

Estimación de la eficiencia del uso de la radiación en bosques mediterráneos a partir de datos MODIS. Uso del Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI)

M.F. Garbulsky^{1,2}, J. Peñuelas¹, J.M. Ourcival³, I. Filella¹

(1) Unitat d'Ecofisiologia i Canvi Global CREAM-CEAB-CSIC, CREAM (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra. España.

(2) Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, C1417DSE, Buenos Aires, Argentina.

(3) DREAM, CEFE, CNRS, UMR5175, F-34293 Montpellier Cedex 5, Francia.

➤ Recibido el 27 de julio de 2008, aceptado el 3 de septiembre de 2008.

Garbulsky, M. F., Peñuelas, J., Ourcival, J. M., 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.

Muchos de los modelos actuales para estimar la productividad primaria bruta (PPB) de los ecosistemas terrestres dependen de la eficiencia del uso de la radiación (EUR), el cociente entre el CO₂ absorbido y la radiación absorbida. Una metodología para estimar la EUR a partir de datos satelitales independizaría a las estimaciones de productividad primaria de los datos climáticos hasta ahora usados para estimar la EUR. En este trabajo mostramos que los bosques mediterráneos presentan muy leves cambios estacionales de los índices de vegetación, indicadores de biomasa verde y, por el contrario, grandes cambios estacionales en la absorción de CO₂. El Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI), calculado a partir de la reflectancia obtenida con el sensor MODIS, presentó una alta correlación con la variabilidad estacional de la EUR estimada a escala de ecosistema con técnicas de covarianza turbulenta en dos bosques mediterráneos, a lo largo de cinco años. Estos resultados nos muestran que es posible estimar la variabilidad temporal de la EUR utilizando el PRI y mejorar las estimaciones de la absorción de carbono. Este avance conceptual y tecnológico evita así la necesidad de realizar supuestos sobre las variaciones de la EUR y la relación con sus controles climáticos.

Palabras clave: productividad primaria bruta, EUR, vegetación, teledetección, índices espectrales

Garbulsky, M. F., Peñuelas, J., Ourcival, J. M., Filella, I. (2008). Radiation use efficiency estimation in Mediterranean forests using MODIS Photochemical Reflectance Index (PRI). *Ecosistemas* 17(3):89-97.

Many of the current models to estimate gross primary productivity (GPP) of terrestrial ecosystems depend on the radiation use efficiency (RUE), the ratio between absorbed CO₂ and absorbed radiation. A methodology for estimating the RUE from satellite data would make estimates of primary productivity independent of climate data so far used to estimate the RUE. This study showed that the Mediterranean forests present very mild seasonal changes in their vegetation indices, indicators of green biomass and, by contrast, large seasonal changes in absorbed CO₂. The Photochemical Reflectance Index (PRI), calculated from the surface reflectance obtained by the MODIS sensor, presented a high correlation with the seasonal variability of the RUE estimated at ecosystem scale with eddy covariance techniques at two Mediterranean forests, along five years. These results showed that it is possible to estimate the temporal variability of RUE using the PRI and to improve the estimates of carbon absorption. This conceptual and technological improvement avoids the need to make assumptions about changes in the EUR and its relation to climate controls.

Keywords: gross primary productivity, RUE, vegetation, remote sensing, spectral indices

Introducción

La estimación y predicción de la absorción de dióxido de carbono por los ecosistemas representa un desafío crítico en la cuantificación del ciclo del carbono. La comunidad científica ha dedicado grandes cantidades de tiempo y recursos para determinar el balance global de carbono en el contexto del cambio climático (Ciais et al. 2005, Boisvenue y Running 2006, Schulze 2006). Las metodologías actuales para estimar la productividad primaria bruta usando técnicas de teledetección dependen principalmente de la radiación absorbida y de su eficiencia de conversión en compuestos carbonados (Monteith 1977, Paruelo 2008 en este número).

El comportamiento estacional de la absorción de carbono, de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (FPAR) y de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), dependen de las limitaciones estructurales y fisiológicas del funcionamiento del ecosistema. La capacidad de estimar la estacionalidad de la absorción de carbono por la vegetación a partir de datos de área foliar o de otros estimadores como el FPAR, depende del acople o desacople entre la estacionalidad de la radiación absorbida y las limitaciones ambientales al crecimiento de la vegetación (Bondeau et al. 1999). Acoples estacionales fuertes y positivos entre el área foliar y la tasa fotosintética ocurren principalmente en bosques boreales (Vourlitis et al. 2000, Boelman et al. 2005), en bosques templados deciduos (Waring et al. 1995) o en cultivos anuales en los que el área foliar, la radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR) y las restricciones climáticas también covarían. Por el contrario, una baja estacionalidad del FPAR y una baja correlación con la absorción de carbono ocurren por ejemplo en tipos de vegetación perenne en áreas templadas o de clima mediterráneo (Garbulsky et al. 2008). En estos casos, la absorción de carbono estaría principalmente controlada por cambios en la EUR.

