

УДК 577.3

ТЕРМОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ И ДИАГНОСТИКА СОСТОЯНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

© 2022 г. В. А. Карavaев, О. А. Калмацкая, Б. В. Трубицин, А. Н. Тихонов

Физический факультет Московского государственного университета

имени М.В. Ломоносова, 119991, Москва, Ленинские горы, 1/2

E-mail: karavaev@phys.msu.ru, an_tikhonov@mail.ru

Поступила в редакцию 22.03.2022 г.

После доработки 22.03.2022 г.

Принята к публикации 28.03.2022 г.

Рассмотрены основные механизмы возникновения полос термолюминесценции фотосинтетических объектов в интервале температур от -20 до 80°C . Приведены примеры использования метода термолюминесценции для диагностики функционального состояния фотосинтетического аппарата растений.

Ключевые слова: термолюминесценция, кислородный фотосинтез, электронный транспорт.

DOI: 10.31857/S0006302922030103, EDN: AOAWKT

Явление термолюминесценции (ТЛ) нашло широкое применение в исследованиях физико-химических свойств различных систем в физике, биофизике, геохимии и палеонтологии. Это явление широко используется для изучения энергетической структуры кристаллофосфоров при создании люминесцирующих веществ, для измерения поглощенной дозы радиоактивного излучения, диагностики функционального состояния фотосинтетических систем, а также для анализа свойств различных минералов и археологических артефактов [1, 2].

На кафедре биофизики физического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова исследования ТЛ биологических объектов начались в середине 60-х годов XX века. Эти работы были инициированы профессором Л.А. Блюменфельдом. Предпосылкой для них послужила гипотеза о том, что индуцированные светом процессы миграции и преобразования энергии в фотосинтетических системах могут протекать подобно полупроводниковым механизмам преобразования энергии в физических системах. Исследования биологических систем методом ТЛ активно велись на кафедре биофизики в течение нескольких десятилетий А.К. Кукушкиным, М.К. Солнцевым и их учениками. М.К. Солнцев сконструировал высокочувствительную экспериментальную установку, позволившую регистрировать сравнительно слабое свечение, возникающее при нагревании

предварительно облученных объектов [3]. На первом этапе основное внимание было уделено измерениям ТЛ порошков азотистых оснований (аденин), нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Эти исследования показали существование процессов миграции энергии возбуждения между нуклеотидами, предположительно защищающих нуклеиновые кислоты от радиационных повреждений. В дальнейшем основное направление исследований было сконцентрировано на изучении фотосинтетических объектов (листья и изолированные хлоропласты). В ходе этих исследований были разработаны оптимальные протоколы регистрации ТЛ, позволяющие следить за функциональным состоянием фотосинтетического аппарата растений, произрастающих в разных условиях и подвергнутых воздействию разных физиологически активных соединений. Существенный вклад в изучение фотосинтетических систем внесли сотрудники кафедры биофизики биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова [4].

В настоящей статье мы кратко рассмотрим основы явления ТЛ и приведем примеры того, как метод ТЛ можно использовать для диагностики функционального состояния фотосинтетического аппарата растений.

ОСНОВЫ ЯВЛЕНИЯ ТЕРМОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ

Термолюминесценция – это свечение, возникающее при нагревании объектов, предваритель-

Сокращения: ТЛ – термолюминесценция, ФС II – фотосистема II, МИФ – медленная индукция флуоресценции.

но охлажденных и освещенных при пониженной температуре. При освещении вещества в нем могут возникать носители разноименных зарядов (электроны и «дырки»), которые локализируются и стабилизируются на центрах захвата («ловушках»). Рекомбинация разноименных зарядов может сопровождаться свечением. Для высвобождения электронов и «дырок» из «ловушек» необходима дополнительная энергия, которую можно сообщить либо путем нагревания объекта, либо при его освещении инфракрасным светом [5, 6]. Если предварительно освещенный объект подвергнуть нагреву в темноте, то, достигнув температуры, при которой тепловая энергия становится сравнимой с энергией активации (энергия, необходимая для высвобождения носителя заряда из ловушки), вещество начнет светиться. С течением времени, по мере нагревания образца, все электрон-дырочные пары рекомбинируют и свечение прекращается. Изучая зависимость интенсивности свечения от температуры, при которой регистрируется излучение, получают кривую ТЛ, которая несет в себе информацию о природе и об энергетических характеристиках ловушек носителей зарядов.

ИССЛЕДОВАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ МЕТОДОМ ТЕРМОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ

Природа спектров термолюминесценции хлоропластов высших растений. Явление ТЛ фотосинтетических объектов впервые наблюдали В. Арнольд и Н. Шервуд [7]. Они зарегистрировали высокотемпературную термохемилюминесценцию, которую связывают обычно с перекисным окислением липидов и которая не относится непосредственно к фотосинтезу. Компоненты, связанные с фотосинтезом, были обнаружены позднее (см., например, работы [8, 9]). Основным источником свечения, испускаемого хлоропластами — энергопреобразующими органеллами растительной клетки — являются возбужденные молекулы хлорофилла. После охлаждения образца и его освещения при низкой температуре и при последующем нагреве происходят процессы обратного переноса «дырок» от кислородвыделяющей системы и электронов с хиноновых акцепторов фотосистемы II (ФС II); их рекомбинация сопровождается излучением запасенной энергии [10, 11].

При возбуждении реакционных центров происходит быстрое разделение зарядов с переносом электрона на первичный акцептор феофитин. Далее электрон переносится на первичный хиноновый акцептор Q_A , а затем на двухэлектронный вторичный хиноновый акцептор Q_B . Донором электронов для окисленного реакционного цен-

тра ФС II (P^+_{680}) является, в конечном итоге, кислородвыделяющая система. Система выделения кислорода может находиться в одном из пяти состояний: S_0, S_1, S_2, S_3 и S_4 . Эти состояния соответствуют состояниям ионов марганца различной степени окисленности. В результате четырехкратного взаимодействия с ионами марганца разлагаются две молекулы воды.

Выделение молекулы кислорода происходит при переходе $S_4 \rightarrow S_0$, для которого свет не требуется.

В работах М.К. Солнцева с соавторами [12–16] ТЛ листьев растений регистрировали главным образом после их охлаждения и облучения при -30°C . При этой температуре «заморожены» процессы окисления вторичного хинонового акцептора Q_B^- , а также переходы $S_4 \rightarrow S_0$, и кратковременное освещение образца белым светом приводит к накоплению электронов на акцепторной стороне ФС II и дырок — в ее донорной части. После дальнейшего замораживания до азотных температур (77 К) и при последующем нагревании обычно наблюдались три более или менее выраженные полосы с максимумами в интервалах от -20 до 0°C (полоса А), от 0 до 40°C (полоса В, состоящая из двух компонент B_1 и B_2) и от 40 до 60 – 80°C (полоса С) [17–20] (рис. 1). В настоящее время можно считать установленным, что полосы А и В непосредственно связаны с функционированием фотосинтетической цепи переноса электронов [6]. Предполагается, что полоса А возникает в основном в результате рекомбинации состояний $S_3Q_A^-$ [21], а полоса В — в результате рекомбинации $S_3Q_B^-$ и $S_2Q_B^-$ [6]. Существует, однако, предположение, что полоса А имеет двухкомпонент-

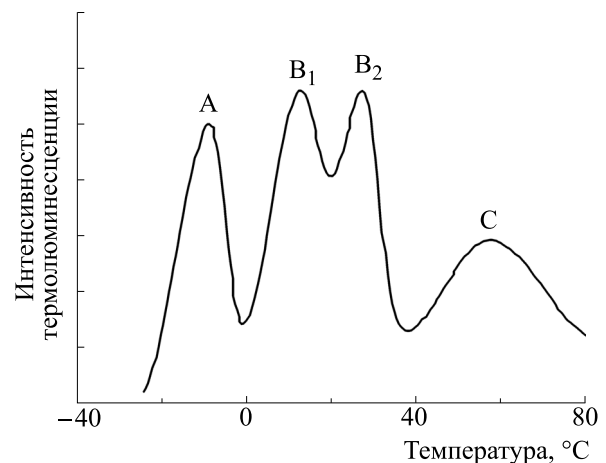


Рис. 1. Схематическое изображение характерных полос термолюминесценции фотосинтезирующих объектов.

