

УДК 577.3

## ИЗМЕРЕНИЯ ФОТОХИМИЧЕСКОГО ИНДЕКСА ОТРАЖЕНИЯ КАК ИНСТРУМЕНТ ДИСТАНЦИОННОГО МОНИТОРИНГА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ РАСТЕНИЙ

© 2024 г. Ю.А. Золин\*, Е.М. Сухова\*, В.С. Сухов\*,#

\*Институт биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского,  
просп. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603022, Россия

#E-mail: vssuh@mail.ru

Поступила в редакцию 15.01.2024 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 17.04.2024 г.

Развитие методов дистанционного и проксимального мониторинга ранних фотосинтетических ответов при действии стрессоров является важной сельскохозяйственной и экологической задачей. Фотохимический индекс отражения (photochemical reflectance index, PRI), который преимущественно рассчитывается на основании величин отраженного света на 531 и 570 нм, является потенциально чувствительным к быстрым изменениям фотосинтеза под действием неблагоприятных факторов. Считается, что механизмы изменений PRI включают в себя сжатие хлоропластов и агрегацию светособирающих комплексов, переходы в цикле ксантофилов и изменения концентрации хлорофиллов и каротиноидов, что затрудняет использование PRI для мониторинга состояния растений. Применение импульсного измерительного света, исследование светоиндуцированных изменений PRI и анализ модифицированных PRI являются подходами для повышения эффективности применения индекса. Нельзя исключать и другие пути для такого повышения (например, развитие методов оценки на PRI-основе RGB-имиджинга). Развитие методов измерения и анализа PRI имеет значительные перспективы для мониторинга стрессовых ответов фотосинтеза у растений.

*Ключевые слова:* фотохимический индекс отражения, PRI, фотосинтез, дистанционный мониторинг, проксимальный мониторинг, неблагоприятные факторы.

DOI: 10.31857/S0006302924030169, EDN: OEQGTV

Высшие растения играют ключевую роль в сохранении биосферы и поддержании существования человечества [1, 2], при этом фотосинтез, обеспечивающий протекание продукционного процесса, является основой для реализации этой роли. В силу того, что растения ведут неподвижный образ жизни при постоянно меняющихся условиях окружающей среды, они подвержены действию различных неблагоприятных факторов (стрессоров), включая, например, избыточную интенсивность освещения [3, 4] или неоптимальные температуры [5]; такие факторы негативно влияют на параметры фотосинтеза, способствуя снижению продуктивности растений и, в перспективе, их гибели. Ранняя диагностика действия стрессоров, реализуемая путем неинвазивного проксимального (умеренные расстояния до исследуемого объекта) или дистанционного (зна-

чительные расстояния) мониторинга состояния растений, является необходимым условием для принятия защитных мер и, следовательно, играет ключевую роль в сохранении продуктивности и жизни растений при решении сельскохозяйственных и природоохранных задач.

В настоящее время активно развиваются неинвазивные и высокопроизводительные оптические методы проксимального и дистанционного мониторинга состояния растений, среди которых можно выделить мульти- и гиперспектральный имиджинг [6, 7], опирающийся на измерение отраженного света в узких спектральных полосах или на измерение полных спектров отражения растений соответственно. Одним из путей анализа получаемых данных является расчет индексов отражения, представляющих собой безразмерные коэффициенты, которые связаны с определенными характеристиками растения [6], при этом расчет таких индексов обычно базируются на величинах интенсивности отраженного света на двух или трех длинах волн. Существующие в на-

*Сокращения:* PRI – фотохимический индекс отражения, NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла *a*.

стоящее время индексы отражения позволяют оценивать такие показатели, как объем фотосинтезирующей биомассы и структурные особенности листьев и растительного покрова (вегетационные индексы), концентрацию фотосинтетических пигментов, включая хлорофиллы, каротиноиды и антоцианы (пигментные индексы), содержание воды в листьях (водные индексы) и ряд других показателей растений [6, 8–17].

Фотохимический индекс отражения (photochemical reflectance index, PRI) занимает особое место среди используемых для мониторинга состояния растений индексов отражения, так как он чувствителен к быстрым изменениям в протекании фотосинтетических процессов и, потенциально, позволяет выявить ранние стрессовые ответы фотосинтеза при действии неблагоприятных факторов [18–22]. В настоящем обзоре мы рассматриваем современные представления о механизмах формирования изменений PRI в различных временных диапазонах, анализируем подходы к повышению эффективности применения фотохимического индекса отражения для оценки фотосинтетических процессов и оцениваем перспективы использования PRI в качестве инструмента для дистанционного и проксимального мониторинга быстрых стрессовых изменений состояния растений в неблагоприятных условиях.

### МЕХАНИЗМЫ ИЗМЕНЕНИЙ ФОТОХИМИЧЕСКОГО ИНДЕКСА ОТРАЖЕНИЯ

Известно, что изменение большинства растительных индексов, включая, например, нормализованный вегетационный индекс (normalized difference vegetation index, NDVI [23]) или водные индексы (water index, WI [24, 25], normalized difference water index, NDWI [26]), является достаточно медленным процессом [6]. Несмотря на значительную величину таких изменений (несколько десятых [23–26]), медленный характер изменений может ограничивать их применимость для раннего выявления действия стрессоров на растения. Напротив, фотохимический индекс отражения, предложенный Дж. Гамоном с соавторами в 1992 г. [18] и связанный с фотосинтетическими процессами [21, 22], может меняться в очень широком временном диапазоне [6, 18, 22], в частности, наиболее быстрые изменения PRI («сверхбыстрые» изменения) могут наблюдаться в пределах секунд [27] и даже сотен миллисекунд [28]. Такие результаты показывают, что фотохимический индекс отражения может стать эффективным инструментом для раннего выявления стрессовых изменений фотосинтетических процессов при проксимальном и дистанционном мониторинге растений.

Типичный фотохимический индекс отражения (PRI) [18, 19, 21, 22, 29] представляет собой разностный индекс отражения, который рассчитывается на основании уравнения (1):

$$PRI = \frac{R_{531} - R_{570}}{R_{531} + R_{570}}, \quad (1)$$

где  $R_{531}$  и  $R_{570}$  — интенсивности отраженного света (или коэффициенты отражения) на длинах волн 531 нм (измерительная длина волны) и 570 нм (опорная длина волны) соответственно. В основе разработки PRI лежат данные, полученные в работах [18, 19] и показывающие, что в условиях интенсивного освещения коэффициент отражения на длине волны 531 нм снижается, в то время как на длине волны 570 нм этот коэффициент меняется слабо. Результатом подобных изменений является снижение PRI, при этом двухминутного освещения достаточно для развития такого снижения [18].

