

Влияние коротковолновой ультрафиолетовой радиации на флуоресценцию древесных растений

В.В. Зуев¹, Н.Е. Зуева¹, М.В. Гришаев^{2*}

¹ *Институт мониторинга климатических и экологических систем
634021, г. Томск, пр. Академический, 10/3*

² *Институт оптики атмосферы им. В.Е. Зуева СО РАН
634021, г. Томск, пл. Академика Зуева, 1*

Поступила в редакцию 24.12.2008 г.

Приведены результаты стендового эксперимента по исследованию активного воздействия прямой ультрафиолетовой радиации на длине волны 308 нм на фотосинтетический аппарат древесных растений, относящихся к разным отделам, методом индуцированной лазером флуоресценции. Для проведения исследования были подобраны растения: гибискус (*Hibiscus rosa-sinensis*) и кедровая сосна (*Pinus sibirica*), кардинально отличающиеся по структуре фотосинтетического аппарата и возможностям адаптационных механизмов. Показано безусловное воздействие данного вида излучения на фотосинтетический аппарат и, следовательно, на первичные процессы фотосинтеза облучаемых растений при явном проявлении его кумулятивного эффекта. Принципиальные отличия флуоресцентного отклика опытных растений обусловлены, прежде всего, разным уровнем функционирования адаптационных механизмов защиты и восстановления.

Ключевые слова: ультрафиолетовая радиация, озон, фотосистема, хлорофилл, флуоресценция.

Введение

Существенный рост концентрации диоксида углерода, наблюдаемый в течение нескольких последних десятилетий, считают одним из наиболее значимых факторов изменения глобального климата. В средних и северных широтах Северного полушария основной сток CO₂ из атмосферы происходит в наземную растительную биоту вследствие фотосинтетической аккумуляции углерода [1]. По этой причине в настоящее время значительное внимание уделяется влиянию на состояние фотосинтетического аппарата высших растений факторов как природного, так и антропогенного характера.

Одним из методов исследования является метод индуцированной лазером флуоресценции (ИЛФ). Основное его преимущество заключается в том, что, представляя собой метод неразрушающего контроля и обеспечивая тем самым существенный выигрыш во времени, он позволяет дистанционно работать с живыми объектами, контролировать состояние растительности в реальном режиме времени и изучать эффекты, происходящие на самых начальных этапах внешнего воздействия на фотосинтетический аппарат растений.

Однако, несмотря на неоспоримые преимущества метода ИЛФ по сравнению с традиционными технологиями исследований, до настоящего времени сохраняется проблема неоднозначной трактовки его

результатов. Одна из них связана с вопросом о стабильности фотосистемы I (ФСI). Отсюда, как следствие, возникает проблема жесткой взаимосвязи отношения интенсивностей флуоресцентного отклика в максимумах спектра флуоресценции и концентрации хлорофилла. Известно, что нет универсальной функции, связывающей отношение полос красной и дальней красной флуоресценции (ОПФ) с концентрацией хлорофиллов в листьях высших растений. Однако рост ОПФ отражает увеличение концентрации пигмента [2, 3].

Вероятно, решать эту задачу нужно индивидуально для конкретного вида растения и действующего стресс-фактора.

Спектр флуоресценции высших растений, возбужденной лазерным излучением на длине волны 532 нм, как правило, характеризуется двухмодульной структурой. При 20 °С положение максимумов, по разным оценкам, соответствует длинам волн 682 (670)–690 нм (красная флуоресценция) и 730 (720)–742 нм (дальняя красная флуоресценция). Способностью к флуоресценции обладают преимущественно молекулы хлорофилла *a* реакционных центров и антенного комплекса, существующего в живом листе в нескольких формах, химически одинаковых, но различающихся по поглощению света. Остальные пигменты флуоресцируют только тогда, когда не могут передать энергию хлорофиллу *a*. Следовательно, при обычных условиях окружающей среды дополнительные пигменты в естественных системах практически не флуоресцируют [2, 4, 5].

* Владимир Владимирович Зуев (ref_zuev@iao.ru);
Нина Евгеньевна Зуева; Михаил Владиславович Гришаев.

Первый максимум ($\lambda \sim 685$ нм) обусловлен флуоресценцией коротковолновых форм хлорофилла фотосистемы (ФС) II, второй ($\lambda \sim 735$ нм) принадлежит длинноволновым формам хлорофилла ФС I. Имея различный состав и соотношение длинноволновых и коротковолновых форм пигментов, первая и вторая фотосистемы дают разные спектры, отличающиеся по интенсивности излучения, которая, в свою очередь, в частности, зависит от химической структуры вещества, его физического состояния, молекулярного окружения, возможности миграции энергии в системе, эффективности преобразования энергии в химическую формулу [5].

Кроме того, флуоресцентные характеристики листьев разных видов растений могут существенно различаться, поскольку на форму спектра флуоресценции хлорофилла влияет структурное состояние фотосинтетического аппарата растения. Действие стрессовых факторов, влияющих на процесс фотосинтеза, приводит к трансформации спектра флуоресценции. Важной характеристикой для оценки степени влияния стрессоров на фотосинтетический аппарат является отношение полос дальней красной и красной флуоресценции, которое характеризует изменение концентрации хлорофиллов листового аппарата растения [2, 3, 5].

