

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 3 — 1966

УДК 541.144.7.001.57

Л. И. ПЕНТЕГОВА, Ю. М. РОМАНОВСКИЙ,
Н. М. ЧЕРНАВСКАЯ, Д. С. ЧЕРНАВСКИЙ

О КОЛЕБАНИЯХ В ОДНОЙ МОДЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА В УСЛОВИЯХ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

С помощью электронного моделирования исследован процесс синхронизации периодических темновых реакций фотосинтеза в условиях переменной освещенности. Рассмотрен вопрос о продуктивности фотосинтеза и определены оптимальные условия с точки зрения продуктивности темновых реакций. Обсуждается вопрос о полуденной депрессии.

Введение

В настоящей работе на основе модели, рассмотренной в [1], исследуются некоторые вопросы, связанные с периодическими явлениями в процессе фотосинтеза. Следует отметить, что колебательный режим — явление, весьма распространенное в биологических процессах [2]. При изучении этих процессов возникают некоторые общие вопросы. Одним из них является вопрос о том, равен ли период внутреннего ритма периоду внешнего воздействия (т. е. суткам) и, если периоды не совпадают, то какое соотношение между ними является оптимальным. Н. Винер [3] высказал утверждение о том, что период внутреннего ритма, как правило, должен быть меньше внешнего. Интересно выяснить этот вопрос на примере модели темновых реакций фотосинтеза.

Первым обратил внимание на периодический режим фотосинтеза С. П. Костычев с соавторами [4]. В последующих работах было показано, что интенсивность фотосинтеза периодически меняется не только в природных, но и в лабораторных условиях при постоянном освещении [5—9]. Было показано, что помимо колебаний с периодом, близким к суткам, существуют ритмы с меньшими периодами.

Весьма важен также вопрос о синхронизации периодических процессов, протекающих в различных клетках (и даже в различных частях клеток) биологического объекта. Не вызывает сомнения тот факт, что процессы в различных клетках протекают синхронно; в противном случае в опытах с макрообъектами, состоящими из многих клеток, периодические явления не могли бы наблюдаться. Вполне возможно, что синхронизация имеет место и при постоянных внешних условиях благодаря обмену веществ и информацией между отдельными клетками.

Некоторые соображения в пользу этого высказывал Н. Винер при исследовании α -ритма мозга [3]. Не исключено также, что в синхронизации отдельных клеток большую роль играет периодическое внешнее воздействие.

Действительно, заранее можно сказать, что в случае, если внешнее воздействие достаточно сильно, различные части макрообъекта будут работать синхронно. Последнее обстоятельство усугубляет интерес к вопросу о взаимосвязи внешнего и внутреннего ритмов. Вопрос о синхронизации процессов, протекающих в различных клетках, заслуживает более подробного обсуждения, в данной работе мы его более касаться не будем.

С. П. Костычев считал, что причиной периодического режима является так называемый «протоплазматический фактор». Этим подчеркивалось, что ритм имеет внутреннее происхождение. Более подробно (и не только по отношению к фотосинтезу) эта же мысль развивалась в работах Бюнинга [10], который ввел термин «эндогенный ритм». Механизм возникновения ритма оставался не ясным. Позднее высказывались некоторые общие соображения. Тамия считает [11], что колебательный ритм может возникать из-за конкуренции процессов фотосинтеза и формообразования. По мнению И. И. Гунара [12], периодичность в фотосинтезе, равно как и в других процессах, возникает в связи с тем, что за фазой интенсивной деятельности биологического объекта должна обязательно следовать фаза отдыха.

На основании этих общих соображений, однако, трудно построить модель, позволяющую исследовать колебательный режим более детально. Такую модель попытались построить на основе темновых реакций цикла Кальвина. Это было сделано в работе [1], где было показано, что процессы могут протекать периодически даже при постоянных внешних условиях. Другими словами, цепь темновых реакций обладает собственным ритмом.

На основе соображений, изложенных в [1], ниже рассмотрим следующие вопросы.

1. Как протекает процесс, если внешние условия (именно освещенность) не стационарны, но периодически изменяются. Как зависит характер процесса от периода внешних колебаний и от соотношения между периодами внутреннего ритма и внешнего воздействия, как происходит синхронизация внешнего и внутреннего ритма.

