

重力场作用下微管自组装过程中向列相取向的空间模式的形成

胡健^{1)†} 邱锡钧²⁾

1) (上海应用技术学院理学院, 上海 200235)

2) (上海大学理学院, 上海 200444)

(2013年7月1日收到; 2013年12月23日收到修改稿)

通过引入函数标度变换的方法, 在理论上提出了细胞骨架微管溶液系统在重力场中的自由能函数, 并在此基础上研究了重力场对微管系统自组装过程的影响. 微管蛋白溶液中浓度梯度和排列具有向列相特征的空间结构模式的形成是重力场作用下出现的新特征. 理论计算结果表明重力场会促使微管蛋白溶液从各向同性相向向列相转变, 具体表现在它很大程度地拓宽了相变区域(即相共存区域), 而且随着重力加速度或微管浓度的增加, 相变区域会变得更宽. 最后对定域微管浓度随溶液高度的变化情况及其某些相变性质进行了讨论.

关键词: 细胞骨架微管, 重力场, 浓度梯度, 向列相排列

PACS: 82.35.Pq, 64.75.Va, 64.60.A-

DOI: 10.7498/aps.63.078201

1 引言

细胞骨架微管的外形是一些长的刚性的空心柱状体, 其外径约 25 nm, 可看作是由 13 根平行的原丝纤维横向连接形成的, 其长度范围是几十纳米到几百微米^[1-4]. 它是细胞骨架中的重要组成部分和功能组件, 在神经细胞内含量丰富, 是细胞组织和信息处理的中心, 在细胞参与的一系列生命活动中起着极其重要的作用^[5-7].

众所周知, 重力对生物系统有决定性的影响作用^[8-11], 它引起的各向同性对称性的破缺在动植物发育生长和生物器官形态形成过程中起着极其重要的作用. 对称性破缺是胚胎发育过程中出现的一个本质特征, 在该过程中, 器官的发育形成和重力之间存在一个显著的相互作用过程^[12,13]. 受重力作用影响的细胞中微管的排列情况在上述过程中是非常重要的^[14,15], 因为生物系统中微管排列形成的不同耗散结构在器官形态形成过程中起着关键性作用. Tabony 科研小组^[10]的太空飞行实验

提供了进一步的证据: 较弱的重力环境对微管聚合物的自组装过程也会产生较大的影响. 随着太空科技的飞速发展, 人们极大关注重力或失重对生命和非生命物质的重大作用. 我国“神舟十号”也已成功上天, 并与“天宫一号”对接, 航天员王亚平^[10]在太空授课. 面对浩瀚宇宙, 其开首第一课就是失重环境中物理现象、有关物理定律及物理量等概念.

对于一个均匀的长的棒状分子溶液系统而言, 当其浓度超过一个临界值即 $C_{\text{cri}} \propto L^{-2}d^{-1}$ ^[16] 时, 分子之间的几何体斥效应会促使分布各向同性的棒状分子相互平行地排列起来, 形成长程有序排列的向列相^[17], 其中 L 和 d 分别表示长的棒状分子的长度和直径. 因此, 针对上述体系有许多相关的描述各向同性相到向列相转变的方法, 然而大部分描述方法都没有考虑重力的作用, 事实上, 这种相变是在重力场作用下才会发生的^[18]. 在文献^[18]中, 作者采用 Onsager 近似方法对足够稀释的长的棒状分子溶液在重力场作用下的各向同性相到向列相转变的相变性质做了很好的理论研究. 与普通的棒状分子系统相比, 微管蛋白这种生物性的自组织

† 通讯作者. E-mail: shdxhj2005@163.com

聚合物^[19,20]有很大的分子浓度和质量,在重力场作用下会出现非常明显的浓度梯度,这种发生在一定体积内的浓度不均匀性会诱发各向同性相到向列相的相变. Tabony等做了一系列实验研究了重力条件对浓度较高的微管蛋白溶液自组装过程的影响^[9,10]. 之后, Portet等^[8]采用反应-扩散理论理论性地研究了重力场环境下微管蛋白溶液的自组装特性. 在本文中,我们将微管视为长的刚性棒状分子,通过引入函数标度变换的方法^[21],构建了适用于浓度较高的微管蛋白溶液体系在重力场中的自由能函数,从理论上探讨了重力场对微管体系自组装过程的影响. 本文安排如下:在第二节理论模型中我们将建立微管溶液系统在重力场和环境温度下的自由能函数,并在此基础上给出两相在平衡态时的浓度分布函数及相边界上的共存关系. 在第三节中我们用数值方法分别对两相的相图,微管的定域浓度分布函数进行了分析和讨论,在第四节中给出全文的结论.

