AEET
ASOCIACIÓN ESPAÑOLA DE ECOLOGÍA TERRESTRE

Ecosistemas 17 (3): 23-38. Septiembre 2008.
http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=568

REVISIONES

ecosistemas
REVISTA CIENTÍFICA Y TÉCNICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE
www.revistaecosistemas.net

Modelos de Simulación de Reflectividad en ecología: potencialidades y problemas.

M. Yebra [1], E. Chuvieco [1]

(1) Departamento de Geografía, Universidad de Alcalá, 28801 Alcalá de Henares, Madrid. España.

Recibido el 27 de julio de 2008, aceptado el 24 de agosto de 2008.

Yebra, M., Chuvieco, E. (2008). Modelos de Simulación de Reflectividad en ecología: potencialidades y problemas. *Ecosistemas* 17(3):23-38.
El uso de modelos de simulación de la reflectividad (MSR) para la estimación de parámetros biofísicos mediante imágenes de satélite se ha desarrollado notablemente en los últimos años, gracias a su poder de generalización. No obstante, resultan complejos de parametrizar, lo que dificulta su uso operativo. En este trabajo se presentan los principales problemas que plantea el uso de los MSR en teledetección, resaltando la importancia de considerar relaciones ecofisiológicas entre las variables de entrada de estos modelos. Se presenta como caso práctico la estimación del contenido de humedad de matorrales mediterráneos a partir de imágenes MODIS, empleando los MSR denominados PROSPECT y SAILH. El análisis muestra cómo, al considerar la co-variación de las variables de entrada en la parametrización de los MSR se logran estimaciones más precisas (con errores medios cercanos al 30%) que si las variables se parámetrizan aleatoriamente (errores próximos al 50%).

Palabras clave: Modelos de simulación, Teledetección, MODIS, Matorral Mediterráneo, FMC, Interpretación de imágenes, Parámetros biofísicos.

Yebra, M., Chuvieco, E. (2008). Simulation Reflectance Models in ecology: potentialities and problems. *Ecosistemas* 17(3):23-38.
Simulation approaches based on Radiative Transfer Models (RTM) have been widely used in the last few years to estimate biophysical parameters from remotely sensed data, thanks to their greater generalization power. However, the operational use of RTM is constrained by the difficulty of providing correct parameterization of the input variables.
This paper reviews the main problems of using RTM to accurately estimate biophysical variables from satellite imagery, highlighting the need for considering ecophysiological relationships between the input variables.
A case study, focused on the estimation of shrublands water content from MODIS imagery is presented. The selected RTM were PROSPECT and SAILH. As a result of this exercise, it is shown that the accuracy in the estimations is greatly improved by considering the co-variation between the inputs (average errors about 30% against errors around 50% when using a random variation of input parameters).

Keywords: Radiative Transfer Models, Remote Sensing, MODIS, Mediterranean shrub, FMC, Image interpretation, Biophysical parameters.

Introducción

Una imagen de satélite puede considerarse como una matriz de mediciones de una determinada variable física, realizadas a intervalos regulares, de acuerdo a la resolución espacial del sensor. Esa variable puede ser directamente detectada por el sensor (e.g. radiancias, distancias, intensidades), o estar indirectamente relacionada con ella, en la medida en que influye en la radiancia o distancia. Estas últimas se denominan variables indirectas en teledetección, y son las de mayor interés para el usuario (clorofila, temperatura, turbidez, etc.) (ver también Paruelo 2008 y Garbulsky et al. 2008, en este número). Para estimar esas variables a partir de una imagen es preciso aplicar algún modelo que relacione la variable con los valores detectados por el sensor. Ese modelo debería poder aplicarse a toda la imagen, ser reproducible por otros investigadores en similares condiciones y presentar la menor dependencia posible de factores extraños a la variable que quiere estimarse (atmósfera, iluminación, ángulos de observación, etc.). Idealmente, también debería ser generalizable a otros lugares o situaciones y tener una precisión conocida (Strahler et al. 1986).

Estas condiciones se pueden abordar desde dos ópticas complementarias, obteniéndose así dos tipos de modelos: inductivos y deductivos, o si se prefiere, empíricos y teóricos. Los modelos empíricos intentan establecer una relación numérica entre el

Ecosistemas no se hace responsable del uso indebido de material sujeto a derecho de autor. ISSN 1697-2473.

parámetro a estimar y los valores del sensor, a partir de unas observaciones in situ, tomadas en el momento de adquirir la imagen. La técnica de ajuste más habitual es la regresión estadística en sus diversas variantes (Ahern et al. 1991; Ji et al. 1992), aunque también hay algunos ejemplos de ajustes mediante redes neuronales (Baret 1995; Fourty y Baret 1997). Las principales ventajas de los modelos empíricos son su sencillez (no requieren planteamientos a priori complejos) y la posibilidad de estimar su precisión, ya que se construyen con datos de verdad-terreno, parte de los cuales suele utilizarse para la validación. Su principal inconveniente atañe a su escasa capacidad de generalización, ya que sólo podrían aplicarse con las mismas o similares condiciones de entrada en las que se generaron (sensor, rango de variación de la variable que se estima, condiciones de observación o atmosféricas, etc.).

En cuanto a los modelos teóricos, pretenden establecer relaciones de validez general, independientes de unas determinadas condiciones de observación, a partir de una relación física entre el parámetro a estimar y la radiancia de la imagen. Por ejemplo, sabemos que la clorofila absorbe determinadas longitudes de onda; si esa absorción fuera exclusivamente debida a la clorofila en determinadas bandas del espectro, bastaría conocer la magnitud de esa absorción (función inversa de la reflectividad) para estimar la clorofila de las hojas. Claro está que la realidad es algo más compleja, por lo que es preciso incluir otros factores para explicar de modo realista la señal detectada por el sensor y para eliminar las incertidumbres. El modelo teórico puede plantearse en (i) modo directo, variando los parámetros de entrada para observar cómo cambia la reflectividad simulada, o (ii) inverso, a partir de la reflectividad medida por el sensor, estimar qué cantidad de una determinada variable estaba presente en el área observada (Dymond et al. 2001; Fourty y Baret 1997; Jacquemoud 1993; Zarco-Tejada et al. 2004). Si las relaciones fueran suficientemente estables, el modelo podría invertirse para cualquier lugar y sensor, facilitándose mucho la interpretación automática de la imagen. Los modelos teóricos más utilizados estiman la reflectividad a nivel de hoja, dosel, parcela o atmósfera, y los parámetros más habituales de entrada son la clorofila, el contenido de agua y la materia seca, el índice de área foliar, la reflectividad del suelo, la proporción de cubierta verde y los ángulos de iluminación y observación (Koetz 2005). De forma genérica, dichos modelos se denominan modelos de simulación de reflectividad (MSR). Una buena revisión de los mismos puede encontrarse en Goel (1988), mientras que una comparación cuantitativa entre estos modelos y los empíricos en Yebra et al. (2008a y b).

Con ser de gran interés, los MSR también plantean una serie de problemas:

- *Son complejos de calibrar*, pues requieren de la estimación de un número elevado de parámetros y de numerosas asunciones. Por ejemplo, *consideran que los parámetros de entrada son independientes*, cuando en realidad están relacionadas entre sí (la variación de la clorofila en las hojas no es independiente de la del agua o la materia seca, y a su vez la variación del agua influye en la materia seca o el área foliar)
- *Su inversión no es singular*. Dicho de otro modo, un determinado valor de reflectividad puede obtenerse a partir de distintas combinaciones de parámetros de entrada, por lo que la estimación no resulta directa (Combal et al. 2002). Es preciso controlar alguno de los factores mediante mediciones externas para asegurar una inversión consistente.
- Relacionado con lo anterior, si la inversión parte de unas *simulaciones poco realistas*, como por ejemplo una combinación de parámetros errónea o un rango de variación de los mismos fuera del observado en la naturaleza, la probabilidad de encontrar inversiones erróneas aumenta considerablemente.

Para solucionar estos problemas, la mayoría de los autores han propuesto acotar los rangos de variación para las simulaciones, de tal forma que se ajusten lo mejor posible a unas determinadas condiciones locales. No obstante, esto no evitaría combinaciones de parámetros poco realistas dentro del rango.