Trabajos realizados a escala de hoja y de planta muestran que es posible estimar de forma remota la eficiencia en el uso de la radiación a partir del Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI, por sus siglas del inglés, Photochemical Reflectance Index, Gamon et al. 1992, Peñuelas et al. 1995, Peñuelas et al. 1997). El PRI, derivado de espectroradiómetros de alta resolución espectral, se utiliza cada vez más como indicador del funcionamiento fotosintético a escala de ecosistema (Asner et al. 2004, Inoue et al. 2008). El comportamiento del PRI está relacionado principalmente con los mecanismos de fotoprotección de las hojas. En escalas temporales breves (diaria), la actividad del ciclo de las xantofilas se encuentra relacionada con la reflectancia en 531 nm (Gamon et al. 1990, Gamon et al. 1992, Peñuelas et al. 1995, Filella et al. 1996, Gamon et al. 1997). En el ciclo de las xantofilas, la violaxantina se convierte a zeaxantina por intermedio de la anteraxantina en presencia del ascorbato y un pH ácido inducido por la bomba de protones promovida por la luz (Demmig-Adams y Adams 1992), conduciendo a un aumento en la disipación de la energía como calor, que se considera un mecanismo de protección contra la fotodegradación (Demmig-Adams y Adams 2006). Este proceso de la disipación de exceso de la radiación por las plantas se ha visto relacionado con aumentos de la absorbancia cerca de los 531 nm (Bilger y Björkman 1990). Por lo tanto, la medición de los cambios en la reflectancia en esta longitud de onda proporciona una estimación indirecta de esta disipación de exceso de la radiación y, por lo tanto, del funcionamiento fotosintético. El PRI también podría estar evaluando otros cambios en los pigmentos aparte de los del ciclo de la xantofila. El PRI se encuentra relacionado con el cociente carotenoides/clorofila en hojas verdes (Sims y Gamon 2002, Filella et al. 2004, Filella et al. en prensa). Carotenoides tales como el β - caroteno o la luteína también se relacionan con los procesos de fotoprotección (Frank y Brudvig 2004). 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. El PRI mide la reflectancia relativa a cada lado del pico en la zona del verde del espectro (550 nm), compara la reflectancia en la zona del azul (absorción de clorofila y carotenoides) con la reflectancia en la zona del rojo (absorción de clorofila solamente).

Complementando a los índices espectrales de vegetación y por lo tanto de productividad potencial (Gamon et al. 1995), el PRI permite mejorar las estimaciones de absorción de carbono en diferentes ecosistemas a partir de sensores aerotransportados (Rahman et al. 2001, Nichol et al. 2002, Nichol et al. 2006). La cobertura global que ofrecen los sensores satelitales mejorará significativamente nuestra capacidad de extender a escala global las estimaciones de la EUR basadas en el PRI. Sin embargo, las posibilidades ofrecidas por las imágenes satelitales han sido evaluadas en muy pocos casos (Rahman et al. 2004, Drolet et al. 2005). En aquellos ecosistemas en los que la alta estacionalidad del índice de área foliar es el principal control de la absorción de carbono, las aproximaciones mediante los índices de vegetación tradicionales (Tucker et al. 1985, Sims et al. 2006b) son suficientemente robustas para conseguir buenas estimaciones de Productividad Primaria Bruta (PPB, Sims et al. 2006a). En cambio, las estimaciones de PPB de ecosistemas con una baja estacionalidad en la absorción de radiación pero con una alta estacionalidad en su absorción de carbono, tales como los bosques mediterráneos esclerófilos o los bosques de coníferas en regiones subtropicales húmedas, podrían mejorarse mediante el uso del PRI.

En este trabajo evaluamos la capacidad del PRI, derivado de los sensores satelitales MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), como estimador de la variabilidad estacional de la EUR en los bosques mediterráneos. En este tipo de bosques contar con medidas precisas de la EUR para estimar la productividad primaria resulta de gran importancia debido a los pequeños cambios en la estructura y en el índice de área foliar y por lo tanto en la absorción de radiación. Por lo tanto, estos bosques representan una oportunidad ideal para explorar y evaluar hipótesis relativas a la utilidad de metodologías alternativas para modelar la productividad primaria sobre la base de estimaciones remotas de la EUR.

Materiales y Métodos

Analizamos la capacidad del PRI como estimador de la EUR en dos bosques mediterráneos dominados por encinas (*Quercus ilex*). Utilizamos datos satelitales del sensor MODIS y de flujos de carbono provenientes de torres de covarianza turbulenta (eddy covariance) en Puechabon (Languedoc Roussillon, Francia, 43° 44' S., 3° 35.76' W.) y Castelporziano (Lazio, Italia, 41° 42' S., 12° 22' E.). El bosque de Puechabon ocupa un área aproximada de 1500 ha y ha sido raleado hasta la década de 1940. El bosque de Castelporziano ocupa un área mayor a las 2500 ha, con una mayor homogeneidad de la cubierta en este último caso y se ha mantenido sin ningún manejo por siglos. La precipitación media anual es de 1054 mm en Puechabon y de 828 mm en Castelporziano, la temperatura media anual es de 11.8 °C y de 16.6 °C y la evapotranspiración potencial de 1498 y de 1435 mm respectivamente (2001-2005). El bosque de Puechabon presenta un índice de área foliar de 2.9 m².m⁻², mientras que el de Castelporziano uno de 3.5. El suelo es franco arcilloso en Puechabon y arenoso en Castelporziano (Reichstein et al. 2002). Evaluamos, para el período enero 2001 - diciembre 2005, el PRI como un estimador remoto de la EUR, el cociente entre la productividad y la radiación absorbida por la vegetación. La productividad primaria bruta (PPB) puede ser estimada como (Monteith 1977):

