



Forme d'Equilibre des Membranes Fluides à Une Dimension

A. Bendouch, H. Kaidi, and M. Benhamou

¹ *Lab. Physique des Polymères et Phénomènes Critiques, Fac Sc Ben M'sik, Casablanca, Maroc.*

Abstract

In this paper, we consider a fluid membrane in suspension in a liquid that is confined to two parallel plates. We assume that the distance between the two plates is small enough, when it is compared to the mean roughness of the membrane. In these conditions, the membrane may be regarded as a closed (or open) fluctuating curve in the two-dimensional Euclidean space (parallel to the two plates). We first derive the general curvature equation describing the equilibrium geometrical form of the one-dimensional membrane. Second, we determine the expression of the force experienced by the membrane. Such a force may be caused by the liquid flow or by an eventual interaction between the membrane and the surface of capillaries. To do calculations, use is made of Differential Geometry of plan curves.

Key words : Confined membranes - Curvature equation - Membrane force - Differential Geometry.

I. INTRODUCTION

Les membranes biologiques sont d'une importance cruciale pour la vie, car elles séparent la cellule de son environnement extérieur. Elles séparent aussi les compartiments à l'intérieur de la cellule, en vue de protéger les importants processus et les évènements spécifiques.

La conception que les membranes biologiques se présentent comme une bicouche lipidique composée de deux feuilletés est, maintenant, largement reconnu par la communauté scientifique. Ces feuilletés ou monocouches sont formés de molécules amphiphiles possédant des têtes polaires hydrophiles pointant à l'extérieur et des chaînes d'acide gras formant le coeur de la bicouche.

La majorité des molécules de lipide sont les phospholipides [1 – 3], qui ont des têtes polaires et des queues d'hydrocarbure non polaires. La tête polaire est liée par un glycérole à deux queues d'acide gras. L'une des deux chaînes est une chaîne d'acide gras linéaire. Alors que l'autre possède une queue frisée, à cause de la double liaison *cis*. De telle queue frisée influence le regroupement compact des molécules de lipide, ainsi que leur mouvement latéral. Ces molécules s'associent pour former les deux feuilletés de la bicouche lipidique de la membrane.

La température du milieu aqueux entourant la membrane peut avoir aussi un certain effet sur l'assemblage des hydrocarbures. Il a été observé qu'à basse température, la bicouche est dans la phase gel (bicouche fortement compacte). En effet, dans ce cas, la diffusion latérale est gelée, et la structure solide est assurée par les interactions mutuelles attractives entre chaînes d'hydrocarbure. A haute température, en revanche, la bicouche est plutôt à l'état fondu (sol), et alors, les molécules lipidiques effectuent des mouvements latéral et de rotation. Naturellement, la transition sol-gel

⁰ © a GNPHE publication 2008, *ajmp@fsr.ac.ma*

dépend des détails chimiques de la bicouche.

La membrane incorpore aussi un autre lipide qui est le cholestérol [1 – 3]. La fraction des molécules du cholestérol varie avec la nature de la membrane. Par exemple, les membranes plasmiques contiennent essentiellement un cholestérol par molécule de phospholipide. Mais d'autres membranes, comme celles protégeant les bactéries, sont exemptées de cholestérol. Les molécules de lipide ont une structure de stéroïde, et se présentent comme une région polaire liée à une queue d'hydrocarbure non polaire. A l'intérieur de la membrane, les molécules du cholestérol ont la même orientation que les phospholipides. Les cholestérols possèdent plusieurs fonctions dans la membrane. Par exemple, ils confèrent à la membrane sa rigidité et sa stabilité, et empêchent la cristallisation des hydrocarbures.

Les biomembranes contiennent également des glycolipides (sucres). Ce sont des molécules de lipide qui s'agrègent dans la membranes sous forme de microdomaines, et peuvent être protectives et isolantes. Certains types de molécules sont terminés par des sphingolipides, comme le choléra et le tétanos de toxine. Les sphingolipides et les cholestérols favorisent l'agrégation des protéines en microdomaines appelés "rafts". En fait, ces rafts jouent un rôle de plate-forme pour l'attachement des protéines, lorsque les membranes se déplacent autour de la cellule et aussi durant la transduction des signaux. (Pour plus d'information à propos des rafts, le lecteur peut consulter les références [4] et [5]).

