

УДК 535.3

ФОТОНИКА ХЛОРОПЛАСТОВ РАСТЕНИЙ

© 2023 г. Е. Р. Буханов^{1, 2, *}, М. Н. Волочаев¹, С. А. Пятина²

¹Институт физики имени Л.В. Киренского Сибирского отделения Российской академии наук — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Федеральный исследовательский центр “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”, Красноярск, Россия

²Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”, Красноярск, Россия

*E-mail: k26tony@ya.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023 г.

После доработки 22.05.2023 г.

Принята к публикации 28.06.2023 г.

Показано, что особенности распространения света в листьях растений зависят от длиннопериодической упорядоченности в хлоропластах и спектральных характеристик пигментов. При учете дисперсии спектра поглощения хлорофилла происходит увеличение плотности фотонных состояний и смещение пика спектра в область длин волн эффективного фотосинтеза, что способствует повышению вероятности протекания фотосинтетических процессов.

DOI: 10.31857/S036767652370254X, EDN: GZYILU

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших процессов, происходящих в зеленом листе под действием света, является, безусловно, фотосинтез. На первом этапе фотосинтеза происходит поглощение света и перенос заряда в тилакоидных мембранах внутри хлоропластов. Важную роль в поглощении света играют пигментные комплексы, содержащие хлорофиллы, каротиноиды и белки [1]. Образование растительных пигментов и их роль в процессе фотосинтеза изучаются на протяжении длительного времени [1, 2]. Между тем поглощение света зависит не только от поглощающей способности пигментов, но и от строения листа [3]. В работах [4–6] описаны структуры растений, которые имеют период, сравнимый с длиной волны видимого света. В результате взаимодействия света с такими структурами возникает интерференционная окраска. Подобный эффект принято называть структурной окраской [7]. Первые работы о роли такой окраски появились в 2016 г. [4], и с тех пор каждый год находят новые структурные элементы, работающие по тому же принципу. В растениях встречается несколько форм структурной окраски, которая может быть обусловлена поверхностными дифракционными решетками, многослойными отражателями или геликоидальными образованиями. Поверхностные дифракционные решетки образуют наноразмерные узоры гребней. Многослойный отражатель представляет собой стопку чередующихся слоев с разными толщинами и показателями преломления. Такие многослойные системы в живой природе принято

называть биофотонно-кристаллическими [4]. Это название они получили по аналогии с фотонными кристаллами — искусственно созданными сверхрешетками с периодом диэлектрической проницаемости порядка длины световой волны. В таких структурах [8, 9] можно управлять скоростью оптического излучения и локализацией электромагнитных волн.

Влияние биофотоннокристаллического строения на спектральные характеристики и эффективность фотосинтеза представлены в работе [10]. В большинстве природных объектов хлоропласты находятся под покровом кутикулы и эпидермиса, что затрудняет прямые измерения их оптических характеристик и структурных параметров. Для таких объектов ценную информацию дает метод просвечивающей электронной микроскопии.

В настоящей работе исследованы оптические процессы, протекающие в хлоропластах пшеницы, с учетом их строения и дисперсии молекул хлорофилла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Электронная микроскопия

Были изучены флаговые листья здоровой полевой среднестатистической пшеницы Красноярская 12, собранные на этапе колошения. Для электронно-микроскопических исследований были взяты высежки из средней части полностью сформированного листа. Полученные частицы листьев фиксировали 2.5%-м глутаральдегидом в

фосфатном буфере с последующей дофиксацией 1%-м OsO₄ (Sigma, США) на дистиллированной воде при комнатной температуре. После фиксации образцы обезвоживали этанолом и ацетоном и пропитывали смесью эпоновых смол и аралдита в соотношении 4 : 1 [11]. Пропитку и полимеризацию проводили в порядке, описанном в работе [12]. Для получения ультратонких срезов использовали ультрамикротом Leica EM UC7. Изображения получали в цифровом виде на просвечивающем электронном микроскопе Hitachi HT 7700.

Численное моделирование

Моделью, используемой наиболее широко для описания оптических свойств биологических объектов, является биофотонно-кристаллическая [13]. Она состоит из чередующихся слоев стромы и тилакоидов, соизмеримых с длиной волны видимого диапазона.

За счет разницы в показателях преломления слоев при прохождении света происходит его многократное переотражение на границах разделов. Это явление вызывает распространение встречных волн с соответствующими амплитудами A_i и B_i в каждом слое.

