

# CAM 植物 PEPC 聚合—解离周期性 振荡的动力学条件<sup>\*</sup>

习 岗

(华南农业大学理学院, 广州, 510642)

**摘要** 利用动力学方法建立了景天科酸代谢(CAM)植物中磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)聚合—解离反应系统所遵循的动力学方程组, 由此得出了 PEPC 二聚体与高聚体聚合态发生周期性振荡变化时反应系统中各反应常数所满足的动力学条件.

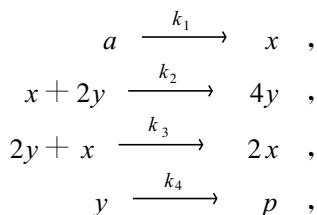
**关键词** 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶; 动力学条件; CAM 植物

中图分类号 Q 945

磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)是景天科酸代谢(CAM)植物的 CAM 途径中的关键酶. 研究发现, CAM 植物对 CO<sub>2</sub> 的固定呈现昼夜相间的周期性振荡行为, 而产生这种振荡行为的重要原因是昼夜间 PEPC 的聚合态发生了聚合—解离的周期性变化. 对于这种 PEPC 聚合态的周期性变化, 生物学家们已从生理和生化等方面进行了广泛的研究. 从耗散结构理论的角度来看, CAM 植物中 PEPC 的聚合—解离变化以及由此导致的 CAM 植物对 CO<sub>2</sub> 固定的周期性变化是一种由系统内部的动力学机制控制的时空有序化行为. 因此, 若能从动力学方面来研究 CAM 植物 PEPC 的聚合—解离变化无疑具有十分重要的意义. 对此, 本文作出了初步的探索.

## 1 CAM 植物 PEPC 聚合—解离变化的动力学方程

PEPC 是由同种亚基构成的寡聚酶(Shi et al, 1988), Wu 等(1985)和 Walker(1986)发现, CAM 植物叶片中的 PEPC 白天以二聚体形式存在, 而夜间以四聚体形式存在, 许多因素可以影响这种 PEPC 聚合态间的转化, 从而说明了 PEPC 四聚体与二聚体之间的相互转化呈现一种周期性的时间振荡行为. 由于实验发现, 二聚体 PEPC 是由四聚体 PEPC 的解聚产生的(Shi et al, 1988), 由此可以推测, PEPC 的合成首先是由前体蛋白合成成为四聚体 PEPC, 然后解离为二聚体 PEPC. 若设 PEPC 的前体蛋白为  $a$ , 四聚体 PEPC 为  $x$ , 二聚体 PEPC 为  $y$ , 则它们之间的转化历程可写为:



1996-11-11 收稿 习 岗, 男, 39 岁, 副教授, 硕士

<sup>\*</sup> 华南农业大学校长基金资助项目

其中,  $k_1, k_2, k_3, k_4$  为反应常数,  $p$  为由二聚体 PEPC 转化的其它物质.

在上述的反应历程中, 步骤二与步骤三的写出是考虑到一方面在植物中可以同时检测到二聚体与四聚体 PEPC (王岳浩等, 1990); 另一方面, 根据耗散结构理论 (李如生, 1986), 如果系统在宏观上呈现时空有序化行为, 则其动力学过程中必须包含有三分子以上的自催化反应步骤.

根据上述的反应历程, 可得反应系统的动力学方程如下:

$$\begin{cases} dx/dt = k_1 a - (k_2 - k_3) xy^2, \\ dy/dt = (k_2 - k_3) xy^2 - k_4 y. \end{cases} \quad \text{面进} \quad (1)$$

作标度变换, 使其无量纲化, 令:  $\tau = (k_2 - k_3)t$ ,  $b = k_1 a / (k_2 - k_3)$ ,  $c = k_4 / (k_2 - k_3)$ , (1)式化为:

$$\begin{cases} dx/dt = b - xy^2, \\ dy/dt = xy^2 - cy. \end{cases} \quad (2)$$

方程(2)即为描述 CAM 植物 PEPC 聚合—解离过程的动力学方程.

