

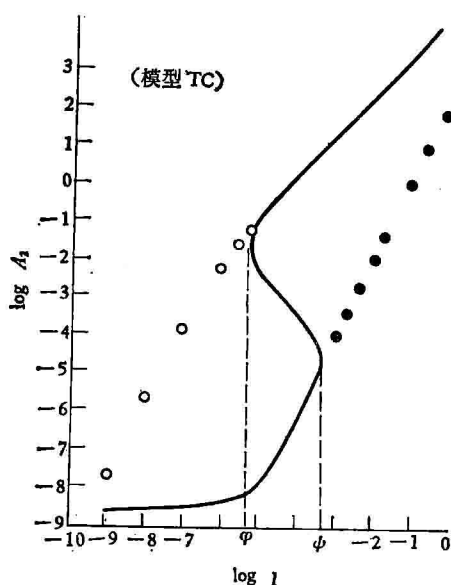


图 6

模型 (TC)。在图 6 中,当  $\lg I < \psi$  (临界值),曲线与模型 (C) 的下支 ( $a_2 = 10^{-4}$ ) 重合,

一旦  $\lg I > \psi$ , 曲线便跃增而与 (C) 的上支 ( $a_2 = 10^4$ ) 重合。模板与自催化的联合作用,等于将聚合速度提高到原来的  $10^8$  倍。

$\lg I$  在  $(\varphi, \psi)$  内,  $A_2$  有三重定态解,上下两支稳定,中间一支不稳定,模型 (TC) 具有耗散结构的特征。

本文得到刘若庄先生的启发指导,并得到徐京华先生及王宝翰、黄惠慈等同志的热情支持,谨表谢意。

## 参 考 文 献

- [1] Nicolis G. and Prigogine I.: Self Organization in Non Equilibrium Systems, 1977.
- [2] Goldbeter A. Nicolis G.: *Biophysik*, 8, 212, 1972.
- [3] Balaban A. T.: Chemical Application of Graph Theory, 1976, London.
- [4] 钱敏平: 马氏链的可逆与环流分解(见本期)。
- [5] 侯振挺、汪培庄: 概率流的分解定理(待发表)。

[本文于 1979 年 4 月 9 日收到]

# 生物大分子的自复制和耗散结构的形成

丁 达 夫

近代的理论生物学指出,生命是结构和功能上高度有序的自复制和自组织的系统。为了解释生命须得首先澄清生命秩序的意义。按照平衡态热力学理论,物质结构的形成仅能在充分低的温度下实现,形成之后就与环境独立,例如晶体。因此,它不能用解释生命秩序的形成和演化。生命结构是个非平衡的动力体系,它在常温下不断地与外界交换着物质和能量,自我复制和自我组织。因为此种结构是在远离平衡态依靠耗散过程而形成和维持的,故命名为耗散结构<sup>[1]</sup>。但是,耗散结构在无机界也大有存在,例如著名的 Bénard 现象<sup>[2]</sup>。那么,生命体的耗散结构的形成有何深刻的特征呢<sup>[3]</sup>? 据比利时学派和其它学者的分析,非线性项,例如自催化和自复制,在生命现象中是本质的。

至今,在近代生物化学中,真正具有自复

制能力的实体是生物大分子,特别是 DNA 或 RNA。它们的复制反应机制已经知道。大分子是在模板上形成的,模板是类似的大分子,但是具有互补的碱基序列。本文试图以模板复制为模式研究它的耗散结构。

## 1. 模板复制的模式

模板复制的模式如图 1 所示,  $A$  和  $B$  是两条互补的核酸分子链 (DNA 或 RNA)。  $A$  链作

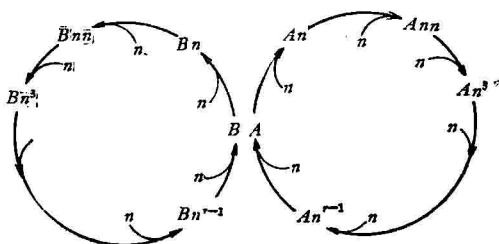


图 1

为模板时,在它上面活化单体(核苷酸)聚合成  $B$  链,带有与  $A$  链互补的碱基序列;反之  $B$  链可作为模板形成  $A$  链。所有这些反应由某些酶系统催化,但在本模型中假定它们是不变的,也不给予指明。