Метод трансфер-матриц позволяет упростить компьютерный расчет амплитуд стационарных (устоявшихся во времени) волн в каждом из слоев. Зная амплитуды A_i и B_i , можно рассчитать значения A_{i-1} и B_{i-1} . Для этого необходимо знать показатели преломления n_i и n_{i-1} , толщину слоя Z_i и частоту волны.

Можно записать: $(A_{i-1}, B_{i-1}) = Fn(A_i, B_i, Z_i, n_{i-1}, n_i, \omega)$.

Функция Fn одинакова для каждой пары слоев. Используя данную функцию, можно при заданных начальных условиях ($A_{out} = 1, B_{out} = 0$) найти (A_0, B_0) за $N + 1$ циклов, т.е. амплитуды падающей и отраженной волн.

Зная, что на выходе из структуры существует только исходящая волна ($A_{out} = 1; B_{out} = 0$), можно получить массив относительных значений амплитуд в каждом из слоев фотонного кристалла путем численного расчета. Это позволяет установить распределение электромагнитного поля в слоистой структуре и спектр ее пропускания.

Коэффициент пропускания T [9] при обязательном условии идентичности показателей преломления сред до и после образца выражается как

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

Для определения плотности фотонных состояний использовалась формула, полученная в работе [14].

Дисперсия учитывалась изменением действительной части показателя преломления в области

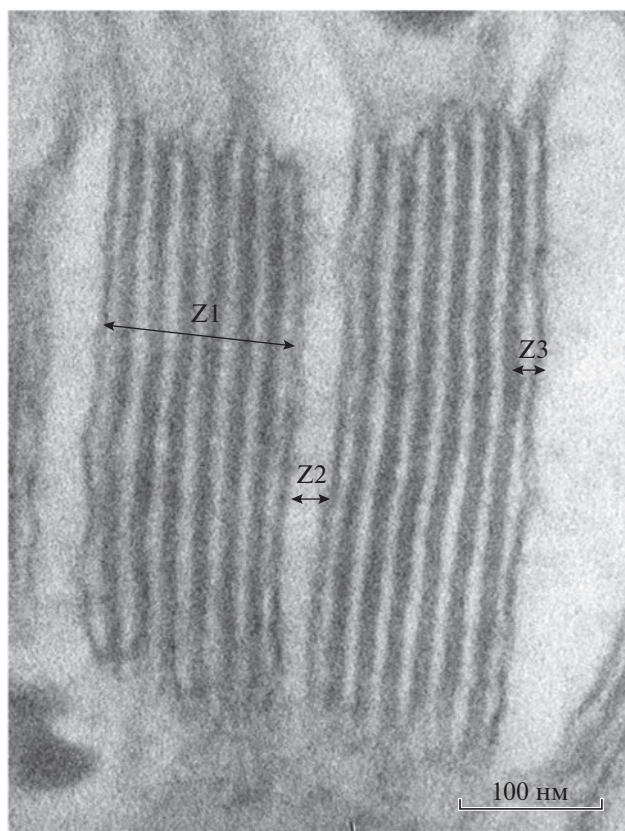


Рис. 1. Снимок участка хлоропласта, полученный с помощью просвечивающего электронного микроскопа. Z1, Z2 и Z3 – единичные слои грани, межгранального пространства и тилакоида, соответственно.

линий поглощения хлорофиллов a и b с помощью метода, представленного в работе [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ

С помощью просвечивающей электронной микроскопии были получены снимки структуры хлоропластов пшеницы Красноярская 12. На рис. 1 изображены участки хлоропласта. Периодические структуры – грани, состоящие из плотно упакованных тилакоидов, – имеют характерный размер ~140 нм (рис. 1). Размеры были оценены с нескольких изображений. Тилакоиды, включая люмен, имеют ширину порядка 18 ± 2 нм, а расстояние стромы составляет 9 ± 1.5 нм. Серия кадров этого участка, полученных под разными углами наклона образца к пучку, показывает, что данные структуры расположены на разном уровне по толщине среза. Варьируя образец относительно падения электронного пучка, мы определили оптимальное положение, когда грана расположена строго перпендикулярно, и ее абсолютные размеры можно наблюдать без искажений. Среднее расстояние между мембранами составляет примерно 60 нм.

