

Estimación de variables esenciales de la vegetación en un ecosistema de dehesa utilizando factores de reflectividad simulados estacionalmente

Martín, M.P.^{1*}, Pacheco-Labrador, J.², González-Cascón, R.³, Moreno, G.⁴,
Migliavacca, M.⁵, García, M.⁶, Yebra, M.⁶, Riaño, D.^{1,7}

¹Laboratorio de Espectro-radiometría y Teledetección Ambiental (SpecLab), Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Albasanz 26-28, 28037, Madrid, España.

²Max Planck Institute for Biogeochemistry, Hanks Knöll Straße 10, D-07745, Jena, Alemania.

³Departamento de Medio Ambiente, Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), Ctra. Coruña, Km 7.5, 28040 Madrid, España.

⁴INDEHESA-Forest Research Group, Universidad de Extremadura, 10600 Plasencia, España.

⁵Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Colegios 2, 28801 Alcalá de Henares, España.

⁶Fenner School of Environment and Society, The Australian National University, Canberra, ACT 2601, Australia.

⁷Center for Spatial Technologies and Remote Sensing (CSTARS), University of California, Davis, One Shields Avenue, 139 Vehlmeyer Hall, Davis, CA 95616, USA.

Resumen: Los pastos arbolados y arbustivos son vitales para la producción ganadera extensiva y sostenible, la conservación de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos y se localizan en áreas que serán previsiblemente más afectadas por el cambio climático. Sin embargo, las características estructurales, fenológicas, y las propiedades ópticas de la vegetación en estos ecosistemas mixtos, como los ecosistemas adeshados en la Península Ibérica que combinan un estrato herbáceo y/o arbustivo con un dosel arbóreo disperso, constituyen un serio desafío para su estudio mediante teledetección. Este trabajo combina métodos físicos y empíricos para la estimación de variables de la vegetación esenciales para la modelización de su funcionamiento: índice de área foliar (LAI , m^2/m^2), contenido en clorofila a nivel de hoja ($C_{ab,leaf}$, $\mu g/cm^2$) y dosel ($C_{ab,canopy}$, g/m^2) y contenido en materia seca a nivel de hoja ($C_{m,leaf}$, g/cm^2) y dosel ($C_{m,canopy}$, g/m^2), en un ecosistema de dehesa. Para este propósito se construyó una base de datos espectral simulada considerando las cuatro principales etapas fenológicas del estrato herbáceo, el más dinámico del ecosistema, (rebrote otoñal, máximo verdor, inicio de la senescencia y senescencia estival) mediante la combinación de los modelos de transferencia radiativa PROSAIL y FLIGHT. Esta base de datos se empleó para ajustar diferentes modelos predictivos basados en índices de vegetación (IV) propuestos en la literatura y en *Partial Least Squares Regression* (PLSR). PLSR permitió obtener los modelos con mayor poder de predicción ($R^2 \geq 0,93$, $RRMSE \leq 10,77$ %), tanto para las variables a nivel de hoja como a nivel de dosel. Los resultados sugieren que los efectos direccionales y geométricos controlan las relaciones entre los factores de reflectividad (R) simulados y los parámetros foliares. Se observa una alta variabilidad estacional en

To cite this article: Martín, M.P., Pacheco-Labrador, J., González-Cascón, R., Moreno, G., Migliavacca, M., García, M., Yebra, M., Riaño, D. 2020. Estimation of essential vegetation variables in a dehesa ecosystem using reflectance factors simulated at different phenological stages. *Revista de Teledetección*, 55, 31-48. <https://doi.org/10.4995/raet.2020.13394>

* Corresponding author: mpilar.martin@cchs.csic.es

la relación entre variables biofísicas e IVs, especialmente para LAI y C_{ab} que se confirma en el análisis PLSR. Los modelos desarrollados deben ser aún validados con datos espectrales medidos con sensores próximos o remotos.

Palabras clave: Modelos de transferencia radiativa, PROSAIL+FLIGHT, índices de vegetación, PLSR, variables biofísicas, ecosistema *tree-grass*, fenofases.

Estimation of essential vegetation variables in a dehesa ecosystem using reflectance factors simulated at different phenological stages

Abstract: Mixed vegetation systems such as wood pastures and shrubby pastures are vital for extensive and sustainable livestock production as well as for the conservation of biodiversity and provision of ecosystem services, and are mostly located in areas that are expected to be more strongly affected by climate change. However, the structural characteristics, phenology, and the optical properties of the vegetation in these mixed ecosystems such as savanna-like ecosystems in the Iberian Peninsula which combines herbaceous and/or shrubby understory with a low density tree cover, constitute a serious challenge for the remote sensing studies. This work combines physical and empirical methods to improve the estimation of essential vegetation variables: leaf area index (LAI , m^2 / m^2), leaf ($C_{ab,leaf}$, $\mu g / cm^2$) and canopy ($C_{ab,canopy}$, g / m^2) chlorophyll content, and leaf ($C_{m,leaf}$, g / cm^2) and canopy ($C_{m,canopy}$, g / m^2) dry matter content in a *dehesa* ecosystem. For this purpose, a spectral simulated database for the four main phenological stages of the highly dynamic herbaceous layer (summer senescence, autumn regrowth, greenness peak and beginning of senescence), was built by coupling PROSAIL and FLIGHT radiative transfer models. This database was used to calibrate different predictive models based on vegetation indices (VI) proposed in the literature which combine different spectral bands; as well as Partial Least Squares Regression (PLSR) using all bands in the simulated spectral range (400-2500 nm). PLSR models offered greater predictive power ($R^2 \geq 0.93$, $RRMSE \leq 10.77\%$) both for the leaf and canopy level variables. The results suggest that directional and geometric effects control the relationships between simulated reflectance factors and the foliar parameters. High seasonal variability is observed in the relationship between biophysical variables and IVs, especially for LAI and C_{ab} , which is confirmed in the PLSR analysis. The models developed need to be validated with spectral data obtained either with proximal or remote sensors.

Key words: radiative transfer models, PROSAIL+FLIGHT, vegetation indices, PLSR, biophysical variables, tree-grass ecosystems, phenophases.

1. Introducción

Los sistemas mixtos de vegetación como los pastos arbolados y arbustivos (conocidos en la literatura científica como ecosistemas *tree-grass* o savanoides) constituyen uno de los biomas más extensos del mundo, y enfrentan un futuro incierto debido a las presiones del cambio en el uso del suelo y las derivadas del cambio climático (Hill et al., 2011). Estos ecosistemas juegan un papel fundamental en la producción ganadera y la seguridad alimentaria a nivel mundial (Armah et al., 2011). En España están representados por las dehesas, sistemas de explotación ganadera y/o cinegética de carácter multifuncional en que al menos el 50% de la superficie está ocupado por pastizal, con arbolado adulto disperso productor de bellotas y con una fracción de cabida cubierta entre el 5 y el 60% (Pulido et al., 2010). Se trata de un agro-sistema

mediterráneo actualmente amenazado por envejecimiento del arbolado, enfermedades (e.g., seca de la encina), y otras consecuencias del cambio global. Un mejor conocimiento de los procesos que afectan a estos ecosistemas resulta necesario para valorar adecuadamente su vulnerabilidad y proponer opciones de gestión que permitan aumentar su resiliencia.

Determinadas características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y fenológicas de las plantas juegan un papel clave en la parametrización de las relaciones entre la vegetación y las variables climáticas y ambientales que regulan el intercambio de materia y energía entre la biosfera y la atmósfera (Reichstein et al., 2014). El índice de área foliar (LAI) o área total de tejido fotosintético de la planta por unidad de superficie del terreno (Watson, 1947), es uno de esos parámetros críticos

en la caracterización y seguimiento de los ecosistemas, ya que se relaciona con procesos vitales de la vegetación como la fotosíntesis (Doughty et al., 2008), la evaporación y transpiración (Cleugh et al., 2007), los flujos de carbono (Li et al., 2018) o la productividad (Luo et al., 2004), entre otros.

El *LAI* es una variable muy dinámica, tanto espacial como temporalmente, lo que limita el uso de técnicas directas de medición, habitualmente basadas en métodos destructivos, lentos, costosos y poco operativos para la obtención de información a escalas y/o frecuencias adecuadas. La teledetección se ha planteado como una alternativa idónea para la estimación de esta variable basándose principalmente en las relaciones comprobadas del *LAI* con el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (*NDVI*) (Fan et al., 2009). La inversión de los modelos de transferencia radiativa (RTM), con un mayor potencial de generalización a una gama amplia de ecosistemas, también se han utilizado para predecir *LAI* y se ha incorporado a productos globales (Baret et al., 2013) como los obtenidos a partir de imágenes MODIS (Myneni et al., 2002). No obstante la inversión de RTMs presenta a menudo problemas de equifinalidad, aumentando la incertidumbre en las estimaciones y la capacidad predictiva de los modelos (Pacheco et al., 2019). Independientemente del tipo y modelos de datos utilizados, la estimación de *LAI* a partir de teledetección sigue enfrentándose a desafíos como la saturación de la señal óptica a valores altos, la estructura y heterogeneidad del dosel, los cambios estacionales o la influencia del tipo de suelo que subyace al dosel vegetal. Los sensores LiDAR (*Light Detection and Ranging*) no están afectados por estas limitaciones propias de los sensores ópticos pasivos para estimar *LAI*. Son numerosos los estudios que han demostrado la capacidad del LiDAR para estimar esta variable desde plataformas terrestres, aéreas o satelitales (Riaño et al., 2004; Korhonen et al., 2011; García et al., 2012; Béland et al., 2014). Sin embargo, estos sensores también presentan limitaciones, fundamentalmente debidas a su limitada cobertura espacio-temporal.