$$PPB [g C m^{-2} d^{-1}] = APAR [MJ m^{-2} d^{-1}] \times EUR [g C MJ^{-1}] \quad [1]$$

por lo tanto

$$EUR = PPB/APAR \quad [2]$$

donde EUR es la eficiencia bruta en el uso de la radiación y APAR es el PAR (radiación incidente fotosintéticamente activa) absorbida por la vegetación, calculada como el producto de PAR [MJ m⁻² d⁻¹] y FPAR (la fracción del PAR absorbida por la vegetación, sin unidades). Empleamos tres estimadores alternativos del FPAR. Por un lado, el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI = (banda 2 - banda 1)/(banda 2 + banda 1) y el Índice de Vegetación Mejorado (EVI = 2.5*(banda 2 - banda 1)/(banda 2 + 6*banda 1 - 7.5* banda 3), ambos derivados de datos MODIS de reflectancia de superficie (MOD09A1): banda 1 (620-670 nm), banda 2 (841 - 876 nm), banda 3 (459 - 479 nm). A partir de los datos de NDVI y EVI calculamos el FPAR como: $FPAR_{(NDVI)} = 1.24 \times NDVI - 0.168$ (Sims et al. 2005), y $FPAR_{(EVI)} = EVI$ (Xiao et al. 2005). Por otro lado se utilizó el producto FPAR MODIS (MOD15A2, Myneni et al. 2002), el que se produce a 1 km y con 8 días de resolución temporal a partir de la información de reflectancia de superficie corregida atmosféricamente de las siete primeras bandas de MODIS. El algoritmo FPAR MODIS compara las reflectancias observadas en esas siete bandas con una colección de datos espectrales obtenidos a partir de un modelo de transferencia radiativa para diferentes coberturas de la tierra según la clasificación MODIS Land Cover Product (MOD12) y produce el valor más probable de FPAR para cada píxel y su correspondiente dispersión. Aparte de las tres estimaciones de EUR, calculamos también el cociente PPB/PAR como un estimador de la EUR independiente de los datos satelitales.

Estimamos la PPB a partir de los flujos de CO₂ de torres de covarianza turbulenta (Rambal y Ourcival 2007, Valentini et al. 2007). Utilizamos el promedio de los valores cada media hora de PPB y PAR para aquellos períodos de 8 días con datos de reflectancia superficial de MODIS (MOD09A1 V005). Las imágenes MOD09A1 de 500 m de resolución espacial están formadas por compuestos de 8 días contruidos a partir de la reflectancia superficial del día, que dentro del período de 8 días presentaba mejores condiciones atmosféricas. Para esos determinados días, el NDVI y el EVI fueron calculados a partir de las imágenes MOD09A1. La resolución temporal de este análisis es de 8 días, lo cual corresponde a la de los datos MOD09A1 y MOD15A2. Se utilizaron datos diarios de radiancias calibradas de MODIS de 1 km (MODIS Terra L1b – MOD021km V005) para las bandas 11 (526-536 nm) y 12 (546-556 nm) para calcular el PRI = (banda 11 - banda 12)/(banda 11 + banda 12) para los píxeles que incluyen las torres (1 píxel en cada sitio). Utilizamos para el cálculo del PRI los datos para los mismos días exactos que para el cálculo de los índices de vegetación utilizados (NDVI, EVI, y $FPAR_{(MOD15)}$). Dado que no se encuentran disponibles los datos de reflectancia superficial de MODIS para las bandas 11 y 12, utilizamos las radiancias calibradas para aquellas bandas. Los efectos atmosféricos para ambas bandas serían similares ya que se encuentran ubicadas en posiciones muy cercanas en el espectro (Vermote et al. 1997, Vermote et al. 2002) y además utilizamos un índice espectral normalizado, por lo que el PRI no debería verse afectado de forma significativa por utilizar datos sin correcciones atmosféricas.

Primero, evaluamos para los dos bosques mediante regresiones lineales la relación entre el PRI y el cociente PPB/PAR. En segundo lugar, evaluamos al PRI como estimador de la EUR estimada a partir de los tres estimadores de FPAR (NDVI, EVI y $\text{FPAR}_{(\text{MOD15})}$).

