

УДК 620.187.3, 58.085

Doi: 10.31772/2712-8970-2021-22-4-708-717

Для цитирования: Влияние структуры хлоропластов на плотность фотонных состояний и эффективность преобразования солнечной энергии / К. А. Шабанова, Ю. Ю. Логинов, Е. Р. Буханов и др. // Сибирский аэрокосмический журнал. 2021. Т. 22, № 4. С. 708–717. Doi: 10.31772/2712-8970-2021-22-4-708-717.

For citation: Shabanova K. A., Loginov Y. Y., Bukhanov E. R., Volochaev M. N., Pyatina S. A. The chloroplast structure influence on photon states density and efficiency of solar energy conversion. *Siberian Aerospace Journal*. 2021, Vol. 22, No. 4, P. 708–717. Doi: 10.31772/2712-8970-2021-22-4-708-717.

Влияние структуры хлоропластов на плотность фотонных состояний и эффективность преобразования солнечной энергии *

К. А. Шабанова^{1**}, Ю. Ю. Логинов¹, Е. Р. Буханов^{2,3},
М. Н. Волочаев², С. А. Пятина^{2,4}

¹Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева
Российская Федерация, 660037, г. Красноярск, просп. им. газ. «Красноярский рабочий», 31

²Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН

Российская Федерация, 660036, г. Красноярск, ул. Академгородок, 50, стр. 38

³Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, 660036, г. Красноярск, ул. Академгородок, 50

⁴Сибирский федеральный университет, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Российская Федерация, 660041, г. Красноярск, Свободный просп., 79, корп. 4

**E-mail: shabanova.ksenia@mail.ru

Благодаря поглощению солнечной энергии в хлоропластах – зелёных пластидах – происходит преобразование солнечной энергии в энергию химических связей. Изучение процессов фотосинтеза и увеличение его эффективности актуально для разработки замкнутых систем жизнеобеспечения, в том числе, при длительных полетах в космосе. Хлоропласты в свою очередь наполнены стопками высокоупорядоченных тилакоидных мембран (гранами). На границе этих мембран и располагаются пигмент-белковые фотосинтетические комплексы. Долгое время структурным характеристикам хлоропластов не уделялось должного внимания и они изучались как изотропные вещества, однако в последние годы было показано, что они обладают анизотропными свойствами и высоким коэффициентом преобразования при разделении зарядов. В данной работе был предложен подход к более точному пространственному определению гран в хлоропластах растений и определению размеров единичного блока. Тилакоидные мембраны и границы состоящей из них грани отчетливо видны в электронном микроскопе, если пучок электронов направлен строго перпендикулярно. Было замечено, что при повороте столика разные области мембран становятся либо расплывчатыми, либо более четкими, что говорит о том, что грани в хлоропластах располагаются не в одной плоскости. Также проведено сравнение влияния разных внешних условий на структуру хлоропласта растения не только через сравнение морфологических характеристик, но и посредством численного моделирования и сравнения спектральных свойств объектов. Для численного моделирования были определены периодические решетки для основных структурных единиц хлоропластов разных образцов. На основе этих решеток были рассчитаны спектры пропускания с помощью метода трансфер матриц. Также полученные значения электромагнитной волны вдоль решетки позволили рассчитать графики плотности фотонных состояний. Результаты расчетного метода графиков плотности фотонных состояний на основе структуры хлоропластов позволили не просто оценить

* Исследования были выполнены на оборудовании центра коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН. The studies were performed on the equipment of Resource sharing center of the FRC KSC of the SB RAS.

возможную эффективность фотосинтеза, но и напрямую связать эти модели с внешними условиями, влияющими на растение.

Ключевые слова: биофотонный кристалл, плотность фотонных состояний, электронная микроскопия, фотосинтез.

