

УДК 581.1

**ВЛИЯНИЕ СВЕТА С РАЗНЫМ ДИАПАЗОНОМ ДЛИН ВОЛН НА
ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ УГЛЕРОДА БИОМАССЫ ЛИСТА
РАСТЕНИЙ**

(на примере салата сорта Афицион)

*Ивлев Александр Андреевич, профессор кафедры химии, ФГБОУ ВО
РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,*

*Товстыко Дарья Андреевна, кафедра физиологии растений ФГБОУ
ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,*

*Шмаков Александр Сергеевич, кафедра физиологии растений ФГБОУ
ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,*

*Ломакин Максим Павлович, кафедра физиологии растений ФГБОУ
ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,*

*Литвинский Владимир Анатольевич, заведующий лабораторией
изотопного анализа биологических объектов ФГБНУ "ВНИИ агрохимии",*

*Слепцов Николай Николаевич, кафедра физиологии растений ФГБОУ
ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,*

*Тараканов Иван Германович, заведующий кафедрой физиологии
растений ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева,*

Пржевальский Николай Михайлович, профессор

Аннотация. Общеизвестно, что свет является незаменимым и непосредственным участником процесса фотосинтеза, обеспечивающим его энергией. В экспериментах с облучением растений салата *Lactuca sativa* L. сорта Афицион светом с различным диапазоном длин волн ФАР впервые установлено его влияние на изотопный состав углерода биомассы листа. Показано, что существенно более сильное влияние оказывает красный свет (с длиной волны 660 нм) и синий свет (с длиной волны 460 нм). Причем красный свет вызывает сдвиг изотопного состава углерода биомассы относительно изотопного состава углерода биомассы в опыте с освещением светом со стандартным набором длин волн (аналог белого света) в сторону обогащения биомассы "тяжелым" изотопом ^{13}C . Синий свет, напротив, вызывает сдвиг изотопного состава углерода биомассы в сторону обогащения "легким" изотопом ^{12}C . Причина разнонаправленного сдвига изотопного состава углерода объясняется в рамках предложенной ранее осцилляционной модели фотосинтеза.

Ключевые слова: салат, фракционирование изотопов углерода, изотопные эффекты углерода в метаболических реакциях, ассимиляция CO_2 , фотодыхание, изотопный состав углерода биомассы листа.

До недавнего времени считалось, что свет слабо или совсем не влияет на изотопный состав углерода растений. В первых работах по изучению

влияния интенсивности света на изотопный состав углерода биомассы C_3 -растений никакого влияния обнаружить не удалось (Park, Epstein, 1960; Troughton, 1980). В естественных условиях было замечено, что углерод биомассы «экспонированных» на свету листьев тропического растения C_3 -САМ-типа *Clusia minor* обладает более «тяжелым» изотопным составом, чем углерод «затененных» листьев (Borland et al., 1994). Доказано существование так называемого «полуденного» эффекта. Он состоит в том, что в полдень, когда интенсивность света наиболее высокая, у некоторых растений резко снижалась интенсивность фотосинтеза (Damming-Adams et al., 1989; Muraoka et al., 2000). Снижение скорости ассимиляции сопровождается обогащением углерода биомассы изотопом ^{13}C (Borland et al., 1993).

В последующем было установлено, что свет играет скорее регуляторную роль, оказывая влияние на отдельные процессы метаболизма, в которых возникают изотопные эффекты. Первым было обнаружено фракционирование изотопов углерода у растений в процессе ассимиляции CO_2 при фотосинтезе. Затем выяснили что фотосинтез - сложный процесс, который включает, помимо ассимиляции, противоположно направленный процесс фотодыхания, который тоже сопровождается фракционированием изотопов, но с эффектом противоположного знака эффекту ассимиляции. При ассимиляции биомасса обогащается изотопом ^{12}C относительно углерода CO_2 среды, при фотодыхании - тяжелым ^{13}C . Было показано, изотопный эффект ассимиляции возникает в карбоксилазной реакции РиБФ, происходящей на ключевом ферменте фотосинтеза Рубиско. В 1993 г. было обнаружено, что эффект фотодыхания связан с другой, глициндегидрогеназной реакцией, также происходящей на ферменте Рубиско. При этом фермент являлся регулятором процесса фотосинтеза, направляя углеродные потоки то на ассимиляцию, то на фотодыхание, работая по принципу отрицательной обратной связи. Такой механизм назван осцилляционным (Ivlev, 2012)

