

活力物质的非平衡结构和动力学^{*}

施夏清¹ 马余强^{2,1,†}

(1 苏州大学软凝聚态物理及交叉研究中心 苏州 215006)

(2 南京大学固体微结构国家重点实验室和物理学院 南京 210093)

摘要 活力物质是一类典型的非平衡态体系,已成为软凝聚态物理新近发展的一个重要研究方向.活力物质由微驱动粒子组成,驱动力独立地施加在体系中的每个粒子上.文章概述了作者平时研究中所关注的一些活力物质系统中出现的十分有意义的现象,着重介绍了活力物质系统的构成,以及活力物质的气液态、铁磁态、向列相态和凝胶状态中涌现出的非平衡结构及其特殊的动力学行为.

关键词 活力物质,非平衡态,软凝聚态物理,向列相,凝胶

Non-equilibrium structure and dynamics of active matter

SHI Xia-Qing¹ MA Yu-Qiang^{2,1,†}

(1 Center for soft condensed matter physics and interdisciplinary research, Soochow University, Suzhou 215006, China)

(2 National laboratory of solid state microstructure and school of physics, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

Abstract Active matter is a typical non-equilibrium system, which has become an important developing field in soft condensed matter physics. It is composed of micro-driven particles, where driving forces are applied on every particle independently. In this introductory article, we give a brief account of some specific active matter systems, where interesting phenomena are observed or predicted. We describe the structure, behavior and special dynamics of various active states, such as active liquid-gas, ferromagnetic, nematic, and gel states.

Keywords active matter, non-equilibrium state, soft condensed matter physics, active nematic, active gel

1 引言

当我们看到天空中自由翱翔的鸟群或者海底世界中成片的鱼群时,很难想象这会是一个物理学家应关注的问题.自从1995年T. Vicsek等人在Phys. Rev. Lett. 上用一个简单的模型研究这一问题开始,人们逐渐认识到在这些现象中可能蕴含着非常丰富的非平衡物理性质^[1-4].同时,随着软物质物理的飞速发展以及物理学家对生命系统的研究日益关注,人们发现类似的非平衡现象和体系在自然界中广泛存在,特别是在生命现象中扮演着重要的角色.这个在软凝聚态物理和统计物理框架下发展起来的新兴交叉学科的研究方向就是本文关注的活力物质(active matter)体系.

简单地说,活力物质是一类微驱动系统^[5].首

先,它是一种典型的非平衡驱动体系.其次,它与传统的带有宏观梯度的外场驱动不同,活力物质系统中所施加的驱动力独立作用于每个粒子,方向取决于粒子的本身.在系统没有发生自发对称破缺的情况下,活力物质的驱动力分布从大尺度来看是均匀的,而且是各向同性的.典型的系统除了上面提及的鸟群、鱼群这样十分宏观的系统之外,还有可以自由游动的细菌形成的细菌群落,生长迁移的上皮细胞皮层,细胞内部的细胞骨架系统等等.活力物质体系的定义十分清楚和简单,但是这样简单的系统会自发地涌现出异常丰富的动力学现象.如何去理解这

^{*} 国家自然科学基金理论物理专项基金;科学部主任基金(批准号:11047027)资助项目;国家自然科学基金重大研究计划重点项目(批准号:91027040)

2011-11-28 收到

[†] 通讯联系人. Email: myqiang@nju.edu.cn

些复杂现象背后的物理机制,同时又如何去应用这类物质体系具有的丰富而有趣的物理性质,是促使这一新兴研究方向在最近十多年来变得非常活跃的重要因素.

2 活力物质的基本组成单元

构成活力物质的基本组成单元需要具备一定的自驱动能力,也就是说,这些构筑单元在某些自由度上具有更强的运动动能.这一特点直接破坏了平衡态时的能量均分定理,从而使系统处于非平衡态.活力物质的基本组成单元自身具有一定的内部结构.通过这种内部构造,个体将各种形式的能量转化为空间运动的动能.比如,运动中的鸟类、鱼类、细菌或者细胞可以将食物或营养成分中的化学能转化为动能,它们的内部构造就十分复杂.化学能本身对运动的方向没有选择,同时热力学第二定律告诉我们,在平衡态时,系统结构的不对称性并不能导致体系自发的有序运动.活力物质的构成单元之所以能表现出在特定时间尺度上的定向运动能力,是依赖于其内部结构利用化学反应产生的非平衡性质来破坏系统的动力学对称性^[6].

2.1 微管、微丝和分子马达

活力物质中的一大类体系由细胞骨架(cytoskeleton)中的蛋白纤维和分子马达蛋白(molecular motor)构成.细胞骨架顾名思义维持了细胞的力学特性,同时对于细胞的动力学性质,比如细胞迁移、分裂等等,具有十分重要的作用^[7].细胞骨架纤维包括微管(microtubule)、微丝(filament)和中间纤维(intermediate filament).这些蛋白纤维分布在细胞的不同部位,承担不同的细胞功能.分子马达蛋白包括肌球蛋白(myosin)、驱动蛋白(kinesin)和动力蛋白(dynein).一般来说,肌球蛋白附着在微丝上,而驱动蛋白和动力蛋白则附着在微管上,出现在不同的亚细胞结构中.在细胞的骨架系统中,分子马达可以直接利用高能磷酸键在水解过程中释放的化学能来驱动自身在带有极性的微丝或者微管上做定向迁移.在这一过程中,溶液中 ATP 分子的水解反应破坏了细致平衡条件,分子马达蛋白的变构效应与骨架系统的极性结构耦合,诱发动力学不对称性^[8].