Resultados

La variación estacional del FPAR derivado de los índices de vegetación resultó mayor en Puechabon que en Castelporziano. El EVI presentó una pauta estacional en los dos sitios con valores máximos en verano y mínimos en invierno (**Fig. 1**), mientras que el $\text{FPAR}_{(\text{NDVI})}$ y $\text{FPAR}_{(\text{MOD15})}$ no presentaron una pauta estacional. La variabilidad de estos dos índices fue mucho mayor en Puechabon que en Castelporziano, y en este último aparecen constantemente saturados. La estacionalidad del PRI fue similar a la de PPB/PAR en ambos sitios a lo largo del período de estudio. El PRI resultó un buen reflejo de los cambios estacionales de PPB/PAR, por su estacionalidad y magnitud (**Fig. 1**).

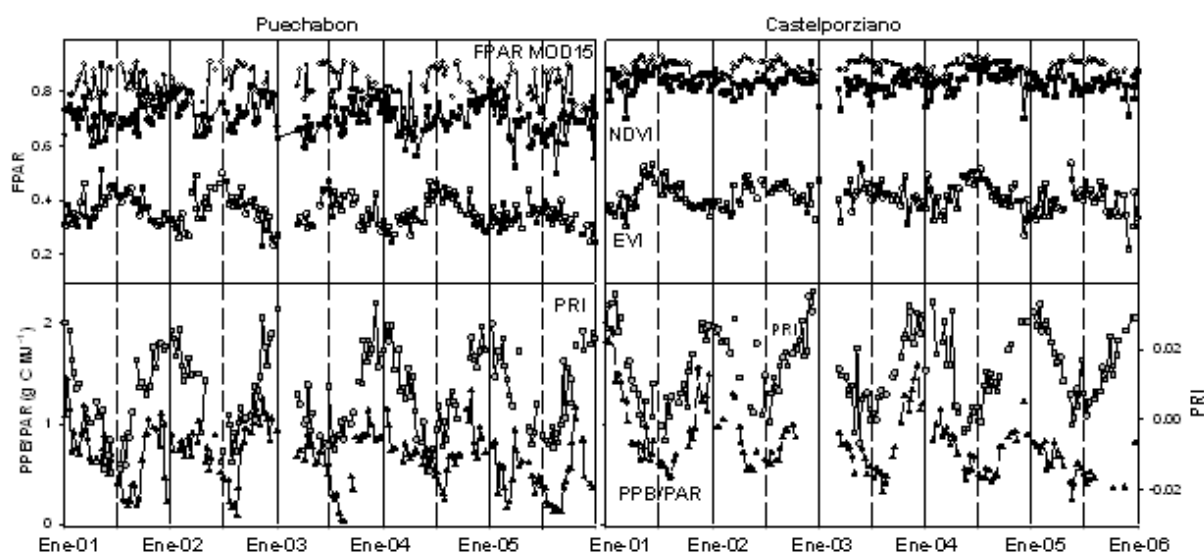


Figura 1. Variación estacional de los índices de vegetación y del cociente PPB/PAR en los bosques esclerófilos de Puechabon y Castelporziano (2001-2005). Los paneles superiores muestran la variación estacional del FPAR derivado del NDVI, EVI y $\text{FPAR}_{(\text{MOD15})}$ y los inferiores PRI y PPB/PAR.

El PRI resultó ser un buen estimador de la relación PPB/PAR. El análisis de las relaciones entre PPB/PAR y PRI (**Fig. 2**) mostró correlaciones más fuertes en Castelporziano ($r=0.71$; $p<0.001$; $n=135$) que en Puechabon ($r=0.51$; $p<0.001$; $n=160$).