Значимым природным фактором, способным оказывать существенное негативное влияние на фотосинтетический аппарат растений, является коротковолновая УФ-В-радиация, изменчивость приземного уровня которой полностью определяется колебаниями величины общего содержания озона (ОСО), т.е. состоянием озоносферы [6].

Чувствительность растений к воздействию коротковолновой УФ-В-радиации зависит как от внутренних факторов (вид, генотип, возраст, скорость роста, время вегетации, защитный покров), так и от состояния среды (температура, влажность, освещенность и т.д.). На большинство растений она оказывает мощное угнетающее действие, несмотря на то что в отличие от других стрессоров действует, прежде всего, на поверхностный слой клеток, после чего в значительной степени рассеивается в толще ткани и поглощается большим числом биологических соединений. Ее мишенями являются ДНК, белки, мембраны.

В большинстве случаев на повышение уровня УФ-В-радиации растения отвечают, в частности, уменьшением сухой и сырой масс, площади листовой поверхности, появлением некрозов, нарушением корреляции между ростом надземных и подземных органов. Серьезно нарушается работа фотосинтетического аппарата, снижается активность фотосинтетических пигментов, содержание хлорофиллов и каротиноидов, изменяется инфраструктура хлоропластов и устьичная проводимость для CO_2 и водяных паров [4, 7].

Сегодня проблема негативного влияния биологически активной части спектра УФ-В-радиации на фотосинтетический аппарат растений в значительной степени актуальна, поскольку после 15-летнего перерыва вновь активизировались вулканы взрыв-

ного типа (Рабаул, Новая Гвинея, октябрь 2006; Омок и Касаточи, Алеутские острова, июль 2008), следы извержения которых в стратосфере в настоящее время регистрируются всеми лидерами европейской сети CIS-LiNet [8]. В 20-е гг. и в течение 80-х — начала 90-х гг. XX в. высокая вулканическая активность стала причиной длительной депрессии озоносферы [9–11] и, как следствие, увеличения интенсивности коротковолновой УФ-В-радиации. Именно в эти периоды наблюдалось усиление скорости роста глобального содержания CO_2 в земной атмосфере [12].

Выработанные в процессе эволюции механизмы устойчивости к воздействию УФ-В-радиации могут быть представлены двумя принципиально разными стратегиями:

1) уход от действующего фактора (снижение интенсивности облучения) на организменном и клеточном уровнях за счет формирования анатомических и биохимических приспособлений;

2) восстановление (репарация) повреждений ДНК на молекулярном уровне.

В значительной степени характер повреждений, вызванных УФ-В, зависит от длины волны и интенсивности излучения, а также от длительности экспозиции [4].

Оборудование и задачи эксперимента

Восприимчивость разных видов растений к влиянию повышенных доз ультрафиолета неодинакова. Она определяется комплексным взаимодействием между механизмами защиты и восстановления, а также характером повреждений, вызванных действием радиации. Происходящие под влиянием стресс-факторов, в том числе коротковолновой УФ-В-радиации, изменения в фотосинтетическом аппарате приводят к изменению флуоресцентного отклика растения.

В рамках работ по изучению эффектов воздействия биологически активной части спектра УФ-В-радиации на фотосинтез древесных растений был проведен стендовый эксперимент по исследованию полученных методом ИЛФ спектров флуоресценции растений, относящихся к разным отделам и имеющих принципиальные отличия строения листового аппарата. В качестве представителя отдела покрытосеменных был выбран гибискус (*Hibiscus rosa-sinensis*), а отдела голосеменных — кедровая сосна (*Pinus sibirica*) в возрасте 12 лет.

Заметим, что данный эксперимент нужно рассматривать как первый этап исследования эффектов кратковременного воздействия УФ-В-радиации на фотосинтез древесных растений. По этой причине в качестве опытных образцов были выбраны растения, кардинально отличающиеся по строению листового аппарата. Кроме того, можно ожидать, что адаптационные механизмы защиты и восстановления гибискуса, который является декоративным комнатным растением, наименее приспособлены к устранению последствий, вызванных воздействием коротковолновой ультрафиолетовой радиации, а тем более ее повышенных доз. Следовательно, эффект влияния должен быть более выраженным.

В качестве источника УФ-В-излучения в эксперименте была использована Хе-Сl-эксилампа барьерного разряда BD-S с максимумом на длине волны 308 нм, на долю которого приходится до 90% энергии излучения, и коротковолновым крылом полосы ~ 30 нм [13]. Плотность мощности излучения составляла 25 мВт/см². Лампа была расположена от объекта исследования на расстоянии, позволяющем создать плотность мощности излучения около 1 Вт/м². Такая облученность при суточной экспозиции не более 9 ч, которая осуществлялась в середине естественного фотопериода, составляющего во время проведения эксперимента от 13,5 до 12,5 ч, не должна была бы вызывать быстрых необратимых изменений фотосинтетического аппарата растений [7].

