

## ЦИКЛИЧНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА СЕВЕРНЫХ ДЕРЕВЬЕВ МОЖЕТ БЫТЬ ОБУСЛОВЛЕНА ГЕОКОСМИЧЕСКИМ ВЛИЯНИЕМ

П.А. Кашулин, Н.В. Калачева, В.К. Жиров

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт, 184209 Апатиты, Россия  
e-mail: falconet1@yandex.ru

**Аннотация.** По результатам сезонного мониторинга фотосинтетической способности индикаторных видов лиственных деревьев Кольского севера обнаружена многодневная цикличность максимальной  $F_m$ , переменной  $F_v/F_m$  и минимальной  $F_o$  флуоресценции хлорофилла листьев. На основе спектрального анализа рядов ежедневных измерений этих индексов выявлено присутствие циркасептантных, семисептантных и других ритмов в сезонной динамике фотосинтеза, а также в параллельной записи значений ФАР и других факторов среды. Такие периоды циклов могут быть обусловлены геокосмическими причинами. Аборигенные лесообразующие виды более чувствительны к флуктуациям УФ радиации, чем интродуцированные на Кольский север, обнаружена связь изменений основных параметров флуоресценции листьев березы, осины, ивы с флуктуациями внешней УФ радиации.

### Введение

Для предсказания и оценки возможных последствий глобальных изменений для живых экосистем севера на базе ПАБСИ проводится регулярные наблюдения физиологического состояния и фотосинтетической активности индикаторных лесообразующих видов листопадных деревьев. Индикация осуществляется неинвазивно, оптическими методами путем измерения импульсно-модулированной флуоресценции хлорофилла одних и тех же листьев кроны *in situ* на протяжении всего сезона вегетации. В процессе многодневных измерений обнаружена регулярная цикличность основных показателей фотосинтеза, которая может быть обусловлена циклической динамикой фотосинтетически активной радиации (ФАР), УФ радиации или геокосмических агентов.

### Материалы и методы

В работе использовали индикаторные древесные породы разного возраста, представляющие аборигенные виды: ива *Salix caprea* L., осина *Populus tremula* L., берёза *Betula pendula* Roth и окультуренные кустарники, интродуцированные на Кольский север: жимолость съедобная *Lonicera edulis* Turcz. Ex Freyn., жимолость татарская *L. tatarica* L., сирень венгерская *Syringa josikaea* Jacq. fil.

Физиологическую активность фотосинтетического аппарата (ФСА) листьев определяли *in situ*, измеряя их собственную или искусственно активированную светодиодами импульсно-модулированную флуоресценцию. Анализировали её долю, контролируемую фотосистемой II (ФС II):  $Y(II) = F_v'/F_m'$ , где  $F_v' = F_m' - F_o'$  – переменная,  $F_o'$  – минимальная,  $F_m'$  – максимальная флуоресценция хлорофилла в условиях активирующего освещения. Параметр  $Y(II)$  отражает долю энергии возбуждённых реакционных центров, расходуемую на фотохимическую конверсию, которая близка к среднему квантовому выходу фотосинтеза и зависят от световых условий среды, поэтому используют также параметр  $F_v/F_m$ , когда переменную и максимальную флуоресценцию измеряют после темновой адаптации растения [Genty et al., 1989].

Измерения проводили флуориметром PAM-2100, «WALZ, Effetrich», ФРГ. В качестве источника активирующего света использовали светодиод, излучающий импульсы света:  $\lambda = 655$  нм, интенсивностью  $3000 \text{ мкЕ/м}^2 \text{ с}^{-1}$ , длительностью 800 мс. Интенсивность измеряющего импульсного света частотой 0,6 кГц или 20 кГц не превышала  $5 \text{ мкЕ/м}^2 \text{ с}^{-1}$ . Неинвазивность метода обеспечивала непрерывное получение информации о текущем состоянии ФСА одних и тех же листовых пластинок вплоть до их опадения. Параллельно измеряли интенсивности ФАР и УФ радиации, температуру анализатором ТКА-ПКМ. Измерения проводили в полдень и вечером. Для измерения суточного ритма флуоресценции использовали деревья и листья с затененной кроной, в этих же условиях проводили измерения ФАР и УФ радиации.