2. Как связана продуктивность фотосинтеза с характером процесса и как зависит она от периодов внешнего и внутреннего ритмов, т. е. какой режим процесса является оптимальным.

Исследовать эти вопросы без помощи вычислительной машины практически невозможно. Мы использовали машину аналогового типа.

§ 1. Постановка задачи и выбор параметров

В качестве исходной системы уравнений была взята следующая:

$$\begin{aligned} \frac{dc_3}{dt} &= (1 - f(t))c_3^2 - \alpha_2 c_3 c_6 + \alpha_0, \\ \frac{dc_6}{dt} &= \frac{\beta_1}{\alpha_1} (c_3^2 - \beta_3 c_3 c_6 - \beta_2 c_6^2). \end{aligned} \quad (1)$$

В работе [1] упоминалось, что коэффициент при члене c_3^2 в первом уравнении зависит от освещенности и в ее отсутствие (т. е. «ночью») равен нулю. Другие коэффициенты непосредственно от освещенности не зависят.

Поэтому, чтобы в первом приближении имитировать периодическую смену дня и ночи, функция $f(t)$ выбиралась в виде периодической ступенчатой функции, равной $f(t)=1$ «ночью» и $f(t)=0$ «днем».

Если концентрации c_3 и c_6 измерять в долях от концентраций, соответствующих стационарному режиму в условиях нормальной освещенности, то на коэффициенты накладываются ограничения

$$1 - \alpha_2 + \alpha_0 = 0, \quad 1 - \beta_3 - \beta_2 = 0, \quad \frac{\beta_2}{\beta_3} = \frac{1}{7}. \quad (2)$$

Параметр β_1/α_1 может варьироваться в сравнительно узкой области вблизи бифуркационного значения. Это следует из того, что в нормальных условиях при непрерывном освещении фотосинтез может протекать как в автоколебательном режиме, так и в режиме затухающих колебаний. Параметры β_1/α_1 и α_0 выбирались следующим образом. Их величины варьировались и получающиеся кривые зависимости $c_3(t)$ и $c_6(t)$ наблюдались на экране осциллографа. Это проводилось как при непрерывном освещении ($f(t) \equiv 0$), так и при периодической смене «дня» и «ночи». Затем оценивалось, при каких значениях параметров кривая $c_6(t)$ наиболее походит на кривые интенсивности фотосинтеза растений в соответствующих условиях. На этом предварительном этапе работы было установлено, что кривые «дневного хода» при периодическом «освещении» мало чувствительны к величине параметра β_1/α_1 , если последний близок к точке бифуркации. Подходящими были признаны значения параметров $\alpha_0 = \frac{1}{20}$ и $\beta_1/\alpha_1 = 0,75 \div 0,85$ *.

Эти значения были признаны как исходные для дальнейшего. Относительно описанной «процедуры» определения параметров можно сказать следующее. Эта процедура наиболее удобна на аналоговых машинах, в которых график исследуемой величины демонстрируется непосредственно. Разумеется, определить параметры однозначно таким образом невозможно. Однако этот метод, как нам кажется, обладает рядом преимуществ, и использование его сейчас в биофизических работах вполне целесообразно. Дело в том, что при математическом описании биологических процессов оказываются определенными отнюдь не все параметры (в нашем случае — кинетические коэффициенты). Попытки определить их умозрительно на основе чисто теоретических соображений, как правило, безуспешны. Определить их экспериментально тоже невозможно. Биологический эксперимент дает, как правило, усредненные характеристики процесса, на основе которых очень трудно получить величину отдельных параметров, интересующих теоретика. Однако на основе этого глобального эксперимента в биологии накапливаются эрудиция и информация феноменологического характера. Благодаря им биолог может четко ответить на вопрос: «похож» ли процесс, полученный на модели, на реальный процесс или же «это ни на что не похоже» **.

§ 2. Соотношение между периодами внутреннего ритма и внешнего воздействия

Сперва был исследован случай, в котором длительность «темнового» периода (когда $f=1$) и «освещенного» ($f=0$) одинаковы. Параметры

* Эти значения параметров заведомо не применимы для описания фотосинтеза в условиях слабой освещенности. Величина α_1 , при малой освещенности мала; параметр β_1/α_1 — велик и режим системы уравнений (1) далек от точки бифуркации, так что колебания очень быстро затухают. Этот случай мы рассматривать не будем.

