

- [13] C. Z. Weber, *Angew. Math. Mech.*, **11** (1931), 136.
- [14] M. Orme, *Phys. Fluids*, **A**, 3-12 (1991), 2936.
- [15] Shao-Sheng Qian, in *Rarefied Gas Dynamics V*, II, V. Boffi and C. Cerignani ed., B. G. Teuber Stuttgart, (1986), 144.
- [16] E. P. Muntz et al., in *Rarefied Gas Dynamics V*, II, H. Oguchi ed., University of Tokyo Press, (1984), 919.
- [17] L. P. Chin, P. G. LaRose and R. S. Tankin, *Phys. Fluids*, **A**, 3-8 (1991), 1897.
- [18] K. Anders and A. Frohn, in *Rarefied Gas Dynamics V*, II, H. Oguchi ed., University of Tokyo Press, (1984), 975.
- [19] Shao-Sheng Qian et al., *Rev. Sci. Instrum.*, No. 12 (1992), 5808.
- [20] 钱绍圣等, 宇航计测技术, **12-2**, (1993), 52.

生命科学中的物理问题讲座

第七讲 生物膜液晶模型的若干研究进展

欧阳钟灿 刘寄星

(中国科学院理论物理研究所, 北京 100080)

简述了生物膜液晶模型理论研究的最新进展及其可能的实际应用——用细胞的形状推断细胞的内压与膜电位。

关键词 生物膜, 液晶, 复杂流体, 软材料

Abstract

A brief review is presented of some new results recently obtained on the liquid crystal model of biomembranes. It is shown that the cell internal pressure and the membrane potential of a cell can be determined by the cell shape.

Key words biomembrane, liquid crystal, complex fluid, soft matter

一、液晶与生物膜

自从液晶显示技术在 70 年代崛起, 人们对液晶已不再陌生。一般而言, 大多数棒状有机化合物在适当温度下都显现液晶相。此种介于固体与液体(指各向同性相)的中介相兼有液体与晶体的特征, 这乃是 Lehmann 将它取名为液晶的缘由。液晶按其成分可分为两大类。第一类是由单一成分组成的液晶, 叫热致液晶, 热致的意思是指该液晶相的出现是由于温度变化所致。第二种是由多种成分组成的混合溶液液晶, 称为溶致液晶。顾名思义, 溶致液晶的相变化是由溶液的浓度控制的。应该指出, 溶致液晶也受温度变化的影响, 所以溶致与热致的划分并非绝对。

法国人 Friedel 把热致液晶分为沿用至今的三大类: 丝状相 (nematic)、螺旋状相 (cholesteric), 和层状相 (smectic)。最后一类的名称 smectic 是取自希腊文, 原意是肥皂。而肥皂的水溶液则是一种溶致液晶, 其结构有一

类与层状相液晶十分相似, 它是由脂肪酸盐分子构成的层与水溶液构成的层相间排列而成, 因而被称为溶致液晶的层状相 (L 相)。在足够的水溶液的条件下, 脂肪酸盐分子组成的层会逐渐变薄, 最薄时达到只有两个分子层, 这就成为凝聚态物理中研究二维系统现象的一种理想客体。

随着温度的变化, 层状相液晶分子的排列会从垂直于层表面变为倾斜, 其质心在层中的分布也可从无序变为有序 (或点阵结构)。因此, 细分之下, 层状热致液晶目前至少已有 14 种亚相被确认, 而分为 S_A, S_B, S_C, \dots 等相。类似的道理, 根据分子在层面上的不同排列, L 相溶致液晶也可分为不同的亚相, 如 L_a, L_b, \dots 等等。如果把肥皂液换为类脂 (lipid) 液, 所得到的类脂双层膜 (lipid bilayer) 即是生物膜的原型, 由这种类脂双层膜闭合而成的泡即成为研究生物膜泡的一种模型。实际的细胞膜 (membranes of cell) 是由磷脂 (phospholipid) 与蛋白质、酶等组成的分子双层膜结构。用溶

