

УДК 581.132.536.543:539

О ВЛИЯНИИ ДЛИН ВОЛН РАЗНЫХ ДИАПАЗОНОВ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИ АКТИВНОЙ РАДИАЦИИ НА ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ УГЛЕРОДА БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ФРАКЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ САЛАТА (*Lactuca sativa* L.) СОРТА АФИЦИОН)

© 2023 г. А. А. Ивлев*, @, Д. А. Товстыко*, М. П. Ломакин*, А. С. Шмаков*, Н. Н. Слепцов*,
В. А. Литвинский**, Н. М. Пржевальский*, И. Г. Тараканов*

*Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева,
Тимирязевская ул., 49, Москва, 127434 Россия

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Профсоюзная ул. 123, Москва 117647 Россия

@E-mail: aa.ivlev@list.ru

Поступила в редакцию 09.06.2022 г.

После доработки 15.01.2023 г.

Принята к публикации 15.01.2023 г.

Изучено влияние длин волн падающего света четырех диапазонов: коротковолнового красного (623–641 нм), длинноволнового красного (646–667 нм) дальнего красного (727–751 нм) и синего (452–477 нм) на изотопный состав углерода биомассы салата (*Lactuca sativa* L.) сорта Афицион. Наиболее сильное разнонаправленное влияние оказывают монохроматические синий и красный свет. Радиация из синего диапазона смещает изотопный состав углерода биомассы салата в сторону обогащения изотопом ^{12}C . Радиация из красного диапазона смещает изотопный состав углерода биомассы салата в сторону обогащения изотопом ^{13}C . На основании разработанной ранее модели фракционирования изотопов углерода в фотосинтезирующей клетке проанализированы изотопные сдвиги углерода биомассы листа растения. Показано, что в темновой период биомасса обогащается “легким” изотопом ^{12}C . Это является следствием темнового дыхания, во время которого растение теряет CO_2 , обогащенный ^{13}C . Показано, что причиной наблюдаемых изотопных различий водорастворимой и водонерастворимой фракций биомассы листа является разное участие в образовании этих фракций в процессе фотосинтеза, обогащенного изотопом ^{12}C ассимиляционного углеродного потока и обогащенного изотопом ^{13}C фотодыхательного углеродного потока.

Ключевые слова: длина волны оптического излучения, режим освещения, фракционирование изотопов углерода, фотосинтез, фотоассимиляционный и фотодыхательный углеродные потоки, Рубиско – ключевой фермент фотосинтеза

DOI: 10.31857/S1026347022600534, EDN: WCVSMA

Еще в первой середине прошлого века установлено, что фотосинтез сопровождается фракционированием изотопов углерода (Craig, 1954; O’Leary, 1981). В ранних работах считалось, что наблюдаемое при этом обогащение углерода биомассы фотосинтезирующего организма изотопом ^{12}C относительно ассимилируемого CO_2 связано с процессом ассимиляции. Однако позднее выяснилось, что, наряду с ассимиляцией, во фракционировании изотопов углерода принимает участие еще и другой процесс, происходящий одновременно с ассимиляцией на свету – процесс фотодыхания. Причем знак изотопного эффекта фотодыхания противоположен знаку эффекта ассимиляции (Ивлев, 1993; Igamberdiev *et al.*, 2001, 2004).

Много работ посвящено изучению факторов среды, влияющих на величину и знак изотопного

эффекта (Sackett *et al.*, 1965; Degens *et al.*, 1969; Smith *et al.*, 1976). В их числе влияние параметров падающего света (уровень интенсивности, условия освещения). Механизм влияния интенсивности света на величину изотопного эффекта фотосинтеза рассмотрен в работах (Roussel, Igamberdiev, 2011; Igamberdiev, Roussel, 2013).

