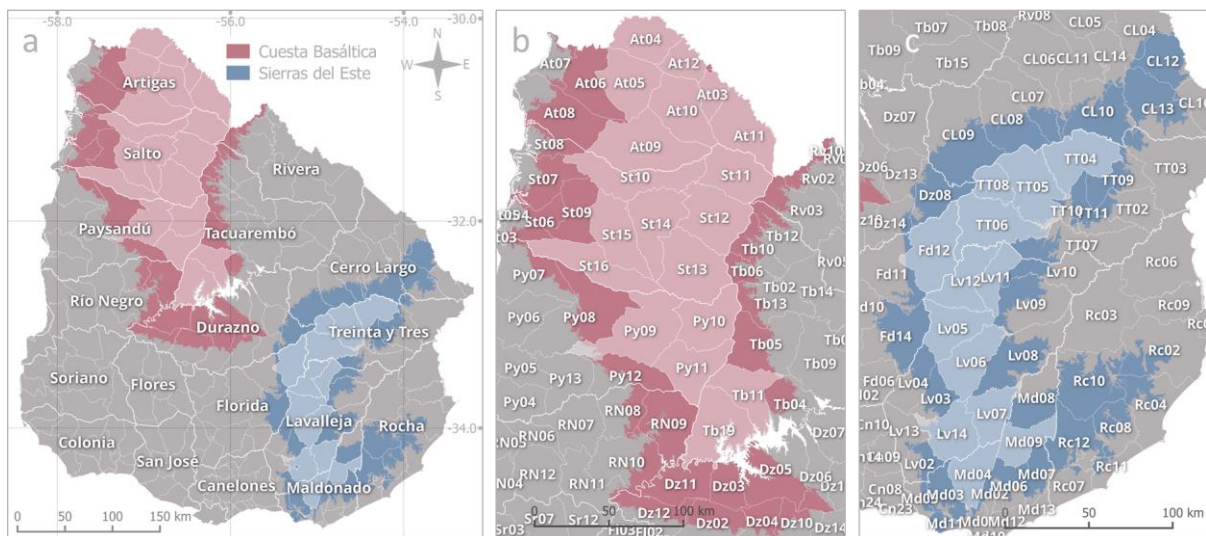
### **Período y área de estudio**

El período de estudio abarcó siete ejercicios agrícolas, comprendidos entre el 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012. El grano temporal utilizado fue el mes calendario.

El área de estudio incluyó el conjunto de secciones policiales (división administrativa del Ministerio del Interior de Uruguay; grano espacial en esta tesis) cuya superficie se encontró comprendida al menos en un 90% en las unidades morfo-geo-estructurales Cuesta Basáltica ó Sierras del Este (Panario *et al.*, 2011) y cuya superficie forrajera no excedió, en su composición, el 1% de cultivos forrajeros anuales en promedio durante el período de estudio, según datos de la Declaración Jurada Anual de la División Contralor de Semovientes (DICOSE) del Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP). De ese modo, el área de estudio se dividió en dos regiones que fueron nominadas de acuerdo a la unidad morfo-geo-estructural a que pertenece cada sección policial seleccionada (Figura 1 a).

La región Cuesta Basáltica reúne 20 de las 33 secciones policiales seleccionadas (Figura 1 b), pertenecientes a los departamentos de Artigas (3ª a 5ª y 9ª a 12ª), Salto (10ª a 16ª), Paysandú (9ª a 11ª) y Tacuarembó (3ª, 11ª y 16ª) que comprenden una superficie de 2.585.424 ha (30°05' S, 55°56' W y 32°52' S, 57°47' W), representando el 60,13% de su respectiva unidad morfo-geo-estructural. Cinco secciones policiales que alcanzaron el 90% de su área incluida en dicha unidad (6ª de Artigas; 9ª de Salto; 9ª de Río Negro; 3ª y 11ª de Durazno), fueron excluidas por superar el 1% de cultivos forrajeros anuales en la composición media de su área

forrajera durante el período de estudio (Figura 1 b). Debido a una modificación realizada en el año 2004 al límite geográfico entre las secciones policiales 3ª y 16ª de Tacuarembó (MIInt, 2004), y con el fin de compatibilizar espacialmente las fuentes de datos utilizadas (como se explica más adelante), dichas secciones fueron fusionadas a los efectos de esta tesis, resultando así 19 las unidades espaciales comprendidas en Cuesta Basáltica. El área seleccionada abarca principalmente la porción más oriental de dicha unidad morfo-geo-estructural, representando mejor sus suelos superficiales que los profundos.



**Fig. 1.** Área de estudio en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, Uruguay. (a) Distribución del área de estudio y sus unidades morfo-geo-estructurales en la división política nacional; (b) secciones policiales seleccionadas en Cuesta Basáltica; (c) secciones policiales seleccionadas en Sierras del Este. Las secciones que integran el área de estudio se presentan en tonalidad más clara. Etiquetas de secciones policiales indican Departamento (letras) y número de sección. **At:** Artigas; **Cn:** Canelones; **CL:** Cerro Largo; **Dz:** Durazno; **Fl:** Flores; **Fd:** Florida; **Lv:** Lavalleja; **Md:** Maldonado; **Py:** Paysandú; **RN:** Río Negro; **Rv:** Rivera; **Rc:** Rocha; **St:** Salto; **Sr:** Soriano; **Tb:** Tacuarembó; **TT:** Treinta y Tres. Tb19 corresponde a la unión de las secciones 3ª y 16ª de Tacuarembó.

Las restantes 13 secciones policiales del área de estudio pertenecen a la región de Sierras del Este, y abarcan una superficie de 1.123.371 ha (43,58% de su unidad morfo-geo-estructural) al SE de Uruguay (32°43' S, 54°03' O y 34°46' S, 55°31' S) en los departamentos de Treinta y Tres (4ª a 6ª y 8ª), Florida (12ª), Lavalleja (5ª a 7ª, 11ª, 12ª y 14ª) y Maldonado (4ª y 9ª) (Figura 1 c).

En su totalidad, el área de estudio comprende 3.708.795 ha, lo que significa el 27,5% del área ganadera de Uruguay en 2011 (DIEA, 2015) y el 21,25% de la superficie total nacional.

### **Obtención de series temporales de productividad primaria neta aérea, productividad secundaria neta y eficiencia trófica**

Se calcularon las series temporales mensuales de PPNA, PSN y eficiencia trófica, correspondientes al período de estudio, para cada sección policial.



### *Obtención de datos de productividad primaria neta aérea (PPNA)*

La PPNA mensual por sección policial se obtuvo de estimaciones realizadas por el Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (LART, 2013), para 2000-2012, basadas en el modelo propuesto por Monteith (1972):

$$PPNA = fRFAA * RFAi * EUR$$

Ec. III

Donde la fRFAA es la fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente que es absorbida por la vegetación, la RFAi es la radiación fotosintéticamente activa incidente y la EUR es la eficiencia en el uso de la radiación por parte de la vegetación, o sea la cantidad de biomasa que se produce por unidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida.

La fRFAA fue estimada mediante teledetección, utilizando imágenes raster de índice de vegetación mejorado (IVM) del producto MOD13Q1 del sensor espectroradiómetro de imágenes de moderada resolución (MODIS) a bordo del satélite Terra de la NASA (LART, 2013). Los índices de vegetación se basan, en su mayoría, en la diferencia con que la vegetación, particularmente sus hojas, reflejan distintos rangos (bandas) de longitud de onda de la radiación electromagnética incidente (Chuvieco, 2002), en particular la del rojo (0,6 a 0,7  $\mu\text{m}$ ) y la del infrarrojo cercano (0,7 a 1,1  $\mu\text{m}$ ). Mientras la clorofila absorbe la radiación en la banda del rojo, las cavidades de aire presentes en el mesófilo esponjoso dispersan la mayor parte de la radiación incidente en la banda del infrarrojo cercano. Cuando la vegetación es sometida a estrés por restricciones en recursos, variaciones de las condiciones ambientales o la acción de agentes patógenos, disminuye su reflectividad en el infrarrojo cercano a la vez que aumenta en el rojo, por la menor absorción clorofílica, reduciéndose así el contraste de reflectividad entre ambas bandas. De ese modo, la diferencia en las reflectividades del rojo y el infrarrojo cercano se incrementa cuanto mayor sea el vigor vegetal presente en la cubierta observada; bajos contrastes indican una vegetación enferma, senescente o de baja densidad (Chuvieco, 2002). El suelo desnudo y el agua presentan una reflectividad muy similar en el rojo y el infrarrojo cercano. Los sensores remotos están equipados con radiómetros que miden la radiación que reciben, reflejada por los objetos que observan, en distintas bandas del espectro electromagnético (Chuvieco, 2002). El IVM en particular es computado, mediante la Ecuación IV, a partir de las reflectancias del rojo y el infrarrojo cercano, aplicándoles correcciones atmosféricas, así como ajustes para tener en cuenta la radiación proveniente del sustrato del dosel, con el fin de optimizar la señal recibida de la vegetación (Huet *et al.*, 2002).

$$\text{IVM} = G * ((\rho_{\text{IRC}} - \rho_{\text{R}}) * (\rho_{\text{IRC}} + C_1 * \rho_{\text{R}} - C_2 * \rho_{\text{A}} + L)^{-1}) \quad \text{Ec. IV}$$

Donde  $\rho$  son reflectancias, corregidas o parcialmente corregidas en base a parámetros atmosféricos (por la absorción Rayleigh y del ozono), del rojo (R), infrarrojo cercano (IRC) y azul (A);  $C_1$  y  $C_2$  son los coeficientes que corrigen por influencias de los aerosoles sobre la banda del rojo, utilizando la banda del azul;  $L$  es el ajuste que da cuenta de las diferencias en transferencia radiativa del infrarrojo cercano y el rojo a través del dosel a partir del sustrato; y  $G$  es un factor de ganancia. Los coeficientes adoptados en el algoritmo del IVM son:  $C_1 = 6$ ;  $C_2 = 7,5$ ;  $L = 1$ ;  $G = 2,5$  (Huete *et al.*, 2002).

El sensor MODIS produce una imagen cada 16 días cuyos píxeles abarcan una superficie de 6,23 ha (que es por consiguiente la resolución espacial del sensor), representando cada uno de ellos un valor de IVM. Luego de aplicar un filtro por calidad a las imágenes, la fRFAA fue estimada como una función lineal truncada del IVM de MODIS (LART, 2013):

**Si:** **Ec. V**

- $\text{IVM} < 0,0928$  →  $\text{fRFAA} = 0$
- $0,0928 < \text{IVM} < 0,7298$  →  $\text{fRFAA} = 1,4914 * \text{IVM} - 0,1382$
- $\text{IVM} > 0,7298$  →  $\text{fRFAA} = 0,95$

La RFAi fue estimada para todo el Uruguay mediante la interpolación de los valores obtenidos en cinco estaciones meteorológicas del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) en Las Brujas, La Estanzuela, Treinta y Tres, Tacuarembó y Salto Grande, y su posterior conversión de las unidades en que se registraron ( $\text{cal} * \text{cm}^{-2} * \text{día}^{-1}$ ) a  $\text{MJ} * \text{ha}^{-1} * \text{día}^{-1}$ . Se utilizaron los promedios de 2000 a 2012 de los valores de RFAi acumulada en cada período de 16 días coincidente con el producto MODIS utilizado, para obtener valores de  $\text{MJ} * \text{ha}^{-1}$  acumulados durante 16 días para cada píxel (LART, 2013).

La EUR fue estimada en  $0,000313 \text{ kg} * \text{MJ}^{-1}$ , valor resultante del promedio de nueve calibraciones de campos naturales, llevadas a cabo entre los años 2006 y 2012 (LART, 2013).

Para cada píxel, los valores de PPNA correspondientes al intervalo de 16 días del producto MODIS utilizado fueron sumados ponderadamente para obtener valores acumulados por mes calendario. Los valores resultantes para los píxeles pertenecientes a cada sección policial fueron promediados para obtener valores mensuales medios de PPNA por sección, expresados en  $\text{kgMS} * \text{ha}^{-1} * \text{mes}^{-1}$  (LART, 2013). Estos valores fueron posteriormente

convertidos a  $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$  asumiendo un contenido calórico de la biomasa vegetal de  $16,76 \text{ MJ}\cdot\text{kgMS}^{-1}$ , utilizado por Oosterheld *et al.* (1992) en base a Golley (1961).

La estimación de la PPNA se realizó exclusivamente en aquellos píxeles clasificados como recursos forrajeros perennes mediante el análisis del comportamiento del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) a lo largo de una estación de crecimiento (denominado firma fenológica), a partir de imágenes satelitales correspondientes al año agrícola 2011-2012 (Baeza *et al.*, 2014). En base a la caracterización de la firma fenológica de píxeles correspondientes exclusivamente a tipos de cobertura vegetal conocidos mediante recorridos de campo, dichos autores clasificaron el total de los píxeles del territorio nacional en las siguientes coberturas: recursos forrajeros perennes (pastizales naturales, mejoramientos extensivos y pasturas implantadas), cultivos de verano (verdeos y cultivos de verano), doble cultivo (cultivos/verdeos de invierno y de verano en un mismo ejercicio agrícola), y forestación y monte (Baeza *et al.*, 2014).

El uso de estimaciones de la PPNA correspondientes a los píxeles clasificados como recursos forrajeros perennes tiene dos implicancias metodológicas para la estimación de la eficiencia trófica. En primer lugar, no se contó con estimaciones de la PPNA de los cultivos forrajeros anuales (verdeos de invierno y de verano); esta limitante, que podría significar una sobreestimación de la eficiencia trófica debida a una subestimación del área forrajera y por tanto de la energía disponible para los herbívoros, se pretendió minimizar seleccionando secciones policiales en que los cultivos forrajeros anuales no superaran, en promedio durante el período de estudio, el 1% de su área forrajera, como se ha mencionado anteriormente. En segundo lugar, el área de la que se obtuvieron los datos de PPNA en cada sección policial no es necesariamente coincidente con el área correspondiente a los datos de PSN. A la exclusión de parte del área de recursos forrajeros de la estimación de la PPNA, se añaden las diferencias existentes entre el sistema de clasificación de cobertura del suelo de Baeza *et al.* (2014) y el de DICOSE (1992) (ver Anexo I para una descripción detallada), así como la posibilidad que los establecimientos ganaderos no ocupen toda el área de la sección policial a que son asignados, o trasciendan los límites geográficos establecidos por el Ministerio del Interior para la misma. Por tal motivo, es esperable que existan grados variables de solapamiento entre las áreas correspondientes a las estimaciones de PPNA y de PSN entre secciones policiales e incluso entre años para una misma sección. No obstante, se supuso una coincidencia aceptable, por

lo cual se asumió que las estimaciones de la PPNA de los recursos forrajeros perennes por sección policial son aplicables a su área forrajera determinada en base a los registros de DICOSE y son, por tanto, representativas de la energía disponible para los herbívoros presentes en dichas unidades espaciales.

Finalmente, la utilización de la base de datos de PPNA mencionada implica suponer que, tanto la EUR como la relación funcional entre la fRFAA y el IVM, son constantes a través del área y el período de estudio, y comunes a todas las coberturas vegetales englobadas en los recursos forrajeros perennes. Además, implica suponer que la distribución espacial de los recursos forrajeros perennes, determinada mediante una clasificación de cobertura del suelo correspondiente al final del período de estudio, es constante durante el mismo.

### *Cálculo de la productividad secundaria neta (PSN)*

La PSN, expresada en MJ\*ha<sup>-1</sup>\*mes<sup>-1</sup>, se calculó por sección policial y mes calendario como la suma de la energía retenida en forma de biomasa bovina, biomasa ovina, leche y lana.

El área correspondiente a la PSN en cada sección policial y año agrícola fue la media, entre las dos Declaraciones Juradas Anuales consecutivas correspondientes, de su superficie forrajera equivalente a la suma del área declarada como campo natural y rastrojos, campo mejorado, campo fertilizado, praderas artificiales y cultivos forrajeros anuales (Andregnette & Baethgen, 2004). En el Anexo I se definen las categorías de cobertura del suelo utilizadas en la Declaración Jurada Anual de DICOSE.

La productividad de biomasa (MJ\*ha<sup>-1</sup>\*mes<sup>-1</sup>) de cada especie por sección policial y mes calendario fue estimada mediante la Ecuación VI, adaptada de Torroba (1985).

$$\text{PSN}_{\text{bm}} = (\text{BM}_{\text{ext}} - \text{BM}_{\text{imp}} + \text{BM}_{\text{f}} - \text{BM}_{\text{i}}) * \text{ha}^{-1} * 9,90 \quad \text{Ec. VI}$$

Donde BM<sub>ext</sub> representa la biomasa (en kg de peso vivo) extraídos de la sección policial en cuestión durante el mes considerado, ya sea mediante transporte de hacienda o consumo en el establecimiento; BM<sub>imp</sub>, los kg de peso vivo que ingresan a la sección desde fuera de ella mediante transporte de hacienda durante el mismo período; BM<sub>f</sub> y BM<sub>i</sub>, la cantidad de biomasa existente en la sección al finalizar y al comenzar el mes en cuestión, respectivamente; las hectáreas representan el área forrajera de la sección policial en el año correspondiente; y la constante 9,90 es el contenido calórico de 1 kg de peso vivo, expresado en MJ (Coughenour *et al.*, 1985). Todos los términos relativos a la biomasa fueron calculados en función de la

cantidad de animales involucrados y de su peso vivo individual estimado de acuerdo a su edad o categoría (para una descripción detallada de las categorías bovinas y ovinas utilizadas por DICOSE, de la metodología empleada en la estimación de sus existencias mensuales, y de la utilizada para calcular sus pesos individuales, consultar los Anexos I, II y III, respectivamente). Se utilizaron datos de cantidad de animales trasladados y consumidos (Anexo II), y las estimaciones de existencias y pesos individuales, correspondientes a cada mes por sección policial, para calcular la productividad mensual de biomasa según la Ecuación VI. Cabe puntualizar que el modelo aplicado al cálculo de la productividad de biomasa implica un incremento ponderal mensual constante en el espacio y tiempo, para cada especie, sexo y edad de herbívoro en cuestión. Así, la variabilidad espacial y temporal de dicha productividad radica en la cantidad de nacimientos, la cantidad y estructura etaria de los individuos presentes, la proporción de traslados extractivos con destino a faena, y la diferencia, para cada mes, entre el peso de faena y el peso estimado o estándar de cada categoría.

Para calcular la cantidad de energía retenida mensualmente en forma de lana por sección policial, se sumaron los kg de lana producidos por cada categoría ovina y se convirtieron a MJ en función de su contenido calórico. La cantidad de lana producida se estimó directamente proporcional a la superficie corporal de los ovinos (Rogers & Schlink, 2010), calculada como el peso vivo elevado a la potencia de 0,67 (Bennett, 1973). Se tomaron como patrón un peso corporal 46,04 kg y un peso de vellón de 4,92 kg, resultantes de los valores medios de las razas Corriedale, Merino, Ideal, Merilin y Romney Marsh (Rodríguez Sabarrós *et al.*, 2014), ponderados por sus respectivas proporciones en la composición del *stock* ovino nacional (SUL, 2010). Se estableció así una relación estándar entre superficie corporal y peso del vellón que permitió calcular el peso del vellón de cualquier categoría. De ese modo, la producción de lana para una categoría ovina, sección policial y mes dados resulta de la Ecuación VII.

$$\text{Kg lana} \cdot \text{mes}^{-1} = \text{PV}_t^{0,67} \cdot (\text{PVell}_{\text{ST}} \cdot (\text{PV}_{\text{ST}}^{0,67})^{-1}) \cdot 12^{-1} \cdot \text{Ex}_t \quad \text{Ec. VII}$$

Donde  $\text{PV}_t$  representa el peso medio de la categoría en cuestión, estimado a mediados del mes considerado;  $\text{PVell}_{\text{ST}}$  y  $\text{PV}_{\text{ST}}$  son los valores estándar para el peso de vellón y peso vivo, respectivamente; y  $\text{Ex}_t$  es la cantidad media de individuos de la categoría en el mes en cuestión, equivalente al promedio de las cantidades al inicio y al fin del mismo. El peso de vellón estimado para la categoría y mes en cuestión fue dividido entre 12 debido a que el peso de vellón representa la producción anual de lana.

Para convertir los kg de lana producidos en unidades de energía, se asumió una composición estándar de la lana de 70% de proteína y 11% de grasa (Pesok, 2012), y un valor calórico de dichos componentes de 5.609 y 9.741 kcal\*g<sup>-1</sup>, respectivamente (Paladines *et al.*, 1964).

Para calcular la PSN láctea se estimó la producción mensual de leche de cada sección policial y luego se convirtió a unidades de energía. La producción mensual se estimó ponderando la producción anual (calculada sustrayendo los litros destinados a consumo animal del total de litros producidos en el año, según la Declaración Jurada Anual) en función de la proporción correspondiente a cada mes, a nivel nacional, en base a datos de DIEA (2006-2013). El contenido calórico de la leche se calculó mediante la función propuesta por Tyrrell & Reid (1965) para sus concentraciones de grasa, proteína y lactosa, utilizando los valores medios mensuales de concentración de proteína y grasas en la leche a nivel nacional (DIEA, 2006-2013), y asumiendo un contenido de lactosa estándar de 4,8% (FDA, 2011) y una densidad de 1,032 g\*ml<sup>-1</sup> (Alais, 1985).

#### *Compatibilización de las bases de datos de PPNA y PSN*

Para fusionar las secciones policiales 3ª y 16ª de Tacuarembó, como se mencionó en la descripción del área de estudio, se sumaron los valores de los movimientos de hacienda por mes y los de usos del suelo y existencias de herbívoros al cierre de cada año agrícola, correspondientes a ambas secciones. Se calculó también la media de su PPNA, ponderada en base a la cantidad de píxeles utilizados para su estimación en cada sección. Dicha fusión se realizó porque la base de datos correspondiente a la PPNA fue confeccionada en base a límites de las secciones mencionadas que fueron modificados antes de iniciar el período de estudio (MInt, 2004; LART, 2013), pero los datos de PSN corresponden a los límites vigentes durante el mismo, mientras que el área conjunta de ambas secciones ha permanecido incambiada.

#### *Cálculo de la eficiencia trófica*

La eficiencia trófica mensual por sección policial se calculó de acuerdo a la Ecuación VIII.

$$\text{Eficiencia trófica} = \text{PSN} * \text{PPNA}^{-1}$$

**Ec. VIII**

Donde PPNA y PSN representan, respectivamente, los valores obtenidos y estimados de ambas variables para la sección policial y mes en cuestión.

## **Análisis de datos**

### *Dinámica temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica*

Se calcularon la PPNA, PSN y eficiencia trófica mensuales de cada región y del área de estudio en su totalidad, como la media ponderada (en función del área forrajera media en cada año agrícola) de los valores correspondientes a sus respectivas secciones policiales. Se calcularon las medias de los meses homónimos para obtener la serie temporal de un año típico para las tres variables mencionadas. Se graficaron y describieron las series temporales correspondientes al período de estudio y al año típico en Cuesta Basáltica y Sierras del Este.

Se calculó la media global de cada serie a escala anual y se evaluó la existencia de tendencias significativas en las series del período de estudio, para cada región, mediante el test de Mann-Kendall (Gilbert, 1987).

Los tests de Mann-Kendall se realizaron con Past 3.11 (Hammer *et al.*, 2001). Sus resultados se consideraron significativos cuando  $p < 0,05$  en contrastes bicaudales.

### *Variabilidad espacial y temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica*

Se calcularon la PPNA y PSN anuales por sección policial mediante la suma de los valores mensuales, así como la eficiencia trófica anual como el cociente entre PSN y PPNA anuales. Se evaluó el efecto de la región y de la variabilidad interanual, sobre las medias de las variables mencionadas, mediante análisis de varianza (ANOVA) para medidas repetidas (Zar, 2010), con los valores anuales por sección policial como variable dependiente, la pertenencia a la región como factor categórico y el año agrícola como factor de repetición. Un procedimiento análogo se aplicó a los promedios de meses homónimos de las tres variables para evaluar el efecto de la región y la variabilidad intra-anual; en ese caso, el factor de repetición fue el mes del año típico. Para ambos análisis de varianza, y debido a la diferencia en cantidad de secciones policiales existente entre Cuesta Basáltica y Sierras del Este, las comparaciones *a posteriori* se realizaron mediante el test de Tukey HSD para tamaños de muestra desiguales (Spjøtvoll & Stoline, 1973). Se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para las comparaciones correspondientes a años, o meses del año típico, en que no se cumplieran los supuestos de normalidad según el test de Shapiro-Wilk u homocedasticidad según el test de Levene (Zar, 2010). Se utilizó el test multivariante de Wilks en los casos que no cumplieran el supuesto de esfericidad (Statistica electronic manual, 2015).

Para el análisis de la variabilidad temporal de la PPNA, la PSN y la eficiencia trófica, se calcularon sus coeficientes de variación (CV) intra e interanuales, respectivamente a partir de las medias de meses homónimos y de los valores anuales a lo largo del período, para cada región y para el área de estudio en su totalidad. Se compararon dichos CV entre variables, así como entre las escalas intra e interanual de cada variable, tanto a nivel de cada región como del área de estudio en su totalidad, mediante el test de Fligner-Killeen (Donnelly & Kramer, 1999). Éste es una versión modificada del test de puntuaciones ponderadas desarrollado por Fligner & Killeen (1976), utilizada para poner a prueba la hipótesis nula de que las muestras comparadas pertenecen a poblaciones de igual coeficiente de variación, mediante el contraste entre los valores observados y esperados de la suma de posiciones ordenadas transformadas de la muestra menor dentro del conjunto de ambas muestras agrupadas (Donnelly & Kramer, 1999). De igual manera se compararon los CV intra e interanuales entre regiones, para las tres variables analizadas. El mismo test se utilizó a su vez para comparar año a año el CV intra-anual (calculado a partir de valores mensuales de cada año), así como mes a mes el CV interanual (calculado a partir de valores de meses homónimos del período) de cada variable entre ambas regiones estudiadas.

Para el análisis intra-regional de la variabilidad espacial, se calcularon los coeficientes de variación espacial de cada región, a partir de los datos mensuales de PPNA, PSN y eficiencia trófica de sus secciones policiales, tanto mes a mes a través del período de estudio, como para el año típico, a partir de los promedios interanuales de meses homónimos de cada variable en cada sección. Se graficaron y describieron las series temporales resultantes y se evaluó la existencia de eventuales tendencias en las series del CV espacial por región mediante el test de Mann-Kendall (Gilbert, 1987).

Los CV espaciales de las tres variables fueron comparados entre regiones (para todo el período, por cada año del período y por mes en un año típico) y entre variables para todo el período (a escala regional y de área de estudio en su globalidad) mediante el test de Fligner-Killeen (Donnelly & Kramer, 1999).

Se estudió la relación espacial, a escala intra-regional, entre los CV intra-anual e interanual de la PPNA, la PSN y la eficiencia trófica por separado, así como entre los CV de dichas variables tomadas de a pares, para ambas escalas de variabilidad temporal, mediante regresiones lineales simples de los CV de las secciones policiales en cada región. Se realizaron análisis de



covarianza (ANCOVA) para evaluar eventuales diferencias interregionales (en intercepto y pendiente) en las relaciones mencionadas, cuando éstas resultaron significativas (Zar, 2010).

Se calcularon las medias del período de estudio en base anual para las tres variables estudiadas por sección policial como el cociente entre el total de MJ producidos por hectárea y la cantidad de años del período, para la PSN y PPNA, y como el cociente entre los resultados de éstas para la eficiencia trófica. Se cartografiaron los resultados y se realizaron análisis de conglomerados jerárquicos con cada variable, utilizando la distancia euclídea y el método de la media aritmética no ponderada de pares de grupos (más conocido como UPGMA, por sus siglas en inglés) (Sokal & Michener, 1958), para sistematizar la interpretación de la cartografía e identificar grupos homogéneos de secciones policiales dentro de cada región.

Se evaluó la existencia de eventuales tendencias en la PPNA, PSN y eficiencia trófica de cada sección policial aplicando el test de Mann-Kendall (Gilbert, 1987) a sus respectivas series temporales.

Los ANOVA para medidas repetidas y sus contrastes *a posteriori*, los tests de Levene, de Wilks y de Kruskal-Wallis, los análisis de regresión lineal simple y los ANCOVA se realizaron con la versión de prueba de Statistica 13.0 (Statsoft, Inc. Tulsa, OK, US). Los tests de Mann-Kendall, de Fligner-Killeen y de Shapiro-Wilk, así como los análisis de conglomerados jerárquicos, se realizaron con Past 3.11 (Hammer *et al.*, 2001). Los resultados de los tests se consideraron significativos cuando  $p < 0,05$ ; todos los contrastes realizados fueron bicaudales.

### *Relación entre la eficiencia trófica y sus controles*

Para estudiar la relación espacial entre la eficiencia trófica y sus controles, se evaluó el efecto específico que ejerce cada uno sobre ella mediante modelos de regresión lineal múltiple en los que se filtró la variabilidad temporal utilizando los valores medios de las variables involucradas por sección policial, para el período de estudio. Para el estudio de la relación temporal de la eficiencia trófica con sus controles, se utilizaron los valores medios de las variables a cada año y se filtró la variabilidad espacial mediante técnicas de análisis de datos de panel (Wooldridge, 2013). De ese modo, la variable dependiente fue la eficiencia trófica media anual. El conjunto de variables independientes o controles incluyó: la PPNA y sus coeficientes de variación intra-anual, interanual y espacial; los porcentajes del área forrajera ocupada por campo mejorado, campo fertilizado, praderas artificiales, y cultivos forrajeros

anuales; la carga ganadera y sus coeficientes de variación intra e interanual; la relación ovino/bovino; y el porcentaje de la carga correspondiente a categorías jóvenes. Todas las variables, tanto las independientes como la dependiente, fueron calculadas en base anual por sección policial, ya sea para el lapso del período de estudio o de cada año, según se trató del análisis espacial o temporal, respectivamente.

*Productividad primaria neta aérea (PPNA) y su variabilidad espacial:* Se utilizó la PPNA media anual por sección policial; su CV espacial se calculó como la media de los valores mensuales del CV de la PPNA correspondiente a los píxeles clasificados como recursos forrajeros perennes en cada sección policial (LART, 2013; Baeza *et al.*, 2014).

*Composición de la oferta forrajera:* Los porcentajes del área ocupada por los distintos recursos forrajeros durante el período de estudio se calcularon como la media de sus valores anuales, a su vez calculados como el promedio de los valores de la Declaración Jurada Anual al inicio y fin de cada ejercicio agrícola.

*Carga ganadera:* La carga ganadera fue calculada como el promedio de sus valores mensuales, los que se obtuvieron sumando el producto, para cada categoría bovina y ovina, entre las existencias mensuales de individuos por sección policial y sus equivalencias en unidades ganaderas (ver Anexo I).

*Relación ovino/bovino:* La relación ovino/bovino se calculó como la media de los valores mensuales del cociente entre la carga ovina y la carga bovina, correspondientes a la suma de la carga de sus respectivas categorías en unidades ganaderas.

*Porcentaje joven de la carga ganadera:* Se calculó como el promedio del porcentaje de la carga ganadera mensual correspondiente a las categorías bovinas menores a dos años y las categorías ovinas menores a un año.

*Variabilidad temporal de la PPNA y de la carga ganadera:* Para el análisis espacial, los CV interanuales de la PPNA y la carga ganadera se calcularon a partir de los valores anuales (calculados como la suma y el promedio de los valores mensuales de cada año, respectivamente) y los CV intra-anales a partir de los promedios interanuales de meses homónimos. Para el análisis temporal sólo se utilizaron los CV intra-anales, calculados a partir de los valores mensuales de cada año.

*Modelos espaciales:* Se utilizaron tres modelos de regresión lineal múltiple. El primer modelo no contempló la existencia de la división espacial en regiones, evaluando la relación espacial entre la eficiencia trófica y el conjunto de variables independientes a nivel del área de estudio, confundiendo así el efecto de la pertenencia regional. El segundo modelo incluyó el efecto de las regiones permitiendo a éstas interceptos diferentes mediante la inclusión, al conjunto de variables independientes, de una variable ficticia indicativa de una de las regiones (Wooldridge, 2013). Así, la estimación del intercepto de la ecuación de regresión correspondió a la región no representada en la variable ficticia y el coeficiente de la variable ficticia representó la diferencia interregional de interceptos (el intercepto de la región representada en la variable ficticia fue la suma entre el coeficiente de ésta y el intercepto de la ecuación de regresión). Los coeficientes de las demás variables independientes indicaron la pendiente que relaciona a cada una con la eficiencia trófica, independientemente del efecto de la pertenencia a Cuesta Basáltica o Sierras del Este. El tercer modelo se diseñó con el fin de evaluar eventuales diferencias interregionales en la pendiente de regresión entre la eficiencia trófica y cada uno de sus controles. Para ello, se realizaron tantas regresiones múltiples como controles a analizar y en cada una se incorporó, al conjunto de variables independientes, una variable de interacción equivalente al producto entre la variable control de interés y la variable ficticia regional (Wooldridge, 2013). Así, la variable de interacción asumió el valor de la variable control en cuestión cuando ésta perteneció a una sección policial incluida en la región indicada en la variable ficticia, y cero de lo contrario. En modo análogo al segundo modelo, el coeficiente de la variable control de interés correspondió a la región no indicada en la variable ficticia y en la interacción; el coeficiente de la interacción correspondió a la diferencia interregional de las pendientes. Por lo tanto, un coeficiente significativamente distinto de cero en la variable de interacción evidenció diferencias significativas entre regiones para la pendiente que relaciona la eficiencia trófica con la variable control de interés.

*Modelos temporales:* Para estudiar la relación temporal entre la eficiencia trófica y sus controles, se utilizaron modelos de regresión múltiple de variables ficticias (Wooldridge, 2013). Dicha técnica permite filtrar la variabilidad espacial mediante la inclusión, al conjunto de variables independientes, de variables ficticias indicativas de todas las secciones policiales excepto una (que constituye la referencia, para lo cual se seleccionó la sección cuya eficiencia

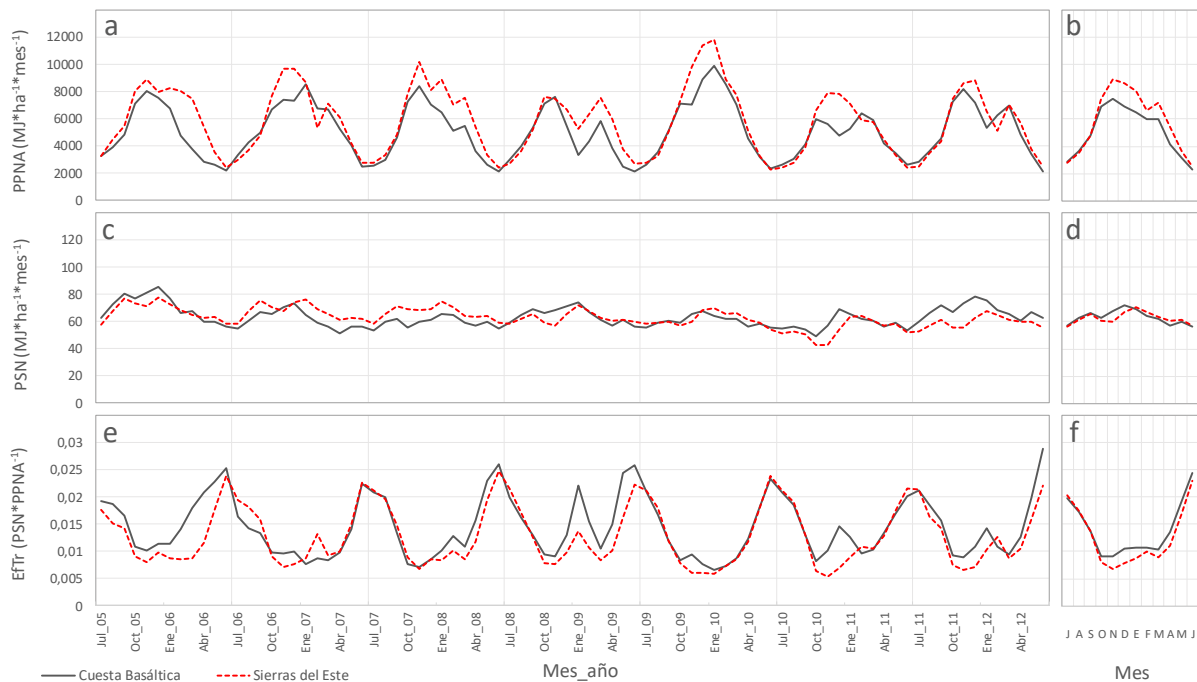
trófica se aproximó más a la media global del período y área de estudio). A su vez, se incorporaron variables ficticias correspondientes a los ejercicios agrícolas (todos excepto el primero, utilizado como referencia) para evaluar eventuales efectos específicos de cada año. Las variables independientes, además de las ficticias recién mencionadas, fueron las mismas que en los modelos de regresión del análisis espacial, exceptuando los CV interanuales. Para el análisis temporal se incluyeron también, en forma progresiva, retardos de uno y dos años (los valores que asumieron las variables uno y dos años antes) para la PPNA y sus CV espacial e intra-anual, como variables independientes. Se realizaron así tres modelos temporales: uno sin retardos; otro con retardos de un año; y el tercero con retardos hasta dos años. Los coeficientes de las variables independientes, estimados mediante estos modelos, indican el cambio esperado en la eficiencia trófica cuando se incrementa en una unidad la variable control considerada, entre dos años consecutivos. Los coeficientes correspondientes a las variables ficticias anuales indican diferencias de intercepto respecto al año de referencia (en este caso, 2005-2006). Los coeficientes de las variables ficticias correspondientes a las secciones policiales indican diferencias en eficiencia trófica con respecto a la sección de referencia, debidas a factores no contemplados en el modelo que no varían en el tiempo (al menos durante la extensión temporal considerada) que por tanto podrían considerarse estrictamente espaciales (Wooldridge, 2013).