В рамках вегетационного опыта в условиях светокультуры с использованием комбинаций узкополосных светодиодных облучателей, позволяющих исключать отдельные спектральные диапазоны в области ФАР, мы обнаружили, что свет с разным набором длин волн по-разному влияет на изотопный состав общего углерода листа. Сопоставляя свет с разным набором длин волн и вычлняя из них компоненты с отдельными длинами волн, мы подтвердили ранее установленный факт, что красный свет с длиной волны 660 нм и синий свет с длиной волны 460 нм поглощаются сильнее всего. Оказалось, что свет с этими длинами волн сильнее всего влияет и на изотопный состав общего углерода листа. Другой нетривиальный факт заключался в том, что красный и синий свет давали отклонения изотопного состава углерода в противоположные стороны относительно принятого стандарта. Красный свет давал смещение изотопного состава относительно контрольного эксперимента сторону обогащения биомассы «тяжелым» изотопом ^{13}C , синий свет, наоборот, приводил к обогащению биомассы

«легким» изотопом ^{12}C . Причем смещения оказались вполне значимыми и воспроизводимыми.

Другим важным и воспроизводимым результатом стало обнаружение устойчивого «облегчения» углерода биомассы при переходе от темнового периода к световому. Очевидным предположением было - связать эти изотопные сдвиги с перестройкой углеродных потоков при переходе от темнового метаболизма к световому. Аналогичные изменения при таких переключениях наблюдали исследователи другой работы (Gessler et al., 2007)

Полученные нами данные показывают устойчивое обогащение биомассы при переходе от светового периода к темновому.

Пытаясь понять, как связан механизм переключений потоков с появлением изотопных смещений, мы обратились к работам 2000-ых годов, в которых изучалось фракционирование изотопов углерода на центральных метаболических путях фотосинтезирующей клетке (Ивлев, 2008; Ивлев, Тараканов 2011; Ivlev, 2001)

В них было установлено, что в типичной фотосинтезирующей клетке фракционирование изотопов углерода возникает в трех ключевых узлах: на входе в процессе ассимиляции, в реакции карбоксилирования РиБФ, в процессе фотодыхания, в глициндегидрогеназной реакции, и в пируватдегидрогеназной реакции на пересечении центральных метаболических путей в пост-фотосинтетическом метаболизме.

Первые два узла непосредственно связаны с изотопным составом общего углерода биомассы. Поэтому рассмотрим их в первую очередь. Фракционирование в этих узлах, как было сказано, связано с функционированием ключевого фермента фотосинтеза Рубиско, который работает как челнок, переключая потоки с ассимиляции на фотодыхание и обратно, попеременно заполняя ассимиляционный фонд углерода, обогащенный ^{12}C , и фотодыхательный фонд, обогащенный ^{13}C . Из этих фондов берутся субстраты для синтеза большинства метаболитов. Это является одной из причин многообразия проявлений изотопных различий в биомассе.

Мы предположили, что падающий свет красного диапазона усиливает фотодыхательный поток, увеличивая длительность оксигеназной фазы фермента. При этом чем больше становится фотодыхательный фонд, тем сильнее должно быть «утяжеление» углерода биомассы.

Аналогичным представляется воздействие синего света, который также влияет на переключения Рубиско, контролируя протяженность карбоксилазной фазы. Увеличение карбоксилазной фазы увеличивает ассимиляционный фонд, тем самым, «облегчает» изотопный состав углерода биомассы. Диапазоны длин волн других диапазонов влияют незначительно. Таким образом, изотопные смещения, вызываемые светом, накладываются на картину изотопных распределений, которая уже существует, и обусловлена фракционированием изотопов на центральных метаболических путях.

Именно поэтому картина изотопного распределения слабо зависит от сорта растения и не является специфичной.

В эволюционном смысле ассимиляция и фотодыхание отражают возникающую в ходе эволюции необходимость адаптации к меняющимся условиям среды, с другой стороны, при наличии благоприятных условий растения должны обладать ресурсом для развития. Таким образом, способность к стрессоустойчивости связана с фотодыхательным фондом, тогда как с ассимиляционным фондом, как мы полагаем, связан ресурс растения к росту и развитию.

В дальнейшем предполагается проверить обоснованность этих предположений.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ №19-16-0078

Библиографический список

Ивлев А.А. Изотопные эффекты углерода и клеточные механизмы углеродного метаболизма в фотосинтезирующей клетке // М.: — РГАУ — МСХА —2008 —74с.

