

José M Paruelo^{1,2,3,4,*}; Mariano Oyarzabal^{2,3}; Gabriela Cordon²; María Gabriela Lagorio^{5,6}; Marcelo Pereira⁷

¹ Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

² IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.

³ Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

⁴ Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

⁵ Departamento de Química Inorgánica, Analítica y Química Física. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

⁶ Instituto de Química Física de los Materiales, Medio Ambiente y Energía (INQUIMAE), CONICET, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

⁷ Instituto Plan Agropecuario, Uruguay.

Capítulo 8

Estimación de la eficiencia de uso de la radiación en recursos forrajeros perennes del Uruguay

RESUMEN

La Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR) es un determinante clave de la productividad de los sistemas pastoriles. Su estimación presenta una serie de dificultades logísticas que impiden disponer de estimaciones confiables de su variabilidad espacial y temporal en pastizales naturales. En este capítulo presentamos distintas aproximaciones metodológicas para entender la relación entre diversos parámetros de fluorescencia (fluorescencia activa y pasiva), índices espectrales y la EUR, para así mejorar el conocimiento de la variación espacial, temporal y entre

tipo de recursos forrajeros de la EUR. Por un lado, se evaluó a nivel de planta individual y de canopeo artificial la relación entre la fluorescencia inducida por el sol (SIF por sus siglas en inglés) y el índice de reflectancia fotoquímica (PRI por sus siglas en inglés). Por otro lado, se evaluó el uso del PRI derivado de los datos provistos por el sensor MODIS para describir la variabilidad temporal de la EUR medida a campo mediante cortes de biomasa. Finalmente se comparó la variación estacional del PRI para áreas correspondientes a pastizal, denso y ralo, y pasturas implantadas usando radiómetros de mano en condiciones de campo.

* jparuelo@inia.org.uy

INTRODUCCIÓN

Para mejorar la estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) de los recursos forrajeros en Uruguay mediante sensores remotos y el modelo propuesto por Monteith (1977), es necesario conocer mejor la variabilidad espacial, temporal y entre tipos de coberturas de la Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR). Medir o estimar la EUR no es sencillo, y las pocas estimaciones disponibles no siempre pueden ser extrapolables a todas las estaciones de crecimiento y áreas de interés. Por un lado la medición a campo de la EUR (ver Oyarzabal *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2011) presenta una serie de problemas fundamentales que limitan su aplicación: la disponibilidad de series largas de datos, la correspondencia entre la escala espacial a la cual se realizaron los cortes de biomasa y la estimación de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (RFAA) por la vegetación y finalmente los errores asociados al cálculo de la PPNA a partir de variaciones en la biomasa (Oosterheld *et al.*, 2011; Oyarzabal *et al.*, 2011).

Recientemente se han desarrollado metodologías que permiten estimar cuantitativamente la EUR a partir de mediciones no destructivas y no invasivas como la fluorescencia de clorofila y la espectroscopia de reflectancia, a través del uso de diversos índices espectrales como el PRI (Photochemical Reflectance Index) (Cordon *et al.*, 2016). Sin embargo, tanto los parámetros derivados de la fluorescencia de clorofila como los índices espectrales deben ser calibrados con mediciones de EUR. A su vez la medición de fluorescencia a campo es difícil desde el punto de vista logístico. El uso de estas nuevas metodologías tiene pocos antecedentes y su desempeño debe ser cuidadosamente evaluado antes de generalizar su uso. En este capítulo presentamos distintas aproximaciones metodológicas para entender la relación entre diversos parámetros de fluorescencia (fluorescencia activa y pasiva), PRI y la EUR, para así mejorar el conocimiento de la variación espacial, temporal y entre tipo de recursos forrajeros de la EUR.

La Eficiencia de Uso de la Radiación por parte de la vegetación

La estimación de la PPNA de recursos forrajeros perennes depende fundamentalmente de la cantidad de radiación efectivamente absorbida por los tejidos fotosintéticos (Di Bella *et al.*, 2004). Como señalábamos, esta cantidad puede estimarse a partir de la radiación incidente y de la proporción absorbida calculada en base a índices de vegetación derivados de sensores remotos (por ejemplo, el Índice de Vegetación Normalizado, NDVI por sus siglas en inglés). La eficiencia con la cual la energía absorbida es convertida en biomasa (gramos de biomasa por MJ de energía absorbida) explica una porción sustancialmente menor de la variabilidad espacial y temporal de la PPNA. Más aún, la EUR y la absorción de RFAA suelen estar correlacionadas para un mismo tipo de cobertura. Sin embargo, en ocasiones la eficiencia de uso de la radiación (EUR) determina diferencias en las tasas de acumulación de biomasa que pueden ser importantes desde el punto de vista aplicado, por ejemplo, para el cálculo mensual de raciones en sistemas ganaderos.

Aquellos factores que afecten la fijación de C por parte del aparato fotosintético, pero no la generación de poder reductor y energía a partir de la transferencia de fotones modificarán la EUR. Luego de producida la absorción de fotones por parte de los fotosistemas de los tejidos verdes, la cantidad de CO₂ que se puede reducir depende de la difusión de CO₂ al cloroplasto y de la actividad de la enzima RUBISCO, responsable de la reducción del dióxido de carbono. La difusión del CO₂ a los cloroplastos depende de la resistencia al flujo o de su inversa, la conductancia foliar. El grado de apertura de los estomas es el control más importante de la resistencia foliar a la difusión del CO₂. Por su parte el estado hídrico (el potencial agua) de la hoja determinará el grado de apertura. De esto sigue que la disponibilidad de agua, a través de su efecto sobre el estado hídrico de la vegetación, afectará la EUR al operar sobre la difusión del CO₂.

Dos factores determinarán la actividad enzimática del proceso fotosintético: la concentración de RUBISCO y la temperatura. La cantidad de enzima estará fundamentalmente limitada por la disponibilidad de N y/o la eficiencia de uso de este nutriente por parte de las plantas. La temperatura afectará, a través de su Q_{10} específico, la velocidad de las reacciones.

Las distintas comunidades de pastizal en Uruguay (Lezama *et al.*, 2019) difieren en cuanto a su composición de especies y magnitud de estrés hídrico que experimentan. Estas diferencias derivan, en gran medida de la profundidad del suelo del sitio. ¿En qué medida la EUR de los pastizales ralos difiere de los densos? La respuesta a esta pregunta permitirá ajustar las estimaciones de PPNA de los recursos forrajeros perennes de la Cuesta Basáltica. Un análisis preliminar en la región muestra que los valores de EUR de pastizales tienen un rango de variación similar a los de pasturas, y que los valores más bajos se asocian a períodos de mayor estrés hídrico (Oyarzabal *et al.*, 2011).

La fluorescencia de clorofila como estimador de la eficiencia de uso de la radiación

La eficiencia de uso de la radiación (EUR) se encuentra fuertemente relacionada con los procesos de fotoprotección. La energía lumínica absorbida por las plantas que no es utilizada en el proceso fotosintético (por baja disponibilidad de moléculas de CO_2 o baja actividad enzimática) necesariamente tiene que ser disipada para evitar daños en el aparato fotosintético (Coops *et al.*, 2010). Este exceso de energía puede perderse como calor (decaimiento no radiativo) o puede ser emitido como fluorescencia (decaimiento radiativo) (Maxwell y Johnson, 2000; Cordon y Lagorio, 2006).

