

УДК 535.361:581.132

ОПТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ФОТОСИНТЕЗЕ

Е. Р. Буханов¹, М. А. Коршунов², А. В. Шабанов²

¹ Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

² Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН – обособленное подразделение
ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/38

E-mail: k26tony@ya.ru, kors@iph.krasn.ru, alexch_syb@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2018 г.

Приведены обзор состояния и анализ работ, связанных с оптическими процессами фотосинтеза. Особое внимание уделено работам по исследованию этих процессов в иридо- и хлоропластах, имеющих фотонно-кристаллическую структуру. Фотонный кристалл (ФК) – это сверхрешетка с характерным масштабом периодичности диэлектрической проницаемости (показателя преломления) порядка длины световой волны. В таких структурах в спектре электромагнитных волн возникают запрещенные зоны. Это означает, что в заданном спектральном диапазоне свет любой поляризации не может войти в ФК или выйти в каком-либо направлении. Важным свойством ФК является высокая степень локализации электромагнитных волн на дефектах решетки. В этом случае в запрещенных зонах ФК возникают дефектные уровни энергии. Атом или молекула могут излучить квант с частотой, соответствующей дефектной моде. В большинстве работ, посвященных исследованию оптических процессов фотосинтеза, не учитывались особенности распространения света в ФК-структурах. Периодические структуры обнаружены в растительном и животном мире. В работе представлено влияние длиннопериодической структуры на оптические свойства и локальные характеристики световых волн, в том числе на спектр пропускания и отражения, а также на распределение электромагнитного поля в слоистой структуре. С использованием современного математического аппарата произведен расчет основных спектральных и оптических характеристик на примере бегонии *Begonia L.* В работах, описывающих распространение света, до последнего времени не учитывалось длиннопериодическое строение, однако для интерпретации результатов были введены понятия (антенна, реакционный центр, наличие двух фотосистем) без детального описания их физической природы. Дополнительно ввели резонансный механизм передачи энергии возбуждения от молекулы донора к молекуле акцептора и квантовую когерентность. На основе анализа полученных данных в рамках единого подхода это позволило объяснить механизм влияния на фотосинтез, а именно: возникновение двух фотосистем (разделение стоп-зоны на две), особенность длинноволнового квантового выхода – его усиление (эффект Эмерсона), в том числе смещение красной границы, увеличение эффективности фотосинтеза при дополнительном облучении, расширение области поглощения.

Ключевые слова: оптика, фотонные кристаллы, фотосинтез.

DOI: 10.15372/SJFS20180502

ВВЕДЕНИЕ

Исследование процессов, происходящих в зеленом листе под действием света, является фундаментальной проблемой. Важность этих процессов определяется их исключительной ролью в обеспечении условий жизни на Земле (Бляхер и др., 1972; Холл, Рао, 1983; Физиология растений, 2007).

Еще в 1873 г. К. А. Тимирязев (Тимирязев, 1948) на съезде естествоиспытателей и врачей сказал: «Едва ли какой процесс, совершающийся на поверхности Земли, заслуживает в такой степени всеобъемлющее внимание, как тот далеко еще не разгаданный процесс, который происходит в зеленом листе, когда на него падает луч Солнца. Рассматриваемый с химической точки зрения, это тот процесс, в котором неор-

ганическое вещество, углекислота и вода превращаются в органическое. Рассматриваемый с физической точки зрения, это процесс, в котором живая сила солнечного луча превращается в химическое напряжение, в запас работы. Рассматриваемый с той и другой точки зрения, это процесс, от которого в конечной инстанции зависят все проявления жизни на нашей планете, а следовательно, и благосостояние всего человечества».

Он нашел, что зеленый пигмент хлорофилл – главный участник фотосинтеза. При этом свет, поглощаемый хлорофиллом, служит источником энергии и фотосинтез пропорционален свету, поглощенному зеленым листом.

В 1905 г. Ф. Блэкман (Медведев, 2012) исследовал влияние интенсивности освещения на фотосинтез и получил, что при слабой освещенности листа фотосинтез (его продуктивность определяют по количеству образовавшегося крахмала) возрастает до определенного предела. Это можно объяснить существованием двух стадий фотосинтеза: зависящей от света (световые реакции) и не зависящей от него (темновые).

В 1932 г. R. Emerson и W. Arnold нашли ответ на вопрос: что лучше – непрерывное освещение растения или прерывистое. Они установили, что темновая стадия должна быть больше световой, и тогда увеличивается продуктивность фотосинтеза. Они предположили, что во время освещения запасается энергия для темновых процессов, связанных с фиксацией углекислого газа в растениях. Эти же авторы (Emerson, Arnold, 1932), изучая влияние света на квантовый выход фотосинтеза у хлореллы, предположили существование двух фотосистем, понимая под квантовым выходом фотосинтеза количество выделившегося O_2 или связанного CO_2 на 1 квант поглощенной энергии.

Эта модель оказалась привлекательной для многих исследователей. На ее основе постулировано наличие в зеленых листьях светособирающего комплекса и реакционного центра.

Структурой, поглощающей кванты света, является светособирающий комплекс, состоящий из молекул хлорофилла, поэтому многие исследования проводились для изучения этого соединения. Так, в модельных опытах А. А. Красновским (1948) изучена реакция фотовосстановления хлорофилла.

В пиридине растворяли хлорофилл и добавляли аскорбиновую кислоту, при освещении светом он восстанавливался. В результате образуется восстановленная форма хлорофилла

с максимумом поглощения при длине волны 525 нм. Если свет выключить, реакция идет в обратном направлении. Восстановленный под действием света хлорофилл может восстанавливать NAD^+ , рибофлавин, хинон, Fe^{3+} и кислород. Эти реакции получили название «реакций Красновского». Следовательно, молекула хлорофилла может выступать в роли не только первичного акцептора электрона, но и его донора.

Найдено, что молекула хлорофилла из-за структуры и физико-химических особенностей способна выполнять ряд функций: избирательно поглощать энергию света, запасать ее в виде энергии электронного возбуждения, преобразовывать энергию возбужденного состояния в химическую энергию первичных фотовосстановленных и фотоокисленных соединений.

Принято фотосинтез разделять на три стадии (Физиология растений, 2007; Медведев, 2012):

1. Поглощение света.

2. Превращение энергии света в электростатическую энергию разделенных зарядов протонов и электронов, которые образуются при расщеплении воды. Эта энергия идет, в частности, на образование молекулы АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты).

3. Преобразование CO_2 в углеводы.

Самое интересное и еще не познанное в фотосинтезе – это способность растений преобразовывать энергию квантов света в энергию химических связей (C–C, C–H). Микромеханизмы этого процесса окончательно не выяснены. Без этого невозможно понять образование АТФ и выделение из воды химически активного водорода.

Концентрация молекул хлорофилла в фотосинтетических органеллах настолько велика, что ставит под сомнение интерпретацию результатов с точки зрения теории газов или разбавленных растворов. Подходы физики твердого тела безусловно дадут полезную информацию при наличии структурных данных о строении зеленых листьев (Рабинович, 1951).

В то же время согласно современным представлениям (MirkoVIC et al., 2017) процесс фотосинтеза происходит в фотосистемах 1 и 2.

Пигментный комплекс, состоящий из молекул хлорофилла (*a* и *b*), белков, каротиноидов, фикобилинов, действует как система, поглощающая энергию квантов света, и передает ее в реакционный центр. При этом для производства одной молекулы кислорода по разным источникам (MirkoVIC et al., 2017) требуется от 300 до 5000 молекул хлорофилла. До сих пор идут

дискуссии о строении этих комплексов и механизмах передачи энергии возбуждения. Так, в обзоре T. Mircovic et al. (2017) приведено пять моделей организаций антенн и четыре модели переноса возбуждения в реакционный центр.

Представляет интерес особенность зависимости квантового выхода (который показывает отношение поглощенных квантов света к выделенному количеству кислорода) от длины волны. В области длины волн больше 685 нм наблюдается его резкое падение, хотя хлорофилл еще поглощает свет в этой области. Это явление называется красным падением. При освещении двумя волнами в области 700 и 680 нм эффективность фотосинтеза возрастает (эффект Эмерсона) (Emerson, Arnold, 1932). Природа этого явления требует дополнительного исследования.

