

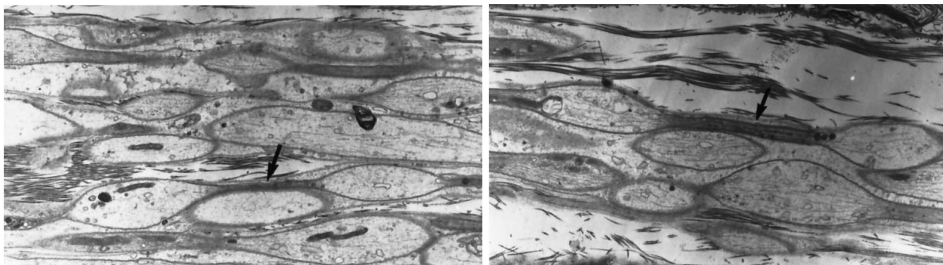
## Глава 6

# Точни решения и приложения

### 6.1 Ундулоиди и нервни влакна

#### 6.1.1 Въведение

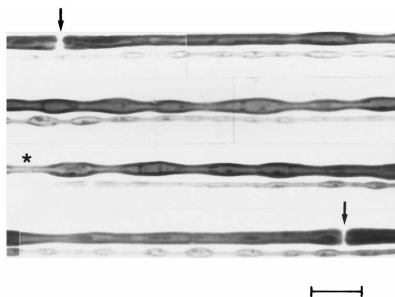
Миелинираните и немиелинираните нервни влакна, когато са подложени на опън приемат форма, която се състои, както може да се види на фиг. 6.1 и фиг. 6.2 от последователни разширения и стеснения, по дължината на аксона.



Фигура 6.1: Осъчмени аксони в немиелинирани нервни влакна. Ясно се виждат издуванията и свиванията по дължината на аксона. Със стрелка е отбелязано уплътняване на цитоскелета в областта на свиванията (Markin *et al* [1999]).

Съществуват много обяснения на механизмите, които са отговорни за образуването на тази последователност от разширения и стеснения при нервните влакна. Имайки предвид различните литературни източници,

Фигура 6.2: Единичен миелиниран фибър от седалищен нерв на плъх, разтегнат с тежест 4.5g, при което се получават издутите части и е замразен докато е бил разтегнат (Markin *et al* [1999]).



можем да направим заключение, че тази форма може да е резултат от различни стимули: механични, които са описани в работата на Ochs & Jersild [1990], електрични Manthy *et al* [1995], химични - чрез метаболитни смущения Tanelian & Markin [1997], механични деформации индуцирани при облъчване с лазер Bar-Ziv & Moses [1994] и освен това могат да бъдат наблюдавани като физиологични процеси вследствие на дейността на нервната система Allen *et al* [1997] и Zhu *et al* [1997].

Свиванията водят до уплътняване на цитоскелета и включените органели, включително микротубулите и неврофиламентите, които се разполагат по-близо. Един от механизмите причиняващи тази деформация е изменението на мембранния бислой, който може да се преразпределя свободно в следствие на разграждането на цитоскелета както е отбелязано от Tanelian & Markin [1997]. В този модел крайната форма е разгледана като последователност от сфери и цилиндри. Този модел обаче притежава основен недостатък, който се състои в това, че крайната форма на деформацията е предположена, а не е пресметната. Формата на деформация може да бъде различна в зависимост от свиването на цитоскелета в различните типове нервни влакна (Ochs *et al* [1997]). По-общ модел, който е в състояние да предскаже универсалните форми на деформираните влакна и базиран на деформацията на мембраната на аксона под действие на хидростатично налягане и разтягане е бил предложен в Markin *et al* [1999]. Решаващ за този модел е механичният отговор на мембраната на влакното, който се опира на изследванията на стеснените области на нервното влакно при немиелинирани аксони (нервни влакна) на Ochs *et al* [1996], като се предполага, че цитоскелета не е деполимеризиран както са допускали Tanelian & Markin [1997], а вместо това остава компресиран заедно с неговите органели в стеснената област.