Existen actualmente diversas técnicas que permiten captar la emisión de fluorescencia de la clorofila. A nivel de hoja es posible utilizar fluorómetros portátiles modulados, esta es una metodología activa (el equipo posee una luz propia que le permite excitar las moléculas de clorofila de las hojas) con la cual

es posible obtener diversos parámetros fotosintéticos a partir de la señal de fluorescencia de clorofila variable en el tiempo. A nivel de cobertura es posible extraer la señal de fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF, por sus siglas en inglés) de los espectros de radiancia de la cobertura vegetal evaluada. Estudios muy recientes muestran que si bien la señal de SIF contribuye sólo en una pequeña proporción a la reflectancia total de la vegetación (menor al 3% de la radiación reflejada por la cobertura), puede aún ser detectada para así relacionarla con la asimilación del CO_2 (Moya *et al.*, 2004; Damm *et al.*, 2010; Coops *et al.*, 2010).

Índices espectrales asociados a la fluorescencia y la EUR

El índice de reflectancia fotoquímica (PRI, por sus siglas en inglés) permite monitorear el exceso de energía que se disipa como calor. El PRI fue desarrollado inicialmente para estimar cambios rápidos (en una escala temporal diaria) en los niveles relativos de los pigmentos del ciclo de las xantofilas a partir de los cambios observados en la señal espectral alrededor de 531 nm (Gamon *et al.*, 1992; Gamon *et al.*, 1997). Las xantofilas modulan el flujo de energía hacia y desde la maquinaria fotosintética. La violaxantina absorbe luz azul y la transfiere hacia los centros de reacción del fotosistema II para iniciar la fotosíntesis, mientras que anteraxantina y zeaxantina remueven el exceso de energía cuando la luz que llega a una planta excede la cantidad que puede ser utilizada en el proceso fotosintético o existe algún factor de tensión que disminuye la tasa de fijación de carbono (Grace *et al.*, 2007). Este proceso conduce a un aumento en la disipación de la energía como calor, es un mecanismo de protección contra la fotodegradación (Demmig-Adams y Adams 2006) y como muestra los cambios en la distribución de energía dentro del aparato fotosintético, provee una medida útil de la EUR fotosintética (Gamon *et al.*, 1992).

Cuando las mediciones se realizan en escalas espaciales o temporales mayores, o abarcan diferentes especies vegetales, el PRI se encuentra fuertemente

influenciado por la relación clorofila/carotenoides (Sims y Gamon, 2002; Stylinski *et al.*, 2002; Filella *et al.*, 2004). De esta manera la variación de PRI podría así ser una función combinada de cambios a corto plazo (diurnos) en los niveles del pigmento del ciclo de la xantofila y de cambios relativos de largo plazo (estacionales) del contenido de carotenoides y de clorofilas a lo largo de varias semanas (Garbulsky *et al.*, 2008; Gamon *et al.*, 2015). Ambas respuestas están fuertemente relacionadas con la actividad fotosintética, pero a diferentes ritmos y mediante el uso de diferentes mecanismos que involucran a los carotenoides (Gamon *et al.*, 2015).

Para calcular los valores de PRI de acuerdo con Gamon *et al.* (1992) se utilizan dos valores de reflectancia fijados a alrededor de 531 nm y 570 nm (ver ecuación 2). El radiómetro hiperespectral ASD Field Spec Pro FR permite obtener los valores de PRI utilizando esas bandas específicas de reflectancia con una anchura a media altura (FWHM) de 5 nm. El Sensor SRS Decagon utiliza bandas centradas en 532 nm y 570 nm, en este caso las bandas tienen un ancho de 10 nm. También es posible calcular valores de PRI con las bandas 11, 12 y 13 del sensor MODIS, esas bandas abarcan desde los 526-536 nm, 546-556 nm y 662-672 nm respectivamente.

Objetivos

El objetivo general del trabajo presentado en este capítulo es describir las diferencias temporales en EUR entre tipos de coberturas (comunidades de pastizal, intersiembras de leguminosas y

pasturas implantadas) usando distintas aproximaciones metodológicas. Estas descripciones apuntan a incorporar la variabilidad espacial, estacional e interanual en el algoritmo de estimación de la PPNA. Para ello se realizaron una serie de experimentos y análisis a distintas escalas y niveles con el objetivo de satisfacer los siguientes objetivos parciales:

1. Evaluar la relación entre la fluorescencia inducida por sol (SIF) en la banda situada a 760 nm (SIF₇₆₀) y el PRI para canopeos artificiales que simulen distintas coberturas herbáceas. Para ello se trabajó con mezclas de gramíneas C₃, C₄ y dicotiledóneas con distinta proporción de material no fotosintetizante (o seco).
2. Estimar la diferencia en la EUR promedio entre pastizales densos y ralos a partir de datos de la PPNA medidos a campo mediante cortes de biomasa y de estimaciones de radiación absorbida a partir de Índices espectrales.
3. Estimar la dinámica estacional de la EUR de los dos tipos de pastizal natural y de intersiembras a partir de datos de campo e índices espectrales.
4. Analizar los controles climáticos de la EUR estimada a partir del PRI.

MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos

Se diseñaron tres experimentos orientados a satisfacer los objetivos planteados en ellos (Tabla 1). Se estimó la EUR y el PRI usando distintas aproximaciones y a diferentes escalas.

Tabla 1. Esquema general de los experimentos realizados.

	Estimadores		Escala
	PRI	EUR	
Exp. 1	ASD	Fluorescencia (SIF ₇₆₀ /a)	Laboratorio/canopeo artificial
Exp. 2	MODIS banda 11 y 13	PPNA a campo y RFFA de MODIS	A campo, cortes de biomasa
Exp. 3	Decagon		A campo, mediciones de PRI

PRI: índice de reflectancia fotoquímica, EUR: eficiencia de uso de la radiación, SIF₇₆₀/a: rendimiento de fluorescencia aparente, PPNA: productividad primaria neta aérea, RFFA: radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación, ASD: espectrorradiómetro ASD, MODIS: bandas del sensor MODIS.

Experimento 1

En laboratorio se realizaron mediciones a nivel de hoja y de canopeo en coberturas construidas con macetas de *Avena sativa* (C_3) y *Setaria italica* (C_4). Semillas de ambas especies se sembraron en macetas de 30 cm de diámetro, las cuales fueron mantenidas bajo condiciones de campo, expuestas al sol y regadas diariamente. Se agregaron nutrientes para evitar potenciales deficiencias. Se realizaron mediciones de radiancia (L) y reflectancia (R) de la cobertura vegetal con un espectro-radiómetro portátil ASD Field Spec Pro FR. El rango de longitudes de onda registrado fue de 350 nm a 2500 nm. Para cubrir la heterogeneidad del pequeño canopeo la fibra óptica del radiómetro se movió sobre la cobertura armada con las macetas (5x5 macetas), cada día de medición se registraron 10 espectros de reflectancia y 10 de radiancia. La luz solar incidente (E) fue medida utilizando un blanco de calibración (Spectralon, Labsphere Inc.) de 51 x 51 cm de lado.