В листьях растений, в частности в иридопластах бегонии *Begonia* L., обнаружена фотонно-кристаллическая структура элементов (Jacobs et al., 2016). В таких структурах должны наблюдаться стоп-зоны, и в других областях наличие стоп-зон дает возможность управлять скоростью оптического излучения атомов молекул, а локализация на дефектах – управлять усилением электромагнитного поля (Коршунов и др., 2018; Korshunov et al., 2018). В работе M. Jacobs et al. (2016) выявлены зависимость электрического поля на слоях от длины волны и влияние ФК-структуры на спектральные характеристики в синей области. Поэтому представляет интерес провести изучение влияния подобной структуры на основные оптические и спектральные характеристики, влияющие на фотосинтез.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Особенности структуры иридопластов.

Листья растений по строению отличаются большим разнообразием, которое зависит и от вида растения, и от окружающей среды.

Лист сверху и снизу покрыт эпидермисом. Под верхним эпидермисом расположен палисадный слой, под ним находится губчатый слой, а под ним – нижний эпидермис. В палисадной и губчатой ткани листа расположены хлоропласты. Их еще называют клеточными органеллами. Они содержат пигменты (хлорофилл, каротиноиды, фикобилины) и находятся во всех фотосинтезирующих растениях, за исключением примитивных сине-зеленых водорослей *Chlorophyta* Pascher, пурпурных и зеленых нитчатых бактерий *Purpura bacteria*, *Chloroflexus aurantiacus*.

Размер хлоропластов колеблется от 4 до 10 мкм. В клетке содержится от 10 до 100 шт. хлоропластов. Бывают исключения. Например, у зеленых водорослей один хлоропласт на клетку, а у махорки *Nicotiana rustica* L. обнаружено около 1000 хлоропластов в гигантской клетке.

Химический состав неоднородный, и приблизительно его можно охарактеризовать средними данными в процентном отношении на сухую массу: белок – 35–55, липиды – 20–30, углеводы – 10, РНК – 2–3, ДНК – до 0.5, хлорофилл – 9, каротиноиды – 4.5.

Во всех хлоропластах имеется периодическая среда с характерными размерами 10–100 Å. Ее объекты расположены параллельно друг к другу и создают упорядоченную в среднем структуру. Их толщина и расстояния между ними флуктуируют около средних значений. Поэтому такие системы называют квазиупорядоченными. Они обладают анизотропией физических свойств, в частности сильным селективным двулучепреломлением.

Хлоропласты со слоистой структурой чаще встречаются в водорослях и молодых клетках, а в зрелых клетках образуются цилиндрические гранулы (граны). Хлоропласты имеют сложное строение: включают в себя набор гран, имеющих столбчатую периодическую структуру – тилакоиды, состоящие из мембран, разделенных промежутками. Мембрана тилакоидов – это липидный бислой толщиной 40–70 Å, отделяющий внутренний отсек (люмен) от внешней среды (стромы).

Представление о структуре гран изменялось со временем. В работе A. J. Hodge et al. (1955) описывается структура гран, имеющих периодическое строение. С развитием экспериментальной техники были предложены различные модели гран. Так, в спиральной модели L. Mustárdy и G. Garab (2003) ламели обтекают стопы гран как правую спираль и соединяются с отдельными тилакоидами через узкую мембрану выступами.

В моделях вилок P.-O. Arvidsson и C. A. Sundby (1999) строма ламели раздваивается и грана состоит из повторяющихся единиц, каждая из которых содержит три тилакоида.

Позднее E. Shimoni et al. (2005) предположили, что грана состоит из парных слоев, образованных бифуркациями стромальных пластинчатых листов. Эти слои взаимосвязаны мембранными мостами, которые выходят из одного слоя и соединяются друг с другом.

J. R. Austin, L. A. Staehelin (2011) показывают, что спиральная модель тилакоидной мембраны

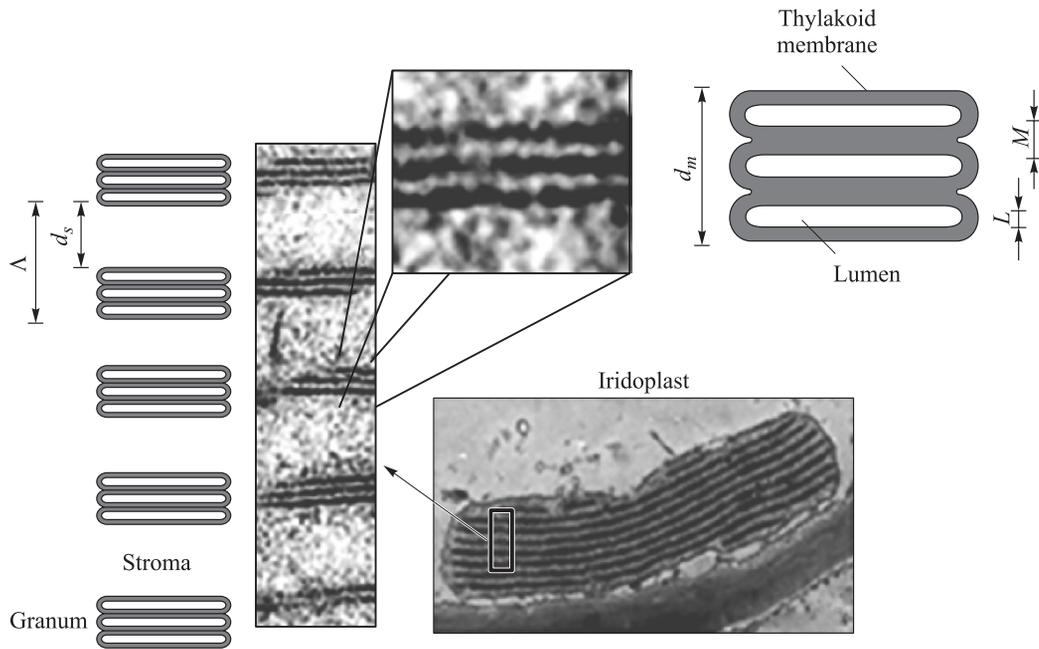


Рис. 1. Оптические характеристики и модель структуры иридопласта бегонии *Begonia L.* d_s – расстояние между тилакоидами (125 нм); $M = 9$ нм; $L = 7.5$ нм. В нижней правой части рисунка приведено изображение, полученное на электронном микроскопе (Jacobs et al., 2016).

в хлоропластах является наиболее приемлемой. Структура гран имеет периодическое строение. Число тилакоидов в гранах может изменяться в широких пределах (рис. 1).

При освещенности граны могут изменять свою конфигурацию. Так, Н. Kirchhoff et al. (2011) нашли, что граны при освещенности увеличивают толщину из-за увеличения толщины люменов.

Наличие в хлоропластах зеленых пигментов (хлорофиллов) объясняет окраску растений. Но встречаются и голубые листья, что трудно-объяснимо исключительно пигментами. На рис. 2, б представлен разрез листьев бегонии, имеющих голубой цвет.

Эти листья содержат иридопласты, которые являются одним из специфических хлоропла-

стов. Иридопласт содержит периодически расположенные граны, состоящие из стопки тилакоидов (см. рис. 1). Граны разделены стромой. Подобные структуры встречаются у многих видов бегонии (б. синеющей *Begonia cyanescens* Sands, б. мазе *B. mazaе* Ziesenh., б. Сазерленда *B. sutherlandii* Hook. F. и др.). Синяя окраска бегонии возникает из-за иридопластов, расположенных в верхних эпидермальных клетках (см. рис. 2, б) (Jacobs et al., 2016).