Исходно предполагалось, что выявленный эффект был обусловлен дезоксидацией виолаксантина до антероксантина и, затем, зеаксантина в ходе превращений в цикле ксантофиллов [18, 20, 27, 30, 31]. Подобные переходы связаны с защитой фотосинтетического аппарата от избыточного освещения и обусловлены возрастанием градиента протонов на тилакоидной мембране и закислением люмена тилакоидов [32–35], которые развиваются при рассогласовании между транспортом протонов из стромы в люмен в ходе работы электрон-транспортной цепи хлоропластов и выходом протонов из люмена в строму через  $H^+$ -АТФ-синтазу; такое рассогласование может наблюдаться как при избыточной интенсивности освещения, так и при пониженной интенсивности процессов темновой стадии фотосинтеза (например, при инактивации ферментов цикла Кальвина повышенными и пониженными температурами или при закрытии устьиц, вызванном засухой, солевым стрессом, поражением фитопатогенами и т.д.). Известно, что переходы в цикле ксантофиллов активно участвуют в формировании энергозависимой компоненты нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла  $a$  (NPQ), облегчая развитие такого тушения при росте градиента рН и закислении люмена [33, 35]; энергозависимая компонента NPQ играет защитную роль, снижая фотоповреждение фотосинтетического аппарата. Процесс превращения виолаксантина в зеаксантин является относительно быстрым, так как оно развивается на временном интервале от нескольких минут до десятков минут (например, 10–15 мин для арабидопсиса и гороха) [36–38]. Таким образом, переходы в цикле ксантофиллов хорошо соответствуют «быстрым» изменениям PRI (например, изменениям в пре-

делах 2–40 мин освещения, показанным в работе [18]).

Однако отмеченные выше сверхбыстрые изменения PRI (сотни миллисекунд и секунды [27, 28]) не могут быть объяснены переходом виолаксантина в зеаксантин, который протекает значительно медленнее [36–38]. Из литературы известно, что активация виолаксантиндеэпоксидазы, катализирующей превращения в цикле ксантофиллов [39], не является единственным следствием закисления люмена. Индуцированные таким закислением протонирование и активация регуляторных PsbS-белков [35, 40, 41], контролирующей диссоциацию суперкомплекса «фотосистема II – светособирающий комплекс фотосистемы II», непосредственно приводит к формированию энергозависимой компоненты NPQ и агрегации светособирающих комплексов фотосистемы II. Последнее влияет на поглощение света с максимумом на 535 нм [35] и является одним из потенциальных механизмов сверхбыстрых изменений PRI. Вызванное закислением люмена быстрое сжатие хлоропластов также рассматривают как возможный механизм таких изменений [27]. Наконец, нельзя полностью исключать, что в сверхбыстрые изменения PRI может вносить некоторый вклад электрохромный сдвиг, представляющий собой возрастание поглощения света с максимумом на 515–520 нм, которое обусловлено влиянием электрического градиента тилакоидных мембран на спектр поглощения каротиноидов [42–44]. В том случае, если последнее предположение верно, можно ожидать, что характерные времена сверхбыстрых изменений PRI могут составлять десятки миллисекунд (время релаксации PRI при выключении света [44]).

Следует отметить, что рассмотренные механизмы быстрых и сверхбыстрых изменений PRI в значительной степени связаны с закислением люмена тилакоидов, которое существенно влияет на фотосинтетические процессы путем стимуляции энергозависимой компоненты NPQ [33, 35, 40, 41] и путем снижения скорости потока электронов в электрон-транспортной цепи хлоропластов [45, 46]. На основании этого можно ожидать что вызванная действием стрессоров инактивация фотосинтеза (рост NPQ, снижение квантового выхода фотохимических реакций фотосистемы II) должна сопровождаться смещением PRI в более отрицательную область; при этом параметры изменений фотосинтеза и PRI должны быть коррелированы. Существует значительное число работ [14, 19, 20, 27], действительно показывающих такую корреляцию; однако, результаты метаанализов [22, 29] свидетельствуют о том, что связь PRI и фотосинтетических показателей может существенно варьировать. Отчасти это может быть объяснено более низкой корреляцией между фо-

тосинтетическими показателями и PRI во время переходных процессов (в частности, первые минуты после освещения) [38, 47]. С другой стороны, различная направленность связи показателей фотосинтеза и PRI может наблюдаться и при длительном действии стрессоров (например, в водном дефиците) [28, 48].

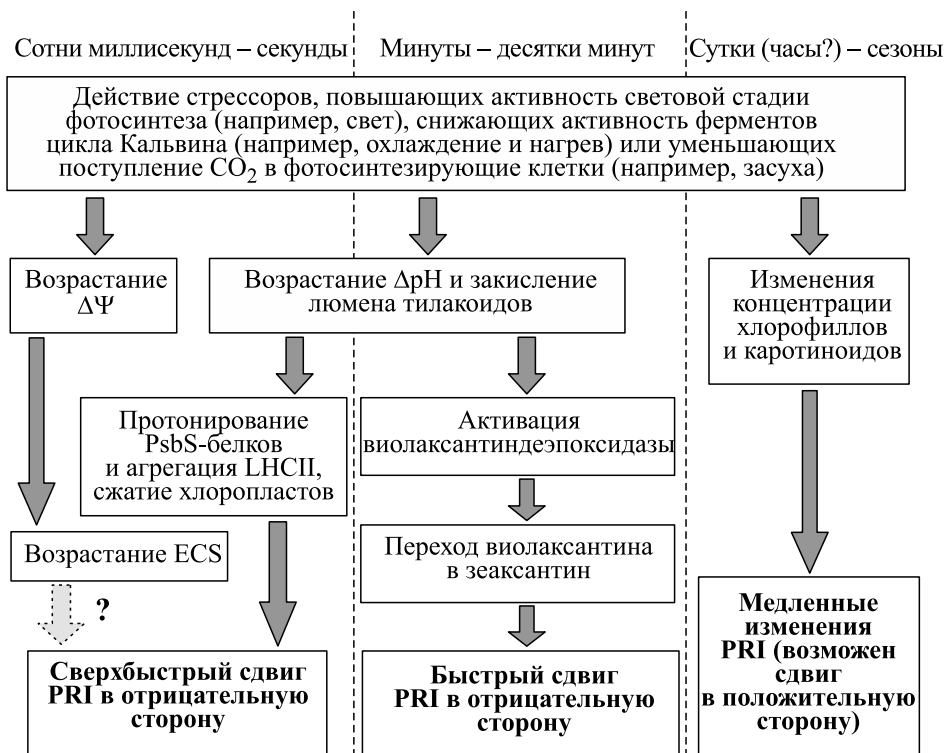
Последний эффект может быть объяснен существованием медленных изменений PRI [6], развивающихся на временных интервалах от суток (или, возможно, часов [48]) – до месяцев и сезонов [49–51]. Такие изменения, по-видимому, связаны с изменением общего количества каротиноидов в листьях растений, а также с соотношением каротиноидов и хлорофиллов в фотосинтетическом аппарате [49–52]. Например, в ряде работ [49, 50] при анализе сезонной изменчивости была выявлена сильная отрицательная корреляция между отношением концентрации каротиноидов к концентрации хлорофиллов и PRI; такая корреляция может оказывать дополнительное модифицирующее влияние на общую величину фотохимического индекса отражения.

