

分子马达定向运动的两态模型

韩英荣¹, 赵同军^{1,2}, 展永¹, 吴建海¹

(1. 河北工业大学理学院, 天津 300130; 2. 河北工业大学电气工程学院, 天津 300130)

摘要: 采用非对称周期势来描述马达蛋白与具有周期性和极性的微丝轨道之间的相互作用, 计算了马达蛋白两态模型的几率流和有效势之间的关系。计算结果表明: 马达蛋白的定向运动不仅与有效势的整体倾斜密切相关, 还与有效势的势垒高度有关。有效势倾斜等效于一个平均力的作用, 而这一平均力的存在体现了两态跃迁细致平衡的破坏。同时将不同 ATP 浓度下力与速度的关系曲线与实验作了比较, 这些曲线与实验定性吻合。

关键词: 定向运动; 有效势; 细致平衡; Fokker-Planck 方程; 布朗马达

中图分类号: Q617

1 引言

现代生物学研究表明: 囊泡运输、细胞的有丝分裂、信号转导等许多重要的生物过程都与生物大分子的复杂运动有着密切的联系。这些生物大分子是具有某些特定功能的蛋白质, 通常被称为“分子马达”或“马达蛋白”^[1]。“分子马达”或“马达蛋白”是一类具有运动功能的重要蛋白质。这类蛋白质既具有酶的活性又具有运动活性。其特点是催化 ATP (三磷酸腺苷) 水解为 ADP (二磷酸腺苷) 和 Pi (无机磷), 并将储存在 ATP 分子中的化学能高效率地转化为机械能, 实现自身的定向运动^[1]。旋转分子马达和线性分子马达都具有这一重要的性质, 本文主要讨论线性分子马达。在过去的几十年里, 随着光纤技术、显微成像技术与 X-射线晶体衍射技术等实验手段的不断发展, 人们对分子马达的认识越来越深入, 对其动力学行为的研究也在不断深化。通常情况下马达沿着极性的周期性轨道拖动负载定向运动, 同时抵抗一定的外力对外做功。对于给定的马达, 在给定条件下, 他们总是沿着同一个方向运动。三个家族的马达蛋白已经为大家所知, kinesins 和 dyneins 沿着微管蛋白运动, 而 myosins 沿着肌动蛋白丝运动。而且, 研究表明马达的定向运动是通过马达本身的构象变化产生的^[2], 其动力来源于 ATP 水解释放的化学能转化生成的机械能^[3,4]。由此可见, 研究分子马达定向运动机制也就是研究它的能量转化机制^[5]。

最近十几年, 马达蛋白的输运一直是人们非常

关注的课题^[6]。在过去的研究中, 人们提出了几个物理模型, 如: 摇摆力模型^[7-9] (rocked ratchet)、关联噪声模型^[10] (correlation ratchet)、扩散涨落模型^[11] (diffusion ratchet) 和闪烁势模型^[12,13] (flashing ratchet) 等。在这些模型中, 人们都采用非对称的势函数, 通过适当改变系统的参数(如温度、粘滞系数、质量、跃迁率等)计算定向运动的几率流和能量转化效率以及流的反转等问题^[14-17]。本文采用闪烁势模型, 在系统不满足细致平衡的条件下, 引入非对称周期场来描述马达与轨道之间的相互作用, 马达的构象变化反映在势场随时间周期性地或随机地在两态或多态之间跃迁。本文具体计算出两态模型的几率流和有效势倾斜的斜率, 结果表明几率流和有效势密切相关。同时还将不同浓度下外力与漂移速度(对应于几率流)的关系曲线与实验作了比较, 结果表明漂移速度与 ATP 的浓度有很大的相关性。这里引入的“有效势”是一个统计概念, 总的来说等效于势的某种有效倾斜。马达的定向运动是由于有效势具有一定的倾斜。这样, 许多类似的问题可以归结为有效势的问题, 使我们对这些问题的认识更加深入。

收稿日期: 2003-09-09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (10375016)、河北省自然科学基金项目 (A2004000005)