2 理论模型

考虑处于重力场中体积为 V 的容器中的有生命活性的微管蛋白聚合物溶液. 假定重力场的方向与 z 轴平行,并视容器底部位于 $z = 0$ 的位置. 我们将体积为 V 的容器看作是由相当大数目的同样厚度的与重力场方向垂直的薄层组成的,这样定域微管数浓度 $C(\xi)$ 在同一层内处处相同. 取 $dN_z(\Omega) = N_z f_z(\Omega) d\Omega$ 为第 z 层内沿 z 轴轴向一个小的空间立体角 $d\Omega$ 内的微管数目,其中 N_z 代表第 z 层内总的微管数目, $\xi = z/h$ 表示无量纲高度. $f_z(\Omega)$ 表示第 z 层内微管的取向分布函数,可归一化为 $\int f_z(\Omega) d\Omega = 1$.

与足够稀的棒状分子溶液相比,对于一个浓度较高的微管蛋白溶液系统来说,由于微管的浓度和相当大的几何尺寸,使得其几何体斥效应显得尤为重要,突出. 于是我们把两个刚性的柱状微管分子间的几何体斥效应引入到分布各向异性的微管分子的密堆积函数 $J(\eta)$ 中,故引入下面的函数标度变换^[21]:

$$J(\eta) \rightarrow J(\eta) \frac{1}{8} \langle \bar{v}_{\text{excl}}(\Omega_1, \Omega_2) \rangle, \quad (1)$$

其中 $\bar{v}_{\text{excl}}(\Omega_1, \Omega_2) = v_{\text{excl}}(\Omega_1, \Omega_2)/v_0$ 中, v_0 表示一个硬的球体的体积, $\eta = C(\xi)v_0$ 表示密堆积分, Ω_1 和 Ω_2 分别表征两个轴对称的微管分子的取向,

而 $\langle \rangle$ 表示取向的平均值,分数因子 $1/8$ 的选取是由于对于一个硬的球体而言,有 $\bar{v}_{\text{excl}} = 8v_0$.

对取向分别为 Ω_1 和 Ω_2 的两个柱状微管分子,相应地有

$$\langle \bar{v}_{\text{excl}}(\Omega_1, \Omega_2) \rangle = 8 + 3\pi\delta\rho(\xi), \quad (2)$$

式中, $\delta = (L/d)^2 [\pi(1 + 3L/2d)]^{-1}$. 这里 $\rho(\xi)$ 表示与取向角度相关的几何体斥效应,其表达式为

$$\rho(\xi) = \frac{4}{\pi} \iint |\sin \gamma(\Omega_1, \Omega_2)| f(\Omega_1, \xi) \times f(\Omega_2, \xi) d\Omega_1 d\Omega_2, \quad (3)$$

其中 L 和 d 分别表示微管分子的长度和直径, γ 表示 Ω_1 和 Ω_2 之间的夹角.

因此,刚性的球柱面微管分子体系第 ξ 层的定域自由能函数可以表示为

$$\frac{\varpi(\xi)}{kT} = \ln C(\xi) + \sigma(\xi) + \frac{\eta(4 - 3\eta)}{(1 - \eta)^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8} \rho(\xi) \right) + \int \beta \xi f(\Omega, \xi) d\Omega. \quad (4)$$

(4)式第一项和第二项分别代表第 ξ 层微管体系的平动熵和取向熵,其中取向熵可表示为

$$\sigma(\xi) = \int f(\Omega, \xi) \ln(4\pi f(\Omega, \xi)) d\Omega, \quad (5)$$

第三项是用第二维里近似表达的微管分子之间的空间相互作用能,最后一项表示微管分子在重力场中的平均势能,其中 $\beta = mgh/kT$.