The chloroplast structure influence on photon states density and efficiency of solar energy conversion

K. A. Shabanova^{1**}, Y. Y. Loginov¹, E. R. Bukhanov^{2,3},
M. N. Volochaev², S. A. Pyatina^{2,4}

¹Reshetnev Siberian State University of Science and Technology
31, Krasnoyarskii rabochii prospekt, Krasnoyarsk, 660037, Russian Federation

²Kirensky Institute of Physics FRC “KSC of SB RAS”

50, Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

³Federal Research Center “KSC of SB RAS”

50, Akademgorodok St., 660036, Krasnoyarsk, Russian Federation

⁴Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University

79, Svobodnyi Av., 660041, Krasnoyarsk, Russian Federation

**E-mail: shabanova.ksenia@mail.ru

Due to the absorption of solar energy in chloroplasts – green plastids, solar energy is converted into the energy of chemical bonds. Studying the processes of photosynthesis and increasing its efficiency is relevant for the development of closed life support systems, including during long flights in space. Chloroplasts are filled with stacks of highly ordered tilakoid membranes (granas). Pigment-protein photosynthetic complexes are located on the border of these membranes. For a long time, the structural characteristics of chloroplasts were not given due attention and they were studied as isotropic substances, but in recent years it has been shown that they have anisotropic properties and a high conversion coefficient during charge separation. In this work, an approach was proposed for a more accurate spatial determination of grains in plant chloroplasts and determination the single unit. Thylakoid membranes and the boundaries of the facet consisting of them are clearly visible in an electron microscope if the electron beam is directed strictly perpendicularly. It was noticed that when the stage is rotated, different regions of the membranes become either blurred or more distinct, which suggests that the granules in chloroplasts are not located in the same plane. Also, a comparison was made of the influence of different external conditions on the chloroplast structure of a plant, not only through a comparison of morphological characteristics, but also through numerical modeling and comparison of the objects spectral properties. For numerical simulation, periodic lattices were determined for the main structural units of chloroplasts of different samples. On the basis of these gratings, the transmission spectra were calculated using the transfer matrix method. Also, the obtained values of the electromagnetic wave along the lattice made it possible to calculate the graphs of the density of photon states. The results of the calculation method of plots of the density of photon states based on the structure of chloroplasts made it possible not only to assess the possible efficiency of photosynthesis, but also to directly relate these models to the external conditions affecting the plant.

Keywords: biophotonic crystal, density of photon states, electron microscopy, photosynthesis.

Введение

В процессе фотосинтеза энергия поглощения солнечного света преобразуется в энергию химических связей. Фотосинтез является единственным космическим процессом в биосфере, обеспечивающим увеличение ее свободной энергии за счет внешнего источника [1; 2]. Этот процесс обеспечивает атмосферу кислородом и всеми жизненно необходимыми продуктами.

К фотосинтезирующим организмам относятся высшие растения, водоросли, а также специфические группы бактерий. Все вышеприведенные организмы имеют свое строение, находятся в разнообразных природных условиях, но тем не менее обладают рядом общих свойств. В любом из них фотосинтетическое устройство преобразует энергию световой волны в химическую по схеме: световая → электронная → электрическая → химическая [3; 4].

Для описания этих процессов наиболее распространенной является следующая модель. Свет собирает антенны и возбуждает части молекул, электроны которых за счет переноса образуют электрический ток, а создаваемый при этом электрический потенциал обеспечивает процесс переноса протона и связанные с ними химические реакции. КПД разделения зарядов высоко ~ 95 % [5; 6], не достигнуто в искусственных преобразователях. Столь высокий КПД обусловлен, в том числе, строением хлоропластов, в которых располагаются основные элементы фотопреобразующей системы [7–9].

В настоящее время одним из самых перспективных структурных методов является электронная микроскопия [10–14]. Эти методы позволяют исследовать структуру образцов, их морфологию, оценивать размеры микрообъектов, упорядочение и ориентацию их относительно друг друга. Поэтому разработка новых подходов исследования для растровой и просвечивающей электронной микроскопии биологических объектов представляет собой значительный научный интерес.

Целью данной работы является исследование методом просвечивающей электронной микроскопии влияния структурных особенностей хлоропластов высших растений на примере полевой пшеницы и ячменя, выращенных в лабораторных и естественных условиях, на плотность фотонных состояний и эффективность преобразования солнечной энергии.

Методы. Пробоподготовка образцов

Одинаковые растения ячменя были выращены в двух разных условиях. В первом случае (лабораторном) растения росли в фитотроне, где параметры, воздействующие на образец, такие как вода, питание, интенсивность и время света, регулировались с помощью компьютера и растение оптимально обеспечивалось. Во втором случае растения росли на полях, где происходили регулярные общие поливы, а за все остальное отвечали естественные природные условия. Таким же образом выращивались растения пшеницы. На этапе колошения были собраны флаговые листья.