ный состав; ее низкотемпературный компонент вызван рекомбинацией состояний $S_4Q_A^-$, а высокотемпературный — рекомбинацией состояний $S_3Q_A^-$ [20]. Выделяют еще пик Q (гербицидный, или, в других обозначениях, G-пик), наблюдаемый в интервале от 2 до 10°C при блокировании переноса электронов от Q_A к Q_B ; предполагается, что эта полоса связана в основном с рекомбинацией состояний $S_2Q_A^-$ [6].

Полоса В состоит из двух компонент: V_1 и V_2 . Разделение этих компонент происходит, если рН суспензии хлоропластов менее 6.0; при рН в интервале 7.0–7.5 эти две компоненты наблюдаются при одинаковых температурах и проявляют себя, как один пик В [10]. Предполагается, что за пик V_1 ответственна рекомбинация состояний $S_3Q_B^-$, а за пик V_2 — $S_2Q_B^-$ [2]. При дальнейшем увеличении рН (больше 8.0) величина пика В уменьшается. Это связано с выпадением ионов Mn, связанных с кислородвыделяющей системой, что приводит к подавлению выделения кислорода. Этот процесс обратим, достаточно либо уменьшить рН, либо добавить NaCl [11].

Высокотемпературная полоса С непосредственно с фотосинтезом не связана. Считается, что она обусловлена хемилюминесценцией, сопровождающей реакции продуктов, которые образуются в результате деструкции мембран хлоропластов при замораживании [22]. Наличие или отсутствие полосы С является определенным тестом на устойчивость растений к тем или иным неблагоприятным факторам среды: чем менее интенсивна полоса С, тем шире диапазон устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям.

Влияние физиологического состояния растений на спектры термолюминесценции. Характеристики ТЛ листьев и хлоропластов весьма чувствительны к изменению физиологического состояния растений [2]. Рассмотрим, например, как изменяются спектры ТЛ листьев пшеницы при различных минеральных подкормках растений, которые были подробно изучены в работе [12]. В этих опытах растения выращивали в сосудах с почвой, а поливали их либо водопроводной водой, либо водой с добавлением азотсодержащих, калийных или фосфорных солей. При всех типах подкормки наблюдалось увеличение показателя $S_B/S_{общ}$, где S_B — светосумма (площадь под кривой) ТЛ в температурном диапазоне от 0 до 40°C, а $S_{общ}$ — светосумма ТЛ в диапазоне от 0 до 80°C. Этот эффект объясняется, с одной стороны, увеличением количества Q_B^- , накопленных к моменту регистрации ТЛ, а с другой, — уменьшением светосуммы полосы С. Полоса А в этих экспериментах отсут-

ствовала. Очевидно, это было связано с тем, что предварительное освещение образца проводили при 0°C, когда еще не «заморожены» процессы окисления Q_B^- и переходы $S_4 \rightarrow S_0$.

В ряде работ, выполненных на физическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова, была изучена ТЛ листьев растений в условиях различной фотосинтетической активности. В опытах с растениями пшеницы, пораженными мучнистой росой, было установлено, что изменения фотосинтетической активности (скорости выделения O_2 на свету) положительно коррелируют с изменениями показателя $S_A/S_{общ}$, где S_A — светосумма (площадь под кривой ТЛ) пика А, $S_{общ}$ — общая светосумма ТЛ (освещение образцов в этих опытах проводили при –30°C) [13]. Аналогичные коррелятивные взаимосвязи были установлены в экспериментах с обработкой растений различными физиологически активными веществами, причем в условиях как повышенной, так и пониженной фотосинтетической активности [14].

В другой серии экспериментов, выполненных М.К. Солнцевым с коллегами, существенные изменения интенсивности ТЛ в области полосы А наблюдали у растений, выращенных в условиях подкормки растений удобрением «Кемира люкс». В этих экспериментах семена пшеницы высаживали в пакеты с песком объемом около 0.5 л. Песок перед высаживанием семян обрабатывали до полного смачивания либо водой, либо растворами удобрений «Кемира люкс» (изготовитель «Кемира Агро», Московская обл.) в пропорции 1 г удобрения на 200 мл воды. Растения выращивали в лабораторных условиях, а измерения ТЛ проводили через три недели после посадки. Согласно инструкции удобрение «Кемира люкс» содержит следующие элементы: 32% азота, 20.6% фосфора, 27.1% калия, 0.1% железа, 0.02% бора, 0.01% меди, 0.1% марганца, 0.002% молибдена, 0.01% цинка. Применение удобрения «Кемира люкс» приводило к значительному «разгоранию» пика А (рис. 2), связанному, как предполагается, с увеличением фотосинтетической активности проростков пшеницы в условиях минеральной подкормки. Вместе с тем, в этом случае наблюдалось незначительное увеличение интенсивности высокотемпературной ТЛ (выше 50°C), в области полосы С, что, очевидно, свидетельствует о некотором ухудшении структурно-функциональных характеристик мембран хлоропластов. Этот пример наглядно иллюстрирует возможности использования метода ТЛ для подбора оптимальных с точки зрения влияния на фотосинтетический аппарат растений норм расхода препаратов.