Les protéines (longues macromolécules) constituent d'autres composantes des membranes cellulaires. Les protéines transmembranaires sont amphiphiliques et formées par des régions hydrophiliques et hydrophobiques ayant la même orientation que les autres molécules de lipide. Ces mêmes protéines sont aussi appelées "protéines intégrales" [6]. Leur fonction est de transporter des substances à travers la membrane, comme les ions et les macromolécules. D'autres types de protéines existent aussi, qui sont attachées (greffées) à la surface de cytoplasme par des chaînes d'acide gras ou à la surface de la cellule par des oligosaccharides. Ces protéines sont appelées "protéines périphériques". Elles possèdent plusieurs fonctions. Particulièrement, elles protègent la surface de la membrane, régularisent la signalétique cellulaire et participent dans d'autres importants évènements cellulaires [6].

Souvent, les membranes sont confinées dans des volume finis (capillaires sanguins). Ce confinement n'influe sur leur comportement mécanique ou sur leur forme géométrique d'équilibre que si la taille typique du système est bien inférieure à la rugosité moyenne de la membrane (à trois dimensions). Pour étudier la forme d'équilibre des membranes confinées, nous supposons que celles-ci sont contenues entre deux plaques parallèles très rapprochées l'une de l'autre. Nous nous ramenons donc à l'étude de la forme d'équilibre des membranes à *une dimension*. Ce sont des courbes fermées (ou ouvertes) qui fluctuent autour d'une courbe d'équilibre. Nous considérerons le cas le plus général où la courbe décrivant la membrane peut avoir éventuellement plusieurs poignets (petites courbes touchant la courbe hôte). Le but est de déterminer l'équation de courbure générale des membranes à une dimension, et aussi la force membranaire. Cette dernière peut provenir de l'écoulement du liquide support ou d'une interaction avec les parois des capillaires sanguins. L'outil pour cela est la Géométrie Différentielle des courbes dans un espace à deux dimensions (parallèle aux plaques). Le reste de la présentation est organisé comme suit. Nous écrivons, en Sec. 2, l'équivalent du Hamiltonien de Cahn-Helfrich [7, 8], pour les membranes unidimensionnelles. En Sec. 3, nous présentons les calculs détaillés aboutissant à l'équation de courbure générale et à l'expression de la force membranaire. Enfin, nous retraçons nos conclusions dans la dernière section.

II. HAMILTONIEN DU SYSTÈME

Nous considérons une membrane unidimensionnelle, qui se présente comme une courbe fermée (ou ouverte) dans un espace à deux dimensions, notée Γ . Nous désignons par s l'abscisse curviligne, et par $c(s)$ la courbure au point considéré.

Le Hamiltonien proposé est la fonctionnelle de la courbure c suivante

$$\mathcal{H}_0 [c] = \frac{\kappa}{2} \int_{\Gamma} (c - c_0)^2 ds + \kappa_G \int_{\Gamma} cds, \quad (1)$$

où κ et κ_G sont, respectivement, les constantes de rigidité de courbure et Gaussienne. Dans cette expression, apparaît la courbure spontanée, c_0 , qui est présente chaque fois que la membrane

présente une asymétrie et tend à se courber préférentiellement dans un sens donné. Son origine physique peut être, par exemple, une différence de composition chimique entre les deux feuillets de la bicouche. La rigidité κ exprime la difficulté à courber la membrane dans un sens ou dans l'autre. Pour des bicouches simples, κ est de l'ordre de $20 k_B T$. La constante de courbure Gaussienne κ_G contrôle le changement de géométrie. Tous ces paramètres κ , κ_G et c_0 sont la trace de la structure moléculaire de la membrane. Les quantités κ et c_0 peuvent être mesurées en étudiant le spectre de fluctuations de la membrane [5].

