

Die Morphologie von Vesikeln

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität zu Köln

vorgelegt von

Frank Jülicher
aus Ludwigsburg

1994

Berichterstatter: Prof. Dr. R. Lipowsky
Prof. Dr. T. Nattermann

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 26.4.1994

D38 (Diss. Universität Köln)
Ungekürzt veröffentlicht in der Reihe der Berichte des Forschungszentrums
Jülich, Jül-2902 (Mai 1994)

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung und Überblick	1
1.1	Einführung	1
1.2	Fluide Membranen und Vesikel	5
1.3	Morphologie von Vesikeln	8
1.4	Überblick über die Arbeit	15
2	Krümmungsmodelle für Vesikelformen	17
2.1	Spontane Krümmung	18
2.2	Kopplung der Doppelschichten	19
2.3	Flächendifferenzelastizität	20
3	Vesikel nichtsphärischer Topologie	23
3.1	Das Willmoreproblem	23
3.2	Formen toroidaler Vesikel	26
3.2.1	Axialsymmetrische Formen toroidaler Topologie	26
3.2.2	Axialsymmetriebrechung und konforme Invarianz	34
3.2.3	Phasendiagramme toroidaler Vesikel	38
3.2.4	Toroidale Formen mit Flächendifferenzelastizität	44
3.3	Vesikel höherer Topologie	49
3.3.1	Lawsonflächen	49
3.3.2	Der Raum der Willmoreflächen	55
3.3.3	Konforme Entartung und konforme Diffusion	60
3.3.4	Phasendiagramme	69
4	Phasentrennung und Knospenbildung	77
4.1	Formen zweikomponentiger Vesikel	78
4.1.1	Domänenbildung in Lipidmischungen	78
4.1.2	Gesamtenergie zweikomponentiger Vesikel	81

4.1.3	Formgleichungen und Anschlußbedingungen	82
4.2	Domäneninduzierte Knospenbildung	83
4.2.1	Knospenbildung bei verschwindendem Druck	84
4.2.2	Knospenbildung bei konstantem Volumen	90
4.3	Gaußsche Biegesteifigkeit	93
5	Zusammenfassung und Ausblick	101
A	Geometrie und Topologie	109
A.1	Krümmung einer Fläche	109
A.2	Topologischer Genus und Eulercharakteristik	110
A.3	Satz von Gauß–Bonnet	110
A.4	Konforme Invarianz des Willmorefunktionalis	111
A.5	Triangulierung von Flächen	112
B	Stabilität axialsymmetrischer Formen	115
C	Formgleichungen zweikomponentiger Vesikel	119
D	Schönflies–Notation für Punktgruppen	123

Kapitel 1

Einleitung und Überblick

1.1 Einführung

Amphiphile Moleküle bilden in wässriger Lösung eine Vielzahl unterschiedlicher Strukturen. Diese Moleküle bestehen aus einem hydrophilen (wasseranziehenden) und einem hydrophoben (wasserabstoßenden) Teil. Indem sie molekulare Aggregate unterschiedlicher Struktur und Geometrie bilden, vermeiden diese Moleküle den Kontakt der hydrophoben Bereiche mit Wasser.

Die bekanntesten Amphiphile sind Tenside. Als Folge ihres amphiphilen Charakters sind Tenside oberflächenaktiv, d.h. sie bilden auf einer Luft–Wasser–Grenzfläche eine molekulare Monoschicht. In wässriger Lösung liegen sie dagegen in Form kugelförmiger Mizellen vor [35, 85].

Lipide bilden eine weitere wichtige Klasse amphiphiler Moleküle. Charakteristisch für Lipidmoleküle in wässriger Lösung ist die Bildung von Doppelschichten oder *Membranen*¹. Membranen entstehen als Folge der amphiphilen Natur und der besonderen Struktur der Lipidmoleküle. Abbildung 1.1 (a) und (b) zeigen den Bau eines Lipidmoleküls. Es besteht aus einer hydrophilen Kopfgruppe und zwei hydrophoben Kohlenwasserstoffketten. Die Struktur einer Doppelschicht ist in Abbildung 1.1 (c) dargestellt. Die polaren Kopfgruppen der Lipidmoleküle bilden zwei Ebenen, zwischen denen die hydrophoben Ketten vor einem Kontakt mit Wasser geschützt sind.

Lipiddoppelschichten bilden das Grundgerüst biologischer Membranen. Biologische Membranen sind universelle Strukturelemente zur Trennung der verschiedenen Kompartimente in den Zellen aller Lebewesen [1]. Wie die schematische Darstellung in Abbildung 1.2 zeigt, bestehen sie aus einer fluiden Doppelschicht, die von einer Mischung vieler unterschiedlicher Lipidsorten gebildet wird. In diese

¹Einen Überblick über die Physik von Membranen und Vesikeln geben [7, 48, 69]. Eine Sammlung einführender Beiträge zur theoretischen Beschreibung von Membranen findet sich in [63].

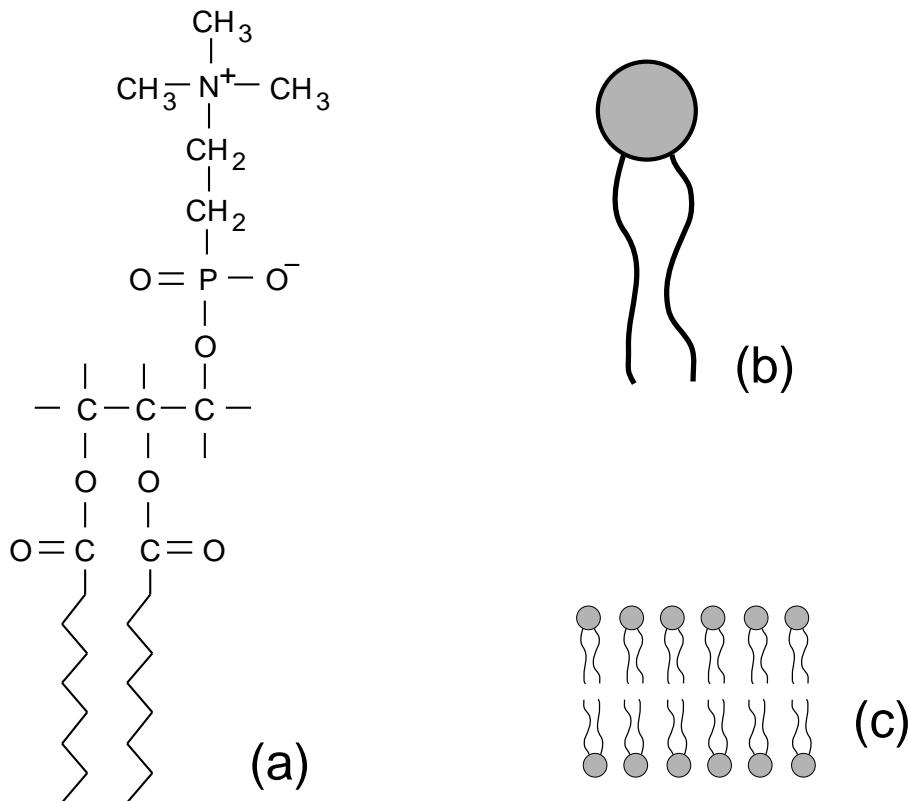


Abbildung 1.1: (a) Chemische Struktur von Phosphatidylcholin, dem bekanntesten Phospholipid. (b) Schematischer Bau eines Lipidmoleküls. Charakteristisch für Lipide ist eine polare Kopfgruppe und zwei hydrophobe Ketten. Unterschiedliche Lipidsorten werden durch die chemische Struktur ihrer Kopfgruppe und die Struktur und Länge der beiden Kohlenwasserstoffketten klassifiziert [51, 81]. (c) Schema einer Doppelschicht, die von Lipidmolekülen in wässriger Lösung gebildet wird.

Doppelschicht sind spezielle Proteine eingebaut. Eine der vielfältigen Aufgaben dieser Proteine ist die Verankerung des Zytoskeletts mit der Membran [7, 69]. Das Zytoskelett ist ein komplexes Netzwerk von Filamenten, das die Zelle mechanisch stabilisiert.

Charakteristisch für Membranen ist eine Separation von Längenskalen. Die Lipiddoppelschicht besitzt eine Dicke von etwa 4 nm, was der doppelten Molekülgröße entspricht. Ihre lineare Ausdehnung liegt dagegen oft im Bereich von 1 – 10 μm [48]. Membranen sind daher effektiv zweidimensionale Objekte und können auf Längenskalen, die groß gegenüber molekularen Details sind, als Flächen im Raum beschrieben werden.

Als zweidimensionales thermodynamisches System kann eine Membran in verschiedenen Phasen vorliegen. Für Lipiddoppelschichten existiert immer eine fluide Hochtemperaturphase, die sogenannte L_α -Phase und eine oder mehrere Tieftemperaturphasen, die sogenannten „Gelphasen“, die mit L_β , $L_{\beta'}$ bzw. $P_{\beta'}$ bezeich-

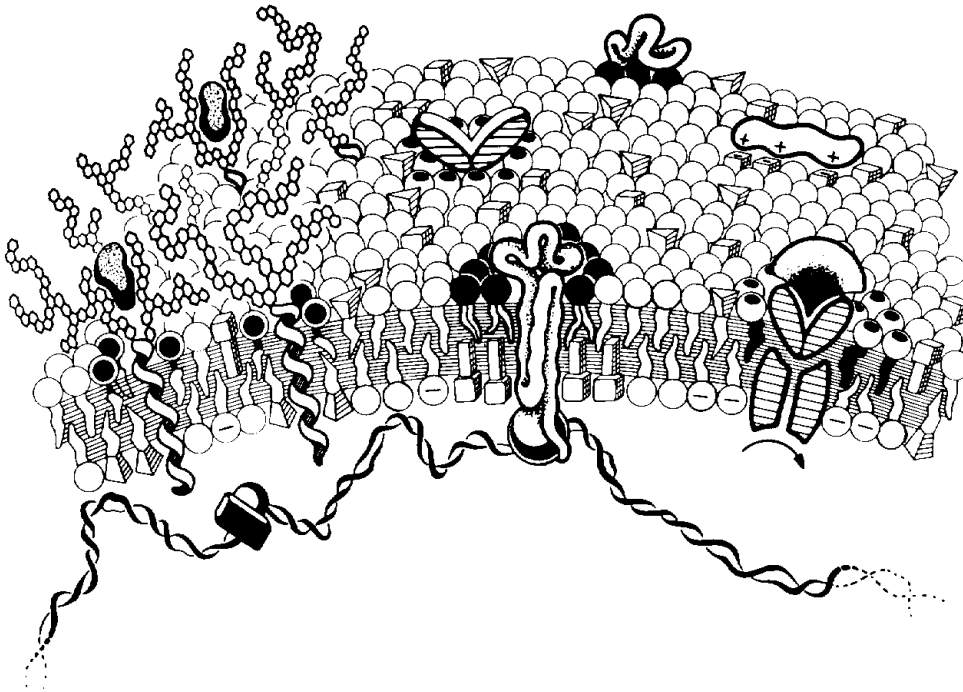


Abbildung 1.2: Cartoon einer biologischen Membran (aus [69]). Den Kern bildet eine Lipiddoppelschicht, in die Membranproteine eingebaut sind. Ein Teil dieser Proteine besitzt lange Zuckerketten, die die Außenseite der Membran bedecken. Auf der Unterseite der Membran sind Filamente des Zytoskeletts dargestellt, die durch Membranproteine mit der Membran verankert sind.

net werden [12]. Der Phasenübergang zwischen der fluiden Phase und einer der Gelphasen wird Hauptumwandlung genannt. In der L_α -Phase bilden die Lipidmoleküle eine zweidimensionale Flüssigkeit. Ihre Kohlenwasserstoffketten sind ungeordnet und die Moleküle können in der Membran schnell diffundieren: In einer Sekunde überstreicht ein Lipidmolekül eine Fläche von etwa $1 \mu\text{m}^2$ [48].

Für die physikalische Untersuchung von Membranen werden künstliche Lipiddoppelschichten erzeugt. Künstliche Lipiddoppelschichten entstehen wenn reine Lipidmoleküle in wässriger Lösung gequollen werden. Bei diesem Prozeß bilden sich spontan *Vesikel*. Diese Objekte werden von einer Membran gebildet, die als geschlossene Fläche ein Flüssigkeitsvolumen umhüllt.

Vesikel, die von biologischen Membranen gebildet werden, treten im Inneren lebender Zellen auf. Dort werden Vesikel meist zum Transport von Biomolekülen zwischen verschiedenen Kompartimenten der Zelle eingesetzt. Diese Transportvesikel besitzen einen Durchmesser ca. 100 nm [1].

Auch die Entstehung und die Stabilität von Vesikeln ist eine Folge des amphiphilen Charakters der Lipidmoleküle. Am Rand einer Membran ist die Struktur

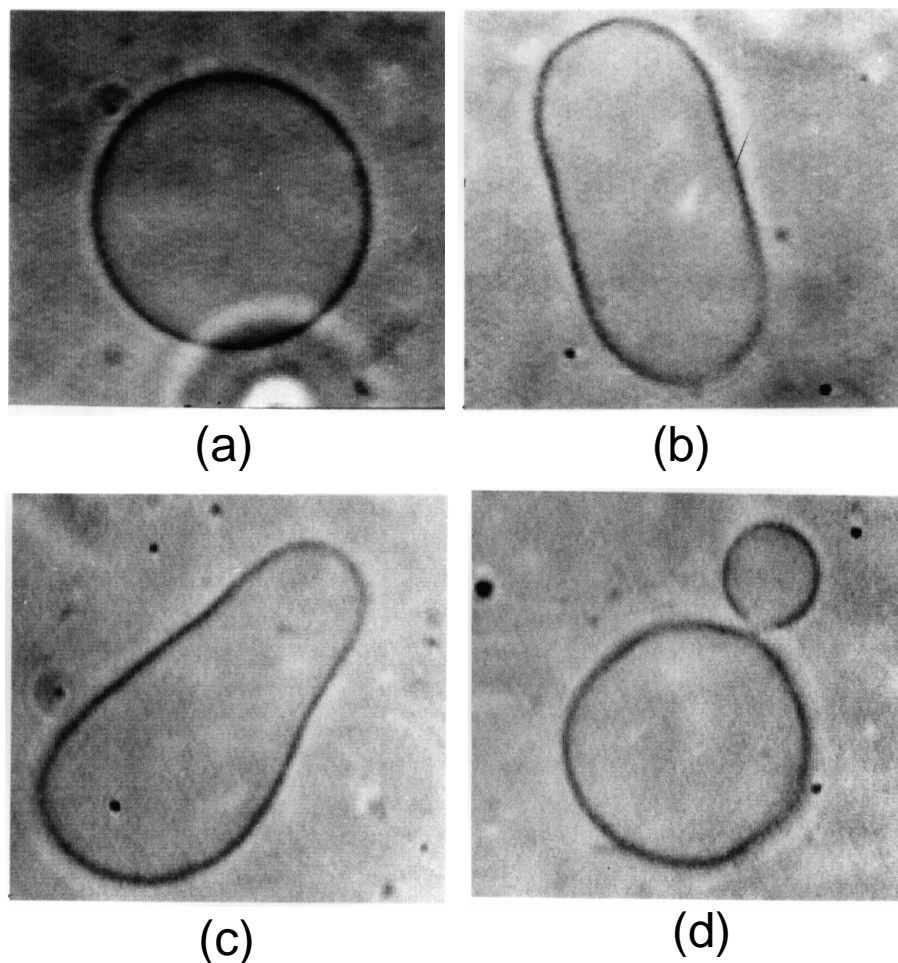


Abbildung 1.3: Aufnahme eines Phospholipidvesikels im Lichtmikroskop (aus [42]). Die Membran bildet eine geschlossene Fläche, deren Kontur durch Phasenkontrast sichtbar wird. Die Formsequenz (a)–(d), die nach einer Symmetriebrechung zur Bildung einer Knospe führt, wurde durch eine Temperatursteigerung induziert.

der Doppelschicht gestört, und die Kohlenwasserstoffketten der Lipide geraten in Kontakt mit Wassermolekülen. Indem die Membran ein Vesikel bildet verschwindet ihr Rand. Auf diese Weise wird der Kontakt hydrophober Ketten mit Wassermolekülen vermieden.

Künstliche Vesikel mit einem Durchmesser von mehreren Mikrometern können, obwohl ihre Membran von molekularer Dicke ist, im Lichtmikroskop beobachtet werden. Hierzu ist die Verwendung von Phasenkontrasttechniken zur Kontrastverstärkung notwendig. Diese Methode nutzt Interferenzeffekte, die als Folge der unterschiedlichen Brechungsindizes in der Doppelschicht und im Wasser auftreten. Abbildung 1.3 zeigt eine Sequenz von Phasenkontrastaufnahmen eines

fluiden Phospholipidvesikels, die von Käs und Sackmann aufgenommen wurden [42]. Ausgangszustand ist eine fast kugelförmige Gestalt. Eine Temperatursteigerung führt zu einer prolaten Form, deren Spiegelsymmetrie im weiteren Verlauf des Experiments verschwindet. Das Vesikel bildet eine Knospe, die durch einen kleinen Hals mit dem ursprünglichen Vesikel verbunden bleibt. Durch eine Temperatursenkung kann das Vesikel wieder in seine Ausgangsform zurückgeführt werden [42].

Dieses Experiment macht deutlich, daß fluide Vesikel unterschiedliche Gestalten annehmen, und daß Umwandlungen der Formen von Vesikeln durch äußere Einflüsse induziert werden können². Der folgende Abschnitt gibt eine Einführung in die physikalischen Eigenschaften von Membranen und Vesikeln. Für das Verständnis der Prinzipien und Mechanismen, die zur Selektion einer bestimmten Form führen, sind diese Eigenschaften von grundlegender Bedeutung.

1.2 Physikalische Eigenschaften fluider Membranen und Vesikel

Lipidmoleküle liegen in wässriger Lösung fast ausschließlich in Doppelschichten vor (In einem μm^3 der wässrigen Lösung existiert etwa ein freies Lipidmolekül [12, 35]). Daher bildet das Lösungsmittel kein Reservoir für die Zahl der Moleküle. Die Zahl der Moleküle in der Membran und damit auch die Fläche A der Membran sind konstant. Eine Membran wird daher im Ensemble festgehaltener Fläche beschrieben und ihre physikalischen Eigenschaften sind nicht durch eine Oberflächenspannung bestimmt. Dadurch unterscheidet sich eine Membran von Phasengrenzflächen, Oberflächen und Seifenhäuten, deren physikalische Eigenschaften durch eine Oberflächenspannung dominiert werden. Eine fluide Membran besitzt außerdem keine Schersteifigkeit, da die Lipidmoleküle in der durch die Membran gebildeten Fläche frei beweglich sind.

Die Konfigurationsenergie einer fluiden Membran ist daher allein durch die Krümmungseigenschaften, d.h. durch die Form der Membran im Raum gegeben. Diese Idee wurde von Canham, Helfrich und Evans vor etwa 20 Jahren erstmals formuliert [11, 21, 31]. Die Entwicklung der Konfigurationsenergie in den Krümmungen der durch die Membran gebildeten Fläche lautet in niedrigster Ordnung [31]

$$F = \int dA \left[\frac{\kappa}{2}(2H - C_0)^2 + \kappa_G K \right] . \quad (1.1)$$

Hier bezeichnet $H \equiv (C_1 + C_2)/2$ die mittlere Krümmung und $K \equiv C_1 C_2$ die Gaußsche Krümmung, die sich beide durch die Hauptkrümmungen C_1 und C_2 auf der Fläche ausdrücken lassen (siehe Anhang A.1). Die spontane Krümmung

²Eine Einführung in die Theorie von Vesikelformen und Formumwandlungen gibt [92]

C_0 beschreibt eine Unsymmetrie der Membran, die entsteht wenn die beiden Monoschichten oder das wässrige Lösungsmittel auf beiden Seiten der Membran unterschiedliche Zusammensetzung besitzen. Für symmetrische Membranen ist $C_0 = 0$.