La fluorescencia de clorofila inducida por el sol (SIF) fue medida en las líneas oscuras también conocidas como líneas de Fraunhofer donde la irradiancia se ve muy reducida por la absorción de energía por parte de los diferentes gases que conforman la atmósfera (Moya *et al.*, 2004). Las bandas de absorción del oxígeno molecular dentro de la atmósfera terrestre se encuentran dentro de la región donde se ubican los máximos de emisión de fluorescencia de la clorofila, exactamente a 688 nm (O_2 -B) y a 760 nm (O_2 -A).

La SIF del canopeo se obtuvo a partir del método conocido como *Fraunhofer Line Discrimination*. La magnitud de la fluorescencia para la banda centrada en 760 nm (O_2 -A) se dedujo a partir de la irradiancia solar incidente (E) y la radiancia de la cobertura (L) en el fondo (in) y en el hombro (out) de la banda considerada. La señal de SIF se obtuvo a partir de la ecuación 1.

$$SIF = [E(\lambda_{out}) * L(\lambda_{in}) - L(\lambda_{out}) * E(\lambda_{in})] / [E(\lambda_{out}) - E(\lambda_{in})] \quad (1)$$

SIF tiene las mismas unidades físicas que la radiancia, $W m^{-2} nm^{-1} sr^{-1}$. Se utilizó el valor de 760 nm como valor dentro de la banda (in) mientras que afuera de la banda (out) se utilizó el valor promedio entre 750-755 nm. Los valores de SIF a 760 fueron normalizados por la irradiancia que llegaba al canopeo en el momento de la medición en el borde de la línea evaluada (a). De esta manera SIF_{760}/a se convierte en el rendimiento de fluorescencia aparente, un número adimensional que es independiente del nivel de luz que llega a la superficie, mientras que la SIF depende linealmente de la intensidad de luz fotosintéticamente activa como fue demostrado por Liu y Cheng (2010).

Los valores de PRI de las coberturas se calcularon a partir de los espectros de reflectancia de acuerdo con la ecuación 2.

$$PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570}) \quad (2)$$

donde R_{531} es el valor de la reflectancia a 531 nm y R_{570} la reflectancia a 570 nm. A partir de los registros del ASD también se calculó el PRI usando las bandas del sensor TERRA-MODIS (banda 11: 526-536 nm, banda 12: 546-556 nm y banda 13: 662-672) y del sensor DECAGON (532 nm y 570 nm, FWHM = 10 nm en ambas bandas). Los valores del NDVI se calcularon de acuerdo con la ecuación 3

$$NDVI = (R_{774} - R_{677}) / (R_{774} + R_{677}) \quad (3)$$

También se calcularon los valores del NDVI simulando las bandas del sensor Decagon (630 nm y 800 nm, FWHM = 10 nm y 10 nm, respectivamente).

Se llevó a cabo una experiencia adicional sobre *Cichorium intybus* y *Setaria italica* a nivel de canopeo para evaluar los resultados obtenidos con *Avena sativa* y *S. italica*. Se armaron coberturas vegetales con plantas de *C. intybus* y de *S. italica* también cultivadas en macetas. Durante las mediciones se reemplazaron paulatinamente y en forma aleatoria macetas de la cobertura por otras conteniendo paja de trigo seca dispuesta verticalmente sobre el sustrato (el mismo

sustrato que las plantas verdes). En el primer arreglo se reemplazó sólo una maceta con material seco (no fotosintetizante), subsecuentemente se reemplazaron 2, 4, 6, 8 y finalmente 10 macetas con material seco (sólo permanecieron 2 macetas con plantas). Para cada arreglo se hicieron 3 disposiciones distintas al azar del material seco. Se determinaron los espectros de reflectancia, radiancia e irradiancia de cada uno de los arreglos. A partir de estos espectros se calcularon los valores de PRI y la SIF_{760}/a .

Adicionalmente se realizaron mediciones de los parámetros fotoquímicos de las hojas derivados de la cinética de Kautsky, para ello se empleó un fluorómetro modulado Hansatech FMS1. Se realizaron al menos 10 mediciones sobre la cara adaxial de diferentes hojas para tener en cuenta la variabilidad natural de las plantas. Todas las mediciones se realizaron *in vivo*, en hojas adaptadas a la oscuridad durante 15 minutos.

El valor de fluorescencia inicial (F_0) fue obtenido iluminando las hojas con una intensidad de luz muy baja, luego se aplicó un pulso de luz hiper-saturante lo que permitió obtener el valor máximo de fluorescencia (F_m). Luego las hojas fueron expuestas a luz actínica hasta alcanzar un valor de fluorescencia estacionario (F_s). Finalmente, se aplicó un nuevo pulso de luz saturante lo que permitió obtener el valor máximo de fluorescencia de las hojas adaptadas a la luz ambiente (F_m'). Con estos datos se obtuvieron tres parámetros fotosintéticos claves: el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (PSII), la eficiencia cuántica del PSII (o rendimiento cuántico efectivo de los centros de reacción abiertos del PSII) y el parámetro de Stern-Volmer, un coeficiente de *quenching* no-fotoquímico (NPQ), relacionado con la disipación térmica (Lagorio, 2011).

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (4)$$

$$\phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m' \quad (5)$$

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m' \quad (6)$$

Experimento 2

Entre enero de 2007 y junio de 2009 se realizaron cosechas de biomasa en 4 potreros de campo natural ubicados en 3 sitios de la Cuesta Basáltica (Figura 1). Los sitios difieren tanto en términos de las comunidades dominantes como en las características edáficas (Figura 1). Dos potreros están dominados por pastizales ralos que se presentan mayoritariamente sobre suelos superficiales y medios de textura franca. Los otros dos potreros están dominados por pastizales densos sobre suelos medios y profundos de textura limo arcillosa o areno arcillosa. Las estimaciones de productividad primaria neta aérea (PPNA) y de radiación fotosintéticamente activa absorbida por los tejidos verdes (RFAA) se obtuvieron siguiendo el protocolo presentado por Oyarzabal *et al.* (2011) y por Baeza *et al.* (2011). La estimación de Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR) se realizó para cada período entre cortes y corresponde al cociente PPNA/RFAA.

Para cada una de los sitios se adquirieron las imágenes MODIS – Terra L1b – MOD021km V005 correspondientes a las bandas 11 (526-536 nm), 12 (546-556 nm) y 13 (662-672 nm). Con estos datos se estimaron dos índices asociados al PRI originalmente propuesto por Gamon *et al.* (1992). En ambos casos la banda de referencia es la 11. En un caso se sustrae la 12 (Garbulsky *et al.*, 2008) y en la otra la 13 (Drolet *et al.*, 2005). Las imágenes diarias tienen una resolución de 1 km y están disponibles para todo el planeta. Sin embargo, no se encuentran integradas a un producto específico, como en el caso de variables como el NDVI o el EVI, ni han sido co-registradas. Esto determina que el valor a obtener representa un área sensiblemente mayor a la de resolución del sensor, aproximadamente unas 2500 ha, y que la información provista no pueda representar un potrero específico sino la situación de un área más amplia. En este análisis se usó el valor de PRI calculado a partir de las bandas 11 y 12 ya que la banda 13 presentó con mucha frecuencia valores faltantes y anómalos.

