

# ИССЛЕДОВАНИЕ ВРЕМЕННЫХ РЯДОВ CO<sub>2</sub>-ГАЗООБМЕНА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ С ПОМОЩЬЮ КОСИНОР-АНАЛИЗА

*В. К. Болондинский<sup>1</sup>, С. Н. Шереметьев<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Институт леса Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

В настоящее время подавляющее большинство моделей фотосинтеза основано на прямой зависимости процесса от факторов внешней среды. Громоздкие модели, содержащие десятки трудноизмеряемых параметров, тем не менее далеко не всегда адекватно описывают суточную динамику CO<sub>2</sub>-газообмена. Временной характер зависимости, как правило, игнорируется. Ранее авторы предпринимали попытки с помощью аппарата анализа временных рядов исследовать фотосинтез и другие физиологические процессы у сосны обыкновенной. Рассчитывались автокорреляционные и взаимокорреляционные функции, проводился спектральный и Фурье-анализ временных рядов в разные периоды вегетации. Полученные количественные характеристики суточных ритмов для экологов и физиологов не представляли большой ценности и были в целом тривиальны. Суточные ритмы физиологических процессов являются одним из частных проявлений существующих в растениях биологических циркадных часов. Системы, с которыми они связаны, прогнозируя изменения среды и координируя физиологические процессы, увеличивают приспособленность растений к среде и их выживаемость. Однако выявить, какие изменения процессов обусловлены биологическими часами на фоне ритмически изменяющимися внешними факторами, довольно сложно.

Еще в 60–70-е годы был разработан достаточно простой метод косинор-анализа, ставший инструментом обнаружения многих биомедицинских ритмов. Однако исследований, где он применялся для изучения физиологических процессов у растений, практически нет (Шереметьев, 2005). Авторы попытались применить косинор-анализ для исследования временных рядов CO<sub>2</sub>-газообмена и выявить степень синхронизации ритма фотосинтеза с ритмами факторов внешней среды в разные периоды вегетации.

Эксперимент по измерению CO<sub>2</sub>-газообмена (нетто фотосинтеза) у побегов 45-летней сосны и внешних факторов среды проводился на полевой базе в 50 км от г. Петрозаводска (Габозеро) в сосняке черничном свежем (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). Измерения CO<sub>2</sub>-газообмена с помощью автоматической установки непрерывного действия велись с апреля по сентябрь, и длина обрабатываемого временного ряда за период с апреля по сентябрь составила 7320 наблюдений, усредненных за 30 минут. При обработке данных весь сезон был разбит на двухнедельные периоды.

Косинор-анализ основан на моделировании процесса методом наименьших квадратов косинусоидой. Для построения каждой хронограммы (массив наблюдений за один день) использовалось до 48 наблюдений. Входной информацией для косинор-анализа служил пучок из 14 хронограмм. Выходными результатами косинор-анализа, получаемыми на основании усредненного пучка

14 хронограмм, были амплитуда ( $A$ ) и акрофаза ( $\varphi$ ) – момент времени, когда колебание достигает максимального значения. Указанные данные рассчитывались как для отдельных, так и для средних косинусоид. В полярных координатах каждая косинусоида изображалась на плоскости точкой, расстояние которой от центра координат равно амплитуде, а угол наклона к горизонтальной оси прямой, проведенной от точки до начала координат, равен акрофазе (Емельянов, 1976). Все полученные таким образом точки в декартовых координатах рассматриваются как реализации двумерной случайной величины с предполагаемым нормальным законом распределения, и строится эллипс рассеяния ошибок генерального среднего (рис. 1).