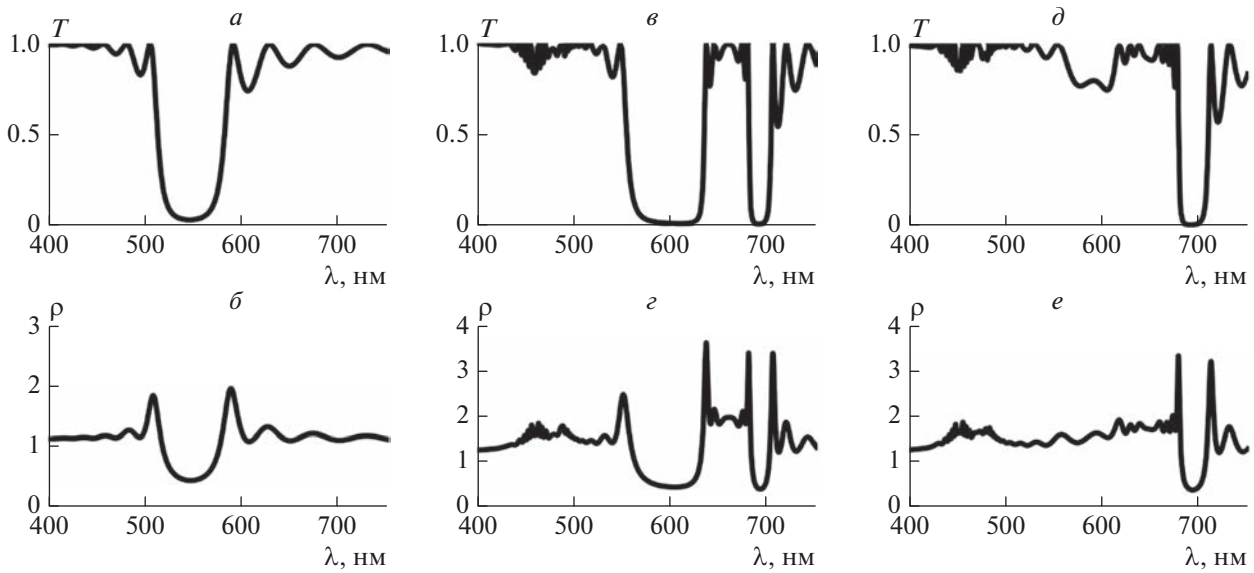


Рис. 2. Расчетные графики для гранальной структуры. Спектр пропускания без учета дисперсии (*a*). График плотности фотонных состояний без учета дисперсии (*б*). Спектр пропускания с учетом дисперсии (*в*). График плотности фотонных состояний с учетом дисперсии (*г*). Спектр пропускания для увеличенной на 10% структуры с учетом дисперсии (*д*). График плотности фотонных состояний для увеличенной на 10% структуры с учетом дисперсии (*е*).

На основе параметров, указанных на рис. 1, с помощью метода трансфер-матриц были рассчитаны спектр пропускания и график плотности фотонных состояний (рис. 2*a* и 2*б*).

В данной статье рассматривалась немагнитная среда ($\mu = 1$), состоящая из слоев толщиной z_N с показателем преломления n_N . Плоская электромагнитная волна распространяется вдоль оси Oz . Амплитуды A и B волн, движущиеся соответственно вправо и влево в предыдущем слое, зависят от этих же значений в текущем слое [16].

Расчитанный спектр пропускания имеет запрешенную зону в области видимого диапазона на длинах волн 505–590 нм и график плотности фотонных состояний с максимумами, соответствующими краям стоп-зоны. В модели без учета дисперсии зона селективного отражения соответствует зеленому цвету.

Результаты расчета с учетом дисперсии представлены на рис. 2*в* и 2*г*. Можно наблюдать, что зона селективного отражения в зеленой области сохранилась, а также появилась дополнительная стоп-зона в красной области, края которой соответствуют области эффективного фотосинтеза. На краях стоп-зон находятся пики плотности фотонных состояний, указывающие на повышение вероятности протекания квантовых процессов на данных длинах волн. Такая спектральная картина является весьма устойчивой при изменении периода структуры в пределах 10%. При более значительном изменении периода стоп-зона в зеленой области исчезает, а в красной области сохраняется.

Размеры грани могут изменяться на величину до 30% за счет движения тилакоидов в зависимо-

сти от внешних условий [17]. Увеличив ширину грани в нашей модели на 10%, мы получили случай, представленный на рис. 2*д* и 2*е*.

