

УДК 631.8+535.3 (633.11)

ВЛИЯНИЕ ВНЕКОРНЕВЫХ ПОДКОРМОК НА СТРУКТУРНЫЕ И ОПТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПШЕНИЦЫ

Е. Р. Буханов^{1, 2}, К. А. Афанасова², В. В. Вагнер³, М. Н. Волочаев¹,
В. И. Никитина⁴, С. А. Пятина², А. Д. Шефер², В. Ф. Шабанов^{1, 2}

¹ Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/38

² Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

³ ОПХ «Курагинское» – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН
662911, Красноярский край, раб. пос. Курагино, ул. Партизанская, 8

⁴ Красноярский государственный аграрный университет
660049, Красноярск, пр. Мира, 90

E-mail: k26tony@ya.ru, shabanova.ksenia@mail.ru, vagnervladimirviktorovich@mail.ru,
volochaev91@mail.ru, vi-nikitina@mail.ru, davcbetik@mail.ru, shefer.ad@ksc.krasn.ru,
shabanov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

Растения в процессе жизненного цикла получают питательные вещества из почвы и удобрений, поглощающих их корнями. Высшие растения обладают дополнительным способом поглощения питательных веществ при опрыскивании их листьев раствором определенной концентрации. Количество удобрений, вносимых в почву, определяется на основе анализа ее состава. Для внекорневой подкормки такого жесткого критерия нет, поскольку свойства листьев зависят не только от вида растений, но и от условий, в которых они произрастали. В настоящей работе впервые предложен способ оптимальных концентраций внекорневых подкормок исходя из строения и оптических свойств листа растения. В ОПХ «Курагинское» в 2023 г. был заложен полевой опыт по внекорневой подкормке сорта яровой мягкой пшеницы (*Triticum L.*) Новосибирская 31. Изучали четыре варианта: 1) контроль; 2) одна подкормка в фазу кущения; 3) две подкормки: в фазу кущения и выхода трубку; 4) три подкормки: фаза кущения, выхода трубку, начало колошения. На основе ряда электронных микрофотографий проведена оценка стандартного отклонения размеров тилакоидов в качестве установленной меры упорядочения. На основе моделей одномерных фотонных кристаллов были рассчитаны графики плотности фотонных состояний. Из анализа полученных флуоресцентных спектров флаговых листьев видны изменения в интенсивности и ширинах линий спектра. При сравнении контуров пика, соответствующего фотосистеме (ФС) II, наблюдается различие полуширин, что, в свою очередь, свидетельствует о более активной перекачке энергии в случае с подкормками. По приведенным в работе методам был рассчитан близкий к единице коэффициент корреляции, что свидетельствует о высокой связи данных параметров. По итогам работы установлено, что основным механизмом увеличения урожайности при внесении подкормок является более эффективный перенос энергии из ФС II в ФС I.

Ключевые слова: фотосинтез, хлоропласт, фотонный кристалл, электронная микроскопия, флуоресцентная спектроскопия, численное моделирование.

DOI: 10.15372/SJFS20240410

ВВЕДЕНИЕ

Растения находятся в постоянно изменяющихся условиях: интенсивность света, температура, количество воды в почве, влажность воздуха. Поэтому для повышения продуктивности используют различные подходы: селекцию стресс-устойчивых сортов, внесение удобрений в почву, предпосевную обработку семян, внекорневую обработку растений (Стасик и др., 2013; Li et al., 2020b).

Внесение повышенных доз удобрений существенно увеличивает продуктивность, но чрезмерное внесение удобрений приводит к отрицательным результатам, более того, становится небезопасная по качеству полученная продукция.

Внекорневая обработка листьев растений позволяет сбалансировать элементы питания, в том числе в микроколичестве. Микроэлементы выполняют уникальную функциональную роль как в строении клеток, так и в обмене веществ. В условиях засухи и высокого содержания солей эффективность некорневого удобрения выше, чем внесение удобрений в почву. Это обусловлено проникновением необходимых питательных веществ непосредственно внутрь листьев (0,5–2 ч для азота, 10–24 ч для калия) в независимости от корневой деятельности и наличия влаги в почве (Hu et al., 2008; Егоров, Держинская, 2015). Этот способ внесения удобрений более экономически выгодный по сравнению с традиционными. Кроме того, сохраняется качество почвы и агросистемы в целом (Ehsan et al., 2014; Zaitseva et al., 2021).

Важную роль в перемещении питательных соединений внутрь листа играют поверхностно-активные вещества (Fageria et al., 2009; Foliar..., 2013; Melash et al., 2019), способные изменять скорость проникновения катионов и анионов, что может способствовать изменению наноструктуры листа и оптимизации условий минерального питания растений (Foliar..., 2013).

В естественных условиях получить максимально возможную продуктивность любого сорта затруднительно из-за разнообразия стрессовых состояний, возникающих при отклонении внешних условий от оптимальных, при которых был получен этот сорт сельскохозяйственной культуры (Li et al., 2020b).