El objetivo principal de este trabajo es demostrar cómo la inversión de los MSR puede ser más eficiente cuando se consideran las relaciones ecológicas entre las variables de entrada. En nuestro enfoque, la mejora se basa en considerar dichas relaciones de cara a evitar escenarios de simulación poco realistas, que sólo sirvan para provocar confusiones en la inversión y dificultar el uso operativo de los MSR. Para ello, se realiza en primer lugar una revisión de la literatura ecofisiológica sobre los mecanismos que determinan relaciones entre los parámetros biofísicos incluidos en la mayoría de los MSR. Debido a que estos mecanismos varían en función del clima y la especie, la revisión se restringe a zonas de *clima Mediterráneo*.

Los parámetros biofísicos estudiados son:

- A nivel de hoja: el contenido de agua, expresado como espesor equivalente de agua (EWT, *"Equivalent Water Thickness"* en g/cm^2); el contenido en materia seca (DMC, *"Dry Matter Content"*, en g/cm^2) y la concentración de clorofila a y b (C_{a+b}, en µg/cm^2).
- A nivel de dosel: el índice de área foliar (LAI, *"Leaf Area Index"*, adimensional) y la distribución de los ángulos de inclinación de las hojas (LAD, *Leaf Angle Distribution*). La mayoría de los modelos agrupan dichas distribuciones en cuatro grupos en función de la disposición de la mayoría de las hojas. De esta manera, si la mayoría de las hojas están dispuestas horizontalmente, la LAD es planófila, si están verticalmente es erectófila, si están a 45º de la vertical, plagiofila y si están entre 0º y 90º de la vertical, extremófila.

Una vez identificadas las posibles relaciones que existen entre los parámetros anteriormente enumerados, se plantean diferentes fuentes para recopilar información sobre dichas relaciones y se proponen alternativas para emplear la información recopilada para la construcción de escenarios realistas de simulación.
Como caso práctico se presenta la estimación del contenido de humedad de la vegetación (FMC, *"Fuel Moisture Content"*), definida como el porcentaje de peso del agua en la planta sobre su peso seco, para distintas especies de matorral mediterráneo.

El FMC es crítico para estimar la probabilidad de ignición o propagación del fuego, así como el rendimiento de cultivos y la productividad de los ecosistemas (Boyer 1995). En nuestro grupo de investigación se lleva trabajando desde el año 1996 en la estimación del FMC a partir de datos de satélite, principalmente mediante modelos empíricos calibrados a partir de mediciones sistemáticas de campo en el Parque Nacional de Cabañeros (4º 29' 14'' O; 39º 23' 47'' N), sobre imágenes NOAA-AVHRR y Landsat-TM (Alonso et al. 1996; Chuvieco et al. 2004; Chuvieco et al. 2002; García et al. 2008). Los muestreos se han realizado durante los meses de primavera y verano, cada 8 ó 16 días y en parcelas homogéneas de pastizal y matorral. A partir del 2004, se comenzó a trabajar con los MSR e imágenes Terra-MODIS por lo que, junto con el FMC necesario para validar las estimaciones, se midieron también en campo las variables más relevantes en los MSR, de cara a plantear escenarios realistas de simulación (para una descripción más detallada de los muestreos de campo consultar Chuvieco et al. 2004 y Yebra et al. 2008b). Restringimos aquí el análisis a especies de matorral, pues presentan una mayor complejidad que los pastizales, que por otra parte tratamos en otros trabajos (Yebra 2008a y b), y permiten, por tanto, analizar una mayor variedad de co-variaciones en los parámetros de entrada de los MSR

Mecanismos ecofisiológicos que determinan relaciones entre los parámetros empleados en los MSR en matorral mediterráneo

Las zonas dominadas por el clima mediterráneo se caracterizan por la ocurrencia simultánea de alta radiación y temperatura, combinado con escasas precipitaciones durante el periodo estival, lo que genera un triple estrés en la vegetación: térmico, lumínico e hídrico (Dunn et al. 1976; Valladares et al. 2004). Las plantas desarrollan sus funciones vitales dentro de unos determinados márgenes de agua, temperatura y radiación. Por tanto, su supervivencia depende del desarrollo de *mecanismos* eficaces para hacer frente a dichos factores de estreses. De no ser así, y superarse un punto crítico, se desencadenan una serie de *efectos negativos* que pueden ser irreversibles y acabar con la muerte del individuo. Los mecanismos de respuesta ante el estrés hídrico, están estrechamente correlacionados con las respuestas al estrés térmico y lumínico (Valladares et al. 2004) y todos ellos implican co-variación en varios de los parámetros considerados en los MSR. Dichos mecanismos pueden agruparse en: *fenológicos, morfológicos y fisiológicos*.

Mecanismos fenológicos

La *fenología* o estacionalidad de los eventos del ciclo vital de las plantas es el primer mecanismo que determina que los parámetros de los MSR estén correlacionados, sobre todo en lo que a las fases de *senescencia, abscisión foliar y desarrollo de nuevas hojas* se refiere. En este respecto, las especies de matorral mediterráneo se han agrupado comúnmente por su hábito foliar en dos tipos funcionales de vegetación: *caducifolio estival y perennifolio* (Monserrat et al. 2004).

Los cadu*cifolios estivales* pierden el follaje justo antes del comienzo de la estación seca como mecanismo de evitación de estrés (pérdida de agua por excesiva transpiración) (Gratani y Bombelli 1999; Nuñez-Olivera et al. 1993; Werner et al. 1999). Con ello, el parámetro de los MSR más afectado es el LAI que alcanza su valor mínimo en ese momento. A comienzos de verano, se desarrollan las nuevas hojas, con lo que el LAI se incrementa. El desarrollo de nuevas hojas va asociado, a su vez, con una disminución del DMC y un aumento de EWT y la clorofila, ya que las hojas nuevas son más tiernas, frescas y tienen mayor capacidad fotosintética que las senescentes recién despojadas (Nuñez-Olivera et al. 1996).

Por su lado, los *perennifolios*, tienen hojas con una longevidad superior al año por lo que sus parámetros se ven menos afectados por la fenología que en el grupo funcional anterior. No obstante, también experimentan pequeñas oscilaciones en el parámetro LAI, de manera que los valores máximos se dan al final de la primavera, cuando la nueva cohorte de hojas se ha desarrollado totalmente y convive con la cohorte del año anterior, y los mínimos a principios del verano, cuando la hojas senescentes de la cohorte del año anterior se despojan (Comstock y Mahall 1985; Werner et al. 1999).

Cabe mencionar que tanto perennifolios como caducifolios presentan cierta flexibilidad fenológica en función de la severidad del estrés ambiental, lo que conlleva pequeñas variaciones interanuales en las fechas de inicio y finalización de las fenofases. No obstante, el patrón fenológico o secuencia anual de fenofases suele mantenerse constante (Nautiyal et al. 2001) con lo que, en un año especialmente seco, se puede adelantar el inicio de la abscisión foliar y/o prolongarse su duración, pero este hecho no afectará a las relaciones entre los parámetros anteriormente comentadas.

Mecanismos morfológicos y fisiológicos

Una vez que las nuevas hojas están desarrolladas, perennifolios y caducifolios estivales desarrollan diferentes *mecanismos morfológicos y fisiológicos* de evitación de estrés ambiental en los que están implicados varios de los parámetros de los MSR. Dichos mecanismos están fundamentalmente encaminados a evitar, por un lado, el estrés hídrico, mediante el control del incremento de las pérdidas de agua por transpiración, y el estrés lumínico, que puede causar daño irreparable al aparato fotosintético (fotoinhibición crónica) y abscisión foliar (Werner et al. 1999). Las respuestas más habituales que tienen impacto sobre los parámetros de los MSR son:

- *Disminución de superficie foliar* por la que el agua transpira y se pierde. Estos mecanismos conllevan incrementos en el DMC y disminuciones del LAI y son más propios de caducifolios estivales (Gratani et al. 2006).
- *Incremento de la materia seca*, ya sea por engrosamiento de las paredes celulares y cutículas protectoras de las hojas (e.g. *Erica arborea* y *Pistacea lentiscus*) o por una mayor producción de metabolitos secundarios que sirven de sumidero del exceso de energía fotoquímica así como de antitranspirantes (e.g. *Cistus ladanifer*) (Gratani y Bombelli 2001; Núñez-Olivera y Escudero García, 1990).
- *Cambios en la LAD*, de una planófila o plagiófila a una erectófila. Este mecanismo estructural disminuye la cantidad de luz interceptada por la hoja hasta un 20% (Comstock y Mahall 1985) evitando estrés térmico, lumínico e hídrico. Ha sido observado tanto en perennifolios como en caducifolios estivales (Clemente et al. 2005; Valladares y Pugnaire 1999; Werner et al. 1999).
- Ajuste de la capacidad fotosintética mediante *disminución del contenido en clorofila*, dependiendo de la necesidad de disipar exceso de energía. También observado tanto en perennifolios como caducifolios estivales (Ain-Lhout et al. 2004; Kyparissis et al. 2000).