Опытные растения располагались в непосредственной близости у открытого окна. Хорошая освещенность объектов позволила не использовать дополнительные источники фотосинтетически активной радиации (ФАР).

Увеличение доз коротковолновой УФ-В-радиации может стимулировать генерацию озона [7], поэтому в процессе эксперимента с помощью хемилюминесцентного газоанализатора 3.02.п контролировался уровень тропосферного озона, который, являясь мощным фотооксидантом, может оказывать негативное влияние на листовой аппарат растений. Однако в течение всего периода наблюдений его концентрации для Томска были на уровне фоновых значений, не превышая 30 мкг/м³ при облучении гибискуса и 20 мкг/м³ при облучении кедровой сосны.

Спектры флуоресценции методом ИЛФ позволяют получать флуоресцентный лидар Сибирской лидарной станции (СЛС), работающий в аналоговом режиме. Для возбуждения фотосинтетической флуоресценции используется длина волны излучения второй гармоники Nd:Yag-лазера 532 нм [14].

Основные задачи стендового эксперимента по исследованию активного воздействия коротковолновой УФ-В-радиации были следующие:

1. Получить спектры флуоресценции гибискуса и кедровой сосны при активном воздействии дополнительного облучения на длине волны 308 нм.
2. По изменениям интенсивности максимумов полос флуоресценции выявить наличие влияния повышенных доз коротковолновой УФ-В-радиации.
3. Оценить изменения концентрации хлорофиллов по отношению полос дальней красной и красной флуоресценции.
4. Провести визуальную оценку изменений листового аппарата опытных растений.

Результаты исследования

Экспериментальные работы по исследованию влияния активного УФ-В-излучения на длине волны 308 нм на трансформацию флуоресцентного отклика фотосистем I и II гибискуса были начаты 01.09.2008 и завершены 05.09.2008. Данный вид растения в качестве первого опытного образца был

выбран на том основании, что по ряду объективных факторов отклик его листового аппарата на облучение, а следовательно, изменения спектра флуоресценции ожидалось наиболее значимыми. Данные о соответствии порядкового номера регистрации спектра флуоресценции дате и времени экспозиции приведены в таблице. Во время проведения эксперимента температура воздуха в помещении менялась незначительно, оставаясь в пределах 20–23 °С.

Изменения интенсивности сигнала в полосах флуоресценции на длинах волн $(740,5 \pm 5,0)$ и $(689,5 \pm 2,5)$ нм показаны на рис. 1.

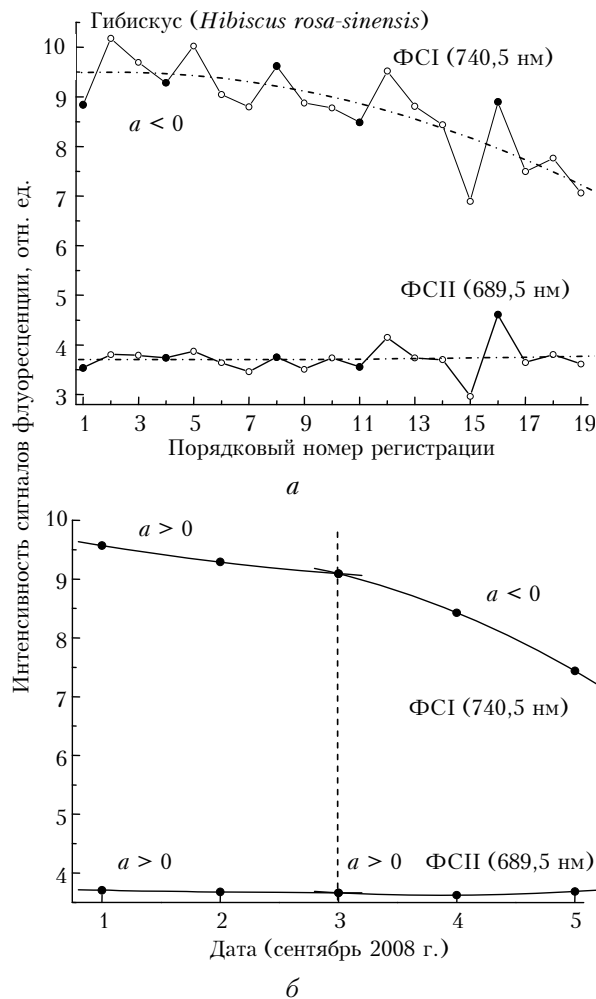


Рис. 1. Изменение интенсивности максимумов сигналов флуоресценции гибискуса: *a* – полный временной ряд (черные точки соответствуют утренним измерениям); *b* – временной ряд среднесуточных значений (сплошными линиями показаны параболические тренды)

Максимум в полосе красной флуоресценции имеет меньшую интенсивность. Очевидно, что более выраженные изменения как для полного ряда (рис. 1, *a*), так и для ряда среднесуточных значений (рис. 1, *b*) интенсивности сигнала наблюдались в области дальней красной флуоресценции. Наиболее явно различие флуоресцентного отклика на воздействие УФ-радиации со стороны ФСИ и ФСИ