Рис. 1 обобщает потенциальные механизмы формирования изменений PRI и показывает приблизительные временные диапазоны для их реализации. Наличие нескольких механизмов изменений фотохимического индекса отражения является одной из возможных причин противоречивых данных о связи PRI и параметров фотосинтеза, которые были показаны в ряде работ [22, 29].

Завершая раздел, следует отметить, что отдельной научной проблемой является оценка величины сдвигов PRI, связанная с различными компонентами изменений. Такая величина существенно варьирует в зависимости от условий измерений, типа и состояния растительного объекта, и в большинстве случаев не превышает 0.005–0.01 для сверхбыстрых изменений PRI [27, 28] и 0.02–0.025 для быстрых изменений индекса [18, 19, 48]. В то же время в отдельных работах показано, что величина быстрых изменений PRI (минутный диапазон) может достигать 0.05 [20]. Величина медленных изменений лежит в пределах 0.02–0.03 в случае исследования изменений, развивающихся в пределах суток-недель [48, 49], но может достигать 0.10–0.25 при исследованиях сезонных изменений [50, 52].

#### ОГРАНИЧЕНИЯ ПРИМЕНЕНИЯ PRI ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ И ПОДХОДЫ К ПОВЫШЕНИЮ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФОТОХИМИЧЕСКОГО ИНДЕКСА ОТРАЖЕНИЯ

Как уже отмечалось выше, величина корреляции между PRI и ключевыми показателями фото-



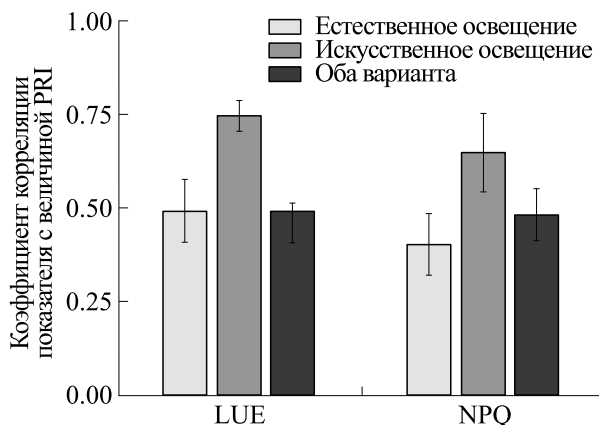
**Рис. 1.** Потенциальные механизмы формирования изменений сверхбыстрых, быстрых и медленных изменений PRI (см. текст).  $\Delta\Psi$  – градиент электрического потенциала на тилакоидной мембране,  $\Delta pH$  – химический градиент протонов на тилакоидной мембране, ECS – электрохромный сдвиг, LHCII – светособирающий комплекс фотосистемы II. Пунктирной стрелкой обозначено возможное влияние ECS на PRI, которое не было исследовано в экспериментальных и теоретических работах. Сверхбыстрые и быстрые изменения PRI при действии неблагоприятных факторов были направлены в отрицательную сторону. Направление медленных изменений, по-видимому, варьирует; результаты работ [28, 48] показывают возможность сдвига PRI в положительную сторону при действии стрессора (нагрев, водный дефицит).

синтеза, включая NPQ, квантовый выход фотохимических реакций фотосистемы II и эффективность фотосинтетического использования световой энергии, значительно варьирует [22, 29]. При усреднении данных исследований, проведенных в различных условиях, абсолютная величина коэффициента корреляции Пирсона между PRI и фотосинтетическими показателями составляет приблизительно 0.4–0.5 (рис. 2). Можно выделить две группы причин, нарушающих связь величины фотохимического индекса отражения с фотосинтетическими показателями.

Во-первых, это относительно низкая величина изменений PRI при действии неблагоприятных факторов. В условиях различных экспериментов, такие изменения преимущественно варьировали от нескольких тысячных [14, 28, 31, 48] до нескольких сотых [18–20, 27], повышаясь по мере увеличения интенсивности стрессора [27, 31]. Такая амплитуда изменений значительно уступает величине изменений других индексов, индуцированных действием стрессоров (так, например, солевой стресс может снижать NDVI более чем на 0.2 [54]). Негативный эффект от низкой амплиту-

ды изменений может усиливаться вследствие достаточно высокой вариабельности PRI у различных групп растений в благоприятных условиях; так, при исследовании растений гороха разница между минимальной и максимальной средней величиной PRI в контрольных группах для различных экспериментов составляла около 0.01 [28].

Низкая величина изменений PRI повышает требования к точности регистрации отраженного света; в случае проксимального мульти- или гиперспектрального имиджинга, необходимое повышение точности может быть достигнуто путем использования дополнительных импульсов желто-зеленого измерительного света [28, 31] и анализа «разностных» изображений, в которых каждый пиксель представляет собой разность интенсивности отраженного света во время измерительного импульса и во время фонового освещения [28]. Наша предыдущая работа показывает [31], что такой подход позволяет минимизировать влияние фонового освещения на процесс измерения PRI. Он также хорошо согласуется с данными мета-анализа [29], который подтвердил возрастание эффективности оценки фотосинтетических



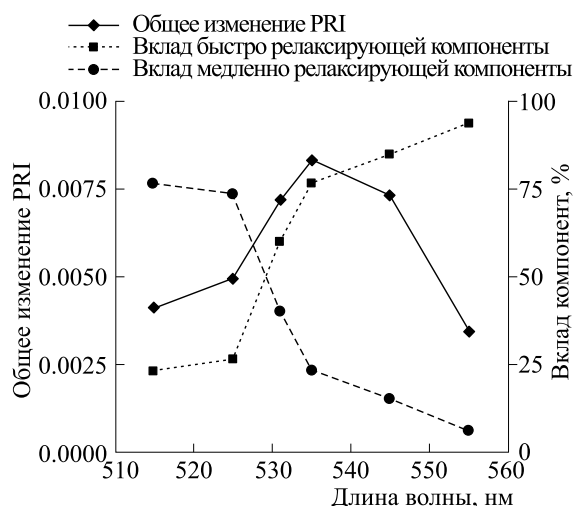
**Рис. 2.** Средние значения коэффициентов корреляции Пирсона между величиной PRI и величинами эффективности использования света при фотосинтезе (light use efficiency, LUE) и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (non-photochemical quenching, NPQ). Средние значения и стандартные отклонения среднего рассчитаны в рамках ранее выполненного мета-анализа литературных данных [29]. Показатели отдельно рассчитаны для работ с естественным и искусственным освещением, также – для обоих вариантов вместе.

показателей растения на основе измерений PRI в условиях использования освещения искусственным светом. Следует, однако, отметить, что такой подход практически не применим к дистанционному мониторингу растений, так как значительные расстояния между камерой и объектом затрудняют его освещение импульсами измерительного света.