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial A}{\partial t} &= -KA \cdot n & + KA n^{r-1} \cdot n + KB n^{r-1} \cdot n + D_M \nabla^2 A \\
 \frac{\partial A n}{\partial t} &= KA \cdot n - K A n \cdot n & + D_M \nabla^2 A n \\
 &\vdots & \\
 \frac{\partial A n^{r-1}}{\partial t} &= & K A n^{r-1} \cdot n - K A n^{r-1} \cdot n + D_M \nabla^2 A n^{r-1} \quad (1.1) \\
 \frac{\partial B}{\partial t} &= -KB \cdot n & + KB n^{r-1} \cdot n + K A n^{r-1} \cdot n + D_M \nabla^2 B \\
 \frac{\partial B n}{\partial t} &= KB \cdot n - K B n \cdot n & + D_M \nabla^2 B n \\
 &\vdots & \vdots \\
 \frac{\partial B n^{r-1}}{\partial t} &= & K B n^{r-1} \cdot n - K B n^{r-1} \cdot n + D_M \nabla^2 B n^{r-1} \\
 \frac{\partial n}{\partial t} &= -\sum_i (A n^i + B n^i) \cdot n & + D_N \nabla^2 n
 \end{aligned}$$

此处  $D_M$  和  $D_N$  分别是高分子和单体的扩散系数。对不同程度的聚合  $D_M$  可以有不同的数值,但在这里我们取它为不同扩散常数的平均值。我们假定此系统是一个稀释溶液,复制中心稀疏地散布在溶液中以致其间的相互作用可以忽略。核苷酸单体恒定地从外界补充,新形成的大分子扩散离去,所以单体和大分子的浓度梯度按边界条件取不同的符号。 $\nabla^2$  是拉普拉斯算子。

若把大分子的方程组相加,所有符号相反数值相同的各项彼此抵消,剩余项变成

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial}{\partial t} \sum_i (A n^i + B n^i) &= K(A n^{r-1} + B n^{r-1}) \cdot n \\
 + D_M \nabla^2 \sum_i (A n^i + B n^i) &\quad (1.2a)
 \end{aligned}$$

又

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -K \sum_i (A n^i + B n^i) \cdot n + D_N \nabla^2 n \quad (1.2b)$$

如果我们进一步假定大分子的中间产物的分布

在核酸复制中,有四类活化单体:腺嘌呤,鸟嘌呤、胞嘧啶和尿嘧啶。为了简化起见,我们把它看作同类的分子,并用  $n$  表示之。反应常数也假定是相等的。这样,我们就可写出下列方程组,描述系统的动力学行为。

$$\begin{aligned}
 &+ KA n^{r-1} \cdot n + KB n^{r-1} \cdot n + D_M \nabla^2 A \\
 &+ D_M \nabla^2 A n \\
 &+ D_M \nabla^2 A n^{r-1} \quad (1.1)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &+ KB n^{r-1} \cdot n + K A n^{r-1} \cdot n + D_M \nabla^2 B \\
 &+ D_M \nabla^2 B n \\
 &+ D_M \nabla^2 B n^{r-1} \\
 &+ D_N \nabla^2 n
 \end{aligned}$$

是相同的

$$A n^{r-1} + B n^{r-1} = \frac{1}{r} \sum_i (A n^i + B n^i) \quad (1.3)$$

并且变换记号

$$\begin{aligned}
 \sum_i (A n^i + B n^i) &\equiv M, \quad \frac{1}{r} K \equiv \alpha, \\
 K &\equiv \beta, \quad n \equiv N \quad (1.4)
 \end{aligned}$$

那么最后得到

$$\frac{\partial M}{\partial t} = \alpha M N + D_M \nabla^2 M \quad (1.5a)$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -\beta M N + D_N \nabla^2 N \quad (1.5b)$$

此方程形式上与 Volterra 型方程十分相似。因为它们含有空间导数,在空间和时域上都显得非线性,所以不能简单地给予处理。

## 2. 定态的空间结构

稀释溶液和小振幅情况。

令定态解是

$$M = M^0, \quad N = N^0 \quad (2.1)$$

它们满足下列关系式

$$D_M \nabla^2 M^0 = -\alpha M^0 N^0 \quad (2.2a)$$

$$D_N \nabla^2 N^0 = \beta M^0 N^0 \quad (2.2b)$$

由 (2.2a) 和 (2.2b) 得到

$$\nabla^2 \left[ D_M \left( \frac{M^0}{\alpha} \right) + D_N \left( \frac{N^0}{\beta} \right) \right] = 0 \quad (2.3)$$