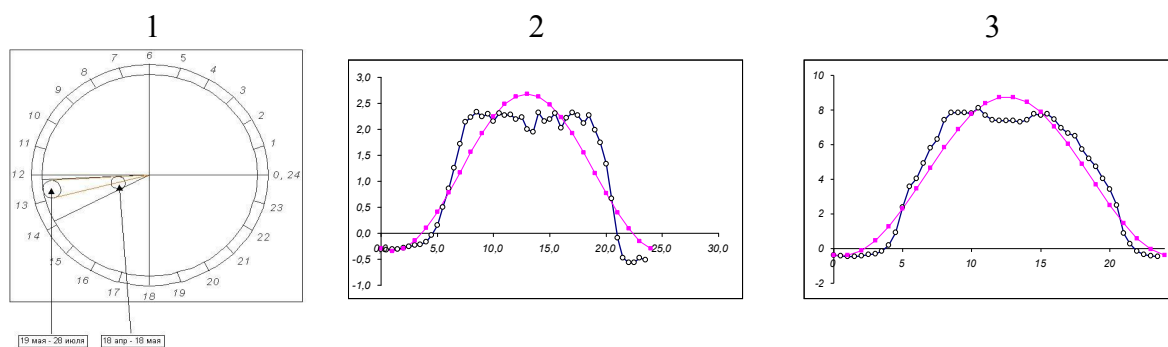


Рис. 1. Усредненные суточные кривые фотосинтеза (в мг  $\text{CO}_2$  / г час), рассчитанные синусоиды и эллипсы ошибок средних синусоид (1) для периодов 18 апреля – 18 мая (2), 19 мая – 28 июля (3).

Использовалась разработанная С. Н. Шереметьевым (2005) программа «Cosinor-Analysis 2.4 for Excel 2000/XP», в основу которой положен алгоритм И. П. Емельянова (1976). Кроме параметров ритмов программа дает ряд показателей, достаточных для построения эллипса рассеяния (полуоси эллипса, декартовые координаты центра эллипса, угол наклона эллипса и др.). Построение эллипса необходимо для определения достоверности существования ритмов на принятом доверительном уровне (например, на уровне 0,95), определения доверительных интервалов акрофаз с помощью касательных к эллипсу, опущенных из начала координат на циферблат.

В течение вегетационного периода был проведен анализ сезонных изменений акрофазы, амплитуды, доверительных интервалов акрофаз, других ритмологических параметров  $\text{CO}_2$ -газообмена ( $P$ ) и факторов среды. Для 14-дневных периодов были построены эллипсы рассеяния, траектория перемещения которых, величины их площади, расстояние от центра координат свидетельствуют как о влиянии на исследуемый процесс внешних факторов, так и о его автономности. Интервалы акрофаз фотосинтеза сдвигаются с утренних, предполуденных часов в июне к полуденному времени в августе-сентябре. Данный факт находит четкое физиологическое объяснение и связан, в первую очередь, со степенью открытия устьиц. При этом акрофазы температуры воздуха ( $T$ ) и дефицита водяных паров воздуха ( $WPD$ ) находится, в основном, в интервале 15–16 часов, то есть запаздывают на 2–3 часа. Перемещение эллипса рассеяния у освещенности ( $I$ ) носит нерегулярный характер и мало соответ-

вует траектории перемещения эллипса у фотосинтеза. Часто наблюдаемое (особенно в период интенсивного роста) более раннее наступление акрофаз фотосинтеза, опережающее акрофазы освещенности, свидетельствует, прежде всего, о недостаточном водоснабжении побегов.

Коэффициенты корреляции амплитуд фотосинтеза и температуры в пределах 0,6–0,7 наблюдались только до середины июня. На протяжении июля-августа коэффициент корреляции не превышал 0,23. Коэффициенты корреляции являлись низкими и для амплитуд  $I$  и  $P$ . При низких температурах в начале вегетации величины  $WPD$  невелики и не оказывают существенного влияния на фотосинтез. В дальнейшем большие величины данного фактора ведут к сужению устьиц и ограничивают фотосинтез.

Анализ траекторий перемещения эллипса рассеяния, амплитуд, доверительных интервалов акрофаз позволил выявить определенные закономерности. Площадь эллипса рассеяния наряду с его близостью к началу координат определяют доверительные интервалы изменения акрофаз процесса. Обычно у всех исследуемых процессов, за исключением освещенности, приближение эллипса к началу координат сопровождалось уменьшением его площади. В результате доверительные интервалы акрофаз изменялись в достаточно узких пределах. Как у фотосинтеза, так и у факторов внешней среды изменения данных параметров в целом однотипны. Однако корреляционный анализ выявил достаточно высокую степень корреляции площадей эллипсов рассеяния у  $Ph$  и  $WPD$  (0,91). Коэффициенты корреляции для площадей эллипсов  $P$  и  $T$ ,  $P$  и  $I$  не превышали 0,24. Таким образом, именно  $WPD$ , несмотря на почти двухчасовой фазовый сдвиг, является основным синхронизирующим фактором суточного ритма фотосинтеза. Данный вывод не удалось получить при помощи статистических методов, в том числе аппаратов анализа временных рядов.

