

## 기후변화 조건에서 콩 한발스트레스에 대한 광화학 반사 지수 반응 평가

상완규 · 김준환 · 신평 · 백재경 · 이윤호 · 조정일 · 서명철\*

농촌진흥청 국립식량과학원

(2019년 11월 11일 접수; 2019년 12월 10일 수정; 2019년 12월 11일 수락)

## Evaluation of Photochemical Reflectance Index (PRI) Response to Soybean Drought stress under Climate Change Conditions

Wan-Gyu Sang, Jun-Hwan Kim, Pyeong Shin, Jae-Kyeong Baek,  
Yun-Ho Lee, Jung-Il Cho and Myung-Chul Seo\*

National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, 181, Hyeoksin-ro,  
Iseo-myeon, Wanju-gun, Jeollabuk-do 55365, Republic of Korea

(Received November 11, 2019; Revised December 10, 2019; Accepted December 11, 2019)

### ABSTRACT

Climate change and drought stress are having profound impacts on crop growth and development by altering crop physiological processes including photosynthetic activity. But finding a rapid, efficient, and non-destructive method for estimating environmental stress responses in the leaf and canopy is still a difficult issue for remote sensing research. We compared the relationships between photochemical reflectance index(PRI) and various optical and experimental indices on soybean drought stress under climate change conditions. Canopy photosynthesis trait, biomass change, chlorophyll fluorescence(Fv/Fm), stomatal conductance showed significant correlations with midday PRI value across the drought stress period under various climate conditions. In high temperature treatment, PRI were more sensitive to enhanced drought stress, demonstrating the negative effect of the high temperature on the drought stress. But high CO<sub>2</sub> concentration alleviated the midday depression of both photosynthesis and PRI. Although air temperature and CO<sub>2</sub> concentration could affect PRI interpretation and assessment of canopy radiation use efficiency(RUE), PRI was significantly correlated with canopy RUE both under climate change and drought stress conditions, indicating the applicability of PRI for tracking the drought stress responses in soybean. However, it is necessary to develop an integrated model for stress diagnosis using PRI at canopy level by minimizing the influence of physical and physiological factors on PRI and incorporating the effects of other vegetation indices.

**Key words:** Climate change, Photochemical Reflection Index, Photosynthesis



\* Corresponding Author : Myung-Chul Seo  
(mcseo@korea.kr)

## I. 서 언

광합성은 작물 생육 및 농업생산성을 결정하는 가장 중요한 생리 작용이다(Lambers *et al.*, 2008). 하지만 최근 기후변화로 인한 전지구적 온난화와 가뭄, 홍수 등 이상기후의 빈도 증가는 작물의 정상적인 광합성 활동에 영향을 주어 전반적인 탄소 동화 대사에 부정적인 영향을 미칠 것으로 우려된다(Peñuelas *et al.*, 2009). 향후에도 이러한 농업 환경의 불확실성은 갈수록 높아질 것으로 예상됨에 따라 작물의 생육 반응을 지속적으로 정량화하고 모델화하는 기술 개발이 매우 중요한 과제라고 할 수 있다. 하지만 다양한 시공간 및 재배 환경 조건에서 효율적으로 광합성량 추정 방법을 찾는 것은 여전히 어려운 문제로 남아있다.

수년 동안 광화학 반사 지수(Photochemical Reflectance Index, PRI)는 재배 환경에 대한 작물의 생리적 반응을 원격으로 진단하고 평가하는데 매우 유용한 지표로서 활용되어 왔으며 전 세계적으로 총 1차 생산성(Gross Primary Productivity, GPP)를 추정하는데 크게 기여하여 왔다. PRI는 엽록소에 흡수된 빛 에너지의 형광 및 열 소산 변동을 측정함으로써 계산되는데 이는 531nm와 570nm 파장에서의 반사율과 높은 상관 관계에 있는 xanthophylls de-epoxidation cycle에 깊이 관련되어 있다고 알려져 있다(Gamon *et al.*, 1990). 현재까지 Normalized difference vegetation index (NDVI)와 같은 광학 지표가 작물 생육을 추정하기 위해 광범위하게 활용되어 왔으나 이들 대부분의 광학 지표들은 단기간의 급격한 광합성 변동에는 다소 둔감한 경향을 보인다. 반면 PRI는 환경 변화에 따른 광합성능 변동에 비교적 민감하게 반응하여 환경 스트레스에 따른 광합성 저해 현상을 효율적으로 추적할 수 있게 해준다(Garbulsky *et al.*, 2011). 이에 많은 연구 결과에서 PRI는 건조, 양분 부족, 저온 및 고온과 같은 환경 스트레스 반응을 진단하기 위한 생육 지표로 중요한 역할을 한다고 보고되었다(Filella *et al.*, 2004; Suárez *et al.*, 2008; Porcar-Castell *et al.*, 2012; Zinnert *et al.*, 2012; Gamon and Bond, 2013; Rossini *et al.*, 2013). 특히 PRI는 대표적 광합성 지표인 광이용효율(Radiation Use Efficiency, RUE) 산정에 높은 정확도를 보이는데 이를 통해 다양한 시공간 및 작물 군락 유형에서 GPP를 추정하는데 효율적으로 활용될 수 있음이 여러 연구 결과를 통해 확인되었다(Garbulsky *et al.*, 2011; Penuelas *et al.*, 2011). 또한

