ЖЭТФ, 2015, том 147, вып. 4, стр. 867–868

О РАВНОВЕСНОЙ ФОРМЕ ЭРИТРОЦИТОВ

В. И. Марченко**, *Е. Р. Подоляк

Институт физических проблем им. П. Л. Капицы Российской академии наук
119334, Москва, Россия

Поступила в редакцию 30 декабря 2014 г.

Показано, что предложенная Канхемом теория количественно описывает наблюдаемую двояковогнутую форму эритроцитов крови человека.

DOI: 10.7868/S0044451015040199

В 1930 г. Пондер [1] получил первые количественные данные для двояковогнутой формы эритроцитов. В 1972 г. Канхем [2] показал, что такая форма может соответствовать минимуму энергии

$$A\int H^2 dS, \tag{1}$$

где H — средняя кривизна ограничивающей эритроцит мембраны при заданном объеме V и площади поверхности S. В 1976 г. Делинг и Хелфриш [3] предложили добавить к энергии (1) линейный по кривизне член

$$B\int H\, dS, \tag{2}$$

возникающий за счет различия среды внутри и вне эритроцита. В дальнейшем теория усложнялась — авторы пытались учесть нелокальное взаимодействие мембран и сдвиговую упругость мембран и цитоскелета внутри эритроцита (см., например, [4]). В итоге число введенных для описания формы эритроцитов материальных параметров стало слишком большим.

По нашему мнению, отказ от простейшей модели (1) обусловлен ненадлежаще проведенным сравнением теории с экспериментальными данными. При этом сравнении использовались так называемые модифицированные овалы Касини, параметризуемые тремя константами. При фиксированных объеме и площади поверхности остается лишь один параметр для задания формы. Для демонстрационных целей это допустимо, но для обоснованного заключения о применимости теории — нет. Кроме того, в связи с нелинейностью уравнений равновесия, нет смысла сравнивать теорию с некой средней формой по группе эритроцитов [5] в случае, когда разброс параметров в группе весьма значителен — до 20 %.

В настоящей заметке мы обращаем внимание на то, что модель Канхема [2] количественно описывает наблюдаемую форму без каких-либо подгоночных параметров.

Обсуждаемая вариационная задача исчерпывающе исследована [6]. Однако, поскольку нет аналитического решения, для сравнения с экспериментальными данными придется воспроизвести численное интегрирование.

Результат показывает, что нет возможности выделить эффект спонтанной кривизны на фоне экспериментальных ошибок[1)]. Поэтому мы опустим соответствующий вклад (2). Положительный по условию устойчивости модуль A выберем равным единице. Учитывая постоянство объема и площади поверхности, с помощью метода лагранжевых множителей λ_v, λ_s[2)] имеем вариационную задачу

$$\delta\left(\int H^2\, ds - \lambda_v V - \lambda_s S\right) = 0. \tag{3}$$

*E-mail: mar@kapitza.ras.ru

1) Что означает, очевидно, малость характерных размеров эритроцита по сравнению с величиной A/B.

2) Эти множители имеют [3] следующий физический смысл: λ_v — разница внешнего и внутреннего давления, λ_s — поверхностное натяжение мембраны. Оба эти параметра малы в силу малости эффектов кривизны (1) при макроскопических, заметно превышающих молекулярные, размерах эритроцитов, и их величина выбирается так, чтобы обеспечить наблюдаемые объем и площадь поверхности.

Аксиально симметричную форму зададим функцией $z = f(r)$, при этом средняя кривизна будет равна

$$H = \frac{1}{r}\left(\frac{rf'}{\sqrt{1+f'^2}}\right)', \qquad (4)$$

где штрих — дифференцирование по радиусу r. Тогда задача (3) сводится к следующей:

$$\delta\int\left(h^2\sqrt{1+f'^2} - \lambda_v f - \lambda_s\sqrt{1+f'^2}\right) r\,dr = 0.$$

Соответствующее вариационное уравнение имеет первый интеграл

$$2\frac{r\left(h\sqrt{1+f'^2}\right)'}{(1+f'^2)^{3/2}} - \frac{r(h^2-\lambda_s)f'}{\sqrt{1+f'^2}} - \frac{\lambda_v}{2}r^2 = C.$$

Для того чтобы функция f не имела особенности при $r = 0$, необходимо обращение в нуль постоянной интегрирования C.

Дальнейшее интегрирование проводилось численно методом стрельбы. При этом мы стартовали с окрестности максимального радиуса (который выбирался в качестве единицы длины), где

$$f \propto \sqrt{1-r},$$

и добивались выполнения условия

$$f' = 0 \quad \text{при} \quad r \to 0.$$

Введем параметры длины, задающие объем

$$V = (4\pi/3)R_v^3$$

и площадь поверхности

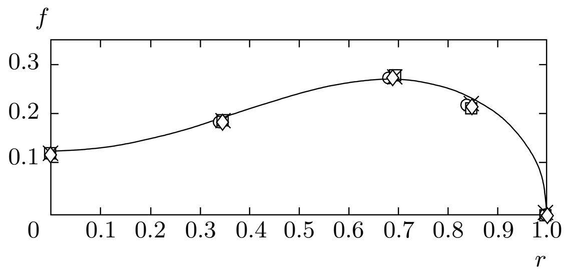
$$S = 4\pi R_s^2.$$

Обсуждаемая задача осмысленна, если параметр приведенного объема

$$v = (R_v/R_s)^3$$

меньше единицы. Согласно результатам общего анализа, двояковогнутая форма соответствует абсолютному минимуму энергии (1) в узком интервале значений приведенного объема

$$0.592 < v < 0.651$$



Результат сравнения теоретической формы при $v = 0.610$ с данными Пондера [1] для четырех очень близких по размерам эритроцитов крови человека

(см. [6], рис. 9). Именно здесь оказываются эритроциты (см. рисунок).

Таким образом, модель Канхема [2] приводит к количественному описанию двояковогнутой формы эритроцита и необходимы очень веские экспериментальные аргументы, чтобы отказываться от столь замечательной теории.

Заметим, что чашеобразная форма эритроцитов, альтернативная двояковогнутой, также получается [6] в рамках обсуждаемой задачи без учета спонтанной кривизны при $v < 0.592$. Однако нам не известны экспериментальные данные, пригодные для аккуратного сравнения с теорией — обычно наблюдаются искаженные тепловыми флуктуациями формы.

ЛИТЕРАТУРА

1. E. Ponder, J. Exp. Physiol. **20**, 29 (1930).
2. P. B. Canham, J. Theor. Biol. **26**, 61 (1970).
3. H. J. Deuling and W. Helfrish, Biophys. J. **16**, 862 (1976).
4. R. Mukhopadhyay, H. W. G. Lim, and M. Wortis, Biophys. J. **82**, 1756 (2002).
5. E. Evans and Y.-Ch. Fung, Microvascular Research **4**, 335 (1972).
6. U. Seifert, K. Berndl, and R. Lipovsky, Phys. Rev. A **44**, 1182 (1991).