Структурные исследования проводили на небольших срезах листьев, фиксированных 2,5 % глутаральдегидом в фосфатно-солевом буфере с последующей дофиксацией 1 % тетроксидом осмия. После обезвоживания с помощью серии возрастающих концентраций спирта и ацетона образцы заливали эпоксидной смолой. Для исследования получали ультратонкие срезы на ультрамикротоме Leica EM UC7, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца [15; 16].

Цифровые изображения срезов получали в цифровом виде на просвечивающем электронном микроскопе Hitachi HT7700. Этот прибор позволяет рассматривать биологические объекты без их существенной деградации под действием электронного пучка. Образцы были рассмотрены при ускоряющем напряжении 100 кВ. Чтобы оценить положение тилакоидных мембран относительно друг друга, съемка изображений проводилась под разными углами.

Численное моделирование

За счёт разницы в показателях преломления слоёв, при прохождении света происходит его многократное переотражение на границах. Из-за этого в каждом слое существуют волны, движущиеся во встречных направлениях с амплитудами соответственно (A_i и B_i).

Метод трансфер-матриц позволяет упростить компьютерный расчёт амплитуд стационарных (устоявшихся во времени) волн в каждом из слоёв. Зная A_i и B_i , можно рассчитать 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 написать, что

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

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

Зная, что на выходе из структуры существует только исходящая волна ($A_{out} = 1; B_{out} = 0$), проведя численные расчеты, можно получить массив относительных значений амплитуд в каждом из слоев ФК. Это позволяет найти распределение электромагнитного поля в слоистой структуре и спектр её пропускания.

Коэффициент пропускания T [17] (обязательное условие: показатели преломления сред до и после образца – одинаковы):

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

Для определения плотности фотонных состояний использовалась формула, полученная в работе [18]:

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

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

График плотности фотонных состояний представляет собой набор точек. Каждая точка соответствует максимуму квадрата амплитуды электромагнитной волны при заданной частоте.

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены изображения срезов хлоропластов ячменя, выращенного в лабораторных и полевых условиях.

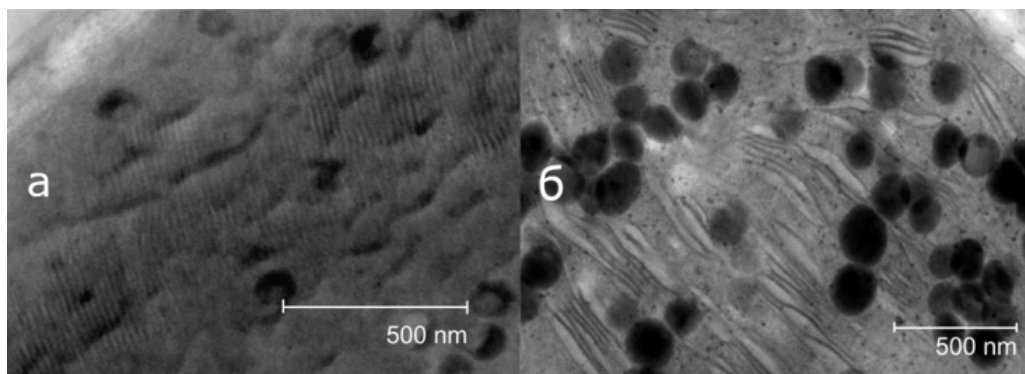


Рис. 1. Электронные микрофотографии срезов хлоропластов ячменя: *a* – выращенного в лабораторных условиях; *б* – выращенного в полевых условиях

Fig. 1. Electron micrographs of chloroplast sections barley: *a* – grown in laboratory conditions; *b* – grown in field conditions

Темные включения представляют собой зерна крахмала, размер которых варьируется от 100 до 250 нм, полосы – тилакоидные мембраны. Тилакоиды внутри хлоропластов представляют

собой ограниченные мембраной участки клетки, в которых происходят светозависимые реакции фотосинтеза.

Из снимков видно, что у растения, выращенного в лабораторных условиях, тилакоидные мембраны более упорядочены. Характер упаковки и степень ее выраженности отличаются, несмотря на то что генетически растения являются одинаковыми. Мембраны второго растения выглядят неоднородными и деформированными. Это говорит о том, что начальные условия, в которых выращивались растения, сильно влияют на внутреннюю структуру.