分子马达在骨架微丝上的定向迁移不仅是细胞骨架集体运动的关键,更是细胞和细菌运动的基础.图 1 展示了一些典型的分子马达和细胞骨架的系统.实验上通过分子马达实现微管或者微丝的动态交联,使分子马达拖动蛋白微丝发生相对迁移,从而

实现系统的微驱动(见图 1(a))^[9,10].或者在迁移率检测(mobility assay)实验中,使用固定在底板上的分子马达驱动蛋白微丝在准二维空间运动(见图 1(b))^[11].由于附着的蛋白微丝的迁移方向取决于微丝自身的取向,所以系统同样表现出自驱动特性.在某些特定的系统中,蛋白纤维甚至可以通过踏车运动(treadmilling)来实现自驱动^[12].在细胞片状伪足中,肌动蛋白微丝的聚合和 Arp2/3 蛋白的分叉作用形成的网络状结构构成了伪足的前端(见图 1(c))^[13,14].细胞骨架系统为活力物质的实验和理论研究提供了非常好的模型体系,同时对该系统的研究将有助于我们更深刻地认识细胞动力学的物理机制.

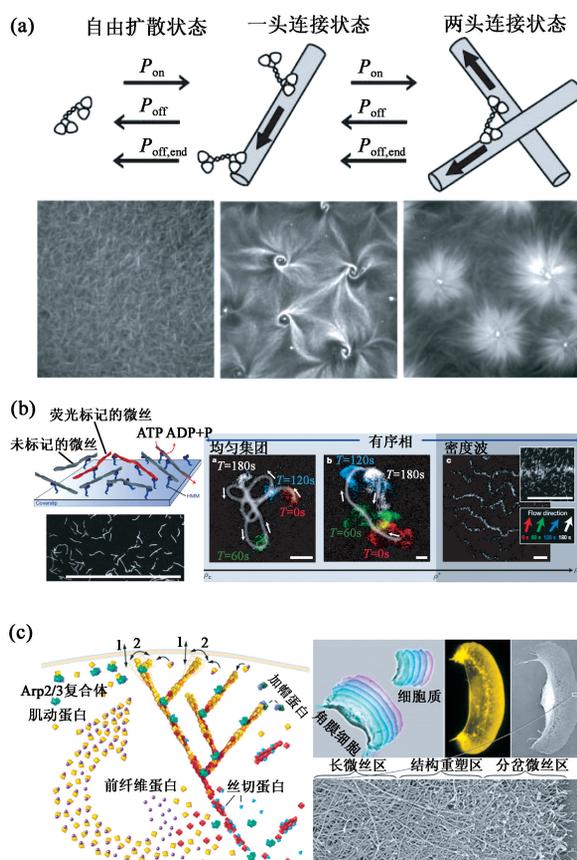


图 1 (a)微管和多聚体驱动蛋白混合溶液的荧光照片,从左到右驱动蛋白浓度增加,依次出现无序相、涡旋状相和星状相,其中 P_{on} 代表吸附速率, P_{off} 代表脱附速率, $P_{off,end}$ 代表在微管末端的脱附速率; (b)固定在基板上的肌球蛋白驱动微丝体系随着浓度增加形成的集体动力学行为; (c)伪足前端的肌动蛋白微丝的聚合和 Arp2/3 的分叉作用推动伪足的前进((a)和(b)的原始图片和描述分别见文献^[10]和^[11]; (c)的原始图片和描述见文献^[13]和^[14])

2.2 细菌和细胞的运动

一般来说,细菌可以通过鞭毛的转动实现运动,而某些细胞可以通过纤毛或者鞭毛(细胞的鞭毛和细菌的鞭毛在蛋白组成和结构上都不一样)游动,或

者片状和丝状伪足在基底上或者组织中实现迁移(见图1(c)).肌肉细胞则可以通过收缩带动肌肉组织的运动.这些个体都具有精巧的结构,涉及到微管或者微丝与各类分子马达之间的协同作用^[7].

2.3 人工设计的活力物质体系

无论是鱼群、鸟群或者细胞、细菌,还是细胞骨架系统,都是以生物系统为背景从而实现自驱动效应.能否设计更为简单的自驱动系统同时又能研究系统中大量粒子的集体动力学行为?目前至少有两个简单系统可以实现这种要求:一个是杆状的驱动颗粒系统,通常在毫米甚至厘米尺度;另外一个是利用无机纳/微米颗粒催化性质设计的在溶液中实现自驱动的系统.

杆状颗粒系统在准二维的振动平台上,可以通过颗粒一端与振台基板接触过程中颗粒的转动和摩擦力的合作效应,将垂直振动动能的一部分转化为沿粒子轴向的运动^[15,16].由于驱动的方向是由杆状颗粒自身的轴向决定,所以这样的外加驱动系统也可以有效地被看作是自驱体系.类似地,杆状颗粒系统还可以通过与气流的相互作用产生自驱行为^[17].另外,经过加工的特殊圆盘状颗粒也可以在振动平台上实现自驱动^[18].

在无机纳/微米胶体粒子的催化驱动过程中,可以利用合成的金-铂,或者硅-铂双面胶体粒子两端不同成分催化双氧水氧化还原反应的效率差异来定向驱动粒子^[19,20].对于毫/厘米尺度的粒子,在气液界面处的实验表明,由于粒子的铂金属端催化反应效率高,导致大量气泡在该端产生.利用释放气泡时所产生的反作用力可以自发推动粒子^[21].如果对于微/纳米胶体粒子也是以同样的机制产生驱动力,那么对于金-铂两面性的胶体粒子,自驱动的方向应该指向金端.但对微/纳米体系所进行的实验却表明,粒子会沿着铂端前进^[19].

