

Обзорная статья

УДК 633.11:581.1:631.5:535.243:772.962

DOI: 10.31857/S0869769825020094

EDN: GEIDEE

Неинвазивные оптические методы (спектрометрия, тепловидение) при определении дефицита азота и физиологического состояния пшеницы в полевых условиях

Д.В. Русаков✉, Е.В. Канаш, Ю.В. Чесноков

Дмитрий Валерьевич Русаков

кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник
Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия
rdv_vgsha@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8753-4440>

Елена Всеволодовна Канаш

доктор биологических наук, главный научный сотрудник
Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия
ykanash@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8214-8193>

Юрий Валентинович Чесноков

член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, директор
Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия
yuv_chesnokov@agrophys.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1134-0292>

Аннотация. Спектры отражения и температура поверхности листьев были измерены в полевом опыте при выращивании пшеницы сорта Дарья на Меньковской опытной станции Агрофизического НИИ. Растения вегетировали при различных уровнях азотного питания (0–200 кг/га с шагом 40 кг/га). Удобрения вносили в 2 этапа: 2/3 дозы азота (азофоска) перед посевом и 1/3 (аммиачная селитра) на стадии завершения кущения. Анализ индексов диффузного отражения поверхности листьев выявил тесную положительную взаимосвязь индекса хлорофилла (ChlRI) и тесную отрицательную взаимосвязь фотохимического индекса отражения (PRI) с дозой внесенных азотных удобрений на ранних этапах возникновения дефицита азота, когда видимые симптомы угнетения растений еще отсутствуют. Индексы отражения SIPI, R_{800} , ARI и FRI помимо оценки обеспеченности растений азотом могут быть полезны при оценке специфической ответной реакции растений на действие различных стрессоров, например на дефицит почвенной влаги или недостаток почвенного азота. Использование тепловизионной съемки позволило оценить транспирационную активность растений пшеницы в зависимости от уровня азотного питания и ее изменение в течение дня.

Ключевые слова: спектроскопия, индексы диффузного отражения, термальные изображения, дефицит азота, дефицит воды

Для цитирования: Русаков Д.В., Канаш Е.В., Чесноков Ю.В. Неинвазивные оптические методы (спектрометрия, тепловидение) при определении дефицита азота и физиологического состояния пшеницы в полевых условиях // Вестн. ДВО РАН. 2025. № 2. С. 124–137. <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769825020094>

Review article

Non-invasive optical methods (spectrometry, thermal imaging) when determining nitrogen deficiency and the physiological state of wheat in the field conditions

D.V. Rusakov, E.V. Kanash, Yu.V. Chesnokov

Dmitryi V. Rusakov

Candidate of Sciences in Agriculture, Senior Researcher
Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, Russia
rdv_vgsha@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8753-4440>

Elena V. Kanash

Doctor of Sciences in Biology, Chief Researcher
Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, Russia
ykanash@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8214-8193>

Yuriy V. Chesnokov

Corresponding Member of RAS, Doctor of Sciences in Biology, Director
Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, Russia
yuv_chesnokov@agrophys.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1134-0292>

Abstract. The reflection spectra and leaf surface temperature were measured in a field experiment when growing wheat of the Daria variety in the field conditions of the Menkovo experimental station of the Agrophysical Research Institute. The plants were vegetated at different levels of nitrogen nutrition (0–200 kg/ha in increments of 40 kg/ha). Fertilizers were applied in 2 stages: 2/3 of the dose of nitrogen (nitrogen strip) before sowing and 1/3 (ammonium nitrate) at the stage of completion of tillering. The analysis of the diffuse reflection indices of the leaf surface revealed a close positive relationship between the chlorophyll index (ChlRI) and a close negative relationship between the photochemical reflection index (PRI) and the dose of nitrogen fertilizers applied at the early stages of nitrogen deficiency, when there are no visible symptoms of plant oppression. The reflection indices SIPI, R_{800} , ARI and FRI, in addition to assessing the nitrogen supply of plants, can be useful in assessing the specific response of plants to the action of various stressors, for example, to a deficiency of soil moisture or a lack of soil nitrogen. The use of thermal imaging made it possible to assess the transpiration activity of wheat plants depending on the level of nitrogen nutrition and its change during the day.

Keywords: spectroscopy, diffuse reflection indices, thermal images, nitrogen deficiency, water deficiency

For citation: Rusakov D.V., Kanash E.V., Chesnokov Yu.V. Non-invasive optical methods (spectrometry, thermal imaging) when determining nitrogen deficiency and the physiological state of wheat in the field conditions. *Vestnik of the FEB RAS*. 2025;(2): 124–137. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.31857/S0869769825020094>

Введение

Растения на протяжении вегетации в любой климатической зоне испытывают действие неблагоприятных факторов среды (прежде всего – засуха, дефицит минерального питания), которые вызывают неспецифическую ответную реакцию – окислительный стресс и активизацию вторичного метаболизма. В ответ на действие различных стрессоров спектральные и оптические характеристики радиации, отраженной от поверхности листьев, меняются до появления внешних симптомов угнетения и/или повреждения растений. Поскольку любой стресс вызывает физиологические изменения, приводящие к значительному снижению урожайности сельскохозяйственных культур, охватывающему большие площади, определение ее актуально независимо от погодных прогнозов, при котором имеется возможность детально описать каждый участок поля или растений на наличие потенциального окислительного стресса, в зависимости от выбранного способа диагностирования.

Изменение оптических характеристик листьев в ответ на действие различных абиотических стрессоров изучалось достаточно широко. Проведенные ранее исследования были посвящены влиянию на различные виды и сорта растений повышенных уровней высокой температуры [1], тяжелых металлов [2], ультрафиолетовой радиации [3], дефицита воды [1, 4–6] и элементов питания [3, 7].

Во многих из этих исследований спектральные характеристики были рассмотрены с точки зрения прогноза ухудшения состояния растений и снижения их урожайности. Наличие взаимосвязей между физиологическим состоянием растений и оптическими характеристиками их листьев или оптическими характеристиками растительного покрова, который формируют вегетирующие растения, определяется тем, что неблагоприятные условия произрастания приводят к морфологическим, физиологическим и биохимическим изменениям, которые и могут быть зарегистрированы с помощью различных оптических методов.