Эффективность фотосинтеза можно измерить на разных этапах процесса: накопление и рост биомассы, выделение кислорода в результате расщепления воды в фотосистеме (ФС) II, измерение флуоресценции.

Флуоресцентные методы позволяют получить информацию о первичных процессах, определяющих способность избирательно перенаправлять свет с различной длиной волны и регулировать его поглощение.

С использованием этого метода в работе Е. Р. Буханова с соавт. (2024) было показано влияние структурных элементов растений на эффективность фотосинтеза. Световые реакции фотосинтеза у зеленых растений опосредуются четырьмя крупными белковыми комплексами, встроенными в тилакоидную мембрану хлоропласта (ФС I и II, светособирающие комплексы I и II) (Dekker, Boekema, 2005). В большинстве работ (Kamiya, Shen, 2003; Ferreira et al., 2004; Liu et al., 2004) принято исследовать влияние малых комплексов путем их извлечения из системы. Между тем более щадящим подходом является добавление в систему активных добавок, взаимодействующих с отдельными комплексами и таким образом влияющие на структурные и оптические свойства растений. Одним из таких способов является внекорневая подкормка.

Способность листьев растений при внекорневой обработке изменять структурные и оптические характеристики за более короткий интервал времени, чем созревание, позволяет предсказывать влияние реагентов, используемых для подкормки на урожайность.

Целью работы было установление влияния внекорневой подкормки растений пшеницы (*Triticum L.*) в стадии кущения на структурные и оптические характеристики листьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выращивание образцов. Современные сорта яровой пшеницы, возделываемые в крае, характеризуются повышенными требованиями к условиям минерального питания. При прежнем уровне агротехники и минерального питания урожайность их, как правило, ниже, чем экстенсивных и полунтенсивных сортов, которые возделывались в крае раньше. Необходима высокая степень сбалансированного минерального питания для того, чтобы интенсивные сорта смогли формировать повышенные и высокие урожаи.

Объектом исследования стала яровая мягкая пшеница сорта Новосибирская 31. Производственный опыт проводился в ОПХ «Курагинское» ФИЦ КНЦ СО РАН на четырех участках. На первом контрольном участке проведена толь-

ко химическая обработка для защиты растений от сорняков, корневых гнилей. На трех участках кроме средств защиты осуществлена внекорневая подкормка, состоящая из карбамида (12 кг/га), сульфата магния (1.5 кг/га) и гуминатрия (1 л/га). Вторая внекорневая подкормка аналогичного состава проведена на третьем и четвертом участках 22 июня 2023 г., третья – удобрением такого же химического состава, как и в первых двух, осуществлена 28 июня 2023 г.

Электронная микроскопия. Для структурных исследований использовались флаговые листья, собранные на этапе колошения. Листья фиксировали в 2.5 % растворе глутарового альдегида на какодилатном буфере (pH 7.4) с последующей фиксацией в 1 % растворе тетраоксида осмия. Образцы обезжизняли в спиртах восходящей концентрации и ацетоне с последующей заливкой в эпон (EMbed 812 Kit, Merck). Ультратонкие срезы полученных образцов получали на ультрамикротоме Leica EM UC7. Для повышения контраста использовали уранилацетат и цитрат свинца. Более подробно технология пробоподготовки описана в К. А. Шабановой и соавт. (2021).

Электронные микрофотографии были получены при помощи просвечивающего электронного микроскопа Hitachi HT7700. Данный прибор позволяет исследовать тонкие срезы биологических образцов с сохранением тканей в условиях глубокого вакуума и под воздействием пучка электронов с реализацией высокого разрешения прибора.

Образцы исследовались при ускоряющем напряжении 90 кВ в режиме светлого поля, выбранном для избежания деградации образцов под воздействием электронного пучка. Съемка проводилась при разных углах, чтобы отследить, когда упорядоченные тилакоидные мембраны (полосы) начинали располагаться перпендикулярно пучку электронов и выглядели более выраженными, так как мембраны в хлоропластах располагаются не в одной плоскости.

Спектроскопия. Спектры испускания флуоресценции листьев пшеницы регистрировались с помощью спектрофлуориметра CM-2203 (производитель – ЗАО «Спектроскопия, Оптика и Лазеры – Авангардные разработки» (SOLAR), Республика Беларусь). Конструкция прибора состоит из осветителя, двух сдвоенных монохроматоров (монохроматора возбуждения и монохроматора регистрации) и кюветного отделения для размещения исследуемого образца.