对于纳/微米粒子而言,可见的气泡是个庞然大物,释放的时候并不会明显地偏向于粒子的某一端.同时值得注意的是,对于胶体粒子而言,界面张力或者渗透压的作用会变得十分显著.在铂金属部分持续催化释放氧气的过程中,双面性胶体粒子周围形成了氧气的浓度梯度差.氧的存在破坏了水中的氢键网络,从而可以造成粒子周围持续的界面张力梯度,驱使双面性胶体粒子发生定向运动^[19].事实上,只要胶体粒子催化的化学反应在粒子周围造成反应产物浓度梯度,胶体粒子都可以通过反应产物扩散过程中的自发扩散携带(self-diffusiophoresis)作用

产生自驱行为^[22].这类自发携运机制为设计类似的自驱动体系提供了理论基础.

从目前已经报道的实验来看,物理学家已经成功地在“自驱动”颗粒系统中实现对集体运动的观测.但在两面性胶体粒子催化作用诱导自驱动的系统,对其大尺度集体行为还缺乏研究.事实上,对该系统集体行为进行实验研究应该大有可为.例如,在此之前,有利用类似系统在气液界面进行的实验,发现这种胶体粒子的运动可以感受到溶液中的双氧水浓度的梯度,从而实现类似于细菌的趋化作用(chemotaxis)^[23].最近关于该系统的沉降实验也有报道,复杂的多体相互作用在该系统中开始展现^[24,25].

3 活力物质体系的相行为及其动力学特性

活力物质作为软凝聚态物理的一个新兴研究方向,自然继承了很多软物质体系的特点.诸如,系统内部附加自由度的重要性,以及对外界小扰动的大响应,等等.系统内部的附加自由度使活力物质体系展现出非常丰富的相行为.比如,取向的附加自由度可以使活力物质体系展现出动态的铁磁态^[1],活力向列相态^[26],以及由于蛋白纤维网络动态交联形成的活力凝胶态^[27,28].同时活力物质体系在低密度情况下形成气态或者液态,在高密度情况下可发生阻塞转变,或者出现玻璃化行为^[29].在对外界响应方面,活力物质体系的动力学行为比传统软物质体系更为丰富和难以捉摸.比如,活力物质即使在低密度状态也会对外加结构的不对称性发生响应,产生持续的物质流动^[30].在活力向列相中,体系可以对噪声诱导的方向矢曲率发生响应,自发产生粒子流动,从而导致系统大尺度的涨落行为^[26].由于活力物质对外界异常敏感响应特性,在对系统进行某些力学或者流变学测量中,需要仔细地考虑测量手段是否会对系统造成无法预估的影响,从而使实验数据的解释变得不可靠.我们将在下文中较为仔细地对这些相态和特性进行描述.

3.1 活力气态

所谓活力气体是指活力物质系统尚处于各向同性状态,同时活力物质组成单元之间的相互作用较弱,尚未发生自发的集体运动.在活力物质体系足够稀疏的情况下,一般都可处在活力气态.由于活力物质组成单元之间的作用一般都是排斥的,所以也很难有液态和气态的区分,我们暂且统称为活力气态.

活力气态看似是一个很平常的状态,但正如我们之前提到的,系统依然会对外界环境产生平衡态气、液体所不具有的响应特性.

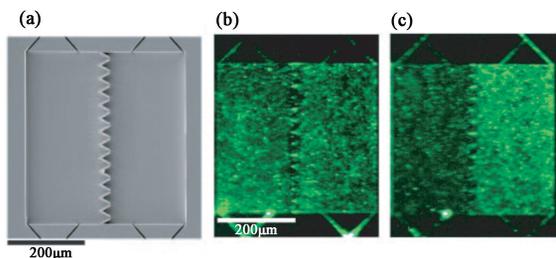


图2 (a)微槽示意图,中间一排漏斗形微孔道的开口左宽右窄;(b)两侧均匀注入细菌后的初始状态,细菌用绿色荧光标记;(c)一段时间后,细菌自发集中在右侧微槽(原始图片和描述见文献[30])

如图2所示,在P. Galajda等人的实验中^[30],微流器件两侧微槽通过中间漏斗状的微孔道相互连接.如果注入一般的胶体溶液,可以想象,经过足够长的时间,溶液中的胶体粒子将会均匀地分布在微流器件左右两边的微槽中(胶体粒子直径小于微孔道宽度).在平衡态时,微槽中间漏斗形微孔道并不会影响两侧粒子的分布,因为这种静态结构并不能使微槽两侧产生势能梯度差.但当系统中两侧均匀地注入大肠杆菌溶液时,P. Galajda等人发现,细菌将顺着漏斗形微孔道方向从宽开口一侧聚集到窄开口一侧.如果使用不具有游动能力的个体时,这种自发的聚集不会发生.后续的模拟研究表明,这种现象在自驱动粒子中广泛存在,而不仅仅对于大肠杆菌成立^[31].在这样的非平衡系统中,系统静态结构的不对称性可以有效地诱发不对称的粒子流动.可以想象,如果很多这样的微槽通过漏斗状微孔道连通形成回路时,细菌溶液就能在其中形成持续的集体流动.