** По существу такая процедура была впервые использована в известной работе Ван дер Поля о моделировании сердца [13].

системы уравнений были выбраны методом, описанным выше, и оставались постоянными. Варьировался параметр β_1/α_1 . Внутренний период, измеряемый в единицах $1/\alpha_1$, оставался постоянным и равным τ_0 . Период внешнего воздействия (т. е. функции $f(t)$) τ варьировался в пределах от $\frac{1}{2} \tau_0$ до $3 \div 4 \tau_0$. При интерпретации этих результатов нужно иметь в виду следующее. В действительности период внешнего воздействия остается постоянным и равным суткам $T = \frac{1}{\alpha_1} \tau = 24$ часа. Изме-

няться может период внутреннего ритма, измеряемый в часах $T_0 = \frac{1}{\alpha_1} \tau_0$.

В описанном эксперименте τ_0 было постоянным, но менялось τ . Это можно истолковать так: параметр α_1 изменяется пропорционально величине τ (так, что $\frac{\tau}{\alpha_1} = 24$ часа), причем отношение параметров

$\frac{\alpha_2}{\alpha_1}, \frac{\alpha_0}{\alpha_1}, \frac{\beta_1}{\alpha_1}$ и т. д. остается неизменным. Напомним, что величина $\alpha_1 = \alpha_1 \cdot c_3^0$, т. е. зависит от стационарной концентрации и от кинетических коэффициентов, величины последних определяются содержанием ферментов [1].

Период внутреннего ритма тем меньше, чем больше концентрация c_3^0 и содержание ферментов.

К сожалению, сейчас нельзя сказать, какой из факторов (концентрации c_3^0 или содержание ферментов) изменяется сильнее при изменении внутреннего ритма. Можно лишь сделать весьма предварительные замечания. Если изменяется содержание ферментов, то можно ожидать, что все коэффициенты, и в том числе α_0 , изменятся пропорционально*. Если изменяются величины c_3^0 и c_6^0 , то величины $\beta_1/\alpha_1, \alpha_2/\alpha_1$, и т. п. остаются неизменными (если $c_3 \sim c_6$); однако коэффициент α_0/α_1 при этом трудно сохранить постоянным. В связи с этим в нашем случае более естественно считать, что изменение периода связано с изменением кинетических коэффициентов α_1 и β_1 , а концентрации c_3^0 и c_6^0 меняются при этом мало. К этим вопросам мы еще вернемся. Для качественного сопоставления кривых дневного хода при различных условиях этот вопрос не существует.

Кривые зависимости c_3 и c_6 от времени при одинаковых значениях периода внутреннего ритма T_0 и периода внешнего воздействия T приведены на рис. 1. Верхние кривые соответствуют значению $\beta_1/\alpha_1 = 0,8$, при котором наблюдаются автоколебания в случае постоянного освещения. Нижние кривые — значению $\beta_1/\alpha_1 = 0,84$, при котором в случае постоянного освещения колебания затухают. (Точка бифуркации соответствует значению $\beta_1/\alpha_1 = 0,82$.) При периодическом освещении кривые «дневного хода» слабо зависят от параметра β_1/α_1 .

Зависимости c_3 и c_6 от времени при различных T и T_0 и при $\beta_1/\alpha_1 = 0,8$ приведены на рис. 2. При изменении параметра β_1/α_1 эти кривые, как и в предыдущем случае, изменяются весьма мало, поэтому мы их не приводим.

Обращает на себя внимание следующий факт. При сравнительно большой разнице внутреннего и внешнего периодов ($T_0 \leq 0,5 T$) (рис. 2, б) кривая дневного хода имеет всего один максимум. Например, если даже внутренний период вдвое меньше внешнего (рис. 2, а), то по

* Это связано с тем, что основные ферменты являются универсальными и принимают участие как в темновых реакциях фотосинтеза, так и в процессе дыхания, с которым связан коэффициент α_0 .

виду кривой дневного хода этого обстоятельства заметить невозможно. Более того, в случае, когда периоды совпадают (рис. 1), кривые дневного хода выглядят несколько неестественно, так как максимум приходится на конец дня. Более естественно выглядит случай, когда $T_0 = \frac{1}{2}T$ (рис. 2,а); максимумы здесь приходятся на середину дня.