Nous faisons remarquer que la deuxième intégrale est l'invariant topologique

$$\int_{\Gamma} c ds = 2\pi g, \quad (2)$$

où g est le genre topologique (nombre de courbes touchant la courbe principale Γ). Le résultat précédent est une version du fameux théorème de Gauss-Bonnet, connu en Géométrie Différentielle. Généralement, le Hamiltonien prend la forme suivante

$$\mathcal{H}_1 [c] = \int_{\Gamma} \mathcal{F}(c(s)) ds. \quad (3)$$

Ici, $\mathcal{F}(c(s))$ est une fonction de la courbure, de forme arbitraire. Donc, le Hamiltonien précédent, $\mathcal{H}_0 [c]$, ne présente qu'un cas particulier du Hamiltonien le plus général, qui tient compte de tous les détails de la bicouche membranaire (protéines, inclusions...).

III. EQUATION DE COURBURE

A. Relations de base

Soit Γ une courbe fermée, et soit M un point choisi arbitrairement sur cette courbe. Ce point est repéré par le rayon vecteur $\vec{r}(s)$. Nous désignons par \vec{t} et \vec{n} , les vecteurs tangent et normal de la courbe au point considéré. Nous avons les définitions élémentaires

$$\vec{t} = \frac{d\vec{r}}{ds}, \quad (4)$$

$$\frac{d\vec{t}}{ds} = -c\vec{n}. \quad (5)$$

La première relation définit le vecteur tangent et la deuxième la courbure. Ici, on convient d'orienter le vecteur normal vers l'extérieur.

Notons également la relation utile

$$\frac{d\vec{n}}{ds} = c\vec{t}. \quad (6)$$

Une telle relation s'obtient en partant du fait que $d(\vec{t} \cdot \vec{n})/ds = 0$, puisque $\vec{t} \cdot \vec{n} = 0$ (orthogonalité), et utilisant ensuite l'égalité (5).

Il sera commode d'introduire une certaine paramétrisation de la courbe, à l'aide d'un paramètre continu ξ appartenant à un intervalle $[a, b]$ de la droite réel \mathbf{R} . Nous avons, manifestement, $\vec{r}(a) = \vec{r}(b)$. Posons

$$ds^2 = g d\xi^2, \quad (7)$$

où

$$g = \left(\frac{ds}{d\xi}\right)^2 = \left(\frac{d\vec{r}}{d\xi}\right)^2 \quad (8)$$

est la métrique. Ici, $d\vec{r}/d\xi$ est le vecteur tangent à la courbe au point considéré. Nous avons la relation également utile

$$\frac{d^2\vec{r}}{d\xi^2} = \frac{d^2s}{d\xi^2} \vec{t} - gc \vec{n} . \tag{9}$$

De cette dernière relation, nous déduisons

$$c^2 = \frac{1}{g^2} \left[\left(\frac{d^2\vec{r}}{d\xi^2} \right)^2 - \left(\frac{d^2s}{d\xi^2} \right)^2 \right] . \tag{10}$$

Comme

$$\frac{d^2s}{d\xi^2} = \frac{1}{\sqrt{g}} \frac{d^2\vec{r}}{d\xi^2} \cdot \frac{d\vec{r}}{d\xi} , \tag{11}$$

alors l'on a

$$c^2 = \frac{1}{g^2} \left[\left(\frac{d^2\vec{r}}{d\xi^2} \right)^2 - \frac{1}{g} \left(\frac{d^2\vec{r}}{d\xi^2} \cdot \frac{d\vec{r}}{d\xi} \right)^2 \right] . \tag{12}$$

Posons

$$\vec{x} = \frac{d\vec{r}}{d\xi} , \quad \dot{\vec{x}} = \frac{d^2\vec{r}}{d\xi^2} . \tag{13}$$

D'où la formule utile

$$c^2 = \frac{1}{(\vec{x}^2)^2} \left[\dot{\vec{x}}^2 - \frac{1}{(\vec{x}^2)} (\vec{x} \cdot \dot{\vec{x}})^2 \right] , \tag{14}$$

où nous avons utilisé

$$g = \vec{x}^2 . \tag{15}$$

La quantité c apparaît donc comme une fonction de la variable dynamique \vec{x} et de sa dérivée $\dot{\vec{x}}$. Nous aurons besoin d'explicitier les dérivées de c par rapport aux variables \vec{x} et $\dot{\vec{x}}$. Le calcul donne

$$\frac{\partial c}{\partial \vec{x}} = -2 \frac{c}{\sqrt{g}} \vec{t} + \frac{1}{g^{3/2}} \frac{d^2s}{d\xi^2} \vec{n} , \tag{16}$$

$$\frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} = -\frac{1}{g} \vec{n} . \tag{17}$$