Otra variable relevante, el contenido foliar de materia seca (C_m), ofrece información de gran interés sobre las estrategias adaptativas de la vegetación en cuanto a la inversión que ésta hace de los recursos disponibles, siendo su versión inversa, el área

foliar específica, uno de los rasgos funcionales claves de las plantas (Shipley y Vu, 2002) y uno de los parámetros fundamentales en la definición del *leaf economic spectrum* (Wright et al., 2004). C_m es también un parámetro relevante en la estimación del desfronde (*litterfall*) (Fortunel et al., 2009), que constituye uno de los principales reservorios de carbono orgánico (Novara et al., 2015) y determina el combustible muerto disponible en relación al riesgo de incendio (Yebra et al., 2013). C_m se determina habitualmente a partir de muestras de vegetación de las que se obtiene su área foliar y peso seco. Su estimación a partir de sensores remotos es complicada debido a su reducido efecto en la región visible del espectro, lo que limita su observación a la disponibilidad de información en las regiones del infrarrojo cercano (NIR) e infrarrojo medio de onda corta (SWIR). Sin embargo, en estas regiones el contenido de agua también ejerce una fuerte influencia en la interacción con la radiación (Feret et al., 2008) enmascarando la respuesta de C_m (Riaño et al., 2005). Por este motivo las estimaciones de C_m suelen recurrir a sensores hiperspectrales capaces de discriminar regiones estrechas donde esta variable tiene una mayor influencia en los factores de reflectividad (Fourty y Baret, 1997; Polley et al., 2020).

La concentración de pigmentos foliares es otra de las variables bioquímicas más importantes de la vegetación. Su contenido a nivel de dosel se encuentra directamente relacionado con la capacidad de fijar carbono y por ello es esencial para la modelización de la producción primaria bruta (*GPP*) de los ecosistemas (Croft, et al., 2015; Gitelson, et al., 2016). Además, cambios en el metabolismo del tejido foliar producidos por alteraciones nutricionales, factores climáticos o enfermedades, producen la degradación del contenido de pigmentos (Alonso et al., 2002; Haldimann et al., 2008), por lo que han sido ampliamente utilizados para la estimación de daños en la vegetación. Los contenidos en clorofilas a y b y carotenoides son rasgos de la vegetación ampliamente utilizados para la parametrización de modelos RTM como PROSPECT (Jacquemoud et al., 2009) por su influencia decisiva en la capacidad fotosintética foliar (Croft et al., 2017; Wang et al., 2020). La determinación de pigmentos en laboratorio es laboriosa y se ha realizado tradicionalmente mediante extracciones con disolventes orgánicos de diferente polaridad seguida de una determinación

espectrofotométrica (Lichtenthaler y Buschmann, 2001; Ritchie, 2008) o por cromatografía líquida (De las Rivas et al., 1989). Su estimación mediante teledetección ha sido ampliamente investigada a partir de la respuesta espectral en las regiones del visible y del eje rojo (Croft y Chen, 2017). La exactitud en la determinación de clorofila mediante sensores hiperespectrales es generalmente alta (Van Cleemput et al., 2018) y presenta una correlación fuerte con observaciones de satélite a escala global (Croft et al., 2020). Sin embargo su estimación en ecosistemas heterogéneos como los de tipo sabana presenta mayor dificultad, debido a la complejidad estructural, elevada biodiversidad, presencia de material senescente a lo largo de gran parte del período vegetativo y a una alta variación espacial en el estado fisiológico de la vegetación en las etapas de transición vegetativa (rebrote y senescencia) (Melendo-Vega et al., 2018).

Numerosos métodos basados en modelos físicos y estadísticos han sido desarrollados para estimar estos parámetros esenciales de la vegetación desde el espacio (Dorigo et al., 2007; Verrelst et al., 2019). Sin embargo, la estimación de parámetros en algunos ecosistemas sigue sin haber alcanzado resultados satisfactorios. Por ejemplo, los ecosistemas *tree-grass* o savanoides presentan dos estratos vegetales con propiedades muy diferentes que, en gran parte de los modelos RTM, no se representan separadamente. Los productos de teledetección globales suelen fundamentarse en RTMs unidimensionales y por tanto no están adaptados a las especificidades de estos ecosistemas. En este trabajo se explora mediante una aproximación híbrida, el uso combinado de dos RTMs, PROSAIL y FLIGHT (Melendo-Vega et al., 2018), con el propósito de generar factores de reflectividad estacionales específicamente adaptados a estos ecosistemas savanoides que nos permitan seleccionar los índices de vegetación (IV) más sensibles a la estimación de variables biofísicas y estructurales esenciales para su adecuada caracterización. Las variables analizadas en este estudio son: el contenido en materia seca (C_m), el contenido en clorofila a y b (C_{ab}) y el índice de área foliar (LAI). La simulación de factores de reflectividad en distintas fases fenológicas del estrato herbáceo, el más dominante y dinámico del ecosistema, (rebrote otoñal, máximo verdor, inicio de la senescencia y senescencia estival) tiene como objetivo analizar la existencia de posibles

variaciones estacionales en las relaciones entre parámetros biofísicos y datos espectrales tal y como han demostrado otros autores (Fava et al., 2009; Qiao et al., 2019). La aproximación semi-empírica de este trabajo, que combina RTMs e índices espectrales, permite evitar el uso de inversiones de RTM para la estimación de las variables, habitualmente sujetas a problemas de equifinalidad.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

El área de estudio se localiza en el término municipal de Majadas de Tiétar, en el noreste de la provincia de Cáceres (Figura 1). Se trata de un área de dehesa con un uso ganadero extensivo. La temperatura media anual es de 16,7 °C mientras que la precipitación media anual se sitúa en torno a los 650 mm. El relieve del área es llano con una altitud media sobre el nivel del mar de 256 m. La vegetación se organiza en dos estratos con características biofísicas y fenológicas muy diferenciadas. El estrato arbóreo, con una cobertura aproximada del 20 %, está compuesto principalmente por encinas (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.), con una altura media de 9 m y un diámetro de copa medio de 6 m, y algunos alcornos (*Quercus suber* L.) y quejigos aislados (*Quercus faginea* Lam.). El estrato herbáceo cubre la práctica totalidad del área de estudio a excepción de algunas zonas de suelo descubierto (caminos) y varias láminas de agua (Figura 1), y está compuesto por una gran variedad de especies, fundamentalmente anuales, entre las que se incluyen *Tolpis barbata* (L.) Gaertn., *Chamaemelum mixtum* (L.) All., *Plantago lagopus* L., *Echium plantagineum* L., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., etc. Este estrato se caracteriza por tener un ciclo fenológico muy marcado (Figura 1) que está íntimamente ligado al ciclo anual de lluvias de la zona debido sus raíces superficiales.

2.2. Parametrización de PROSAIL y FLIGHT: variables biofísicas y datos espectrales

Los RTM 3D como FLIGHT (North, 1996) han demostrado su capacidad para representar la respuesta espectral de bosques abiertos o sabanas que presentan suelos desnudos subyacentes

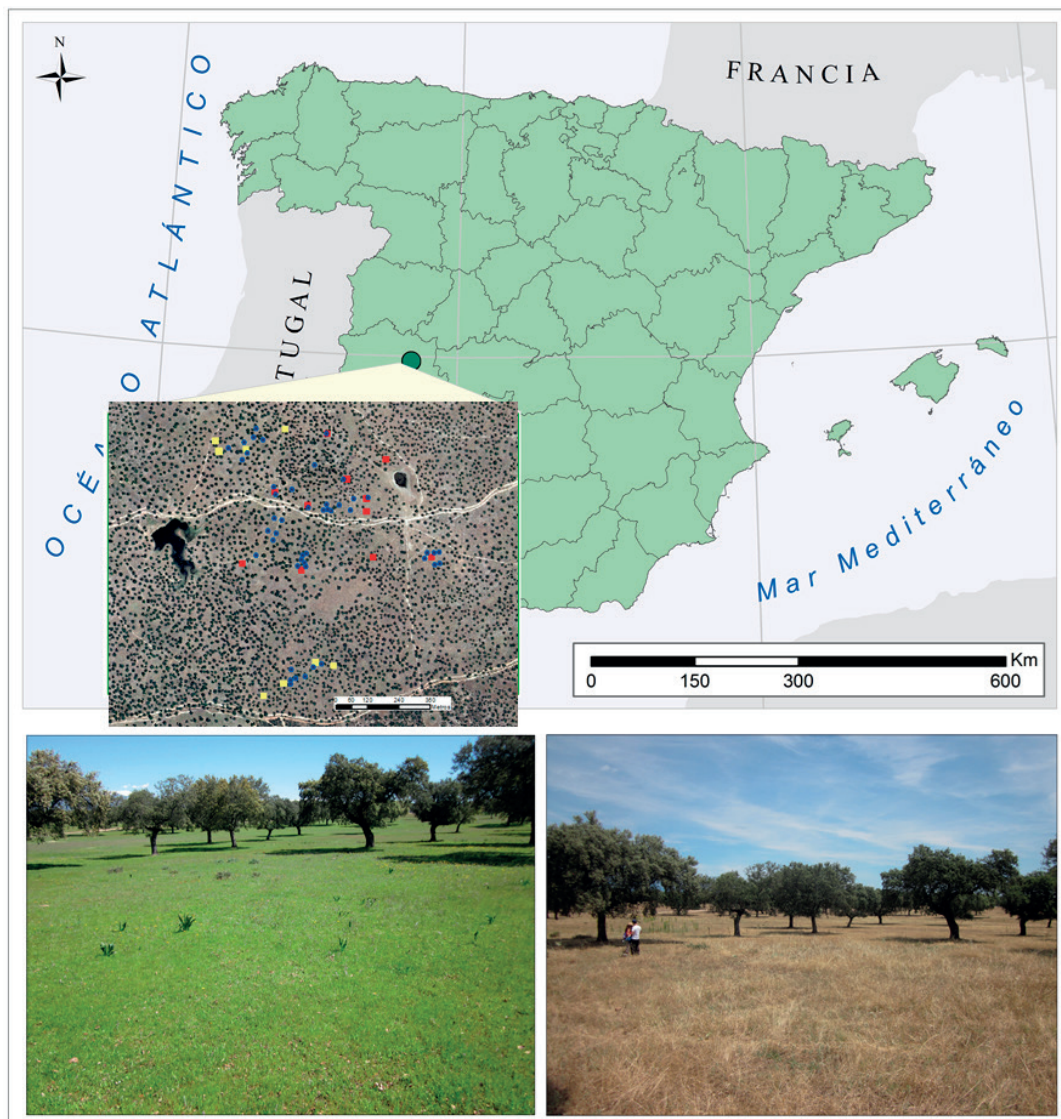


Figura 1. Localización de la zona de estudio. En la parte superior, sobre una ortofoto a color natural (PNOA, 2012), se observa la distribución espacial de las parcelas de muestreo de pasto utilizadas desde 2013 (cuadrados rojos) y las incorporadas desde 2014 (cuadrados amarillos), así como los árboles muestreados en diversas fases de la serie temporal 2013-2019 (puntos azules). Las fotografías de campo muestran la fenología del estrato herbáceo en los periodos de máximo verdor (abajo izquierda) y de senescencia estival (abajo derecha).