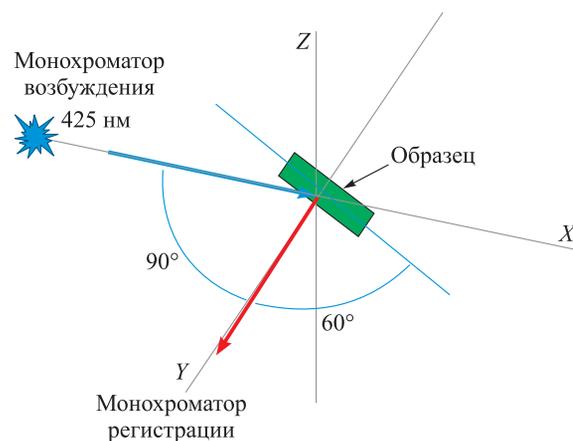


Рис. 1. Геометрия эксперимента.

Источником излучения служит импульсная ксеноновая лампа FX-4401, приемником излучения – ФЭУ R928. Управление прибором, регистрация спектров, их обработка и сохранение автоматизированы с помощью специализированного программного обеспечения, установленного на внешнем ПК, соединенном с прибором. Регистрация флуоресценции в приборе реализована в 90-градусной геометрии (угол между направлением возбуждения и направлением регистрации составлял 90°).

Для эксперимента из свежего листа пшеницы вырезался участок длиной 20–25 мм в направлении роста листа. Получившийся образец крепился на специальном металлическом держателе с помощью двух магнитных пластинок. На держателе образец ориентировался горизонтально (т. е. таким образом, чтобы длинной стороной находиться в плоскости «направление возбуждения – направление регистрации»), под углом 60° к направлению регистрации.

Флуоресценция возбуждалась на длине волны 425 нм при спектральной ширине щели монохроматора возбуждения 20 нм и регистрировалась в диапазоне 600–800 нм при спектральной ширине щели монохроматора регистрации 5 нм. Спектр сканировали с шагом 1 нм, на минимальной скорости и при максимальной чувствительности ФЭУ. Геометрия эксперимента представлена на рис. 1.

В отличие от всех известных и широко используемых фотопреобразователей энергии света, эффективность работы фотосинтетических реакционных центров значительно выше.

В настоящее время принято считать, что рассеяние света и флуоресценции на внутриклеточном уровне имеет решающее значение в процессе фотосинтеза.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты урожайности оказались следующие: на контрольном поле – 22 ц/га, на участках с одной подкормкой – 23.3 ц/га, на участках с двумя подкормками – 27 ц/га и с тремя – 28 ц/га. Следует отметить, что 2023 г. для юга Красноярского края был засушливым. Так как влияние числа подкормок оказало прямую зависимость на урожайность, в данной работе приведены сравнения результатов структурных и оптических характеристик крайних вариантов, а именно растений, не получавших дополнительных подкормок и получивших три подкормки.

На рис. 2 представлены электронные микрофотографии структуры хлоропластов листьев пшеницы от образцов без подкормки и с тремя подкормками.

Из рисунков видно, что во втором случае (рис. 2, б) структура более упорядочена, чем в первом (рис. 2, а).

Тилакоиды образуют длиннопериодическую структуру, размер которой сопоставим с длиной волны видимого света, поэтому можно говорить о том, что такая структура является квазикристаллом.

На основе ряда изображений структур хлоропластов, полученных с помощью просвечивающей электронной микроскопии, были измерены оценочные значения размеров тилакоидов. Для данной выборки отбирались только те грани, где были отчетливо видны края каждого тилакоида в стопке. Оценка размеров тилакоидов проводилась по методу, описанному в работе М. Ли с соавт. (2020а). На основе полученного набора данных размеров было рассчитано стандартное отклонение в процентном отношении к среднему размеру (s).

Помимо измерения стандартного отклонения размеров целых тилакоидов оценивались также белковая часть и строма/просвет. Результаты статистических расчетов представлены в табл. 1.

Из данных табл. 1 видно, что разброс значений отличается в разы. Это особенно отражено на значениях ширины тилакоидов. Стандартные отклонения размеров тилакоидов различаются более чем в 5 раз.

Таким образом, с учетом полученных конкретных значений разупорядочения структуры, можно построить модель с подобным случайным изменением значений параметров слоев периодической структуры и оценить насколько изменится плотность фотонных состояний. Для этого изначально следует рассчитать коэффициент пропускания структуры с помощью метода трансфер матриц:

$$T = 1 - \left| \frac{B_0}{A_0} \right|^2, \quad (1)$$

где A_0 и B_0 – амплитуды падающей и отраженной волны соответственно.

Далее плотности фотонных состояний определяются по формуле, предложенной G. D. Aguianno с соавт. (2004):

$$\rho_\omega = \frac{1}{2L_\Sigma} + \frac{\int_0^{L_\Sigma} \left[\epsilon_\omega(z) |E_\omega|^2 + \frac{c^2}{\omega^2} \left| \frac{dE_\omega}{dz} \right|^2 \right] dz}{c |E_\omega^I|^2}, \quad (2)$$

где E_ω – амплитуда электрической составляющей электромагнитного поля; E_ω^I – амплитуда падающей ω волны; $\epsilon_\omega(z)$ – диэлектрическая проницаемость от координаты; L_Σ – общая толщина структуры.