B. Equation de courbure

Nous considérons l'énergie de courbure la plus générale, définie par la relation (3). Dans cette définition, l'intégrale s'étend sur une courbe fermée Γ ayant les bonnes propriétés mathématiques, et où ds est l'élément d'arc et $\mathcal{F}(c)$ une fonction quelconque de la courbure c . Reconsidérons l'intégrale (3), que nous exprimons comme une intégrale usuelle sur la variable ξ

$$\mathcal{H}_1 [c] = \int_a^b d\xi \sqrt{g(\xi)} \mathcal{F}(c(\xi)) . \tag{18}$$

Nous supposons que toutes les courbes possibles partent et arrivent à un même point fixé dans l'espace (courbes fermées). Le passage d'une courbe donnée à une courbe voisine est accompagné du changement suivant de la courbure

$$c \rightarrow c + \delta c, \tag{19}$$

avec

$$\delta c = \frac{\partial c}{\partial \vec{x}} \cdot \delta \vec{x} + \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \cdot \delta \dot{\vec{x}}. \tag{20}$$

Donc, la fonction $\mathcal{F}(c)$ se transforme comme

$$\mathcal{F}(c) \rightarrow \mathcal{F}(c + \delta c) = \mathcal{F}(c) + \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \delta c, \tag{21}$$

avec δc la variation définie par l'égalité (20). D'un autre côté, la racine carrée \sqrt{g} se transforme comme

$$\sqrt{g} \rightarrow \sqrt{g} + \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} \cdot \delta \vec{x}. \tag{22}$$

Le produit $\sqrt{g}\mathcal{F}(c)$ se transforme alors comme suit

$$\sqrt{g}\mathcal{F}(c) \rightarrow \sqrt{g}\mathcal{F}(c) + \mathcal{F}(c) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} \cdot \delta \vec{x} + \sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \left(\frac{\partial c}{\partial \vec{x}} \cdot \delta \vec{x} + \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \cdot \delta \dot{\vec{x}} \right). \tag{23}$$

La variation de l'intégrale (18) est alors

$$\delta \mathcal{H}_1 [c] = \int_a^b d\xi \left\{ \left(\mathcal{F}(c) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} + \sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \vec{x}} \right) \cdot \delta \vec{x} + \left(\sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \right) \cdot \delta \dot{\vec{x}} \right\}. \tag{24}$$

Après une intégration par parties de l'intégrale relative à $\delta \vec{x} = d(\delta \vec{x})/d\xi$, nous obtenons

$$\delta \mathcal{H}_1 [c] = \int_a^b d\xi \left\{ \mathcal{F}(c) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} + \sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \vec{x}} - \frac{d}{d\xi} \left(\sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \right) \right\} \cdot \delta \vec{x}. \tag{25}$$

Nous avons supposé que la variation $\delta \vec{x}$ de la variable dynamique \vec{x} s'annule aux bords de l'intégrale, c'est-à-dire $\delta \vec{x}(a) = \delta \vec{x}(b) = \vec{0}$. Notons que

$$\delta \vec{x} = \delta \left(\frac{d\vec{r}}{d\xi} \right) = \frac{d}{d\xi} \delta \vec{r}. \tag{26}$$

Par intégration par parties, avec l'hypothèse $\delta \vec{r}(a) = \delta \vec{r}(b) = \vec{0}$, nous trouvons

$$\delta \mathcal{H}_1 [c] = - \int_a^b d\xi \frac{d}{d\xi} \left\{ \mathcal{F}(c) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} + \sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \vec{x}} - \frac{d}{d\xi} \left(\sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \right) \right\} \cdot \delta \vec{r}(\xi). \tag{27}$$

Ce qui donne comme dérivée fonctionnelle

$$\frac{\delta \mathcal{H}_1 [c]}{\delta \vec{r}(\xi)} = - \frac{d}{d\xi} \left\{ \mathcal{F}(c) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} + \sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \vec{x}} - \frac{d}{d\xi} \left(\sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \right) \right\}. \tag{28}$$

