应用数学和力学，第5卷第1期（1984年1月）　　应用数学和力学编委会编
Applied Mathematics and Mechanics　　四川人民出版社出版

关于血红蛋白(或变构酶)的一组动力学方程的定性分析*

管　克　英

（中国科学院应用数学研究所，1983年4月18日收到）

摘　要

本文对文献[1]提出的血红蛋血的基本动力学方程组（三维自治系统）做以下定性分析：1. 指出有意义的解应在一空间闭四面体内，证明四面体的四个面是无切面，积分曲线进入此体即永不复出．2. 找到全部奇点，并证明其中两个奇点分别在四面体的一对不相邻的棱上（相应的棱是积分曲线），其余奇点一般都在四面体外无实际意义．3. 证明在方程的7个物理参数中，仅参数b的符号决定奇点的性质．4. 澄清该模型与MWC模型[3]的关系．分析表明，该方程组较好地反映了变构酶的动力学性质．

一、问　题　简　介

众所周知，可输运氧的血红蛋白（或变构酶）有如下的基本性质：即它的亚基有两种构象，不同的构象对氧（或底物）有不同的结合能力．文献[1]在文献[2]提出的统计力学模型的基础上，用“分子场”近似并结合MWC模型[3]发展了一个半唯象的动力学理论，导出了如下的动力学方程组：

$$\frac{d}{dt}\langle\sigma_i\rangle=\frac{\exp[-2k]}{4\tau_\sigma}[(a+b\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\rangle-(b+a\langle\sigma_i\rangle)+(c+d\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\mu_i\rangle-(d+c\langle\sigma_i\rangle)\langle\mu_i\rangle] \tag{1.1}$$

$$\frac{d}{dt}\langle\mu_i\rangle=\frac{\exp[-2k]}{4\tau_\mu}[(a+b\langle\sigma_i\rangle)\langle\mu_i\rangle+(b+a\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\mu_i\rangle-(c+d\langle\sigma_i\rangle)-(d+c\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\rangle] \tag{1.2}$$

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}\langle\sigma_i\mu_i\rangle=&\frac{\exp[-2k]}{4\tau_\sigma}[(a+b\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\mu_i\rangle-(b+a\langle\sigma_i\rangle)\langle\mu_i\rangle\\&+(c+d\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\rangle-(d+c\langle\sigma_i\rangle)]\\&+\frac{\exp[-2k]}{4\tau_\mu}[(a+b\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\mu_i\rangle+(b+a\langle\sigma_i\rangle)\langle\mu_i\rangle\\&-(c+d\langle\sigma_i\rangle)\langle\sigma_i\rangle-(d+c\langle\sigma_i\rangle)]\end{aligned} \tag{1.3}$$

* 泰元勋推荐．

其中$\sigma_i=\pm1$表示第i个亚基的两种不同构象，$\mu_i=\pm1$表示第i个亚基结合底物与否，$\langle x_i\rangle$表示随机变量x_i的均值。另外

$$\left.\begin{aligned}
a&=\sum_{\sigma_i=\pm1}\sum_{\mu_i=\pm1}\exp[-H(\sigma_i,\mu_i)]\\
b&=\sum_{\sigma_i=\pm1}\sum_{\mu_i=\pm1}\sigma_i\exp[-H(\sigma_i,\mu_i)]\\
c&=\sum_{\sigma_i=\pm1}\sum_{\mu_i=\pm1}\mu_i\exp[-H(\sigma_i,\mu_i)]\\
d&=\sum_{\sigma_i=\pm1}\sum_{\mu_i=\pm1}\sigma_i\mu_i\exp[-H(\sigma_i,\mu_i)]
\end{aligned}\right\}\tag{1.4}$$

其中$H(\sigma_i,\ \mu_i)$表示第i个亚基中σ_i与μ_i相互作用的定域能。$\tau_\sigma(>0)$，τ_μ (>0) 和k均系常（实）数。

按照$\langle\sigma_i\rangle$，$\langle\mu_i\rangle$和$\langle\sigma_i\mu_i\rangle$的定义，我们发现有意义的解应分布在一空间闭四面体内，而且此四面体的四个面是无切面，任何积分曲线一旦进入此四面体即永不复出，这就是说任何初值有实际意义的积分曲线随着时间的发展将永远保持有意义。本文还求出系统(1.1)～(1.3)的全部奇点，发现一般情况下有四个奇点，而其中仅有两个有实际意义，分别在四面体的一对棱上，相应的棱是积分曲线；另两个奇点由于在四面体外而无实际意义。两个有意义的奇点恰恰对应着血红蛋白的两种平衡态，一个稳定，另一个不稳定，稳定性只取决于参量b的符号。