(Guillen-Climent et al., 2012). Sin embargo, estos modelos no resultan adecuados para los ecosistemas mixtos tipo *tree-grass* donde un sotobosque herbáceo puede dominar la respuesta espectral del ecosistema y su dinámica espacio-temporal debido a la fuerte variabilidad estacional y la baja fracción de cubierta del arbolado. Para solucionar este problema, este trabajo combina los RTM

PROSPECT (Jaquemoud y Baret, 1990) y SAIL (Verhoef et al., 1984) para simular los factores de reflectividad del pasto, y FLIGHT (North, 1996), que incluye la simulación del estrato arbóreo, representando así los dos principales estratos de vegetación en el ecosistema (Melendo-Vega et al., 2018). La parametrización de los modelos se realizó siguiendo el esquema propuesto por

Melendo-Vega et al. (2018) que requiere datos de entrada sobre las características biofísicas y estructurales de los dos estratos de vegetación que componen el ecosistema (pasto y arbolado), información espectral del estrato arbóreo, datos sobre geometría de iluminación y observación, así como de componentes atmosféricos. La relación exhaustiva de las variables de entrada requeridas por el modelo pueden consultarse en la tabla 1 del artículo de Melendo-Vega et al. (2018).

Los datos biofísicos de referencia para la parametrización y validación de los modelos PROSPECT y SAIL para la simulación del estrato herbáceo se obtuvieron a partir de muestreos destructivos realizados en 19 parcelas de 25×25 m localizadas en un área aproximada de 1 km^2 (Figura 1). Los datos se recogieron en un total de 43 campañas de muestreo distribuidas a lo largo de las diversas fases fenológicas del ecosistema entre los años 2013 a 2019 (Figura 2). En cada una de las parcelas se tomaron muestras de pasto sobre 2 o 3 cuadrantes de 25×25 cm localizados mediante muestreo no probabilístico en aquellas zonas identificadas visualmente como representativas del conjunto de la parcela. En cada uno de estos cuadrantes se recogió, cortando a ras de suelo, toda

la vegetación enraizada (plantas verdes y/o secas). Si en la parcela había uno o más árboles, al menos uno de los cuadrantes se localizó bajo el área de influencia de la copa del árbol con el propósito de considerar la variabilidad espacial de la cubierta herbácea debida al efecto del sombreado y a las propiedades del suelo causadas por el aporte del desfronde (Moreno y Rolo, 2019). La clorofila se midió solo en 12 de las 21 campañas realizadas entre 2017 y 2019 (Figura 2). Estas muestras se adquirieron en cuadrantes de 25×25 cm contiguos a los utilizados para el resto de parámetros biofísicos analizados. En este caso solo se recolectó la fracción verde del pasto dentro del cuadrante. Todas las muestras fueron pesadas en campo con una balanza de precisión y conservadas en neveras portátiles hasta su traslado al laboratorio donde fueron congeladas hasta el momento de su procesamiento. Las muestras destinadas al análisis de pigmentos fueron congeladas directamente en campo utilizando pellets de hielo seco.

En el laboratorio se procesaron las muestras para obtener las variables necesarias para la parametrización de los RTMs, incluidas las variables de interés en el estudio (LAI , C_m y C_{ab}). Del total de muestra recogida en cada cuadrante, una

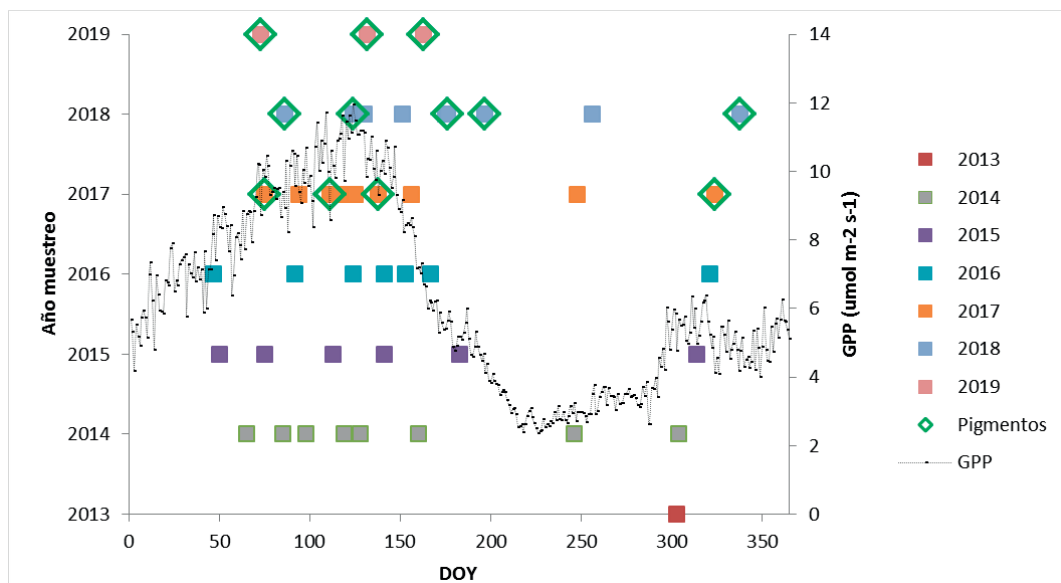


Figura 2. Distribución espacial de las 43 campañas de muestreo utilizadas en la parametrización y validación de los modelos. Los rombos verdes indican las campañas en las que se tomaron muestras de pigmentos de pasto (2017-2019). Se ha incluido el dato diario de productividad primaria bruta (GPP) medido en el área de estudio (media de los años 2016 a 2019) como referencia de la fenología del ecosistema.

submuestra fue seleccionada para el cálculo del *LAI* mediante escaneo de las plantas previamente separadas en función de sus fracciones verde y seca. Todas las muestras se secaron en una estufa a una temperatura de 60 °C durante 48 horas y fueron posteriormente pesadas con la misma balanza utilizada en campo para determinar su peso seco.

Las variables *LAI* y C_m del pasto se calcularon mediante las siguientes ecuaciones:

$$LAI_{grass} [m^2/m^2] = (W_d \cdot A_{leaf}) / (W_{d,s} \cdot A_{quadrant}) \quad (1)$$

$$C_{m,leaf,grass} [g/cm^2] = W_{d,s} / A_{leaf} \quad (2)$$

Donde W_d es el peso seco de la muestra total, $W_{d,s}$ es el peso seco de la submuestra, A_{leaf} es la superficie de las hojas de la muestra y $A_{quadrant}$ es la superficie del cuadrante de muestreo.

El *LAI* se calculó tanto para la muestra total como para las fracciones verde y no verde.

Los pigmentos se analizaron en cuatro réplicas por muestra usando acetona al 80 % v/v como disolvente (González-Cascón y Martín, 2018). El contenido de pigmento por área total de hoja ($C_{ab,leaf,grass}$) se calculó combinando las concentraciones de pigmento por masa determinada a partir del muestreo obtenido en el cuadrante de pigmentos y los parámetros obtenidos del cuadrante contiguo aplicando la siguiente fórmula:

$$C_{ab,leaf,grass} [\mu g/cm^2] = 10^3 \cdot C_{ab,dmass,v} \cdot W_{d,s,v} / A_{leaf,s} \quad (3)$$

Donde $C_{ab,dmass,v}$ es la concentración de clorofila a+b por unidad de masa seca de pasto verde, $W_{d,s,v}$ es el peso seco de la fracción verde de la submuestra y $A_{leaf,s}$ es la superficie de las hojas de la submuestra.

En las mismas campañas en las que se tomaron datos de las variables biofísicas, se midieron en terreno los factores de reflectividad hemisférica cónica (*HCRF*) del estrato herbáceo utilizando un espectro-radiómetro ASD FieldSpec® 3 (Analytical Spectral Devices Inc., Boulder, CO, EE. UU.) con un rango espectral entre 350 y 2500 nm y un campo de visión nominal de 25°. Se adquirieron alrededor de 30 espectros a intervalos regulares y a una altura aproximada de 1,20 m en dos transectos diagonales (NW-SE y NE-SW) en cada una de las parcelas de 25 × 25 m donde se recolectaron las muestras de vegetación.

Para la conversión de niveles digitales a valores de *HCRF* se utilizó un panel calibrado Spectralon® reflectante al 99% (Labsphere Inc., North Sutton, NH, EE. UU.). Todas las mediciones se tomaron en condiciones de cielo despejado en un período de +/- 2 horas del mediodía solar. Entre 2017 y 2019 las mediciones espectrales se adquirieron adicionalmente sobre los cuadrantes en los que se realizaba después el muestreo destructivo del pasto. En este caso se adquirieron alrededor de 20 espectros por cuadrante siguiendo el mismo protocolo que el descrito anteriormente para los transectos.