Соответствие номера регистрации дате и времени проведения эксперимента

Гибискус (<i>Hibiscus rosa-sinensis</i>)			Кедровая сосна (<i>Pinus sibirica</i>)					
Дата	Время регистрации (местное, ч)	Порядковый номер регистрации	Дата	Время регистрации (местное, ч)	Порядковый номер регистрации	Дата	Время регистрации (местное, ч)	Порядковый номер регистрации
01.09.2008	9	1	08.09.2008	10	1	14.09.2008	10	32
	13	2		11	2		12	33
	18	3		12	3		14	34
				14	4		16	35
		18		5	18		36	
02.09.2008	9	4	09.09.2008	9	6	15.09.2008	9	37
	12	5		12	7		12	38
	14	6		14	8		14	39
	19	7		16	9		16	40
				18	10		18	41
03.09.2008	9	8	10.09.2008	9	11	16.09.2008	20	42
	14	9		12	12		10	43
	18	10		14	13		12	44
				16	14		16	45
				19	15		18	46
04.09.2008	9	11	11.09.2008	9	16	17.09.2008	9	47
	12	12		12	17		12	48
	14	13		14	18		14	49
	16	14		16	19		16	50
	18	15		18	20		18	51
05.09.2008	9	16	12.09.2008	9	21	18.09.2008	9	52
	12	17		12	22		12	53
	14	18		14	23		14	54
	20	19		16	24		20	55
				18	25			
			13.09.2008	10	26	19.09.2008	9	56
				12	27		12	57
				14	28		14	58
				16	29		16	59
				18	30		18	60
				20	31			

проявлялось в течение первых 3 сут эксперимента (см. рис. 1, *a*). В течение этого периода изменения амплитуды сигнала в полосе красной флуоресценции были незначительны, что свидетельствует о более высокой стабильности ФСII по отношению к данному стресс-фактору. На 4–5-е сут экспозиции амплитуда изменчивости флуоресцентного отклика ФСII становится сопоставимой с вариациями отклика ФСI, хотя в целом тенденция этих изменений характеризуется практически нулевым трендом. Вместе с тем в течение всего периода наблюдений проявляется явно выраженная тенденция уменьшения амплитуды сигнала флуоресценции ФСI, которую можно интерпретировать полиномиальным трендом второго порядка.

При анализе рядов среднесуточных значений амплитуды флуоресцентного отклика (см. рис. 1, *b*) явно можно выделить два временных периода: 01.09–03.09 и 03.09–05.09, имеющих разные тенденции изменений интенсивностей сигналов, кото-

рые с большой степенью точности ($\sigma = 0$) можно интерпретировать полиномами второго порядка ($ax^2 + bx + c$). При этом очевидно, что если для сигнала флуоресценции ФСII тенденция не претерпевает значительных изменений ($a > 0$), то для ФСI ситуация меняется кардинально. Параболический тренд, описывающий изменения, протекающие во время первого указанного периода, показывает некоторую устойчивость фотосистемы I ($a > 0$). Однако в течение второго периода наблюдается выраженный спад среднесуточных значений амплитуды флуоресцентного сигнала ($a < 0$).

Изменение ОПФ, характеризующего концентрацию хлорофилла в листьях, показано на рис. 2. Заслуживающим внимания представляется тот факт, что тенденции, наблюдаемые для значений ОПФ, регистрируемых во время первых суточных экспозиций в утренние часы (рис. 2, *a*; черные точки), проявляются и для среднесуточных значений (рис. 2, *b*).

