

УДК 581.18.01.02:633.5

## ВЫНУЖДЕННЫЕ КОЛЕБАНИЯ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ЛИСТЬЕВ КУКУРУЗЫ И ФАСОЛИ

С. Н. ШАБАЛА

(Кафедра физиологии растений, Ин-т экологической генетики АН МолдССР)

Описывается экспериментально обнаруженное явление удвоения периода вынужденных светондуцированных колебаний биопотенциалов (БЭП) у листьев кукурузы и фасоли. Высказывается мнение, что вероятной причиной подобной бифуркации колебаний может служить качественный переход клеточной мембраны из одного устойчивого состояния в другое при плавном изменении управляющего параметра. Исследуется возможность применения уравнения Дуффинга для описания процесса вынужденных колебаний БЭП.

В любом организме существует пространственная и временная иерархия взаимосвязанных механизмов управления. Основу временной организации биопроцессов составляют системы связанных нелинейных осцилляторов [4]. Так, многие клеточные процессы носят колебательный характер и присущее им ритмичное поведение обеспечивает устойчивую основу динамической самоорганизации развития клетки. Биологические колебания охватывают широкий диапазон частот — от миллисекунды (разряды холодового рецептора у кошки) до нескольких лет (колебания численности в популяциях) [2].

По понятным причинам лучше изучены колебательные процессы у человека и животных. Сведений по этому вопросу для растений имеется значительно меньше. Это отчасти объясняется тем, что у последних эндогенные колебания, или автоколебания с небольшими периодами ( $\ll 24$  ч), относительно редки. Так, автоколебания биопотенциала (БЭП) с периодами в десятки минут наблюдаются только у некоторых культур (например, у пшеницы, фасоли, подсолнечника), да и то при определенных условиях, как правило, экстремальных [3]. На некоторых других культурах (например, кукуруза, томат) добиться автоколебаний чрезвычайно сложно.

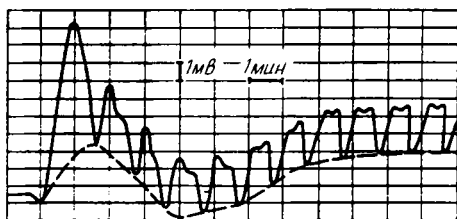


Рис. 1. Пример вынужденных колебаний БЭП листа у 16-дневных проростков кукурузы гибрида Р 346. Освещенность 2500 лк. циклическая частота  $\omega = 0,104$  рад/с.

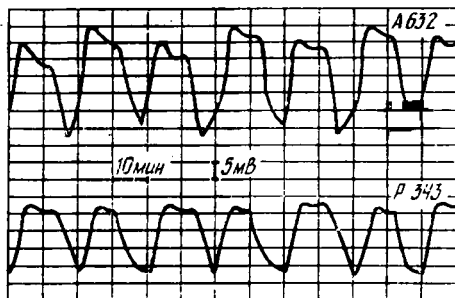


Рис. 2. Бифуркация вынужденных колебаний БЭП листьев линий кукурузы А 632 и Р 343. Период внешнего периодического воздействия  $T = 1200$  с. Возникающие в ответ вынужденные колебания БЭП имеют вдвое больший период.

Вместе с тем изучение колебаний БЭП у высших растений может оказаться полезным как в плане выяснения природы формирования самого БЭП, так и в плане получения сведений о динамике процессов управления и анализа временных связей в растительном организме. Это и определило наше решение исследовать процессы вынужденных колебаний БЭП у высших растений. В качестве вынуждающей силы использовалось периодическое изменение условий освещения. Подобный выбор обуславливался в основном соображениями методического характера.

