

УСПЕХИ ФИЗИЧЕСКИХ НАУК

## ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ФОТОСИНТЕЗЕ

Н. М. Чернавская, Д. С. Чернавский

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . .	627
§ 1. Обзор экспериментальных и теоретических данных . . . . .	628
1. Полуденная депрессия . . . . .	631
2. Фотопериодизм . . . . .	632
3. Колебания интенсивности в начале фотосинтеза . . . . .	633
§ 2. Гипотеза об автоколебательном режиме темновых реакций фотосинтеза . . . . .	633
§ 3. Уравнения кинетики фотосинтеза . . . . .	635
§ 4. Исследование уравнений кинетики . . . . .	639
§ 5. Интерпретация полученных результатов . . . . .	644
§ 6. Заключение и обсуждение экспериментальных возможностей . . . . .	648
Цитированная литература . . . . .	651

## ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтез, т. е. процесс ассимиляции растениями углекислоты под действием света, является одним из основных процессов жизнедеятельности растений. Изучению этого процесса, начиная с работ Тимирязева, посвящено очень много как биологических, так и физико-химических исследований. В настоящий момент можно считать, что основные черты фотосинтеза уже изучены. Тем не менее некоторые характерные особенности этого процесса сейчас еще не вполне ясны. Особенно это относится к кинетике фотосинтеза. Например, до сих пор еще не вполне ясно, от чего зависит и чем определяется скорость или (что то же самое) интенсивность фотосинтеза. (Эта величина измеряется в миллиграммах углекислого газа, поглощенного единицей листовой поверхности или единицей веса в единицу времени).

Этот последний вопрос является весьма важным с теоретической точки зрения, так как он существен для понимания механизма процесса фотосинтеза. В то же время он имеет большое практическое значение, так как от него зависит скорость роста, созревания и, в конечном счете, продуктивность растения.

Изучению интенсивности фотосинтеза посвящено очень большое количество работ и накоплен огромный фактический материал. В этих работах, во-первых, исследована зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности; во-вторых, изучена зависимость ее от концентрации углекислоты во внешней среде; в-третьих, обнаружено, что интенсивность фотосинтеза при постоянных внешних условиях (т. е. при постоянной освещенности и концентрации углекислоты) может периодически меняться.

Два первых вопроса подробно изложены во многих монографиях, в частности в книге Рабиновича<sup>1</sup>. Что касается последнего вопроса, то причины периодического изменения скорости фотосинтеза сейчас еще

не вполне ясны. Большинство работ, посвященных последнему вопросу, носят феноменологический, описательный характер. Есть, однако, работы, где делается попытка связать эту особенность кинетики фотосинтеза с другими теоретическими и экспериментальными данными о механизме (и химизме) фотосинтеза в целом (например, с деятельностью устьичного аппарата)\*).

В настоящей статье приводится обзор основных работ, посвященных явлению периодичности в кинетике фотосинтеза, а также подробно изложена работа авторов<sup>2</sup>, относящаяся к тому же вопросу.

## § 1. Обзор экспериментальных и теоретических данных

Остановимся сначала на основных чертах фотосинтеза в целом. В зеленом растении лучистая энергия Солнца используется для превращения простых неорганических веществ — воды, углекислого газа и соединений азота — в углеводы, белки, жиры и др. органические соединения. Поглощение энергии осуществляется пигментной системой, находящейся в специальных образованиях — хлоропластах или пластидах, расположенных в листовой плазме. Будучи очень небольшими по размеру (4—10  $\mu\text{к}$ ), они заключают в себе около 100 гранул ( $< 0,1 \mu\text{к}$ ), непосредственно в которых и заключена пигментная система листа (хлорофилл, каротиноиды и др. пигменты).

Процесс фотосинтеза состоит из: 1) фотохимических реакций, в которых участвует поглощающая свет пигментная система хлоропласта, 2) темновых химических реакций, идущих с участием ферментов.

В результате фотохимических реакций образуется активная восстановленная форма хлорофилла (ХН), представляющая собой соединение хлорофилла с водородом, получающимся из воды. Фотопродукты включаются в систему темновых реакций, суть которых заключается в восстановлении углекислоты до сахара.

Восстановление углекислоты происходит в плазме или строме пластид, а хлорофилл локализуется в гранулах: перенос водорода от (ХН) производится биокатализаторами (переносчиками водорода). Универсальными биокатализаторами, переносящими Н в клетке, являются: пиридиннуклеотиды (простетическая группа дегидразных ферментов), флавины и цитохромы. Пиридиннуклеотиды наиболее сильные из перечисленных восстановителей.

Для протекания темновых реакций необходимо, разумеется, присутствие  $\text{CO}_2$ . Последняя проникает в клеточную плазму из внешней среды. У высших растений проникновение  $\text{CO}_2$  в лист осуществляется через устьичные отверстия, у одноклеточных водорослей абсорбция  $\text{CO}_2$  из воды идет через всю поверхность клетки.

Вопрос о том, какова конкретная цепь темновых реакций, исследовался во многих работах, подробно изложенных в монографии Рабиновича<sup>1</sup>. В настоящее время наиболее правдоподобной кажется схема темновых реакций, предложенная Кальвином<sup>8,9</sup> с сотрудниками.

В этой схеме двуокись углерода первоначально присоединяется к так называемому акцептору — веществу, имеющему структуру пятиуглеродного сахара (рибулезы). Затем из рибулезы и  $\text{CO}_2$  образуются глицериновая кислота, триозофосфат и т. д., в последовательности, показанной на схеме (рис. 1).

Поскольку процесс течет непрерывно, акцептор углекислоты должен непрерывно регенерироваться в процессе, т. е. цепь химических

\* ) Подробнее об этом см. ниже.

реакций в данном случае является замкнутой, образует цикл, как это и показано на схеме.

В целом баланс веществ в цикле можно представить следующим образом. Шесть молекул  $\text{CO}_2$  присоединяются к шести молекулам рибулезодифосфата и образуются двенадцать молекул фосфоглицериновой кислоты. (Эта реакция называется карбоксилированием.) Затем в результате восстановления образуются двенадцать молекул триозофосфата; из них десять молекул превращаются в шесть молекул рибулезодифосфата и таким образом возвращаются в цикл. Две молекулы триозофосфата превращаются в одну молекулу сахара (шестичленный сахар), которая уходит из сферы реакции; она представляет собою «продукцию цикла».

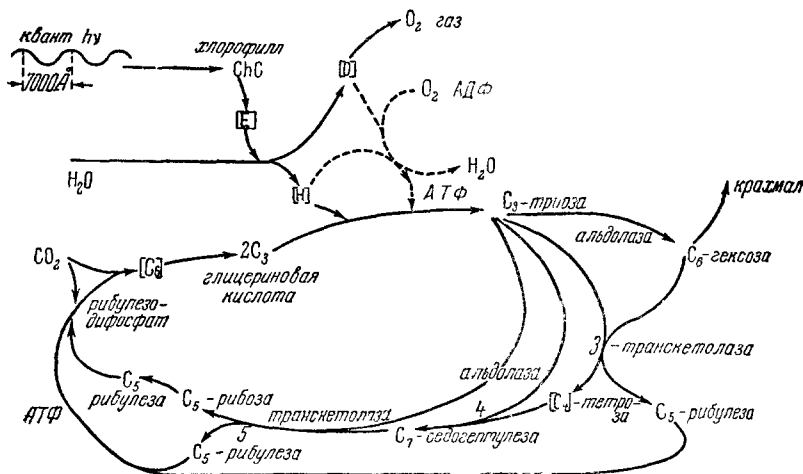


Рис. 1. Схема темновых реакций фотосинтеза (по Кальвину).

Более детально последовательность реакций между различными сахарами представлена на рис. 2. Там же приведены названия ферментов, катализирующих отдельные реакции в цикле.

Большинство реакций идет с участием ферментов, поэтому протекает быстро и, по-видимому, обратимо. Необратимо протекают лишь реакции, сопровождающиеся дефосфорилированием, так как при этом понижается свободная энергия конечного соединения по сравнению с начальным.

Следует отметить, что в двух пунктах схемы требуется приток свободной энергии. Во-первых, это необходимо при образовании акцептора (рибулезодифосфата из рибулезомонофосфата). Во-вторых, это требуется при образовании триозофосфата из фосфоглицериновой кислоты и богатого водородом переносчика (как уже упоминалось выше, переносчиком является трифосфопиридин нуклеотид, обозначенный на схеме (см. рис. 2) ТФПН).

В обоих случаях свободная энергия поставляется в виде богатого энергией (макроэргического) соединения—аденозинтрифосфата (АТФ). Сам АТФ образуется из аденозиндифосфата\*), причем энергия для этого процесса в конечном счете черпается из энергии поглощенных квантов света.

Следует заметить, что схема Кальвина не является сейчас абсолютно установленным фактом. Возможно, что при дальнейших исследованиях многие ее части будут существенно изменены. Однако основные ее черты

\*) В работе Кельвина и сотрудников <sup>8</sup> процессы образования АТФ рассмотрены достаточно подробно. Здесь, однако, мы их приводить не будем, так как это не имеет непосредственного отношения к интересующей нас теме

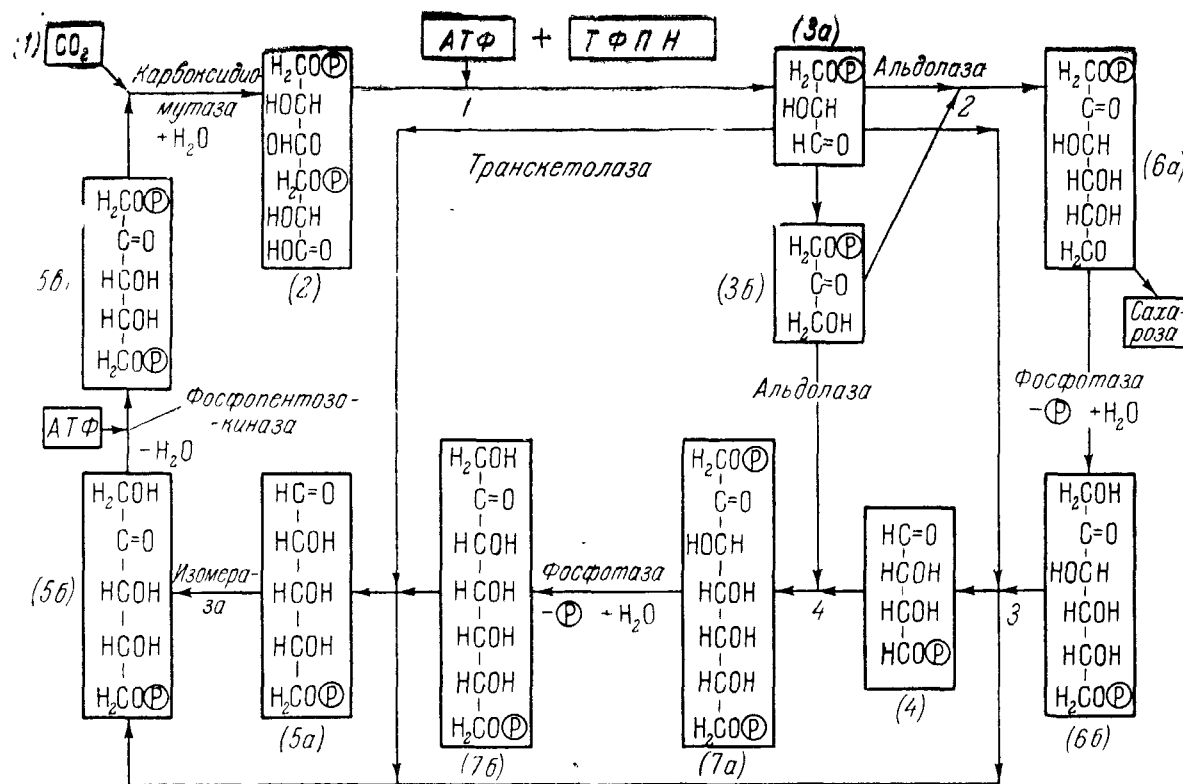
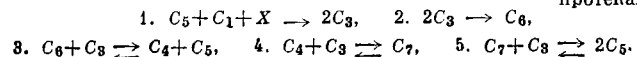


Рис. 2. Схема темновых химических реакции в цикле Кальвина.

