
**Использование косинор-анализа в
экологических исследованиях фотосинтеза**

Болондинский В. К.

Институт Леса КарНЦ РАН, ул.Пушкинская, 11, г.Петрозаводск, 185910

e-mail: bolond@krc.karelia.ru

В экологических исследованиях фотосинтеза и дыхания растений практически всегда изучается суточная динамика процессов. Из-за отсутствия доступного математического аппарата, трудностей с использованием блоков временных рядов, входящий в универсальные статистические пакеты типа Statistics описание суточных ритмов проводится, как правило, на качественном уровне. При этом целый ряд закономерностей процессов остается незамеченным. В данной работе мы применили для описания суточной динамики CO_2 -газообмена косинор-анализ, который последние годы широко используется при ритмологических исследованиях человека и животных. Эксперимент по измерению фотосинтеза и внешних факторов среды проводился на полевой базе Института леса в 50 км к северу от Петрозаводска (Габозеро) в сосняках черничном свежем, вересковом и лишайниковом. Входной информацией для косинор-анализа служит пучок хронограмм. Каждая хронограмма должна быть построена на основе не менее трех измерений, и чем больше число измерений, тем точнее окончательный результат. Измерения могут быть равноотстоящие или разноотстоящие. Не обязательны также и требования по измерениям в одни и те же часы суток. Выходным результатом косинор-анализа, получаемым на основании усредненного пучка хронограмм, будут амплитуда (A), акрофаза (φ) и мезор (h) — величина среднего уровня синусоиды для заданного периода. Амплитуда и акрофаза указываются в доверительном, установленном исследователем интервале, границы которого вычисляются. Каждая хронограмма аппроксимируется синусоидой методом наименьших квадратов. Синусоида изображается на плоскости точкой, полярные координаты которой — амплитуда и акрофаза. 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. Пусть известны экспериментально полученные измерения $u_1, u_2, \dots, u_i, \dots, u_n$, в различные моменты времени $t_1, t_2, \dots, t_i, \dots, t_n$. Измерения аппроксимируются методом наименьших квадратов косинусоидой:

$$u(t) = A \cos(\omega_0 t - \varphi) + h = x \cos(\omega_0 t) + y \sin(\omega_0 t) + h,$$

где $x = A \cos \varphi$, $y = A \sin \varphi$. Угловая частота ω_0 предполагается заданной. Амплитуда A , акрофаза φ и уровень h подлежат определению. Чтобы их

найти, минимизировали выражение

$$I = \sum (u(t) - u_i)^2.$$

Отсюда приходим к системе трех уравнений с тремя неизвестными x, y, h , решая которую получим для них аналитические выражения. Далее находим амплитуду и акрофазу: $A = \sqrt{(x^2 + y^2)}$,

$$\varphi = \arctan(y/x), \quad x \geq 0, \quad \varphi = \arctan(y/x) + \pi, \quad x < 0.$$

Производя указанную процедуру последовательно вычисляются все $x_j, y_j, h_j, j = 1, 2, \dots, n$. Далее необходимо построить эллипс равных вероятностей для точек $(x_1, y_1), \dots, (x_n, y_n)$. Обычно вероятность P того, что точки (x_j, y_j) лежат внутри эллипса принимается 0,95. Для того, чтобы изобразить эллипс графически, рассчитываются следующие величины: средние x_c и y_c — центр эллипса, полуоси эллипса — a и b , угол наклона θ эллипса в прямоугольной системе координат. Поэтому наряду с расчетной синусоидой, основными параметрами ритмов (A, φ, h) программа дает [1] ряд показателей, достаточных для построения эллипса ошибок. Построение эллипса необходимо для определения достоверности существования ритмов на принятом доверительном уровне, определения доверительных интервалов акрофаз с помощью касательных к эллипсу, опущенных из начала координат на циферблат. Если какая-либо часть эллипса попадает на начало координат, то соответствующий ритм следует считать статистически недостоверным на принятом доверительном уровне. В сосняке черничном свежем показана достоверность существования 24-часового ритма фотосинтеза практически на протяжении всего сезона вегетации. Только в ранний период пробуждения растения после зимнего покоя 24-часовой ритм отсутствует, но четко фиксируется суточный ритм внешних факторов среды — солнечной радиации, температуры и влажности воздуха. Одной из причин отсутствия ритма являлась низкая температура воздуха, особенно в ночное время. Становление циркадного ритма у хвойных обычно происходит во вторую декаду апреля. Подобная ситуация наблюдалась и с водными потоками ствола [2]. В суходольных сосняках лишайниковом и вересковом в почвенную засуху также имеются периоды по 3–4 дня, когда суточный ритм пропадает. Восстановление его наблюдается после дождя или уменьшения дефицита влажности воздуха. После снятия 24-часового тренда у фотосинтеза обнаруживается ультрадианный ритм с периодом 10 часов для весеннего восстановительного периода и для летнего периода интенсивного роста и развития растения. В осенний период (август – сентябрь) появляется 7,5-часовой ритм. В то время как 10-часовой ритм связан с полуденным угнетением фотосинтеза, уменьшением поглощения CO_2 в связи с экономией воды растением, этот ритм не находит четкого физиологического объяснения. При хорошей влагообеспеченности растений в период интенсивного роста в сосняке черничном свежем в мае – июне на протяжении нескольких дней были обнаружены 2- и 4-часовые ритмы. Причины появления их также не ясны. В то же время у внешних факторов среды на

протяжении всего сезона вегетации достоверен был только 24-часовой ритм. Таким образом, ультрадианные ритмы фотосинтеза обусловлены в первую очередь физиологическим состоянием дерева. Обычный расчет корреляции фотосинтеза с факторами среды мало результативен. За исключением некоторых периодов, когда свет или температура лимитируют процесс, коэффициенты корреляции низки и не превышают 0,3–0,4. Корреляционный анализ проведенный по данным косинор-анализа более информативен. Для весеннего периода обнаружена достаточно высокая корреляция амплитуды ритма фотосинтеза и среднесуточной температуры ($R^2 = 0,493$), среднесуточной температуры и среднесуточного фотосинтеза (0,469). В летний период, наряду с данными корреляциями следует отметить высокую корреляцию среднего уровня фотосинтеза и амплитудами ритмов относительной влажности воздуха (0,383) и температуры (0,424). Таким образом, изложенное простое количественное описание суточной динамики процессов может оказаться достаточно информативным в экологических исследованиях фотосинтеза. Автор выражает благодарность С. Н. Шереметьеву за ценные советы и помощь в обработке результатов.

Литература

1. Кайбияйнен Л. К., Тихов П. В. *Адаптационное значение циркадной организации потока пасоки в ксилеме древесных растений*, Вопросы адаптации древесных растений к условиям Севера, 1975, Петрозаводск, 154–163.
2. Шереметьев С. Н. *Дневная динамика транспирации травянистых растений на градиенте влажности почвы*, Ботаника **89**, **5** (2004), 749–773.