通讯作者: 韩英荣, 电话: (022)26564802 或 26634517,

E-mail: hanyingrong@163.com

2 模型与理论

我们的目的是讨论力的产生和分子马达的运动, 所以只考虑具有一般性的简单模型, 即把我们的分析限定在两态模型内, 用这一简单的物理机制来描述粒子两态随机涨落的物理化学过程。由于 ATP 水解伴随着化学能的释放, 使马达与微丝之间在结合和分离状态之间转换, 马达会有构象变化, 这个过程反复进行导致马达的定向运动, 而反映这种改变的势场会在不同状况之间转换^[18]。在我们的模型中, 把分子马达看作是处在非平衡涨落环境中沿一维非对称周期势运动的布朗粒子。马达蛋白可以将化学能高效地转化为机械能, 产生协调的定向运动, 这种可以做功的布朗粒子又称为布朗马达。

分子马达 (kinesin) 沿着微管运动, 而微管是由 α 和 β 微管蛋白以 $\alpha \beta \alpha \beta \alpha \beta \dots$ 的顺序交替排列组成的, $\alpha \beta$ 异二聚体的排列构成具有极性的微管。因而, 微管具有周期性和极性, 即微管在结构上是非对称的。这样马达沿着这种具有极性的周期性轨道运动时, 与轨道的相互作用可以用一维非对称周期势来描述 (闪烁势) (如图 1 所示)。如果该周期势不随时间变化, 那么周期势场中的布朗粒子就不会产生定向运动。

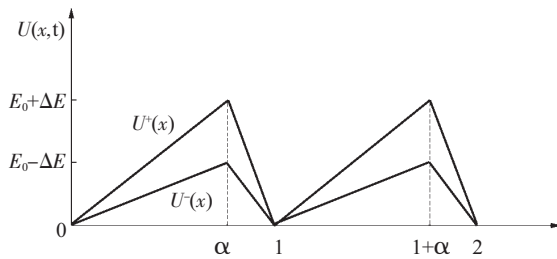


Fig.1 Asymmetric and linear potential subsection potential. Here the period L takes the value 1 and α is an asymmetric coefficient

通常情况下, 人们认为 ATP 水解过程是力学过程与化学过程相互耦合的过程, 中间经历多个化学态。目前大家广泛接受的模型如图 2 所示。

ATP 与马达的结合、ATP 的水解以及 ADP 和 Pi 的释放构成了一个循环。在这种循环中, 马达蛋白要经历多个中间状态。在每一状态中, 马达所受的随机相互作用不同。体系在这些状态之间循环。为了使问题便于处理, 我们首先假定体系随机地处于两种状态: 即结合态和自由态。

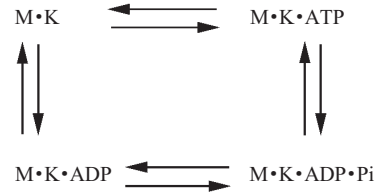


Fig.2 The schematic diagram for the chemical cycle of a monomeric *Drosophila* kinesin K341. Arrow represents the transition between different states, the direction of the arrow represents the direction of the transition. M: Microtubule; K: Motor; \cdot : The combination of ATP and motor

对于两态模型, 我们将化学反应循环简化为如下两步^[19]:



这里 K 代表马达, 处于 $K \cdot ADP \cdot Pi$ 态时马达头部与轨道脱离, 此时马达与轨道的相互作用很弱 (低能态), 可以自由地沿着轨道运动, 这个状态称为自由态 (或状态 2)^[19]; 其他所有的情况是马达与轨道结合的状态 (高能态), 称为结合态 (或状态 1)^[19]。马达与 ATP 分子结合, 会导致宏观的定向运动, 这种运动与 ATP 的浓度有关。当 ATP 的浓度较高时, 马达与 ATP 分子结合几率较大; 而 ATP 的浓度较低时, 马达与 ATP 分子结合几率较小。马达沿着微管运动的能量来源于 ATP 水解释放的化学能, 这一能量使马达在自由态和结合态之间转换, 对应于一维非对称周期势的闪烁, 这一过程反复进行导致马达的定向运动。闪烁的两种状态对应于不同的能量。闪烁过程伴随着布朗粒子与外界交换能量, 而定向运动伴随着能量的耗散, 当有负载时就可以对外做功, 不断地与外界 (ATP) 交换能量, 这一过程可以描述能量转化过程。从这个意义上说这一体系就对应于分子马达。