La dérivée fonctionnelle par rapport à $\vec{r}(s)$ s'obtient à partir de la relation précédente en divisant par \sqrt{g} , et l'on a la formule générale

$$\frac{\delta \mathcal{H}_1 [c]}{\delta \vec{r}(s)} = - \frac{1}{\sqrt{g}} \frac{d}{d\xi} \left\{ \mathcal{F}(c) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} + \sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \vec{x}} - \frac{d}{d\xi} \left(\sqrt{g} \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{\partial c}{\partial \dot{\vec{x}}} \right) \right\}. \tag{29}$$

Un certain calcul donne

$$\frac{\delta \mathcal{H}_1 [c]}{\delta \vec{r}(s)} = -\frac{d}{ds} \left\{ \left(\mathcal{F}(c) - 2c \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \right) \vec{t} + \frac{d}{ds} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \vec{n} \right) \right\} . \quad (30)$$

Notons que

$$\frac{d}{ds} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \vec{n} \right) = \frac{d}{ds} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \right) \vec{n} + \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \frac{d \vec{n}}{ds} . \quad (31)$$

Par suite, nous obtenons la formule définitive

$$\frac{\delta \mathcal{H}_1 [c]}{\delta \vec{r}(s)} = \left[c \mathcal{F}(c) - c^2 \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} - \frac{d^2}{ds^2} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \right) \right] \vec{n} . \quad (32)$$

La force membranaire résultante est alors donnée par

$$\vec{f}_1 = -\frac{\delta \mathcal{H} [c]}{\delta \vec{r}(s)} = \left[\frac{d^2}{ds^2} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \right) + c^2 \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} - c \mathcal{F}(c) \right] \vec{n} . \quad (33)$$

Cette formule suggère que la force est dirigée suivant la direction normale à la courbe, et qu'elle est indépendante de la paramétrisation choisie.

À l'équilibre, cette force doit être nulle, et l'on a

$$\frac{d^2}{ds^2} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \right) + c^2 \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} - c \mathcal{F}(c) = 0 , \quad (34)$$

qui est l'équation de courbure désirée. Celle-ci renseigne sur la forme d'équilibre de la vésicule. Elle est de second ordre par rapport à l'abscisse curviligne s . Cette même équation suggère que la forme d'équilibre de la membrane dépend, naturellement, de la forme de la densité d'énergie libre \mathcal{F} , et donc de la nature du système et de son environnement.

Comme illustration, nous essayons d'appliquer l'équation précédente à l'énergie libre de courbure de Canham-Helfrich (1), avec la densité d'énergie $\mathcal{F}(\mathcal{J}) = (\kappa/\epsilon) (\mathcal{J} - \mathcal{J}_0)^\epsilon + \kappa_G \mathcal{J}$, où κ et κ_G sont les constante de rigidité de courbure et Gaussienne, et c_0 la courbure spontanée. Dans ce cas, l'équation d'équilibre devient

$$2 \frac{d^2 c}{ds^2} + c (c^2 - c_0^2) = 0 . \quad (35)$$

Une telle équation différentielle se résout aisément par la méthode de *portrait de phase*.

Pour des membranes à courbure constante, l'équation différentielle précédente suggère que $c = 0$ ou $c = c_0$. Puisque la membrane est fermée, la seule solution acceptable est $c = c_0$, et donc la courbe d'équilibre est nécessairement un *cercle*, de rayon $R = c_0^{-1}$.

IV. FORCE MEMBRANAIRE

Cette force est une somme de plusieurs contributions. La première est celle calculée précédemment, relation (33).

Une autre provient de la contrainte que la longueur de la membrane est constante. Cela nécessite alors l'introduction d'un multiplicateur de Lagrange. L'énergie libre associée est

$$\mathcal{H}_2 [c] = \int_{\Gamma} \zeta (s) ds , \quad (36)$$

où $\zeta (s)$ est une fonction du paramètre d'arc s . Cette intégrale peut se réécrire comme

$$\mathcal{H}_2 [c] = \int_a^b \zeta (s(\xi)) \sqrt{g} d\xi , \quad (37)$$

avec $g = \vec{x}^2$. La variation de \mathcal{H}_2 est alors

$$\delta\mathcal{H}_2 [c] = \int_a^b \zeta (s(\xi)) \frac{\vec{x}}{\sqrt{g}} \cdot \delta\vec{x} d\xi = - \int_a^b \frac{d}{d\xi} \left(\zeta(\xi) \vec{t} \right) \cdot \delta\vec{r} d\xi . \quad (38)$$