$$\text{或} \quad \text{div}(\beta J_M + \alpha J_N) = 0 \quad (2.4)$$

$$J_M = -D_M \nabla M^0 \quad J_N = -D_N \nabla N^0 \quad (2.5)$$

$J_M, J_N$  分别表示两种分子的物质流。

这里作了一个假定, 分子是球对称的,  $D_M$  和  $D_N$  是与坐标独立的常数。方程 (2.3) 表示  $M^0$  与  $N^0$  之和在空间上是守恒的。不失一般性, 令

$$\beta D_M M^0 + \alpha D_N N^0 = C_0 \quad (2.6)$$

$C_0$  可以考虑为一个物质场。我们来考虑一种简单的情况

$$C_0 = \text{常数}$$

则有

$$\frac{C_0}{\beta D_M} \geq M^0 \geq 0 \quad (2.7)$$

$$\frac{C_0}{\alpha D_N} \geq N^0 \geq 0$$

从方程 (2.6) 和 (2.2a) 我们有

$$\nabla^2 M^0 = \frac{\beta}{D_N} M^0 \left( M^0 - \frac{C_0}{\beta D_M} \right) \quad (2.8)$$

在小振幅和稀薄溶液情况, 方程 (2.8) 变成线性偏微分方程

$$\nabla^2 M^0 = -\eta^2 M^0 \quad (2.9)$$

此处

$$\eta = \sqrt{\frac{C_0}{D_M D_N}}$$

溶液是稀薄的, 我们可以仅研究单个复制中心, 而整体行为将是所有反应中心的简单叠加。

为了确定边界条件, 我们假设反应容器是一层薄膜, 它的水平线度比它的垂直线度大得多。

取柱面坐标系, 使子轴垂直薄膜表面并且通过复制中心。我们假定复制中心是柱对称的, 上边界是自由的 (Dirichlet 条件) 且下边界是无流的 (Neumann 条件)。复制中心附近的浓度

分布显示某种奇性, 但在单位立体角内的总流量是守恒的 (图 2)。

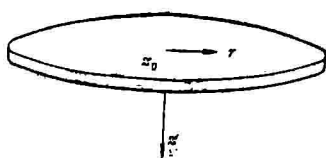


图 2

在柱面坐标系中, 拉普拉斯算子有形式

$$\nabla^2 = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \right) + \frac{\partial^2}{\partial z^2} \quad (2.10)$$

用变量分离法, 令

$$M^0(r, z) = R(r)\phi(z) \quad (2.11)$$

那么

$$\frac{d^2}{dr^2} R(r) + \frac{1}{r} \frac{d}{dr} R(r) = \nu^2 R(r) \quad (2.12)$$

$$\frac{d}{dz^2} \phi(z) + (K^2 - \nu^2) \phi(z) = 0 \quad (2.13)$$

此处  $\nu$  是分离变量。

当  $r \rightarrow 0$   $M(r, z)$  仍是有限的, 所以

$$R(r) = J_0(\nu r) \quad (2.14)$$

$J_0(\nu r)$  是零阶贝塞姆函数。

相应的边界条件于是写成

$$\Phi(0) = 0 \quad (2.15)$$

$$\frac{d}{dz} \Phi(z) |_{z=H} = 0 \quad (2.16)$$

$$M(r, z) \Big|_{\substack{r \approx 0 \\ z \approx z_1}} = \frac{2Q \cos(\eta \sqrt{r^2 + (z - z_0)^2})}{r^2 + (z - z_0)^2} \quad (2.17)$$

此处

$$Q = \frac{1}{4\pi} \oint \oint \text{grad} M \, ds$$

为了简化计算, 我们把余弦函数形式变换为复指数函数形式

$$\frac{Q e^{\eta \sqrt{r^2 + (z - z_0)^2}}}{\sqrt{r^2 + (z - z_0)^2}} \quad (2.18)$$

(2.18) 的奇异性等价于

$$\phi(z_0 + 0) = \phi(z_0 - 0);$$

$$\frac{d}{dz} \phi(z) \Big|_{z_0+0} - \frac{d}{dz} \phi(z) \Big|_{z_0-0} = -2Q\nu \quad (2.19)$$

由方程 (2.13)、(2.15)、(2.16) 和 (2.19) 有

$$\phi(z) = \begin{cases} \frac{2Q \sin \sqrt{\eta^2 - \nu^2} z \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} (H - z_0)}{\sqrt{\eta^2 - \nu^2} \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} H} \nu, & 0 \leq z \leq z_0 \\ \frac{2Q \sin \sqrt{\eta^2 - \nu^2} z_0 \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} (H - z)}{\sqrt{\eta^2 - \nu^2} \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} H} \nu, & z_0 \leq z \leq H \end{cases} \quad (2.20)$$