최근에는 Moderate resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) PRI를 통해 더 광범위한 수준에서 생태계 RUE를 평가하는 데 성공적인 결과를 보이고 있어 향후 NDVI와 같은 기존 원격 탐사 플랫폼에서 PRI의 통합 적용을 기대할 수 있게 되었다(Zhang *et al.*, 2017). 이 밖에도 PRI 값은 초본 작물에서 기후변화에 따른 이소프렌 등 휘발성 유기화합물 배출량 변동의 68%를 설명할 뿐만 아니라 오존에 의한 콩 잎 질소 함량 변동과도 유의한 상관 관계를 보여 광합성량 뿐 아니라 생리화학적 특성 추정에도 적용이 가능한 것으로 밝혀졌다(Ainsworth *et al.*, 2013).

그러나 PRI는 잎의 색깔, 군락 크기 및 구조, 태양 반사각 및 일사량, 토양 반사율 등 재배 환경과 관련된 다양한 물리화학적 특성에 의해 크게 영향을 받는다(Filella *et al.*, 2004; Garbulsky *et al.*, 2011). 이처럼 외부 환경 요인에 대한 높은 민감도는 특히 군락 수준으로 확대 될 때 광합성량 평가를 더욱 어렵게 만들 우려가 있다. 따라서 작물 생육의 원격탐사 목적으로 PRI를 활용하기 위해서는 다양한 환경 요인 및 수준에서의 PRI-RUE 관계에 대한 통합적 모델 개발 및 성능 개선 연구가 선행되어야 한다. 본 연구에서는 실제 미래 기후변화 환경과 유사한 대기 온도 및 CO<sub>2</sub> 농도 상승 조건하에서 콩 군락의 한발 스트레스에 대한 PRI 반응을 분석하는 한편 군락 RUE, 건물중 변화, 기공전도도, 엽록소 형광 등 여러 생리 지표와 비교 평가를 수행하였다. 이를 통해 PRI가 미래 기후 변화 조건하에서 한발 스트레스에 대한 유용한 진단 도구로서 활용될 수 있는지 알아보고 향후 작물 모형의 개발 및 환경 피해 지표 확립 등의 연구로의 적용 방안을 모색하였다.

## II. 재료 및 방법

### 2.1. 재배 환경 설정

본 연구는 2018년 전북 완주군 국립식량과학원에 설치된 Soil-Plant-Atmosphere-Research (SPAR) 챔버에서 수행하였다. SPAR 챔버는 대기 온도 및 CO<sub>2</sub> 농도의 동시 조절이 가능한 옥외환경조절시설로서 약 1.2m<sup>2</sup>의 작물군락에 대한 순광합성량을 실시간 측정할 수 있다(Sang *et al.*, 2019). 시험 품종은 대원콩으로 6월 20일경 1/3000a 포트에 각각 1립씩 파종한 후 각 SPAR 처리구에 25포트/m<sup>2</sup>의 밀도로 재배하였다. 처리 환경 조건은 전주지역 2001~2010년 평균기후

를 대조구로 설정하였고 처리구는 2011년 기상청에서 보고한 전북지역 RCP 8.5 시나리오(2075~2100년)에 근거하여 기후요소 별로 고온 처리구(+4.7°C), 고CO<sub>2</sub> 처리구(800ppm), 고온+고CO<sub>2</sub> 복합 처리구(+4.7°C, CO<sub>2</sub> 800ppm)로 각각 구성하였다. 또한 모든 시험구는 토양수분센서와 연계된 점적 관수 시스템을 통해 자동으로 일관수량이 관리되었으며 그 중 한발 처리구는 발아 후 34일경부터 개화 착엽기간 약 22일동안 정상 대비 1/5의 관수량으로 조절하여 토양수분이 0.15 VWC(m<sup>3</sup>m<sup>-3</sup>) 이하를 유지하도록 관리하였다. 그 외 시험구 및 기간은 수시 관수를 통해 최적 토양수분 함량을 유지하도록 하였다.