У растений явление иридисценции, т. е. окрашивания из-за структуры, встречается довольно часто. Исследования показывают, что в каждом семействе содержится как минимум один вид, имеющий структурную окраску листьев, цветов или плодов. Голубая иридисценция наблюдается у красной водоросли *Chondrus crispus*

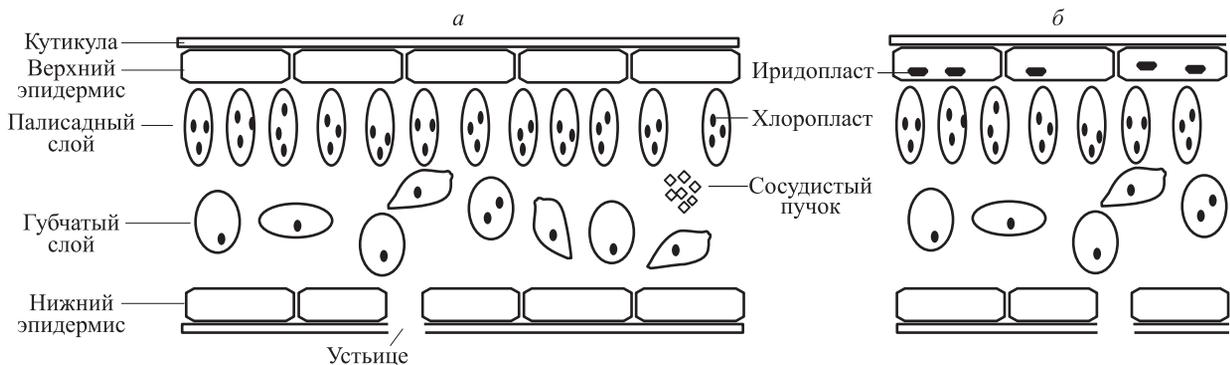


Рис. 2. Строение листьев бегонии без иридопластов (а) и с иридопластами (б).

(*Carrageenan*), называемой еще «ирландский мох» или карраген. Цвет плодов африканского тропического растения поллия конденсата *Pollia condensata* C. B. Clarke обеспечивается регулярно расположенными между мембраной клеток и клеточной стенкой целлюлозными структурами – иридосомами. Листья папоротника селлагинелла (плаунок) Вильденова *Selaginella willdenowii* (Desv. ex Poir.) Baker. имеют голубой отлив, но только у молодых листьев, растущих в тени, что обеспечивается регулярной укладкой целлюлозных волокон в клеточной стенке. У ели голубой *Picea pungens* Engelm. цвет хвои связан с наноструктурой воскового налета, покрывающего хвоинки. У цветков морей мохнатой (павлиний цветок) *Moraea villosa* Mill. в зависимости от освещения лепестки визуальнo приобретают разные оттенки. Офрис зеркальный *Ophrys speculum* Link и гибискус тройчатый *Hibiscus trionum* L. не имеют пигментов в центральной части цветков. Эффект иридисценции на них создается за счет частичного наложения друг на друга концентрических рядов клеток эпидермиса лепестков, создающего ребристость поверхности лепестка (Vukusic et al., 2007; Whitney et al., 2009a, б; Glover, Whitney, 2010; Thomas et al., 2010; Vignolini et al., 2012).

Периодические структуры, влияющие на окраску, встречаются в природе не только в растениях, но и, например, в крыльях бабочек (Vukusic, Sambles, 2003; Kinoshita et al., 2008), в чешуе рыб (McKenzie et al., 1995; Starkey, Vukusic, 2013), в коже хамелеона (Teyszier et al., 2015). Поэтому в последнее время стали изучать влияние периодических структур, в частности в растениях, на оптические свойства (Vogelmann, Björn, 1984; Héban, Lee, 1984; Jacquemoud, Baret, 1990; Vogelmann, 1993; Lee et al., 2000; Thomas et al., 2010).

В ряде работ рассматриваются некоторые специфические особенности распространения света в листьях растений (Neville, Caveney, 1969; Héban, Lee, 1984; Vogelmann, Björn, 1984; Jacquemoud, Baret, 1990; Graham et al., 1993; Vogelmann, 1993; Gould, Lee, 1996; Lee et al., 2000; Vukusic et al., 2007; Whitney et al., 2009a, б; Glover, Whitney, 2010; Thomas et al., 2010; Vignolini et al., 2012). Однако ответы на самые важные вопросы, касающиеся закономерностей распространения света в листьях растений, до настоящего времени не получены, в том числе на такие важные вопросы, как смещение красной границы, увеличение эффективности

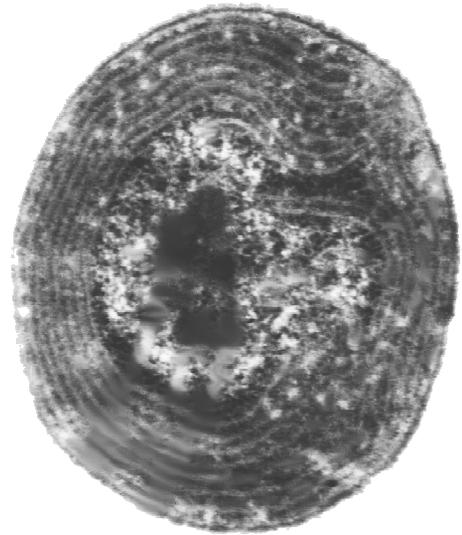


Рис. 3. Электронная микроскопия клеток цианобактерий *Synechocystis* sp. с чувствительностью к токсическому воздействию солей тяжелых металлов (Богачева, 2011).

фотосинтеза при дополнительном облучении, расширение области поглощения.

Длиннопериодические структуры также имеются и в цианобактериях (рис. 3).

В радужных водорослях *Cystoseira tamariscifolia* (Hudson) Papenfuss (Lopez-Garcia et al., 2018) найдены опаловые ФК-структуры. Анализ показывает присутствие двух-трех заполненных жиром везикул в каждой из ее клеток. Внутри этих клеток сферические жировые шарики выстраиваются в трехмерную решетку, как в опалах. Водоросли могут менять расположение сфер, регулируя рассеяние света внутри клеток. Предполагается, что подобные механизмы помогают водорослям направлять входящий свет в свои хлоропласты, где происходит фотосинтез. Во многих растениях также найдены периодические структуры.

Проанализируем более подробно расчеты спектров пропускания и электрического поля в гранах, состоящих из тилакоидов.

Расчет спектральных характеристик модельных структур листьев. Допустим, что в среде, состоящей из двух материалов толщиной d_1 и d_2 и показателями преломления n_1 и n_2 ($n_1 > n_2$), интерференция возникает, когда выполняется условие

$$2(n_1 d_1 \cos\theta_1 + n_2 d_2 \cos\theta_2) = m\lambda. \quad (1)$$

Селективное отражение световой волны может быть достигнуто и с помощью многослойных структур.

Оптический отклик произвольных многослойных структур вычисляется с использова-

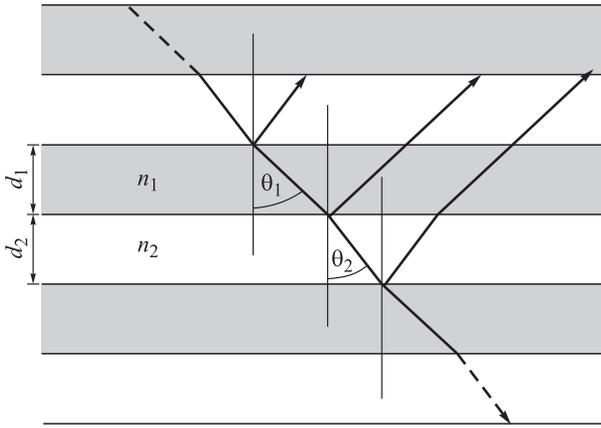


Рис. 4. Многослойная структура из двух материалов с толщиной d_1 и d_2 и показателями преломления n_1 и n_2 .

нием метода трансфер матриц (Шабанов и др., 2005).

Аналогичное селективное отражение может быть получено для объектов, состоящих из одного материала, но имеющего спиральную структуру. Примером подобного вещества может служить холестерический жидкий кристалл (Беляков, 1988).

Как видим, периодические материалы, имеющие селективное отражение, морфологически различны и часто встречаются в природе. При этом их роль и значение для фотосинтеза изучены недостаточно.

Рассмотрим более подробно распространение света в среде, состоящей из слоев толщиной Z_N и имеющей показатель преломления n_N . Пусть плоская электромагнитная волна распространяется вдоль оси Z . Структура является периодической с периодом d с двумя подрешетками с показателями преломления n_1 и n_2 (рис. 4).