Efectos negativos del estrés ambiental

Por último, si los mecanismos de una planta para hacer frente al estrés ambiental no son lo suficientemente eficientes para evitarlo, lo que puede ocurrir sobre todo en los años o sitios más xerofíticos (Ain-Lhout et al. 2004, Gratani 1993), su contenido de agua decrece (EWT). Asimismo, si la planta sometida a estrés hídrico pierde excesiva turgencia, el LAD tenderá a distribuciones planófilas o erectófilas (180º) y las hojas se perderán, disminuyendo así el LAI (Werner et al. 1999).

Varios autores han señalado el comportamiento hidroestable de especies perennifolias, sobre todo aquellas como *P. lentiscus* y *E. arborea* que presentan raíces profundas que permiten incrementar el acceso al agua de las capas más recónditas del suelo y altos DMC que disminuyen la transpiración, frente al fluctuante de especies caducifolias o perennifolias como *Erica multiflora*, con raíces más someras (Bussotti y Bettini 2002; Gond et al. 1999; Gratani y Bombelli 2001; Galmes et al. 2007). Por su lado, Gratani et al. (2004a) encontraron que las especies que sufren un alto estrés, como *Cistus incanus* y *Rosmarinus officinalis* (la primera debido a su bajo DMC y, la segunda, por su baja tolerancia a las altas temperaturas), perdían un 50% de sus hojas después de un periodo de sequía extrema.

Fuentes de información sobre relaciones entre los parámetros empleados en los MSR en matorral Mediterráneo:

En función de los párrafos anteriores, podemos concluir que existen relaciones entre las variables de entrada de los MSR en función de: (i) la severidad de la sequía, (ii) la eficacia de los mecanismos de las plantas para hacer frente a la sequía, que a su vez depende del tipo funcional de vegetación y (iii) la fenofase en la que la planta se encuentre. Así por ejemplo, Gratani y colaboradores (2006) encontraron valores de DMC más elevados en aquellos años caracterizados por mayor estrés ambiental en una serie de especies perennifolias. En otro estudio, Gratani (1993) señala que el LAI de especies mediterráneas, habitualmente comprendido entre 1 y 2, puede incrementarse a 3 o incluso 4, en situaciones de balance hídrico favorable. Por tanto, para generar escenarios realistas que conlleven a estimaciones precisas de parámetros biofísicos se debe recopilar información sobre los parámetros en todas estas situaciones. Dicha información puede obtenerse mediante el diseño de experimentos controlados, ya sea en laboratorio o en condiciones naturales, o de la literatura.

Experimentación en condiciones de laboratorio y naturales

Esta es una forma relativamente fácil de obtener medidas simultáneas de los parámetros utilizados en los MSR. Varios autores han propuesto mediciones de laboratorio con especies que se van secando paulatinamente (por ejemplo, De Santis et al. (2006) con plántulas de *Quercus ilex*). Sin embargo, conviene ser precavido si se decide utilizar las mediciones derivadas de estas experimentaciones, ya que, por un lado, varios estudios han señalado que la estrategia hídrica de plántulas puede variar significativamente a la seguida por adultos de la misma especie, y, por otro, en condiciones naturales ocurre simultáneamente estrés hídrico, lumínico y térmico y los mecanismos de respuesta de uno están relacionados con los de los otros. Esto conduce a determinadas relaciones entre parámetros no observables en condiciones de laboratorio (Valladares et al. 2004). Por ello, se hace necesario que el diseño de la experimentación sea lo más realista posible y someta a la planta no

solo a estrés hídrico sino también lumínico y térmico. De no ser así, no se tendrían escenarios de simulación completos de situaciones encontradas en la naturaleza, lo que podría llevar a imprecisiones en las estimaciones.

Por todas las razones anteriormente citadas, la experimentación en condiciones naturales es más adecuada, si bien presenta mayor complejidad logística. Como ejemplos, se pueden citar las medidas tomadas en condiciones naturales por Gond et al. (1999) en especies forestales de clima templado y Yebra et al. (2008b) en especies de matorral mediterráneo.

Fuentes bibliográficas.

Existen numerosos estudios en la literatura ecofisiológica que presentan medidas de los parámetros de los MSR correspondiente a diferentes especies y años. Sin embargo, generalmente las medidas están muy dispersas en la literatura, son incompletas (un mismo estudio no contempla todos los parámetros considerados en los MSR), o se presentan en diferentes unidades (por ejemplo, el contenido de agua suele estar expresado como humedad relativa, esto es la proporción entre el peso fresco a máxima turgencia y el peso seco). En otros casos, no se emplea una nomenclatura estandarizada, lo que dificulta la búsqueda (**tabla 1**).

PARÁMETRO LITERATURA	SÍMBOLO	REFERENCIA	PARÁMETRO MSR
Succulence index	SUCC	(Bussotti et al. 2002; Gratani 1993)	EWT
Areal leaf mass	ALM	(Tsialtas et al. 2004)	DMC
Leaf mass per area	LMA	(Clemente et al., 2005; Gratani y Bombelli 1999; Gratani et al. 2006; Gratani y Varone 2004b; Paula y Pausas 2006)	DMC
Specific leaf weight	SLW	(Gratani y Bombelli 2000; Núñez-Olivera y Escudero García 1990)	DMC
Specific leaf mass	SLM	(Gratani y Bombelli 2001) or Leaf specific mass (LSM) (Nardini 2001)	DMC
Sclerophylly index	SI	(Dunn et al. 1976; Gratani 1993; Gullo y Salleo 1988; Nuñez-Olivera et al. 1996)	DMC

Tabla 1. *Términos usados en la literatura ecofisiológica para parámetros de los MSR.*

Planteamientos para considerar las relaciones entre los parámetros en la inversión de los MSR.

Hay fundamentalmente dos planteamientos para considerar las relaciones ecológicas entre los parámetros de los MSR en la inversión: “a priori” o “a posteriori” del empleo del MSR (**fig. 1**). En el primer planteamiento, se trata de generar escenarios de simulación lo más realistas posibles, de acuerdo a los parámetros que se hayan medido simultáneamente o en condiciones similares. Una vez construidos los escenarios, se usan los MSR en modo directo para generar los espectros de referencia de cara a la inversión. En consecuencia, la búsqueda de la solución óptima para la inversión se realizará únicamente entre espectros realistas, lo que disminuye altamente la probabilidad de una inversión errónea. Como ejemplo de esta perspectiva se puede citar el trabajo de Yebra y Chuvieco (en prensa). En este trabajo los autores emplean las mediciones simultáneas de los diferentes parámetros tomadas por De Santis et al. (2006) en *Q. ilex* para parametrizar los MSR y generar espectros de referencia realistas. Posteriormente obtienen estimaciones bastante precisas de FMC a partir de reflectividades medidas por MODIS y la inversión de PROSAILH en zonas dominadas por dicha especie (error cuadrático medio, RMSE≈26,28%).

Por otro lado, en el planteamiento “a posteriori”, únicamente se delimita el rango de variación de cada uno de los parámetros a un rango observado o razonable en función de la experiencia del intérprete. Posteriormente, se simulan tantos espectros como combinaciones aleatorias de esos parámetros, generándose un gran número de espectros muchos de los cuales responden a condiciones poco realistas. Para evitar que la inversión seleccione dichos espectros inadecuados, se emplea un criterio ecológico a posteriori para eliminarlos de la inversión. Por ejemplo, Yebra et al. (2008b) generaron un conjunto de 2270 espectros correspondientes a coberturas de pastizal combinando aleatoriamente cada uno de los parámetros de entrada a los MSR (previamente delimitados a un rango observado en el P.N. de Cabañeros). Posteriormente, emplearon una relación empírica entre LAI y FMC para filtrar todos aquellos casos simulados alejados un 10% del error de dicho ajuste. En este caso, también recurrieron a espectros MODIS para invertir PROSPECT+SAILH y obtener estimaciones de FMC bastante precisas (RMSE=24,54%).