在费曼物理学讲义的第一册中,费曼详细地讨论了是否可以通过棘轮的矫正作用从分子热运动中提取有用功.在没有温差的系统中,结论当然是棘轮这种不对称的结构并不能起到矫正热噪声的作用,否则就意味着热力学第二定律的失效.但是对于活力物质这样的非平衡系统,自然界表现得足够宽容.从上面的例子可以看到,不对称的结构可以诱发活力物质粒子发生定向移动.反过来看,这种定向移动的物质流也一定会对中间的结构产生一定的推动力.如图3(a)所示,A. Sokolov等人将微型棘轮放置在含有细菌的液膜中,向人们展示了整体上看起来杂乱无章运动的细菌自驱运动可以推动不对称的棘轮结构产生定向转动^[32].如图3(b)所示,在这个

实验报道之前,L. Angelani等人的模拟研究表明,棘轮可以从自驱动的粒子系统中提取有用功,从而表明这种现象在活力物质体系中普遍存在^[33].由于细菌无处不在,特别是在一些废弃环境中,所以将来使用这种能量转化方式不失为一种节能环保的选择.

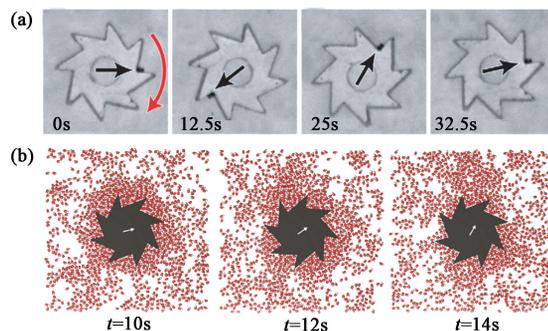


图3 (a)棘轮在细菌溶液中作顺时针定向转动;(b)模拟中,自驱动粒子推动棘轮作逆时针转动,棘轮的方向和(a)中相反,导致转动方向不同(原始图片和描述分别参见文献[32]和[33])

上面的例子向我们深刻地揭示了粒子的自驱动性不仅仅简单地加快了粒子的迁移速度,而且从本质上讲,自驱动力会使系统开始远离平衡态.系统远离平衡态的另一个表现为涨落耗散定理在活力物质体系中失效.在近平衡系统中,系统中的涨落和耗散都起源于分子的热运动,所以满足一定的关系.最为知名的便是Stokes-Einstein关系,粒子在溶液中的扩散系数正比于温度,反比于溶液的粘滞系数.D. T. N. Chen等人在体积比只有0.003的极稀的具有自驱动性的细菌溶液中,利用振荡光镊拖动胶体粒子,直接测量了液体的粘滞系数,发现该值相对于没有细菌的溶液变化甚微.所以,如果Stokes-Einstein关系依然成立,那么胶体粒子的扩散系数也应该几乎没有变化.D. T. N. Chen等人又通过粒子的均方位移测量得到扩散系数.实验结果显示,系统中的胶体粒子扩散却大大加快^[34].可见在这种情况下,自驱动性对系统的耗散影响甚微,却可以大大加剧系统中粒子运动的涨落.这就表明,即使在极稀的活力物质体系中,涨落耗散定理也不再成立.

随着系统浓度的提高,粒子间相互作用变得十分重要,当系统开始自发地出现大尺度集体运动时,活力物质系统将向我们展示更为有趣的现象.

3.2 活力铁磁态

T. Vicsek等人在1995年提出的模型中,向我们展示了在二维自驱动系统中可以存在从各向同性的无序态通过相变进入类似于“铁磁态”的集体动力学状态^[1].模型中每个粒子都有自己前进的取向,并

且努力使自己的取向和周围粒子的平均取向一致. 在这过程中, 会有外界或者粒子自身的干扰, 粒子对周围粒子平均取向的感知并不会绝对准确. 模拟发现, 随着粒子对周围环境估计的准确度提高, 系统可以自发地进入集体有序的状态. 这个动力学“铁磁态”与传统铁磁态不同之处在于, 它具有宏观的物质流动, 物质流方向是由“铁磁态”的指向决定, 当然它并不具有真正的磁性. T. Vicsek 等人提出的模型非常简单, 所以十分具有吸引力. 这个模型向人们展示了像鱼群、鸟群这样大规模的集体运动, 可以通过近邻之间的信息交换或者相互作用自发涌现. 同时这个模型也引起了很多可以讨论的问题, 比如, 该系统中二维动力学相变中的长程序问题、相变的连续性问题等等, 在此不作细致的讨论.

在自然界或在实验室中, 我们并没有看到可以无限增大的动力学“铁磁态”. 鸟群总是会有一定的大小. 当然有可能是因为鸟总数的限制, 另一个可能的原因是, 在系统还没有进入动力学“铁磁态”时, 就会发生一系列动力学失稳, 从而破坏了系统的“铁磁性”. 在后续的大尺度模拟中, 人们发现这样的系统不仅会发生运动方向上对称性的破缺, 而且空间上粒子均匀分布的状态也会发生失稳, 导致大尺度密度不均匀性. 例如, 在 T. Vicsek 的模型和它的各种变体中, 经常会自发涌现出空间高密度的带状结构、孤立集团状结构等等^[35]. 正是这些动力学失稳导致系统涌现出更为丰富的动力学行为.