致液晶的观点来看待生物膜即是我们所说的生物膜液晶模型。

为什么脂肪酸盐分子和磷脂分子会构成功子双层膜？其基本原因是俗话所说的“油水不相容”。属于水这一类分子是所谓的极性分子，其分子总体来说虽是电中性，但正负电荷在组成分子的各个原子和键上的分布并不均匀，因此分子的某一端略呈正电性，而另一端略呈负电性。而属于油这一类的分子，正负电荷在分子的各部位分布基本均匀，因而称为非极性分子。将两类分子混合，在热运动和电相互作用下，极性分子会相互偶聚在一起（对水来说，则

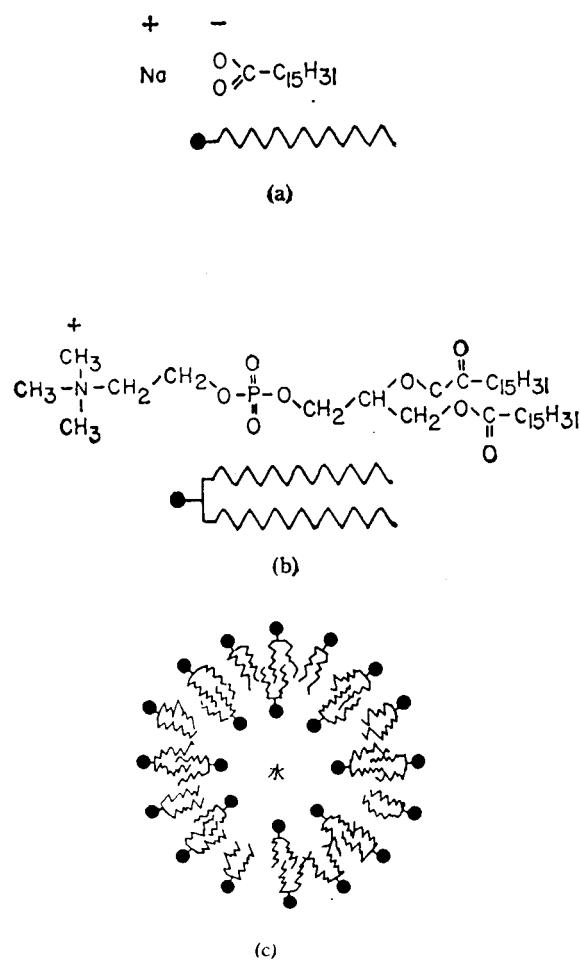


图 1 典型的双亲分子
 (a) 一种肥皂分子；
 (b) 一种磷脂分子；
 (c) 双亲分子双层膜构成的膜泡

是所谓氢键耦合），而非极性分子则另居一隅，最后，油水将各自分开。很大一类有机分子则更有趣，分子的一端是极性基团，而另一端则属油性分子的非极性。所以，该分子极性端亲水 (hydrophilic)，非极性端亲油或疏水 (hydrophobic)，是所谓的双亲 (amphiphilic) 分子。从用途上讲，有时它们也称为表面活性剂 (surfactant)，因为在水溶液中，它们强烈倾向于在表面分溶，使其非极性碳氢链伸向水面空气一侧，以避免与水分子的接触。这种性质使肥皂具有降低水的表面张力和把油污包裹到水的表面，因而具有润滑与清洁的用途。双亲分子在水面上一般形成单层分子膜。在水面以下，即在溶液中，它们可构成这样的“三明治”：两个外表面是这类分子的极性基团（接触水），中间夹有这类分子的疏水链（与水隔离），这就形成双亲分子的双层膜。图 1 是一种典型的肥皂分子和磷脂分子的示意图，其中粗黑点表示极性基团，波折线代表分子的疏水碳氢链，图的右边刻画出磷脂双层膜围成的泡 (vesicle)。从这个模型出发，细胞，或者说生命的基本单元至少需要有两类分子：水与双亲分子。这也是水同阳光一样是生命起源的重要因素的原因之一。