那么  $M^0(r, z)$  的复形式  $M_+^0(r, z)$  是

$$M_+^0(r, z) = \begin{cases} Q \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\sin \sqrt{\eta^2 - \nu^2} z \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} (H - z_0)}{\sqrt{\eta^2 - \nu^2} \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} H} \\ \quad \times \nu H_0^{(1)}(\nu r) d\nu, & 0 \leq z < z_0 \\ Q \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\sin \sqrt{\eta^2 - \nu^2} z_0 \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} (H - z)}{\sqrt{\eta^2 - \nu^2} \cos \sqrt{\eta^2 - \nu^2} H} \\ \quad \times \nu H_0^{(1)}(\nu r) d\nu, & z_0 \leq z \leq H \end{cases} \quad (2.21)$$

$H_0^{(1)}(x)$  是第一类零阶 Hankel 函数, 而

$$M^0(r, z) = 2\text{Re}(M_+^0(r, z)) \quad (2.22)$$

对于多值函数, 我们令单值化是

$$\sqrt{\eta^2 - \nu^2} = \begin{cases} \sqrt{\eta^2 - \nu^2}, & \text{当 } |\nu| \leq \eta \\ i\sqrt{\eta^2 - \nu^2}, & \text{当 } |\nu| > \eta \end{cases} \quad (2.23)$$

这表示在复平面上按照条件  $l_m \sqrt{\eta^2 - \nu^2} > 0$  取一页黎曼面。在此黎曼面上, 极点是

$$\nu_n = \left[ \eta^2 - \left( \frac{2n+1}{2H} \pi \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}}, \quad n = 0, 1, \dots \quad (2.24)$$

如此, 在 (2.21) 中的积分核是解析的。我们可用 Cauchy 围道积分方法获得  $M^0$  的空间结构的简正波表示,

$$M_+(r, z) = \frac{2\pi Qi}{H} \sum_{n=0}^{\infty} \sin \sqrt{\eta^2 - \nu_n^2} z \\ \times \sin \sqrt{\eta^2 - \nu_n^2} z_0 H_0^{(1)}(\nu_n r) \quad (2.25)$$

从 (2.25) 知, 空间结构由两部分组成: 一

部分是  $z$  方向的正弦驻波波纹, 另一部分是向外扩展的柱面波纹。物理学上的解释是: 在复制中心处的浓度波峰诱导一项向外扩展的柱面波; 因为复制中心置于上述有限容器内, 除了直达波纹外还有从器壁来的反射波, 产生相干效应而形成驻波。

Hankel 函数有近似表示式

$$H_0^{(1)}(\nu r) \approx \sqrt{\frac{2}{\pi \nu r}} \exp \left\{ i \nu r - i \frac{\pi}{4} \right\} \quad (2.26)$$

可见, 对于定态有贡献的只是那些“波导”简正波, 即

$$l_m \nu_n = 0$$

因此, 在空间上明显存在结构的条件就是存在波导简正波, 即

$$l_m \nu_0 = 0$$

或

$$\eta H > \frac{\pi}{2} \quad (2.27)$$

我们定义  $r$  方向的波长

$$\lambda = \frac{2\pi}{\eta}$$

那么方程 (2.27) 变成

$$H > \frac{\lambda}{4} \quad (2.28)$$

换句话说, 若要出现明显的空间, 薄膜的厚度须大于四分之一波长。按照守恒条件 (2.6), 小的核苷酸分子的浓度结构是

$$N^0(r, z) = \frac{C_0 - \beta D_M M^0(r, z)}{\alpha D_N} \quad (2.29)$$

核苷酸分子的浓度结构相对于  $M^0$  来说是正好相反的镜象。 $M^0$  上升,  $N^0$  下降, 反过来也是一样。

在以上讨论中, 假定了  $C_0 = \text{常数}$ 。但是, 这个限制可以放松, 例如

$$C_0(z) = C_0(1 + gz) \quad (2.30)$$

在此条件下,  $z$ -向的驻波波纹将是 Airy 波

$$A_i \left[ \left( \frac{1}{\eta_0^2 g} \right)^{2/3} (\nu^2 - \eta^2) \right] \text{ 和 } B_i \left[ \left( \frac{1}{\eta_0^2 g} \right)^{2/3} (\nu^2 - \eta^2) \right]$$

$$\eta^2 = \frac{C_0(z)}{D_M D_N}, \quad \eta_0^2 = \eta^2(0)$$

$A_i(x)$  和  $B_i(x)$  是 Airy 函数。

即使此时  $C_0(z)$  在  $z$ -向有微小的梯度,即  
 $gH \ll 1$  (2.31)