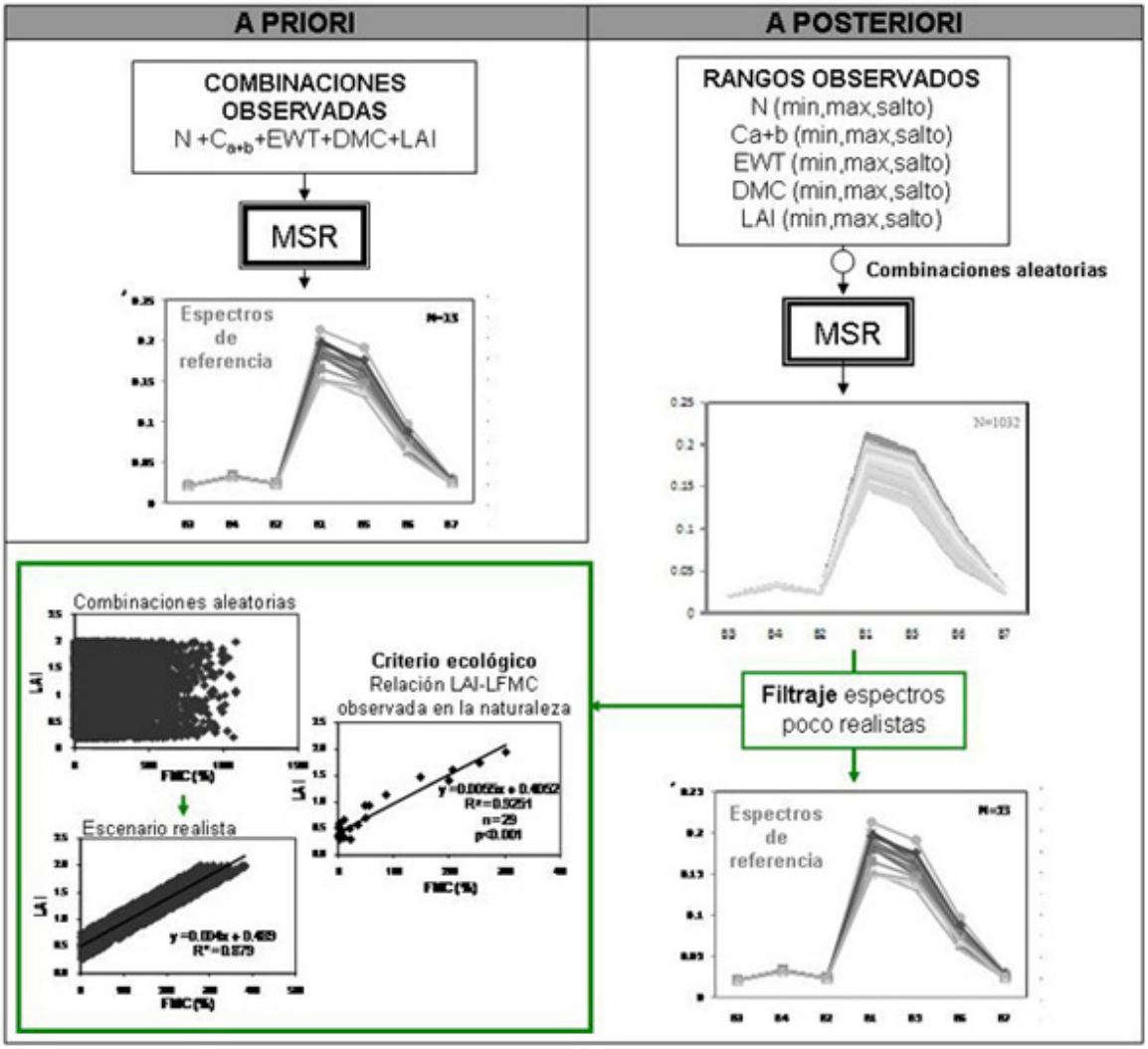


Figura 1. *Planteamientos a priori y posteriori para considerar las relaciones ecológicas entre los parámetros de los MSR en la construcción de escenarios realistas de simulación.*

Caso práctico: Estimación de contenido de humedad de la vegetación mediterránea mediante imágenes MODIS

El presente caso práctico trata de demostrar como la inversión de los MSR puede mejorar notablemente las estimaciones de FMC cuando se considera las relaciones ecológicas entre los parámetros de entrada a los MSR.

Los modelos de simulación de la reflectividad seleccionados para ello son el PROSPECT (Jacquemoud 1990) y SAILH (versión de Kuusk 1985), ambos basados en la ecuación de transferencia radiativa. El primero representa las propiedades ópticas de las hojas en el espectro solar (entre 400 y 2500 nm.) considerándolas como una pila de N láminas con superficies rugosas plano-paralelas compuestas de elementos absorbentes y dispersores. La dispersión, se describe mediante un índice de refracción espectral (n, constante) y un parámetro N que indica el número de láminas consideradas. La absorción es modelada usando los coeficientes de absorción espectral de la C_{a+b}, el EWT y el DMC. En cuanto al SAILH, se trata de un modelo de turbidez a nivel de dosel, por lo que trata la cobertura vegetal como una capa horizontal infinitamente extendida, uniforme y plana, formada por elementos de vegetación distribuidos de forma aleatoria en capas paralelas que hacen de pequeñas partículas reflectoras que absorben dependiendo de sus propiedades ópticas (reflectividad y transmisividad). SAILH permite simular la reflectividad a nivel de dosel teniendo en cuenta la reflectividad y transmisividad de la hoja, la reflectividad del suelo, el LAI, la LAD, el aporte de radiancia difusa por parte de la atmósfera y los ángulos de observación e iluminación. También incorpora un parámetro denominado “hotspot” (definido a partir de la relación entre el tamaño de hoja y la altura de dosel) que sirve para estimar los efectos asociados a las sombras en el dosel. Como el SAILH requiere conocer la reflectividad y transmisividad de la hoja, la cual se deriva del modelo PROSPECT, es frecuente que ambos modelos se utilicen encadenadamente (denominándose PROSAILH). Estos modelos se han empleado para simular la reflectividad de un dosel vegetal en múltiples aplicaciones desde hace más de 16 años (Jacquemoud et al. en prensa).

La variable que nos interesa en este estudio (el FMC) no es un parámetro directo de ninguno de los modelos empleados, pero se puede obtener a partir del cociente de los parámetros EWT y DMC del modelo PROSPECT:

$$FMC(\%) = \frac{P_f - P_s}{P_s} \times 100 = \left(\frac{\frac{(P_f - P_s)}{A}}{\frac{P_s}{A}} \right) \times 100 = \frac{EWT}{DMC} \times 100$$

donde P_f = peso fresco, P_s = peso seco y A = área de la hoja.

La información necesaria para generar los escenarios de simulación realistas se obtuvo de mediciones realizadas en el P.N. de Cabañeros para dos especies pertenecientes a dos tipos funcionales diferentes, *Phillyrea angustifolia* (perennifolia) y *Cistus ladanifer* (caducifolia estival), y durante dos años caracterizados por diferente régimen de precipitaciones y temperaturas 2005 (especialmente seco) y 2007 (año medio). De esta manera se contó con medidas de los parámetros en cuatro situaciones bien diferenciadas que se dan en la naturaleza:

A. Caducifolios estivales sometidos a alto estrés estival (mediciones de *C. ladanifer* durante el 2005, **fig. 2.A**). En esta situación, se observa como *C. ladanifer* incrementa su DMC y disminuye su Ca+b desde la primavera al verano como mecanismo de reducción de la evapotranspiración y la fotoinhibición. Sin embargo, estos mecanismos no son suficientes para evitar pérdidas de agua, y éstas a su vez no pueden ser compensadas con incrementos en la absorción de agua, debido a sus raíces someras, con lo que el EWT y el FMC decrecen de forma constante hasta el final del verano. Por tanto, en primavera (periodo sin estrés) se combinan valores medios de DMC con altos de EWT, FMC y C_{a+b}, mientras que en verano habrá valores altos de DMC y bajos del resto de los parámetros. Como excepción, encontramos los valores medidos el 21 junio en donde se produce una disminución del DMC y un incremento de la C_{a+b} coincidiendo con el rebrote de nuevas hojas.

B. Caducifolios sometidos a un moderado estrés estival (mediciones de *C. ladanifer* durante el 2007, **fig. 2.B**). Las tendencias de DMC y C_{a+b} son similares a la situación anterior. No obstante, al estar *C. ladanifer* sometida a menor estrés se observa como el DMC es significativamente menor que en el año más seco (Mann-Whitney U, $p<0.05$) y el FMC mayor, si bien la diferencia no es significativa (Mann-Whitney U, $p>0.05$). También conviene observar como los valores de verano son similares a aquellos medidos en primavera del 2005.