La información de los parámetros de entrada requeridos por el RTM FLIGHT referentes a los parámetros morfológicos y estructurales del estrato arbóreo se obtuvo mediante muestreos destructivos para las variables: fracción de hojas por edad y tamaño de las hojas. La fracción leñosa del dosel, requerida también por el modelo, se estimó en un valor constante de 0,1, en base al análisis visual de fotografías de copa tomadas con drones y en consonancia con valores encontrados en la literatura por otros autores que han utilizado el modelo FLIGHT (Leonenko et al., 2013). Por su parte, el *LAI* del arbolado se obtuvo mediante estimación indirecta a partir de las mediciones realizadas con un sensor óptico modelo LAI-2200C (LI-COR, Lincoln, Nebraska, EE. UU.). Las lecturas se tomaron bajo y fuera de las copas en un mínimo de 6 y un máximo de 35 árboles en 6 campañas entre Septiembre 2017 y Octubre 2018. Los datos se obtuvieron en condiciones de iluminación directa con el sensor posicionado a +/- 90° del ángulo de acimut solar. Se usó el software FV2200 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, EE. UU.) para aplicar correcciones de dispersión y calcular *LAI* para cada árbol utilizando mediciones de volumen de la copa de los árboles muestreados derivadas de fotos de campo (LI-COR, 2019). El diámetro del tronco a la altura del pecho (DBH por sus siglas en inglés) se obtuvo a partir de mediciones de campo realizadas con un calibrador ubicado a una altura de 1,30 m. Finalmente, los parámetros estructurales geométricos de los árboles (forma y radio de la copa, distancia del centro a la parte superior de la copa y altura hasta la primera rama) se obtuvieron a partir del análisis de datos LiDAR aeroportados correspondientes al vuelo de 2010 proporcionados por el Programa Español de Orto-fotografía Aérea (PNOA) (Pacheco-Labrador et al., 2016).

Los datos sobre geometría de iluminación y observación (ángulos cenitales y acimutales), así como de componentes atmosféricos (espesor óptico de aerosoles), se obtuvieron usando los mismos métodos y fuentes descritos en Melendo-Vega et al. (2018).

2.3. Generación de factores de reflectividad simulados con PROSAIL+FLIGHT

Diversos estudios sobre la zona de estudio han demostrado que el modelo PROSAIL no simula con exactitud los factores de reflectividad del pasto cuando este presenta grandes fracciones secas o senescentes (Melendo-Vega et al., 2018; Pacheco-Labrador et al., 2019). Este problema puede ser parcialmente resuelto mediante la simulación de dos hojas diferentes (verdes y secas) en el RTM (Wenhan, 1993). Este enfoque ha sido adoptado con éxito en el mismo área de estudio utilizando senSCOPE, un RTM 1D equiparable a PROSAIL (Pacheco-Labrador, et al. 2020). Siguiendo la misma metodología hemos adaptado el modelo PROSAIL+FLIGHT para representar la coexistencia de fracciones verdes y secas con diferentes propiedades biofísicas en el dosel herbáceo. La mayor diferencia de cara a la modelización es la asunción de que las hojas verdes no contienen pigmentos marrones, mientras que éstos son los únicos pigmentos presentes en las hojas secas. Cada fracción viene caracterizada por la proporción relativa de área ocupada en el estrato herbáceo. En Melendo-Vega et al. (2018), el análisis de series temporales de datos MODIS permitió definir en el ecosistema de dehesa cuatro etapas fenológicas o fenofases: rebrote otoñal, máximo verdor, inicio de la senescencia y senescencia estival. Al igual que en este trabajo previo, se construyeron *Look-up-Tables* (LUT) de 10 000 simulaciones de los factores de reflectividad direccional del ecosistema para cada una de estas cuatro fenofases. En las LUT los parámetros de ambos modelos (PROSAIL y FLIGHT) se limitaron de acuerdo a los rangos observados en diferentes muestreos de campo realizados en el ecosistema en cada fenofase (Sección 2.2). Las simulaciones obtenidas con el modelo PROSAIL sirvieron de entrada al modelo FLIGHT para representar la respuesta espectral del fondo (en este caso el pasto) para cada una de las fenofases consideradas. En el diseño de las LUT se conservaron las relaciones observadas entre la mayoría de

los parámetros del pasto en el modelo PROSAIL mediante el ajuste de un modelo Gaussiano multidimensional empleando *Expectation-Maximization* (Dempster et al., 1977). Las propiedades ópticas de las hojas de encina no se representaron mediante un RTM, ya que estudios previos han demostrado que la presencia de tricomas modifica dichas propiedades ópticas (Pacheco-Labrador et al., 2017). Al igual que en Melendo-Vega et al. (2018) se seleccionaron mediciones de reflectividad y transmisividad de dichas hojas cuyos parámetros biofísicos fueron posteriormente determinados (Pacheco-Labrador et al., 2017). Las simulaciones representaron observaciones nadirales con una elevación solar variable.

Las variables objetivo se escalaron a nivel de hoja y dosel/ecosistema para su estimación a partir de los datos espectrales simulados. Para ello, los valores foliares utilizados como entrada en el modelo se multiplicaron por el *LAI* de pasto y arbolado respectivamente considerando las coberturas de cada estrato: 100% para el pasto y 20% para el arbolado.

2.4. Estimación de LAI , C_m y C_{ab} a partir de datos espectrales simulados

Los métodos utilizados en teledetección para la estimación de variables biofísicas de la vegetación a nivel de hoja y dosel se agrupan en dos grandes conjuntos: ajuste de métodos estadísticos a partir de bandas o índices espectrales e inversión de RTMs. Cada método presenta diferentes sensibilidades a los errores de medición y de representación. Los modelos estadísticos deben ajustarse empleando observaciones de datos espectrales y variables biofísicas pareadas. Esto hace que la representatividad de las relaciones y la exactitud de los modelos esté fuertemente condicionada por la representatividad de la base de datos (le Maire et al., 2008). Dada la dificultad de obtener mediciones reales que representen la variabilidad espacio-temporal de un ecosistema tan complejo como la dehesa, la utilización de una base de datos simulada se presenta como una alternativa válida, pues permite representar una enorme cantidad de características del dosel a partir de la definición de procesos físicos y, por tanto, potencialmente extrapolables a ecosistemas con características similares.

En este trabajo se utilizaron 49 índices espectrales seleccionados de los propuestos en la literatura

para la estimación de las variables de interés en el estudio. Los índices se calcularon empleando los factores de reflectividad entre 400 y 2500 nm con un intervalo de 1 nm generados por PROSAIL+FLIGHT.

Para cada índice espectral se ajustaron modelos predictivos lineales y exponenciales. Además, los factores de reflectividad hiperespectrales se emplearon para ajustar modelos de regresión de mínimos cuadrados parciales (PLSR por sus siglas en inglés). Los PLSR se han utilizado ampliamente en espectroscopía para estimar componentes bioquímicos a través de información hiperespectral (Verrelst et al., 2019). Son adecuados para analizar conjuntos de datos espectrales que presentan una alta multicolinealidad. Uno de los principales inconvenientes de los modelos PLSR es el riesgo de sobre-ajuste. Para evitar este problema, en este estudio la muestra se dividió en dos grupos, uno para calibración (60%) y otro para validación (40%) y se añadió ruido aleatorio equivalente a una

incertidumbre relativa del 5% del factor de reflectividad. Para cada modelo PLSR se seleccionaron los componentes que explicasen el 95% de la varianza y se empleó validación cruzada (*10-fold cross-validation*) con la muestra de calibración. Los modelos PLSR ajustados fueron posteriormente evaluados contra el conjunto de datos de validación para predecir cada una de las variables separadamente. El poder predictivo de los diferentes modelos se evaluó mediante el coeficiente de determinación (R^2) y el error cuadrático medio relativo ($RRMSE$, en %) calculados a partir de la comparación de los valores predichos y observados.

3. Resultados

3.1. Estimación de variables a partir de índices espectrales

La Tabla 1 presenta los índices espectrales que presentaron mayor ajuste (R^2) para cada variable

Tabla 1. Resumen de los índices seleccionados para estimar las variables a nivel de hoja (C_{leaf}) y dosel (C_{canopy}) en cada fenofase mediante modelos lineales y los estadísticos correspondientes. El símbolo * indica que las relaciones son significativas al 95 % de confianza.

Variable/ Fenofase	IV	RRMSE		Formulación	Referencia
		R^2	(%)		
$C_{ab,leaf}$					
Senescencia estival	<i>MTCI</i>	0,37*	18,97	$MTCI=(R_{753}-R_{708})/(R_{708}-R_{681})$	Dash y Curran, 2007
Rebrote otoñal	<i>TCARI</i>	0,25*	21,22	$TCARI=3 \cdot [(R_{700}-R_{670})-0,2 \cdot (R_{700}-R_{550}) \cdot (R_{700}/R_{670})]$	Haboudane et al., 2002
Máximo verdor	<i>NDSI₂</i>	0,39*	15,59	$NDSI_2=(R_{550}-R_{410})/(R_{550}+R_{410})$	Inoue et al., 2008
Inicio senescencia	<i>Maccioni</i>	0,28*	17,61	$Maccioni=(R_{780}-R_{710})/(R_{780}+R_{710})$	Maccioni et al., 2001
$C_{m,leaf}$					
Senescencia estival	<i>PRI₅₁₅</i>	0,18*	17,55	$PRI_{515}=(R_{570}-R_{512})/(R_{570}+R_{512})$	Hernández-Clemente et al., 2011
Rebrote otoñal	<i>PRI₅₁₅</i>	0,33*	19,82		
Máximo verdor	<i>PRI₅₁₅</i>	0,29*	17,69		
Inicio senescencia	<i>PRI₅₁₅</i>	0,30*	19,79		
LAI_{canopy}					
Senescencia estival	<i>NDVI</i>	0,71*	17,81	$NDVI=(R_{800}-R_{670})/(R_{800}+R_{670})$	Rouse et al., 1973
Rebrote otoñal	<i>RSI</i>	0,62*	26,38	$RSI=R_{815}/R_{704}$	Inoue et al., 2016
Máximo verdor	<i>LWVI₂</i>	0,67*	24,07	$LWVI_2=(R_{1094}-R_{1205})/(R_{1094}+R_{1205})$	Galvão et al., 2005
Inicio senescencia	<i>RSI</i>	0,67*	23,1	$RSI=R_{815}/R_{704}$	Inoue et al., 2016
$C_{ab,canopy}$					
Senescencia estival	<i>VOG</i>	0,78*	16,77	$VOG=R_{740}/R_{720}$	Vogelmann et al., 1993
Rebrote otoñal	<i>mSR_{750/705}</i>	0,73*	21,32	$mSR_{750/705}=(R_{750}-R_{445})/(R_{705}+R_{445})$	Sims y Gamon, 2002
Máximo verdor	<i>CI_{re}</i>	0,74*	20,21	$CI_{re}=(R_{740}/R_{720})-1$	Gitelston et al., 2003
Inicio senescencia	<i>CI_{re}</i>	0,81*	18,15		
$C_{m,canopy}$					
Senescencia estival	<i>NDVI_{green}</i>	0,46*	24,76	$NDVI_{green}=(R_{800}-R_{550})/(R_{800}+R_{550})$	Metternicht 2003
Rebrote otoñal	<i>Gitelson₁</i>	0,45*	29,94	$Gitelson_1=1/R_{700}$	Gitelson et al., 1999
Máximo verdor	<i>Gitelson₁</i>	0,49*	28,05		
Inicio senescencia	<i>Gitelson₁</i>	0,44*	28,26		