对应于两个状态, 马达与轨道的相互作用的势函数分别为 $U^+(x)$ 和 $U^-(x)$, 高低能态的势垒高度分别为 $E_0 + \Delta E$ 和 $E_0 - \Delta E$ 。两个状态之间随机转换, 转换速率 (跃迁速率) 为 γ_{ij} ($i, j=1, 2$) (为了方便, 令 $\gamma_{12}=\gamma_1$, $\gamma_{21}=\gamma_2$)。对于每一个态, 与位置有关的一维非对称周期势可以这样来描述: 处在状态 i 、约束在位置 x 的马达的自由能定义为势函数 $U^i(x)$ 和 $U^-(x)$ 。这种定义表明微管的对称性反映在势函数的对称性上。为了描述粒子运动的随机过程, 假

设 $P_1(x,t)$ 和 $P_2(x,t)$ 分别为 t 时刻粒子位于 x 点, 势函数分别为 V_1 和 $V_2(V_1=U^+(x)$ 和 $V_2=U^-(x)$) 的联合几率密度, $J_1(x,t)$ 和 $J_2(x,t)$ 为每个态粒子的几率流密度。系统所满足的 Fokker-Planck 方程如下^[20]:

$$\frac{\partial}{\partial t} P_1(x,t) = -\frac{\partial}{\partial x} J_1(x,t) - \gamma_1 P_1(x,t) + \gamma_2 P_2(x,t) \quad (3)$$

$$\frac{\partial}{\partial t} P_2(x,t) = -\frac{\partial}{\partial x} J_2(x,t) + \gamma_1 P_1(x,t) - \gamma_2 P_2(x,t) \quad (4)$$

处在 i 态的几率流为:

$$J_i = \mu_i [-k_B T \partial_x P_i - P_i \partial V_i + P F_0] \quad (5)$$

这里 F_0 为负载力, μ_i 为粒子所处状态的迁移率, k_B 为玻尔兹曼常数, T 为温度。

3 计算与分析

方程(3)~(5)不仅能够描述分子马达的运动, 而且可以通过一维有效方程的形式清楚地表明力和运动是如何产生的。这种有效的描述可以通过计算稳态粒子流 $J=J_1+J_2$ 及几率密度 $P(x)$ 来实现。

$$J = J_1 + J_2 = -\mu_1 k_B T \partial_x P_1 - \mu_2 k_B T \partial_x P_2 - \mu_1 P_1 \partial V_1 - \mu_2 P_2 \partial V_2 + \mu_1 P_1 F_0 + \mu_2 P_2 F_0 \quad (6)$$

定义 $P=P_1+P_2$ 以及 $\lambda(x)=P_1(x)/P(x)$, 将它们代入(6)式并整理得

$$J = -k_B T [\mu_1 \lambda(x) + \mu_2 (1-\lambda(x))] \partial_x P(x) - k_B T (\mu_1 - \mu_2) P(x) \partial_x \lambda(x) - [\mu_1 \lambda(x) \partial V_1 + \mu_2 (1-\lambda(x)) \partial V_2] P(x) + [\mu_1 \lambda(x) + \mu_2 (1-\lambda(x))] P F_0 \quad (7)$$

令 $\mu_{\text{eff}} = \mu_1 \lambda(x) + \mu_2 (1-\lambda(x))$, 称之为有效迁移率, 则(7)式中的每一项均提出 μ_{eff} 得,

$$J = \mu_{\text{eff}} \left[-k_B T \partial_x P - \frac{\mu_1 \lambda \partial V_1 + \mu_2 (1-\lambda) \partial V_2}{\mu_{\text{eff}}} + \frac{k_B T}{\mu_{\text{eff}}} (\mu_1 - \mu_2) \partial_x \lambda \right] P + P F_0 \quad (8)$$

令

$$\partial V_{\text{eff}} = \frac{\mu_1 \lambda \partial V_1 + \mu_2 (1-\lambda) \partial V_2}{\mu_{\text{eff}}} + \frac{k_B T}{\mu_{\text{eff}}} (\mu_1 - \mu_2) \partial_x \lambda \quad (9)$$

从而(8)式几率流变为

$$J = \mu_{\text{eff}} [-k_B T \partial_x P - P \partial V_{\text{eff}} + P F_0] \quad (10)$$

对(9)式积分得如下(11)式^[20]

$$V_{\text{eff}}(x') - V_{\text{eff}}(0) = \int_0^{x'} dx \frac{\mu_1 \lambda \partial_x V_1 + \mu_2 (1-\lambda) \partial_x V_2}{\mu_1 \lambda + \mu_2 (1-\lambda)} + k_B T [\ln(\mu_{\text{eff}})]_0^{x'} \quad (11)$$