Амплитуды волн (A и B), идущих в правом и левом направлении соответственно, в предыдущем слое зависят от этих же значений в текущем:

$$\begin{aligned} A_{N-1} &= \frac{1}{2}(1+C)A_N e^{-ik_N Z_N} + (1-C)B_N e^{ik_N Z_N}, \\ B_{N-1} &= \frac{1}{2}(1-C)A_N e^{-ik_N Z_N} + (1+C)B_N e^{ik_N Z_N}. \end{aligned} \quad (2)$$

Для ТЕ-волны (электрическая составляющая перпендикулярна плоскости падения)

$$\begin{aligned} E(z, N) &= (A_N^{TE} e^{-ik_N z} + B_N^{TE} e^{ik_N z}), \\ H(z, N) &= ik_N (A_N^{TE} e^{-ik_N z} - B_N^{TE} e^{ik_N z}), \\ C &= \frac{k_N}{k_{N-1}}. \end{aligned} \quad (3)$$

Для ТМ-волны

$$\begin{aligned} H(z, N) &= (A_N^{TM} e^{-ik_N z} + B_N^{TM} e^{ik_N z}), \\ E(z, N) &= i \frac{n_N^2}{k_N} (A_N^{TM} e^{-ik_N z} - B_N^{TM} e^{ik_N z}), \\ C &= \frac{k_{N-1} n_N^2}{k_N n_{N-1}^2}, \\ k_N &= \frac{\omega}{c} \sqrt{n_N^2 - n_0^2 \sin^2 \theta}, \end{aligned} \quad (4)$$

где Z – локальная для каждого слоя переменная, начало отсчета по ней помещаем на правую границу слоя; θ – угол падения луча из внешней среды.

При нормальном падении света $k_N = \omega n_N / c$ выражения (2) и (3) становятся тождественными.

Зная, что на выходе из структуры существует только исходящая волна ($A_{out}; B_{out} = 0$), можно получить массив относительных значений амплитуд в каждом из слоев ФК путем компьютерных вычислений.

Коэффициент пропускания

$$T = 1 - \left| \frac{B_0}{A_0} \right|^2. \quad (6)$$

Эти вычисления позволили также найти распределение электромагнитного поля в слоистой структуре (рис. 5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее изученной подобной структурой являются иридопласты бегонии (Jacobs et al., 2016) (см. рис. 1).

На рис. 6, 1 показан расчетный спектр бездефектной структуры с параметрами, взятыми из работы Jacobs et al. (2016): вход света в диапазоне длин волн от 460 до 560 нм в слоистую структуру затруднен из-за селективного отражения. Поскольку молекулы, возбужденные светом длиной волны менее 460 нм, флуоресцируют в соответствии с правилом Стокса на более длинных волнах, попадающих в стоп-зону, спектр вынужденного излучения растений смещается в красную область.

Кроме того, границы стоп-зоны изменяются вплоть до образования дополнительных областей из-за неоднородности показателей преломления на линиях поглощения красителей. Например, хлорофилл b с линиями поглощения 643 и 435 нм расширяет стоп-зону с 460–560 до

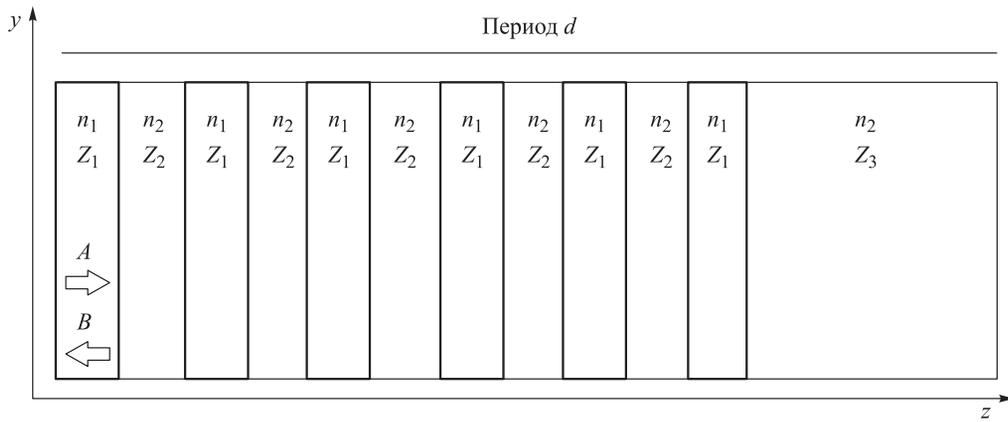


Рис. 5. Длиннопериодическая структура с периодом d с подрешетками, имеющими показатели преломления n_1 и n_2 .

460–610 нм, а хлорофилл a с линиями поглощения 680 и 410 нм образует новую зону селективного отражения 670–710 нм. В таких случаях происходит сильное взаимодействие между экситонным и брэгговским резонансами (Ивченко, Поддубный, 2013; Ivchenko, Poddubny, 2013; Казанов и др., 2017; Kazanov et al., 2017).

Отношение n_1^2/n_2^2 называется диэлектрическим контрастом. Свойства фотонных кристаллов с малым диэлектрическим контрастом отличаются от структур с высоким контрастом (Paillotin et al., 1998).

В природных объектах (растениях) клеточные структуры имеют малое различие в показателях преломления. Тем не менее спектр электромагнитных волн имеет зонный характер. Плотность фотонных состояний $\rho(\lambda)$ для этой структуры (рис. 6, 2) повышается на краях стоп-зоны. Увеличение электромагнитного поля на краях стоп-зоны в несколько раз в фотонных кристаллах с большим диэлектрическим контрастом отмечено в работе В. С. Горелика, В. В. Капаева (2016).

Вся стоп-зона разделена на две части (de и fp). Красное падение квантового выхода обусловлено уменьшением в этой области длин волн ($e'o$) плотности фотонных состояний (рис. 6, 4).

Из рис. 6 также понятна причина усиления эффекта Эмерсона. При облучении молекул длинной волны в области (ef) возбужденные фотоны из (fp) перебрасываются в часть зоны (de). При этом увеличивается квантовый выход фотосинтеза в красной области спектра (Коршунов и др., 2018; Korshunov et al., 2018).

Наличие в веществе чередующейся структуры с периодом, близким к длине электромагнитной волны, приводит к формированию разрешенных и запрещенных фотонных зон. Возможность формирования этих зон впервые установлена в работе В. П. Быкова (1975), в которой автор развил идеи Э. М. Парселла по управлению спонтанным излучением атомов, помещенных в микрорезонатор со стенками из многослойных пленок (по сути, в полость одномерного фотонного кристалла). В дальнейшем

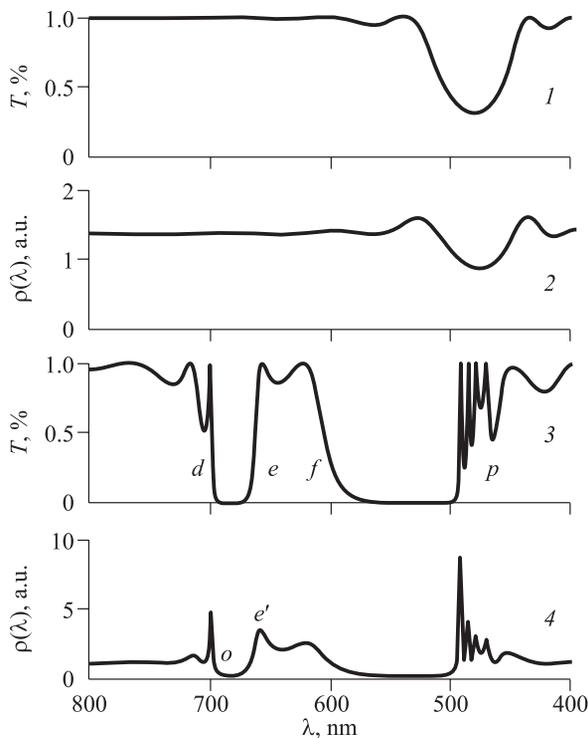


Рис. 6. Спектр пропускания бездефектной слоистой структуры (1), плотность фотонных состояний ($\rho(\lambda)$) (2), спектр пропускания структуры с учетом линий поглощения хлорофиллов (3) и плотность фотонных состояний ($\rho(\lambda)$) (4). Вся стоп-зона разделена на две части (de и fp). Красное падение квантового выхода обусловлено уменьшением в этой области длин волн ($e'o$) плотности фотонных состояний (4).