Согласно этим авторам, усиление интенсивности светового потока обеспечивает усиление транспорта электронов через фотосистему II, которая ответственна за фотолиз воды. В результате фотолиза образуется кислород и возникает избыток восстановительной силы НАДФ $\cdot\text{H}_2$, от которых зависит соотношение концентраций CO_2/O_2 у мест карбоксилирования ключевого фермента фотосинтеза Рубиско (рибулозобисфосфат карбоксилазы/оксигеназы), ответственного за переключе-

Таблица 1. Результаты измерения изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) биомассы листа салата сорта Афицион при разных режимах освещения под влиянием длин волн из разных диапазонов. Октябрь 2019. Изотопный состав углерода дан в единицах PDBV

1	Вариант светового режима	Световой период. Отбор пробы 6 часов	Световой период. Отбор пробы 12 часов	Световой период. Отбор пробы 18 часов (за 6 часов до выключения света)	Световой период. Отбор пробы 18 часов (за 6 часов до включения света)
2	С + БК + К + ДК (контроль) среднее	–34.04	–33.91	–34.15	–33.61
3	С + БК + ДК (-К) среднее	–34.12	–34.42	–35.32	–33.69
4	С + БК + К (-ДК) среднее	–33.64	–34.20	–34.90	–34.26
5	БК + К + ДК (-С) среднее	–31.71	–32.39	–32.43	–31.76
6	С среднее	–36.60	–36.31	–36.54	–36.15
7	К среднее	–31.70	–31.67	–30.95	–30.68

Примечание. С – синий; БК – ближний красный; К – красный; ДК – дальний красный.

ния с ассимиляции на фотодыхание и обратно. Для обеспечения непрерывной работы фермента недостаток CO_2 , компенсируется потоком O_2 , который также, как и CO_2 , является субстратом, но в процессе фотодыхания. В результате углерод биомассы, синтезируемой при фотодыхании, обогащается изотопом ^{13}C .

Все упомянутые и другие работы, посвященные изучению влияния света, характеризуют его как один целый параметр. Однако свет, на самом деле, является сложным параметром, хотя бы потому что состоит из спектра волн разной длины. Насколько нам известно, до сих пор влияние длин волн на изотопный состав углерода растений никем не рассматривался. В настоящей работе мы изучали влияние отдельных длин волн из диапазона “белого” света на изотопный состав углерода биомассы листа салата (*Lactuca sativa* L.) сорта Афицион.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выращивание салата (*Lactuca sativa* L.) сорта Афицион проводили в климатических камерах (Urbangrower 150, China) при различных режимах освещения. Растения освещались светодиодными лампами, излучающими свет четырех диапазонов: коротковолновый красный (623–641 нм), длинноволновый красный (646–667 нм) дальний красный (727–751 нм) и синий (452–477). Контроль включает использование всех четырех режимов освещения одновременно (“белый” свет).

Суточный отбор проб растительной биомассы проводили с интервалом в 6 ч. Высушенный мате-

риал измельчали до порошка и отбирали в количествах, достаточных для 4-х повторностей. Измерения изотопного состава проводили на изотопном масс-спектрометре (Delta V, Thermo). Пробоподготовка сводилась к следующему. Порошок биомассы сжигался до CO_2 , который очищался от сопутствующих примесей и подавался в аналитическую часть прибора.

Для калибровки прибора и контроля за точностью результатов использовали стандарты IAEA глутаминовой кислоты (USGS40 и USGS41). Величины изотопного состава углерода приводятся в единицах (VPDB):

$$\delta^{13}\text{C} = \left\{ \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{образ}} - \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{станд}} \right\} \times 10^{-3}$$

Погрешность определения, включая инструментальные и видовые ошибки, не превышала 0.1‰.

Детальнее методика и масс-спектрометрическое определение изотопного состава углерода образцов описаны в работе (Tarakanov *et al.*, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) биомассы листа салата при разных режимах освещения представлены в табл. 1.

Поскольку различия, превышающие 0.1‰, считались значимыми, результаты, приведенные в табл. 1, позволяют утверждать, что длины волн оказывают вполне отчетливое влияние на изотопный состав углерода биомассы листа растения. Эксперименты с различным набором длин волн падающего света показали их различное влияние

Таблица 2. Изотопные различия углерода биомассы листьев салата сорта Афицион при различных режимах освещения. Изотопный состав приводится в единицах PDBV $\delta^{13}\text{C}$ (‰)

Вариант светового Режима	$\delta^{13}\text{C}$ биомассы в конце светового периода	$\delta^{13}\text{C}$ биомассы в конце темнового периода	$\Delta \delta^{13}\text{C}$
С + БК + К + ДК (контроль)	-34.15	-33.61	-0.54
С + БК + ДК (-К)	-35.32	-33.69	-1.63
С + БК + К (-ДК)	-34.90	-34.26	-0.64
БК + К + ДК (-С)	-32.43	-31.76	-0.63
С	-36.54	-36.15	-0.34
К	-30.95	-30.68	-0.27

Примечание. Буквенные обозначения те же, что и в табл. 1.