Ивлев А.А., Пичужкин В.И. Князев Д.А. (2001) Изменения изотопного состава углерода органов пшениц в онтогенезе и их возможная связь с фотодыханием растений // Физиология растений —Т.46. — №4. —С.517-526.

Ивлев А.А., Тараканов И.Г. Интерпретация суточных вариаций изотопных характеристик углерода растений в рамках осцилляционной концепции фотосинтеза на примере клещевины (*Ricinus communis* L.). // Известия ТСХА— 2013. —вып. 1. — С. 36 —46.

Borland, A.M., Griffiths, H., Broadmeadow, M.S., Fordham, M.C., Maxwell, C. Carbon Isotope Composition of Biochemical Fractions and the Regulation of Carbon Balance in Leaves of the C₃-Crassulenean Acid Metabolism Intermediate *Clusia minor* L. Growing in Trinidad // *Plant Physiol.* 1994— 105— P. 493 —501.

Borland A.M., Griffiths H., Broadmeadow M.S.J., Fordham M.C., Maxwell C. // Short-term Changes Carbon Isotope Discrimination in the C₃-CAM Intermediate *Clusia minor* L. Growing in Trinidad // *Oecologia* —1993. — V.95. —P.444-453.

Dammig-Adams B., Adams W.W., Winter K., Meyer A., Schreiber U., Pereirs J., Kruger A., Czygan F.Z., Lange O) Photochemical Efficiency of Photosystem II, Photon Yield of O₂ Evolution, Photosynthetic Capacity and Carotenoid Composition During Midday Depression of Net CO₂ Uptake in *Arbutus unedo* Growing in Portugal// *Planta.* —1989. —V.177. —P.377-387.

Gessler A. , Keitel C, Kodama N., Weston Ch, Winters A. J, Keith H., Grice K., Leuning R., Farquhar G. D. $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter transported from

the leaves to the roots in *Eucalyptus delegatensis*: short-term variations and relation to respired CO₂ // *Funct Plant Biology*—2008 —V. 34. —P. 692–706.

Ivlev, A.A. Oscillatory nature of metabolism and carbon isotope distribution in photosynthesizing cells. In: *Photosynthesis – fundamental aspects.* — ed. Najafpour M.M. — Intech Publishers. —2012 —Croatia— pp. 341–66.

Ivlev, A.A. Carbon isotope effect (¹³C/ ¹²C) in biological system // In: *Separation Science and Technology* /ed. S.M.Cramer — 2001 — 36. — P. 1815–910.

Muraoka, H., Tang, Y., Terashima, I., Koizumi, H., Washitani, I. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant Cell Environment*, —2000 — V.23 —P. 235-250.

Park, R., Epstein, S. Carbon isotope fractionation during photosynthesis . *Geochim et Cosmochim. Acta* 1960 — V.21 —P 110 –119.

Troughton J.H, ¹³C as an carbon indicator of carboxylation reactions // In *Encyclopedia of Plant Physiology.* — Heidelberg. —Springer-Verlag. —1980 —.V.6. — P. 185-190.

УДК: 363.033

ОЦЕНКА СУММАРНОГО КОЛИЧЕСТВА ВОДОРАСТВОРИМЫХ АНТИОКСИДАНТОВ В СЫВОРОТКЕ КРОВИ СВИНЕЙ

Зайцев Сергей Юрьевич, в.н.с. отдела физиологии и биохимии с/х животных ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста, s.y.zaitsev@mail.ru

Воронина Оксана Александровна, с.н.с. отдела физиологии и биохимии с/х животных ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Савина Анастасия Анатольевна, м.н.с. отдела физиологии и биохимии с/х животных ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Боголюбова Надежда Владимировна, в.н.с. отдела физиологии и биохимии с/х животных ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Аннотация. Цель работы - оценка суммарного количества водорастворимых антиоксидантов (СКВА) амперометрическим методом в сыворотке крови свиней при их откорме. Впервые получены данные по активности СКВА в сыворотки крови свиней породы Дюрок при продолжительности их откорма от 81 до 84 дня.

Ключевые слова: амперометрический метод; антиоксидантная активность; сыворотка крови; откорм свиней.

В последнее время большое внимание уделяется определению суммарного количества водорастворимых антиоксидантов (СКВА) в сыворотке крови животных [1-3]. Увеличение продукции свободных радикалов приводит к повреждению многочисленных биологически-