Также, при проведении наших исследований, было установлено, что при изменении угла наклона столика, на котором расположен образец, выраженность мембран становится различной, что говорит о том, что грани в хлоропластах находятся не в одной плоскости (рис. 2).

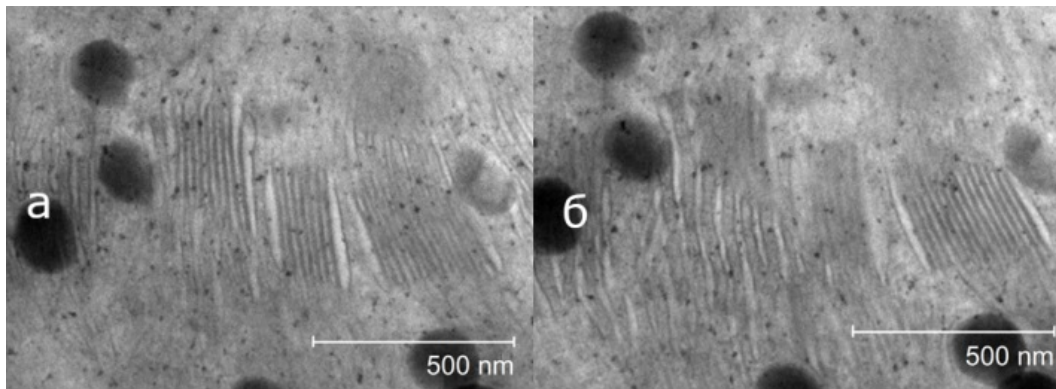


Рис. 2. Наблюдение тилакоидных мембран ячменя, выращенного в полевых условиях под разными углами

Fig. 2. Observation of the thylakoid membranes of field-grown barley from different angles

Из рис. 2 видно, что при изменении угла обзора на 15° меняется и четкость изображения мембран. Те же самые участки, что были четко выраженными (рис. 2, а), стали расплывчатыми или совсем не различимыми (рис. 2, б) после незначительного наклона столика, и наоборот.

Таким образом, расположение образца относительно пучка электронного микроскопа может влиять на видимую картину. Далее теорию проверяли на совсем другом образце. На рис. 3 изображены снимки структуры хлоропласта пшеницы Красноярская 12 под разными углами.

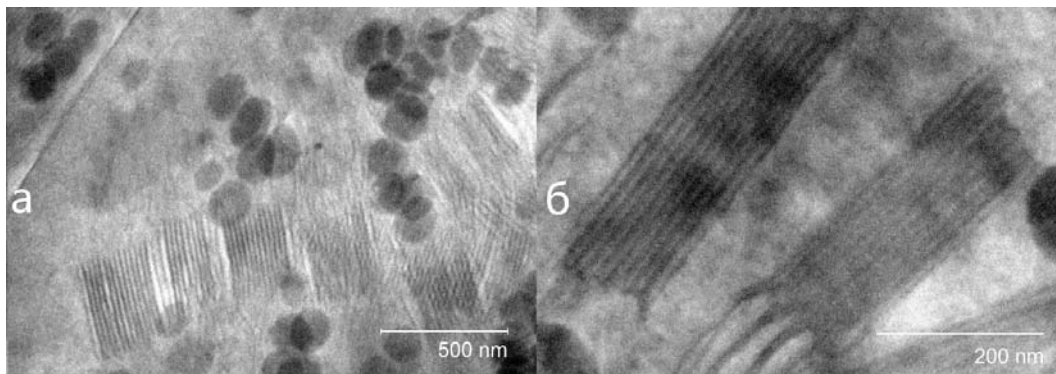


Рис. 3. Изображения тилакоидных мембран пшеницы под разными углами

Pic. 3. Images of wheat thylakoid membranes from different angles

Из рис. 3, а видно, что тилакоиды образуют длиннопериодическую структуру на протяжении всего хлоропласта и размер одной грани варьируется от 200 до 400 нм. Повернув образец,

тем самым изменив угол обзора, мы увидели, что одна большая граня представляет собой 2 граны (рис. 3, б) размерностью около 130 нм.