二、液晶生物膜理论

从分子排列的对称性而言，双亲分子的层状相 (L 相) 等价于热致层状相。但遗憾的是，长期以来，这两个领域的研究却是独立地进行，所用的符号 (S 与 L) 也互不相同。热致液晶层状相 smectic 一词却是来自溶致液晶肥皂的本义（见上节）。70 年代以前，研究溶致液晶的学者只是详细探讨双亲分子作为特殊溶质的溶液性质，是胶体化学的内容。而研究层状相液晶的人也很少去了解溶致液晶的内容。打破这种僵局的是一位德国的物理学家 W. Helfrich。在 1973 年，他注意到 S_A 相与 L_a 相的相似性，并首次采用 S_A 相弹性理论建立双亲分子膜液体相 (L_a) 的弹性理论¹⁴，从而提出了生物膜的液晶理论。这个理论已经成为软物质凝聚态物理一个重要的前沿课题。P. G. de Gennes 至

少已经两次在文章中把 Helfrich 誉为这个理论的开创者：第一次是在胶体与界面科学杂志上^[2]，第二次是在他 1991 年诺贝尔物理奖的演讲词^[3]中。遵循这条思路，我们已把生物膜液晶理论向螺旋相(cholesteric)液晶作了推广^[4]，从而建立了手征生物膜螺旋结构的定量理论。关于生物膜液晶理论的发展与成就，我们已作过详细介绍^[5]。这里要介绍的是这些理论的一些最新进展，是文献[5]发表后作出的一些新成果，其中包括弄清了文献上广为流传的两个轴对称泡形状方程所存在的问题，给出了红血球双凹碟形的第一个解析解，给出了与最新实验发现——非对称环形泡相符的解析解，提出了在生物物理实际应用中有广泛前景的新理论——用测量细胞形状推断细胞的内压与膜上的电压。这些不到两年时间所得出的新结果在一定程度上显示了液晶生物膜模型对生物膜研究的推动。因此，下面的介绍的内容不仅仅是作为文献[5]的继续，而是希望引导从事生物膜研究的物理工作者与生物工作者对这个新的理论给予更多的关注。生物膜研究工作者的丰富的膜知识与实际经验肯定有助于这个膜模型研究的进一步深入。从这个意义出发，笔者特别感谢中国物理学会与中国生物物理学会 1993 年 5 月间组织的座谈会所提供的机会，使我们能把生物膜的液晶模型介绍给大家。

三、轴对称泡形状方程的三种不同形式

Helfrich 液体膜自由能公式是 1973 年提出的^[1]，但普遍膜泡形状方程迟至 1987 年才导出^[6]：

$$\Delta p - 2\lambda H + k(2H + c_0)(2H^2 - 2K - c_0 H) + 2k\nabla^2 H = 0. \quad (1)$$

方程迟导出的原因固然是由于问题所涉及的数学复杂性，但更主要的原因是从 1973 年到 1987 年，人们所研究的都是轴对称泡，跟踪的是如何解释人红血球的正常形状——双凹碟状（图 2）。在这种对称性限制下，若以 z 轴为对称轴，人们只要求出沿 z 轴的剖面曲线 $z(\rho)$ ，便可由它旋转得出整个细胞曲面。换言之，细胞的形状方程便退化为常微分方程。在微分几何中，对于旋转对称曲面，人们常用更方便的参数变换式

$$z(\rho) = z(0) + \int_0^\rho \tan \phi(\rho') d\rho' \quad (2)$$

来描述曲面，式中 ρ 是曲面点距对称轴的距离，角度 $\phi(\rho)$ 是曲面切平面与水平面的夹角（图 2）。把这种表示式代入 Helfrich 自由能公式，人们得到由 $\phi(\rho)$ 及其导数表示的自由能积分。取 $\phi(\rho)$ 为独立变分函数，由自由能变分，人们得出 $\phi(\rho)$ 的欧拉方程是一个二阶非线性微分方程。这个方程是 Helfrich 与 Deuling 1976 年推导的，一直被广泛使用着^[7]。