Donc,

$$\frac{\delta\mathcal{H}_2 [c]}{\delta\vec{r}(\xi)} = - \frac{d}{d\xi} \left(\zeta(\xi) \vec{t} \right) = - \frac{d\zeta}{d\xi} \vec{t} + (\sqrt{g}c\zeta(\xi)) \vec{n} , \quad (39)$$

où nous avons utilisé la relation (5). Par division par \sqrt{g} , l'on obtient

$$\frac{\delta\mathcal{H}_2 [c]}{\delta\vec{r}(s)} = - \frac{d\zeta}{ds} \vec{t} + c\zeta(s) \vec{n} . \quad (40)$$

La contribution à la force est alors

$$\vec{f}_2 = - \frac{\delta\mathcal{H}_2 [c]}{\delta\vec{r}(s)} = \frac{d\zeta}{ds} \vec{t} - c\zeta(s) \vec{n} , \quad (41)$$

qui est bien indépendante de la paramétrisation.

Une troisième force peut découler d'une interaction de la membrane avec un potentiel extérieur, développé, par exemple, par une surface (parois des vaisseaux sanguins...).

La fonctionnelle énergie libre correspondante est

$$\mathcal{H}_3 [c] = \int_{\Gamma} W(\vec{r}(s)) ds , \quad (42)$$

où $W(\vec{r})$ est le potentiel extérieur. Nous réécrivons cette intégrale comme

$$\mathcal{H}_3 [c] = \int_a^b W(\vec{r}(\xi)) \sqrt{g} d\xi . \quad (43)$$

La quantité \sqrt{g} se transforme conformément au schéma (23), et le potentiel W comme

$$W \rightarrow W + \frac{\partial W}{\partial\vec{r}(\xi)} \cdot \delta\vec{r}(\xi) . \quad (44)$$

Le produit $\sqrt{g}W$ se transforme comme

$$\sqrt{g}W \rightarrow \sqrt{g}W + \sqrt{g} \frac{\partial W}{\partial\vec{r}(\xi)} \cdot \delta\vec{r}(\xi) + \frac{W}{\sqrt{g}} \frac{d\vec{r}}{d\xi} \cdot \delta\left(\frac{d\vec{r}}{d\xi}\right) . \quad (45)$$

La variation de $\mathcal{H}_3 [c]$ est alors donnée par

$$\delta\mathcal{H}_3 [c] = \int_a^b \left\{ \sqrt{g} \frac{\partial W}{\partial\vec{r}(\xi)} \cdot \delta\vec{r}(\xi) + \frac{W}{\sqrt{g}} \frac{d\vec{r}}{d\xi} \cdot \delta\left(\frac{d\vec{r}}{d\xi}\right) \right\} d\xi , \quad (46)$$

ou encore, après intégration par parties du deuxième terme,

$$\delta\mathcal{H}_3 [c] = \int_a^b \left\{ \sqrt{g} \frac{\partial W}{\partial\vec{r}(\xi)} - \frac{d}{d\xi} \left(\frac{W}{\sqrt{g}} \frac{d\vec{r}}{d\xi} \right) \right\} \cdot \delta\vec{r}(\xi) d\xi . \quad (47)$$

Donc,

$$\frac{\delta\mathcal{H}_3 [c]}{\delta\vec{r}(\xi)} = \sqrt{g} \frac{\partial W}{\partial\vec{r}(\xi)} - \frac{d}{d\xi} \left(\frac{W}{\sqrt{g}} \frac{d\vec{r}}{d\xi} \right) , \quad (48)$$

ou encore

$$\frac{\delta\mathcal{H}_3 [c]}{\delta\vec{r}(\xi)} = \sqrt{g} \frac{\partial W}{\partial\vec{r}(\xi)} - \frac{d}{d\xi} (W \vec{t}) . \quad (49)$$

Notons que

$$\frac{dW}{d\xi} = \frac{d\vec{r}}{d\xi} \cdot \frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(\xi) = \sqrt{g} \frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(\xi) \cdot \vec{t} , \quad (50)$$

et écrivons

$$\frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(\xi) = \left(\frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(\xi) \cdot \vec{t} \right) \vec{t} + \left(\frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(\xi) \cdot \vec{n} \right) \vec{n} . \quad (51)$$