Материал и методика

Растения пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Дарья выращивали в полевых условиях на поле Меньковской опытной станции ФГБНУ «Агрофизический научно-исследовательский институт» в 2021–2022 гг. Температура и влажность воздуха в период проведения эксперимента и выполнения измерений спектральных характеристик листьев и получения термограмм отличались от средних многолетних значений существенно более низким количеством выпавших осадков и более высокой температурой. Почва опыта дерново-слабоподзолистая среднеоккультурная легкосуглинистая, мощность пахотного слоя 22 см, характеризовалась следующими показателями: содержание гумуса – 2,07%, pH_{KCl} – 5,7, содержание обменного кальция – 8,38 мМоль/100 г, подвижных соединений фосфора и калия – 565 и 140 мг kg^{-1} , аммонийного и нитратного азота – 12,37 и 8,21 мг/кг соответственно. Всего было заложено 6 тестовых площадок площадью 100 m^2 , в почве которых доза азота варьировала от 0 (удобрения не вносили) до 200 кг/га с шагом 40 кг/га. Удобрения вносили в 2 этапа: азофоску перед посевом в количестве 2/3 дозы азота и оставшуюся 1/3 дозы – в виде подкормки аммиачной селитрой на стадии завершения кушения (ВВСН 29).

Для регистрации диффузного отражения листьев использовали миниатюрную оптоволоконную спектрорадиометрическую систему фирмы Ocean Insight (США), которая обеспечивает оптическое разрешение 0,065 нм в диапазоне от 300 до 1000 нм с шагом 0,3 нм, и программу Spectra Suite. После записи спектров отражения (не менее 15 спектров для каждой дозы внесенного азота) рассчитывали спектральные индексы отражения, позволяющие оценить емкость фотосинтетического аппарата и эффективность его работы. Расчетные формулы индексов приведены ниже в табл. 1. Поскольку иногда индекс фотохимического отражения (PRI) и индекс флавоноидов (FRI) при стрессе могут иметь отрицательные значения, введение постоянной константы (С) в их расчетные формулы обеспечивает более удобное сравнение изученных показателей и их представление [3, 5]. Значения с были выбраны эмпирически и для данного эксперимента равнялись 0,7.

Индексы диффузного отражения листьев, которые были использованы для диагностики физиологического состояния растений

Индекс	Измеряемый параметр	Формула для расчета	Авторы индекса
ChlRI	Содержание хлорофилла, емкость фотосинтетического аппарата	$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$	Sims, Gamon, 2002
PRI	Фотохимическая активность фотосинтетического аппарата. Позволяет оценить интенсивность нефотохимического тушения, тесно связан с превращением пигментов ксантофиллового цикла	$(R_{570} - R_{531}) / (R_{570} + R_{531})$	Peñuelas et al., 1995
ARI	Содержание антоцианов, накопление которых обычно является признаком фотоингибирования, угнетения растений и торможения их роста	$[(1/R_{550}) - (1/R_{700})] \cdot R_{750}$	Merzlyak et al., 2003
FRI	Содержание флавоноидов, накопление которых обычно является признаком фотоингибирования, угнетения растений и торможения их роста	$((1/R_{410}) - (1/R_{460})) \cdot R_{800}$	Merzlyak et al., 2003
R_{800}	Показатель рассеяния света, тесно связанный с внутренней структурой листа	R_{800}	Sims, Gamon, 2002
WRI	Индекс водной полосы, характеризует содержание воды в листе	$(R_{920} - R_{970}) / (R_{920} + R_{970})$	Plasad et al., 2007

Температуру растительного покрова, сформированного растениями яровой пшеницы сорта Дарья, определяли с помощью тепловизора RGK TL-80 со специальным программным обеспечением RGK Vision. Инфракрасные снимки изображения фрагментов растительного покрова на каждой из тестовых площадок, отличающихся дозой внесенных азотных удобрений, получали в утренние часы (10 ч) на стадиях ВВСН 25–27 (завершение кущения), ВВСН 30–31 (выход в трубку), ВВСН 71–73 (водная спелость – ранняя молочная спелость). На стадии ВВСН 71–73 измерения выполнены также днем (14 ч). Все измерения сделаны в 5-кратной повторности с расстояния 2–2,5 м в полевых условиях Меньковской опытной станции. При обработке полученных инфракрасных снимков определяли температуру растительного покрова и открытых участков почвы.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программ MS Excel 16 и Statistica 12. Были определены средние значения исследуемых показателей. Достоверность различий между вариантами оценивалась методами параметрической статистики (t-критерий Стьюдента). Различия между вариантами были признаны значительными при $P \leq 0,05$. Корреляция между двумя параметрами считалась значимой, если коэффициент корреляции составлял $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Дистанционное зондирование в современном земледелии может являться мощным инструментом для предоставления своевременной и точной информации о состоянии посевов. Контактная спектроскопия более простой метод, в отличие от гиперспектральной съемки не имеет возможности охватывать большие площади растительного покрова, однако более точно диагностирует состояние растений и выявляет изменения их оптических

свойств, что является следствием изменения содержания фотосинтетических пигментов и других метаболитов, связанных с эффективностью фотосинтеза.

Список вегетационных индексов очень большой, и выбор оптимальных для конкретных исследований требует своего подхода. Это связано с тем, что для расчета некоторых индексов используются конкретные длины волн, где происходит поглощение того или иного пигмента, напрямую связанного с протеканием разных физиологических процессов. Но в большей части индексы можно разделить на 2 группы: характеризующие емкость фотосинтетического аппарата, которая определяется содержанием хлорофилла в тканях растения, например индекс хлорофилла (ChlRI) [8], и позволяющие оценить эффективность превращения поглощенной солнечной энергии в фотохимических реакциях фотосинтеза: индекс содержания флавоноидов [9], соотношение содержания хлорофилла к каротиноидам (SIPI) [10], индекс диффузного рассеяния листа светом R_{800} [8], фотохимический индекс (PRI) [11] (табл. 1). Последний напрямую связан с действием пигментов ксантофиллового цикла, участвующих в нефотохимическом тушении [12]. Все индексы отражения, характеризующие эффективность использования света, реагируют на ухудшение условий роста и как следствие его торможение или остановку, поэтому их часто используют для оценки стресс-устойчивости растений.