Die Biegeenergie (1.1) setzt sich aus zwei Beiträgen zusammen, deren Größe durch die gewöhnliche Biegesteifigkeit κ und die Gaußsche Biegesteifigkeit κ_G gegeben ist. Für geschlossene, homogene Membranen kann das Integral über die Gaußsche Krümmung weggelassen werden, da dieser Term nach dem Gauß-Bonnet-Theorem (A.11) bei fester Topologie konstant ist. Auch die gewöhnliche Biegeenergie besitzt eine wichtige Invarianzeigenschaft. Wie in Anhang A.4 gezeigt wird, ist das Integral $\oint dA H^2$ für geschlossene Flächen invariant unter konformen Abbildungen im dreidimensionalen Raum [91].

Die statistische Mechanik einer Membran wird durch die Zustandssumme

$$Z = \sum e^{-F/T} \quad (1.2)$$

beschrieben. Dies ist die Summe über die durch den Boltzmannfaktor gewichteten Membrankonfigurationen. Dabei bezeichnet T die in Einheiten der Boltzmannkonstante gemessene Temperatur. Da für die meisten verwendeten Lipide $\kappa/T \simeq 25$ ist [18, 19, 20, 62], können thermische Fluktuationen als kleine Störungen des Grundzustands bei $T = 0$ betrachtet werden.

Das Konzept der Biegeenergie fluider Membranen ermöglicht die Berechnung und das theoretische Verständnis von Vesikelformen. Wenn thermische Fluktuationen vernachlässigt werden, nimmt das Vesikel die Form an, die dem Minimum der Krümmungsenergie unter Berücksichtigung physikalischer Nebenbedingungen entspricht.

Eine dieser Nebenbedingungen ist, daß die Fläche A der Membran konstant ist (bei konstanter Temperatur). Zusätzlich ist während typischer Beobachtungszeiten unter dem Mikroskop das eingeschlossene Flüssigkeitsvolumen V konstant. Die Ursache hierfür ist, daß immer eine bestimmte Zahl von Fremdmolekülen von der Membran eingeschlossen ist und die Membran nicht passieren kann. Wassermoleküle sind zwar klein genug, um durch die Membran zu diffundieren, dies hätte jedoch unmittelbar eine osmotische Druckdifferenz zur Folge, die der Volumenänderung entgegenwirkt. Das Volumen stellt sich gerade so ein, daß keine osmotische Druckdifferenz zwischen Vesikelinnerem und dem Außenraum auftritt und kann daher als konstant angesehen werden [31]. Bei relativ langen Beobachtungszeiten kann jedoch ein Volumenaustausch stattfinden, wenn Fremdmoleküle die Membran passieren oder wenn sich die Konzentrationsverhältnisse im Außenraum ändern.

Deuling und Helfrich waren die ersten, die axialsymmetrische Formen sphärischer Vesikel als Lösungen eines einfachen Krümmungsmodells bestimmten [13]. Diese Methode wurde in den letzten Jahren von verschiedenen Gruppen weiterentwickelt und verbessert [5, 54, 76, 84] und auf verwandte Probleme, wie die

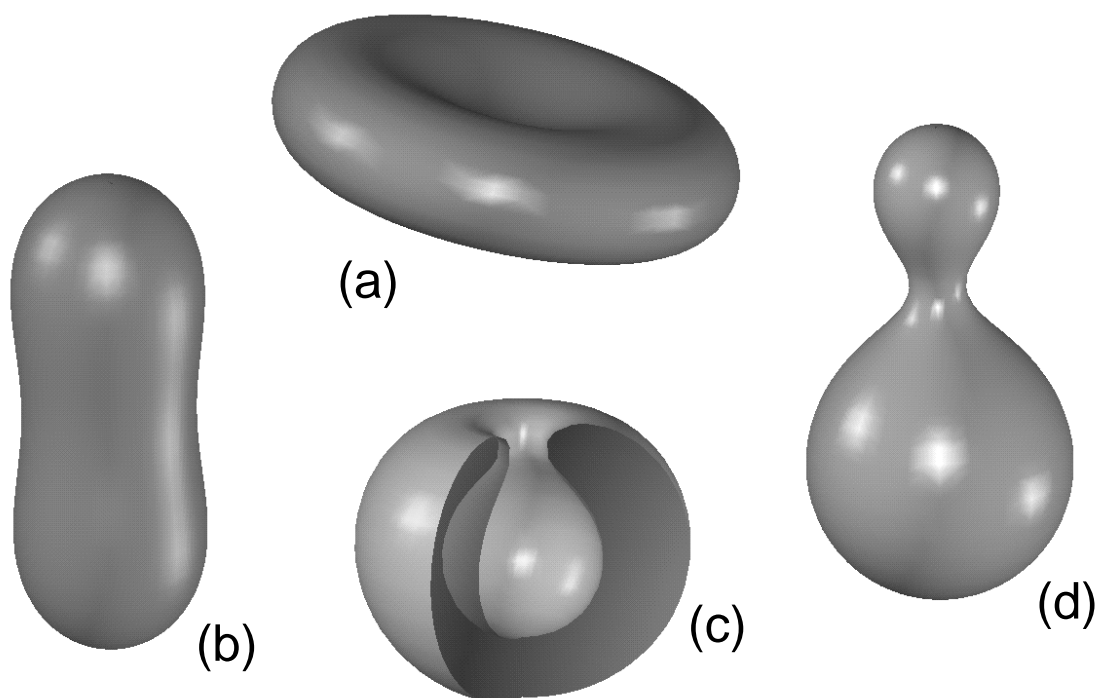


Abbildung 1.4: Axialsymmetrische Formtypen sphärischer Topologie: (a) Diskozyt, (b) Prolat, (c) Stomatozyt, und (d) Birne.

Adhäsion von Vesikeln auf einem Substrat, angewandt [77]. Sphärische Formen beliebiger Symmetrie wurden durch eine Entwicklung um die Kugel näherungsweise bestimmt [29, 30]. Einen Überblick über die verschiedenen axialsymmetrischen Formtypen, die bei derartigen Rechnungen als stationäre Formen der Biegeenergie auftreten zeigt Abbildung 1.4

Die systematische Untersuchung axialsymmetrischer Formen als Lösungen der Krümmungsmodelle führt auf Phasendiagramme für verschiedene Modelle [76]. Derartige Rechnungen können mit experimentell beobachteten Formumwandlungen von Vesikeln verglichen werden, indem Temperaturtrajektorien in den berechneten Phasendiagrammen betrachtet werden [6]. Dieser Vergleich von Theorie und Experiment ermöglicht ein verbessertes Verständnis der Physik von Vesikeln, was in einer Evolution der Krümmungsmodelle zum Ausdruck kommt. Die in dieser Arbeit untersuchten Krümmungsmodelle werden in Kapitel 2 eingeführt.

Abbildung 1.5 zeigt als Beispiel für den Vergleich von Theorie und Experiment ein prolates Vesikel, dessen Form sich aufgrund einer Temperaturänderung umwandelt [6]. Die untere Reihe zeigt berechnete Formen minimaler Biegeenergie entlang einer Temperaturtrajektorie [6]. Diese Temperaturtrajektorie wurde im Rahmen des sogenannten BC-Modell [84], bestimmt. Neben der Biegeenergie der

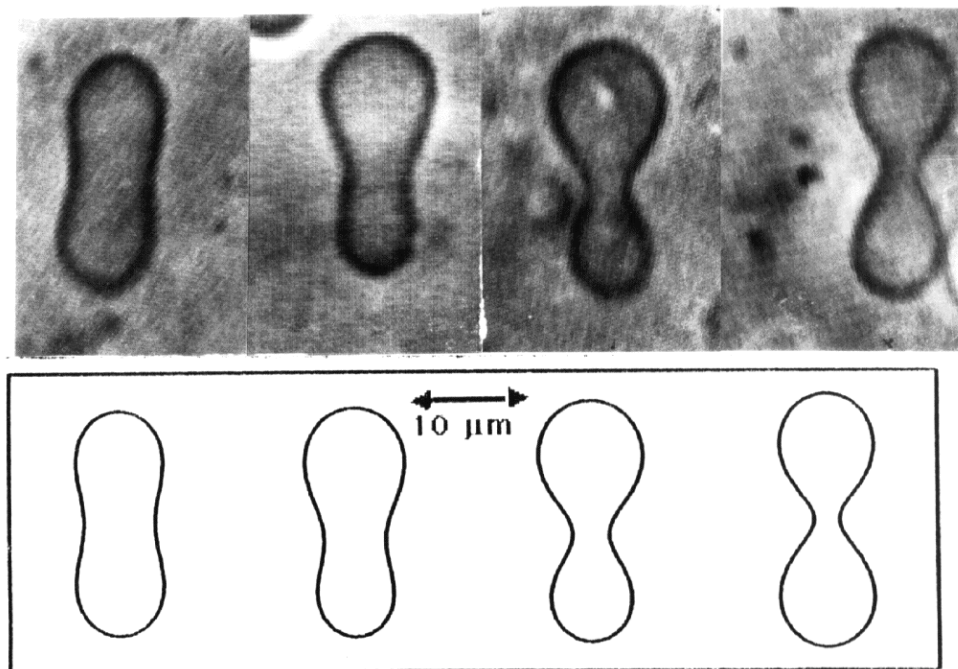


Abbildung 1.5: Experimentelle Formsequenz eines prolatischen Vesikels bei einer Temperaturänderung (aus [6]). Alle Formen dieser Sequenz sind axialsymmetrisch. Zusätzlich zur Axialsymmetrie besitzt die erste und die letzte Form eine weitere Symmetrieebene. Zum Vergleich sind berechnete Konturen axialsymmetrischer Formen dargestellt.

Membran berücksichtigt dieses Modell, das in Kapitel 2.2 beschrieben wird, eine Kopplung der beiden Monoschichten der Doppelschicht.

1.3 Morphologie und morphologische Umwandlungen von Vesikeln

Formumwandlungen sphärischer Vesikel

Die Formenvielfalt von Vesikeln wird deutlich, wenn Phospholipide in wässriger Lösung gequollen werden. Dabei entsteht eine große Zahl ein- und mehrschaliger Vesikel. Eine systematische Untersuchung dieser Vesikel ist möglich, indem einzelne, möglichst einschalige Vesikel während einer Änderung äußerer Kontrollparameter beobachtet werden. Besonders geeignet zur Induzierung von Formumwandlungen erweist sich die Temperatur [6]. Eine Temperatursteigerung führt zu einer Vergrößerung der Membranfläche, da sich die Monoschichten thermisch ausdehnen. Die gleichzeitig stattfindende Volumenausdehnung im Lösungsmittel

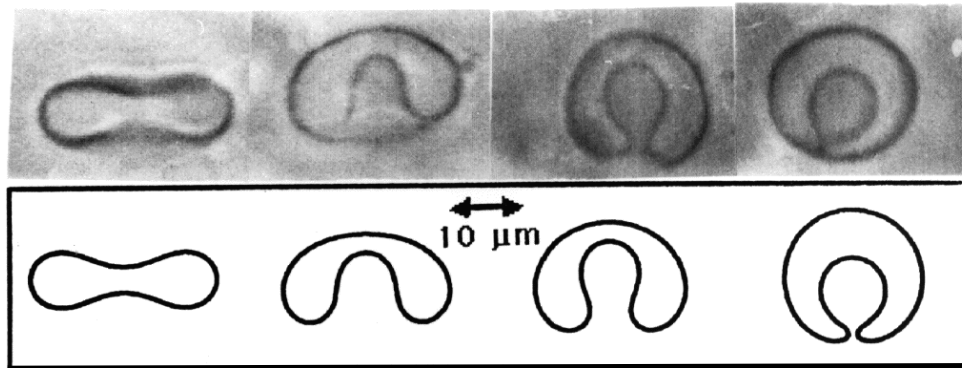


Abbildung 1.6: Formumwandlung eines Diskozyten bei einer Temperaturänderung (aus [6]). Eine Symmetriebrechung führt zu einem Stomatozyten. Diese Formumwandlung entspricht einer Knospenbildung auf der Innenseite des Vesikels. Zum Vergleich sind berechnete Formen minimaler Biegeenergie dargestellt.

ist dagegen gering und kann vernachlässigt werden. Das Anwachsen der Membranfläche bei festem Volumen führt zu einer Änderung der Vesikelform [6, 76].

Zwei Beispiele für derartige Experimente sind schon in den Abbildungen 1.3 und 1.5 vorgestellt worden. Die in Abbildung 1.3 dargestellte Knospenbildung ist das bekannteste und am besten untersuchte Beispiel einer Formumwandlung von Vesikeln [55, 90, 89]. Dabei bezeichnet der Begriff Formumwandlung eine Formänderung, bei der sich die Symmetrie des Vesikels ändert. Es können, ganz in Analogie zu Phasenübergängen, kontinuierliche und diskontinuierliche Formumwandlungen unterschieden werden. Bei einer kontinuierlichen Formumwandlung ist die Formänderung stetig. Eine diskontinuierliche Formumwandlung tritt auf, wenn eine metastabile Form durch thermische Aktivierung instabil wird. Nach Überwindung einer Energiebarriere nimmt das Vesikel dann die Form an, die dem Gleichgewichtszustand entspricht [76].

Beispiele für kontinuierliche Formumwandlungen sind in den Abbildungen 1.5 und 1.6 gezeigt [6]. Die horizontale Spiegelsymmetrie des in Abbildung 1.5 dargestellten prolaten Vesikel verschwindet zunächst, entsteht jedoch nach einer zweiten Formumwandlung neu. Die in Abbildung 1.6 gezeigte Formsequenz beginnt mit einem Diskozyten. Dieser durchläuft eine Formumwandlung zu einem Stomatozyten ohne horizontale Symmetrieebene. Am Ende der Sequenz steht eine Grenzform mit kleinem Hals. Diese Form entspricht der vollständigen Knospe aus Abbildung 1.3 (d), die hier aber auf der Innenseite des Ausgangsvesikels entstanden ist.

Die sorgfältige theoretische und experimentelle Analyse der temperaturinduzierten Knospenbildung (Abbildung 1.3) zeigt, daß diese Formumwandlung in den

meisten Fällen diskontinuierlich ist [55]. Die in Abbildung 1.3 (c) gezeigte Form ohne Symmetrieebene ist in diesem Fall ein langlebiger metastabiler Zustand, während die Formen (a), (b) und (d) als stabile Gleichgewichtsformen existieren. Besonders interessant ist die Knospe (d), bei der zwei Teilformen über einen kleinen Hals verbunden sind. Dieser Hals kann vom Mikroskop nicht mehr aufgelöst werden.

Das Auftreten kleiner Hälse ist typisch für fluide Membranen, die durch die Biegeenergie (1.1) beschrieben werden. Diese Energie bevorzugt Sattelpunkte, deren Hauptkrümmungen unterschiedliche Vorzeichen besitzen, so daß die mittlere Krümmung H klein wird. In der Halsregion sind die Hauptkrümmungen C_1 und C_2 singulär, wegen ihres unterschiedlichen Vorzeichen bleibt die Energiedichte $\kappa(C_1 + C_2)^2/2$ jedoch endlich, und der kleine Hals liefert keinen Beitrag zur Biegeenergie.

Trotzdem besitzen kleine Hälse besondere Eigenschaften. Die numerische Analyse der Krümmungsmodelle zeigt, daß Knospen mit infinitesimalem Hals die sogenannte Halsbedingung

$$H^{(A)} + H^{(B)} = C_0 \quad (1.3)$$

erfüllen [24, 54, 76]. Dabei bezeichnen $H^{(A)}$ und $H^{(B)}$ die mittleren Krümmungen der beiden Teilformen in dem Punkt, in dem sie durch den Hals verbunden sind. Obwohl die Halsbedingung (1.3) sehr einfach aussieht, ist ihre mathematische Herleitung kompliziert [24]. Aus diesem Grund ist die Halsbedingung bis heute nicht gut verstanden.

Vesikel nichtsphärischer Topologie

Wenn sich eine Membran schließt, um ein Vesikel zu bilden, können neben den schon diskutierten sphärischen Formen auch Formen nichtsphärischer Topologie entstehen. Noch bevor die ersten Vesikel mit der Topologie eines Torus experimentell beobachtet wurden, sind toroidale Formen theoretisch untersucht worden [64, 74]. Die ersten toroidalen Vesikel wurden von Mutz und Bensimon entdeckt [61]. Sie verwendeten ein Lipid, das durch Bestrahlung mit ultraviolettem Licht polymerisiert. Aus diesem Grund wurden zunächst toroidale Vesikel mit einer teilweise polymerisierten Membran erzeugt. Abbildung 1.7 zeigt Beispiele toroidaler Vesikel, die aus einer fluiden Membran bestehen. Sie wurden von Fourcade, Mutz und Bensimon [25] und von Michalet und Bensimon [57] aufgenommen. Interessant ist hierbei das Auftreten nichtaxialsymmetrischer Formen, die im Fall sphärischer Topologie sehr selten sind. Vesikel nichtsphärischer Topologie treten bevorzugt auf, wenn spezielle Lipidsorten verwendet werden. Die Mechanismen, die zur Entstehung dieser Strukturen führen, sind jedoch bisher nicht verstanden.

Auch Vesikel mit mehr als einem Loch bzw. Henkel wurden von Fourcade, Mutz und Bensimon [25] und von Michalet und Bensimon [59, 58] beobachtet. Die Topologie dieser Vesikel wird durch den topologischen Genus g klassifiziert, der

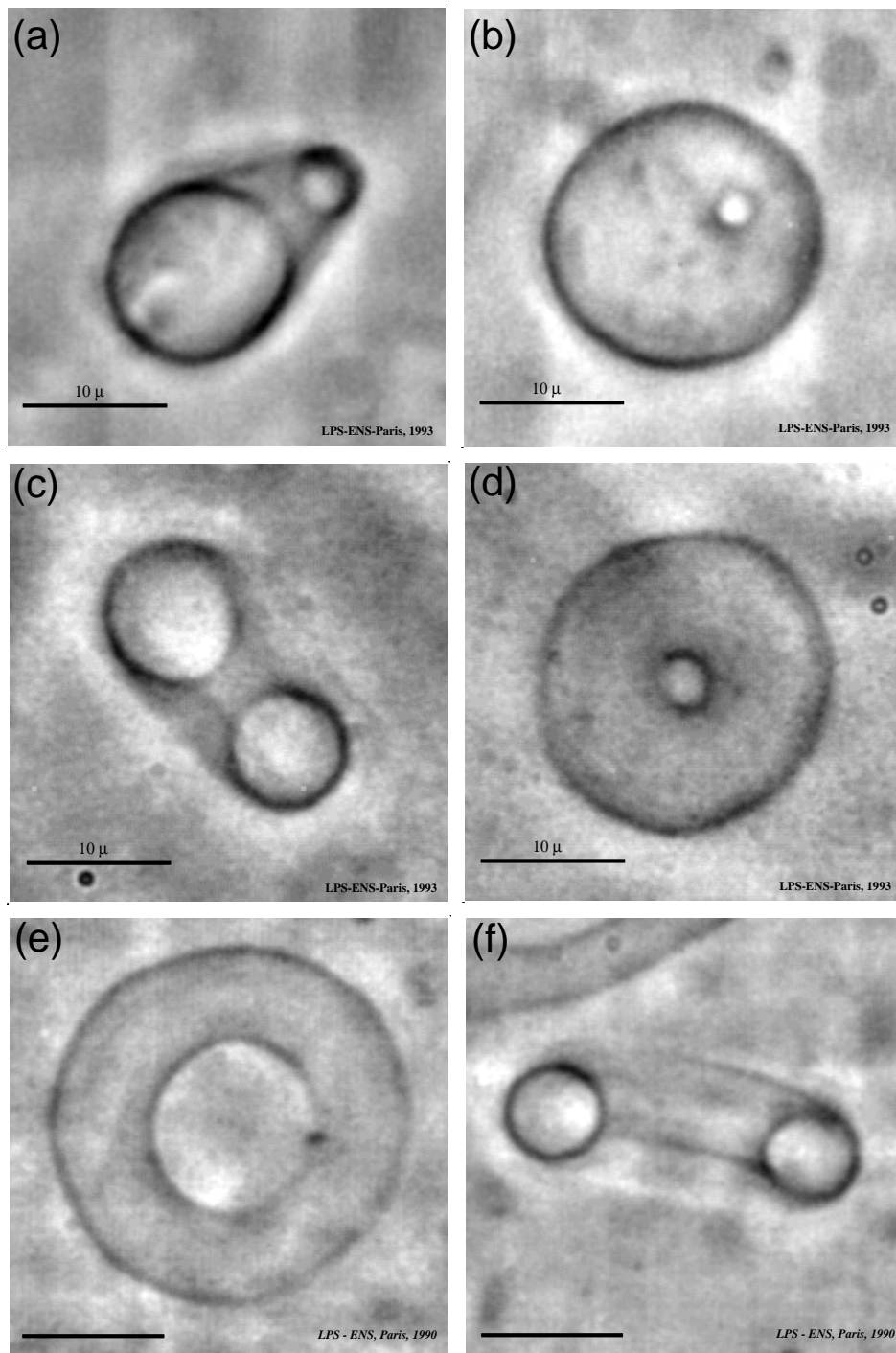


Abbildung 1.7: Experimentelle Beispiele toroidaler Vesikel (aus [57] und [25]). (a) und (b) zeigen zwei Ansichten eines nichtaxialsymmetrischen Torus [57], (c) und (d) zeigen eine axialsymmetrische Form [57]. Der in (e) und (f) dargestellte axialsymmetrische Torus besitzt ein geringeres relatives Volumen [25]. Die Balken markieren eine Länge von $10 \mu\text{m}$.