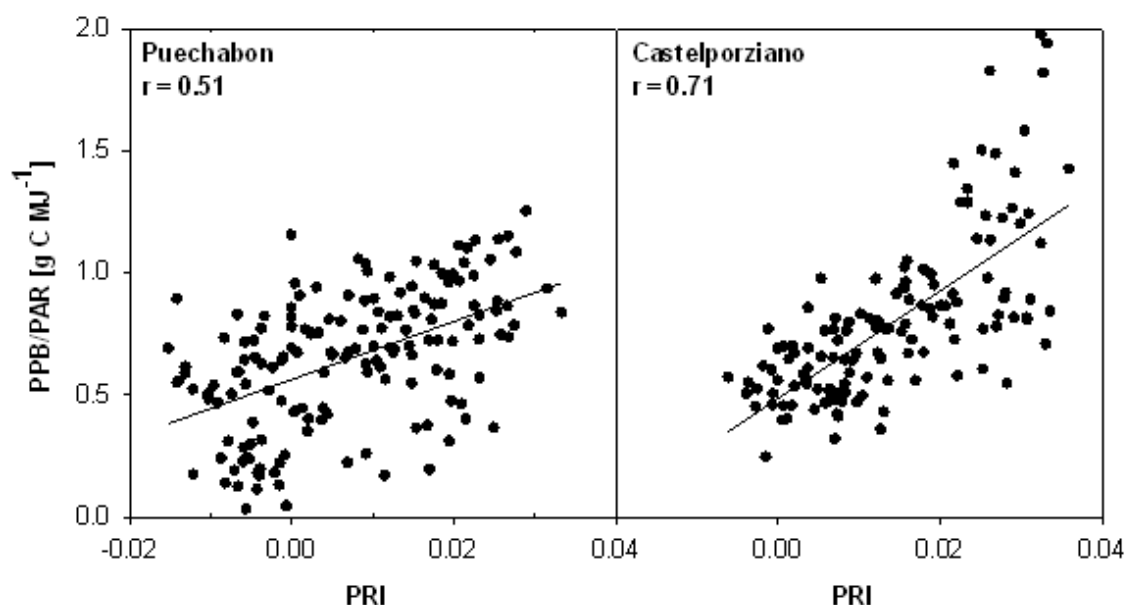


Figura 2. Relación entre el cociente entre la productividad primaria bruta y la radiación incidente fotosintéticamente activa (PPB/PAR) y el Índice de Reflectancia Fotoquímica -MODIS (PRI) para períodos de 8 días (2001-2005) en Puechabon y Castelporziano.

El PRI también presentó correlaciones significativas ($p < 0.001$) con la EUR en ambos sitios. Sin embargo existieron diferencias entre ambos sitios y entre las estimaciones de EUR derivadas de los tres estimadores de FPAR (**Fig. 3**). Las correlaciones entre PRI y la EUR derivada del uso del EVI fueron las que presentaron mayores coeficientes de correlación en ambos sitios y fueron diferentes (test de t; $p < 0.001$) a las correlaciones derivadas del NDVI y $FPAR_{(MOD15)}$. Las correlaciones entre el PRI y la EUR derivada del uso de NDVI y $FPAR_{(MOD15)}$ para cada sitio mostraron similares coeficientes de correlación y similares pendiente (test de t; $p > 0.5$;) aunque diferentes ordenadas para ambos sitios ($p < 0.001$).

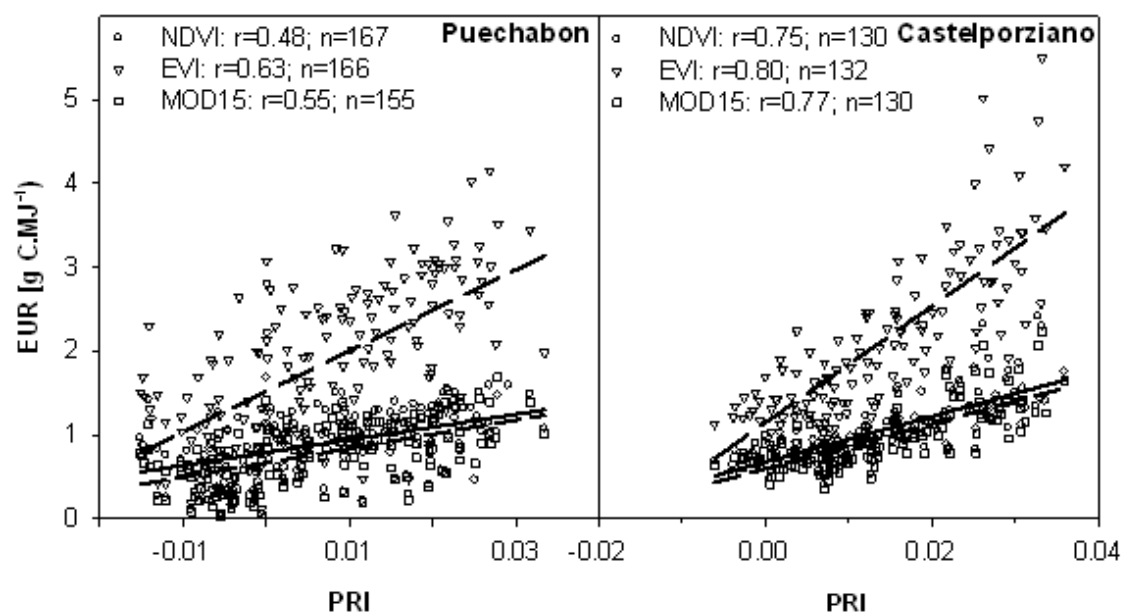


Figura 3. Relación entre la eficiencia del uso de la radiación (EUR) calculado a partir de tres estimadores de FPAR (NDVI, EVI y $FPAR_{(MOD15)}$) y el Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI) en dos bosques mediterráneos.

Discusión

En este trabajo mostramos que el PRI es un buen estimador de la eficiencia del uso de la radiación (EUR) de los bosques mediterráneos a escala de ecosistema. En estos bosques, que presentan una muy baja estacionalidad de la absorción de radiación comparados con otros tipos de bosques, la inclusión de un estimador satelital de la EUR permitirá mejorar las estimaciones de PPB. La utilización del PRI del bosque mediterráneo de Castelporziano redujo significativamente el error en la estimación de la PPB en comparación con la estimación de PPB efectuada regularmente por el equipo MODIS (Garbulsky et al. 2008). De la misma manera, es esperable que el PRI permita la estimación de la variabilidad temporal de la EUR en otros tipos de vegetación en los que los cambios estacionales del área foliar son muy leves. Estos resultados pueden ser de notable importancia y tener aplicaciones concretas tanto en la estimación de la productividad como en la detección de los efectos del cambio climático sobre el funcionamiento de la vegetación previos a la reducción de área foliar.

