

### § 8.8. АВТОКОЛЕБАНИЯ ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ

Периодические процессы непосредственно проявляются в физиологии как животных, так и растительных организмов. Речь идет прежде всего о процессах, связанных с вращением Земли вокруг ее оси, со сменой дня и ночи, таких, например, как чередование сна и бодрствования. В связи с этим было введено понятие *биологических часов* [66]. Хальберг назвал *циркадными ритмами* биологические колебания с периодом, близким к суточному [83]. Питтендрай перечисляет характерные особенности циркадных ритмов в статье [84]. Циркадные ритмы повсеместны в живой природе и имеют эндогенный и врожденный характер. Физическая причина циркадных ритмов лежит в автоколебательных процессах, периоды их практически независимы от температуры и от химических возмущений. Они автономны на клеточном и организменном уровне.

Наряду с циркадными, суточными, ритмами периодических изменений состояния всего организма в живой природе наблюдается ряд колебательных явлений с другой периодичностью, которые также следует отнести к категории биологических часов. Рассмотрим в качестве примера колебания интенсивности фотосинтеза. Ясно, что фотосинтез непосредственно связан с освещенностью. Скорости поглощения  $\text{CO}_2$  и выделения  $\text{O}_2$  зелеными растениями также периодичны. По-видимому, периодичность, определяемая эндогенным ритмом, свойственна темновому циклу Кальвина (см. стр. 360), так как реакции светового цикла протекают очень быстро — за доли секунд. По-видимому, ритм, связанный с темновым циклом, характеризуется периодом, существенно меньшим суток. Однако этот ритм хорошо синхронизуется с периодической освещенностью.

Очевидно, что непосредственно наблюдаемый ритм фотосинтеза должен определяться периодическими биохимическими процессами темнового цикла. Мы видели, что периоды колебаний ферментативной активности могут быть и весьма длительными. Теоретическая модель колебаний в темновых реакциях фотосинтеза разработана Чернавским и его сотрудниками [18, 85—87].

В цикле Кальвина участвуют трехуглеродные, пятиуглеродные и шестиуглеродные соединения (см. рис. 7.18). Написание всех кинетических уравнений для цикла приводит к системе, слишком сложной для исследования. Как справедливо указывается в [18], целесообразно максимальное упрощение системы, сохраняющее, однако, ее основные качественные особенности. Кинетика процесса лимитируется медленными стадиями, быстрые обратимые стадии могут рассматриваться как равновесные. Поэтому следует ограничиться рассмотрением лимитирующих стадий. В сущности, такая процедура уже применялась при ана-

лизе ферментативных реакций в §§ 8.6, 8.7. Упрощение систем кинетических уравнений проводится на строгих математических основаниях. Рассмотрим их вкратце (ср. [18]).

Имеем исходную систему типа

$$\dot{x}_i = F_i(x_1, x_2, \dots, x_N), \quad i = 1, 2, \dots, N. \quad (8.6)$$

Допустим, что после ряда преобразований и выбора соответствующих масштабов удастся расположить эту систему по степеням малого параметра  $\varepsilon$  при производной

$$\left. \begin{aligned} \varepsilon^2 \dot{x}_i &= F_i(x_1, \dots, x_N), & i &= 1, 2, \dots, l, \\ \varepsilon \dot{x}_j &= F_j(x_1, \dots, x_N), & j &= l+1, \dots, l+m, \\ \dot{x}_k &= F_k(x_1, \dots, x_N), & k &= l+m+1, \dots, N. \end{aligned} \right\} \quad (8.99)$$

Коэффициенты  $\varepsilon^2$  и  $\varepsilon$  определяют скорости изменений переменных  $x$ . В самом деле, систему (8.99) можно переписать в виде

$$\dot{x}_i = \frac{1}{\tau_1} F_i, \quad \dot{x}_j = \frac{1}{\tau_2} F_j, \quad \dot{x}_k = \frac{1}{\tau_3} F_k,$$