也会破坏上述正弦形的驻波波纹。若有正梯度  $g > 0$ , 则出现浓度分布的下沉现象; 当有负梯度  $g < 0$  时, 则出现浓度分布的上浮现象。这些分析将要特殊的数学处理。

### 3. 定态的空间结构——有限浓度或有限振幅的情况

在上节我们研究了小振幅和稀薄溶液情况下结构形成问题。这仅对远离核心时是合理的假定。当我们转到复制中心邻近的情况时, 此假定可能不成立。下面让我们看一下, 当放弃这种假定时, 我们能走多远, 可以获得些什么有意义的结果。

当浓度达到有限值后, (2.8) 中的非线性项不可忽视。要解决这样一个三维非线性偏微分方程组, 这是一项艰难的数学工作。我们感兴趣的是空间结构的图象而不是严格的数学理论, 因此下面我们用“切片法”来推断可能的空间结构。

令复制中心是一长柱体, 中心在  $z = z_0$ , 它的底在  $z = z_b$ , 半径是  $g_0$ 。通过柱体的中心轴作一切片, 我们研究在此切片上的浓度分布。

此时

$$\nabla^2 = \frac{d^2}{dz^2}$$

定态方程 (2.8) 变为

$$\frac{d^2 M^0}{dz^2} = \frac{\beta}{D_N} M^0 \left( M^0 - \frac{C_0}{\beta D_M} \right) \quad (3.1)$$

用  $\frac{dM^0}{dz}$  乘方程 (3.1) 两端, 有

$$\left( \frac{dM^0}{dz} \right)^2 = \frac{2\beta}{3D_N} M^0^3 - \eta^2 M^0^2 + C^2 \quad (3.2)$$

取边界条件

$$z = z_b, \quad M^0(z) = 0, \quad \frac{dM^0(z)}{dz} = C$$

令

$$M^0 = \hat{M} + \frac{D_N \eta^2}{2\beta} \quad (3.3)$$

方程 (3.1) 变换到 Weierstrass 标准形式

$$\left( \frac{d\hat{M}}{dz} \right)^2 = \frac{\beta}{6D_N} \{ 4\hat{M}^3 - g_2 \hat{M} - g_3 \} \quad (3.4)$$

此处

$$g_2 = \frac{3D_N^2 \eta^4}{\beta^2}, \quad g_3 = \frac{D_N^3 \eta^6}{\beta^3} - \frac{6D_N C^2}{\beta} \quad (3.5)$$

我们仅关心有物理意义的实数解, 即要有限制

$$C < \frac{D_N \eta^3}{\sqrt{3} \beta} \quad (3.6)$$

此时判别式<sup>[4]</sup>

$$\Delta = g_2^3 - 27g_3^2 = 27 \frac{12D_N^2 C^2}{\beta^2} \left\{ \frac{D_N^2 \eta^6}{\beta^2} - 3C^2 \right\} > 0 \quad (3.7)$$

有三个实根  $e_1 > e_2 > e_3$  使得

$$4\hat{M}^3 - g_2 \hat{M} - g_3 = 4(\hat{M} - e_1)(\hat{M} - e_2)(\hat{M} - e_3)$$

$$e_1 = 2\xi^{\frac{1}{3}} \cos\left(\frac{\theta}{3}\right), \quad e_2 = 2\xi^{\frac{1}{3}} \cos\left(\frac{\theta + 4\pi}{3}\right),$$

$$e_3 = 2\xi^{\frac{1}{3}} \cos\left(\frac{\theta + 2\pi}{3}\right)$$

并且

$$2\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{C}{\beta D_M} = \max M^0$$

$$\cos \theta = 1 - \frac{6\beta^2 C^2}{D_N^2 \eta^6} \geq -1$$

从方程 (2.7) 和 (3.3) 知道

$$|\hat{M}(z)| \leq \frac{C_0}{2\beta D_M} \quad (3.8)$$

此区域与根  $e_2$  的区域重合, 如图 3 所示。

用 Weierstrass 椭圆函数给出方程的解

$$\hat{M}(z) = \mathcal{P}\left(\sqrt{\frac{\beta}{6D_N}}(z + D)\right) \quad (3.9)$$

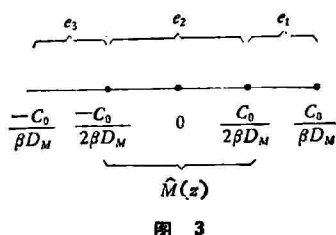


图 3

带有边界条件

$$\hat{M}(z_b) = 0$$

如此得到

$$\sqrt{\frac{\beta}{6D_N}}(z - z_b) = \mathcal{D}^{-1}(\hat{M}(z)) - \mathcal{D}^{-1}(\hat{M}(z_b)) \quad (3.10)$$