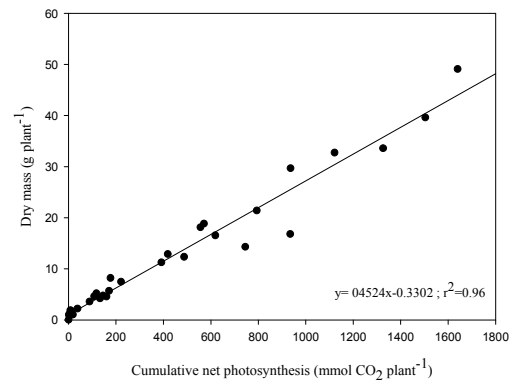
## 2.2. 한발 스트레스 진단을 위한 생육 정보 수집

한발 처리 기간 중 SPAR 챔버내 순환 대기의 CO<sub>2</sub> 농도 차를 통해 모든 시험구의 CO<sub>2</sub> 가스 교환율을 60초 간격으로 자동 측정하였고 이를 균락 일순광합성량으로 매일 적산한 후 광합성 유효 일사량(Photosynthetically Active Radiation intensity, PAR) 및 개체 수를 반영하여 일별 균락광이용효율(RUE)로 각각 계산하였다(Eq. 1). PRI는 531nm와 570nm의 두 파장대의 스펙트럼 값을 측정할 수 있는 PRI S2-112(Apogee, USA)를 이용하여 매 30분 간격으로 측정하였으며 토양 등 배경에 의한 간섭을 최소화하기 위해 균락 상태에 맞춰 수시로 높이를 조정하여 사용하였다(Eq. 2). 분석에는 수집된 PRI 측정값 중 매일 11~14시동안의 평균값을 활용하였다. 엽록소 형광 반응은 Fluorepen FP-100/D (Photon Systems Instruments, Czech)를 이용하여 측정하였고 기공 전도도는 Leaf porometer SC-1 (Decagon, USA)를 이용하여 한발 처리 기간 중 맑은 날 11~13시경 상위 4~5번째 엽에 대한 측정값을 각각 5반복 이상 측정하여 활용하였다. 건물중은 Fig. 1에서 보는 바와 같이 2018년 SPAR 내 콩 재배시험을 통해 밝혀낸 콩 균락의 누적 순광합성량과 실제 건물중과의 회귀 관계식을 사용하여 비파괴적으로 추정하였고 각 조건 별 지속 관수와 한발 스트레스 처리에 대한 건물중을 시계열로 각각 추정한 후 한발 스트레스에 의한 건물중 변동 비율로 계산하였다.

• Canopy RUE = Daily CO<sub>2</sub> assimilation / PAR (Eq. 1)

• PRI = (ρ<sub>531</sub> - ρ<sub>570</sub>) / (ρ<sub>531</sub> + ρ<sub>570</sub>) ... (Eq. 2)

\*Reflectance(ρ) at 531nm and 570nm wavelength



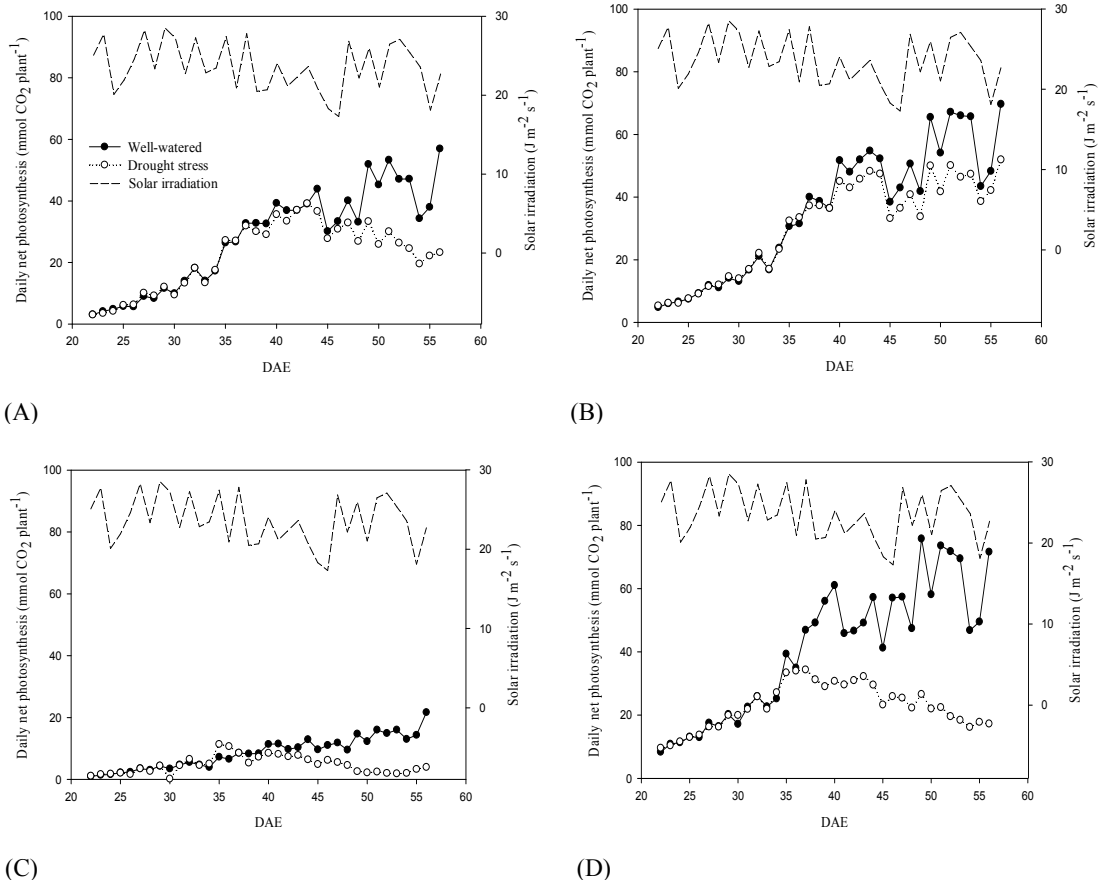
**Fig. 1.** Carbon assimilation balance comparing dry mass and cumulative net photosynthesis at each sampling period.