定义有效势的倾斜为:

$$E_p = [V_{\text{eff}}(nL) - V_{\text{eff}}(0)] / nL \quad (12)$$

其中, L 为势函数的周期, n 为周期的个数。我们将(11)式定义为有效势。它是一个统计结果, 量纲上等效于一个势垒作用于系统, 是每个态所处的势垒以及系统所处周围环境共同作用的结果。

对于非对称势, 有效势通常是倾斜的, 其斜率是 $[V_{\text{eff}}(nL) - V_{\text{eff}}(0)] / nL$ 。这里 $V_1(x)$ 和 $V_2(x)$ 在大的尺度上是平滑的, 但这种有效的倾斜等效于一个平均力, 从而抵制微小的外力产生宏观的运动。如果势是对称的, 被积函数为反对称函数, 那么有效势具有周期性, 即对于整数 n , $V_{\text{eff}}(nL) = V_{\text{eff}}(0)$ 。因此, 在大的尺度上粒子不能产生宏观的运动。

我们首先选定一组参数, 如势垒确定 ($E_0=1.0$, $\Delta E=0.4$, $\alpha=10/11$), 同时假定两态的跃迁频率相同 ($\gamma_1=\gamma_2$)。图3和图4曲线是在没有负载时, 有效势的倾斜(平均力的负值)和几率流在给定温度情况下随跃迁率的变化曲线及在给定跃迁率的情况下随温度的变化曲线。

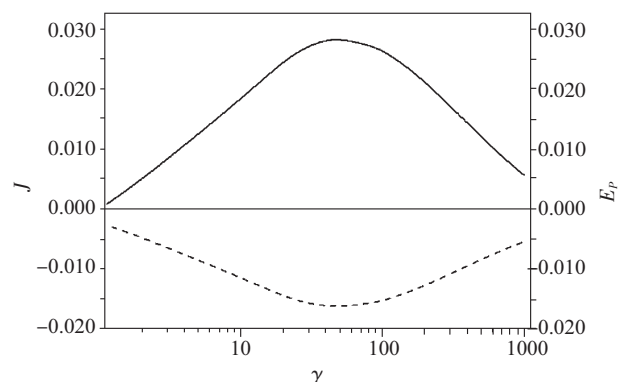


Fig.3 The relationship of slope of effective potential E_p and current J as a function of transition rate. $E_0=1.0$; $\Delta E=0.4$; $F_0=0.0$; $KT=0.5$

—: E_p ;: J

从图3中可以看出在跃迁率很小时几率流和有效势的倾斜随着跃迁率的增加而增加, 当跃迁率达到一定值(40左右)时, 两者几乎同时达到最大值, 跃迁率大于某一定值时, 两者随跃迁率的增加又同时减小。这表明在给定温度情况下, 几率流和有效势具有相关性。图4中温度很低时, 几率流和有效势倾斜斜率的变化不同步, 随着温度的升高几率流增加较为缓慢, 有效势倾斜斜率增加较快。只有当温度达到某一值时, 几率流和有效势的斜率才同时随温度的增加而减小, 这时几率流和有效势倾斜的斜率密切相关。

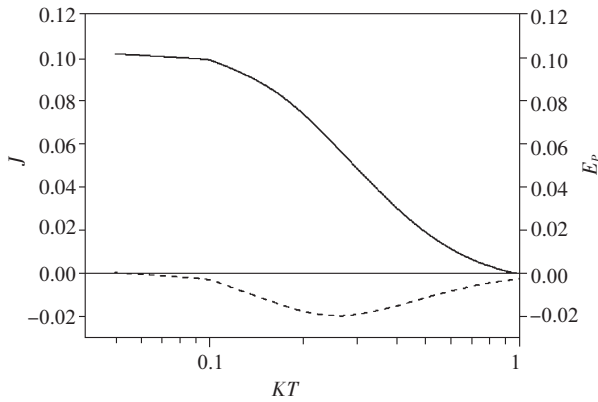


Fig.4 The relationship of slope of effective potential E_p and current J as a function of temperature. $E_0=1.0$; $\Delta E=0.4$; $F_0=0.0$; $\gamma=10$
—: E_p ;: J