В ряде работ В.А. Караваева и М.К. Солнцева с соавторами [15, 16, 23, 24] было проведено комплексное исследование люминесцентных показате-

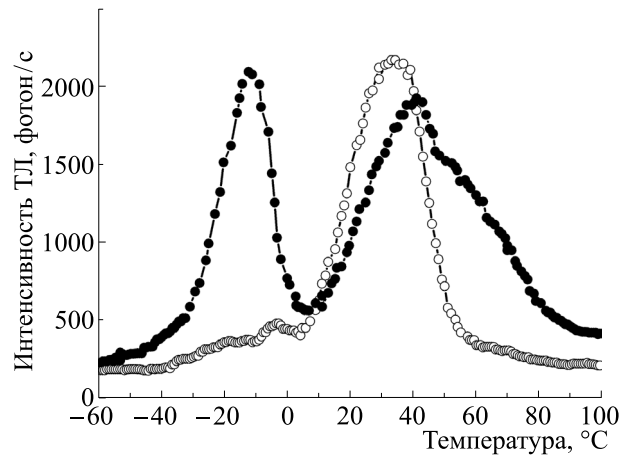


Рис. 2. Характерные кривые термолюминесценции контрольных (светлые кружки) и обработанных препаратом «Кемира Люкс» (темные кружки) проростков пшеницы.

телей растений, обработанных различными физиологически активными веществами. В качестве таких показателей авторы использовали относительные светосуммы ТЛ (параметры $S_A/S_{\text{общ}}$ и $S_C/S_{\text{общ}}$), а также значения относительного тушения флуоресценции $(F_M - F_T)/F_T$ при регистрации медленной индукции флуоресценции (МИФ) хлорофилла *a* фотосинтезирующих объектов. Так, в опытах с проростками бобов, обработанных β -аминомасляной кислотой, была установлена положительная корреляция между изменениями показателя $(F_M - F_T)/F_T$ МИФ листьев растений, с одной стороны, и относительной светосуммы полосы А термолюминесценции – с другой. Наряду с этим наблюдалось уменьшение вклада полосы С в общую светосумму ТЛ, что свидетельствует о положительном влиянии препарата на характеристики мембран [15].

В опытах с растениями огурца, пораженными трипсами и обработанными амарантином (азотсодержащий алкалоид, содержащийся в листьях и соцветиях амаранта), было зарегистрировано уменьшение значений $(F_M - F_T)/F_T$ МИФ листьев огурца при поражении трипсами (на 30–35% по отношению к контролю), что свидетельствовало о снижении удельной (в расчете на хлорофилл) фотосинтетической активности пораженных листьев. После обработки листьев амарантином значения $(F_M - F_T)/F_T$ возрастали (до 75–80% от контроля), то есть фотосинтетическая активность частично восстанавливалась. Измерения ТЛ показали, что при поражении растений трипсами резко возрастает интенсивность полосы С при температурах от 40 до 80°C, а после обработки амарантином эта интенсивность уменьшается. Как отмечалось выше, полоса С

обусловлена хемилюминесценцией продуктов, образующихся в результате деструкции мембран при замораживании [22]. На основании этих данных был сделан вывод, что устойчивость тилакоидных мембран к стрессовым воздействиям при поражении трипсами снижается, а после обработки амарантином – частично восстанавливается [16].