Условные обозначения: АТФ — аденозинтрифосфат, ТФПН — трифосфопиридиннуклеотид (сокращенно обозначается X), 1) — углекислота (C<sub>1</sub>); 2) — фосфоглицериновая кислота (C<sub>2</sub>); 3a) — триозофосфат (альдоформа), 3b) — триозофосфат (кетоформа) (C<sub>3</sub>); 4) — тетрозофосфат (C<sub>4</sub>); 5a) — рибозофосфат, 5b) — рибулозофосфат (C<sub>5</sub>); 6a) — гексозофосфат, 6b) — гексозидифосфат (C<sub>6</sub>); 7a) — седогептулезидифосфат, 7b) — седогептулезидифосфат (C<sub>7</sub>). Основные реакции, протекающие в пунктах 1—5:



Эти реакции катализируются ферментами: альдолазой и транскетолазой.

должны сохраниться. Из них нам кажутся важными: замкнутость цикла (т. е. регенерация в нем акцептора  $\text{CO}_2$ ) и наличие в цикле практически необратимых реакций, связанных с фосфорилированием и дефосфорилированием.

В последнее время в работах Кэльвина и сотрудников <sup>10-12</sup> появились некоторые указания относительно возможного усвоения углерода другим путем, не через фосфоглицериновую кислоту. Исследование этих путей превращения углерода в процессе фотосинтеза проводится также в ряде других как советских <sup>13,14</sup>, так и зарубежных <sup>15-19</sup> работ.

\* \* \*

Остановимся теперь более подробно на экспериментальных данных, относящихся к периодическим изменениям скорости фотосинтеза.

Интерес представляют здесь три явления:

1. Явление полуденной депрессии.
2. Фотопериодизм.
3. Колебания интенсивности в начале фотосинтеза.

1. *Полуденная депрессия.* Экспериментально установлено, что в течение дня, при более или менее постоянной освещенности, интенсивность фотосинтеза не остается постоянной, а периодически изменяется. Минимум интенсивности, как правило, приходится на полуденные часы и получил название полуденной депрессии.

О явлении депрессии и неравномерности дневного хода фотосинтеза имеется обширная литература, в значительной мере приведенная в работе<sup>1</sup>, а также в более поздней работе<sup>20</sup>. Остановимся лишь на некоторых работах.

Детальные исследования были проведены в работах школ Костычева и Вотчала. Много места этому вопросу уделено в работах Ничипорovichа <sup>21-23</sup>.

Было установлено, что депрессия имеет место у растений различных географических широт <sup>24,25</sup>. Были выяснены следующие характерные особенности этого явления: а) депрессия особенно резка при высокой интенсивности света <sup>26-29</sup>, с понижением интенсивности света депрессия вообще не наблюдается или, во всяком случае, выражена менее ярко<sup>27,30</sup>; б) глубина депрессии, а также факт ее появления зависят от возраста растений: у старых она глубже, у молодых почти незаметна <sup>24,31</sup>. Кроме того, многие авторы (Костычев, Фильцер <sup>25,27,32</sup>) нашли, что глубина депрессии зависит от предыстории растения.

Все эти данные свидетельствуют прежде всего о том, что депрессия в значительной мере связана с состоянием продуктов фотосинтеза, т. е. с химическими темновыми реакциями.

Большинство этих работ было выполнено в естественных условиях, т. е. освещение, температура и т. д. не были постоянны. Для выяснения природы явления интересными были работы при постоянном продолжительном освещении в лабораторных условиях <sup>32,24,25</sup>.

Основной вывод этих работ, сформулированный особенно четко в недавних статьях <sup>34,35</sup>, состоит в следующем: суточный ход фотосинтеза практически в любых условиях опыта является неравномерным и периодическим. Периодичность имеет место и при постоянных условиях среды (свет, температура, влажность).

Имеется не мало попыток объяснить это явление или, во всяком случае, найти его основные причины. Первое, что подвергалось исследованию — это перегрев растения. Однако в работах Костычева и др. было показано, что температурный ход (т. е. зависимость температуры от времени) и интенсивность фотосинтеза не коррелируют друг с другом <sup>24,25</sup>.

Кроме того, известны случаи, когда депрессия наступает без какого-либо перегрева<sup>25</sup>. Наконец, явление депрессии обнаруживается также у водных растений<sup>26</sup>, где о перегреве не может быть и речи.

Во многих работах делались попытки объяснить явление депрессии работой устьичного аппарата<sup>26,33</sup>. Для пояснения этого следует остановиться на механизме устьичной системы. Устьичные отверстия располагаются на листовой поверхности высших растений. Они играют основную роль в регулировании водного режима листа, так как через эти отверстия происходит транспирация (испарение воды). Кроме того, главным образом через них идет и газообмен растения с внешней средой, именно поглощение листом углекислоты из воздуха и выделение кислорода.

Устьица окаймлены специальными замыкающими клетками. В зависимости от содержания воды в листе и, следовательно, от осмотического давления эти клетки могут разбухать (это явление носит название тургора), вследствие чего отверстие расширяется и транспирация увеличивается. При повышении осмотического давления в межклеточном соке (т. е. при понижении содержания воды в нем) устьичные клетки сжимаются и устьичное отверстие уменьшается, иногда вплоть до полного закрытия устьиц. При полном закрытии устьиц транспирация, а также любой газообмен прекращаются. Отсюда видно, что у высших растений устьичный аппарат действительно может оказывать влияние на интенсивность газообмена, а следовательно, и фотосинтеза.

В последнее время это было экспериментально подтверждено в работе<sup>37</sup>. Еще раньше Стольфельт<sup>36</sup> также нашел, что интенсивность фотосинтеза зависит от ширины открытия устьиц. Однако эти опыты были поставлены в условиях, далеких от депрессии, и ими не решался вопрос о том, играют ли устьица главную роль в явлении депрессии.

С другой стороны, Костычев<sup>26</sup> показал, что у водных растений при отсутствии устьиц депрессия все-таки есть. В недавней работе<sup>30</sup> обнаружена депрессия при самых различных величинах открытия устьиц. Там же показано, что у многих растений в момент депрессии устьица менее открыты, чем в максимуме фотосинтеза. Таким образом, устьичный механизм, по-видимому, может играть некоторую роль в явлениях депрессии, именно он может сделать ее более глубокой, однако главной причиной депрессии не является.

Большой интерес представляют попытки объяснить периодичность фотосинтеза внутренними факторами, получившими общее название «плазматического фактора»<sup>38,39</sup>. В этом случае ритмичность фотосинтеза рассматривалась как внутреннее свойство растения, т. е., по терминологии Бюнинга<sup>40, 41</sup>, как проявление «эндогенного ритма»\*).

Следует отметить, что в упомянутых выше работах не делалось попытки выяснить природу плазматического фактора и механизм (или химизм) эндогенного ритма. Таким образом, рассуждения на эту тему являлись в значительной мере отвлеченными.

В настоящее время нам кажется возможным и уместным рассмотреть, какие именно плазматические процессы способны привести к возникновению внутреннего (эндогенного) ритма и связать этот ритм с химизмом темновых стадий фотосинтеза. Такая попытка излагается в следующих частях настоящей работы.

2. *Фотопериодизм.* На большом опытном материале установлено, что для каждого вида растения имеется свой оптимальный ритм внешнего светового воздействия (т. е. оптимальная длительность светлого и темного периодов в течение суток).

\*) Согласно Бюнингу «эндогенный ритм» — это такой биологический процесс, который изменяется периодически, хотя внешние условия постоянны.

По своему характеру растения делятся на длиннодневные (для которых оптимальным является режим с длинным световым периодом и относительно коротким темновым) и короткодневные. Первые распространены главным образом в северных широтах, вторые — относительно южнее.

Изменение светового режима, например, перенесение «короткодневного» растения в условия «длинного дня», как правило, не убивает растения, но отрицательно влияет на цветение, плодоношение, рост и другие физиологические процессы.

В вопросах, связанных с фотопериодизмом, основное внимание исследователей привлечено не сам процесс фотопериодизма, а в первую очередь процессы репродукции. Было показано, что для цветения и плодоношения растений не обязательно их пребывание на оптимальной длине дня в течение всей жизни, а достаточно влияния оптимальных фотопериодов лишь сравнительно короткое время (Разумов<sup>42</sup>, Эгиз<sup>43</sup>, Любименко и Щеглова<sup>44</sup>).

В понимании и выяснении внутренних причин фотопериодизма можно выделить две гипотезы: 1) существование внутреннего эндогенного ритма согласно<sup>40,41</sup> и 2) непосредственное влияние света на специфические продукты, необходимые для репродукции. Последняя точка зрения развивается Чайлахяном<sup>45,46</sup>. Им было высказано предположение, что специфические репродуктивные вещества чувствительны к свету, разлагаются на свету у короткодневных растений и более стабильны у длиннодневных\*).

Нам кажется, что первая точка зрения более соответствует действительности. Об этом свидетельствуют данные работ<sup>40,41,47,34</sup>, а также<sup>48—50</sup>. В этих работах при постоянном освещении наблюдались периодические изменения не только интенсивности фотосинтеза, но и соотношения продуктов. Выяснилось, что и та и другая величины периодически изменяются.

Нам кажется, что в случае, если растения имеют внутренний эндогенный ритм, они развиваются нормально, если внешнее световое воздействие синхронизовано с внутренним ритмом. В противном случае состав продуктов в растении будет резко колебаться и отличаться от нормального, что в первую очередь будет сказываться на репродуктивных процессах, наиболее чувствительных к внутреннему состоянию растения. Несколько более подробно эта мысль развивается ниже.

3. *Колебания интенсивности в начале фотосинтеза.* При перенесении растения из темноты на свет были обнаружены колебания интенсивности фотосинтеза<sup>51—54</sup>. Период этих колебаний составляет несколько минут. Амплитуда колебаний постепенно затухает.

Природа этого явления еще недостаточно ясна. Весьма возможно, что оно тесно связано с затухающими периодическими явлениями в дыхании и транспирации, возникающими согласно<sup>37</sup> при изменении светового режима растения (т. е. при смене света темнотой и наоборот).

Возможность связи этих периодических явлений с внутренней ритмикой фотосинтеза будет обсуждена несколько ниже.