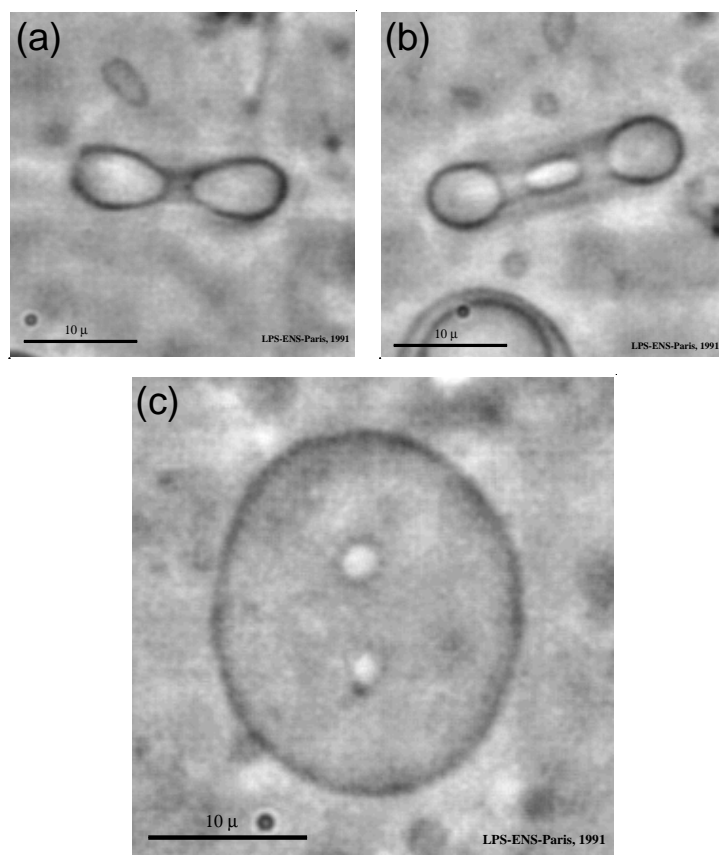


Abbildung 1.8: Drei Ansichten eines Genus-2 Diskozyten (aus [25]). (a) und (b) zeigen zwei Querschnitte, (c) eine Ansicht von oben.

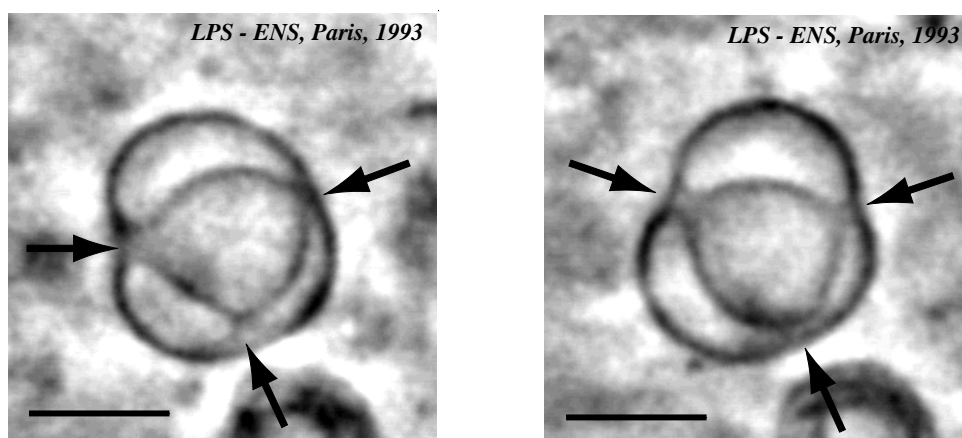


Abbildung 1.9: Zwei Querschnitte eines fluktuierenden Genus-2 Vesikel (aus [59]). Diese Form besteht aus zwei sphärischen Teilen, die durch Hälse verbunden sind. Die Lage dieser Hälse ist durch Pfeile gekennzeichnet.

die Zahl der „Löcher“ bzw. „Henkel“ der Fläche angibt (siehe Anhang A.2). Für toroidale Topologie ist $g = 1$. Abbildung 1.8 zeigt ein Vesikel mit der Form eines Knopfes [25]. Wegen seiner zwei Löcher besitzt es den topologischen Genus $g = 2$. Ein weiteres Beispiel eines Genus-2 Vesikels ist in Abbildung 1.9 dargestellt [59]. Eine innere Form ist hier durch drei Hälse mit einem äußeren Teil verbunden. Diese Formen wurden auch mit einer noch größeren Zahl von Hälsen und damit noch höherem topologischen Genus beobachtet [59].

Vesikel nichtsphärischer Topologie werden in Kapitel 3 theoretisch untersucht. Dabei werden Formen minimaler Biegeenergie toroidaler Topologie und Formen des topologischen Genus $g = 2$ bestimmt. Diese Untersuchungen zeigen, daß die konforme Invarianz der Biegeenergie für höheren topologischen Genus $g \geq 2$ zu einem Gebiet mit konform entartetem Grundzustand in den Phasendiagrammen der Krümmungsmodelle führt. Es existiert in diesem Fall eine eindimensionale konforme Mode, entlang der die Energie konstant ist. Dies führt zur Vorhersage konformer Diffusion, das heißt, einem Diffusionsprozeß im Formraum entlang der konformen Mode.

Formumwandlungen mehrkomponentiger Vesikel

Bei den bisher beschriebenen Experimenten wurden möglichst reine Lipide verwendet, um ein gut definiertes und reproduzierbares System zu gewährleisten. Wenn Vesikel erzeugt werden, die aus mehr als einem Lipid bestehen, treten neue Phänomene auf, da in diesem Fall die Zusammensetzung der Membran mit den Krümmungen der Fläche wechselwirkt [3, 46, 47, 49, 50].

Abbildung 1.10 zeigt ein Beispiel eines derartigen Experiments, das von Döber-einer et. al. durchgeführt wurde [15]. Das betrachtete Vesikel besteht aus Sphingomyelin, einem Phospholipid. Das dargestellte Vesikel enthält etwa sechs verschiedene Komponenten, die sich in der Kettenlängen der Lipidmoleküle unterscheiden. Durch kalorimetrische Messungen der spezifischen Wärmekapazität konnte gezeigt werden, daß für dieses Lipid ein Phasenübergang bei $T = 41 \text{ }^\circ\text{C}$ existiert [15]. Zunächst wird das Sphingomyelin-Vesikel bei niedrigen Temperaturen beobachtet (Abbildung 1.10 (a)). Bei dieser Temperatur ist die Membran nicht fluide. Bei Erreichen der Phasenübergangstemperatur werden Facetten sichtbar (b). Bei einer weiteren Temperatursteigerung entsteht eine Knospe, die sich sofort vom Ausgangsvesikel löst und entfernt. Im Gegensatz zur Knospenbildung einer homogenen Membran (siehe Abbildung 1.3), bei der das entstandene Tochtervesikel über einen kleinen Hals mit der Ausgangsmembran verbunden bleibt und durch eine Temperatursenkung die Knospenbildung wieder rückgängig gemacht werden kann, ist die in Abbildung 1.10 gezeigte Formumwandlung irreversibel.

Ein ganz anderes Verhalten zeigt das in Abbildung 1.11 (a) dargestellte Vesikel [15]. Es besteht aus einer Mischung eines Phospholipids mit Cholesterin. Dem Vesikel wird durch eine osmotische Druckdifferenz zwischen Vesikelinnerem und

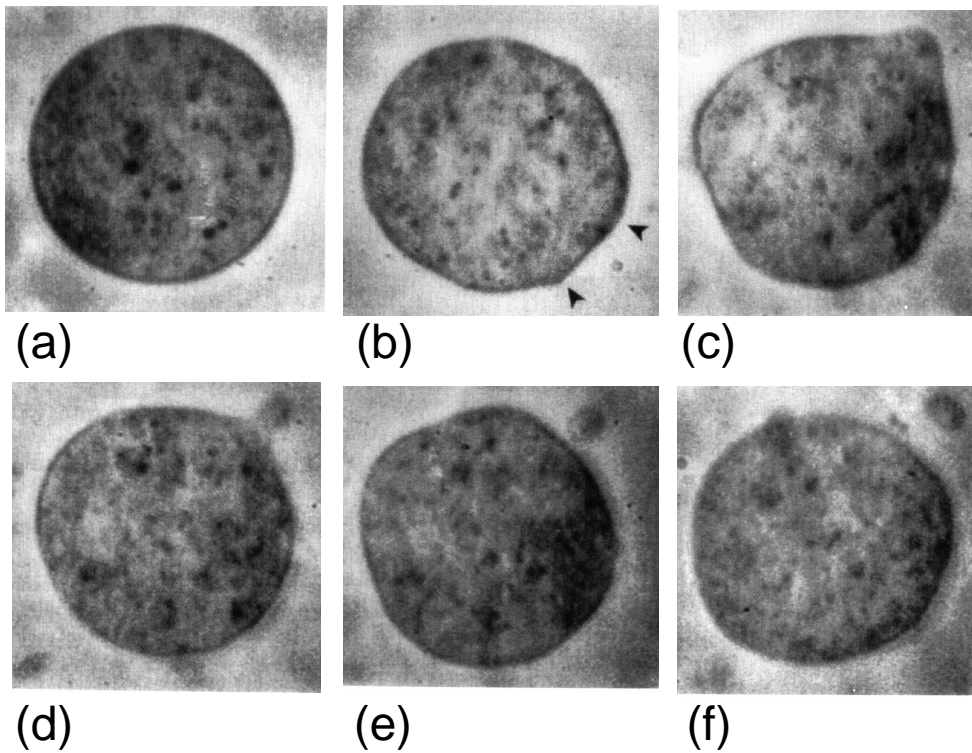


Abbildung 1.10: Knospenbildung und Ablösung von Sphingomyelin-Vesikeln (aus [15]). Bei $T = 26.4 \text{ }^\circ\text{C}$ ist das Vesikel steif und zeigt keine Formfluktuationen (a). Bei zunehmender Temperatur wird die Membran fluid und beginnt zu fluktuieren. Zunächst zeigt sie noch deutliche Facetten und Kanten (markiert durch Pfeile in (b) bei $T = 40.9 \text{ }^\circ\text{C}$). Eine weitere Temperaturerhöhung führt bei $T = 42.4 \text{ }^\circ\text{C}$ zu beginnender Knospenbildung ((c) rechts oben) und dem Auswerfen eines kleinen Vesikels (d), das sich in (e) und (f) vom Ausgangsvesikel entfernt.

Außenraum ein Teil des eingeschlossenen Volumens entzogen. Dabei beginnt es, wie die Abbildungen 1.11 (b)–(g) zeigen, in immer kleinere Vesikel zu zerfallen [15]. Auffallend ist, daß auch in diesem Fall kleine Hälse sofort brechen und die entstandenen Knospen sich vom Ausgangsvesikel ablösen.

Mit der theoretischen Beschreibung von Knospenbildung, die durch Phasentrennung in der Membran des Vesikels induziert wird, beschäftigt sich Kapitel 4. Dabei zeigt sich, daß in diesem Fall die Gaußsche Krümmung eine wichtige Rolle für die Form mehrkomponentiger Vesikel besitzt, da deren Membran inhomogen ist.

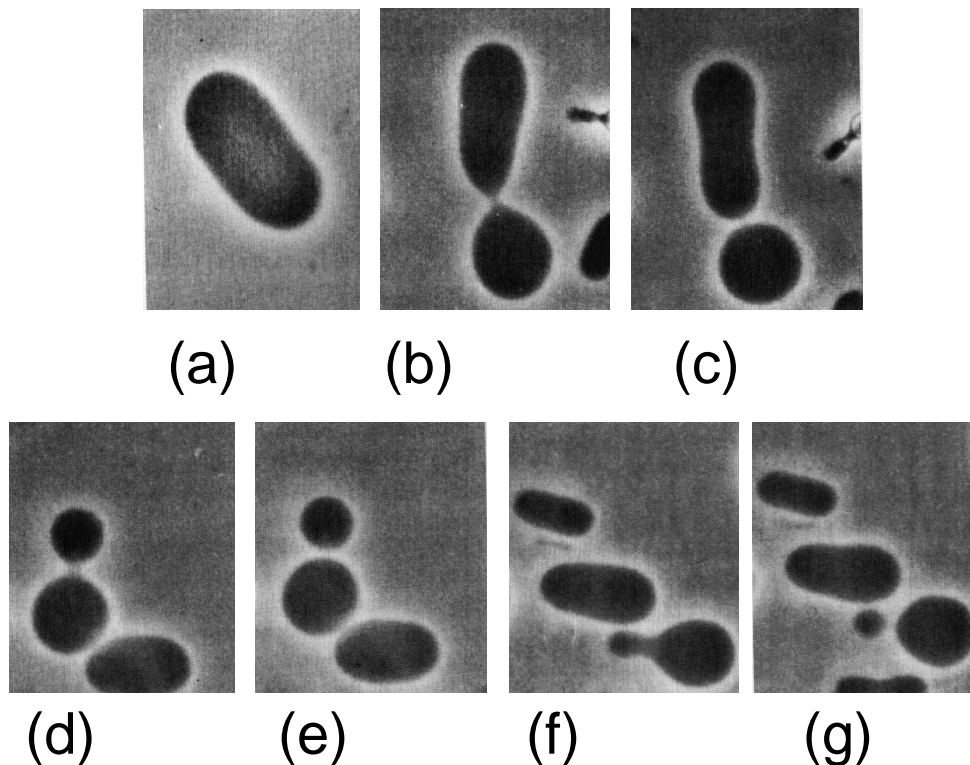


Abbildung 1.11: Phospholipid-Cholesterin Vesikel (aus [15]). Das prolate Ausgangsvesikel (a) zerfällt durch wiederholte Teilung in mehrere kleine Vesikel (b)–(g).

1.4 Überblick über die Arbeit

In dieser Arbeit werden die Morphologie und die morphologischen Umwandlungen von Vesikeln, die von einer fluiden Membran gebildet werden, theoretisch untersucht. Die Biegeenergie einer geschlossenen Membran wird unter Berücksichtigung physikalischer Nebenbedingungen minimiert. Auf diese Weise werden Formen und deren Energie als Lösungen der in Kapitel 2 beschriebenen Krümmungsmodelle bestimmt. Diese Untersuchungen konzentrieren sich auf zwei Aspekte.

In Kapitel 3 werden Formen und Formumwandlungen von Vesikeln nichtsphärischer Topologie analysiert und Phasendiagramme der Formumwandlungen von toroidalen Vesikeln und von Vesikeln des topologischen Genus $g = 2$ bestimmt.

Kapitel 4 behandelt Formen mehrkomponentiger Vesikel am Beispiel von Phasentrennung der Membran in zwei fluide Domänen unterschiedlicher Zusammensetzung. Es zeigt sich, daß Domänenwachstum auf einem Vesikel im allgemeinen zu Knospenbildung führt. Dieses Phänomen kann durch Energie- und Phasendiagramme mehrkomponentiger Vesikel beschrieben werden.

Die Arbeit schließt in Kapitel 5 mit einer Zusammenfassung und einer Diskussion der gewonnenen Ergebnisse. Dabei wird auch die Bedeutung der theoretischen Untersuchung von Vesikelformen für das Verständnis biologischer Systeme betrachtet. Die Anhänge enthalten mathematische Grundlagen sowie einige technische Details.

Kapitel 2

Krümmungsmodelle für Vesikelformen

In diesem Kapitel werden drei verschiedene Krümmungsmodelle für Vesikel definiert. Das Spontane-Krümmungs-Modell, im folgenden mit *SC-Modell* von „spontaneous curvature model“ abgekürzt¹, wurde von Helfrich als erstes Krümmungsmodell für fluide Membranen eingeführt [31] und von Deuling und Helfrich zur Berechnung von Vesikelformen verwendet [13]. Später erkannte man, daß das SC-Modell die Kopplung der Monoschichten der Membran [21, 79] nicht ausreichend berücksichtigt. Die Tatsache, daß eine Membran aus zwei Monoschichten besteht, ist für die Form eines Vesikels dann von Bedeutung, wenn der Austausch von Lipidmolekülen zwischen den Monoschichten („Flip-Flop“) unterdrückt ist. Die typische Zeitskala, in der ein Großteil der Lipidmoleküle von einer Monoschicht in die andere wechselt, hängt von der Kettenlänge und der Temperatur ab, und ist für die meisten verwendeten Phospholipide von der Größenordnung eines Tages [51]. In Lipidmischungen ist dagegen ein schnellerer Flip-Flop möglich (siehe Kapitel 4.1.2). Für den Fall, daß der Austausch der Lipidmoleküle zwischen den Monoschichten vernachlässigt werden kann, ist deren Zahl in den einzelnen Monoschichten konstant. Dies führt auf eine weitere Nebenbedingung an die Flächendifferenz ΔA der Monoschichten im sogenannten *BC-Modell* („bilayer-couple model“), daß diese Kopplung der Doppelschichten berücksichtigt [83, 82, 84].

Beide Modelle, das SC-Modell sowie das BC-Modell sind mathematische Grenzfälle des allgemeineren ADE-Modells („area-difference-elasticity-model“). Die Grundidee des ADE-Modells ist, daß die elastische Dehnung und Kompression der Monoschichten beim Verformen des Vesikels berücksichtigt werden müssen [8, 55, 78, 89]. Die Dehnungsenergie, die mit der Elastizität der Flächendifferenz verbunden ist, ist von der gleichen Größenordnung wie die Krümmungs-

¹Es werden hier und im folgenden die in der englischsprachigen Literatur verwendeten Kurzbezeichnungen für die Krümmungsmodelle verwendet.

energie der Doppelschicht und kann daher nicht vernachlässigt werden². Dabei wird wiederum angenommen, daß ein Flip-Flop der Lipidmoleküle zwischen den Monoschichten unterdrückt ist. In diesem Fall liefert das ADE-Modell die realistischste Beschreibung der Physik von Vesikeln. Die Untersuchung des SC- und des BC-Modells ermöglicht dagegen, wegen der einfacheren Struktur dieser Modelle, ein besseres Verständnis der mathematischen Eigenschaften der Krümmungsenergie und der Gleichgewichtsformen. Die Gesamtheit stationärer Formen ist in allen drei Modellen identisch. Die Energien und die Stabilitätseigenschaften dieser Formen sind dagegen unterschiedlich und führen zu unterschiedlichen Phasendiagrammen in den drei Modellen.