Во-вторых, фактором, осложняющим использование PRI для оценки фотосинтетических показателей в условиях действия стрессоров, являются описанные в предыдущем разделе комплексные механизмы изменения фотохимического индекса отражения. В частности, ряд наших предыдущих исследований, выполненных на проростках гороха, показал снижение типичного PRI при действии на растения избыточного света (минуты) [28, 31, 55] или при развитии быстрых фотосинтетических ответов, вызванных стрессовыми электрическими сигналами (минуты) [14], и небольшое возрастание фотохимического индекса отражения при тепловом шоке (около часа) или развитии водного дефицита (несколько суток) [28, 48, 56]; в условиях длительного действия стрессоров (почвенная засуха или засоление, длящиеся более двух недель) [54, 56] вновь наблюдался сдвиг PRI в отрицательную область. Предположение о разнонаправленном характере сверхбыстрых/быстрых и медленных изменений хорошо объясняет полученные результаты и выявленное влияние длительности действия стрессора на направление изменений PRI.

Исключение медленных изменений PRI из исследования является одним из путей повышения эффективности использования фотохимического индекса для оценки фотосинтетических параметров; такое исключение может быть достигнуто

путем анализа светоиндуцированных изменений PRI ( $\Delta PRI = PRI - PRI_0$ , где  $PRI_0$  – величина фотохимического индекса отражения в условиях слабого освещения или темноты) [28, 55]. Так, в наших работах [28, 31, 48, 55] показано, что  $\Delta PRI$  сдвигаются в отрицательную область при действии таких стрессоров, как избыточный свет, температурный шок и водный дефицит; амплитуда такого сдвига варьирует в зависимости от типа и интенсивности стрессора и может достигать 0.012 [31]. Более того,  $\Delta PRI$  и NPQ связаны между собой линейным уравнением, которое достаточно эффективно описывают эту связь даже при объединении результатов различных экспериментальных серий с действием различных стрессоров и с использованием различных видов сельскохозяйственных растений [28, 31, 48]. Наши результаты хорошо согласуются с данными литературы, которые показывают большую эффективность использования  $\Delta PRI$  для оценки фотосинтетических показателей по сравнению с PRI [57–59]. Следует отметить, что измерения  $\Delta PRI$  относительно просто провести для проксимального или дистанционного мониторинга в условиях контролируемого светового потока (например, в теплице с искусственным освещением). Реализация измерений  $\Delta PRI$  в естественных условиях требует более сложных подходов; в частности, для расчета  $\Delta PRI$  могут быть использованы измерения фотохимического индекса отражения, сделанные ранним утром (слабое освещение) и при различной интенсивности освещения в дневной период [59]. Другой подход нахождению  $\Delta PRI$  [60] опирается на использование линейного регрессионного уравнения для оценки  $PRI_0$  на базе величины модифицирован-



**Рис. 3.** Зависимость величины общего изменения PRI листа гороха после 5 мин освещения красным светом с интенсивностью  $1600 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  и вклада быстро и медленно релаксирующих компонент изменения от измерительной длины волны, используемой при расчете фотохимического индекса отражения. Рисунок построен на основании результатов работы [55]. Типичный и модифицированные PRI рассчитаны как  $\frac{R_x - R_{570}}{R_x + R_{570}}$ , где  $R_x$  — интенсивность отраженного света на измерительной длине волны  $x$ ,  $R_{570}$  — интенсивность отраженного света на опорной длине волны 570 нм. Вклад компонент рассчитывали, как процентную долю от величины общего изменения PRI.

ного NDVI, который может измеряться параллельно измерениям PRI.

Другой путь снижения влияния комплексного характера механизмов изменений PRI на эффективность оценки фотосинтетических показателей может опираться на применение модифицированных фотохимических индексов отражения. В соответствии с работой [19], изменения PRI, связанные с различными механизмами, имеют различные спектральные характеристики; на основании этого можно предполагать, что сдвиг длины волны измерительного света может изменить итоговое соотношение различных механизмов изменений в рассчитываемом индексе. Ранее нами было показано [55], что модифицированные PRI с уменьшенной измерительной длиной волны (менее 525 нм) включают в себя преимущественно медленно-релаксирующую компоненту (вероятно, связанную с переходами в цикле ксантофиллов) (рис. 3). Напротив, модифицированные PRI с увеличенной измерительной длиной волны (535–555 нм) включают в себя преимущественно быстро релаксирующую компоненту (вероятно, связанную с агрегацией светособирающего комплекса фотосистемы II и сжатием хлоропластов) [55]. Анализ «длинноволновых» PRI показывает [54–56], что такие индексы снижаются при действии широкого спектра стрессоров (избыточный свет, нагрев, кратковременный водный дефицит и длительная почвенная засуха, засоление); при этом знак их связи с фотосинте-

тическими показателями не меняется. Такие результаты свидетельствуют о том, что использование модифицированных длинноволновых PRI является перспективным методом повышения эффективности использования фотохимического индекса отражения для оценки фотосинтетических процессов у растения; в частности, в отличие от анализа  $\Delta PRI$ , измерение модифицированных PRI не требует проведения серии измерений с одного и того же участка растительного покрова в условиях слабого и более сильного света.

Дополнительно следует отметить, что модифицированные коротковолновые PRI возрастают при непосредственных стрессовых воздействиях на световую стадию фотосинтеза (избыточный свет [55]) и снижаются при неблагоприятных воздействиях на темновую стадию (повышенные температуры, водный и солевой стресс [54, 56]). Такой результат хорошо согласуется с работами других авторов [61], показывающих связь модифицированного коротковолнового PRI с максимальной скоростью фотосинтетического карбоксилирования, и открывает потенциальную возможность использования коротковолновых PRI для идентификации особенностей действующего на растения стрессора.

Следующий подход для повышения эффективности использования PRI в дистанционном и проксимальном мониторинге фотосинтеза растений базируется на одновременном измерении нескольких оптических показателей и последую-

шем применении моделей исследуемого процесса, использующих эти показатели [60, 62, 63]. В частности, разработаны модели, позволяющие достаточно точно прогнозировать фотосинтетическую ассимиляцию  $\text{CO}_2$  на основании уравнений, которые включают в себя PRI и интенсивность индуцированной солнечным светом флуоресценции (SIF) [62], или PRI, SIF и модифицированный NDVI [60]. Учитывая, что измерения как SIF [64], так и PRI и NDVI [6] могут осуществляться на значительных расстояниях от объекта, разработка отмеченных моделей создает базу для развития методов дистанционного мониторинга фотосинтетических процессов у растений.