где  $\tau_1 = \varepsilon^2$ ,  $\tau_2 = \varepsilon$ ,  $\tau_3 = 1$ , т. е.  $\tau_1 \ll \tau_2 \ll \tau_3$ . Если существенно поведение системы как на малых отрезках времени порядка  $\tau_1$ , так и на больших порядка  $\tau_3$ , то приходится изучать систему в целом. В других случаях ситуация иная. Так, если важны явления, происходящие за средние времена порядка  $\tau_2$ , то система упрощается. В самом деле, за эти времена «медленные» переменные  $x_k$  не успевают измениться, и можно заменить их начальными, постоянными значениями. Напротив, «быстрые» переменные  $x_i$  успевают достичь своих стационарных значений, если таковые существуют. Значит, переменные  $x_i$  можно заменить их стационарными значениями. Таким образом, из  $N$  уравнений остаются лишь  $m$  уравнений.

Математическое обоснование процедуры связано с так называемой теоремой Тихонова (см. [18, 113, 114]).

Вернемся к фотосинтезу. Чернавский и сотрудники ограничились здесь исследованием всего лишь двух кинетических уравнений, в которых в качестве независимых переменных фигурируют концентрации трехуглеродных и шестиуглеродных соединений  $C_3$ ,  $C_6$ . Остальные переменные выражаются алгебраически через  $C_3$ ,  $C_6$ . Так как в цикле Кальвина протекают в основном бимолекулярные реакции, кинетика выражается уравнениями второго порядка

$$\left. \begin{aligned} \dot{C}_3 &= \alpha_1 C_3^2 + \alpha_2 C_3 C_6 + \alpha_3 C_6^2, \\ \dot{C}_6 &= \beta_1 C_3^2 + \beta_2 C_3 C_6 + \beta_3 C_6^2. \end{aligned} \right\} \quad (8.100)$$

В первом уравнении  $\alpha_3 = 0$  — концентрация триоз  $C_3$  не изменяется в результате взаимодействия двух гексоз. Увеличение  $C_6$  может осуществляться лишь за счет соединения двух молекул  $C_3$ . Следовательно,  $\beta_1 > 0$ ,  $\beta_2, \beta_3 < 0$ . Увеличение содержания триоз происходит в более сложном процессе, в котором участвуют как сами триозы, так и гексозы  $C_6$ . Можно положить  $\alpha_1 > 0$ ,  $\alpha_2 < 0$ . Мы получаем уравнения

$$\left. \begin{aligned} \dot{C}_3 &= \alpha_1 C_3^2 - \alpha_2 C_3 C_6, \\ \dot{C}_6 &= \beta_1 C_3^2 - \beta_2 C_3 C_6 - \beta_3 C_6^2, \end{aligned} \right\} \quad (8.101)$$

где все коэффициенты  $\alpha_i, \beta_i > 0$ .

Находим изоклины и стационарные состояния, отвечающие  $\dot{C}_3 = \dot{C}_6 = 0$ . Обе изоклины представляют собой прямые линии, проходящие через начало координат, их уравнения  $C_6 = a_1 C_3$  и  $C_6 = a_2 C_3$ , где  $a_1$  и  $a_2$  удовлетворяют условиям  $\alpha_1 - \alpha_2 a_1 = 0$  и  $\beta_1 - \beta_2 a_2 - \beta_3 a_2^2 = 0$ . Имеется лишь одно стационарное состояние  $C_3^0 = C_6^0 = 0$  при  $a_1 \neq a_2$  или бесконечное множество таких состояний при  $a_1 = a_2$ . Первый случай соответствует отсутствию фотосинтеза, второй — безразлично неустойчивым состояниям равновесия. Предельных циклов нет, нет и колебаний. Следовательно, система (8.101) недостаточна, модель требует доработки. Чернавский вводит в первое уравнение добавочный постоянный член  $\alpha_0 > 0$ , описывающий скорость притока  $C_3$ , возникающего в других процессах, отличных от цикла Кальвина (гликолиз, дыхание). Такой приток служит инициатором цикла. Необходимость пускового механизма характерна для автокатализа. Итак,