Las diferencias observadas en el FPAR entre Puechabon y Castelporziano podrían estar en parte explicadas por las diferencias de agua disponible en el suelo, particularmente durante el verano. En Puechabon la precipitación es más alta que en Castelporziano y la temperatura media anual es más baja. Sin embargo, el suelo cárstico de Puechabon presenta una baja capacidad de retención hídrica, mientras que el suelo profundo con una capa de agua permanente de Castelporziano reduciría el estrés hídrico en el verano, y por lo tanto podría ser la causa de los mayores valores de FPAR. Otros eventos puntuales, tal como una defoliación parcial ocurrida en Puechabon en la primavera del 2005, podrían explicar la disminución de los valores de FPAR en comparación con las anteriores estaciones de crecimiento (**Fig. 1**).

En este trabajo mostramos relaciones lineales entre PRI y EUR. Sin embargo no descartamos que el PRI se pueda saturar ante aumentos de la EUR, tal como se pudo ver a escala foliar (Peñuelas et al. 1995, Gamon et al. 1997) y tal como apuntan los datos de Castelporziano (**Fig. 2**). Los trabajos previos no son concluyentes sobre la naturaleza de esta relación y el tipo de relación varía según la escala del análisis y la cantidad de datos analizados (Peñuelas et al. 1997, Nichol et al. 2002, Drolet et al. 2005, Nakaji et al. 2006).

El PRI, definido originalmente a escala de hoja y de planta (Gamon et al. 1995, Peñuelas et al. 1995, Peñuelas et al. 1997), es un buen estimador de la EUR en los bosques mediterráneos estudiados a pesar de los problemas asociados al cálculo del PRI a escala de ecosistema. Primero, las bandas MODIS 11 y 12, utilizadas para el cálculo del PRI, tienen una muy baja señal en comparación con las bandas utilizadas para calcular los índices de vegetación (NDVI, EVI). A pesar de ello, y de la mayor influencia que podrían generar la nubosidad y otros ruidos atmosféricos, el PRI aparentemente captó la señal de la EUR. Las ligeras diferencias de las relaciones EUR/PRI entre los dos sitios podrían estar explicadas parcialmente por la baja relación señal/ruido de las bandas utilizadas en el PRI junto con las diferencias en la heterogeneidad espacial de la vegetación de los dos sitios. Si bien los dos sitios analizados representan extensos rodales de bosque mediterráneo, suficientemente grandes para ubicar un píxel MODIS (1 km), Puechabon presenta una mayor heterogeneidad y algún sector con menor cobertura de la vegetación. Existen otros efectos físicos que podrían influir sobre la señal del PRI, tales como la estructura de la vegetación, el ángulo solar y las diferencias en el tipo de suelo (Gamon et al. 1992). Áreas con baja cobertura de vegetación presentarían ciertamente problemas para estimar la EUR mediante esta metodología (Filella et al. 2004, Sims et al. 2006a). Por otro lado, los errores relacionados con el georregistro y la baja resolución espacial del PRI MODIS podrían aumentar la influencia de las zonas aledañas a Puechabon, que generarían más ruido que las de Castelporziano. Estos problemas podrían reducirse utilizando imágenes de mayor resolución espacial provenientes de otros satélites.

Las reflectancias corregidas de las bandas utilizadas en el PRI – MODIS no se encuentran disponibles hasta el momento. La utilización de un índice espectral normalizado y con bandas cercanas ubicadas en el sector del verde del espectro, tal como es el PRI, y las correlaciones significativas entre la EUR y el PRI sugieren que el PRI podría calcularse a partir de las radiancias y prescindiendo del uso de las reflectancias. Otros trabajos también indican que las correcciones atmosféricas no son siempre necesarias al utilizar bandas ubicadas en porciones cercanas del espectro (Drolet et al. 2005).

La estimación de la EUR a partir del PRI mostró que puede ser un camino válido para mejorar las estimaciones de la variabilidad estacional e interanual de PPB (Garbulsky et al. 2008). La reducción del ruido generado por la inclusión de diferentes variables climáticas y por los supuestos acerca de los efectos de estas variables climáticas sobre la eficiencia del uso de la radiación (Heinsch et al. 2006), son algunas de las causas por las que una estimación directa de la EUR real mejora las estimaciones de la PPB.