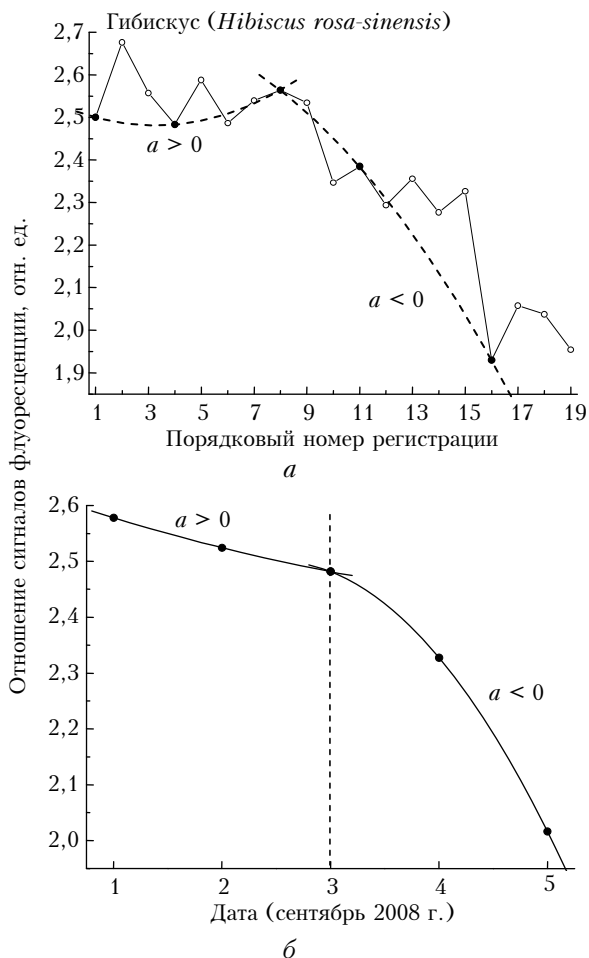


Рис. 2. Изменение отношения полос дальней красной и красной флуоресценции гибискуса: *a* – полный временной ряд (черные точки – утренние измерения; штриховая линия – параболические тренды утренних измерений); *b* – временной ряд среднесуточных значений (точки) (сплошные линии – параболические тренды)

Известно, что одной из важных адаптивных реакций защиты растительного организма от УФ-В-радиации является перераспределение хлорофилла, обеспечивающее его преимущественную локализацию у верхней поверхности листа [4]. Следовательно, наблюдаемые в течение первых трех дней изменения ОПФ, характеризующиеся параболическим трендом ($a > 0$), свидетельствуют об активизации защитных механизмов растения. Визуально в этот период отмечалось проявление такой реакции растения, характерной для действия коротковолновой УФ-радиации, как образование изгибов краев листьев, способствующих уменьшению площади поверхности, доступной облучению.

Очевидно, что 3-и сут экспозиции коротковолновой биологически активной УФ-В-радиацией стали критическими для растения. Дальнейшие изменения, проявившиеся в эксперименте существенным спадом ОПФ вечером 03.09, утром 04.09 и 05.09.08, а также среднесуточных значений (см. рис. 2 и таблицу), свидетельствуют о выраженной тенденции к снижению концентрации хлорофилла, показанной

параболическим трендом ($a < 0$; $\sigma = 0$), и необратимых структурных изменениях фотосинтетического аппарата растения. Визуально в этот период на листьях опытного растения наблюдаются некротические пятна, происходит опадение листьев. Дальнейшее проведение эксперимента было признано нецелесообразным.

Во второй части эксперимента исследовалось влияние активного УФ-излучения на длине волны 308 нм на трансформацию флуоресцентного отклика кедровой сосны (*Pinus sibirica*). Листовой аппарат (хвоя) сосны структурно принципиально отличается от листа гибискуса. Обладая иной структурой мезофилла, лист сосны имеет более высокий адаптационный уровень защиты от влияния УФ-В-радиации: защитный покров состоит из двух слоев клеток – эпидермы и гиподермы; эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы, а стенки ее клетки сильно утолщены.

Кроме того, в течение всего вегетационного периода практически до начала экспериментальных работ опытное растение находилось под влиянием естественного спектра солнечной радиации (корневая система при этом не травмировалась). Можно полагать, что к моменту начала исследований растение было достаточно адаптировано к межсуточной изменчивости доз естественной коротковолновой УФ-В-радиации, характерной для летнего периода в Томске. Эксперимент длился в течение 12 сут, с 8 по 19 сентября 2008 г. При этом стадия активного облучения начата 09.09.2008 и спектры флуоресценции, датированные 08.09.2008, получены при воздействии на растение только естественной солнечной радиации. Данные о соответствии порядкового номера регистрации спектра флуоресценции дате и времени экспозиции приведены в таблице. Температура воздуха в помещении в течение эксперимента менялась в интервале 12–18 °С.

Спектры флуоресценции опытного растения имеют вид, характерный для хвойных [14]. Изменения амплитуды сигнала в полосах дальней красной, ($741,0 \pm 5,0$), и красной, ($692,0 \pm 2,5$) нм, флуоресценции кедровой сосны показаны на рис. 3.

Очевидно, что вариации интенсивностей максимумов флуоресцентного отклика фотосистем идентичны, в том числе по амплитуде, и в целом аппроксимируются слабоотрицательным линейным трендом. Коэффициент корреляции R рядов данных, характеризующих изменчивость сигналов в течение суток (по t -критерию Стьюдента), равен 0,943 при доверительной вероятности $p < 0,0001$ для выборки $N = 60$ (рис. 3, *a*), а для среднесуточных значений $R = 0,877$ при доверительной вероятности $p = 0,0002$ для выборки $N = 12$ (рис. 3, *b*).

Анализируя изменения интенсивности флуоресценции при воздействии дополнительного коротковолнового УФ-В-излучения (рис. 3, *a*), на всем временном интервале условно можно выделить три периода, приблизительно равных по продолжительности. Первый период, с 9 по 11 сентября (номера регистрации с 6 по 20), характеризуется незначительной изменчивостью флуоресцентного от-

клика в течение суток; межсуточные флуктуации значений амплитуды сигналов, полученных при утренних измерениях, невелики.