## § 2. Г и п о т е з а о б а в т о к о л е б а т е л ь н о м р е ж и м е т е м н о в ы х р е а к ц и й ф о т о с и н т е з а

По самому характеру всякий внутренний ритм есть не что иное, как автоколебательный режим внутренних химических реакций. В данном случае это скорее всего автоколебания в темновых химических реакциях фотосинтеза. Автоколебательным процессом называется процесс, в котором

\*) Следует подчеркнуть, что фотохимическое разрушение специфических, репродуктивных веществ согласно<sup>40</sup> должно протекать несколько необычно, а именно, оно должно быть мало чувствительным к частоте света и температуре, что для всех фотохимических реакций необычно.

при постоянных внешних условиях (температуре, интенсивности света, концентрации  $\text{CO}_2$ ) скорость химических реакций сама не постоянна, а периодически изменяется; отсюда видно, что определения автоколебательного и эндогенного ритмов, данные Бюнингом, просто совпадают. Автоколебательные процессы уже известны и описаны в химической кинетике (например, автоколебания в процессе горения). Из теории автоколебаний следует, что подобные явления могут возникнуть при наличии следующих условий: а) Наличие положительной обратной связи. В химической кинетике положительная обратная связь означает, что скорость процесса увеличивается тем больше, чем больше концентрация промежуточных или конечных продуктов. Иначе такой процесс называется саморазгоняющимся или автокаталитическим. б) Наличие отрицательной обратной связи, т. е. такого процесса, который при накоплении большого числа продуктов уменьшал бы скорость химических реакций. Отрицательная обратная связь, как правило, необходима для того, чтобы скорость саморазгоняющегося процесса не стала бы слишком большой (т. е. чтобы скорость была бы ограниченной). Необходимо также, чтобы зависимость отрицательной обратной связи от концентрации конечных или промежуточных продуктов имела бы иной характер, нежели зависимость от этих концентраций положительной обратной связи. В противном случае эти два фактора просто компенсировали бы друг друга и автоколебания не наступали бы.

Иными словами, положительная обратная связь означает, что скорость какой-либо реакции пропорциональна конечным или промежуточным продуктам в какой-либо положительной степени (причем коэффициент пропорциональности положителен). Отрицательная обратная связь означает, что скорость процесса пропорциональна концентрации конечных или промежуточных продуктов, причем коэффициент пропорциональности отрицателен.

Нужно сказать, что наличие этих условий необходимо для возникновения автоколебаний, но недостаточно. Другими словами, даже при наличии этих условий процесс может протекать стационарно, а не колебательно, если стационарное течение процесса устойчиво. Сам факт устойчивости зависит уже от внешних условий (величины интенсивности света и т. д.).

Следует заметить, что в процессе фотосинтеза имеют место оба необходимых условия для возникновения автоколебаний. Действительно, сейчас уже не подлежит сомнению, что процесс фотосинтеза автокаталитический<sup>1</sup> и, следовательно, положительная обратная связь действительно имеет место\*). Что касается отрицательной обратной связи, то она обычно имеет место во всех саморегулируемых системах и, следовательно, безусловно присутствует в любом процессе в живом организме.

Устойчивость или неустойчивость стационарного процесса (и, следовательно, возникновение автоколебаний) может быть исследована только на какой-нибудь конкретной схеме фотосинтеза. В качестве конкретной схемы можно использовать цикл Кэльвина (см. выше). Следует отметить, что в приводимых ниже расчетах этот цикл фигурирует лишь как конкретный пример, в основных чертах отвечающий действительности. Для

---

\*) Конкретно автокаталитический характер фотосинтеза проявляется в том, что первичный акцептор  $\text{CO}_2$  (являющийся для данного процесса катализатором) сам регенерируется в процессе фотосинтеза из промежуточных или конечных продуктов, и следовательно, концентрация его пропорциональна концентрации конечных продуктов. Этот факт регенерации акцептора (или, другими словами, факт замкнутости цикла темновых химических реакций) не зависит от конкретной схемы процесса и согласно<sup>56</sup> должен всегда иметь место.

этих расчетов главными являются некоторые характерные черты цикла, а именно: его замкнутость, регенерация акцептора  $\text{CO}_2$  и участие донора водорода (нуклеопротеида).

Схема приводимых ниже расчетов имеет некоторую самостоятельную ценность. Пользуясь ею, можно легко исследовать возникновение колебательного режима в любом другом цикле темновых химических реакций фотосинтеза, который будет более экспериментально обоснованным, чем цикл Кэльвина.

Тут же следует заметить, что в расчетах были использованы некоторые положения, которые непосредственно в цикле Кэльвина не фигурировали. Именно, мы предполагали: 1) что нуклеопроteid — донор водорода — сам образуется в процессе фотосинтеза и его концентрация пропорциональна концентрации непосредственного промежуточного продукта фотосинтеза (рибулезы и фосфотриозы), а также, 2) что фотосинтетический цикл связан с дыхательным циклом Кребса и даже в отсутствие фотосинтеза или при крайне малой его интенсивности триоза и рибулеза образуются с постоянной скоростью за счет гидролиза крахмала, 3) как уже отмечалось ранее, мы полагали, что ферментативные реакции идут быстро и являются полностью обратимыми. Некоторые реакции в схеме Кэльвина сопровождаются дефосфорилированием. Таковы, например, реакции образования глюкозы из триозы. Эти реакции идут медленнее, чем ферментативные, и протекают необратимо.

### § 3. Уравнения кинетики фотосинтеза

Исследование цикла Кэльвина на предмет возникновения автоколебаний проводилось следующим образом: согласно схеме Кэльвина можно написать систему уравнений химической кинетики в следующем виде:

1. Уравнение изменения концентрации триозы  $C_3$ :

$$\frac{dC_3}{dt} = \alpha_1 C_5 [\text{CO}_2] X - \alpha_2 C_3^2 - \alpha_3 C_3 C_6 + \alpha_0 - \alpha_4 C_3 C_4 - \alpha_5 C_3 C_7. \quad (1)$$

Здесь член  $\alpha_1 C_5 [\text{CO}_2] X$  представляет собой количество триозы, образующейся из рибулезы ( $C_5$ ) и углекислоты (концентрацию ее считаем далее постоянной и включаем в коэффициент  $\alpha_1$ ) при участии донора водорода  $X$  (концентрацию его, как уже упоминалось выше, мы будем считать пропорциональной концентрации триозы  $C_3$ ,  $X = aC_3$ ). Член  $\alpha_2 C_3^2$  — количество триозы, уходящее в глюкозу. Порядок этой реакции (показатель степени) принят стехиометрическим.

Члены:  $\alpha_3 C_3 C_6$ ,  $\alpha_4 C_3 C_4$ ,  $\alpha_5 C_3 C_7$  описывают изменение концентрации триозы за счет реакций в пунктах 3, 4, 5 (см. рис. 1 — 2), которые согласно циклу Кэльвина, как уже упоминалось ранее, считаются обратимыми.

Наконец, постоянный положительный член  $\alpha_0$  описывает образование триозы за счет дыхания.

2. Уравнение баланса гексозы  $C_6$ :

$$\frac{dC_6}{dt} = \beta_1 C_3^2 - \beta_2 C_6^2 - \beta_3 C_6 C_3 + \beta_4 C_5 C_4. \quad (2)$$

Здесь  $\beta_1 C_3^2$  дает количество гексозы, образующейся из триозы;  $\beta_2 C_6^2$  — убыль гексозы за счет ее перехода в крахмал;  $\beta_3 C_6 C_3$  — убыль гексозы за счет образования из нее пентозы и тетроз (согласно схеме Кэльвина);  $\beta_4 C_5 C_4$  — прибыль гексозы за счет обратимости реакции в пункте 3.

Для определения концентраций  $C_4$ ,  $C_5$ ,  $C_7$  воспользуемся тем фактом, что реакции в пунктах 3, 4 и 5 обратимы, скорость установления

равновесия в этих пунктах велика и, следовательно, равновесие устанавливается быстро\*). Это дает соотношения

$$\frac{C_3 C_6}{C_4 C_5} = K_1, \quad \frac{C_7}{C_4 C_3} = K_2, \quad \frac{C_3 C_7}{C_5^2} = K_3, \quad (3)$$

где  $K_1, K_2, K_3$  — постоянные, не зависящие от концентраций константы равновесия. Отсюда находим

$$C_4 = \left( \frac{K_3}{K_1 K_2} \right)^{1/3} C_6^{2/3}, \quad C_5 = \left( \frac{K_2}{K_3} \right)^{1/2} \left( \frac{K_3}{K_1 K_2} \right)^{1/6} C_6^{1/3} C_3, \\ C_7 = K_2 \left( \frac{K_3}{K_1 K_2} \right)^{1/3} C_6^{2/3} C_3. \quad (4)$$

Подставляя эти значения в уравнение для  $C_3$  и  $C_6$ , находим

$$\alpha_1 C_5 X = \alpha_1 \left( \frac{K_2}{K_3} \right)^{1/2} \left( \frac{K_3}{K_1 K_2} \right)^{1/6} C_6^{1/3} C_3, \quad \text{а } C_3 = \alpha'_1 C_6^{1/3} C_3^2. \quad (5)$$

Здесь  $\alpha'_1$  — новый коэффициент, представляющий собой комбинацию из всех величин, не зависящих от концентраций  $C_6$  и  $C_3$ . Отсюда\*\*)

$$C_4 C_5 \propto \frac{1}{K_1} C_3 C_6, \quad C_4 C_3 \propto C_7 \propto C_3 C_6^{2/3}, \quad C_5^2 \propto C_3 C_7 \propto C_6^{2/3} C_3^2. \quad (6)$$

Теперь уравнение можно переписать так:

$$\frac{dC_3}{dt} = \alpha'_1 C_3^2 C_6^{1/3} - \alpha'_2 C_3^2 - \alpha'_3 C_3 C_6 - \alpha'_4 C_3 C_6^{2/3} - \alpha'_5 C_3^2 C_6^{2/3} + \alpha_0. \quad (7)$$

Для упрощения уравнения пренебрежем в ряде членов дробными степенями\*\*\*). Именно, положим

$$\alpha'_1 C_3^2 C_6^{1/3} \simeq \alpha'_1 C_3^2, \quad \alpha'_4 C_3 C_6^{2/3} \simeq \alpha'_4 C_3 C_6, \quad \alpha'_5 C_3^2 C_6^{2/3} \simeq \alpha'_4 C_3^2. \quad (8)$$

\*) Эти соотношения можно было бы получить другим путем, используя только уравнения химической кинетики; например, для тетрозы  $C_4$  можно написать уравнение

$$\frac{dC_4}{dt} = \eta_1 C_3 C_6 - \eta_2 C_4 C_5 + \eta_3 C_7 - \eta_4 C_4 C_3.$$

Далее нужно учесть, что величина  $\frac{dC_4}{dt}$  должна быть того же порядка, что и  $\frac{dC_3}{dt}$ , в то время как абсолютная величина каждого из членов правой части существенно больше величины  $\frac{dC_3}{dt}$ , так как каждый член правой части представляет собой

скорость ферментативного процесса и, следовательно, много больше, чем  $\frac{dC_3}{dt}$  (представляющий собой скорость неферментативного и необратимого процесса). Поэтому для выполнения равенства необходимо, чтобы, например, члены  $\eta_1 C_3 C_6$  и  $-\eta_2 C_4 C_5$  и члены  $\eta_3 C_7$  и  $-\eta_4 C_4 C_3$  с большой точностью компенсировали друг друга, т. е. чтобы выполнялось  $\eta_1 C_3 C_6 = \eta_2 C_4 C_5$ ,  $\eta_3 C_7 = \eta_4 C_4 C_3$ , откуда и следуют соотношения

$$\frac{C_3 C_6}{C_4 C_5} = K_1, \quad \frac{C_4 C_3}{C_7} = K_2.$$

\*\*) В этих соотношениях нам важен сам факт пропорциональности (обозначенный значком  $\propto$ ). Коэффициенты пропорциональности и их выражения через  $K_1, K_2, K_3$  здесь не выписаны, так как величины их ниже будут определены из других соображений.