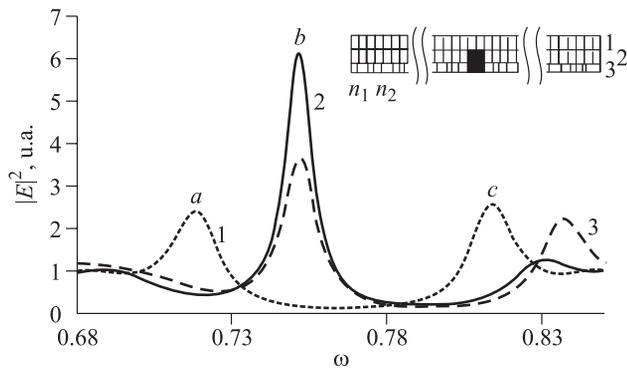


Рис. 7. Частотная зависимость квадрата модуля электрического поля E в дефектном слое. 1 – упорядоченная структура без дефекта; 2 – дефектный слой расположен в центре структуры; 3 – дефект в центре разупорядоченной структуры; a и c – края стоп-зоны; b – дефектная мода. На вставке в верхнем правом углу изображены слоистые структуры (номера которых соответствуют номерам рассчитанной частотной зависимости модуля электрического поля E). Черным цветом в центре вставки изображено положение дефектного слоя.

особенности фотонных зон анализировались в ряде работ (Горелик и др., 2012; Vetrov et al., 2015; Горелик, Капаев, 2016; Gorelik, Караев, 2016).

Термин «фотонные кристаллы», предложенный Е. Yablonovitch (1987), относится к периодическим структурам, в которых формируются фотонные зоны. Различают одно-, двух- и трехмерные фотонные кристаллы. Одной из реализаций трехмерного фотонного кристалла являются минералы опалов и органические опаловые матрицы. Подобные структуры обнаружены и в растительных клетках.

Реальная структура отличается от представленной модельной наличием дефектов. Поэтому рассмотрены случаи изменения электромагнитного поля и спектров пропускания в зависимости от искажений в толщине слоев. Как известно, в идеальном кристалле поле увеличивается в центре при частотах, соответствующих краям стоп-зоны (рис. 7, линия 1) (Горелик, Капаев, 2016; Gorelik, Караев, 2016).

При наличии структурных отклонений в спектре пропускания фотонного кристалла появляется дефектная мода, при этом электромагнитное поле внутри кристалла на данной длине волны значительно увеличивается (рис. 7, линия 2, b).

Это явление остается весьма значимым и при малых случайных отклонениях в толщине слоев (Шабанов и др., 2017).

Возьмем в качестве одной из подрешеток вещество с хлорофиллом b . Результаты расчета с

учетом спектра поглощения хлорофиллов представлены на рис. 6, 3.

Из сравнения рис. 6, 1 и 6, 3 видны произошедшие изменения стоп-зоны. Она расширилась, и появились дополнительные моды, которые обусловлены изменениями показателей преломления на линиях поглощения.

Плотность фотонных состояний (см. рис. 6, 4) в этом случае больше, чем плотность фотонных состояний неокрашенной упорядоченной структуры (см. рис. 6, 2).

Следует обратить особое внимание на то, что фотозависимые химические вещества способны менять спектр под воздействием излучения. В частности, хлорофиллы в возбужденном состоянии обладают линией поглощения, сдвинутой в красную область. Рассчитанное при этом смещение плотности фотонных состояний объясняет эффект усиления Эмерсона, при котором увеличивается квантовый выход фотосинтеза в красной области спектра (Рабинович, 1951; Witt, 1979).

В работе Н. Т. Witt (1979) получено распределение электромагнитного поля на тилакоидах исходя из спектра поглощения (рис. 8, 2). Видно хорошее согласие между 8, 1 и 8, 2.

Из экспериментальных данных (Холл, Рао, 1983; Физиология растений, 2007) известно, что эффект фотосинтеза в длинноволновой области выше, чем в средней.

Для объяснения этого экспериментального факта проведены расчеты изменения электрического поля на тилакоидах для систем с перестраиваемым спектром.

Как видно на рис. 8, поле существенно больше при наличии нескольких линий поглощения (см. рис. 8, 3), чем при одной (см. рис. 8, 1). Аналогично ведет себя квантовый выход.

В листьях бегонии, как и других растений, фотосинтез происходит в хлоропластах. Но иридопласты – это хлоропласты, организованные особым образом. Поэтому к гранам в хлоропластах применимы все выводы, полученные для иридопластов, кроме более коротковолновой зоны селективного отражения.

При этом надо учитывать, что иридопласты образуют пространственно упорядоченную структуру, находясь под эпидермисом. Хлоропласты же хаотично распределены в листе и имеют скрытую упорядоченность.

Этим структуры различаются между собой, однако обладают свойствами фотонных кристаллов и выполняют роль светособирающих комплексов.

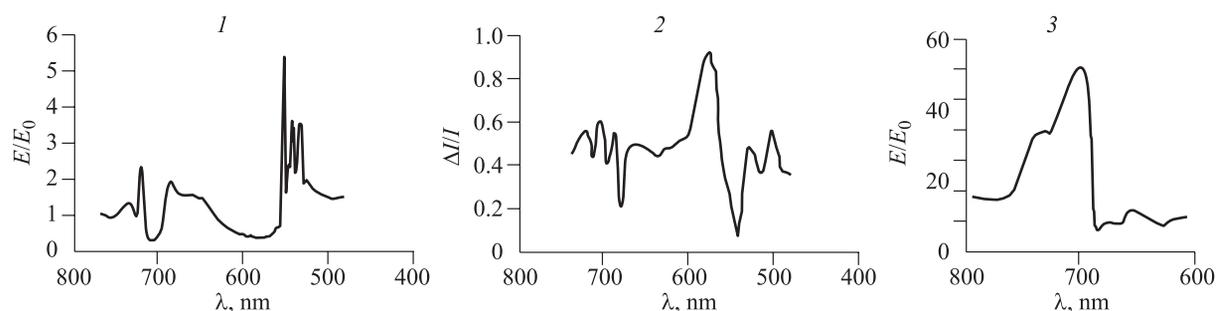


Рис. 8. 1 – частотная зависимость максимума электромагнитного поля на центральном слое для структуры с учетом линий поглощения хлорофиллов (см. рис. 6, 3); 2 – распределение электрического поля в зависимости от длины волны для мультислоев хлорофилла, полученных из спектров поглощения (Witt, 1979); 3 – зависимость электрического поля на тилакоидах при освещении двумя линиями света: неизменной с длиной волны 660 нм и дополнительной, изменяющейся в диапазоне от 550 до 800 нм.

Понятие о светособирающих комплексах впервые введено в работе Н. Gaffron и К. Wohl (1936) на основании экспериментальных данных R. Emerson и W. Arnold (1932). Авторы назвали их фотосинтезирующими единицами, поскольку при каждой вспышке света выделяется одна молекула кислорода на 2500 молекул хлорофилла. Хотя в дальнейшем предлагалось и другое количество молекул хлорофилла – 300–5000 (Mirkovic et al., 2017).

В многочисленных работах предложены различные пути переноса энергии и виды антенн. Эти результаты обобщены и проанализированы в работе Т. Mirkovic et al. (2017). Существуют пути переноса возбуждения в линейной одно- и двумерной планарной форме. Неэффективность одномерной модели по сравнению с двумерной проявляется в большем числе шагов, необходимых для передачи энергии в реакционный центр. Антенную систему принято изображать как энергетическую воронку. Более короткие волны света поглощаются комплексами периферийных антенн, а затем следуют процессы переноса энергии к пигментам с более низкой энергией, расположенным ближе к реакционному центру. Кроме того, рассмотрены модели организации антенн: «модель подключенных единиц», где все реакционные центры соединены друг с другом; «доменная модель», где два реакционных центра близки друг к другу, но группы из двух не связаны друг с другом; «модель озера», характеризующаяся идеальной связностью, когда энергия движется свободно между учредительными единицами; «модель пули» (или модель отдельных единиц), крайний случай, когда энергия возбуждения, поглощаемая антенными хромофорами, всегда переносится в одни и те же реакционные центры (Mirkovic et al., 2017).