2.1 Spontane Krümmung

Im SC-Modell von Helfrich lautet die Energie der Membran [31]

$$F \equiv \frac{\kappa}{2} \oint dA (2H - C_0)^2 + \kappa_G \oint dA K \quad , \quad (2.1)$$

wobei κ die gewöhnliche Biegesteifigkeit und κ_G die Gaußsche Biegesteifigkeit bezeichnet. Die Definitionen der mittleren Krümmung H , der Gaußschen Krümmung K und des Flächenelements dA sind in Anhang A.1 gegeben. Die spontane Krümmung C_0 beschreibt eine Asymmetrie der Doppelschicht bezüglich der beiden Monoschichten.

Aufgrund des Gauß-Bonnet-Theorems (A.11) ist das Integral über die Gaußsche Krümmung K einer geschlossenen Fläche eine topologische Invariante. Für homogene Vesikel ist dieser Beitrag konstant und hat keinen Einfluß auf die Form, da die Energie (2.1) für vorgegebene Topologie minimiert wird. Dies entspricht der Annahme, daß topologische Änderungen des Vesikels stark unterdrückt sind, da sie mit einer großen Energiebarriere verbunden sind. In diesem und dem folgenden Kapitel wird der Energiebeitrag der Gaußschen Krümmung daher weggelassen. Die Gaußsche Krümmung ist jedoch von Bedeutung, wenn Formen inhomogener Vesikel untersucht werden. In Kapitel 4.3 wird dieses Phänomen am Beispiel eines Vesikels untersucht, dessen Membran durch Phasentrennung aus zwei Domänen besteht. In diesem Fall besitzt die Gaußsche Krümmung der Fläche und der Wert der Gaußschen Biegesteifigkeit κ_G einen Einfluß auf die Form.

Phasendiagramme des SC-Modells werden bestimmt, indem die Energie F für konstante Fläche A und konstantes, eingeschlossenes Volumen V minimiert wird. Diese Nebenbedingungen werden berücksichtigt, indem Lagrange Multiplikatoren

²Dagegen kann die Dehnungselastizität der Fläche A der Membran wegen ihres großen Elastizitätsmoduls vernachlässigt werden [55].

Σ und P eingeführt werden, und das Funktional

$$F' \equiv \frac{\kappa}{2} \oint dA(2H - C_0)^2 + \Sigma A + PV \quad (2.2)$$

bezüglich der Form variiert wird [65, 76]. Dies führt auf die allgemeine Formgleichung [65]

$$P + 2\Sigma H - \kappa(2H - C_0)(2H^2 - 2K + C_0H) - 2\kappa\Delta_b H = 0 \quad (2.3)$$

für stationäre Formen von F' . Dabei bezeichnet Δ_b den Laplace–Beltrami Operator, der in Gleichung (A.6) definiert ist. Die Energie der stationären Formen $F(V, A, C_0)$ ist eine Funktion von V , A und C_0 . Wegen der Skaleninvarianz der Biegeenergie existieren nur zwei unabhängige Parameter [76]. Dies sind das reduzierte Volumen

$$v \equiv \frac{V}{4\pi R_0^3/3} \quad (2.4)$$

und die reduzierte spontane Krümmung

$$c_0 \equiv C_0 R_0 \quad , \quad (2.5)$$

wobei

$$R_0 \equiv (A/4\pi)^{1/2} \quad (2.6)$$

der Radius einer Kugel der Fläche A ist. Die Energie von Gleichgewichtsformen und die Phasendiagramme hängen nur von den beiden dimensionslosen Parametern v und c_0 ab.

2.2 Kopplung der Doppelschichten

Die Energie im BC-Modell [83, 82, 84] lautet

$$G \equiv \frac{\kappa}{2} \oint dA(2H)^2 \quad . \quad (2.7)$$

Zusätzlich zu den Nebenbedingungen an die Fläche A und an das eingeschlossene Volumen V wird die Differenz

$$\Delta A \equiv A^{\text{ex}} - A^{\text{in}} \approx 2DM \quad (2.8)$$

der Flächen der äußeren und der inneren Monoschichten festgehalten. Dies entspricht der Annahme, daß der Austausch von Lipiden zwischen den Monoschichten unterdrückt ist. Diese Flächendifferenz kann durch die totale mittlere Krümmung

$$M \equiv \oint dAH \quad (2.9)$$

und den Abstand D der neutralen Flächen der Monoschichten ausgedrückt werden. Bei der Variation der Energie wird diese Nebenbedingung durch einen Lagrangemultiplikator Q berücksichtigt. Das zu variierende Funktional lautet in diesem Fall

$$G' \equiv \frac{\kappa}{2} \oint dA (2H)^2 + \Sigma' A + PV + QM \quad (2.10)$$

und führt auf stationäre Formen mit der Energie $G = G(V, A, M)$. Auch im BC-Modell gibt es nur zwei unabhängige dimensionslose Parameter, das reduzierte Volumen v und die reduzierte totale mittlere Krümmung

$$m \equiv M/R_0 \quad . \quad (2.11)$$

Stationäre Formen im BC-Modell und im SC-Modell sind identisch. Setzt man nämlich

$$\Sigma' = \Sigma + \kappa C_0^2/2 \quad (2.12)$$

und

$$Q = -2\kappa C_0 \quad (2.13)$$

so gilt $F' = G'$ [76]. Daher erfüllen stationäre Formen im BC-Modell ebenfalls die Formgleichung (2.3) wenn Σ und C_0 gemäß den Gleichungen (2.12) und (2.13) durch Σ' und Q ausgedrückt werden. Die Stabilitätseigenschaften stationärer Formen und damit auch die Phasendiagramme des SC- und des BC-Modells sind jedoch verschieden.

2.3 Flächendifferenzelastizität

Das ADE-Modell ist definiert durch die Energie [8, 55, 78, 89]

$$W \equiv \frac{\kappa}{2} \left[\oint dA (2H)^2 + \alpha(m - m_0)^2 \right] = G + \frac{\kappa\alpha}{2}(m - m_0)^2 \quad . \quad (2.14)$$

Neben der Biegeenergie G beschreibt der zweite Term explizit die elastische Energie der Abweichung der Flächendifferenz $\Delta A \equiv 2DR_0m$ von der optimalen Flächendifferenz $\Delta A_0 \equiv 2DR_0m_0$, die durch die Zahl der Moleküle in den einzelnen Monoschichten bestimmt ist. Die optimale Flächendifferenz hängt daher von dem Entstehungsprozeß jedes einzelnen Vesikels ab. Eine spontane Krümmung C_0 ist hier nicht explizit eingeführt worden, da sie kein weiterer unabhängiger Parameter ist. Ihre Wirkung entspricht der Transformation $m_0 \rightarrow m_0 + 2C_0R_0/\alpha$ der optimalen Flächendifferenz um eine additive Konstante [55]. Der dimensionslose Parameter α ist das Verhältnis der elastischen Energien der Flächendifferenz und der Biegeenergie. Als typischer Wert wird in dieser Arbeit $\alpha = 1$ gewählt, was durch die bislang einzige Messung dieser Größe gestützt wird [88].

Stationäre Formen von W bei konstanter Fläche A , konstantem Volumen V und konstanter optimaler Flächendifferenz ΔA_0 können aus den Lösungen des

BC-Modells gewonnen werden. Variiert man nämlich W zunächst nur bezüglich des Unterraums von Formen mit festem v und m , so erhält man die Energie [55]

$$W(v, m, m_0) = G(v, m) + \frac{\kappa\alpha}{2}(m - m_0)^2 \quad , \quad (2.15)$$

wobei $G(v, m)$ die Energie stationärer Formen im BC-Modell bezeichnet. Erlaubt man nun auch Variationen bezüglich m bei konstantem m_0 , so lautet die Stationaritätsbedingung

$$\frac{\partial G(m, v)}{\partial m} = -\kappa\alpha(m - m_0) \quad . \quad (2.16)$$

Diese Beziehung legt den Wert von m als Funktion von m_0 fest. Setzt man diesen Wert von m in Gleichung (2.15) ein, so erhält man die Energie $W(v, m_0)$ stationärer Formen im ADE-Modell. Die Gesamtheit dieser Formen ist wiederum identisch zu der des BC-Modells bzw. der des SC-Modells. Die Energien stationärer Formen im ADE-Modell können daher aus der Energie $G(v, m)$ im BC-Modells durch die verallgemeinerte Legendretransformation (2.15) und (2.16) bestimmt werden³.

Die Energien und Stabilitätseigenschaften stationärer Formen sowie die Phasendiagramme hängen von dem Parameter α ab. Im Falle kleiner $\alpha \simeq 0$ verschwindet der Term der Flächendifferenzelastizität. In diesem Grenzfall erhält man das SC-Modell. Betrachtet man dagegen den Grenzfall großer α , so wird der elastische Term $\sim (m - m_0)^2$ effektiv zu der Zwangsbedingung $m = m_0$ an die totale mittlere Krümmung m . Man erhält also in diesem Grenzfall das BC-Modell. Das SC- und das BC-Modell sind damit mathematische Grenzfälle des ADE-Modells für kleine bzw. große Werte von α .

³Diese verallgemeinerte Legendretransformation tritt auch, in einem anderen Zusammenhang, bei der Beschreibung von Konformationen überverdrillter DNA auf [36].

Kapitel 3

Vesikel nichtsphärischer Topologie

Geschlossene Flächen können durch ihre Topologie klassifiziert werden. Das gilt auch für Vesikel, die von einer geschlossenen Membran gebildet werden. Dieses Kapitel beschäftigt sich mit der Frage, welche Formen Vesikel nichtsphärischer Topologie annehmen und welche Aussagen über die Eigenschaften von Vesikeln unterschiedlicher Topologie aus der Mathematik der Krümmungsmodelle folgen.

In Abschnitt 3.1 wird zunächst das Willmoreproblem eingeführt. Als einfachster Fall nichtsphärischer Topologie werden in Abschnitt 3.2 Formen und Formumwandlungen von Vesikeln der Topologie eines Torus ausführlich untersucht. Dabei werden Phasendiagramme für toroidale Vesikel in den drei verschiedenen Krümmungsmodellen bestimmt, die in Kapitel 2 eingeführt wurden. Diese Phasendiagramme zeichnen sich im Vergleich zu denen mit sphärischer Topologie [76] durch große Bereiche nichtaxialsymmetrischer Formen aus [40].

In Abschnitt 3.3 werden Vesikelformen des topologischen Genus $g = 2$ behandelt und das Phasendiagramm des BC-Modells für diesen topologischen Genus bestimmt. Es wird gezeigt, daß für Vesikel mit $g \geq 2$ ein Gebiet im Phasendiagramm existiert, in dem der Grundzustand einfach entartet ist. Diese Entartung ist eine Konsequenz der konformen Invarianz der Biegeenergie und führt zu der Vorhersage ungewöhnlicher thermischer Fluktuationen dieser Vesikel [39].

3.1 Das Willmoreproblem

Im Jahr 1965 schlug der Mathematiker T. J. Willmore ein geometrisches Problem vor, das später als „Willmoreproblem“ bekannt wurde [91]. Seine Idee war, unter allen geschlossenen Flächen gegebener Topologie diejenige zu finden, für die das Funktional

$$G \equiv \frac{\kappa}{2} \oint (2H)^2 dA \quad (3.1)$$

ein absolutes Minimum annimmt. Eine Fläche mit dieser Eigenschaft ist „optimal“ bezüglich ihrer Krümmungseigenschaften und wird Willmorefläche genannt [67]. Offensichtlich entspricht das Willmorefunktional genau der Biegeenergie fluider Membranen im BC-Modell, die in Gleichung (2.7) eingeführt wurde. Willmoreflächen sind daher gleichzeitig stationäre Formen der Biegeenergie fluider Membranen und daher von großer Bedeutung für das Verständnis von Vesikelformen.

Willmore konnte zeigen, daß im Falle sphärischer Topologie (Genus $g = 0$) das Problem durch die Kugel mit $G = G_0 \equiv 8\pi\kappa$ gelöst wird. Außerdem erkannte er, daß $G \geq 8\pi\kappa$ gilt, und die Kugel damit „optimal“ bezüglich allen topologischen Klassen ist. Für höhere Topologien ist das Willmoreproblem komplizierter. Kurz nach der Formulierung dieses Problems stellte Willmore eine Vermutung auf, die unter dem Namen „Willmore conjecture“ bekannt wurde. Er vermutete, daß der sogenannte Cliffordtorus, ein axialsymmetrischer Torus mit kreisförmigem Querschnitt und $G = G_1 \equiv 4\pi^2\kappa$, die Willmorefläche für toroidale Topologie (Genus $g = 1$) ist (siehe Abbildung 3.1). Willmores Vermutung ist bis heute nicht bewiesen. Allerdings deuten sehr viele unabhängige Indizien auf ihre Richtigkeit hin [91].

Eine Eigenschaft des Willmorefunktionals (3.1), die für die Theorie von Willmoreflächen und auch für Vesikelformen von großer Bedeutung ist, ist seine konforme Invarianz: Wie in Anhang A.4 gezeigt wird, ändert sich der Wert von G unter konformen Abbildungen des dreidimensionalen Raumes nicht. Diese Eigenschaft führt zu einer konformen Entartung der Willmoreflächen, da ausgehend von einer Willmorefläche alle konform transformierten dieser Fläche ebenfalls Willmoreflächen sind. Im Fall sphärischer Topologie tritt diese Entartung nicht auf, da die Kugel durch konforme Abbildungen nicht deformiert werden kann. Dagegen existiert für toroidale Topologie eine eindimensionale Entartung. Wie in Kapitel 3.2.2 beschrieben wird, gibt es neben dem Cliffordtorus eine einparametrische Schar \mathcal{W}_1 nichtaxialsymmetrischer Willmoreflächen des topologischen Genus $g = 1$. Diese Entartung der Willmoreflächen hat physikalische Konsequenzen für Genus-1 Vesikel, da sie in den Phasendiagrammen der verschiedenen Krümmungsmodelle zu nichtaxialsymmetrischen Gebieten führt [74, 40].

Willmoreflächen mit höherem topologischen Genus $g > 1$ sind wesentlich komplizierter. Erstaunlicherweise liefern Resultate aus der Mathematik von Minimalflächen in der vierdimensionalen Einheitskugel \mathcal{S}^3 einen Zugang zu Willmoreflächen höherer Topologie [34, 44, 67, 86]. Der Mathematiker R. Kusner stellte 1989 die Vermutung auf, daß das Willmoreproblem für beliebigen topologischen Genus g durch die stereographischen Projektionen der Minimalflächen ξ_{1g} vom \mathcal{S}^3 in den \mathcal{R}^3 gelöst wird [44]. Diese Familie ξ_{1g} von Minimalflächen ist 1970 von dem amerikanischen Mathematiker H.B. Lawson entdeckt worden [45]. Hsu, Kusner und Sullivan überprüften Kusners Vermutung durch numerische Minimierung des Willmorefunktionals G bis $g = 5$ [34]. Um nicht nur lokale Minima zu

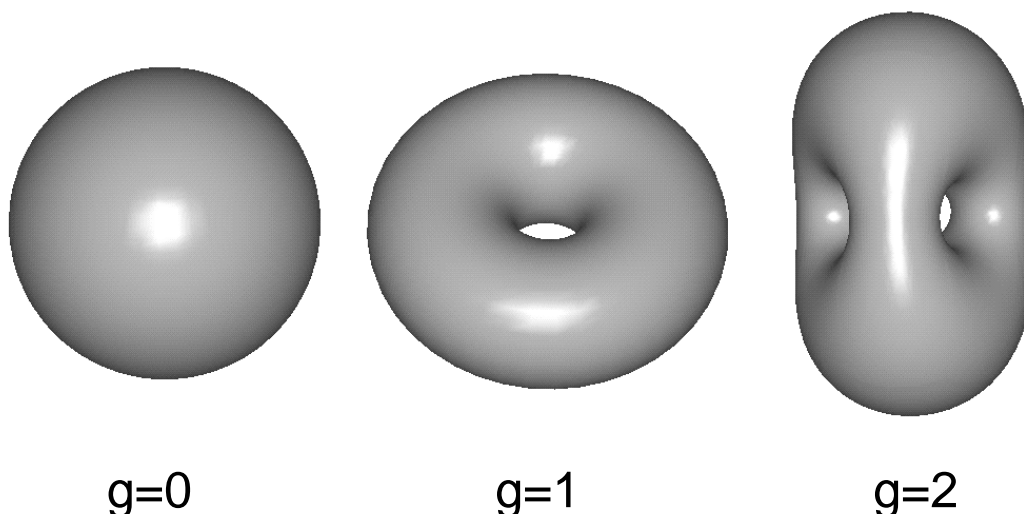


Abbildung 3.1: Die Kugel, der Cliffordtorus und die Genus-2 Lawsonfläche. Die dargestellten Formen sind Beispiele für Willmoreflächen unterschiedlicher Topologie.

finden, verwendeten sie Startkonfigurationen unterschiedlicher Symmetrie. Ihre dabei gewonnenen numerischen Ergebnisse waren in Übereinstimmung mit Kusners Vermutung. Für $g = 2$ erhielten sie auf diese Weise $G = G_2 \simeq 1.74 \cdot 8\pi\kappa$. Die Eigenschaften von Willmoreflächen des topologischen Genus $g = 2$ werden ausführlich in Kapitel 3.3.1 behandelt.

Die konforme Entartung der Willmoreflächen spielt für höheren topologischen Genus g eine besondere Rolle. Während die Symmetrieeigenschaften des Cliffordtorus nur eine einfache Entartung der Genus-1 Willmoreflächen zulassen, sind Willmoreflächen für $g \geq 2$ dreifach entartet, d.h. es existiert in diesem Fall eine dreidimensionale Menge \mathcal{W}_g unterschiedlicher Willmoreflächen. Die Charakterisierung und Klassifizierung dieser Flächen wird in Kapitel 3.3.2 diskutiert.

Abbildung 3.1 gibt eine Übersicht über Willmoreflächen bis Genus $g = 2$. Da die Willmoreflächen für $g = 1$ und $g = 2$ konform entartet sind, wurden in diesem Fall die Flächen höchster Symmetrie gezeigt. Dies sind der Cliffordtorus für $g = 1$ und die sogenannte Lawsonfläche mit topologischem Genus $g = 2$. Die dargestellte Lawsonfläche wurde, wie in Kapitel 3.3.1 beschrieben ist, durch numerische Minimierung der Biegeenergie G bestimmt. Diese Rechnung liefert $G = G_2 \simeq 1.75 \cdot 8\pi\kappa$ und stimmt gut mit dem Ergebnis von Hsu, Kusner und Sullivan überein.

3.2 Formen toroidaler Vesikel

Als Einführung in die mathematischen Aspekte des Formproblems von Vesikeln wurde in Kapitel 3.1 das Willmoreproblem behandelt. In diesem Kapitel werden stationäre Formen toroidaler Topologie als Minima der Biegeenergie unter Berücksichtigung der physikalischen Nebenbedingungen der verschiedenen Krümmungsmodelle bestimmt. Willmoreflächen treten dabei als spezielle stationäre Formen für eine geeignete Wahl der Nebenbedingungen auf.