## 2 CAM 植物 PEPC 聚合—解离变化的动力学方程的分析

作变换  $\xi = bc^2 x$ ,  $\eta = cb^{-1} y$ ,  $t = b^2 c^{-2} \tau$ ,  $\alpha = c^3 b^{-2}$ , 则(2)式变为:

$$\begin{cases} d\xi/dt = 1 - \xi\eta^2, \\ d\eta/dt = \alpha(\xi\eta^2 - \eta). \end{cases} \quad (3)$$

由于在第一象限内, 方程组(3)有唯一奇点  $M(1, 1)$ , 为作线性稳定性分析, 取  $\xi = 1 + \xi'$ ,  $\eta = 1 + \eta'$ , 其中  $\xi'$ ,  $\eta'$  为  $\xi$ ,  $\eta$  在奇点处的微小变化量. 将其代入(3)式易得线性化方程为

$$\begin{cases} d\xi'/dt = -\xi' - 2\eta', \\ d\eta'/dt = \alpha\xi' + \alpha\eta'. \end{cases} \quad (4)$$

(4)式的特征方程和特征根分别为:

$$\omega^2 - (\alpha - 1)\omega - \alpha = 0, \quad (5)$$

$$\omega_{1, 2} = \frac{1}{2} [(\alpha - 1) \pm \sqrt{(\alpha - 1)^2 - 4\alpha}]. \quad (6)$$

由此可知,  $\alpha > 1$  时  $M(1, 1)$  为不稳定奇点;  $\alpha \leq 1$  时  $M(1, 1)$  为稳定奇点. 根据非线性动力学理论, 当奇点为不稳定奇点时, 有可能出现分支, 通过分支现象,  $x$  与  $y$  (即四聚体 PEPC 与二聚体 PEPC) 才能从空间均匀和时间不变的定态产生出时空有序化行为, 此时, 方程(3)就可能出现极限环式的振荡周期解.

为了得出方程(3)出现极限环解的条件, 作变换  $x = \eta - 1$ ,  $y = \alpha\xi + \eta - \alpha - 1$ , 方程(3)化为:

$$\begin{cases} dx/dt = y - x + \alpha - \alpha/(1+x), \\ dy/dt = -\alpha x/(1+x)^2. \end{cases} \quad \text{fi} \quad (7)$$

令:

$$F(x) = \alpha/(1+x) + x - \alpha,$$

$$g(x) = \alpha x/(1+x)^2,$$

$$f(x) = F'(x) = 1 - \alpha/(1+x)^2,$$

因为

$$4 \frac{d}{dx} \left( \frac{f(x)}{g(x)} \right) = \frac{1}{\alpha x^2} [2(1+x) - (1+x)^2 + \alpha],$$

由此可知,  $\alpha > 1, x > -1$  时,  $\frac{d}{dx} \left( \frac{f(x)}{g(x)} \right) > 0, \frac{f(x)}{g(x)}$  不减, 故由微分方程理论(张芷菴 1985)可知, 当  $\alpha > 1$  时, 方程(3)最多有一个极限环, 若存在则稳定.

下面证明  $\alpha > 1$  时方程(3)的极限环的存在性.

在(7)中, 右端乘以  $(1+x)^2$ , 再作变换  $x = \xi, t = \tau, \alpha = 1 + \lambda$ , 并仍以  $x, t$  分别代表  $\xi, \tau$ , (7)化为

$$\begin{cases} dx/dt = (1 + \lambda - x + y)(1 + x)^2 - (1 + \lambda)(1 + x), \\ dy/dt = -(1 + \lambda)x. \end{cases} \tag{8}$$

将  $(1+x)^2$  展开为  $x$  的幂级数, 且取  $\lambda = 0$  得

$$\begin{cases} dx/dt = y - x^2 + 2xy - x^3 + x^2y + P_4(x, y) + P_5(x, y) + \dots, \\ dy/dt = -x. \end{cases} \tag{9}$$

其中  $P_k(x, y)$  是  $x, y$  的  $k$  次齐次式,  $k = 4, 5, \dots$ . 下面就方程组(3)的等价方程(8)证明当  $\alpha > 1$  且充分接近 1 时, 方程(3)在奇点(1, 1)附近至少有一个稳定的极限环. 为此, 作 Liapunov 函数

$$F(x, y) = x^2 + y^2 - \frac{4}{3}x^3 - 2x^2y - \frac{4}{3}y^3 + \frac{1}{2}x^4 + \frac{9}{4}x^3y - \frac{1}{4}xy^3, \tag{10}$$

对  $F(x, y)$  求导数, 并考虑到(9)式, 得

$$\left. \frac{dF}{dt} \right|_{(9)} = -\frac{1}{4}(x^2 + y^2)^2 + H_5(x, y). \tag{11}$$

其中,  $H_5(x, y)$  是不低于 5 次的多项式.