Еще один путь потенциального повышения эффективности использования PRI для задач дистанционного мониторинга может быть связан с анализом пространственной неоднородности в распределении фотохимического индекса отражения. В частности, наши теоретические и экспериментальные результаты, базирующиеся на измерении нециклического потока электронов и скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  [65] и на разработке двумерной модели фотосинтеза в листе [65, 66], показывают, что действие неблагоприятных факторов (избыточный свет, засуха) может приводить к возрастанию пространственной неоднородности интенсивности потока электронов в масштабе листа [65]. Учитывая связь фотохимического индекса отражения и фотосинтетических показателей [14, 19, 20, 27], можно ожидать, что воздействие стрессоров должно приводить к возрастанию пространственной неоднородности PRI; т.е. такая неоднородность может, потенциально, быть использована в качестве дополнительного показателя для дистанционного и проксимального мониторинга состояния растений. Однако, такая возможность требует дальнейших экспериментальных и теоретических исследований.

Таким образом, несмотря на ряд ограничений, сопровождающих измерение и интерпретацию PRI, в настоящее время разрабатываются подходы, которые могут быть использованы для повышения эффективности использования фотохимического индекса отражения в качестве инструмента проксимального и дистанционного мониторинга состояния растений (подсветка объектов импульсами измерительного света, исследование светоиндуцированных изменений PRI, анализ модифицированных вариантов индекса, разработка комбинированных моделей, опирающихся на PRI и другие оптические показатели, и, возможно, изучение неоднородности его пространственного распределения).

### АНАЛИЗ ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ RGB-ИМИДЖИНГА ДЛЯ ОЦЕНКИ ФОТОХИМИЧЕСКОГО ИНДЕКСА ОТРАЖЕНИЯ

Для измерения фотохимического индекса отражения требуются достаточно сложные технические системы, имеющие высокую себестоимость (в частности, мульти- или гиперспектральные камеры [6, 67]), что создает дополнительные ограничения для использования PRI при решении прикладных (экологический мониторинг, сельское хозяйство) и фундаментальных задач. С другой стороны, в настоящее время все более широкое применение получает RGB-имиджинг, опирающийся на использование относительно недорогих и технически простых цветных камер [68, 69]. В частности, такой имиджинг применяется для идентификации растений конкретных видов, для детектирования их болезней, для оценки содержания фотосинтетических пигментов и азота, для определения водного статуса и для решения ряда других задач. Несмотря на то, что в настоящее время, по-видимому, отсутствуют работы, посвященные оценке PRI на основании показателей RGB-имиджинга, анализ имеющихся предпосылок для разработки методов такой оценки имеет большую практическую значимость. В частности, даже приблизительное определение фотохимического индекса отражения с использованием обычной цветной камеры может многократно повысить доступность этого метода дистанционного мониторинга состояния растений для пользователей.

Исследования, показывающие возможность реконструкции спектров отражения растений на основании их цветных изображений [70–72], являются наиболее важным аргументом в пользу принципиальной реализуемости оценки PRI с использованием RGB-имиджинга. Так, в работе [72] показано, что реконструированные на основании цветных изображений спектры отражения листьев гинкго, могут быть очень близки к непосредственно измеренным спектрам отражения и позволяют рассчитать распределение концентрации хлорофиллов по листу; работа [70] показывает близкую эффективность выявления болезней кукурузы на основании измеренного и реконструированного из цветных изображений спектров отражения. Следует отметить, что в настоящее время существует значительное число методов такой реконструкции, которые могут быть разделены на две большие группы [67]: статистические (априорные) методы, базирующиеся на комбинировании заранее принятых базовых спектров, и методы, базирующиеся на глубоком обучении и анализе получаемых первично данных. Считается, что вторая группа методов более эффективна для реконструкции спектров отра-

жения [67], однако в некоторых работах показана близкая эффективность обоих подходов [73, 74].

В то же время существуют факторы, которые могут препятствовать расчету PRI на основании такой реконструкции и его последующему анализу. Прежде всего, это низкая величина изменений PRI при действии стрессоров [14, 18–20, 27, 28, 31, 48], которая означает, что даже небольшая ошибка спектра, возникающая при его реконструкции из цветного изображения, может оказать значительное искажающее влияние на PRI. Другим фактором является высокий уровень ошибки реконструированного спектра отражения листа в области 530–570 нм (в частности, на измерительной длине волны 530 нм такая ошибка составляет около 10% от величины коэффициента отражения) [72], т.е. в спектральной области, которая используется для расчета типичного PRI [18, 19, 21, 22, 29].

Таким образом, вопрос о возможности оценки PRI на основании цветных изображений остается открытым. Можно ожидать, что дальнейшие экспериментальные и теоретические исследования подтвердят или опровергнут такую возможность.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты обзора литературы показывают, что фотохимический индекс отражения (PRI) обладает значительным потенциалом для проксимального и дистанционного мониторинга фотосинтетических процессов растений и является крайне перспективным методом благодаря его высокой чувствительности как к быстрым, так и к медленным стрессовым изменениям фотосинтетического аппарата.

В то же время малая величина изменений PRI при действии стрессоров и комплексный характер механизмов таких изменений создают определенные ограничения для его использования. Применение импульсов измерительного света при регистрации индекса, анализ светоиндуцированных изменений PRI и его модификаций со сдвигом измерительной длины волны, разработка математических моделей, опирающихся одновременно на PRI и другие оптические показатели, и, возможно, анализ параметров пространственной неоднородности фотохимического индекса отражения позволяют минимизировать ограничения использования PRI для дистанционного и проксимального мониторинга состояния растений.

Однако более полная реализация потенциала использования PRI требует дальнейшего совершенствования методов измерения и расчета, а также развития подходов к его анализу. В частности, крайне интересным представляется поиск методов оценки PRI на основании простого

RGB-имиджинга (имиджинга с использованием цветных камер); в случае успешной разработки таких методов они могли бы многократно упростить измерения фотохимического индекса отражения и расширить его применение при решении прикладных и фундаментальных задач.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда. Разделы, посвященные механизмам изменений фотохимического индекса отражения и ограничениям его применения, подготовлены в рамках проекта № 23-14-00127. Раздел, посвященный анализу возможности использования RGB-имиджинга для оценки фотохимического индекса отражения, подготовлен в рамках проекта № 23-76-10048.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания собственных исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pokorný J., Brom J., Cermák J., Hesslerová P., Huryna H., Nadezhdina N., and Rejšková A. Solar energy dissipation and temperature control by water and plants. *Int. J. Water*, **5** (4), 311–336 (2010). DOI: 10.1504/IJW.2010.038726
2. Ellison D., Morris C. E., Locatelli B., Sheil D., Cohen J., Murdiyarto D., Gutierrez V., Van Noordwijk M., Creed I. F., Pokorný J., Gaveau D., Spracklen D., Bargaés-Tobella A., Ilstedt U., Teuling A., Gebrehiwot S. G., Sands D. C., Muys B., Verbist B., Springgay E., and Sullivan C. A. Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Glob. Environ. Change*, **43** (51), 51–61 (2017). DOI: 10.1016/j.gloenvcha.2017.01.002
3. Rascher U. and Nedbal L. Dynamics of photosynthesis in fluctuating light. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **9** (6), 671–678 (2006). DOI: 10.1016/j.pbi.2006.09.012
4. Smith W. and Berry Z. Sunflecks? *Tree Physiol.*, **33** (3), 233–237 (2013). DOI: 10.1093/treephys/tpt005
5. Nievola C., Carvalho C., Carvalho V., and Rodrigues E. Rapid responses of plants to temperature changes. *Temperature*, **4** (4), 371–405 (2017). DOI: 10.1080/23328940.2017.1377812
6. Kior A., Sukhov V., and Sukhova E. Application of reflectance indices for remote sensing of plants and re-