En cualquier caso, avances tecnológicos en cuanto a la resolución espacial podrían mejorar aún más los resultados presentados en este trabajo. Por otro lado, también la ubicación y el ancho de las bandas utilizadas para el cálculo del PRI podrían ser mejoradas. El PRI fue definido a partir de una banda ubicada en los 571 nm en lugar de la banda 12 (546-556 nm)

utilizada en este trabajo, y se ha usado un ancho de 10 nm en lugar de los 2 nm utilizados originalmente en el cálculo del PRI a escala foliar (Gamon et al. 1992, Peñuelas et al. 1995). Con estas mejoras se podría reducir el ruido en la señal del PRI a escala de ecosistema y convertir a este índice en un mejor estimador de la eficiencia de uso de la radiación y por tanto de la fijación de carbono en los bosques mediterráneos.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por proyectos de la Generalitat de Catalunya (SGR2005-00312) del Ministerio de Educación y Ciencia de España (CGL2006-04025/BOS) y de la Fundación BBVA. M.F.G. contó con el apoyo de la Universidad de Buenos Aires y el Comisionado para Universidades e Investigación del Departamento de Innovación, Universidades y Empresa de la Generalitat de Catalunya y del Fondo Social Europeo. Nuestro agradecimiento a Riccardo Valentini y Dario Papale quienes proporcionaron los datos del sitio experimental de Castelporziano, financiado por el proyecto CarboItaly FISIR, y a Serge Rambal quien proporcionó los de Puechabon.

Referencias

- Asner, G.P., Nepstad, D., Cardinot, G., Ray, D. 2004. Drought stress and carbon uptake in an Amazon forest measured with spaceborne imaging spectroscopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:6039-6044.
- Bilger, W., Björkman, O. 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research* 25:173-185.
- Boelman, N.T., Stieglitz, M., Griffin, K.L., Shaver, G.R. 2005. Inter-annual variability of NDVI in response to long-term warming and fertilization in wet sedge and tussock tundra. *Oecologia* 143:588-597.
- Boisvenue, C., Running, S.W. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12:862-882.
- Bondeau, A., Kicklighter, D.W., Kaduk, J. 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): importance of vegetation structure on seasonal NPP estimates. *Global Change Biology* 5:35-45.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E. D., Vesala, T., Valentini, R. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529-533.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43:599–626.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist* 172:11-21.
- Drolet, G.G., Huemmrich, K. F., Hall, F.G., Middleton, E.M., Black, T.A., Barr, A.G., Margolis, H.A. 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* 98:212-224.
- Filella, I., Amaro, T., Araus J.L., Penuelas, J. 1996. Relationship between photosynthetic radiation-use efficiency of Barley canopies and the photochemical reflectance index (PRI). *Physiologia Plantarum* 96:211-216.
- 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* 90:308-318.
- Filella, I., Porcar-Castell, A., Munné-Bosch, S., Bäck, J.M., Garbulsky F., Peñuelas, J., en prensa. PRI assessment of long-term changes in carotenoids/chlorophyll ratio and short-term changes in de-epoxidation state of the xanthophyll cycle. *International Journal of Remote Sensing* 000:000-000.

- Frank, H.A., Brudvig, G.W. 2004. Redox functions of carotenoids in photosynthesis. *Biochemistry* 43:8607-8615.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Bilger, W., Björkman, O., Fredeen, A., Peñuelas, J. 1990. Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* 85:1-7.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M., Griffin, K., Hartley, A., Joel, G., Peñuelas J., Valentini, R. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthetic activity in three Californian vegetation types. *Ecological Applications* 5:28-41.
- Gamon, J.A., Peñuelas, J., Field, C.B. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* 41:35-44.
- Gamon, J.A., Serrano L., Surfus, J.S. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112:492-501.
- Garbulsky, M.F., Peñuelas, J., Papale D., Filella, I. 2008. Remote estimation of carbon dioxide uptake of a Mediterranean forest. *Global Change Biology*, doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01684.x
- Heinsch, F.A., Zhao, M., Running, S.W., Kimball, J.S., Nemani, R.R., Davis, K.J., Bolstad, P.V., Cook, B. D., Desai, A.R., Ricciuto, D.M., Law, B.E., Oechel, W.C., Kwon, H.J., Luo, H., Wofsy, S.C., Dunn, A.L., Munger, J.W., Baldocchi, D.D., Xu, L., Hollinger, D.Y., Richardson, A.D., Stoy, P.C., Siqueira, M.B.S., Monson, R.K., Burns S.P., Flanagan, L.B. 2006. Evaluation of remote sensing based terrestrial productivity from MODIS using regional tower eddy flux network observations. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 44:1908-1925.
- Inoue, Y., Peñuelas, J., Miyata A., Mano, M. 2008. Normalized difference spectral indices for estimating photosynthetic efficiency and capacity at a canopy scale derived from hyperspectral and CO₂ flux measurements in rice. *Remote Sensing of Environment* 112:156-172.
- Monteith, J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:277-294.
- Myneni, R.B., Hoffman, S., Knyazikhin, Y., Privette, J.L., Glassy, J., Tian, Y., Wang, Y., Song, X., Zhang, Y., Smith, G.R., Lotsch, A., Friedl, M., Morisette, J.T., Votava, P., Nemani R.R., Running, S.W. 2002. Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. *Remote Sensing of Environment* 83:214-231.
- Nakaji, T., Oguma H., Fujinuma, Y. 2006. Seasonal changes in the relationship between photochemical reflectance index and photosynthetic light use efficiency of Japanese larch needles. *International Journal of Remote Sensing* 27:493-509.
- Nichol, C.J., Lloyd, J., Shibistova, O., Arneth, A., Roser, C., Knohl, A., Matsubara S., Grace, J. 2002. Remote sensing of photosynthetic-light-use efficiency of a Siberian boreal forest. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology* 54:677-687.
- Nichol, C.J., Rascher, U., Matsubara S., Osmond, B. 2006. Assessing photosynthetic efficiency in an experimental mangrove canopy using remote sensing and chlorophyll fluorescence. *Trees-Structure and Function* 20:9-15.
- Paruelo, J.M. 2008. La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas* 17(3):4-22.
- Peñuelas, J., Filella I., Gamon, J.A. 1995. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist* 131:291-296.
- Peñuelas, J., Llusia, J., Piñol J., Filella, I. 1997. Photochemical reflectance index and leaf photosynthetic radiation-use-efficiency assessment in Mediterranean trees. *International Journal of Remote Sensing* 18:2863-2868.
- Rahman, A.F., Cordova, V.D., Gamon, J.A., Schmid H.P., Sims. D.A. 2004. Potential of MODIS ocean bands for estimating CO₂ flux from terrestrial vegetation: A novel approach. *Geophysical Research Letters*, doi:10.1029/2004GL019778 31.
- Rahman, A.F., Gamon, J.A., Fuentes, D.A., Roberts D.A., Prentiss, D. 2001. Modeling spatially distributed ecosystem flux of boreal forest using hyperspectral indices from AVIRIS imagery. *Journal of Geophysical Research, [Atmospheres]* 106:33579-33591.