Los supuestos de normalidad, homocedasticidad y ausencia de autocorrelación (Zar, 2010) se verificaron mediante los tests de Shapiro-Wilk (Zar, 2010), Breusch-Pagan (Breusch & Pagan, 1979) y Durbin-Watson (Farebrother, 1980), respectivamente.

Los análisis de regresión lineal múltiple se realizaron con la versión de prueba de Statistica 13.0 (Statsoft, Inc. Tulsa, OK, US). La verificación de los supuestos de normalidad, homocedasticidad y ausencia de autocorrelación se realizaron con Past 3.11 (Hammer *et al.*, 2001). Los resultados de los tests se consideraron significativos cuando  $p < 0,05$ ; todos los contrastes realizados fueron bicaudales.

## RESULTADOS

### Dinámica temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica



**Figura 2.** Series mensuales del 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012 (paneles izquierdos), y de un año típico en dicho período (paneles derechos), de PPNA, PSN y eficiencia trófica en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este. Las barras verticales en los paneles izquierdos delimitan años agrícolas (julio a junio); en paneles derechos delimitan meses calendario. (a) PPNA: productividad primaria neta aérea, media ponderada de PPNA mensual de las secciones policiales de cada región; (c) PSN: productividad secundaria neta, media ponderada de la PSN mensual de las secciones policiales de cada región; (e) EfTr: eficiencia trófica, derivada del cociente entre PSN y PPNA; (b, d, f) medias de meses homónimos de los siete años agrícolas para PPNA, PSN y eficiencia trófica, respectivamente.

#### *Productividad primaria neta aérea*

Las series temporales de la PPNA presentaron una clara periodicidad anual en ambas regiones (Figura 2 a), caracterizada en promedio por valores máximos en primavera, un segundo pico de menor magnitud a fines del verano (muy claro en Sierras del Este; apenas insinuado en Cuesta Basáltica), y valores mínimos en invierno (Figura 2 b). Éstos siempre se observaron en junio y establecieron una línea de base que varió poco (entre 2.122 y 2.739  $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) a lo largo del período de estudio y entre regiones (Figura 2 a). Los valores máximos anuales ocurrieron en distintos meses de primavera y verano, variando casi en un orden de magnitud más que los mínimos (5.917 a 11.813  $\text{MJ}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$ ) a través del tiempo y entre regiones, siendo la PPNA notoriamente mayor en Sierras del Este durante los meses más productivos. Esta diferencia de variabilidad entre valores máximos y mínimos implicó una variabilidad interanual acorde en la amplitud de las series. Si bien el patrón de dos picos de productividad fue el de mayor ocurrencia, se observaron entre uno y tres picos de productividad por estación

de crecimiento. Como años atípicos, se destacaron el ejercicio 2008-2009, en que se observó la disminución más pronunciada entre los picos de productividad, así como el año 2009-2010 por su alta productividad, especialmente en Sierras del Este. En promedio (Figura 2 b), la productividad primaria de Sierras del Este fue mayor a la de Cuesta Basáltica, excepto en los meses invernales; dicha diferencia se maximizó en los meses de mayor productividad, especialmente en los picos primaveral y estival tardío. El pico de productividad primaveral fue más prolongado en Sierras del Este y el decremento hacia el final de la estación de crecimiento fue más tardío que en Cuesta Basáltica. Este patrón se observó con constancia en grados variables a lo largo del período de estudio (Figura 2 a).

### *Productividad secundaria neta*

Mientras los valores de PPNA oscilaron en el orden de los miles de MJ, las series temporales de la PSN lo hicieron en el orden de las decenas, exhibiendo una periodicidad menos evidente (Figura 2 c). El año típico presentó tres picos de productividad (Figura 2 d): uno en torno a los  $65 \text{ MJ*ha}^{-1}\text{*mes}^{-1}$  a fines del invierno; otro superando los  $70 \text{ MJ*ha}^{-1}\text{*mes}^{-1}$  a inicios del verano, con un mes de adelanto en Cuesta Basáltica respecto de Sierras del Este; y el tercero de aproximadamente  $60 \text{ MJ*ha}^{-1}\text{*mes}^{-1}$  en otoño. Los valores mínimos en el año típico se observaron en invierno, también con un mes de adelanto en Cuesta Basáltica. A través del período de estudio (Figura 2 c), los meses de ocurrencia de los valores máximos y mínimos anuales, el sesgo temporal de estos extremos entre regiones, así como la forma dada por los picos de productividad, difirieron entre ejercicios agrícolas. El punto máximo de las series se observó en Cuesta Basáltica en diciembre de 2005, coincidente con el máximo en Sierras del Este ( $85,23$  y  $77,43 \text{ MJ*ha}^{-1}\text{*mes}^{-1}$ , respectivamente), mientras que el mínimo ocurrió en octubre de 2010 en Cuesta Basáltica y un mes más tarde en Sierras del Este ( $48,88$  y  $42,42 \text{ MJ*ha}^{-1}\text{*mes}^{-1}$ , respectivamente). La variación interanual entre valores máximos anuales fue similar a la de los mínimos para la PSN, no siendo aparente una línea de base consistente como en la PPNA. En cuanto a la forma, los tres picos descritos en el año típico se observaron, en las magnitudes relativas mencionadas, en todos los años de la serie excepto en el año 2010-2011, en que el pico de fin de invierno fue menor que el de otoño en ambas regiones, coincidiendo con la disminución que precedió a los valores mínimos de la serie, y confiriendo así un aspecto atípico a ese año. En algunos años se observó un cuarto pico de PSN a fines del verano, que superó al de otoño. Durante el año típico (Figura 2 d), la PSN fue similar entre

regiones durante el invierno e inicio de la primavera, fue mayor en Cuesta Basáltica en el resto de la primavera y principios de verano (período de máximas diferencias interregionales) y levemente superior en Sierras del Este en verano y otoño. Este patrón se debió al sesgo temporal existente entre regiones en el pico de productividad estival temprano. Con algunas variaciones, esto se observó en la mayoría de los años (Figura 2 c), aunque desde abril de 2006 hasta julio de 2008 y en forma casi ininterrumpida, la PSN fue mayor en Sierras del Este que en Cuesta Basáltica, mientras que sucedió a la inversa durante todo el ejercicio 2011-2012.

### *Eficiencia trófica*

La eficiencia trófica resulta del cociente entre la PSN y la PPNA; debido a la diferencia de escala entre éstas, presentó una serie cuyo aspecto semeja una imagen especular invertida de la serie de la PPNA, en que los valores máximos coinciden con los mínimos de ésta y viceversa (Figura 2 e). De ese modo, en promedio (Figura 2 f) se observó un patrón con valores máximos en invierno (en el entorno del 2,36%), un pico mucho menor en verano en el entorno del 1% (casi imperceptible y adelantado un mes en Cuesta Basáltica), y valores mínimos en primavera de 0,90% y 0,67% respectivamente en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, también adelantados un mes en la primera. El valor máximo de eficiencia trófica fue 2,89% y se observó en el último mes de la serie de Cuesta Basáltica (en Sierras del Este se observó en junio de 2008 y fue 2,46%), mientras que los valores mínimos fueron 0,53% en noviembre de 2010 (mínimo de la serie) y 0,65% en enero del mismo año, en Sierras del Este y Cuesta Basáltica, respectivamente (Figura 2 e). La ocurrencia de los valores máximos y mínimos reflejó el mismo patrón que los mínimos y máximos de la PPNA, respectivamente. El mes en que se observó el pico estival de eficiencia reflejó la ocurrencia del valor mínimo entre los picos primaveral y estival tardío de PPNA. Los valores máximos y mínimos anuales presentaron un patrón de variación interanual semejante a la serie de la PSN, ya que no se observó una línea de base definida y los máximos anuales, coincidentes con los mínimos anuales de PPNA, no se acotaron como éstos a un rango relativamente estrecho de valores; de ese modo, los rangos entre valores máximos (0,77%) y mínimos anuales (0,48%) fueron similares. Durante un año típico (Figura 2 f), la eficiencia trófica fue similar entre regiones durante el invierno, y fue claramente mayor en Cuesta Basáltica en las demás estaciones, con máximas diferencias en primavera. Con pequeñas variaciones, este patrón se observó año a año en la serie, exceptuando el ejercicio agrícola

2006-2007, único en el que se observó, durante el primer y tercer trimestre, una eficiencia trófica notoriamente mayor en Sierras del Este (Figura 2 e).

Para todo el período de estudio, en una base anual, los valores de las tres variables estudiadas fueron, en Cuesta Basáltica y Sierras del Este respectivamente, 60.757 y 69.718 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> para la PPNA, 757,61 y 752,91 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> para la PSN, y 1,25% y 1,08% para la eficiencia trófica. El año de mayor PPNA fue 2009-2010, con 69.967 y 78.897 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>, y el menos productivo 2010-2011, con 54.110 y 60.551 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>, en Cuesta Basáltica y Sierras del Este respectivamente. El primer año de la serie fue el más productivo para los herbívoros de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, con una PSN de 846 y 813 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>, respectivamente, mientras que el menos productivo fue 2010-2011, con 696 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> en Cuesta Basáltica y 650 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> en Sierras del Este. El año de menor eficiencia trófica (1,04% en Cuesta Basáltica y 0,93% en Sierras del Este) coincidió con el de mayor PPNA; sin embargo, el año de mayor eficiencia fue el de mayor PSN para Cuesta Basáltica (1,46%), mientras que en Sierras del Este fue 2008-2009, con 1,16%.

#### *Tendencias temporales regionales de la PPNA, PSN y eficiencia trófica*

Se observó una tendencia decreciente significativa ( $S = -1382$ ;  $Z = 5,3349$ ;  $p < 0,0001$ ) en la serie temporal de la PSN en Sierras del Este. Por el contrario, no se observaron tendencias significativas tanto en las series temporales de la PPNA y la eficiencia trófica en ambas regiones, así como tampoco en la serie de la PSN de Cuesta Basáltica.

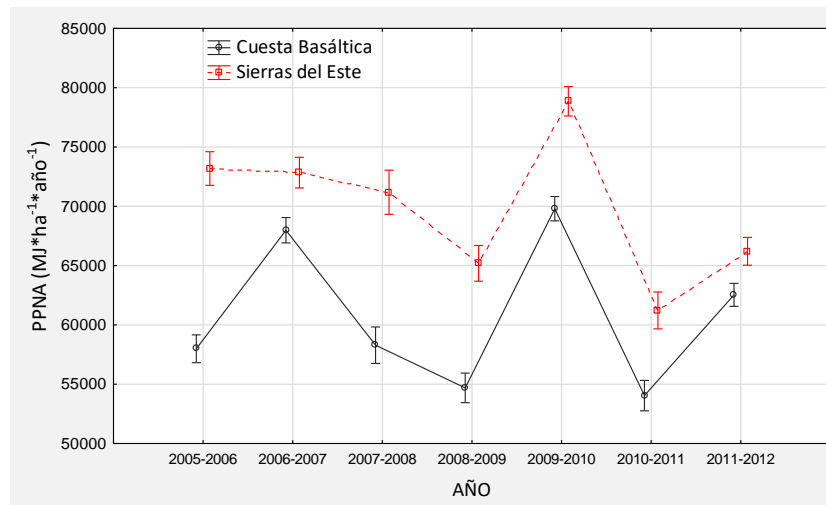
### **Variabilidad espacial y temporal – Escala interregional**

#### *Análisis de la tendencia central*

La PPNA fue significativamente diferente entre las regiones y entre años ( $F_{(1, 30)} = 259,48$  y  $F_{(6, 180)} = 210,05$ , respectivamente;  $p < 0,0001$ ), así como las diferencias interregionales variaron significativamente entre años (interacciones Año\*Región:  $F_{(6, 180)} = 27,98$ ;  $p < 0,0001$ ). Los contrastes *a posteriori* mostraron que la PPNA fue significativamente superior en Sierras del Este en todos los años ( $p < 0,001$  excepto último año en que  $p = 0,0184$ ; Tabla 1 en Anexo IV; Figura 3). A su vez, las regiones difirieron en sus trayectorias durante los tres primeros años analizados, en que Sierras del Este describió una meseta de PPNA sin diferencias significativas entre años, mientras Cuesta Basáltica presentó un incremento



significativo en el segundo. A partir del tercer año, ambas regiones presentaron trayectorias paralelas, tendiendo a converger en el último año analizado (Figura 3; Tabla 1 en Anexo IV).



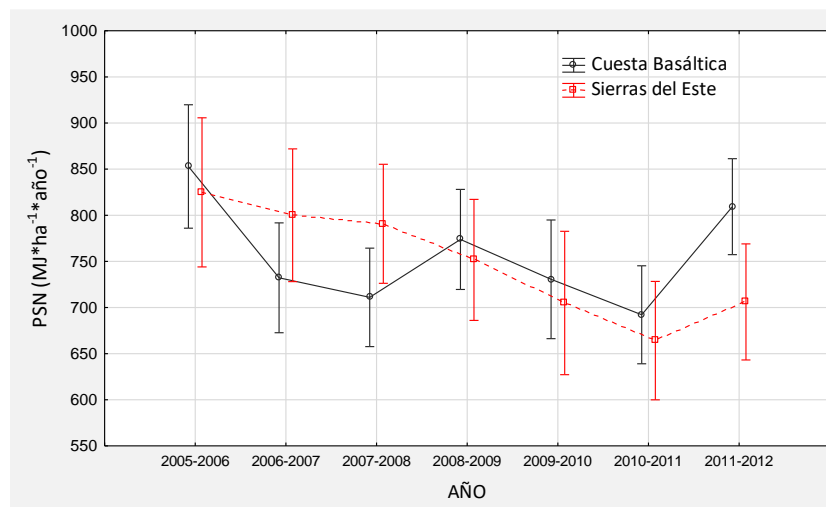
**Figura 3.** Productividad primaria neta aérea (PPNA) anual de recursos forrajeros perennes de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012. Los valores son medias de productividad anual de las secciones policiales correspondientes a cada región. Las barras verticales indican intervalos de confianza del 95%.

El análisis realizado en base a un año típico mostró diferencias significativas entre meses y en la interacción entre meses y región ( $F_{(11, 330)} = 2332$  y  $F_{(11, 330)} = 61,8$ , respectivamente;  $p < 0,0001$ ), además del efecto significativo de la región anteriormente observado en el análisis correspondiente al período de estudio. En concordancia con lo observado en la Figura 2 b, los contrastes *a posteriori* mostraron diferencias interregionales significativas desde octubre hasta mayo (Tabla 4 en Anexo IV). En ambas regiones, el advenimiento de cada mes implicó un cambio significativo en la PPNA excepto entre febrero y marzo en Cuesta Basáltica (cuando se esboza el segundo pico de productividad anual) y entre noviembre y diciembre en Sierras del Este (meses de máxima productividad del año).

El test multivariante de Wilks confirmó los resultados del ANOVA para medidas repetidas ante la violación del supuesto de esfericidad (Wilk's  $\lambda = 0,01$ ;  $F = 284$  y Wilk's  $\lambda = 0,15$ ;  $F = 24,56$ , para el efecto año y su interacción con la región, respectivamente;  $p < 0,0001$ ). Ante ligeras desviaciones de la normalidad en 2005-2006 y de la homocedasticidad en 2006-2007, el test de Kruskal-Wallis ( $H_{(1, N = 32)} = 22,45$  y  $H_{(1, N = 32)} = 19,3$ , respectivamente;  $p < 0,0001$ ) confirmó las diferencias interregionales en esos años. Lo mismo resultó en cuanto al análisis realizado al año típico en que, ante la violación del supuesto de esfericidad, el test multivariante confirmó los resultados del ANOVA (Wilk's  $\lambda = 0,001$ ;  $F = 3387$  y Wilk's  $\lambda = 0,015$ ;  $F = 117$ , para el efecto Mes y su interacción con la región, respectivamente;  $p < 0,0001$ ), al igual que los

contrastes no paramétricos realizados ante la ausencia de homocedasticidad en los meses de enero a abril, que confirmaron las diferencias significativas ( $p < 0,001$ ) entre regiones en los meses mencionados.

Para la PSN no se observó un efecto significativo de la región, aunque sí de los años y su interacción con ella ( $F_{(6, 180)} = 7,70$ ;  $p < 0,0001$  y  $F_{(6, 180)} = 3,16$ ;  $p < 0,01$ , respectivamente). No se observaron diferencias interregionales en ninguno de los años del período de estudio mediante los contrastes *a posteriori* (Tabla 2 en Anexo IV); sin embargo, las diferencias interanuales mostraron patrones diferentes en ambas unidades espaciales. Similarmente a lo observado para la PPNA, las trayectorias de las regiones difirieron en la primera mitad del período. Mientras que en Sierras del Este la PSN disminuyó gradualmente hasta el penúltimo año sin cambios significativos entre años sucesivos (aunque el año de mínima y los de máxima PSN difirieron), en Cuesta Basáltica se observó una significativa disminución del primero al tercer año, un incremento en el cuarto, y luego una trayectoria similar a la de Sierras del Este hasta el penúltimo año, para luego experimentar un incremento significativo en el último y una divergencia respecto de Sierras del Este (Figura 4; Tabla 2 en Anexo IV).



**Figura 4.** Productividad secundaria neta (PSN) anual de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012. Los valores son medias de productividad anual de las secciones correspondientes a cada región. Las barras verticales indican intervalos de confianza del 95%

A escala del año típico, se observaron efectos significativos de los meses y su interacción con la región ( $F_{(11, 330)} = 52,16$  y  $F_{(11, 330)} = 6,14$ , respectivamente;  $p < 0,0001$ ). Los contrastes *a posteriori* no evidenciaron diferencias interregionales de PSN en ningún mes, aunque sí entre los meses de mínima y máxima productividad (invierno y primavera-verano, respectivamente) y en cuanto al patrón de diferencias entre meses, dentro de cada región (Tabla 5 en Anexo IV).

En relación al sesgo temporal de un mes en el pico de PSN del inicio del verano (Figura 2 d), se observó que mientras en Cuesta Basáltica hubo un incremento mensual significativo entre octubre y diciembre, en Sierras del Este ello ocurrió a partir de noviembre. A su vez, la disminución que sucedió a dicho pico y el incremento que precedió al siguiente, implicaron cambios mensuales significativos en Cuesta Basáltica, mientras que en Sierras del Este la disminución mencionada fue menos acentuada, no observándose cambios mensuales significativos desde diciembre a julio (Tabla 5 en Anexo IV).

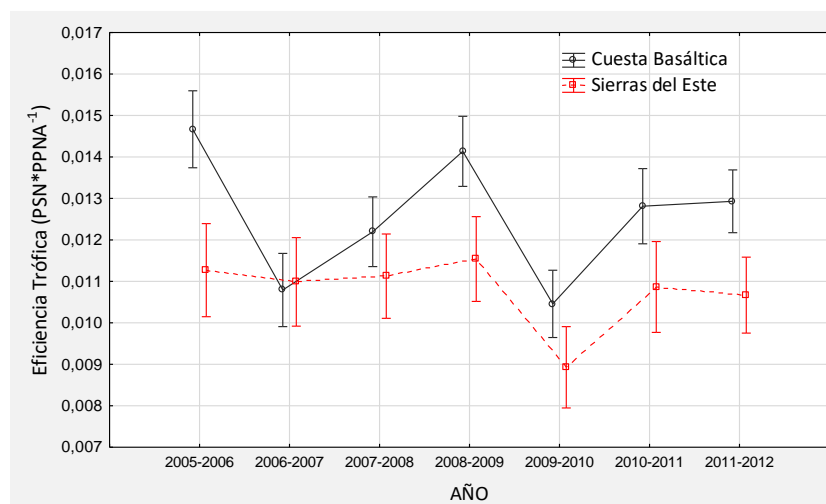
Los tests no paramétricos realizados ante desviaciones de la normalidad en los años 2006-2007, 2007-2008 y 2009-2010 confirmaron la ausencia de diferencias interregionales de PSN. Para el año típico, el test multivariante realizado ante el incumplimiento del supuesto de esfericidad confirmó el resultado del ANOVA (Wilk's  $\lambda = 0,02$ ;  $F = 95$  y Wilk's  $\lambda = 0,17$ ;  $F = 8,6$ , para el efecto mes y su interacción con la región, respectivamente;  $p < 0,0001$ ). El test no paramétrico realizado ante la heterocedasticidad observada en febrero, confirmó la ausencia de diferencias interregionales en ese mes.

La eficiencia trófica, en forma similar a la PPNA, fue afectada significativamente por efecto de la región, del año y de la interacción entre ambos ( $F_{(1, 30)} = 18,48$ ;  $p < 0,001$ ;  $F_{(6, 180)} = 17,03$ ;  $p < 0,0001$  y  $F_{(6, 180)} = 4,48$ ;  $p < 0,001$ , respectivamente). Así, Cuesta Basáltica presentó una eficiencia trófica mayor que Sierras del Este; los contrastes *a posteriori* mostraron diferencias interregionales significativas en el primer y el cuarto año de la serie (Tabla 3 en Anexo IV). Al igual que en el caso de las demás variables estudiadas, ambas regiones exhibieron patrones diferentes en sus diferencias interanuales en los primeros años de la serie. Mientras que en Sierras del Este sólo el año 2009-2010 presentó una eficiencia significativamente menor a los demás años de la serie (que no presentaron diferencias entre sí), en Cuesta Basáltica se observó una disminución significativa en el segundo año, seguida de un incremento significativo hasta el cuarto, para luego describir una trayectoria paralela a Sierras del Este hasta el final de la serie (Figura 5; Tabla 3 en Anexo IV).

El efecto de los meses y su interacción con la región fueron significativos para la eficiencia trófica en un año típico ( $F_{(11, 330)} = 832$  y  $F_{(11, 330)} = 13,15$ , respectivamente;  $p < 0,0001$ ). Se observaron diferencias significativas entre las regiones en primavera-verano (diciembre y enero) y en otoño (abril y mayo). El advenimiento de cada mes implicó cambios significativos en la eficiencia excepto para noviembre, febrero y marzo en Cuesta Basáltica y para

noviembre, diciembre y febrero en Sierras del Este, coincidiendo con las menores eficiencias del año y con el pequeño pico estival en ambas regiones (Figura 2 f; Tabla 6 en Anexo IV).

Debido al incumplimiento del supuesto de normalidad, se realizaron contrastes no paramétricos correspondientes a los años 2006-2007, 2007-2008, 2009-2010 y 2011-2012; observándose (a diferencia del resultado del test de Tukey HSD para muestras desiguales) diferencias interregionales en eficiencia en los dos últimos años mencionados ( $H_{(1, N=32)} = 5,04$ ;  $p = 0,025$  y  $H_{(1, N=32)} = 12,05$ ;  $p < 0,001$ , respectivamente). No se cumplió el supuesto de esfericidad en el ANOVA para medidas repetidas del año típico; el test multivariante confirmó sus resultados (Wilk's  $\lambda = 0,008$ ;  $F = 219$  y Wilk's  $\lambda = 0,06$ ;  $F = 31$ , para el efecto Mes y su interacción con la región, respectivamente;  $p < 0,0001$ ). Tampoco se cumplió con el supuesto de homocedasticidad en el mes de febrero, así como se observó una leve desviación de la normalidad en Cuesta Basáltica en julio; los contrastes no paramétricos confirmaron los resultados de los tests *a posteriori* del ANOVA.



**Figura 5.** Eficiencia trófica anual de los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012. Los valores son medias del cociente entre la productividad secundaria neta y la productividad primaria neta aérea anuales de las secciones correspondientes a cada región. Las barras verticales indican el intervalo de confianza del 95%.

### *Análisis de los coeficientes de variación temporal*

La PSN tuvo una variabilidad intra-anual significativamente menor a las de la PPNA y eficiencia trófica, tanto en ambas regiones (Figura 6) como a escala de área de estudio (Tabla 1). No se observaron diferencias entre variables en cuanto al CV interanual.

La PPNA presentó una variabilidad intra-anual significativamente superior a su variabilidad interanual, tanto a escala de área de estudio como regional (Tabla 1). La eficiencia trófica

exhibió un patrón análogo, aunque significativo solamente en Sierras del Este y en el área de estudio en su globalidad, siendo marginalmente significativo en Cuesta Basáltica (Tabla 1).

No se observaron diferencias significativas interregionales en el CV intra o interanual de la PPNA, la PSN y la eficiencia trófica. Comparando el CV intra-anual año a año (Figura 6), sólo se observó diferencia entre regiones en el año 2010-2011 para la eficiencia trófica, siendo mayor en Sierras del Este ( $T = 15,08$ ;  $p = 0,032$ ). Comparando el CV interanual mes a mes se observó, como única diferencia interregional, que para la PPNA fue mayor en Cuesta Basáltica ( $T = 1,59$ ;  $p = 0,044$ ) en mayo (Figura 7).

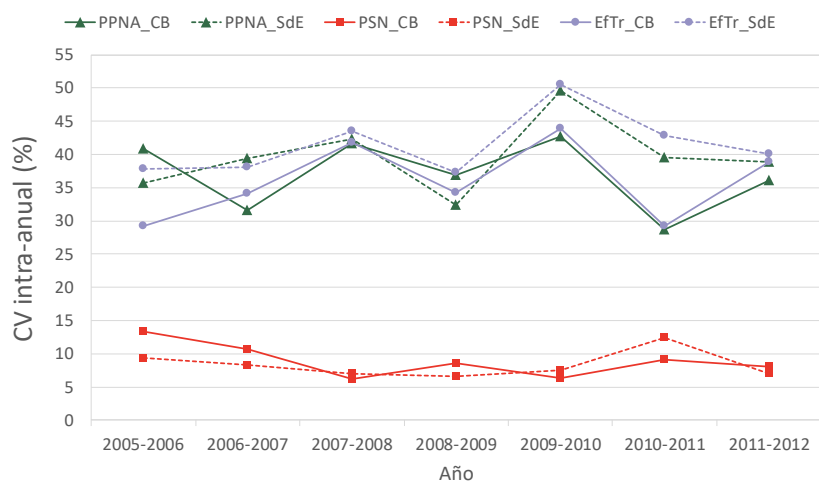
**Tabla 1.** Contrastes entre coeficientes de variación (CV) temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica en tres unidades espaciales. (PPNA) productividad primaria neta aérea; (PSN) productividad secundaria neta; (EfTr) eficiencia trófica; (CV interanual) coeficiente de variación de valores anuales para el período julio 2005 – junio 2012; (CV intra-anual) coeficiente de variación de valores mensuales de un año típico, calculados como la media de meses homónimos; ( $T$ ) valor observado del estadístico del test de Fligner-Killeen; ( $p$ ) probabilidad *a posteriori* correspondiente al contraste bicaudal. Los contrastes son significativos si  $p < 0,05$ .

Contraste		Cuesta Basáltica				Sierras del Este				Área de estudio			
A	B	CV <sub>A</sub> (%)	CV <sub>B</sub> (%)	$T$	$p$	CV <sub>A</sub> (%)	CV <sub>B</sub> (%)	$T$	$p$	CV <sub>A</sub> (%)	CV <sub>B</sub> (%)	$T$	$p$
CV interanual PPNA	CV intra-anual PPNA	10,37	35,48	0,754	<b>0,0302</b>	8,92	40,16	0,533	<b>0,0228</b>	9,40	36,72	0,622	<b>0,0255</b>
CV interanual PSN	CV intra-anual PSN	7,38	8,15	5,907	0,7053	7,90	6,82	6,029	0,6610	6,39	7,45	4,060	0,5928
CV interanual EfTr	CV intra-anual EfTr	12,72	35,76	1,581	0,0785	6,50	42,79	0,533	<b>0,0228</b>	10,32	37,70	1,076	<b>0,0446</b>
CV interanual PPNA	CV interanual PSN	10,37	7,38	3,009	0,2470	8,92	7,90	3,401	0,3567	9,40	6,39	2,622	0,1640
CV interanual PPNA	CV interanual EfTr	10,37	12,72	5,987	0,5234	8,92	6,50	4,253	0,6835	9,40	10,32	5,680	0,6506
CV interanual PSN	CV interanual EfTr	7,38	12,72	7,133	0,1837	7,90	6,50	3,963	0,5602	6,39	10,32	6,626	0,3059
CV intra-anual PPNA	CV intra-anual PSN	35,48	8,15	1,916	<b>0,0021</b>	40,16	6,82	1,729	<b>0,0016</b>	36,72	7,45	1,637	<b>0,0014</b>
CV intra-anual PPNA	CV intra-anual EfTr	35,48	35,76	8,125	0,5385	40,16	42,79	7,811	0,4594	36,72	37,70	8,315	0,5894
CV intra-anual PSN	CV intra-anual EfTr	8,15	35,76	17,388	<b>0,0022</b>	6,82	42,79	17,321	<b>0,0024</b>	7,45	37,70	17,540	<b>0,0018</b>

### *Dinámica de la variabilidad temporal*

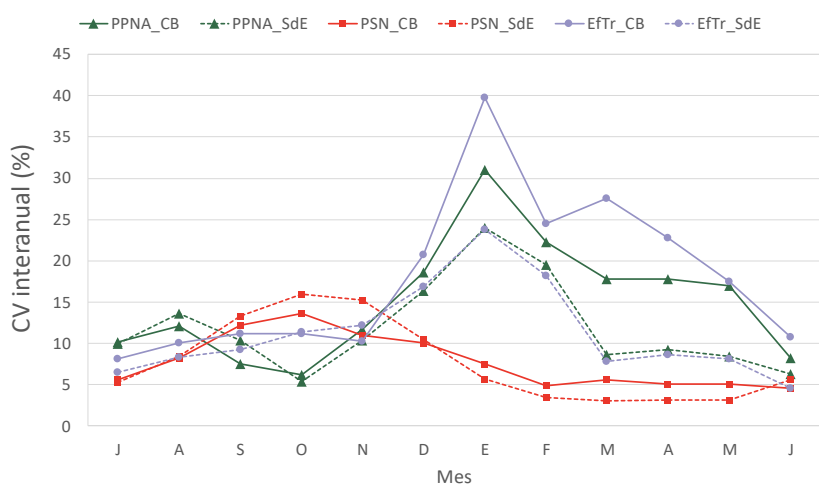
Los CV intra-anales de la PPNA y la eficiencia trófica mostraron una dinámica similar a lo largo del período de estudio (Figura 6), oscilando en el entorno del 30% al 50% en forma acoplada en ambas regiones, excepto por el primer año en Cuesta Basáltica. El año de mayor variabilidad intra-anual para ambas variables fue 2009-2010 en ambas regiones, mientras que el de mínima fue 2010-2011 en Cuesta Basáltica y 2008-2009 en Sierras del Este. La PSN mostró un CV intra-anual que varió poco entre años, en el entorno del 10%.

El CV interanual varió marcadamente entre los meses de un año típico (Figura 7) para la PPNA (6 a 31% en Cuesta Basáltica y 5 a 24% en Sierras del Este) y para la eficiencia trófica (8 a 40% en Cuesta Basáltica y 7 a 24% en Sierras del Este). Se observaron dos picos de variabilidad interanual en la PPNA; uno mayor en verano (máximo valor en enero) y otro pequeño en invierno, mientras que los valores mínimos se observaron en primavera, en el mes de octubre.



**Figura 6.** Variabilidad intra-anual de la productividad primaria neta aérea (PPNA), productividad secundaria neta (PSN) y eficiencia trófica (EfTr) de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, durante el período julio 2005 – junio 2012, expresada como el coeficiente de variación (CV intra-anual) de valores mensuales de las variables en cada año agrícola. **CB:** Cuesta Basáltica; **SdE:** Sierras del Este.

Los valores fueron similares entre regiones en invierno y primavera, incrementando su diferencia en verano para hacerse máxima en otoño, cuando Cuesta Basáltica mantuvo valores superiores a 15% y Sierras del Este mostró valores inferiores a 10%. La variabilidad interanual de la eficiencia trófica siguió un patrón similar, con mínimos valores en invierno y máximos en verano, aunque más divergentes entre regiones al inicio y fin del verano, debido a que en Cuesta Basáltica no se acopló al CV interanual de la PPNA como en Sierras del Este.

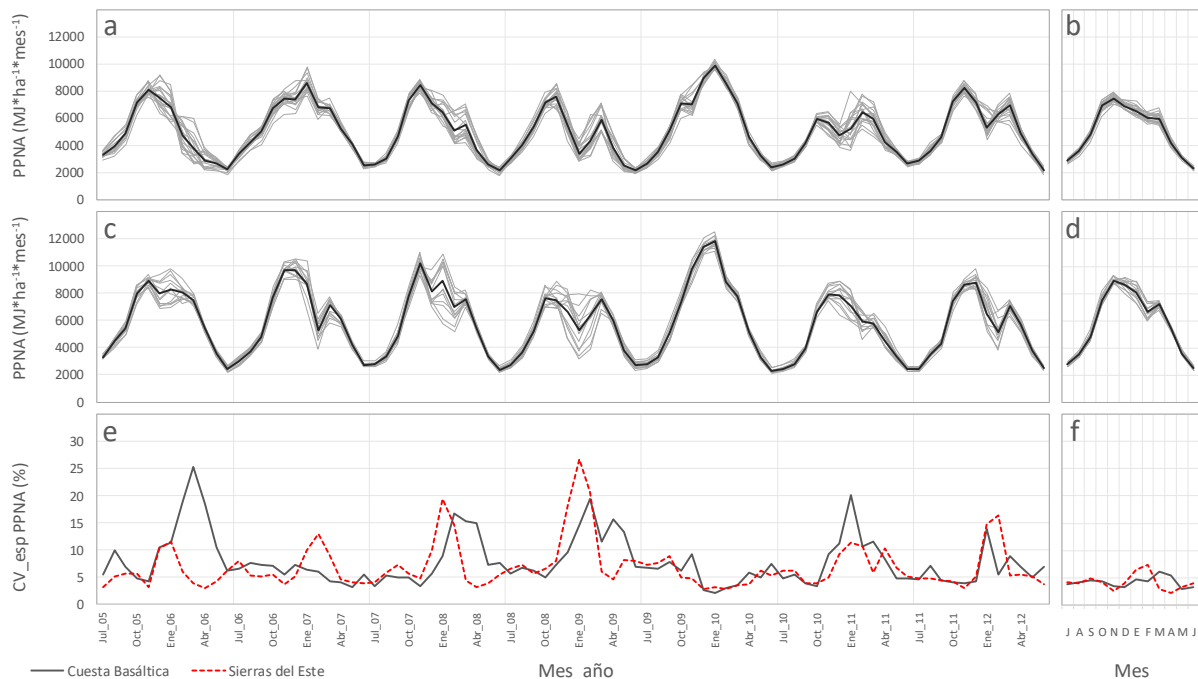


**Figura 7.** Variabilidad interanual de la productividad primaria neta aérea (PPNA), productividad secundaria neta (PSN) y eficiencia trófica (EfTr) de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este durante el período julio 2005 – junio 2012, expresada como el coeficiente de variación (CV interanual) de los valores de meses homónimos en el período. **CB:** Cuesta Basáltica; **SdE:** Sierras del Este

Se observó una escasa variación entre meses en el CV interanual de la PSN (de 5 a 15% en general), con un patrón opuesto al CV interanual de la PPNA, en cuanto a que la máxima variabilidad de la PSN se observó en los meses de mínima variabilidad de la PPNA (Figura 7).