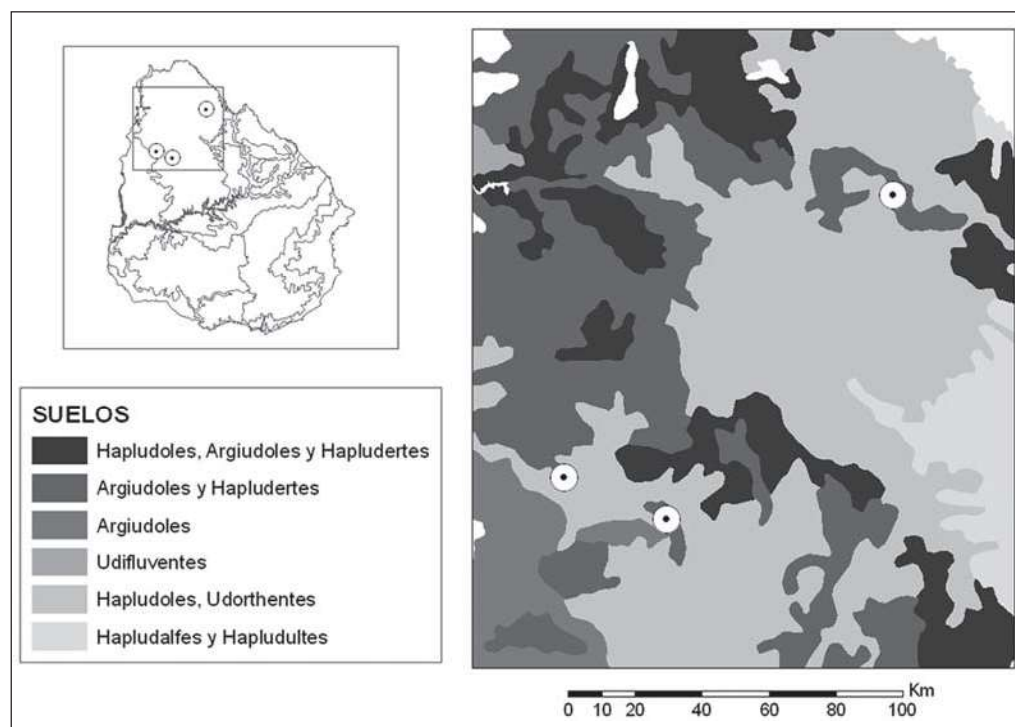


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de muestreo en la región Cuesta Basáltica donde se hicieron estimaciones de EUR a partir de cosechas secuenciales de biomasa y datos provistos por sensores remotos (Oyarzabal *et al.*, 2011).

Experimento 3

Se seleccionaron potreros ocupados por las dos comunidades de pastizal de la Cuesta Basáltica (3 potreros correspondientes a pastizales densos (comunidad meso-hidrofítica) y 3 potreros a pastizales ralos (comunidad meso-xerofítica, Lezama *et al.*, 2019, y Capítulo 1) y por pasturas implantadas (3 potreros). Todos los potreros se ubicaron en la Colonia Juan Gutiérrez en el Departamento de Paysandú. En cada uno de los sitios se realizaron periódicamente mediciones de radiación incidente y reflejada por el dosel en cuatro longitudes de onda (532 nm, 570 nm, 630 nm y 800 nm) mediante 4 sensores Decagon dispuestos de manera de registrar la radiación en un área de aproximadamente 1,5 m² (Figura 2). En cada oportunidad se realizaron 10 mediciones que fueron consideradas submuestras del potrero respectivo. Las mediciones se realizaron periódicamente entre julio y noviembre de 2015. A partir de los valores de reflectancia se calculó el NDVI y el PRI.

RESULTADOS

Experimento 1

Los valores de PRI de los canopeos fueron negativos en ambas especies y disminuyeron con el transcurso de la senescencia. El rendimiento de fluorescencia aparente a 760 nm (SIF_{760}/a) muestra la misma tendencia que el PRI en las dos especies estudiadas (*A. sativa* y *S. italica*), es decir, un descenso en la señal de fluorescencia con el transcurso del tiempo. Se halló una correlación positiva ($r^2=0,78$, $p<0,001$) entre los valores de PRI y SIF_{760}/a cuando los datos de ambas especies fueron considerados juntos (Figura 3).

Para el caso de los canopeos de *S.italica* y de *Cichorium intybus* los valores de PRI y de SIF_{760}/a de los canopeos también descendieron a medida que la proporción de material seco aumentó (Figura 4).

Se encontró una correlación positiva entre los valores de PRI del canopeo y el



Figura 2. Soporte en forma de «L», con los cuatro sensores Decagon en un extremo, que permitieron medir la radiación en cuatro longitudes de onda en un área de aproximadamente 1,5 m².

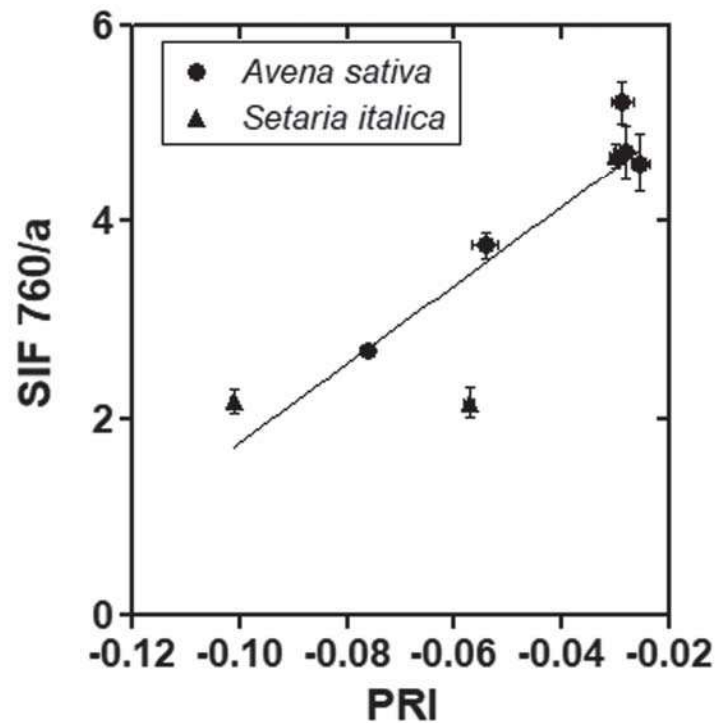


Figura 3. Relación entre PRI y SIF₇₆₀/a, ambos a nivel de canopeo de *Avena sativa* (n=5) y *Setaria italica* (n=3). Ecuación de la recta: SIF₇₆₀/a = 5,75 + 39,92 * PRI, R² = 0,78, p < 0,001. Las barras corresponden al error estándar (n = 10).