由(10)可看出,  $F(x, y)$  在(0, 0)的邻域内是正定函数; 由(11)可见,  $\left. \frac{dF}{dt} \right|_{(9)}$  是负定函数, 故奇点(0, 0)是方程(9)的中心型稳定焦点. 而  $\lambda > 0$  时, (8)的近似线性方程为:

$$\begin{cases} dx/dt = -\lambda x + y, \\ dy/dt = -(1 + \lambda)x. \end{cases} \tag{12}$$

其特征方程与特征根分别为:

$$\begin{aligned} \omega^2 - \lambda\omega + (1 + \lambda) &= 0, \\ \omega_{1, 2} &= \frac{1}{2}[\lambda \pm \sqrt{(\lambda^2 - 4 - 4\lambda)}]. \end{aligned} \tag{13}$$

由此可见, 当  $\lambda > 0$  且  $\lambda$  充分小时, 奇点(0, 0)是(8)的不稳定焦点. 由 Hopf 分支定理可知, 对充分小的  $\lambda > 0$ , (8)在(0, 0)附近至少有一个稳定的极限环, 因而(3)有极限环.

为了进一步缩小极限环存在的条件, 在方程(3)中, 记

$$\begin{cases} 1 - \xi\eta^2 = P(\xi, \eta), \\ \alpha(\xi\eta^2 - \eta) = Q(\xi, \eta). \end{cases} \tag{14}$$

方程(3)即可表示为:

$$\begin{cases} d\xi/dt = P(\xi, \eta), \\ d\eta/dt = Q(\xi, \eta). \end{cases} \text{ at} \tag{15}$$

由此易得

$$\partial P / \partial \xi + \partial Q / \partial \eta = -\eta^2 + 2\alpha\xi\eta - \alpha. \quad (16)$$

令  $\partial P / \partial \xi + \partial Q / \partial \eta = 0$  得曲线  $C: \xi = \eta/2\alpha - 1/2\eta$ , 曲线  $C$  分第一象限为  $D_1$ 、 $D_2$ . 由 Bendixon 判据知, 若方程(3)存在闭曲线  $L$ , 则  $L$  必与曲线  $C$  相交于两点  $A$ 、 $B$ , 而向量场  $[(1 - \xi\eta^2), \alpha(\xi\eta^2 - \eta)]$  在  $A$ 、 $B$  两点的向量分别指向曲线  $C$  的两侧, 故在曲线弧  $AB$  上至少有一点, 使在该点处(3)的向量场方向与  $C$  的切线方向相同.

在弧  $AB$  上, 由方程(3)得

$$\frac{d\xi}{d\eta} = \frac{1 - \xi\eta^2}{\alpha(\xi\eta^2 - \eta)} = \frac{2\alpha - \alpha\eta - \xi^3}{\alpha\eta(\eta^2 + \alpha) - 2\alpha^2\eta}, \quad (17)$$

而由曲线  $C$  得到

$$\frac{d\xi}{d\eta} = \frac{1}{2\alpha} \left( 1 - \frac{\alpha}{\eta^2} \right). \quad (18)$$

令(17)等于(18), 再化简得

$$3\eta^4 - 4\alpha\eta + \alpha^2 = 0, \quad (19)$$

使  $h(\eta) = 3\eta^4 - 4\alpha\eta + \alpha^2$ , 求导数得

$$dh/d\eta = 12\eta^3 - 4\alpha, \quad (20)$$

令其为零, 可解出

$$\eta = \sqrt[3]{\frac{\alpha}{3}}. \quad (21)$$

这就是说, 在  $\eta = \sqrt[3]{\frac{\alpha}{3}}$  处,  $h(\eta)$  取得极小值, 而且  $h\left(\sqrt[3]{\frac{\alpha}{3}}\right) = 3\alpha\left(\frac{\alpha}{3} - \sqrt[3]{\frac{\alpha}{3}}\right)$ ; 当  $\alpha > 3$  时,  $h\left(\sqrt[3]{\frac{\alpha}{3}}\right) > 0$ , 方程(19)无解. 与前述方程(3)存在闭轨线  $L$  的假设矛盾, 故方程(3)无闭轨线, 无极限环.