## Variabilidad espacial y temporal – Escala intra-regional

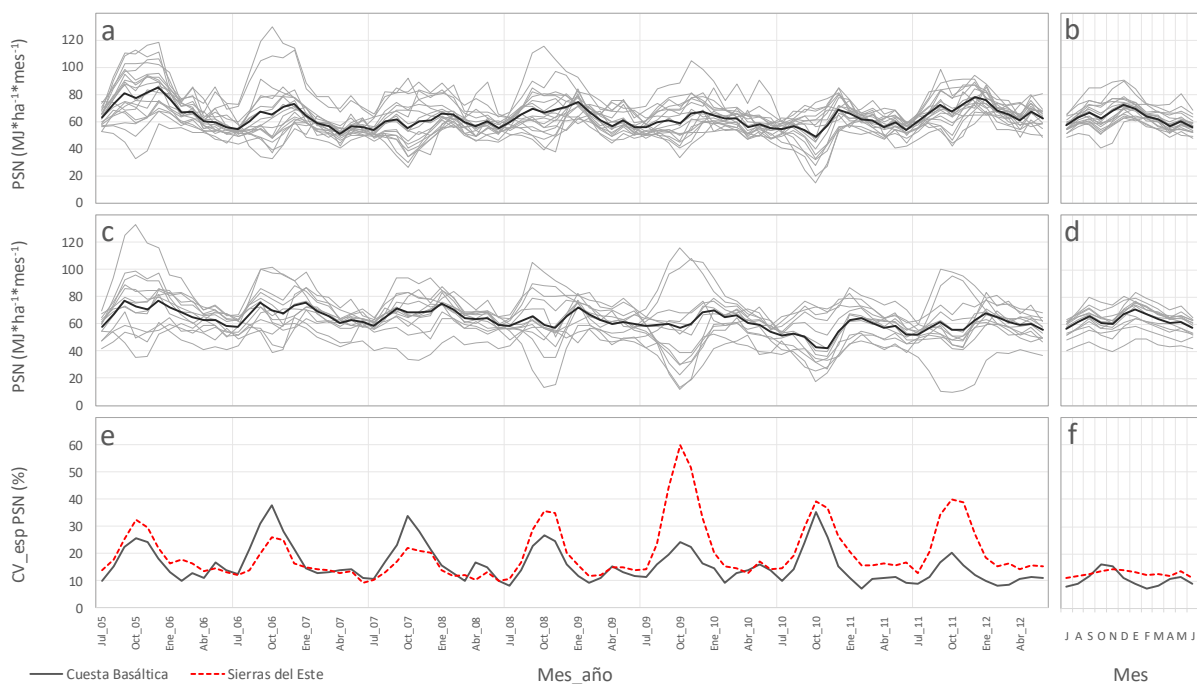
### Dinámica temporal de la variabilidad espacial



**Figura 8.** Series mensuales de PPNA y su coeficiente de variación espacial intra-regional, del 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012 (paneles izquierdos) y de un año típico en dicho período (paneles derechos), en sistemas ganaderos de **Cuesta Basáltica (a, b)** y **Sierras del Este (c, d)**. Las barras verticales en los paneles izquierdos delimitan años agrícolas (julio a junio); en paneles derechos delimitan meses calendario. Líneas claras en los cuatro paneles superiores: series de secciones policiales; líneas oscuras: series regionales. **(a, c)** PPNA: productividad primaria neta aérea, medias mensuales de píxeles de cada sección (líneas claras), y su media ponderada (líneas oscuras); **(e)** CV\_esp PPNA: coeficiente de variación espacial de la PPNA, coeficiente de variación de valores mensuales de secciones policiales pertenecientes a una misma región; **(b, d)** medias de PPNA de meses homónimos del período para cada serie; **(f)** coeficiente de variación de valores mensuales de PPNA en un año típico, de secciones policiales pertenecientes a una misma región.

A escala de sección policial, las series temporales de la PPNA oscilaron en torno a valores y con un patrón general, similares a sus respectivas regiones (Figura 8 a y c). Las principales divergencias entre secciones ocurrieron desde mediados de la primavera a fines del verano, siendo más notorias cuanto más acentuado fue el patrón de dos picos de PPNA a escala regional, observándose así variabilidad en la forma de las series de un mismo año, entre secciones de una región. El primer año de la serie en Cuesta Basáltica resultó atípico, ya que se observaron diferencias destacadas entre las series de sus secciones hasta fines del otoño, aunque el patrón regional fue de un pico de PPNA. En un año típico (Figura 8 b y d), las divergencias entre las series de PPNA de las secciones policiales fueron menores que las observadas año a año. Si bien se observó un patrón común de incremento de dichas divergencias en primavera y verano en ambas regiones, fue más acotado en el tiempo y de mayor magnitud en Sierras del Este. En términos relativos a la magnitud de la PPNA (Figura 8 e), la variabilidad espacial intra-regional osciló entre valores mínimos de 2,11% en

enero de 2010 en Cuesta Basáltica, a máximos de 26,75% en enero de 2009 en Sierras del Este. El CV espacial de la PPNA presentó gran variabilidad interanual en ambas regiones, observándose años en que no alcanzó el 10% y otros con picos que superaron el 25%. En consecuencia, las series temporales del CV espacial de la PPNA no presentaron una periodicidad anual consistente. No obstante, en la mayoría de los años se observaron picos estivales conspicuos de variabilidad espacial en ambas regiones, más desplazados hacia el otoño en Cuesta Basáltica. En un año típico (Figura 8 f), el CV espacial de la PPNA osciló tan sólo entre 2% y 7%. A esta escala temporal, dicho CV reprodujo el comportamiento observado a lo largo del período, pero con una reducción en la amplitud mucho mayor a la producida respecto al período en las series de la PPNA de un año típico, evidenciando así la importancia de la variabilidad interanual en las diferencias entre secciones policiales de una misma región.

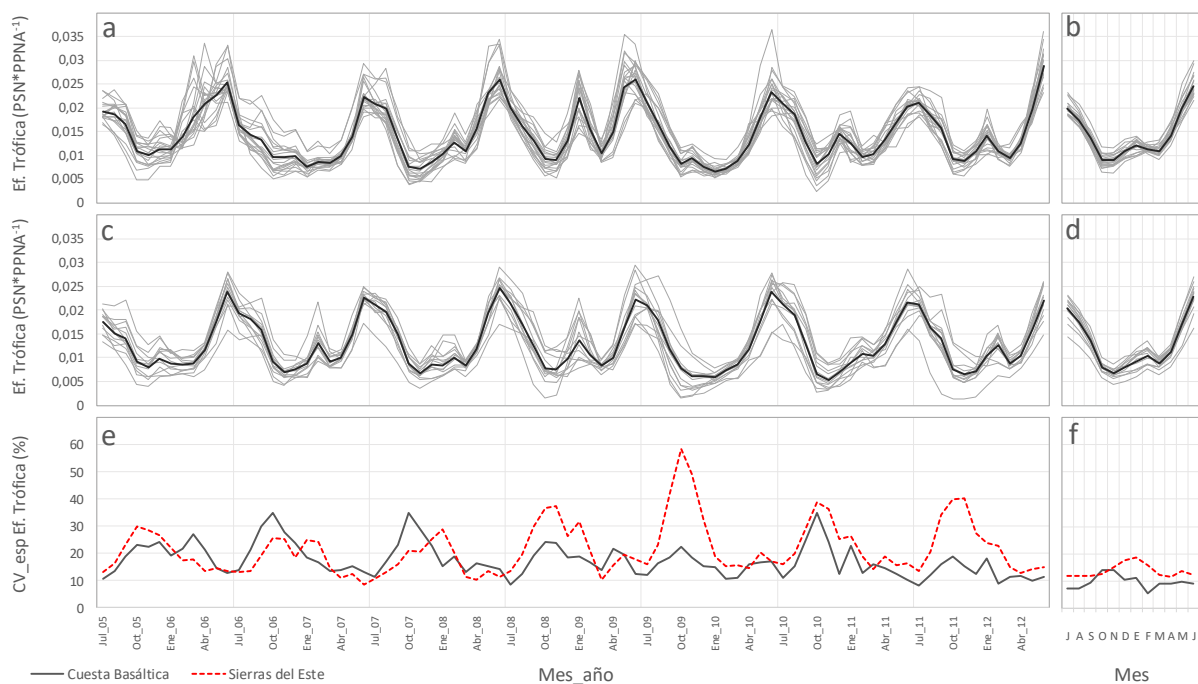


**Figura 9.** Series mensuales de PSN y su coeficiente de variación espacial intra-regional, del 1 de julio de 2005 al 30 de junio de 2012 (paneles izquierdos) y de un año típico en dicho período (paneles derechos), en sistemas ganaderos de **Cuesta Basáltica (a, b)** y **Sierras del Este (c, d)**. Las barras verticales en los paneles izquierdos delimitan años agrícolas (julio a junio); en paneles derechos delimitan meses calendario. Líneas claras en los cuatro paneles superiores representan series de secciones policiales; líneas oscuras representan series regionales. (a, c) PSN: productividad secundaria neta, valores mensuales de cada sección policial (líneas claras), y su media ponderada (líneas oscuras); (e) CV\_esp PSN: Coeficiente de variación espacial de la PSN, coeficiente de variación de valores mensuales de secciones policiales pertenecientes a una misma región; (b, d) medias de PSN de meses homónimos del período para cada serie; (f) coeficiente de variación de valores mensuales de PSN en un año típico, de secciones policiales pertenecientes a una misma región.

La PSN presentó gran variabilidad entre secciones policiales en sus series temporales en cuanto a líneas de base, amplitud, sesgo temporal y forma, no acoplándose al patrón de sus respectivas regiones del modo observado para la PPNA (Figura 9 a y c). Mientras que a escala regional la PSN osciló en un rango que no superó los  $40 \text{ MJ} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ , a escala de secciones



policiales se observaron valores mínimos y máximos de 10 y 133 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*mes<sup>-1</sup>, respectivamente. En cada primavera se observaron comportamientos opuestos -de incremento y disminución de la PSN- entre secciones policiales, siendo así la estación de mayor variabilidad espacial intra-regional. Sin embargo, desde mediados del verano y en otoño, se observó un comportamiento general de disminución gradual. En un año típico (Figura 9 b y d), la eliminación de la variabilidad interanual redujo el rango de variación de la PSN, aunque siguió siendo aproximadamente tres veces mayor a escala seccional que regional. A dicha escala temporal, no se observaron comportamientos opuestos entre secciones como los registrados cada año en primavera, sugiriendo que ellos se deben a segmentos anómalos ocasionales en las series de las secciones, que normalmente siguen el patrón de tres picos de productividad secundaria en el año. A diferencia de la PPNA, el CV espacial de la PSN presentó una clara periodicidad anual (Figura 9 e), de comportamiento habitualmente bimodal con un pico principal primaveral de gran regularidad, y un pico menor en otoño. La característica de mayor variabilidad interanual en estas series fue la amplitud de dichos picos primaverales, que varió entre 10% y 50%, tendiendo a decrecer con los años en Cuesta Basáltica (salvo por el año 2010-2011) y a incrementarse en Sierras del Este, región que presentó el máximo valor de las series, alcanzando 60% en la primavera de 2009-2010. De ese modo, la variabilidad espacial en la PSN duplicó la escala con respecto a la de la PPNA (Figuras 8 e y 9 e). Exceptuando diferencias ocasionales en la amplitud de los picos primaverales, la principal diferencia observada entre regiones fue la divergencia en la línea de base de sus series a partir del año 2008-2009, en que los valores mínimos anuales de Sierras del Este comenzaron a incrementarse. A escala de un año promedio (Figura 9 f), el CV espacial de la PSN contrastó con la serie del período, ya que varió entre 7,1% y 16,2%, y entre 11,1% y 14,5% en Cuesta Basáltica y Sierras del Este respectivamente, sugiriendo una vez más que las grandes oscilaciones observadas año a año se debieron a segmentos anómalos en las series de algunas secciones, tales como disminuciones primaverales de la PSN, y no a un patrón general. Aunque muy poco perceptible en Sierras del Este, se observó un patrón con valores máximos en primavera y un segundo pico en otoño; a este respecto, Cuesta Basáltica reflejó en el año típico el comportamiento observado a lo largo del período, a diferencia de Sierras del Este. La variabilidad espacial de la PSN en Sierras del Este, con la escasa variación entre meses descrita, fue mayor a la de Cuesta Basáltica excepto a inicios de la primavera.



**Figura 10.** Series mensuales de eficiencia trófica y su coeficiente de variación espacial intra-regional, del 1 de julio de 2005 y al 30 de junio de 2012 (paneles izquierdos) y de un año típico en dicho período (paneles derechos), en sistemas ganaderos de **Cuesta Basáltica (a, b)** y **Sierras del Este (c, d)**. Las barras verticales en los paneles izquierdos delimitan años agrícolas (julio a junio); en paneles derechos delimitan meses calendario. Líneas claras en los cuatro paneles superiores representan series de secciones policiales; líneas oscuras representan series regionales. **(a, c)** Ef. Trófica: eficiencia trófica, cociente entre valores mensuales de productividad secundaria neta (PSN) y productividad primaria neta aérea (PPNA) por sección policial (líneas claras), cociente entre medias ponderadas de PSN y de PPNA del conjunto de secciones policiales de cada región (líneas oscuras); **(e)** CV\_esp Ef. Trófica: Coeficiente de variación espacial de la eficiencia trófica, coeficiente de variación de valores mensuales de secciones policiales pertenecientes a una misma región; **(b, d)** medias de eficiencia trófica de meses homónimos del período para cada serie; **(f)** coeficiente de variación de valores mensuales de eficiencia trófica en un año típico, de secciones policiales pertenecientes a una misma región.

Las series temporales de la eficiencia trófica para las secciones policiales en cada región mostró características más similares a las observadas en la PPNA que en la PSN (Figura 10 a y c). Así, oscilaron en un rango levemente superior a la escala regional y siguieron el patrón observado en sus respectivas regiones, incluso con menor variabilidad en la forma de las oscilaciones periódicas que la observada en verano y otoño para la PPNA. No obstante, la eficiencia trófica mostró mayores diferencias entre las series de las secciones, pudiendo éstas ser más fácilmente individualizadas. Este aspecto varió a lo largo del período en Cuesta Basáltica (Figura 10 a), ya que en los primeros dos años se observó una gran variabilidad entre sus secciones y luego fue disminuyendo notoriamente hasta el final del período analizado. En Sierras del Este se observó una tendencia similar en la mayoría de sus secciones, cuyas series en general tendieron a converger con el tiempo; unas pocas secciones mantuvieron elevada la variabilidad espacial en esa región. Durante un año típico (Figura 10 b y d), las series de las secciones se asemejaron más a la de sus respectivas regiones, y no se observaron diferencias notorias entre meses en cuanto a dicha similitud. El CV espacial de la eficiencia trófica (Figura 10 e) mostró un comportamiento similar al del CV espacial de la PSN en su rango de

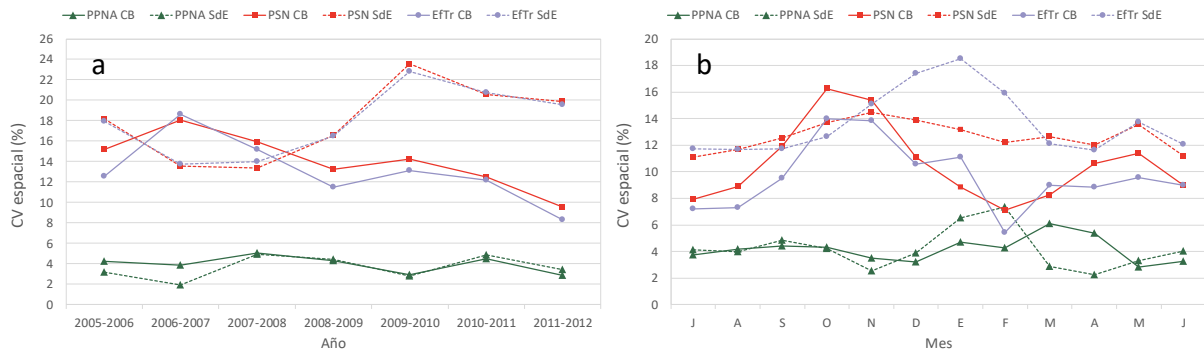
variación y en la periodicidad de sus series temporales, aunque presentó mayor irregularidad entre años, principalmente en cuanto al mes de ocurrencia de los picos de variabilidad espacial y a la magnitud relativa entre los picos de un mismo año. A este respecto, se observaron tres picos anuales de variabilidad espacial en la eficiencia trófica; uno en primavera (usualmente el mayor), otro en verano y un último en verano-otoño (el menor en la mayoría de los años). Al igual que para la PSN, el máximo valor se observó en octubre de 2010 en Sierras del Este, incluso de igual magnitud. En un año típico (Figura 10 f), el CV espacial de la eficiencia trófica varió entre 5,4% en febrero y 13% en octubre en Cuesta Basáltica, y entre 11,6% en abril y 18,5% en enero en Sierras del Este. Se observó un comportamiento de dos picos anuales con sesgo temporal entre regiones; el incremento principal se observó en primavera en Cuesta Basáltica y en verano en Sierras del Este, mientras que en esta última se observó un pico menor en mayo y en Cuesta Basáltica se observó en enero, seguido de una disminución en febrero. Aquí también se evidenció la importancia de la variabilidad interanual en el grado de similitud entre las series de secciones policiales dentro de cada región.

La variabilidad espacial de la PSN y de la eficiencia trófica disminuyeron significativamente ( $S = -752$ ;  $Z = 2,9$ ;  $p < 0,01$  y  $S = -958$ ;  $Z = 3,68$ ;  $p < 0,001$ , respectivamente) a lo largo del período de estudio en Cuesta Basáltica. No se observaron tendencias significativas en el CV espacial de las tres variables estudiadas en Sierras del Este, o de la PPNA en Cuesta Basáltica.

La PSN y la eficiencia trófica presentaron CV espaciales significativamente superiores al de la PPNA, en sus valores medios por sección policial para el período de estudio (Figura 11 a), tanto en Cuesta Basáltica ( $T = 27,16$ ;  $p = 0,002$  y  $T = 26,75$ ;  $p = 0,003$ , respectivamente) como en Sierras del Este ( $T = 18,64$ ;  $p = 0,003$  y  $T = 18,77$ ;  $p = 0,002$ , respectivamente), no presentando tales diferencias entre variables a escala de área de estudio.

No se observaron diferencias interregionales en la variabilidad espacial de los valores medios de la PPNA, PSN y eficiencia trófica para el período de estudio. Comparando las regiones año a año (Figura 11 a), en el año 2006-2007 se observó mayor variabilidad espacial de la PPNA en Cuesta Basáltica que en Sierras del Este ( $T = 4,21$ ;  $p = 0,028$ ) mientras en el año 2009-2010, la PSN presentó mayor CV espacial en Sierras del Este ( $T = 17,59$ ;  $p = 0,025$ ), al igual que ocurrió con la eficiencia trófica en ese año y el siguiente ( $T = 17,4$ ;  $p = 0,03$  y  $T = 17$ ;  $p = 0,041$ , respectivamente). Durante un año típico (Figura 11 b), en el mes de febrero la PPNA mostró variabilidad espacial significativamente mayor en Sierras del Este que en Cuesta Basáltica, y a

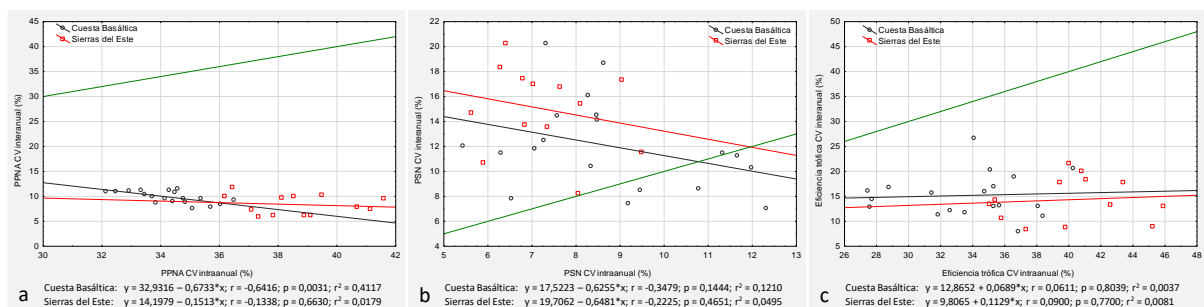
la inversa en marzo ( $T = 18,55$ ;  $p = 0,011$  y  $T = 4,01$ ;  $p = 0,024$ , respectivamente). El CV espacial de la eficiencia trófica de Sierras del Este fue superior al de Cuesta Basáltica en los meses de diciembre y febrero ( $T = 17,01$ ;  $p = 0,041$  y  $T = 20,83$ ;  $p < 0,001$ , respectivamente). No se observaron diferencias interregionales en el CV espacial de la PSN en el curso de un año típico.



**Figura 11.** Dinámica temporal de la variabilidad espacial intra-regional de la productividad primaria neta aérea (PPNA), productividad secundaria neta (PSN) y eficiencia trófica (EfTr) de sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) durante el período julio 2005 – junio 2012. (a) series del coeficiente de variación espacial (CV espacial) intra-regional a través del período de estudio, coeficiente de variación de promedios anuales de las variables analizadas por sección policial; (b) series del coeficiente de variación espacial (CV espacial) intra-regional en un año típico (julio a junio), coeficiente de variación de promedios de meses homónimos para las variables analizadas por sección policial. **CB:** Cuesta Basáltica; **SdE:** Sierras del Este.

### Análisis espacial de la variabilidad temporal

Para la PPNA, la variabilidad interanual se asoció negativamente con la variabilidad intra-anual en Cuesta Basáltica (Figura 12 a). No se observó asociación significativa entre ambas escalas de variabilidad temporal para la PPNA en Sierras del Este, así como tampoco para la PSN y la eficiencia trófica en ambas regiones (Figura 12 a, b y c).

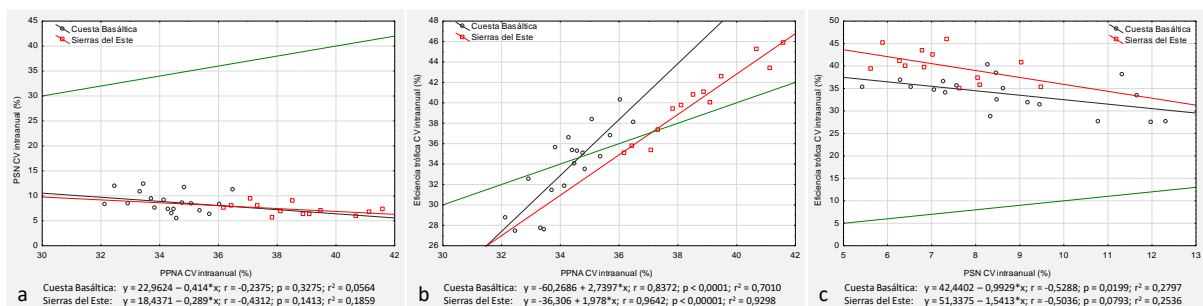


**Figura 12.** Relación entre la variabilidad intra e interanual de (a) PPNA: productividad primaria neta aérea; (b) PSN: productividad secundaria neta; (c) eficiencia trófica, registradas en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio de 2005 y junio de 2012. CV intraanual: coeficiente de variación de promedios de meses homónimos; CV interanual: coeficiente de variación de promedios anuales. Línea verde:  $y = x$ . Ecuaciones de regresión, coeficientes de correlación ( $r$ ), valores  $p$  y coeficientes de determinación ( $r^2$ ) se presentan al pie de cada gráfico.

En las regresiones del CV interanual en función del CV intra-anual, para la PPNA y la eficiencia trófica (Figura 12 a y c), todas las secciones policiales se situaron por debajo de la recta identidad; de ese modo, la mayor variabilidad intra-anual respecto de la interanual en estas variables se mostró como un patrón general que se mantuvo en el espacio. En el caso de la

PSN, mientras que su CV interanual fue mayor que el intra-anual en todas las secciones de Sierras del Este, seis secciones de Cuesta Basáltica se situaron por debajo de la recta identidad (Figura 12 b), presentando mayor variabilidad intra que interanual en dicha variable.

No se observó asociación significativa entre los CV intra-anales de la PPNA y PSN en ninguna región (Figura 13 a). Todas las secciones mostraron mayor variabilidad intra-anual en la PPNA que en la PSN, en concordancia con lo observado en las series temporales de ambas variables. Contrastando con lo anterior, los CV intra-anales de la eficiencia trófica y la PPNA se asociaron positivamente en ambas regiones (Figura 13 b), cuyas regresiones no difirieron significativamente en intercepto o pendiente. La recta identidad atravesó la nube de puntos de modo que 10 secciones de Cuesta Basáltica y tres de Sierras del Este se situaron debajo, con mayor variabilidad intra-anual en la PPNA que en la eficiencia trófica. Los CV intra-anales de la eficiencia trófica y la PSN mostraron una relación negativa en Cuesta Basáltica (Figura 13 c) pero no en Sierras del Este, donde fue marginalmente significativa, aunque de igual signo. Todas las secciones se ubicaron por encima de la recta identidad, mostrando así mayor CV intra-anual en la eficiencia trófica que en la PSN.

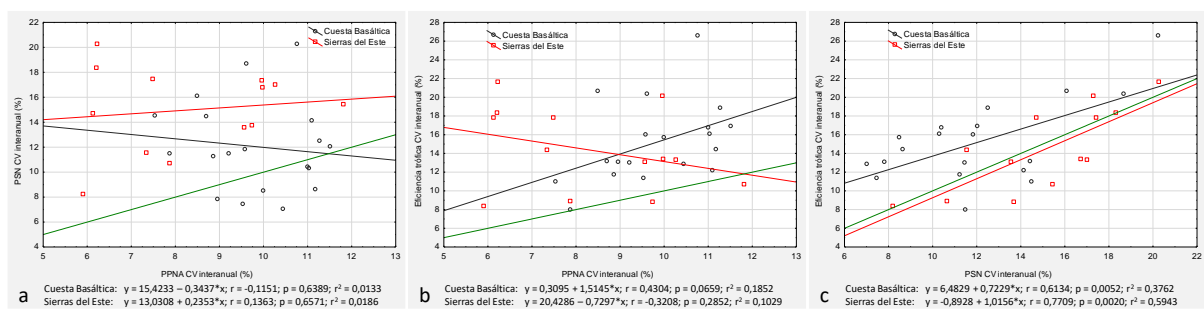


**Figura 13.** Relación entre la variabilidad intra-anual de (a) PSN y PPNA; (b) eficiencia trófica y PPNA; (c) eficiencia trófica y PSN, registradas en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio 2005 y junio de 2012. PPNA: productividad primaria neta aérea; PSN: productividad secundaria neta; CV intraanual: coeficiente de variación de promedios de meses homónimos. Línea verde:  $y = x$ . Ecuaciones de regresión, coeficientes de correlación ( $r$ ), valores  $p$  y coeficientes de determinación ( $r^2$ ) se presentan al pie de cada gráfico.

Los CV interanuales de la PPNA y la PSN no se asociaron significativamente en ninguna región (Figura 14 a), al igual que los CV interanuales de la PPNA y la eficiencia trófica (Figura 14 b), aunque en este caso se insinuó una asociación positiva ( $p = 0,07$ ) en Cuesta Basáltica. En ambas regresiones, las secciones policiales se situaron a ambos lados de la recta identidad. En el primer caso, sólo 7 secciones de Cuesta Basáltica se situaron por debajo, mientras que todas las de Sierras del Este mostraron mayor variabilidad interanual en la productividad del segundo que en la del primer nivel trófico (en algunos casos entre dos y tres veces más). En el segundo caso, sólo dos secciones de Sierras del Este se encontraron por debajo de la recta

identidad; de ese modo, la variabilidad interanual de la eficiencia trófica superó a la de la PPNA en la amplia mayoría de los casos.

Finalmente, la variabilidad interanual de la eficiencia trófica se relacionó positivamente con la de la PSN en ambas regiones (Figura 14 c); dicha relación no difirió entre éstas. En Cuesta Basáltica, la mayoría de las secciones mostró mayor variabilidad interanual en la eficiencia trófica que en la PSN, encontrándose sólo 4 de ellas en la situación inversa. En Sierras del Este, la regresión es paralela y cercana a la recta identidad, por lo que sus secciones se distribuyeron equitativamente a ambos lados de la misma; así, la mitad de los casos mostró mayor CV interanual en la PSN que en la eficiencia trófica, y los demás a la inversa.

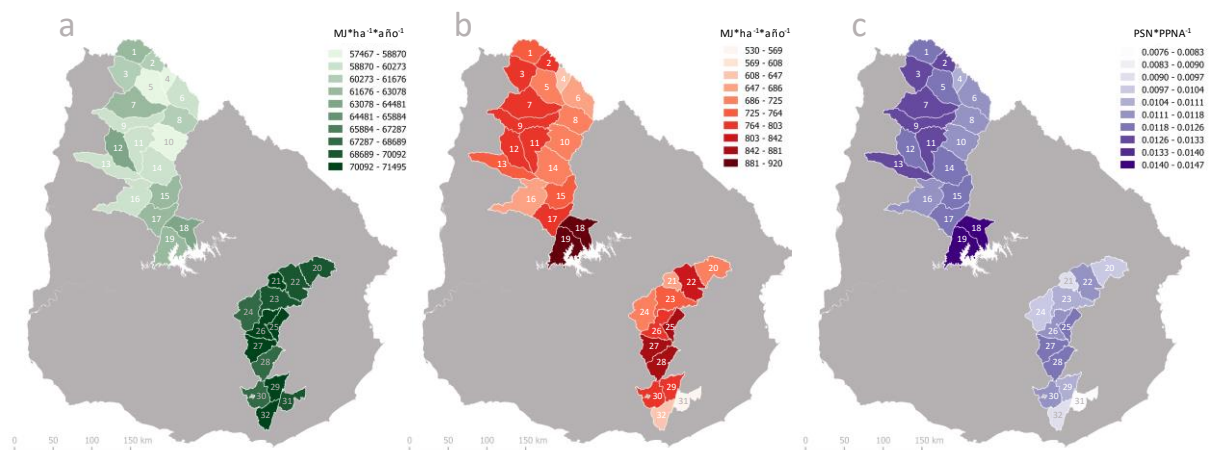


**Figura 14.** Relación entre la variabilidad interanual de (a) PSN y PPNA; (b) eficiencia trófica y PPNA; (c) eficiencia trófica y PSN, registradas en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) entre julio de 2005 y junio de 2012. PPNA: productividad primaria neta aérea; PSN: productividad secundaria neta; CV interanual: coeficiente de variación de promedios anuales. Línea verde:  $y = x$ . Ecuaciones de regresión, coeficientes de correlación ( $r$ ), valores  $p$  y coeficientes de determinación ( $r^2$ ) se presentan al pie de cada gráfico.

### *Distribución espacial de la PPNA, PSN y eficiencia trófica*

Se observó una clara diferencia interregional en la PPNA (Figura 15 a); los recursos forrajeros de todas las secciones de Sierras del Este, en un rango de 67.883 a 71.495 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>, fueron más productivos que los de las secciones de Cuesta Basáltica, que variaron de 57.467 a 64.065 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> (Tabla 2). Dentro de Cuesta Basáltica, la PPNA aumentó hacia el NW y hacia el SE desde una faja territorial de menor productividad, poco definida, que cruza la región de NE a SW. No se observó un patrón semejante en Sierras del Este, de aspecto más homogéneo, donde las secciones situadas en la porción central (5<sup>a</sup>, 11<sup>a</sup> y 12<sup>a</sup> de Lavelleja) presentaron mayor PPNA, en forma similar a la 8<sup>a</sup> de Treinta y Tres situada al norte y la 7<sup>a</sup> de Lavelleja y 4<sup>a</sup> de Maldonado al sur. El análisis de conglomerados confirmó la diferencia de PPNA entre regiones (Figura 16 a), separando sus respectivas secciones a una distancia media de 9.000 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>, siendo Sierras del Este más homogénea que Cuesta Basáltica. Cada región fue dividida a su vez en dos grupos, a una distancia entre 2.000 y 3.000 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>. En Cuesta Basáltica, 12 secciones se incluyeron en un grupo de baja productividad que

conforma la faja territorial mencionada; las siete secciones restantes se incluyeron en un grupo de mayor productividad, con cuatro de ellas situadas juntas al SE del grupo de baja productividad y tres dispersas en el límite occidental de la región (Figuras 15 a y 16 a). Sierras del Este, por su parte, fue dividida en un grupo homogéneo de tres secciones de menor productividad (12ª de Florida y 6ª y 14ª de Lavalleja), mientras el resto de la región integró un conjunto más heterogéneo y productivo. Los grupos en que se dividió Sierras del Este fueron también más homogéneos que los de Cuesta Basáltica.



**Figura 15.** Distribución espacial de (a) productividad primaria neta aérea; (b) productividad secundaria neta; y (c) eficiencia trófica, de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, Uruguay. Se representan valores medios por sección policial para el período comprendido entre el 1 de julio de 2005 y el 30 de junio de 2012. Los números en los polígonos identifican las secciones policiales de norte a sur. **Cuesta Basáltica:** 1 (At04), 2 (At12), 3 (At05), 4 (At03), 5 (At10), 6 (At11), 7 (At09), 8 (St11), 9 (St10), 10 (St12), 11 (St14), 12 (St15), 13 (St16), 14 (St13), 15 (Py10), 16 (Py09), 17 (Py11), 18 (Tb11), 19 (Tb19\*). **Sierras del Este:** 20 (TT04), 21 (TT08), 22 (TT05), 23 (TT06), 24 (Fd12), 25 (Lv11), 26 (Lv12), 27 (Lv05), 28 (Lv06), 29 (Lv07), 30 (Lv14), 31 (Md09), 32 (Md04). La codificación de las secciones policiales indica Departamento (letras) y número de sección. At: Artigas; Fd: Florida; Lv: Lavalleja; Md: Maldonado; Py: Paysandú; St: Salto; Tb: Tacuarembó; TT: Treinta y Tres. \*: Tb19 corresponde a la unión de las secciones 3ª y 16ª de Tacuarembó.

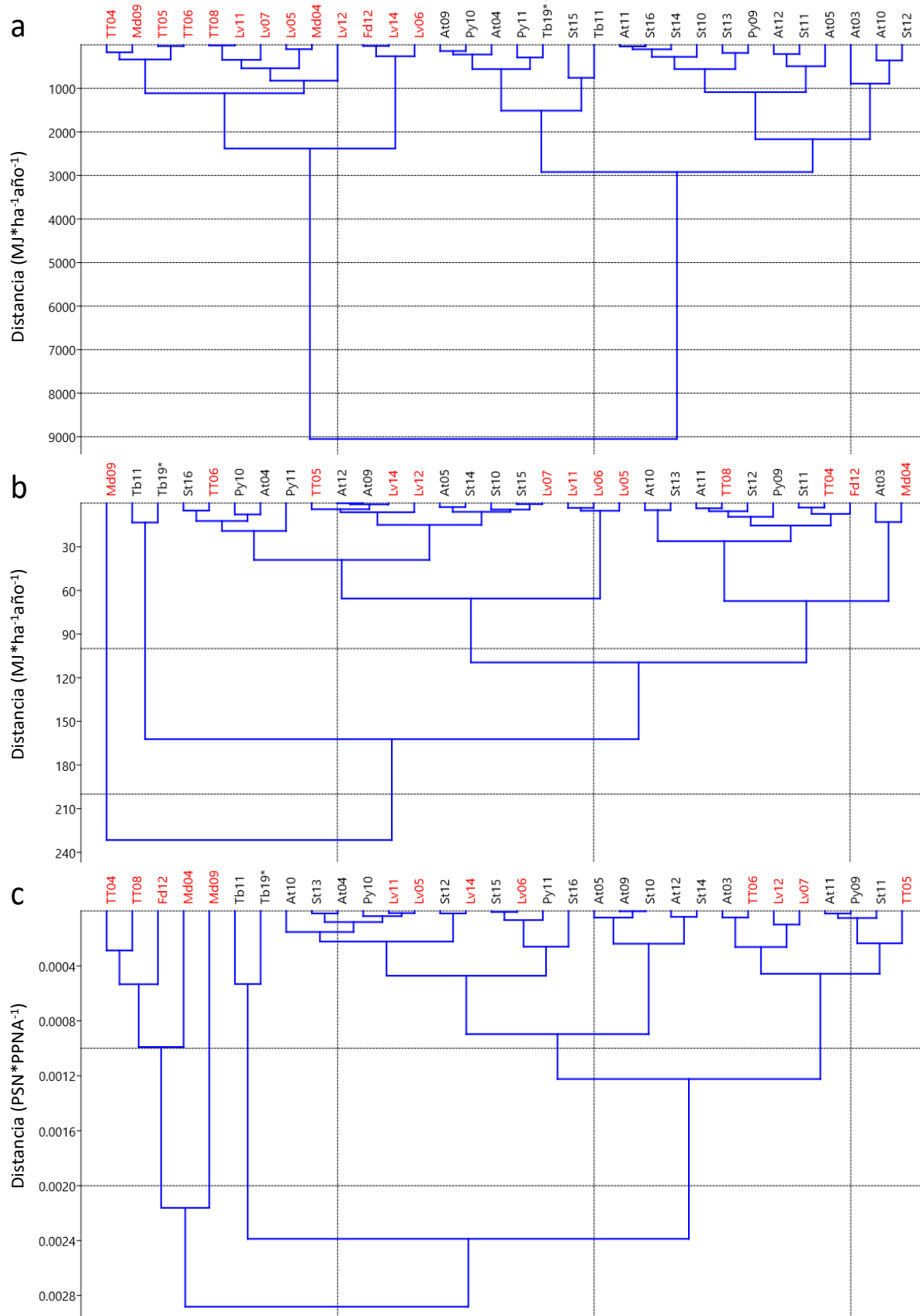
La PSN (Figura 15 b) no presentó las diferencias interregionales mencionadas para la PPNA, observándose que los rangos de ambas regiones se solaparon ampliamente (621 a 920 y 530 a 850 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> en Cuesta Basáltica y Sierras del Este, respectivamente; Tabla 2). El patrón de distribución espacial descrito para la PPNA en Cuesta Basáltica se observó con mayor claridad en la PSN; así, ésta se incrementó hacia ambos lados de una cadena de secciones policiales menos productivas, que incluye la 3ª de Artigas, las secciones de ese departamento y de Salto situadas al límite oriental de la región, y la 9ª de Paysandú. Se destacaron los casos extremos de la sección 3ª de Artigas, cuyos sistemas ganaderos fueron los de menor PSN de la región (55 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> inferior a la segunda menos productiva), y especialmente las dos secciones de Tacuarembó que, superando en más de 100 MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup> a la tercera más productiva en su región, presentaron los mayores valores medios de PSN del área de estudio.