Как отмечалось выше, энергия поглощенных квантов света тем или иным путем направляется в реакционный центр. Он обычно представляет собой димер молекул хлорофилла, связанных водородной связью. Хотя в последнее время это понятие расширилось. Для передачи энергии света также предлагаются разные механизмы. В работе Т. Mirkovic et al. (2017) анализируются существующие модели антенных комплексов. В недавнее время механизм передачи энергии кванта света по антенному комплексу в реакционный центр рассматривался с теорией вибронной квантовой когерентности (Fuller et al., 2014; Romero et al., 2014). Квант света возбуждает электронную систему молекулы, и возбуждение не двигается последовательно от молекулы к молекуле, а делокализуется и идет одновременно по разным путям и только под конец собирается в одном месте. Это и есть квантовая когерентность. В 2007 г. с использованием метода двумерной электронной спектроскопии была подтверждена квантовая когерентность.

Электронные процессы в молекулах развиваются на фемтосекундных временных масштабах. Однако эксперименты показывают, что квантовая когерентность существует больше пикосекунды. Поэтому было сделано предположение, что это связано не с экситонным механизмом передачи энергии, а с вибронным (колебательным). Но аналогичная задержка может происходить при учете ФК-структуры гран (Ивченко, Поддубный, 2013; Ivchenko, Poddubny, 2013). Поэтому особенности светособирающего комплекса и передачи энергии в реакционный центр в достаточной мере описываются ФК-структурой гран и иридопластов.

Как известно (Холл, Рао, 1983; Физиология растений, 2007), в процессе фотосинтеза гене-

рируется ток протонов (точнее, протонный потенциал) через мембрану, который обеспечивает энергией синтез АТФ и дает энергию для некоторых процессов.

Процесс получения АТФ по сути является электрическим. При начальной стадии фотосинтеза происходит поступление энергии и образование мембранного электрического потенциала в тилакоидах хлоропластов, который сказывается на трансмембранных ионных потоках.

В биологические мембраны встроены комплексы специальных белков, которые трансформируют энергию. Если в клетку поступает свободная энергия с квантами света (в процессе фотосинтеза), она приводит к движению электронов. В результате образуются молекулы АТФ и увеличивается разность электрохимических потенциалов на мембранах. АТФ и мембранный потенциал – это два стабильных источника энергии для различных видов внутриклеточной работы.

В настоящее время предполагаемый процесс фотосинтеза описан на молекулярном уровне. В этом процессе участвуют различного вида молекулы, взаимодействие между которыми согласовано по времени. Фотосинтетический аппарат включает в себя в основном следующие объекты и процессы: светособирающую антенну, реакционный центр, цепь транспорта электронов, механизм согласования электронного транспорта с трансмембранным переносом протонов, синтез АТФ из аденозиндифосфата АДФ. Важной составляющей в клетке является процесс поддержания соотношения АТФ/АДФ на уровне, отличающемся от термодинамического равновесия, что помогает АТФ служить донором энергии, изменяя равновесие реакций, в которых он задействован (Скулачев, 1989).

Р. Mitchell (1966) впервые предположил, что фотогенерация вызывает разность электрических потенциалов на тилакоидных мембранах хлоропласта, что стало одним из важных положений хемиосмотической гипотезы. Он также предложил векторный перенос электронов и протонов. Это утверждение опиралось на данные о повышении рН в суспензии хлоропластов при действии света (Neumann, Jagendorf, 1964). Но экспериментальное исследование электрических процессов в мембранах хлоропласта началось при развитии новых методов анализа, например: электрохромных изменений абсорбции (Junge, Witt, 1968), микроэлектродной регистрации потенциала (Bulychev et al., 1972), метода

светового градиента (Fowler, Kok, 1974), потенциал-чувствительных абсорбционных зондов (Schuurmans et al., 1978), встраивания фрагментов фотосинтетического аппарата в липидные мембраны (Vassiliev et al., 1997).

Проведенные исследования позволили накопить богатый экспериментальный материал о процессах, связанных с фотосинтезом. Для синтеза АТФ из АДФ, по Р. Mitchell (1966), используется электрическая энергия. Если убрать разность потенциалов через мембрану, то должен прекратиться синтез. Это подтвердилось в ходе экспериментов на искусственных мембранах с использованием специально синтезированных ионов, резко повышающих проводимость мембран для протонов. Е. А. Либерман с соавт. (1969) привели экспериментальные доказательства верности гипотезы Р. Mitchell (1966).

D. Oesterhelt и W. Stoerkenius (1971) открыли белок, подобный зрительному пигменту глаза животных, – родопсин, который был назван бактериородопсином. Е. Racker и W. Stoerkenius (1974) объединили в модельной фосфолипидной мембране бактериородопсин с АТФ-синтазой и получили молекулярный комплекс, способный синтезировать АТФ при освещении.

После различных проверок теория Р. Mitchell (1966) была признана верной, что позволило использовать ее для объяснения процессов фотосинтеза.

Появление на мембранах тилакоидов потенциала выявлено и в работе Н. Т. Witt (1979), который выполнил также различные оптические исследования. В данной его работе найдено, что, если два протона проходят через мембрану, значение электрического потенциала V_0 на мембране можно вычислить:

$$V_0 = \frac{2el}{\epsilon\epsilon_0 A}. \quad (7)$$

Один водный слой в тилакоидной мембране и липидный слой имеют каждый толщину $l \sim 30 \text{ \AA}$. С помощью этой формулы определяется напряжение на мембране тилакоидов $V_0 < 50 \text{ мВ}$, что соответствует напряженности поля около $1.7 \times 10^5 \text{ в/см}$.

Н. Т. Witt (1979) предположил две возможности:

- если поле установлено, то это вызывает протонное движение;
- или происходит первичное движение протонов, которое вызывает появление поля. В работе предполагается второй вариант.

При этом появление поля обусловлено возбуждением светом молекул хлорофилла, не симметрично распределенного в тилакоидной мембране (Junge, Witt, 1968).

Возможны два пути создания потенциала на тилакоидах. Но при этом не учитывается структура гран, состоящая из тилакоидов. При учете ФК-структуры отмечается возрастание электромагнитного поля на тилакоидах, что может способствовать диссоциации воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты расчетов оптических свойств длиннопериодических растительных структур позволяют в рамках единого подхода объяснить особенности первичных стадий фотосинтеза, а именно:

– появление стоп-зон, возникновение двух фотосистем (разделение стоп-зоны на две), особенность длинноволнового квантового выхода – ослабление его при облучении светом в области от 685 до 710 nm и его усиление при дополнительном облучении в области 650 nm (эффект Эмерсона);

– диссоциацию воды в мягком режиме из-за возрастания на слоях электромагнитного поля, смещения красной границы разложения воды в сторону длинных волн в квазиупорядоченных структурах по сравнению со структурами с малым периодом и уменьшение напряжения, необходимого для диссоциации воды в хлоропластах при их освещении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляков В. А. Дифракционная оптика периодических сред сложной структуры. М.: Наука, 1988. 254 с.

Бляхер Л. Я., Быховский Б. Е., Микулинский С. Р. История биологии с древнейших времен до начала XX века. М.: Наука, 1972. 564 с.

Богачева А. С. Чувствительность цианобактерий к токсическому действию солей тяжелых металлов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 14.03.04. СПб.: Ин-т токсикологии ФМБА, 2011. 21 с.

Быков В. П. Излучение атомов вблизи материальных тел: некоторые вопросы квантовой теории // Квантовая электроника. 1975. Т. 4. С. 861–866.

Горелик В. С., Капаев В. В. Усиление электромагнитного поля в ограниченных одномерных фотонных кристаллах // Журн. эксп. теор. физ. 2016. Т. 150. Вып. 3(9). С. 435–444.