Некоторые индексы (ChlRI, SIPI) претерпевают значительные изменения только при усилении стрессового фактора и могут быть зафиксированы только при необратимом угнетении роста, например при дефиците азота или под влиянием засухи [6].

Получение снимков с помощью термальной камеры (тепловизора), принцип измерения которой основывается на работе в инфракрасном спектре, анализе и регистрации отраженной температуры поверхности объектов, оказалось крайне эффективным приемом определения водного статуса растений и в целом воздействия засухи в некоторых исследованиях [13–18]. Физическая сущность тепловидения основана на том, что любое тело, имеющее температуру выше абсолютного нуля, испускает в пространство тепловое (инфракрасное) излучение. Величина этого излучения изменяется с изменением температуры. Камера визуализации оснащена инфракрасным детектором, обычно в матрице фокальной плоскости, состоящей из детектирующих элементов микронного размера или «пикселей».

Основным ключевым показателем тепловизионной оценки состояния посевов является мониторинг температуры растительного полого, которая тесным образом коррелирует с влажностью воды, изменением интенсивности фотосинтеза и транспирации, закрытием или открытием устьиц. Исследования показали, что по мере увеличения транспирации происходит снижение температуры листа за счет рассеивания энергии в виде скрытого тепла [19], и в то же время температура листьев верхнего полого обычно повышается с уменьшением влажности почвы [20–22]. Транспирация через открытые устьица является основным механизмом поддержания температуры поверхности листа. При водном стрессе транспирация снижается, что становится причиной увеличения температуры листа и может быть зарегистрировано термографически [23].

Учитывая, что важной ролью транспирации является охлаждение листьев, температура растительного покрова и ее уменьшение по сравнению с температурой окружающего воздуха свидетельствуют о степени, с которой транспирация охлаждает листья в соответствии с потребностью растений, возникающей под влиянием окружающей среды. Более высокая транспирация подразумевает более сильное охлаждение листьев и более высокую устьичную проводимость, оба аспекта способствуют чистому фотосинтезу и продолжительности его работы. Относительно более низкая температура растительного покрова означает повышенную способность поглощать влагу из почвы или поддерживать лучший водный статус растений. Таким образом, более высокая транспирация свидетельствует о лучшем физиологическом состоянии растений [24].

Анализ спектральных характеристик отраженной от поверхности листьев радиации выявил тесную положительную взаимосвязь индекса хлорофилла (ChlRI) и тесную отрицательную взаимосвязь фотохимического индекса отражения (PRI) с дозой внесенных азотных удобрений (рис. 1, 2). Связь величины ChlRI и PRI с дозой внесенного в почву азота линейная, четко выраженная на всех этапах развития растений пшеницы (табл. 2). В табл. 2

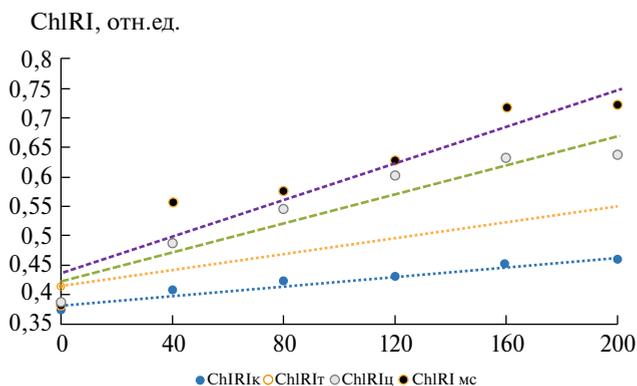


Рис. 1. Индекс отражения хлорофилла (ChlRI) листьев пшеницы в зависимости от дозы внесенных азотных удобрений. Приведены значения ChlRI, полученные на стадиях кушения (ChlRIк), выхода в трубку (ChlRIт), цветения (ChlRIц) и молочной спелости (ChlRIмс)

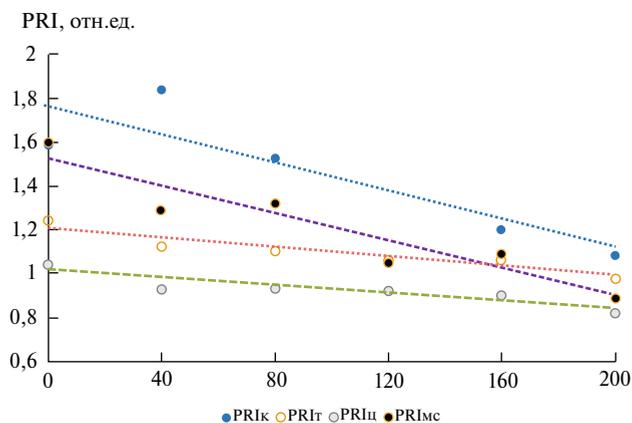


Рис. 2. Фотохимический индекс отражения (PRI_{mod}) листьев пшеницы в зависимости от дозы внесенных азотных удобрений. Приведены значения PRI_{mod}, полученные на стадиях кушения (PRIк), выхода в трубку (PRIт), цветения (PRIц) и молочной спелости (PRIмс)

приведены только те индексы, для которых выявлена статистически значимая связь с дозой внесенных азотных удобрений. Достоверная взаимосвязь дозы азота с индексами R_{800} и ARI не выявлена во все сроки проведения анализов, с индексами SIPI и FRI она обнаружена только на ранних этапах развития растений яровой пшеницы (стадия «кушение»), в более поздние сроки из-за значительного варьирования величины данных индексов достоверной связи выявить не удалось.

Данные табл. 2 позволяют заключить, что на стадии кушения озимой пшеницы при температуре 10,2 °C и влажной почве только индексы SIPI и ARI не были достоверно связаны с уровнем азотного питания растений. Как было обнаружено, величина остальных подобранных для оценки физиологического состояния растений индексов находится в тесной корреляционной связи с уровнем азотного питания, который был создан на тестовых площадках поля Меньковской опытной станции АФИ.