3.2.1 Axialsymmetrische Formen toroidaler Topologie

Stationäre Formen der Krümmungsmodelle werden zunächst im Unterraum axialsymmetrischer Formen bestimmt. Die Stabilität dieser Formen bezüglich axial-symmetriebrechender Deformationen wird in einem zweiten Schritt in Abschnitt 3.2.2 untersucht. Axialsymmetrische Formen können vollständig durch ihre Konturlinie parametrisiert werden. Stationäre Formen werden in dieser Parametrisierung durch numerische Integration von Formgleichungen für die Kontur bestimmt.

Formgleichungen für toroidale Vesikel

Die Kontur axialsymmetrischer Formen läßt sich, wie in Abbildung 3.2 dargestellt ist, durch die drei Funktionen $R(S)$, $Z(S)$ und $\psi(S)$ parametrisieren [76]. Dabei bezeichnet R den Abstand von der Symmetrieachse, Z die Koordinate entlang der Achse, ψ den Neigungswinkel der Kontur und S die Bogenlänge der Kontur. Zwischen diesen Funktionen bestehen die Beziehungen

$$\dot{R} = \cos \psi \quad \text{und} \quad \dot{Z} = -\sin \psi \quad , \quad (3.2)$$

wobei die Punkte Ableitungen nach S bezeichnen. In dieser Parametrisierung läßt sich die mittlere Krümmung auf der Fläche darstellen als $2H = \dot{\psi} + \sin \psi / R$. Das in Gleichung (2.2) definierte Funktional F' lautet dann

$$F' \equiv 2\pi\kappa \int_0^{S_1} dS \mathcal{L} \quad (3.3)$$

mit der „Lagrangefunktion“ \mathcal{L} . Die Gesamtlänge der Kontur wird mit S_1 bezeichnet. Berücksichtigt man die Nebenbedingungen (3.2) durch zwei Lagrange-multiplikatorfunktionen $\gamma(S)$ und $\eta(S)$, so gilt

$$\begin{aligned} \mathcal{L} \equiv & \frac{R}{2} \left(\dot{\psi} + \frac{\sin \psi}{R} - C_0 \right)^2 + \bar{\Sigma} R + \frac{\bar{P}}{2} R^2 \sin \psi + \\ & \gamma(\dot{R} - \cos \psi) + \eta(\dot{Z} + \sin \psi) \quad . \end{aligned} \quad (3.4)$$

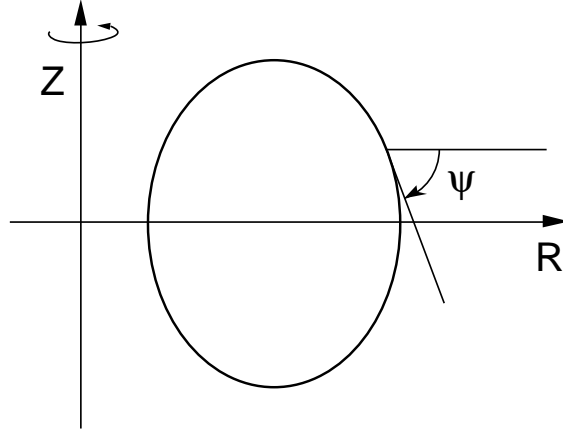


Abbildung 3.2: Parametrisierung einer axialsymmetrischen toroidalen Kontur. Z ist die Koordinate entlang der Symmetrieachse, R ist der Abstand der Kontur von der Achse und ψ ist der Neigungswinkel der Kontur gegenüber der Horizontalen.

Die Parameter $\bar{\Sigma} = \Sigma/\kappa$ und $\bar{P} = P/\kappa$ sind die reskalierten Lagrangemultiplikatoren für die Fläche und das Volumen. Aus der Bedingung $\delta F' = 0$ für die Stationarität der Form folgen die Euler-Lagrange Gleichungen: [40, 38]

$$\ddot{\psi} = \frac{\cos \psi \sin \psi}{R^2} - \frac{\dot{\psi}}{R} \cos \psi + \frac{\bar{P}}{2} R \cos \psi + \frac{\gamma}{R} \sin \psi + \frac{\eta}{R} \cos \psi \quad (3.5)$$

$$\dot{\gamma} = \frac{1}{2}(\dot{\psi} - C_0)^2 - \frac{\sin^2 \psi}{2R^2} + \bar{\Sigma} + \bar{P} R \sin \psi \quad (3.6)$$

$$\dot{\eta} = 0 \quad (3.7)$$

$$\dot{R} = \cos \psi \quad (3.8)$$

$$\dot{Z} = -\sin \psi \quad (3.9)$$

Dies sind die Formgleichungen für axialsymmetrische stationäre Formen. Zu beachten ist, daß η konstant ist und $\gamma = \gamma(S)$ entlang der Kontur variiert. Die Randbedingungen an R , Z und ψ werden so gewählt, daß eine geschlossene Kontur entsteht, die einer toroidalen Form entspricht. Sie lauten

$$R(0) = R(S_1) = R_1 \quad (3.10)$$

$$Z(0) = Z(S_1) = 0 \quad (3.11)$$

$$\psi(0) = -\pi/2 \quad (3.12)$$

$$\psi(S_1) = 3\pi/2 \quad (3.13)$$

Die Randbedingungen an γ und $\dot{\psi}$ lauten

$$\gamma(S_1) = \gamma(0) \quad \text{und} \quad \dot{\psi}(S_1) = \dot{\psi}(0) \quad (3.14)$$

Bisher wurde noch nicht bezüglich der Konturlänge S_1 variiert. Diese Variation führt auf die Bedingung $\mathcal{H} = 0$, wobei

$$\begin{aligned}\mathcal{H} &\equiv -\mathcal{L} + \dot{\psi} \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial \dot{\psi}} + \dot{R} \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial \dot{R}} + \dot{Z} \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial \dot{Z}} \\ &= \frac{R}{2} \left(\dot{\psi}^2 - \left(\frac{\sin \psi}{R} - C_0 \right)^2 \right) - \frac{\bar{P}}{2} R^2 \sin \psi - \bar{\Sigma} R \\ &\quad + \gamma \cos \psi - \eta \sin \psi\end{aligned}\tag{3.15}$$

die aus \mathcal{L} abgeleitete „Hamiltonfunktion“ bezeichnet. Da \mathcal{L} aus Gleichung (3.4) nicht explizit von der Bogenlänge S abhängt, ist \mathcal{H} Erhaltungsgröße und damit konstant entlang der gesamten Kontur. Damit ist

$$\eta = -\frac{R_1}{2} \left(\dot{\psi}(0)^2 - \left(C_0 + \frac{1}{R_1} \right)^2 \right) - \frac{\bar{P}}{2} R_1^2 + \bar{\Sigma} R_1\tag{3.16}$$

durch die Randwerte der anderen Funktionen festgelegt [40].

Die Formgleichungen (3.5)–(3.9) zusammen mit der Bedingung $\mathcal{H} = 0$ sind äquivalent zu der allgemeinen Formgleichung (2.3), wenn diese auf Axialsymmetrie eingeschränkt wird [38]. Dies läßt sich durch Einsetzen einer axialsymmetrischen Kontur in Gleichung (2.3) zeigen. Da die Gesamtheit stationärer Formen in allen drei betrachteten Modellen identisch ist, gelten die im SC-Modell hergeleiteten Formgleichungen auch für das BC- und das ADE-Modell

Lösungsblätter und Lösungsäste

Stationäre Formen der Krümmungsmodelle sind Lösungen der Formgleichungen (3.5)–(3.9). Sie besitzen die Energie $F(v, c_0)$, $G(v, m)$ bzw. $W(v, m_0)$ und lassen sich daher immer durch zwei Variablen parametrisieren. Stationäre Formen bilden daher zweidimensionale Mannigfaltigkeiten, sogenannte *Blätter* [54]. Im allgemeinen existiert ein diskreter Satz unterschiedlicher Blätter, die verschiedenen Formtypen entsprechen.

Im Falle toroidaler Topologie können, wie in Abbildung 3.3 am Beispiel eines Schnittes durch die $G(v, m)$ -Ebene zu sehen ist, drei Lösungsblätter unterschieden werden: (i) Das Blatt sichelförmiger Tori; (ii) das Blatt diskoider Tori und (iii) das Blatt toroidaler Stomatozyten. Die Klassifikation der Blätter erfolgt durch die Symmetrieeigenschaften der den Blättern entsprechenden Formen und durch den Zusammenhang (die Topologie) der Blätter. Abbildung 3.4 zeigt Beispiele für die drei Formtypen, die den drei Blättern entsprechen. Sowohl die diskoiden Tori als auch die sichelförmigen Tori sind spiegelsymmetrisch bezüglich einer Ebene senkrecht zur Symmetrieachse. Die toroidalen Stomatozyten besitzen keine derartige Spiegelebene.

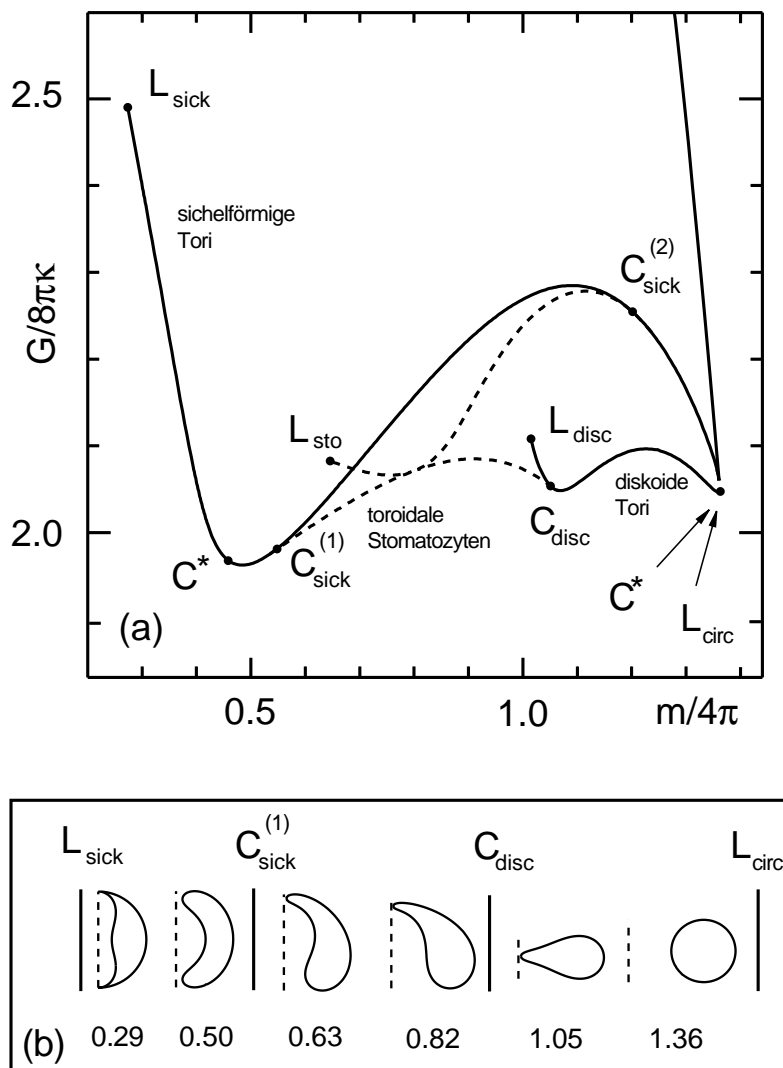


Abbildung 3.3: (a) Energie G der axialsymmetrischen stationären Formen im BC-Modell für das reduzierte Volumen $v = 0.55$ als Funktion der totalen mittleren Krümmung m . Drei Äste können unterschieden werden: (i) Ein Ast diskoider Tori; (ii) ein Ast sichelförmiger Tori und (iii) ein Ast toroidaler Stomatocyten. Die toroidalen Stomatocyten bifurkieren in den Punkten $C_{sick}^{(1)}$, $C_{sick}^{(2)}$ und C_{disc} aus den anderen Ästen. Alle drei Äste enden in unterschiedlichen Grenzformen: L_{sick} , L_{sto} und L_{disc} sind Grenzformen mit verschwindendem Lochdurchmesser; im Punkt L_{circ} wird eine Grenzform mit kreisförmigem Querschnitt erreicht. In bestimmten Bereichen sind die axialsymmetrischen Äste instabil bezüglich konformen Abbildungen, die die Axialsymmetrie brechen. Diese Instabilitäten treten bei den Punkten C^* auf. (b) Konturen axialsymmetrischer Formen minimaler Energie G für festes reduziertes Volumen $v = 0.55$ und verschiedene Werte von m . Die erste und die letzte Form sind instabil bezüglich nichtaxialsymmetrischen Deformationen

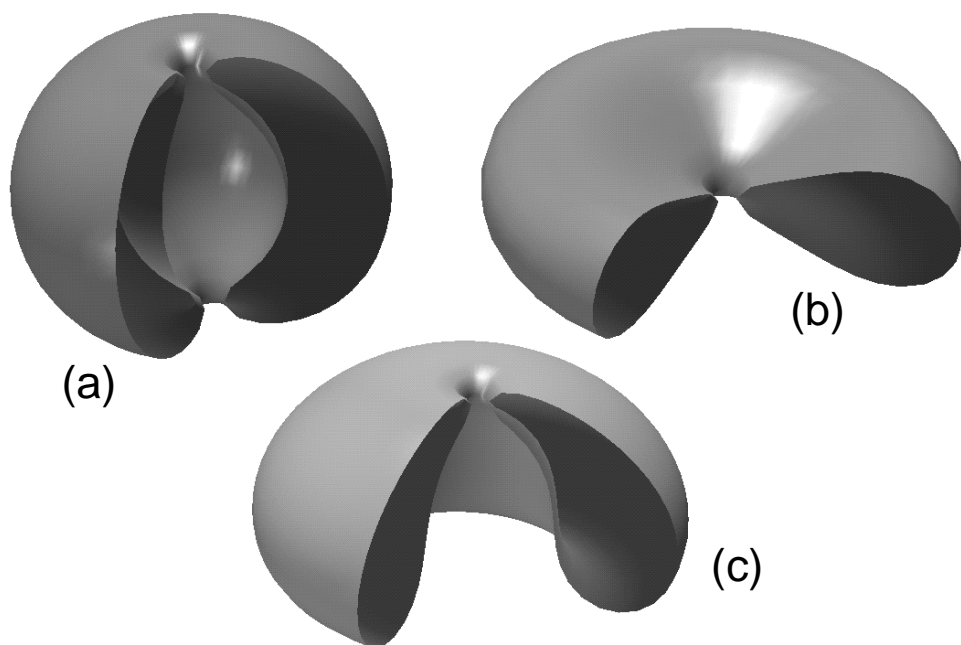


Abbildung 3.4: Beispiele für stationäre Formen toroidaler Topologie: (a) sichelförmiger Torus, (b) diskoider Torus und (c) toroidaler Stomatozyt. Alle dargestellten Formen besitzen das reduzierte Volumen $v = 0.6$.

Die Blätter diskoider und sichelförmiger Tori berühren sich in einer Form, dem Cliffordtorus. Diese vom Cliffordtorus mit exakt kreisförmigem Querschnitt ausgehenden Blätter entsprechen zwei orthogonalen ellipsoidalen Deformationen der Kontur. Steht die lange Achse der Ellipse senkrecht zur Symmetrieachse des Cliffordtorus, werden die Tori diskoid, steht sie parallel zur Symmetrieachse, so entstehen sichelförmige Tori. Das Blatt toroidaler Stomatozyten bifurkiert sowohl aus dem Blatt der sichelförmigen Tori als auch aus dem Blatt der diskoiden Tori und verbindet beide Blätter. Abbildung 3.3 (a) zeigt die Energie G der drei Blätter stationärer Formen als Funktion der reduzierten totalen mittleren Krümmung m für festes reduziertes Volumen $v = 0.55$. Typische Formen sind in Abbildung 3.3 (b) gezeigt.

Abbildung 3.3 ist ein Beispiel für Energiediagramme, die zur Bestimmung der Phasendiagramme verwendet werden. In Energiediagrammen werden die Funktionen $F(v, c_0)$ bzw. $G(v, m)$ entlang einer Linie im Parameterraum dargestellt. Auf diese Weise werden die zweidimensionalen Blätter zu eindimensionalen Ästen reduziert. Während die Klassifikation der Blätter eindeutig ist und nicht vom betrachteten Modell abhängt, ist die Struktur und Zahl der Äste sowohl von dem betrachteten Modell als auch von dem gewählten Schnitt durch den Parameterraum abhängig. Dies wird in Abbildung 3.5 verdeutlicht, in der die Energie F als Funktion von v für $c_0 = 1$ dargestellt ist. Dieses Diagramm enthält vier Äste. Drei von ihnen können eindeutig den drei verschiedenen Blättern zugeordnet wer-

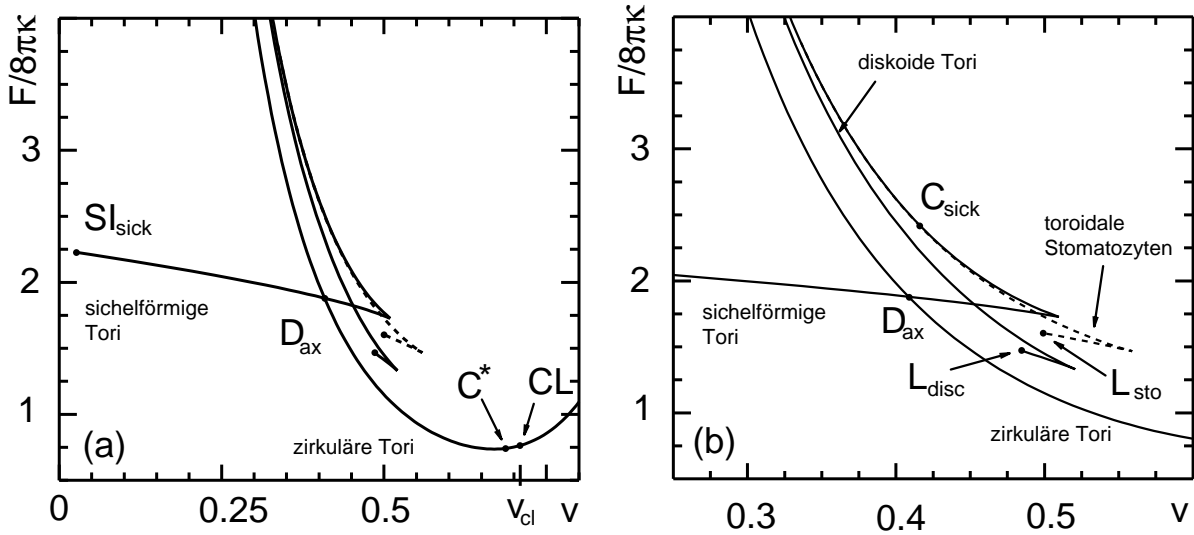


Abbildung 3.5: (a) Energie F als Funktion von v für $c_0 = 1.0$. Details dieser Äste in der Nähe von $v \simeq 0.5$ sind in (b) gezeigt. Vier Äste toroidaler Formen sind dargestellt: Der Ast diskoider Tori, der Ast sichelförmiger Tori und der Ast toroidaler Stomatozyten. Der Ast zirkulärer Tori ist für $v < v_{cl} \simeq 0.71$ Teil des Blattes diskoider Tori und für $v > v_{cl}$ Teil des Blattes sichelförmiger Tori. Er enthält für $v = v_{cl}$ den Cliffordtorus (CL), der die beiden Blätter verbindet. Im Punkt C_{sick} bifurkiert der Ast toroidaler Stomatozyten aus den sichelförmigen Tori. Dieser Ast endet in einer Grenzform L_{sto} mit verschwindendem Lochdurchmesser. Eine ähnliche Grenzform L_{disc} existiert auch für den Ast diskoider Tori.

den. Der vierte Ast gehört für $v < v_{cl} \simeq 0.71$ zum Blatt diskoider Tori und für $v > v_{cl}$ zum Blatt sichelförmiger Tori. Am Punkt $v = v_{cl}$ enthält der Ast den Cliffordtorus CL in dem sich beide Blätter berühren. Alle Formen entlang dieses vierten Astes besitzen näherungsweise einen kreisförmigen Querschnitt. Sie werden im folgenden zirkuläre Tori genannt.