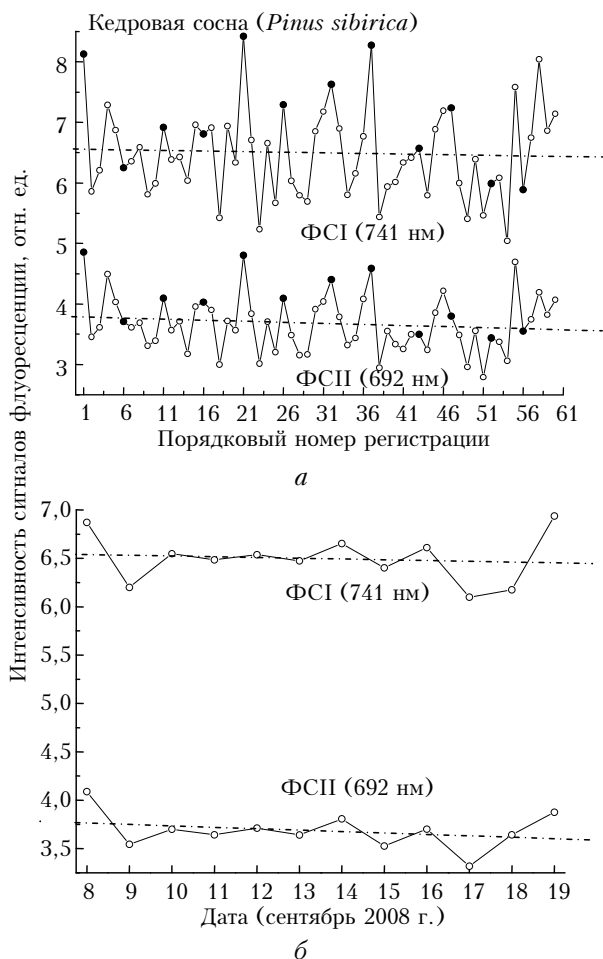


Рис. 3. Изменение интенсивности максимумов сигналов флуоресценции кедровой сосны: а – полный временной ряд (черные точки соответствуют утренним измерениям); б – временной ряд среднесуточных значений

В течение второго периода, с 12 по 15 сентября (номера регистрации с 21 по 40), резко возрастает изменчивость суточного хода флуоресцентного отклика, значительно увеличиваются интенсивности сигналов, полученные при измерениях в утренние часы, которые в течение суток являются максимальными.

Во время вечерних измерений 15 сентября начинают проявляться изменения характера флуоресцентного отклика, за которыми в течение третьего периода, с 15 по 19 сентября (номера регистрации с 41 по 60), следует выраженный спад интенсивностей полос флуоресценции в утренние часы. Зарегистрированная утром 19 сентября интенсивность сигнала в максимумах в течение текущих суток характеризуется минимальными значениями.

Анализ рядов среднесуточных значений амплитуды флуоресцентного отклика показывает, что видимые изменения величины приходятся на сере-

дину обозначенных периодов. Очевидно, что с 10 по 13 сентября наблюдаются весьма незначительные флуктуации интенсивности сигнала относительно тренда. Впоследствии (с 14 по 17.09) уровень отклонений возрастает, а к окончанию периода наблюдений проявляется несинхронность поведения рядов.

Таким образом, несмотря на отсутствие каких-либо визуально регистрируемых повреждений листового аппарата кедровой сосны, очевидно, что УФ-В-радиация оказывает достаточно существенное влияние на первичные стадии фотосинтеза, вынуждая фотосинтетический аппарат растения к саморегуляции, что находит отклик в трансформации спектра флуоресценции.

Изменения отношения полос флуоресценции, характеризующей концентрацию хлорофилла в листовом аппарате (хвое) кедровой сосны, вызванные действием на растение коротковолнового УФ-В-излучения, показаны на рис. 4.