## III. 결과 및 고찰

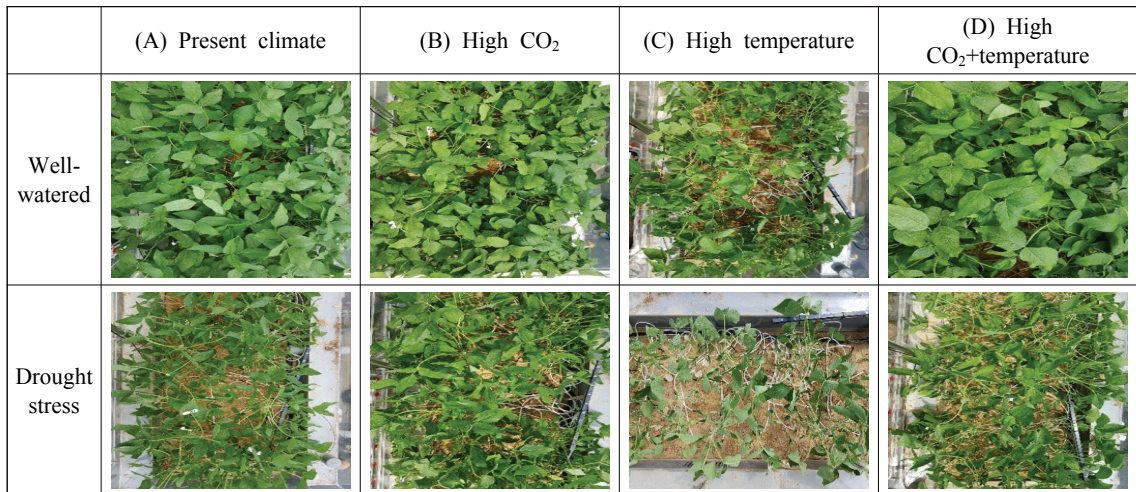
### 3.1. 한발 스트레스에 따른 콩 균락 순광합성 및 광화학 반응 지수 변동 분석

8월 개화·착엽 기간 중 한발 스트레스에 따른 균락 순광합성 변동 추이를 기후 조건 별로 Fig. 2에 나타내었다. 최적 관개 조건에서 일별 균락 순광합성량은 모든 처리에서 저해 현상 없이 지속적인 증가세를 보였으며 일사량과 유사한 경향으로 변동하였다. 다만 이 기간 중 고온 처리구는 일 평균 온도 약 32°C, 낮 최고 온도 37°C의 고온 스트레스 환경으로 인해 대조구에 비해 광합성능이 크게 감소하였다. 반면 고CO<sub>2</sub> 처리구는 광합성능이 대조구에 비해 크게 증가하였으며 고온과의 동시처리 또한 광합성의 높은 시너지 효과를 보였다. 이로 인해 8월 중순인 발아 후 56일경에 일순 광합성량은 대조구와 비교해 고온은 약 62% 감소한 반면, 고CO<sub>2</sub>는 22%, 고온+고CO<sub>2</sub>는 26%의 증가를 보였다.

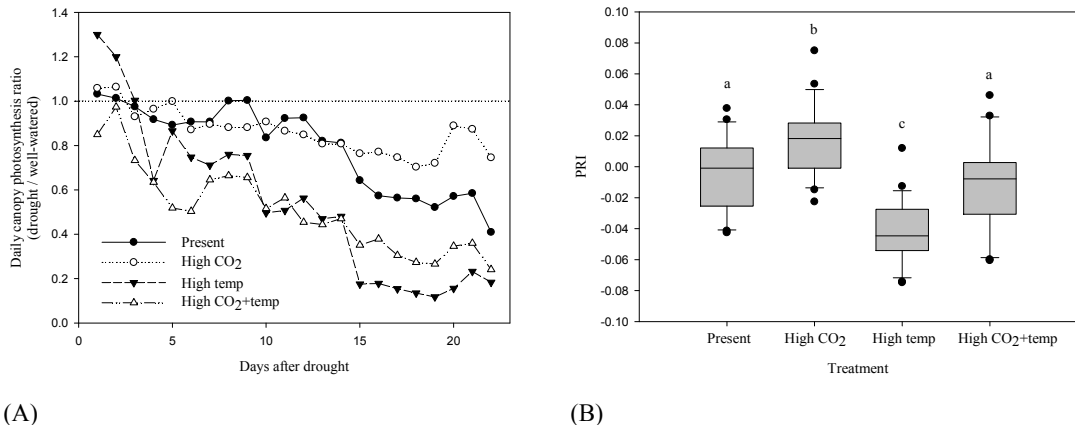
보통 한발 스트레스 조건하에서 작물 잎의 엽록소 함량은 감소하는 반면 광보호성 Carotenoid 색소의 활성화를 통해 Carotenoid/Chlorophyll 비율은 증가한다. 이러한 Carotenoid/Chlorophyll 비율의 변화는 광합성 저해에 중요한 역할을 하며, PRI의 변동성에도 관련이 있다고 알려져 있다(Filella *et al.*, 2009; Porcar-Castell *et al.*, 2012). 본 연구에서도 한발 스트레스 환경이 지속됨에 따라 일순광합성량이 모든 처리에서 크게 감소하는 것을 볼 수 있었다. 다만 한발에



**Fig. 2.** Daily variation of canopy net photosynthesis by drought stress of soybean canopies grown at (A) present climate, (B) High CO<sub>2</sub>, (C) High temperature, (D) High CO<sub>2</sub>+temperature condition.