C. Perennifolias sometidos a alto estrés estival (mediciones de *P. angustifolia* durante el 2005, **fig. 2.C**). Se puede observar como EWT y DMC evolucionan paralelamente, lo que hace que el FMC permanezca prácticamente constante. A su vez, la C_{a+b} es también bastante constante durante todo el periodo, ya que esta especie presenta una LAD erectófila que evita eficazmente el estrés lumínico. El fuerte descenso del DMC y el EWT observado el 26 de mayo coincide con las hojas de la nueva cohorte muestreadas en esa fecha.

D. Perennifolias sometidas a un moderado estrés estival (mediciones de *P. angustifolia* durante el 2007, **fig. 2.D**). De nuevo EWT y DMC siguen una evolución paralela y el FMC es prácticamente constante, si bien en este caso EWT y DMC sufren menor oscilación.

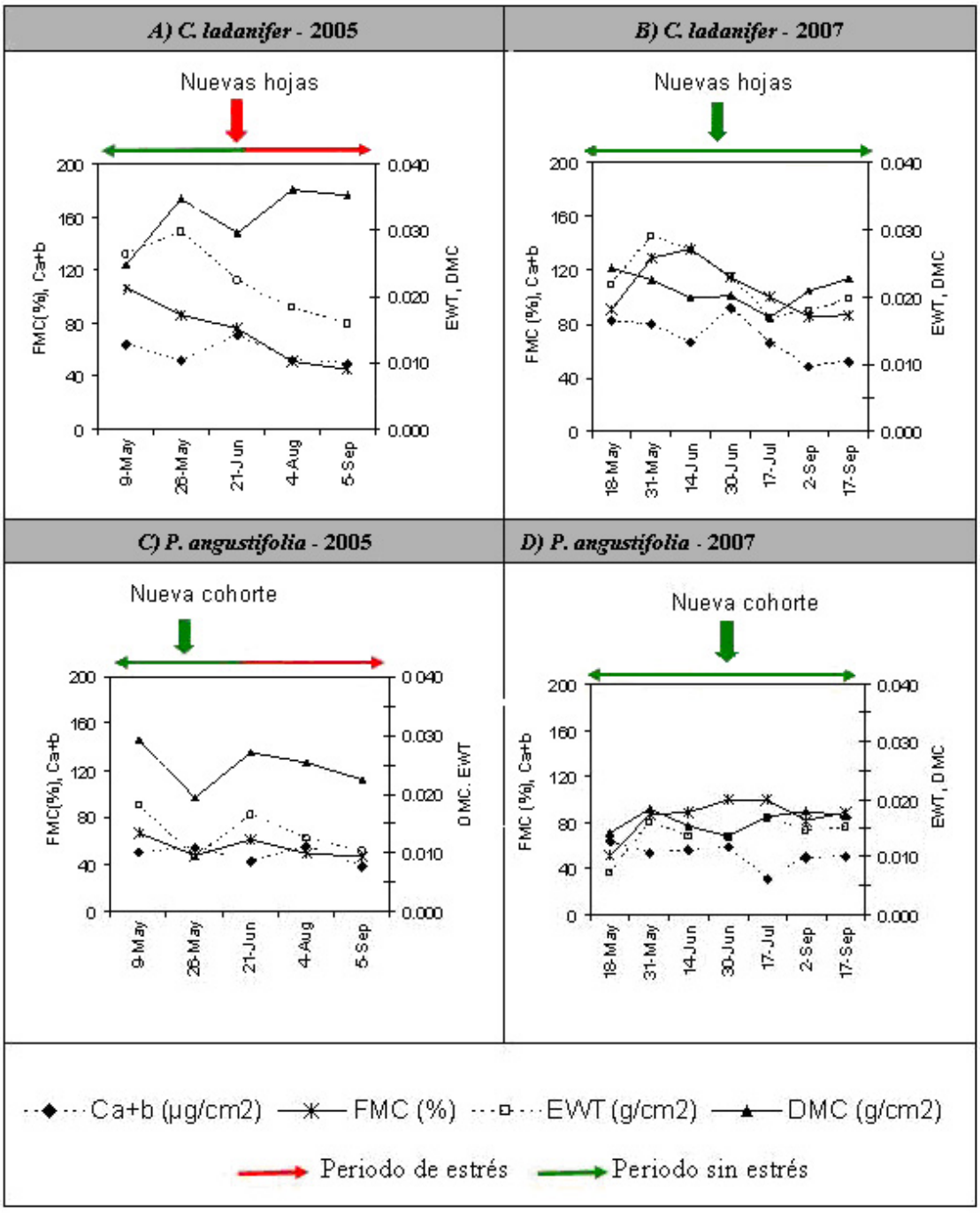


Figura 2. *Dinámica temporal de los parámetros de los MSR a nivel de hoja.*

El LAI fue medido a nivel de parcela y tres veces durante los periodos de muestreo: antes del verano y la caída de las hojas de *C. ladanifer* (0,5 y 1,7, años 2005 y 2007, respectivamente), después del crecimiento de las nuevas hojas (0,8 y 2, años 2005 y 2007, respectivamente) y al final del periodo de muestreo (0,3, 1,8, años 2005 y 2007, respectivamente).

Toda esta información ecológica recogida "a priori" fue empleada para construir escenarios realistas de simulación, de manera que cada una de las mediciones simultáneas presentadas anteriormente fue introducida en PROSAILH para generar un espectro de referencia.

El parámetro N (relacionado con la estructura interna de la hoja) del modelo PROSPECT fue el único parámetro no medido a nivel de hoja, por lo que se seleccionó un valor teórico para cada observación. Para ello se tuvo en cuenta que está positivamente relacionado con el DMC y que valores superiores a 2,5 representan hojas senescentes con una estructura interna desorganizada (Jacquemoud, 1990). El parámetro LAD del modelo SAILH tampoco fue medido, por lo que a cada observación se le asignó un LAD en base a los comentarios realizados anteriormente sobre los mecanismos de evitación de estrés y observaciones de campo (**tabla 2**).

ESCENARIO			N	Ca+b (µg/cm2)	EWT (g/cm2)	DMC (g/cm2)	LAI	LAD**
A	CADUCIFOLIOS ESTIVALES + Alto estrés estival	Primavera	1,5	82,94	0,0316	0,0251	0,5	Pn.
			1,5	63,21	0,0263	0,0247	0,5	Pn.
			3	51,84	0,0297	0,0346	0,5	Pn.
		Verano	2*	70,46*	0,0223*	0,0295*	0,8*	E. *
			3,5	51,24	0,0182	0,0360	0,3	Pn.
			3,5	48,79	0,0157	0,0352	0,3	E.
B	CADUCIFOLIOS ESTIVALES + Moderado estrés estival	Primavera	1,5	82,17	0,0219	0,0242	1,7	Pg.
			1	79,37	0,0290	0,0225	1,7	Pg.
			1,5	66,52	0,0270	0,0199	1,7	Pg.
		Verano	1,5*	91,50*	0,0231*	0,0202*	2*	E.*
			1,5	66,00	0,0170	0,0170	2	E.
			2	48,24	0,0179	0,0209	1,8	Pg.
			1	51,50	0,0197	0,0227	1,8	Pg.
C	PERENNIFOLIOS + Alto estrés estival	Primavera	1,5	51,39	0,0180	0,0158	0,5	Pg.
			2	50,29	0,0181	0,0293	0,5	Pg.
			2	53,93	0,0091	0,0193	0,5	E.
		Verano	2,5	42,20	0,0163	0,0270	0,8	E.
			2,5	54,83	0,0124	0,0253	0,3	E.
			2,5	37,64	0,0103	0,0224	0,3	E.
D	PERENNIFOLIOS + Moderado estrés estival	Primavera	1,5	63,00	0,0072	0,0141	1,7	Pg.
			2	53,63	0,0160	0,0184	1,7	Pg.
			1,5	55,88	0,0136	0,0153	1,7	Pg.
		Verano	1,5	58,23	0,0136	0,0136	2	Pg.
			2	26,00	0,0170	0,0170	2	E.
			2	49,15	0,0147	0,0180	1,8	E.
			2	50,11	0,0152	0,0171	1,8	E.