对所有层的自由能求和就得到整个微管体系的自由能,当层数取得非常大时,则求和可被下面的积分代替

$$\begin{aligned} \frac{F}{VkT} &= \int_0^1 d\xi C(\xi) \frac{\varpi(\xi)}{kT} \\ &= \int_0^1 d\xi C(\xi) \left[\ln C(\xi) + \sigma(\xi) \right. \\ &\quad \left. + \frac{\eta(4 - 3\eta)}{(1 - \eta)^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8} \rho(\xi) \right) + \beta \xi \right]. \quad (6) \end{aligned}$$

一旦微管浓度超过某一临界值即 $C(\xi) > C_{\text{cri}}$ 时,那么重力场作用下在容器底部会出现向列相,而在容器顶部形成各向同性相这种情况就必须考虑. 我们假定容器中相边界的高度位于 $\xi = x$ 处,则向列相和各向同性相占据的体积分别为 $V_n = xV$ 和 $V_i = (1 - x)V$. 这样,整个微管体系的自由能变为

$$\begin{aligned} \frac{F}{VkT} &= \int_0^x d\xi C_n(\xi) \frac{\varpi_n(\xi)}{kT} \\ &\quad + \int_x^1 d\xi C_i(\xi) \frac{\varpi_i(\xi)}{kT}, \quad (7) \end{aligned}$$

其中

$$\begin{aligned} & \frac{\varpi_n(\xi)}{kT} \\ &= \ln C_n(\xi) + \sigma_n(\xi) \\ &+ \frac{\eta_n(4-3\eta_n)}{(1-\eta_n)^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\rho_n(\xi)\right) + \beta\xi, \end{aligned} \quad (8)$$

代表向列相的定域自由能函数, 而

$$\begin{aligned} & \frac{\varpi_i(\xi)}{kT} \\ &= \ln C_i(\xi) + \sigma_i(\xi) \\ &+ \frac{\eta_i(4-3\eta_i)}{(1-\eta_i)^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\rho_i(\xi)\right) + \beta\xi, \end{aligned} \quad (9)$$

代表各向同性相的定域自由能函数, 这里下脚标 i 和 n 分别指代各向同性相和向列相.

容器里以相边界为界包含两种相, 这就表明处于平衡态时的分布函数 $f(\Omega, \xi)$ 不仅在相边界上不连续, 而且在各向同性相和向列相中有很大的区别. 在各向同性相中, $\sigma_i = 0, \rho_i = 1$, 取向分布函数 $f_i(\xi) = \frac{1}{4\pi}$, 于是方程 (9) 可简化为

$$\begin{aligned} & \frac{\varpi_i(\xi)}{kT} \\ &= \ln C_i(\xi) + \frac{\eta_i(4-3\eta_i)}{(1-\eta_i)^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) + \beta\xi. \end{aligned} \quad (10)$$

而在向列相中, 为简单起见, 取向分布函数 $f_n(\Omega, \xi)$ 可通过引入一个与变分参数 $\alpha(\xi)$ 有关的试探函数, 采用近似变分法得到, 其形式可以表示为

$$\begin{aligned} & f_n(\Omega, \alpha(\xi)) \\ &= \frac{\alpha(\xi)}{4\pi} \begin{cases} e^{-\frac{\alpha(\xi)\theta^2}{2}}, & 0 < \theta < \pi/2, \\ e^{-\frac{\alpha(\xi)(\pi-\theta)^2}{2}}, & \pi/2 < \theta < \pi. \end{cases} \end{aligned} \quad (11)$$

将 $f_n(\Omega, \alpha(\xi))$ 代入方程 (8) 中, 将方程 (8) 对 $\alpha(\xi)$ 求导, 可得

$$\frac{d\sigma_n(\alpha)}{d\alpha} + \frac{\eta_n(4-3\eta_n)}{(1-\eta_n)^2} \frac{3\pi\delta}{8} \frac{d\rho_n(\alpha)}{d\alpha} = 0. \quad (12)$$

于是向列相中的取向熵可以表示为

$$\begin{aligned} \sigma_n(\alpha(\xi)) &= \int f_n(\Omega, \alpha(\xi)) \ln(4\pi f_n(\Omega, \alpha(\xi))) d\Omega \\ &\approx \ln \alpha(\xi) - 1. \end{aligned} \quad (13)$$

而向列相中的无量纲第二维里系数为

$$\begin{aligned} \rho_n(\xi) &= \frac{4}{\pi} \iint |\sin \gamma(\Omega_1, \Omega_2)| f_n(\Omega_1, \alpha(\xi)) \\ &\quad \times f_n(\Omega_2, \alpha(\xi)) d\Omega_1 d\Omega_2 \\ &\approx \frac{4}{\sqrt{\pi\alpha(\xi)}}. \end{aligned} \quad (14)$$