**Fig. 3.** Comparison of soybean canopies at 15 days after drought stress (A) present climate, (B) High CO<sub>2</sub>, (C) High temperature, (D) High CO<sub>2</sub>+temperature.



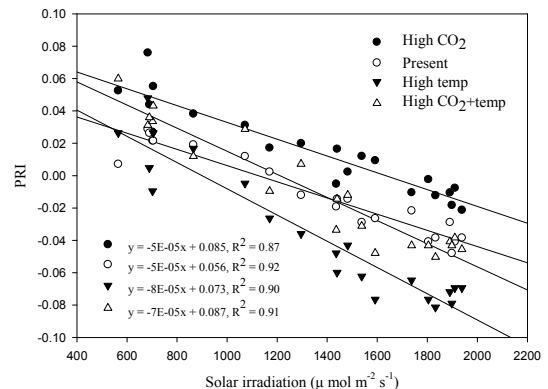
**Fig. 4.** Comparison of the drought stress responses of daily canopy photosynthesis and PRI of soybean grown at present climate, High CO<sub>2</sub>, High temperature, High CO<sub>2</sub>+temperature condition. (A) Relative daily canopy photosynthesis (drought/well-watered), (B) Average midday PRI value during drought stress period.

대한 광합성 저해 반응은 기후 환경에 따라 크게 차이가 났는데 한발 처리 22일 후의 일순광합성량이 고온 조건은 대조구의 17% 수준인 반면 고CO<sub>2</sub> 조건은 223%로 고CO<sub>2</sub>가 한발 스트레스를 크게 경감시키는 작용을 하는 것으로 나타났다. 고온+고CO<sub>2</sub> 또한 대조구 일순광합성량의 74% 수준으로 단독 고온 조건에 비해 광합성 저해 정도가 크게 완화되었다(Fig. 3).

이를 통해 지속 관수 대비 한발 스트레스에 따른 일순광합성량 저해 정도는 고CO<sub>2</sub><현재<고온+고CO<sub>2</sub><고온 순으로 커짐을 확인할 수 있었다(Fig. 4). 이는 한발 스트레스에 대한 광합성 반응이 대기 온도 및 CO<sub>2</sub> 농도 등 기상 환경에 따라 크게 달라짐을 의미한다. 또한 Fig. 4에서 보는 바와 같이 한발 처리 기간 중 낮 11시부터 14시까지의 평균 PRI 값을 분석한 결과 대조구는 약 -0.005, 고CO<sub>2</sub>, 고온, 고온+고CO<sub>2</sub>는 각각 약 0.017, -0.043, -0.012를 보여 앞선 일순광합성량 저해 정도와 동일한 경향을 보였다.

작물의 광합성능은 보통 온도와 일사량이 증가함에 따라 유의하게 동반 상승한다. 반면 고온과 한발에 의해 유도되는 광합성능 변동성은 복잡한 생리 및 생화학 과정 수반하며, 이는 PRI 기반 광합성능 추정에 영향을 미칠 수 있다고 하였다(Zhang *et al.*, 2017). 토양 수분 부족으로 인한 한발 스트레스는 작물의 기공 폐쇄를 유도하여 광합성능의 저해 반응을 일으키는데, 이때 순광합성율은 일사량이 증가하면서 과도한 광량과 고온에 의해 더욱 크게 감소할 수 있다 (Peña-Rojas *et al.*, 2004; Gamon and Bond, 2013).

이처럼 일사량에 따른 한발 스트레스 반응의 차이는 PRI의 일주기성에도 영향을 줄 수 있는데, Fig. 5에서 보는 바와 같이 한발스트레스 조건에서 PRI는 모두 일사량과 높은 부의 상관관계를 보였다. 이는 PRI 값의 일주 패턴이 일사량(Photosynthetic Photon Flux Density, PPFD)의 변화에 의해 영향을 받으며 R<sup>2</sup>=0.86의 높은 상관관계를 보인다고 한 기존 연구와도 일치하는 결과이다(Gamon and Bond, 2013). 다만 본 결과에서 온도 및 CO<sub>2</sub> 조건 별 일사량에 대한 PRI의 반응 민감도에 차이가 나타남을 확인하였는데, 단위 일사량 증가에 따른 PRI 감소율은 고온 및 고온+고CO<sub>2</sub> 등 고온 환경에 의해 더 크게 나타난 반면 고CO<sub>2</sub> 환경에서는 PRI 값이 전체적으로 다소 증가하였다. 이