Таким образом, при изучении морфологических характеристик образцов, если не смотреть образец под разными углами, можно получить искаженную картину отличную от реальной. Для оценки расположения гран на протяжении всего хлоропласта необходимо посмотреть его под разными углами и выделить граны, которые изменяются в разных направлениях. Также при отклонении образцов относительно пучка на разные углы, можно увидеть «слипшиеся» граны, которые в определенных случаях могут казаться как одна на просвечивающем микроскопе. Благодаря этому методу, мы не только можем разделить их, но и оценить истинный размер единого блока.

Поскольку размеры тилакоидов (и расстояние в стопках между ними) крайне малы по отношению для проявления спектральной активности в области видимого диапазона, целесообразно считать целую стопку тилакоидов (грану) за единичный слой, усреднив их показатель преломления. И соответственно стромальное расстояние между гранями будет являться вторым слоем в структуре, состоящей из двух периодов, повторяющихся друг за другом. Таким образом, в такой структуре период может быть соизмерим с длиной волны света видимого диапазона.

По оценкам с изображений микроскопа (рис. 3, а), ширина хлоропласта в поперечном срезе составляет около 2,7 мкм. Толщина единой граны ~150 нм, а стромального расстояния между гранями ~80 нм. Показатели преломления были взяты из литературных данных: 1,48 для гран и 1,33 для стромы [19; 20]. Это позволило смоделировать кристалл, состоящий из 24 чередующихся слоев. Для случая с растениями, выращенными в естественных условиях, где на рисунке мы наблюдали искажение строгой упорядоченности тилакоидов в гранях, мы использовали случайное отклонение ширин слоев фотонного кристалла до 20 % относительно лабораторного случая. Согласно литературным данным, размеры гран могут изменяться до 30 % в зависимости от внешних условий [21]. Таким образом, установлена разница между снимками разных случаев в первом приближении, позволяющая оценить потенциальную возможность эффективного фотосинтеза в данных растениях.

Расчеты проводились с использованием метода трансфер матриц [17]. Этот метод позволяет рассчитывать спектр пропускания и отражения периодических, квазипериодических и неупорядоченных структур. На основе этого методы были получены графики пропускания и плотности фотонных состояний для обоих случаев (рис. 4).

Из рис. 4 отчетливо видно, что в случае с моделью полевых растений селективная зона отражения менее выражена и её края более размыты. Также максимумы плотности фотонных состояний, приходящиеся на края стоп-зоны, на порядок ниже, что свидетельствует о менее эффективной возможности возникновения реакции фотосинтеза. Согласно золотому правилу Ферми – плотность фотонных состояний прямо пропорциональна вероятности реакции. Исходя из этих расчетов в первом приближении, можно сказать, что второе растение будет расти на порядок хуже, чем первое, что и наблюдалось в реальных условиях.

Данная методика исследования с помощью ПЭМ представляет интерес для изучения морфологических изменений генетически одинаковых, но выращенных в разных условиях, биологических образцов. Эти методы будут полезны при исследовании процессов, проходящих в замкнутых экосистемах при случайных деструкционных воздействиях, которые характерны для условий космоса, например, в условиях отсутствия магнитного поля Земли, земного тяготения и при усиленном радиационном воздействии.

К тому же более ясное понимание процессов фотосинтеза напрямую позволит перенести полученные знания на искусственные устройства, основанные на фотовольтаике, которые жизненно необходимы для беспилотных аппаратов, находящихся на орбите.