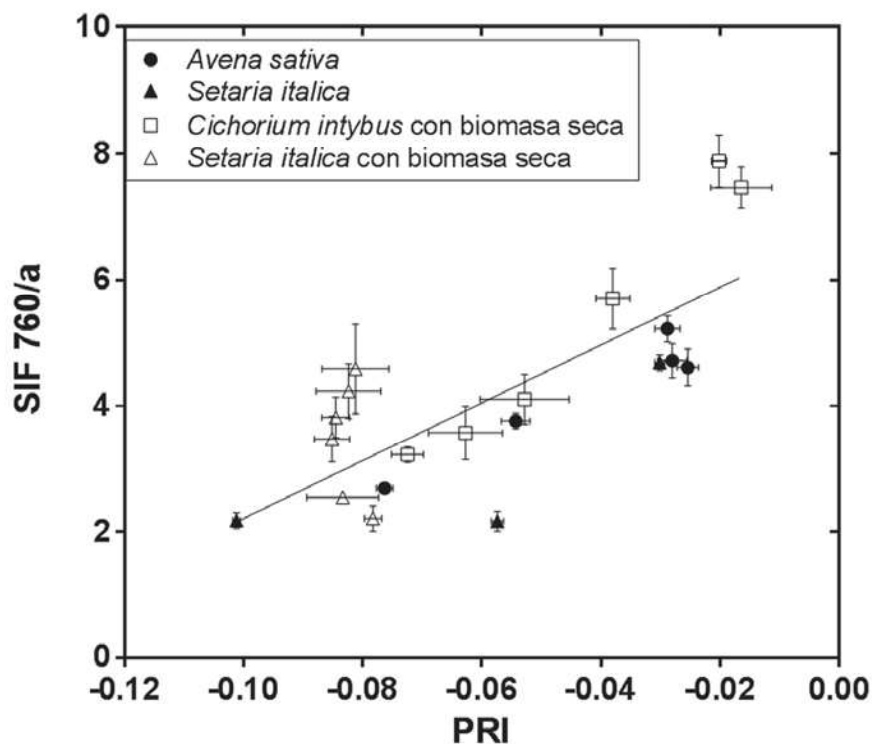


Figura 4. Relación entre PRI y SIF_{760}/a , ambos a nivel de canopeo, para *Avena sativa* ($n=5$) y *Setaria italica* ($n=3$) en distintos momentos de senescencia y *Cichorium intybus* ($n=6$) y *Setaria italica* ($n=6$) con agregados de distintas cantidades de biomasa seca. Ecuación de la recta, $SIF_{760}/a = 6,8 + 45,9 * PRI$, $R^2 = 0,59$, $p < 0,001$. Las barras corresponden al error estándar ($n = 10$ y 3 , respectivamente).

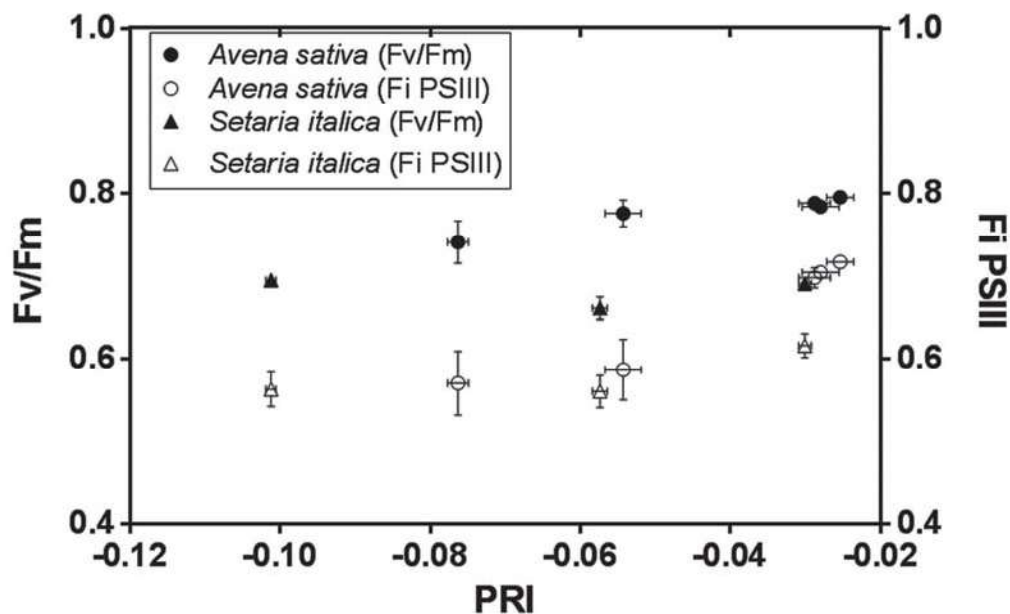


Figura 5. Relación entre los parámetros fotosintéticos (F_v/F_m y $F_i PS_{III}$) y los valores de PRI obtenidos a nivel de canopeo. Ecuación de la recta para el rendimiento cuántico efectivo del PSII: $F_{PSII} = 0,73 + 1,98 * PRI$, $R^2 = 0,65$, $p < 0,05$. Las barras de error representan el error estándar ($n = 10$).

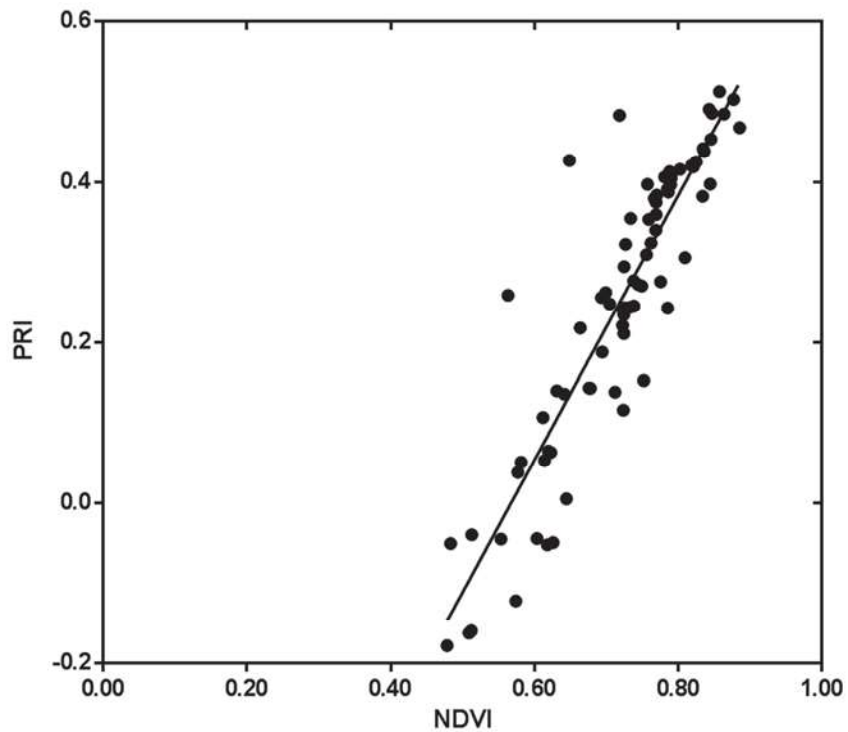


Figura 6. Relación entre el PRI y el NDVI derivados de la medición de canopeos artificiales en condiciones controladas. $PRI = 1,65 NDVI - 0,93$; $n=79$; $R^2=0,82$; $P<0,001$.