**Tabla 2.** Valores medios de productividad primaria neta aérea (PPNA), productividad secundaria neta (PSN) y eficiencia trófica (EfTr) en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, por sección policial para el período comprendido entre el 1 de julio de 2005 y el 30 de junio de 2012. Los datos se presentan ordenados de norte a sur según la latitud del centroide de cada sección policial.

Sección Policial	Región	PPNA (MJ*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	PSN (MJ*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	EfTr (PSN*PPNA <sup>-1</sup> )
At04	Cuesta Basáltica	62100	749,25	0,0121
At12	Cuesta Basáltica	60682	801,87	0,0132
At05	Cuesta Basáltica	61279	791,86	0,0129
At03	Cuesta Basáltica	57467	621,20	0,0108
At10	Cuesta Basáltica	58537	712,91	0,0122
At11	Cuesta Basáltica	59999	681,30	0,0114
At09	Cuesta Basáltica	61807	801,75	0,0130
St11	Cuesta Basáltica	60893	694,00	0,0114
St10	Cuesta Basáltica	60259	781,51	0,0130
St12	Cuesta Basáltica	58180	688,68	0,0118
St14	Cuesta Basáltica	59914	789,13	0,0132
St15	Cuesta Basáltica	63309	786,33	0,0124
St16	Cuesta Basáltica	60035	760,20	0,0127
St13	Cuesta Basáltica	59403	717,78	0,0121
Py10	Cuesta Basáltica	61951	741,46	0,0120
Py09	Cuesta Basáltica	59588	675,51	0,0113
Py11	Cuesta Basáltica	62364	770,66	0,0124
Tb11	Cuesta Basáltica	64065	906,30	0,0141
Tb19*	Cuesta Basáltica	62654	919,67	0,0147
TT04	Sierras del Este	69950	697,08	0,0100
TT08	Sierras del Este	70764	684,87	0,0097
TT05	Sierras del Este	69515	806,27	0,0116
TT06	Sierras del Este	69543	755,04	0,0109
Fd12	Sierras del Este	67883	702,98	0,0104
Lv11	Sierras del Este	70778	850,33	0,0120
Lv12	Sierras del Este	71495	796,83	0,0111
Lv05	Sierras del Este	70298	843,43	0,0120
Lv06	Sierras del Este	68159	847,06	0,0124
Lv07	Sierras del Este	71117	785,59	0,0110
Lv14	Sierras del Este	67909	802,64	0,0118
Md09	Sierras del Este	69778	529,65	0,0076
Md04	Sierras del Este	70398	634,22	0,0090

Las secciones policiales se identifican por su Departamento (letras) y número de sección. **At:** Artigas; **Fd:** Florida; **Lv:** Lavalleja; **Md:** Maldonado; **Py:** Paysandú; **St:** Salto; **Tb:** Tacuarembó; **TT:** Treinta y Tres. \*: Tb19 corresponde a la unión de las secciones 3ª y 16ª de Tacuarembó.





**Figura 16.** Análisis de conglomerados de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) en función de valores medios de (a) PPNA: productividad primaria neta aérea; (b) PSN: productividad secundaria neta; (c) eficiencia trófica, correspondientes a sus sistemas ganaderos en el período julio 2005 – junio 2012. Las secciones policiales se identifican por su Departamento (letras) y número de sección. **At:** Artigas; **Fd:** Florida; **Lv:** Lavalleja; **Md:** Maldonado; **Py:** Paysandú; **St:** Salto; **Tb:** Tacuarembó; **TT:** Treinta y Tres. Secciones policiales de Sierras del Este se presentan en rojo. \*: Tb19 corresponde a la unión de las secciones 3ª y 16ª de Tacuarembó.

En Sierras del Este se observó que, en general, desde una zona central que incluye las secciones 5ª, 6ª y 11ª de Lavalleja, la PSN disminuyó gradualmente hacia el norte (excepto por la 5ª sección de Treinta y Tres) y más abruptamente hacia el sur. Se destacó la sección 9ª de Maldonado que, con  $104 \text{ MJ} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$  menos que la siguiente en productividad en Sierras del Este, presentó la menor PSN del área de estudio. La ordenación en conglomerados para la PSN no discriminó las regiones como en el caso de la PPNA, sino que agrupó las secciones de acuerdo a divisiones intra-regionales de alta, media y baja PSN. De ese modo, separó a la sección menos productiva (9ª de Maldonado) y a las dos secciones de mayor PSN (ambas de Tacuarembó) del resto del área de estudio a una distancia cercana a 230 y a  $160 \text{ MJ} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ , respectivamente (Figura 16 b). El resto de las secciones se distribuyó en dos grupos de homogeneidad muy similar (se dividieron a una distancia en el entorno de  $70 \text{ MJ} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ ) en que ambas regiones se vieron representadas en forma proporcional. De ellos, el menos productivo incluyó las secciones de las zonas de baja PSN en ambas regiones: la cadena de secciones mencionada en Cuesta Basáltica, a la que se agregó (contigua a ella) la 10ª sección de Artigas, y cuatro secciones de Sierras del Este alejadas de su zona central, en el extremo sur (4ª de Maldonado) y al límite NW de la región (12ª de Florida; 4ª y 8ª de Treinta y Tres). Del grupo más productivo se separaron las secciones de la zona central de Sierras del Este, ya mencionadas, mientras que las secciones de situación intermedia entre centro y extremos de esta región, así como las adyacentes a la cadena de secciones de baja PSN en Cuesta Basáltica, se mezclaron entre sí en los demás grupos (Figuras 15 b y 16 b).

La eficiencia trófica mostró, a escala regional, un patrón inverso a la PPNA en que los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica fueron más eficientes que los de Sierras del Este (Figura 15 c). Mientras en Cuesta Basáltica la eficiencia varió entre 1,08% y 1,47%, en Sierras del Este lo hizo entre 0,76% y 1,24%, solapándose moderadamente (Tabla 2). Ninguna sección de Sierras del Este alcanzó la eficiencia media de las secciones de Cuesta Basáltica, de 1,245%. A escala intra-regional, se observó una distribución espacial de la eficiencia trófica muy similar a la observada para la PSN, incluso en cuanto a las secciones destacadas por sus altas y bajas eficiencias. Debido al solapamiento moderado entre regiones, el análisis de conglomerados para la eficiencia trófica (Figura 16 c) discriminó las regiones en los grupos de más alta y baja eficiencia, conformados por secciones de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, respectivamente, y las mezcló en los grupos de eficiencia intermedia, separando así zonas dentro de regiones.

**Tabla 3.** Tendencias de series temporales de productividad primaria neta aérea (PPNA), productividad secundaria neta (PSN) y eficiencia trófica (EfTr), en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay), para el período comprendido entre el 1de julio de 2005 y el 30 de junio de 2012. (S) estadístico de Mann-Kendall; (p) probabilidad de ausencia de tendencia. Los datos se presentan ordenados de norte a sur según la latitud del centroide de cada sección policial.

Sección Policial	Región	PPNA		PSN		EfTr	
		S	p	S	p	S	p
At04	Cuesta Basáltica	-90	0,7310	-122	0,6402	-92	0,7252
At12	Cuesta Basáltica	-50	0,8499	-2	0,9969	56	0,8317
At05	Cuesta Basáltica	20	0,9415	-122	0,6402	-210	0,4194
At03	Cuesta Basáltica	-62	0,8137	-620	<b>0,0168</b>	-270	0,2987
At10	Cuesta Basáltica	-44	0,8681	-242	0,3519	-128	0,6237
At11	Cuesta Basáltica	-128	0,6237	-126	0,6292	84	0,7485
At09	Cuesta Basáltica	-4	0,9908	94	0,7194	-8	0,9784
St11	Cuesta Basáltica	-114	0,6625	954	<b>0,0002</b>	372	0,1518
St10	Cuesta Basáltica	30	0,9108	320	0,2178	70	0,7898
St12	Cuesta Basáltica	34	0,8986	696	<b>0,0073</b>	180	0,4893
St14	Cuesta Basáltica	-46	0,8620	-74	0,7779	-24	0,9292
St15	Cuesta Basáltica	6	0,9846	-370	0,1540	-284	0,2743
St16	Cuesta Basáltica	-64	0,8077	132	0,6128	24	0,9292
St13	Cuesta Basáltica	-130	0,6183	-646	<b>0,0127</b>	-102	0,6964
Py10	Cuesta Basáltica	-68	0,7958	54	0,8378	-2	0,9969
Py09	Cuesta Basáltica	-40	0,8802	412	0,1124	160	0,5391
Py11	Cuesta Basáltica	-158	0,5442	498	0,0549	210	0,4194
Tb11	Cuesta Basáltica	-112	0,6681	-1096	<b>&lt; 0,0001</b>	-408	0,1159
Tb19*	Cuesta Basáltica	-190	0,4653	-1316	<b>&lt; 0,0001</b>	-336	0,1956
TT04	Sierras del Este	-336	0,1956	-904	<b>0,0005</b>	-172	0,5089
TT08	Sierras del Este	-358	0,1679	-1128	<b>&lt; 0,0001</b>	-80	0,7602
TT05	Sierras del Este	-308	0,2356	-1162	<b>&lt; 0,0001</b>	-60	0,8197
TT06	Sierras del Este	-378	0,1453	606	<b>0,0194</b>	570	<b>0,0279</b>
Fd12	Sierras del Este	-316	0,2237	-1418	<b>&lt; 0,0001</b>	-270	0,2987
Lv11	Sierras del Este	-292	0,2610	-842	<b>0,0012</b>	-150	0,5649
Lv12	Sierras del Este	-316	0,2237	-1736	<b>&lt; 0,0001</b>	-314	0,2266
Lv05	Sierras del Este	-212	0,4150	-416	0,1089	30	0,9108
Lv06	Sierras del Este	-160	0,5391	-282	0,2777	126	0,6292
Lv07	Sierras del Este	-148	0,5701	-1090	<b>&lt; 0,0001</b>	-148	0,5701
Lv14	Sierras del Este	-164	0,5289	-922	<b>0,0004</b>	-94	0,7194
Md09	Sierras del Este	-96	0,7136	-1384	<b>&lt; 0,0001</b>	-448	0,0842
Md04	Sierras del Este	-136	0,6020	-656	<b>0,0114</b>	6	0,9846

Las secciones policiales se identifican por su Departamento (letras) y número de sección. **At:** Artigas; **Fd:** Florida; **Lv:** Lavalleja; **Md:** Maldonado; **Py:** Paysandú; **St:** Salto; **Tb:** Tacuarembó; **TT:** Treinta y Tres. \*: Tb19 corresponde a la unión de las secciones 3ª y 16ª de Tacuarembó.

De ese modo, el grupo de menor eficiencia trófica incluyó las 5 secciones que presentaron los menores valores de PSN en Sierras del Este, conformando un conjunto heterogéneo que se separó del resto del área de estudio a una distancia de 0,28%, mientras dos grupos reunieron a las secciones de alta eficiencia, todas de Cuesta Basáltica. Uno de ellos, integrado por las dos secciones de Tacuarembó, de máxima eficiencia en el área de estudio, se separó del resto a casi 0,24%, mientras que el otro fue uno de los tres grupos en que se dividió el resto del área de estudio (aproximadamente a 0,1%) e incluyó cinco secciones de alta eficiencia (5ª, 9ª y 12ª de Artigas; 10ª y 14ª de Salto) al W de Cuesta Basáltica (Figuras 15 c y 16 c). Las 20 secciones restantes se distribuyeron en dos grupos mixtos formados a una distancia de 0,05%, que separaron la zona central de Sierras del Este de sus adyacencias, así como incluyeron, entre ambos, las secciones de baja PSN en Cuesta Basáltica junto con otras adyacentes a ellas, para configurar una faja poco definida de baja eficiencia en esa región (Figuras 15 c y 16 c).

#### *Tendencias temporales por sección policial*

Mediante la aplicación del test de Mann-Kendall (Tabla 3) se evidenciaron tendencias positivas significativas en las series temporales de la PSN de dos secciones policiales de Cuesta Basáltica (11ª y 12ª de Salto), mientras que en cuatro de ellas (3ª de Artigas, 13ª de Salto y ambas secciones de Tacuarembó) se observaron tendencias negativas. En Sierras del Este, 10 secciones presentaron tendencias negativas en su PSN, mientras sólo una (6ª de Treinta y Tres) presentó una tendencia positiva en dicha variable, siendo a su vez la única del área de estudio en presentar una tendencia significativa -positiva- para la eficiencia trófica. Sólo dos secciones de Sierras del Este (5ª y 6ª de Lavalleja) no presentaron tendencias significativas para la PSN. No se evidenciaron tendencias significativas en las series temporales de la PPNA en ninguna de las secciones policiales estudiadas.

#### **Relación espacial de la eficiencia trófica con sus controles**

El primer modelo de regresión lineal múltiple, en el que se confundió el efecto de las regiones tomando el área de estudio como una unidad espacial homogénea, resultó significativo y explicó una importante proporción de la variabilidad espacial de la eficiencia trófica ( $F_{(13, 18)} = 12,1$ ;  $p < 0,00001$ ;  $R^2$  ajustado = 0,8228). La PPNA y sus coeficientes de variación mostraron un efecto negativo significativo sobre la eficiencia trófica cuya importancia relativa, a juzgar por sus coeficientes estandarizados, fue mayor para el CV intra-anual, seguido por la

PPNA y de menor magnitud para los CV espacial e interanual. No obstante, a excepción del CV intra-anual ( $p = 0,0038$ ), las demás variables relativas a la PPNA presentaron valores de  $p$  muy cercanos al umbral de significación (Tabla 4). La carga ganadera tuvo un efecto positivo muy significativo sobre la eficiencia trófica; su coeficiente estandarizado indica que fue la variable independiente más influyente del modelo. Finalmente, el porcentaje de la carga ganadera correspondiente a categorías jóvenes también presentó un efecto positivo significativo, de magnitud similar al efecto negativo de la PPNA.

**Tabla 4.** Regresión lineal múltiple de eficiencia trófica en función de variables analizadas, en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) para el período julio 2005 – junio 2012. **Modelo espacial I:** efectos regionales confundidos. **Modelo espacial II:** interceptos regionales discriminados. Diferencia interceptos (SdE – CB): diferencia entre interceptos de SdE y CB; PPNA: productividad primaria neta aérea, valor anual medio del período; CV\_espacial\_PPNA: coeficiente de variación de PPNA de píxeles en cada sección policial; Carga: carga ganadera; Campo Mejorado/Fertilizado, Praderas Artificiales, Cultivos Forrajeros Anuales: porcentaje del área forrajera ocupada por el respectivo recurso forrajero, media de valores anuales; Ovino/Bovino: cociente entre carga ovina y carga bovina; Carga joven: porcentaje de la carga correspondiente a bovinos menores de dos años y ovinos menores de un año. Las variables se calcularon promediando sus valores mensuales excepto cuando se especifica.

Variable	Modelo espacial I				Modelo espacial II			
	$b^*$	$b$	$t(18)$	$p$	$b^*$	$b$	$t(17)$	$p$
Intercepto	—	0,01753	2,63	<b>0,0170</b>	—	—	—	—
Intercepto_CB	—	—	—	—	—	0,00943	1,05	0,3089
Intercepto_SdE	—	—	—	—	—	0,00807	0,83	0,4181
Diferencia interceptos (Sde - CB)	—	—	—	—	-0,475	-0,00136	-1,31	0,2071
PPNA (MJ*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	-0,564	-1,68E-07	-2,12	<b>0,0484</b>	-0,235	-7,0E-08	-0,65	0,5256
CV_espacial_PPNA (%)	-0,326	-0,00026	-2,13	<b>0,0476</b>	-0,268	-0,00022	-1,71	0,1061
CV_intra-anual_PPNA (%)	-0,688	-0,00038	-3,32	<b>0,0038</b>	-0,571	-0,00032	-2,58	<b>0,0197</b>
CV_interanual_PPNA (%)	-0,286	-0,00024	-2,13	<b>0,0472</b>	-0,242	-0,00020	-1,78	0,0926
Carga (UG*ha <sup>-1</sup> )	0,784	0,01625	6,03	<b>&lt;0,0001</b>	0,778	0,01612	6,10	<b>&lt;0,0001</b>
CV_intra-anual_carga (%)	0,160	0,00062	1,65	0,1165	0,162	0,00063	1,71	0,1052
CV_interanual_carga (%)	-0,047	-0,00005	-0,47	0,6437	-0,042	-0,00004	-0,43	0,6748
Campo Mejorado (%)	-0,103	-0,00007	-0,59	0,5618	0,004	2,4E-06	0,02	0,9854
Campo Fertilizado (%)	-0,058	-0,00023	-0,54	0,5964	-0,010	-0,00004	-0,09	0,9294
Praderas Artificiales (%)	0,058	0,00008	0,45	0,6572	0,090	0,00012	0,70	0,4937
Cultivos Forrajeros Anuales (%)	-0,102	-0,00057	-0,72	0,4806	-0,127	-0,00072	-0,91	0,3746
Ovino/Bovino	-0,012	-0,00014	-0,07	0,9457	0,061	0,00068	0,33	0,7448
Carga joven (%)	0,550	0,00046	3,38	<b>0,0034</b>	0,478	0,00040	2,83	<b>0,0116</b>

**CB:** Cuesta Basáltica; **SdE:** Sierras del Este; **CV\_intra-anual:** coeficiente de variación de medias de meses homónimos del período; **CV\_interanual\_PPNA:** coeficiente de variación de valores medios anuales. **b:** estimadores de parámetros de ecuación de regresión lineal múltiple; **b\*:** coeficientes estandarizados de regresión; **t( ):** valor observado del estadístico  $t$  (cociente entre el valor de  $b$  y su error estándar) y sus grados de libertad correspondientes (entre paréntesis).

La incorporación del efecto regional al modelo de regresión, a través de la inclusión de la variable ficticia correspondiente a una de las regiones, incrementó muy levemente el poder explicativo respecto al primer modelo, resultando igualmente significativo ( $F_{(14, 17)} = 11,8$ ;  $p < 0,00001$ ;  $R^2$  ajustado = 0,8296). No se observaron diferencias interregionales significativas en el intercepto de la ecuación de regresión, resultando ambos indistintos de cero. A

diferencia del modelo de efectos regionales confundidos, de las variables relativas a la productividad primaria, sólo el CV intra-anual de la PPNA mostró un efecto significativo sobre la eficiencia trófica ( $p = 0,0197$ ); al igual que para el modelo anterior, este efecto fue negativo. Se evidencia de ese modo que el efecto de la PPNA y sus CV interanual y espacial, observados con efectos regionales confundidos se debió, precisamente, al efecto de la región. Al igual que en el primer modelo, la carga ganadera y su “porcentaje joven” mostraron efectos positivos significativos, de mayor magnitud para la carga (Tabla 4).

Los 13 modelos que incorporaron la variable de interacción entre una de las variables control y la variable ficticia regional (Tabla 5) resultaron significativos, incrementando su poder explicativo principalmente cuando la interacción incluyó a la PPNA, a su CV interanual, y al porcentaje de campo mejorado en el área forrajera. El efecto de la PPNA sobre la eficiencia trófica fue negativo en Sierras del Este ( $p = 0,0194$ ), mientras que no fue significativo en Cuesta Basáltica. El CV interanual de la PPNA también presentó diferencias interregionales en su relación con la eficiencia trófica, con un efecto negativo en Cuesta Basáltica y no significativo en Sierras del Este. El porcentaje de campo mejorado en el área forrajera, que no había exhibido efecto significativo en los modelos anteriores, mostró un importante efecto positivo sobre la eficiencia trófica en Cuesta Basáltica, mientras que en Sierras del Este no se observó efecto significativo. Por otra parte, el CV intra-anual de la PPNA, cuyo efecto había sido significativo en los modelos anteriores, no presentó efecto significativo en ninguna de las regiones al contemplar diferentes pendientes para éstas, si bien su valor de  $p$  fue muy cercano al umbral de significación en Sierras del Este ( $p = 0,0559$ ). La carga ganadera y su porcentaje correspondiente a categorías jóvenes mantuvieron el efecto positivo observado en los modelos anteriores, sin diferencias significativas de pendiente entre regiones, aunque su importancia relativa fue mayor en Sierras del Este que en Cuesta Basáltica. El CV espacial de la PPNA, cuyo efecto fue significativo en el modelo de efectos regionales confundidos, no mostró efecto sobre la eficiencia trófica en ninguna región, aunque con un valor de  $p = 0,0567$  y coeficiente negativo en Cuesta Basáltica.

En todos los modelos se verificaron los supuestos de normalidad, homocedasticidad y ausencia de autocorrelación en los residuos.

**Tabla 5.** Contrastes interregionales de la relación espacial intra-regional entre la eficiencia trófica y sus controles, en sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SdE), Uruguay, durante el período julio 2005 – junio 2012. Los modelos incluyen las 13 variables listadas y una variable de interacción entre una de ellas y una variable ficticia que identifica una de las regiones. Variable Interacción: variable independiente interactuante con la variable ficticia regional. Las variables son medias de valores mensuales excepto cuando se indica. PPNA: productividad primaria neta aérea, media del período; CV\_espacial\_PPNA: coeficiente de variación de PPNA de pixeles en cada sección policial; Carga: carga ganadera; Campo Mejorado/Fertilizado, Praderas Artificiales, Cultivos Forrajeros Anuales: porcentaje del área de pastoreo ocupado por el respectivo recurso forrajero, media de valores anuales; Ovinos/Bovinos: cociente entre carga ovina y bovina; Carga joven: porcentaje de la carga representado por bovinos menores de dos años y ovinos menores de un año; CV\_intra-anual: coeficiente de variación de medias de meses homónimos; CV\_interanual: coeficiente de variación de valores medios anuales.

Variable interacción	Modelo		Cuesta Basáltica						Sierras del Este						Contrastes interregionales			
	F (15, 16)*	R <sup>2</sup> ajustado	a	t(16)	p	b	t(16)	p	a	t(16)	p	b	t(16)	p	a <sub>SdE</sub> - a <sub>CB</sub>		b <sub>SdE</sub> - b <sub>CB</sub>	
															t(16)	p	t(16)	p
PPNA (MU*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	15,82	0,8776	-0,005	-0,58	0,5732	1,5E-07	1,21	0,2440	0,027	2,50	<b>0,0235</b>	-3,6E-07	-2,60	<b>0,0194</b>	2,65	<b>0,0176</b>	-2,77	<b>0,0137</b>
CV_espacial_PPNA (%)	11,71	0,8382	0,004	0,43	0,6754	-0,0003	-2,05	0,0567	-0,004	-0,29	0,7789	0,0001	0,42	0,6789	-1,63	0,1220	1,38	0,1872
CV_intra-anual_PPNA (%)	10,37	0,8193	0,008	0,66	0,5197	-0,0003	-1,51	0,1496	0,008	0,82	0,4262	-0,0003	-2,06	0,0559	0,01	0,9932	-0,16	0,8765
CV_interanual_PPNA (%)	17,27	0,8873	0,022	2,60	<b>0,0192</b>	-0,0006	-3,80	<b>0,0016</b>	0,017	2,05	0,0575	-0,0001	-0,66	0,5171	-3,40	<b>0,0037</b>	3,11	<b>0,0067</b>
Carga ganadera (UG*ha <sup>-1</sup> )	12,36	0,846	0,014	1,53	0,1454	0,0114	3,04	<b>0,0078</b>	0,006	0,66	0,5194	0,0201	5,81	< <b>0,0001</b>	-1,98	0,0655	1,68	0,1130
CV_intra-anual_carga (%)	10,43	0,8202	0,012	0,99	0,3390	0,0005	0,90	0,3803	0,010	0,87	0,3962	0,0008	1,16	0,2642	-0,69	0,5010	0,33	0,7457
CV_interanual_carga (%)	11,01	0,8289	0,013	1,33	0,2034	-0,0002	-1,01	0,3267	0,011	1,09	0,2910	4,0E-05	0,31	0,7592	-1,50	0,1533	0,96	0,3492
Campo Mejorado (%)	16,95	0,8853	0,007	0,95	0,3560	0,0008	2,82	<b>0,0124</b>	0,007	0,90	0,3812	-0,0001	-0,85	0,4099	0,15	0,8859	-3,04	<b>0,0078</b>
Campo Fertilizado (%)	10,44	0,8204	0,011	1,08	0,2953	-0,0005	-0,37	0,7197	0,009	0,88	0,3935	2,4E-05	0,05	0,9621	-1,32	0,2051	0,36	0,7260
Praderas Artificiales (%)	10,35	0,819	0,009	0,87	0,3997	0,0001	0,52	0,6083	0,008	0,67	0,5144	0,0001	0,50	0,6261	-1,07	0,2993	0,06	0,9524
Cultivos Forrajeros Anuales (%)	11,18	0,8313	0,008	0,90	0,3815	-0,0010	-1,24	0,2328	0,007	0,68	0,5054	0,0012	0,61	0,5494	-1,42	0,1747	1,08	0,2961
Ovinos/Bovinos	11,7	0,8381	0,006	0,60	0,5578	0,0013	0,64	0,5334	0,001	0,10	0,9200	0,0151	1,41	0,1766	-1,81	0,0896	1,37	0,1882
Carga joven (%)	11,33	0,8333	0,014	1,44	0,1691	0,0003	2,17	<b>0,0450</b>	0,004	0,43	0,6700	0,0007	2,46	<b>0,0256</b>	-1,35	0,1947	1,17	0,2576

\* p < 0,00001 en todos los modelos. a: intercepto del modelo de regresión lineal múltiple; b: coeficientes de regresión de la variable interacción; a<sub>SdE</sub>-a<sub>CB</sub>: diferencia entre interceptos de SdE y CB; b<sub>SdE</sub>-b<sub>CB</sub>: diferencia entre coeficientes de regresión de SdE y CB; t ( ): valor observado del estadístico t (cociente entre el valor de b y su error estándar) y sus grados de libertad correspondientes (entre paréntesis).

## Relación temporal de la eficiencia trófica con sus controles

El modelo de regresión sin retardos resultó significativo y explicó aproximadamente tres cuartas partes de la variabilidad interanual de la eficiencia trófica ( $F_{(48, 175)} = 13,61$ ;  $p < 0,0001$ ;  $R^2$  ajustado = 0,7307), proporción que no es elevada, considerando la cantidad de información que las variables ficticias de las secciones policiales incorporan al modelo.

Se observaron efectos positivos muy significativos de la carga ganadera y su CV intra-anual, al igual que de la relación ovino/bovino y el porcentaje “joven” de la carga, éstas con valores de  $p$  más cercanos al umbral de significación (Tabla 6). También próximo a dicho umbral, aunque con un valor de  $p$  superior al mismo, se encontró el CV intra-anual de la PPNA ( $p = 0,089$ ), con un coeficiente negativo. No se observaron diferencias en el efecto de ningún año de la serie respecto del primero, aunque el año 2008-2009, con coeficiente negativo, se encontró en el umbral de significación (Tabla 6). Las secciones policiales de Tacuarembó presentaron efectos fijos no observados que contribuyen significativamente al aumento de la eficiencia trófica (Tabla 7), con respecto a la sección 14ª de Lavalleja, utilizada como referencia (no incluida en las variables ficticias), cuya eficiencia trófica media fue de 1,182%, la más cercana a la global para el área de estudio (1,175%).

La incorporación del retardo de un año en la PPNA y sus CV espacial e intra-anual no aportó información explicativa adicional al modelo sin retardos, manteniendo de todos modos su significación ( $F_{(51, 172)} = 12,86$ ;  $p < 0,0001$ ;  $R^2$  ajustado = 0,7306). Se mantuvo también el conjunto de variables con efectos significativos, aunque disminuyó la significación de la relación ovino/bovino y de la “carga joven”. La PPNA se aproximó al umbral de significación con respecto al modelo sin retardos, al igual que su CV intra-anual (Tabla 6), pero sin llegar a ser significativos. A diferencia del modelo sin retardos, el año 2008-2009 mostró un efecto negativo significativo respecto al año de referencia, mientras que sólo la sección fusionada de Tacuarembó mantuvo su efecto sobre la eficiencia trófica, aunque su significación disminuyó (Tabla 7). Otras secciones con valores de  $p$  cercanos al umbral de significación, aunque con coeficientes negativos, fueron la 3ª y la 12ª de Artigas (Tabla 7), situadas en torno a la capital departamental, en Cuesta Basáltica.

La inclusión del segundo año de retardo en las variables relacionadas a la productividad primaria implicó una disminución en la calidad explicativa del modelo con respecto a los anteriores ( $F_{(54, 169)} = 12,13$ ;  $p < 0,0001$ ;  $R^2$  ajustado = 0,7294). El conjunto de variables cuyo



efecto sobre la eficiencia trófica resultó significativo se redujo a expensas de la relación ovino/bovino, pasando a ser marginalmente significativa como la PPNA y su CV intra-anual (Tabla 6). Se mantuvo el efecto mencionado del año 2008-2009 observado en el modelo con retardos de un año (Tabla 6), pero no se observaron secciones policiales que se diferenciaron significativamente de la seleccionada como referencia (Tabla 7).

**Tabla 6.** Regresión lineal múltiple para variables ficticias de eficiencia trófica en función de variables analizadas, en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) durante el período julio 2005 – junio 2012. **Modelo temporal I:** sin retardos en variables independientes; **Modelo temporal II:** efectos retardados en un año (variable  $t_{-1}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación; **Modelo temporal III:** efectos retardados hasta dos años (variable  $t_{-2}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación. PPNA: productividad primaria neta aérea anual; CV\_espacial\_PPNA: coeficiente de variación de la PPNA de píxeles en cada sección policial; Carga: carga ganadera; Campo Mejorado/Fertilizado, Praderas Artificiales, Cultivos Forrajeros Anuales: porcentaje del área forrajera ocupada por el respectivo recurso, valores anuales; Ovino/Bovino: cociente entre carga ovina y carga bovina; Carga joven: porcentaje de la carga correspondiente a bovinos menores de dos años y ovinos menores de un año. Las variables se calcularon promediando sus valores mensuales en cada año excepto cuando se especifica.

Variable	Modelo temporal I				Modelo temporal II				Modelo temporal III			
	<i>b</i> *	<i>b</i>	<i>t</i> (175)	<i>p</i>	<i>b</i> *	<i>b</i>	<i>t</i> (172)	<i>p</i>	<i>b</i> *	<i>b</i>	<i>t</i> (169)	<i>p</i>
Intercepto	—	-0,01209	-2,13	<b>0,0348</b>	—	-0,00386	-0,45	0,6539	—	0,00179	0,17	0,8689
2006-2007	-0,083	-0,00055	-1,45	0,1502	-0,044	-0,00029	-0,71	0,4786	-0,143	-0,00095	-1,55	0,1232
2007-2008	-0,039	-0,00026	-0,70	0,4861	0,005	0,00003	0,07	0,9417	-0,092	-0,00061	-0,98	0,3281
2008-2009	-0,139	-0,00092	-1,97	0,0505	-0,162	-0,00108	-2,19	<b>0,0298</b>	-0,263	-0,00175	-2,48	<b>0,0143</b>
2009-2010	-0,061	-0,00040	-0,68	0,5004	-0,077	-0,00051	-0,84	0,4016	-0,145	-0,00096	-1,36	0,1754
2010-2011	0,046	0,00031	0,49	0,6274	0,103	0,00068	1,00	0,3184	-0,047	-0,00031	-0,31	0,7538
2011-2012	-0,001	-0,00001	-0,02	0,9877	-0,108	-0,00072	-1,02	0,3096	-0,140	-0,00093	-1,21	0,2269
PPNA (MJ*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	-0,135	-4,1E-08	-0,95	0,3443	-0,297	-9,1E-08	-1,72	0,0866	-0,307	-9,4E-08	-1,75	0,0819
CV_espacial_PPNA (%)	0,156	0,00015	1,32	0,1881	0,106	0,00010	0,82	0,4155	0,108	0,00010	0,81	0,4210
CV_intra-anual_PPNA (%)	-0,109	-0,00005	-1,71	0,0895	-0,118	-0,00005	-1,82	0,0711	-0,133	-0,00006	-1,90	0,0591
Carga (UG*ha <sup>-1</sup> )	0,720	0,02250	6,95	<b>6,8E-11</b>	0,777	0,02427	6,74	<b>2,3E-10</b>	0,755	0,02359	6,39	<b>1,6E-09</b>
CV_intra-anual_carga (%)	0,372	0,00070	7,80	<b>5,4E-13</b>	0,370	0,00070	7,72	<b>9,1E-13</b>	0,366	0,00069	7,60	<b>1,9E-12</b>
Campo Mejorado (%)	-0,162	-0,01760	-0,89	0,3768	-0,135	-0,01475	-0,74	0,4622	-0,153	-0,01671	-0,83	0,4090
Campo Fertilizado (%)	-0,041	-0,02593	-0,32	0,7490	-0,029	-0,01827	-0,22	0,8260	-0,040	-0,02501	-0,30	0,7670
Praderas Artificiales (%)	0,036	0,00702	0,38	0,7007	0,005	0,00099	0,05	0,9581	0,003	0,00056	0,03	0,9763
Cultivos Forrajeros Anuales (%)	0,025	0,01878	0,28	0,7786	0,016	0,01189	0,17	0,8642	0,009	0,00699	0,10	0,9227
Ovino/Bovino	0,547	0,00964	2,34	<b>0,0202</b>	0,497	0,00876	2,09	<b>0,0382</b>	0,453	0,00798	1,84	0,0681
Carga joven (%)	0,184	0,02090	2,34	<b>0,0206</b>	0,176	0,01998	2,21	<b>0,0282</b>	0,169	0,01917	2,04	<b>0,0430</b>
PPNA $t_{-1}$ (MJ*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	—	—	—	—	-0,213	-6,4E-08	-1,31	0,1928	-0,236	-7,1E-08	-1,39	0,1662
CV_espacial_PPNA $t_{-1}$ (%)	—	—	—	—	0,027	0,00003	0,20	0,8436	0,002	1,7E-06	0,01	0,9899
CV_intra-anual_PPNA $t_{-1}$ (%)	—	—	—	—	-0,056	-0,00002	-0,85	0,3993	-0,081	-0,00003	-1,16	0,2460
PPNA $t_{-2}$ (MJ*ha <sup>-1</sup> *año <sup>-1</sup> )	—	—	—	—	—	—	—	—	-0,047	-1,6E-08	-0,32	0,7495
CV_espacial_PPNA $t_{-2}$ (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	0,047	0,00005	0,33	0,7403
CV_intra-anual_PPNA $t_{-2}$ (%)	—	—	—	—	—	—	—	—	-0,131	-0,00005	-1,46	0,1468

**2006-2007, 2007-2008, 2008-2009, 2009-2010, 2010-2011, 2011-2012:** período transcurrido entre julio y junio, respectivamente, de años consignados; valores de *b* son diferencias respecto al correspondiente al año 2005-2006. **CV\_intra-anual:** coeficiente de variación de medias de meses en cada año. **b:** parámetros de ecuación de regresión lineal múltiple; **b\*:** coeficientes estandarizados de regresión; **t ( ):** valor observado del estadístico *t* (cociente entre el valor de *b* y su error estándar) y sus grados de libertad correspondientes (entre paréntesis). Las variables ficticias de las secciones policiales se presentan en la Tabla 7.