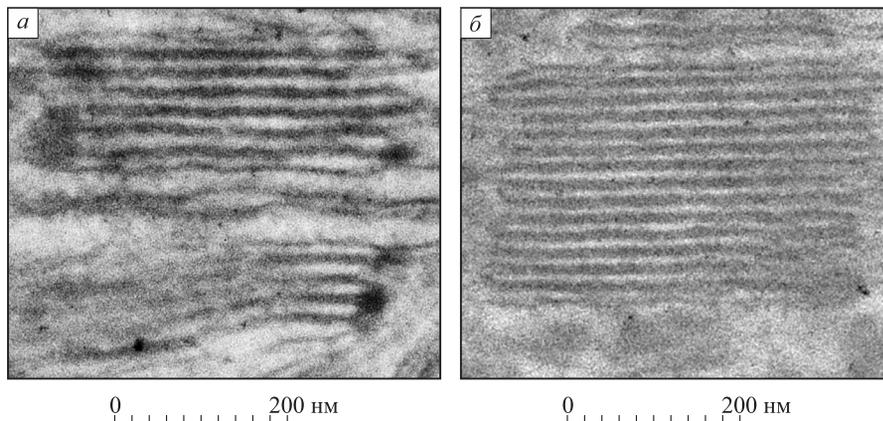


Рис. 2. Структуры хлоропластов растений, не получавших добавок (а) и получавших три добавки (б).

Таблица 1. Относительное стандартное отклонение размеров структурных единиц хлоропласта, %

Показатель	Без подкормки	С тремя подкормками
Белок	20	11
Строма/просвет	41	9
Тилакоид	23	5

В результате была построена оценочная модель одномерного фотонного кристалла, состоящая из 30 чередующихся слоев, как это было предложено в работе E. Vukhanov с соавт (2021). Размеры слоев рассчитывались в относительных единицах (Шабанов и др., 2019) с толщиной $L_1 = 2$ и $L_2 = 1$. Преломление для белковой составляющей было 1.5 и для остального пространства – 1.3. Частота ω рассчитывалась в относительных единицах по формуле

$$\omega = 2\pi\nu L/c, \quad (3)$$

где L – линейный размер слоев; ν – частота; c – скорость света.

На рис. 3 представлены результаты расчетов плотности фотонных состояний для одномерного фотонного кристалла с соответствующими образцам стандартными отклонениями толщины слоев соответственно.

Из расчетов, представленных на рис. 3, было выявлено, что плотность фотонных состояний имеет максимальное значение 1.5 для случая со стандартным отклонением структурных параметров, соответствующего трем подкормкам, тогда как для другого оно составило 1.15.

На рис. 4, а представлены спектры флуоресценции от образцов листьев пшеницы с участков без подкормки и с тремя подкормками.

Анализ полученных спектров показал изменения в интенсивности и ширине линий спектра. Для количественных измерений на рис. 4, б показано разделение контуров, а также отмечена ширина пиков флуоресценции на полувысоте.

Из результатов спектроскопии видно, что в случае с тремя подкормками длинноволновый пик стал выше коротковолнового, тогда как в случае без подкормок коротковолновый слегка выше. Это свидетельствует о том, что в первом случае происходит активная перекачка энергии в систему ФС I. Контур пика флуоресценции ФС II на рис. 4, б представлены для обоих случаев. Видно, что ширина пиков на полувысоте отличается на 5 нм.

Наноструктурированные биологические объекты широко распространены в природе как у животных, включая насекомых, так и в фотосинтезирующих организмах, находящихся внутри хлоропластов (Vigneron, Simonis, 2012; Vukhanov et al., 2021). Изучение микромеханизмов работы фотосинтетического аппарата важно как с теоретической, так и с практической точек зрения. При фотосинтезе растения превращает энергию солнечного света в энергию образующихся при этом химических органических соединений (Тихонов, 1996; Garab, 2016; Буханов и др., 2018), питающих все живое. Кроме того, в качестве побочного продукта выделяется кислород, поддерживающий жизненно важный состав атмосферы.