Nous trouvons, en définitive,

$$\frac{\delta \mathcal{H}_3 [c]}{\delta \vec{r}(s)} = \left(cW + \frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(s) \cdot \vec{n} \right) \vec{n} . \quad (52)$$

Ce qui donne comme force

$$\vec{f}_3 = -\frac{\delta \mathcal{H}_3 [c]}{\delta \vec{r}(s)} = - \left(cW + \frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(s) \cdot \vec{n} \right) \vec{n} . \quad (53)$$

Il s'agit d'une force qui est portée suivant la direction normale à la courbe, et est indépendante de la paramétrisation choisie.

Si, maintenant, la quantité d'intérêt est la somme des énergies (par unité de longueur) $\mathcal{H}_1 [c] + \mathcal{H}_2 [c] + \mathcal{H}_3 [c]$, alors la force en résultant est

$$\vec{f} = \vec{f}_t + \vec{f}_n , \quad (54)$$

avec les composantes tangentielle et normale

$$\vec{f}_t = \frac{d\zeta}{ds} \vec{t} , \quad (55)$$

$$\vec{f}_n = \left[\frac{d^2}{ds^2} \left(\frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} \right) + c^2 \frac{\partial \mathcal{F}}{\partial c} - c\mathcal{F}(c) - \left(cW + \frac{\partial W}{\partial \vec{r}}(s) \cdot \vec{n} \right) - c\zeta(s) - p \right] \vec{n} , \quad (56)$$

où nous avons rajouté la contribution de la surpression $-p\vec{n}$, avec $p = p_{ext} - p_{int}$.

V. CONCLUSION

Dans ce papier, nous avons considéré des membranes fermées confinées entre deux plaques parallèles contenant le liquide support, qui sont séparées par une distance très faible, en comparaison avec la rugosité moyenne de la membrane (à trois dimensions). Dans ces conditions, l'on peut regarder la membrane comme une courbe fermée (ou ouverte) dans un espace à deux dimensions. Ces membranes unidimensionnelles (un seul paramètre pour les caractériser) sont fluctuantes, à cause de la diffusion Brownienne des molécules du liquide dans lequel baigne la membrane.

L'objectif du présent travail était double. D'abord, nous avons dérivée l'équation de courbure générale des membranes unidimensionnelles, pour toute situation physique. Pour cela, nous avons fait usage de l'arsenal de la Géométrie Différentielle des courbes planes. Aussi, nous avons calculé la force membranaire, qui peut avoir comme origine l'écoulement du liquide support ou une interaction de la membrane avec les parois des vaisseaux sanguins (le cas des globules blancs) [9].

Enfin, nous signalons que ce travail constituerait un bon départ pour l'étude du mouvement des vésicules tubulaires (liposomes) dans le sang. En effet, si ces vésicules sont suffisamment longues, pour leur étude, il est suffisant de considérer une seule section perpendiculaire, qui est une courbe plane fermée (fluctuante).

VI. REFERENCES

- ¹ S.L. Wolfe, *Molecular and Cellular Biology*, Wadsworth Publishing Compagny, 1993.
- ² R. Lipowsky and S. Sasckmann, Eds, *Structure and Dynamics of Membranes: From Cells to Vesicles*, Volume 1A, Elsevier Science B.V., 1995.
- ³ B. Alberts et al., *Molecular Biology of the Cell*, Garland Publishing, New York, 1994.
- ⁴ K. Simons and E. Ikonen, *Nature* **387**, 569 (1997).
- ⁵ R.E. Brown, *J. Cell Science* **111**, 1 (1998).
- ⁶ L.K. Tamm, Ed., *Protein-Lipid Interactions: From Membrane Domains to Cellular Networks*, John Wiley & Sons, 2005.
- ⁷ P.B. Canham, *J. Theoret. Biol.* **26**, 61 (1970).
- ⁸ W. Helfrich, *Z. Naturforsch C* **28**, 693 (1973).
- ⁹ Voir, par exemple, I. Cantat, *Thèse de Doctorat*, Université Grenoble I, 1999.