总结上述讨论可得如下结论, 当  $1 < \alpha \leq 3$  时方程(3)有一个稳定的极限环.

### 3 CAM 植物 PEPC 聚合—解离变化的动力学条件

由于  $\alpha = c^3 b^{-2}$ 、 $c = k_4/(k_2 - k_3)$ 、 $b = k_1 a/(k_2 - k_3)$ , 故有

$$\alpha = \frac{k_4^3}{(ak_1)^2(k_2 - k_3)}, \quad (22)$$

因此, 由上述极限环解的条件可得

$$1 < \frac{k_4^3}{(ak_1)^2(k_2 - k_3)} \leq 3. \quad (23)$$

由于方程(3)出现极限环解对应于 PEPC 的四聚体与二聚体之间转换出现周期性振荡行为, 因此, (23)式也就给出了 CAM 植物 PEPC 聚合态出现周期性变化的条件. 由这个条件可知, 在 CAM 植物中, PEPC 反应系统必须满足以下几点: (1) PEPC 四聚体与二聚体之间的聚合与分解反应为自催化反应过程; (2) 四聚体的分解反应的反应常数大于聚合反应的反应常数; (3) 各个反应步骤之间必须相互协调以满足(23)式的条件; (4) 反应体系中  $k_1 \neq 0$ 、 $k_4 \neq 0$ , 也就是说四聚体 PEPC 的重新合成反应与二聚体 PEPC 的消除反应对于维持 PEPC 反应体系的周期性振荡行为是十分必要的. 事实上, 按照耗散结构理论,  $k_1 \neq 0$ 、 $k_4$

$\neq 0$  意味着 PEPC 反应体系是一个开放体系, 若  $k_1 = 0$ 、 $k_4 = 0$ , PEPC 聚合态之间的可逆转换就不可能进行下去。

本文进行的 PEPC 的动力学研究具有重要意义, 因为它不仅可以得出 PEPC 聚合态可逆振荡出现的原因与条件, 为生理学的实验研究提供理论依据和重要的启示, 而且还可以由此进行数值模拟, 从而为 PEPC 的定量化研究打开一个新的门径。

### 参 考 文 献

- 王岳浩, 陈景治, 施教耐. 1990. 露花叶片 PEP 羧化酶的纯化及某些分子特征. 植物生理学报, 16 (4): 380~386
- 李如生. 1986. 非平衡态热力学与耗散结构. 北京: 清华大学出版社, 213~215
- 张芷芬. 1985. 微分方程定性理论. 北京: 科学出版社, 197~273
- Shi J N, Wu M X, Jiao J A. 1988. Structure and regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase from sorghum leaves. Acta Phytophysiol Sinica 14(3): 308~312
- Walker G H, Ku M S B, Edwards G E. 1986. Catalytic activity of maize leaf phosphoenolpyruvate carboxylase in relation to oligomerization. Plant Physiol, 80: 848~855
- Wu M X, Wedding R T. 1985. Regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase from crassula by interconversion of oligomeric forms. Arch Biochem Biophys 240: 655~662

## DYNAMIC CONDITION ON REVERSIBLE OSCILLATION INVOLVING DISSOCIATION AND AGGREGATION OF PEPC IN PLANTS CAM

Xi Gang

(College of Science, South China Agric. Univ., Guangzhou, 510642)

### Abstract

The dynamics equations on the system of dissociation and aggregation involving phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) in CAM plant were established by using dynamics method. The dynamics condition about reaction constants in the system was obtained when there were periodic oscillation of aggregate states of PEPC in plant of CAM between dimers and higher aggregation.

**Key words** phosphoenolpyruvate carboxylase; dynamic condition; CAM plant