从 Weierstrass 理论知道, 当

$$-\frac{C_0}{2\beta D_M} \leq \hat{M}(z) \leq e_2$$

相对于  $\hat{M}(z)$  有实数解  $z_0$ 。经过一些运算

$$\begin{aligned} & \mathcal{D}^{-1}(\hat{M}(z); g_2, g_3) - \mathcal{D}^{-1}(\hat{M}(z_0); g_2, g_3) \\ &= \mathcal{D}^{-1}\left(\frac{e_1 - e_2 \cdot \overline{e_2 - e_3}}{e_2 - \hat{M}(z)} + e_2; g_2, g_3\right) \\ & - \mathcal{D}^{-1}\left(\frac{e_1 - e_2 \cdot \overline{e_2 - e_3}}{e_2 - \hat{M}(z_0)} + e_2; g_2, g_3\right) \end{aligned}$$

最后,

$$\begin{aligned} & \mathcal{D}\left\{\sqrt{\frac{\beta}{6D_N}}(z - z_0)\right\} = -(X + Y) + \frac{1}{4} \\ & \times \left[\frac{\sqrt{4X^3 - g_2X - g_3} + \sqrt{4Y^3 - g_2Y - g_3}}{X - Y}\right]^2 \end{aligned} \quad (3.11)$$

此处

$$X = \frac{e_1 - e_2 \cdot \overline{e_2 - e_3}}{e_2 - \hat{M}(z)}, \quad Y = \frac{e_1 - e_2 \cdot \overline{e_2 - e_3}}{e_2 - \hat{M}(z_0)} \quad (3.12)$$

但是在这里我们需要处理一种特殊情况, 当

$$\hat{M}(z) \text{ 或 } \hat{M}(z_0) = e_2$$

例如当  $\hat{M}(z) = e_2$  而  $\hat{M}(z_0) \neq e_2$  则

$$\begin{aligned} & \mathcal{D}^{-1}(\hat{M}(z); g_2, g_3) - \mathcal{D}^{-1}(\hat{M}(z_0); g_2, g_3) \\ &= -\mathcal{D}^{-1}\left(\frac{e_1 - e_2 \cdot \overline{e_2 - e_3}}{e_2 - \hat{M}(z_0)} + e_2; g_2, g_3\right) \end{aligned} \quad (3.13)$$

于是, 当底部处的浓度梯度满足

$$0 < C < \frac{D_N \eta^3}{\sqrt{3} \beta}$$

以及

$$-\frac{C_0}{2\beta D_M} \leq \hat{M} \leq e_2$$

$$0 \leq M^0(z) \leq e_2 + \frac{C_0}{2\beta D_M} \leq \frac{C_0}{\beta D_M} \quad (3.14)$$

则方程 (3.10) 或 (3.11) 给出  $M^0(z)$  一个实分布区, 而且分布区具有周期性。  $\mathcal{D}(u; g_2, g_3)$  的实周期是

$$2\omega_1 = \frac{K(\delta)}{\sqrt{e_1 - e_3}} \quad (3.15)$$

$K(\delta)$  是宗量为  $\delta$  的第一类完全椭圆函数, 宗量

$$\delta = \sqrt{\frac{e_2 - e_3}{e_1 - e_3}} \quad (3.16)$$

所以浓度  $M^0(z)$  的实分布区的周期是

$$Z = 2\sqrt{\frac{2D_N}{\beta}} \omega_1 \quad (3.17)$$

现在我们做另外一种“切片”, 它与柱轴垂直。此时

$$\nabla^2 = \frac{1}{\rho^2} \frac{D^2}{\partial \varphi^2}$$

我们有非线性微分方程

$$\frac{d^2}{d\varphi^2} M^0 = \frac{\rho\beta}{D_N} M^0 \left( M^0 - \frac{C_0}{\beta D_M} \right) \quad (3.18)$$

通过完全相似的论证, 我们得到下列类似的结论:

$$\text{令 } \varphi = \varphi_0, \quad M(\varphi_0) = 0,$$

$$\frac{dM(\varphi)}{d\varphi} = \rho^2 C^2$$

则从 (3.18) 得到

$$\left( \frac{dM}{d\varphi} \right)^2 = \rho^2 \frac{\beta}{6D_N} \{4\hat{M}^3 - g_2\hat{M} - g_3\} \quad (3.19)$$