на изотопный состав углерода биомассы листьев. Наблюдались отклонения по сравнению с изотопным составом углерода в контрольном опыте с комбинированным набором длин волн (при освещении “белым” светом). Примечательно, что наиболее сильное влияние противоположного знака оказывали монохроматические синий и красный свет. Обработка растения синим светом при 6-часовом освещении приводила к изотопному сдвигу в сторону обогащения биомассы “легким” изотопом ^{12}C относительно контрольного опыта на -2.56% , тогда как обработка растения красным светом при 6-часовом освещении приводила к изотопному сдвигу в сторону обогащения биомассы “тяжелым” изотопом ^{13}C относительно контрольного опыта на $+2.34\%$. Увеличение длительности светового периода на величину изотопных смещений не влияла. Также очевидно, что влияние волн синего и красного диапазонов существенно выше влияния волн других диапазонов.

Особый интерес вызывают результаты, представленные в двух последних столбцах табл. 1. В них приведены изотопные различия углерода биомассы листа при различных диапазонах длин волн падающего света и при режимах освещения, имитирующих “световой” и “темновой” периоды. Это неудивительно, поскольку в этом случае можно ожидать заметную перестройку метаболических потоков.

Действительно, как мы видим из табл. 2, во время светового периода углерод биомассы листа обогащается изотопом ^{12}C относительно углерода биомассы в конце темнового периода. Этот факт может означать, что в темновой период биомасса теряет “легкий” изотоп, который уносится вместе с CO_2 при темновом дыхании. Как видно из табл. 2, этот процесс не зависит от режима освещения. Обогащение биомассы изотопом ^{12}C происходит при всех режимах освещения.

Согласно существующим моделям фракционирования изотопов углерода при фотосинтезе,

обогащение биомассы изотопом ^{13}C происходит в том случае, если другой изотоп ^{12}C покидает биомассу с каким-либо продуктом метаболизма. Действительно, как мы видим из табл. 1 и 2, во время темнового периода углерод биомассы листа обогащается изотопом ^{13}C незначительно. Логично предположить, что этим продуктом является CO_2 , обогащенный ^{12}C .

Полученные нами данные согласуются с более ранними результатами Гесслера и коллег (Gessler *et al.*, 2008). Они исследовали суточные изотопные сдвиги у клещевины (*Ricinus communis* L.). Из приведенных ими данных видно (рис. 1), что суточные сдвиги изотопного состава углерода, аналогичные зафиксированным нами, наблюдаются не только у углерода биомассы листа клещевины, но и у углерода водорастворимой и водонерастворимой фракций листа, а также для углерода сока флоэмы.

Такая согласованность результатов, полученных независимыми исследователями для произвольно выбранных растений, приводит к выводу, что, скорее всего, это связано с перестройкой углеродных потоков при переходе от темнового периода и обратно. Причем данная перестройка сопровождается одинаковыми изотопными сдвигами, не зависящими от режима освещения. Это указывает на то, что наблюдаемые изотопные сдвиги являются результатом некоего общего механизма изотопного фракционирования углерода, проявляющегося при любых режимах освещения.

Изотопные различия водорастворимой и водонерастворимой фракций биомассы листа салата (*Lactuca sativa* L.), представленные в табл. 3, согласуются с данными обнаруженными ранее Гесслером и коллегами (Gessler *et al.*, 2008) у клещевины. Эти различия также не зависели от режима освещения, т.е., как и суточные изотопные сдвиги, они обусловлены клеточным механизмом изотопного фракционирования. Это подтверждается и данными табл. 4, которые показывают одинаковый