\*\*\*) Такая зависимость, например  $C_6^{1/3}$ , является слабой и, если заменить член  $C_6^{1/3}$  постоянной величиной, это вряд ли скажется на результатах качественного исследования уравнений. Кроме того, при выводе уравнений мы предполагали, что порядок реакции, т. е. показатель степени концентрации, определяется стехиометрией. Однако известно, что истинные порядки реакции могут несколько отличаться от

Тогда

$$\frac{dC_3}{dt} = \alpha_1'' C_3^2 - \alpha_2'' C_3 C_6 + \alpha_0, \quad (9)$$

где

$$\alpha_1'' = \alpha_1' - \alpha_2' - \alpha_5', \quad \alpha_2'' = \alpha_3' + \alpha_1'.$$

Поскольку ранее выведенные коэффициенты  $\alpha$  и  $\alpha'$  ниже уже более фигурировать не будут, мы опустим штрих в обозначениях коэффициентов и окончательно напомним

$$\frac{dC_3}{dt} = \alpha_1 C_3^2 - \alpha_2 C_3 C_6 + \alpha_0. \quad (10)$$

Аналогичное уравнение для гексозы будет иметь вид

$$\frac{dC_6}{dt} = \beta_1 C_3^2 - \beta_2 C_3^2 - \beta_3 C_6 C_3. \quad (11)$$

Исследуем полученную систему уравнений. В стационарном состоянии процесса фотосинтеза, когда коэффициенты от времени не зависят, величины  $\frac{dC_3}{dt} = \frac{dC_6}{dt} = 0$ , и, следовательно,

$$\beta_1 C_3^{02} - \beta_2 C_6^{02} - \beta_3 C_3^0 C_6^0 = 0, \quad \alpha_1 C_3^{02} - \alpha_2 C_3^0 C_6^0 + \alpha_0 = 0. \quad (12)$$

Здесь  $C_3^0$  и  $C_6^0$  — концентрации триозы и гексозы в стационарном состоянии.

Для удобства перейдем далее к безразмерным концентрациям  $\bar{C}_3$  и  $\bar{C}_6$ , приняв стационарные концентрации  $C_3^0$  и  $C_6^0$  за единицу:  $\bar{C}_3^0 = C_6^0 = 1$ . Другими словами, будем измерять концентрации  $\bar{C}_3$  и  $\bar{C}_6$  не в грамм-молях на литр, а в долях от стационарных концентраций \*). В новых обозначениях уравнения кинетики сохраняют прежний вид

$$\frac{d\bar{C}_3}{dt} = \bar{\alpha}_1 \bar{C}_3^2 - \bar{\alpha}_2 \bar{C}_3 \bar{C}_6 + \bar{\alpha}_0; \quad (13a)$$

$$\frac{d\bar{C}_6}{dt} = \bar{\beta}_1 \bar{C}_3^2 - \bar{\beta}_2 \bar{C}_6^2 - \bar{\beta}_3 \bar{C}_6 \bar{C}_3, \quad (13b)$$

где

$$\bar{\alpha}_1 = \alpha_1 C_3^0, \quad \bar{\alpha}_2 = \alpha_2 C_6^0, \quad \bar{\alpha}_0 = \alpha_0 \frac{1}{C_3^0},$$

$$\bar{\beta}_1 = \beta_1 \frac{C_3^{02}}{C_6^0}, \quad \bar{\beta}_2 = \beta_2 C_6^1, \quad \bar{\beta}_3 = \beta_3 C_3^0.$$

стехиометрических. Поэтому пренебрежение малыми степенями в данном случае соответствует точности вывода уравнений. С другой стороны, это пренебрежение и связанное с ним приведение подобных членов существенно упрощает дальнейшее исследование.

\*) Следует заметить, что если концентрации  $C_3^0$  и  $C_6^0$ , выраженные в молях на литр, очень сильно отличаются друг от друга (на несколько порядков), то такой переход к безразмерным концентрациям (где  $C_3^0 = C_6^0 = 1$ ) может вызвать некоторое неудобство, так как тогда отношение  $\bar{C}_3$  к  $\bar{C}_6$  не будет передавать истинного отношения концентраций  $\frac{C_3}{C_6}$ . Однако в данном случае согласно, например <sup>49-50</sup>, в стационарном состоянии концентрации триозы и гексозы (выраженные в грамм-молях на литр) одного порядка. Следовательно, в нашем случае отношение безразмерных концентраций  $\bar{C}_3$  и  $\bar{C}_6$  будет передавать порядок величины истинного отношения концентраций.

Уравнения баланса в стационарном режиме (12) в новых обозначениях примут вид

$$\left. \begin{aligned} \bar{\beta}_1 - \bar{\beta}_2 - \bar{\beta}_3 &= 0, \\ \bar{\alpha}_1 - \bar{\alpha}_2 - \bar{\alpha}_3 &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (14)$$

В дальнейшем, поскольку мы будем иметь дело с величинами в новых обозначениях, черту сверху можно опустить:

$$\beta_1 - \beta_2 - \beta_3 = 0, \quad (15a)$$

$$\alpha_1 - \alpha_2 + \alpha_0 = 0, \quad (15b)$$

или

$$\beta_1 \left( 1 - \frac{\beta_2}{\beta_1} - \frac{\beta_3}{\beta_1} \right) = 0, \quad \alpha_1 \left( 1 - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} + \frac{\alpha_0}{\alpha_1} \right) = 0.$$

Следует заметить, что коэффициенты  $\alpha$  и  $\beta$  здесь не являются безразмерными, но, как это легко видеть из уравнений (18), имеют размерность, обратную времени (так как слева в уравнениях стоит производная по времени от безразмерной величины, а справа, кроме коэффициентов  $\alpha$  и  $\beta$ , — только безразмерные величины).

Оценим теперь по порядку величины отношения коэффициентов

$$\frac{\beta_2}{\beta_1} \text{ и } \frac{\beta_3}{\beta_1}, \quad \frac{\alpha_0}{\alpha_1} \text{ и } \frac{\alpha_2}{\alpha_1}.$$

В стационарном режиме коэффициент  $\beta_1$  представляет собой количество гексозы, образующейся в единицу времени из триозы, коэффициент  $\beta_2$  — количество гексозы, уходящее за то же время из цикла Кальвина в крахмал, и  $\beta_3$  — количество гексозы, возвращающееся в цикл. При каждом «обороте» цикла, т. е. при усвоении одной молекулы углекислоты, принимает участие одна молекула гексозы. Следовательно, для того чтобы одна молекула гексозы могла покинуть цикл и уйти в крахмал, необходимо шесть «оборотов» цикла. Следовательно, количество глюкозы, уходящее в единицу времени из цикла в крахмал (коэффициент  $\beta_2$ ), должно быть в шесть раз меньше того количества, которое за то же время возвращается в цикл (коэффициент  $\beta_3$ ):

$$\beta_2 = \frac{1}{6} \beta_3.$$

Используя уравнение (15a), находим

$$\beta_2 = \frac{1}{7} \beta_1, \quad \beta_3 = \frac{6}{7} \beta_1. \quad (16)$$

Оценим коэффициент  $\alpha_0$ . Он представляет собой количество триозы, образующейся в стационарном состоянии в единицу времени из крахмала, благодаря процессу дыхания. Количество это должно быть мало не только по сравнению с количеством триозы, переходящим в пентозу, тетрозу и седогептулезу (это последнее выражается коэффициентом  $\alpha_2$ ), но и по сравнению с количеством триозы, уходящим из цикла. В противном случае продуктивность фотосинтеза в стационарном режиме была бы отрицательной.

Таким образом, должно выполняться условие  $\frac{\alpha_0}{\alpha_2} \ll \frac{\beta_2}{\beta_1}$ . Тогда из уравнения баланса (15b)

$$\frac{\alpha_2}{\alpha_1} = 1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1} \sim 1. \quad (17)$$

Итак, из шести величин ( $\alpha_0, \alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2, \beta_3$ ) остались не определенными две:  $\beta_1$  и  $\alpha_1$ . Их отношение в силу соображений, изложенных выше (см. примечание на стр. 637), должно быть порядка единицы. Однако более подробно величину их отношения обсудим ниже.

Абсолютная величина какого-либо из них (например,  $\alpha_1$ ) для исследования уравнений несущественна. Действительно, вводя безразмерное время  $\tau = \alpha_1 t$ , уравнения (13) можно переписать так, что коэффициент  $\alpha_1$  в них не войдет \*):

$$\frac{dC_3}{d\tau} = C_3^2 - \frac{\alpha_2}{\alpha_1} C_3 C_6 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1}; \quad (18a)$$

$$\frac{dC}{d\tau} = \frac{\beta_1}{\alpha_1} \left\{ C_3^2 - \frac{\beta_2}{\beta_1} C_3^2 - \frac{\beta_3}{\beta_1} C_3 C_6 \right\}. \quad (18b)$$

Знание абсолютной величины  $\alpha_1$  нам, однако, понадобится в дальнейшем для интерпретации результатов и сравнения их с экспериментальными данными. Следует сказать, что определить величину  $\alpha_1$  однозначно невозможно, так как она зависит от внешних условий. Действительно, в коэффициент  $\alpha_1$  входят концентрации углекислоты и донора водорода. Последний в свою очередь зависит от интенсивности света. Таким образом, коэффициент  $\alpha_1$  должен увеличиваться при увеличении интенсивности света и содержания углекислоты.

Коэффициент  $\beta_1$  тоже должен зависеть от интенсивности света и концентрации углекислоты, поскольку  $\beta_1$  (в прежних обозначениях  $\bar{\beta}_1 = \beta_1 \frac{\bar{C}_3^2}{C_6^2}$ ) зависит от стационарных концентраций  $C_3^0$  и  $C_6^0$ ; он тем больше, чем выше интенсивность процесса фотосинтеза. Поэтому величина отношения  $\frac{\alpha_1}{\beta_1}$  должна зависеть от внешних условий более слабо, чем сам коэффициент  $\alpha_1$ .

#### § 4. Исследование уравнений кинетики

Исследование системы уравнений (18) проведем следующим образом.

Во-первых, исследуем, устойчив ли (и если устойчив, то при каких условиях) стационарный режим. Если он устойчив, то фотосинтез будет протекать с постоянной интенсивностью и автоколебания возникать не будут. Во-вторых, если он неустойчив, то найдем режим (уже не стационарный), который будет осуществляться в действительности. В-третьих, попробуем интерпретировать полученные результаты путем сравнения их с экспериментальными данными (§ 5).