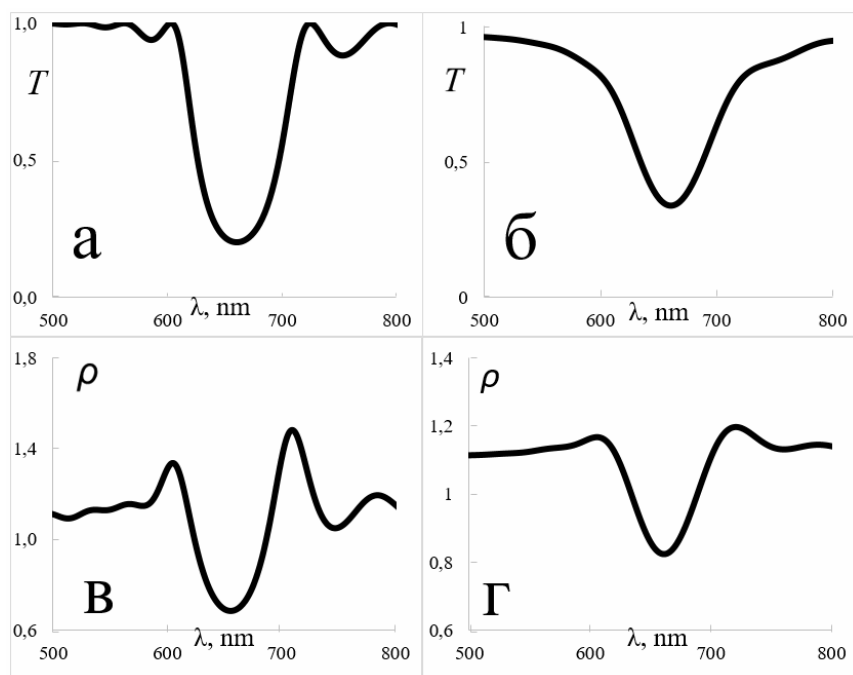


Рис. 4. Рассчитанные спектры для обеих моделей:
а – спектр пропускания для модели растения, выросшего в лабораторных условиях;
б – спектр пропускания для модели растения, выросшего в полевых условиях;
в – график плотности фотонных состояний для модели растения, выросшего в лабораторных условиях; *г* – график плотности фотонных состояний для модели растения, выросшего в полевых условиях

Fig. 4. Calculated spectra for both models:
a – transmission spectrum for a model of a plant grown in laboratory conditions;
b – transmission spectrum for a model of a plant grown in the field; *c* – a graph of the density of photon states for a model of a plant grown in laboratory conditions;
d – a graph of the density of photon states for a model of a plant grown in the field

Полученные результаты согласуются с хемиосмотической теорией Митчела [22] о механизмах преобразования энергии в биологических мембранах. Запасание энергии в АТФ происходит вследствие предварительного накопления зарядов на стенках мембраны. Разность электрохимического потенциала ионов водорода на сопрягающих мембранах (внутренних мембранах митохондрий, тилакоидов, хлоропластах) возникает за счёт поглощённых квантов света.

Заключение

1. Методом просвечивающей электронной микроскопии с высокой точностью определены размеры тилакоидов в различных хлоропластах образцов ячменя и пшеницы.

2. Обнаружено, что ансамбль гран и стромы образуют длиннопериодическую структуру с периодом сравнимым с длиной волны света (биофотоннокристаллическая структура).

4. Установлена зависимость упорядоченности тилакоидов в хлоропластах от условий внешней среды.

5. Высокая однородность размеров тилакоидов и резонансное взаимодействие брэгговских и спектральных полос поглощения фотосинтезирующих пигментов безусловно способствует высокому КПД разделения зарядов.

6. Установлено, что увеличение упорядоченности хлоропластов способствует росту плотности фотонных состояний и повышению эффективности фотосинтеза.