Горелик В. С., Воцинский Е. А., Злобина Л. И. Структура и свойства фотонных кристаллов, заполненных квантовыми точками диэлектриков и метал-

лов // Инж. журн.: наука и инновации. 2012. № 5(5). С. 112–124.

Ивченко Е. Л., Поддубный А. Н. Резонансная дифракция электромагнитных волн на твердом теле (обзор) // Физика твердого тела. 2013. Т. 55. № 5. С. 833–849.

Казанов Д. Р., Пошакинский А. В., Шубина Т. В. Замедление света резонансными фотонными кристаллами со сложной элементарной ячейкой // Письма в Журн. эксп. и теор. физики. 2017. Т. 105. Вып. 1. С. 10–14.

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.

Красновский А. А. Обратимое фотохимическое восстановление хлорофилла аскорбиновой кислотой // ДАН. 1948. Т. 60. № 3. С. 421–424.

Либерман Е. А., Топалы В. П., Цофина Л. М., Ясайтис А. А., Скулачев В. П. Транспорт ионов и электрический потенциал митохондриальных мембран // Биохимия. 1969. Т. 34. Вып. 5. С. 1083–1087.

Медведев С. С. Физиология растений: учебник. СПб.: БХВ-Петербург, 2012. 512 с.

Рабинович Е. Фотосинтез. Т. 1. М.: Иностран. лит.-ра, 1951. 622 с.

Скулачев В. П. Энергетика биологических мембран. М.: Наука, 1989. 564 с.

Тимирязев К. А. Избранные сочинения: В 4 т. Т. 1. Солнце, жизнь и хлорофилл. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. 701 с.

Физиология растений: учебник для студ. вузов / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова, Н. Р. Мейчик, А. М. Носов, О. Г. Полесская, Е. В. Харитонашвили, В. В. Чуб; под ред. И. П. Ермакова. 2-е изд. испр. М.: Изд. центр «Академия», 2007. 640 с.

Холл Д., Рао К. Фотосинтез. Пер. с англ. М.: Мир, 1983. 134 с.

Шабанов В. Ф., Ветров С. Я., Шабанов А. В. Оптика реальных фотонных кристаллов. Жидкокристаллические дефекты, неоднородности. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 209 с.

Шабанов А. В., Кориунов М. А., Буханов Е. Р. Исследование электромагнитного поля в одномерных фотонных кристаллах с дефектами // Компьютерная оптика. 2017. Т. 41. № 5. С. 680–686.

Arvidsson P.-O., Sundby C. A model for the topology of the chloroplast thylakoid membrane // Austral. J. Plant Physiol. 1999. V. 26. N. 7. P. 687–694.

Austin J. R., Staehelin L. A. Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography // Plant Physiol. 2011. V. 155. P. 1601–1611.

Bulychev A. A., Andrianov V. K., Kurella G. A., Litvin F. F. Microelectrode measurements of the transmembrane potential of chloroplasts and its photoinduced changes // Nature. 1972. V. 236. N. 5343. P. 175–177.

Emerson R., Arnold W. The photochemical reaction in photosynthesis // J. Gen. Physiol. 1932. V. 16. N. 2. P. 191–205.

- Fowler C. F., Kok B. Direct observation of a light-induced electric field in chloroplasts // *Biochim. Biophys. Acta (BBA). Bioenergetics*. 1974. V. 357. Iss. 2. P. 308–318.
- Fuller F. D., Pan J., Gelzinis A., Butkus V., Senlik S. S., Wilcox D. E., Yocum C. F., Valkunas L., Abramavicius D., Ogilvie J. P. Vibronic coherence in oxygenic photosynthesis // *Nature Chem*. 2014. V. 6. P. 706–711.
- Gaffron H., Wohl K. Zur Theorie der Assimilation // *Die Naturwissenschaften*. 1936. Bd. 24. Ht. 6. S. 81–90.
- Glover B. J., Whitney H. M. Structural colour and iridescence in plants: the poorly studied relations of pigment colour // *Ann. Bot.* 2010. V. 105. Iss. 4. P. 505–511.
- Gorelik V. S., Kapaev V. V. Electromagnetic-field amplification in finite one-dimensional photonic crystals // *J. Exp. Theor. Phys.* 2016. V. 123. Iss. 3. P. 373–381 (Original Rus. Text © V. S. Gorelik, V. V. Kapaev, 2016, publ. in *Zhurnal Eksperimental'noi i Teoreticheskoi Fiziki*. 2016. V. 150. N. 3. P. 435–444).
- Gould K. S., Lee D. W. Physical and ultrastructural basis of blue leaf iridescence in four Malaysian understory plants // *Am. J. Bot.* 1996. V. 83. N. 1. P. 45–50.
- Graham R. M., Lee D. W., Norstog K. Physical and ultrastructural basis of blue leaf iridescence in two neotropical ferns // *Am. J. Bot.* 1993. V. 80. N. 2. P. 198–203.
- Héban C., Lee D. W. Ultrastructural basis and developmental control of blue iridescence in Selaginella leaves // *Am. J. Bot.* 1984. V. 71. N. 2. P. 216–219.
- Hodge A. J., McLean J. D., Mercer F. V. Ultrastructure of the lamellae and grana in the chloroplasts of *Zea mays* L. // *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 1955. V. 1. N. 6. P. 605–614.
- Ivchenko E. L., Poddubny A. N. Resonant diffraction of electromagnetic waves from solids (a review) // *Phys. Solid State*. 2013. V. 55. Iss. 5. P. 905–923 (Original Rus. Text © E. L. Ivchenko, A. N. Poddubny, 2013, publ. in *Fizika Tverdogo Tela*. 2013. V. 55. N. 5. P. 833–849).
- Jacobs M., Lopez-Garcia M., Phrathep O.-P., Lawson T., Oulton R., Whitney H. M. Photonic multilayer structure of *Begonia* chloroplasts enhances photosynthetic efficiency // *Nat. Plants*. 2016. V. 2. N. 11. Article number: 16 162. P. 1–21.
- Jacquemoud S., Baret F. PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra // *Rem. Sens. Environ.* 1990. V. 34. Iss. 2. P. 75–91.
- Junge W., Witt H. T. On the ion transport system of photosynthesis – investigations on a molecular level // *Zeitschrift für Naturforschung B. J. Chem. Sci.* 1968. V. 23. Iss. 2. P. 244–254.
- Kazanov D. R., Poshakinskiy A. V., Shubina T. V. Slow light in resonant photonic crystals with a complex unit cell // *J. Exp. Theor. Phys. Letters*. 2017. V. 105. Iss. 1. P. 8–12 (Original Rus. Text © D. R. Kazanov, A. V. Poshakinskiy, T. V. Shubina, 2017, publ. in *Pis'ma v Zhurnal Eksperimental'noi i Teoreticheskoi Fiziki*. 2017. V. 105. N. 1. P. 10–14).
- Kinoshita S., Yoshioka S., Miyazaki J. Physics of structural colors // *Rep. Progress in Physics*. 2008. V. 71. N. 7. P. 76 401–76 431.
- Kirchhoff H., Hall C., Wood M., Herbstová M., Tsabari O., Nevo R., Charuvi D., Shimoni E., Reich Z. Dynamic control of protein diffusion within the granal thylakoid lumen // *PNAS*. 2011. V. 108. N. 50. P. 20 249–20 253.
- 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 // *Doklady Physics*. 2018. V. 63. Iss. 1. P. 1–4 (Original Rus. Text © M. A. Korshunov, A. V. Shabanov, E. R. Bukhanov, V. F. Shabanov, 2018, publ. in *Doklady Akademii Nauk*. 2018. V. 478. N. 3. P. 280–283).
- Lee D. W., Taylor G. T., Irvine A. K. Structural fruit coloration in *Delarbrea michieana* (Araliaceae) // *Int. J. Plant. Sci.* 2000. V. 161. N. 2. P. 297–300.
- Lopez-Garcia M., Masters N., O'Brien H. E., Lennon J., Atkinson G., Cryan M. J., Oulton R., Whitney H. M. Light-induced dynamic structural color by intracellular 3D photonic crystals in brown algae // *Sci. Adv.* 2018. V. 4. N. 4. eaan8917.
- McKenzie D. R., Yin Y., McFall W. D. Silvery fish skin as an example of a chaotic reflector // *Proc. R. Soc. Lond. A. Math., Phys., and Engineer. Sci.* 1995. V. 451. Iss. 1943. P. 579–584.
- Mirkovic T., Ostroumov E. E., Anna J. M., van Grondelle R., Govindjee, Scholes G. D. Light absorption and energy transfer in the antenna complexes of photosynthetic organisms // *Chem. Rev.* 2017. V. 117. N. 2. P. 249–293.
- Mitchell P. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 1966. V. 41. Iss. 3. P. 445–502.
- Mustardy L., Garab G. Granum revisited. A three-dimensional model – where things fall into place // *Trends Plant Sci.* 2003. V. 8. Iss. 3. P. 117–122.
- Neumann J., Jagendorf A. T. Light-induced pH changes related to phosphorylation by chloroplasts // *Arch. Biochem. Biophys.* 1964. V. 107. Iss. 1. P. 109–119.
- Neville A. C., Caveney S. Scarabaeid beetle exocuticle as an optical analogue of cholesteric liquid crystals // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 1969. V. 44. Iss. 4. P. 531–562.
- Oesterhelt D., Stoerkenius W. Rhodopsin-like protein from the purple membrane of *Halobacterium halobium* // *Nat. New Biol.* 1971. V. 233. N. 39. P. 149–152.
- Paillet G., Leibl W., Gapiński J., Breton J., Dobek A. Light gradients in spherical photosynthetic vesicles // *Biophys. J.* 1998. V. 75. Iss. 1. P. 124–133.
- Racker E., Stoerkenius W. Reconstitution of purple membrane vesicles catalyzing light-driven proton uptake and adenosine triphosphate formation // *J. Biol. Chem.* 1974. V. 249. Iss. 2. P. 662–663.
- Romero E., Augulis R., Novoderezhkin V. I., Ferretti M., Thieme J., Zigmantas D., Grondelle R. van. Quantum coherence in photosynthesis for efficient solar-energy conversion // *Nature Phys.* 2014. V. 10. P. 676–682.
- Schuurmans J. J., Casey R. P., Kraayenhof R. Transmembrane electrical potential formation in spinach chloroplasts. Investigation using rapidly-responding extrinsic probe // *FEBS Letters*. 1978. V. 94. Iss. 2. P. 405–409.
- Shimoni E., Rav-Hon O., Ohad I., Brumfeld V., Reich Z. Three-dimensional organization of higher-plant chlo-