Grenzformen und Halsbedingung

Bei der Diskussion der Blätter und Äste stationärer Formen spielen Grenzformen eine wichtige Rolle. Grenzformen sind Singularitäten stationärer Formen, die den Rand von Blättern bilden. Für toroidale Topologie existieren unterschiedliche Typen von Grenzformen: Im Limes großer c_0 treten Grenzformen L_{circ} mit exakt kreisförmigem Querschnitt auf. In der (v, m) -Ebene liegen diese Formen auf der Hyperbel $m = 3\pi/v$. Ein weiterer Typ von Grenzformen sind Tori mit infinitesimalem Lochdurchmesser $R_1 = 0$ bei fester Fläche A . Diese Grenzformen werden auf dem Blatt diskoider Tori mit L_{disc} , auf dem Blatt sichelförmiger Tori mit L_{sick} und auf dem Blatt toroidaler Stomatozyten mit L_{sto} bezeichnet.

Beispiele dieser Grenzformen sind in Abbildungen 3.3 und 3.5 gekennzeichnet.

Toroidale Formen mit verschwindendem Loch stehen in enger Beziehung zu selbstberührenden sphärischen Formen, da ein infinitesimales Loch nicht zur Biegeenergie beiträgt. Die numerische Analyse zeigt, daß die spiegelsymmetrischen Grenzformen L_{disc} und L_{sick} mit Hilfe sphärischer Formen verstanden werden können. Die Formen L_{disc} bilden genau die Linie selbstberührender sphärischer Oblaten, die in [76] mit SI_{ob} bezeichnet ist.

Die Grenzformen L_{sick} bestehen aus einem sphärischen Prolaten A , der in einer Kugel B eingeschlossen ist, wobei er die Kugel in zwei Punkten berührt (siehe Abbildung 3.3 (b)). An diesen Kontaktstellen sind beide sphärischen Teilformen durch infinitesimale Hälse verbunden. Beide Teilformen besitzen die gleiche Spannung $\Sigma^{(A)} = \Sigma^{(B)}$, aber entgegengesetzten Druck $P^{(A)} = -P^{(B)}$ und entgegengesetzte spontane Krümmung $C_0^{(A)} = -C_0^{(B)}$. Diese Bedingungen sind notwendig, um die Stationarität der toroidalen Kombination beider Formen zu gewährleisten. Eine weitere Bedingung ist, daß der Abstand zwischen beiden Polen des Prolaten genau gleich dem Durchmesser der äußeren Kugel ist. Alle diese Bedingungen können für vorgegebenes P und C_0 (Σ wird verwendet um eine Längenskala zu selektieren) gleichzeitig erfüllt werden: Es existiert für festes P und C_0 immer eine Kugel und ein Prolat, die koexistieren [76]. Einer der beiden Parameter kann benutzt werden, um den Kugeldurchmesser an den Prolaten anzupassen. Der zweite Parameter ist noch frei und parametrisiert eine Linie L_{sick} dieser Grenzformen.

Grenzformen von Vesikeln sphärischer Topologie, die aus zwei oder mehreren sphärischen Formen zusammengesetzt sind, sind durch sogenannte ideale Hälse verbunden [24, 53, 54, 76]. Diese Grenzformen sind stationär, wenn alle Teilformen stationär sind *und* die Halsbedingung (1.3) erfüllen¹. Durch die Halsbedingung werden daher Kombinationen sphärischer Formen selektiert, die durch einen infinitesimalen Hals verbunden werden können.

Im Fall der toroidalen Grenzformen L_{disc} und L_{sick} zeigen die numerischen Resultate, daß keine Halsbedingung gilt, die Gleichung (1.3) entspricht. In beiden Fällen existieren eindimensionale Scharen von Grenzformen. Eindimensionale Scharen erhält man jedoch, wie oben diskutiert wurde, ohne Berücksichtigung zusätzlicher Bedingungen. Eine Halsbedingung würde eine diskrete Untermenge von Formen aus der eindimensionalen Schar auswählen.

Die Halsbedingung (1.3) ist also nur für die Formen gültig, die durch Einschnüren sphärischer Formen entstehen und findet für toroidale Grenzformen keine Anwendung. Offensichtlich kann nur eine tiefere Analyse zu einem mathematischen Verständnis dieses Phänomens führen.

Toroidale Stomatozyten mit verschwindendem Lochdurchmesser L_{sto} lassen

¹In Kapitel 4.2.1 wird die Verallgemeinerung der Halsbedingung (1.3) für inhomogene Vesikel diskutiert.

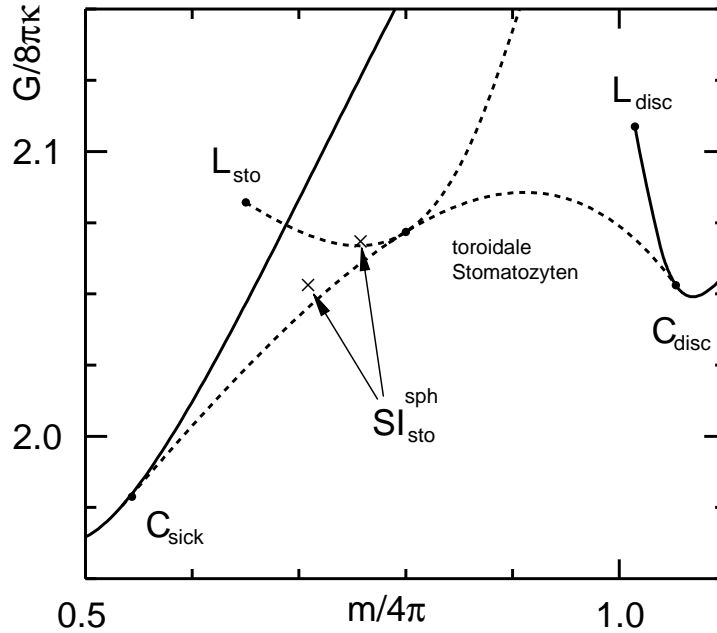


Abbildung 3.6: Ein Ausschnitt der Energie G als Funktion von m für $v = 0.55$ aus Abbildung 3.3. Zwei Äste toroidaler Stomatozyten berühren sich in einem Punkt mit gemeinsamer Tangente. Der untere Ast verbindet den Ast sichelförmiger Tori mit dem Ast diskoider Tori. Die Energien selbstberührender sphärischer Stomatozyten SI_{sto}^{sph} sind zum Vergleich eingezeichnet. Sie besitzen eine größere Energie als toroidale Stomatozyten.

sich, wie die numerische Analyse zeigt, nicht auf sphärische Formen zurückführen. Obwohl diese Formen ähnlich aussehen wie die selbstberührenden sphärischen Stomatozyten SI_{sto}^{sph} , die in [76] mit SI_{sto} bezeichnet werden, sind diese beiden Formtypen unterschiedlich. Abbildung 3.6 verdeutlicht diese Tatsache. Sie zeigt neben den verschiedenen Ästen toroidaler Formen die Lage der sphärischen Grenzformen SI_{sto}^{sph} . Für den gewählten Wert von $v = 0.55$ existieren keine Grenzformen L_{sto} , dagegen aber zwei Formen SI_{sto}^{sph} . Das Diagramm zeigt, daß toroidale Formen mit einem endlichen Lochdurchmesser eine geringere Energie besitzen als die sphärischen, selbstberührenden Formen bei gleichem v . Es existiert daher keine einfache Beziehung zwischen den Ästen sphärischer und toroidaler Stomatozyten. Dies erschwert die numerische Analyse der Formen L_{sto} , deren Lage im Phasendiagramm weniger genau bekannt ist, als die Lage der anderen Grenzformen.

3.2.2 Axialsymmetriebrechung und konforme Invarianz

Axialsymmetrische stationäre Formen können als Lösungen der Formgleichungen für die Kontur bestimmt werden. Die Bestimmung stationärer Formen ohne Axialsymmetrie ist erheblich schwieriger. Eine Möglichkeit ist die direkte numerische Minimierung der Biegeenergie für eine triangulierte Fläche [71, 72]. Ein wesentlich einfacheres Verfahren zur Untersuchung der Axialsymmetriebrechung verwendet die konforme Invarianz der Biegeenergie. Nichtaxialsymmetrische Formen werden bei dieser Methode durch Anwendung konformer Abbildungen auf axialsymmetrische Formen erzeugt. Dieses Verfahren wird zunächst am Beispiel des Cliffordtorus diskutiert

Der Cliffordtorus und seine konformen Bilder

Der in Kapitel 3.1 eingeführte Cliffordtorus ist in Abbildung 3.7 dargestellt. Er ist axialsymmetrisch und besitzt einen kreisförmigem Querschnitt. Er kann durch zwei Winkel θ und ϕ als Fläche mit

$$\mathbf{R}(\theta, \phi) = \begin{pmatrix} (\sqrt{2} + \sin \theta) \cos \phi \\ (\sqrt{2} + \sin \theta) \sin \phi \\ \cos \theta \end{pmatrix} \quad (3.17)$$

parametrisiert werden. Für das reduzierte Volumen v_{cl} des Cliffordtorus gilt

$$v_{cl} \equiv 3/(2^{5/4}\pi^{1/2}) \simeq 0.71 \quad , \quad (3.18)$$

die reduzierte totale mittlere Krümmung lautet

$$m_{cl} \equiv \pi^{3/2}2^{5/4} \simeq 13.24 \quad (3.19)$$

und die Biegeenergie des Cliffordtorus ist $G = G_1 \equiv 4\pi^2\kappa$. Der Cliffordtorus ist stationäre Form des Funktionals F' für jeden Wert von C_0 , wenn

$$\bar{P} = -2\pi\sqrt{2}C_0/R_0^2 \quad (3.20)$$

$$\bar{\Sigma} = -2[(2\sqrt{\pi})^{1/2}C_0R_0 + C_0^2R_0^2/4]/R_0^2 \quad (3.21)$$

gilt [64].

Der Cliffordtorus ist Genus-1 Willmorefläche und damit absolutes Minimum von G für toroidale Topologie [91]. Dieses Minimum ist wegen der konformen Invarianz von G (siehe Anhang A.4) entartet, wenn keine Nebenbedingungen gestellt werden. Die Bedeutung dieser Tatsache für die Physik von Vesikeln ist zuerst von Duplantier erkannt worden [16, 17].

Nichttriviale konforme Abbildungen im dreidimensionalen Raum können durch einen Vektor \mathbf{a} parametrisiert werden. Diese sogenannten speziellen konformen Abbildungen bestehen aus einer Inversion an der Einheitskugel $\mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}/R^2$, einer

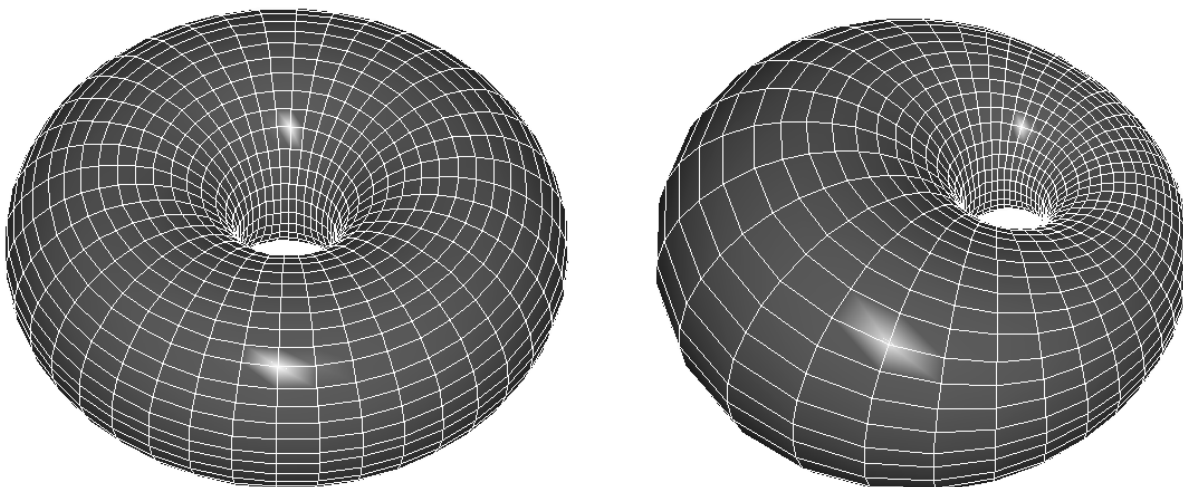


Abbildung 3.7: Der Cliffordtorus und eine nichtaxialsymmetrische Form, die durch eine spezielle konforme Abbildung (3.22) mit $a_X = 0.3/R_0$ und $a_Y = a_Z = 0$ erzeugt wurde.

Verschiebung um den Vektor \mathbf{a} und einer weiteren Inversion. Jeder Punkt \mathbf{R} wird unter einer speziellen konformen Abbildung zu einem Punkt \mathbf{R}' mit

$$\mathbf{R}' = \frac{\mathbf{R}/R^2 + \mathbf{a}}{(\mathbf{R}/R^2 + \mathbf{a})^2} \quad (3.22)$$

transformiert. Zu beachten ist, daß Gleichung (3.22) mit $\mathbf{a} = 0$ die identische Abbildung ist und daß zwei aufeinanderfolgende spezielle konforme Abbildungen mit den Verschiebungsvektoren \mathbf{a}_1 und \mathbf{a}_2 äquivalent zu einer speziellen konformen Abbildung mit $\mathbf{a} = \mathbf{a}_1 + \mathbf{a}_2$ sind. Die speziellen konformen Abbildungen (3.22) bilden daher eine kommutative Gruppe.

Die konformen Abbildungen des Cliffordtorus erzeugen eine einparametrische Familie nichtaxialsymmetrischer Formen [23, 60]. Um dies zu sehen, kann man eine spezielle konforme Abbildung (3.22) auf den Cliffordtorus anwenden. Ein Beispiel ist in Abbildung 3.7 gezeigt. Dabei ist die Z -Achse die Rotationsachse und die X - Y -Ebene ist die zusätzliche Spiegelebene. Zunächst wird $\mathbf{a} =$

$(\lambda \cos \phi, \lambda \sin \phi, 0)$ gewählt. Variiert man den Betrag λ dieses Vektors, so erzeugt die konforme Abbildung unabhängig von der Richtung ϕ eine einparametrische Familie nichtaxialsymmetrischer Formen mit wachsendem reduzierten Volumen $v_{cl} \leq v(\lambda) < 1$. Diese Formen können analytisch dargestellt werden [23], was aber hier nicht von Bedeutung ist. Für $\lambda = 2^{1/4}\pi^{1/2}/(R_0(2^{1/2} + 1))$ endet die Familie in einer Grenzform mit $v = 1$. Diese Grenzform besteht aus einer Kugel mit einem infinitesimalen Henkel. Alle Formen dieser Familie besitzen die gleiche Biegeenergie $G_1 = 4\pi^2\kappa$. Da die Energie einer Kugel $G_0 = 8\pi\kappa$ ist, liefert der Henkel einen endlichen Beitrag $4\pi^2\kappa - 8\pi\kappa$ zur Biegeenergie.

Wendet man eine spezielle konforme Abbildung mit $\mathbf{a} = (0, 0, a_Z)$ auf den Cliffordtorus an, so werden keine neuen Formen erzeugt, sondern der Cliffordtorus wird in diesem Fall nur verschoben und reskaliert. Diese Tatsache ist eine besondere Eigenschaft axialsymmetrischer Tori mit kreisförmigem Querschnitt. Im allgemeinen brechen spezielle konforme Abbildungen mit $\mathbf{a} = (0, 0, a_Z)$ die X - Y -Spiegelebene, wenn sie auf eine symmetrische Form angewandt werden.

Für toroidale Topologie existiert damit eine einfach entartete Familie \mathcal{W}_1 von nichtaxialsymmetrischen Willmoreflächen. Die Nebenbedingung an das reduzierte Volumen v bricht diese Entartung in den Krümmungsmodellen für Vesikel. Für jedes $v > v_{cl}$ existiert genau eine der durch konforme Abbildungen generierten Formen. In Kapitel 3.3.2 wird diese Überlegung für den Fall höherer Topologie wiederholt, und es zeigt sich, daß sich die Situation dann grundlegend ändert.

Axialsymmetriebrechung: Approximative Phasengrenzen

Der Cliffordtorus und die nichtaxialsymmetrischen Willmoreflächen \mathcal{W}_1 bilden im SC-Modell den Grundzustand für $c_0 = 0$ und $v > v_{cl}$ und liegen im BC-Modell entlang einer Linie $v = v_c(m)$. Es existieren daher in den Phasendiagrammen beider Modelle Bereiche nichtaxialsymmetrischer Formen².

Wenn man konforme Abbildungen auf die verschiedenen Blätter axialsymmetrischer Formen anwendet, so ist zu erwarten, daß dieses Verfahren Näherungslösungen für nichtaxialsymmetrische Formen in allen Bereichen liefert. Dies führt zu der Idee, die Stabilität axialsymmetrischer Formen bezüglich infinitesimaler konformer Abbildungen zu untersuchen. Diese Methode ergibt eine untere Schranke für die Ausdehnung der Bereiche nichtaxialsymmetrischer Formen im Phasendiagramm.

Die Grundidee dieser Methode ist die folgende: Ausgangspunkt ist eine Form

²Es läßt sich leicht zeigen, daß toroidale Formen minimaler Energie für $v \simeq 1$ nicht axialsymmetrisch sind. Ein axialsymmetrischer Torus mit $v \simeq 1$ sieht aus wie eine Kugel mit einem langen „Loch“ entlang der Symmetrieachse. Für verschwindenden Lochdurchmesser divergiert die Biegeenergie einer solchen Form. Daher ist die Form minimaler Energie eine Kugel mit infinitesimalem Henkel, dessen Energie endlich bleibt. Eine derartige Form ist notwendigerweise nichtaxialsymmetrisch.

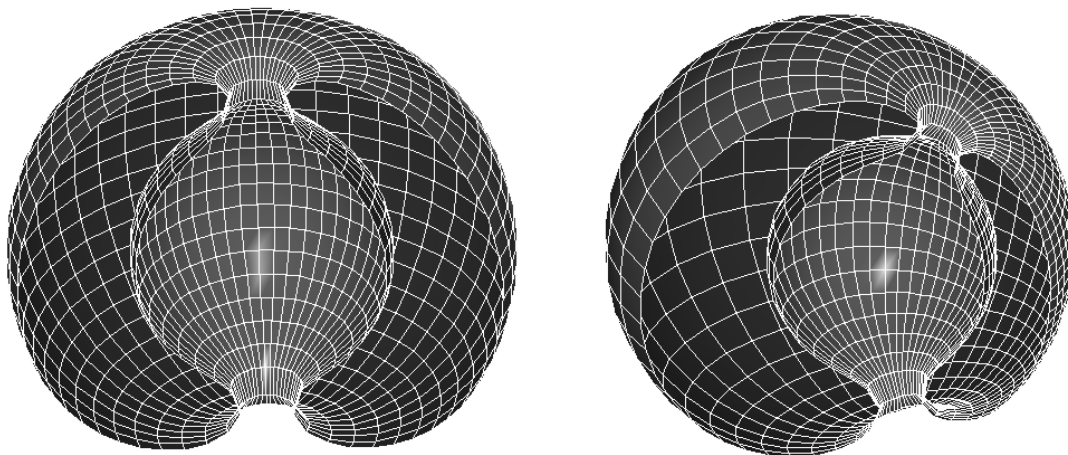


Abbildung 3.8: Ein axialsymmetrischer sichelförmiger Torus mit $v = 0.55$ und $m = 0.5$ zusammen mit einem nichtaxialsymmetrischen sichelförmigen Torus. Die nichtaxialsymmetrische Form entsteht durch Anwendung einer speziellen konformen Abbildung (3.22) mit $a_X = 0.3/R_0$ und $a_Y = a_Z = 0$ auf die axialsymmetrische Form.