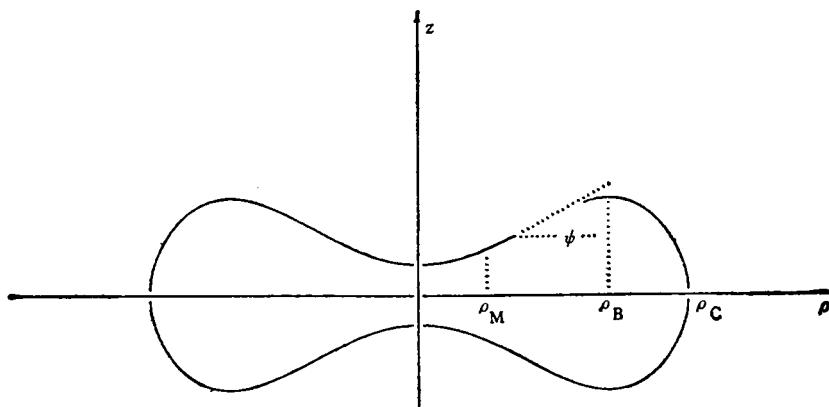


图 2 人红血球的双凹碟形及其几何描述

但我们在(2)式代入(1)式,得到的却是 $\phi(\rho)$ 的一个三阶微分方程^[9]。更奇怪的是,另一组德国学者在讨论轴对称泡时,既没有用Helfrich 方程,也没有注意普遍方程的存在。他们是先将对称曲面的经线用弦长参数化后,然后再对自由能变分,得出一组与 $\phi(\rho)$ 三阶微分方程等价的方程组^[10],但其等价三阶方程与我们给出的三阶方程^[9]明显不相同。

从同样的自由能出发,得出了完全不相同的三个描述轴对称泡的微分方程,究竟那一个是正确的呢?经过认真分析,我们发现,Helfrich 方程和后一个三阶方程的推导在自由能求变分时都有问题,其独立变分函数都取得不对^[10]。如果亦先用对称化的参数表示自由能,正确的独立变分函数应当是轮廓线 $z(\rho)$ ^[10] 或对面的法向分量变分^[8]。Helfrich 与 Deuling 是取 $\phi(\rho)$ 为独立变分函数,而后一组德国学者则更离谱,本来应同时让 $z(s)$ 与 $\rho(s)$ (s 为弧长参数)改变,他们却仅仅变化 $\rho(s)$ 。我们还进一步搞清楚了 Helfrich 方程与普遍方程得出的正确方程^[8]之间的关系。原来正确的轴对称三阶方程^[8]有一个降一阶的积分表达式^[11],Helfrich 是该表达式积分常数取零的特例。所以 Helfrich 方程的解只是普遍方程的部分解,这就难怪由普遍方程得出的^[12]、为后来实验证实^[9]的环形解都未能为长期应用的 Helfrich 方程所包括。这个新发现当然为轴对称解的研究开拓了新的方向,它是 Helfrich 与 Deuling 方程提出后 20 多年来的一件很有意义的事件,即文献[7]所列的各家所绘制出的轴对称泡的形变相图是真正相图(尚未知)的沧海一粟。至于另一个方程^[9]则更加混乱不清^[10]。

然而,有关方程问题提出后^[8],文献[7]的作者之一,南斯拉夫的理论生物物理学家 Svetina 曾给作者之一来信^[13],声称对于光滑曲面,他们可以证明上面所述的三组方程给出同样的解。为了回答这个富有挑战性的问题(见上载 Helfrich 在 *Europhys* 的演讲),我们对轴对称泡问题作了进一步的研究。