То, что период внутреннего ритма не проявляется, условно можно назвать синхронизацией или переменной внешней освещенностью. Этот факт не означает, что внутренний ритм отсутствует или что период его равен периоду внешнего воздействия. Просто при интенсивном внешнем

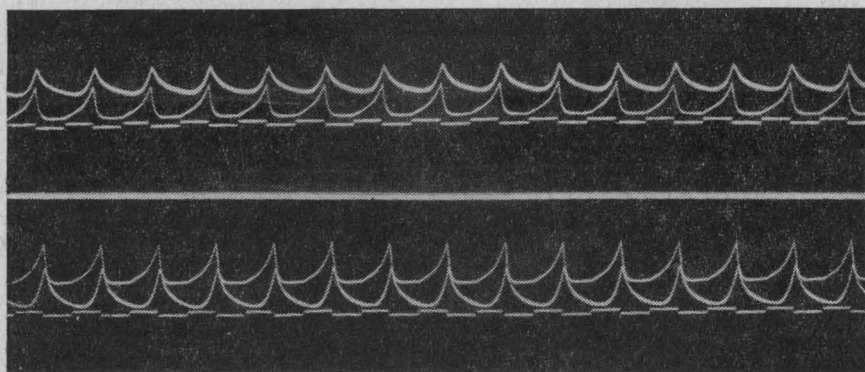


Рис. 1. Осциллограммы зависимости концентраций C_3 и C_6 от времени при периодическом освещении в случае, когда периоды внешнего воздействия и внутреннего равны. Ступенчатая линия $f(t)$ — освещенность

воздействию устанавливаются вынужденные колебания с периодом, равным периоду вынуждающей силы.

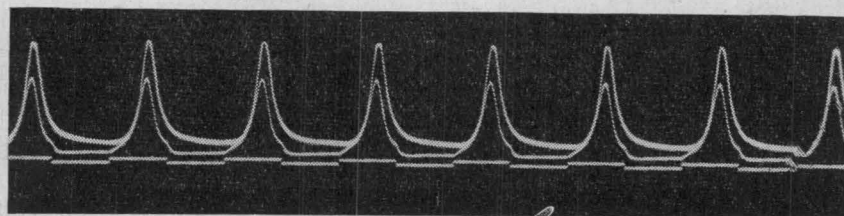
Проявиться внутренний ритм может только при перенесении в условия постоянного освещения. Интересно сопоставить эти данные с результатами работы [6], в которой изучалась интенсивность фотосинтеза фасоли при периодическом и непрерывном освещении. Было обнаружено, что при периодическом освещении (с нормальным периодом 24 часа и освещенностью от 6 до 18 часов) кривая дневного хода имеет один максимум, приходящийся на середину дня. При перенесении в условия непрерывного освещения (в течение 6 суток) интенсивность фотосинтеза продолжает изменяться периодически, однако период заметно (раза в три) уменьшается.

Авторами был сделан вывод о том, что внутренний период фотосинтеза сильно зависит от внешних условий и, в частности, от того, непрерывно ли освещение. С нашей точки зрения этот факт следует интерпретировать так. В условиях непрерывного освещения проявился внутренний ритм, период которого оказался в три раза меньшим, чем 24 часа. При периодическом освещении период внутреннего ритма был тот же, но он не проявлялся ввиду сильного внешнего воздействия.

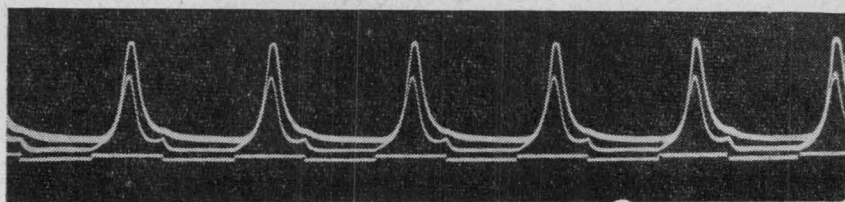
Интересен вопрос: почему период внутреннего ритма меньше периода внешнего воздействия? По-видимому, автокаталитическим системам, к каковым относится и фотосинтез, необходимо некоторое время для «разгона» процесса, которое пропорционально величине периода внутреннего ритма. Если это время занимает значительную часть освещенности

щенного периода, то такой режим вряд ли является оптимальным. Поэтому естественно возникает тенденция уменьшить время «разгона», а вместе с ним и период внутреннего ритма. Вопрос об оптимальном соотношении периодов мы рассмотрим ниже.