\mathcal{S}_1 auf einem Blatt von Formen niedrigster Energie. Auf diese Form \mathcal{S}_1 wird nun, wie Abbildung 3.8 am Beispiel eines sichelförmigen Torus zeigt, eine spezielle konforme Abbildung mit $a_X \neq 0$ angewandt. Diese konforme Abbildung erzeugt eine neue, nichtaxialsymmetrische Form \mathcal{S}_1'' , mit der gleichen Biegeenergie wie \mathcal{S}_1 , die aber zu einem anderen Punkt im Phasendiagramm gehört. Die Stabilität der Ausgangsform hängt davon ab, ob durch konforme Abbildungen Formen mit einer geringeren Energie, als der diesem Punkt entsprechenden axialsymmetrischen Form, erzeugt werden. Diese Überlegung führt in den verschiedenen Krümmungsmodellen auf Stabilitätskriterien bezüglich konformer Abbildungen, deren genaue Herleitung in Anhang B gegeben ist. Diese Stabilitätskriterien werden verwendet, um approximative Phasengrenzen der nichtaxialsymmetrischen Gebiete zu bestimmen.

3.2.3 Phasendiagramme toroidaler Vesikel

Mit den in den letzten Abschnitten eingeführten Methoden lassen sich die Phasendiagramme für das SC- und das BC-Modell bestimmen. Ausgangspunkt sind Energiediagramme der stationären Formen. Stationäre Formen können entweder Sattelpunkte oder lokale Minima der Krümmungsenergie sein. Die Unterscheidung zwischen beiden Fällen erfordert im allgemeinen eine vollständige Stabilitätsanalyse. Die Stabilität bezüglich axialsymmetriehaltender Deformationen kann jedoch allein durch die Analyse der Struktur der Energiediagramme bestimmt werden. Die Instabilitäten bezüglich axialsymmetriebrechenden Deformationen wird dann mit Hilfe konformer Abbildungen untersucht.

Für die Diskussion der Phasendiagramme ist das Konzept von *Formumwandlungen* von zentraler Bedeutung. In den Phasendiagrammen existieren verschiedene Bereiche, in denen jeweils ein Blatt stationärer Formen die geringste Energie besitzt. Formumwandlungen finden entlang von Linien statt, bei denen das Blatt kleinster Energie wechselt. In Analogie zu Phasenübergängen thermodynamischer Systeme können Formumwandlungen kontinuierlich oder diskontinuierlich sein. *Kontinuierliche* Formumwandlungen finden statt, wenn eine symmetriebrechende Bifurkation auf ein neues Blatt geringerer Energie führt. Dagegen erfolgt eine *diskontinuierliche* Formumwandlung, wenn sich zwei Blätter niedrigster Energie kreuzen. Beispiele für beide Situationen sind in den Abbildungen 3.3 und 3.5 zu sehen.

Das Phasendiagramm des SC-Modells

Das Phasendiagramm des SC-Modells wird durch die Energie F als Funktion von v und c_0 festgelegt. Es zeigt sich, daß nur zwei Blätter für das Phasendiagramm relevant sind. Dies sind die Blätter diskoider und sichelförmiger Tori, die beide neben der Axialsymmetrie eine zusätzliche Spiegelebene besitzen. Das Blatt toroidaler Stomatozyten besitzt in dem Intervall $-2 < c_0 < 2$, in dem das SC-Modell untersucht wurde, eine größere Energie F als die Blätter spiegelsymmetrischer Formen.

Zunächst wird die Energie F für konstante spontane Krümmung c_0 betrachtet. Als Beispiel zeigt Abbildung 3.5 die Energie F von vier Ästen als Funktion von v für $c_0 = 1$: Einen Ast diskoider Tori, einen Ast sichelförmiger Tori, einen Ast toroidaler Stomatozyten und einen Ast zirkulärer Tori, der für $v = v_{cl} \simeq 0.71$ den Cliffordtorus enthält. Formen kleinster Energie sind für $v < v_D \simeq 0.4$ sichelförmige Tori und für $v > v_D$ zirkuläre Tori. Im Punkt $v = v_D$ tritt eine diskontinuierliche Formumwandlung D_{ax} auf. Die Äste der toroidalen Stomatozyten und der diskoiden Tori enden in Grenzformen L_{sto} und L_{disc} . Ein weiterer Grenzfall tritt für sichelförmige Tori auf, deren Kontur am Punkt SI_{sick} mit $v \simeq 0.03$ selbstdurchdringend wird. Bei C^* mit $v \simeq 0.68$ werden die zirkulären Tori instabil bezüglich axialsymmetriebrechenden konformen Abbildungen.

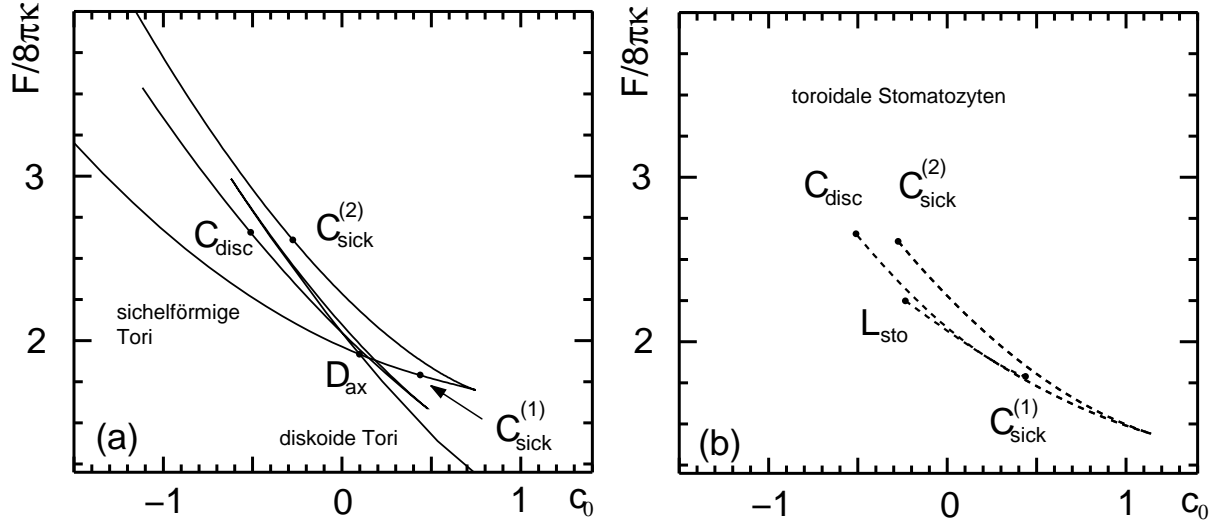


Abbildung 3.9: Energie F als Funktion von c_0 für $v = 0.55$. (a) zeigt die Äste der diskoiden und der sichelförmigen Tori, die Äste der toroidalen Stomatozyten sind in (b) dargestellt. Die toroidalen Stomatozyten bifurkieren in den Punkten C_{disc} , $C_{sick}^{(1)}$ und $C_{sick}^{(2)}$ aus den anderen Ästen. Der Punkt D_{ax} kennzeichnet eine diskontinuierliche Formumwandlung zwischen sichelförmigen und diskoiden Tori.

Als weiteres Beispiel ist in Abbildung 3.9 die Energie F als Funktion von c_0 für $v = 0.55$ dargestellt. In (a) sind die Äste spiegelsymmetrischer Formen gezeigt, wogegen in (b) nur die toroidalen Stomatozyten dargestellt sind. Der Ast diskoider Tori enthält eine Gibbsschleife, die diskoiden Tori von zirkulären Formen entlang dieses Astes trennt. Der Ast sichelförmiger Tori schneidet den diskoiden Ast an der Stelle D_{ax} mit $c_0 \simeq 0.1$. Die Äste toroidaler Stomatozyten bifurkieren in den Punkten $C_{sick}^{(1)}$, $C_{sick}^{(2)}$ und C_{disc} aus den beiden anderen Ästen. Ein Ast toroidaler Stomatozyten endet in einer Grenzform L_{sto} mit verschwindendem Lochdurchmesser. Diese Struktur der Äste ändert sich für $v > v_{cl} \simeq 0.71$. Als Beispiel zeigt Abbildung 3.10 die Energie F als Funktion von c_0 für $v = 0.73$. Im dargestellten c_0 -Intervall existiert nur der Ast sichelförmiger Tori. Dieser Ast zeigt eine Gibbsschleife, die eine diskontinuierliche Formumwandlung D_{ax} zwischen sichelförmigen und zirkulären Tori entspricht. Im Punkt C^* mit $c_0 \simeq -0.5$ werden zirkuläre Formen instabil bezüglich axialsymmetriebrechenden konformen Abbildungen.

Diese Betrachtungen stationärer axialsymmetrischer Formen führen zusammen mit der Stabilitätsanalyse bezüglich konformer Abbildungen auf das Phasendiagramm des SC-Modells, das in Abbildung 3.11 dargestellt ist. Es enthält drei Gebiete: Ein Gebiet axialsymmetrischer sichelförmiger Tori, ein Gebiet zirkulärer Tori und ein großes Gebiet nichtaxialsymmetrischer Formen. Die beiden axialsymmetrischen Bereiche werden durch die diskontinuierliche Phasengrenze

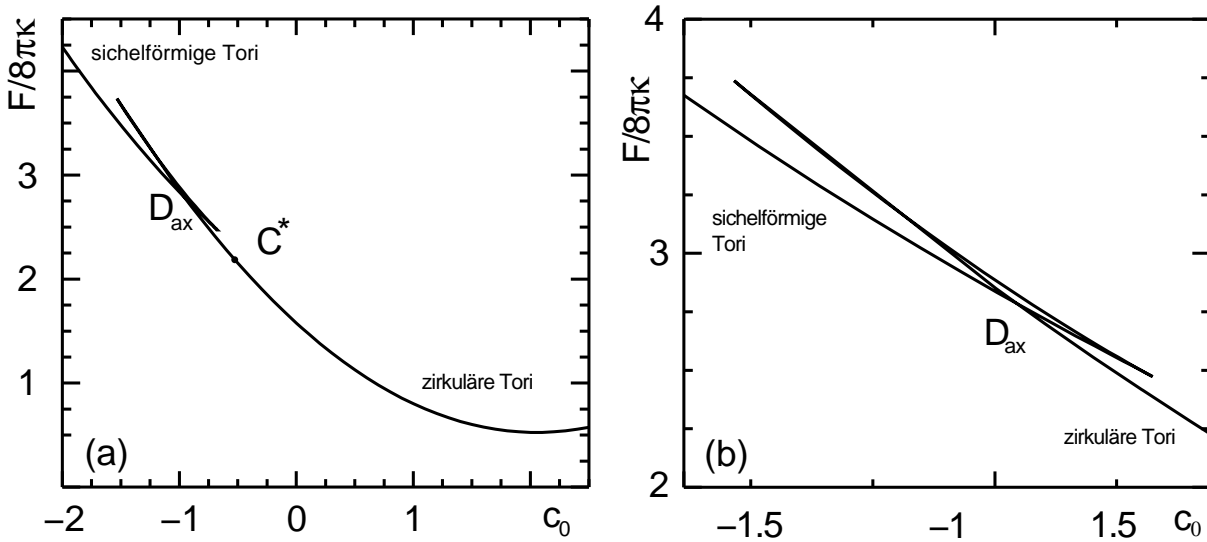


Abbildung 3.10: (a) Energie F als Funktion von c_0 für $v = 0.73$. Die zirkulären Tori auf der rechten Seite von C^* sind instabil bezüglich axialsymmetriebrechenden Deformationen. Die Gibbsschleife bei D_{ax} ist in (b) vergrößert dargestellt.

D_{ax} getrennt. Die Axialsymmetrie dieser Formen wird entlang der Linien C_{sick}^* bzw. C_{disc}^* durch kontinuierliche Formumwandlung gebrochen. Diese Linien enden in zwei kritischen Endpunkten D_1 und D_2 auf der Phasengrenze D_{ax} . Die Linie D_{ax} erstreckt sich in das nichtaxialsymmetrische Gebiet, wo sie im kritischen Punkt D_{cp} endet. Der Cliffordtorus ist entlang einer Linie CL , die die Linien C_{disc}^* und D_{ax} bei $v = v_{cl}$ verbindet, Form minimaler Energie.

Die Linien C_{sick}^* und C_{disc}^* stellen Schranken an die exakten symmetriebrechenden Instabilitäten dar, die eine vollständige Stabilitätsanalyse ergeben würde: Das Gebiet nichtaxialsymmetrischer Formen erstreckt sich *mindestens* bis zu den Linien C_{sick}^* und C_{disc}^* . Im Falle des Cliffordtorus erzeugen konforme Abbildungen genau die instabile Eigenmode. Daher ist C_{disc}^* die exakte Phasengrenze bei $v = v_{cl}$. Eine Vorstellung vom Aussehen nichtaxialsymmetrischer Formen nahe bei C_{disc}^* erhält man durch Anwendung einer konformen Abbildung auf eine instabile axialsymmetrische Form. Beispiele sind der in Abbildung 3.7 gezeigte Cliffordtorus und seine konformes Bild. Entsprechendes gilt für die Axialsymmetriebrechung sichelförmiger Tori entlang der Linie C_{sick}^* . Abbildung 3.8 zeigt einen sichelförmigen Torus gemeinsam mit einem konformen Bild als Näherung für nichtaxialsymmetrische Formen unterhalb von C_{sick}^* .

Die Linien M_1 und M_2 geben die Grenzen der Metastabilität in der Umgebung der diskontinuierlichen Phasengrenze D_{ax} wieder³. Startet man ausgehend vom Gebiet sichelförmiger Tori und überquert die Linie D_{ax} , so werden die si-

³bei Einschränkung auf axialsymmetrische Formen

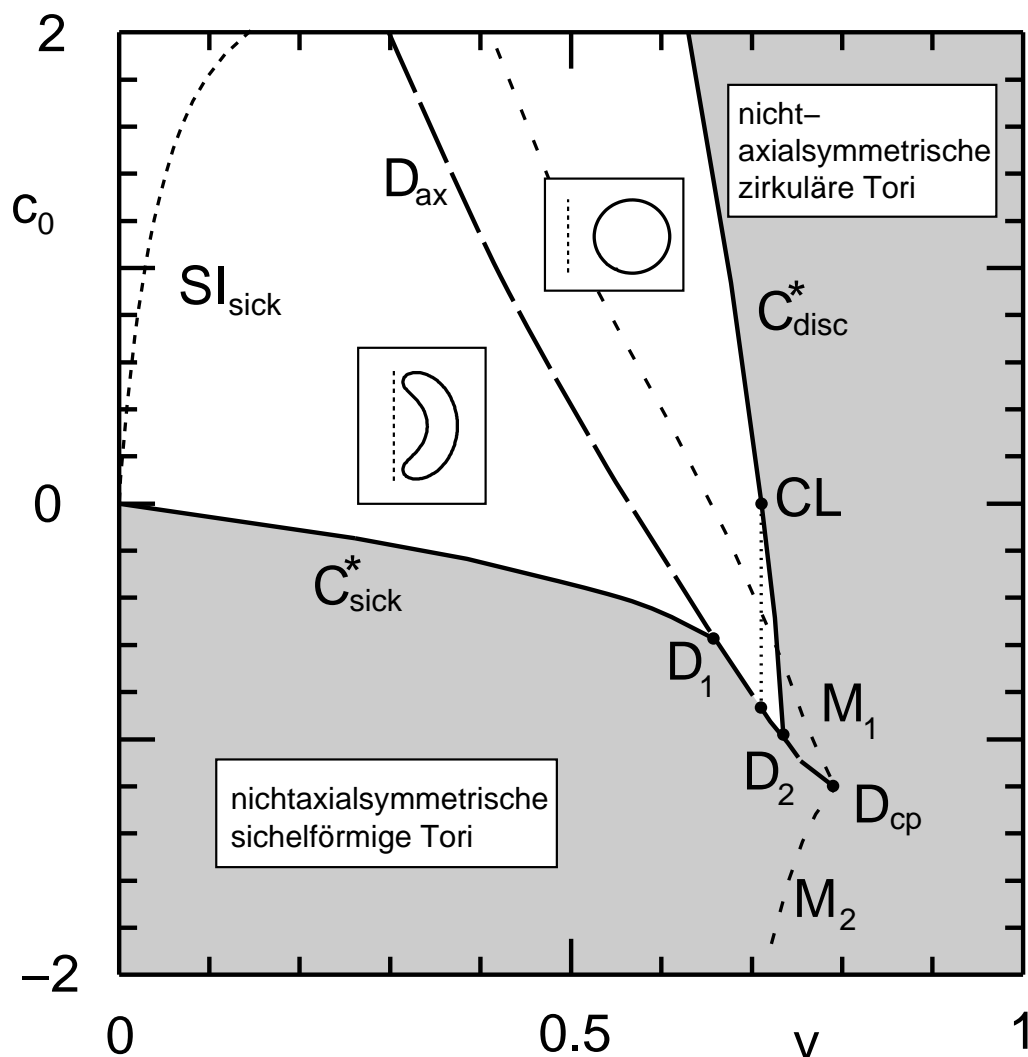


Abbildung 3.11: Phasendiagramm für toroidale Vesikel im SC-Modell. Die beiden Kontrollparameter sind das reduzierte Volumen v und die reduzierte spontane Krümmung c_0 . Die Linie D_{ax} diskontinuierlicher Formumwandlungen endet im kritischen Punkt D_{cp} . Sie trennt ein Gebiet zirkulärer Tori von einem Gebiet sichelförmiger Tori. Entlang der Linie SI_{sick} beginnen die sichelförmigen Tori sich selbst zu durchdringen. Die beiden Linien C_{sick}^* und C_{disc}^* geben die Instabilität axialsymmetrischer Formen bezüglich konformen Abbildungen an. Zwei verschiedene Typen nichtaxialsymmetrischer Formen können unterschieden werden: (i) nichtaxialsymmetrische sichelförmige Tori und (ii) nichtaxialsymmetrische zirkuläre Tori. Der Cliffordtorus ist entlang der unterbrochenen Linie CL mit $v = v_{cl}$ die Form minimaler Energie.

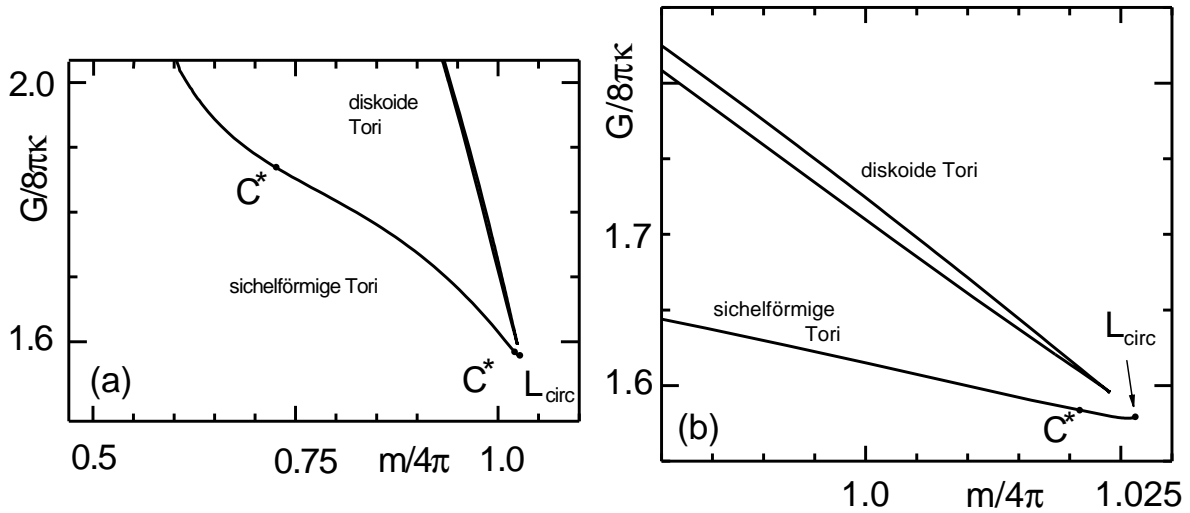


Abbildung 3.12: (a) Energie G als Funktion von m für festes reduziertes Volumen $v = 0.73$. (b) zeigt Details der Äste in der Nähe der Grenzform L_{circ} . Der Punkt C^* in der Nähe der Grenzform L_{circ} bezeichnet den Punkt konformer Instabilität.

chelförmigen Tori metastabil und die zirkulären Tori werden zu Formen kleinster Energie. Bei Erreichen der Linie M_1 werden sichelförmige Tori instabil. Analog hierzu werden zirkuläre Tori bei M_2 instabil. Von Bedeutung ist auch die Linie SI_{sick} , entlang der die Kontur axialsymmetrischer Formen selbstdurchdringend wird. Für die Berechnung von Formen hinter dieser Linie müssen Selbstwechselwirkungen der Membran berücksichtigt werden.