为方便，本文将系统(1.1)～(1.3)改写成：

$$\frac{dx}{dt}=-[(a+bx)x-(b+ax)+(c+dx)z-(d+cx)y]\tag{1.1$'$}$$

$$\frac{dy}{dt}=-\alpha[(a+bx)y+(b+ax)z-(c+dx)-(d+cx)x]\tag{1.2$'$}$$

$$\begin{aligned}\frac{dz}{dt}=&-[(a+bx)z-(b+ax)y+(c+dx)x-(d+cx)]\\&-\alpha[(a+bx)z+(b+ax)y-(c+dx)x-(d+cx)]\end{aligned}\tag{1.3$'$}$$

这里$x\equiv\langle\sigma_i\rangle$，$y\equiv\langle\mu_i\rangle$，$y\equiv\langle\sigma_i\mu_i\rangle$，$\alpha\equiv\frac{\tau_\sigma}{\tau_\mu}$，时间$t$相当于原方程组中的$\frac{\exp[-2k]}{\tau_\sigma}t$，其它参量$a$，$b$，$c$和$d$的意义不变。

二、赋义区域

设任一t时第i个亚基的状态为$(\sigma_i,\ \mu_i)$的概率为$P(\sigma_i,\ \mu_i,\ t)\ (\geqslant0)$，明显有

$$P(1,\ 1,\ t)+P(1,\ -1,\ t)+P(-1,\ 1,\ t)+P(-1,\ -1,\ t)=1\tag{2.1}$$

根据定义应有

$$x=\langle\sigma_i\rangle=P(1,1,t)+P(1,-1,t)-P(-1,1,t)-P(-1,-1,t)\tag{2.2}$$

$$y=\langle\mu_i\rangle=P(1,1,t)-P(1,-1,t)+P(-1,1,t)-P(-1,-1,t)\tag{2.3}$$

$$z=\langle\sigma_i\mu_i\rangle=P(1,1,t)-P(1,-1,t)-P(-1,1,t)+P(-1,-1,t)\tag{2.4}$$

由(2.1)～(2.4)可以看出，知道了t时的分布$P(\sigma_i,\ \mu_i,\ t)$即可知t时的x，y，z的值；相反，

知道了t时的x，y和z的值，就可把t时的分布$P(\sigma_i, \mu_i, t)$完全确定下来．下面由以上各式求出x，y，z有意义的区域．明显有以下不等式

$$x+y+z=3P(1,1,t)-P(1,-1,t)-P(-1,1,t)-P(-1,-1,t)$$
$$=4P(1,1,t)-1\geqslant -1 \tag{2.5}$$
$$x-y-z=-P(1,1,t)+3P(1,-1,t)-P(-1,1,t)-P(-1,-1,t)$$
$$\geqslant -1 \tag{2.6}$$
$$x+y-z=P(1,1,t)+P(1,-1,t)+P(-1,1,t)-3P(-1,-1,t)$$
$$=1-4P(-1,-1,t)$$
$$\leqslant 1 \tag{2.7}$$
$$x-y+z=P(1,1,t)+P(1,-1,t)-3P(-1,1,t)+P(-1,-1,t)$$
$$\leqslant 1 \tag{2.8}$$

由不等式(2.5)～(2.8)可以看到**有实际意义的解应当在由平面**

π_1:　$x+y+z=-1$

π_2:　$x-y-z=-1$

π_3:　$x+y-z=1$

π_4:　$x-y+z=1$

围成的闭四面体内．以后用M_4表示此四面体．

下面研究随着时间的发展积分曲线会不会由上述的四面体内走向体外．为此，我们计算四面体各面的内法线矢量与积分曲线的方向矢量的内积．明显，四个面的内法线矢量分别为

$\mathbf{n}_1=(1,1,1)$，$\mathbf{n}_2=(1,-1,-1)$，$\mathbf{n}_3=(-1,-1,1)$，$\mathbf{n}_4=(-1,1,-1)$