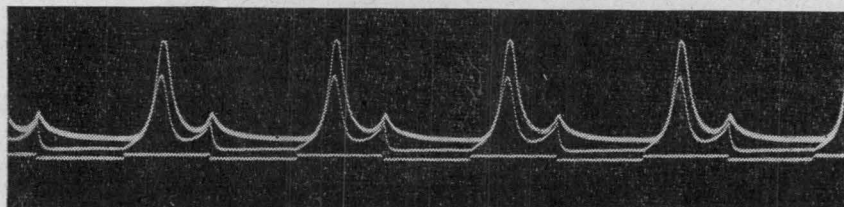
Обратимся к кривым на рисунках (2, в и 2, г). Из них уже ясно видно, что период внутреннего ритма меньше периода внешнего воздействия.



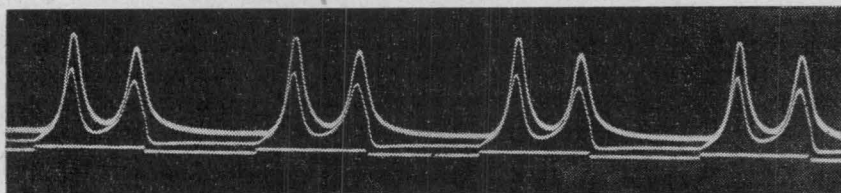
a



б



в



г

Рис. 2. Зависимость концентраций C_3 и C_6 от времени при различных соотношениях между периодами внешнего воздействия и внутреннего ритма T/T_0 ($\beta_1/\alpha_1=0,8$). Верхние кривые $C_3(t)$, нижние $C_6(t)$, а — $T/T_0=2,0$, б — $T/T_0=2,5$, в — $T/T_0=2,8$, г — $T/T_0=4$

Рисунки 2, в и 2, г весьма напоминают кривые дневного хода с полуденной депрессией. Для сравнения на рис. 3 приведено несколько типичных кривых с полуденной депрессией, заимствованных из работ [4, 8, 9].

Графики имеют вид ломаных прямых. Это связано с тем, что интенсивность фотосинтеза регистрировалась не непрерывно, а через сравни-

тельно большие промежутки времени. Характерные черты графиков и осциллограмм совпадают*: имеется два максимума — первый более высокий в утренние часы, второй — в вечерние часы. В середине дня имеется глубокий провал — полуденная депрессия.

§ 3. Продуктивность фотосинтеза и оптимальное соотношение периодов

Продуктивность фотосинтеза, т. е. количество сахаров, образующихся в единицу времени, в рассматриваемой схеме определяется величиной $\frac{\beta_1\beta_2}{a_1} c_6^2$. Количество продуктов, образующихся в течение дня, равно

$$Q = \left(\frac{1}{T} \int_0^T c_6^2(t) dt \right) c_6^0 \beta_1 \beta_2. \quad (3)$$

Величина Q может быть выбрана в качестве критерия эффективности работы фотосинтетического аппарата. Ее можно использовать для выяснения вопроса, какой режим является наиболее выгодным для растения. В частности, какое соотношение периодов (внутреннего и внешнего) является оптимальным.

Вычислить величину Q в рассматриваемой схеме трудно, так как не известна истинная концентрация c_6 и величина a_3 . Легко вычислить, однако, величину

$$\bar{Q} = \frac{1}{\tau} \int_0^\tau c_6^2(\tau) d\tau. \quad (4)$$

Эта величина связана с истинной продуктивностью соотношением

$$Q = \bar{Q} \cdot c_6^0 \frac{\beta_1 \beta_2}{a_1}. \quad (5)$$

Величина \bar{Q} вычислялась на машине при разных значениях T/T_0 . Результаты представлены на рис. 4. Видно, что кривая $\bar{Q}(T/T_0)$ не является монотонной; она имеет два максимума при $T \approx 1,3T_0$ и $T \approx 3T_0$. Важно подчеркнуть, что первый максимум не соответствует равенству периодов; внутренний период меньше внешнего. Этот факт согласуется с упомянутым замечанием Н. Винера. Отметим также, что кривая «дневного хода» вблизи первого максимума \bar{Q} (т. е. при $T/T_0 = 1,2 \div 1,3$) имеет один «горб».