### Результаты и обсуждение

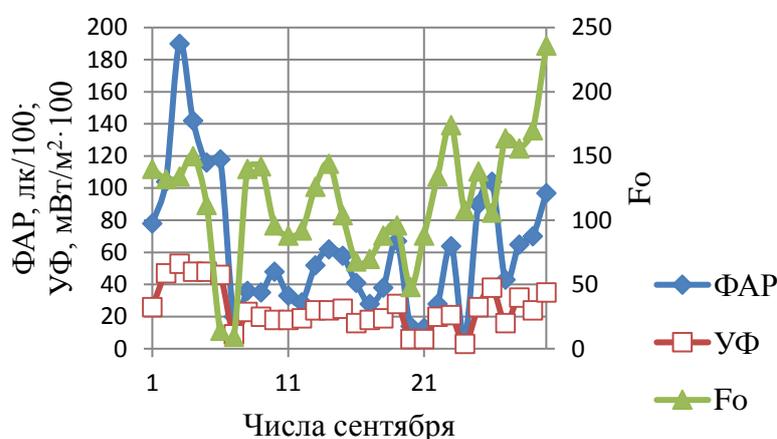
В многодневной динамике флуоресценции хлорофилла листьев разных видов есть общие закономерности, показывающие одинаковую реакцию на значимые флуктуации факторов среды, и специфичные особенности, зависящие от возраста и биологического вида, отражающие разную восприимчивость к внешним изменениям.

Некоторые из скачков  $F_o$ , например, в самом конце июля и в начале сентября совпадали с зарегистрированными нами флуктуациями ФАР и УФ радиации, достигавшими  $5000\text{-}7000 \text{ мВт м}^{-2}$  в дневное

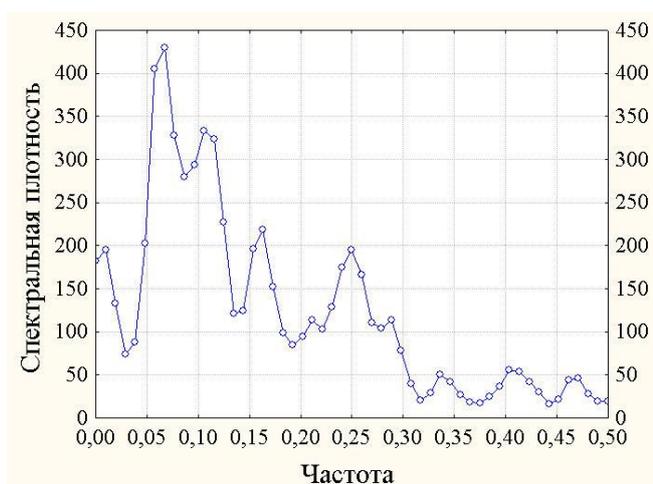
время, рис. 1. ФАР и УФ радиация могут быть водителями, по крайней мере, некоторых инфранианых фотосинтетических ритмов. На возможную связь указывает также спектральный анализ временных рядов измеряемых параметров  $F_0$ ,  $F_m$  и  $F_v/F_m$  в сопоставлении со спектрами временных серий ФАР и УФ радиации. Представленному на рис. 2 частотному спектру  $F_m$  жимолости татарской соответствуют ритмы с периодами около недели, полунедельные, двухнедельные, а также близкие к 10 суткам, рис. 3. У берез разного возраста наряду с подобными ритмами обнаружены также трёхнедельные ритмы, рис. 4. Временные спектры имели видовые, возрастные и помесячные особенности, общими для всех объектов были ритмы с периодом близким к неделе, её половине или ритмы с комбинационными частотами.

Помимо отмеченных особенностей динамики у всех растений существует свой суточный цикл фотосинтетической активности, это приводило к разнице вечерних и полуденных значений интенсивности максимальной и переменной флуоресценции хлорофилла листовых пластинок. Разные виды отличались робастностью суточного ритма, его устойчивостью к флуктуациям УФ радиации и низким температурам. Во время отмеченных выше резких повышений «темновой» флуоресценции  $F_0$  и других параметров в ряде случаев наблюдали временный сбой суточного ритма растений ивы и березы. Более высокая робастность суточного ритма и его устойчивость к флуктуациям УФ радиации способствует удлинению срока жизни хлорофилла листа, активного фотосинтеза, более длительному пребыванию на растении в осеннее время [Кашулин, Калачёва, 2015].