把方程 (13) 和 (14) 代入方程 (12) 中, 有

$$\sqrt{\alpha(\xi)} = \frac{\eta_n(4-3\eta_n)}{(1-\eta_n)^2} \frac{3\delta\sqrt{\pi}}{4}. \quad (15)$$

故向列相中的定域自由能函数可以表示为

$$\begin{aligned} \frac{\varpi_n(\xi)}{kT} &= \ln C_n(\xi) + 2 \ln \frac{2C_n(\xi)}{\sqrt{\pi}} + \frac{\eta_n(4-3\eta_n)}{(1-\eta_n)^2} \\ &\quad + 1 + \beta\xi. \end{aligned} \quad (16)$$

第 ξ 层中微管体系的化学势 $\mu_{n,i}(\xi)$ 和渗透压 $p_{n,i}(\xi)$ 可分别表示为

$$\mu_{n,i}(\xi) = \varpi_{n,i}(\xi) + \frac{p_{n,i}(\xi)}{C_{n,i}(\xi)} \quad (17)$$

和

$$p_{n,i}(\xi) = - \frac{\partial \varpi_{n,i}(\xi)}{\partial \frac{1}{C_{n,i}(\xi)}} = [C_{n,i}(\xi)]^2 \frac{\partial \varpi_{n,i}(\xi)}{\partial C_{n,i}(\xi)}. \quad (18)$$

经过一定的代数运算, 各向同性相和向列相中的渗透压可分别表示为

$$\begin{aligned} p_i(\xi) &= \left\{ C_i(\xi) + 2v_0 [C_i(\xi)]^2 \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) \right. \\ &\quad \left. \times \frac{(v_0 C_i(\xi) - 2)}{(v_0 C_i(\xi) - 1)^3} \right\} kT, \end{aligned} \quad (19)$$

$$\begin{aligned} p_n(\xi) &= \left\{ C_n(\xi) + \sqrt{\pi} C_n(\xi) + 2v_0 [C_n(\xi)]^2 \right. \\ &\quad \left. \times \frac{(v_0 C_n(\xi) - 2)}{(v_0 C_n(\xi) - 1)^3} \right\} kT. \end{aligned} \quad (20)$$

相应地, 由方程 (10), (16), (17), (19) 和 (20) 可得两相的化学势分别为

$$\begin{aligned} \frac{\mu_i(\xi)}{kT} &= \ln C_i(\xi) + \frac{\eta_i(4-3\eta_i)}{(1-\eta_i)^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) + \beta\xi \\ &\quad + 1 + 2v_0 C_i(\xi) \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) \\ &\quad \times \frac{(v_0 C_i(\xi) - 2)}{(v_0 C_i(\xi) - 1)^3} \end{aligned} \quad (21)$$

和

$$\begin{aligned} \frac{\mu_n(\xi)}{kT} &= \ln C_n(\xi) + 2 \ln \frac{2C_n(\xi)}{\sqrt{\pi}} + \frac{\eta_n(4-3\eta_n)}{(1-\eta_n)^2} \\ &\quad + 2 + \beta\xi + \sqrt{\pi} \\ &\quad + 2v_0 C_n(\xi) \frac{(v_0 C_n(\xi) - 2)}{(v_0 C_n(\xi) - 1)^3}. \end{aligned} \quad (22)$$

当微管体系处于稳定的平衡态时, 两相的化学势相同, 且与高度无关. 故平衡态的定域微管浓度满足下面的条件:

$$\frac{dp_{n,i}(\xi)}{d\xi} = -mgh C_{n,i}(\xi). \quad (23)$$

把方程 (19) 和 (20) 分别代入方程 (23) 中, 可得两相处于平衡态时的定域微管浓度分别为

$$C_n(\xi) \approx \frac{C_n}{I_1(x)} e^{-\frac{(\beta\xi+3)}{1+\sqrt{\pi}}} \quad (24)$$

和

$$C_i(\xi) \approx \frac{C_i}{I_2(x)} e^{-(\beta\xi+3+\frac{9\pi\delta}{8})}, \quad (25)$$

其中 C_n 和 C_i 分别表示向列相和各向同性相中的无量纲的平均微管浓度,

$$I_1(x) = \int_0^x e^{-\frac{(\beta\xi+3)}{1+\sqrt{\pi}}} d\xi$$

和

$$I_2(x) = \int_x^1 e^{-(\beta\xi+3+\frac{9\pi\delta}{8})} d\xi$$

是各自的归一化系数.