biofísica y fenofase utilizando modelos lineales. Las variables que presentaron mejores ajustes fueron LAI_{canopy} y $C_{ab,canopy}$ con R^2 entre 0,67 y 0,81. Si bien todos los índices seleccionados presentaron relaciones significativas al 95% de confianza, los valores de R^2 fueron menores en la estimación de variables a nivel foliar que para variables integradas a nivel de dosel/ecosistema. No obstante, los valores de $RRMSE$, en general, fueron mayores en el segundo grupo. Los mayores $RRMSE$ (24,76% a 29,94%) se observaron en $C_{m,canopy}$. Para todas las variables el máximo $RRMSE$ se obtuvo durante la fenofase de rebrote otoñal. Los índices seleccionados para $C_{ab,leaf}$, $C_{ab,canopy}$ y LAI_{canopy} variaron entre fenofases, mientras que el mismo índice fue seleccionado en todas o casi todas las fenofases para C_m , tanto a nivel de hoja como de dosel. Para C_{ab} los índices seleccionados incluyeron bandas en la región del eje rojo y, en menor medida, del visible. Para LAI_{canopy} , en cambio, fueron más frecuentes los

IV que combinan información del NIR y SWIR. En el caso de la variable C_m encontramos IVs que incluyen información en las regiones del visible, eje rojo y NIR. Similares resultados se obtuvieron con modelos exponenciales (datos no mostrados).

3.2. Estimación de variables a partir de PLSR

La Tabla 2 resume el poder predictivo de los modelos PLSR obtenidos para cada variable y fenofase. Para todas las variables analizadas, los estadísticos obtenidos, tanto durante la calibración como durante la validación independiente, fueron similares, lo que sugiere que los modelos no se han sobre-ajustado. PLSR estimó satisfactoriamente los parámetros a nivel de hoja ($R^2 \geq 0,93$). Los coeficientes de correlación son más elevados para LAI y los parámetros escalados a nivel de dosel ($R^2 \sim 0,94$), si bien los errores relativos son mayores.

Tabla 2. Estadísticos de ajuste y validación de los modelos PLSR para cada variable y fenofase.

Variable/Fenofase	R^2_{ajuste}	$RRMSE_{ajuste}$ (%)	$R^2_{validación}$	$RRMSE_{validación}$ (%)
$C_{ab,leaf}$				
Senescencia estival	0,95	5,6	0,95	5,64
Rebrote otoñal	0,94	5,8	0,94	5,76
Máximo verdor	0,94	4,95	0,94	5,03
Inicio senescencia	0,94	5,04	0,94	4,9
$C_{m,leaf}$				
Senescencia estival	0,93	5,04	0,93	5,06
Rebrote otoñal	0,94	5,65	0,95	5,58
Máximo verdor	0,94	4,97	0,94	4,99
Inicio senescencia	0,95	5,49	0,95	5,54
LAI_{canopy}				
Senescencia estival	0,94	8,19	0,94	7,98
Rebrote otoñal	0,94	10,81	0,94	10,77
Máximo verdor	0,95	9,43	0,95	9,41
Inicio senescencia	0,94	9,33	0,94	9,36
$C_{ab,canopy}$				
Senescencia estival	0,94	8,65	0,94	8,42
Rebrote otoñal	0,94	10,07	0,95	9,98
Máximo verdor	0,95	9,16	0,95	9,24
Inicio senescencia	0,95	9,51	0,94	9,53
$C_{m,canopy}$				
Senescencia estival	0,93	9,31	0,93	9,18
Rebrote otoñal	0,94	9,8	0,94	9,79
Máximo verdor	0,95	8,9	0,95	8,93
Inicio senescencia	0,94	9,14	0,94	9,36

La Figura 3 muestra las proyecciones de la variable predictora (X score) de los tres primeros componentes de cada variable PLSR en las 4 fenofases. Los componentes se ordenan decrecientemente respecto a la varianza explicada y los X score indican cómo diferentes regiones espectrales se relacionan con las variables que queremos estimar. Como puede verse, en el primer componente, los X score de las variables foliares son positivos y similares entre sí, aunque mayores para $C_{ab,leaf}$ en el NIR. Los X score de las variables integradas a nivel de ecosistema son negativos y sus valores muy similares en todas las fenofases. En este primer componente ambos conjuntos de X score son relativamente especulares y el valor absoluto de los X score parece relacionarse con el valor promedio de los factores de reflectividad debido probablemente al efecto de la variable LAI

en el escalado. Por el contrario, en el segundo y tercer componente, salvo para $C_{m,leaf}$, los patrones varían notablemente en función de las fenofases. En el componente 2 las variables foliares presentan X score negativos y ligeramente de mayor valor absoluto en el caso de $C_{m,leaf}$. $C_{ab,leaf}$ presenta patrones muy similares en las fenofases senescencia estival e inicio de la senescencia por una parte, y rebrote otoñal y máximo verdor, por otra. $C_{ab,canopy}$ y LAI muestran X score positivos entre 700 y 1900 nm y más estables entre fenofases. $C_{m,canopy}$ muestra los X score más diferentes del conjunto y los más variables entre fenofases. Son más similares a los X score de las variables a nivel de dosel en las fenofases senescencia estival y máximo verdor, mientras que en las fenofases inicio de la senescencia y rebrote otoñal son más similares a las variables foliares, pero sólo en las

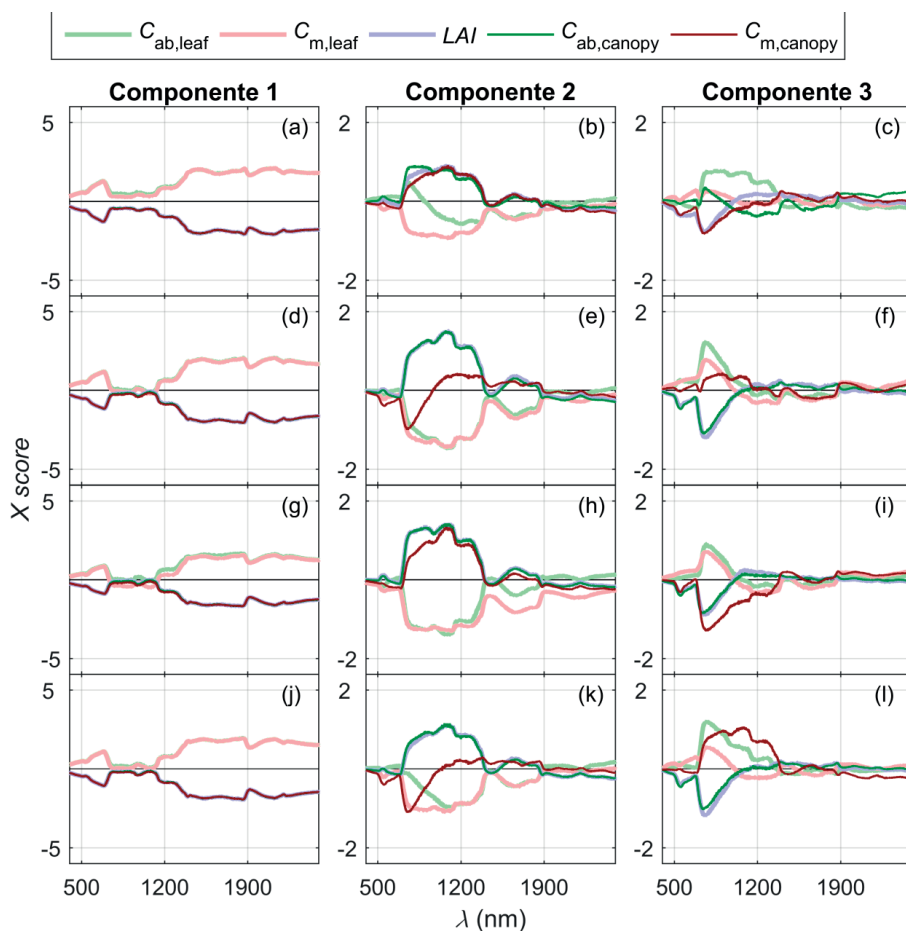


Figura 3. X score de los tres primeros componentes de los modelos PLSR (columnas) para cada variable (color) y fenofase (a-c Senescencia estival, d-f Rebrote otoñal, g-i Máximo verdor, j-l Inicio de la senescencia).

regiones del visible y eje rojo, tornándose hacia valores positivos en el NIR y regresando a valores negativos pasados los 1900 nm. En el tercer componente se observan también notables diferencias en los X score de algunas de las variables para las distintas fenofases. De nuevo $C_{ab,canopy}$ y LAI presentan valores similares y más estables entre fenofases excepto para senescencia estival donde $C_{ab,canopy}$ presenta X score negativos en la región del visible y una relación positiva más constante a lo largo del NIR hasta aproximadamente los 1400 nm. $C_{m,leaf}$ presenta X score positivos en el visible y NIR hasta 1000 nm en todas las fenofases aunque los valores absolutos son menores en la fenofase senescencia estival y más elevados en la fenofase máximo verdor. Al igual que ocurría en el componente 2, también en este componente C_m muestra los X score más diferentes del conjunto y los más variables entre fenofases tanto en lo que se refiere al signo, como al rango espectral y valores absolutos.