1. Исследование устойчивости обычно проводится методом малых отклонений.

Рассмотрим систему уравнений (18) в области, где концентрации  $C_3$  и  $C_6$  мало отличаются от единицы:

$$C_3 = 1 + x, \quad C_6 = 1 + y, \quad x, y \ll 1. \quad (19)$$

\*) Смысл безразмерного времени состоит в следующем: время  $\tau$  или  $t$  измеряется не в секундах или минутах, а в единицах  $\frac{1}{\alpha}$ , т. е. за единицу принят некоторый, характерный период. В нашем случае этот характерный период равен времени одного «оборота» цикла Кальвина, т. е. времени, через которое какой-либо «меченый» атом углерода, введенный в виде рибулезы, пройдет весь цикл химических реакций Кальвина и снова окажется рибулезой. Это время можно оценить (правда, весьма грубо) на основании экспериментальных данных<sup>50</sup>. Оно оказывается порядка минуты. Таким образом,  $\frac{1}{\alpha_1}$  — величина порядка минуты.

В этой области можно пренебречь величинами  $x^2$ ,  $y^2$  и  $xy$  по сравнению с  $x$  и  $y$ , вследствие чего система (18) превращается в линейную и однородную систему:

$$\frac{dx}{d\tau} = \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right)x - \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right)y, \quad (20a)$$

$$\frac{dy}{d\tau} = \frac{\beta_1}{\alpha_1} \frac{8}{7} x - \frac{\beta_1}{\alpha_1} \frac{8}{7} y. \quad (20b)$$

При написании этой системы уже использовались соотношения (см. выше)

$$\frac{\beta_2}{\beta_1} = \frac{1}{7}, \quad \frac{\beta_3}{\beta_1} = \frac{6}{7}, \quad \frac{\alpha_2}{\alpha_1} = 1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1}.$$

Решение этих уравнений ищем в виде

$$x = x_0 e^{\lambda \tau}, \quad y = y_0 e^{\lambda \tau},$$

где  $x_0$  и  $y_0$  — малые начальные отклонения. Подставляя эти выражения в уравнения (20), получим алгебраическую систему:

$$\left. \begin{aligned} \lambda x_0 &= \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right)x_0 - \left(1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right)y_0, \\ \lambda y_0 &= \frac{\beta_1}{\alpha_1} \frac{8}{7} x_0 - \frac{\beta_1}{\alpha_1} \frac{8}{7} y_0. \end{aligned} \right\} \quad (21)$$

Эти уравнения совместны только в том случае, если выполняется условие:

$$\left| \begin{pmatrix} \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) - \lambda & -\left(1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) \\ \frac{\beta_1}{\alpha_1} \frac{8}{7} & -\frac{\beta_1}{\alpha_1} \frac{8}{7} - \lambda \end{pmatrix} \right| = - \left[ \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) - \lambda \right] \left( \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} + \lambda \right) + \frac{8}{7} \left(1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) \frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0. \quad (22)$$

Из последнего квадратного уравнения для  $\lambda$  легко найти его корни

$$\lambda_{1,2} = -\frac{1}{2} \left[ \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} - 1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1} \right] \pm \sqrt{\frac{1}{4} \left[ \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} - 1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1} \right]^2 - \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} 2 \frac{\alpha_0}{\alpha_1}}. \quad (23)$$

Отсюда видно, что знак действительной части корней  $\lambda_{1,2}$  определяется первым членом  $-\frac{1}{2} \left[ \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} - 1 + \frac{\alpha_0}{\alpha_1} \right]$ .

Для решения вопроса об устойчивости нам важен знак величины  $\lambda$ . Именно, если  $\lambda$  отрицательно, то величины  $x$ ,  $y \sim e^{\lambda \tau}$  уменьшаются со временем. В этом случае стационарное состояние устойчиво, так как любое начальное отклонение будет затухать со временем по закону  $e^{-|\lambda| \tau}$ , и система будет возвращаться в начальное состояние.

Если  $\lambda$  положительно, то любое возмущение будет увеличиваться со временем по закону  $e^{\lambda \tau}$  и рано или поздно станет порядка самой стационарной концентрации. В этом случае стационарное состояние будет неустойчиво и не будет осуществляться в действительности. На вопрос, какое состояние будет в этом случае осуществляться с помощью метода малых отклонений, ответить нельзя (так как отклонения растут и со временем перестают быть малыми, так что пренебрежение  $y^2$ ,  $x^2$  по сравнению с  $x$  и  $y$  несправедливо).

Таким образом, в нашем случае стационарное состояние устойчиво, если

$$-\frac{1}{2} \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} + \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) \frac{1}{2} < 0,$$

и неустойчиво при

$$-\frac{1}{2} \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} + \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) \frac{1}{2} > 0.$$

Переход от устойчивого режима к неустойчивому будет при

$$\left. \begin{aligned} -\frac{1}{2} \frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} + \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) \frac{1}{2} &= 0, \\ \frac{\beta_1}{\alpha_1} &= \frac{7}{8} \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right) \simeq 0,87 \end{aligned} \right\} \quad (24)$$

(поскольку  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1} \ll 1$ ). Отсюда видно, что при увеличении  $\alpha_1$  (это может быть связано, например, с увеличением интенсивности света) устойчивый режим может сменяться неустойчивым.

2. Исследуем случай, когда стационарное состояние неустойчиво и

$$\frac{\beta_1}{\alpha_1} < \frac{7}{8} \left(1 - \frac{\alpha_0}{\alpha_1}\right).$$

Для этого необходимо решить систему нелинейных уравнений (18). Аналитическое решение этой системы найти невозможно, поэтому используем графический метод изоклин. Правда, решение можно получить (как во всяком численном или графическом методе) только в каком-нибудь конкретном случае, т. е. задавшись всеми численными значениями входящих в уравнение параметров. Ранее было установлено, что  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1} \ll \frac{1}{7}$ ; теперь примем для конкретности  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1} \sim \frac{1}{3} \cdot \frac{1}{7} \simeq \frac{1}{20}$ . Коэффициент  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$  выберем в области неустойчивости стационарного решения, но недалеко от точки перехода, т. е. примем  $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,67$ .

Решение методом изоклин проводится следующим образом: разделим уравнение (18а) на (18б):

$$\frac{dC_6}{dC_3} = \frac{\beta_1}{\alpha_1} \left\{ \frac{C_3^2 - \frac{1}{7} C_6^2 - \frac{6}{7} C_6 C_3}{C_3^2 - \frac{21}{20} C_6 C_3 + \frac{1}{20}} \right\}; \quad (25)$$

здесь  $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,67$ . Решением этого дифференциального уравнения в общем случае будут интегральные кривые  $C_6(C_3)$ . Для отыскания этого семейства интегральных кривых построим прямоугольную систему координат на плоскости (рис. 3). По оси ординат отложим концентрацию  $C_6$ , по оси абсцисс —  $C_3$  (\*). Задаввшись какими-либо определенными значениями  $C_3$  и  $C_6$  (определяющими точку на характеристической плоскости), можно вычислить правую часть (25). Эта величина согласно уравнению (25) будет равна тангенсу угла наклона касательной к интегральной кривой в точке  $(C_3, C_6)$ . Если таких точек выбрать достаточно много и в каждой точке провести отрезок прямой под углом, определяемым выражением (25), то такое поле направлений (или поле изоклин) даст возможность построить любую интегральную кривую. Имея интегральные кривые, можно следить за ходом всего процесса. Именно, если в какой-либо момент времени  $t$  система находится в состоянии, которое изображается точкой (а) (т. е. концентрации были  $C_3^{(a)}$  и  $C_6^{(a)}$ ), то с течением времени концентрации  $C_3$  и  $C_6$  будут изменяться, но изменение концентраций  $C_3$  и  $C_6$  не будет произвольным; концентрация  $C_6$  будет зависеть от  $C_3$ , и эта зависимость графич-

\*) Такая система координат называется характеристической плоскостью уравнения (25).

чески изображается интегральной кривой, проходящей через точку ( $C_3^{(a)}$  и  $C_6^{(a)}$ ), то есть изменение концентраций со временем будет описываться движением изображающей точки вдоль интегральной кривой. В нашем случае было построено поле изоклин (см. рис. 3) примерно из 100 точек. Для удобства построения были проведены кривые

$$\left. \begin{aligned} I. \quad C_3^2 - \frac{1}{7} C_3^2 - \frac{6}{7} C_3 C_6 &= 0, \\ II. \quad C_3^2 - \frac{21}{20} C_6 C_3 + \frac{1}{20} &= 0. \end{aligned} \right\} \quad (26)$$

Первая кривая вырождается в две прямые:  $C_6 = C_3$  и  $C_6 = -7C_3$ , из которых для нас представляет интерес только  $C_6 = C_3$ , так как отрицательные значения концентраций не имеют физического смысла.

В каждой точке прямой  $I$  числитель выражения (25) равен нулю и, следовательно, изоклины направлены параллельно оси абсцисс. В каждой точке кривой  $II$  знаменатель выражения (25) обращается в нуль и, следовательно, изоклины направлены перпендикулярно к оси абсцисс.

Точка пересечения кривых  $I$  и  $II$  (с координатой  $C_3=1$ ,  $C_6=1$ ) является особой, в ней изоклины имеют всевозможные направления и, следовательно, через нее проходят под разными углами бесконечное множество интегральных кривых. Эта точка изображает стационарный режим процесса.

В нашем случае, когда стационарное состояние неустойчиво, интегральные кривые, как показано на рис. 3, выходят из точки стационарного состояния. Как видно из рис. 3, интегральные кривые обладают еще одной особенностью: любая интегральная кривая, проходящая через любую

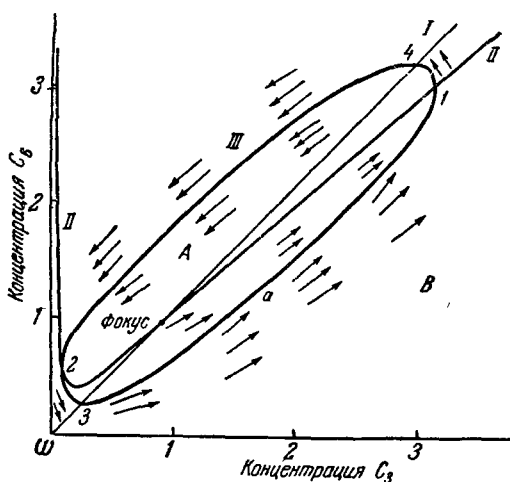


Рис. 3. Характеристическая плоскость и поле изоклин.

По оси абсцисс — концентрация триозы  $C_3$ , по оси ординат — концентрация гексозы  $C_6$ .

точку ( $C_3$ ,  $C_6$ ), находящуюся в области  $A$  (см. рис. 3), не уходит в бесконечность, а навивается изнутри на замкнутую кривую  $III$ .

С другой стороны, любая интегральная кривая, начинающаяся в области  $B$ , не может войти в область  $A$ , а навивается извне на ту же замкнутую кривую  $III$ . Если же в качестве исходного состояния взята любая точка ( $C_3^{(a)}$ ,  $C_6^{(a)}$ ) на кривой  $III$ , то с течением времени изображающая точка будет двигаться по замкнутой кривой  $III$  и через определенный период времени снова вернется в исходное положение ( $C_3^{(a)}$ ,  $C_6^{(a)}$ ). В этом случае изменение концентраций  $C_3$  и  $C_6$  будет периодическим, а режим всего процесса автоколебательным.