当微管系统处于平衡态时, 两相的渗透压和化学势在相边界 $\xi = x$ 处分别相等, 即

$$\begin{aligned} p_n(x) &= p_i(x), \\ \mu_n(x) &= \mu_i(x). \end{aligned} \quad (26)$$

在各向同性相中, 把方程 (25) 分别代入方程 (19) 和 (21) 中; 同理, 在向列相中, 把方程 (24) 分别代入方程 (20) 和 (22) 中, 并设

$$C_n(x) = \frac{C_n}{I_1(x)} e^{-\frac{(\beta x + 3)}{1 + \sqrt{\pi}}}$$

和

$$C_i(x) = \frac{C_i}{I_2(x)} e^{-(\beta x + 3 + \frac{9\pi\delta}{8})}.$$

于是两相在相边界上的共存关系 (26) 式可以表示为

$$\begin{aligned} & (1 + \sqrt{\pi})C_n(x) + 2v_0[C_n(x)]^2 \frac{(v_0C_n(x) - 2)}{(v_0C_n(x) - 1)^3} \\ &= C_i(x) + 2v_0[C_i(x)]^2 \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) \frac{(v_0C_i(x) - 2)}{(v_0C_i(x) - 1)^3}, \\ & \ln C_n(x) + 2 \ln \frac{2}{\sqrt{\pi}} C_n(x) + 1 + \sqrt{\pi} \\ & + \frac{v_0C_n(x)(4 - 3v_0C_n(x))}{(1 - v_0C_n(x))^2} \\ & + 2v_0C_n(x) \frac{(v_0C_n(x) - 2)}{(v_0C_n(x) - 1)^3} \\ &= \ln C_i(x) + \frac{v_0C_i(x)(4 - 3v_0C_i(x))}{(1 - v_0C_i(x))^2} \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) \\ & + 2v_0C_i(x) \left(1 + \frac{3\pi\delta}{8}\right) \frac{(v_0C_i(x) - 2)}{(v_0C_i(x) - 1)^3}. \end{aligned} \quad (27)$$

3 数值结果和讨论

在方程组 (27) 中, 令 $x = 0$ 表示各向同性相的出现, $x = 1$ 表示向列相的出现, 结合微管体系的质量守恒条件 $C = C_n + C_i$, 数值地求解方程组 (27),

可分别求得平衡态时各向同性相和向列相的无量纲的平均微管浓度 C_i 和 C_n 的值, 同时也可以得到两相及共存区域的相边界. 图 1 是典型的无量纲的总的平均微管浓度 C 随无量纲参数 β 变化关系的相图, 该相图表明重力作用促使微管蛋白溶液从各向同性相向向列相转变, 并且在很大程度上拓宽了相变 (即相共存) 区域, 而且随着重力加速度或微管浓度的增加, 相变区域会变得更宽. 相变反映了各向同性相的生长和其沉积变为向列相的一个内部相互作用的过程.

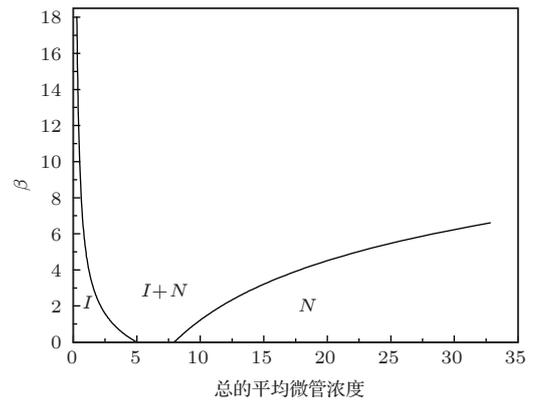


图 1 微管蛋白聚合物溶液在重力场中的相变图 (它表示当微管长度为 $5 \mu\text{m}$ 时, 无量纲的总的平均微管浓度 C 随与重力场相关的无量纲参数 β 的变化关系, 这里 I 代表各向同性相, N 代表向列相, $I + N$ 指代相共存区域 (即相变区域))