Rambal, S., Ourcival, J.-M. 2007. Level 4 dataset CEIP_EC_L4_FRPue_2003_v01 in CarboeuropelP Ecosystem Component Database. <http://gaia.agraria.unitus.it/database>.

Reichstein, M., Tenhunen, J.D., Rouspard, O., Ourcival, J.M., Rambal, S., Dore S., Valentini, R. 2002. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16:27-39.

Schulze, E.D. 2006. Biological control of the terrestrial carbon sink. *Biogeosciences* 3:147-166.

Sims, D.A., Gamon, J. A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81:337-354.

Sims, D.A., Luo, H., Hastings, S., Oechel, W.C., Rahman A.F., Gamon, J. A. 2006a. Parallel adjustments in vegetation greenness and ecosystem CO₂ exchange in response to drought in a Southern California chaparral ecosystem. *Remote Sensing of Environment* 103:289-303.

Sims, D.A., Rahman, A.F., Cordova, V.D., Baldocchi, D.D., Flanagan, L.B., Goldstein, A.H., Hollinger, D.Y., Misson, L., Monson, R.K., Schmid, H.P., Wofsy S.C., Xu, L.K. 2005. Midday values of gross CO₂ flux and light use efficiency during satellite overpasses can be used to directly estimate eight-day mean flux. *Agricultural and Forest Meteorology* 131:1-12.

Sims, D.A., Rahman, A.F., Cordova, V.D., El-Masri, B.Z., Baldocchi, D.D., Flanagan, L.B., Goldstein, A.H., Hollinger, D.Y., Misson, L., Monson, R.K., Oechel, W.C., Schmid, H.P., Wofsy S.C., Xu, L.K. . 2006b. On the use of MODIS EVI to assess gross primary productivity of North American ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* G04015, doi:10.1029/2006JG000162 111.

Tucker, C.J., Vanpraet, C.L., Sharman M.J., Vanittersum, G. 1985. Satellite remote-sensing of total herbaceous biomass production in the senegalese Sahel - 1980-1984. *Remote Sensing of Environment* 17:233-249.

Valentini, R., Arriga, N., Mazzenga F., Stefani, P. 2007. Level 4 dataset CEIP_EC_L4_ITCpz_v01 in carboeuropelP ecosystem component database <http://gaia.agraria.unitus.it/database>.

Vermote, E.F., El Saleous N.Z., Justice, C.O. 2002. Atmospheric correction of MODIS data in the visible to middle infrared: first results. *Remote Sensing of Environment* 83:97-111.

Vermote, E.F., Tanré, D., Deuzé, J.L., Herman M., Morcrette, J.J. 1997. Second simulation of the satellite signal in the solar spectrum, 6S: an overview. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 35:675-686.

Vourlitis, G.L., Oechel, W.C., Hope, A., Stow, D., Boynton, B., Verfaillie, J., Zulueta R., Hastings, S.J. 2000. Physiological models for scaling plot measurements of CO₂ flux across an arctic tundra landscape. *Ecological Applications* 10:60-72.

Waring, R.H., Law, B.E., Goulden, M.L., Bassow, S.L., McCreight, R.W., Wofsy S.C., Bazzaz, F.A. 1995. Scaling gross ecosystem production at Harvard forest with remote-sensing - a comparison of estimates from a constrained quantum-use efficiency model and Eddy-correlation. *Plant Cell and Environment* 18:1201-1213.

Xiao, X.M., Zhang, Q.Y., Hollinger, D., Aber J., Moore, B. 2005. Modeling gross primary production of an evergreen needleleaf forest using MODIS and climate data. *Ecological Applications* 15:954-969.