4. Discusión

La combinación del RTM 3-D FLIGHT y el RTM 1-D PROSAIL permitió simular los factores de reflectividad de un ecosistema mixto tipo *tree-grass* en función de los parámetros de los dos estratos de vegetación presentes en el ecosistema: pasto y arbolado, durante las principales etapas fenológicas del ecosistema. Otros autores han aplicado RTMs 3D a la simulación de este tipo de ecosistemas (Hernández-Clemente et al., 2017; Miraglio et al., 2020). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos se centraron en la representación de los factores de reflectividad en función de las propiedades del dosel arbóreo, considerando como elemento subyacente, un suelo desnudo o una cubierta vegetal estática representada a partir de espectros medidos o simulados. Esta representación simplista del estrato de vegetación más dinámico en este tipo de ecosistemas puede dar lugar a importantes desajustes entre los factores de reflectividad estimados y observados, lo que invalida o dificulta el uso de estos modelos para la estimación de parámetros biofísicos de la vegetación utilizando métodos de inversión (Miraglio et al., 2020). La solución implementada en este estudio, aunque computacionalmente más costosa, permite obtener simulaciones más realistas y precisas al considerar la variabilidad estacional del estrato herbáceo que domina la dinámica de la

respuesta espectral del ecosistema debido a la baja cobertura arbórea. No obstante, la complejidad espectral del estrato herbáceo, con un alto porcentaje de vegetación no fotosintética y una elevada variabilidad estructural debido a la composición y fenología de las especies que lo integran, sigue planteando un reto para su adecuada simulación mediante RTMs. En este estudio, la simulación de dos tipos de hoja diferentes (verde y seca) en el modelo PROSAIL, ha constituido una mejora conceptual respecto a trabajos previos como el de Melendo-Vega et al. (2018) resolviendo, en parte, el problema de la mezcla de vegetación fotosintéticamente activa y senescente, muy importante en nuestro ecosistema, especialmente en las fenofases de rebrote otoñal e inicio de la senescencia. Trabajos previos ha demostrado la importancia de este enfoque para la determinación del contenido de clorofila mediante inversión de RTMs en doseles con una elevada presencia de material senescente (Pacheco-Labrador et al., 2020). No obstante, una adecuada caracterización de las propiedades ópticas de hojas secas o senescentes resulta aún necesaria para garantizar una correcta simulación en ecosistemas que presentan grandes fracciones de este tipo de hojas en algunas etapas fenológicas, como es el caso de las dehesas, sabanas, pastizales mixtos Mediterráneos o bosques caducifolios.

Las librerías espectrales simuladas a partir de PROSAIL+FLIGHT nos han permitido comparar, para todas las etapas fenológicas del ecosistema, diferentes modelos predictivos basados en IVs propuestos en la literatura frente a otros basados en métodos de regresión multivariante (PLRS) utilizando todas las bandas disponibles en el espacio espectral simulado (400-2500 nm). La mayoría de las bases de datos experimentales utilizadas para calibrar o validar modelos empíricos para la estimación de parámetros biofísicos de la vegetación están compuestos por conjuntos de datos muy limitados en cuanto a su representatividad espacial y temporal. En este trabajo hemos generado una base de datos simulada compuesta por 40 000 espectros que representa una amplia gama de situaciones, imposible de obtener mediante datos experimentales. Esta base de datos ha permitido determinar los IV óptimos para la estimación de LAI , C_m y C_{ab} en un ecosistema de dehesa para distintas etapas fenológicas y considerando diferentes escalas de integración (hoja o dosel).

Los índices óptimos para la estimación de C_{ab} incluyen longitudes de onda próximas a las regiones de absorción mínima de los pigmentos fotosintéticos, centradas en 550 y 700 nm, en ocasiones combinadas con la región de absorción máxima de clorofila a, alrededor de 670 nm. La región del visible (550 nm), ha demostrado tener un papel específico en la detección de los procesos ecofisiológicos que afectan directa o indirectamente a la eficiencia fotosintética. Por su parte, a las bandas del eje rojo se les atribuye un papel en la normalización de la cantidad de vegetación cuando se usa en combinación con otras longitudes de onda visibles (Inue et al., 2008). En el caso del *LAI*, los índices óptimos incluyen bandas de la región del rojo y NIR, como es el caso del *NDVI*, cuya relación con ésta variable ha sido ampliamente demostrada en numerosos estudios (Wang et al., 2005). Sin embargo, también ha sido seleccionado, en la fenofase de máximo verdor, el índice $LWVI_2$ (Galvão et al., 2005) que combina bandas del SWIR específicamente relacionadas con el contenido de agua (1094 y 1205 nm). Esto podría deberse a que, en esta fenofase, el contenido de agua del pasto está fuertemente relacionado con el *LAI* por lo que, suponiendo que este contenido no presenta una gran variabilidad dentro de la fenofase, la información del SWIR estaría captando, de forma indirecta, las variaciones de *LAI*. Schlerf et al. (2005) obtuvieron resultados similares en una zona de bosque homogéneo utilizando imágenes hiperespectrales Hymap. Finalmente, los índices óptimos para la estimación de C_m incluyen bandas del visible, eje rojo y NIR. La mayoría de los estudios que han tratado de estimar esta variable o su versión inversa, el área foliar específica, se han basado en información obtenida en la región del SWIR. No obstante, nuestros resultados coinciden con los de otros autores como Chadwick y Asner (2016) que observaron fuertes correlaciones entre el área foliar específica y los factores de reflectividad en las regiones del rojo y eje rojo usando imágenes hiperespectrales aeroportadas obtenidas con el sensor HiFIS. Similares resultados obtuvieron Polley et al. (2020) sobre un pastizal utilizando datos adquiridos con un espectro-radiómetro de campo sobre mediciones realizadas a nivel de hoja y dosel.

No obstante, considerando posibles diferencias entre los datos espectrales simulados y los observados debido a las dificultades antes mencionadas

en relación a la caracterización espectral de la cubierta herbácea en los RTMs, estos resultados deben contrastarse con datos experimentales para confirmar la consistencia de las relaciones empíricas establecidas a partir de los espectros simulados (le Maire et al., 2004).

Los modelos generados a partir de todas las bandas espectrales mediante PLSR ofrecieron mayor poder de predicción ($R^2 \geq 0,93$, $RRMSE < 11\%$) para todas las variables, mejorando significativamente los resultados obtenidos a partir de los IVs. Estos resultados coinciden con los de otros autores que han demostrado la superioridad de PLSR sobre otras técnicas de base estadística, incluido el uso de IVs, para la estimación de variables biofísicas de la vegetación (Verrelst et al., 2019). Sin embargo, algunos estudios también han revelado que las longitudes de onda utilizadas por los modelos PLSR a menudo contienen información irrelevante o redundante que puede reducir drásticamente la capacidad predictiva y de generalización de los modelos (Jin y Wang, 2019). Para asegurar la robustez del modelo es preciso realizar una adecuada selección del mínimo número de factores o vectores ortogonales, que explicando la mayor varianza de la variable respuesta, lleven asociado el menor error estándar de validación (cruzada o independiente). En este estudio la muestra se dividió en dos grupos, uno para calibración (60 %) y otro para validación (40 %) y se añadió ruido aleatorio equivalente a una incertidumbre relativa del 5 % del factor de reflectividad para evitar posibles efectos de sobre-ajuste del modelo, observándose resultados de validaciones aceptables y consistentes para todas las variables y fenofases.

Ambos modelos (IVs y PLSR) han mostrado diferencias en la capacidad predictiva de variables foliares y de las mismas integradas a nivel de dosel. Los análisis realizados con variables a nivel foliar indican que, en las LUT generadas, la variabilidad de otros parámetros, así como los efectos direccionales debidos a variaciones de la geometría iluminación-observación modifican las relaciones entre los IVs y los parámetros biofísicos foliares, lo que reduce la fuerza de las relaciones. Esto es especialmente notable en los modelos basados en IVs, mientras que en el caso de PLSR las diferencias no son tan significativas.

La generación de LUTs estacionales nos ha permitido analizar la estabilidad de los modelos en las

diferentes fases fenológicas del ecosistema. Los resultados demuestran que las relaciones entre factores de reflectividad y variables biofísicas varían estacionalmente, especialmente para LAI y C_{ab} y coinciden con los resultados obtenidos por Qiao et al. (2019) que observaron distintas relaciones $LAI-IV$ en 11 áreas de estudio incluyendo bosques caducifolios, pastizales y cultivos. Esta cuestión apenas se ha abordado en la literatura, de tal forma que las relaciones empíricas habitualmente se establecen sobre datos que no abarcan toda la variabilidad estacional o si lo hacen, ésta se incluye en un único modelo que puede llegar a obtener ajustes aceptables para el conjunto de datos pero con un escaso poder predictivo en fenofases específicas. El uso de aproximaciones híbridas que combinan RTMs y modelos estadísticos pueden ser una herramienta eficaz para obtener productos de teledetección más robustos y precisos adaptados a la variabilidad estacional de los ecosistemas.

5. Conclusiones

En este estudio se han combinado métodos físicos y empíricos para mejorar la estimación de variables esenciales de la vegetación: Índice de área foliar (LAI), contenido en clorofila de la hoja ($C_{ab,leaf}$), contenido en materia seca de la hoja ($C_{m,leaf}$), contenido en clorofila del dosel ($C_{ab,canopy}$) y contenido en materia seca del dosel ($C_{m,canopy}$) en un ecosistema de dehesa. Los resultados sugieren que parámetros estructurales como el LAI gobiernan las señales espectrales por encima de parámetros foliares. Esto es consecuente con la existencia de diferentes estratos de vegetación, y el fuerte componente geométrico del dosel. Por tanto, el poder predictivo aumenta cuando los parámetros foliares son escalados a nivel de dosel donde los modelos son controlados por las relaciones entre LAI y factores de reflectividad. PLSR obtuvo estimaciones aceptables de parámetros foliares y mejores estimaciones de los parámetros a nivel de dosel comparado con los modelos basados en índices espectrales. Los resultados sugieren que se requiere una alta dimensionalidad espectral para poder estimar parámetros foliares en este ecosistema.

Se ha observado que las relaciones entre variables biofísicas y espectrales difieren entre fenofases, lo que revela el interés de los RTMs para generar bases de datos simuladas que recojan una amplia

gama de situaciones representativas de las transformaciones que el ecosistema experimenta en relación a su fenología y que son muy difíciles de obtener mediante datos experimentales.