**Tabla 7.** Efecto del sitio (sección policial) sobre la eficiencia trófica en sistemas ganaderos de secciones policiales de Cuesta Basáltica y Sierras del Este (Uruguay) durante el período julio 2005 – junio 2012, derivado de modelos de regresión múltiple para variables ficticias. Los modelos incluyeron 10 variables independientes, 6 variables ficticias del efecto año y 31 variables ficticias de secciones policiales. **Modelo temporal I:** sin retardos en variables independientes; **Modelo temporal II:** efectos retardados en un año (variable  $t_{-1}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación; **Modelo temporal III:** efectos retardados en uno y dos años (variable  $t_{-2}$ ) para la PPNA y sus coeficientes de variación. Las secciones policiales se identifican por su Departamento (letras) y número de sección. Los resultados correspondientes a las demás variables de los modelos se presentan en la Tabla 6.

Variable	Modelo temporal I				Modelo temporal II				Modelo temporal III			
	$b^*$	$b$	$t(175)$	$p$	$b^*$	$b$	$t(172)$	$p$	$b^*$	$b$	$t(169)$	$p$
Intercepto	—	-0,01209	-2,13	<b>0,0348</b>	—	-0,00386	-0,45	0,6539	—	0,00179	0,17	0,8689
At04	-0,007	-0,00010	-0,09	0,9293	-0,033	-0,00043	-0,35	0,7241	-0,051	-0,00068	-0,51	0,6118
At12	-0,123	-0,00164	-1,45	0,1498	-0,173	-0,00231	-1,89	0,0600	-0,188	-0,00251	-1,95	0,0528
At05	-0,041	-0,00055	-0,41	0,6791	-0,055	-0,00073	-0,51	0,6076	-0,081	-0,00109	-0,72	0,4741
At03	-0,127	-0,00170	-1,33	0,1841	-0,196	-0,00262	-1,89	0,0601	-0,216	-0,00289	-1,96	0,0518
At10	-0,139	-0,00186	-1,00	0,3209	-0,180	-0,00241	-1,25	0,2134	-0,204	-0,00273	-1,34	0,1814
At11	-0,043	-0,00057	-0,45	0,6549	-0,076	-0,00101	-0,77	0,4422	-0,091	-0,00121	-0,88	0,3824
At09	0,012	0,00016	0,11	0,9097	0,010	0,00013	0,09	0,9279	-0,011	-0,00015	-0,10	0,9187
St11	-0,102	-0,00136	-1,09	0,2766	-0,137	-0,00183	-1,42	0,1572	-0,155	-0,00207	-1,53	0,1272
St10	-0,063	-0,00084	-0,57	0,5718	-0,087	-0,00116	-0,76	0,4485	-0,104	-0,00139	-0,86	0,3891
St12	-0,146	-0,00195	-1,10	0,2729	-0,190	-0,00254	-1,40	0,1642	-0,202	-0,00270	-1,39	0,1654
St14	-0,078	-0,00105	-0,66	0,5096	-0,111	-0,00148	-0,89	0,3727	-0,134	-0,00179	-1,02	0,3098
St15	0,055	0,00073	0,68	0,4950	0,036	0,00048	0,42	0,6745	0,022	0,00029	0,24	0,8078
St16	0,018	0,00025	0,20	0,8406	-0,008	-0,00011	-0,09	0,9312	-0,031	-0,00042	-0,30	0,7630
St13	0,110	0,00147	1,30	0,1957	0,063	0,00085	0,68	0,4953	0,027	0,00036	0,27	0,7886
Py10	0,059	0,00079	0,68	0,5002	0,030	0,00039	0,32	0,7497	-0,009	-0,00012	-0,09	0,9296
Py09	0,006	0,00008	0,07	0,9459	-0,035	-0,00047	-0,37	0,7123	-0,066	-0,00089	-0,63	0,5313
Py11	0,101	0,00135	1,24	0,2157	0,073	0,00098	0,84	0,4006	0,038	0,00051	0,40	0,6872
Tb11	0,167	0,00223	2,01	<b>0,0456</b>	0,148	0,00198	1,58	0,1161	0,126	0,00169	1,21	0,2293
Tb19*	0,239	0,00320	3,49	<b>0,0006</b>	0,199	0,00266	2,44	<b>0,0159</b>	0,171	0,00228	1,84	0,0674
TT04	-0,114	-0,00152	-1,89	0,0604	-0,090	-0,00120	-1,45	0,1488	-0,082	-0,00110	-1,32	0,1870
TT08	-0,012	-0,00016	-0,14	0,8870	0,003	0,00005	0,04	0,9685	0,028	0,00037	0,31	0,7576
TT05	-0,042	-0,00056	-0,81	0,4198	-0,030	-0,00040	-0,57	0,5666	-0,016	-0,00022	-0,30	0,7640
TT06	-0,003	-0,00003	-0,04	0,9680	0,006	0,00008	0,08	0,9339	0,023	0,00031	0,31	0,7548
Fd12	0,071	0,00095	0,92	0,3573	0,070	0,00093	0,88	0,3809	0,072	0,00096	0,90	0,3701
Lv11	-0,004	-0,00005	-0,06	0,9545	0,004	0,00006	0,07	0,9473	0,023	0,00030	0,31	0,7570
Lv12	-0,018	-0,00025	-0,21	0,8338	-0,009	-0,00012	-0,10	0,9209	0,009	0,00011	0,09	0,9262
Lv05	0,017	0,00022	0,23	0,8220	0,027	0,00036	0,36	0,7202	0,036	0,00049	0,48	0,6286
Lv06	-0,013	-0,00018	-0,23	0,8213	-0,014	-0,00019	-0,25	0,8057	-0,014	-0,00018	-0,23	0,8176
Lv07	0,019	0,00025	0,25	0,8004	0,037	0,00050	0,49	0,6261	0,049	0,00066	0,64	0,5242
Md09	0,013	0,00017	0,18	0,8611	0,039	0,00052	0,52	0,6051	0,035	0,00046	0,44	0,6580
Md04	0,065	0,00087	0,82	0,4105	0,093	0,00125	1,05	0,2958	0,102	0,00137	1,08	0,2827

**At:** Artigas; **Fd:** Florida; **Lv:** Lavalleja; **Md:** Maldonado; **Py:** Paysandú; **St:** Salto; **Tb:** Tacuarembó; **TT:** Treinta y Tres.  $b$ : parámetros de ecuación de regresión lineal múltiple;  $b^*$ : coeficientes estandarizados de regresión;  $t(\ )$ : valor observado del estadístico  $t$  (cociente entre el valor de  $b$  y su error estándar) y sus grados de libertad correspondientes (entre paréntesis). Valores de  $b$  de secciones policiales son diferencias respecto al de la sección policial 14ª de Lavalleja. \*: Tb19 corresponde a la unión de las secciones 3ª y 16ª de Tacuarembó.

Las tres regresiones de los modelos temporales cumplieron con los supuestos de normalidad, homocedasticidad y ausencia de autocorrelación.

## DISCUSIÓN

### Dinámica temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica

La PPNA varió en una escala dos órdenes de magnitud superior a la de la PSN; a pesar de esta diferencia, la PSN tendió a comportarse de modo similar a la PPNA mostrando, al igual que ésta, una periodicidad estacional caracterizada por valores máximos en primavera y mínimos en invierno. En consecuencia, la eficiencia trófica osciló en torno al 1% en series inversas a las de la PPNA, con valores máximos en invierno y mínimos en primavera. La diferencia en escala entre las productividades del primer y segundo nivel trófico fue similar a la observada por Irisarri *et al.* (2014) en grupos de establecimientos ganaderos de Argentina. A pesar que la eficiencia trófica de los sistemas ganaderos estudiados en esta tesis fue superior a la reportada en sistemas naturales dominados por herbívoros homeotermos (Irisarri *et al.*, 2014), se sitúa en el rango característico de los ecosistemas terrestres, en que sólo una relativamente pequeña proporción de la energía disponible en el primer nivel trófico es convertida en producción por el siguiente nivel en la cadena de herbivoría (Chapin *et al.*, 2002d).

La dinámica estacional de la PPNA fue en esencia similar a la observada en otros estudios realizados mediante teledetección en las mismas unidades morfo-geo-estructurales (Baeza *et al.*, 2010; 2011a; Gallego, 2013; Guido *et al.*, 2014), que describen un patrón caracterizado por un pico de productividad en primavera y otro entre fines del verano e inicio del otoño. Su periodicidad es compatible con la estacionalidad de la luz y la temperatura, que restringe fuertemente el crecimiento de la vegetación hacia el invierno en ambas regiones, haciendo que los valores mínimos de las series ocurran en esta estación con gran regularidad temporal en un estrecho rango de productividad, y que los máximos ocurran en primavera y verano (Chapin *et al.*, 2002a). La existencia de dos picos de productividad primaria por estación de crecimiento puede deberse a la abundancia relativa de especies de síndrome fotosintético C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, las que explicarían el pico de productividad primaveral y estival tardío, respectivamente (Sala, 2001). Este patrón se observó más claramente en los años de mayores restricciones hídricas como 2008-2009 (Figura 2 a), en contraste con años de importantes precipitaciones como 2009-2010 (<http://www.inia.org.uy/online/site/68474011.php>; Oyhantçabal, 2013). La restricción al crecimiento impuesta por el déficit hídrico se reflejaría en un menor solapamiento de las curvas de PPNA de ambos tipos funcionales debido a una disminución de

sus integrales, aunque sería esperable una mayor disminución en el tipo C<sub>3</sub> (Gibson, 2009). La magnitud y variabilidad interanual del déficit hídrico, reportadas en las regiones estudiadas para cada mes del año (Oyhantçabal, 2013), podrían explicar también la variabilidad en el mes de ocurrencia del máximo anual de PPNA y en la forma de la curva de productividad en los meses de primavera y verano, caracterizados por mayores valores medios y desvíos estándar de déficit hídrico. En estas estaciones, las restricciones hídricas serían las principales limitantes al crecimiento vegetal (Craine *et al.*, 2012).

Los valores máximos y mínimos de las series de PPNA en un año típico fueron menores (aproximadamente  $1.000 \text{ MJ} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ ) a los reportados por Baeza *et al.* (2010) para Cuesta Basáltica y Guido *et al.* (2014) para ambas regiones, aunque los rangos de oscilación fueron similares y los meses de ocurrencia coincidieron. Dichas diferencias podrían deberse a las metodologías empleadas para la selección de los píxeles y para la aplicación del modelo de Monteith (1972), conducentes a las estimaciones de PPNA. Mientras ambos estudios emplearon estrategias para seleccionar píxeles correspondientes a pastizales naturales, las estimaciones de PPNA utilizadas en esta tesis correspondieron a píxeles clasificados como “recursos forrajeros perennes”, por lo cual cabría esperar algún grado de influencia de otros tipos de cobertura vegetal distintos a los pastizales naturales, en la señal espectral a partir de la cual se estimó la PPNA. La selección del área y período de estudio tampoco son coincidentes, ya que el área que abarca esta tesis en Cuesta Basáltica excede a la de Baeza *et al.* (2010), la cual se restringió principalmente a las secciones policiales 13<sup>a</sup> de Salto y 9<sup>a</sup> y 10<sup>a</sup> de Paysandú, mientras que es menor a la de Guido *et al.* (2014), que comprendió casi toda la unidad morfo-geo-estructural y por tanto también abarcó algunas zonas de suelos profundos no incluidas en el área de estudio de esta tesis. A su vez, el área de estudio en Sierras del Este excede la comprendida en Guido *et al.* (2014), teniendo en común principalmente la porción más septentrional de dicha unidad morfo-geo-estructural. En cuanto al período de estudio, esta tesis sólo comprende el último año considerado en Baeza *et al.* (2010) y la última mitad del período de estudio de Guido *et al.* (2014). Con respecto al modelo de Monteith (1972), en esta tesis se utilizaron estimaciones de PPNA basadas en un valor único de EUR, mientras en los estudios mencionados se utilizaron valores de EUR variables en el espacio y el tiempo. Así, los utilizados por Guido *et al.* (2014), correspondientes a los valores mínimos de PPNA en ambas regiones y a los máximos en Sierras del Este, fueron mayores al utilizado en esta tesis

y podrían explicar las diferencias observadas en esos casos. Por otra parte, Baeza *et al.* (2010) basaron sus estimaciones en el índice IVN, a diferencia de esta tesis en que se basaron en el IVM, lo cual podría implicar diferencias debidas a la mayor sensibilidad del IVN a la influencia del sustrato en la señal espectral de la vegetación (Huete *et al.*, 2002).

Los datos de existencias y movimientos de hacienda del sistema de información de DICOSE permitieron modelar, por primera vez, series temporales mensuales de PSN de los sistemas ganaderos en las regiones estudiadas. La dinámica temporal observada se caracterizó por una periodicidad menos evidente a la de la PPNA -aunque coincidente con ésta en sus estaciones de máxima y mínima productividad- así como por la existencia de tres picos de PSN por ciclo anual. El primer pico, de gran regularidad en setiembre, se asoció a la parición de bovinos y ovinos. El segundo, de mayor magnitud, ocurrió a fines de primavera o inicios del verano, con un mes de adelanto en Cuesta Basáltica respecto a Sierras del Este, y se debió al incremento de acumulación de biomasa a raíz de una mayor abundancia de animales recién nacidos, de rápido crecimiento, al que se adicionó un incremento en el engorde de animales destinados a faena. El tercer pico, de gran regularidad como el primero, se observó en mayo, asociado a un segundo incremento en el engorde. El sesgo temporal interregional en el pico asociado al crecimiento se debió a la mayor contribución de los ovinos en la PSN de Cuesta Basáltica, ya que esta especie tiene una parición anterior a los bovinos (Pereira, 2003) y presenta su máxima tasa de crecimiento en un lapso temporal menor (Anexo III); además, el adelanto en el inicio del entore al norte del Río Negro puede haber contribuido en menor medida al sesgo mencionado (Pereira, 2003). La tendencia al acoplamiento entre las series de PSN y PPNA es consistente con la estrategia de hacer coincidir el período de mayores requerimientos de los herbívoros con el período de mayor oferta forrajera, característica de los sistemas ganaderos pastoriles (Heitschmidt & Taylor, 1991; Saravia *et al.*, 2011; SUL, 2011).

El aspecto relativamente conspicuo de los picos de PSN representa muy posiblemente un artefacto del modelo empleado; los nacimientos y algunos cambios de categoría (como de ternero a toro y de cordero a carnero) implicaron la asignación de incrementos abruptos de biomasa en el mes que se producen dichos eventos, cuando en realidad la acumulación de biomasa se diluye en el tiempo. Además, la retención de energía atribuida al engorde fue asignada íntegramente al mes en que se efectuó la remisión a faena, mientras en realidad se requieren varios meses para el proceso de terminación de la mayoría de las categorías ovinas

y bovinas (Berretta, 2006; SUL, 2011). El uso de curvas de crecimiento dependientes únicamente de la edad, posiblemente haya ocasionado una subestimación del rango de oscilación de la PSN, ya que el incremento ponderal de bovinos y ovinos tiende a disminuir en invierno por restricciones en la oferta forrajera (incluso registrándose pérdidas de peso que significarían una PSN nula) y a aumentar en primavera con la mayor disponibilidad de alimento (Pigurina *et al.*, 1998a; San Julián *et al.*, 2002; Echeverría *et al.*, 2014). De ese modo, el modelo utilizado posiblemente haya sobreestimado los valores mínimos invernales, mientras que la subestimación esperable en los máximos primaverales podría haber sido compensada -al menos parcialmente- por la asignación puntual de incrementos de biomasa correspondientes a períodos de varios meses, ya mencionada. A pesar de las limitaciones atribuibles al modelo utilizado, las series de PSN obtenidas son compatibles con la dinámica estacional registrada a nivel nacional para las pariciones y ganancias de peso (Pigurina *et al.*, 1998a; Pereira, 2003), así como para la cantidad y el peso de los animales remitidos a faena, publicados por el INAC (<http://www.inac.gub.uy/innovaportal/v/5539/10/innova.front/series-de-faena>). Son a su vez consistentes con la dinámica reportada para el período de estudio, ya que los valores máximos de la serie para 2005-2006 coinciden con el año récord de producción cárnica, así como la disminución de la productividad en los años siguientes a la sequía de 2008-2009, con los menores procreos debidos a ésta (Bervejillo, 2013). Al momento de la publicación de esta tesis, no se conocen antecedentes de series temporales mensuales de PSN en sistemas ganaderos de la región con que comparar los resultados obtenidos.

La dinámica estacional de la eficiencia trófica fue determinada por la disponibilidad de energía en el nivel trófico de los productores; su rango de variación, con valores en promedio entre tres y cuatro veces mayores en invierno que en primavera, evidencia la ocurrencia de superávits forrajeros en primavera y verano, así como posiblemente de déficits en invierno. La sequía de 2008-2009 planteó una excepción a este patrón; la restricción en la oferta forrajera ocurrida entonces en Cuesta Basáltica implicó una eficiencia trófica estival que se asemejó a las invernales. De ese modo, los resultados obtenidos sugieren que la eficiencia con que los herbívoros consumen el forraje disponible sería la principal fuente de variación estacional de la eficiencia trófica, ya que la eficiencia con que los rumiantes producen nueva biomasa a partir de la energía consumida depende de su metabolismo (de escasa variabilidad

estacional en herbívoros homeotermos) y de la digestibilidad del forraje, que varía menos que la cantidad de forraje disponible (Carámbula, 1991; Chapin *et al.*, 2002d).

El hecho de determinar la incorporación de biomasa únicamente en función de la edad en el modelo utilizado para estimar la PSN, limita el efecto de la eficiencia en el uso de la energía consumida sobre las estimaciones de la eficiencia trófica, al desempeño reproductivo y de la terminación de los animales, respectivamente a partir de la cantidad de animales nacidos y de la cantidad y edad de los animales remitidos a faena. A pesar que su variabilidad estacional sería menor a la de la eficiencia de consumo, se esperaría que la eficiencia en el uso de la energía consumida disminuyera en invierno y verano, debido principalmente al mayor costo energético de mantener una temperatura corporal constante en esas estaciones, aunque en verano también se debería a una disminución en la digestibilidad del forraje (Carámbula, 1991; Chapin *et al.*, 2002d). Posiblemente entonces, los valores máximos invernales de la eficiencia trófica, en promedio de 2,3 a 2,4%, hayan sido sobreestimados. Aun asumiendo una eficiencia de consumo invernal del 100%, los valores observados fueron superiores al 1,7% esperable asumiendo una digestibilidad de 58% (Carámbula, 1991) y una eficiencia en el uso de la energía asimilada de 3% (Chapin *et al.*, 2002d). En pastizales naturales y recursos forrajeros implantados en la Depresión de Laprida (Argentina), sometidos a altas cargas, la eficiencia de consumo, con una dinámica estacional similar a la observada en esta tesis para la eficiencia trófica, nunca alcanzó 100% (Irisarri, 2012), lo cual es consistente con una eventual sobreestimación de la eficiencia trófica invernal de los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este, al igual que con la relevancia de la eficiencia de consumo como fuente de variación estacional de la eficiencia trófica. No se encontraron antecedentes de series temporales mensuales de eficiencia trófica en sistemas ganaderos.

### **Patrones de variabilidad espacial y temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica**

La PPNA y la PSN difirieron en la distribución interesalar de su variabilidad espacial y temporal, mientras que la eficiencia trófica presentó patrones análogos a los de la productividad más variable en cada escala considerada del tiempo y el espacio. En el espacio, la variabilidad de la PPNA fue mayor a escala interregional que a escala intra-regional, mientras que la variabilidad espacial de la PSN presentó el patrón opuesto. El patrón de la PPNA podría deberse a la existencia de un comportamiento similar en las variables que

determinan la disponibilidad de agua en el suelo, principal control de la PPNA en pastizales (Chapin *et al.*, 2002c). En este sentido, sería esperable que dichas variables geomorfológicas y edáficas varíen más entre que dentro de las regiones, ya que estas unidades espaciales fueron definidas en base a las variables mencionadas (Panario *et al.*, 2011), mientras que las subdivisiones aplicadas a las mismas -secciones policiales en esta tesis- no obedecen un criterio ecológico sino administrativo. Sin embargo, Guido *et al.* (2014), analizando la variabilidad espacial entre píxeles dentro de cada región, reportaron valores varias veces superiores a los observados en este estudio entre secciones policiales, sugiriendo que el patrón observado es dependiente de la escala, y que el promedio de píxeles dentro de secciones policiales enmascararía una variabilidad espacial, a escala de sitio, superior a la interregional. El patrón interesalar de la variabilidad espacial de la PSN sugeriría que la transferencia trófica de energía entre productores y consumidores primarios tiene un efecto amortiguador de la variabilidad espacial a escala interregional, donde la variabilidad de la PSN fue menor a la de la PPNA, y un efecto amplificador a escala intra-regional, donde se observó el patrón opuesto. Estos patrones sugieren la existencia de controles, tanto biofísicos como socioeconómicos, que afectarían los atributos de uno o ambos niveles tróficos para producir dichos efectos de amortiguación y amplificación sobre la variabilidad espacial del flujo de energía en los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica y Sierras del Este. La ausencia de variabilidad espacial en la ganancia de peso y en el peso de faena de bovinos y ovinos en la metodología de cálculo de la PSN, muy posiblemente haya subestimado su variabilidad espacial en ambas escalas de análisis. Como en el caso de la PPNA, es esperable que el uso de la sección policial como grano espacial enmascare variabilidades de PSN aún mayores entre unidades más básicas como los establecimientos. Si bien no es posible descartar su existencia, no se encontraron antecedentes de análisis multi-escalar de la variabilidad espacial de la PSN en sistemas ganaderos.

En la dimensión temporal, la variabilidad de la PSN se encontró desacoplada de la correspondiente a la PPNA, al no observarse relación entre sus CV temporales, tanto a escala intra como interanual. La variabilidad temporal de la PPNA fue mayor en la escala intra que en la interanual; sin embargo, la de la PSN se distribuyó equitativamente entre ambas escalas, siendo menor a la de la PPNA a escala intra-anual.



La diferencia entre ambos niveles tróficos en los patrones de variabilidad temporal de la productividad, es consistente con la limitación de la productividad secundaria en función de la disponibilidad de alimento en la estación de mayor escasez (McNaughton *et al.*, 1991), ya que ésta limita la cantidad de herbívoros que es posible mantener en un sitio a lo largo del año, limitando con ello las fluctuaciones del balance energético de los mismos y por tanto de la incorporación de nueva biomasa (Soca *et al.*, 2011). A su vez, el contraste observado entre la variabilidad intra-anual de PPNA y PSN, podría evidenciar uno de los aspectos de la intervención humana en el flujo de energía ecosistémico que suponen los sistemas ganaderos. El tipo de tenencia de la tierra y su división física mediante el alambrado condicionan una carga ganadera relativamente constante en el año, determinada por el período de menor oferta forrajera (Oesterheld *et al.*, 1998; Irisarri, 2012), tendiendo a estabilizar la PSN al debilitar su acoplamiento estacional con la PPNA, en comparación con sistemas pastoralistas trashumantes o sistemas naturales dominados por ungulados, en que la migración adapta la carga a las fluctuaciones estacionales de la oferta forrajera (Hobbs *et al.*, 2008). Como ya se mencionó, es posible que la variabilidad intra-anual de la PSN haya sido subestimada a causa de las limitaciones del modelo utilizado para calcularla y que ello sea la causa del patrón observado. Sin embargo, la ausencia de asociación estadística entre las variabilidades intra-anales de PPNA y PSN sugeriría que dicho patrón es independiente de la subestimación debida al modelo. Asumiendo que la PSN fluctúa a lo largo del año en función de la oferta de forraje, sería esperable observar, a través de variables incluidas en el modelo como la cantidad de animales presentes y la productividad adjudicable al engorde, que su variabilidad intra-anual aumentara junto con la de la PPNA de un sitio a otro. A escala interanual, Irisarri *et al.* (2014) y Oyhantçabal (2013) utilizaron la carga ganadera como determinante o indicador de la productividad secundaria, respectivamente, y observaron una menor variabilidad temporal en la carga que en la PPNA, sugiriendo un efecto amortiguador de la variabilidad por parte del nivel trófico de los herbívoros respecto del nivel anterior, atribuible al impacto humano en sistemas ganaderos. En el presente estudio no se observó un efecto análogo en la PSN, cuya variabilidad interanual no difirió de la de la PPNA, e incluso presentó valores mayores que ésta en la mayoría de las secciones policiales estudiadas, lo que sugeriría comportamientos diferentes de las variables de flujo respecto de variables de estado, como la carga, en el nivel trófico de los herbívoros en sistemas ganaderos. Es posible también que las particularidades del período de estudio, en el que se observaron años de alta productividad

pecuaria y otros afectados por la sequía de 2008-2009, sean las causantes de una mayor variabilidad interanual de la PSN.

La variabilidad intra-anual de la eficiencia trófica se relacionó positivamente con la de la PPNA y negativamente con la de la PSN, mientras que su variabilidad interanual sólo se relacionó -en forma positiva- con la de la PSN. De ese modo, ambos niveles tróficos afectarían la variabilidad de la eficiencia trófica entre los meses del año mientras que sólo los herbívoros la afectarían entre años. El patrón intra-anual es consistente con el concepto de variabilidad estacional en la eficiencia de consumo por la existencia de superávits forrajeros de primavera y verano (Irisarri, 2012). Por su parte, el patrón interanual sugeriría un rol preponderante de la variabilidad en la eficiencia en el uso de la energía consumida a través de, por ejemplo, la variabilidad interanual en el desempeño reproductivo, importante factor en la determinación de la productividad pecuaria (Berretta, 2006). Aunque no es posible descartar su existencia, no se han encontrado antecedentes de análisis intra-anual de la PSN en sistemas ganaderos que permitan relacionar su variabilidad en esa escala con la de la PPNA o determinar su relación con la variabilidad de la eficiencia trófica.

### **Distribución espacial del flujo de energía en sistemas ganaderos**

Los recursos forrajeros perennes de Sierras del Este fueron más productivos que los de Cuesta Basáltica en todas las escalas espaciales y temporales analizadas. Sin embargo, de junio a setiembre no se observaron diferencias interregionales en la PPNA a la vez que, a escala interanual, ambas regiones mostraron trayectorias convergentes a lo largo del período de estudio. Otros autores (Baeza *et al.*, 2011a; Oyhantçabal, 2013; Guido *et al.*, 2014) reportaron contrastes análogos en la actividad fotosintética de ambas regiones, que atribuyeron a la menor disponibilidad de agua edáfica en Cuesta Basáltica. A este respecto, Oyhantçabal (2013) reportó una capacidad de retención de agua en los suelos 35% superior en Sierras del Este, un predominio estival de los eventos de déficit hídrico edáfico severo en ambas regiones, y déficits hídricos superiores en Cuesta Basáltica en noviembre y diciembre. Estas observaciones, junto con la ausencia de asociación entre déficit hídrico y rFAA de noviembre a marzo en Sierras del Este, en contraste con una fuerte asociación negativa en Cuesta Basáltica (Oyhantçabal, 2013), pueden explicar también la estacionalidad de las diferencias interregionales en PPNA y la menor duración del pico de productividad primaveral en Cuesta

Basáltica observadas en esta tesis, así como por Oyhantçabal (2013) para la fRFAA. De ese modo, la disponibilidad de agua limitaría más a los recursos forrajeros de Cuesta Basáltica durante los meses de mayor radiación incidente, mientras que ambas regiones se verían igualmente limitadas por la radiación y la temperatura durante el invierno (Baeza *et al.*, 2010). La estrecha asociación entre variables físicas del paisaje y atributos funcionales de sus ecosistemas ha sido observada a escala nacional en Uruguay por Baeza (2007) mediante el análisis de índices espectrales de la vegetación.

Los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica fueron más eficientes que los de Sierras del Este, lo cual se debió a la ausencia de diferencias interregionales en PSN y a la mayor PPNA en la segunda. Algunos aspectos estructurales de ambos niveles tróficos podrían explicar la ausencia de diferencias en PSN y, por lo tanto, la diferencia en eficiencia trófica.

La estructura de los productores podría causar un consumo diferencial de la PPNA en ambas regiones, debido a la mayor cobertura de leñosas en Sierras del Este. La vegetación potencial predominante en Sierras del Este es el pastizal arbolado mientras que en Cuesta Basáltica es el pastizal (Panario, 2016); la presencia de árboles dispersos en el pastizal podría modificar la señal espectral de la cubierta vegetal en una magnitud que incremente su IVM, pero insuficiente para modificar su firma fenológica y ser clasificada como bosque. Se podría producir así una sobreestimación de la oferta forrajera en Sierras del Este, dado que la fracción arbórea de la PPNA es poco accesible para los herbívoros domésticos. Esta posibilidad es consistente con la mayor actividad fotosintética de menor variabilidad intra-anual del monte nativo respecto a los pastizales, observada en un área protegida de Sierras del Este y sus adyacencias (Gallego, 2013), al igual que con el desacople entre la fRFAA y el déficit hídrico en esa región, reportado por Oyhantçabal (2013), aunque sus estimaciones de fRFAA no se basaron en clasificaciones de cobertura del suelo y por tanto habrían sido más afectadas por el efecto de los árboles. Otro factor limitante para el consumo de la PPNA sería la mayor cobertura de arbustos, usualmente poco palatables, inaccesibles o tóxicos para los rumiantes (Altesor *et al.*, 1998), en las comunidades de pastizal de Sierras del Este (Lezama *et al.*, 2011). La eventual limitación en el consumo de la PPNA por parte de los herbívoros domésticos en Sierras del Este sería compatible con la diferencia observada en la carga ganadera (una medida de requerimiento energético) con respecto a Cuesta basáltica, la cual es análoga pero

proporcionalmente menor a la observada en la PPNA (una medida de la energía disponible), según reportó Oyhançabal (2013) y se observó en la base de datos utilizada en esta tesis.

La estructura de los herbívoros también puede determinar diferencias en la eficiencia de consumo, ya que ésta suele incrementarse con la diversidad de rumiantes mediante la complementariedad de sus patrones de pastoreo (Vallentine, 2001). Así, la mayor equitatividad en la carga de bovinos y ovinos en Cuesta Basáltica podría explicar la mayor eficiencia trófica en dicha región. Finalmente, las diferencias en la orientación productiva de los sistemas ganaderos también pueden explicar el contraste interregional de eficiencia trófica observado, a través de sus efectos sobre la eficiencia con que es utilizada la energía consumida por los herbívoros. La diferencia en composición específica podría aumentar dicha eficiencia en Cuesta Basáltica al incrementar el aporte de lana a la PSN (Pigurina *et al.*, 1998b); a este respecto, Irisarri *et al.* (2014) observaron mayores eficiencias en el uso de la energía consumida en sistemas laneros de la Patagonia que en sistemas dominados por bovinos en pastizales subhúmedos y subtropicales en Argentina, atribuyéndolas en parte al tipo de producto obtenido. Además, en Sierras del Este, la orientación productiva del componente bovino es más criadora, así como la del ovino más lanera, con respecto a Cuesta Basáltica, a juzgar por la relación novillo/vaca y capón/oveja, respectivamente (DIEA, 2008; 2010). Dichas orientaciones productivas se sustentan en una mayor proporción de categorías adultas (Uraga, 2004), las cuales son menos eficientes que las jóvenes (Chapin *et al.*, 2002d).

La distribución espacial intra-regional del flujo de energía de los sistemas ganaderos estudiados permitió esbozar zonificaciones en ambas regiones, si bien el análisis realizado no evaluó la existencia de diferencias significativas de PPNA, PSN o eficiencia trófica entre las zonas resultantes. En Cuesta Basáltica, las productividades y la eficiencia trófica fueron generalmente menores en un conjunto de secciones (3<sup>a</sup>, 10<sup>a</sup> y 11<sup>a</sup> de Artigas; 11<sup>a</sup> a 13<sup>a</sup> de Salto y 9<sup>a</sup> de Paysandú) donde existe un predominio de relieve ondulado y suelos superficiales de textura media y alta rocosidad, de acuerdo a la cartografía reportada por Panario (2016). Esta zona constituye una faja de territorio adyacente al Río Cuareim en el Departamento de Artigas, a la Cuchilla de Haedo en Salto, y que sigue el curso del Río Queguay Chico en Paysandú. En las demás secciones de Cuesta Basáltica, situadas a ambos lados de la faja mencionada, predomina un relieve plano y hay una mayor proporción de suelos profundos, de textura pesada y rocosidad media (Panario, 2016); en este conjunto contrastaron

notoriamente las secciones de Tacuarembó por su alta PSN y eficiencia trófica. En Sierras del Este, la distribución espacial de la PSN no fue tan coincidente con la de la PPNA como en Cuesta Basáltica; no obstante, la distribución espacial del flujo de energía en la cadena de herbivoría se asemejó a la de variables físicas del paisaje. Las secciones policiales 5ª, 6ª, 11ª y 12ª de Lavalleja y la sección 5ª de Treinta y Tres, situadas respectivamente en la cuenca del alto Cebollatí y al norte de la confluencia del Olimar Grande y el Chico (Olivera, 2006), donde predominan relieves planos y ocurren algunos de los pocos sitios de suelos profundos y textura pesada en Sierras del Este (Panario, 2016), constituyeron zonas de mayor productividad y eficiencia. La coincidencia entre las distribuciones espaciales del flujo de energía de los sistemas ganaderos estudiados y de las variables cartografiadas por Panario (2016) sugeriría una explicación común, vinculada a la disponibilidad de agua en el suelo, a los patrones observados en las escalas intra e interregional de la variabilidad espacial de la PPNA, que dentro de cada región se aplicaría también al segundo nivel trófico. De ese modo, el patrón intra-regional observado, sería consistente con la relación espacial positiva entre PPNA y PSN reportada tanto en sistemas naturales como ganaderos (McNaughton *et al.*, 1991; Irisarri *et al.*, 2014). Además, las variables edáficas y topográficas mencionadas podrían afectar a los herbívoros de modos no mediados por la PPNA. Por ejemplo, tanto el relieve como la profundidad y textura del suelo afectan la economía de agua en las vertientes (Panario, 2016) y con ello su disponibilidad para el abrevado de los animales, cuya escasez limita la productividad secundaria (McNaughton *et al.*, 1991). Además, un relieve de mayor pendiente aumenta el costo energético en la locomoción de los herbívoros, un aspecto de particular relevancia en sistemas ganaderos pastoriles (Bailey *et al.*, 1996).

La distribución espacial de las especializaciones productivas agropecuarias también podría contribuir a la explicación de los patrones observados. De este modo, las especializaciones arrocera-ganadera y agrícola-ganadera, que se desarrollan en las secciones policiales 4ª y 5ª de Artigas, y 10ª y 11ª de Paysandú y 5ª de Treinta y Tres (DIEA, 2015), propician la existencia de subsidios que podrían explicar la mayor PSN y eficiencia trófica observadas en la mayoría de dichas secciones, ya que la PPNA de los sistemas agrícolas no se consideró en esta tesis. En el mismo sentido, en las secciones 5ª y 9ª de Artigas, 10ª y 11ª de Paysandú y 11ª de Tacuarembó existen sistemas de engorde intensivo de bovinos a corral, que se sustentan en base a los subsidios mencionados (Ferrés, 2014) y aumentarían la eficiencia trófica en las

secciones donde se sitúan. Podrían existir otros factores, tanto biofísicos como socioeconómicos que explicaran, especialmente, la contrastante magnitud de la PSN y la eficiencia trófica en las secciones policiales de Tacuarembó. Por ejemplo, su adyacencia a zonas agrícolas y agrícola-ganaderas en Durazno y Río Negro (DIEA, 2015) y su conectividad a través de la Ruta Nacional Nº 5, propiciarían un mayor uso de suplementos forrajeros. A pesar que no se encontraron estudios que describieran la distribución espacial intra-regional de la PPNA, PSN y eficiencia trófica de los sistemas ganaderos de Uruguay, los estudios que relacionan características edáficas y especializaciones productivas con la PSN a escala predial (e.g. Pigurina *et al.*, 1998b; Berretta *et al.*, 2000; Berretta 2006; SUL, 2011) reportan asociaciones similares a las sugeridas por los patrones de distribución espacial observados.

En Sierras del Este, la PSN disminuyó durante el período de estudio, mientras que en Cuesta Basáltica no tuvo una tendencia significativa, lo cual se debió a un patrón homogéneo en la primera, donde casi todas las secciones mostraron tendencias análogas a la regional, y más heterogéneo en Cuesta Basáltica, donde un tercio de las secciones mostró tendencias significativas en uno u otro sentido. A su vez, la variabilidad espacial de la PSN y de la eficiencia trófica disminuyeron con el tiempo en Cuesta Basáltica y se mantuvieron en Sierras del Este. La tendencia decreciente de la PSN en Sierras del Este puede explicarse por una tendencia análoga en la carga de bovinos y ovinos, mientras en Cuesta Basáltica, la reducción en la carga ovina fue compensada con un incremento de la bovina (Bervejillo, 2013). La convergencia en el tiempo de la PSN y la eficiencia trófica de las secciones policiales de Cuesta Basáltica podría deberse al auge exportador cárnico del inicio del período de estudio, que implicó altas tasas de extracción (Peyrou & Ilundain, 2006). En ese contexto, los sistemas invernadores, cuyo corto ciclo biológico les otorga un mayor dinamismo, podrían haber incrementado su PSN en respuesta a dicha demanda, contrastando con sistemas criadores cuyos ciclos más largos impiden una rápida reacción a estímulos comerciales (Santana, 2014). Otra posible explicación sería el incremento en el uso de suplementos a nivel nacional durante el período de estudio (Bervejillo, 2013); estos subsidios, utilizados para contrarrestar restricciones estacionales de la oferta forrajera (Mieres, 1997), podrían así reducir la variabilidad espacial ocasionada por las limitantes biofísicas mencionadas anteriormente. La mayor heterogeneidad espacial de Cuesta Basáltica en cuanto a orientaciones productivas, con mayor proporción de sistemas de ciclo completo e invernadores que Sierras del Este (DIEA, 2008; 2010), permitiría explicar la

evolución observada en la variabilidad espacial de la PSN y eficiencia trófica mediante ambos mecanismos propuestos. Las tendencias observadas a escala regional fueron reportadas por Bervejillo (2013) para la productividad de biomasa bovina en una selección de secciones policiales más amplia que la utilizada en esta tesis. Dicho autor observó que Cuesta Basáltica fue la única región en Uruguay donde la PSN bovina aumentó de julio de 2006 a julio de 2012.