***Tabla 2**. Escenario de simulación ecológico para la inversión de los MSR.*
**Nuevas hojas. **Pn.=Planófilo, E.= Erectófilo, Pg.=Plagiófilo.*

De esta manera, se obtuvieron 26 espectros de referencia (13 para cada una de las especies). Por último, debido a que el objetivo final del estudio es invertir los MSR empleando espectros extraídos de imágenes de baja resolución, en donde un píxel representa parcelas mixtas de matorral mediterráneo, se realizó una combinación lineal (mediante un simple promedio) de los espectros obtenidos para cada especie, quedando finalmente 13 espectros de referencia (**fig. 3**).

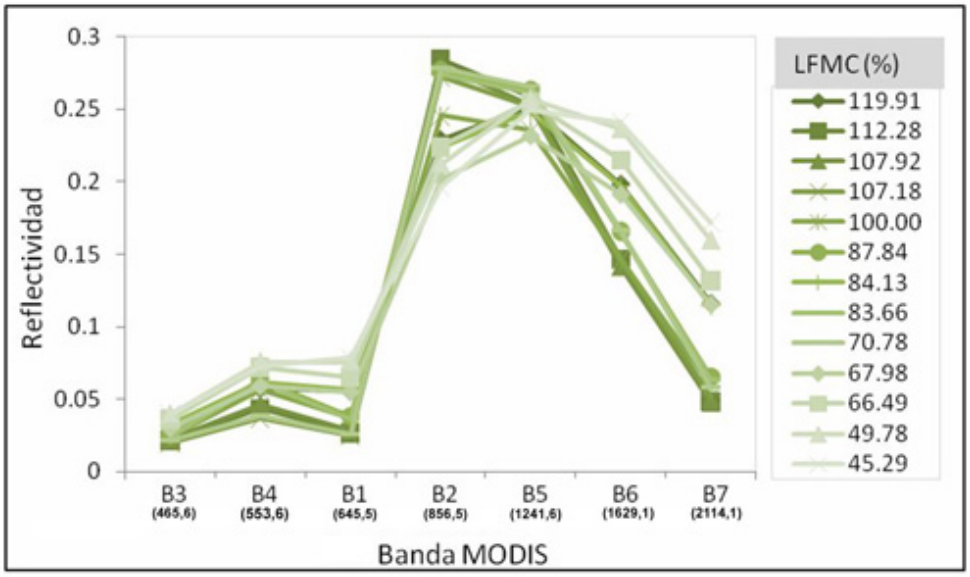


Figura 3. *Espectros de referencia*

Los espectros observados necesarios para invertir PROSAILH se obtuvieron del producto MOD09v004 del sensor Terra-MODIS (Vermote y Vermeulen 1999). Este producto es un compuesto de 8 días de las 7 primeras bandas de reflectividad del sensor MODIS a 500m de resolución espacial.

Se descargaron un total de 73 imágenes, correspondientes al área del P.N. Cabañeros y los años comprendidos entre el 2001 y el 2007, del servidor LP DAAC (Land Processes Distributed Active Archive Center: http://edcimswww.cr.usgs.gov/pub/imswelcome/, mayo 2008). Las imágenes así obtenidas se reproyectaron de sinusoidal a proyección UTM, usando el datum Europeo medio de 1950. Los valores de reflectividad característicos de cada una de las parcelas de matorral se extrajeron de dichas imágenes como la mediana de ventanas de 3 x 3 píxeles en torno al centro de cada parcela, de cara a paliar pequeños desplazamientos que pudieran haberse dado en la georeferenciación de las imágenes.

Una vez extraídos los valores de reflectividad de las imágenes MODIS se programó una rutina en C++ para invertir PROSAILH y estimar FMC. Dicha rutina primero evaluó la similitud entre cada espectro observado y los simulados, de cara a extraer el más similar y su correspondiente FMC. Como función de similitud se eligió el error cuadrático medio relativo (*RMSE*p*) formulado de acuerdo a Weiss et al (2000):

$$RMSE^{*}_{p} = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{\rho_{i,Obs} - \rho_{i\,\mathrm{mod}}}{\rho_{i,Obs}}\right)^{2}}$$

donde $\rho_{i,Obs}$ y $\rho_{i,\mathrm{mod}}$ son la reflectividad observada y simulada, respectivamente, en la banda i, y n el numero de bandas espectrales consideradas en la comparación.

La validación de las estimaciones de FMC se llevó a cabo con las mediciones tomadas en el P.N de Cabañeros durante los años 2001-2004. Las observaciones de los años 2005 y 2007 se descartaron, ya que fueron empleadas para la construcción de los escenarios de simulación y los espectros de referencia. De esta manera se contó con un total de 33 observaciones.

Finalmente, con el objetivo de demostrar que la consideración de las relaciones ecológicas entre parámetros en la inversión de PROSAILH mejora las estimaciones de FMC frente al método que únicamente considera el rango de variación de cada uno de los parámetros de entrada, se llevó a cabo la inversión de PROSAILH empleando un escenario de simulación construido en base a los rangos observados en el P.N. de Cabañeros.

Los resultados mostraron que las estimaciones de FMC mediante la inversión de PROSAILH empleando los 13 espectros de referencia simulados introduciendo información ecológica a priori (escenario ecológico) fueron más precisas (RMSE=30,5%) que aquellas obtenidas con los espectros de referencia simulados sin tener en cuenta dicha información (escenario por rangos) (RMSE=48%). Asimismo, la evolución temporal del FMC fue mejor estimada con el escenario ecológico (**fig. 4**).

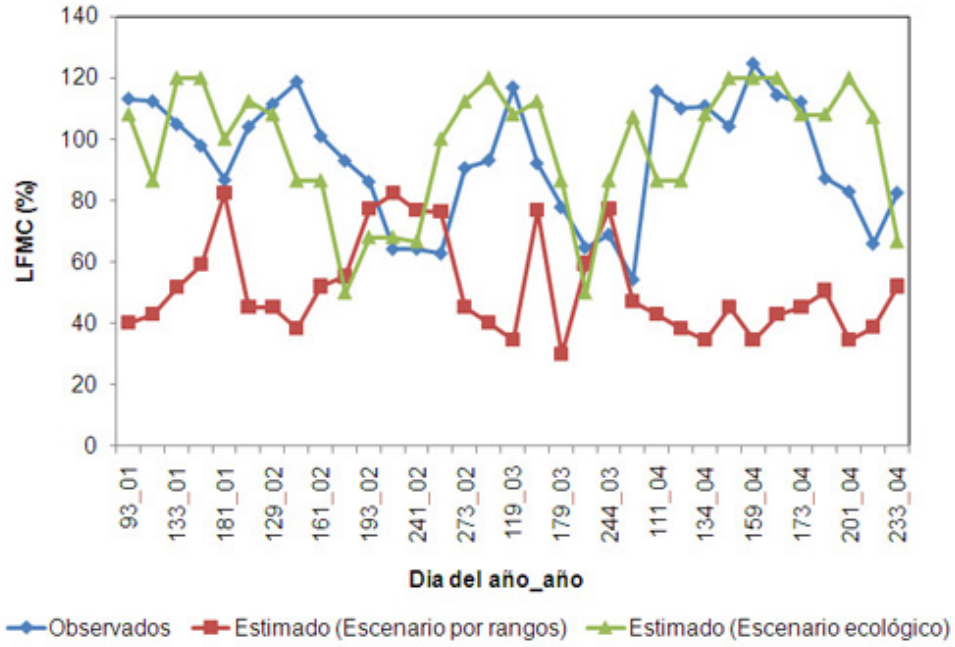
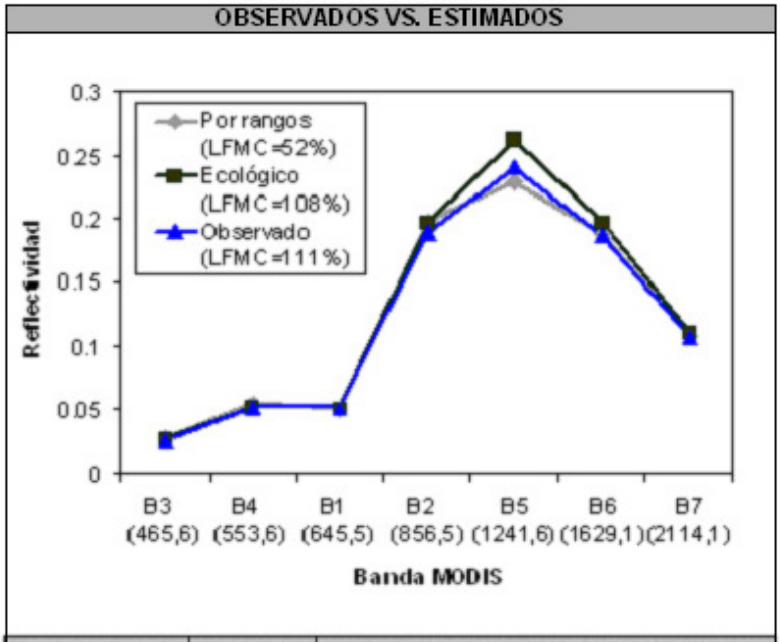