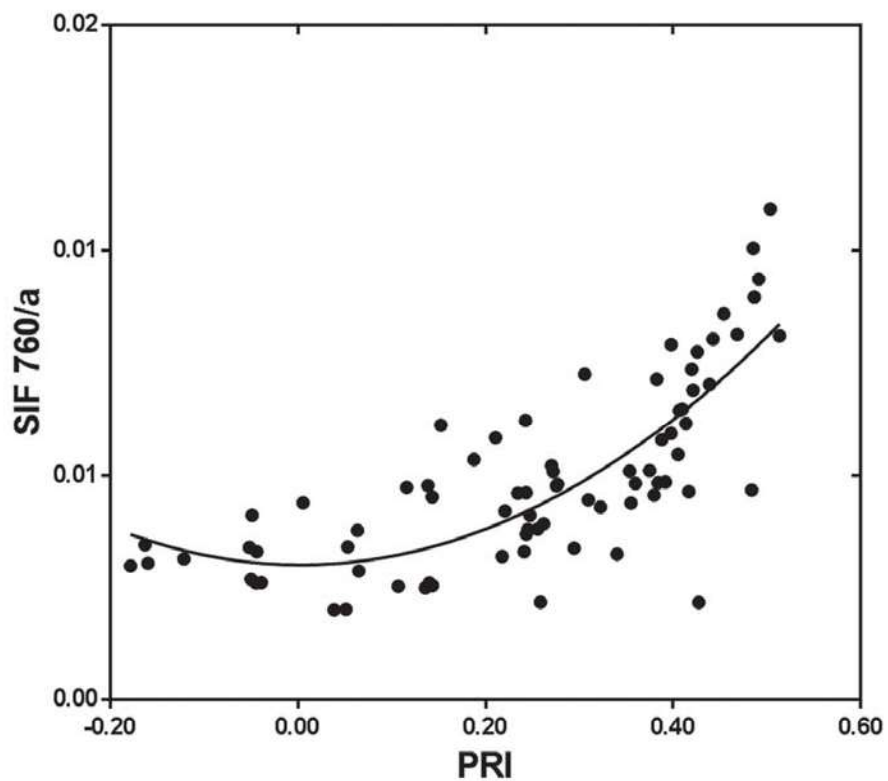


Figura 7. Relación entre PRI estimado a partir de simular las bandas 11 y 12 del sensor MODIS con los datos registrados con el espectrorradiómetro manual y la fluorescencia estimada mediante el SIF_{760}/a . $SIF_{760}/a = 0,0030 - 0,00014 PRI + 0,0205 PRI^2$; $R^2=0,61$; $n=78$.

rendimiento cuántico efectivo del PSII (F_{PSII}) medido a nivel de hoja cuando se combinaron los valores de *A. sativa* y *S. italica* (Figura 5). No se halló relación en el caso del rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m).

Los valores de PRI presentaron una correlación muy estrecha con el NDVI (Figura 6). Esto sugiere que, al menos en condiciones de laboratorio, buena parte de los cambios en EUR se corresponden con cambios en la intercepción de radiación asociada a procesos tales como senescencia o estrés.

Por su parte el PRI estimado a partir de la simulación de las bandas 11 y 12 del sensor TERRA-MODIS mostró una relación estrecha con SIF_{760}/a (Figura 7) indicando que los datos provistos por las imágenes podrían ser una alternativa para estimar variaciones espaciales y estacionales de la EUR. Los resultados basados en la banda 13 fueron similares pero el ajuste fue menor.

Experimento 2

Las dos comunidades presentaron valores promedio de EUR derivados de mediciones de PPNA a campo que no

fueron significativamente distintos ($p < 0,01$) (Figura 8). La asociación entre los valores puntuales de EUR y del PRI derivado de MODIS 11-12 no fue significativa. Sin embargo, las variaciones estacionales del PRI MODIS reflejaron un patrón esperable en base al conocimiento de los factores que operarían sobre el EUR en distintos momentos del año. La dinámica estacional fue menos clara en el caso de los datos de EUR derivados de mediciones a campo (Figura 9). En el caso de los datos MODIS el NDVI y el PRI también estuvieron correlacionados pero esta relación fue negativa y de menor magnitud que en el caso del experimento de laboratorio ($r^2 = 0,24$). El signo negativo de la correlación muestra que a campo los controles abióticos relacionados con disponibilidad de agua y temperatura operarían de manera diferente sobre la EUR y la fracción de la radiación absorbida.

Experimento 3

El PRI medido a campo a nivel de parcela (sensor Decagon, promedio de 10 parcelas aproximadamente 1,5 m²) muestra diferencias significativas ($p < 0,05$) entre comunidades de pastizal

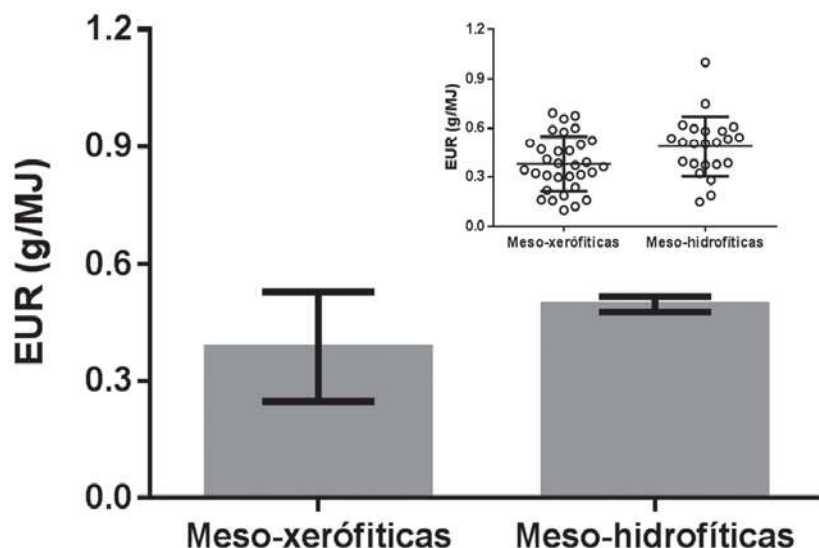


Figura 8. Eficiencia de uso de la radiación (EUR) estimada con cosechas secuenciales de biomasa y sensores remotos en dos tipos de comunidades de la región Cuesta Basáltica de Uruguay: meso-xerófitas (o pastizal ralo) y meso-hidrofitas (o pastizal denso). En el gráfico pequeño, cada punto corresponde a una fecha y las barras al promedio y error estándar. En el gráfico principal, las columnas indican el promedio y las barras el error estándar entre potreros ($P = 0,39$).