В осенних периодограммах УФ радиации обнаружены полунедельные и двухнедельные максимумы, которые присутствуют и в спектрах жимолости татарской, съедобной, берёзы и других видов.



**Рисунок 1.** Собственная флуоресценция  $F_0$  апикального листа жимолости съедобной в сентябре 2014 г. в сопоставлении с ФАР и УФ радиацией на поверхности листьев

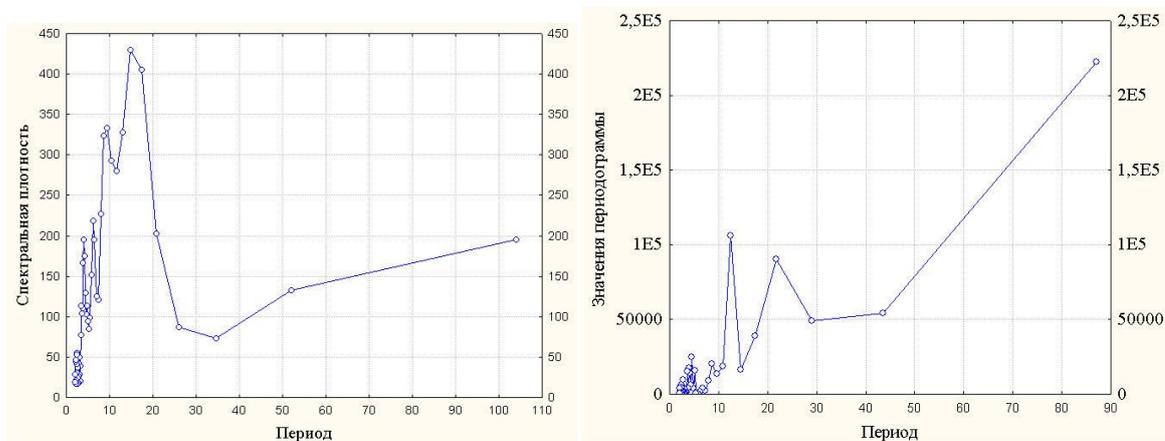


**Рисунок 2.** Частотный спектр многодневной записи максимальной флуоресценции  $F_m$  хлорофилла листьев жимолости татарской с 4 июля по 20 октября 2014 г.

В свою очередь, потоки солнечной радиации могут быть модулированы около недельными ритмами геокосмической природы. Предположительно, они обусловлены секторной структурой межпланетного магнитного поля, которая формирует подобные ритмы вариаций солнечного корпускулярного ветра и магнитного поля земли, разбивая основной ритм в 28 дней на составляющие [Бреус, Конрадов, 2002].

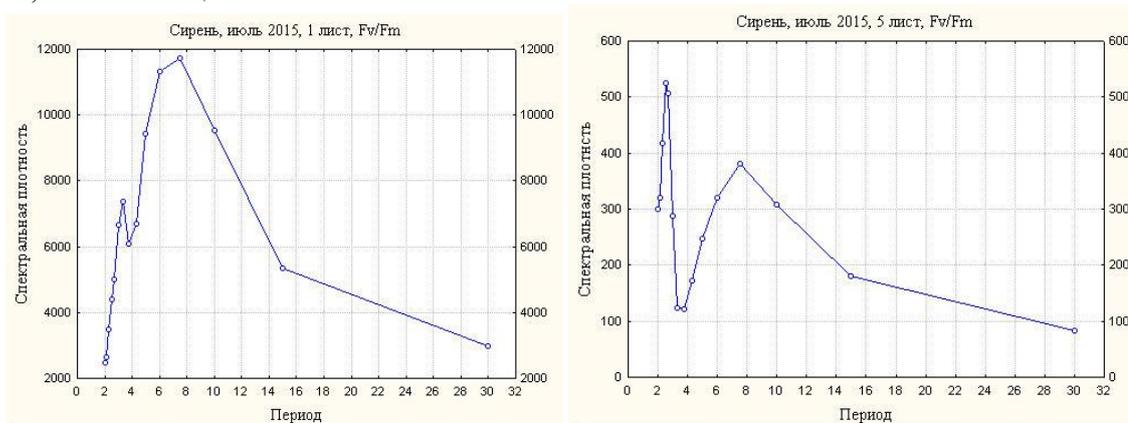
Таким образом, работа листовых пластинок, хлоропластов и их ФСА, важнейших энергетических подсистем изученных древесных растительных организмов, произрастающих на севере, модулирована экзогенными геофизическими и атмосферными факторами. Спектральный анализ многодневной динамики измеряемых параметров флуоресценции листьев показал наличие около пяти и двух недельных ритмичности значений ФАР и УФ в июле, августе, сентябре 2014, 2015 и 2016 годов.