虽然在实验室中我们很难看到大尺度的动力学“铁磁态”, 但是在高密度自驱动粒子体系中, 我们的确经常可以看到局部的“铁磁”结构. 在张何朋等人利用枯草杆菌菌落研究自驱系统集体动力学的报道中(如图 4(a)所示), 他们发现枯草杆菌自发形成集体运动的动态“畴”结构^[36]. 这种“畴”结构在小尺寸时成幂指数分布, 在大尺寸时则过渡为指数衰减. 在“畴”内部, 所有细菌取向几乎一致, 从而形成大尺度的粒子集体迁移. 如图 4(b)所示, 类似的现象在驱动圆盘状颗粒中也有发现. 实验中对圆盘状颗粒之间碰撞的仔细观测发现, 在相互碰撞过程中, 颗粒会不断调整彼此前进的方向^[18]. 当取向一致时, 碰撞颗粒的移动就会大大加快, 以几乎相同的取向分离, 这就为颗粒之间提供了有效的“铁磁”相互作用. 一个有意思的问题是, 系统中这样的集体运动是铁磁态动力学失稳造成的还是有更复杂的机制参与其中? 在较高浓度枯草杆菌液滴中, 实验上发现了系统自发激发出类似湍流的结构^[37], 预示着自驱动系

统大尺度的动力学行为可能与在宏观梯度外场驱动下形成的不稳定结构有着某种深刻的联系.

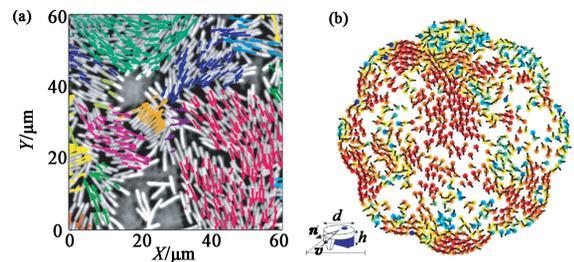


图 4 (a) 枯草杆菌菌落中发生集体运动的“畴”结构, 箭头代表运动方向, 不同颜色箭头代表不同的“畴”; (b) 驱动圆盘状极性颗粒系统中局部铁磁结构, 红色粒子代表取向一致的颗粒. 原始图片和描述分别参见文献^[36]和^[18]

3.3 活力向列相态

从目前理论和实验研究所关注的系统来说, 自驱动粒子根据其自身驱动的对称性可分为极性(polar)和非极性(apolar)两种. 形成活力铁磁态的粒子就是典型的极性自驱动粒子. 系统中粒子的驱动方向偏向于粒子的某个取向. 对于非极性粒子而言, 沿正反两个取向的驱动是等价的. 非极性驱动粒子常构成这里所说的活力向列相态.

关于活力向列相的一系列研究工作开始于一个理论预言. 2003 年, S. Ramaswamy 等人的理论工作指出, 向列相态方向矢的空间曲率会诱发粒子流, 并且预言, 由于这种效应, 在活性向列相态中, 存在巨数粒子涨落, $\langle \Delta N \rangle$, 即 $\langle \Delta N \rangle \propto \langle N \rangle$ ^[38]. 在定义系统的局域密度时, 我们知道, 只有当统计粒子数的区域中粒子数目的涨落 $\langle \Delta N \rangle \ll \langle N \rangle$ 时, 这样得到的密度才能足够准确. 在不考虑粒子间相互作用时, $\langle \Delta N \rangle \propto \langle N \rangle^{-1/2}$, 所以只要我们将统计粒子数的区间划分得足够大, 总可以通过粗粒化得到值得信赖的数密度. 但是当出现巨数粒子涨落时, 情况就变得非常不乐观. 如果相对涨落不会随着尺寸衰减, 那么密度的测量就会有问题, 预示着系统处于一种不寻常的状态^[26].

S. Ramaswamy 的研究小组和 H. Chate 等人同时通过简单的数值模拟发现, 在活性向列相态确实存在巨数粒子涨落. S. Ramaswamy 等人直接从他们的理论分析出发, 设计了一个格点的数值模型, 发现系统中出现类似于相分离的现象^[39]. H. Chate 等人通过 T. Vicsek 模型的一个简单变化来实现这样的活性向列相态^[40]. 在他们的模拟中, 系统出现了大尺度空间不均匀性, 同时伴随着系统向列相结构的演化. 之后, S. Ramaswamy 的研究小组通过在振动平台上杆状颗粒形成的活性向列相, 观测到了大数粒子涨落^[26]. 通过这一系列理论、模拟和实验的

结合研究,大大推动了我们对活性向列相中大数粒子涨落行为的理解和认识.

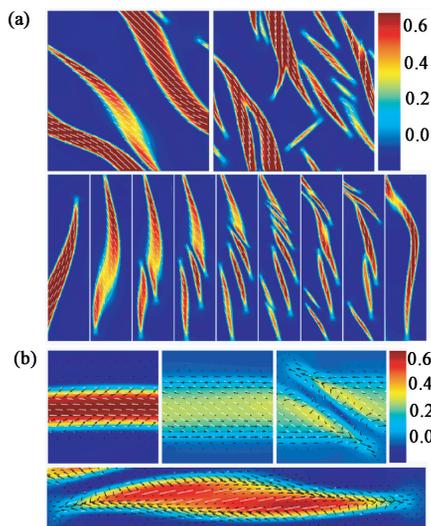


图5 (a)数值计算得到的活性向列相态,颜色代表密度,白线代表向列相方向矢.上部图片展示了先后时刻大尺度带状结构自发的失稳,下部图片展示了刃状结构持续断裂,并重新融合成新的结构;(b)上部图片展示了带状结构的断裂过程.带状结构内部方向矢先发生转动,导致带状结构密度降低,并在垂直方向方位诱发破裂.下部图片展示了破裂形成的碎片的典型纺锤状结构.该结构可在中部两侧吸附粒子,在两端喷射粒子,从而实现再生长.原始图片和描述分别参见文献[41]