Самым первым элементарным актом фотосинтеза является поглощение света структурированными комплексами листа растений, состоящими из пигментов: а) хлорофиллов, изолированные молекулы которых имеют полосы

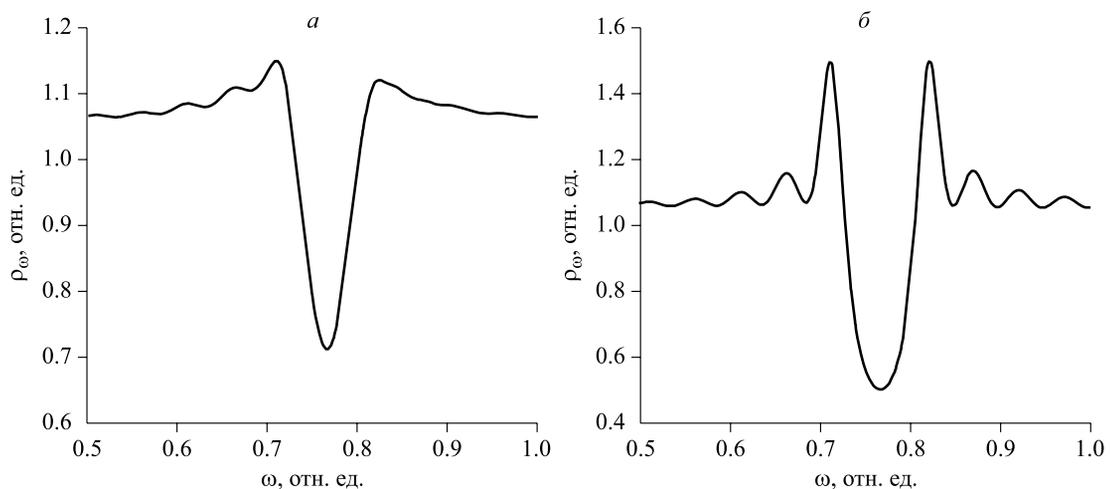


Рис. 3. Плотность фотонных состояний одномерного фотонного кристалла с разупорядочением, соответствующему растениям, не получавших добавок (а) и получавших три добавки (б).

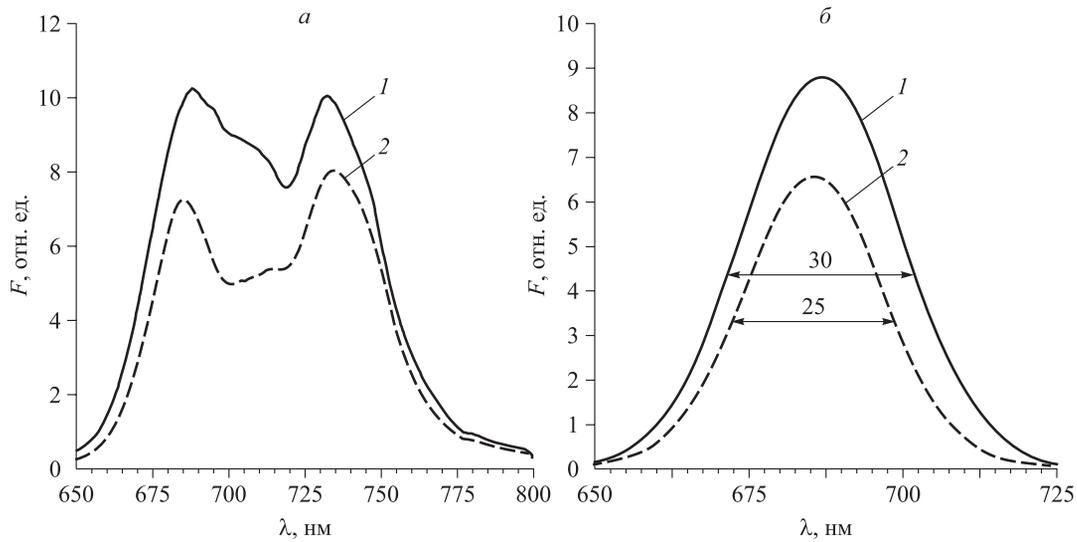


Рис. 4. Спектры флуоресценции (а) от образцов листьев пшеницы с участков без подкормки (1) и с тремя подкормками (2) и контур, соответствующий пику ФС II (б).

поглощения в областях $\lambda = 430\text{--}450$ нм и $\lambda = 660\text{--}680$ нм; б) коротиниодов, молекулы которых поглощают свет в области $450\text{--}480$ нм. В полярных растворителях полосы поглощения молекулы пигментов уширяются и сдвигаются в красную область. В спектрах поглощения листьев живых растений край полосы поглощения находится гораздо дальше в длинноволновой области, чем в спектре свободной молекулы. С целью выяснения этого механизма были проведены многочисленные исследования с использованием как сильнополярных растворителей, так и растворителей с большим показателем преломления.

Лишь в последнее время выяснено, что такое смещение полосы поглощения в красную область возрастает, если структурный параметр комплекса сравним с длиной волны света (Буханов и др., 2018; Коршунов и др., 2018; Korshunov et al., 2018). Для расчета оценочных оптических характеристик построена модель одномерного фотонного кристалла с относительными размерами слоев. При расчете спектров плотности фотонных состояний учитывались значения стандартных отклонений размеров тилакоидов по образцам. В результате, как было показано на рис. 3 были получены максимальные значения плотности фотонных состояний на краях стоп-зоны: 1.5 для структуры, соответствующей образцам с тремя подкормками, и 1.2 для структуры, соответствующей образцам, не получавшим подкормку. Разница в максимальных значениях плотностей фотонных состояний отличается в 1.25 раз в пользу образцов с тремя

подкормками. В соответствии с Золотым правилом Ферми, это свидетельствует о том, что скорость протекания реакций в листьях, получавших три подкормки, будет выше, чем в листьях, не получавших подкормки.