Из рис. 2*д* и 2*е* видно, что при увеличении периода сохраняется стоп-зона в красной области, но при этом в зеленой исчезает. Таким образом при изменении параметров решетки происходит перераспределение мест концентрации энергии.

Для более детальной оценки оптических характеристик структуры хлоропласта была рассчитана модель, основанная на размерах тилакоидов (малых слоев). Каждая стопка тилакоидов соответствовала по размерам одной грани в предыдущей модели. Также были построены модели с учетом изменения размеров за счет пропорционального увеличения каждого тилакоида и с учетом дисперсии линий поглощения хлорофиллов.

Можно видеть, что результаты, представленные на рис. 2 и 3, совпадают. Стоп-зоны занимают те же положения, хотя несколько отличаются по форме. Пики плотности фотонных состояний соответствуют тем же длинам волн. В случае изменения размеров на 10% зеленая стоп-зона не превышает уровень ассимиляций.

Для последней модели были проведены расчеты угловых зависимостей. Результаты представлены на рис. 4, где видно изменение плотности фотонных состояний (рис. 4*a*) и амплитуды электромагнитной волны (рис. 4*б*) в зависимости от угла падения волны, в том числе многократное увеличение при высоких углах.

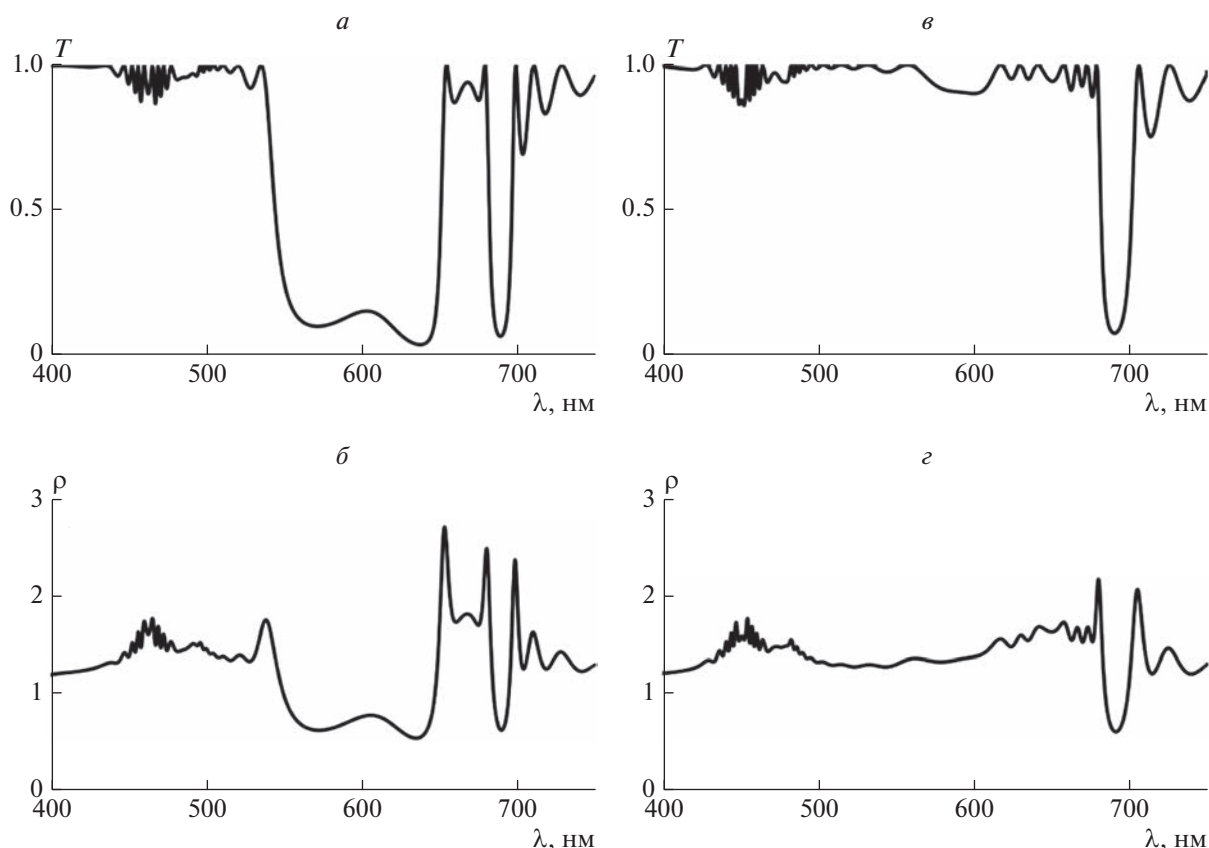


Рис. 3. Расчетные графики для тилакоидной структуры. Спектр пропускания с учетом дисперсии (а). График плотности фотонных состояний с учетом дисперсии (б). Спектр пропускания для увеличенной на 10% структуры с учетом дисперсии (в). График плотности фотонных состояний для увеличенной на 10% структуры с учетом дисперсии (г).

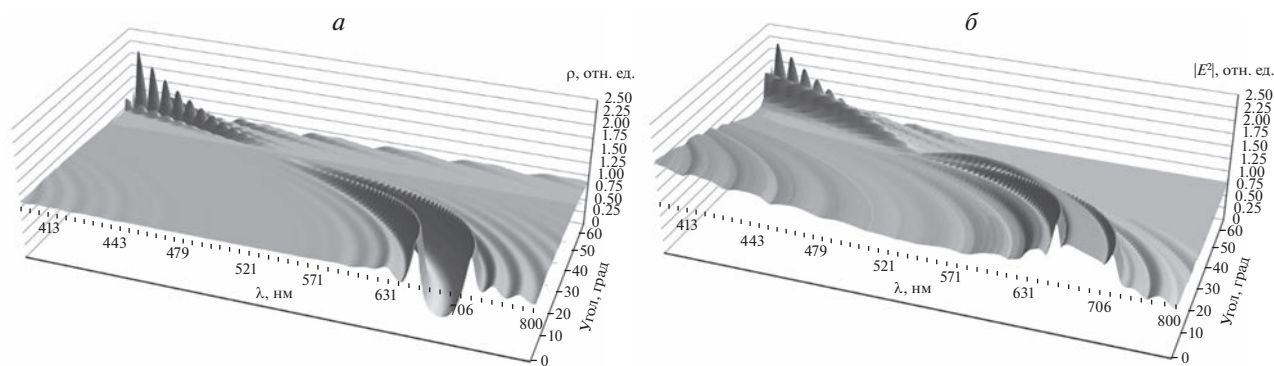


Рис. 4. Графики угловых зависимостей плотности фотонных состояний (а) и амплитуды электромагнитного поля (б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные, приведенные на рис. 2, свидетельствуют о смещении спектров в красную область при увеличении размеров слоев структуры. Более сильные изменения плотность фотонных состояний претерпевает в зеленой области: стоп-зона исчезла практически полностью (рис. 3в и 3г).