В работе [23] исследованы МИФ и ТЛ листьев сирени *Syringa vulgaris* и клена серебристого *Acer saccharinum*, черенки которых перед посадкой были обработаны индолилмасляной кислотой, цирконом, корневином или препаратом рибав-экстра. В опытах с саженцами сирени зарегистрировано увеличение значений $(F_M - F_T)/F_T$ МИФ и $S_A/S_{\text{общ}}$ ТЛ по сравнению с контролем в последовательности индолилмасляная кислота → корневин → циркон, а в опытах с саженцами клена – в последовательности рибав-экстра → корневин → циркон → индолилмасляная кислота. В таких же последовательностях происходило уменьшение значений $S_C/S_{\text{общ}}$. Полученные результаты свидетельствуют о положительном влиянии обработки черенков исследованными препаратами на физиологическое состояние проростков сирени и клена.

В работе [24] при обработке проростков бобов сверхкритическими флюидными экстрактами горца сахалинского *Reynoutria sachalinensis* с использованием диоксида углерода наблюдалось увеличение интенсивности ТЛ в области отрицательных температур (полоса А), но только в случае, если при получении экстракта были использованы небольшие концентрации этанола (2%) или же этанол не использовался вовсе (рис. 3). Расчеты показали, что в обоих этих случаях зна-

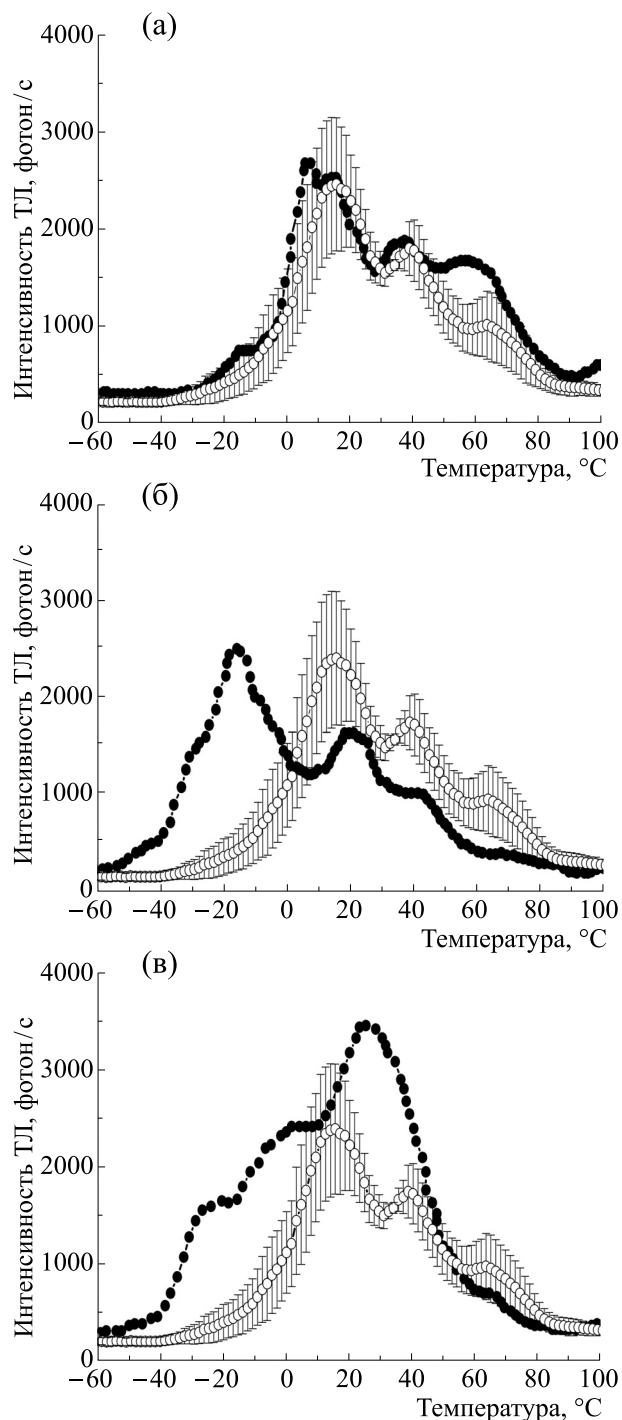


Рис. 3. Характерные кривые термолюминесценции листьев бобов контрольных растений (светлые кружки) и растений, обработанных сверхкритическими флюидными экстрактами *Reynoutria sachalinensis* (темные кружки). При получении сверхкритических флюидных экстрактов использовали CO_2 с 10% этанола (а), с 2% этанола (б) и чистый CO_2 (в).