Agradecimientos

Este estudio se ha llevado a cabo en el contexto de los proyectos FLUXPEC (CGL2012-34383) y SynerTGE (CGL2015-69095-R, MINECO/FEDER,UE) financiados por el Ministerio de Economía y Competitividad. Agradecemos el apoyo de los proyectos IB16185 de la Junta de Extremadura, MoReDEHESHyReS (No. 50EE1621, Agencia Espacial Alemana (DLR) y Ministerio Alemán de Asuntos Económicos y Energía) y el premio de la fundación Alexander von Humboldt vía Premio Max-Planck a Markus Reichstein.

Referencias

- Alonso, M., Rozados, M.J., Vega, J.A., Pérez-Gorostiaga, P., Cuiñas, P., Fontúrbel, M.T., Fernández, C. 2002. Biochemical Responses of *Pinus pinaster* Trees to Fire-Induced Trunk Girdling and Crown Scorch: Secondary Metabolites and Pigments as Needle Chemical Indicators. *Journal of Chemical Ecology*, 28(4), 687-700. <https://doi.org/10.1023/A:1015276423880>
- Armah, F., Odoi, J., Yengoh, G., Obiri, S., Yawson, D., Afrifa, E. 2011. Food security and climate change in drought-sensitive savanna zones of Ghana. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 16, 291-306. <https://doi.org/10.1007/s11027-010-9263-9>
- Baret, F., Weiss, M., Lacaze, R., Camacho, F., Makhmara, H., Pacholczyk, P., Smets, B. 2013. GEOV1: LAI and FAPAR essential climate variables and FCOVER global time series capitalizing over existing products. Part1: Principles of development and production. *Remote Sensing of Environment*, 137, 299-309. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2012.12.027>
- Béland, M., Widlowski, J.L., Fournier, R.A. 2014. A model for deriving voxel-level tree leaf area density estimates from ground-based LiDAR. *Environmental Modelling & Software*, 51(0), 184-189. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.09.034>
- Chadwick, K.D., Asner, G.P. 2016. Organismic-Scale Remote Sensing of Canopy Foliar Traits in Lowland Tropical Forests. *Remote Sensing*, 8(2), 87. <https://doi.org/10.3390/rs8020087>

- Cleugh, H.A., Leuning, R., Mu, Q., Running, S.W. 2007. Regional evaporation estimates from flux tower and MODIS satellite data. *Remote Sensing of Environment*, 106(3), 285-304. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.07.007>
- Croft, H., Chen, J.M. 2017. Remote Sensing of Leaf Pigments. En S. Liang (Ed.), *Comprehensive Remote Sensing* (pp. 117-142). Oxford: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10547-0>
- Croft, H., Chen, J.M., Froelich, N.J., Chen, B., Staebler, R.M. 2015. Seasonal controls of canopy chlorophyll content on forest carbon uptake: Implications for GPP modeling. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(8), 1576-1586. <https://doi.org/10.1002/2015jg002980>
- Croft, H., Chen, J.M., Luo, X., Bartlett, P., Chen, B., Staebler, R.M. 2017. Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity. *Global Change Biology*, 23(9), 3513-3524. <https://doi.org/10.1111/gcb.13599>
- Croft, H., Chen, J.M., Wang, R., Mo, G., Luo, S., Luo, X., He, L., Gonsamo, A., Arabian, J., Zhang, Y., Simic-Milas, A., Noland, T.L., He, Y., Homolová, L., Malenovský, Z., Yi, Q., Beringer, J., Amiri, R., Hutley, L., Arellano, P., Stahl, C., Bonal, D. 2020. The global distribution of leaf chlorophyll content. *Remote Sensing of Environment*, 236, 111479. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111479>
- Dash, J., Curran, P.J. 2007. Evaluation of the MERIS terrestrial chlorophyll index (MTCI). *Advances in Space Research*, 39(1), 100-104. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2006.02.034>
- Dorigo, W.A., Zurita-Milla, R., de Wit, A.J.W., Brazile, J., Singh, R., Schaepman, M.E. 2007. A review on reflective remote sensing and data assimilation techniques for enhanced agroecosystem modeling. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 9(2), 165-193. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2006.05.003>
- Doughty, C.E., Goulden, M.L. 2008. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO₂ exchange. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113(G1). <https://doi.org/10.1029/2007jg000590>
- Fan, L., Gao, Y., Brück, H., Bernhofer, C. 2009. Investigating the relationship between NDVI and LAI in semi-arid grassland in Inner Mongolia using *in-situ* measurements. *Theoretical and Applied Climatology*, 95(1), 151-156. <https://doi.org/10.1007/s00704-007-0369-2>
- Fava, F., Colombo, R., Bocchi, S., Meroni, M., Sitzia, M., Fois, N., Zucca, C. 2009. Identification of hyperspectral vegetation indices for Mediterranean pasture characterization. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 11(4), 233-243. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2009.02.003>
- Feret, J.-B., François, C., Asner, G.P., Gitelson, A.A., Martin, R.E., Bidel, L.P.R., Ustin, S.L., le Maire, G., Jacquemoud, S. 2008. PROSPECT-4 and 5: Advances in the leaf optical properties model separating photosynthetic pigments. *Remote Sensing of Environment*, 112(6), 3030-3043. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.02.012>
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Doležal, J., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J.P., Thébault, A., Zarovali, M. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3), 598-611. <https://doi.org/10.1890/08-0418.1>
- 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(1), 34-45. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(96\)00238-6](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00238-6)
- Galvão, L.S., Formaggio, A.R., Tisot, D.A. 2005. Discrimination of sugarcane varieties in Southeastern Brazil with EO-1 Hyperion data. *Remote Sensing of Environment*, 94(4), 523-534. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.11.012>
- García, M., Popescu, S., Riaño, D., Zhao, K., Neuenschwander, A., Agca, M., Chuvieco, E. 2012. Characterization of canopy fuels using ICESat/GLAS data. *Remote Sensing of Environment*, 123(0), 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2012.03.018>
- Gitelson, A.A., Buschmann, C., Lichtenthaler, H.K. 1999. The Chlorophyll Fluorescence Ratio F735/F700 as an Accurate Measure of the Chlorophyll Content in Plants. *Remote Sensing of Environment*, 69(3), 296-302. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(99\)00023-1](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(99)00023-1)
- Gitelson, A.A., Peng, Y., Viña, A., Arkebauer, T., Schepers, J.S. 2016. Efficiency of chlorophyll in gross primary productivity: A proof of concept and application in crops. *Journal of Plant Physiology*, 201, 101-110. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.019>

- Gitelson, A.A., Viña, A., Arkebauer, T.J., Rundquist, D.C., Keydan, G., Leavitt, B. 2003. Remote estimation of leaf area index and green leaf biomass in maize canopies. *Geophysical Research Letters*, 30(5). <https://doi.org/10.1029/2002gl016450>
- González-Cascón, R., Martín, M.P. 2018. Protocol for pigment content quantification in herbaceous covers: sampling and analysis. <https://doi.org/10.17504/protocols.io.qs6dwh>.
- Guillen-Climent, M., Zarco-Tejada, P., Berni, J.A.J., North, P.R.J., Villalobos, F. 2012. Mapping radiation interception in row-structured orchards using 3D simulation and high-resolution airborne imagery acquired from a UAV. *Precision Agriculture*, 13, 473-500. <https://doi.org/10.1007/s11119-012-9263-8>
- Haboudane, D., Miller, J.R., Tremblay, N., Zarco-Tejada, P.J., Dextraze, L. 2002. Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture. *Remote Sensing of Environment*, 81(2), 416-426. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00018-4](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00018-4)
- Haldimann, P., Gallé, A., Feller, U. 2008. Impact of an exceptionally hot dry summer on photosynthetic traits in oak (*Quercus pubescens*) leaves. *Tree Physiology*, 28(5), 785-795. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.5.785>
- Hernández-Clemente, R., Navarro-Cerrillo, R.M., Suárez, L., Morales, F., Zarco-Tejada, P.J. 2011. Assessing structural effects on PRI for stress detection in conifer forests. *Remote Sensing of Environment*, 115(9), 2360-2375. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.04.036>
- Hernández-Clemente, R., North, P.R.J., Hornero, A., Zarco-Tejada, P.J. 2017. Assessing the effects of forest health on sun-induced chlorophyll fluorescence using the FluorFLIGHT 3-D radiative transfer model to account for forest structure. *Remote Sensing of Environment*, 193, 165-179. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.02.012>
- Hill, M.J., Hanan, N.P., Hoffmann, W., Scholes, R., Prince, S., Ferwerda, J., Lucas, R.M., Baker, I., Arneth, A., Higgins, S.I., Barrett, D.J., Disney, M., Hutley, L. 2011. *Remote sensing and modeling of savannas: The state of the dis-union*.
- Inoue, Y., Guérif, M., Baret, F., Skidmore, A., Gitelson, A., Schlerf, M., Darvishzadeh, R., Olioso, A. 2016. Simple and robust methods for remote sensing of canopy chlorophyll content: a comparative analysis of hyperspectral data for different types of vegetation. *Plant, Cell & Environment*, 39(12), 2609-2623. <https://doi.org/10.1111/pce.12815>
- 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(1), 156-172. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.04.011>
- Jacquemoud, S., Baret, F. 1990. PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra. *Remote Sensing of Environment*, 34(2), 75-91. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(90\)90100-Z](https://doi.org/10.1016/0034-4257(90)90100-Z)
- Jacquemoud, S., Verhoef, W., Baret, F., Bacour, C., Zarco-Tejada, P.J., Asner, G.P., François, C., Ustin, S.L. 2009. PROSPECT+SAIL models: A review of use for vegetation characterization. *Remote Sensing of Environment*, 113, S56-S66. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.026>
- Jin, J., Wang, Q. 2019. Evaluation of Informative Bands Used in Different PLS Regressions for Estimating Leaf Biochemical Contents from Hyperspectral Reflectance. *Remote Sensing*, 11(2), 197. <https://doi.org/10.3390/rs11020197>
- Korhonen, L., Korpela, I., Heiskanen, J., Maltamo, M. 2011. Airborne discrete-return LIDAR data in the estimation of vertical canopy cover, angular canopy closure and leaf area index. *Remote Sensing of Environment*, 115(4), 1065-1080. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.12.011>
- le Maire, G., François, C., Dufrêne, E. 2004. Towards universal broad leaf chlorophyll indices using PROSPECT simulated database and hyperspectral reflectance measurements. *Remote Sensing of Environment*, 89(1), 1-28. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2003.09.004>
- le Maire, G., François, C., Soudani, K., Berveiller, D., Pontailler, J.-Y., Bréda, N., Genet, H., Davi, H., Dufrêne, E. 2008. Calibration and validation of hyperspectral indices for the estimation of broadleaved forest leaf chlorophyll content, leaf mass per area, leaf area index and leaf canopy biomass. *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3846-3864. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.06.005>
- Leonenko, G., Los, S.O., North, P.R.J. 2013. Retrieval of leaf area index from MODIS surface reflectance by model inversion using different minimization criteria. *Remote Sensing of Environment*, 139, 257-270. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.07.012>
- Li, Q., Lu, X., Wang, Y., Huang, X., Cox, P.M., Luo, Y. 2018. Leaf area index identified as a major source of variability in modeled CO₂ fertilization. *Biogeosciences*, 15(22), 6909-6925. <https://doi.org/10.5194/bg-15-6909-2018>