由自治系统(1.1)′～(1.3)′所确定的积分曲线方向矢量简记为

$$\mathbf{n}(x,y,z)$$

它的三个分量分别是方程(1.1)′～(1.3)′的右端．经计算后可以得到

$$\mathbf{n}_1\cdot\mathbf{n}(x,y,z)\big|_{(x,y,z)\in\pi_1}$$
$$=(a+b+c+d)[a(1+x)^2+(1+x)(1+y)] \tag{2.9}$$
$$\mathbf{n}_2\cdot\mathbf{n}(x,y,z)\big|_{(x,y,z)\in\pi_2}$$
$$=(a+b-c-d)[a(1+x)^2+(1+x)(1-y)] \tag{2.10}$$
$$\mathbf{n}_3\cdot\mathbf{n}(x,y,z)\big|_{(x,y,z)\in\pi_3}$$
$$=(a-b-c+d)[a(1-x)^2+(1-x)(1-y)] \tag{2.11}$$
$$\mathbf{n}_4\cdot\mathbf{n}(x,y,z)\big|_{(x,y,z)\in\pi_4}$$
$$=(a-b+c-d)[a(1-x)^2+(1-x)(1+y)] \tag{2.12}$$

按照(1.4)，我们有

$$a+b+c+d=4\exp[-H(1,1)]>0 \tag{2.13}$$
$$a+b-c-d=4\exp[-H(1,-1)]>0 \tag{2.14}$$
$$a-b-c+d=4\exp[-H(-1,-1)]>0 \tag{2.15}$$
$$a-b+c-d=4\exp[-H(-1,1)]>0 \tag{2.16}$$

另外，在四面体上应有$|x|\leqslant 1$和$|y|\leqslant 1$．因此，(2.9)～(2.12)均是非负（而且仅在$x=\pm 1$的两条棱上才有可能是零）．这样我们证明了：**四面体M_4的四个面是（广义的）无切面．**

三、奇点的个数及位置

由于文[1]在导出方程组(1.1)～(1.3)时联系了MWC模型，而MWC模型则要求静态蛋白质分子的所有亚基构象是“全”或“无”型，因此可以猜想(1.1)～(1.3)应有$\langle\sigma_i\rangle=\pm1$的奇点。如果$\langle\sigma_i\rangle=1$，自然应有$\langle\mu_i\rangle=\langle\sigma_i\mu_i\rangle$；如果$\langle\sigma_i\rangle=-1$，就应有$\langle\mu_i\rangle=-\langle\sigma_i\mu_i\rangle$。按这样的猜想，可立即找到方程(1.1)′～(1.3)′的如下两个奇点

$$S_1:\begin{cases}x_1=-1\\ y_1=\dfrac{c-d}{a-b}\\ z_1=-\dfrac{c-d}{a-b}\end{cases}\qquad 和S_2:\begin{cases}x_2=1\\ y_2=\dfrac{c+d}{a+b}\\ z_2=\dfrac{c+d}{a+b}\end{cases}.$$

由于

$$\begin{aligned}a-b&=2[\exp[-H(-1,1)]+\exp[-H(-1,-1)]]\\&>2|\exp[-H(-1,1)]-\exp[-H(-1,-1)]|=|c-d|\end{aligned}\tag{3.1}$$

$$\begin{aligned}a+b&=2[\exp[-H(1,1)]+\exp[-H(1,-1)]]\\&>2|\exp[-H(1,1)]-\exp[-H(1,-1)]|=|c+d|\end{aligned}\tag{3.2}$$

所以有$|y_1|=|z_1|<1$，$|y_2|=|z_2|<1$。于是我们看到奇点S_1和S_2分别在四面体M_4的一对棱上。

不难验证：当S_1所在的棱

$$\begin{cases}x=-1\\ y+z=0\end{cases}$$

和S_2所在的棱

$$\begin{cases}x=1\\ y-z=0\end{cases}$$

除去以上奇点后，剩下的部分均是方程(1.1)′～(1.3)′的积分曲线，方向分别指向相应的奇点。

为进一步求出系统(1.1)′～(1.3)′的所有奇点，我们解如下的联立方程组

$$\begin{cases}(a+bx)x-(b+ax)+(c+dx)z-(d+cx)y=0 & (3.3)\\ (a+bx)y+(b+ax)z-(c+dx)-(d+cx)x=0 & (3.4)\\ [(a+bx)z-(b+ax)y+(c+dx)x-(d+cx)] & \\ \quad+\alpha[(a+bx)z+(b+ax)y-(c+dx)x-(d+cx)]=0 & (3.5)\end{cases}$$