### **Relación de la eficiencia trófica con sus controles**

Del conjunto de variables analizadas como posibles controles, solamente la carga ganadera y su porcentaje correspondiente a categorías jóvenes se relacionaron significativamente con la eficiencia trófica, en forma positiva, tanto en el tiempo como en ambas escalas espaciales analizadas. La carga fue, además, la variable independiente de mayor influencia sobre la eficiencia trófica en los modelos de regresión analizados. Dado que la carga es un indicador de la demanda energética de los herbívoros (Crempien, 1983) y su proporción joven un indicador de la eficiencia con que dicha energía es utilizada (Trenkle & Willham, 1977; Chapin *et al.*, 2002d), es esperable que el aumento de dichas variables, manteniendo constantes otros controles, implique aumentos de la PSN y de la eficiencia trófica, especialmente cuando el modelo utilizado para estimar la PSN asume incrementos de biomasa dependientes de la categoría y edad e independientes de otras variables, incluida la carga. Así, las limitaciones del modelo impiden reproducir integralmente la disminución de la PSN debida al deterioro del desempeño individual de los herbívoros, esperable al aumentar la carga manteniendo una oferta forrajera constante (Mott, 1960); este hecho podría conducir a una sobreestimación de la relevancia de la carga como control de la eficiencia trófica en los modelos de regresión lineal múltiple analizados. No obstante, parte de dicho deterioro podría evidenciarse a través de un peor desempeño reproductivo, así como una menor cantidad o mayor edad de animales remitidos a faena, aspectos que sí contempló el modelo utilizado. En este sentido, los resultados obtenidos podrían sugerir que los sistemas ganaderos estudiados se encontraron en niveles de carga que aún no comprometerían el desempeño individual al punto que los incrementos en la carga impliquen disminuciones en la PSN. Aunque no se observó una diferencia interregional significativa, el menor coeficiente de regresión observado para la carga en Cuesta Basáltica respecto a Sierras del Este, podría indicar una mayor proximidad a dicho nivel crítico en la primera. Existen estudios que evalúan la PSN en rumiantes domésticos en diversas situaciones de carga y disponibilidad de forraje, a escalas espaciales prediales o

menores (Risso *et al.*, 1998a; 2001; Derner *et al.*, 2008); algunos reportan mayores productividades a menores cargas (Pigurina *et al.*, 1998a; 1998b) e incluso postulan las altas cargas como causantes de un uso no sostenible de los recursos forrajeros (Heitschmidt & Taylor, 1991; Berretta, 2001; Taboada *et al.*, 2011; Briske *et al.*, 2015). Las diferencias entre los resultados obtenidos y las observaciones de los autores mencionados podrían deberse a las limitaciones en el modelo utilizado o a la escala espacial del análisis, que no permitió observar la heterogeneidad existente entre unidades de manejo.

La PPNA se relacionó negativamente con la eficiencia trófica en Sierras del Este mientras que en Cuesta Basáltica no se observó una relación significativa. Siendo el denominador de la ecuación que estima la eficiencia trófica (Chapin *et al.*, 2002d), sería esperable que, manteniendo otros controles constantes, los aumentos de la PPNA implicaran disminuciones del cociente. Sin embargo, los aumentos de PPNA a través del espacio se acompañaron de aumentos proporcionales de PSN en Cuesta Basáltica. Consecuentemente, en dicha región existirían mecanismos, ajenos a las variables incluidas en los modelos de regresión, que permiten a los sistemas ganaderos de las secciones con mayor PPNA aprovechar la oferta forrajera adicional, lo que implicaría incrementos en el consumo del forraje o en la cantidad retenida a partir de la energía consumida. Una posible explicación sería la asociación de la variabilidad espacial de la PPNA con características de las comunidades vegetales que favorecieran los incrementos mencionados, a través de una estructura que propicie su cosecha o de su mayor digestibilidad. A este respecto en Cuesta Basáltica, las comunidades de pastizal asociadas a una mayor productividad fueron indicadas por especies de alto valor forrajero y presentaron evidencias de una menor presión de pastoreo (Rosengurtt, 1979; Lezama *et al.*, 2006). Este último aspecto podría implicar una mayor acumulación de biomasa vegetal, lo que favorecería su consumo por los herbívoros (Wade & Carvalho, 2000; Irisarri, 2012) y podría disminuir el costo energético de locomoción al limitar la búsqueda de forraje (Scarlato, 2011; Da Trindade *et al.*, 2012; Soca *et al.*, 2013). Además, dichos costos energéticos se asocian positivamente con la pendiente del relieve y negativamente con la disponibilidad de agua de abrevado (Bailey *et al.*, 1996). Una asociación negativa entre PPNA y pendiente del relieve es sugerida por la distribución espacial de ambas variables en Cuesta Basáltica. Podría existir también una coincidencia entre la distribución espacial de la PPNA y la disponibilidad de agua de abrevado, ya que ésta podría ser limitante durante el verano en las cuencas altas



de los cursos fluviales de Cuesta Basáltica debido al régimen semi-torrencial de éstos (Praderi *et al.*, 2006). Aunque no se encontraron antecedentes que analicen la relación de la eficiencia trófica con sus controles mediante técnicas de regresión múltiple, Irisarri *et al.* (2014) estudiaron la variación espacial del consumo (estimado como una función lineal de la carga) y de la PSN de sistemas ganaderos, en función de un amplio gradiente de PPNA. En la porción de dicho gradiente correspondiente al área de estudio de esta tesis, los autores mencionados observaron aumentos, en función de la PPNA, de mayor pendiente para el consumo que para la PSN. Esto sugiere que, a iguales niveles de consumo o carga, la eficiencia trófica disminuye al aumentar la PPNA, como se observó en Sierras del Este y a escala interregional en esta tesis. La variabilidad interanual de la PPNA se relacionó negativamente con la eficiencia trófica a través del área de estudio y de Cuesta Basáltica, pero no a través de Sierras del Este. Dicho patrón sería esperable considerando que, manteniendo constantes los demás controles analizados, los sistemas ganaderos de una sección policial donde la PPNA varía más entre años tendrían mayores dificultades en acoplar su productividad secundaria a la oferta forrajera, principalmente debido a la imposibilidad de mantener una proporción de consumo constante (Briske & Heitschmidt, 1991). En consecuencia, la ausencia de un patrón análogo en Sierras del Este sugiere mecanismos de adaptación a la variabilidad de la PPNA que no involucran las variables incluidas en el modelo de regresión múltiple; alternativamente, podría sugerir un desacople entre la PPNA y la PSN en dicha región. No se encontraron antecedentes que analizaran la relación entre la variabilidad interanual de la PPNA y la eficiencia trófica en sistemas ganaderos. Sin embargo, en concordancia con lo observado a escala de área de estudio y Cuesta Basáltica, a niveles de PPNA similares a los observados en esta tesis, la eficiencia trófica aumentó mediante incrementos en la eficiencia de consumo (Irisarri *et al.*, 2014) y la variabilidad interanual de la PPNA disminuyó (Oesterheld *et al.*, 1998) a través de un gradiente de PPNA en sistemas ganaderos argentinos.

La incorporación artificial de leguminosas fue la única modificación de los pastizales que se relacionó con incrementos en la eficiencia trófica a través del espacio, aunque sólo en Cuesta Basáltica. Al controlar la magnitud y variabilidad de la PPNA mediante el modelo de regresión múltiple, es posible concluir que la relación entre los distintos recursos forrajeros y la eficiencia trófica se debería a aspectos cualitativos de la oferta forrajera que incrementarían tanto la eficiencia de consumo como la eficiencia en el uso de la energía consumida, así como

a la distribución estacional de su PPNA y el grado en que ella compensa los períodos restrictivos del año. En tal sentido, la inclusión de leguminosas tiene efectos beneficiosos para la calidad forrajera de la comunidad vegetal (Risso & Berretta., 1997), la digestibilidad (Waghorn *et al.*, 1998) y la distribución estacional de la PPNA (Ferreira *et al.*, 2011). La ausencia de una relación significativa en Sierras del Este, a pesar de poseer mayores proporciones de campo mejorado que Cuesta Basáltica, podría deberse a que su mayor vocación criadora implique que el impacto de dicho recurso forrajero en la PSN no sea detectable mediante modelos que no contemplen la variabilidad espacial de la ganancia de peso, mientras que en sistemas más invernadores podría expresarse en la cantidad y edad de la remisión a faena. El escaso uso de los mejoramientos forrajeros por parte de las vacas de cría (Pereira & Soca, 2000; Soares de Lima, 2016) impediría observar sus efectos en el desempeño reproductivo, aunque de existir diferencias interregionales al respecto, también podrían explicar los resultados obtenidos.

La ausencia de asociación significativa entre la eficiencia trófica y la proporción del área de pastoreo ocupada por los demás recursos forrajeros analizados sugeriría que éstos inciden en la productividad de los herbívoros a través de la PPNA y su variabilidad, permitiendo incrementos en la capacidad de carga de los sistemas ganaderos, lo cual se ha reportado en diversos estudios (Carámbula, 1991; Berretta *et al.*, 1998; Risso *et al.*, 1998b; San Julian *et al.*, 1998). Sin embargo, otras posibles explicaciones, considerando la mayor digestibilidad de los recursos forrajeros analizados en comparación al pastizal natural (Carámbula, 1991), serían la escasa variabilidad espacial de la proporción de los recursos forrajeros en el área de estudio (Wooldridge, 2013), la ausencia de variabilidad espacial y temporal de la ganancia de peso en el modelo utilizado para calcular la PSN, o la no incorporación de variables indicadoras de la especialización productiva de los sistemas ganaderos, tales como la relación novillo/vaca o capón/oveja al modelo de regresión múltiple.

La relación ovino/bovino de la carga ganadera se asoció positivamente con la eficiencia trófica a través del tiempo. Esto podría explicarse por las ventajas del pastoreo mixto en cuanto a la eficiencia de consumo, dadas por la complementariedad espacial y estructural de los hábitos de pastoreo de ambas especies (Heitschmidt & Taylor, 1991; Pereira, 2011), a pesar de competir entre sí (Lezama, 2013), y a su vez por la adición de la lana a la PSN (Pigurina, 1998b). La disminución de la relación ovino/bovino registrada en ambas regiones a lo largo del período

de estudio (Bervejillo, 2013) no implicó una tendencia decreciente en la eficiencia trófica. Las tendencias negativas (aunque no significativas) en la PPNA de la mayoría de las secciones policiales estudiadas, así como el incremento en la proporción joven de la carga en ambas regiones, observados a lo largo del período de estudio, podrían haber tenido un rol compensatorio de la disminución de la relación ovino/bovino.

Las secciones policiales de Tacuarembó fueron las únicas en que se sugirió la existencia de efectos fijos durante el período de estudio -no contemplados en el modelo de regresión- que contribuyen al aumento de la eficiencia trófica de sus sistemas ganaderos. Sin embargo, la significación de dichos efectos se redujo al incorporar retardos en las variables relacionadas a la PPNA al modelo de regresión, sugiriendo que se trataría de efectos fijos en un intervalo temporal limitado (Wooldridge, 2013). Una posible explicación sería un mayor subsidio energético a los sistemas ganaderos de dichas secciones mediante el uso de suplementos provenientes del sector agrícola, el cual se incrementó a nivel nacional durante el período de estudio (Achkar *et al.*, 2011; Bervejillo, 2013).

La eficiencia trófica se relacionó significativamente con atributos de ambos niveles tróficos a través del espacio, mientras que lo hizo sólo con variables relativas a los herbívoros en la dimensión temporal. Esto podría deberse a que los atributos de los productores primarios serían determinados principalmente por variables físicas ligadas al espacio (Baeza, 2007; Panario, 2016) cuya variabilidad temporal no sería observable a la escala en que fue analizada (Chapin *et al.*, 2002b), mientras que los atributos de los herbívoros serían afectados por las mismas variables (McNaughton *et al.*, 1991) en interacción con variables socioeconómicas como el valor comercial de los productos agropecuarios, poco específicas de un sitio y caracterizadas por un dinamismo que hace su influencia más evidente a la escala de análisis temporal empleada (DIAE, 2007-2012). El incremento en la significación de la PPNA y su CV intra-anual a medida que se incorporaron los retardos al modelo de regresión en el análisis temporal, es compatible con eventuales limitaciones debidas a la escala temporal de análisis, al igual que la ausencia de tendencias significativas en las series de PPNA, en contraste con la tendencia decreciente reportada en Cuesta Basáltica por Oyhantçabal (2013) y Guido *et al.* (2014) en extensiones temporales parcialmente coincidentes con la utilizada en esta tesis, pero mucho más prolongadas. La utilización de períodos de estudio más extensos y la inclusión

de mayores retardos a los modelos utilizados podría evidenciar controles temporales de la eficiencia trófica de sistemas ganaderos, en los atributos de los productores primarios.

## **CONCLUSIONES**

En ambas regiones estudiadas, la PPNA es superior a la PSN en dos órdenes de magnitud; así, la eficiencia trófica varía en torno al 1% y su dinámica temporal está determinada por la PPNA, presumiblemente a través de la variabilidad en la eficiencia de consumo del forraje por parte de los herbívoros.

Los sistemas ganaderos de Cuesta Basáltica son más eficientes que los de Sierras del Este, debido a una mayor PPNA en ésta y a la ausencia de diferencias interregionales en PSN. A escala interregional, la transferencia trófica de PPNA a PSN amortigua la variabilidad espacial del flujo de energía, pero la amplifica dentro de cada región.

En la dimensión temporal, la transferencia trófica de PPNA a PSN amortigua la variabilidad intra-anual de dicho flujo; su efecto sobre la variabilidad interanual varía entre secciones policiales, predominando un efecto amplificador especialmente en Sierras del Este. En ambas escalas, los sistemas ganaderos desacoplan la variabilidad temporal de la PSN, de la correspondiente a la PPNA.

La eficiencia trófica se asocia positivamente con la carga ganadera y su proporción joven en ambas escalas espaciales. Su relación con los demás controles depende de la escala espacial. Las relaciones negativas de la eficiencia trófica con la PPNA y su variabilidad interanual, observadas a escala interregional, se mantienen sólo en Sierras del Este y Cuesta Basáltica, respectivamente, a escala intra-regional. La incorporación artificial de leguminosas es la única modificación de los pastizales naturales que, independientemente de la magnitud y variabilidad de la PPNA, se relaciona con la eficiencia trófica, en forma positiva y sólo en Cuesta Basáltica. Las diferencias interregionales en la relación espacial de la eficiencia trófica con sus controles podrían explicarse a través de diferencias en la heterogeneidad edáfica intra-regional y en la orientación productiva de los sistemas ganaderos.

La variabilidad temporal de la eficiencia trófica se relaciona con las de la PPNA y la PSN a escala intra-anual, pero sólo con la de la PSN a escala interanual, a través de asociaciones positivas

con la carga ganadera, su variabilidad intra-anual y su proporción joven, y posiblemente con la relación ovino/bovino, que constituyen los controles temporales de la eficiencia trófica.

## **CONSIDERACIONES**

Esta tesis permite comprender mejor el funcionamiento ecosistémico de la ganadería en dos regiones de Uruguay donde los pastizales aún representan una alta proporción de la cobertura vegetal y de la oferta forrajera que sustenta dicha actividad, mediante el conocimiento de tres aspectos primordiales: a) la variabilidad espacio-temporal del flujo neto de energía a través de los primeros dos niveles tróficos de la cadena de herbivoría; b) la magnitud y variabilidad espacio-temporal de la eficiencia con que la energía fluye entre ambos niveles; y c) la relación específica que existe, a través del espacio y del tiempo, entre dicha eficiencia y algunos atributos de los productores y los herbívoros, que la controlan.

Por primera vez desde que Uruguay posee un sistema de información que lo permite, se dispone de un análisis multi-escalar de los aspectos mencionados, conjuntamente para bovinos y ovinos, en base a series temporales y a escalas que abarcan desde la sección policial a la región en el espacio y desde el mes a un septenio en el tiempo.

El conocimiento generado podría constituir un insumo más de apoyo a la formulación de políticas públicas dirigidas a la gestión de sistemas ganaderos, que podrían abarcar desde la publicación de los valores medios y la variabilidad temporal de la PPNA, PSN y eficiencia trófica por sección policial, a modo de valores de referencia para los productores ganaderos, hasta la diversificación espacial inter e intra-regional de sistemas de incentivos, regulaciones, recomendaciones técnicas y asistencia ante eventos adversos. Además, la metodología empleada podría servir al diseño de un sistema de monitoreo, tanto de los efectos de las políticas aplicadas como de la respuesta de los sistemas ganaderos ante crisis climáticas, sanitarias o comerciales.

Este estudio podría también contribuir al diseño de estrategias de conservación de los pastizales naturales de Uruguay en una aproximación de sistemas sociales-ecológicos consistente en promover sinergias entre el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de los pastizales y la resiliencia de los sistemas ganaderos.

La metodología empleada tuvo limitaciones que afectaron las estimaciones realizadas y el análisis de la información. Aquellas que afectaron las estimaciones de la PPNA pueden

resolverse utilizando información científica ya disponible (como valores de EUR variables en el espacio y tiempo) o generando nueva información mediante la ampliación de investigaciones realizadas a nuevas áreas y períodos de estudio (como clasificaciones de coberturas del suelo para varios años). Las limitantes que afectaron las estimaciones de la PSN pueden resolverse accediendo a la información pública que recaban el Sistema Nacional de Información Ganadera y el Instituto Nacional de Carnes. Las estimaciones de la eficiencia trófica se vieron limitadas al no contemplar los subsidios energéticos que representan los suplementos; Uruguay aún no dispone de un sistema de información que pueda proveer datos al respecto. La exclusión de variables socioeconómicas y algunas biofísicas de los modelos de regresión, puede haber limitado el estudio de la relación entre la eficiencia trófica y sus controles. La cantidad de unidades espaciales restringe la cantidad de variables a incluir en los modelos; así, las alternativas para sortear dicha limitante incluyen: ampliar el área de estudio, disminuir el grano espacial del análisis, o modificar los modelos de regresión seleccionando las variables que expliquen mayor proporción de la variabilidad de la eficiencia trófica.

La aplicación del conocimiento generado también es limitada ya que la escala espacial de análisis empleada impide extrapolar conclusiones al ámbito de los establecimientos ganaderos; sin embargo, los sistemas de información disponibles en Uruguay permitirían aplicar fácilmente la metodología utilizada en esta tesis a cualquier unidad espacial imaginable desde la predial a la nacional.

## **PERSPECTIVAS**

Esta tesis sugiere interrogantes que podrían motivar futuras investigaciones.

En primer lugar, surgen interrogantes acerca de la robustez de los resultados obtenidos en caso de resolver las limitantes metodológicas enfrentadas. ¿Cómo se afectarían si las estimaciones de PPNA se basaran en EUR variables en el espacio y el tiempo, si se adicionara la productividad de cultivos forrajeros anuales, o se utilizaran clasificaciones de cobertura del suelo para cada año? ¿Qué efecto tendría la incorporación de la variabilidad espacial y temporal de la ganancia de peso y del peso de faena de los animales?

Existe también la posibilidad de ampliar el estudio realizado a otras regiones y a períodos más prolongados. Un paso adicional, muy dependiente de la voluntad de quienes gestionan los sistemas de información ganadera, sería la ampliación del carácter multi-escalar del análisis

espacial o la utilización otros criterios para el mismo, modificando el grano a estratos de establecimientos en base a extensión territorial, o en función de criterios biofísicos como cuencas hidrológicas, tipos de suelos, etc.

También es posible profundizar el análisis del flujo de energía en sistemas ganaderos, desglosándolo en función de especies de herbívoros, incorporando las variables físicas del paisaje o la proporción del área forrajera ocupada por las distintas unidades de pastizal cartografiadas como controles espaciales de la eficiencia trófica, o descomponiendo la eficiencia trófica en eficiencia de consumo y eficiencia en el uso de la energía consumida. En cuanto a esto último, sería necesario explorar las distintas alternativas de estimación del consumo de los herbívoros, disponibles en la literatura científica.

Otro aspecto de importancia sería la inclusión de variables socioeconómicas al análisis, las cuales podrían explicar parte de la variabilidad y algunos de los patrones observados. El análisis por estratos de establecimientos podría aportar información referente a la distribución social del flujo de energía en sistemas ganaderos, así como la incorporación de los costos y beneficios económicos asociados a la PPNA y la PSN permitiría analizar la eficiencia económica de la transferencia de energía de productores a herbívoros.

Finalmente, el estudio realizado permite esbozar funciones de producción de servicios ecosistémicos y aporta elementos de base para el estudio de otras. Si se incorporan los herbívoros a la especificación de un ecosistema ganadero, las funciones de regresión múltiple obtenidas serían funciones de producción de la provisión de productos pecuarios. Por otra parte, el cálculo de la eficiencia trófica implica conocer parte del ciclo del carbono en sistemas ganaderos, lo cual aporta elementos para la estimación del secuestro de carbono en dichos sistemas. También es posible relacionar los resultados obtenidos a los estudios de estados y transiciones de los pastizales naturales en Uruguay, y de ese modo mejorar nuestro conocimiento de la relación entre la producción ganadera y la conservación del principal ecosistema de Uruguay.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Achkar, M.; Domínguez, A.; Díaz, I. & Pesce, F. (2011) La intensificación del uso agrícola del suelo en el litoral oeste del Uruguay en la última década. *PAMPA*, 1(7<sup>sup</sup>):143-157.
- Alais, C. (1985) *Ciencia de la leche - principios de técnica lechera*. 4<sup>a</sup>. Ed. Editorial Reverté S.A. Barcelona. 873p.
- Allen, C. R. & Holling, C. S. (2010) Novelty, Adaptive Capacity, and Resilience. *Ecology and Society*, 15(3):24.
- Altamirano, A.; Da Silva, H.; Durán, A.; Echeverría, A.; Panario, D. & Puentes, R. (1976) *Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Tomo III, Clasificación de Suelos*. Dirección de Suelos y Fertilizantes. Ministerio de Agricultura y Pesca. Montevideo, Uruguay.
- Altesor, A. (2011) Los servicios ecosistémicos en los pastizales naturales. *En: Altesor, A.; Ayala, W. & J.M. Paruelo (Eds.) Bases Ecológicas y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales*. Serie FPTA N° 26, INIA, Montevideo, Uruguay. 221-34.
- Altesor, A. & Paruelo J.M. (2011) Prólogo. *En: Altesor, A.; Ayala, W. & J.M. Paruelo (Eds.) Bases Ecológicas y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales*. Serie FPTA N° 26, INIA, Montevideo, Uruguay.
- Altesor, A.; Di Landro, E.; May, H. & Ezcurra, E. (1998). Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science*, 9(2):173-180.
- Ambrossi, V. & Pereira, M. B. (2013) *Efecto de características maternas y del cordero sobre peso vivo al nacimiento, señalada, destete y supervivencia neonatal*. Tesis. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Anderies, J. M.; Janssen, M. A. & Ostrom, E. (2004) A framework to analyze the robustness of social-ecological systems from an institutional perspective. *Ecology and Society*, 9(1):18.
- Andregnette, B. & Baethgen, W. (2004) Estimación del Potencial de Producción de Carne Vacuna del Uruguay. *Serie Técnica N° 36*. INAC-FUCREA. Montevideo, Uruguay.
- Baeza, S. (2007) *Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos*. Tesis. PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Baeza, S.; Paruelo, J. M.; Lezama, F. (2011a) Caracterización funcional en pastizales y sus aplicaciones en Uruguay. *En: Altesor, A.; Ayala W. & J.M. Paruelo (Eds.) Bases Ecológicas*



- y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales*. Serie FPTA N° 26, INIA, Montevideo, Uruguay. 163-82.
- Baeza, S.; Baldassini, P.; Bagnato, C.; Pinto, P. & Paruelo, J. M. (2014) Caracterización del uso/cobertura del suelo en Uruguay a partir de series temporales de imágenes MODIS. *Agrociencia Uruguay*, 18(2):95-105.
- Baeza, S.; Gallego, F.; Lezama, F.; Altesor, A. & Paruelo, J. M. (2011b) Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En: Altesor, A.; Ayala, W. & J.M. Paruelo (Eds.) *Bases Ecológicas y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales*. Serie FPTA N° 26, INIA, Montevideo, Uruguay. 33-44.
- Baeza, S.; Lezama, F.; Piñeiro, G.; Altesor, A. & Paruelo, J. M. (2010). Spatial variability of above-ground net primary production in Uruguayan grasslands: a remote sensing approach. *Applied Vegetation Science*, 13(1):72-85.
- Bailey, D. W.; Gross, J. E.; Laca, E. A.; Rittenhouse, L. R.; Coughenour, M. B.; Swift, D. M. & Sims, P. L. (1996). Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49(5):386-400.
- Balvanera, P.; Pfisterer, A. B.; Buchmann, N.; He, J. S.; Nakashizuka, T.; Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10):1146–56.
- Bennett, J. W. (1973). Regional body surface area of sheep. *The Journal of Agricultural Science*, 81(03):429-432.
- Berretta, E. J. (2001) Ecophysiology and management response of the subtropical grasslands of Southern America. En: Gomide, J.A., Mattos, W.R.S., Silva, S.C. (Eds.), *Proceedings of the XIX International Grassland Congress*, Piracicaba. 939–946.
- Berretta, E. J. (2006) *Country Pasture/Forage Resource Profiles: Uruguay*. FAO, Roma. Recuperado de: [http://www.fao.org/waicent/Faoinfo/Agricult/AGP/AGPC/doc/Counprof/PDF%20files/Uruguay\\_English.pdf](http://www.fao.org/waicent/Faoinfo/Agricult/AGP/AGPC/doc/Counprof/PDF%20files/Uruguay_English.pdf)
- Berretta, E.J.; Risso, D.F.; Levratto, J.C. & Zamit, W.S. (1998) Mejoramiento de campo natural de basalto fertilizado con nitrógeno y fósforo. En: Berretta, E. J. (Ed.) *Seminario de actualización en tecnologías para basalto*. Serie Técnica N° 102. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Montevideo, Uruguay. 63-74.

- Berretta, E.J.; Risso, D.F.; Montossi, F. & Pigurina, G. (2000) Campos in Uruguay. *En: Lemaire, G.; Hodgson, J.; Moraes, A.; Carvalho, P.; Nabinger, C. (Eds.) Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 377-394.
- Bervejillo, J. E. (2013) Variabilidad regional de la productividad ganadera. *En: OPYPA-MGAP (Ed.) Anuario 2013*. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/opypapublicaciones/ANUARIOS/Anuario2013/material/pdf/16.pdf>
- Bilenca, D. & Minarro, F. (2004) *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Blstolfi, M.; Direnna, N.; Fernández, S. & Moltini, P. J. (2014) *Curvas de crecimiento en terneros de diferente genotipo desde el nacimiento hasta los dos años de edad*. Tesis de Grado. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Breusch, T. S. & Pagan, A. R. (1979) A simple test for heteroscedasticity and random coefficient variation. *Econometrica: Journal of the Econometric Society*, 47(5):1287-1294.
- Briske, D. D. & Heitschmidt, R. K. (1991). An ecological perspective. *En: Heitschmidt, R.K. & Stuth, J.W. (Eds.) Grazing management: an ecological perspective*. Recuperado de: <http://cnrit.tamu.edu/rlem/textbook/Chapter1.htm> Fecha de consulta: 3 marzo 2015
- Briske, D. D.; Fuhlendorf, S. D. & Smeins, F. E. (2006) A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecology and Management*, 59(3):225-36.
- Briske, D.D.; Zhao, M.; Han, G.; Xiu, C.; Kemp, D.R.; Willms, W.; Havstad, K.; Kang, L.; Wang, Z.; Wu, J.; Han, X. & Bai, Y. (2015). Strategies to alleviate poverty and grassland degradation in Inner Mongolia: Intensification vs production efficiency of livestock systems. *Journal of environmental management*, 152, 177-182.
- Brody, S. (1945) *Bioenergetics and Growth: With Special Reference to the Efficiency Complex in Domestic Animals*. Reinhold Publishing Corporation, Waverly Press, Baltimore, USA.
- Cabell, J. F. & Oelofse, M. (2012) An Indicator Framework for Assessing Agroecosystem Resilience. *Ecology and Society*, 17(1):18.
- Carámbula, M. (1991) Aspectos relevantes para la producción forrajera. *Serie Técnica Nº 19, INIA*. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur, Montevideo, Uruguay. 46p.

- Cardinale, B. J.; Duffy, J. E.; Gonzalez, A.; Hooper, D. U.; Perrings, C.; Venail, P.; Narwani, A.; Mace, G.M.; Tilman, D.; Wardle, D. A.; Kinzig, A.P.; Daily, G.C.; Loreau, M.; Grace, J.B.; Larigauderie, A.; Srivastava, D. S.; Naeem, S. (2012) Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity. *Nature*, 486:59-61.
- Ceroni, M. (2013). *Intensificación agraria en los sistemas ambientales del Uruguay: evaluación multiescalar de la PPNA*. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Céspedes-Payret, C.; Piñeiro, G.; Achkar, M.; Gutiérrez, O. & Panario, D (2009) The irruption of new agro-industrial technology in Uruguay and their environmental impacts on soil, water supply and biodiversity: a review. *International Journal Environment and Health*, 3(2):175-97.
- Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (2002a) Carbon Input to Terrestrial Ecosystems. *En: Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (Eds.) Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York. 97-122.
- Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (2002b) Geology and Soils. *En: Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (Eds.) Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York. 46-70.
- Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (2002c) Terrestrial Production Processes. *En: Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (Eds.) Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York. 123-150.
- Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (2002d) Trophic dynamics. *En: Chapin III, F. S.; Matson, P. A. & Mooney, H. A. (Eds.) Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York. 244-264.
- Chuvieco, E. 2002. *Teledetección ambiental. La observación de la Tierra desde el espacio*. Editorial Ariel, Barcelona, España. 586p.
- Cingolani, A. M.; Noy-Meir, I. & Díaz, S. (2005) Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15(2):757–73.
- Coad, L.; Burgess, N. D.; Loucks, C.; Fish, L.; Scharlemann, J. P.; Duarte, L. & Besançon, C. (2009) *The Ecological Representativeness of the Global Protected Areas Estate in 2009: Progress towards the CBD 2010 Target*. UNEP-WCMC, WWFUS, & ECI, University of Oxford, UK.

- Coughenour, M. B.; Ellis, J. E.; Swift, D. M.; Coppock, D. L.; Galvin, K.; McCabe, J. T. & Hart, T. C. (1985) Energy extraction and use in a nomadic pastoral ecosystem. *Science(Washington)*, 230(4726):619-625.
- Craine, J. M.; Nippert, J. B.; Elmore, A. J.; Skibbe, A. M.; Hutchinson, S. L. & Brunsell, N. A. (2012) Timing of climate variability and grassland productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9):3401-3405.
- Crempien, C. (1983) *Antecedentes técnicos y metodología básica para utilizar en presupuestación en establecimientos ganaderos. Bovinos para carne y ovinos*. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur, Montevideo, Uruguay.
- Da Trindade, J. K.; Pinto, C. E.; Neves, F. P.; Mezzalira, J. C.; Bremm, C.; Genro, T. C. & Carvalho, P. C. (2012) Forage allowance as a target of grazing management: implications on grazing time and forage searching. *Rangeland Ecology & Management*, 65(4):382-393.
- Daily, G.C. (1997) Introduction: what are ecosystem services? En: Daily, G.C. (Ed.), *Nature's Services*. Island Press, Washington DC. 1–10.
- Daily, G.C.; Polasky, S.; Goldstein, J.; Kareiva, P.M.; Mooney, H.A.; Pejchar, L.; Ricketts, T.H.; Salzman, J. & Shallenberger, R. (2009) Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1):21–28.
- Daley, C. A.; Abbott, A.; Doyle, P. S.; Nader, G. A. & Larson, S. (2010) A review of fatty acid profiles and antioxidant content in grass-fed and grain-fed beef. *Nutrition Journal*, 9(1):1-12.
- Del Puerto, O. (1987) *Vegetación del Uruguay*. Universidad de la República. Facultad de Agronomía, Cátedra de Botánica, Montevideo, Uruguay.
- Derner, J. D.; Hart, R. H.; Smith, M. A. & Waggoner, J. W. (2008) Long-term cattle gain responses to stocking rate and grazing systems in northern mixed-grass prairie. *Livestock Science*, 117(1):60-69.
- DIAE (2007) *Informe estadístico año agrícola Julio/2006-Junio/2007*. Dirección de Información y Análisis Económico – Instituto Nacional de Carnes. Recuperado de: <http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/5456/1/anuario-agricola-low.pdf>

- DIAE (2008) *Informe estadístico año agrícola Julio/2007-Junio/2008*. Dirección de Información y Análisis Económico – Instituto Nacional de Carnes. Recuperado de: [http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/2702/1/anuario\\_agricola\\_2008\\_base.pdf](http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/2702/1/anuario_agricola_2008_base.pdf)
- DIAE (2009) *Informe estadístico año agrícola Julio/2008-Junio/2009*. Dirección de Información y Análisis Económico – Instituto Nacional de Carnes. Recuperado de: <http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/4458/1/ejercicio-agricola-2009-final.pdf>
- DIAE (2010) *Informe estadístico año agrícola Julio/2009-Junio/2010*. Dirección de Información y Análisis Económico – Instituto Nacional de Carnes. Recuperado de: <http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/5615/1/publication.pdf>
- DIAE (2011) *Informe estadístico año agrícola Julio/2010-Junio/2011*. Dirección de Información y Análisis Económico – Instituto Nacional de Carnes. Recuperado de: [http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/6239/1/ejercicio\\_agricola\\_2011\\_completo.pdf](http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/6239/1/ejercicio_agricola_2011_completo.pdf)
- DIAE (2012) *Informe estadístico año agrícola Julio/2011-Junio/2012*. Dirección de Información y Análisis Económico – Instituto Nacional de Carnes. Recuperado de: [http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/7713/1/agricola\\_con\\_tapa\\_frente\\_y\\_dorso.pdf](http://www.inac.gub.uy/innovaportal/file/7713/1/agricola_con_tapa_frente_y_dorso.pdf)
- DICOSE (1992) *DI.CO.SE: Instrucciones sobre sus documentos*. Dirección de Contralor de Semovientes, Frutos del País, Marcas y Señales-MGAP, Montevideo, Uruguay. 102 p.
- DIEA (2006) *Anuario Estadístico Agropecuario 2006*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2006,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2007) *Anuario Estadístico Agropecuario 2007*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2007,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2008) *Anuario Estadístico Agropecuario 2008*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2008,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2009) *Anuario Estadístico Agropecuario 2009*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2009,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.

- DIEA (2010) *Anuario Estadístico Agropecuario 2010*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2010,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2011) *Anuario Estadístico Agropecuario 2011*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2011,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2012) *Anuario Estadístico Agropecuario 2012*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2012,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2013) *Anuario Estadístico Agropecuario 2013*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-anuario-2013,O,es,0>, Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- DIEA (2015) *Regiones agropecuarias del Uruguay*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/dieaanterior/regiones/Regiones2015.pdf>
- DIEA-MGAP (2000) *Censo General Agropecuario 2000*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Ganadería. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/Diea anterior/CENSOVOL2/indice.htm> Fecha de consulta: 23 julio 2015.
- DIEA-MGAP (2014) *Censo general agropecuario 2011. Resultados definitivos*. Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Ganadería. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-censo-2011-resultados-definitivos,O,es,0>, Fecha de consulta: 23 julio 2015.
- Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias (MGAP); Facultad de Agronomía; Facultad de Veterinaria; FUCREA; Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria; Instituto Plan Agropecuario & Secretariado Uruguayo de la Lana (2012) *Revisión y análisis de las bases históricas y científicas del uso de la equivalencia ovino:bovino. Hacia una nueva equivalencia para ser utilizada en Uruguay*. INIA, Montevideo, Uruguay. 27 p.
- Donnelly, S. M. & Kramer, A. (1999) Testing for multiple species in fossil samples: an evaluation and comparison of tests for equal relative variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(4):507-529.