**Fig. 5.** Relationship between solar irradiation and PRI for soybean during drought stress.

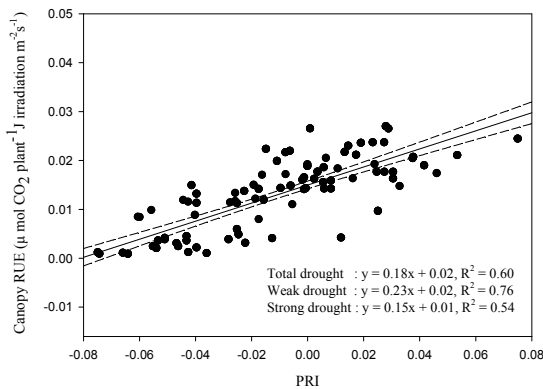
는 온도와 CO<sub>2</sub> 조건에 따라 한발 스트레스의 광합성 반응이 달라진다는 앞선 결과와도 일치하는 내용이다. 또한 PRI의 일주 패턴을 보면 각 처리 조건 별 PRI 값의 차이와 변동은 일사량이 높을수록 더욱 크게 나타남을 알 수 있는데 이는 정오 무렵의 높은 일사량과 고온 환경이 광합성율과 PRI 수치를 함께 감소시킨다는 기존 연구 결과와 유사하였다(Gamon and Bond, 2013).

**3.2. 한발 스트레스에 대한 광화학 반응 지수와 생리생화학 지수와의 관계 분석**

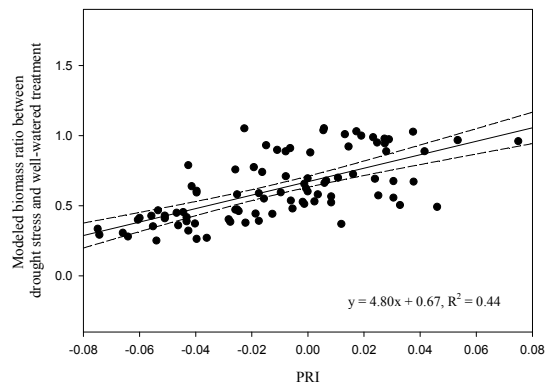
많은 연구결과를 통해 PRI가 한발 스트레스에 의한 광합성능, 특히 광이용효율(RUE)의 저하를 매우 유의하게 반영함을 확인하였다(Zhang *et al.*, 2017). 하지만 PRI와 작물 생리생태학적 지표, 특히 광이용효율

등 광합성 관련 특성은 단위 엽 수준보다 군락 수준에서 더 낮은 상관성을 보이며 측정 오차 또한 매우 커진다고 하였다. 이로 인해 기존 연구 결과에서 PRI와 RUE와의 상관 관계는 R<sup>2</sup>=0~0.84로 매우 다양하게 나타나는데, 이는 PRI의 정확도에 영향을 미치는 군락의 크기 및 구조, 토양과 광에 의한 간섭 등의 외부 요인 뿐 아니라 실제 군락수준에서 정확한 RUE 측정이 매우 어렵고 부정확하기 때문이기도 하다(Zhang *et al.*, 2017).

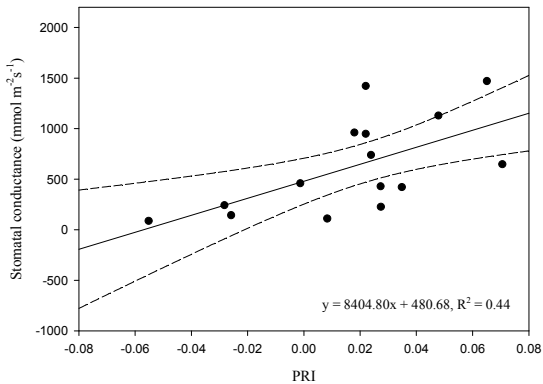
Fig. 6은 본 연구에서 사용한 SPAR 챔버의 군락광합성 측정 시스템을 통해 온도와 CO<sub>2</sub> 농도 상승 조건에서 대표적 한발 스트레스 지표인 RUE, 건물중 변동율, 기공전도도, 엽록소 형광을 측정하고 이를 PRI 값과 각각 비교 분석한 결과이다. 한낮인 11~14시 사이



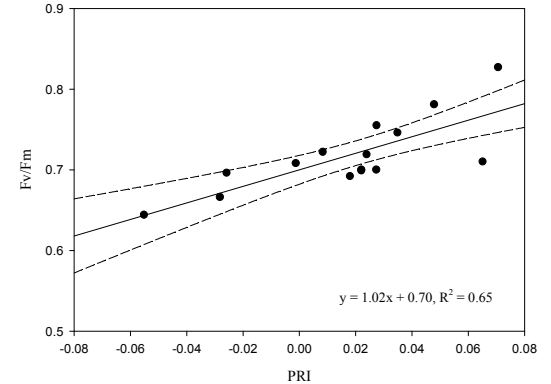
(A)



(B)



(C)



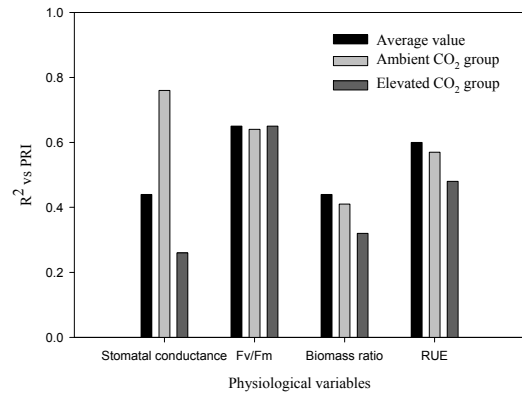
(D)

**Fig. 6.** Relationship between PRI and (A) canopy RUE, (B) biomass change ratio, (C) stomatal conductance, (D) chlorophyll fluorescence (Fv/Fm) during drought stress period. Dash line represents the 95% confidence intervals.