由(3.4)和(3.5)可得

$$y=\frac{(1+\alpha)[(ac-bd)+adx+2bdx^2+bcx^3]+(1-\alpha)[bcx+(ac+bd)x^2+adx^3]}{(1+\alpha)(a+bx)^2+(1-\alpha)(b+ax)^2}\tag{3.6}$$

$$z=\frac{(1+\alpha)[ad+(ac+bd)x+bcx^2]+(1-\alpha)[bc+2bdx+adx^2+(ac-bd)x^3]}{(1+\alpha)(a+bx)^2+(1-\alpha)(b+ax)^2}\tag{3.7}$$

将(3.6)和(3.7)代入(3.3)，并经适当整理后就得到奇点的x值应满足的方程

$$\frac{b(1-x^2)[(a^2+b^2-c^2-d^2)x^2+4(ab-cd)x+(a^2+b^2-c^2-d^2)+\alpha(1-x^2)(a^2-b^2+c^2-d^2)]}{(1+\alpha)(a+bx)^2+(1-\alpha)(b+ax)^2}=0\tag{3.8}$$

由于有(3.1)及(3.2)，我们可以断定

$$4(a^2+b^2-c^2-d^2)^2>16(ab-cd)^2 \tag{3.9}$$

$$a^2-b^2+c^2-d^2>0 \tag{3.10}$$

注意到$a>0$，由(3.9)及(3.10)我们可以肯定当$b\neq0$时方程(3.8)除$x=\pm1$外最多还有两个根，而且它们的绝对值都大于1．因此我们得到结论：**当$b\neq0$时，系统(1.1)′～(1.3)′最多有四个奇点，而且不同于S_1或S_2的奇点定在四面体M_4之外，故无实际意义．**

当$b=0$时，由(3.6)和(3.7)所定义的空间曲线上的所有的点均是奇点．

四、奇点S_1和S_2的性质及物理意义

在奇点S_1周围重新展开方程组(1.1)′～(1.3)′，得到的一次近似的系数矩阵为

$$A_1\equiv\begin{bmatrix} 2b+\dfrac{c^2-d^2}{a-b} & -(c-d) & -(c-d) \\ -\alpha(c-d) & -\alpha(a-b) & \alpha(a-b) \\ \dfrac{(a+b)(c-d)}{a-b}+\alpha(c-d)+2d & (\alpha-1)(a-b) & -(1+\alpha)(a-b) \end{bmatrix}$$

在奇点S_2周围，一次近似的系数矩阵为

$$A_2\equiv\begin{bmatrix} \dfrac{c^2-d^2}{a+b}-2b & (c+d) & -(c+d) \\ \alpha(c+d) & -\alpha(a+b) & -\alpha(a+b) \\ \dfrac{(a-b)(c+d)}{a+b}+\alpha(c+d)-2d & (1-\alpha)(a+b) & -(1+\alpha)(a+b) \end{bmatrix}$$

设$\lambda_1^{(i)}$，$\lambda_2^{(i)}$和$\lambda_3^{(i)}$分别是矩阵A_i的三个特征根($i=1,2$)．经计算可得以下结果：

对奇点S_1

$$\lambda_1^{(1)}=-2\alpha(a-b)<0$$

$\lambda_2^{(1)}$和$\lambda_3^{(1)}$是下面二次方程的两个根

$$\lambda^2+\left(a-3b-\frac{c^2-d^2}{a-b}\right)\lambda-\frac{2b[(a-b)^2-(c-d)^2]}{(a-b)}=0 \tag{4.1}$$

对奇点S_2，

$$\lambda_1^{(2)}=-2\alpha(a+b)<0$$

$\lambda_2^{(2)}$和$\lambda_3^{(2)}$是下面二次方程的两个根

$$\lambda^2+\left(a+3b-\frac{c^2-d^2}{a+b}\right)\lambda+\frac{2b[(a+b)^2-(c+d)^2]}{a+b}=0 \tag{4.2}$$

由(3.1)和(3.2)可知

$$\frac{(a-b)^2-(c-d)^2}{a-b}>0 \tag{4.3}$$

$$\frac{(a+b)^2-(c+d)^2}{a+b}>0 \tag{4.4}$$

而且，当$b>0$时，

$$\begin{aligned}\left(a+3b-\frac{c^2-d^2}{a+b}\right)&=\left[a+3b-\frac{c+d}{a+b}\ (c-d)\ \right]\\ &\geqslant a+3b-|c-d|>0\end{aligned} \tag{4.5}$$