- vealing actions of stressors. *Photonics*, **8** (12), 582 (2021). DOI: 10.3390/photonics8120582
7. Zubler A. V. and Yoon J. Proximal methods for plant stress detection using optical sensors and machine learning. *Biosensors*, **10** (12), 193 (2020). DOI: 10.3390/bios10120193
8. Grace J., Nichol C., Disney M., Lewis P., Quaife T., and Bowyer P. Can we measure terrestrial photosynthesis from space directly, using spectral reflectance and fluorescence? *Global Change Biol.*, **13** (7), 1484–1497 (2007). DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01352.x
9. Weng J. H., Wong S. L., Lai K. M., and Lin R. J. Relationships between photosystem II efficiency and photochemical reflectance index under different levels of illumination: Comparison among species grown at high- and low elevations through different seasons. *Trees*, **26** (2), 343–351 (2012). DOI: 10.1007/s00468-011-0596-0
10. Zhang C., Filella I., Liu D., Ogaya R., Llusà J., Asensio D., and Peñuelas J. Photochemical reflectance index (PRI) for detecting responses of diurnal and seasonal photosynthetic activity to experimental drought and warming in a mediterranean shrubland. *Remote Sens.*, **9** (11), 1189 (2017). DOI: 10.3390/rs9111189
11. Penuelas J., Filella I., Biel C., Serrano L., and Savé R. The Reflectance at the 950–970 Nm Region as an Indicator of Plant Water Status. *Int. J. Remote Sens.*, **14** (10), 1887–1905 (1993). DOI: 10.1080/01431169308954010
12. Gitelson A. and Merzlyak N. spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *J. Plant Physiol.*, **143** (3), 286–292 (1994). DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81633-0
13. Filella I., Amaro T., Araus J. L., and Penuelas J. Relationship between photosynthetic radiation-use efficiency of barley caeopies and the photochemical reflectance index (PRI). *Physiol. Plant.*, **96**, 211–216 (1996). DOI:10.1111/J.1399-3054.1996.TB00204.X
14. Sukhov V., Sukhova E., Gromova E., Surova L., Nerush V., and Vodeneev V. The electrical signal-induced systemic photosynthetic response is accompanied by changes in the photochemical reflectance index in pea. *Funct. Plant Biol.*, **46** (4), 328–338 (2019). DOI: 10.1071/FP18224
15. Badgley G., Field C., and Berry J. Canopy near-infrared reflectance and terrestrial photosynthesis. *Sci. Adv.*, **3** (3), e1602244 (2017). DOI: 10.1126/sciadv.1602244
16. Mahlein A., Steiner H., Dehne H., and Oerke E. C. Spectral signatures of sugar beet leaves for the detection and differentiation of diseases. *Precis. Agric.*, **11** (4), 413–431 (2010). DOI: 10.1007/s11119-010-9180-7
17. Mahlein A. Plant disease detection by imaging sensors - parallels and specific demands for precision agriculture and plant phenotyping. *Plant Dis.*, **100** (2), 241–254 (2016). DOI: 10.1094/PDIS-03-15-0340-FE
18. Gamon J., Peñuelas J., and Field C. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sens. Environ.*, **41** (1), 35–44 (1992). DOI: 10.1016/0034-4257(92)90059-S
19. Gamon J., Serrano L., and Surfus J. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecol.*, **112** (4), 492–501 (1997). DOI: 10.1007/s004420050337
20. Penuelas J., Filella I., and Gamon J. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytol.*, **131** (3), 291–296 (1995). DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb03064.x
21. Garbulsky M., Peñuelas J., Gamon J., Inoue Y., and Filella I. The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies: A review and meta-analysis. *Remote Sens. Environ.*, **115** (2), 281–297 (2011). DOI: 10.1016/j.rse.2010.08.023
22. Zhang C., Filella I., Garbulsky M., and Penuelas J. Affecting factors and recent improvements of the photochemical reflectance index (PRI) for remotely sensing foliar, canopy and ecosystemic radiation-use efficiencies. *Remote Sens.*, **8** (9), 677 (2016). DOI: 10.3390/rs8090677
23. Eitel J., Long D., Gessler P., Hunt E. R., and Brown D. J. Sensitivity of ground-based remote sensing estimates of wheat chlorophyll content to variation in soil reflectance. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, **73** (5), 1715–1723 (2009). DOI: 10.2136/sssaj2008.0288
24. Penuelas J., Pinol R., Ogaya R., and Filella I. Estimation of plant water concentration by the reflectance water index WI (R900/R970). *Int. J. Remote Sens.*, **18** (13), 2869–2875 (1997). DOI: 10.1080/014311697217396
25. Serrano L. and Gorchs G. Water availability affects the capability of reflectance indices to estimate berry yield and quality attributes in rain-fed vineyards. *Agronomy*, **12** (9), 2091 (2022). DOI: 10.3390/agronomy12092091
26. Gao B. NDWI – A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sens. Environ.*, **58** (3), 257–266 (1996). DOI: 10.1016/S0034-4257(96)00067-3
27. Evain S., Flexas J., and Moya I. A new instrument for passive remote sensing: 2. Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Remote Sens. Environ.*, **91** (2), 175–185 (2004). DOI: 10.1016/j.rse.2004.03.012
28. Sukhov V., Sukhova E., Khlopkov A., Yudina L., Ryabkova A., Telnykh A., Sergeeva E., Vodeneev V., and Turchin I. Proximal imaging of changes in photochemical reflectance index in leaves based on using pulses of green–yellow light. *Remote Sens.*, **13** (9), 1762 (2021). DOI: 10.3390/rs13091762
29. Sukhova E. and Sukhov V. Connection of the photochemical reflectance index (PRI) with the photosystem II quantum yield and nonphotochemical quenching can be dependent on variations of photosynthetic parameters among investigated plants: A meta-analysis.