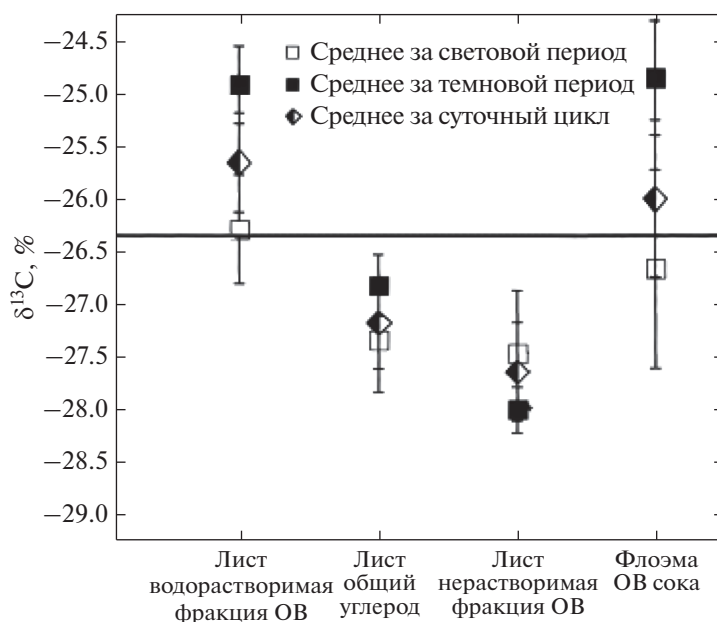


Рис. 1. Суточные колебания изотопного состава углерода биомассы листа листа клещевины (*Ricinus communis* L.), углерода водорастворимой и водонерастворимой фракций биомассы и углерода органического вещества сока флоэмы (Gessler *et al.*, 2008).

характер изотопных смещений углерода биомассы водорастворимой и водонерастворимой фракций для трех произвольно выбранных растений при освещении их “белым” светом.

Однако констатация факта существования изотопных различий еще не означает понимания природы их возникновения. Поэтому в настоящей работе мы попытались понять природу изотопных различий в растениях, привлекая для этого клеточную осцилляционную модель фотосинтеза (Ivlev, 2012), которую ранее мы пробовали применить при рассмотрении изотопных данных по клещевине (Ивлев, Тараканов, 2013). При этом мы понимаем ограниченность клеточной модели при описании изотопных сдвигов в растениях,

особенно в смысле учета динамики углеродных потоков.

Из анализа модели фракционирования изотопов углерода в фотосинтезирующей клетке (Ivlev, 2012) известно, что в клетке существуют углеродные потоки как обогащенные, так и обедненные изотопом ^{13}C относительно общего углерода биомассы. Эти потоки связаны с тремя метаболическими узлами. Первый, рибулозобисфосфат-карбоксилазный узел, связан с реакцией карбоксилирования рибулозобисфосфата на входе CO_2 в цикл Кальвина–Бенсона. Этот узел ответственен за обогащение ассимилируемого клеткой углерода изотопом ^{12}C относительно углерода CO_2 среды. Второй, глициндегидрогеназный узел, связан

Таблица 3. Изотопные различия углерода биомассы листа салата (*Lactuca sativa* L.) сорта Афицион при различных режимах освещения. Октябрь 2019 г. Изотопный состав приводится в единицах PDBV $\delta^{13}\text{C}$ (‰)

Вариант светового Режима	$\delta^{13}\text{C}$ биомассы в конце светового периода	$\delta^{13}\text{C}$ биомассы в конце темнового период	$\Delta \delta^{13}\text{C}$
С + БК + К + ДК (контроль)	-34.15	-33.61	-0.54
С + БК + ДК (- К)	-35.32	-33.69	-1.63
С + БК + К (-ДК)	-34.90	-34.26	-0.64
БК + К + ДК (- С)	-32.43	-31.76	-0.63
С	-36.54	-36.15	-0.34
К	-30.95	-30.68	-0.27

Примечание. С – синий; БК – ближний красный; К – красный; ДК – дальний красный. Таблица взята из работы (Ивлев и др., 2022).

Таблица 4. Распределение изотопов углерода органического вещества в водорастворимой и водонерастворимой фракциях, выделенных из биомассы листа ряда растений, изотопный состав общего углерода листа при освещении “белым” светом. Изотопный состав углерода дан в единицах VPDB

Объект	Водорастворимая фракция	Общий углерод	Нерастворимая фракция	
Лист салата сорта Афицион (<i>Lactuca sativa</i>)	–31.0	–34.1	–34.7	Наст. работа
Лист горчицы сорта “Сарептский” (<i>Brassica juncea</i>)	–30.96		–34.7	Наст. работа
Лист клещевины (<i>Ricinus communis</i>)	–26.3	–27.3	–27.5	Gessler et al., 2008