当$b<0$时，

$$\left(a-3b-\frac{c^2-d^2}{a-b}\right)\geqslant a-3b-|c+d|>0 \tag{4.6}$$

由以上各式可看出，当$b>0$时，$\lambda_2^{(1)}$与$\lambda_3^{(1)}$是符号相反的两个非零实数，而$\lambda_2^{(2)}$和$\lambda_3^{(2)}$均有负实部；当$b<0$时结果正好相反，$\lambda_2^{(1)}$和$\lambda_3^{(1)}$均有负实部，$\lambda_2^{(2)}$和$\lambda_3^{(2)}$则是符号相反的两个非零实数．于是，我们可以得到以下结论[4]：

当$b>0$时，奇点S_1是鞍点，不稳定，而奇点S_2则渐近稳定；

当$b<0$时，奇点S_1渐近稳定，奇点S_2则是鞍点，不稳定．

下面研究奇点S_1和S_2的物理意义．由x，y，z及参数a，b，c，d的定义可以看出，对于奇点S_1有

$$\left.\begin{aligned}&\langle\sigma_i\rangle_1=x_1=-1\\&\langle\mu_i\rangle_1=y_1=\frac{c-d}{a-b}=\frac{\sum\limits_{\mu_i=\pm1}\mu_i\exp[-H(-1,\mu_i)]}{\sum\limits_{\mu_i=\pm1}\exp[-H(-1,\mu_i)]}\\&\langle\sigma_i\mu_i\rangle_1=-\langle\mu_i\rangle_1\end{aligned}\right\} \tag{4.7}$$

对于奇点S_2则有

$$\left.\begin{aligned}&\langle\sigma_i\rangle_2=x_2=1\\&\langle\mu_i\rangle_2=y_2=\frac{c+d}{a+b}=\frac{\sum\limits_{\mu_i=\pm1}\mu_i\exp[-H(1,\mu_i)]}{\sum\limits_{\mu_i=\pm1}\exp[-H(1,\mu_i)]}\\&\langle\sigma_i\mu_i\rangle_2=\langle\mu_i\rangle_2\end{aligned}\right\} \tag{4.8}$$

从以上我们看到奇点S_1对应着MWC模型中血红蛋白分子的所有亚基构象是“无”型的静态，此时μ_i的概率分布（从(4.7)式看出）是

$$\left.\begin{aligned}&P(\mu_i=1)=\frac{\exp[-H(-1,1)]}{\exp[-H(-1,1)]+\exp[-H(-1,-1)]}\\&P(\mu_i=-1)=\frac{\exp[-H(-1,-1)]}{\exp[-H(-1,1)]+\exp[-H(-1,-1)]}\end{aligned}\right\} \tag{4.9}$$

与奇点S_2对应的则是所有亚基构象是“全”的静态，此时μ_i的概率分布是

$$\left.\begin{aligned}&P(\mu_i=1)=\frac{\exp[-H(1,1)]}{\exp[-H(1,1)]+\exp[-H(1,-1)]}\\&P(\mu_i=-1)=\frac{\exp[-H(1,-1)]}{\exp[-H(1,1)]+\exp[-H(1,-1)]}\end{aligned}\right\} \tag{4.10}$$

分布(4.9)或(4.10)正是在$\sigma_i=-1$或$\sigma_i=1$的条件下μ_i按统计力学规律达到平衡态时所应有的分布（参看[5]）．因此奇点S_1与S_2的确对应着统计模型的平衡态，一个在构象$\sigma_i=-1$下，另一个在构象$\sigma_i=+1$下．这正是MWC模型所需要的．这样我们证明了由文[1]给出的统计动力学模型的确可以导出MWC模型．

从以上我们看到所研究的血红蛋白模型有两个平衡态，一个渐近稳定，另一个不稳定．血红蛋白总是趋向渐近稳定的平衡态的．平衡态的稳定性完全取决于参数b的符号．因此有必

要进一步研究b的符号的物理意义．按定义，$b>0$即意味着

$$\sum_{\mu_i=\pm 1}\exp[-H(1,\mu_i)]>\sum_{\mu_i=\pm 1}\exp[-H(-1,\mu_i)] \tag{4.11}$$