- Remote Sens.* **10** (5), 771 (2018). DOI: 10.3390/rs10050771
30. Kohzuma K., Tamaki M., and Hikosaka K. Corrected photochemical reflectance index (PRI) is an effective tool for detecting environmental stresses in agricultural crops under light conditions. *J. Plant Res.*, **134** (4), 683–694 (2021). DOI: 10.1007/s10265-021-01316-1
  31. Sukhova E. and Sukhov V. Analysis of light-induced changes in the photochemical reflectance index (PRI) in leaves of pea, wheat, and pumpkin using pulses of green-yellow measuring light. *Remote Sens.*, **11** (7), 810 (2019). DOI: 10.3390/rs11070810
  32. Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim. Biophys. Acta*, **1020** (1), 1–24 (1990). DOI: 10.1016/0005-2728(90)90088-L
  33. Niyogi K. K., Grossman A. R., and Björkman O. Arabidopsis mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion. *Plant Cell.*, **10** (7), 1121–1134 (1998). DOI: 10.1105/tpc.10.7.1121
  34. Maxwell K. and Johnson G. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.*, **51** (345), 659–668 (2000). DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659
  35. Ruban A. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiol.*, **170** (4), 1903–1916 (2016). DOI: 10.1104/pp.15.01935
  36. Jahns P. The xanthophyll cycle in intermittent light-grown pea plants (possible functions of chlorophyll a/b-binding proteins). *Plant Physiol.*, **108** (1), 149–156 (1995). DOI: 10.1104/pp.108.1.149
  37. Nilkens M., Kress E., Lambrev P., Miloslavina Y., Müller M., Holzwarth A. R., and Jahns P. Identification of a slowly inducible zeaxanthin-dependent component of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence generated under steady-state conditions in Arabidopsis. *Biochim. Biophys. Acta*, **1797** (4), 466–475 (2010). DOI: 10.1016/j.bbabi.2010.01.001
  38. Сухова Е. М., Юдина Л. Ю., Воденеев В. А. и Сухов В. С. Анализ связи изменений фотохимического индекса отражения (PRI) и закисления люмена хлоропластов листьев гороха и герани в условиях кратковременного освещения. *Биологич. мембраны*, **36** (3), 218–228 (2019). DOI: 10.1134/S0233475519030083
  39. Jahns P, Latowski D., and Strzalka K. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids. *Biochim. Biophys. Acta*, **1787** (1), 3–14 (2009). DOI: 10.1016/j.bbabi.2008.09.013
  40. Li X. P., Gilmore A. M., Caffarri S., Bassi R., Golan T., Kramer D., and Niyogi K. K. Regulation of photosynthetic light harvesting involves intrathylakoid lumen pH sensing by the PsbS protein. *J. Biol. Chem.*, **279** (22), 22866–22874 (2004). DOI: 10.1074/jbc.M402461200
  41. Belgio E., Duffy C. D. P., and Ruban A. V. Switching light harvesting complex II into photoprotective state involves the lumen-facing apoprotein loop. *Phys. Chem. Chem. Phys.*, **15** (29), 12253–12261 (2013). DOI: 10.1039/c3cp51925b
  42. Kramer D. M., Cruz J. A., and Kanazawa A. Balancing the central roles of the thylakoid proton gradient. *Trends Plant Sci.*, **8** (1), 27–32 (2003). DOI: 10.1016/s1360-1385(02)00010-9
  43. Klughammer C., Siebke K., and Schreiber U. Continuous ECS-indicated recording of the proton-motive charge flux in leaves. *Photosynth. Res.*, **117**, 471–487 (2013). DOI: 10.1007/s11120-013-9884-4
  44. Sukhov V., Surova L., Morozova E., Sherstneva O., and Vodeneev V. Changes in H<sup>+</sup>-ATP synthase activity, proton electrochemical gradient, and pH in pea chloroplast can be connected with variation potential. *Front. Plant Sci.*, **7**, 1092 (2016). DOI: 10.3389/fpls.2016.01092
  45. Tikhonov A. N. pH-Dependent regulation of electron transport and ATP synthesis in chloroplasts. *Photosynth. Res.*, **116**, 511–534 (2013). DOI: 10.1007/s11120-013-9845-y
  46. Tikhonov A. N. The cytochrome b<sub>6</sub>f complex at the crossroad of photosynthetic electron transport pathways. *Plant Physiol. Biochem.*, **81**, 163–183 (2014). DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.12.011
  47. Murakami K. and Ibaraki Y. Time course of the photochemical reflectance index during photosynthetic induction: its relationship with the photochemical yield of photosystem II. *Physiol. Plant.*, **165** (3), 524–536 (2019). DOI: 10.1111/ppl.12745
  48. Yudina L., Sukhova E., Gromova E., Nerush V., Vodeneev V., and Sukhov V. A light-induced decrease in the photochemical reflectance index (PRI) can be used to estimate the energy-dependent component of non-photochemical quenching under heat stress and soil drought in pea, wheat, and pumpkin. *Photosynth. Res.*, **146** (1-3), 175–187 (2020). DOI: 10.1007/s11120-020-00718-x
  49. Filella I., Porcar-Castell A., Munné-Bosch S., Back J., Garbulsky M. F., and Penuelas J. PRI assessment of long-term changes in carotenoids/chlorophyll ratio and short-term changes in de-epoxidation state of the xanthophyll cycle. *Int. J. Remote Sens.*, **30** (17), 4443–4455 (2009). DOI: 10.1080/01431160802575661
  50. Porcar-Castell A., Garcia-Plazaola J. I., Nichol C. J., Kolari P., Olascoaga B., Kuusinen N., Fernández-Mariñ B., Pulkkinen M., Juurola E., and Nikinmaa E. Physiology of the seasonal relationship between the photochemical reflectance index and photosynthetic light use efficiency. *Oecol.*, **170**, 313–323 (2012). DOI: 10.1007/s00442-012-2317-9
  51. Garbulsky M., Peñuelas J., Ogaya R., and Filella, I. Leaf and stand-level carbon uptake of a Mediterranean forest estimated using the satellite-derived reflectance indices EVI and PRI. *Int. J. Remote Sens.*, **34** (4), 1282–1296 (2013). DOI: 10.1080/01431161.2012.718457
  52. Wong C. and Gamon J. Three causes of variation in the photochemical reflectance index (PRI) in evergreen