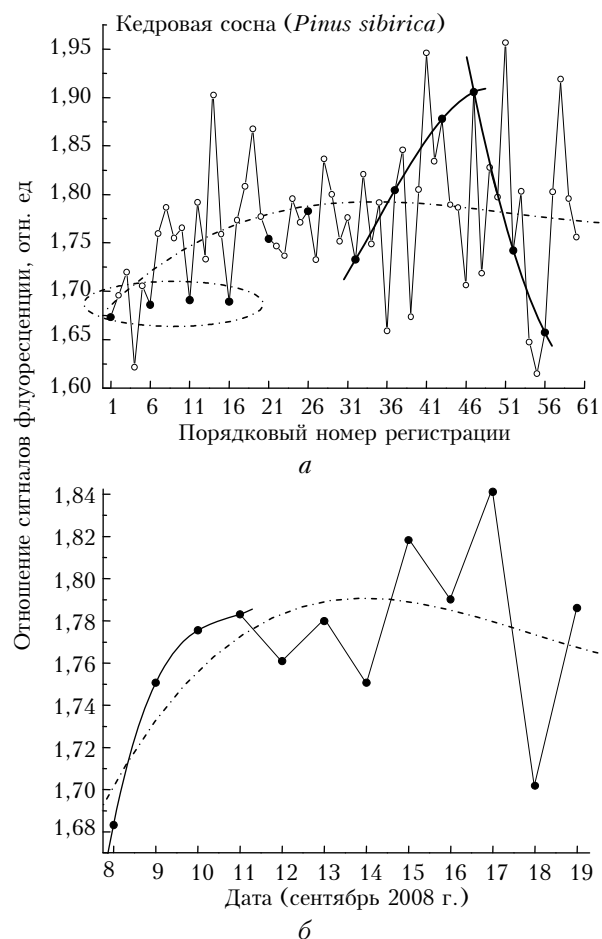


Рис. 4. Изменение отношения полос дальней красной и красной флуоресценции кедровой сосны: а – полный временной ряд (черные точки соответствуют утренним измерениям; выделен временной интервал, в течение которого утренние значения ОПФ практически одинаковы); б – временной ряд среднесуточных значений (изменения ОПФ в течение первых 4 дней аппроксимированы гиперболическим трендом)

В целом, наблюдаемые за время проведения эксперимента флуктуации ОПФ и, следовательно, концентраций хлорофилла в первом приближении можно аппроксимировать гиперболическим трендом (рис. 4, а). Тем не менее представляется необходимым выделить ряд особенностей, явно указывающих на то, что коротковолновая УФ-В-радиация существенно влияет на структурное состояние фотосинтетического аппарата растения и активизирует работу механизмов его устойчивости. Сопоставление данных, полученных 08.09 при отсутствии дополнительного источника коротковолновой УФ-В-радиации, и 09.09 для облучаемого растения, показывает влияние УФ-В-излучения на изменчивость концентрации хлорофилла уже в течение первых суток.

Для периода 09–11.09 характерны существенные вариации ОПФ в течение суток. Тем не менее значения величины, полученные во время утренних измерений, практически не меняются, что, вероятно, может свидетельствовать об активизации работы репарационной системы.

В период с 12 по 14 сентября, за исключением измерения, выполненного 14.09 в 18 ч, флуктуации ОПФ значительно менее выражены, однако явно намечается тенденция роста концентрации хлорофилла в утренние часы. Для измерений, выполненных за период с 14 по 17 сентября, межсуточный рост утренних значений ОПФ носит монотонный характер и аппроксимируется полиномом третьего порядка ($\sigma = 0$). В целом для временного интервала 15–17.09 и далее, вплоть до окончания эксперимента, амплитуда флуктуаций существенно возрастает. Кроме того, на временном интервале 17–19.09 происходит весьма существенный, описываемый полиномом второй степени, спад величины ОПФ.

Изменение среднесуточных значений ОПФ показано на рис. 4, б. В достаточно грубом приближении изменчивость параметра на протяжении всего эксперимента можно описать полиномом третьего порядка. В то же время явно определяются те же интервалы, которые по ряду характерных признаков были выделены при обсуждении изменчивости амплитуды сигналов флуоресценции (рис. 4, а). В соответствии с полученными данными на начальной стадии облучения в течение первых 3 дней наблюдается монотонное повышение концентрации хлорофилла. За период с 8 по 11 сентября рост ОПФ аппроксимируется полиномом третьей степени ($\sigma = 0$). Для периода с 11 по 14 сентября характерны относительно небольшие флуктуации ОПФ, амплитуда которых резко возрастает в течение заключительного временного интервала с 14 по 19 сентября.

Таким образом, совершенно очевидно весьма существенное влияние активного УФ-В-излучения на длине волны 308 нм на отношение полос флуоресценции, характеризующее концентрацию хлорофилла, хотя на протяжении всего эксперимента каких-либо визуальных признаков воздействия на хвою кедровой сосны обнаружено не было. В течение первых 3 сут экспозиции явно проявляется ак-

тивизация адапционных механизмов опытного растения. В этот период противостоять действию УФ-В-излучения система адаптации пытается, в том числе стимулируя рост концентрации хлорофилла, хотя устойчивость фотосинтетического аппарата в этот период достаточно высока, о чем свидетельствует постоянство концентраций хлорофилла в утренние часы.

Последующие изменения ОПФ явно показывают, что защитные механизмы уже не вполне справляются с компенсаторной функцией, хотя повреждения фотосинтетического аппарата на данном этапе не являются критическими для растения и визуально не проявляются. Невозможность на данном этапе исследований обработки данных в процессе проведения эксперимента и отсутствие выраженных визуальных изменений хвои инициировали прекращение эксперимента.

Заключение

Завершен первый этап по исследованию эффектов активного воздействия УФ-В-излучения на длине волны 308 нм на крону дерева в дневное время методом ИЛФ. Исследования проводились на растениях, относящихся к разным отделам. Гибискус является представителем отдела покрытосеменных, а кедровая сосна – отдела голосеменных. Опытные растения кардинально отличаются по структуре фотосинтетического аппарата, возможностям адапционных механизмов и стратегиям защиты от воздействия биологически наиболее активной части спектра УФ-В-радиации.

Условия проведения эксперимента были достаточно жесткими, но в то же время длина волны излучения, его интенсивность были подобраны таким образом, чтобы не вызывать быстрых необратимых изменений фотосинтетического аппарата опытных растений.