Индекс хлорофилла (ChlRI) и фотохимический индекс отражения (PRI) были тесно взаимосвязаны с дозой внесенных азотных удобрений. Обнаруженная на ранних этапах развития связь между показателями сохранялась и в более поздние сроки вегетации вплоть до стадии молочной спелости. Характерно, что величина индексов SIPI и FRI отрицательно коррелировала с дозой внесенных азотных удобрений только в ранние сроки развития

Взаимосвязь между индексами отражения и дозой внесенных азотных удобрений у растений яровой пшеницы сорта Дарья в зависимости от этапа их развития

Индекс отражения	Стадия развития ВВСН	Уравнение связи между индексом отражения и дозой азота (N)	r	r^2	P
ChlRI	25–27	$0.382 + (0,0004 \times N)$	0.946	0.95	0.0046
	30–31	$0.414 + (0,007 \times N)$	0.995	0.99	0.00004
	59–61	$0.422 + (0,0012 \times N)$	0.955	0.91	0.0042
	71–73	$0.435 + (0,0016 \times N)$	0.945	0.90	0.0042
PRI	25–27	$1.760 - (0,0033 \times N)$	-0.895	0.80	0.0400
	30–31	$1.201 - (0,0011 \times N)$	-0.942	0.89	0.0050
	59–61	$1.004 - (0,0008 \times N)$	-0.918	0.84	0.0096
	71–73	$1.519 - (0,0032 \times N)$	-0.945	0.89	0.0045
SIPI	25–27	$1.090 - (0,0003 \times N)$	-0.958	0.92	0.042
FRI	25–27	$9.621 - (0.0368 \times N)$	-0.961	0.92	0.039

Примечание. Приведены только те индексы, для величины которых обнаружена статистически достоверная связь ($p \leq 0,05$) с уровнем азотного питания. N – доза азотных удобрений, внесенных в почву тестовых площадок, варьировала от 0 до 200 кг/га с шагом 40 кг/га.

растений (стадия ВВСН 25–27, завершение кущения). На более поздних этапах развития (стадия ВВСН 30–31, выход в трубку) зависимости этих индексов от обеспеченности растений азотом не выявлено.

На рис. 1 представлены значения индекса отражения хлорофилла (ChlRI), характерные для растений яровой пшеницы в зависимости от стадии развития и уровня азотного питания, созданного на тестовых площадках. Видно, что содержание хлорофилла в листьях возрастает с дозой внесенного в почву азота. Индекс хлорофилла характеризует емкость фотосинтетического аппарата и потенциальную способность растений поглощать свет. Этот показатель тесно связан с урожайностью растений. Было обнаружено наличие тесной корреляционной связи между числом и массой семян, формируемых в колосе главного побега с ChlRI (измерение спектральных характеристик отраженной от поверхности листьев радиации выполнены на стадии «выход в трубку»):

$$M3_{гк} = 2,907 + (9,304 \times \text{ChlRI}), \quad r = 0,69, \quad r^2 = 0,48, \quad p = 0,009,$$

$$Ч3_{гк} = 33,99 + (133,5 \times \text{ChlRI}), \quad r = 0,58, \quad r^2 = 0,33 \quad p = 0,039,$$

где M3 гк и Ч3 гк – масса зерен и число зерен, сформированных в главном колосе.

Поскольку ChlRI находится в достоверной положительной корреляционной связи с показателями урожайности (число и масса семян), этот показатель может рассматриваться в качестве признака потенциальной продуктивности.

Фотохимический индекс отражения (PRI) характеризует эффективность превращения света в фотохимических процессах фотосинтеза. Рост PRI свидетельствует об усилении тепловой диссипации и является симптомом снижения эффективности фотосинтетических процессов. с ростом дозы внесенных азотных удобрений PRI уменьшается (рис. 2).

Связь между величиной PRI и уровнем азотного питания сохраняется от ранних этапов развития растений (кущение) до поздних (молочная спелость). Индексы отражения SIPI, R_{800} , ARI и FRI помимо обеспеченности растений азотом реагируют на изменение условий окружающей среды и, по-видимому, могут быть полезны при оценке специфический

ответной реакции растений на действие различных стрессоров, например повышенную температуру воздуха или дефицит почвенной влаги.

Термограммы растительного покрова, сформированного растениями яровой пшеницы на стадии ВВСН 25–27, выращенной при различных дозах внесенных азотных удобрений, приведены на рис. 3.

Для сравнения представлены видимые и инфракрасные изображения растительного покрова, сформированного при N0, N80 и N160. Видны существенные отличия в температуре у участков растительного покрова, отличающихся дозой внесенных азотных удобрений.