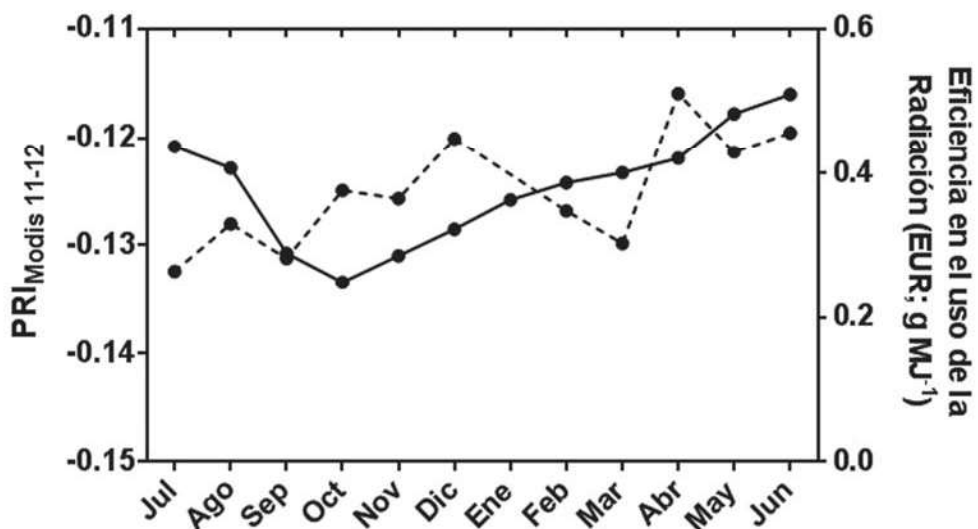


Figura 9. Dinámica estacional promedio de la Eficiencia de uso de la radiación derivada de mediciones a campo (línea punteada) y del índice PRI estimado a partir de las bandas 11 y 12 del sensor MODIS (línea llena).

(denso o meso-hidrofítica y ralo o meso-xerofítica) y pasturas implantadas (PR; Figura 10). Estas diferencias son similares a las observadas en los datos de EUR derivadas de cortes. La dinámica estacional (al menos para la porción del año estudiada) muestra un patrón similar al del PRI 11-12.

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que tanto el rendimiento cuántico del PSII (F_{PSII}) como el rendimiento de fluorescencia aparente (SIF_{760}/a) podrían emplearse para estimar la EUR de la cobertura, incluso cuando existe material vegetal en diferentes

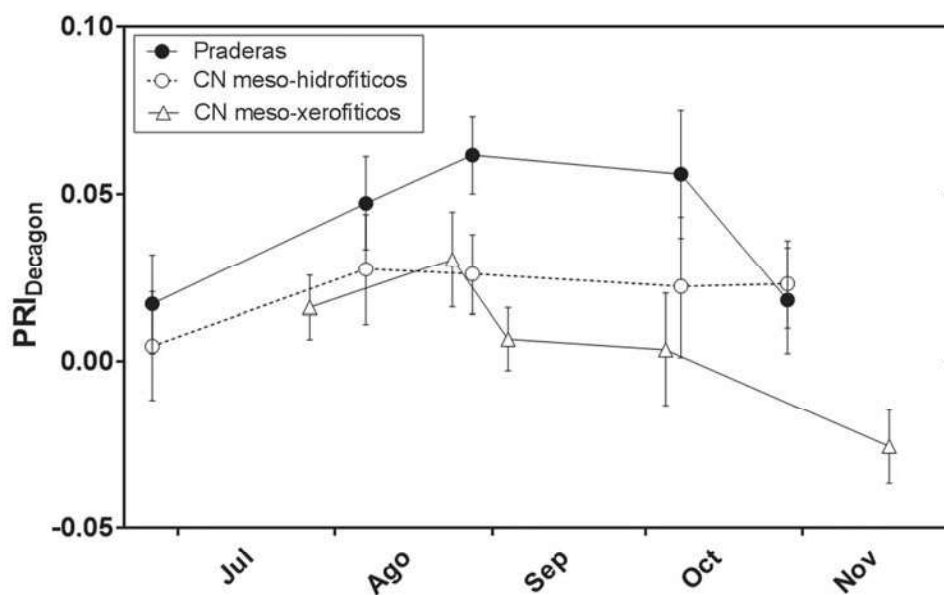


Figura 10. Dinámica estacional del índice PRI medido a campo a nivel de parcela en dos comunidades de pastizal (denso o meso-hidrofítica y ralo o meso-xerofítica) y una pradera implantada. Cada punto corresponde al promedio por mes entre julio y noviembre de 2015 de 10 parcelas de aproximadamente 1,5 m² cada una.

estados de senescencia. Las relaciones entre los valores de PRI y los estimadores de fluorescencia (F_{PSII} y SIF_{760}/a) fueron positivas en ambos casos. Por lo que un incremento en los valores de PRI (valores menos negativos) como en los parámetros de fluorescencia indicarían mayores valores de EUR. Trabajos anteriores han reportado relaciones positivas entre PRI y EUR en herbáceas a nivel de hoja (Gamon *et al.*, 1997; Guo y Trotter, 2004) y a escala de canopeo (Strachan *et al.*, 2002; Cheng *et al.*, 2013). Basados en esos trabajos y en los resultados mostrados en la figura 5, es posible asumir que incrementos en los valores de PRI (valores menos negativos) y en el rendimiento cuántico efectivo del PSII (F_{PSII}) indican mayores valores en la eficiencia fotosintética en el uso de la radiación.

En cuanto al rendimiento de fluorescencia aparente a 760 nm (SIF_{760}/a), este parámetro debería relacionarse de manera inversa con la EUR sólo cuando la vía de desactivación no fotoquímica (calor) permanece constante (Liu y Cheng, 2010). En nuestro caso, los valores de NPQ aumentaron en el tiempo (datos no mostrados). En una revisión publicada recientemente los autores sostienen que la SIF y el rendimiento cuántico del PSII varían concomitantemente en respuesta a condiciones de estrés cuando las mediciones se realizan en condiciones de alta irradiación (Porcar-Castell *et al.*, 2014). Las condiciones establecidas por los autores coinciden con las condiciones de nuestras mediciones, las cuales fueron realizadas sobre plantas senescentes siempre bajo alta irradiación de luz (entre las 11 y las 14 h). Basados en estas observaciones y bajo nuestras condiciones de medición, obtuvimos una correlación positiva entre SIF_{760}/a y F_{PSII} y por lo tanto con la EUR.

Tal como lo sugerían evidencias anteriores, el NDVI y el PRI (y por lo tanto la EUR) presentan una correlación muy fuerte para una cobertura dada, al menos en condiciones abióticas similares (radiación, temperatura). Alguno de los factores que modifican una y otra variable operan (para pastizales templados) de manera similar. Por ejemplo, un estrés nutricional reduce ambas variables. Sin embargo, en condiciones de campo la

correlación fue inversa y más débil que en laboratorio. Esto sugiere que una parte de la variabilidad tiene controles independientes para el NDVI y el PRI. De hecho, variaciones en el nivel de radiación o en el estrés hídrico (y su interacción) puede determinar variaciones de distinto signo y magnitud en la EUR y en la fracción de la radiación absorbida.

¿Por qué no se relacionan los valores de EUR medido a campo y el PRI MODIS11-12 cuando en el laboratorio mostraban una asociación clara? Una serie de factores puede explicar esto. Por un lado, diferencias en la escala espacial de las mediciones. Las parcelas de corte a campo ocupan unos pocos m^2 mientras que el valor de PRI está integrando un área de cientos de hectáreas. Hay, a su vez, problemas asociados a la escala temporal. El PRI corresponde a un valor instantáneo mientras que los datos a campo integran períodos de meses. Por otro lado, las mediciones a campo de PPNA por cosechas de biomasa presentan errores muy importantes (Sala y Austin, 2000; Oesterheld *et al.*, 2011) y parte de la variabilidad en EUR provendría de la incertidumbre asociada a esas estimaciones.