Поглощение квантов структурированным комплексом приводит к возбуждению электронной системы молекул, из которых состоит комплекс. Оптические свойства комплексов в первом приближении определяются свойствами отдельных молекул. Влияние взаимодействий между молекулами учитывается в виде дополнительной энергии.

В работе А. С. Давыдова (1973) показано, что особенности поглощения и люминесценции света молекулярными кристаллами связаны с процессом миграции энергии в кристалле, обусловленным резонансным взаимодействием между молекулами.

Энергия возбуждения $\Delta\varepsilon$ кристалла согласно находится в виде

$$\Delta\varepsilon = \Delta\varepsilon_m + D + \varepsilon', \quad (4)$$

где $\Delta\varepsilon_m$ – энергия возбуждения одной молекулы; D – разность энергий взаимодействия возбужденной и находящейся в нормальном состоянии со всеми остальными молекулами; ε' – передача энергии возбуждения в виде волновых функций

$$\Phi_k^f = \frac{1}{\sqrt{N}} + \sum_n \Psi_n^f e^{ikn}, \quad (5)$$

где N – число молекул в кристалле; n – номер матрицы, находящейся в возбужденном состоянии f ; \vec{k} – волновой вектор.

Такие возбужденные состояния называются экситонными возбуждениями (Давыдов, 1973).

Перенос энергии электронного возбуждения играет большую роль в светособирающих и светоизлучающих устройствах на основе полупроводниковых наноструктур (Understanding..., 2017) в биосенсорах (Shi et al., 2015), при изучении клеток (Pietraszewska-Bogiel, Gadella, 2011).

Измеряя выход флуоресценции, можно получить информацию об обмене энергии в фотосинтезирующих клетках без нарушения их жизненных процессов. Процессы в живых клетках обладают удивительной способностью передавать энергию, поглощаемую одним из комплексов к комплексу с более низким уровнем возбуждения, и последний может ее испускать в виде флуоресценции, даже если присутствует в очень низких относительных концентрациях. Выход флуоресценции приводит к укорочению естественного времени жизни возбужденного состояния.

Относительный показатель эффективности переноса энергии электронного возбуждения ($E_{эфф}$) между системами ФС II и ФС I определяется уравнением

$$E_{эфф} = \frac{J_A}{J_A + J_D}, \quad (6)$$

где J_A – интенсивность акцептора; J_D – интенсивность донора.

Значения $E_{эфф}$ для листьев растений без подкормки равно 0.61, а с тремя подкормками – 0.73.

Таким образом, основная причина увеличения урожайности в рассматриваемом случае обусловлена изменением структурных параметров хлоропласта, вызвавших рост эффективности переноса энергии электронного возбуждения между системами ФС II и ФС I.

При рассмотрении отношения результатов приведенных выше методов оценки между образцами, можно заметить, что они практически совпадают. Отношение между крайними результатами урожайности составило $28/22 = 1.27$; максимальное значение плотности фотонных состояний – $1.5/1.15 = 1.3$; отношение ширины пиков спектров флуоресценции на полувысоте – $30/25 = 1.2$; отношение показателей эффективности переноса энергии электронного возбуждения между системами ФС II и ФС I – 1.2. Таким образом, все методы оценки структурных и оптических характеристик находятся в одном диапазоне относительных значений. Для приведенных выше результатов каждого метода оценки листьев рассчитан коэффициент корреляции,

составивший 0.84, что соответствует высокой связи данных параметров.

Данный факт позволяет нам считать, что основным механизмом увеличения урожайности при внесении подкормок является более эффективный перенос энергии из ФС II в ФС I.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты показали эффективность внекорневых подкормок даже в годы с неблагоприятным сочетанием среднесуточной температуры воздуха и выпавших осадков во время вегетации растений. Основным механизмом повышения урожайности при внесении внекорневых удобрений является более эффективный перенос энергии из ФС II в ФС I.