чительно возрастала относительная светосумма полосы А (показатель $S_A/S_{\text{общ}}$, где S_A – площадь под кривой ТЛ в интервале от -40 до 0°C , $S_{\text{общ}}$ –

площадь под всей кривой ТЛ), что свидетельствует об увеличении фотосинтетической активности растений. Наиболее сильно эффект увеличения $S_A/S_{\text{общ}}$ оказался выражен при использовании 2% этанола при получении сверхкритических флюидных экстрактов, что согласуется с данными, полученными методом МИФ. Кроме того, в вариантах с чистым CO_2 и CO_2 с добавкой 2% этанола наблюдалось уменьшение высокотемпературной ТЛ в области полосы С, что свидетельствует о повышении устойчивости мембран хлоропластов к неблагоприятным воздействиям [22]. При высокой (10%) концентрации этанола, использовавшегося в качестве соразтворителя при получении экстракта, значительно увеличивалась интенсивность ТЛ в области полосы С, что указывает на негативное воздействие больших количеств этанола на структурно-функциональные характеристики мембран хлоропластов. Стимулирующее действие экстрактов *R. sachalinensis* на фотосинтетический аппарат листьев бобов может быть связано с поступлением в клетки листа физиологически активных соединений хиноновой природы, увеличивающих пул акцепторов электрона ФС II.

В ряде работ, выполненных М.К. Солнцевым с коллегами, методом ТЛ были изучены механизмы действия на фотосинтетический аппарат растений ряда препаратов, обладающих гербицидным и фунготоксическим действием [14, 25, 26]. Большое число «фотосинтетических» гербицидов являются ингибиторами электронного транспорта между ФС II и ФС I. Изменения в состоянии акцепторов Q_A и Q_B при обработке этими гербицидами приводят к соответствующим изменениям кривых ТЛ. Эти исследования наглядно продемонстрировали возможности метода ТЛ для оценки ингибирующего действия гербицидов на первичные процессы фотосинтеза. Как отмечено в работе [19], метод ТЛ выгодно отличается от дорогостоящего и трудоемкого метода, основанного на регистрации радиоактивности соответствующим образом меченых препаратов.

В работе [27] методами ТЛ, РАМ-флуориметрии и электронного парамагнитного резонанса было проведено сравнительное исследование фотосинтетических характеристик листьев традесканции, выращенной в условиях низкой ($50\text{--}125 \text{ мкЭ}/(\text{м}^2\text{с})$) и высокой ($875\text{--}1000 \text{ мкЭ}/(\text{м}^2\text{с})$) освещенности. Выявлены существенные различия в соотношении светосумм полос ТЛ с максимумами около 0 и $25\text{--}30^\circ\text{C}$. Сделан вывод о различиях в пулах молекул пластохинона между фотосистемами (ФС). Предполагается, что увеличенное количество молекул пластохинона на акцепторной стороне ФС II способствует эффективному протеканию фотосинтеза в листьях

растений, выращенных при пониженной освещенности.

Таким образом, обширные литературные данные, а также многолетние исследования, выполненные на кафедре биофизики физического факультета МГУ, свидетельствуют о возможности использования метода ТЛ для оценки функциональной активности фотосинтетического аппарата растений, находящихся в различных физиологических условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данная статья посвящена 100-летию со дня рождения нашего учителя, профессора Л.А. Блюменфельда, который инициировал начало исследований методом ТЛ на кафедре биофизики физического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Основной вклад в реализацию программы разнообразных исследований в этой области внес наш друг и коллега Михаил Константинович Солнцев. Он оставил нам созданную им установку для изучения биологических объектов методом ТЛ и детально разработанные протоколы исследований фотосинтетических объектов. Остаются актуальными научные открытия М.К. Солнцева в области практических применений метода ТЛ в агрофизике и биофизике фотосинтеза. Неугасима светлая память о М.К. Солнцева, которому мы посвящаем эту статью.

Авторы выражают благодарность профессору кафедры биофизики физического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова В.И. Лобышеву за ценные рекомендации при написании статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 21-74-20047).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. К. К. Шварц, З. А. Грант, Т. К. Меж и др., *Термолюминесцентная дозиметрия* (Рига: Зинатне, 1968), 185 с.
2. Й. Иноу и К. Сибата, в кн. *Фотосинтез*, под ред. Говинджи (Мир, М., 1987), Т. 1, сс. 680–712.