Объектами исследований являлись проростки кукурузы и фасоли в возрасте 15—20 дней, выращиваемые в нормальных условиях (температура воздуха  $24^{\circ}\text{C}$  днем,  $18^{\circ}\text{C}$  ночью; световой режим — свет: темнота = 12 : 12 ч; влажность 70 %). Потенциал отводили с помощью неполяризуемых хлорсеребряных электродов с переходными насадками. Непосредственный контакт с листовой поверхностью осуществлялся посредством хлопчатобумажного фитилька. Постоянство контакта обеспечивалось специальным прижимом. Референтный электрод находился в почве. Результаты измерений фиксировались с помощью самопишущего милливольтметра КСП-4, соединяемого с измерительными электродами через иономер И-102. Управление освещением осуществлялось с помощью модифицированного секундомера-таймера СТС-1.

На рис. 1 показан пример вынужденных колебаний БЭП листа у 16-дневных проростков кукурузы (гибрид Р 346). Колебания существенно нелинейные. Прецессия колебаний вдоль огибающей (пунктирная линия на рисунке) обусловлена наличием постоянной компоненты  $E_0$  в уравнении для возмущающей силы

$$E = E_0 + \frac{4E_0}{T} \left( \sin \omega t - \frac{\sin 3\omega t}{3} + \frac{\sin 5\omega t}{5} - \dots \right), \quad (1)$$

где  $E$  — освещенность, лк;  $\omega$  — циклическая частота, рад/с;  $T$  — период воздействия, с;  $t$  — время, с.

Уравнение (1) представляет собой разложение в ряд Фурье используемых нами в качестве вынуждающей силы последовательности прямоугольных световых импульсов.

Как свидетельствуют наши и литературные данные [8], полоса пропускания у исследуемых объектов заключена между 0,002 и 0,5 рад/с.

В ряде опытов при изучении режима вынужденных колебаний БЭП на малых частотах (период более 7 мин) было обнаружено явление генерации субгармоники. Иначе говоря, происходит удвоение периода колебаний. Пример подобного удвоения периода приведен на рис. 2. Появление субгармоники означает возникновение бифуркации из предельного цикла типа бифуркации Хопфа [1, 5].

Явление удвоения периода давно известно в электронике, гидродинамике и ряде других областей. Например, некоторые электронные цепи описываются уравнением Дуффинга [9].

$$\frac{d^2y}{dt^2} + a_1 \frac{dy}{dt} + a_2 y + a_3 y^3 = b_1 + b_2 \cos \omega t. \quad (2)$$

Уравнение (2) соответствует отклику нелинейного осциллятора на периодическую возмущающую силу. Здесь могут присутствовать также и другие гармоники.

В связи с этим была предпринята попытка использовать уравнение Дуффинга для описания процессов установления вынужденных колебаний БЭП в растениях. Анализируя работы ряда авторов [3, 6—8] и свои экспериментальные данные, мы попытались определить действительный характер нелинейности, входящей в уравнение (2), по параметрам ответной светоиндуцируемой биоэлектрической реакции на ступенчатое изменение интенсивности освещения. Результаты представлены на рис. 3.

Очевидно, что в некотором диапазоне освещенности (от 0 до 5000 лк) кривая может быть аппроксимирована кубической нелинейностью. Аналогичные результаты получаются и при определении вида нелинейности по энергетическим характеристикам (рис. 4).

Итак, в определенном диапазоне освещенностей (индивидуальном для каждого объекта) вынужденные колебания БЭП можно описать при помощи уравнения Дуффинга (2).

Следует отметить, что описанная выше бифуркация вынужденных колебаний наблюдается относительно редко (примерно в одном из 5 исследуемых объектов), да и то лишь при определенных условиях. Наши попытки выявить условия ее возникновения положительных результатов пока не дали. Удалось лишь сузить диапазон освещенности, в котором наблюдается бифуркация колебаний (3000—5000 лк). Вероятной причиной возникновения бифуркации колебаний, по нашему мнению, может служить качественный переход клеточной мембраны из одного устойчивого состояния в другое при плавном изменении некоторого управляющего параметра. Природа последнего пока не ясна.