Библиографические ссылки

1. Jacquemoud S., Ustin S. Leaf Optical Properties. Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2019.
2. Rabinowitch E. Photosynthesis and Related Processes. Interscience Publishers: New York, NY, USA, 1945.
3. Blankenship R. E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. Wiley-Blackwell: New York, NY, US, 2014. 312p.
4. Буханов Е., Коршунов М., Шабанов А. Оптические процессы в фотосинтезе // Сибирский лесной журнал. 2018. № 5. С. 19–32.
5. Light absorption and energy transfer in the antenna complexes of photosynthetic organisms / T. Mirkovic, E. E. Ostroumov, J. M. Anna et al. // Chemical Reviews, 2017. Vol. 117, Is. 2. P. 249–293.
6. Тихонов А. Н. Трансформация энергии в хлоропластах – энергопреобразующих оргanelлах растительной клетки // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 4. С. 24–32.
7. Garab G. Self-assembly and structural-functional flexibility of oxygenic photosynthetic machineries: personal perspectives // Photosynth Res. 2016. Vol. 127(1). P. 131–50.
8. Rantala M., Rantala S., Aro E. Composition, phosphorylation and dynamic organization of photosynthetic protein complexes in plant thylakoid membrane. Photochem. Photobiol. Sci., 2020. P. 604-619.
9. The ultrastructure and flexibility of thylakoid membranes in leaves and isolated chloroplasts as revealed by small-angle neutron scattering. R. Ünneper, O. Zsiros, K. Solymosi et al. // Biochimia et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics. 2014. Vol. 1837, Is. 9. P. 1572–1580.
10. Photonic multilayer structure of Begonia chloroplasts enhances photosynthetic efficiency / M. Jacobs, M. Lopez-Garcia, O. P. Phrathep et al. Nat. Plants, 2016.
11. Characterization of chloroplast iridescence in Selaginella erythropus / N. J. Masters, M. Lopez-Garcia, R. Oulton et al. Int., 2018.
12. Bukhanov E. R., Gurevich Y. L., Shabanova K. A. A Study of Wheat Wax Optical Properties // In Proceedings of the 2019 Photonics & Electromagnetics Research Symposium-Fall (PIERS-Fall), Xiamen, China, 20 August 2019. P. 2890–2897.
13. The Role of Periodic Structures in Light Harvesting / E. R. Bukhanov, A. V. Shabanov, M. N. Volochaev, S. A. Pyatina. Plants, 2021.
14. Light-induced dynamic structural color by intracellular 3D photonic crystals in brown algae / M. Lopez-Garcia, N. Masters, H. E. O'Brien et al. Sci. Adv., 2018.
15. Karnovsky M. J. Simple methods for «staining with lead» at high pH in electron microscopy // J. Biophys. Biochem. Cyt., 1961. P. 729–732.
16. Semenova G. A., Romanova A. K. Crystals in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) leaves. Cell and Tissue Biology, 2011. P. 74–80.
17. Шабанов В. Ф., Ветров С. Я., Шабанов А. В. Оптика реальных фотонных кристаллов. Жидкокристаллические дефекты, неоднородности. Новосибирск : Издательство СО РАН, 2005. 209 с.
18. Density of modes and tunneling times in finite one-dimensional photonic crystals: A comprehensive analysis / G. D'Aguanno, N. Mattiucci, M. Scalora et al. Phys. Rev., 2004.
19. Bossard J. A., Lin L., Werner D. H. Evolving random fractal Cantor superlattices for the infrared using a genetic algorithm. J. R. Soc. Interface, 2016.
20. Nanophotonics of higher-plant photosynthetic membranes / A. Capretti, A. K. Ringsmuth, J. F. van Velzen et al. Light Sci. Appl., 2019.
21. Granal stacking of thylakoid membranes in higher plant chloroplasts: The physicochemical forces at work and the functional consequences that ensue / W. S. Chow, E. Kim, P. Horton, J. M. Anderson. Photochem. Photobiol. Sci., 2005. P. 1081–1090.
22. Холл Д., Рао К. Фотосинтез : пер. с англ. М. : Мир, 1983. 132 с.