- Echeverría, J.; Rovira, P. & Montossi, F. (2014) Manejo de la alimentación invernal de la cría bovina sobre campo natural. *Revista INIA*, 37:14-18.
- Elmqvist, T.; Folke, C.; Nyström, M.; Peterson, G.; Bengtsson, J.; Walker, B. & Norberg, J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9):488–94.
- Farebrother, R. W. (1980) Algorithm AS 153: Pan's procedure for the tail probabilities of the Durbin-Watson statistic. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 29(2):224-227.
- Farley, K. A.; Piñeiro, G.; Palmer, S. M.; Jobbágy, E. G. & Jackson, R. B. (2008) Stream acidification and base cation losses with grassland afforestation. *Water Resources Research*, 44:W00A03.
- FDA (2011) *Raw Milk Misconceptions and the Danger of Raw Milk Consumption*. U.S. Food and Drug Administration. Recuperado de: <http://www.fda.gov/Food/FoodbornIllnessContaminants/BuyStoreServeSafeFood/ucm247991.htm> Fecha de consulta: 12 febrero 2015.
- Ferguson, K. A. (1962) The relation between the responses of wool growth and body weight to changes in feed intake. *Australian Journal of Biological Sciences*, 15(4):720-731.
- Ferreira, E. T.; Nabinger, C.; Elejalde, D. A. G.; Freitas, A. K. D.; Carassai, I. J. & Schmitt, F. (2011). Fertilization and oversowing on natural grassland: effects on pasture characteristics and yearling steers performance. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 40(9):2039-2047.
- Ferrés, A. (2014) *Situación actual y perspectivas del corral de engorde en Uruguay*. Jornada de actualización en suplementación de vacunos, Treinta y Tres. Recuperado de: <http://www.inia.uy/Documentos/INIA%20TT/Seminario%20intensificacion%20ganadera/8%20-%20Situaci%C3%B3n%20actual%20y%20perspectivas%20del%20corral%20de%20engorde%20en%20Uruguay.pdf>
- Fisher, B.; Turner, R. K. & Morling, P. (2009) Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, 68(3):643–53.
- Fligner, M. A. & Killeen, T. J. (1976) Distribution-free two-sample tests for scale. *Journal of the American Statistical Association*, 71(353):210-213.

- Gallego, F. (2013) *Servicios ecosistémicos del pastizal: el seguimiento de un área protegida como sistema de referencia* Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Gautreau, P. (2014) *Forestación, territorio y ambiente. 25 años de silvicultura transnacional en Uruguay, Brasil y Argentina*. Ediciones Trilce, Montevideo, Uruguay. 296p.
- Gibson, D.J. (2009) Physiology. En: Gibson, D.J. (Ed.) *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford University Press Inc, New York. 58-80.
- Gilbert, R.O. (1987) *Statistical Methods for Environmental Pollution Monitoring*. Van Nostrand Reinhold, New York. 320 p.
- Golley, F. B. (1961) Energy values of ecological materials. *Ecology*, 42(3):581-584.
- Gordon, L. J., Peterson, G. D. & Bennett, E. M. (2008) Agricultural modifications of hydrological flows create ecological surprises. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(4):211–19.
- Gross, J. E.; McAllister, R. R.; Abel, N.; Smith, D. S. & Maru, Y. (2006). Australian rangelands as complex adaptive systems: a conceptual model and preliminary results. *Environmental Modelling & Software*, 21(9):1264-1272.
- Guido, A.; Varela, R. D.; Baldassini, P. & Paruelo, J. M. (2014) Spatial and temporal variability in aboveground net primary production of Uruguayan grasslands. *Rangeland Ecology & Management*, 67(1):30-38.
- Haines-Young, R. & Potschin, M. (2010) The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. En: Raffaelli, D., Frid, C. (Eds.) *Ecosystem Ecology: A New Synthesis*. BES Ecological Reviews Series. Cambridge University Press, Cambridge.110-39.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; & P. D. Ryan (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1):9pp.
- Heidenreich, B. (2009) *The Total Economic Value of Temperate Grasslands: A Research Review*. IUCN World Commission on Protected Areas, Vancouver, Canada.
- Heitschmidt, R. K. & Taylor Jr., C. A. (1991) Livestock production. En: Heitschmidt, RK, Stuth, JW (Eds.) *Grazing management: an ecological perspective*. Recuperado de: <http://cnrit.tamu.edu/rlem/textbook/Chapter7.html> Fecha de consulta: 3 marzo 2015.
- Henwood, W.D. (2010) Toward a strategy for the conservation and protection of the world's temperate grasslands. *Great Plains Research*, 20:121–34.



- Hobbs, N.T.; Galvin, K.A.; Stokes, C.J.; Lockett, J.M.; Ash, A.J.; Boone, R.B.; Reid, R.S. & Thornton, P.K. (2008) Fragmentation of rangelands: implications for humans, animals, and landscapes. *Global Environmental Change*, 18(4):776-785.
- Hoekstra, J. M.; Boucher, T. M.; Ricketts, T. H. & Roberts, C. (2005) Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecological Letters*, 8(1):23-29.
- Holling C.S. (2001) Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems*, 4(5):390–405.
- Huete, A.; Didan, K.; Miura, T.; Rodriguez, E. P.; Gao, X. & Ferreira, L. G. (2002) Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote sensing of environment*, 83(1):195-213.
- Huston, J. E. & Pinchak, W. E. (1991) Range animal nutrition. En: Heitschmidt, RK, Stuth, JW (Eds.) *Grazing management: an ecological perspective*. Recuperado de: <http://cnrit.tamu.edu/rlem/textbook/Chapter2.htm#index22> Fecha de consulta: 3 marzo 2015.
- INAC (1996) Resolución #99/96. *Sistema Oficial de Clasificación y Tipificación de Ovinos*. Diario Oficial. Instituto Nacional de Carnes, Montevideo, Uruguay, 23 de julio de 1996. Recuperado de: <http://www.impo.com.uy/bases/avisos/52893-1996/1> Fecha de consulta: 11 octubre 2014.
- INAC (1997) Resolución #65/97. *Sistema Oficial de Clasificación y Tipificación de Carnes Vacunas*. Diario Oficial. Instituto Nacional de Carnes, Montevideo, Uruguay, 24 de abril de 1997. Recuperado de: <http://www.impo.com.uy/bases/avisos/71446-1997/1> Fecha de consulta: 11 octubre 2014.
- INAC (2010) Resolución #10/111. *Sistema Oficial de Clasificación y Tipificación Ovina*. Diario Oficial. Instituto Nacional de Carnes, Montevideo, Uruguay, 24 de setiembre de 2010. Recuperado de: <http://www.impo.com.uy/bases/otras-normas-originales/111-2010/1> Fecha de consulta: 11 octubre 2014.
- IPA (sf) *Calculadora de carga*. Instituto Plan Agropecuario. Recuperado de: <http://www.planagropecuario.org.uy/Herramientas/CalculadoraDeCarga/> Fecha de consulta: 9 abril 2015
- Irisarri, J. G. N. (2012) *Variación espacial y temporal de la producción primaria neta aérea y secundaria neta*. Tesis. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina.

- Irisarri, J. G. N.; Oesterheld, M.; Golluscio, R. A. & Paruelo, J. M. (2014) Effects of Animal Husbandry on Secondary Production and Trophic Efficiency at a Regional Scale. *Ecosystems*, 17(4):738-749.
- Jobbágy, E.G.; Vasallo, M.; Farley, K.A.; Piñeiro, G.; Garbulsky, M.F.; Noretto, M.D.; Jackson, R.B. & Paruelo, J.M. (2006) Forestación en pastizales: hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia*, 10(2):109-24.
- LART (2013) *Desarrollo de un Sistema de Monitoreo y Pronóstico de la Producción de Pasturas y Cultivos para la Previsión y Manejo de Riesgos Climáticos*. FCI 01\_0\_00 INIA ROU Responsable: A Gimenez. Informe final del componente “Sistema integrado de teledetección y modelación para la estimación periódica de producción actual y futura (mediano plazo) de pasturas predominantes en distintas regiones del país”. Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Lezama, F. (2013) *Interacciones planta-herbívoro en sistemas pastoriles: ¿cómo afecta el ganado la estructura y el funcionamiento de la vegetación? ¿cómo es afectada la selectividad del ganado por cambios en la estructura del pastizal?* Tesis de doctorado, PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Lezama, F.; Altesor, A.; León, R. J. & Paruelo, J. M. (2006) Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología austral*, 16(2):167-182.
- Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M. & Paruelo, J. M. (2011) Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: Altesor, A.; Ayala W. & J.M. Paruelo (Eds.) *Bases Ecológicas y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales*. Serie FPTA Nº 26, INIA, Montevideo, Uruguay.15-32.
- López Mársico, L. (2007) *Relación riqueza-productividad en pastizales naturales pastoreados*. Tesis. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay.
- Marshall, A. (2009) 13.3 million farmers cultivate GM crops. *Nature biotechnology*, 27(3):221-221.
- McNaughton, S. J.; Oesterheld, M.; Frank, D. A. & Williams, K. J. (1991) Primary and secondary production in terrestrial ecosystems. En: Cole, J.; Lovett, G.; Findlay, S. (Eds.) *Comparative analyses of ecosystems*. Springer-Verlag, New York. 120-139.

- Medina, W.; Ríos, I. & Rubial, L. (2010) *Evolución de indicadores y pérdidas reproductivas en los rodeos de cría de las Estaciones Experimentales EEMAC y EEER de la Facultad de Agronomía*. Tesis de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Melo, O. (1995) *Producción de bovinos para carne sobre base forrajera de pastizales naturales*. Segunda Jornada Regional de Manejo de Pastizales Naturales, San Cristóbal, Santa Fe, Argentina. Recuperado de: [http://www.produccion-animal.com.ar/produccion\\_y\\_manejo\\_pasturas/pasturas%20naturales/40-produccion\\_sobre\\_pastizal\\_natural.pdf](http://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pasturas%20naturales/40-produccion_sobre_pastizal_natural.pdf)
- MGAP/DGRNR/CONEAT (1979) *Grupos de Suelos e Índices de Productividad*. MGAP, Montevideo, Uruguay.
- Michelson, A. (2008) *Temperate Grasslands of South America*. Prepared for the World Temperate Grasslands Conservation Initiative Workshop. Hohhot, China. Recuperado de: [http://cmsdata.iucn.org/downloads/pastizales\\_templados\\_de\\_sudamerica.pdf](http://cmsdata.iucn.org/downloads/pastizales_templados_de_sudamerica.pdf)
- Mieres, J. M. (1997) Tipo de suplemento y su efecto sobre el forraje. En: Vaz Martins, D. (Ed.) *Suplementación estratégica para el engorde de ganado. Serie Técnica Nº 83*. INIA, Montevideo, Uruguay. 125–136.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington.
- MIInt (2004) Decreto Nº 69/004. *Modificación de los límites territoriales de las seccionales policiales*. Tacuarembó. Registro Nacional de Leyes y Decretos. Ministerio del Interior, Montevideo, Uruguay, 3 de marzo de 2004. Pág. 427.
- Monteith, J. L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9(3):747–766.
- Montossi, F.; De Barbieri, I.; Nolla, M.; Luzardo, S.; Mederos, A. & San Julián, R. (2005a) El manejo de la condición corporal en la oveja de cría: una herramienta disponible para la mejora de la eficiencia reproductiva en sistemas ganaderos. *Seminario de actualización técnica. Reproducción ovina: recientes avances realizados por el INIA*. Serie Actividades de Difusión 401, INIA. Treinta y Tres; Tacuarembó. 49-60.
- Montossi, F.; Ganzábal, A.; De Barbieri, I.; Nolla, M. & Luzardo, S. (2005b) La mejora de la eficiencia reproductiva de la majada nacional: un desafío posible, necesario e

- impostergable. *Seminario de actualización técnica: Reproducción ovina, recientes avances realizados por el INIA Serie Actividades de Difusión 401*, INIA, Treinta y Tres; Tacuarembó. 1-15.
- Mott G.O. (1960) Grazing pressure and the measurement of pasture production. *En: Skidmore C. L., Boyle P.J and Raymond L.W. (Eds) Proceedings 8th International Grassland Congress, Reading, UK*. Alden Press, Oxford, UK. 606–611.
- Nabinger, C. & Carvalho, P. D. F. (2009) Ecofisiología de Sistemas Pastoriles: Aplicaciones para su Sustentabilidad. *Agrociencia*, 8(3):18-27.
- Nelder, J.A. (1961) The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics*, 17(1):89-110.
- Oosterheld, M.; DiBella, C. M. & Kerdiles, H. (1998) Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological applications*, 8(1):207-212.
- Oosterheld, M; Sala, O. E.; McNaughton, S. J. (1992) Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234–236.
- Oosterheld, M.; Loreti, J.; Semmartin, M. & Paruelo, J. M. (1999) Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. *En: L. Walker. (Ed.) Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 287–306.
- Olivera, D. (2006) La Laguna Merín y su cuenca. *En: Praderi, R. C.; Vivo, J. E.; Vázquez Praderi, F. (Eds.) Ríos, lagos y montes indígenas del Uruguay*. 7ª Ed. Ediciones de la Plaza, Montevideo, Uruguay. 125-150.
- Oyhantçabal, W. (2013) *Impactos de los déficits hídricos en la cadena trófica de ecozonas de ganadería extensiva del Uruguay* Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Paladines, O. L.; Reid, J. T.; Bensadoun, A. & Van Niekerk, B. D. H. (1964) Heat of combustion values of the protein and fat in the body and wool of sheep. *Journal of Nutrition*, 82:145-149.
- Panario, D. (2016) *Sistema de clasificación de paisajes para Uruguay, herramienta para la planificación y conservación*. Tesis doctoral. Universidad Internacional de Andalucía. Huelva, España.

- Panario, D.; Gutiérrez, O.; Achkar, M.; Bartesaghi, L.; Ceroni, M. (2011) *Clasificación y mapeo de ambientes de Uruguay. Informe Técnico*. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 149p
- Paruelo, J. M. (2011) Valoración de servicios ecosistémicos y planificación del uso del territorio ¿Es necesario hablar de dinero? *En: Laterra, P.; Jobágy, E. G. & Paruelo, J. M. (Eds.) Expansión e intensificación agrícola en Argentina: Valoración de bienes y servicios ecosistémicos para el ordenamiento territorial*. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina. 121–39.
- Paruelo, J. M. (2012) Ecosystem services and tree plantations in Uruguay: A reply to Vihervaara *et al.* (2012). *Forest Policy and Economics*, 22:85-88.
- Paruelo, J. M.; Jobágy, E. G.; Oesterheld, M.; Golluscio, R. A. & Aguiar, M. R. (2007) The grasslands and steppes of Patagonia and the Río de la Plata plains. *En: Veblen, T. & Young, K. [EDS.]. The physical geography of South America*. Oxford University Press, Oxford, UK. 232–249.
- Paruelo, J. M.; Lauenroth, W. K.; Burke, I. C. & Sala, O. E. (1999) Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2(1):64-68.
- Peart, B. (2008) *Life in a Working Landscape: Towards a Conservation Strategy for the World's Temperate Grasslands*. IUCN World Commission on Protected Areas, Vancouver, Canada.
- Pereira, G. (2003) *La ganadería en Uruguay, contribución a su conocimiento* Dirección de Estadísticas Agropecuarias, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/portal/agxppdwn.aspx?7,5,296,O,S,0,355%3BS%3B9%3B120>,
- Pereira, G. & Soca, P. (2000) Aspectos relevantes de la cría vacuna en Uruguay. *En: Anales en Foro "Organización de la Cría Vacuna" 12-15 de octubre 1999*. Instituto Plan Agropecuario. San Gregorio de Polanco. Tacuarembó. Uruguay. <http://www.fagro.edu.uy/ccss/publicaciones>
- Pereira, M. (2011) *Manejo y conservación de las pasturas naturales del Basalto*. Instituto Plan Agropecuario, Montevideo, Uruguay.
- Perrings, C.; Naeem, S.; Ahrestani, F. S.; Bunker, D. E.; Burkill, P.; Canziani, G.; Elmqvist, T.; Fuhrman, J. A.; Jaksic, F. M.; Kawabata, Z. I.; Kinzig, A.; Mace, G. M.; Mooney, H.; Prieur-Richard, A.-H.; Tschirhart, J. & Weisser, W. (2011) Ecosystem services, targets, and

- indicators for the conservation and sustainable use of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(9):512–20.
- Pesok, J. C. (2012) La lana. Estructura, composición y propiedades. *En: Introducción a la tecnología textil*. Recuperado de: <https://sites.google.com/site/introtecnotextil/> Fecha de consulta: 20 setiembre 2015
- Peyrou, A. J. & Ilundain, A. M. (2006) Comportamiento del sector carne vacuna en 2006 y perspectivas para 2007. *En: OPYPA-MGAP (Ed.) Anuario 2006*. Recuperado de: <http://www.mgap.gub.uy/opypapublicaciones/ANUARIOS/Anuario06/docs/04%20-%20carne%20Ovacuna.pdf>
- Pigurina, G.; Soares de Lima, J. M.; Berretta, E. J.; Montossi, F.; Pittaluga, O.; Ferreira, G. & Silva, J.A. (1998a) Características del engorde a campo natural. *En: Berretta, E. J. (Ed.) Seminario de actualización en tecnologías para basalto. Serie Técnica Nº 102*. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Montevideo, Uruguay. 137-145.
- Pigurina, G.; Soares de Lima, J.M. & Berretta, E.J. (1998b) Tecnologías para la cría vacuna en el Basalto. *En: Berretta, E. J. (Ed.) Seminario de actualización en tecnologías para basalto. Serie Técnica Nº 102*. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Montevideo, Uruguay. 125–136.
- Praderi, R. C.; Vivo, J. E. & Vázquez Praderi, F. (2006) El Uruguay y los ríos del litoral norte. *En: Praderi, R. C.; Vivo, J. E. & Vázquez Praderi, F. (Eds.) Ríos, lagos y montes indígenas del Uruguay*. 7ª Ed. Ediciones de la Plaza, Montevideo, Uruguay. 23-36.
- Quiroz García, J.; Maresca, S.; Plorutti, G. & Huinca, D. (2008) Causas de mortalidad y morbilidad en vacas de rodeos de cría de la Cuenca del Salado, provincia de Buenos Aires. *Revista Argentina de Producción Animal*, 28(1):303-334.
- Redman, C. L.; Grove, J. M. & Kuby, L. H. (2004) Integrating social science into the Long-Term Ecological Research (LTER) network: social dimensions of ecological change and ecological dimensions of social change. *Ecosystems*, 7(2):161–71.
- Reed, K. E. (1997) Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of human Evolution*, 32(2)289-322.

- Risso, D. & Berretta, E.J. (1997) Animal productivity and dynamics of native pastures improved with oversown legumes in Uruguay. *Proceedings 18th International Grassland Congress*. Winnipeg and Saskatoon, Canada. 22–30.
- Risso, D. F.; Berretta, E. J. & Carracelas, G. (2001) Productivity and composition of two improved native pastures under different grazing managements in Uruguay. *En: Proceedings 19<sup>th</sup> International Grassland Congress*. San Pedro, San Pablo, Brazil. Recuperado de: <http://www.internationalgrasslands.org/files/igc/publications/2001/id2247.pdf>
- Risso, D. F.; Bemhaja, M.; Zमित, W. & Carracelas, G. (1998a) Intensificación del engorde en la región basáltica, II: Efecto de la dotación en el engorde de novillos y la productividad de un campo mejorado. *En: Berretta, E.J. (Ed.) Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto. Serie Técnica 102*. INIA, Montevideo, Uruguay. 175-182.
- Risso, D.; Berretta, E.J.; Levratto, J.C.; Zमित, W.S. (1998b) Efecto de la fertilización de N y P y la carga animal sobre la productividad de una pastura natural. *En: Berretta, E.J. (Ed.) Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto. Serie Técnica 102*. INIA, Montevideo, Uruguay. 175-182.
- Rodríguez, C. & Cayssials, V. (2011) Cambios estructurales en los pastizales asociados a la ganadería. *En: Altesor, A.; Ayala W. & Paruelo, J. M. (Eds.) Bases Ecológicas y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales. Serie FPTA N° 26*. INIA, Montevideo Uruguay.69-78
- Rodríguez, C.; Costa, B. & Lezama, F. (2004) La diversidad biológica de la pradera natural uruguaya. *Revista Simbiosis, Asociación de Profesores de Biología de Secundaria, Uruguay*, 5:6-10.
- Rodríguez, J.P.; Beard, T.D.; Bennett, E.M.; Cumming, G.S.; Cork, S.; Agard, J.; Dobson, A.P. & Peterson, G.D. (2006) Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society*, 11(1):28.
- Rodríguez Sabarrós, M.; Rodríguez Palma, R. & Zanotta, G. (2014) *Razas de Ganado Ovino en Uruguay*. Recuperado de: <http://www.slideserve.com/ondrea/razas-de-ganado-ovino-en-uruguay> Fecha de consulta: 4 octubre 2015
- Rogers, G.E. & Schlink, A.C. (2010). Wool growth and production. *En: Cottle, D.J. (Ed.) International Sheep and Wool Handbook*. Nottingham University Press, Nottingham, UK. 373-394.

- Rosengurtt, B. (1979) *Tablas de comportamiento de las especies de plantas de campos naturales en el Uruguay*. Dirección General de Extensión Universitaria, División Publicaciones y Ediciones. Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Rounsevell, M. D. A.; Dawson, T. P. & Harrison, P. A. (2010) A conceptual framework to assess the effects of environmental change on ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 19(10):2823–2842.
- Sala, O.E. (2001) Productivity of temperate grasslands. En: Roy, J., Saugier, B., Mooney, H.A. (Eds.) *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, San Diego, CA, USA. 285–300.
- San Julián, R.; Montossi, F.; Risso, D. F.; Berretta, E. J.; Pigurina, G.; Ríos, M.; Frugoni, J. C.; Zmit, W. & Levratto, J. (1998) Alternativas tecnológicas para la intensificación de la producción de carne ovina en sistemas ganaderos del Basalto: I. Producción de corderos livianos En: Berretta, E. J. (Ed.) *Seminario de actualización en tecnologías para basalto. Serie Técnica Nº 102*. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Montevideo, Uruguay. 229-242.
- San Julián, R.; Montossi, F.; Zmit, W.; Levratto, J. C. & de Barbieri, I. (2002) Alternativas tecnológicas para mejorar la recría ovina en sistemas ganaderos. En: Seminario de Actualización Técnica Sobre la Cría y Recría Ovina y Vacuna. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Tacuarembó, Uruguay. 2-17.
- Sanguinetti, G. M. (2013). *La trazabilidad individual bovina en Uruguay como política de innovación tecnológica, período 2004-2012*. Tesis de Maestría. Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales, Sede Académica Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Santana, A. (2014) *Ciclo productivo del sector cárnico*. Recuperado de: <http://www.fvet.edu.uy/sites/default/files//bovinos/Ciclo%20productivo%20del%20sector%20carnico%202014.pdf>
- Saravia, A.; César, D.; Montes, E.; Taranto, B. & Pereira, M. (2011) Manejo del rodeo de cría sobre campo natural. *Revista Plan Agropecuario*. 76 p.
- Scaglia, G. (2004) Suplementación invernal de vacas de cría. *Boletín de Divulgación Nº 84*. INIA, Montevideo, Uruguay. 31 p.



- Scarlato, S. (2011). *Conducta de vacas de cría en pastoreo de campo nativo: efecto de la oferta de forraje sobre la expresión del patrón temporal y espacial de pastoreo*. Tesis. Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Scherr, S.J. & Sthapit, S. (2009) Farming and land use to cool the planet. *En: Starke, L. (Ed.) State of the World 2009: Into a Warming World*. Worldwatch Institute, Washington, DC. 30–49.
- Soares de Lima, J. M. (2016) *La ganadería vacuna en Uruguay*. Recuperado de: <http://www.fvet.edu.uy/sites/default/files//bovinos/La%20ganader%C3%ADa%20vacuna%20en%20Uruguay.pdf>
- Soca, P.; Carriquiry, M.; Do Carmo, M.; Scarlato, S.; Astessiano, A. L.; Genro, C.; Claramunt, M. & Espasandín, A. (2013) Oferta de forraje del campo natural y resultado productivo de los sistemas de cría vacuna del Uruguay: I Producción, uso y conversión del forraje aportado por campo natural. *En: Quintans, G.; Scarsi, A. (Eds.) SEMINARIO DE ACTUALIZACIÓN TÉCNICA: Cría Vacuna. Serie Técnica Nº 208*. INIA, Montevideo, Uruguay. 97-118.
- Soca, P.; Do Carmo, M.; Urchipia, A. & Claramunt, M. (2011) Variabilidad espacial y temporal de la productividad primaria neta aérea como determinante de la producción ganadera: experiencias locales. *En: Altesor, A.; Ayala W. & Paruelo, J.M. (Eds.) Bases Ecológicas y Tecnológicas Para el Manejo de Pastizales. Serie FPTA Nº 26*. INIA, Montevideo, Uruguay. 147-62.
- Sokal, R.R. & Michener, C.D. (1958) A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Scientific Bulletin*, 38:1409–1438
- Soriano, A. (1991) Río de la Plata Grasslands. *En: R. T. Coupland (Ed.) Natural grasslands: Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 367–407.
- Soussana, J. F.; Loiseau, P.; Vuichard, N.; Ceschia, E.; Balesdent, J.; Chevallier, T. & Arrouays, D. (2004) Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management*, 20(2):219–30.
- Spjøtvoll, E. & Stoline, M. R. (1973) Extension of t-method of multiple comparison to include cases with unequal sample sizes. *Journal of the American Statistical Association*, 68(344):975–978

- SUL (2010) *Razas que se crían en el país*. Secretariado Uruguayo de la Lana. Recuperado de: [http://www.sul.org.uy/lana\\_produccion\\_ovina.asp](http://www.sul.org.uy/lana_produccion_ovina.asp) Fecha de consulta: 18 agosto 2014.
- SUL (2011) *Manual práctico de producción ovina*. Dirección General de Desarrollo Rural-MGAP, Montevideo, Uruguay. 245 p.
- Suttie, J. M., Reynolds, S. G., & Batello, C. (2005) Introduction *En*: Suttie, J. M.; Reynolds, S. G. & Batello, C. (Eds.) *Grasslands of the World*. Plant Production and Protection Series Nº 34. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 1-18.
- Taboada, M.A.; Rubio, G. & Chaneton, E.J. (2011) Grazing impacts on soil physical, chemical, and ecological properties in forage production systems. *En*: Hatfield, J. L. & Sauer, T.J. (Eds.) *Soil Management: Building a Stable Base for Agriculture*. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America, Madison, USA. 301–320
- Tilman, D.; Wedin, D. & Knops, J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718–720.
- Torroba, J.P. (1985) *Normas para medir la producción de carne*. Estudios y Métodos Nº2. 4ª Edic. AACREA. Buenos Aires, Argentina. 17 p. 8 planillas.
- Trenkle, A., & Willham, R. L. (1977) Beef production efficiency. *Science*, 198(4321):1009-1015.
- Tyrrell, H. F. & Reid, J. T. (1965) Prediction of the Energy Value of Cow's Milk. *Journal of Dairy Science*, 48(9):1215-1223.
- Uruga, R. A. (2004) *Diagnóstico y proyecto de una empresa ganadera del Departamento de Rivera: Establecimiento "San Juan"*. Tesis. Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Vallentine, J. F. (2001) Kind and Mix of Grazing Animals. *En*: Vallentine, J. F. (Ed.) *Grazing Management* 2<sup>nd</sup> Ed. Academic Press, San Diego, CA, USA. 303-344.
- Vitousek, P. M.; Mooney, H. A.; Lubchenco, J. & Melillo, J. M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325):494-99.
- Wade, M. H., & Carvalho, P. D. F. (2000) Defoliation patterns and herbage intake on pastures. *En*: Lemaire, G.; Hodgson, J.; Moraes, A.; Carvalho, P. D. F. & Nabinger, C. (Eds.) *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 233-248.

- Waghorn, G. C.; Douglas, G. B.; Niezen, J. H.; McNabb, W. C. & Foote, A. G. (1998) Forages with condensed tannins—their management and nutritive value for ruminants. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 60:89–98.
- Walker, B.; Holling, C. S.; Carpenter, S. R. & Kinzig, A. (2004) Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 9(2):5.
- White, R. P.; Murray, S. & Rohweder, M. (2000) *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Wooldridge, J. M. (2013) *Introductory econometrics: A modern approach*. 5<sup>th</sup> Edition. Cengage Learning. Mason, USA. 912 p.
- Zar, J. H. (2010) *Biostatistical analysis*. 5th Edition. Pearson Education, Upper Saddle River, New Jersey. 944 p.

## ANEXO I

### Definiciones de coberturas del suelo y categorías de herbívoros

A continuación, se presentan las definiciones de coberturas del suelo utilizadas para el cálculo de la superficie de pastoreo de cada sección policial en cada año, así como las definiciones de las categorías de herbívoros utilizadas para el cálculo de la PSN y sus equivalencias en unidades ganaderas (U.G.), utilizadas para el cálculo de la carga.

#### **Coberturas del suelo (DICOSE, 1992)**

*Praderas Artificiales:* Praderas sembradas con especies forrajeras perennes, previo laboreo de la tierra en forma convencional, o las realizadas en forma consociada, y los cultivos tales como tréboles, *Lotus*, etc., destinados a semilleros en un estado de productividad acorde a lo esperado. Esto quiere decir que si la pradera, por razones de mal manejo, problemas de siembra, inoculación, etc., tiene un rendimiento inferior a lo esperado, en función de éste se debería clasificar como campo mejorado con leguminosas o como fertilizado, según el criterio del productor. Asimismo, praderas de buen rendimiento por manejo adecuado o refertilizaciones, que aun teniendo más de 5 años continúen en buen nivel de producción, deberían seguir considerándose como pradera artificial.

*Campo Mejorado:* Introducción de leguminosas en el tapiz mediante siembra en cobertura, a zapata, rastras, etc., que no impliquen un laboreo convencional del suelo (arados, rastreados, etc.) y que mantengan un nivel productivo acorde al esperado. Si por causas diversas se ha producido una desaparición importante de las leguminosas introducidas, esta superficie deberá declararse como campo natural fertilizado si se han realizado refertilizaciones en los últimos tres años.

*Campo Fertilizado:* Campos a los cuales se le han agregado fertilizantes fosfatados. No se deben incluir campos que se hayan fertilizado al momento de realizar un cultivo (por ejemplo, rastrojos de arroz fertilizado). Si el campo no ha sido fertilizado en los últimos tres años, se deberá declarar como Campo Natural.

*Cultivos Forrajeros Anuales:* praderas sembradas con especies forrajeras anuales como avena, *ray grass*, etc., previo laboreo de la tierra y cuyo objetivo fundamental sea el uso para pastoreo de bovinos y ovinos y no la cosecha de granos.

*Huertas, Frutales y Viñedos:* áreas destinadas a estos cultivos concretos.

*Tierras de Labranza:* Todas aquellas tierras que a la fecha de la Declaración Jurada Anual se encuentren en laboreo o sembradas con cultivos de invierno, o bajo laboreo para ser sembradas con cultivos de verano, cuyo objetivo fundamental sea la cosecha de granos

*Montes Artificiales:* Montes artificiales instalados o que se estén instalando en el momento de la Declaración Jurada Anual, con especies tales como eucaliptos, pinos, álamos, etc., y cuyo fin principal sea la sombra y el abrigo para los animales o la explotación maderera.

*Campo Natural y Rastrojos:* Comprende los campos naturales propiamente dichos, o sea sin ningún tipo de mejoramiento, los montes naturales de las riberas de los cursos fluviales, las áreas no pastoreables como canteras, bañados, etc., los campos que no hayan sido fertilizados en los últimos tres años y los rastrojos que no estén bajo laboreo a la fecha de la Declaración Jurada Anual.

#### *Correspondencia con los “recursos forrajeros perennes”*

No existe correspondencia entre la categoría “recursos forrajeros perennes” de la clasificación de cobertura del suelo de Baeza *et al.* (2014) y las categorías de DICOSE (1992). Las categorías “praderas artificiales”, “campo mejorado” y “campo fertilizado” de DICOSE (1992) corresponden íntegramente a “cultivos forrajeros perennes”; sin embargo, “campo natural y rastrojos” incluye, además de los pastizales naturales, los bosques nativos y los rastrojos, que corresponderían respectivamente a las categorías “forestación y monte” y “cultivo de verano” o “doble cultivo” de Baeza *et al.* (2014).

#### **Categorías de bovinos y ovinos**

En la Tabla 1 se presentan las características que definen las categorías bovinas y ovinas, adaptadas de DICOSE (1992). Dicha fuente no define el cambio de categoría, entre cordero y aquellas que le suceden, en función de eventos de la vida del animal, estableciendo que dicho cambio debe realizarse antes del 30 de junio para los ovinos nacidos luego del 1 de enero del mismo año. Por ello, a los efectos de esta tesis y en base a la denominación dada a dicha categoría en la Guía de Propiedad y Tránsito de DICOSE, “cordero mamón”, se definió que el destete es el suceso que da fin a la etapa de cordero/a, y se asumió una edad de 3 meses para dicho evento (SUL, 2011). Por otra parte, con el fin de simplificar el modelo utilizado para estimar las existencias mensuales de cada categoría, se asumió que todas las vaquillonas de 1

a 2 años pasan a ser vaquillonas de más de 2 años luego de los 24 meses de vida, y que todas las vacas son reclutadas de esta última categoría, cuando en realidad algunas vaquillonas son servidas antes de los 24 meses, pasando entonces a ser vacas.

Las equivalencias en unidades ganaderas, correspondientes a cada categoría y utilizadas para la estimación de la carga ganadera, se basaron en Saravia *et al.* (2011), Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012), y en IPA (sf). Se buscó conformar un conjunto de valores que discriminara el requerimiento energético de las categorías en función de su edad y, en el caso de las hembras, de su condición reproductiva.

**Tabla 1.** Caracteres que definen las categorías bovinas y ovinas utilizadas en la Declaración Jurada Anual de DICOSE y sus equivalencias en unidades ganaderas (U.G.). Evento reclutamiento: suceso que determina el inicio del período en que el animal pertenece a la categoría en cuestión. Categoría supervivencia: categoría que puede suceder a la categoría en cuestión durante el transcurso de un ejercicio agrícola. Adaptado de DICOSE (1992) excepto donde se indica. Equivalencias en U.G. tomadas de Saravia *et al.* (2011) para las categorías bovinas y de Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012) para las ovinas, excepto donde se indica.

Categoría	Especie	Condición sexual	Edad (meses)	Evento reclutamiento	Categoría supervivencia	U.G.
Toro	B	M	> 12	Edad	—	1,2
Vaca Entorada	B	HS1	> 24	Servicio	—	1 <sup>a</sup> / 1,1 <sup>+</sup> / 1,3 <sup>**</sup>
Vaca de Invernada	B	HS0	> 24	Descarte	—	1
Novillo > 3 años	B	MC	> 36	Edad	—	1
Novillo 2 a 3 años	B	MC	24 a 36	Edad	Novillo > 3 años	0,8 <sup>a</sup>
Novillo 1 a 2 años	B	MC	12 a 24	Edad	Novillo 2 a 3 años	0,7
Vaquillona > 2 años	B	H	> 24	Edad	Vaca Entorada	0,8 <sup>a</sup>
Vaquillona 1 a 2 años	B	H	12 a 24	Edad	Vaquillona > 2 años	0,7
Terneros/as	B	M/H	< 12	Nacimiento	Toro / Novillo/Vaquillona 1 a 2 años	0,4
Carneros	O	M	> 3	Destete	—	0,17
Oveja encarnerada	O	HS1	> 12	Servicio	—	0,15 <sup>+</sup> / 0,16 <sup>**</sup>
Oveja de descarte	O	HS0	> 12	Descarte	—	0,12
Capón	O	MC	> 12	Edad	—	0,14
Borrega 2 a 4 dientes	O	H	12 a 24	Edad	Oveja encarnerada	0,12 <sup>b</sup>
Borrega dientes de leche	O	H	3 a 12	Destete	Borrega 2 a 4 dientes	0,1
Borrego dientes de leche	O	MC	3 a 12	Destete	Capón	0,1
Cordero/a	O	M/H	< 3	Nacimiento	Carnero / Borrego/a dientes de leche	0,08

**B:** bovino; **O:** ovino; **M:** macho; **MC:** macho castrado; **H:** hembra nunca servida; **HS1:** hembra servida al menos una vez en su vida que se encuentra en esa condición al inicio del ejercicio agrícola; **HS0:** hembra servida al menos una vez en su vida que no se encuentra en esa condición al inicio del ejercicio agrícola. **Descarte:** retiro del plantel reproductor; <sup>a</sup>: basado en IPA (sf); <sup>b</sup>: ponderado a partir de borrega dientes de leche en función de IPA (sf); <sup>+</sup>: vaca amamantando ternero menor de 3 meses; <sup>\*\*</sup>: vaca amamantando ternero de 3 a 6 meses; <sup>+</sup>: oveja que no amamanta cordero; <sup>\*\*</sup>: oveja servida por primera vez con 2 a 4 dientes u oveja amamantando cordero. La equivalencia de la oveja amamantando cordero fue ponderada a partir de oveja que no amamanta en función de IPA (sf).