Режим работы системы вблизи второго максимума величины \bar{Q} (т. е. при $T = 3T_0$) существенно иной. Кривая «дневного хода» (см. рис. 2, в) имеет два максимума с резко выраженной депрессией в середине освещенного периода («дня»).

В области, соответствующей минимуму \bar{Q} (т. е. при $T = 2,5T_0$), кривая имеет вид рис. 2, б. Эта кривая помогает понять физический смысл появления минимума в зависимости \bar{Q} от T/T_0 . Дело просто в том, что при таком соотношении T/T_0 продукты, накапливающиеся к концу «дня», не могут быть использованы для интенсификации процесса фото-

* Напомним, что на рис. 2 приведены графики зависимости c_3 и c_6 от времени. Отметим, что интенсивность фотосинтеза или, что то же, — продуктивность его пропорциональна квадрату концентрации c_6^2 . Однако для качественного сравнения, которое здесь приводится, это обстоятельство неважно.

синтеза и, таким образом, «подготовительный период» (соответствующий минимум C_3 и C_6) не завершается всплеском фотосинтеза и пропадает безрезультатно.

Напомним, что в изложенном выше мы использовали величину \bar{Q} , а не истинную продуктивность Q , связанную с \bar{Q} соотношением (5). Выше уже упоминалось, что при изменении внутреннего периода, выражаемого в часах (внешний период мы везде должны считать постоянным и равным суткам), могут изменяться коэффициенты α_1 , β_1 , β_2 и величина c . Уменьшение T_0 сопровождается увеличением этих величин.

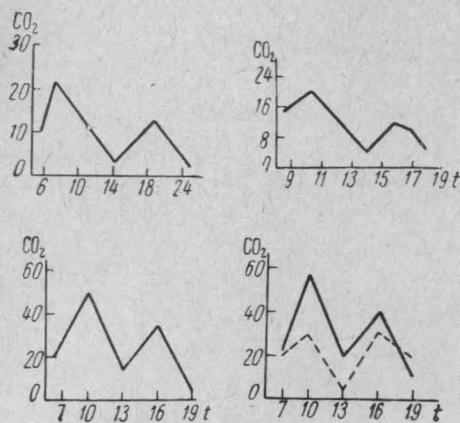


Рис. 3. Кривые дневного хода фотосинтеза с депрессией. а — картофель [8], б — огурцы [8], в — лимон [9], г — олеандр (сплошная кривая), лавр (пунктирная кривая) [9]. По оси ординат интенсивность фотосинтеза CO_2 , мг в час на 1 дм^2 . По оси абсцисс — время суток в часах

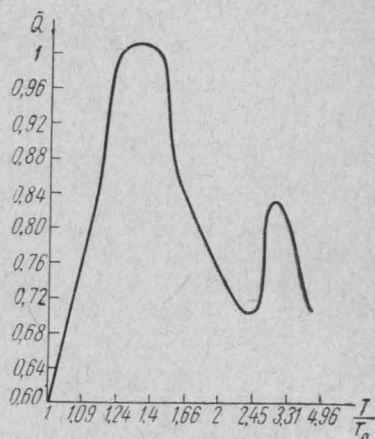


Рис. 4. Зависимость продуктивности \bar{Q} фотосинтеза от отношения T/T_0 . ($\beta_1/\alpha_1=0,81$)

Количественно этот эффект сейчас учесть трудно, поэтому ограничимся качественным рассмотрением.

Увеличение $\frac{\beta_1\beta_2}{\alpha_1}$ и c_6^0 при увеличении T/T_0 может привести к тому, что максимумы в кривой зависимости $Q(T/T_0)$ несколько сдвинутся вправо. Поэтому можно считать, что режим, представленный на рис. 2, а, близок к первому максимуму истинной продуктивности Q . Величина второго максимума на рис. 4 увеличится по сравнению с величиной первого и может стать даже больше первого. Это означает, что режим, соответствующий второму максимуму (т. е. режим с полуденной депрессией), может быть более «выгодным», чем режим без полуденной депрессии. В остальных отношениях картина качественно останется прежней. Какие же режимы фотосинтеза чаще осуществляются в действительности. Живое растение имеет возможность «настраиваться» на оптимальный режим, т. е. путем изменения ферментативного состава или стационарных концентраций c_3^0 и c_6^0 внутренний период изменяется до тех пор, пока продуктивность не станет максимальной.