- roplast thylakoid membranes revealed by electron tomography // *Plant Cell*. 2005. V. 17. P. 2580–2586.
- Starkey T., Vukusic P.* Light manipulation principles in biological photonic systems // *Nanophotonics*. 2013. V. 2. N. 4. P. 289–307.
- Teyssier J., Saenko S. V., Marel D. van der, Milinkovitch M. C.* Photonic crystals cause active colour change in chameleons // *Nature Communications*. 2015. V. 6. Article number: 6368. P. 1–7.
- Thomas K. R., Kolle M., Whitney H. M., Glover B. J., Steiner U.* Function of blue iridescence in tropical understory plants // *J. R. Soc. Interface*. 2010. V. 7. Iss. 53. P. 1699–1707.
- Vassiliev I. R., Jung Y. S., Mamedov M. D., Semenov A. Yu., Golbeck J. H.* Near-IR absorbance changes and electrogenic reactions in the microsecond-to-second time domain in Photosystem I // *Biophys. J.* 1997. V. 72. Iss. 1. P. 301–315.
- Vetrov S. Ya., Pankin P. S., Timofeev I. V.* Spectral properties of one-dimensional photonic crystal with anisotropic defect layer of nanocomposite // *Phys. Wave Phenom.* 2015. V. 23. Iss. 1. P. 35–38.
- Vignolini S., Thomas M. M., Kolle M., Wenzel T., Rowland A., Rudall P. J., Baumberg J. J., Glover B. J., Steiner U.* Directional scattering from the glossy flower of *Ranunculus*: how the buttercup lights up your chin // *J. R. Soc. Interface*. 2012. V. 9. Iss. 71. P. 1295–1301.
- Vogelmann T. C.* Plant tissue optics // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1993. V. 44. P. 231–251.
- Vogelmann T. C., Björn L. O.* Measurement of light gradients and spectral regime in plant tissue with a fiber optic probe // *Physiologia Plantarum*. 1984. V. 60. Iss. 3. P. 361–368.
- Vukusic P., Hallam B., Noyes J.* Brilliant whiteness in ultrathin beetle scales // *Science*. 2007. V. 315. Iss. 5810. P. 348.
- Vukusic P., Sambles J. R.* Photonic structures in biology // *Nature*. 2003. V. 424. P. 852–855.
- Whitney H. M., Kolle M., Alvarez-Fernandez R., Steiner U., Glover B. J.* Contributions of iridescence to floral patterning // *Commun. Integr. Biol.* 2009a. V. 2. Iss. 3. P. 230–232.
- Whitney H. M., Kolle M., Andrew P., Chittka L., Steiner U., Glover B. J.* Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators // *Science*. 2009b. V. 323. Iss. 5910. P. 130–133.
- Witt H. T.* Energy conversion in the functional membrane of photosynthesis. Analysis by light pulse and electric pulse methods. The central role of the electric field // *Biochim. Biophys. Acta*. 1979. V. 505. N. 3–4. P. 355–427.
- Yablonovitch E.* Inhibited spontaneous emission in solid-state physics and electronics // *Phys. Rev. Lett.* 1987. V. 58. Iss. 20. P. 2059–2062.

OPTICAL PROCESSES IN PHOTOSYNTHESIS

E. R. Bukhanov¹, M. A. Korshunov², A. V. Shabanov²

¹*Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

²*Kirensky Institute of Physics, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50/38, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: k26tony@ya.ru, kors@iph.krasn.ru, alexch_syb@mail.ru

A review of the state and analysis of works related to optical processes of photosynthesis are given. Particular attention is paid to the work on the investigation of these processes in iridoplasts and chloroplasts with photonic crystal structure. From a general point of view, a photonic crystal (PhC) is a superlattice with a characteristic scale of periodicity of permittivity (refractive indices) of the order of the wavelength of the light wave. In such structures, the forbidden bands occur in the spectrum of electromagnetic waves. This means that in a given spectral range the light of any polarization cannot enter the PhC or exit in any direction. An important property of PhC is high degree of localization of electromagnetic waves on the lattice defects. In this case, defective energy levels manifest themselves in the forbidden zones of the PhC. An atom or molecule emit a quantum with a frequency corresponding to a defective mode. Most of the works dealing with the study of optical processes of photosynthesis have not taken into account the features of light propagation in structures. Periodic structures have been found in the plant and animal world. This paper presents the effect of a long-period structure on the optical properties and local characteristics of light waves, including the transmission and reflection spectrum, as well as the distribution of the electromagnetic field in the layered structure. Based on modern mathematical apparatus, the main spectral and optical characteristics were calculated using the example of a begonia plant. In recent works describing the propagation of light, the long-period structure was not taken into account. However, for the interpretation of the results, concepts (antenna, reaction center, the presence of two photosystems) without a detailed description of the physical nature were introduced. In addition, we had to employ a resonance mechanism for the transfer of excitation energy from the donor molecule to the acceptor molecule and quantum coherence. The analysis of the data obtained within the framework of a unified approach made it possible to explain the mechanism of the effect on photosynthesis, namely, the appearance of two photosystems (division of the stop zone into two parts), the feature of the long-wavelength quantum yield, its amplification (Emerson effect), including the red boundary shift, the efficiency of photosynthesis with additional irradiation and the expansion of the absorption region.

Keywords: *optics, photonic crystals, photosynthesis.*

How to cite: *Bukhanov E. R., Korshunov M. A., Shabanov A. V. Optical processes in photosynthesis // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 5: 19–32 (in Russian with English abstract). DOI: 10.15372/SJFS20180502*