## ANEXO II

### Cálculo de las existencias mensuales de bovinos y ovinos

La cantidad de individuos por especie y categoría presentes en cada sección policial al inicio/cierre de cada mes, fue calculada interpolando la serie anual correspondiente a las existencias declaradas al cierre de cada año agrícola, según la Ecuación I.

$$Ex_f = Ex_i + Imp - Exp + Rcl - Sup - Mt - Cons \quad \text{Ec. I}$$

Donde la cantidad de individuos de una categoría determinada, existente en una sección policial al final de un lapso de tiempo dado ( $Ex_f$ ), es la resultante de una serie de flujos demográficos de entrada y de salida que modifican la cantidad existente al inicio del mismo ( $Ex_i$ ). Los flujos de entrada son la cantidad de individuos de la categoría en cuestión que son trasladados hacia la sección policial considerada ( $Imp$ ) y la cantidad de individuos que son reclutados desde la categoría anterior mientras están en dicha sección policial ( $Rcl$ ). Los flujos de salida son las cantidades de individuos que son extraídos mediante transporte ( $Exp$ ) y consumo en el establecimiento ( $Cons$ ), que mueren en la sección policial ( $Mt$ ) y que sobreviven y pasan a la categoría siguiente estando en la sección en cuestión ( $Sup$ ). El Anexo I detalla cómo se suceden las categorías de bovinos y ovinos a que refieren las bases de datos utilizadas.

#### Obtención de datos de movimientos de hacienda

La cantidad de individuos trasladados mensualmente desde y hacia las secciones policiales estudiadas fue obtenida a partir la información correspondiente a las Guías de Propiedad y Tránsito, proporcionada por DICOSE. Dicha información incluye las secciones policiales donde se inicia y donde finaliza el traslado (identificadas mediante el primer y segundo par de dígitos del número de registro de DICOSE, referidos al Departamento y sección policial, respectivamente); la composición del mismo en cuanto a la cantidad de individuos correspondiente a las especies (bovinos u ovinos) y categorías involucradas; el total de animales por especie; y la fecha en que se realizó el traslado. De ese modo, para una sección policial y mes determinados, la cantidad de individuos por especie y categoría que son extraídos resultó de sumar los individuos respectivos involucrados en todos los movimientos que tuvieron origen en la sección policial en cuestión y destino distinto a ella, llevados a cabo

durante ese mes. Para la cantidad que fue importada, se consideraron del mismo modo los movimientos con origen ajeno a la sección policial en cuestión y destino en la misma.

Los movimientos que involucran intermediarios (como remates) o industrializadores (como establecimientos de faena) se distinguen por una cifra específica de su rubro en el segundo par de dígitos del número de registro de DICOSE. Ambos tipos de establecimiento fueron considerados ajenos a las secciones policiales, aunque pudiesen encontrarse físicamente en ellas. Dentro de los movimientos extractivos, se discriminó la cantidad de individuos por especie y categoría destinados a establecimientos de faena en cada mes.

Dado que la información de movimientos de hacienda se origina a partir de formularios manuscritos de posterior lectura óptica automatizada, existe la posibilidad de errores en la transmisión de la información al soporte informático (Sanguinetti, 2013). Debido a esto y gracias a la posibilidad que brinda disponer de datos desagrupados, se revisó la base de datos en busca de datos extremos de cantidad de individuos trasladados por categoría y se evaluó su verosimilitud, procediéndose como se detalla en el Anexo V.

### **Obtención de datos anuales de existencias, mortalidad y consumo**

A escala anual, las cantidades al inicio y fin de cada lapso temporal, así como la magnitud anual de los flujos de mortalidad y consumo fueron obtenidas a partir de datos de la Declaración Jurada Anual de DICOSE, agrupados por sección policial, correspondientes al inicio/cierre (30 de junio) de los ejercicios agrícolas comprendidos en el período de estudio. Dicha información incluye las existencias de bovinos y ovinos discriminadas por categoría, y las cantidades de individuos por especie que fueron consumidos y que murieron en el establecimiento durante el ejercicio que finaliza al momento de la declaración (ambas sin discriminar por categoría). Cada productor debe declarar además la cantidad de terneros y corderos nacidos en el establecimiento, pero ésta información no fue incluida en la base de datos proporcionada por DICOSE para el período de estudio.

### **Estimación de flujos demográficos mensuales por categoría**

La cantidad de individuos nacidos anualmente para cada especie, equivalente al reclutamiento de la categoría más joven y de la especie en su totalidad, fue calculada según la Ecuación II, despejando  $R_{cl}$  en la Ecuación I y sustituyendo cada término por los datos de la Declaración



Jurada Anual y por los totales anuales de movimientos de hacienda correspondientes a cada especie. Al considerar toda la especie, el término correspondiente a la supervivencia hacia la categoría siguiente es nulo.

$$\text{Individuos nacidos anualmente} = \text{Exp} - \text{Imp} + \text{Ex}_f - \text{Ex}_i + \text{Mt} + \text{Cons} \quad \text{Ec. II}$$

Se asignaron las categorías correspondientes al consumo en el establecimiento asumiendo que para los bovinos se restringe a novillos de 2 a 3 años y vaquillonas de más de 2 años sin entorar, representando cada una la mitad del consumo anual (Andregnette & Baethgen, 2004). A su vez, se asumió que el consumo de ovinos se restringe a capones y ovejas de descarte, en cantidades proporcionales a las existencias anuales medias de cada una, calculadas en base al promedio de las cantidades declaradas al inicio y al fin del año agrícola.

La mortalidad anual de cada especie se distribuyó entre sus distintas categorías estimando la proporción de la mortalidad que cada una representa, calculada como el cociente entre la cantidad de muertes esperadas para la categoría en cuestión y el total de muertes esperadas para su especie en el año. La cantidad de muertes esperadas para cada categoría surgió de multiplicar sus existencias al inicio del año agrícola por tasas de mortalidad tomadas de la bibliografía, y la suma de dichas cantidades fue el total anual de muertes esperadas para cada especie. La mortalidad en ambas especies se asumió restringida a las categorías reproductoras y los neonatos, y las tasas correspondientes fueron 0,5% en toros, 0,9 % en vacas de cría, 9,5% en terneros, 3% en carneros, 5% en ovejas de cría y 24% en corderos (Scaglia, 2004; Montossi *et al.*, 2005a; 2005b; Saravia *et al.*, 2011; Ambrossi & Pereira, 2013).

La magnitud anual de los flujos de reclutamiento y supervivencia de cada categoría fue estimada aplicando la Ecuación II a escala anual, a partir de los datos de la Declaración Jurada Anual para cada categoría y de los resultados de la distribución entre categorías realizada para el consumo y la mortalidad. Se comenzó por las categorías terminales -aquellas para las que no existe una categoría que las suceda- a las que sólo corresponde calcular el reclutamiento. Dado que el reclutamiento de las categorías terminales equivale al flujo de supervivencia de sus antecesoras, el proceso mencionado se repitió sucesivamente hasta calcular el reclutamiento de las categorías que suceden a las más jóvenes.

Una vez estimados los flujos anuales incluidos en la Ecuación II para cada categoría, se estimó la magnitud de los mismos correspondiente a cada mes, mediante el cálculo de la distribución temporal a lo largo del año de los eventos que determinan los flujos mencionados. Dichos

eventos son los servicios (el entore en bovinos y la encarnerada en ovinos), ya que la proporción de vientres fecundados a cada mes determina la proporción de individuos nacidos pasado un lapso de tiempo fijo, correspondiente a la duración de la gestación en cada especie. De ese modo, se determinaron simultáneamente la proporción de cambios de categoría que ocurren al momento del servicio, de la fecha de nacimiento, y del destete (ver Anexo I). Se asumió además que la mortalidad en los machos reproductores ocurre sólo asociada a los servicios, así como la mortalidad en hembras reproductoras y crías ocurre sólo asociada al parto (Quiroz García *et al.*, 2008; Medina *et al.*, 2010; Saravia *et al.*, 2011; Ambrossi & Pereira, 2013), por lo que también se determinó la distribución temporal de la mortalidad.

La distribución temporal de los servicios en bovinos y ovinos se estimó en base a la información de la Encuesta Ganadera (Pereira, 2003), del modo detallado a continuación.

La distribución temporal del entore se estimó como la proporción de vacas entoradas cada mes, calculada en función de la proporción de establecimientos por estrato (determinada por su ubicación geográfica al N o S del Río Negro y por la cantidad de vacas de cría por establecimiento) que adopta determinado mes de inicio y duración en meses para el entore, y de la cantidad total de vacas por estrato (Pereira, 2003).

La proporción de ovejas encarneradas cada mes se estimó a partir de la proporción (discriminada para las razas Corriedale, Merino, e Ideal) de establecimientos que inician la encarnerada en determinado mes (Pereira, 2003), asumiendo una duración de 2 meses y una composición racial constante de 75% Corriedale, 16% Merino y 9% Ideal para toda el área y período de estudio, de acuerdo a la proporción de estas razas (65%, 14% y 8%, respectivamente) en la majada nacional en el año 2010 (SUL, 2010).

Para los cálculos aplicados a ambas especies se supuso que el inicio de los períodos de servicios ocurre a mitad de mes y que la distribución temporal de las concepciones a lo largo de los mismos es uniforme.

La proporción de individuos que nace cada mes (coincidente con la proporción de individuos que cambian de categoría al cumplir años de nacidos) se estimó a partir de la correspondiente a los servicios, considerando una gestación de 283 días en bovinos y de 150 días en ovinos; del mismo modo se realizó para el destete en ovinos (determinante del primer cambio de categoría de la especie en esta tesis), suponiendo una edad de destete estándar de 3 meses.

Para los flujos de consumo en el establecimiento, se asumió una distribución temporal uniforme, por lo que el consumo a cada mes equivalió a la 12ª parte del consumo anual.

La distribución temporal estimada de los flujos mencionados se asumió constante en el tiempo, así como a través del área de estudio o de cada región, para ovinos y bovinos respectivamente.

### **Estimación de las existencias mensuales por categoría**

Una vez estimada, para cada mes del año, la proporción de individuos de cada categoría que nace, cambia de categoría, es consumida en el establecimiento y muere, se aplicó la Ecuación I para calcular las existencias de cada categoría al cierre de cada mes del período de estudio, tomando como punto de partida sus existencias al inicio de cada ejercicio, según la Declaración Jurada Anual. Las vacas y ovejas, que son discriminadas por su actividad reproductiva (entoradas o encarneradas y “de invernada” o “de descarte”, respectivamente) en la Declaración Jurada Anual pero no así en la Guía de Propiedad y Tránsito, fueron consideradas conjuntos únicos en los cálculos de sus existencias al cierre de cada mes.

En la eventualidad que la Ecuación I arrojara resultados negativos para alguna categoría en algún mes, se atribuyó el error a la estimación del cambio de categoría, para corregirse llevando el valor negativo a cero mediante la translocación de individuos de las categorías anteriores y/o posteriores, operación que se revertiría en los meses siguientes para compensar dicha translocación. De ese modo, se corrigieron 87 de las 3.360 interpolaciones realizadas a las series anuales de las categorías bovinas y ovinas (32 secciones policiales, 7 años y 15 categorías), involucrando sólo a borregos dientes de leche, en los meses de setiembre a diciembre, y a corderos entre febrero y junio. Las correcciones realizadas a las existencias de borregos afectaron 25 de las 224 interpolaciones correspondientes a esa categoría (6 en 5 secciones policiales de Cuesta Basáltica y 19 en 10 secciones de Sierras del Este). Las existencias de corderos fueron corregidas en 62 de 224 interpolaciones realizadas (29 en 8 secciones de Cuesta Basáltica y 33 en 12 secciones de Sierras del Este). En total, las correcciones afectaron a 78 de los 224 ejercicios agrícolas modelados, lo que significó entre 1 y 6 ejercicios afectados por sección policial. En 7 secciones policiales de Cuesta Basáltica (9ª de Artigas; 11ª, 13ª, 14ª y 15ª de Salto; 9ª y 10ª de Paysandú) no fue necesario realizar correcciones. La inexistencia de una definición basada en eventos de la vida del animal, a los

efectos de pautar el cambio administrativo de categoría de cordero a borrego/a dientes de leche, podría explicar la necesidad de correcciones exclusivamente en estas categorías, ya que DICOSE dispone que dicho cambio debe realizarse “antes del 30 de junio” para los corderos nacidos antes del 1 de enero de mismo año (DICOSE, 1992). De ese modo, podría existir variabilidad entre productores respecto al momento en que cambian de categoría a los corderos, que implicaran sesgos temporales administrativos en los eventos demográficos de algunas secciones policiales respecto del modelo empleado. Otra posible explicación radica en la eventual existencia de sesgos en la distribución temporal de los nacimientos definida en el modelo utilizado, debida al hecho de asumir una composición racial invariable entre secciones, cuando en Cuesta Basáltica existe una proporción mayor que la media de ovinos de la raza Merino, la cual posee una estación reproductiva más prolongada que las demás (Pereira, 2003; Rodríguez Sabarrós *et al.*, 2014). No obstante, se esperaría una mayor frecuencia de correcciones en Cuesta Basáltica que en Sierras del Este y, posiblemente también, correcciones en las existencias de otras categorías ovinas.

## ANEXO III

### Cálculo del peso vivo individual de bovinos y ovinos

El peso vivo individual de bovinos y ovinos fue asignado o calculado en función de la categoría y edad de los mismos. En la Tabla 1 se presentan los pesos asignados y las funciones utilizadas.

**Tabla 1.** Asignación y cálculo de peso vivo individual de bovinos y ovinos, para las categorías definidas por DICOSE (1992). Pesos estándar de bovinos, excepto novillos > 3 años, según Andregnette & Baethgen (2004); pesos estándar de novillos > 3 años basados en Berretta (2006); pesos estándar de ovinos según Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012). Modelos no lineales según Bistolfi *et al.* (2014); ponderaciones en modelos no lineales basadas en Andregnette & Baethgen (2004).

Categoría	Especie	Edad (días)	Peso estándar (kg)		Peso <i>f</i> (t)
			<i>inicial</i>	<i>final</i>	
Toro	B	> 365	450		—
Vaca Entorada	B	> 730	350		—
Vaca de Invernada	B	> 730	350		—
Novillo > 3 años	B	> 1095	355	500	$355 + 0,4 * (t - 1095)$
Novillo 2 a 3 años	B	730 a 1095	300		$496,37 * (1 - 0,89 * e^{-0,001 * t}) * 300 / 290$
Novillo 1 a 2 años	B	365 a 730	200		$496,37 * (1 - 0,89 * e^{-0,001 * t}) * 200 / 187,5$
Vaquillona > 2 años	B	> 730	280		$496,37 * (1 - 0,89 * e^{-0,001 * t}) * 280 / 290$
Vaquillona 1 a 2 años	B	365 a 730	175		$496,37 * (1 - 0,89 * e^{-0,001 * t}) * 175 / 187,5$
Terneros/as	B	< 365	—		$332,87 * (1 + e^{(-0,0042 * t)})^{-3,59}$
Carneros	O	> 3	60		—
Oveja encarnorada	O	> 365	45		—
Oveja de descarte	O	> 365	45		—
Capón	O	> 365	50		—
Borrega 2 a 4 dientes	O	365 a 730	32,5	45	$32,5 + 0,034 * (t - 365)$
Borrego/a dientes de leche	O	90 a 365	22,5	32,5	$22,5 + 0,036 * (t - 90)$
Cordero/a	O	< 90	3,75	22,5	$3,75 + 0,208 * t$

B: bovino; O: ovino; t: edad (días).

Para las categorías terminales (Anexo I), se asignaron pesos estándar según Andregnette & Baethgen (2004) para los bovinos y según Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012) para los ovinos (Tabla 1). Los novillos de más de 3 años constituyeron una excepción, al asumir que se encuentran en proceso de engorde y por tanto presentan incrementos ponderales que fueron modelados mediante una función lineal (Tabla 1) basada en el peso a la edad de 3 años y al final del proceso de terminación, que se

asumió ocurre a los 4 años de vida (Berretta, 2006). El crecimiento de las demás categorías bovinas se calculó en función de la edad media estimada para cada categoría en cada mes del año, utilizando los modelos no lineales Logístico (Nelder, 1961) para los terneros y de Brody (1945) para novillos y vaquillonas (Tabla 1), cuyos parámetros estimaron Bistolfi *et al.* (2014). Para contemplar el efecto del dimorfismo sexual, los resultados del modelo de Brody (1945) se ponderaron en función del peso estándar de cada sexo y el promedio de ambos, correspondientes a una misma franja etaria (Andregnette & Baethgen, 2004). El crecimiento de las categorías ovinas no terminales se estimó en función lineal a su edad (Tabla 1), en base a los pesos estándar correspondientes a las edades de inicio y fin de cada una, según Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias *et al.* (2012).

La edad media de cada categoría a cada mes del año se estimó en función de la proporción mensual de nacimientos, que se asumió constante año a año. Por ejemplo, si una categoría transcurre desde los 12 a los 24 meses de vida, conociendo la proporción de individuos que nace en cada mes del año es posible calcular cuántos individuos presentes en una sección policial en un mes determinado corresponden a cada edad intermedia medida en meses.

Se asumió que la probabilidad de ser trasladado, consumido en el establecimiento o morir es igual para todas las edades posibles dentro de una categoría y mes dados; de ese modo, la ocurrencia de estos eventos no modificó la edad promedio de la categoría en las secciones policiales. En el caso de terneros y corderos, se asumió que son trasladados luego de ser destetados, a partir de los seis y tres meses de vida, respectivamente. El peso asignado a los individuos al cierre de cada mes correspondió a la edad promedio estimada en esos puntos temporales, mientras que los pesos asignados a los individuos trasladados o consumidos correspondió a la edad estimada a mitad del mes.

Para los animales trasladados con destino a faena, se asignó el promedio nacional de peso de faena en pie de la categoría correspondiente en el mes en cuestión (<http://www.inac.gub.uy/innovaportal/v/5539/10/innova.front/series-de-faena>). La publicación de los pesos de faena emplea menos categorías que las bases de datos de DICOSE, clasificando los bovinos en toros, vacas, novillos y terneros, y los ovinos en carneros, ovejas, capones, borregos y corderos; así, los pesos publicados para las vacas fueron asignados a las vacas y vaquillonas, los correspondientes a novillos asignados a sus tres categorías, y los correspondientes a corderos, a los corderos y borregos dientes de leche (INAC, 1996; 1997; 2010).

## ANEXO IV

### Tablas de contrastes *a posteriori* de ANOVA para medidas repetidas

**Tabla 1.** Valores *p* del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias anuales de productividad primaria neta aérea (MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>; valores entre paréntesis), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SdE), entre julio de 2005 y junio de 2012. Contrastes significativos (*p*<0,05) se indican en rojo; sobre fondo amarillo para contrastes interregionales de cada año.

Región	Año	CB 05-06 (57991)	CB 06-07 (67982)	CB 07-08 (58291)	CB 08-09 (54690)	CB 09-10 (69800)	CB 10-11 (54044)	CB 11-12 (62540)	SdE 05-06 (73188)	SdE 06-07 (72845)	SdE 07-08 (71185)	SdE 08-09 (65192)	SdE 09-10 (78857)	SdE 10-11 (61225)	SdE 11-12 (66208)
CB	2005-2006														
CB	2006-2007	0,00002													
CB	2007-2008	1,00000	0,00002												
CB	2008-2009	0,00031	0,00002	0,00006											
CB	2009-2010	0,00002	0,36998	0,00002	0,00002										
CB	2010-2011	0,00003	0,00002	0,00002	0,99977	0,00002									
CB	2011-2012	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002								
SdE	2005-2006	0,00002	0,00004	0,00002	0,00002	0,04722	0,00002	0,00002							
SdE	2006-2007	0,00002	0,00013	0,00002	0,00002	0,12734	0,00002	0,00002	1,00000						
SdE	2007-2008	0,00002	0,08245	0,00002	0,00002	0,98446	0,00002	0,00002	0,53365	0,81036					
SdE	2008-2009	0,00002	0,23628	0,00002	0,00002	0,00040	0,00002	0,31462	0,00002	0,00002	0,00002				
SdE	2009-2010	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002			
SdE	2010-2011	0,07519	0,00002	0,16880	0,00002	0,00002	0,00002	0,99028	0,00002	0,00002	0,00002	0,00036	0,00002		
SdE	2011-2012	0,00002	0,89171	0,00002	0,00002	0,02413	0,00002	0,01844	0,00002	0,00002	0,00002	0,99633	0,00002	0,00002	

**Tabla 2.** Valores *p* del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias anuales de productividad secundaria neta (MJ\*ha<sup>-1</sup>\*año<sup>-1</sup>; valores entre paréntesis), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SdE), entre julio de 2005 y junio de 2012. Contrastes significativos (*p*<0,05) se indican en rojo.

Región	Año	CB 05-06 (852,92)	CB 06-07 (732,24)	CB 07-08 (711,02)	CB 08-09 (773,82)	CB 09-10 (730,58)	CB 10-11 (692,17)	CB 11-12 (809,33)	SdE 05-06 (824,84)	SdE 06-07 (800,04)	SdE 07-08 (790,76)	SdE 08-09 (751,69)	SdE 09-10 (704,92)	SdE 10-11 (664,13)	SdE 11-12 (706,07)
CB	2005-2006														
CB	2006-2007	0,01169													
CB	2007-2008	0,00076	0,99999												
CB	2008-2009	0,42507	0,99076	0,78956											
CB	2009-2010	0,00963	1,00000	1,00000	0,98681										
CB	2010-2011	0,00006	0,99347	1,00000	0,36979	0,99564									
CB	2011-2012	0,98581	0,47070	0,11254	0,99801	0,43305	0,01747								
SdE	2005-2006	1,00000	0,81672	0,52378	0,99869	0,79757	0,27210	1,00000							
SdE	2006-2007	0,99811	0,98036	0,85474	1,00000	0,97597	0,61209	1,00000	1,00000						
SdE	2007-2008	0,99087	0,99481	0,93001	1,00000	0,99326	0,74320	1,00000	0,99983	1,00000					
SdE	2008-2009	0,70747	1,00000	0,99989	1,00000	1,00000	0,99392	0,99551	0,83046	0,99357	0,99925				
SdE	2009-2010	0,13508	1,00000	1,00000	0,97756	1,00000	1,00000	0,66268	0,10440	0,43458	0,61333	0,99534			
SdE	2010-2011	0,01157	0,97962	0,99947	0,58523	0,98348	1,00000	0,15506	0,00258	0,02925	0,06312	0,58005	0,99882		
SdE	2011-2012	0,14301	1,00000	1,00000	0,98051	1,00000	1,00000	0,67904	0,11322	0,45606	0,63526	0,99634	1,00000	0,99843	

**Tabla 3.** Valores *p* del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias anuales de eficiencia trófica (PSN\*PPNA<sup>-1</sup>; valores entre paréntesis), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SdE), entre julio de 2005 y junio de 2012. Contrastes significativos (*p*<0,05) se indican en rojo; sobre fondo amarillo para contrastes interregionales de cada año.

Región	Año	CB 05-06 (,01467)	CB 06-07 (,01079)	CB 07-08 (,01220)	CB 08-09 (,01414)	CB 09-10 (,01046)	CB 10-11 (,01281)	CB 11-12 (,01293)	SdE 05-06 (,01127)	SdE 06-07 (,01099)	SdE 07-08 (,01113)	SdE 08-09 (,01154)	SdE 09-10 (,00893)	SdE 10-11 (,01087)	SdE 11-12 (,01067)
CB	2005-2006														
CB	2006-2007	0,00002													
CB	2007-2008	0,00006	0,19848												
CB	2008-2009	0,99850	0,00002	0,00628											
CB	2009-2010	0,00002	0,99999	0,02782	0,00002										
CB	2010-2011	0,01205	0,00324	0,99355	0,28579	0,00016									
CB	2011-2012	0,02833	0,00116	0,96917	0,44589	0,00006	1,00000								
SdE	2005-2006	0,00019	0,99999	0,99120	0,00486	0,99751	0,66199	0,53871							
SdE	2006-2007	0,00004	1,00000	0,92012	0,00091	0,99998	0,37273	0,26906	1,00000						
SdE	2007-2008	0,00008	1,00000	0,96871	0,00211	0,99968	0,51198	0,39180	1,00000	1,00000					
SdE	2008-2009	0,00103	0,99896	0,99974	0,01998	0,96586	0,88545	0,80111	1,00000	0,99971	0,99999				
SdE	2009-2010	0,00002	0,33627	0,00043	0,00002	0,67475	0,00003	0,00002	0,00635	0,03531	0,01580	0,00096			
SdE	2010-2011	0,00003	1,00000	0,84801	0,00043	1,00000	0,26630	0,18293	0,99999	1,00000	1,00000	0,99760	0,06731		
SdE	2011-2012	0,00002	1,00000	0,67672	0,00013	1,00000	0,13919	0,08867	0,99926	1,00000	0,99996	0,97400	0,16650	1,00000	

**Tabla 4.** Valores *p* del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias de productividad primaria neta aérea (MJ\*ha<sup>-1</sup>\*mes<sup>-1</sup>) por mes de un año típico (valores entre paréntesis), *a posteriori* del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SdE), entre julio de 2005 y junio de 2012. Contrastes significativos (*p* < 0,05) indicados en rojo, sobre fondo amarillo para contrastes interregionales de cada mes.

Región	Mes	CB Jul	CB Ago	CB Set	CB Oct	CB Nov	CB Dic	CB Ene	CB Feb	CB Mar	CB Abr	CB May	CB Jun	SdE Jul	SdE Ago	SdE Set	SdE Oct	SdE Nov	SdE Dic	SdE Ene	SdE Feb	SdE Mar	SdE Abr	SdE May	SdE Jun
		(2878,4)	(3599,7)	(4782,4)	(6900,8)	(7474,9)	(6941,0)	(6563,7)	(6039,8)	(5978,4)	(4175,3)	(3120,6)	(2307,4)	(2789,1)	(3542,8)	(4795,6)	(7517,4)	(8968,6)	(8687,7)	(8097,9)	(6630,7)	(7177,2)	(5464,1)	(3634,5)	(2508,8)
CB	Jul	0,00002																							
CB	Ago	0,00002	0,00002																						
CB	Set	0,00002	0,00002	0,00002																					
CB	Oct	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002																				
CB	Nov	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002																			
CB	Dic	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	1,00000	0,00002																		
CB	Ene	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00280	0,00002	0,00002																	
CB	Feb	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002																
CB	Mar	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002				1,00000											
CB	Abr	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002			0,00002	0,00002										
CB	May	0,20760	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002		0,00002	0,00002										
CB	Jun	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Jul	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Ago	0,00002	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Set	0,00002	0,00002	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Oct	0,00002	0,00002	0,00002	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Nov	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Dic	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Ene	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Feb	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,57131	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Mar	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,52132	0,00002	0,36203	0,81438	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Abr	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	May	0,00002	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SdE	Jun	0,05624	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002



**Tabla 5.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias de productividad secundaria neta ( $M_i^*n_a^{-1}mes^{-1}$ ) por mes de un año típico (valores entre paréntesis),  $\alpha$  posteriori del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SdE), entre julio de 2005 y junio de 2012. Contrastes significativos ( $p < 0,05$ ) indicados en rojo.

Región	Mes	CB Jul	CB Ago	CB Set	CB Oct	CB Nov	CB Dic	CB Ene	CB Feb	CB Mar	CB Abr	CB May	CB Jun	SdE Jul	SdE Ago	SdE Set	SdE Oct	SdE Nov	SdE Dic	SdE Ene	SdE Feb	SdE Mar	SdE Abr	SdE May	SdE Jun	
CB	Jul	0,00018																								
CB	Ago	0,00002	0,31022																							
CB	Set	0,01167	1,00000	0,01892																						
CB	Oct	0,00002	0,00422	0,99983	0,00006																					
CB	Nov	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00438																				
CB	Dic	0,00002	0,00002	0,07766	0,00002	0,87679	0,91803																			
CB	Ene	0,00002	0,00002	0,99122	0,99992	0,55588	0,61811	0,00002	0,00062																	
CB	Feb	0,00188	1,00000	0,08370	1,00000	0,00046	0,00002	0,00002	0,86335																	
CB	Mar	1,00000	0,00109	0,00002	0,04657	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00935																
CB	Abr	0,19588	0,98341	0,00048	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,07375	0,99885	0,44274															
CB	May	1,00000	0,00003	0,00002	0,00151	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00019	1,00000	0,04681														
CB	Jun	1,00000	0,88273	0,23882	0,97493	0,08593	0,00126	0,01076	0,50444	0,94354	1,00000	0,99735	1,00000													
SdE	Jul	0,99959	1,00000	0,99570	1,00000	0,92619	0,11448	0,47012	0,99998	1,00000	0,99993	1,00000	0,99757	0,02632												
SdE	Ago	0,51746	1,00000	1,00000	0,99968	1,00000	0,88655	0,98912	1,00000	0,99996	0,61166	0,99368	0,40230	0,00002	0,14448											
SdE	Set	0,99996	1,00000	0,98384	1,00000	0,85398	0,07450	0,35491	0,99971	1,00000	1,00000	1,00000	0,99963	0,10437	1,00000	0,03943										
SdE	Oct	1,00000	1,00000	0,93098	1,00000	0,69553	0,03729	0,21512	0,99560	1,00000	1,00000	1,00000	0,99999	0,45846	1,00000	0,00340	1,00000									
SdE	Nov	0,27253	0,99934	1,00000	0,98783	1,00000	0,98422	1,00000	1,00000	0,99628	0,34685	0,93265	0,19419	0,00002	0,00574	1,00000	0,00092	0,00005								
SdE	Dic	0,01289	0,59756	0,99559	0,37364	0,99998	1,00000	1,00000	0,93093	0,47396	0,01858	0,21254	0,00773	0,00002	0,00002	0,02394	0,00002	0,00002	0,00005							
SdE	Ene	0,22661	0,99823	1,00000	0,97748	1,00000	0,99190	1,00000	1,00000	0,99200	0,29282	0,89977	0,15854	0,00002	0,00221	0,99998	0,00034	0,00003	0,34615							
SdE	Feb	0,92439	1,00000	1,00000	1,00000	0,99961	0,44775	0,90253	1,00000	1,00000	0,99594	1,00000	0,85513	0,00003	0,99461	0,99526	0,92503	0,51486	1,00000	0,51706						
SdE	Mar	0,99999	1,00000	0,97647	1,00000	0,82303	0,06408	0,31957	0,99942	1,00000	1,00000	1,00000	0,99982	0,15542	1,00000	0,02387	1,00000	1,00000	0,62738	0,00003	0,44802					
SdE	Abr	0,99999	1,00000	0,98972	1,00000	0,88424	0,08762	0,39590	0,99988	1,00000	0,99999	1,00000	0,99921	0,06474	1,00000	0,06600	1,00000	1,00000	0,00185	0,00002	0,00068	0,86441				
SdE	May	1,00000	0,96401	0,38553	0,99625	0,15878	0,00289	0,02292	0,69000	0,98774	1,00000	0,99986	1,00000	0,18347	0,00002	0,45362	0,89497	0,00002	0,00002	0,00002	0,00035	0,56713	0,39807			
SdE	Jun	1,00000	0,96401	0,38553	0,99625	0,15878	0,00289	0,02292	0,69000	0,98774	1,00000	0,99986	1,00000	0,18347	0,00002	0,45362	0,89497	0,00002	0,00002	0,00002	0,00035	0,56713	0,39807			

**Tabla 6.** Valores  $p$  del test de Tukey HSD para muestras desiguales, del contraste de medias de eficiencia trófica ( $PSN*PPNVA^3$ ) por mes de un año típico (valores entre paréntesis),  $a$  posteriori del ANOVA para medidas repetidas de sistemas ganaderos en Cuesta Basáltica (CB) y Sierras del Este (SDE), entre julio de 2005 y junio de 2012. Contrastes significativos ( $p < 0,05$ ) indicados en rojo; con fondo amarillo para contrastes interregionales de cada mes.

Región	Mes	CB Jul	CB Ago	CB Set	CB Oct	CB Nov	CB Dic	CB Ene	CB Feb	CB Mar	CB Abr	CB May	CB Jun	SDE Jul	SDE Ago	SDE Set	SDE Oct	SDE Nov	SDE Dic	SDE Ene	SDE Feb	SDE Mar	SDE Abr	SDE May	SDE Jun	
CB	Jul	0,00002																								
CB	Ago	0,00002	0,00002																							
CB	Set	0,00002	0,00002	0,00002																						
CB	Oct	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002																					
CB	Nov	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002																				
CB	Dic	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00003																			
CB	Ene	0,00002	0,00002	0,00008	0,00002	0,00002	0,01345																			
CB	Feb	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,94290	0,95053																		
CB	Mar	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	1,00000	0,26708	1,00000																	
CB	Abr	0,00002	0,00002	0,72039	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
CB	May	1,00000	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
CB	Jun	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002	0,00002
SDE	Jul	1,00000	0,00932	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Ago	0,01791	1,00000	0,00021	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Set	0,00018	0,00018	1,00000	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Oct	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,99935	0,99319	0,00839	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Nov	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,11769	0,06063	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Dic	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,99825	0,98631	0,00612	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Ene	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	1,00000	0,91934	0,02104	0,28117	0,64568	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Feb	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,44880	0,63281	1,00000	0,84014	0,99989	1,00000	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Mar	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	1,00000	0,32138	0,00098	0,02493	0,11028	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Abr	0,00018	0,00018	0,02066	0,08806	0,16419	1,00000	0,99837	1,00000	0,00044	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	May	0,00018	0,99998	0,00136	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018
SDE	Jun	0,00990	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018	0,00018

## ANEXO V

### Revisión de los datos de movimientos de hacienda

La revisión de los datos de movimientos de hacienda se realizó seleccionando aquellos que implicaran cantidades notoriamente altas de animales de alguna categoría bovina u ovina, para evaluar su verosimilitud posteriormente.

La selección de los datos a evaluar se realizó ordenando los movimientos de cada año agrícola en función de la cantidad de animales involucrados en cada categoría, e identificando los valores iguales o mayores a aquel que implicara un incremento mayor al 50% en la secuencia de datos ordenados de menor a mayor.

La evaluación de la verosimilitud de los datos seleccionados se realizó en base a:

- la ausencia de discrepancias entre el total de animales de la especie en cuestión y la suma de sus categorías.
- la compatibilidad de la cantidad de animales involucrados en los movimientos extractivos con las cantidades existentes por cada estrato de establecimientos en la sección policial correspondiente al momento de las Declaraciones Juradas Anuales correspondientes al inicio de cada ejercicio agrícola, así como con las cantidades totales por sección policial existentes en el mes anterior al movimiento en cuestión.

Sólo se procedió a corregir aquellos datos que resultaron inequívocamente inverosímiles a la evaluación.

Se corrigieron cinco de 40 casos revisados en un total de 581.972 movimientos que involucraron el área de estudio. Cuatro de ellos se evidenciaron mediante discrepancias entre la sumatoria de las categorías y el total declarado por especie, involucrando las secciones 4ª y 12ª de Artigas (diciembre de 2005 y 2009, respectivamente); 12ª y 16ª de Salto (un movimiento entre ambas secciones en abril de 2011); y 11ª de Paysandú (noviembre de 2005). La corrección restante correspondió a un movimiento de extracción de bovinos desde la sección 6ª de Lavalleja en julio de 2007, cuya magnitud era incompatible con las existencias al inicio del ejercicio y las importaciones desde entonces hasta la fecha del movimiento.

Fueron muy escasos los errores encontrados en la base de datos de movimientos de hacienda; no obstante, la magnitud de alguno de ellos hubiese implicado modificaciones importantes en

las series temporales de la PSN de sus respectivas secciones, incluso perceptibles a escala regional. El procedimiento empleado para identificar estos errores tuvo por objetivo detectar aquellos de gran magnitud, siendo por tanto no exhaustivo. Posiblemente la base de datos utilizada contenga errores de menor magnitud, identificables con técnicas más exhaustivas o directamente no detectables en forma inequívoca. La ínfima proporción que representaron los casos analizados y los errores identificados induciría a pensar que la calidad de la información contenida en la base de datos es adecuada a los fines de esta tesis.

La información de las Declaraciones Juradas Anuales también sería pasible de contener errores originados del mismo modo que en las Guías de Propiedad y Tránsito. Sin embargo, el hecho que esta información fuera obtenida agrupada por sección policial impidió una revisión similar a la realizada con los datos de movimientos de hacienda.