***Figura 4**. Evolución temporal del FMC observado y estimado a partir de la inversión de PROSAILH parametrizado con el escenario por rangos y ecológico.*

El principal problema de imprecisión en las estimaciones con el conjunto de espectros simulados por rangos se atribuye a la no singularidad de la inversión de los MSR. Es decir, el escenario de simulación por rangos resultó en un número elevado de espectros de referencia (58.213 frente a 13 espectros resultantes del escenario ecológico). Por ello, al tener mayor variedad de espectros, el procedimiento de inversión tiene mayor posibilidad de ofrecer como solución espectros más similares a los observados. Sin embargo, las estimaciones fueron menos precisas porque, en la mayoría de los casos esos espectros seleccionados procedían de combinaciones de parámetros poco realistas. Un claro ejemplo de este problema se encuentra en la estimación de FMC obtenida a partir del espectro MODIS correspondiente al 13 de mayo del 2004 (primavera de un año húmedo) (**fig. 5**). El espectro de referencia del escenario ecológico más parecido al observado ($RMSE^*_p$ =0,05) correspondió a una simulación con valores altos de EWT, FMC y LAI, valores intermedio de DMC y C_{a+b}, y bajo de N. Según la bibliografía, esta situación suele corresponder a un escenario de bajo estrés ambiental (de hecho ese espectro fue simulado empleando los parámetros medidos el 31 de Mayo del 2007, primavera de un año húmedo). Es decir el espectro observado y seleccionado caracterizan dos situaciones similares, por lo que la estimación de FMC fue precisa (subestimó en un 3%).



ESCENARIO	RMSE*	PARAMETROS ESTIMADOS				
		N	Ca+b	EWT	DMC	LAI
Por rangos	0,04	1,5	46,0	0,013	0,025	0,9
Ecológico	0,05	1	66,50	0,023	0,020	1,7

Figura 5. *Ejemplo de inversión no singular del espectro MODIS observado el 13 de mayo del 2004.*

Sin embargo, el espectro seleccionado de los simulados a partir del escenario aleatorio por rangos, aunque más parecido al observado que el seleccionado en el caso anterior (*RMSE*p* =0,04), subestimó en un 59% el valor de FMC. Ello se debió a que procedía de una combinación de parámetros poco probable en el mundo Mediterráneo. De echo el DMC elevado y los EWT, FMC, LAI y C_{a+b} bajos estimados corresponderían a una situación de estrés, en la que el parámetro N debería ser más elevado que el estimado (1,5). La razón de seleccionar ese espectro en la inversión, en lugar del espectro seleccionado del escenario ecológico (también incluido en el escenario por rangos) tiene que ver con uno de los problemas que apuntábamos en la introducción: la misma o similar curva de reflectividad puede simularse a partir de distintas combinaciones de parámetros de entrada. En el caso presentado, el espectro seleccionado del escenario ecológico presenta valores de N y DMC menores que el espectro seleccionado de la simulación por rangos, pero valores de LAI, C_{a+b} y EWT mayores por lo que estos parámetros se están compensando para obtener un espectro similar (**fig. 5**).

Por último, cabe destacar que a pesar de obtener estimaciones de FMC más precisas cuando se generan escenarios realistas para la inversión de PROSAILH, el RMSE obtenido se considera elevado y la evolución temporal del FMC no correctamente estimada en todos los periodos de estudio. Con el objetivo de intentar conseguir estimaciones más precisas en futuros trabajos, se revisarán los criterios ecológicos considerados y se estudiará la posibilidad de emplear procedimientos de inversión basados en otras funciones de similitud entre espectros observados y estimados y otras combinaciones de bandas MODIS. El uso de imágenes de mayor resolución espacial o espectros medidos con radiómetros de laboratorio o sensores aeroportados también podría mejorar las estimaciones de FMC. Sin embargo disminuiría la operatividad por lo que nuestras futuras líneas de investigación no seguirán dicho camino.

Conclusiones

Desarrollar modelos operativos de estimación de parámetros biofísicos de la vegetación es una tarea clave para entender mejor el funcionamiento de los ecosistemas. Por ejemplo, estimar el contenido de humedad de la vegetación es clave para mejorar nuestra estimación del peligro de incendios en espacios mediterráneos, ya que el contenido de agua está directamente relacionado con la ignición y la propagación del fuego.

La teledetección es una herramienta potente al respecto ya que permite calibrar modelos de aplicación operativa a diferentes escalas. No obstante, generar información fiable y de modo automático a partir de las imágenes de satélite requiere mejorar

nuestros actuales modelos de interpretación. Entre ellos, los modelos de simulación de la reflectividad ocupan un papel muy destacado, pues permiten generar escenarios de validez general.

Se ha mostrado en este trabajo que el uso eficiente de los modelos de simulación requiere conocer las relaciones ecofisiológicas entre los parámetros críticos de estos modelos, lo que permite guiar la generación de escenarios más realistas y, por tanto, más precisos para la inversión automática. Queda patente el interés de que expertos en teledetección colaboren con ecofisiólogos para obtener una mejor caracterización de las especies que quieran discriminarse. Esta línea de trabajo es relativamente novedosa, pues trabajos previos han planteado distintos criterios para seleccionar a posteriori casos más realistas, pero pocas veces se ha criticado la falta de carácter ecológico en los modelos de simulación. Precisamente uno de los pioneros en este tipo de trabajos, reconoce en una de sus últimas publicaciones, la importancia de mejorar la parametrización de los mismos (Jacquemoud et al. en prensa).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Programa Nacional de I+D en Medio Ambiente y Clima, del Ministerio de Educación y Ciencia, a través del proyecto Firemap (CGL2004-060490C04-01/CLI) y del Programa de Formación del Profesorado Universitario (FPU), a través de la beca doctoral de Marta Yebra.

Referencias

Ahern, F. J., Erdle, T., Maclean, D.A., Kneppeck I.D. 1991. A quantitative relationship between forest growth rates and Thematic Mapper reflectance measurements. *International Journal of Remote Sensing* 12:387-400.

Ain-Lhout, F., Diaz Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Rodriguez, H., Garcia Novo, F., Vargas, M.A. 2004. Seasonal differences in photochemical efficiency and chlorophyll and carotenoid contents in six Mediterranean shrub species under field conditions. *Photosynthetica* 42:399-407

Alonso, M., Camarasa, A., Chuvieco, E., Cocero, D., Kyun, I., Martín, M.P., Salas F.J. 1996. Estimating temporal dynamics of fuel moisture content of Mediterranean species from NOAA-AVHRR data. *EARSEL Advances in Remote Sensing* 4:9-24.

Baret, F. 1995. Use of spectral reflectance variation to retrieve canopy biophysical characteristics. En: Danson, F.M., Plummer, S.E. (Eds.), *Advances in Environmental Remote Sensing,* pp 33-51. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

Boyer, J.S. 1995. *Measuring the water status of plants and soils*, Academic Press, INC. New York, USA.

Bussotti, F., Bettini, D. 2002. Structural and functional traits of *Quercus ilex* in response to water availability. *Environmental and Experimental Botany* 47:11-23.

Chuvieco, E., Bussotti, F., Bettini, D., Grossoni, P., Mansuino, D., Nibbi, R., Soda, C., Tani, C. 2008. *Teledetección ambiental: La observación de la Tierra desde el espacio*, Ariel Ciencia, Barcelona, España.

Chuvieco, E., Cocero, D., Riaño, D., Martín, M.P., Martínez-Vega, J., de la Riva J., Pérez, F. 2004. Combining NDVI and surface temperature for the estimation of live fuel moisture content in forest fire danger rating. *Remote Sensing of Environment* 92:322–331.