在这些相互印证的理论、模拟和实验研究中,有一点值得注意,S. Ramaswamy 等人的理论分析是基于稳定的向列相假设,而在 H. Chate 等人的模拟和相关实验中,测量的都是发生动力学失稳后的活性向列相态.在我们的一份手稿中,我们从 H. Chate 的模拟模型出发,粗粒化得到一个确定性的扩散方程^[41].我们发现,当系统发生动力学失稳后,涌现出丰富的动态结构.这些动态结构不断经历生长、分裂、弥散或者再生长,系统同样呈现出大尺度涨落.对一般性的活力向列相的动力学方程的分析,也得到了类似的结果^[42].这些现象都有别于线性稳定的理论假设.由此看来,在后续的实验和理论研究中,应注意不同机制在大数粒子涨落中的作用.

关于活性向列相另一个重要的问题是其有序化的形成机制.在平衡态,棒状分子从各向同性态到向列相态的转变可以是熵效应驱动的.在有序化过程中,棒状粒子取向自由度的熵减小可以通过平移熵增加来补偿.但在非平衡态体系,熵的概念不一定有效,系统的有序化需要新的动力学机制,并且在很多驱动系统中,向列相的形成机制并非显而易见.

例如,在植物细胞分裂间期,植物细胞皮层微管就呈现向列相排列.这种结构于1962年被生物学家

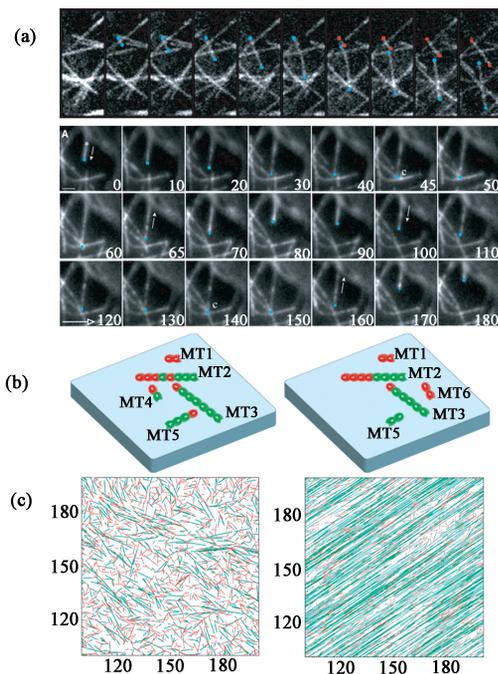


图6 (a)微管在植物细胞内皮层发生“踏车”运动;(b)微管在植物细胞内皮层发生“碰撞”,导致微管解聚(图中的数字代表时间,单位为秒);(c)植物细胞微管有序化的模拟模型(图中 MT 代表微管).上面 2 张图表示模拟中两个近邻时刻的一些典型事例.图中 MT3 正端聚合被 MT2 阻碍,但负端解聚正常进行;下面 2 张图为模拟结果,数字代表长度,以模拟中的微管片段为单位.在低聚合速率的状态,系统始终处在各向同性态(下左),提高聚合速率,可以促使向列相的形成(下右).在图(a)和(b)中的红点和蓝点为作者所加,方便观察(图(a),(b),(c)的原始图片和描述分别参见文献[12],[43]和[44])

发现,之后的研究表明,这种结构在植物细胞的形态发生中起着重要作用.但是这种结构如何在特定的细胞周期中自发形成,却一直不是十分清楚.近期的实验研究揭示了微管在植物细胞皮层会发生“踏车”运动(treadmilling)(见图6(a)),实现微管的定向迁移^[12],并且导致微管间相互碰撞,阻碍微管前端的聚合反应(见图6(b))^[43].我们对于这一系统的研究发现(见图6(c)),碰撞阻碍微管聚合生长的效应是诱发系统从各向同性态到向列相态转变的关键因素^[44].同时细胞可以通过分子调控信号等来改变微管的聚合解聚速率,实现对系统状态的实时调控.

又如,在自驱动杆状颗粒系统有序化过程中,涉及到颗粒之间驱动诱导的碰撞和颗粒转动的耦合.我们可以通过调节粒子的驱动速度,使系统在远远低于平衡态相转变密度条件下实现高度有序的向列相态^[45,46].值得注意的是,在上面所举的两个例子中,形成活性向列相的自驱动粒子是有极性的.这种情况下形成活性向列相态,是由于粒子之间的相互作用具有前后对称性.粒子极性所对应的流体动力

学变量在这种情况下呈衰减趋势,在不考虑空间调制的情况下,不会成为系统有效的序参量。

3.4 生物活力凝胶

凝胶的骨架是聚合物通过非常稀的交联形成的网络状结构。在活力凝胶中,交联节点可以通过获得能量来带动交联聚合物实现相对迁移。一个典型的活力凝胶系统是细胞骨架纤维和分子马达的混合溶液,其中分子马达或者其他相关蛋白起到交联作用。细胞骨架纤维则起到凝胶中聚合物的作用。对活力凝胶的研究可以帮助我们更好地从物理角度理解细胞骨架系统的力学特性及其动力学性质在生命过程中的作用^[47]。