四、血球形状的精确解

事实上,如上节已提及,在我们最早指出三个方程问题的文章^[9]中,已给出两个有问题方程的一个确凿的反例,即半径比为 $\sqrt{2}$ 的环形泡解^[12],该解代入上述三个方程,会得到三组不同的 Δp , λ 和 c_0 的约束条件。其中,只有由普遍方程导出的方程给出的条件允许有 $\Delta p = \lambda = c_0 = 0$ 的特解,而该特解又恰好是著名微分几何学家 Willmore^[14] 在 1982 年就证明的。所以,其他两个方程有问题不容置疑的。当然这个解本身是一个光滑曲面,这已经回答了 Svetina 的问题。但若能进一步找到一组亏格为零的球拓扑解析解,并表明它们是普遍方程导出的方程所特有,则说服力会更强。但对如同(1)式那样复杂的曲面方程,要找出(那怕是一个)非正球形的解析解,在数学上实非易事。即使是较为简单的,有问题的 Helfrich 方程,20 多年来都从未找出一个非球形的解析解。以前有关血球双凹碟形的工作(包括 Svetina 小组的工作)^[7],都是数值解,这对于追求严格证明的数学家来说,并不等于这些解真正是方程所存在的解。所以,我们面临的是一个难题。

然而,非常幸运的是,经我们与日本合作者的共同努力,我们发现了

$$\phi(\rho) = \arcsin [\rho c_0 \ln (\rho/\rho_B)] \quad (3)$$

是普遍方程(1)的解析解^[15]。该解存在条件是等渗透压($\Delta p = 0$)与忽略表面张力($\lambda = 0$),这两个条件正是美国生物化学家 Tanford 对生物膜分子自组织成泡的两个生物化学物理条件^[16]。(3)式中 ρ_B 是任意的积分常数,可由该解所包含的泡的体积确定,而对自曲率 c_0 无附加要求。进一步的分析指出,该解所代表的曲面的法向为^[15]

$$\mathbf{n} = [-\sin \phi(\rho) \cos \phi(\rho), -\sin \phi(\rho) \sin \phi(\rho), \cos \phi(\rho)], \quad (4)$$

也就是说该曲面处处可定向,是 Svetina 所要求的光滑曲面。图 2 就是由计算机从(3)式模

拟出来的一个曲面，其光滑性正如理论所预示。很重要的是，上节所述两个有问题的方程^[7,9]都不含此解（除非 $c_0 = 0$ ，即正球形）。至此，Svetina 的问题在球拓扑情况下也得到回答。在最近发表的一系列文章中^[8,10,11,15]，我们已从原则上及具体例子上弄清了三个方程为何不同，其中两个方程缺陷何在，为何不适用于描述轴对称泡。

特别应当指出的是，Helfrich 当初提出生物膜的液晶模型时，想要解决的一个实际问题便是红血球的正常形状的双凹碟形这个生理学难题。后来也确实有人用他与 Deuling 导出的方程，采用数值方法得出了 c_0 取一定负值时，可以得出呈现双凹碟形^[7]的解。但如上所述，许多人的长期研究还从未得出双凹碟形的解析解。现在有了如(3)式所示的解析解，在 c_0 为负，人们确实得到双凹碟形（图 2），而且此形状与实测红血球形状十分接近，这无疑是 Helfrich 生物膜液晶理论的严格的数学论证。当然，由于这个解存在的条件是 $\Delta p = 0$, $\lambda = 0$ ，虽说也有生物化学家 Tanford 的理论支持，但正常红血球到底能在多大程度上满足这两个条件，还有待生理学实验进一步验证。