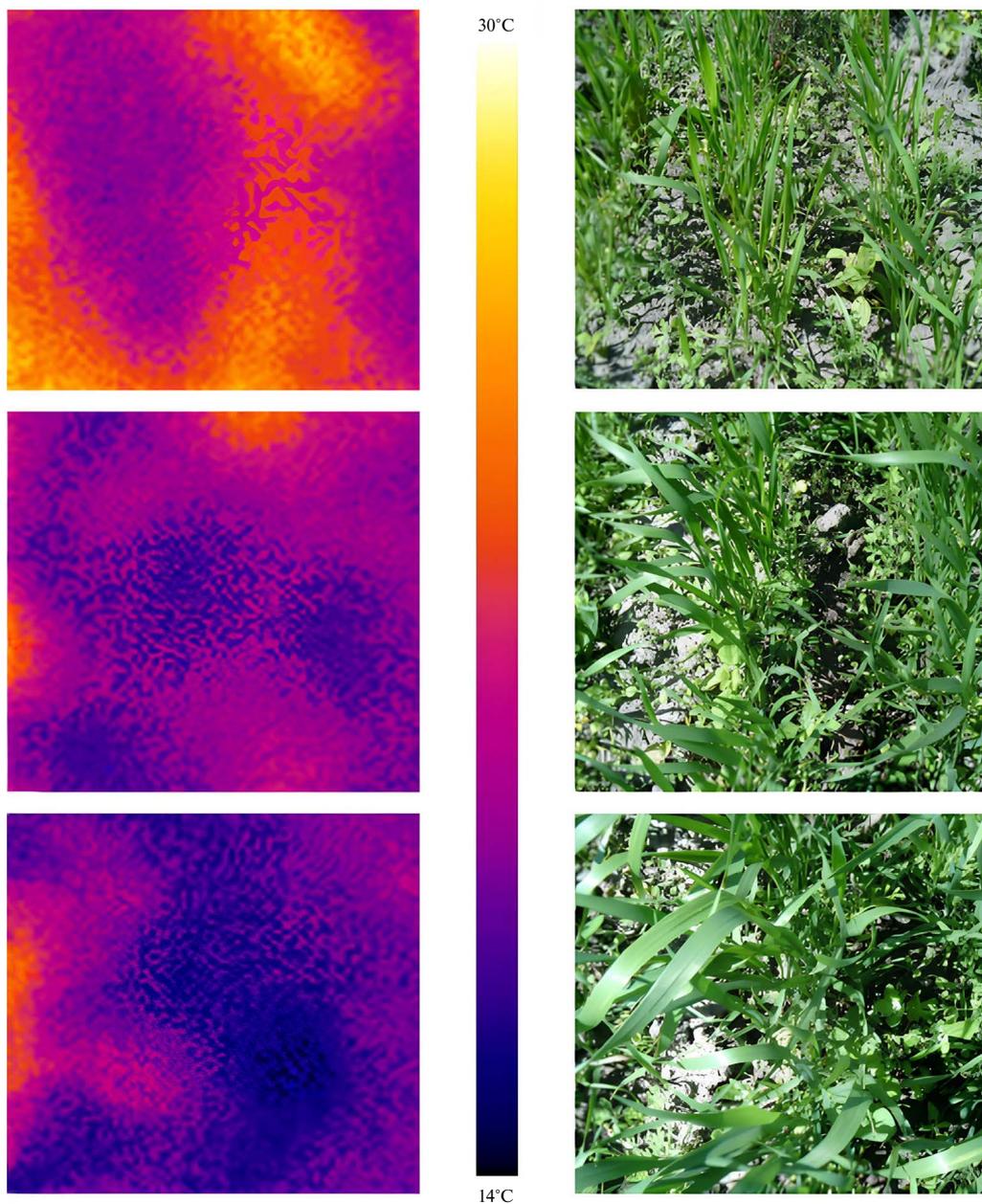


Рис. 3. Видимое и инфракрасное изображение растительного покрова, сформированного растениями яровой пшеницы сорта Дарья на стадии ВВСН 25–27 – завершение кушения при дозе азотных удобрений N0 (верхний ряд), N80 (средний ряд) и N160 (нижний ряд)

Температура воздуха в 12 ч в среднем была равна 18–20 °С. Средняя температура открытых участков почвы 23,6 °С. Максимальная, минимальная и средняя температура растительного покрова в зависимости от дозы внесенного азота приведена в табл. 3. Максимальная температура растительного покрова, сформированного при дефиците азота, выше на 4,5 °С, чем в варианте с внесением самой высокой дозы азота 200 кг/га. Различия между вариантами N0 и N200 по минимальной температуре сформированного растительного покрова составляют 2,1 °С. Средняя температура у этих вариантов отличается на 2,7 °С.

Отличия по температуре открытой почвы между вариантами связаны с разной степенью ее затенения листьями, площадь которых существенно зависит от дозы удобрений. Большая площадь листовой ассимилирующей поверхности, сформированной в вариантах № 80 и № 160, в сравнении с вариантом № 0, инфракрасное и видимое изображение которых представлено на рис. 3, частично экранирует почву, создавая тень, что способствует уменьшению нагрева последней. Видно, что с увеличением уровня азотного питания температура растительного покрова остается более низкой, чем в варианте с дефицитом азота, даже в самое напряженное время суток.

На стадии ВВСН 30–31 (выход в трубку) средняя температура воздуха в 12 ч дня была немного выше (20,2 °С), чем при прохождении стадии ВВСН 22–25 (завершение кущения).

Таблица 3

Температура открытой почвы и растительного покрова, сформированного растениями пшеницы сорта Дарья на стадии ВВСН 25–27 (завершение кущения) в зависимости от дозы внесенных азотных удобрений

Доза азота	Почва			Растительный покров		
	Т °С макс	Т °С мин	Т °С средняя	Т °С макс	Т °С мин	Т °С средняя
0	30,1	22,7	26,4	22,3	16,4	18,8
40	–	–	–	20,2	16,3	18,3
80	27,4	22,4	24,1	19,2	15,8	17,1
120	28,5	23,3	26,0	20,2	15,6	17,0
160	25,1	19,2	22	18,3	14,5	16,3
200	24,3	20,7	22,5	17,8	14,3	16,1

Примечание. Здесь и в табл. 4 прочерк означает, что измерения не проводили.

Таблица 4

Температура открытой почвы и растительного покрова, сформированного растениями пшеницы сорта Дарья на стадии ВВСН 30–31 (выход в трубку) в зависимости от дозы внесенных азотных удобрений

Доза азота	Почва			Растительный покров		
	Т °С макс	Т °С мин	Т °С средняя	Т °С макс	Т °С мин	Т °С средняя
0	30,6	22,9	26,7	20,9	16,7	18,4
40	–	–	–	19,7	15,5	17,9
80	28,3	22,7	25,3	19,3	15,8	17,3
120	27,4	21,7	24,3	19,0	14,6	16,3
160	24,9	18,8	22	17,9	14,3	15,8
200	25,8	20,6	22,0	17,2	14,2	16,0

ния). Почва на стадии развития растений ВВСН 30–31 в варианте № 0 прогрелась сильнее, чем в вариантах с внесением азотных удобрений (табл. 4). Более низкой была максимальная, минимальная и средняя температура растительного покрова, сформированного растениями яровой пшеницы в вариантах с внесением азотных удобрений. Например, различия между вариантами N0 и N200 достигали 3,7, 2,5 и 2,4 °С соответственно для максимальной, минимальной и средней температуры открытой почвы.

Результаты тепловизионного исследования в утренние (рис. 4) и дневные (рис. 5) часы выявили достоверную тесную корреляционную взаимосвязь и в фазу молочной спелости между дозой внесенного азота и средней температурой растительного покрова, сформированного посевом пшеницы сорта Дарья.

Различия между максимальной, минимальной и средней температурой растительного покрова на стадии ВВСН 71–73, измеренной в утренние и дневные часы при дефиците азотного питания, были соответственно равны 11, 13 и 12 °С. Внесение азотных удобрений сокращало различия между утренними и дневными температурами растительного покрова на 2–2,5 °С.