图5和图6分别是在给定参数情况下有效势的倾斜斜率和几率流的比值随跃迁率和温度变化的关系。

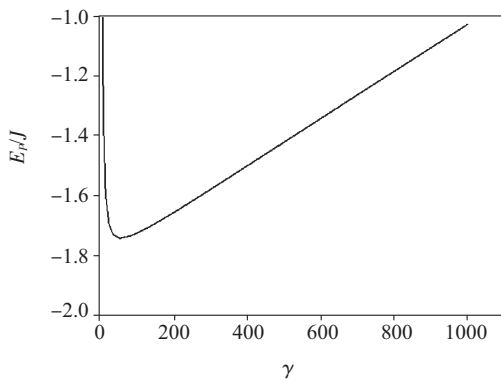


Fig.5 The ratio of the slope of effective potential E_p to current J as a function of transition rate. $E_0=1.0$; $\Delta E=0.4$; $F_0=0.0$; $KT=0.5$

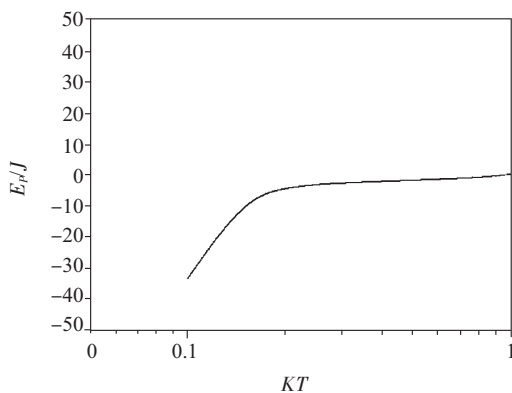


Fig.6 The ratio of the slope of effective potential E_p to current J as a function of temperature. $E_0=1.0$; $\Delta E=0.4$; $F_0=0.0$; $\gamma=10$

图5中,在跃迁率很小时比值随跃迁率的增加而减小,跃迁率达到一定值时他们的比值达到最大值,然后比值随跃迁率的增加而增加。结果表明在跃迁率较小时,有效势倾斜斜率比几率流增加得快,在 γ 较大时有效势的倾斜斜率比几率流减小得快。这说明两者之间并非简单的线性相关。从图6中可以看出在给定跃迁率的条件下,有效势的斜率和几率流的比值随温度并不总是同步变化,当温度小于0.2左右时,比值随温度的增加而增加,说明有效势斜率比几率流增加迅速。当温度在0.2和1.0之间时,比值几乎不变,表明两者之间接近线性相关。总体来说跃迁率为一定值时,如果温度在某一确定范围内,几率流和有效势的斜率随温度同步变化,具有密切的相关性。

由此可见,几率流不仅与有效势的整体倾斜斜率有关,同时还与有效势的势垒高度有关。所以有效势倾斜斜率和其势垒高度对几率流有共同影响。图4反映了这一点,在低温时,虽然斜率大,但由于温度相对势垒较低,马达难以跨越势垒,从而定向运动的几率流较小,几率流与有效势倾斜的比值(随温度的变化)也就不会是简单的线性相关。在高温时,马达可以跨越势垒,几率流与有效势倾斜的比值接近线性相关。

几率流的变化除了与有效势的倾斜、环境温度、闪烁频率相关外,还依赖于ATP的浓度。在不同的浓度下,速度(对应于几率流)会随着浓度改变。最新实验观测得到:在[ATP]水平很低的范围内,漂移速度 V 与[ATP]成正比^[21]。

图7是单个马达力与速度关系的理论结果,不

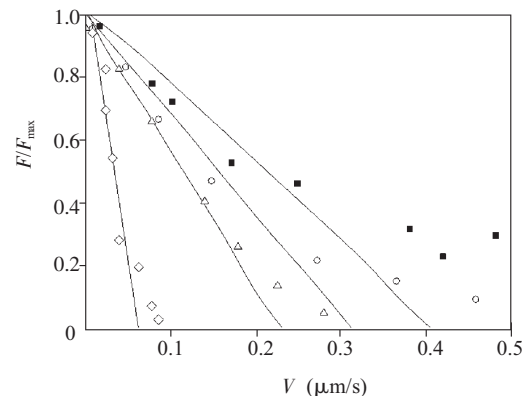


Fig.7 The relationship of the force-current. The solid lines are fits of the model and the scattered symbols are experimental data. $KT=0.3$; $E_0=1.0$; $\Delta E=0.5$
◇: 10 $\mu\text{mol/L}$; △: 50 $\mu\text{mol/L}$; ○: 100 $\mu\text{mol/L}$;
■: 500 $\mu\text{mol/L}$