Аналогично подобная периодичность была обнаружена в динамике максимальной флуоресценции хлорофилла листьев для березы, рис. 3 и других объектах. В многодневной динамике измерений переменной флуоресценции Fv/Fm и максимальной Fm у растений сирени венгерской также присутствуют септанные и семисептанные (период - половина недели), рис. 4. В апикальных, более открытых листьях кроны периодичность более робастна, чем у экранированных от солнца кроной внутренних листьев, рис. 4.



**Рисунок 3.** Спектральная плотность максимальной флуоресценции Fm листьев жимолости татарской с 4 июля по 20 октября 2014 г. (слева). Спектрограмма временного ряда ежедневных измерений максимальной флуоресценции Fm листьев старовозрастной березы *Betula pendula* Roth летом и осенью 2014 г. (справа)

Полунедельные, околонедельные, двухнедельные ритмы широко распространены в живых системах, обнаружены у многих организмов: от очень древних групп, одноклеточных (эукариоты и прокариоты), до насекомых, млекопитающих и человека.



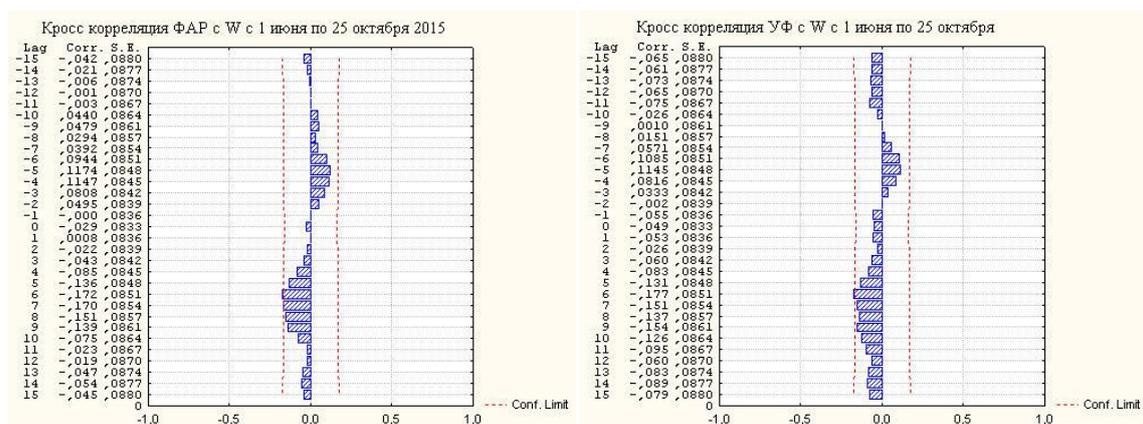
**Рисунок 4.** Периодограмма многодневной динамики переменной флуоресценции Fv/Fm апикального листа сирени венгерской летом 2015 г. (слева) и экранированного (справа)

Многодневная динамика солнечных потоков ФАР и суммарной УФ радиации в месте произрастания растений модулирована циркасептанными (околонедельными) циклами солнечной активности, оцениваемой по числам Вольфа W, измеренным в бельгийской обсерватории SILSO [SILSO data/image, 2015], рис. 4. Измерения температуры непосредственно вблизи образцов, также показали, что её летние вечерние изменения также модулированы около недельными ритмами.

В качестве кандидатов на роль ритмоактивных геокосмических факторов рассматривают также геомагнитные пульсации, особенно Pc1 [Клейменова, Троицкая, 1992], флуктуации скорости потоков космических лучей, предположительно вызванные секторной структурой межпланетного магнитного поля [Вернова и др., 1983; Halberg et al., 2000], вариации геокосмического векторного потенциала [Бауров, Труханов, 1998]. Вариации космических лучей говорят о вариациях корпускулярного излучения вблизи поверхности Земли, такие воздействия совместно с другими абиотическими причинами приводят к расширению пространства допустимых возможностей биологических ответов растительного объекта.