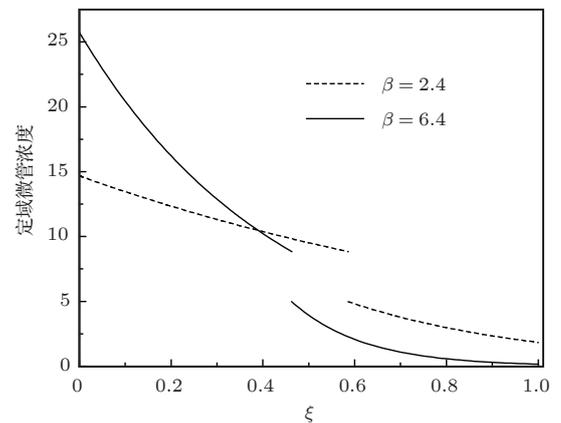


图 2 在给定 β 值的情况下, 无量纲的定域微管浓度 $C(\xi)$ 随无量纲高度 ξ 变化关系的图示 (实线代表 $\beta = 6.4$, 虚线代表 $\beta = 2.4$, 无量纲的总的平均微管浓度取为 $C = 7.8$, 微管长度取 $L = 5 \mu\text{m}$)

图 2 表示当 β 的值确定时, 定域微管浓度 $C(\xi)$ 随高度 ξ 变化关系的图示. 该图表明重力场及微管之间的相互作用促使微管向下漂移, 从而在微管溶液中形成微管浓度随高度的梯度分布. 随着 β 的增

大, 容器底部的定域微管浓度逐渐变大, 顶部的定域微管浓度逐渐减小, 使浓度梯度分布变得更加明显; 同时, 随着重力的不断增大, 溶液中微管聚合物只会从容器的上部不断向下收缩, 使相边界的位置逐渐变低. 两相在相边界层的浓度与没有重力场作用时的浓度分别相等, 这是因为所有的微管在给定层内的重力势能相等的缘故, 而定域微管浓度在相边界上不连续, 存在突然跃变.

最初系统中的微管蛋白分子处于各向同性分布时, 微管体系的取向熵最大. 在重力场和微管分子之间几何体斥效应的共同作用下, 在容器底部出现了一种具有长程取向序的极性向列相液晶结构. 显然, 微管分子的这种极性液晶性质会影响微管在细胞的内表面的排列. 正如 Tabony 科研小组的实验结果一样, 微管分子与实验中光学容器单元的最大面积 (40 mm×10 mm) 平行地排列起来, 而微管分子的两端指向表面积最小的区域, 这种排列在很大程度上减少了系统的构型熵. 微管分子的这种依赖于重力场的排列在细胞形态形成和生物发育成长过程中起着极其重要的作用.

由于微管蛋白溶液中的微管是一种极性结构, 因此微管始终处于聚合和解聚不断调整的动态不稳定状态之中. 在一定条件下, 微管一端发生聚合使微管延长, 而另一端发生解聚使微管缩短, 称为踏车 (treadmilling) 现象^[22]. 这种踏车运动会使微管产生推力或聚合力^[19] 从而导致微管之间的相互接触或碰撞, 并与微管间的相互作用发生耦合从而实现向列相结构有序与无序之间的转变. 有序态和无序态之间的转变是通过不连续的相变完成的, 与植物微管一样, 通过调控微管的动力学参数如聚合-解聚速率 (assembly rate-disassembly rate)、成核速率 (nucleation rate), 灾变速率 (catastrophe rate) 等往往也会诱发有序相与无序相之间的相变^[23], 这种自组装形成的微观有序结构与有序化过程密切相关.

4 结 论

本文通过引入函数标度变换的方法, 建立了适用于浓度较高的微管蛋白溶液系统在重力场和环境温度下的自由能函数. 对系统自由能函数取极值, 给出了该系统的定域微管浓度、渗透压和化学势等物理化学表达式, 进而给出了各向同性相与向列相处在平衡态时的物理化学特性. 基于上述理论模型, 数值计算中着重探讨了重力场作用下微管体

系从各向同性相到向列相的转变过程, 这一相变表明微管体系的自组装过程对重力场是非常敏感的. 重力的作用, 不仅引起微管蛋白溶液浓度的不均匀性, 促使容器底部形成向列相, 而且极大地拓宽了相共存区域.