普通发生纠缠的聚合物溶液和熔体对慢速形变表现出粘性特征,而对于快速形变表现出类似于固体的弹性响应^[48]。这是因为发生纠缠之后,单根聚合物链被受限在周围聚合物形成的网孔结构中,只能通过类似于“蛇行”的运动沿着链段发生迁移和扩散^[49,50]。在生物活力凝胶中,这种蛇行效应可能被交联蛋白的定态交联所抑制,也能通过分子马达的牵引和蛋白纤维的聚合和解聚反应加快,从而表现出更为丰富的力学响应性质。

在细胞中,细丝蛋白(filamin)可以交联肌动蛋白微丝,形成较为稳定的微丝网络^[7]。实验发现,蛋白微丝网络的力学强度随着交联数目的增加急剧增强。这样的生物凝胶体系常常表现出应变刚化(strain-stiffening)的力学特性,从而使生物体在大形变下保持组织的完整性。在低应变情况下,只要微丝形成开放的网孔结构,系统就会表现出应变刚化的性质^[51,52]。在较大的应变条件下,体外实验发现存在一个应变软化的区域。在这种情况下,微丝处于弹性屈服状态^[53]。大应变情况下的应变软化作用可以防止细胞骨架网络灾难性的破碎。

当分子马达肌球蛋白-II(myosin-II)混入微丝和细丝蛋白的溶液中时,肌球蛋白可以交联微丝并且牵引其相对运动,体系的刚性可以达到没有添加肌球蛋白情况下的100多倍^[54]。同时,系统的粘弹性也发生很大的改变。这些性质都取决于溶液中高能ATP分子的浓度,由此可见,分子马达的牵引作用至关重要。如果系统中不存在起固定交联作用的细丝蛋白,那么肌球蛋白就可以更容易地牵引微丝产生相对运动,使内部应力发生快速弛豫^[55]。这样的活力凝胶体系在快速应变情况下依然展现出粘性流体的性质。这对于一般的凝胶体系或者发生纠缠的聚合物体系都是很难实现的。

在细胞内,细胞骨架和分子马达会自组织形成某些高度有序的结构,完成特定的细胞功能。比如,细胞分裂过程中的纺锤体、肌动蛋白微丝环以及实现细胞迁移的伪足中的片状或束状微丝结构等等。这些有序结构对于实现细胞各种功能具有关键的作用。在细胞体外的研究发现,蛋白纤维和分子马达的混合体系可以自发形成非常丰富的非平衡态结构。例如在微管和多聚体的动力蛋白混合溶液中,T. Surrey等人发现,系统可以通过自组织形成星状体(aster)以及涡旋状(vortex)结构^[9,10](见图1(a))。这是由于粘附在微管上的多聚体动力蛋白倾向于向微管的正端移动,同时它可以交联多根微管,最后导致微管的正端聚集在一起,形成星状体结构。模拟发现,从星状体到涡旋状结构的转变,可以通过提高多聚体动力蛋白在微管上的脱附概率或者降低动力蛋白浓度来调控。如果在溶液中再加入另一种向微管负端移动的分子马达蛋白,系统中微管就会出现弯曲,形成纺锤状结构。

4 展望

活力物质系统具有许多重要的特性。在近平衡系统中,我们要实现系统的相转变,不外乎是改变系统温度、密度或相互作用等几种方式。然而在活力物质系统中,系统的形态对于各种动力学参量都具有敏感性。例如我们可以通过改变粒子的驱动速度,以及各种反应的速率来实现从有序到无序转变,从而为系统的控制和优化提供更为广阔的相空间。更为重要的是,活力物质体系可以通过不断消耗能量来实现平衡态无法实现的相态和动力学响应性质,从而具有更广阔的应用前景。从这些方面来说,细胞体系是活力物质的典范。细胞可以通过各种时空信号来调节系统的状态,使细胞内部维持高度有序的自组织状态,可以有条不紊地应对外界环境的变化和刺激。对于细胞动力学的更深层次的认识,可以进一步推动活力物质概念向实际应用方向发展。

在活力物质的理论研究方面,如何从丰富的实验现象中提取出本质的物理图像显得至关重要。当系统远离平衡态,各种现象在实验和模拟中涌现出来时,有没有真正新颖的物理概念蕴含其中是值得理论和实验物理工作者共同思考的问题。现在研究活力物质的理论手段大部分继承了软凝聚态物理理论、统计物理、流体力学以及模式发生动力学的概念和研究手段。在非线性区间,大部分只能依赖于数值计算和模拟。在活力物质中,由于很多重要的现象都

发生在非线性区域,这给理论研究带来了极大的挑战.如何借鉴非线性科学重要的技术手段和具有启发意义的概念,并将其应用到活力物质的理论和实验研究中,或许有望推动该领域向更深层次发展.

作为软凝聚态物理的一个新兴研究方向,活力物质的研究方兴未艾.活力物质为我们从物理学的角度去理解生命体系和相关的复杂非平衡体系提供了一个很有前景的方向,也为我们设计新的智能响应材料和自修复材料提供了更多的手段.目前,活力物质还是作为一个以物理为主的交叉研究学科.与软物质科学的发展一样,其发展也必然需要生物、材料、化学、信息以及数学等学科的共同协作.