若初始方位处的浓度梯度  $\frac{dM(\varphi)}{d\varphi}$  满足条件

$$0 < C < \frac{D_N \eta^2}{\sqrt{3} \beta}$$

可得到三个类似实根

$$e_1 > e_2 > e_3$$

和

$$-\frac{C_0}{2\beta D_M} \leq \hat{M}(\varphi) \leq e_2 \quad (3.20)$$

则  $M(\varphi)$  的实分布区存在, 且

$$\mathcal{D}\left\{\rho\sqrt{\frac{\beta}{6D_N}}(\varphi - \varphi_0)\right\} = -(X' + Y')$$

$$+ \frac{1}{4} \left[ \frac{\sqrt{4X'^3 - g_2 X' - g_3} - \sqrt{4Y'^3 - g_2 Y' - g_3}}{X' - Y'} \right]^2 \quad (3.21)$$

此处  $X', Y'$  和  $X, Y$  不相同, 它们只在形式上相似而已。

实值  $\varphi$  的周期是

$$\Phi = \frac{2}{\rho} \sqrt{\frac{6D_N}{\beta}} \omega'_1$$

当然  $\omega'_1$  与  $z$ -轴切片中的  $\omega_1$  仅在形式上相似。 $\rho$  是圆柱体的半径, 所以  $\Phi$  如此之大以致在  $0$  和  $2\pi$  之间只有一个实分布区。

从这两个柱体“切片”分析的结论中我们可以推断, 浓度分布  $M(r, z)$  在空间中形成一个螺旋形的结构, 见图 4。

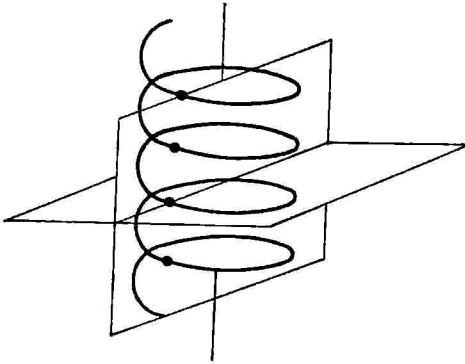


图 4

当我们想到核酸的螺旋结构, 而用我们的切片方法来推算也得到一个螺旋, 这实在令人神往! 但在这两种结构之间的真正关系是什么, 尚待进一步研究。

#### 4. 定态结构的稳定性

这样形成的结构稳定吗? 为了回答这个问题, 我们用微扰方法研究此动力系统的稳定性。令定态近傍有微小偏离

$$M = M^0 + \Delta M, \quad \Delta M \ll M^0 \quad (4.1a)$$

$$N = N^0 + \Delta N, \quad \Delta N \ll N^0 \quad (4.1b)$$

则有扰动方程

$$\frac{\partial \Delta M}{\partial t} = \alpha N^0 \Delta M + \alpha M^0 \Delta N + D_M \nabla^2 \Delta M \quad (4.2a)$$

$$\frac{\partial \Delta N}{\partial t} = -\beta N^0 \Delta M - \beta M^0 \Delta N + D_N \nabla^2 \Delta N \quad (4.2b)$$

为了简化起见, 取扰动形式为

$$\Delta M = C_M(t) E_M(\mathbf{r}) \quad (4.3a)$$

$$\Delta N = C_N(t) E_N(\mathbf{r}) \quad (4.3b)$$

其空间部分满足波动方程

$$D_M \nabla^2 E_M(\mathbf{r}) = -\hat{K}^2 E_M(\mathbf{r}) \quad (4.4a)$$

$$D_N \nabla^2 E_N(\mathbf{r}) = -\hat{K}^2 E_N(\mathbf{r}) \quad (4.4b)$$

则

$$\frac{dC_M(t)}{dt} = (\alpha N^0 - \hat{K}^2 D_M) C_M(t) + \alpha N^0 C_N(t) \quad (4.5a)$$

$$\frac{dC_N(t)}{dt} = \beta N^0 C_M(t) + (-\beta M^0 - \hat{K}^2 D_N) C_N(t) \quad (4.5b)$$

此方程组有解

$$\begin{aligned} C_M(t) &= A e^{\sigma_1 t} + B e^{\sigma_2 t} \\ C_N(t) &= C e^{\sigma_1 t} + D e^{\sigma_2 t} \end{aligned} \quad (4.6)$$

$$\sigma_i = \frac{1}{2} \{ \text{trace } \mathcal{M} \pm \sqrt{(\text{trace } \mathcal{M})^2 - 4 |\mathcal{M}|} \}, \quad i = 1, 2 \quad (4.7)$$