- conifers. *New Phytol.*, **206** (1), 187–195 (2015). DOI: 10.1111/nph.13159
53. Gitelson A. A., Gamon J. A., and Solovchenko A. Multiple drivers of seasonal change in PRI: Implications for photosynthesis I. Leaf level. *Remote Sens. Environ.*, **191**, 110–116 (2017). DOI:10.1016/j.rse.2016.12.014
54. Sukhova E., Zolin Y., Popova A., Yudina L., and Sukhov V. The influence of soil salt stress on modified photochemical reflectance indices in pea plants. *Remote Sens.*, **15** (15), 3772 (2023). DOI: 10.3390/rs15153772
55. Sukhova E. and Sukhov V. Relation of photochemical reflectance indices based on different wavelengths to the parameters of light reactions in photosystems i and ii in pea plants. *Remote Sens.*, **12** (8), 1312 (2020). DOI: 10.3390/rs12081312
56. Sukhova E., Yudina L., Kior A., Kior D., Popova A., Zolin Y., Gromova E., and Sukhov V. Modified photochemical reflectance indices as new tool for revealing influence of drought and heat on pea and wheat plants. *Plants*, **11** (10), 1308 (2022). DOI: 10.3390/plants11101308
57. Hmimina G., Dufrêne E., and Soudani K. Relationship between photochemical reflectance index and leaf ecophysiological and biochemical parameters under two different water statuses: towards a rapid and efficient correction method using real-time measurements. *Plant Cell Environ.*, **37** (2), 473–487 (2014). DOI: 10.1111/pce.12171
58. Kohzuma K. and Hikosaka K. Physiological validation of photochemical reflectance index (PRI) as a photosynthetic parameter using *Arabidopsis thaliana* mutants. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **498** (1), 52–57 (2018). DOI: 10.1016/j.bbrc.2018.02.192
59. Kováč D., Veselovská P., Klem K., Večeřová K., Ač A., Peñuelas J., and Urban O. Potential of photochemical reflectance index for indicating photochemistry and light use efficiency in leaves of european beech and norway spruce trees. *Remote Sens.*, **10** (8), 1202 (2018). DOI: 10.3390/rs10081202
60. Tsujimoto K. and Hikosaka K. Estimating leaf photosynthesis of C<sub>3</sub> plants grown under different environments from pigment index, photochemical reflectance index, and chlorophyll fluorescence. *Photosynth. Res.*, **148**, 33–46 (2021). DOI: 10.1007/s11120-021-00833-3
61. Yu Y., Piao J., Fan W., and Yang X. Modified photochemical reflectance index to estimate leaf maximum rate of carboxylation based on spectral analysis. *Environ. Monit. Assess.*, **192** (12), 788 (2020). DOI: 10.1007/s10661-020-08736-x
62. Hikosaka K. and Noda H. M. Modeling leaf CO<sub>2</sub> assimilation and Photosystem II photochemistry from chlorophyll fluorescence and the photochemical reflectance index. *Plant Cell Environ.*, **42** (2), 730–739 (2019). DOI: 10.1111/pce.13461
63. Hikosaka K. and Tsujimoto K. Linking remote sensing parameters to CO<sub>2</sub> assimilation rates at a leaf scale. *J. Plant Res.*, **134** (4), 695–711 (2021). DOI: 10.1007/s10265-021-01313-4
64. Porcar-Castell A., Tyystjärvi E., Atherton J., van der Tol C., Flexas J., Pfündel E. E., Moreno J., Frankenberg C., Berry J. A. Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. *J. Exp. Bot.*, **65** (15), 4065–4095 (2014). DOI: 10.1093/jxb/eru191
65. Sukhova E., Ratnitsyna D., Gromova E., and Sukhov V. Development of two-dimensional model of photosynthesis in plant leaves and analysis of induction of spatial heterogeneity of CO<sub>2</sub> assimilation rate under action of excess light and drought. *Plants*, **11** (23), 3285 (2022). DOI: 10.3390/plants11233285
66. Sukhova E., Ratnitsyna D., and Sukhov V. Simulated analysis of influence of changes in H<sup>+</sup>-ATPase activity and membrane CO<sub>2</sub> conductance on parameters of photosynthetic assimilation in leaves. *Plants*, **11** (24), 3435 (2022). DOI: 10.3390/plants11243435
67. Zhang J., Su R., Fu Q., Ren W., Heide F., and Nie Y. A survey on computational spectral reconstruction methods from RGB to hyperspectral imaging. *Sci. Rep.*, **12**, 11905 (2022). DOI: 10.1038/s41598-022-16223-1
68. Gupta S. D., Ibaraki Y., and Trivedi P. Applications of RGB color imaging in plants. In *Plant Image Analysis: Fundamentals and Applications*; Ed. by S. D. Gupta and Y. Ibaraki (Taylor & Francis eBooks, Boca Raton, 2014), pp. 41–62. DOI: 10.1201/b17441-4
69. Al-Tamimi N., Langan P., Bernád V., Walsh J. J., Mangina E., and Negrao S. Capturing crop adaptation to abiotic stress using image-based technologies. *Open Biol.*, **12** (6), 210353 (2022). DOI: 10.1098/rsob.210353
70. Fu J., Liu J., Zhao R., Chen Z., Qiao Y., and Li D. Maize disease detection based on spectral recovery from RGB images. *Front. Plant Sci.*, **13**, 1056842 (2022). DOI: 10.3389/fpls.2022.1056842
71. Hamzah R., Abu Samah K. A. F., and Abdullah M. F. Investigation of RGB to HSI conversion methods for early plant disease detection using hierarchical synthesis convolutional neural networks. *Int. J. Inform. Visual.*, **6** (1), 1–5 (2022). DOI: 10.30630/joiv.6.1.852
72. Gong L., Zhu C., Luo Y., and Fu X. Spectral reflectance reconstruction from Red-Green-Blue (RGB) images for chlorophyll content detection. *Appl. Spectrosc.*, **77** (2), 200–209 (2023). DOI: 10.1177/00037028221139871
73. Lin Y.-T. and Finlayson G. D. A Rehabilitation of Pixel-Based Spectral Reconstruction from RGB Images. *Sensors*, **23** (8), 4155 (2023). DOI: 10.3390/s23084155
74. Lin Y.-T. and Finlayson G. D. An investigation on worst-case spectral reconstruction from RGB images via Radiance Mondrian World assumption. *Color Res. Appl.*, **48** (2), 230–242 (2023). DOI: 10.1002/col.22843

## Measurements of Photochemical Reflectance Index as a Tool for Remote Monitoring of Photosynthetic Parameters of Plants

Yu.A. Zolin\*, E.M. Sukhova\*, and V.S. Sukhov\*

\**Institute of Biology and Biomedicine, N.I. Lobachevsky State University, prosp. Gagarina 23, Nizhny Novgorod, 603022 Russia*

The development of remote and proximal sensing techniques for early detection of photosynthetic responses under action of stressors is an important agricultural and environmental task. The photochemical reflectance index (PRI), typically calculated on the basis of the reflected light at 531 and 570 nm, is potentially sensitive to rapid changes in photosynthesis under unfavorable conditions. Mechanisms of PRI changes are thought to include chloroplast shrinkage and aggregation of light-harvesting complexes, transitions in the xanthophyll cycle, and changes in chlorophyll and carotenoid concentrations, making PRI difficult to be applied for monitoring plant health. Light measurement, the study of light-induced changes in PRI, and the analysis of modified PRIs are the ways for improving the efficiency of the application of PRI. Other ways may also favor improvement of the efficiency (for example, the development of methods of PRI estimation based on RGB imaging). The development of PRI measurement and analysis techniques holds significant promise for monitoring photosynthetic responses of plants to stressed environments.

*Keywords: photochemical reflectance index, PRI, photosynthesis, remote monitoring, proximal monitoring, adverse factors*