Ранее было показано, что на уровне растительного покрова термальное изображение в комбинации с дополнительной информацией от видимого изображения является улучшенным способом получения корреляционных зависимостей между устьичной проводимостью, температурой поверхности листьев и их водным дефицитом [25]. Биотические стрессы также выявляются с помощью термографии, поскольку вызываемое патогенами увеличе-

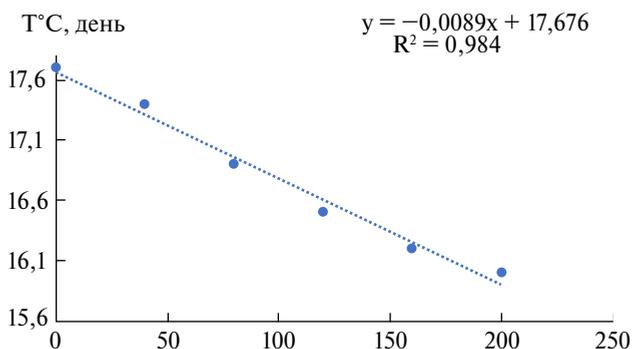


Рис. 4. Корреляционная зависимость между температурой растительного покрова пшеницы и дозой внесенных азотных удобрений в утренние часы (10 ч). Приведено уравнение линейной регрессии и коэффициент детерминации. Достоверность линейной связи $p = 0,0001$

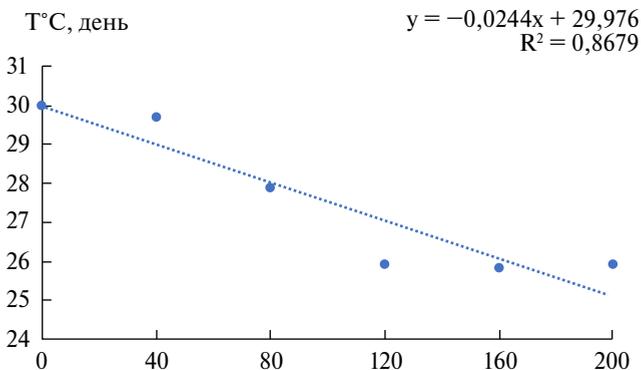


Рис. 5. Корреляционная зависимость между температурой растительного покрова пшеницы и дозой внесенных азотных удобрений в дневные часы (14 ч). Приведено уравнение линейной регрессии и коэффициент детерминации. Достоверность линейной связи $p = 0,024$

ние основного защитного компонента салициловой кислоты приводит к закрытию устьиц с сопутствующим повышением температуры. В настоящее время величина различий между температурой растительного покрова и температурой окружающего воздуха используется в селекционных программах при отборе генотипов по признаку «засухоустойчивость» [26]. Наряду с очевидной перспективностью применения метода тепловидения для оценки водного статуса растений имеется и ряд ограничений для его использования, обусловленных неоднородностью растительного покрова, различиями в степени проективного покрытия почвы (фоновая почва), влиянием ветра и облачности. Однако эти ограничения могут быть преодолены при выравнивании нормы высева семян и выполнении измерений в ясные солнечные безветренные дни. Следует отметить, что перспективный метод тепловизионной оценки водного статуса растений в полевых и контролируемых условиях до сих пор недостаточно разработан.

Ранее нами впервые было проведено картирование QTL (quantitative trait loci) индексов диффузного отражения листовой пластинки, определяющих содержание хлорофилла, отношение каротиноидов к хлорофиллу, фотохимическую активность фотосинтетического аппарата, содержание антоцианов, меру рассеяния света листом, а также площади листовой ассимилирующей поверхности и показателей зерновой продуктивности яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), проявляющихся в контролируемых условиях светокультуры в отсутствие и при внесении азотного удобрения [27]. В общей сложности картирован 31 QTL. Для пяти из шести исследованных оптических характеристик активности фотосинтетического аппарата яровой мягкой пшеницы установлена достоверная корреляционная зависимость от внесения азотного удобрения. Полученные результаты свидетельствуют, что применение неинвазивных оптических методов позволяет не только выявлять угнетение дефицита азота или воды на ранних этапах его возникновения, но и с высокой пропускной способностью оценивать интенсивность фотосинтетического аппарата растений, в связи с чем может быть использовано для эффективного отбора перспективных генотипов пшеницы при селекции по признаку зерновой продуктивности не только в контролируемых условиях светокультуры, но в перспективе и в полевых условиях.

Таким образом, работа при изучении воздействия негативных факторов должна вестись в зависимости от поставленной цели и задачи исследования: это создание теоретической базы в более идеальных лабораторных условиях с точки зрения эксперимента для изучения исследуемого стресса с возможностью его комбинации с различными факторами, с целью исключения в дальнейшем «помех», которые так или иначе могут присутствовать на поле в виде открытой почвы при не сомкнутом растительном пологе, при разной освещенности и наличии сорняков, а также использование моделей с последующим обучением совместно с применением вегетационных индексов

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Dobrowski S.Z., Pushnik J.C., Zarco-Tejada P.J., Ustin S.L. Simple reflectance indices track heat and water-stress induced changes in steady-state chlorophyll fluorescence at the canopy level // Remote Sensing of Environment. 2005. Vol. 97 (3). P. 403–414. DOI: 10.1016/j.rse.2005.05.006.
2. Rosso P.H., Pushnik, J.C., Lay M., Ustin S.L. Reflectance properties and physiological responses of *Salicornia virginica* to heavy metal and petroleum contamination // Environmental Pollution. 2005. Vol. 137 (2). P. 241–252. DOI: 10.1016/j.envpol.2005.02.025.
3. Kanash E.V., Panova G.G., Blokhina S.Yu. Optical criteria for assessment of efficiency and adaptive characteristics of biologically active preparations // Acta Horticulturae. 2013. 1009 (ISHS). P. 37–44. DOI: 10.17660/ActaHortic.2013.1009.2.
4. Graeff S., Claupein W. Quantifying nitrogen status of corn (*Zea mays* L.) in the field by reflectance measurements // European Journal of Agronomy. 2003. Vol. 19 (4). P. 611–618. DOI: 10.1016/S1161-0301(03)00007-8.
5. Kanash E.V., Osipov Y.A. Optical signals of oxidative stress in crops physiological state diagnostics. Precision agriculture Wageningen. Netherlands, 2009. P. 81–89. DOI: 10.3920/978-90-8686-664-9.