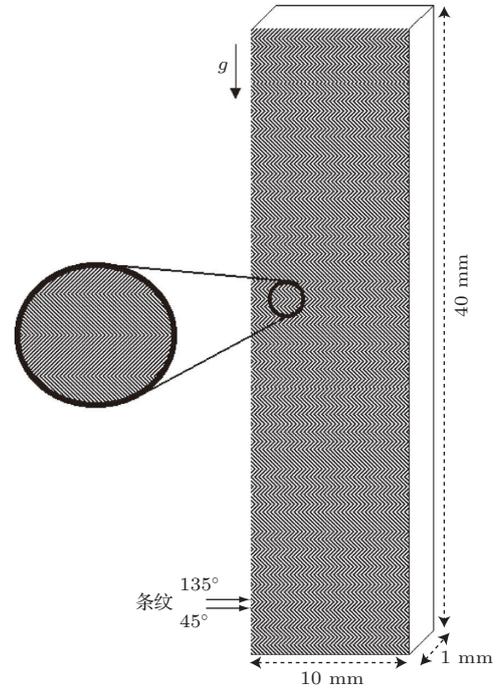


图3 重力场作用下微管蛋白自组装形成的宏观空间模式 (引自文献^[8])

在 Tabony 科研小组的实验^[9]中, 地球重力场^[8]条件下在尺寸为 (40mm ×10 mm×1 mm) 的光学容器单元中出现了条纹状的宏观的微管空间模式, 由一系列有高度取向序排列的微管束构成的两类相邻的微管条纹与水平方向所成的角度分别为 45° 和 135°, 如图 3 所示. 我们得到的理论结果与上述实验现象是一致的, 即地球重力对微管系统的自组装过程会产生很大的影响; 而在微重力 ($2 \times 10^{-4}g$)^[10] 条件下, 如图 4 所示, 样品生长各向同性, 没有任何条纹出现. 这一现象与我们的理论结果相符: 当体系的重力势能等于或大于其热能 kT 即 $(mgh/kT)N = \beta N \geq 1$ 时, 重力的影响才是显著的; 而在微重力条件下, $\beta N \sim 10^{-4} \ll 1$, 故微重力的影响是微不足道的. 在他们的实验中, 微管的平均长度约 5 μm , 微管蛋白二聚体的浓度为 10 mg/ml, 它们中的 70% 聚合形成微管, 因此微管的浓度与本文得到的向列相的边界浓度非常接近; 而且有高度取向序的平行排列的微管之间是有间隔的, 这一现象说明微管分子之间存在着较小的排斥力的作用, 从而使微管体系在地球重力场作用下的

自组装行为显示出典型的极性液晶的特征.

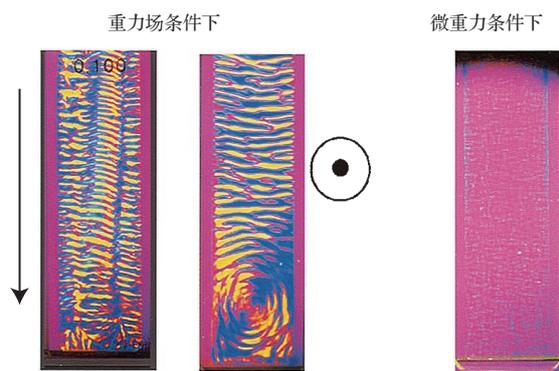


图4 1g和微重力场作用下微管蛋白自组装形成的空间模式(引自文献[10])

重力作用破坏了最初均匀分布的微管蛋白溶液各向同性的对称性,从而触发了微管蛋白溶液的自组装过程,并引起微管凝聚物的总体生长,最终导致一些器官形态和空间模式的出现.这些过程在地球上生命物质的生长发育过程中可能起着非常重要的作用.此外,重力的作用效果可能为发生在植物系统中的生物引力向性提供某些潜在的解释说明[24-26].除重力场外,电场对微管体系自组装过程的作用已经很清楚,见Unger和其合作者的工作[27];而Bras和其合作者[28]对磁场对微管体系自组装过程的影响做了很好的描述.这些外场在关键时刻的作用就像一个开关,有效地形成有特定取向序的微管排列,而这些取向特定的微管排列会参与到细胞内以后的其他生命活动中去,从而使弱场的作用转化到细胞内并被进一步放大.