Вне зависимости от вида растения, облучаемого в процессе эксперимента, полученные результаты показывают:

- безусловное воздействие данного вида излучения на фотосинтетический аппарат и, следовательно, на первичные процессы фотосинтеза облучаемых растений, что приводит к трансформации спектров флуоресценции, полученных методом ИЛФ;

- явное проявление кумулятивного эффекта воздействия коротковолновой УФ-В-радиации, которое находит отражение в характере изменений интенсивности полос флуоресценции в ходе эксперимента;

- тенденцию роста концентрации хлорофилла в течение первых 3 дней экспозиции, что выражается в изменении среднесуточных значений ОПФ и наиболее заметно проявляется у кедр.

Однако в характере флуоресцентного отклика опытных растений наблюдаются кардинальные отличия, обусловленные, в первую очередь, разным уровнем функционирования адапционных механизмов защиты и восстановления. Вследствие этого облучение гибискуса последующие 2 дня привело

к необратимым повреждениям фотосинтетического аппарата растения, что нашло отражение в резком снижении концентрации хлорофилла, а визуально — в появлении некротических пятен и интенсивном опадении листьев. У кедра в течение всего периода экспозиции происходит выраженная трансформация флуоресцентного отклика, постепенно растет амплитуда флуктуаций концентрации хлорофилла, однако эти изменения, вероятно, все еще остаются обратимыми, поскольку визуально не проявляются.

Работа выполнена при финансовой поддержке по гранту РФФИ № 08-05-00558-а.

1. Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф. Моделирование глобального круговорота углерода. М.: Физматлит, 2004. 336 с.
2. Заворуева Е.Н., Заворуев В.В. Концентрационные зависимости отношения красной и дальней красной флуоресценции хлорофилла высших растений // Оптика атмосф. и океана. 2004. Т. 17. № 1. С. 63–67.
3. Rosema A., Snel J.F.H., Zahn H., Buurmeijer V.F., Van Hove I.W.A. The relationship between laser-induced chlorophyll fluorescence and photosynthesis // Remote Sens. of Environ. 1998. V. 65. P. 143–154.
4. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высш. школа, 2005. 737 с.
5. Гавриленко В.Ф. Большой практикум по фотосинтезу: Уч. пособие для студентов вузов / В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова; Под ред. И.П. Ермакова. М.: Издательский центр «Академия», 2003. 256 с.
6. Зуев В.В., Зуева Н.Е. Влияние вариаций суммарного озона на изменение уровня солнечной УФ-В-радиации // Оптика атмосф. и океана. 2006. Т. 19. № 12. С. 1053–1061.
7. Биоиндикация стратосферного озона / Под общей ред. В.В. Зуева. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. 228 с. (Интеграционные проекты СО РАН, вып. 10).
8. <http://www.avo.alaska.edu/>
9. Зуев В.В. Лидарный контроль стратосферы. Новосибирск: Наука, 2004. 307 с.
10. Зуев В.В., Бондаренко С.Л. Исследование озоносферы методами дендрохронологии. Томск: Изд-во Ин-та оптики атмосферы СО РАН, 2007. 160 с.
11. Зуев В.В., Бондаренко С.Л. Реконструкция многовекового хода общего содержания озона на основе дендрохронологических данных // Докл. РАН. 2003. Т. 392. № 5. С. 682–385.
12. Зуев В.В., Зуева Н.Е., Бондаренко С.Л. Влияние долгопериодных колебаний озоносферы века на изменчивость глобального содержания CO₂ в атмосфере // Оптика атмосф. и океана. 2005 Т. 18. № 7. С. 621–626.
13. Ломаев М.И., Соснин Э.А., Тарасенко В.Ф., Шитц Д.В., Скаун В.С., Ерофеев М.В., Лисенко А.А. Эксилампны барьерного и емкостного разрядов и их применение (обзор) // Приборы и техн. эксперим. 2006. № 4. С. 1–22.
14. Зуев В.В., Зуева Н.Е., Гришаев М.В. Сезонные вариации флуоресценции сосны обыкновенной по данным измерений на Сибирской лидарной станции // Оптика атмосф. и океана. 2009. Т. 22. № 1. С. 42–48.

V.V. Zuev, N.E. Zueva, M.V. Grishaev. Influence of short-wave UV radiation on the fluorescence of tree plants.

In the paper, we present the results of testbed experiment dealing with study of active effect of direct ultraviolet radiation at wavelength 308 nm on photosynthetic system of wood plants, belonging to different classification branches, by the method of laser induced fluorescence. For the study, we selected plants, namely hibiscus (*Hibiscus rosa-sinensis*) and cedar pine (*Pinus sibirica*), principally differing in structure of photosynthetic system and capabilities of adaptation mechanisms. We demonstrated the unconditional effect of this type of radiation on photosynthetic system and, hence, on the primary photosynthetic processes of exposed plants, with explicit manifestation of its cumulative effect. Principal differences of the fluorescent response of tested plants are primarily due to diverse levels of functioning of adaptation mechanisms of protection and recovery.