В целом, анализ временных рядов измеряемых характеристик показал высокую чувствительность флуоресцентных характеристик ФС II листьев к атмосферным изменениям окружающей среды, а также

присутствие суточных и инфрадианных, многодневных ритмов фотосинтетической активности у растений частично связанных с динамикой интенсивности ФАР и УФ радиации. В экстремальных погодных условиях происходят не только изменение перераспределения каналов утилизации энергии на уровне отдельных ассимиляционных органов, но и качественное изменение динамики фотосинтетических функций на уровне организма, которое проявляется в росте регулярности временного паттерна и взаимной согласованности функции листьев, синхронизации их физиолого-биохимических функций. Цикличность отдельных модулей повышает интегральную устойчивость растительного организма и способствует синхронизации активности кроны в целом, «биодинамическая устойчивость», обеспечивает выживание в условиях севера.



**Рисунок 5.** Кросс-корреляция ежесуточных измерений ФАР и солнечной активности в числе Вольфа W, SILSO, Брюссель Рис. 13 (слева), то же для суммарной УФ радиации (справа)

Осенняя активность ассимиляционных органов местных растений контролируется преимущественно фото периодом. Повышение средних осенних температур не приводит к пропорциональному удлинению осенних сроков фотосинтетической активности местных видов. При более теплых осенних температурах интродукты получают экологическое преимущество, снижая метаболические затраты на приспособление к северным условиям, а также переселенные из южных широт виды более устойчивы к короткому дню и скачкам УФ радиации. Подтверждено положение теории динамических систем, согласно которому цикличность слабо связанных элементов способствует синхронизации [Björnstad, 2000]. Высокая синхронность фотосинтеза листьев достигается в конце сезона вегетации при низких температурах и коротком дне. Устойчивость к неблагоприятным условиям, эффективность ассимиляции, своевременная активация фотозащитных функций и биохимических механизмов, ответственных за переход растения в состояние физиологического покоя требует пространственно-временной координации работы ассимиляционных органов. Универсальным динамическим механизмом, обеспечивающим решение таких системных задач, являются биоритмы, они повышают устойчивость организма в неблагоприятных условиях.

## Литература

- Бауров Ю.А., Труханов К.А. Возможная роль космологического векторного потенциала как фактора космо- и геофизических связей. Биофизика. 1998. Т. 43. Вып. 5. С. 928-935.
- Бреус Т.К., Конрадов А.А. Эффекты биоритмов солнечной активности. Атлас временных вариаций природных, антропогенных и социальных процессов. Т. 3. Природные и социальные сферы как части окружающей среды и как объекты воздействий. М.: Янус-К, 2002. С. 516-525.
- Вернова Е.С., Почтарев В.И., Птицына Н.Г., Тясто М.И. Короткопериодические вариации в скорости изменения солнечной активности как геочувствительный параметр. Геомагнетизм и аэронавигация. 1983. Т. 23. № 4. С. 519-523.
- Кашулин П.А., Калачёва Н.В. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивость растений. Вестник КНЦ РАН. 2015. Т. 20. № 1. С. 85-92.
- Клейменова Н.Г., Троицкая В.А. Геомагнитные пульсации как один из экологических факторов среды. Биофизика, 1992. Т. 37. Вып. 3. С. 567-572.
- Björnstad O.N. Cycles and synchrony: two historical “experiments” and one experience. J. Animal Ecol. 2000. V. 69. P. 869-873.
- Genty B., Briantais J.-M., Raker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim. Biophys. Acta. 1989. V. 990. P. 87-92.
- Halberg, F., Cornelissen, G., Oztuka, K., Katinas, G., Schwartzkopff O. Physiological monitoring from bacteria and eukaryotic unicells to humans for chronoastrobiology and chronomedicine. Workshop on Chronoastrobiology & Chronotherapy. Proc. The 1<sup>st</sup> Int. Symp. Nov. 11<sup>th</sup> Kudan, Chiyodaku, Tokyo 2000. P. 56-75.