с реакцией декарбоксилирования глицина, которая протекает в гликолатном цикле. Этот цикл ответствен за частичное окисление ассимилированного углерода и обеспечивает процесс фотодыхания. Фракционирование изотопов углерода при фотодыхании приводит к обогащению выдыхаемого клеткой CO_2 изотопом ^{13}C , другими словами, к снижению обогащения ассимилированного углерода (биомассы) изотопом ^{12}C , т.е. изотопный эффект ассимиляции и фотодыхания имеют противоположные знаки. Третий, пируватдегидрогеназный узел, связан с реакцией декарбоксилирования пирувата и находится на пересечении центральных метаболических путей. Фракционирование изотопов в нем отвечает за перераспределение изотопов внутри биомассы, т.е. за изотопные различия фракций, метаболитов, за внутримолекулярные распределения. На изотопный состав общего углерода биомассы фракционирование изотопов в третьем узле влияет значительно меньше. Поэтому мы уделили внимание двум первым узлам.

Главным регулятором соотношения потоков ассимиляции и фотодыхания и, соответственно, их вклада в биомассу, от которого зависит ее изотопный состав, является ключевой фермент фотосинтеза – Рубиско (рибулозобисфосфат карбоксилаза/оксигеназа), обладающий двойственной функцией, т.е. способностью функционировать как карбоксилаза, так и как оксигеназа. Фермент работает по механизму “пинг – понг”

Переключения Рубиско с карбоксилазной функции на оксигеназную, и обратно, происходят благодаря постоянно меняющемуся у мест карбоксилирования соотношения концентраций CO_2/O_2 . На рис. 2 изображена схема предполагаемого механизма переключения фермента с отрицательными обратными связями (Roussel et al., 2007). Она предполагает, что при вхождении в клетку порции воздуха концентрация CO_2 в нем такова, что обеспечивает карбоксилирование РибФ, но ингибирует работу фермента как оксигеназы. Благодаря такой временной организации глюкозо-6-фосфат (Г6Ф), являющийся продуктом цик-

ла Кальвина-Бенсона, в тот момент, когда происходит карбоксилирование, в гликолатный цикл, где происходит глициндегидрогеназная реакция, не поступает. В процессе ассимиляции концентрация CO_2 в вошедшей порции падает, а относительная концентрация кислорода в ней возрастает. Кислород ингибирует карбоксилазную функцию Рубиско и инициирует оксигеназную, при этом Г6Ф поступает в гликолатный цикл.

Анализ системы дифференциальных кинетических уравнений, описывающих совокупность реакций, составляющих карбоксилазную и оксигеназную цепь, при подстановке в них реальных клеточных параметров, имеющихся в литературе (Dubinsky, Ivlev, 2011), допускает появление осцилляций. Была показана возможность существования области незатухающих колебаний, для которых период составляет величину порядка секунд. Наличие таких осцилляций подразумевает, что ассимиляция CO_2 и выброс из клетки CO_2 при фотодыхании происходят в виде отдельных дискретных порций, что было предсказано ранее (Ивлев, 1989).

С дискретностью связана еще одна возможность появления изотопных эффектов в фотосинтезирующих клетках. Она обусловлена способностью клетки изменять размер порций CO_2 , поступающих в клетку при ассимиляции, или удалять из клетки порции CO_2 при фотодыхании с помощью механизма газообмена. При попадании растений в среду с неблагоприятными условиями (например, при низкой влагодоступности, при высокой температуре, высокой интенсивности света и т.д.), эти условия, используя специальный устьичный аппарат, могут регулировать концентрацию CO_2 у мест карбоксилирования. Регуляция размера порций с помощью устьичного аппарата сопровождается истощением субстрата, что, в свою очередь, приводит к возникновению изотопного эффекта истощения Релея. В первую очередь, порцию покидают легкоизотопные молекулы, т.е. содержащие изотоп ^{12}C . Поэтому в остатке (т.е. в ассимилированном углероде) накапливается тяжелый изотоп ^{13}C .