五、杜邦曲面——非对称环形泡

自从理论上预示的半径比为 $\sqrt{2}$ 的环形泡^[12]为实验证实^[13]后，环形泡的理论与实验研究（见文献[18]所附的参考文献）给生物膜液晶模型注入一股新的热潮。之所以如此，是因为液晶生物膜理论已具备这样的能力：不仅能说明以往的观察事实（如血球形状），而且能预示并指导实验去发现尚未观察到的事实（如环形泡）。

在发现 $\sqrt{2}$ 环泡后，巴黎这一实验室又发现了亏格为 2，具有双洞的新膜泡^[14]，同时还发现有非轴对称亏格为 1 的膜泡。对于前者，理论尚难找到解析解，而对于后者，我们^[15]最近证明，杜邦曲面（Dupin cyclide）中的一簇，参数满足

$$\mu^2 = \frac{1}{2} (a^2 + b^2) \quad (5)$$

的非对称环确能满足(1)式。(5)式中的参数意义见图 3。将它直接与实验照片对比^[16]，符合很好。在理论物理意义上，(5)式指出，非对称环是 $\sqrt{2}$ 半径比对称环的共形变化，这一点是相当有意义的。这无疑使 Helfrich 液晶生物膜理论与现代理论物理的一些现代的概念挂了钩，增进了人们进行理论研究的兴趣。

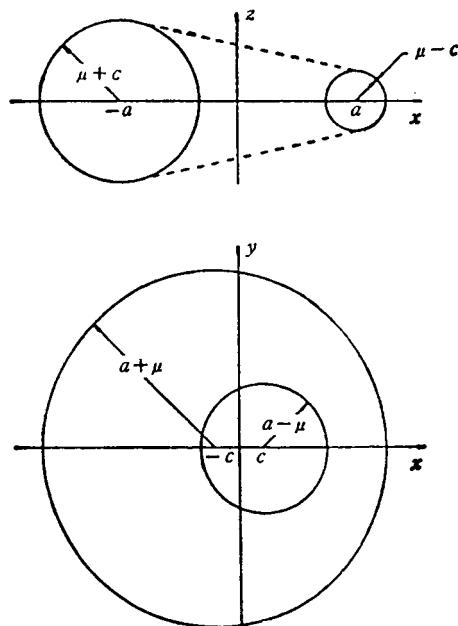


图 3 非轴对称环形泡的几何剖面

非对称环的理论与实验的符合更深一层的意义还在于对液晶生物膜模型的提法给予概念上的支持。事实上，早在 20 年代，Friedel 就在层状液晶中发现了所谓的焦锥织构，经布拉格在 30 年代 X 射线衍射证实，这是由一系列 Dupin cyclides 等距离堆叠而成的结构。所以，对称与非对称环形泡的理论与实验上的发现，实际上证明了生物膜的确处在液晶态。图 4 是 Smectic 液晶焦锥织构的示意图，其中上半部分是轴对称的，而下半部则是非轴对称的，生物膜的轴对称与非轴对称环可以说是包含在上下两种织构中的某一个杜邦环。

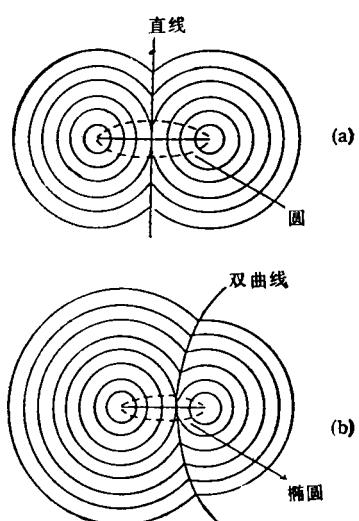


图 4 层状液晶常见的焦锥织构是由一系列杜邦环面等距离排列堆叠而成
 (a) 该织构的侧视剖面;
 (b) 该织构的顶视剖面

六、细胞内压与膜电位无损测量

液晶生物膜模型发展至今已有 20 多年,但由于投入研究的人员只是近年来才初具规模,因此在学术界影响尚不大。虽然最新的分子细胞生物物理教科书^[20]已开始采纳 Helfrich 的理论,但也只是作为描述红血球的形状的一种模型。欲使对理论,尤其是对复杂的数学描述手法不太习惯的生物学工作者正视液晶生物膜理论,我们有许多宣传工作要做。较有说服力也易于接受的办法,就是向生物工作者显示理论的实际应用。下面要介绍的就是我们最近的这种尝试^[21]。