### 6.1.2 Модел

Силата на опън приложена в края на мембраната създава напрежение в нея, в следствие на което се създава хидростатично налягане в цитоплазмата. Тъй като повърхността на флуид, върху който е приложено повърхностно напрежение е нестабилна, тя трябва да промени формата си според закона на Laplace-Young. Съгласно уравнението на Laplace-Young (4.1) можем да запишем

$$\Delta p = \sigma(\kappa_\pi + \kappa_\mu) \quad (6.1)$$

където  $\Delta p$  е диференциала на трансмембранното налягане,  $\sigma$  е повърхностното напрежение, а  $\kappa_\pi$  и  $\kappa_\mu$  са така добре познатите ни паралелна, съответно меридианна главна кривина (вж. (1.80)) на аксиално симетричните повърхнини описващи деформираната форма. Цилиндричната част на трансформираното нервни влакно има по-голяма средна кривина от разширената област. Съгласно уравнението (6.1), мембраната в цилиндричната си част е подложена на по-високо налягане, което се компенсира от противоположно налягане създадено от компресирания цитоскелет. Най-често две разширения са разделени от стеснение, но в определени случаи е възможно и директно свързване на две разширения.

### 6.1.3 Параметризация

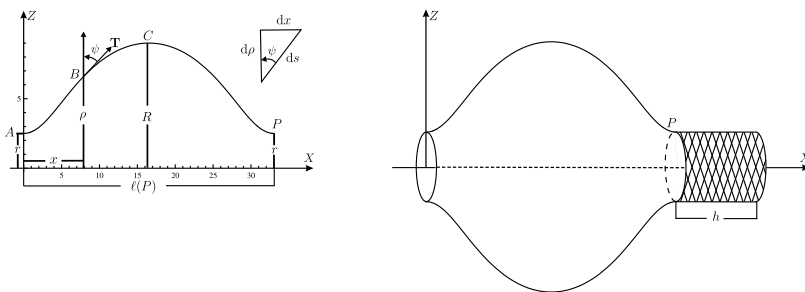
В Markin *et al* [1999], нервното влакно е моделирано, като цилиндрична течна мембрана, която има способността лесно да променя формата си при постоянна площ и обем. Тъй като отношението на  $\Delta p$  към  $\sigma$  също е константа, уравнението на Laplace-Young може да бъде записано във вида

$$\kappa_\pi + \kappa_\mu = \text{const} \quad (6.2)$$

което всъщност означава, че тук работим с класа на повърхнините въведени от Delaunay и описани в параграф 4.2, а за допълнителна информация вж. Eells [1987] и Orgea [2007]. Kenmotsu [1980] обаче е показал, че ротационни повърхнини със зададена средна кривина в  $\mathbb{R}^3$  се определят еднозначно от изображението на Гаус. По-късно Eells [1987] отбелязва, че Гаусовото изображение за повърхнини на Delaunay може да се опише чрез общата формула

$$\sin \psi(\rho) = m\rho + \frac{n}{\rho}, \quad \rho \neq 0, \quad m, n \in \mathbb{R} \quad (6.3)$$

в която  $\rho$  е разстоянието от оста на симетрия,  $m$  и  $n$  са реални параметри, а  $\psi(\rho)$  е ъгъла между тангентата  $\mathbf{T}$  към профилната крива в дадена точка  $B$  и оста  $Z$  (ср. фиг. 6.3). Въвеждайки  $\rho_{max} = R$  и  $\rho_{min} = r$  лесно можем да намерим, че в нашия случай  $m$  и  $n$  се определят от формулите



Фигура 6.3: Геометрия на профилната крива на ундулоид на Delaunay (ляво) и на цял сегмент от периодичната осъчмена форма (дясно).

$$m = \frac{1}{R+r}, \quad n = \frac{Rr}{R+r} \quad (6.4)$$

и че меридианната крива се определя от уравнението

$$\frac{dx}{d\rho} = \tan \psi(\rho) = \frac{\rho^2 + Rr}{\sqrt{(R^2 - \rho^2)(\rho^2 - r^2)}}. \quad (6.5)$$

Интегрирането на (6.5) е еквивалентно на пресмятането на интеграла

$$\int \frac{(\rho^2 + Rr)d\rho}{\sqrt{(R^2 - \rho^2)(\rho^2 - r^2)}} \quad (6.6)$$

което може да бъде реализирано чрез привличането на Якобиевата елиптическа функция  $\text{dn}(u, k)$ , и по-точно,

$$\rho = \frac{r}{\text{dn}(u, k)}, \quad k = \frac{\sqrt{R^2 - r^2}}{R} \quad (6.7)$$

където  $u$  е нейният аргумент, а  $k$  е елиптическият ѝ модул. Горното полагане дава незабавно

$$\frac{d\rho}{\sqrt{(R^2 - \rho^2)(\rho^2 - r^2)}} = \frac{du}{R} \quad (6.8)$$