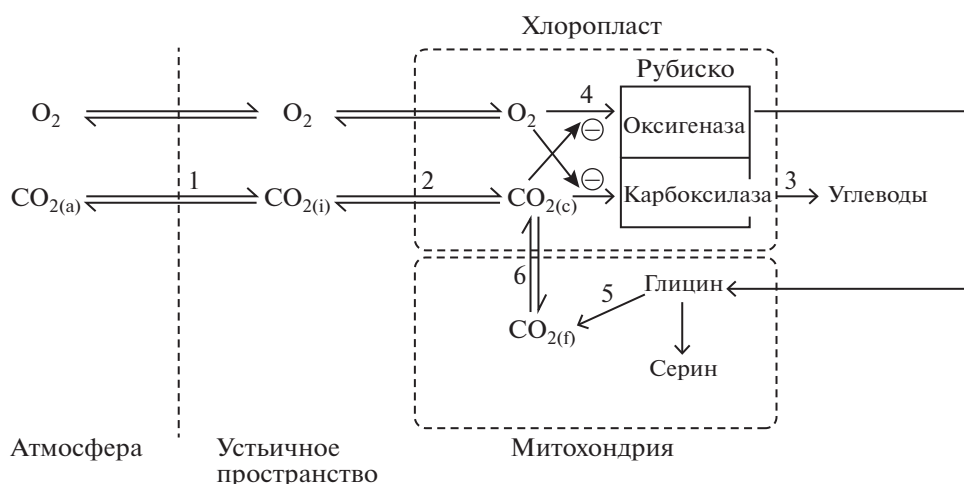


Рис. 2. Схема механизма с отрицательными обратными связями, переключающего рубиско с карбоксилазной функции на оксигеназную и обратно (Roussel *et al.*, 2007).

Поскольку биомасса листа состоит из фотосинтезирующих клеток, представления об осцилляционном механизме фотосинтеза и о ассимиляционном и фотодыхательном фондах вполне применимы для объяснения изотопных различий водорастворимой и водонерастворимой фракций биомассы. Действительно, рассмотрение изотопного фракционирования при осцилляционном фотосинтезе приводит к выводу, что в фотосинтезирующих клетках растений образуются два изотопноразличающихся углеродных фонда — ассимиляционный, обогащенный изотопом ^{12}C , и фотодыхательный, обогащенный изотопом ^{13}C . Благодаря строгой временной и пространственной организации метаболизма клетки заметного перемешивания потоков в клетке не происходит, и поэтому метаболиты, связанные с этими фондами, сохраняют унаследованные изотопные различия.

Таким образом, мы можем обосновать вывод относительно наблюдаемой разницы в изотопном составе углерода водорастворимой и водонерастворимой фракций биомассы листа ряда растений (табл. 2), которая не зависит от режима освещения.

Действительно, из биохимии растений известно, что водорастворимая фракция биомассы, в основном, состоит из водорастворимых углеводов. Основной структурной единицей синтеза практически всех углеводов в клетке является Г6Ф (Бернфельд, 1965). Глюкозо-6-фосфат образуется как в цикле Кальвина–Бенсона, так и в гликолатном цикле. В первом случае углеродный поток образует ассимиляционный фонд, обогащенный ^{12}C . Во втором случае углеродный поток

образует фотодыхательный фонд, углерод которого обогащен ^{13}C .

Водонерастворимая фракция включает такие компоненты, как лигнины, дипиды, белки, синтез которых связан с ассимиляционным фондом (Бернфельд, 1965)). Они используются на синтез волокна, стенок сосудов, эпидермиса, хлорофилла. Хотя не исключено, что углерод фотодыхательного фонда также может принимать участие в образовании водонерастворимой части, но доля углерода, из ассимиляционного фонда в ней будет гораздо выше. Таким образом, даже простой анализ показывает, что причиной изотопной утяжеленности водорастворимой фракции биомассы, по сравнению с водонерастворимой, является их связь с ассимиляционным и фотодыхательным фондами, возникающими при фотосинтезе.

В результате проведенного анализа можно сделать и другой важный вывод. Поскольку водорастворимые углеводы и, в первую очередь, сахара, являются основными транспортными агентами в растениях (Курсанов, 1976), то обогащенность сахарозы ^{13}C должна проявиться и при донорно-акцепторных отношениях в растениях при движении ассимилятов от листа к цветку (плоду).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эксперименты с различным набором длин волн падающего света показали их различное влияние на изотопный состав углерода биомассы листьев: наблюдаются отклонения по сравнению с изотопным составом углерода в контрольном опыте с комбинированным набором длин волн (при освещении “белым” светом). Наиболее сильное влияние противоположного знака оказывают монохроматические

синий и красный свет. Обработка растения синим светом при 6-часовом освещении привела к изотопному сдвигу в сторону обогащения биомассы “легким” изотопом ^{12}C относительно контрольного опыта на -2.56% , тогда как обработка растения красным светом при 6-часовом освещении привела к изотопному сдвигу в сторону обогащения биомассы “тяжелым” изотопом ^{13}C относительно контрольного опыта на $+2.34\%$. Примечательно, что указанные длины волн испытывают наибольшее поглощение при фотосинтезе.