在形状方程(1)式中,生物物理工作者最熟悉的莫过于参数 Δp , 它是描述膜两侧的渗透压差,其反号为 $-\Delta p = p_{\text{内}} - p_{\text{外}}$, 被称为细胞内压。这个物理量按膜化学定律,反映着细胞内外各种溶液成分的浓度比,所以测量内压的变化,一直是细胞生物学一个重要课题。但小如微米数量级的细胞,如何安装一个测量压差的装置实际又是难于解决的问题。即使已有各种间接推断的测量结果报道,但实验都只是在非

活体 (not *in vivo*) 中进行,其生物学意义便大打折扣。而且对同一种细胞,不同的小组报道不同的数值,有时连符号都是相反的,如人红血球,60 年代 Rand 与 Burton 发表的内压数值是 2.3mm 水柱,到 70 年代,Canham 报道的则是 -1.0mm 水柱,实叫人莫衷一是。

在膜生物物理化学中,另一个物理量膜的跨膜电压差 U 也至关重要。经典的电生物物理研究就是围绕它进行。跨膜电压的大小是与膜两侧的离子浓度有关,生物物理研究表明,维持跨膜电压的规律是一种“反常”的机制,与膜上的生物功能分子蛋白质,或离子通道的存在有关。测量膜电压过去只是在乌贼的巨索神经细胞中进行(该细胞长达几厘米),要在小如微米级的大多数细胞上测量则十分困难。

我们最近的工作^[21]表明,上述两个问题有可能在液晶模型中得到解决。利用液晶的挠曲电效应^[22](一种类似于固体的压电效应),我们证明形状方程的另一个重要参量——Helfrich 自由率 c_0 实际上与膜电位 U 有关:

$$c_0 = \epsilon_{11} U / k, \quad (6)$$

式中的 ϵ_{11} 是液晶挠曲电系数, ϵ_{11} 的数量级为 $10^{-4} \text{ dyn}^{1/2}$ 。所以若要知道 c_0 的数值,跨膜电位 U 实际是可以推断出来的,因为(6)式中的弹性系数 k 也是已知的,可用膜形状的热涨落测量,约为 10^{-12} erg 。这样,如果细胞形状为已知,则 $-\Delta p$ 与 U 都可以由(1)式计算出来。

事实上,对(1)式积分,我们可以得到以 Δp , c_0 , 及 λ 为未知数的一组线性方程^[21],代入测得的细胞的几何形状,三个未知数极易算出。为了示范,我们用冯元桢与 Evans 用的相差显微镜测得的人红血球形状,算出人红血球的内压为 -1.0mm 水柱, $U = -15.0 \text{ mV}$ 。前一个数值与 Canham 的结果相似,后一个结果与两个生物物理研究小组报道的数值 -14mV 与 -8mV,无论在数量级上还是在符号上都相近。这两个小组是直接用玻璃微电极穿刺细胞膜测量的。由于穿刺法是一种有损测量技术,穿孔导致离子的泄漏,所以两组的测量结果有较大的偏差是可以理解的。而我们提供的方