$$\left. \begin{aligned} \dot{C}_3 &= \alpha_1 C_3^2 - \alpha_2 C_3 C_6 + \alpha_0, \\ \dot{C}_6 &= \beta_1 C_3^2 - \beta_2 C_3 C_6 - \beta_3 C_6^2. \end{aligned} \right\} \quad (8.102)$$

Исследуем эту систему уравнений. Перейдем к переменным  $X = C_3/C_3^0$ ,  $Y = C_6/C_6^0$ , где  $C_3^0, C_6^0$  — стационарные значения  $C_3, C_6$ , получаемые из условий  $\dot{C}_3 = \dot{C}_6 = 0$ . Имеем

$$\left. \begin{aligned} \dot{X} &= \bar{\alpha}_1 X^2 - \bar{\alpha}_2 XY + \bar{\alpha}_0, \\ \dot{Y} &= \bar{\beta}_1 X^2 - \bar{\beta}_3 XY - \bar{\beta}_2 Y^2, \end{aligned} \right\} \quad (8.103)$$

где  $\bar{\alpha}_1 = \alpha_1 C_3^0$ ,  $\bar{\alpha}_2 = \alpha_2 C_6^0$ ,  $\bar{\alpha}_0 = \alpha_0/C_3^0$ ,  $\bar{\beta}_1 = \beta_1 C_3^0/C_6^0$ ,  $\bar{\beta}_3 = \beta_3 C_3^0/C_6^0$ ,  $\bar{\beta}_2 = \beta_2 C_6^0$ . В стационарном состоянии  $X = Y = 1$ ,  $\dot{X} = \dot{Y} = 0$ . Следовательно,

$$\left. \begin{aligned} \bar{\alpha}_1 - \bar{\alpha}_2 + \bar{\alpha}_0 &= 0, \\ \bar{\beta}_1 - \bar{\beta}_2 - \bar{\beta}_3 &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (8.104)$$

Далее опустим черту над буквами  $\alpha_i$  и  $\beta_i$ . В стационарном режиме коэффициент  $\beta_1$  представляет количество гексозы, образующейся в единицу времени из триозы,  $\beta_2$  — количество гексозы, уходящее из цикла Кальвина и образующее крахмал,  $\beta_3$  — количество гексозы, возвращающееся в цикл. Для ухода одной молекулы гексозы нужно шесть оборотов цикла, так как в цикле усваивается одна молекула  $\text{CO}_2$ . Поэтому  $\beta_2 = \beta_3/6$ . Следовательно,  $\beta_3 = 6\beta_1/7$ ,  $\beta_2 = \beta_1/7$ . С другой стороны,  $\alpha_0 \ll \alpha_1$ ,  $\alpha$ . Имеем, вводя безразмерное время  $\tau = t/\tau' = \alpha_1 t$ ,

$$\left. \begin{aligned} \frac{dX}{d\tau} &= X^2 - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} XY + \frac{\alpha_0}{\alpha_1}, \\ \frac{dY}{d\tau} &= \frac{\beta_1}{\alpha_1} \left( X^2 - \frac{1}{7} Y^2 - \frac{6}{7} XY \right). \end{aligned} \right\} \quad (8.105)$$

Линеаризуем систему, рассматривая ее вблизи стационарного состояния, т. е. считая

$$X = 1 + x, \quad Y = 1 + y, \quad x, y \ll 1.$$

Получаем из системы (8.105), исключив  $\alpha_2$  с помощью первого соотношения (8.104),

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= (1 - \gamma)x - (1 + \gamma)y, \\ \frac{dy}{d\tau} &= \frac{8}{7}\varepsilon(x - y), \end{aligned} \right\} \quad (8.106)$$