Таким образом, резонансные явления в слоистой среде могут вызывать усиление амплитуды в области частот эффективного фотосинтеза. На

других частотах происходит уменьшение амплитуды, что предохраняет растение от перегрева.

Интересно отметить, что в таких структурах стоп-зона, находящаяся в области эффективного фотосинтеза, сохраняется даже при пятидесятипроцентном разупорядочении [16], и на ее краях также наблюдается повышенная плотность фотонных состояний.

Полученные результаты показывают (см. рис. 1), что хлоропласт пшеницы имеет упорядоченную

структуру с периодом, сравнимым с длиной волны видимого диапазона. Отличительной чертой хлоропластов пшеницы является наличие упорядоченных цилиндрических дискообразных гран. В таких структурах возможно проявление сильных взаимодействий между экситонным, брэгговским и решеточным резонансами [3, 10, 15]. На рис. 2 и 3 виден рост плотности фотонных состояний в области эффективного фотосинтеза. Это связано с тем, что локальная амплитуда превышает амплитуду падающей волны (локальное усиление).

Согласно золотому правилу Ферми, скорость химических реакций, происходящих под действием света, пропорциональна плотности фотонных состояний. Кроме этого, следует иметь в виду, что вероятность фотохимической реакции зависит от локальной амплитуды электрического поля. В работе Х.Т. Уитта [18] была показана поляризованность трансмембранного поля. Отрицательные заряды обнаружены снаружи мембраны, а положительные – внутри нее. Это означает, что первичные акцепторы электронов расположены на внешней поверхности, а первичные доноры – на внутренней. Таким образом, связь между фотосинтезом и электрическим полем впервые была предложена Х.Т. Уиттом [18].