Анализ изотопных смещений общего углерода в темновой и световой периоды позволяет заключить, что обогащенность углерода биомассы листа в темновой период изотопом ^{12}C является следствием потери изотопа ^{13}C при темновом дыхании в результате преимущественного выброса $^{13}\text{CO}_2$.

Показано, что в рамках предложенного ранее осцилляционного механизма фотосинтеза в процессе ассимиляции CO_2 возникают два углеродных фонда – ассимиляционный, обогащенный изотопом ^{12}C , и фотодыхательный, обогащенный изотопом ^{13}C . В рамках этих представлений наблюдаемая обогащенность углерода водорастворимой фракции биомассы листа изотопом ^{13}C относительно углерода водонерастворимой фракции объясняется тем, что синтез большинства компонентов водорастворимой фракции листа связан с фотодыхательным фондом клетки, тогда как синтез большинства компонентов водорастворимой фракции связан с ассимиляционным фондом клетки. Сделанное утверждение основывается на известной биохимии растительной клетки.

Реальный метаболизм отличается от модельного динамикой процесса, которая соответствует меняющемуся во времени функциональному состоянию организма. То же справедливо и для рассмотрения изменения изотопных сдвигов углерода биомассы. В подтверждение сказанного в следующей работе мы рассмотрим изотопные сдвиги углерода биомассы на стадии цветения и бутонизации.

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках соглашения № 075-15-2022 от 16 ноября 2020 г. о предоставлении гранта в форме субсидий из федерального бюджета на осуществление государственной поддержки создания и развития научного центра мирового уровня “Агротехнологии будущего”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бернфельд П. Биогенез углеводов // Биогенез природных соединений / Под ред. Гинодмана Л.М. М.: Мир, 1965. С. 207–289.

Ивлев А.А. О потоках “легкого” и “тяжелого” углерода при сопряжении фотосинтеза и фотодыхания // Физиология растений. 1993. Т. 40. С. 872–880.

Ивлев А.А. О дискретности процесса ассимиляции CO_2 на свету C_3 -растениями // Биофизика. 1989. Т. 34. Вып. 5. С. 887–891.

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

Курсанов А.А. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 644 с.

Craig H. Carbon-13 in plants and relationships between carbon-13 and carbon-14 variations in nature // J. Geology 1954. V. 62. № 2. P. 53–92.

Degens E.T. Biogeochemistry of Stable Carbon Isotopes // Organic Geochemistry / Eds. G. Eglinton and M.T.J. Murphy. Berlin, N.Y.: Springer-Verlag, 1969. Ch. 7. P. 207–226.

Dubinsky A.Yu., Ivlev A.A. Computational analysis of the possibility of the oscillatory dynamics in the processes of CO_2 assimilation and photorespiration // Biosystems 2011. V. 103. P. 285–290.
<https://doi.org/10.1016/j.biosystems.2010.11.003>

Igamberdiev A.U., Mikkelsen T.N., Ambus P., Bauwe H., Lea P.J., Gardeström P. Photorespiration contributes to stomatal regulation and carbon isotope fractionation: a study with barley, potato and *Arabidopsis* plants deficient in glycine decarboxylase // Photosynthesis Research. 2004. V. 81. P. 139–152.

Igamberdiev A.U., Ivlev A.A., Bykova N.V., Threlkeld Ch., Lea P.J., Gardeström P. Decarboxylation of glycine contributes to carbon isotope fractionation in photosynthetic organisms // Photosynthesis Research. 2001. V. 67. P. 177–184.

Igamberdiev A.U., Roussel M.R. Feedforward non-Michaelis mechanism for CO_2 uptake by Rubisco: Contribution of carbonic anhydrases and photorespiration to optimization of photosynthetic carbon assimilation // BioSystems. 2013. V. 107 P. 158–166.