参考文献

[1] de Pablo P J, Schaap I A T, MacKintosh F C, Schmidt C F 2003 *Phys. Rev. Lett.* **91** 098101

[2] Vandana Y, Sutapa M 2011 *Phys. Rev. E* **84** 062902
 [3] Chen Y, Qiu X J 2003 *Acta Phys. Sin.* **52** 1554 (in Chinese) [陈莹, 邱锡钧 2003 物理学报 **52** 1554]
 [4] Chen Y, Qiu X J 2005 *Chin. Phys.* **14** 427
 [5] Kis A, Kasas S, Babic B, Kulik A J, Benoît W, Briggs G A D, Schönenberger C, Catsicas S, Forró L 2002 *Phys. Rev. Lett.* **89** 248101
 [6] Ji X Y, Feng X Q 2011 *Phys. Rev. E* **84** 031933
 [7] Bela M. M 2012 *Phys. Rev. E* **86** 011902
 [8] Portet S, Tuszyński J A, Dixon J M, Sataric M V 2003 *Phys. Rev. E* **68** 021903
 [9] Tabony J, Job D 1992 *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* **89** 6948
 [10] Papaseit C, Pochon N, Tabony J 2000 *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* **97** 8364
 [11] Spacelab I Reports 1984 *Science* **225** 205
 [12] Zisckind N, Elinson R P 1990 *Growth Differ* **32** 575
 [13] Beetschen J C, Gautier J 1987 *Development* **100** 599
 [14] Malacinski G M, Neff A W 1989 *Adv. Space. Res.* **9** 169
 [15] Elinson R P, Rowning B 1988 *Dev. Biol.* **128** 185
 [16] de Gennes P 1982 *Polymer Liquid Crystals* (New York: Academic Press) p117
 [17] Parsons J D 1979 *Phys. Rev. A* **19** 1225
 [18] Baulin V A, Khokhlov A R 1999 *Phys. Rev. E* **60** 2973
 [19] Björn Z, Jan K 2013 *Phys. Rev. E* **87** 012703
 [20] Congping L, Peter A, Gero S 2013 *Phys. Rev. E* **87** 052709
 [21] Sin-Doo Lee 1987 *J. Chem. Phys* **87** 4972
 [22] Margolis R L, Wilson L 1978 *Cell* **3** 1
 [23] Shi X Q, Ma Y Q 2010 *PNAS* **107** 11709
 [24] Driss-Ecole D, Lefranc A, Perbal G 2003 *Physiologia Plantarum* **118** 305
 [25] Himmelpach R, Wymer C L, Loyd C W, Nick P 1999 *The Plant Journal* **18** 449
 [26] Fischer K, Schopfer P 1998 *The Plant Journal* **15** 119
 [27] Stracke R, Böhm K J, Wollweber L, Tuszyński J A, Unger E 2002 *Biochemistry and Biophysics Research Communications* **293** 602
 [28] Bras W, Diakun G P, Diaz J F, Maret G, Kramer H, Bordas J, Medrano F J 1998 *Biophysical Journal* **74** 1509

Nematic ordering pattern formation in the process of self-organization of microtubules in a gravitational field

Hu Jian^{1)†} Qiu Xi-Jun²⁾

1) (*Department of Mathematics and Physics Teaching, Shanghai Institute of Technology, Shanghai 200235, China*)

2) (*College of Sciences, Shanghai University, Shanghai 200444, China*)

(Received 1 July 2013; revised manuscript received 23 December 2013)

Abstract

By virtue of a functional scaling, the free energy for cytoskeletal microtubule (MT) solution system in the gravitational field has been proposed theoretically, and on this basis the influence of gravitational field on MT's self-organization process is studied. A concentration gradient coupled with orientational order characteristic of nematic ordering pattern formation is the new feature emerging in the presence of gravity. Theoretical calculation results show that gravity facilitates the isotropic to nematic phase transition, which is reflected in a significantly broader transition region and the phase coexistence region increases with increasing g or MT concentration. We also discuss the numerical results obtained due to local MT concentration changing with the height of the vessel and some phase transition properties.

Keywords: cytoskeletal microtubule, gravitational field, concentration gradient, nematic ordering

PACS: 82.35.Pq, 64.75.Va, 64.60.A-

DOI: [10.7498/aps.63.078201](https://doi.org/10.7498/aps.63.078201)

† Corresponding author. E-mail: shdxhj2005@163.com