Хотелось бы особенно подчеркнуть, что нам видится чрезвычайно перспективным продолжение исследований в данном направлении. Циклические процессы отражают фундаментальный принцип организации живых систем — принцип «устойчивого неравновесия» Бауэра

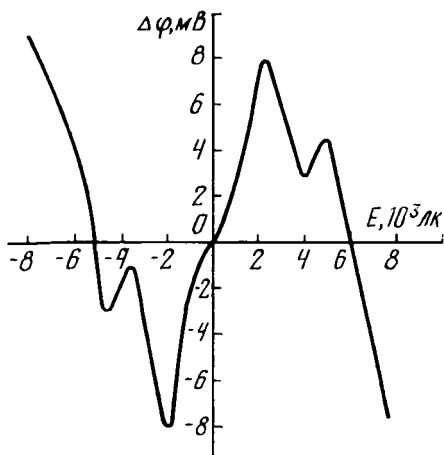


Рис. 3. Статическая характеристика зависимости разности  $\Delta\phi$ -свето-темновых уровней БЭП от величины освещенности  $E$  при ступенчатом изменении интенсивности освещения у проростков кукурузы линии  $F_2$  в возрасте 14—15 дней.

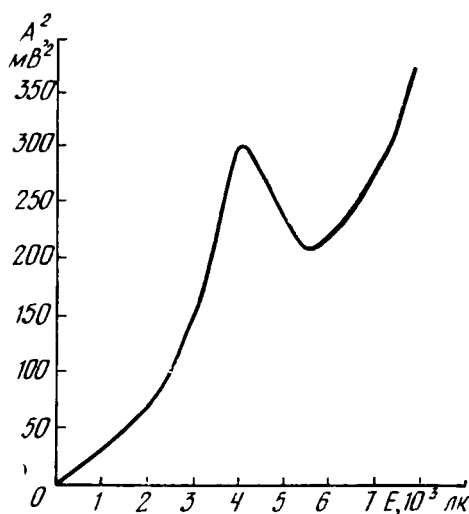


Рис. 4. Зависимость энергии колебаний  $A^2$  от интенсивности освещения.

[10]. Возникающие в растениях бифуркации колебаний имеют в своей основе глубокие процессы самоорганизации. Их исследование может привести к решению проблем более эффективного управления биологическими системами, в частности растительными организмами.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд В. И. Теория катастроф/ Изд. 2-е, доп. — Изд-во МГУ, 1983. —
2. Биологические ритмы/Под ред. Ю. Ашоффа. Т. 1. — М.: Мир, 1984. —
3. Лялин О. О. Электрические свойства клеточных мембран и межклеточных контактов высших растений. — Докт. дис. Л., 1979. —
4. Марри Д. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. — М.: Мир, 1983. —
5. Марсден Дж., Мак-Кракен М. Бифуркация рождения цикла и ее приложения. — М.: Мир, 1980. —
6. Михеева С. А., Рыбин И. А. Зависимость переходной БЭР на включение и выключение света от интенсивности освещения. Вопросы регуляции фотосинтеза. 1973, № 3, с. 77—83. —
7. Новак В. А., Иванкина Н. Г. Светоиндуцированная биоэлектрическая реакция растений.— Вопросы биологии, Томск. ун-т, 1977, с. 153—163. —
8. Светозависимая биоэлектрическая активность листьев растений/ Под ред. И. А. Рыбина. — Свердловск. ун-т, 1977. —
9. Хакен Г. Синергетика. — М.: Мир, 1980. —
10. Чернышев М. К., Гаджиев М. Ю. Математическое моделирование иерархических систем. — М.: Наука, 1983.

*Статья поступила 5 января 1989 г.*

#### SUMMARY

The experimentally detected phenomenon of doubling the period of forced light-induced variations of biopotentials (BEP) in corn and bean leaves is described. It is supposed that such bifurcation in the variations may be caused by qualitative transition of cell membrane from one stable state into another under smooth change of the controlling parameter. The possibility to use Duffing equation in order to describe the process of forced BEP variations is studied.