Ivlev A.A. Oscillatory nature of metabolism and carbon isotope distribution in photosynthesizing cells Oscillatory nature of metabolism and carbon isotope distribution in photosynthesizing cells // Photosynthesis – fundamental aspects / Ed. Najafpour M.M. Intech Publishers. Croatia. 2012. P. 341–366.

Gessler A., Teherkez G., Peuke A.D., Ghashghaie J.G., Farquhar G.D. Experimental evidence for diel variations of the carbon isotope composition in leaf, stem and phloem sap organic matter in *Ricinus communis* // Plant, Cell Environ. 2008. V. 31. P. 941–953.

O’Leary M.H. Carbon isotope fractionation in plants // Phytochemistry. 1981. V. 20. P. 553–567.

Roussel M.R., Ivlev A.A., Igamberdiev A.Y. Oscillations of the internal CO_2 concentration in tobacco leaves transferred to low CO_2 // J. Plant Physiol. 2007. V. 164. P. 1188–1196.

- Roussel M.R., Igamberdiev A.Y. Dynamics and mechanisms of oscillatory photosynthesis // *BioSystems*. 2011. V. 103. № 2. P. 230–238.
- Sackett W.M., Eckelmann W.R., Bender M.M., Be A.W.H. Temperature dependence of carbon isotope composition in marine plankton and sediments // *Science*. 1965. V. 148. P. 235–237.
- Smith B.N., Oliver J., McMillan C. Influence of carbon source, oxygen concentration, light intensity and temperature on $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in plant tissue // *Bot. Gaz.* 1976. V. 137. № 2. P. 99–104.
- Tarakanov I.G., Tovstyko D.A., Lomakin M.P., Shmakov A.S., Sleptsov N.N., Shmarev A.N., Litvinskiy V.A., Ivlev A.A. Effects of light spectral quality on the photosynthetic activity, biomass production, and carbon isotope fractionation in lettuce *Lactuca sativa* L., plants// *Plants*. 2022. V. 11. P. 441.
<https://doi.org/10.3390/plants11030441>

On the Influence of Wavelengths of Different Ranges of Photosynthetically Active Radiation on the Carbon Isotope Composition of Plant Biomass and Its Fractions (Using as the Example Lettuce (*Lactuca sativa* L.) of the Aficion Variety)

A. A. Ivlev^{1, #}, D. A. Tovstyko¹, M. P. Lomakin¹, A. S. Shmakov¹, N. N. Sleptsov¹, V. A. Litvinsky², N. M. Prjevalsky¹, and I. G. Tarakanov¹

¹Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy of K.A. Timiryazev, Timiryazevskaya str., 49, Moscow, 127434 Russia

²Paleontological Institute of A.A. Borisyak, RAS, Trade Union str., 123, Moscow 117647 Russia

#e-mail: aa.ivlev@list.ru

The influence of incident wavelengths of four ranges: short-wave red (623–641 nm), long-wave red (646–667 nm), far red (727–751 nm) and blue (452–477 nm) on the carbon isotopic composition of lettuce biomass (*Lactuca sativa* L.) of the Aficion variety was studied. Lettuce was grown in climatic chambers, lighting was provided by irradiators based on narrow-band LEDs. Monochromatic blue and red light have the strongest multidirectional influence. Radiation from the blue range shifts the carbon isotopic composition of lettuce biomass towards enrichment in ^{12}C . Radiation from the red range shifts the carbon isotopic composition of lettuce biomass towards enrichment in ^{13}C . Based on the previously developed model of carbon isotope fractionation in a photosynthesizing cell, carbon isotopic shifts of plant leaf biomass were analyzed. It is shown that in the dark period the biomass is enriched in ^{12}C . This is a consequence of dark respiration, during which the plant loses CO_2 enriched in ^{13}C . It is shown that the reason for the observed isotopic differences between the water-soluble and water-insoluble fractions of the leaf biomass is a result of the different participation of the assimilatory carbon flux, enriched in ^{12}C , and the photorespiratory carbon flux, enriched in ^{13}C , in the formation of these fractions during photosynthesis.

Keywords: optical radiation wavelength, illumination mode, carbon isotope fractionation, photosynthesis, photoassimilatory and photorespiratory carbon fluxes, Rubisco – the key enzyme of photosynthesis