Эффективность фотосинтеза зависит также от механизмов межмолекулярного переноса энергии. Как показали Д.Р. Казанов и др. [19], в фотоннокристаллических структурах происходит замедление света, что способствует переносу энергии к реакционному центру при любом механизме межмолекулярного переноса энергии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показана способность биофотонных кристаллов эффективно концентрировать энергию излучения в диапазоне длин волн, соответствующих области эффективного фотосинтеза за счет изменения периода решетки и дисперсии молекул хлорофилла. В соответствии с золотым правилом Ферми это увеличивает вероятность протекания фотосинтетических процессов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Jacquemoud S., Ustin S.* Leaf optical properties. Cambridge: CUP, 2019. 556 p.
2. *Rabinowitch E.* Photosynthesis and related processes. N.Y.: Intersci. Publ., 1945. 1208 p.
3. *Capretti A., Ringsmuth A.K., van Velzen J.F. et al.* // *Light Sci. Appl. J.* 2019. V. 8. Art. No. 5.
4. *Jacobs M., Lopez-Garcia M., Phrathep O.P. et al.* // *Nat. Plants. J.* 2016. V. 2. Art. No. 16162.
5. *Bukhanov E.R., Gurevich Y.L., Shabanova K.A.* // *PIERS-Fall. Xiamen. China. J.* 2019. P. 2890.
6. *Airoldi C.A., Ferria J., Glover B.J.* // *Curr. Opin. Plant Biol. J.* 2019. V. 47. P. 81.
7. *Sun J., Bhushan B., Tong J.* // *RSC Advances.* 2013. V. 3. P. 14862.
8. *Bykov D.A., Doskolovich L.L., Bezus E.A. et al.* // *Optics Express.* 2014. V. 22. Art. No. 25084.
9. *Шабанов В.Ф., Ветров С.Я., Шабанов А.В.* Оптика реальных фотонных кристаллов. Новосибирск: Изд. СО РАН, 2005. 239 с.
10. *Коршунов М.А., Шабанов А.В., Буханов Е.Р., Шабанов В.Ф.* // *ДАН.* 2018. Т. 478. № 3. С. 280; *Korshunov M.A., Shabanov A.V., Bukhanov E.R., Shabanov V.F.* // *Dokl. Phys.* 2018. V. 63. No. 1. Art. No. 1.
11. *Bondarenko O.Y.* // *Phys. Plants Gen. J.* 2015. V. 47. P. 253.
12. *Гайер Г.* Электронная гистохимия. М.: Мир, 1974. 488 с.
13. *Bukhanov E., Shabanov A.V., Volochaev M.N. et al.* // *Plants.* 2021. V. 10. Art. No. 1967.
14. *D'Aguanno G., Mattiucci N., Scalora M. et al.* // *Phys. Rev. E.* 2004. V. 70. Art. No. 16612.
15. *Lin M.-Y., Xu W.-H., Bikbaev R.G. et al.* // *Materials.* 2021. V. 14. P. 2788.
16. *Shabanov A.V., Korshunov M.A., Bukhanov E.R.* // *Comp. Opt.* 2017. V. 41. P. 680.
17. *Chow W.S., Kim E., Horton P. et al.* // *Photochem. Photobiol. Sci.* 2005. V. 4. P. 1081.
18. *Witt H.T.* // *Biochim. Biophys. Acta.* 1979. V. 505. P. 355.
19. *Казанов Д.З., Пошатаинский А.В., Шубина Т.В.* // *Письма в ЖЭТФ.* 2017. Т. 105. С. 10; *Kazanov D.R., Poshakinskiy A.V., Shubina T.V.* // *JETP Lett.* 2017. V. 105. P. 8.

Photonics of plant chloroplasts

E. R. Bukhanov^{a, b, *}, M. N. Volochaev^a, S. A. Pyatina^b

^a*Kirensky Institute of Physics, Federal Research Centre Krasnoyarsk Scientific Centre of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

^b*Federal Research Centre Krasnoyarsk Scientific Centre of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

*e-mail: k26tony@ya.ru

It is shown that the features of light propagation in plant leaves depend on the long-range ordering in chloroplasts and spectral characteristics of pigments. It has been established that, with regard of the dispersion of the chlorophyll absorption spectrum, the photonic density of states increases and the spectral peak shifts to the effective photosynthesis wavelength range, which enhances the probability of the photosynthesis processes.