此处

$$\mathcal{M} = \begin{Bmatrix} 2N^0 - \hat{K}^2 D_M & \alpha N^0 \\ -\beta N^0 & -\beta M^0 - \hat{K}^2 D_N \end{Bmatrix} \quad (4.8)$$

$$\text{trace } \mathcal{M} = (\alpha N^0 - \hat{K}^2 D_M) + (-\beta M^0 - \hat{K}^2 D_N)$$

$$|\mathcal{M}| = (\alpha N^0 - \hat{K}^2 D_M)(-\beta M^0 - \hat{K}^2 D_N) + \alpha \beta M^0 N^0$$

当矩阵的迹小于零

$$\text{trace } \mathcal{M} < 0 \quad (4.9)$$

和  $\mathcal{M}$  的行列式大于零

$$|\mathcal{M}| > 0 \quad (4.10)$$

则特征方程的根  $\sigma_i$  有一负实部, 系统的定态结构将是稳定的。

判别条件 (4.9) 和 (4.10) 即为

$$\hat{K}^2 > \max \left( \frac{\alpha N^0 - \beta M^0}{D_M + D_N}, \frac{D_N \alpha N^0 - D_M \beta M^0}{D_M D_N} \right) \quad (4.11)$$

一般说来, 它可以表现出振荡行为, 只要

$$\text{tarce } \mathcal{M} = 0 \text{ 或 } \hat{K}^2 = \frac{\alpha N^0 - \beta M^0}{D_M + D_N} \quad (4.12)$$

以及

$$\frac{\alpha N^0 - \beta M^0}{D_M + D_N} > \frac{D_N \alpha N^0 - D_M \beta M^0}{D_M D_N} \quad (4.13)$$

但在通常情况下,因有数量级关系

$$D_N \gg D_M$$

方程(4.13)不能满足,持续的振荡行为就不会出现。

与条件(4.9)和(4.10)相反,系统的定态将不稳定的,则有可能由此演化为新的定态结构。

我们充分意识到,我们的模型是十分粗糙的。核苷酸单体之间的差别,这是对生物信息来说是头等重要的事情,被我们忽略了。另外,生物分子之间的各向异性,这又是一个生物结

构的重要特点,也没有给予考虑。

但是,不管怎样粗糙,这个模型以纯粹的物理、化学的方式给出了一个复制过程中结构形成的清晰图象。由于给出如此的边界条件,这个图象是可以进行实验验证的,比如用激光拉曼光谱。我们希望一些实验科学工作者能对此发生兴趣。

## 参 考 文 献

- [1] Glansdorff P. and Prigogine I.: Thermodynamic theory of structure, stability and fluctuations, 1971.
- [2] Chandrasekhar S.: Hydrodynamic and hydromagnetic stability, 1961.
- [3] Turing A. M.: *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, Ser. B, 37, 237, 1952.
- [4] Greenhill A. G.: The application of elliptic functions.

[本文于1979年4月9日收到]

# 生物膜的激励与耗散结构

谈 洪 乐 瑶

(中国科学院力学所)

## 一、引 言

在一层可透界面的两侧维持着不同的物质浓度,这显然不是一般的熵最大状态,但整个过程都应服从热力学第二定理。Prigogine 学派发展的非平衡热力学理论对理解和分析膜上发生的过程肯定是很帮助的。

显然,宏观的热力学分析还必须依据微观的机制研究才能成为一种真正的理论;但是在细致的分子结构及转移机理尚未完全弄清之前,就可以根据一些局部的现象和线索,在非平衡热力学一般原理的指导下提出一些合理的模型,定量地解释膜的激励过程,这或许是适合当前生物学现状的一种研究方法。

本文的目的在于介绍近年来这种方法在生

物膜理论研究中取得的进展。

## 二、生物膜的基本结构和功能

生物膜的种类很多,而研究得较详细的是叶绿体膜,线粒体膜,细胞的质膜,神经膜,视觉接受器膜以及1976年发现的嗜盐菌紫膜等。虽然这些膜的形态特征是完全不同的,但它们的化学组成主要是蛋白质和类脂以及少量的糖和微量的核酸。它们都具有类脂双分子层的结构,膜的厚度约在40—100埃之间,蛋白质嵌镶在类脂双分子层中,整个结构表现出一定的长程有序特性但又或多或少地具有某些二维流动的特点,因而有些类似于液晶态。

各类生物膜的基本功能除了作为界面起了和外界的机械隔离作用之外,主要的功能是不