Отметим, что относительно небольшие изменения величин c_3^0 , c_6^0 и коэффициентов α и β могут происходить и без генетического изменения растения, т. е. на протяжении жизни одного растения.

Большое изменение внутреннего периода (в несколько раз) связано с существенным изменением всех внутренних характеристик.

Последнее, по-видимому, не может осуществиться без генетического изменения растения. Это, однако, означает переход от одного режима к другому и может произойти лишь на протяжении нескольких поколений, но не в течение жизни одного растения.

Поэтому следует ожидать, что в каком-либо конкретном растении (для которого отношение T/T_0 не соответствует максимуму величины Q) внутренний период T_0 будет изменяться до тех пор, пока не будет достигнут ближайший максимум величины Q . Другими словами, нет оснований ожидать, что любое растение будет работать в условиях, в которых величина Q имеет абсолютный максимум.

Поскольку кривая \bar{Q} (T/T_0) имеет два максимума, среди различных видов растений существуют такие, для которых естественным является режим вблизи первого максимума величины (кривая дневного хода при этом не имеет провала), и такие, для которых естествен режим вблизи второго максимума (кривая дневного хода при этом имеет ярко выраженный минимум в середине дня — полуденную депрессию). Режимы промежуточного типа (без ярко выраженной депрессии, например сходный с кривой рис. 2,б) не должны часто наблюдаться, так как они не являются оптимальными. Искусственная борьба с полуденной депрессией (т. е. искусственное изменение режима растения с целью ликвидировать полуденный минимум) может привести к уменьшению глобальной продуктивности и с этой точки зрения, возможно, и нецелесообразна.

Выводы

С помощью метода моделирования исследован процесс синхронизации периодических темновых реакций фотосинтеза в условиях переменной освещенности.

Рассмотрен вопрос о продуктивности фотосинтеза и ее зависимости от соотношения периодов внутреннего ритма и внешнего воздействия. Определены оптимальные условия (с точки зрения продуктивности темновых реакций). В оптимальных условиях период внутреннего ритма оказался заметно короче периода внешнего воздействия. Кривая дневного хода при этом может иметь один или два максимума. В связи с этим обсуждается вопрос о полуденной депрессии.

Пользуемся случаем выразить искреннюю благодарность В. И. Шмальгаузену и М. Л. Цетлину за полезное обсуждение.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чернавская Н. М., Чернавский Д. С. «Усп. физ. наук», **72**, вып. 3, 1960.
2. Сб. Биологические часы. М., «Мир», 1964.
3. Винер Н. Новые главы кибернетики. М., «Сов. радио», 1963.
4. Костычев С. П., Берг В. А. «Изв. АН СССР», **6**, 611, 1930; Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. «Изв. АН СССР», **6**, 467, 1930.
5. Красина Е. Е. Сб. Корневое питание в обмене веществ. М., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 87.
6. Беликова П. С., Моторина М. В. ДАН СССР, **123**, сер. биол., № 1, 185, 1958.
7. Schon W. J. *Flora*, **142**, 347, 1955.
8. Сб. Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 434, 695.
9. Коновалов И. М., Васильев А. В., Михалева Е. М., Желлагония К. «Эксперимент. ботаника», вып. 16, 75, 1963.
10. Vinning. *Handbuch Pflanzenphysiologie*, **11**, 878, 1956.
11. Tamija H., Jwamuga T., Shibata K. *Bioch. et Biophys. acta.*, **12**, 23, 1953.
12. Гунар И. И. Тр. II Международной конференции по применению атомной энергии в мирных целях. М.—Л., ИЛ, 1958.
13. Van der Pol W., van der Mark L. *L'Onde électrique*, **7**, 365, 1928.

Поступила в редакцию
18. 1 1965 г.

Кафедра
общей физики для мехмата