同的曲线对应不同的 ATP 浓度。不同的点对应不同的实验数据。从图中可看出, 随着负载力 F 的增大, V 减小。这是因为 F 的增大使得马达与 ATP 分子的结合能力减弱, 由于 ATP 水解释放的能量减少, 马达的漂移速度 V 也就随之减小。随着 ATP 浓度的增加, 马达的漂移速度越来越大, 使分子马达停止运动的外力也就越来越大。这是由于 ATP 的浓度较大时, 分子马达与 ATP 分子结合的几率大, 产生定向运动的力就大, 从而需更大的外力才能使之停止运动。由此可见, 马达的运动与 ATP 的浓度密切相关。

对于有效势的问题, 它的倾斜 (平均力的负值) 是以消耗化学能为前提, 也就是说只有消耗 ATP 水解释放的化学能才能转化为机械能从而对外做功, 即 ATP 是向系统提供能量的。如果没有能量提供给系统, 系统将满足如下关系:

$$\gamma_1(x) = \gamma_2(x) \exp\left[\frac{V_1(x) - V_2(x)}{k_B T}\right] \quad (13)$$

满足上式关系的系统处于细致平衡。一般来说, 任何一个元过程和相应的元反过程相抵消时, 对应于细致平衡。如果系统不处于细致平衡, 往往伴随着与环境能量的交换 (ATP 的消耗)。这是产生有效势倾斜的根源, 也是几率流不为零的原因。

我们可以构造 $\Omega(x)$ 来反映偏离细致平衡的量

$$\Omega(x) = \gamma_1(x) - \gamma_2(x) \exp\left[\frac{V_1(x) - V_2(x)}{k_B T}\right] \quad (14)$$

为了方便起见, 令 $\Omega(x) = \Omega\theta(x)$, 这里 Ω 表示与细致平衡的偏差, 而 $\int_0^1 \theta(x) dx$ 是归一化的。如果 $\Omega(x) = 0$, 系统将处于细致平衡。通常在生物体内, 驱动蛋白系统在定向运动时细致平衡的破坏是通过水解 ATP 来完成的。由此可见, 只有破坏系统的细致平衡, 才会有宏观的定向运动^[1], 而与此相伴的有效势是一个重要的特征量。

4 结 论

我们通过讨论分子马达的定向运动机制, 对分子马达力和运动产生机制有了进一步的认识。分子马达在有极性的周期性轨道上运动。它的定向运动是通过马达的构象变化产生的, 能量来源于 ATP 水解释放的化学能转化生成的机械能。本文把分子马达的定向运动简化为在非平衡涨落下的随机跃迁的两态模型, 计算了两态模型的有效势倾斜的斜率

和几率流随各种参数的变化, 以及有效势倾斜的斜率和几率流的比值随一些参数的变化。结果表明: 在给定温度情况下几率流和有效势倾斜的斜率随跃迁率同时变化, 但是他们二者变化的幅度并不完全一致; 在给定跃迁率的情况下, 几率流和有效势倾斜的斜率只是在一定的温度范围内同步变化, 这说明几率流和有效势具有一定的相关性。分子马达的定向运动是由于有效势具有非零的斜率, 即有一个平均力使马达能够抵抗微小的外力从而拖动负载运动。而平均力的存在是由于系统消耗了 ATP 水解释放的化学能, 这样系统的细致平衡被打破使马达产生定向运动。马达的定向运动与有效势具有一定的相关性。由此可推断, 有关定向漂移运动的问题与有效势有着密切的关系, 因此, 研究有效势有助于对问题的深入理解。同时力与速度的理论关系与实验值所作比较的结果表明: 随着负载力的增加, 速度减小; 随着 ATP 浓度的增加, 马达的速度越来越大, 从而使分子马达停止运动的外力也就越来越大。

参考文献:

- [1] Reimann P. Brownian motors: noisy transport far from equilibrium. *Phys Rep*, 2002,361(2-4):57~265
- [2] Schief WR, Howard J. Conformational changes during kinesin motility. *Current Opinion in Cell Biology*, 2001,3:19~28
- [3] Vale RD, Milligan RA. The way things move: Looking under the hood of molecular motor proteins. *Science*, 2000,288:88~95
- [4] Ryohei Yasuda, Hiroyuki Noji, Masasuke Yoshida. Kinoshita Jr, Hiroyasu. Kinetic analysis of F_1 -ATPase. *Nature*, 2001, 410(19):898~904
- [5] Ma JP, Flynn TC, Cui Q, Andrea L, Walker JE, Karplus M. A dynamic analysis of the rotation mechanism in F_1 -ATPase. *Structure*, 2002,10:921~931
- [6] Parmeggiani A, Julicher F, Ajdari A, Prost J. Energy transduction of isothermal ratchets: generic aspects and specific examples close to and far from equilibrium. *Phys Rev E*, 1999, 60(2):2127~2140
- [7] Derényi I, Vicsek T. Cooperative transport of Brownian particles. *Phys Rev Lett*, 1995,75:374~377
- [8] Jung P, Kissner JG, Hänggi P. Regular and chaotic transport in asymmetric periodic potentials: inertia ratchets. *Phys Rev Lett*, 1996,76:3436~3439
- [9] Bartussek R, Hänggi P, Kissner JG. Periodically rocked ther-

- mal ratchets. *Europhys Lett*, 1994,28:459~464
- [10] Doering CR, Horsthemke W, Riordan J. Nonequilibrium fluctuation-induced transport. *Phys Rev Lett*, 1994,72:984~2987
- [11] Reimann P, Bartussek R, Haussler R, Hänggi P. Brownian motors driven by temperature oscillations. *Phys Lett A*, 1996, 215:26~31
- [12] Ajdari A, Prost J. Current reversal in asymmetric pumping. *Europhys Lett*, 1995,32:373~378
- [13] Van den Broeck C, Reimann P, Kawai R, Hänggi P. Coupled brownian motors. *Lecture Notes in Physics*, 1999,527:99~111
- [14] Zhao TJ, Zhan Y, Yu H, Ji Q. Motion and efficiency of a two-state model for a single molecular motor. *Commun Theor Phys*, 2003,39(1):121~124
- [15] Zhao TJ, Zhuo YZ, Zhan Y, Ji Q, Cao TG. Two-dimensional ratchets with non-conservative impulsive force. *Mode Phys Lett B*, 2002,16(26):999~1006
- [16] Zhao TJ, Cao TG, Zhan Y, Zhuo YZ. Rocking ratchets with stochastic potentials. *Physica A*, 2002,312:109~118
- [17] Zhao TJ, Zhan Y, Wu JH, Wang YH. A flashing model for transport of brownian motors. *Chin Phys Lett*, 2002,19(9): 1248~1250
- [18] Mielke A. Transport in a fluctuating potential. *Ann Physik*, 1995,4:721~738
- [19] Lattanzi G, Maritan A. Force dependence of the michaelis constant in a two-state ratchet model for molecular motors. *Phys Rev Lett*, 2001,86:1134~1137
- [20] Julicher F, Ajdari A, Prost J. Modeling molecular motors. *Rev Mod Phys*, 1997,69(4):1269~1281
- [21] Gilbert SP, Moyer ML, Johnson KA. Pathway of ATP hydrolysis by monomeric and dimeric kinesin. *Biochem*, 1998, 37(3):800~813

TWO-STATE MODEL FOR DIRECTED MOTION OF BROWNIAN MOTOR

HAN Ying-rong¹, ZHAO Tong-jun^{1,2}, ZHAN Yong¹, WU Jian-hai¹

(1. School of Science, Hebei University of Technology, Tianjin 300130, China;

2. School of Electrical Engineering, Hebei University of Technology, Tianjin 300130, China)

Abstract: Asymmetric and periodic potential was used to describe the interaction between motor proteins and filaments that were periodic and polar. The current and effective potential in the two-state model were calculated. It was shown that the directed motion of motor protein was relevant to the effective potential. The slope of the effective potential corresponded to an average force. Therefore existence of the average force incarnated that detailed balance was broken in two-state transition. The curve of force-velocity theoretical relationship was also compared with the experimental data, it was qualitative tallied with the experiment.

Key Words: Directed motion; Effective potential; Detailed balance; Fokker-Planck equation; Brownian motor