6. Yakushev V., Kanash E., Rusakov D., Blokhina S. Specific and non-specific changes in optical characteristics of spring wheat leaves under nitrogen and water deficiency // *Advances in Animal Biosciences: Precision Agriculture*. 2017. Vol. 8 (02). P. 229–232. DOI: 10.1017/S204047001700053X.
7. Yakushev V.P., Kanash E.V. Evaluation of wheat nitrogen status by colorimetric characteristics of crop canopy presented in digital images // *Journal of Agricultural Informatics*. 2016. Vol. 7(1). P. 65–74. DOI: 10.17700/JAI.2016.7.1.268.
8. Sims D.A., Gamon J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages // *Remote Sensing of Environment*. 2002. Vol. 81(2/3). P. 337–354. DOI: 10.1016/S0034-4257(02)00010-X.
9. Merzlyak M.N., Solovchenko A.E., Smagin A.I., Gitelson A.A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and techniques for non-destructive assessment // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2005. Vol. 162 (2). P. 151–160. DOI: 10.1016/j.jplph.2004.07.002.
10. Penuelas J., Baret F., Filella I. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance // *Photosynthetica*. 1995. Vol. 31 (2). P. 221–230.
11. Gamon J., Penuelas J., Field C. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency // *Remote Sensing of Environment*. 1992. Vol. 41 (1). P. 35–44.
12. Rusakov D.V., Kanash E.V. Spectral characteristics of leaves diffuse reflection in conditions of soil drought: a study of soft spring wheat cultivars of different drought resistance // *Plant, Soil and Environment*. 2022. Vol. 68. (3). P. 137–145. DOI: 10.17221/483/2021-PSE.
13. Xu H., Ying Y. Application of infrared thermal imaging in the identification of citrus on trees // *Journal of Infrared and Millimeter Waves*. 2004. Vol. 23. P. 353–356.
14. Möller M., Alchanatis V., Cohen Y., Meron M., Tsipris J., Ostrovsky V. Use of thermal and visible imagery for estimating crop water status of irrigated grapevine // *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58. P. 827–838. DOI: 10.1093/jxb/erl115.
15. Xu J., Lv Y., Liu X., Dalson T., Yang S., Wu J. Diagnosing Crop Water Stress of Rice using Infrared Thermal Imager under Water Deficit Condition // *International Journal of Agriculture and Biology*. 2015. Vol. 18. P. 565–572. DOI: 10.17957/IJAB/15.0125.
16. Ghazouani H., Capodici F., Ciralo G., Maltese A., Rallo G., Provenzano G. Potential of Thermal Images and Simulation Models to Assess Water and Salt Stress: Application to Potato Crop in Central Tunisia // *Chemical Engineering Transactions*. 2017. Vol. 58. P. 709–714. DOI: 10.3303/CET1758119.
17. García-Tejero I.F., Rubio A.E., Viñuela I., Hernández A., Gutiérrez-Gordillo S., Rodríguez-Pleguezuelo C.R., Durán-Zuazo V.H. Thermal imaging at plant level to assess the crop-water status in almond trees (cv. Guara) under deficit irrigation strategies // *Agricultural Water Management*. 2018. Vol. 208. P. 176–186. DOI: 10.1016/j.agwat.2018.06.002.
18. Vieira G.H.S., Ferrarezi R.S. Use of Thermal Imaging to Assess Water Status in Citrus Plants in Greenhouses // *Horticulturae*. 2021. Vol. 7 (8), 249. DOI: 10.3390/horticulturae7080249.
19. Trentin R., Zolnier S., Ribeiro A., Steidle Neto A.J. Transpiration and leaf temperature of sugarcane under different matric potential values // *Engenharia Agrícola*. 2011. Vol. 31 (6). P. 1085–1095. DOI: 10.1590/s0100-69162011000600006.
20. Gardner B.R., Blad B.L., Watts D.G. Plant and air temperatures in differentially irrigated corn // *Agricultural Meteorology*. 1981. Vol. 25. P. 207–217.
21. Jackson R.D. Canopy temperature and crop water stress // *Advances in Irrigation*. 1982. P. 43–85. DOI: 10.1016/b978-0-12-024301-3.50009-5.
22. Testi L., Goldhamer D.A., Iniesta F., Salinas M. Crop water stress index is a sensitive water stress indicator in pistachio trees // *Irrigation Science*. 2008. Vol. 26. 395–405. DOI: 10.1007/s00271-008-0104-5.
23. Grant O.M., Tronina L., Jones H.G., Chaves M.M. Exploring thermal imaging variables for the detection of stress responses in grapevine under different irrigation regimes // *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58. P. 815–825. DOI: 10.1093/jxb/erl153.
24. Reynolds M.P., Dreccer F., Trethowan R. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces // *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58. P. 177–186. DOI: 10.1093/jxb/erl250.
25. Leinonen N., Jones H.G. Combining thermal and visible imagery for estimating canopy temperature and identifying plant stress // *Journal of Experimental Botany*. 2004. Vol. 55, No. 401. P. 1423–1431. DOI: 10.1093/JXB/ERH146.
26. Araus J.L., Slafer G.A., Reynolds M.P., Royo C. Plant Breeding and Drought in C3 Cereals: What Should We Breed For? // *Annals of Botany*. 2002. Vol. 89. P. 925–940. DOI: 10.1093/AOB/MCF049.

27. Chesnokov Y.V., Kanash E.V., Mirskaya G.V., Kocherina N.V., Rusakov D.V., Lohwasser U., Börner A. QTL mapping of diffuse reflectance indices of leaves in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Russian Journal of Plant Physiology. 2019. Vol. 66. P. 77–86. DOI: 10.1134/S1021443719010047.