参考文献

- [1] Vicsek T, Czirok A, Ben-Jacob E *et al.* Phys. Rev. Lett. , 1995,75:1226
- [2] Toner J, Tu Y, Ramaswamy S. Ann. Phys. ,2005,318:170
- [3] Feder T. Phys. Today,2007,60(10):28
- [4] Parrish J K, Edelstein-Keshet L. Science,1999,284:99
- [5] Ramaswamy S. Ann. Rev. Condens. Matter Phys. ,2010,1:323
- [6] Julicher F, Ajdari A, Prost J. Rev. Mod. Phys. ,1997,69:1269
- [7] Alberts B, Johnson A, Lewis J *et al.* Molecular biology of the cell. 5th ed. Garland science, Taylor & Francis Group, NY, USA, and OX14, UK. ,2008
- [8] Nelson P. Biological Physics: Energy, Information, Life. W. H. Freeman & Co Ltd,2003
- [9] Nedelec F J, Surrey T, Maggs A C *et al.* Nature,1997,389:305
- [10] Surrey T, Nedelec F, Leibler S *et al.* Science,2001,292:1167
- [11] Schaller V, Weber C, Semmrich C *et al.* Nature,2010,467:73
- [12] Shaw S L, Kamyar R, Ehrhardt D W. Science,2003,300:1715
- [13] Pollard T D, Berro J. J. Biol. Chem. ,2009,284:5433
- [14] Pollard T D, Borisy G G. Cell,2003,112:453
- [15] Dorbolo S, Volfson D, Tsimring L *et al.* Phys. Rev. Lett. , 2005,95:044101
- [16] Kudrolli A, Lumay G, Volfson D *et al.* Phys. Rev. Lett. , 2008,100:058001
- [17] Daniels L J, Park Y, Lubensky T C *et al.* Phys. Rev. E,2009,79:041301
- [18] Deseigne J, Dauchot O, Chate H. Phys. Rev. Lett. ,2010,105:098001
- [19] Paxton W F, Kistler K C, Olmeda C C *et al.* J. Am. Chem. Soc. ,2004,126:13424
- [20] Valadares L F, Tao Y G, Zacharia N S *et al.* Small,2010,6:565
- [21] Ismagilov R F, Schwartz A, Bowden N *et al.* Angew. Chem. Int. Ed. ,2002,41:652
- [22] Golestanian R, Liverpool T B, Ajdari A. Phys. Rev. Lett. , 2005,94:220801
- [23] Hong Y, Blackman N M K, Kopp N D. Phys. Rev. Lett. , 2007,99:178103
- [24] Palacci J, Cottin-Bizonne C, Ybert C *et al.* Phys. Rev. Lett. , 2010,105:088304
- [25] Enculescu M, Stark H. Phys. Rev. Lett. ,2011,107:058301
- [26] Narayan V, Ramaswamy S, Menon N. Science,2007,317:105
- [27] Kruse K, Joanny J F, Julicher F *et al.* Phys. Rev. Lett. ,2004,92:078101
- [28] Liverpool T B. Phil. Trans. R. Soc. A,2006,364:3335
- [29] Angelini T E, Hannezo E, Trepast X *et al.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA. ,2011,108:4714
- [30] Galajda P, Keymer J, Chaikin P *et al.* J. Bacteriol. ,2007,189:8704
- [31] Wan M B, Olson Reichhardt C J, Nussinov Z *et al.* Phys. Rev. Lett. ,2008,101:018102
- [32] Sokolov A, Apodaca M M, Grzybowski B A *et al.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA. ,2010,107:969
- [33] Angelani L, Di Leonardo R, Ruocco G. Phys. Rev. Lett. , 2009,102:048104
- [34] Chen D T N, Lau A W C, Hough L A *et al.* Phys. Rev. Lett. , 2007,99:148302
- [35] Gregoire G, Chate H. Phys. Rev. Lett. ,2006,97:090602
- [36] Zhang H P, Beer A, Florin E L *et al.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA. ,2010,107:13626
- [37] Dombrowski C, Cisneros L, Chatkaew S *et al.* Phys. Rev. Lett. ,2004,93:098103
- [38] Ramaswamy S, Simda R A, Toner J. Europhys. Lett. ,2003,62:196
- [39] Mishra S, Ramaswamy S. Phys. Rev. Lett. ,2006,97:090602
- [40] Chate H, Ginelli F, Montagne R. Phys. Rev. Lett. ,2006,96:180602
- [41] Shi X Q, Ma Y Q. arXiv:1011.5408v1
- [42] Giomi L, Mahadevan L, Chakraborty B *et al.* Phys. Rev. Lett. ,2011,106:218101
- [43] Dixit R, Cyr R. Plant Cell,2004,16:3274
- [44] Shi X Q, Ma Y Q. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. ,2010,107:11709
- [45] Kraikivski P, Lipowsky R, Kierfeld J. Phys. Rev. Lett. ,2006,96:250813
- [46] Baskaran A, Marchetti M C. Phys. Rev. Lett. ,2008,101:268101
- [47] Wang S, Wolynes P G. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. ,2011,108:15184
- [48] Doi M, Edwards S F. The theory of polymer dynamics. Clarendon, Oxford,1986
- [49] de Gennes P G. J. Chem. Phys. ,1971,55:572
- [50] Perkins T T, Smith D E, Chu S. Science,1994,264:819
- [51] Head D A, Levine A J, MacKintosh F C. Phys. Rev. Lett. , 2003,91:108102
- [52] Storm C, Pastore J J, MacKintosh F C *et al.* Nature,2005,435:191
- [53] Chaudhuri O, Parekh S H, Fletcher D A. Nature,2007,445:295
- [54] Mizuno D, Tardin C, Schmidt C F *et al.* Science,2007,315:370
- [55] Humphrey D, Duggan C, Saha D *et al.* Nature,2002,416:413