Chuvieco, E., Riaño, D., Aguado I., Cocero, D. 2002. Estimation of fuel moisture content from multitemporal analysis of Landsat Thematic Mapper reflectance data: applications in fire danger assessment. *International Journal of Remote Sensing* 23:2145-2162.

Clemente, A. S., Rego, F.C., Correia, O.A. 2005. Growth, water relations and photosynthesis of seedlings and resprouts after fire. *Acta Oecologica* 27:233-243.

Combal, B., Baret, F., Weiss, M., Trubuila, A., Mace, R., Pragnere, A., Myneni, R., Knyazikhin, Y., Wang, L. 2002. Retrieval of canopy biophysical variables from bidirectional reflectance using prior information to solve the ill-posed inverse problem. *Remote Sensing of Environment* 84:1-15.

Comstock, J.P., Mahall B.E. 1985. Drought and changes in leaf orientation for two California chaparral shrubs: *Ceanothus megacarpus* and *Ceanothus crassifolius*. *Oecologia* 65:531-535.

De Santis, A., Vaughan, P., Chuvieco, E. 2006. Foliage moisture content estimation from 1-D and 2-D spectroradiometry for fire danger assessment. *Journal of Geophysical Research-Biosciences, 111: doi.:10.1029/2005JG000149.*

Dunn, E.L., Shoropshire, L.C., Song, L.C. y Mooney, H.A. 1976. The water factor and convergent evolution in Mediterranean-type vegetation. En: Lange, O.L., Kapen, L., Schulze, E.D. (Eds), *Water and plant life. Problems and modern approaches*, pp. 492-505. Ecological Studies, vol,7. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Dymond, J. R., Shepherd J.D., Qi J. 2001. A simply physical model of vegetation reflectance for standarising optical satellite imagery. *Remote Sensing of Environment* 77:230-239.

Fourty, T., Baret, F. 1997. Vegetation water and dry matter contents estimated from top-of-the atmosphere reflectance data: a simulation study. *Remote Sensing of Environment* 61:34-45.

Galmes, J., Flexas, J., Save, R., Medrano, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil* 290:139-155.

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.

García, M., Aguado, I., Chuvieco E. 2008. Combining AVHRR and meteorological data for estimating live fuel moisture content in forest fire danger rating. *Remote Sensing of Environment* 112:3618-3627.

Goel, N.S. 1988. Models of vegetation canopy reflectance and their use in estimation of biophysical parameters from reflectance data. *Remote Sensing Reviews* 4:1-212.

Gond, V., De Pury, D.G.G., Veroustraete, F., Ceulemans R. 1999. Seasonal variations in leaf area index, leaf chlorophyll, and water content; scaling-up to estimate fAPAR and carbon balance in a multilayer, multispecies temperate forest. *Tree Physiology* 19:673-679.

Gratani, L. 1993. Response to microclimate of morphological leaf attributes, photosynthetic and water relations of evergreen sclerophyllous shrub species. *Photosynthetica* 29:573-582.

Gratani, L., Bombelli, A. 1999. Leaf anatomy, inclination, and gas exchange relationships in evergreen sclerophyllous and drought semideciduous shrub species. *Photosynthetica* 37:573-585.

Gratani, L., Bombelli, A. 2000. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany* 43:141-153.

Gratani, L., Bombelli, A. 2001. Differences in leaf traits among Mediterranean broad-leaved evergreen shrubs. *Annales Botanici Fennici* 38:15-24.

Gratani, L., Varone, L. 2004a. Adaptive photosynthetic strategies of the Mediterranean maquis species according to their origin. *Photosynthetica* 42:551-558.

Gratani, L., Varone, L. 2004b. Leaf key traits of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-ocurring in the Mediterranean maquis. *Flora* 199:56-69.

Gratani, L., Varone, L. 2006. Long-time variations in leaf mass and area of Mediterranean evergreen broad-leaf and narrow-leaf maquis species. *Photosynthetica* 44:161-168.

Gullo, M.A., Salleo, S. 1988. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist* 108:267-276.

Jacquemoud, S. 1990. PROSPECT: a model to leaf optical properties spectra. *Remote Sensing of Environment* 34:74-91.

Jacquemoud, S. 1993. Inversion of the PROSPECT+SAIL canopy reflectance model from AVIRIS equivalent spectra: theoretical study. *Remote Sensing of Environment* 44:281-292.

Jacquemoud, S., Verhoef, W., Baret, F., Bacour, C., Zarco-Tejada, P.J., Asner, G.P., Francois, C., Ustin, S. (en prensa).

PROSPECT + SAIL: a review of use for vegetation characterization. *Remote Sensing of Environment* 00:000-000.

Ji, W., Civco D.L., Kennard, W.C. 1992. Satellite remote bathymetry: a new mechanism for modeling. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 58: 45-549.

Koetz, B., Baret, F., Poilvé, H., Hill, J. 2005. Use of coupled canopy structure dynamic and radiative transfer models to estimate biophysical canopy characteristics. *Remote Sensing of Environment* 95:115-124.

Kuusk, A. (1985). The hot spot effect of a uniform vegetative cover. *Soviet Journal of Remote Sensing* 3:645- 658.

Kyparissis, A., Drilias, P., Manetas, Y. 2000. Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophyll cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Functional Plant Biology* 27:265-272.

Montserrat, M., Palacio, S., Milla, R. 2004. Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid, España

Nardini, A. 2001. Are sclerophylls and malacophylls hydraulically different?. *Biologia Plantarum* 44: 239-245.

Nautiyal, M.C., Nautiyal, B.P., Prakash, V. 2001. Phenology and growth form distribution in an alpine pasture at Tungnath, Garhwal, Himalaya. *Mountain Research and Development* 21:168-174.

Núñez-Olivera, E., Escudero J.C. 1990. Indice de esclerofilia, area media foliar y contenido de clorofilas en hojas maduras de *Cistus ladanifer* L.: Variaciones estacionales. *Studia Oecológica* VII:63-75.

Nuñez-Olivera, E., Martinez-Abaigar J., Escudero, J.C. 1996. Adaptability of leaves of *Cistus ladanifer* to widely varying environmental conditions. *Functional Ecology* 10:636-646.

Nuñez-Olivera, E., Martinez-Abaigar J., Escudero, J.C. 1993. Litterfall and nutrient flux in *Cistus ladanifer* L. shrubland in S.W. Spain. *Acta Ecológica* 14:361-369.

Paruelo, J.M. 2008. La caracterización funcional de ecosistemas mediante sensores remotos. *Ecosistemas* 17(3):4-22.

Paula, S., Pausas, J.G. 2006. Leaf traits and resprouting ability in the Mediterranean basin. *Functional Ecology* 20:941-947.

Strahler, A.H., Woodcock, C.E., Smith, J.A. 1986. On the nature of models in remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 20:121-140.

Tsialtas, J.T., Pritsa, T.S., Veresoglou, D.S. 2004. Leaf physiological traits and their importance for species success in a Mediterranean grassland. *Photosynthetica* 42:371-376.

Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Julio, J., Leyre, C., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: Valladares, F. (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.* Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid, España.

Valladares, F., Pugnaire, F.I. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83:459-469.

Vermote, E.F., Vermeulen, A. 1999. Atmospheric correction algorithm: Spectral reflectances (MOD09), ATBD version 4.0

Weiss, M., Baret, F., Myneni, R.B., Pragnère, A., Knyazikhin, Y. 2000. Investigation of a model inversion technique to estimate canopy biophysical variables from spectral and directional reflectance data. *Agronomie* 20:3-22.

Werner, C., Correia, O., Beyschlag, W. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20:15-23.

Yebra, M., Chuvieco E., Aguado, I. 2008a. Comparación entre modelos empíricos y de transferencia radiativa para estimar contenido de humedad en pastizales: Poder de generalización. *Revista de Teledetección* 29:73-90.

Yebra, M., Chuvieco E., Riaño, D. 2008b. Estimation of live fuel moisture content from MODIS images for fire risk assessment. *Agricultural and Forest Meteorology* 148:523-536.

Yebra, M., Chuvieco E. (en prensa). Generating a specie-specific Look-Up Table for fuel moisture content assessment. *IEEE JSTARS Special Issue on Wildland Fires and Biomass Burning* 00:000-000.

Zarco-Tejada, P., Miller, J.R. Harron, J., Hu, B., Noland, T.L., Goel, N., Mohammed G.H., Sampson, P.H. 2004. Needle chlorophyll content estimation through model inversion using hyperspectral data from boreal conifer forest canopies. *Remote Sensing of Environment* 89:189-199.