Замкнутая кривая  $III$  называется предельным циклом и является основной характеристикой автоколебательного режима. В нашем случае предельный цикл, найденный графически, изображен на рис. 3 (кривая  $III$ ).

Используя предельный цикл, легко найти явный вид зависимости  $C_3$  и  $C_6$  от времени в автоколебательном режиме. Для этого достаточно

проинтегрировать уравнение (18а):

$$\frac{dC_3}{d\tau} = C_3^2 - 1,05 C_3 C_6 + 0,05, \quad \tau = \int_{C_3^{(1)}}^{C_3} \frac{dC_3^1}{(C_3'^2 - 1,05 C_3^1 C_6 + 0,05)}. \quad (27)$$

Величина  $C_6$  здесь является функцией  $C_3$ , заданной графически в виде предельного цикла.

Ввиду этого весь интеграл нужно брать графически или численно. Следует заметить, что подынтегральное выражение в точках 1 и 2 (рис. 3), где знаменатель его обращается в нуль, имеет особенности (правда, интегрируемые). Эти точки суть точки пересечения предельного цикла с кривой II (поскольку на кривой II везде  $C_3^2 - 1,05 C_3 C_6 + 0,05 = 0$ ). В малых областях около этих точек численное интегрирование невозможно. Вклад от этих областей вычислялся аналитическим путем разложения дифференциального уравнения в ряд по малым отклонениям концентраций от их значений в точках 1 и 2. Заметим, что вклад от области вблизи особой точки (1) оказался небольшим по сравнению со всем периодом, вклад же области вблизи особой точки (2) оказался существенным.

В результате была получена зависимость концентрации  $C_3$  ( $\tau$ ) от времени, на основании которой затем была получена зависимость  $C_6$  ( $\tau$ ). Эта зависимость графически представлена на рис. 4. Из рис. 4 видно, что период автоколебаний в безразмерных единицах времени  $\left(\frac{1}{\alpha_1}\right)$  равен 36.

Вопрос о том, какому интервалу времени в часах или минутах соответствует эта величина, будет обсуждаться ниже. Из рисунка видно также, что форма зависимости действительно напоминает дневной ход фотосинтеза при глубокой полуденной депрессии.

В заключение этого параграфа поясним физический смысл полученных результатов. Рассмотрим причины возникновения автоколебаний в нашем конкретном случае. Для этого выделим процессы, играющие главную роль на различных стадиях процесса.

1. В стадии, когда концентрации  $C_3$  и  $C_6$  малы и  $C_3$  нарастает, а  $C_6$  падает со временем, главный член в уравнении (18а) для  $C_3$  — это  $\alpha_0$  (эта фаза обозначена на рис. 3 точками 2 и 3). Главный процесс — накопление  $C_3$  за счет дыхания.

2. Затем в стадии от точки 3 до точки 1 увеличиваются концентрации и  $C_3$ , и  $C_6$ ; главными членами, как легко видеть, здесь являются автокаталитические члены  $\sim C_3^2$  как в одном, так и в другом уравнениях (18).

3. В стадии от точки 1 до точки 4 основными членами являются отрицательные члены  $C_3 \cdot C_6$  и  $\frac{1}{7} C_6^2$ . В этой фазе обе концентрации уменьшаются; главный процесс, вызывающий их уменьшение, — это связывание их, уход в цикл Кэльвина и крахмал. Падение концентраций ниже точки 4 происходит потому, что на предыдущей стадии накоплено

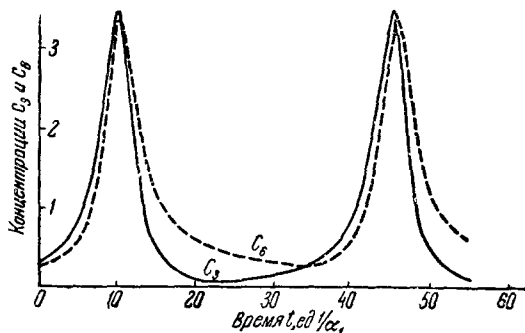


Рис. 4. Зависимость концентрации триозы  $C_3$  и гексозы  $C_6$  от времени.

слишком много гексозы и вследствие этого на данной стадии должна слишком расточительно расходоваться триоза. Падение концентрации триозы вновь прекращается, когда в точке 2 «вступает в действие» постоянный источник ее — дыхание (точнее, этот источник всегда действует, но в точке 2 прибыль триозы от него становится больше, чем убыль за счет других процессов).

Таким образом, «причина» возникновения автоколебаний — слишком быстрый рост концентраций (вызванный автокаталитическим характером реакции) в первой стадии и неизбежный затем быстрый спад концентраций, вызванный «перепроизводством» гексозы.

### § 5. Интерпретация полученных результатов

В приведенном выше расчете были приняты конкретные значения параметров ( $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,67$  и  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1} = \frac{1}{20}$ ), поэтому этот расчет является скорее иллюстрацией, конкретным примером возникновения автоколебательного режима и не может претендовать на совпадение с автоколебаниями, имеющими место в действительности. Можно, однако, ожидать, что в самых общих чертах этот расчет передает качественные особенности реального автоколебательного процесса в фотосинтезе.

Для сравнения полученных кривых с кривыми интенсивности фотосинтеза заметим, что в нашем случае интенсивность фотосинтеза (в частности, скорость поглощения  $\text{CO}_2$  из воздуха) пропорциональна концентрации акцептора — рибулезы, которая сама пропорциональна  $C_3$ . Таким образом, зависимость интенсивности фотосинтеза от времени должна передаваться кривой  $C_3(\tau)$ . Эта кривая, а также близкая к ней кривая  $C_6(\tau)$  (см. рис. 4) действительно имеет много общего с кривыми полуденной депрессии.

Период автоколебаний, равный в безразмерных единицах  $\tau_0 \sim 36$ , в размерном времени будет выражаться в единицах  $\frac{1}{\alpha_1}$ , т. е.  $T \sim 35 \frac{1}{\alpha_1}$ .

Выше было показано, что величина  $\frac{1}{\alpha_1}$  — вообще неопределенна и может меняться в зависимости от внешних условий; порядок ее таков, что  $\frac{1}{\alpha_1} \sim$  составляет несколько минут. Следовательно, период автоколебаний  $T$  порядка нескольких часов, что тоже не противоречит данным о депрессии.

Проследим качественно, как будет меняться характер автоколебаний при изменении параметра  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$ . При увеличении отношения  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$ , т. е. при приближении к значению  $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,85$ , область, охватываемая предельным циклом, уменьшается\*). Уменьшается, следовательно, и амплитуда автоколебаний, т. е. уменьшается разница между максимальным и минимальным значениями  $C_3$  и  $C_6$ . Характер зависимости  $C_3$  и  $C_6$  от  $\tau$  становится более плавным, депрессия менее глубокой.

Безразмерный период автоколебаний  $\tau_0$  слабо зависит от параметра  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$ . Так, в точке  $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,85$  и около нее  $\tau_0 = \frac{2\pi}{\omega}$ , где  $\omega$  равна мнимой части корня  $\lambda$  (см. (23)), т. е.

$$\omega = \sqrt{\frac{8}{7} \frac{\beta_1}{\alpha_1} - 2 \frac{\alpha_0}{\alpha_1}} \simeq 0,31 \quad \text{при} \quad \frac{\alpha_0}{\alpha_1} = \frac{1}{20}, \quad \tau_0 = 24. \quad (28)$$

\*) При значении «параметра»  $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,85$  весь предельный цикл стягивается в точку. Это значение параметров называется бифуркационным. В нем неустойчивость сменяется устойчивостью.

Выше было получено, что при  $\frac{\beta_1}{\alpha_1} = 0,67$   $\tau_0 = 35$ . Откуда видно, что  $\tau_0$  не очень сильно зависит от параметра  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$ .

С другой стороны, слабое увеличение отношения  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$ , как уже упоминалось выше, должно сопровождаться более значительным уменьшением абсолютной величины коэффициента  $\alpha_1$ . (Практически это уменьшение  $\alpha_1$  и увеличение  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$  можно осуществить, уменьшая интенсивность света или концентрацию  $\text{CO}_2$ .) Таким образом, реальный период (измеряемый в часах)  $T = \frac{1}{\alpha_1} \tau_0$  при увеличении  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$  тоже должен увеличиваться за счет «удлинения» единицы времени  $\frac{1}{\alpha_1}$ .

Итак, при приближении к устойчивому стационарному состоянию (путем увеличения  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$ ), реальный период автоколебаний удлиняется, а характер их делается более плавным.

Нам кажется возможным связать автоколебательный режим вблизи бифуркационного значения параметра  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$  с ритмичкой фотопериодизма. Для этого нужно допустить, что при нормальной (для данного вида растений) интенсивности света коэффициент  $\alpha_1$  в несколько раз (раза в 3—4) меньше, чем при внешних условиях, вызывающих депрессию. Период при «нормальной» интенсивности будет во столько же раз больше периода депрессии, т. е. будет порядка суток.

Действительно согласно<sup>34, 35</sup> при непрерывном освещении фотосинтез не идет постоянно, а меняется периодически. Период этих изменений порядка суток. Это, по-видимому, свидетельствует о том, что здесь проявляется ритмика фотопериодизма. С другой стороны, зафиксированные в этой работе колебания оказались более плавными (с меньшей амплитудой), чем колебания в депрессии. Это свидетельствует о том, что автоколебательный режим в данном случае ближе к устойчивому состоянию, чем в случае депрессии.

Следует остановиться на основном вопросе фотопериодизма — различии между растениями короткого и длинного дня. Ясно, что разница эта обусловлена приспособлением к внешним воздействиям различного характера, имеющим место в различных географических широтах. Однако полный период внешнего воздействия во всех широтах одинаков и равен одним суткам. Разница во внешнем воздействии проявляется в различном отношении длительностей света и темноты. Естественно сделать предположение: приспособление растений заключается в том, что внутренний ритм настраивается в резонанс с внешним воздействием\*). Резонанс здесь следует понимать не только в смысле равенства полных периодов внешнего и внутреннего ритмов, но также и в смысле совпадения длительностей различных фаз, т. е. совпадение длительности световой фазы с длительностью интенсивного фотосинтеза собственного ритма и т. п.\*\*). Поэтому различие внутренних ритмов растений длинного и короткого дня следует искать в разнице форм цикла при одном и том же полном периоде. В нашей схеме

\*) В последнее время появились экспериментальные данные, свидетельствующие в пользу этого предположения. В работах<sup>34, 35</sup> было показано, что внутренний ритм растений действительно «настраивается» на периодическое внешнее воздействие и затем при перенесении в условия непрерывного освещения некоторое время проявляет периодичность предшествовавшего режима.

\*\*) На физическом языке это означает совпадение обертонов внешнего и внутреннего ритмов.

такое различие в форме циклов можно объяснить, например, разницей параметров  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1}$ . На рис. 5 приведены циклы и следующие из них зависимости  $C_6$  ( $\tau$ ) для различных  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1}$ . Рис. 5, а ( $\frac{\alpha_0}{\alpha_1}$  мало) соответствует ритму короткого дня, рис. 5, б (где  $\frac{\alpha_0}{\alpha_1}$  больше) дает ритм, более похожий на ритм растений длинного дня.