Исследования выполнены на оборудовании центра коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буханов Е. Р., Кориунов М. А., Шабанов А. В. Оптические процессы в фотосинтезе // Сиб. лесн. журн. 2018. № 5. С. 19–32.
- Буханов Е. Р., Шефер А. Д., Шабанов А. В., Гуревич Ю. Л., Крахалёв М. Н. Стрoение, оптические и спектральные характеристики эпикутикулярного воска хвои ели голубой // Сиб. лесн. журн. 2024. № 1. С. 97–106.
- Давыдов А. С. Квантовая механика: учеб. пособ. 2-е изд., испр. и перераб. М.: Наука, 1973. 703 с.
- Егоров В. С., Дзержинская А. А. Фолиарное применение удобрений и механизм их поступления в растения // Пробл. агрохим. и экол. 2015. № 2. С. 51–57.
- Кориунов М. А., Шабанов А. В., Буханов Е. Р., Шабанов В. Ф. Влияние длиннопериодической упорядоченности в структуре растений на первичные стадии фотосинтеза // ДАН. 2018. Т. 478. № 3. С. 280–283.
- Стасик О. О., Киризий Д. А., Прядкина Г. А. Фотосинтез и проблемы повышения продуктивности растений // Физиол. раст. и генет. 2013. Т. 45. № 6. С. 501–515.
- Тихонов А. Н. Трансформация энергии в хлоропластах – энергопреобразующих органеллах растительной клетки // Сорос. образов. журн. 1996. №. 4. С. 24–32.
- Шабанов А. В., Кориунов М. А., Буханов Е. Р. Особенности усиления электромагнитного поля и увеличение плотности фотонных состояний в растительных фотонно-кристаллических структурах // Комп. опт. 2019. Т. 43. № 2. С. 231–237.
- Шабанова К. А., Логинов Ю. Ю., Буханов Е. Р., Волочаев М. Н., Пятина С. А. Влияние структуры хлоропластов на плотность фотонных состояний и эффективность преобразования солнечной энергии // Сиб. аэрокосм. журн. 2021. Т. 22. № 4. С. 708–717.
- Aguanno G. D., Mottiucci N., Scolora M., Bloemer M. J., Zheltikov A. M. Density of modes and tunneling times in finite one-dimensional photonic crystals: a comprehensive analysis // Phys. Rev. 2004. V. 70. N. 1. Article 016612.

- Bukhanov E., Shabanov A. V., Volochaev M. N., Pyatina S. A.* The role of periodic structures in light harvesting // *Plants*. 2021. V. 10. Iss. 9. Article 1967. 10 p.
- Dekker J. P., Boekema E. J.* Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants // *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenergetics*. 2005. V. 1706. N. 1–2. P. 12–39.
- Ehsan S., Javed S., Saleem I., Habib F., Majeed T.* Effect of humic acid foliar spraying and nitrogen fertilizers management on wheat yield // *Int. J. Agronom. Agr. Res.* 2014. V. 4. N. 4. P. 28–33.
- Fageria N. K., Filho M. P. B., Moreirab A., Guimares C. M.* Foliar fertilization of crop plants // *J. Plant Nutrit.* 2009. V. 32. N. 6. P. 1044–1064.
- Ferreira K. N., Iverson T. M., Maghlaoui K., Barber J., Iwata S.* Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center // *Science*. 2004. V. 303. Iss. 5665. P. 1831–1838.
- Foliar fertilization. Scientific principles and field practices.* First ed. / Fernandez V., Sotiropoulos T., Brow P. (Eds.). Paris: JFA, 2013. 140 p.
- Garab G.* Self-assembly and structural-functional flexibility of oxygenic photosynthetic machineries: personal perspectives // *Photosynth Res.* 2016. V. 127. Iss. 1. P. 131–150.
- Hu Y., Burcus Z., Shimidholter U.* Effect of foliar fertilization on the growth and mineral nutrient content of maize seedlings under drought and salinity // *Soil Sci. Plant Nutrit.* 2008. V. 54. Iss. 1. P. 133–141.
- Kamiya N., Shen J. R.* Crystal structure of oxygen-evolving photo-system II from *Thermosynechococcus vulcanus* at 3.7-angstrom resolution // *PNAS*. 2003. V. 100. Iss. 1. P. 98–103.
- Korshunov M. A., Shabanov A. V., Bukhanov E. R., Shabanov V. F.* Effect of long-period ordering of the structure of a plant on the initial stages of photosynthesis // *Dokl. Phys.* 2018. V. 63. N. 1. P. 1–4 (Original Rus. text © M. A. Korshunov, A. V. Shabanov, E. R. Bukhanov, V. F. Shabanov, 2018, publ. in *Dokl. Akad. Nauk*. 2018. V. 478. N. 3. P. 280–283).
- Li M., Mukhopadhyay R., Svoboda V., Oung H. M. O., Mullendore D. L., Kirchhoff H.* Measuring the dynamic response of the thylakoid architecture in plant leaves by electron microscopy // *Plant Direct*. 2020a. V. 4. Iss. 11. Article e00280.
- Li F., Zhang L., Ji H., Xu Z., Zhou Y., Yang S.* The specific W-boxes of GAPC5 promoter bound by TaWRKY are involved in drought stress response in wheat // *Plant Sci*. 2020b. V. 296. Article 110460.
- Liu Z., Yan H., Wang K., Kuang T., Zhang J., Gui L., An X., Chang W.* Crystal structure of spinach light-harvesting complex at 2.72 Å resolution // *Nature*. 2004. N. 428. P. 287–292.
- Melash A. A., Mengistu D. K., Aberra D. A., Tsegay A.* The influence of seeding rate and micronutrients foliar application on grain yield and quality traits and micronutrients of durum wheat // *J. Cereal Sci.* 2019. N. 85. P. 221–227.
- Pietraszewska-Bogiel A., Gadella T. W. J.* FRET microscopy: from principle to routine technology in cell biology // *J. Microscopy*. 2011. V. 241. N. 2. P. 111–118.
- Shi J., Tian F., Lyu J., Yang M.* Nanoparticle based fluorescence resonance energy transfer (FRET) for biosensing applications // *J. Mater. Chem. B*. 2015. V. 3. N. 35. P. 6989–7005.
- Understanding and modeling Förster-type resonance energy transfer* / Demir H. V., Hernandez Martinez P. L., Govorov A. (Eds.). Springer Briefs Appl. Sci. Technol. Springer Singapore, 2017. 40 p.
- Vigneron J. P., Simonis P.* Natural photonic crystals // *Phys. B: Condensed Matter*. 2012. V. 407. N. 20. P. 4032–4036.
- Zaitseva R. I., Komarov N. M., Frid A. S., Anikina L. M., Zhyravleva A. S., Shumanova V. V., Sokolenko N. J., Popova G. G.* The effect of soil salinization and pre-sowing seed treatment with silicon-containing micronutrient fertilizer on barley seedlings // *IOP Conf. Ser.: The VIII Congr. Dokuchaev Soil Sci. Soc.*, 19–24 July 2021. Syktyvkar: IQP Publ., 2021. N. 862. Article 012089.