法——由形状算出内压与膜电压，则是一种无损测量，而且可以在活体条件下进行。由于近年来各种新式电镜及 CT 技术的发展，测量活体细胞的形状已非难事。

(6) 式把生物膜形状的抽象参量 c_0 与可测的膜电压联系起来，实际是再次得益于膜是液晶的基本观点。如果不是这样认识，几个看来风马牛不相关的物理量， c_0 , e_{11} , U , 和 k 能联系在一起实非显然。即使已知 c_0 的量纲是 cm^{-1} , $[k] = \text{erg}$, $[e_{11}] = \text{dyn}^{1/2}$, 人们也很难一下子想到 $[c_0][k]/[e_{11}]$ 会正好是电位的量纲。这一重要的基础物理关系正是在探讨理论的应用过程中发现的。

- [1] W. Helfrich, *Z. Naturforsch.*, **28C** (1973), 693.
- [2] P. G. de Gennes, *J. Colloid and Interface Sci.*, **125**(1988), 362.
- [3] P.G. de Gennes, *Rev. Mod. Phys.*, **64** (1992), 645.
- [4] Ou-Yang Zhong-can and Liu Ji-xing., *Phys. Rev. Lett.*, **65**(1990), 1679; *Phys. Rev. A*, **43**(1991), 6826.
- [5] 欧阳钟灿、刘寄星, 物理, **20**(1991), 714; Xie Yuzhang and Ou-yang Zhong-can, *Mod. Phys. Lett. B*, **6** (1992), 917.
- [6] Ou-Yang Zhong-can and W. Helfrich, *Phys. Rev. Lett.*, **59** (1987), 2486; *Phys. Rev. A*, **39** (1989), 5280.
- [7] H. Deuling and W. Helfrich, *J. Phys. (Paris)*, **37**(1976), 1335; J. Jenkins, *J. Math. Biophys.*, **4**(1977), 149; M. Peterson, *J. Appl. Phys.*, **57**

(1985), 1739; S. Svetina and B. Zeks, *Eur. Biophys. J.*, **17**(1989), 101; L. Miao et al., *Phys. Rev. A*, **43**(1991), 6843.

- [8] Hu J.G. and Ou-Yang Zhong-can, *Phys. Rev. E*, **47** (1993), 461.
- [9] U. Seifert, *Phys. Rev. Lett.*, **66** (1991), 2404; U. Seifert, K. Berndl, R. Lipowsky, *Phys. Rev. A*, **44**(1991), 1187; J. Berndl et al., *Europhys. Lett.*, **13**(1990), 659; R. Lipowsky, *Nature*, **349** (1991), 475.
- [10] W.M. Zheng, J.X. Liu, J.G. Hu, *Chinese Phys. Lett.*, (to be published); W.M. Zheng and J.X. Liu, *Commun. in Theor. Phys.*, (to be published).
- [11] W.M. Zheng and J.X. Liu, *Phys. Rev. E*, **48** (1993), 2856.
- [12] Ou-Yang Zhong-can, *Phys. Rev. A*, **41** (1990), 4517.
- [13] S.Svetina, private communication.
- [14] T.J. Willmore, *Total Curvature in Riemannian Geometry*, Horwood Ltd., Chichester, (1982).
- [15] H. Naito, M. Okuda, Ou-yang Zhong-can, *Phys. Rev. E*, **48** (1993), 2304.
- [16] C. Tanford, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **76** (1979), 3318.
- [17] M. Mutz and D. Bensimon, *Phys. Rev. A*, **43** (1991), 4525.
- [18] B. Fourcade, M. Mutz, D. Bensimon, *Phys. Rev. Lett.*, **68**(1992), 2551.
- [19] Ou-Yang Zhong-can, *Phys. Rev. E*, **47** (1993), 747.
- [20] R.J. Nossal and H. Lecar, *Molecular and Cell Biophysics*, Addison-Wesley, Redwood, (1991), 174.
- [21] Ou-Yang Zhong-can, Hu Jian-guo, Liu Ji-xing, *Mod. Phys. Lett. B*, **6** (1992), 1577.
- [22] P. G. de Gennes, *The Physics of Liquid Crystals*, Oxford, (1974).