В большинстве случаев первая цель исследования изменяющейся во времени биологической или физиологической переменной заключается в нахождении ее собственных частот. Использование косинор-анализа в качестве метода нахождения частот состоит в «подгонке» модели для различных возможных периодов: в зависимости от того, покрывает или не покрывает доверительный эллипс центр полярной системы координат, соответствующая частота принадлежит или не принадлежит спектру изучаемого явления. После снятия 24-часового тренда у фотосинтеза обнаружены ультрадианные ритмы с периодом около 10 часов для весеннего периода (18 апреля – 18 мая) и для летнего периода интенсивного роста и развития растения (19 мая – 28 июля). В осенний период (август – сентябрь) появлялся 7,5-часовой ритм.

Появление 10-часового ритма связано со сдвигом акрофаз  $P$  на более ранние утренние часы. Последнее обусловлено недостаточным водоснабжением побегов сосны, несмотря на то, что запасы влаги в прикорневом слое почвы были максимальными за сезон (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). Осенью, когда запасы влаги в почве были минимальными, но и потребность дерева в углекислоте значительно снизилась, 10-часовой ритм исчез (достоверность его не подтверждалась даже при  $p = 0,90$ ). Таким образом, причиной появления данного ультрадианного ритма является несбалансированность водоснабжения по-

бегов. После дождливых периодов летом, когда водный баланс дерева восстанавливался, 10-часовой ритм на какое-то время становился недостоверным. Амплитуда 10-часового ритма тем больше, чем выше  $T$  и  $WPD$ . При умеренных температурах его амплитуда снижалась. В то время как 10-часовой ритм связан с полуденным угнетением фотосинтеза и уменьшением поглощения  $CO_2$  в связи с экономией воды растением, 7,5-часовой ритм не находит четкого физиологического объяснения. В мае – июне на протяжении нескольких дней были обнаружены 2- и 4-часовые ритмы. Причины появления их также неясны. В то же время у внешних факторов среды на протяжении всего сезона вегетации достоверен был только 24-часовой ритм.

Таким образом, с помощью косинор-анализа удалось получить ценные данные о синхронизации ритмов фотосинтеза и факторов внешней среды, а также выявить ультрадианные ритмы, обусловленные, в основном, физиологическим состоянием дерева.

### **Литература**

Болондинский В. К., Кайбияйнен Л. К. Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 105–114.

Емельянов И.П. Форма колебаний в биоритмологии. Новосибирск, Наука, 1976. 128 с.

Шереметьев С. Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М.: Творчество научных изданий КМК, 2005. 271 с.

## **БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ (ЭКСЕРГЕТИЧЕСКАЯ) МОДЕЛЬ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ, ЗЕМЛЕДЕЛИЯ И РАСТЕНИЕВОДСТВА**

*И. И. Свентицкий<sup>1</sup>, А. П. Гришин<sup>2</sup>, В. А. Мудрик<sup>3</sup>*

<sup>1</sup>ГНУ ВИЭСХ, Москва

<sup>2</sup>Всероссийский институт механизации, ВИМ, Москва

<sup>3</sup>Институт фундаментальных проблем биологии РАН,  
г. Пущино Московской области

Фотосинтез растений является основным процессом формирования первичной и вторичной продуктивности экосистем и агроценозов. Теоретическим пределом первичной и вторичной продуктивности экосистем и агроценозов является та часть энергии солнечного излучения, которая потенциально превратима растениями в химическую энергию первичной продукции. На важность установления данной величины – эксергии солнечного излучения для растениеводства – впервые обратил внимание К. А. Тимирязев в 1903 году в Крунианской лекции на заседании Лондонского королевского общества. Название лекции – «Космическая роль зеленых растений» – содержало вызов фундаментальной науке того времени. На основе второго начала термодинамики невозможно объяснить процесс фотосинтеза и определить энергию излучения для растениеводства. Ответ на брошенный вызов содержался в работе А. Эйнштейна «Об одной эвристической точке зрения, касающейся возникновения и преобразова-