References

1. Jacquemoud S., Ustin S. Leaf Optical Properties. Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2019.
2. Rabinowitch E. Photosynthesis and Related Processes. Interscience Publishers: New York, NY, USA, 1945.
3. Blankenship R. E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. Wiley-Blackwell: New York, NY, US, 2014. 312p.
4. Bukhanov E., Korshunov M., Shabanov A. [Optical processes in photosynthesis]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 2018, No. 5, C. 19–32. (In Russ.)
5. Mirkovic T., Ostroumov E. E., Anna J. M. et al. Light absorption and energy transfer in the antenna complexes of photosynthetic organisms. *Chemical Reviews*. 2017, Vol. 117, Is. 2, P. 249–293.
6. Tikhonov A. N. [Energy transformation in chloroplasts – energy-transforming organelles of a plant cell]. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 1996, No. 4, P. 24–32. (In Russ)
7. Garab G. Self-assembly and structural-functional flexibility of oxygenic photosynthetic machineries: personal perspectives. *Photosynth Res*. 2016, Vol. 127(1), P. 131–50.
8. Rantala M., Rantala S., Aro E. Composition, phosphorylation and dynamic organization of photosynthetic protein complexes in plant thylakoid membrane. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 2020. P. 604–619.
9. Ünneper R., Zsiros O., Solymosi K. et al. The ultrastructure and flexibility of thylakoid membranes in leaves and isolated chloroplasts as revealed by small-angle neutron scattering. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*. 2014, Vol. 1837, Is. 9, P. 1572–1580.
10. Jacobs M., Lopez-Garcia M., Phrathep O. P. et al. Photonic multilayer structure of Begonia chloroplasts enhances photosynthetic efficiency. Whitney. *Nat. Plants*, 2016.
11. Masters N. J., M. Lopez–Garcia, Oulton R., Whitney H. M. Characterization of chloroplast iridescence in Selaginella erythropus. *J. R. Soc. Int.*, 2018.
12. Bukhanov E. R., Gurevich Y. L., Shabanova K. A. A Study of Wheat Wax Optical Properties. *In Proceedings of the 2019 Photonics & Electromagnetics Research Symposium-Fall (PIERS-Fall)*, Xiamen, China, 20 August 2019, P. 2890–2897.
13. Bukhanov E. R., Shabanov A. V., Volochaev M. N., Pyatina S. A. The Role of Periodic Structures in Light Harvesting. *Plants*, 2021.
14. Lopez-Garcia M., Masters N., O'Brien H. E. et al. Light-induced dynamic structural color by intracellular 3D photonic crystals in brown algae. *Sci. Adv.*, 2018.
15. Karnovsky M. J. Simple methods for “staining with lead” at high pH in electron microscopy. *Biophys. Biochem. Cyt.*, 1961, P. 729–732.
16. Semenova G. A., Romanova A. K. Crystals in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) leaves. *Cell and Tissue Biology*, 2011. P. 74–80.
17. Shabanov V. F., Vetrov S. Y., Shabanov A. V. *Optika real'nykh fotonnykh kristallov. Zhidkokristallicheskiye defekty, neodnorodnosti* [Optics of real photonic crystals. Liquid crystal defects, inhomogeneities]. Novosibirsk, Izdatel'stvo SO RAN, 2005, 209 p.
18. D'Aguanno G., Mattiucci N., Scalora 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.
19. Bossard J. A., Lin L., Werner D. H. Evolving random fractal Cantor superlattices for the infrared using a genetic algorithm. *J. R. Soc. Interface*, 2016.
20. Capretti A., Ringsmuth A. K., van Velzen J. F. et al. Nanophotonics of higher-plant photosynthetic membranes. *Light Sci. Appl.*, 2019.

21. Chow W. S., Kim E., Horton P., Anderson J. M. Granal stacking of thylakoid membranes in higher plant chloroplasts: The physicochemical forces at work and the functional consequences that ensue. *Photochem. Photobiol. Sci.*, 2005, P. 1081–1090.

22. Hall D. O., Rao K. K. *Fotosintez* [Photosynthesis]. Moscow, Mir Publ., 1983, P. 132.

© Шабанова К. А., Логинов Ю. Ю., Буханов Е. Р.,
Волочаев М. Н., Пятина С. А., 2021

Шабанова Ксения Александровна – студент 1 курса магистратуры, Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева. E-mail: shabanova.ksenia@mail.ru.

Логинов Юрий Юрьевич – доктор физико-математических наук, профессор, проректор по научной и инновационной деятельности; Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева. E-mail: loginov@sibsau.ru.

Буханов Евгений Романович – младший научный сотрудник, лаборатория фотоники молекулярных систем, Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН; Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН». E-mail: k26Tony@ya.ru.

Волочаев Михаил Николаевич – кандидат физико-математических наук, научный сотрудник лаборатории молекулярной спектроскопии, Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН; Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН». E-mail: volochaev@iph.krasn.ru.

Пятина Светлана Алексеевна – инженер; Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН». E-mail: davcbetik@mail.ru.

Shabanova Ksenia Alexandrovna – 1st year student of magistracy; Siberian State University of Science and Technology. E-mail: shabanova.ksenia@mail.ru.

Loginov Yuri Yurievich – Dr. Sc., Professor, Vice-Rector for Research; Reshetnev Siberian State University of Science and Technology. E-mail: loginov@sibsau.ru.

Bukhanov Eugene – Junior Researcher, Photonics of Molecular Systems Laboratory, Kirensky Institute of Physics FRC “KSC of SB RAS”. E-mail: k26Tony@ya.ru.

Volochayev Mikhail Nikolayevich – Ph. D., Physics (Mathematics), Researcher, Laboratory of Molecular Spectroscopy, Kirensky Institute of Physics FRC “KSC of SB RAS”. E-mail: volochaev@iph.krasn.ru.

Pyatina Svetlana Alekseevna – engineer; FRC “KSC of SB RAS”. E-mail: davcbetik@mail.ru.