где  $\gamma = \alpha_0/\alpha_1$ ,  $\varepsilon = \beta_1/\alpha_1$ . Ищем решения в виде

$$x = x_0 \exp \lambda \tau, \quad y = y_0 \exp \lambda \tau.$$

Находим корни характеристического уравнения

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}(1 - \gamma - 8/7\varepsilon) \pm [1/4(1 - \gamma - 8/7\varepsilon)^2 - 16/7\varepsilon\gamma]^{1/2}. \quad (8.107)$$

Стационарное состояние  $x = y = 0$  устойчиво, если действительная часть  $\lambda$  отрицательна, т. е. если

$$1 - \gamma - 8/7\varepsilon < 0,$$

и неустойчиво в противоположном случае.

Переход к неустойчивому режиму происходит при  $\varepsilon = 7/8(1 - \gamma) \approx 0,87$  (так как  $\gamma \ll 1$ ). При увеличении  $\alpha_1$  такой переход оказывается возможным.

Мнимая часть (8.107) определяет колебания. Их период (безразмерный) равен

$$T = \frac{2\pi}{\text{Im } \lambda},$$

где

$$\operatorname{Im} \lambda = \pm [16/7\epsilon\gamma - (\operatorname{Re} \lambda)^2]^{1/2}.$$

При переходе к неустойчивому режиму, когда  $\operatorname{Re} \lambda = 0$ , имеем

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{16/7\epsilon\gamma}}.$$

Поведение системы исследуется обычным методом фазовых диаграмм. Положим для конкретности  $\gamma \approx 1/20$  и  $\epsilon \approx 2/3$ . Тогда условие неустойчивости соблюдается, так как

$$\frac{19}{20} > \frac{16}{21}.$$

Интегральные кривые представляются уравнением

$$\frac{dy}{dx} = \frac{2}{3} \frac{x^2 - 1/7y^2 - 6/7xy}{x^2 - 21/20xy + 1/20}. \quad (8.108)$$

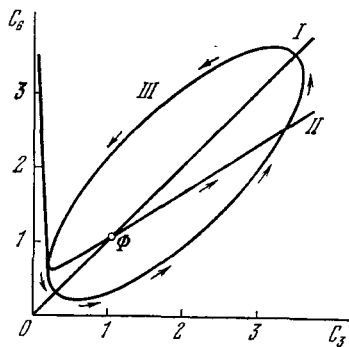


Рис. 8.35. Фазовый портрет для модели фотосинтеза [84].

*I* и *II* — линии параллельных и перпендикулярных изоклин, *III* — предельный цикл.  $\Phi$  ( $X=Y=1$ ) — устойчивый фокус.

На рис. 8.35 показан фазовый портрет системы уравнений (8.106) при указанных значениях  $\gamma$  и  $\epsilon$ . Система является автоколебательной,  $C_3$  и  $C_6$  периодически изменяются с одинаковой фазой. Численное или графическое определение периода колебаний  $C_3$  и  $C_6$  показывает, что он примерно на два порядка больше характеристического времени  $\tau' \sim \alpha_1^{-1}$ . Это время оценивается в 5—10 мин, период  $T$  порядка нескольких часов или суток. Колебания ангармоничны: система проводит большую часть времени в области малых значений концентраций  $C_3$  и  $C_6$ .

Машинные расчеты показывают, что система синхронизируется внешним периодическим воздействием (освещенность). При переходе от одного режима к другому фаза устанавливается медленно.

Более подробное исследование системы уравнений (8.106) выполнено в работе [87] (см. также [18]).

Очевидно, что приведенное рассмотрение максимально упрощенно и не позволяет еще сделать какие-либо количественные выводы. Однако упрощенный подход раскрывает физический смысл автоколебаний при фотосинтезе и показывает, как они могут синхронизоваться суточным ритмом.