REFERENCES

1. Dobrowski S.Z., Pushnik J.C., Zarco-Tejada P.J., Ustin S.L. Simple reflectance indices track heat and water-stress induced changes in steady-state chlorophyll fluorescence at the canopy level. *Remote Sensing of Environment*. 2005;97(3):403–414. DOI: 10.1016/j.rse.2005.05.006.
2. Rosso P.H., Pushnik J.C., Lay M., Ustin S.L. Reflectance properties and physiological responses of *Salicornia virginica* to heavy metal and petroleum contamination. *Environmental Pollution*. 2005;137(2):241–252. DOI: 10.1016/j.envpol.2005.02.025.
3. Kanash E.V., Panova G.G., Blokhina S.Yu. Optical criteria for assessment of efficiency and adaptive characteristics of biologically active preparations. *Acta Horticulturae*. 2013;1009(ISHS):37–44. DOI: 10.17660/ActaHortic.2013.1009.2.
4. Graeff S., Claupein W. Quantifying nitrogen status of corn (*Zea mays* L.) in the field by reflectance measurements. *European Journal of Agronomy*. 2003;19(4):611–618. DOI: 10.1016/S1161-0301(03)00007-8.
5. Kanash E.V., Osipov Y.A. Optical signals of oxidative stress in crops physiological state diagnostics. Precision Agriculture Wageningen. Netherlands; 2009. P. 81–89. DOI: 10.3920/978-90-8686-664-9.
6. Yakushev V., Kanash E., Rusakov D., Blokhina S. Specific and non-specific changes in optical characteristics of spring wheat leaves under nitrogen and water deficiency. *Advances in Animal Biosciences: Precision Agriculture*. 2017;8(02):229–232. DOI: 10.1017/S204047001700053X.
7. Yakushev V.P., Kanash E.V. Evaluation of wheat nitrogen status by colorimetric characteristics of crop canopy presented in digital images. *Journal of Agricultural Informatics*. 2016;7(1):65–74. DOI: 10.17700/JAI.2016.7.1.268.
8. Sims D.A., Gamon J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment*. 2002;81(2/3):337–354. DOI: 10.1016/S0034-4257(02)00010-X.
9. Merzlyak M.N., Solovchenko A.E., Smagin A.I., Gitelson A.A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and techniques for non-destructive assessment. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2005;162(2):151–160. DOI: 10.1016/j.jplph.2004.07.002.
10. Penuelas J., Baret F., Filella I. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance. *Photosynthetica*. 1995;31:221–230.
11. Gamon J., Penuelas J., Field C. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*. 1992;41(1):35–44.
12. Rusakov D.V., Kanash E.V. Spectral characteristics of leaves diffuse reflection in conditions of soil drought: a study of soft spring wheat cultivars of different drought resistance. *Plant Soil and Environment*. 2022;68(3):137–145. DOI: 10.17221/483/2021-PSE.
13. Xu H., Ying Y. Application of infrared thermal imaging in the identification of citrus on trees. *Journal of Infrared and Millimeter Waves*. 2004;23:353–356.
14. Möller M., Alchanatis V., Cohen Y., Meron M., Tsipris J., Ostrovsky V. Use of thermal and visible imagery for estimating crop water status of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58:827–838. DOI: 10.1093/jxb/erl115.
15. Xu J., Lv Y., Liu X., Dalson T., Yang S., Wu J. Diagnosing Crop Water Stress of Rice using Infrared Thermal Imager under Water Deficit Condition. *International Journal of Agriculture and Biology*. 2015;18:565–572. DOI: 10.17957/IJAB/15.0125.
16. Ghazouani H., Capodici F., Ciraolo G., Maltese A., Rallo G., Provenzano G. Potential of Thermal Images and Simulation Models to Assess Water and Salt Stress: Application to Potato Crop in Central Tunisia. *Chemical Engineering Transactions*. 2017;58:709–714. DOI: 10.3303/CET1758119.
17. García-Tejero I.F., Rubio A.E., Viñuela I., Hernández A., Gutiérrez-Gordillo S., Rodríguez-Pleguezuelo C.R., Durán-Zuazo V.H. Thermal imaging at plant level to assess the crop-water status in almond trees (cv. Guara) under deficit irrigation strategies. *Agricultural Water Management*. 2018;208:176–186. DOI: 10.1016/j.agwat.2018.06.002.

18. Vieira G.H.S., Ferrarezi R.S. Use of Thermal Imaging to Assess Water Status in Citrus Plants in Greenhouses. *Horticulturae*. 2021;7(8):249. DOI: 10.3390/horticulturae7080249.
19. Trentin R., Zolnier S., Ribeiro A., Steidle Neto A.J. Transpiration and leaf temperature of sugarcane under different matric potential values. *Engenharia Agricola*. 2011;31(6):1085–1095. DOI: 10.1590/s0100-69162011000600006.
20. Gardner B.R., Blad B.L., Watts D.G. Plant and air temperatures in differentially irrigated corn. *Agricultural Meteorology*. 1981;25:207–217.
21. Jackson R.D. Canopy temperature and crop water stress. *Advances in Irrigation*. 1982:43–85. DOI: 10.1016/b978-0-12-024301-3.50009-5.
22. Testi L., Goldhamer D.A., Iniesta F., Salinas M. Crop water stress index is a sensitive water stress indicator in pistachio trees. *Irrigation Science*. 2008;26:395–405. DOI: 10.1007/s00271-008-0104-5.
23. Grant O.M., Tronina L., Jones H.G., Chaves M.M. Exploring thermal imaging variables for the detection of stress responses in grapevine under different irrigation regimes. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58:815–825. DOI: 10.1093/jxb/erl153.
24. Reynolds M.P., Dreccer F., Trethowan R. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58:177–186. DOI: 10.1093/jxb/erl250.
25. Leinonen N., Jones H.G. Combining thermal and visible imagery for estimating canopy temperature and identifying plant stress. *Journal of Experimental Botany*. 2004;55(401):1423–1431. DOI: 10.1093/JXB/ERH146.
26. Araus J.L., Slafer G.A., Reynolds M.P., Royo C. Plant Breeding and Drought in C3 Cereals: What Should We Breed For? *Annals of Botany*. 2002;89:925–940. DOI: 10.1093/AOB/MCF049.
27. Chesnokov Y.V., Kanash E.V., Mirskaya G.V., Kocherina N.V., Rusakov D.V., Lohwasser U., Börner A. QTL mapping of diffuse reflectance indices of leaves in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019;66:77–86. DOI: 10.1134/S1021443719010047.