THE INFLUENCE OF FOLIAR FERTILIZING ON THE STRUCTURAL AND OPTICAL PROPERTIES OF WHEAT

E. R. Bukhanov^{1,2}, K. A. Afanasova², V. V. Vagner³, M. N. Volochaev¹,
V. I. Nikitina⁴, S. A. Pyatina², A. D. Shefer², V. F. Shabanov^{1,2}

¹*L. V. Kirensky Institute of Physics, Russian Academy of Science, Siberian Branch, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

²*Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

³*Experimental Production Farm «Kuraginskoe», Branch of the Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Partizanskaya str., 8, Kuragino, Krasnoyarsk Krai, 662911 Russian Federation*

⁴*Krasnoyarsk State Agrarian University Prospekt Mira, 90, Krasnoyarsk, 660049 Russian Federation*

E-mail: k26tony@ya.ru, shabanova.ksenia@mail.ru, vagnervladimirvictorovich@mail.ru, volochaev91@mail.ru, vi-nikitina@mail.ru, davcbetik@mail.ru, shefer.ad@ksc.krasn.ru, shabanov@ksc.krasn.ru

Throughout its life cycle a plant receives nutrients from the soil and fertilizers that are introduced into it and then absorbed by the roots. Higher plants have an additional ability to absorb nutrients when their leaves are sprayed with a solution of a certain concentration. The amount of fertilizers applied to the soil must be determined in accordance with the analysis of its composition. However, it's not obligatory when we apply foliar fertilization method, since the properties of the leaves depend not only on the type of plant, but also on the conditions in which it grew. This study for the first time introduces a method for determining optimal concentrations of foliar fertilization based on the structure and optical properties of the plant leaf. In 2023, Kuraginskoe production farm was chosen as a site of a field experience aimed at studying foliar fertilization of Novosibirskaya 31 spring soft wheat (*Triticum* L.). The experiment was conducted in 4 ways: 1) control; 2) one-time foliar fertilizing in the tillering phase; 3) two times foliar fertilizing: in tillering and shooting phase; 4) triple fertilizing: in tillering phase, the shooting, and the beginning of earing. We used electron microscopy pictures to assess the standard deviation of thylakoids size as a degree of ordering. Based on models of one-dimensional photonic crystals, graphs of the density of photonic states were calculated. From the analysis of the obtained fluorescent spectra of the flag leaves, changes in the intensity and width of the spectrum lines are visible. Comparison of contours of the peak corresponding to photosystem (PS) II shows a difference in half-widths, which indicates a more active pumping of energy in a plant treated with triple fertilizing. The methods used in the study let us calculate a correlation coefficient equal almost to 1, which means strong link of these parameters. The study has shown that the main mechanism for increasing crop yield when applying foliar fertilizing is a more efficient transfer of energy from PS II to PS I.

Keywords: *photosynthesis, chloroplast, photonic crystal, electron microscopy, fluorescence spectroscopy, numerical modeling.*

How to cite: Bukhanov E. R., Afanasova K. A., Vagner V. V., Volochaev M. N., Nikitina V. I., Pyatina S. A., Shefer A. D., Shabanov V. F. The influence of foliar fertilizing on the structural and optical properties of wheat // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 107–115 (in Russian with English abstract and references).