这就是说，构象$\sigma_i=1$的定域能$H(1,\mu_i)$，按（4.11）式所赋与的意义，“平均”比$\sigma_i=1$的定域能$H(-1,\mu_i)$要低．因此，$b>0$时“平均”定域能较高的平衡态S_1不稳定，“平均”定域能较低的平衡态S_2则稳定．$b<0$时，须将(4.11)式的不等号换个方向，于是“平均”定域能较低的平衡态S_1稳定，“平均”定域能较高的平衡态S_2不稳定．总之，无论$b>0$或$b<0$都是与较低“平均”定域能相对应的平衡态是稳定的．从力学观点上看这是很自然的事．

五、小　结

根据以上的分析，对血红蛋白的生化动力学机制可做如下设想：亚基构象与底物相互作用能$H(\sigma_i,\mu_i)$的大小是受物理及化学环境影响的．在一定的条件(β)下，相互作用能取一定的值$H(\sigma_i,\ \mu_i,\ \beta)$．于是按定义(1.4)参量$a$，$b$，$c$，$d$也应精确地记为$a(\beta)$，$b(\beta)$，$c(\beta)$和$d(\beta)$．如果在条件$(\beta_1)$下，$b(\beta_1)>0$，在另一条件$(\beta_2)$下，$b(\beta_2)<0$，而且如果还有

$$\frac{c(\beta_1)+d(\beta_1)}{a(\beta_1)+b(\beta_1)}>\frac{c(\beta_2)-d(\beta_2)}{a(\beta_2)-b(\beta_2)} \tag{5.1}$$

就可以认为在条件(β_1)下，血红蛋白的所有亚基将趋于取$\sigma_i=1$的构象，整个状态将趋于此条件下的（渐近）稳定平衡态$S_2(\beta_1)$；在条件(β_2)下，血红蛋白的所有亚基将趋于取$\sigma_i=-1$的构象，整个状态将趋于此条件下的（渐近）稳定平衡态$S_1(\beta_2)$．另外由于(5.1)式，由条件(β_1)过渡到条件(β_2)时，血红蛋白就要释放氧（底物），相反由条件(β_2)过渡到条件(β_1)时血红蛋白就要吸收氧．不难证明，当每一条件都维持了足够长的时间间隔（“足够长”指比弛豫时间长得多）的情况下，氧（底物）被释放（或吸收）的量正比于

$$\frac{c(\beta_1)+d(\beta_1)}{a(\beta_1)+b(\beta_1)}-\frac{c(\beta_2)-d(\beta_2)}{a(\beta_2)-b(\beta_2)} \tag{5.2}$$

在血液循环过程中，条件(β_1)与(β_2)交替地不断出现，氧也就不断地被吸收与释放，从而完成血对氧的输运工作．

鉴于以上分析，我们认为方程组(1.1)～(1.3)较好地反应了变构酶的动力学性质，无论从实际意义还是从纯数学理论它都有许多令人感兴趣之处．

参 考 文 献

[1] 王宝翰、倪向善，血红蛋白（或变构酶）的统计动力学，分子科学学报，1(1982),113—121.

[2] 王宝翰，寡聚蛋白结合配位体的研究——统计力学模型Ⅰ，Ⅱ，生物化学与生物物理学报，9(1977)，277—304.

[3] Monod, J Wyman and J. -P. Changeux, On the nature of allosteric transitions : A plausible model, *J Mol. Biol.*, 12(1965), 88—118.

[4] 秦元勋、王联、王慕秋，《运动稳定性的理论及其应用》，科学出版社专著丛书(1981).

[5] Л. Д. 朗道，E. M. 栗弗席兹，《统计物理学》，人民教育出版社，(1964),189—190.

Qualitative Investigation of Dynamical Equation System of Hemoglobin (or Allosteric Enzymes)

Guan Ke-ying
(Institute of Applied Mathematics, Academia Sinica, Beijing)

Abstract

For the dynamical equation system(a three-dimensional autonomous system) of hemoglobin, given in [1], we make the following qualitative investigation: (1) pointing out that all meaningful solutions should be in a tetrahedroid, and that its four surfaces are without contact; (2) finding all singular points, and proving that only two of them are respectively situayed on a pair of seperate edges, and that other singular points are outside the tetrahedroid and meaningless; (3) proving that, among seven physical parameters of this system, only the sign of parameter b determines the properties of these two singular points; (4) clearing up the relation between this system and MWC model[3]. The investigation shows that this system reflects the dynamical properties of hemoglobin satisfactorily.