- LI-COR. 2019. LAI 2200-C Plant Canopy Analyzer instruction manual. Último acceso 5 de Junio, 2020, de <https://licor.app.boxenterprise.net/s/fqjn5mlu8c1a7zir5qel>
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C. 2001. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, 1(1), F4.3.1-F4.3.8. <https://doi.org/10.1002/0471142913.faf0403s01>
- Luo, T., Pan, Y., Ouyang, H., Shi, P., Ji, L., Yu, Z., Lu, Q. 2004. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 345-358. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00094.x>
- Maccioni, A., Agati, G., Mazzinghi, P. 2001. New vegetation indices for remote measurement of chlorophylls based on leaf directional reflectance spectra. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 61(1), 52-61. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(01\)00145-2](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(01)00145-2)
- Melendo-Vega, J.R., Martín, M.P., Pacheco-Labrador, J., González-Cascón, R., Moreno, G., Pérez, F., Migliavacca, M., García, M., North, P., Riaño, D. 2018. Improving the Performance of 3-D Radiative Transfer Model FLIGHT to Simulate Optical Properties of a Tree-Grass Ecosystem. *Remote Sensing*, 10(12), 2061. <https://doi.org/10.3390/rs10122061>
- Metternicht, G. 2003. Vegetation indices derived from high-resolution airborne videography for precision crop management. *International Journal of Remote Sensing*, 24(14), 2855-2877. <https://doi.org/10.1080/01431160210163074>
- Miraglio, T., Adeline, K., Huesca, M., Ustin, S., Briottet, X. 2020. Monitoring LAI, Chlorophylls, and Carotenoids Content of a Woodland Savanna Using Hyperspectral Imagery and 3D Radiative Transfer Modeling. *Remote Sensing*, 12(1), 28. <https://doi.org/10.3390/rs12010028>
- Moreno, G., Rolo, V. 2019. Agroforestry practices: silvopastorism. En M.R. Mosquera-Losada & R. Prabhu (Eds.), *Agroforestry for sustainable agriculture* (pp. 119-164): Burleigh Dodds Science Publishing Limited.
- 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(1), 214-231. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00074-3](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00074-3)
- North, P.R.J. 1996. Three-dimensional forest light interaction model using a Monte Carlo method. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 34(4), 946-956. <https://doi.org/10.1109/36.508411>
- Novara, A., Rühl, J., La Mantia, T., Gristina, L., La Bella, S., Tuttolomondo, T. 2015. Litter contribution to soil organic carbon in the processes of agriculture abandon. *Solid Earth*, 6, 425-432. <https://doi.org/10.5194/se-6-425-2015>
- Pacheco-Labrador, J., El-Madany, T.S., van der Tol, C., Martín, M.P., Gonzalez-Cascon, R., Perez-Priego, O., Guan, J., Moreno, G., Carrara, A., Reichstein, M., Migliavacca, M. 2020. senSCOPE: Modeling radiative transfer and biochemical processes in mixed canopies combining green and senescent leaves with SCOPE. *bioRxiv*, 2020.2002.2005.935064. <https://doi.org/10.1101/2020.02.05.935064>
- Pacheco-Labrador, J., González-Cascón, R., Martín, M.P., Melendo-Vega, J.R., Hernández-Clemente, R., Zarco-Tejada, P. 2017. *Impact of trichomes in the application of radiative transfer models in leaves of Quercus ilex*. En: VII Congreso forestal español, Plasencia, España. 26-30 Junio 2017.
- Pacheco-Labrador, J., Martín, M., Riaño, D., Hilker, T., Carrara, A. 2016. New approaches in multi-angular proximal sensing of vegetation: Accounting for spatial heterogeneity and diffuse radiation in directional reflectance distribution models. *Remote Sensing of Environment*, 187. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.10.051>
- Pacheco-Labrador, J., Perez-Priego, O., El-Madany, T.S., Julitta, T., Rossini, M., Guan, J., Moreno, G., Carvalhais, N., Martín, M.P., Gonzalez-Cascon, R., Kolle, O., Reischstein, M., van der Tol, C., Carrara, A., Martini, D., Hammer, T.W., Moossen, H., Migliavacca, M. 2019. Multiple-constraint inversion of SCOPE. Evaluating the potential of GPP and SIF for the retrieval of plant functional traits. *Remote Sensing of Environment*, 234, 111362. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111362>
- Polley, H.W., Yang, C., Wilsey, B.J., Fay, P.A. 2019. Spectrally derived values of community leaf dry matter content link shifts in grassland composition with change in biomass production. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1002/rse2.145>
- Pulido, F., Picardo, A., Campos, P., Carranza, J., Coletto, J., Díaz, M., Diéguez, E., Escudero, A., Ezquerro, F., Fernández, P., Solla, A. 2010. *Libro Verde de la Dehesa*. Consejería de Medio Ambiente, Junta Castilla La Mancha.

- Qiao, K., Zhu, W., Zhiying, X., Li, P. 2019. Estimating the Seasonal Dynamics of the Leaf Area Index Using Piecewise LAI-VI Relationships Based on Phenophases. *Remote Sensing*, 11(6), 689. <https://doi.org/10.3390/rs11060689>
- Reichstein, M., Bahn, M., Mahecha, M.D., Kattge, J., Baldocchi, D.D. 2014. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13697-13702. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216065111>
- Riaño, D., Valladares, F., Condes, S., Chuvieco, E. 2004. Estimation of leaf area index and covered ground from airborne laser scanner (LiDAR) in two contrasting forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124(3-4), 269-275. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.02.005>
- Riaño, D., Vaughan, P., Chuvieco, E., Zarco-Tejada, P., Ustin, S.L. 2005. Estimation of fuel moisture content by inversion of radiative transfer models to simulate equivalent water thickness and dry matter content: analysis at leaf and canopy level. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43(4), 819-826. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2005.843316>
- Ritchie, R.J. 2008. Universal chlorophyll equations for estimating chlorophylls a, b, c, and d and total chlorophylls in natural assemblages of photosynthetic organisms using acetone, methanol, or ethanol solvents. *Photosynthetica*, 46(1), 115-126. <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0019-7>
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Deering, D.W., Schell, J.A. 1973. Monitoring the vernal advancement and retrogradation (green wave effect) of natural vegetation. Greenbelt, Maryland.
- Schlerf, M., Atzberger, C., Hill, J. 2005. Remote sensing of forest biophysical variables using HyMap imaging spectrometer data. *Remote Sensing of Environment*, 95(2), 177-194. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.12.016>
- Shipley, B., Vu, T.T. 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153(2), 359-364. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00320.x>
- 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(2), 337-354. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00010-X](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00010-X)
- Van Cleemput, E., Vanierschot, L., Fernández-Castilla, B., Honnay, O., Somers, B. 2018. The functional characterization of grass- and shrubland ecosystems using hyperspectral remote sensing: trends, accuracy and moderating variables. *Remote Sensing of Environment*, 209, 747-763. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.02.030>
- Verhoef, W. 1984. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: The SAIL model. *Remote Sensing of Environment*, 16(2), 125-141. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(84\)90057-9](https://doi.org/10.1016/0034-4257(84)90057-9)
- Verrelst, J., Malenovsky, Z., Van der Tol, C., Camps-Valls, G., Gastellu-Etchegorry, J.P., Lewis, P., North, P., Moreno, J. 2019. Quantifying Vegetation Biophysical Variables from Imaging Spectroscopy Data: A Review on Retrieval Methods. *Surveys in Geophysics*, 40(3), 589-629. <https://doi.org/10.1007/s10712-018-9478-y>
- Vogelmann, J.E., Rock, B.N., Moss, D.M. 1993. Red edge spectral measurements from sugar maple leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 14(8), 1563-1575. <https://doi.org/10.1080/01431169308953986>
- Wang, Q., Adiku, S., Tenhunen, J., Granier, A. 2005. On the relationship of NDVI with leaf area index in a deciduous forest site. *Remote Sensing of Environment*, 94(2), 244-255. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.10.006>
- Wang, S., Li, Y., Ju, W., Chen, B., Chen, J., Croft, H., Mickler, R.A., Yang, F. 2020. Estimation of Leaf Photosynthetic Capacity From Leaf Chlorophyll Content and Leaf Age in a Subtropical Evergreen Coniferous Plantation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 125(2), e2019JG005020. <https://doi.org/10.1029/2019jg005020>
- Watson, D.J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, 11(1), 41-76. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083148>
- Wenhan, Q. 1993. Modeling bidirectional reflectance of multicomponent vegetation canopies. *Remote Sensing of Environment*, 46(3), 235-245. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(93\)90045-Y](https://doi.org/10.1016/0034-4257(93)90045-Y)
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Yebara, M., Dennison, P.E., Chuvieco, E., Riaño, D., Zylstra, P., Hunt, E.R., Danson, F.M., Qi, Y., Jurdao, S. 2013. A global review of remote sensing of live fuel moisture content for fire danger assessment: Moving towards operational products. *Remote Sensing of Environment*, 136, 455-468. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.05.029>