С другой стороны, интенсивность света в дневные часы при коротком дне (т. е. в южных широтах), как правило, больше, чем при длинном.

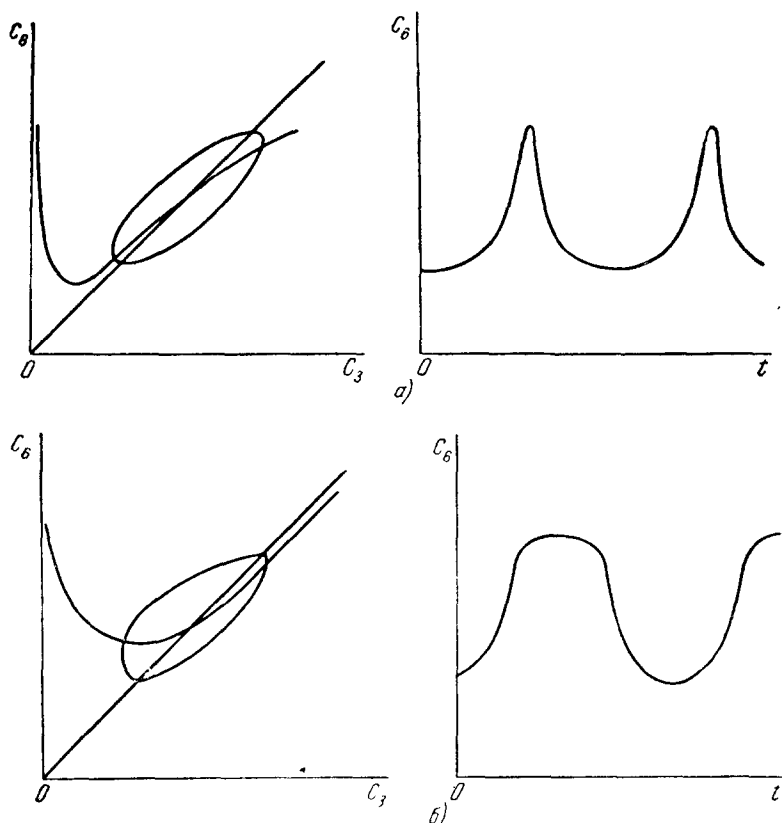


Рис. 5. Предельный цикл и следующая из него зависимость фотосинтеза от времени:

а) для растений короткого дня; б) для растений длинного дня.

Поэтому для растений короткого дня «нормальная» интенсивность (т. е. такая, при которой полный период равен суткам) выше, чем «нормальная» интенсивность света для растений длинного дня. Поэтому при помещении растения длинного дня в режим короткого собственный период фотосинтеза будет уменьшаться, что вызовет глубокую полуденную депрессию. Наоборот, перенесение растения короткого дня в режим «нормального» дня для длиннодневных растений вызовет удлинение собственного периода.

Таким образом, к началу следующего дня растение окажется неподготовленным, оно будет находиться еще в стадии падения интенсивности фотосинтеза.

Таким образом, перенесение растений в несвойственные им ритмы, с нашей точки зрения, нарушает резонанс между внутренним ритмом и внешним воздействием. Это вызывает «биения», которые согласно высказанному предположению являются фактором патологическим.

В заключение этого параграфа следует сказать, что проблема фотопериодизма, его объяснение и расчет, являются более сложными, чем вопрос о депрессии. Во-первых, основное предположение о резонансе, несмотря на кажущуюся правдоподобность, является не вполне обоснованным. Во-вторых, для рассмотрения вопроса о поведении растения короткого дня в режиме длинного дня и т. п., строго говоря, нужно решать приведенные выше уравнения, учитывая, что коэффициенты  $\alpha$  и  $\beta$  в данном случае сами явно зависят от времени. В-третьих, важный для фотопериодизма вопрос о связи фотосинтеза с репродуктивными процессами вообще находится вне рамок настоящего рассмотрения.

Поэтому нам кажется целесообразным, прежде чем приступать к расчетам, связанным с проблемой фотопериодизма, проверить экспериментально высказанные выше положения.

\* \* \*

Рассмотрим теперь начало фотосинтеза, т. е. процесс, в котором лист, находившийся долгое время в темноте и лишенный ассимилятов ( $C_3=0$ ,  $C_6=0$ ), вынесен на свет «нормальной» интенсивности. Примем, что пара-

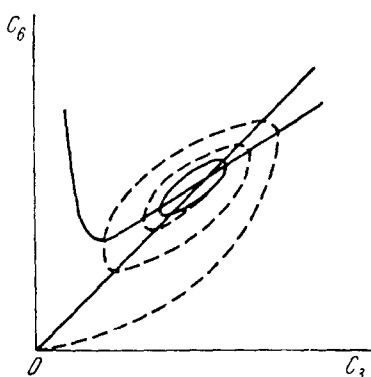


Рис. 6. Движение изображающей точки по характеристической плоскости в начале фотосинтеза.

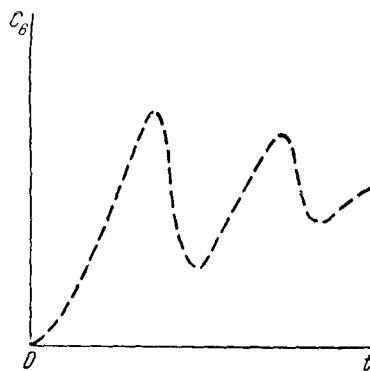


Рис. 7. Зависимость концентрации триозы  $C_3$  от времени в начале фотосинтеза.

метр  $\frac{\beta_1}{\alpha_1}$  таков, что автоколебательный режим соответствует ритмике фотопериодизма (т. е. амплитуда колебаний мала, а период  $T$  порядка суток). Предельный цикл для этого случая представлен на рис. 6. Исходное положение изображающей точки находится в начале координат ( $C_3^{(1)}=0$ ,  $C_6^{(1)}=0$ ).

На рис. 6 приведена интегральная кривая и на рис. 7 соответствующая этой кривой зависимость  $C_6(t)$ . Из рис. 7 видно, что действительно, прежде чем войти в режим, соответствующий предельному циклу, система испытывает колебания большей амплитуды.

Следует, однако, заметить, что полученные здесь колебания вряд ли соответствуют колебаниям, наблюдаемым в начале фотосинтеза.

Во-первых, период полученных колебаний того же порядка, что и период в режиме предельного цикла (относительно последнего мы предполагаем, что в нашем случае он порядка суток). Наблюдаемые же пе-

риоды порядка нескольких минут. Во-вторых, в нашем случае максимумы вначале должны быть обязательно больше максимумов в режиме предельного цикла (это следует из того, что интегральная кривая, выходящая из начала координат, обязательно навивается на цикл с внешней стороны).

В эксперименте не наблюдается такой закономерности максимумов. Все это говорит о том, что периодика начала фотосинтеза вряд ли описывается схемой, основанной только на схеме цикла Кальвина или любой другой схеме, касающейся только темновых реакций фотосинтеза. Для этого необходимо, по-видимому, более детальное рассмотрение связи фотосинтетического цикла с дыхательным циклом Кребса. Опытные данные свидетельствуют о том же, ибо в начале фотосинтеза зафиксированы моменты очень интенсивного дыхания, которые не имеют места при других условиях. Кроме того, при рассмотрении колебаний в начале фотосинтеза, по-видимому, уже нельзя будет ограничиться двумя уравнениями с двумя неизвестными ( $C_3$  и  $C_6$ ), а нужно будет включить третью переменную, относящуюся к дыхательному циклу. Тогда можно будет объяснить тот факт, что максимумы интенсивности фотосинтеза в начале процесса лежат все же ниже, чем максимумы интенсивности в дальнейшем течении процесса. Однако решение такой задачи гораздо труднее, чем задачи с двумя переменными.

#### § 6. Заключение и обсуждение экспериментальных возможностей

Излагаемая работа основывается на одной основной гипотезе о том, что внутренний ритм фотосинтеза есть результат автоколебательного режима, темновых реакций. Приведенный расчет показывает, что такой режим в цикле Кальвина действительно возможен. Показано далее, что в основных чертах этот рассчитанный ритм согласуется с наблюдаемым ритмом депрессии.

Как видно из всего изложения, настоящая работа носит несколько теоретический характер, т. е. многие положения подтверждаются не экспериментом, а выводятся умозрительно.

В настоящее время имеется довольно большой экспериментальный материал о депрессии в дневном ходе фотосинтеза. Однако из существующих экспериментов сейчас еще невозможно извлечь данные, систематически подтверждающие приведенную гипотезу; с точки зрения изучения кинетики фотосинтеза, имеющиеся экспериментальные данные весьма несистематичны и неполны. В связи с этим нам кажется интересным провести серию опытов по систематической проверке предлагаемой теории:

1. Нужно провести определение ассимилятов (хроматографически) в различные фазы депрессии. Наличие корреляции между интенсивностью фотосинтеза и содержанием триозофосфата и гексозофосфатом даст прямое указание на связь этих явлений.

2. Интересно проследить, как влияет на процесс фотосинтеза увеличение концентрации гексозы в листе. Увеличение концентрации  $C_6$  на величину  $\Delta C$  на характеристической диаграмме вызывает смещение изображающей точки вверх на отрезок  $\Delta C$  (рис. 8). Пользуясь полем изоклин, можно построить интегральную кривую, выходящую из смещенной точки. Это показано на рис. 8 в двух случаях:

- 1) Увеличение концентрации проведено в положении, когда  $C_6$  максимально, и 2) в некотором промежуточном положении, когда начальное (до смещения) положение изображающей точки близко к точке стационарного состояния.

Получающиеся из этих интегральных кривых явные зависимости  $C_6(\tau)$  представлены на рис. 9. Из рисунка видно, что в первом случае после увеличения концентрации  $C_6$  она затем быстро падает и становится ниже того значения, которое она имела бы без внешнего вмешательства, затем она вновь поднимается и в конце концов сливается с основной кривой, соответствующей предельному циклу, т. е. в этом случае амплитуда колебаний в первые моменты увеличивается. Во втором случае, наоборот, в первые моменты амплитуда колебаний мала и процесс, благодаря внешнему воздействию, течет более плавно. Затем амплитуда колебаний возрастает и кривая, наконец, сливается с кривой предельного цикла. Таким образом, одинаковые по характеру воздействия, но проведенные в различные моменты времени, приводят здесь в первые моменты к диаметрально противоположным следствиям\*).

Следует подчеркнуть, что приведенный пример характерен для любого автоколебательного процесса вообще, а не только для данного конкретного. Именно, увеличение концентрации любой компоненты в момент, когда последняя находится в максимуме (или вообще любое смещение изображающей точки в область вне предельного цикла), влечет за собой временное увеличение амплитуды колебаний. Наоборот, увеличение концентрации в момент минимума последней (или смещение точки внутрь цикла) вызывает временное ослабление (уменьшение амплитуды колебаний).

Увеличение концентрации на опыте можно осуществить путем инъекций триозо- или гексозофосфата в лист. Согласно теоретическим предсказаниям эффект инъекции должен быть различен в различных фазах. Если эксперимент даст такую же картину, то это будет прямое подтверждение всей развиваемой гипотезы\*\*).