3. F. Pliquet and M. K. Solntsev, *Thermolumineszenz biologischer Objekte* (Leipzig: VEB Georg Thieme, 1978).
4. П. П. Нокс, П. С. Венедиктов, А. А. Кононенко и др., *Молекуляр. биология* **18**, 766 (1984).
5. I. Vass and Govindjee, *Photosynth. Res.* **48**, 117 (1996).
6. J.-M. Ducruet and I. Vass, *Photosynth. Res.* **101**, 195 (2009).
7. W. Arnold and N. E. Sherwood, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **43**, 105 (1957).
8. А. К. Кукушкин, *Биофизика* **14**, 1124 (1968).
9. I. Vass, *Photosynth. Res.* **76**, 303 (2003).
10. Y. Inoue, *Biochim. Biophys. Acta* **634**, 309 (1981).
11. I. Vass, H. Koike, Y. Inoue, *Biochim. Biophys. Acta* **810**, 302 (1985).
12. В. А. Караваев, М. К. Солнцев, Т. П. Юрина и др., *Физиология растений* **44**, 20 (1997).
13. Т. П. Юрина, А. М. Умнов, В. А. Караваев и др., *Физиология растений* **39**, 270 (1992).
14. М. К. Солнцев, Н. П. Ф. Екобена, В. А. Караваев, et al., *J. Luminescence* **76&77**, 349 (1998).
15. М. К. Солнцев, В. В. Францев, Д. Ю. Школьников и др., в кн. *Матер. Всерос. конф. «Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования»* (Белгород, 2006), т. 1, сс. 379–383.
16. М. К. Солнцев, В. В. Францев, В. А. Караваев и др., *Collection of scientific papers, Faculty of agriculture in Ceske Budejovice. Series for Crop Sciences* **21**, 209 (2004).
17. W. Arnold and J. R. Azzi, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **61**, 29 (1968).
18. Т. Ichikawa, Y. Inoue, and K. Shibata, *Biochim. Biophys. Acta* **408**, 228 (1975).
19. S. Demeter and Govindjee, *Physiol. Plantarum* **75**, 121 (1989).
20. М. К. Солнцев, З. П. Грибова и В. А. Караваев, *Физиология растений* **36**, 686 (1989).
21. H. Koike, Y. Siderer, T. Ono et al., *Biochim. Biophys. Acta* **850**, 80 (1986).
22. М. К. Солнцев, *Журн. физ. химии* **63**, 1959 (1989).
23. Е. А. Кузнецова, В. А. Караваев, М. К. Солнцев и др., в кн. *Материалы IV международной конференции «Регуляция роста, развития и продуктивности растений»* (Минск, 2005), с. 124.
24. С. А. Глазунова, В. А. Караваев, О. И. Покровский и др., *Сверхкритические флюиды. Теория и практика*, **1**, 66 (2009).
25. М. К. Солнцев, Л. Э. Гунар, В. Ташиш, *Изв. РАН, сер. биол.* **4**, 502 (1996).
26. А. М. Kuznetsov, M. K. Solntsev, V. A. Karavaev, et al., in *Modern fungicides and antifungal compounds II*, Ed. by H. Lyr, P.E. Russel, H.-W. Dehne, and H. D. Sisler, (Intercept, Andover, 1999), pp. 229–236.
27. О. А. Kalmatskaya, B. V. Trubitsin, I. S. Suslichenko, et al., *Photosynth. Res.* **146**, 123 (2020).

Thermoluminescence and Diagnostics of the Photosynthetic Apparatus in Plant Leaves

V.A. Karavaev, O.A. Kalmatskaya, B.V. Trubitsin, and A.N. Tikhonov

Faculty of Physics, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1/2, Moscow, 119991 Russia

The basic mechanisms of the appearance of thermoluminescence bands of photosynthetic objects in the temperature range from -20°C to 80°C are considered. Examples are given to illustrate how the thermoluminescence method can be used for the diagnosis of the functional state of the photosynthetic apparatus in plants.

Keywords: thermoluminescence, oxygenic photosynthesis, electron transport