의 평균 PRI값은 RUE과 비교적 유의한 상관 관계를 보였으며 한발 스트레스에 의한 군락 RUE 변동성을 약 60% 설명하였다. 반면 PRI와 군락 RUE와의 상관 관계는 한발 스트레스 강도에 따라 각기 다르게 나타났는데 한발 처리 초기인 0~10일 기간은  $R^2$ 가 0.76인 반면 후기인 11~22일 기간은 0.54로 다소 낮은 결과를 보였다. 이는 과도한 스트레스로 인한 잎의 RUE는 PRI로 평가할 수 없다고 한 기존 연구 결과와 함께 스트레스 지속으로 광합성능이 급격히 감소하면서 군락 크기 및 구조가 크게 변화했기 때문인 것으로 보인다(Fig. 3; Penuelas *et al.*, 1997). 이처럼 군락 특성의 변화는 광과 토양 등에 의한 교란을 증가를 일으켜 PRI 값의 불확실성을 더욱 커지게 한다고 하였다(Zhang *et al.*, 2016). 이는 곧 PRI를 활용한 RUE 추정 시 심한 강도의 스트레스 환경에서는 적용에 유의해야 함을 시사한다(Guarini *et al.*, 2014).

그 외 생육 지표에서 PRI는 엽록소 형광 지표인 Fv/Fm 값과  $R^2=0.65$ 의 유의한 상관 관계를 보였으나 한발로 인한 건물중 변동율 및 기공전도도와는 각각 약  $R^2=0.44$ 로 비교적 낮은 상관 관계를 보였다. PRI와 엽록소 형광의 비교적 높은 상관 관계는 엽록소 활성을 나타내는 Fv/Fm이 PRI와 유사한 광합성 색소 기반의 생육 지표이기 때문인 것으로 보인다. 또한 Fig. 7을 보면  $CO_2$  농도에 따라 PRI와 각 생육 지표, 특히 기공전도도와 상관관계가 다소 차이가 나타났는데 이는 고 $CO_2$ 로 인한 한발 스트레스 저항성 증가와 함께 광합성 및 증산 기작의 변화와 관계가 있어 보인다. 고 $CO_2$  환경에서 대부분의 작물은 높은 광합성능에 비해 기공전도도 값은 다소 낮은 수준을 나타내는데 이로 인해 한발 스트레스 반응의 기공전도도 변이는 작아지는 경향을 보인다. 이처럼 대기  $CO_2$  농도에 따른 광합성과 기공전도도의 밸런스 차이는 PRI와의 관계에도 영향을 미칠 것으로 예상되어 향후 PRI를 통한 상대 수분함량(Relative Water Content, RWC), 수분 이용 효율(Water Use Efficiency, WUE) 등의 모델 개발 시  $CO_2$  농도에 따른 증산 반응 차이를 반드시 고려해야 할 것으로 보인다.

이처럼 PRI를 통한 한발 스트레스 진단은 생육 지표에 따라 민감도가 상이하게 나타나 향후 PRI를 생물리학적 파라미터나 작물 생육 상태에 대한 보다 정확한 진단 지표로 사용하기 위해서는 기존 PRI 측정의 정확도를 높인 Modified PRI, 혹은 NDVI, IR과 같은 다른 광화학 지표와 통합하는 노력이 필요해 보인다.



**Fig. 7.** The coefficients values of the relationships between PRI and canopy RUE, biomass change ratio, stomatal conductance, chlorophyll fluorescence (Fv/Fm) during drought stress period.

## 적 요

한발 발생이 갈수록 증가하고 있는 가운데, 작물의 생리생화학적 기작과 광합성능을 효율적으로 진단 및 평가할 수 있는 방법을 찾는 것은 매우 중요한 과제이다. 본 연구를 통해 광화학 반사 지수인 PRI가 콩의 한발 스트레스에 대하여 고온과 고 $CO_2$  등 미래 기후 변화 환경에서도 유의미한 생육 지표로 활용될 수 있음을 확인하였다. PRI와 대표적 한발 생육지표들(군락 광이용효율, 건물중 변동율, 엽록소 형광, 기공전도도)과의 밀접한 관계를 통해 한발 스트레스 하에서 콩의 광합성 활성과 성장량을 원격으로 모니터링할 수 있는 진단 모델 개발의 가능성을 볼 수 있었다. 다만 향후 고온, 고 $CO_2$  등 기후변화 조건에서 PRI의 성능에 대한 지속적인 평가와 함께 민감도 향상을 위한 광학 지표 개발 및 모델 개선 연구가 선행되어야 할 것으로 보인다.