3. Было бы весьма интересно провести более систематическое изучение депрессии и вообще внутренних ритмов фотосинтеза. В большинстве работ депрессия изучалась в обычных условиях, т. е. на дневном свете. Строго говоря, внешние условия не были постоянны. При этом всегда возникал вопрос о влиянии изменения внешнего условия на сам ритм. Поэтому для феноменологического изучения депрессии необходимо

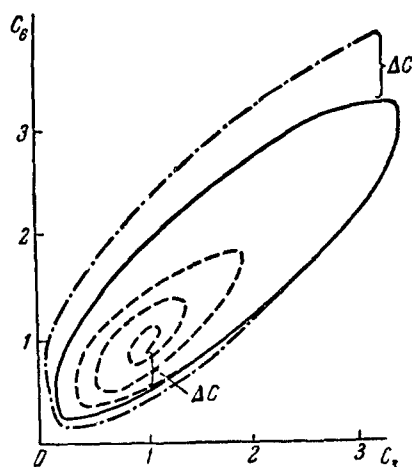


Рис. 8. Влияние изменений концентрации глюкозы  $C_6$  на ход фотосинтеза.

Интегральные кривые — на характеристической диаграмме.

\*) Тот факт, что в конце концов обе кривые снова возвращаются к предельному циклу, не должен вызывать недоумения, ибо, как уже упоминалось выше, это основное свойство предельного цикла. Всякое внешнее воздействие, не изменяющее коэффициенты, а только смещающее изображающую точку, рано или поздно должно привести к предельному циклу.

\*\*) Возможно, что цикл Кальвина вообще не осуществляется в фотосинтезе. Тогда приведенные выше конкретные расчеты, разумеется, теряют силу. Однако сама гипотеза об автоколебательном характере темновых реакций остается; в этом случае необходимо будет аналогичным образом рассчитать новый цикл, предложенный взамен цикла Кальвина, и убедиться в возможности автоколебаний в нем. Опыты по корреляции между фотосинтезом и ассимилятами, и особенно опыты по инъекциям, в этом случае не теряют интереса. Только вместо триозо- или гексозофосфата нужно будет оперировать с другими промежуточными веществами, играющими главную роль в новом цикле.

провести серию опытов при постоянном освещении (в течение нескольких суток) светом различной интенсивности. Опыты в этом направлении были поставлены <sup>34,35</sup>, но данные еще недостаточно полны (например, не изучено влияние интенсивности света).

Согласно нашему рассмотрению в этом случае режим должен быть автоколебательным, причем период колебания будет уменьшаться при увеличении интенсивности света. Нам кажется весьма интересным непосредственно проверить это положение.

4. Выше было высказано предположение (непосредственно не связанное с основной гипотезой) о том, что ритм фотопериодизма имеет ту же природу, что и ритмы депрессии. Для проверки этого положения можно

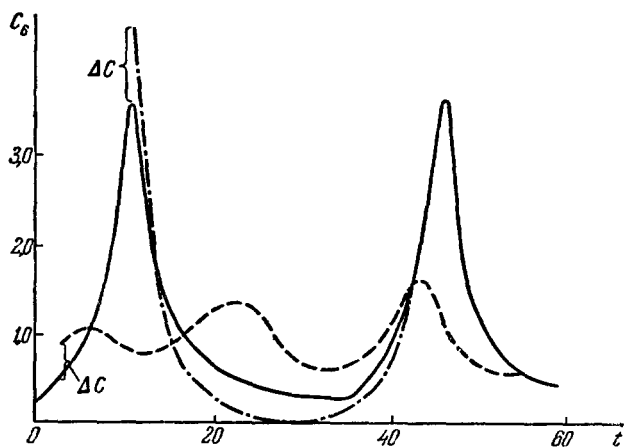


Рис. 9. Влияние инъекций в различные моменты времени на ход фотосинтеза.

в тех же опытах при непрерывном освещении попытаться путем изменения интенсивности света изменять период ритма от суток до нескольких часов.

Было бы весьма интересно поставить эти опыты на различных растениях, относящихся к различным географическим поясам (т. е. растениях длинного и короткого дня).

Здесь важно выяснить, каковы периоды этих растений при одинаковой интенсивности света (согласно нашим предположениям период короткодневного растения должен быть больше длиннодневного). Важно также выяснить, будет ли длиннодневное растение испытывать депрессию при «нормальной» для короткодневного растения интенсивности света.

5. Наконец, интересно проверить экспериментально гипотезу о роли резонанса между внешним воздействием и внутренним ритмом и вытекающую из нее гипотезу о патологическом влиянии «биений». Для этого нужно изучить характерное для данного растения соотношение ассимилятов в режиме резонанса, т. е. нужно при постоянном освещении определенной интенсивности получить период и форму цикла для данного растения и затем создать для него освещение того же периода и формы. Затем можно поместить растение в световой режим чуждого для него ритма, т. е. вызвать искусственно «биения» и проследить соотношение ассимилятов в этих условиях. Если соотношения между ассимилятами (например,  $C_3$  и  $C_6$ ) или вообще между углеводами и белками будут в этих двух случаях существенно различными, то это будет свидетельствовать о важной роли резонанса.

В заключение следует заметить, что рассмотренный выше автоколебательный режим фотосинтеза отнюдь не является исключением. Дыхательный цикл Кребса, по-видимому, тоже может протекать в колебательном режиме. Нам кажется вполне возможным, что большая часть биологических процессов либо протекает в автоколебательном режиме, либо близка к нему (т. е. на физическом языке их режим близок к точке бифуркации); это, как нам кажется, является отличительной особенностью биологических процессов. Более детальное рассмотрение этого вопроса мы надеемся провести в будущем.

# ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Е. Рабинович, Фотосинтез, т. 1, М., ИЛ, 1951; т. 2, 1953; т. 3, 1959.
2. Н. М. Чернавская, Д. С. Чернавский, Биофизика 3, 521. (1958).
3. А. Н. Теренин, Фотохимия красителей. М., изд. АН СССР, 1947.
4. А. Н. Теренин, Биохимия 17, 128 (1952).
5. А. А. Красновский, Успехи биологической химии 1, 473 (1950).
6. А. А. Красновский, ЖФХ 30, 968 (1956).
7. A. A. Benson, M. Calvin, J. A. Basham, D. Ray, J. Amer. Chem. Soc. 76, 1760 (1954).
8. M. Calvin, Proc. of the 3-d Intern. Congress of biochemistry (Brussels, 1955), Acad. Press, N.Y., 1956, стр. 210.
9. М. Кэ́львин, Д. Бэ́сэм, Труды Женевской конференции по мирному использованию атомной энергии, т. 12, 1955, стр. 410.
10. H. Metzner, H. Simon, B. Metzner, M. Calvin, Proc. USA 43, 829 (1957).
11. H. Metzner, B. Metzner, M. Calvin, Arch. Biochem. Biophys. 76, 1 (1958).
12. V. Moses, M. Calvin, Biochim. Biophys. acta Nethd. 33, 279 (1959).
13. Е. А. Бойченко, Н. И. Захарова, Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии 1—5 июля 1955, М., изд. АН СССР, стр. 184.
14. Л. А. Незговорова, Физиология растений 3, вып. 6, 497 (1956).
15. O. Warburg, H. Klotzsch, O. Kripphig, Z. Naturforsch. B12, 7, 181 (1957).
16. O. Kandler, M. Gibbs, Z. Naturforsch. B14b, 8 (1959).
17. O. Kandler, Z. Naturforsch. 13b, 219 (1958).
18. D. C. Mortimer, Naturwiss. 43, 135 (1958).
19. A. V. Trebst, H. Y. Tsujimoto, D. Arnon, Nature 182, 351 (1958).
20. А. С. Оканенко, Фотосинтез и урожай, Киев, Изд-во АН УССР, 1954.
21. А. А. Ничипорович, Физиология растений 1, вып. 2, 97 (1954).
22. А. А. Ничипорович, Физиология растений 4, вып. 5, 212 (1957).
23. А. А. Ничипорович, Биологические основы орошаемого земледелия, М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 470.
24. С. П. Костычев, В. Кардо-Сысоева, Изв. АН СССР 6, 467 (1930).
25. С. П. Костычев, В. А. Берг, Изв. АН СССР, сер. биол. 6, 611 (1930).
26. S. Kostytschew, C. C. Soldatenkow, Planta 2, H. 1., Br., 1936, стр. 1.
27. С. П. Костычев, В. Б. Чесноков, К. А. Базарина, Изв. АН СССР, сер. биол. 6, 599 (1930).
28. Е. Ф. Вотчал, А. М. Кекух, Дневник Всесоюзного съезда ботаников, Л., 1928.
29. Е. Ф. Вотчал, И. М. Толмачев, Доклад на Всесоюзном съезде ботаников, Л., 1926.
30. Н. А. Хлебникова, Тр. Ин-та леса АН СССР 41, 71 (1958).
31. Е. Н. Михалева, И. Н. Коновалов, Тр. Ботанического ин-та, сер. 4, вып. 2, 47 (1956).
32. P. Filzerm, Jahrb. Wiss. Bot. 86, 228 (1938).
33. E. J. Maskell, Proc. Roy. Soc. B102, 488 (1928).
34. W. J. Shon, Flora 142, 47 (1955).
35. П. С. Беликов, М. В. Моторина, ДАН СССР 123, 185 (1958).
36. M. G. Stalfelt, Planta 23, 715 (1935).
37. В. Г. Карманов, С. Я. Пумпянская, Биофизика 1, 43 (1956); см. также Бот. ж. 41, 402 (1956).
38. V. Tschesnokov, Planta 11, 475 (1930).
39. В. Б. Чесноков и К. А. Базарина, Тр. Ботанического ин-та (Петергоф) 9, 58 (1932); см. также Planta 11, 457 (1930).

40. E. B ü n n i n g, Handb. Pflanzenphysiol. 11, 878 (1956).
  41. E. B ü n n i n g, Z. Bot. 37, 433 (1942).
  42. В. И. Р а з у м о в, Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции 23, 61 (1933).
  43. С. А. Э г и з, Тр. Детско-сельской акклиматизационной станции 9, 5 (1928).
  44. В. Н. Л ю б и м е н к о, О. А. Щ е г л о в а, Ж. Русского Ботан. о-ва 12, 113 (1932).
  45. М. Х. Ч а й л а х я н, ДАН СССР 16, 103 (1953).
  46. М. Х. Ч а й л а х я н, Ж. общей биологии 17, 121 (1956).
  47. R. B u n s o w, Biol. Zbl. (DDR) 72, 465 (1953).
  48. А. Х. Ф е д и н, Советские субтропики, № 1 (2), 43 (1940).
  49. Л. П. Л и с и ц и н, Биохимия 2, 767 (1937).
  50. J. H. C. S m i t h, Plant Physiol. 19, 394 (1944).
  51. E. S t e e m a n N i e l s o n, Dansk bot. Ark. 1 (2), № 1, 25 (1942).
  52. R. H i l l, C. P. N h i t t i n g h a m, New Phytologist 52, 133 (1953).
  53. K. V e j l b y, Physiol. plantarum 11, 159 (1958).
  54. H. A u f d e m g a r t e n, Planta 29, 643 (1939).
  55. R. E m e r s o n, W. A r n o l d, J. Gen. Physiol. 15, 391 (1932).
-