Los datos provenientes de distintas fuentes (PRI con distintas fuentes, EUR a partir de cortes) muestran que los tres recursos evaluados difieren en su valor promedio. Las pasturas implantadas presentan valores mayores que los pastizales densos y éstos son superiores a los ralos. La magnitud de la diferencia es mayor entre pasturas y campo natural que entre comunidades, tal como lo sugerían estudios previos (Oyarzabal *et al.*, 2011; Baeza *et al.*, 2011).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAEZA S, PARUELO JM, AYALA W.** 2011. Eficiencia en el uso de la radiación y productividad primaria en recursos forrajeros de Sierras y Lomadas del Este. *Agrociencia Uruguay*, 15(2): 48–59.
- CHENG Y-B, MIDDLETON E, ZHANG Q, HUENNRICHK, CAMPBELL P, CROPL, COOK B, KUSTAS W, DAUGHTRY C.** 2013. Integrating solar induced

- fluorescence and the photochemical reflectance index for estimating gross primary production in a cornfield. *Remote Sensing*, 5(12): 6857– 6879.
- COOPS N, HILKER T, HALL F, NICHOL C, DROLET G.** 2010. Estimation of light-use efficiency of terrestrial ecosystems from space: A status report. *BioScience*, 60(10): 788–797.
- CORDON G, LAGORIO MG.** 2006. Re-absorption of chlorophyll fluorescence in leaves revisited. A comparison of correction models. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 5(8): 735–740.
- CORDON G, LAGORIO MG, PARUELO JM.** 2016. Chlorophyll fluorescence, photochemical reflective index and normalized difference vegetative index during plant senescence. *Journal of plant physiology*, 199: 100–110.
- DAMM A, ERLER A, GIOLI B, HAMDI K, HUTJES R, KOSVANCOVA M, MERONI M, MIGLIETTA F, MOERSCHA, MORENO J, SCHICKLING A, SONNENSCHNEIDER R, UDELHOVEN T, VAN DER LINDEN S, VANDERTOL C, HOSTERT P, RASCHER U.** 2010. Remote sensing of sun-induced fluorescence to improve modeling of diurnal courses of gross primary production (GPP). *Global Change Biology*, 16(1): 171 – 186.
- DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W.** 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 172(1): 11– 21.
- DIBELLA CM, PARUELO JM, BECERRAJE, BACOUR C, BARET F.** 2004. Experimental and simulated evidences of the effect of senescent biomass on the estimation of fPAR from NDVI measurements on grass canopies. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 5415 – 5427.
- DROLET GG, HUENNRICH KF, HALL FG, MIDDLETON EM, BLACK TA, BARRAG, MARGOLIS HA.** 2005. A MODIS-derived photochemical reflectance index to detect inter-annual variations in the photosynthetic light-use efficiency of a boreal deciduous forest. *Remote Sensing of Environment*, 98(2): 212 – 224.
- FILELLA I, PEÑUELAS J., LLORENS L., ESTIARTE M.** 2004. Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO₂ uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sensing of Environment*, 90(3): 308 – 318.
- GAMON J., PEÑUELAS J., FIELD C.** 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of environment*, 41(1): 35 – 44.
- GAMON J, SERRANO L, SURFUS J.** 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia*, 112(4): 492 – 501.
- GAMON J, KOVALCHUK O, WONG C, HARRISA, GARRITY S.** 2015. Monitoring seasonal and diurnal changes in photosynthetic pigments with automated PRI and NDVI sensors. *Biogeosciences*, 12(13): 4149 – 4159.
- GARBULSKY M, PEÑUELAS J, OURCIVAL J, FILELLA I.** 2008. Estimación de la eficiencia del uso de la radiación en bosques mediterráneos a partir de datos MODIS. Uso del Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI). *Ecosistemas*, 17(3): 89 – 97.
- GRACE J, NICHOL C, DISNEY M, LEWIS P, QUAIFFE T, BOWYER P.** 2007. Can we measure terrestrial photosynthesis from space directly, using spectral reflectance and fluorescence? *Global Change Biology*, 13(7): 1484 – 1497.
- GUO J, TROTTER C.** 2004. Estimating photosynthetic light-use efficiency using the photochemical reflectance index: variations among species. *Functional Plant Biology*, 31(3): 255 – 265.
- LAGORIO MG.** 2011. Chlorophyll fluorescence emission spectra in photosynthetic organisms. En: Le H, Salcedo E. [Eds.]. *Chlorophyll: Structure, Production and Medicinal Uses*. Hauppauge NY: Nova Publisher. pp. 115 – 150.
- LEZAMA F, PEREIRA, M, ALTESOR A, PARUELO JM.** 2019. Grasslands of Uruguay: a floristic based description of their heterogeneity. *Phytocoenologia*, DOI: 10.1127/phyto/2019/0215
- LIU L, CHENG Z.** 2010. Detection of vegetation light-use efficiency based on solar-induced chlorophyll

- fluorescence separated from canopy radiance spectrum. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 3(3): 306 – 312.
- MAXWELL K, JOHNSON G.** 2000. Chlorophyll fluorescence – A practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345): 659 – 668.
- MONTEITH JL.** 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain (and discussion). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 281(980): 277 – 294.
- MOYAI, CAMENEN L, EVAIN S, GOULAS Y, CEROVIC Z, LATOUCHE G, FLEXAS J, OUNIS A.** 2004. A new instrument for passive remote sensing: 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91(2): 186 – 197.
- OESTERHELD M, PARUELO JM, OYARZABAL M.** 2011. Estimación de la productividad primaria neta aérea a partir de diferencias de biomasa y de integración de la radiación absorbida. En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds.]. Pastizales naturales: Bases ecológicas para su manejo. Marcos conceptuales e investigaciones sobre la estructura y el funcionamiento de los pastizales naturales y de su aprovechamiento en sistemas ganaderos extensivos. Montevideo: Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. pp. 113 – 119.
- OYARZABAL M, OESTERHELD M, GRIGERA G.** 2011. ¿Cómo estimar la eficiencia en el uso de la radiación mediante sensores remotos y cosechas de biomasa? En: Altesor A, Ayala W, Paruelo JM. [Eds.]. Pastizales naturales: Bases ecológicas para su manejo. Marcos conceptuales e investigaciones sobre la estructura y el funcionamiento de los pastizales naturales y de su aprovechamiento en sistemas ganaderos extensivos. Montevideo: Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. pp. 121 – 133.
- PORCAR-CASTELL A, TYYSTJÄRVI E, ATHERTON J, VANDERTOL C, FLEXAS J, PFÜNDEL EE, MORENO J, FRANKENBERG C, BERRY JA.** 2014. Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. *Journal of experimental botany*, 65(15): 4065 – 4095.
- SALA O, AUSTIN A.** 2000. Methods of Estimating Aboveground Net Primary Productivity. In: Sala O.E., Jackson R.B., Mooney H.A., Howarth R.W. (Eds) *Methods in Ecosystem Science*. Springer, New York, NY
- STRACHAN IB, PATTEY E, BOISVERT JB.** 2002. Impact of nitrogen and environmental conditions on corn as detected by hyperspectral reflectance. *Remote sensing of Environment*, 80(2): 213 – 224.
- SIMS D, GAMON J.** 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment*, 81(2-3): 337 – 354.
- STYLINSKI C, GAMON J, OECHEL W.** 2002. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia*, 131(3): 366 – 374.