## 감사의 글

본 논문은 농촌진흥청 국립식량과학원 농업과학기술 연구개발사업(과제 번호: PJ013574012019)의 지원에 의해 이루어진 것임.

## REFERENCES

- Ainsworth, E., S. Serbin, J. Skoneczka, and P. Townsend, 2013: Using leaf optical properties to detect ozone effects on foliar biochemistry. *Photosynthesis Research* **119**(1), 65-76.
- Filella, I., J. Peñuelas, L. Llorens, and M. Estiarte, 2004: Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO<sub>2</sub> uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sensing of Environment* **90**(3), 308-318.
- Filella, I., A. Porcar-Castell, S. Munné-Bosch, J. Bäck, M. Garbulsky, and J. Penuelas, 2009: PRI assessment of long-term changes in carotenoids/chlorophyll ratio and short-term changes in de-epoxidation state of the xanthophyll cycle. *International Journal of Remote Sensing* **30**, 4443-4455.
- Gamon, J. A., and B. Bond, 2013: Effects of irradiance and photosynthetic downregulation on the photochemical reflectance index in Douglas-fir and ponderosa pine. *Remote Sensing of Environment* **135**, 141-149.
- Gamon, J. A., C. B. Field, W. Bilger, O. Björkman, A. L. Fredeen, and J. Peñuelas, 1990: Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* **85**(1), 1-7.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, J. Gamon, Y. Inoue, and I. Filella, 2011: The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies: A review and meta-analysis. *Remote Sensing of Environment* **115**(2), 281-297.
- Guarini, R., Nichol, R. Clement, Loizzo, Grace, and M. Borghetti, 2014: The utility of MODIS-sPRI for investigating the photosynthetic light-use efficiency in a Mediterranean deciduous forest. *International Journal of Remote Sensing* **35**(16), 6157-6172.
- Labbers, H., F. S. Chapin III, and T. Pons, 2008: Photosynthesis, Respiration, and Long-Distance Transport. *Plant Physiological Ecology*, Springer New York, 11-99.
- Peña-Rojas, K., X. Aranda, and I. Fleck, 2004: Stomatal limitation to CO<sub>2</sub> assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* sprouts in response to slowly imposed drought. *Tree Physiology* **24**, 813-822.
- Penuelas, J., M. Garbulsky, and I. Filella, 2011: Photochemical reflectance index (PRI) and remote sensing of plant CO<sub>2</sub> uptake. *The New Phytologist* **191**, 596-599.
- Penuelas, J., J. Llusia, J. Pinol, and I. Filella, 1997: Photochemical reflectance index and leaf photosynthetic radiation-use-efficiency assessment in Mediterranean trees. *International Journal of Remote Sensing* **18**(13), 2863-2868.
- Peñuelas, J., T. Rutishauser, and I. Filella, 2009: Phenology feedbacks on climate change. *Science* **324**, 887-888.
- Porcar-Castell, A., J. I. Garcia Plazaola, C. Nichol, P. Kolari, B. Olascoaga, N. Kuusinen, B. Fernandez-Marin, M. Pulkkinen, E. Juurola, and E. Nikinmaa, 2012: Physiology of the seasonal relationship between photochemical reflectance index and photosynthetic light use efficiency. *Oecologia* **170**, 313-323.
- Rossini, M., F. Fava, S. Cogliati, M. Meroni, A. Marchesi, C. Panigada, C. Giardino, L. Busetto, M. Migliavacca, S. Amaducci, and R. Colombo, 2013: Assessing canopy PRI from airborne imagery to map water stress in maize. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* **86**, 168-177.
- Sang, W., J. Kim, P. Shin, and J. Baek, 2019: Development of Korean SPAR (Soil-Plant-Atmosphere-Research) system for impact assessment of climate changes and environmental stress. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **21**(3), 187-195.
- Suárez, L., P. J. Zarco-Tejada, G. Sepulcre-Cantó, O. Pérez-Priego, J. R. Miller, J. C. Jiménez-Muñoz, and J. Sobrino, 2008: Assessing canopy PRI for water stress detection with diurnal airborne imagery. *Remote Sensing of Environment* **112**(2), 560-575.
- Zhang, C., I. Filella, M. Garbulsky, and J. Penuelas, 2016: Affecting factors and recent improvements of the Photochemical Reflectance Index (PRI) for remotely sensing foliar, canopy and ecosystemic Radiation-Use Efficiencies. *Remote Sensing* **8**, 1-33.
- Zhang, C., J. Peñuelas, I. Filella Cubells, and Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, 2017: The Photochemical Reflectance Index (PRI) as an indicator of changes in photosynthetic dynamics and gross primary productivity in response to climate change. *Universitat Autònoma de Barcelona* **231**.
- Zinnert, J., J. Nelson, and A. Hoffman, 2012: Effects of salinity on physiological responses and the photochemical reflectance index in two co-occurring coastal shrubs. *Plant and Soil* **354**, 45-55.