Das Phasendiagramm des BC-Modells

Im BC-Modell wird die Energie G als Funktion von v und m betrachtet. Abbildung 3.3 (a) zeigt G als Funktion von m für die Äste stationärer Formen mit $v = 0.55$. Der Ast sichelförmiger Tori beginnt für kleine m in der Grenzform L_{sick} . In der Nähe dieser Grenzform sind die sichelförmigen Tori instabil bezüglich Axialsymmetriebrechung durch konforme Abbildungen. Der Punkt C^* mit $v \simeq 0.45$ gibt die Grenze der Instabilität an. Jenseits des Punktes $C_{sick}^{(1)}$, an dem der Ast toroidaler Stomatozyten aus dem Ast sichelförmiger Tori bifurkiert, sind sichelförmige Tori lokal instabil. Für größere Werte von m existiert eine weitere Bifurkation $C_{sick}^{(2)}$, bei der ein Ast toroidaler Stomatozyten auf die sichelförmigen Tori trifft. Der Ast diskoider Tori beginnt in der Grenzform L_{circ} mit exakt kreisförmigem Querschnitt und endet in einer Grenzform L_{disc} . Der Punkt C^* nahe bei L_{circ} zeigt, daß L_{circ} instabil bezüglich Axialsymmetriebrechung ist. Die toroidalen Stomatozyten bifurkieren im Punkt C_{disc} aus dem Ast diskoider Tori. Dieses Energiediagramm führt auf eine Folge von Formen kleinster Energie, die in Abbildung 3.3 (b) dargestellt ist. Dieses Szenario ergibt sich in ähnlicher

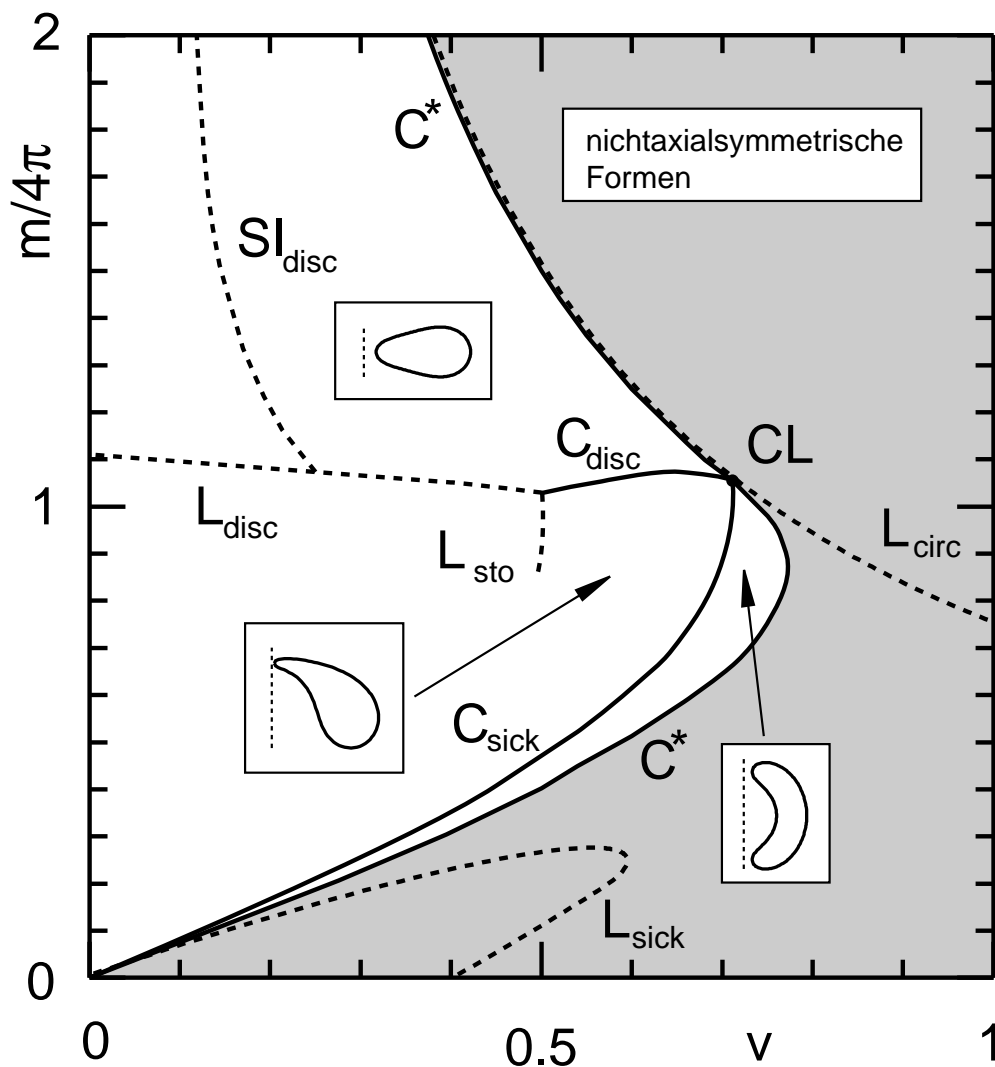


Abbildung 3.13: Phasendiagramm für toroidale Vesikel im BC-Modell. Vier Gebiete können unterschieden werden: Ein Gebiet diskoider Tori, ein Gebiet sichelförmiger Tori, ein Gebiet toroidaler Stomatozyten und ein Gebiet nichtaxialsymmetrischer Tori. Alle Gebiete sind durch die kontinuierlichen Formumwandlungen C_{disc} , C_{stick} und C^* getrennt. Der Cliffordtorus liegt im multikritischen Punkt CL . Die Linien L_{disc} , L_{stick} und L_{sto} geben die Lage der unterschiedlichen Grenzformen an. Die Kontur diskoider Tori beginnt sich entlang der Line SI_{disc} delbst zu durchdringen.

Form für $v < 0.55 < v_{cl} \simeq 0.71$. Bei $v = v_{cl}$ treffen sich die Äste diskoider und sichelförmiger Tori im Cliffordtorus und bilden einen „Knick“ mit singulärer Ableitung $\partial G/\partial m$. Für $v > v_{cl}$ ändert sich die Struktur der Energiediagramme. In diesem Fall ist die Energie des diskoiden Astes größer als die des sichelförmigen Astes. Der Ast toroidaler Stomatozyten existiert für $v > v_{cl}$ nicht. Als Beispiel zeigt Abbildung 3.12 die beiden Äste für $v = 0.73$. Der Ast sichelförmiger Tori beginnt in einer Grenzform L_{circ} mit kreisförmigem Querschnitt. Entlang dieses Astes existieren zwei Punkte C^* konformer Instabilität. Zwischen diesen Punkten sind axialsymmetrische Formen stabil.

Diese und weitere Energiediagramme führen auf das Phasendiagramm des BC-Modells, das in Abbildung 3.13 dargestellt ist. Zu beachten ist, daß m nur positive Werte annehmen kann, da für geschlossene Flächen die mittlere Krümmung im Mittel positiv ist. Vier verschiedene Gebiete können unterschieden werden: Ein Gebiet diskoider Tori, ein Gebiet sichelförmiger Tori, ein Gebiet toroidaler Stomatozyten und ein Gebiet nichtaxialsymmetrischer Formen. Die Spiegelsymmetrie der diskoiden und der sichelförmigen Tori wird an den Linien C_{disc} bzw. C_{sick} gebrochen. Zwischen diesen beiden Linien liegt das Gebiet toroidaler Stomatozyten ohne Spiegelsymmetrie.

Die Linie C^* kontinuierlicher Formumwandlungen trennt das Gebiet nichtaxialsymmetrischer Formen für große v von den Gebieten axialsymmetrischer Formen bei relativ kleinen Werten von v . Diese Linie beginnt bei großen Werten von m mit zirkulären Formen und setzt sich in den Bereich sichelförmiger Tori fort. Sie endet im Punkt $(v, m) = (0, 0)$. Der Cliffordtorus liegt im multikritischen Punkt CT , in dem sich alle kontinuierlichen Phasengrenzen treffen.

Die konforme Instabilität entlang der Linie C^* tritt im BC-Modell bei genau den gleichen Formen wie im SC-Modell auf. Im Cliffordtorus gibt diese Linie die exakte Phasengrenze an, abseits des Cliffordtorus liefert sie eine untere Schranke für die Ausdehnung des nichtaxialsymmetrischen Gebietes. Die in den Abbildungen 3.7 und 3.8 gezeigten Beispiele nichtaxialsymmetrischer Formen gelten auch für das BC-Modell. Die unterbrochenen Linien im Phasendiagramm geben die Lage der Grenzformen und der selbstdurchdringenden Formen wieder.

Im Phasendiagramm des BC-Modells für toroidale Vesikel sind alle Formumwandlungen kontinuierlich. Diese Eigenschaft ist zuerst im Fall sphärischer Topologie beobachtet worden [76]. Es ist jedoch kein Grund für das Fehlen diskontinuierlicher Formumwandlungen für beliebige Topologie bekannt.

3.2.4 Toroidale Formen mit Flächendifferenzelastizität: Vergleich mit Experimenten

Die Energie- und Phasendiagramme des SC- und des BC-Modells geben ein detailliertes mathematisches Verständnis von toroidalen Formen und Formtypen,

wie sie durch die Krümmungsenergie beschrieben werden. Alle diese Formtypen treten auch als stationäre Formen im ADE-Modell auf. Dieses Modell gibt eine umfassendere Beschreibung der Physik von Vesikeln, enthält jedoch einen zusätzlichen Modellparameter, die relative Kompressibilität der Monoschichten α . Für $\alpha = 0$ bzw. $\alpha = \infty$ erhält man wieder das SC- bzw. das BC-Modell.

Der Vergleich experimentell beobachteter Formumwandlungen sphärischer Vesikel mit den theoretisch bestimmten Phasendiagrammen des SC- und des BC-Modells zeigte, daß BC-Modell eine bessere Beschreibung der beobachteten Phänomene lieferte, als das SC-Modell [6]. Berücksichtigt man jedoch auch die Elastizität der Monoschichten, so führt deren Beschreibung als elastisches Kontinuum zu $\alpha \simeq 1$ [89, 55]. Ein ähnlicher Wert ergibt sich bei dem Vergleich experimenteller Beobachtungen von Knospenbildung homogener Vesikel mit theoretisch bestimmten Phasendiagrammen sphärischer Formen im ADE-Modell [53, 55] sowie aus Mikropipettenexperimente, bei denen enge Röhren („tethers“) aus einer Doppelschicht gezogen werden [88]. Daher sollte eine möglichst realistische Beschreibung von Vesikeln durch das ADE-Modell mit $\alpha \simeq 1$ gegeben sein.

Im folgenden wird daher das Phasendiagramm des ADE-Modells mit $\alpha = 1$ als Grundlage für den Vergleich theoretischer Vorhersagen mit experimentellen Beobachtungen toroidaler Vesikel verwendet. Dieses Phasendiagramm wird durch die verallgemeinerte Legendretransformation (2.16) aus den Energiediagrammen des BC-Modells bestimmt. Die Instabilität bezüglich axialsymmetriebrechenden konformen Abbildungen tritt, wie in Anhang B beschrieben ist, im ADE-Modell bei den gleichen Formen auf, wie im BC-Modell. Daher werden die Linien C^* konformer Instabilität im BC-Modell ebenfalls durch die verallgemeinerte Legendretransformation (2.16) in das ADE-Modell transformiert.

Das Phasendiagramm des ADE-Modells

Das Phasendiagramm des ADE-Modells für $\alpha = 1$ ist in Abbildung 3.14 als Funktion des reduzierten Volumens v und der reduzierten optimalen Flächendifferenz m_0 gezeigt. Dieses Phasendiagramm ist dem in Abbildung 3.13 dargestellten Phasendiagramm des BC-Modells ähnlich. Auch im Phasendiagramm des ADE-Modells existiert ein großes Gebiet nichtaxialsymmetrischer Formen. Dieses Gebiet wird durch die Linie C^* von dem Bereich axialsymmetrischer Formen getrennt. Alle Blätter axialsymmetrischer Formen kommen im ADE-Modell als Formen kleinster Energie vor: Diskoide Tori, sichelförmige Tori und toroidale Stomatozyten. Symmetriebrechende Formumwandlungen finden entlang der Linien C^* , C_{disc} und C_{sick} statt. Diese Formumwandlungen sind alle kontinuierlich. Eine Linie D diskontinuierlicher Formumwandlungen, die im kritischen Punkt D_{cp} endet, trennt diskoide Tori von zirkulären Tori innerhalb des Gebietes axialsymmetrischer Formen mit Spiegelsymmetrie. Der Cliffordtorus ist im ADE-Modell entlang einer Linie CL die Form minimaler Energie.

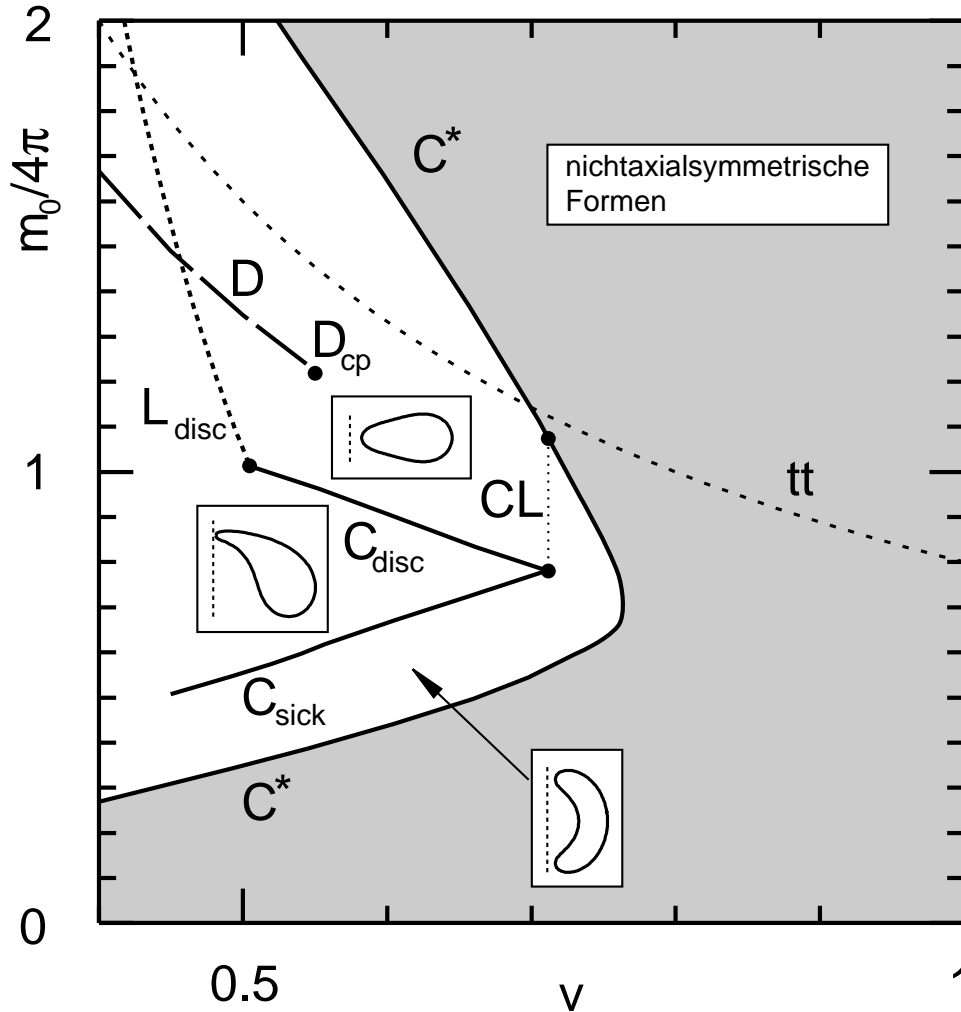


Abbildung 3.14: Phasendiagramm für toroidale Vesikel im ADE-Modell mit $\alpha = 1$. Das Phasendiagramm enthält ein Gebiet nichtaxialsymmetrischer Formen und zwei Gebiete axialsymmetrischer Formen: (i) Axialsymmetrische Formen mit Spiegelsymmetrie und (ii) toroidale Stomatozyten. Entlang der Linien C_{disc} und C_{sick} wird die Spiegelsymmetrie, entlang der Linie C^* die Axialsymmetrie diskoider und sichelförmiger Tori gebrochen. Innerhalb des Bereichs spiegelsymmetrischer axialsymmetrischer Formen existiert eine Linie D diskontinuierlicher Formumwandlungen zwischen zirkulären und diskoiden Tori, die in einem kritischen Punkt D_{cp} endet. Das Beispiel einer Temperaturtrajektorie ist als gestrichelte Linie (tt) gezeigt.

Experimentell beobachtete Formen und ihr Auftreten in den Phasendiagrammen

Die von Fourcade, Mutz und Bensimon [25] und von Michalet und Bensimon [57] beobachteten fluiden Genus-1 Vesikel lassen sich unmittelbar im Phasendiagramm des ADE-Modells mit $\alpha = 1$ lokalisieren. Ein Beispiel ist der in Abbildung 1.7 (e) und (f) gezeigte axialsymmetrische zirkuläre Torus. Für dieses Vesikel geben die Autoren von [25] den Wert $v \simeq 0.5$ an. Der entsprechende Wert von m_0 kann nicht direkt gemessen werden. Im Prinzip könnte m_0 bestimmt werden, indem beobachtete Formen präzise mit berechneten Formen verglichen werden. Die Betrachtung des Phasendiagramms zeigt, daß zirkuläre Tori mit $v = 0.5$ in einem großen Intervall von m_0 tatsächlich existieren. Ein weiteres Beispiel ist die in Abbildung 1.7 (a) und (b) dargestellte nichtaxialsymmetrische Form mit $v \simeq 0.8$ [57]. Das Phasendiagramm des ADE-Modells zeigt, daß Formen mit $v \gtrsim 0.77$ für alle m_0 nichtaxialsymmetrisch sind. Interessant sind auch die beiden Schnitte (c) und (d) durch ein Vesikel mit $v \simeq 0.71$. Dieses Vesikel ist eine physikalische Realisierung des Cliffordtorus [57].

Die beobachteten Formtypen treten für beliebige Werte von α und damit auch in den Grenzfällen des SC- und des BC-Modells als Formen minimaler Energie auf. Damit ist die Bestimmung des Wertes von α für die beobachteten Vesikel nicht möglich. Dies würde sich ändern, wenn in Zukunft auch toroidale Stomatozyten entdeckt würden. Da diese Formen für kleine Werte von α nicht als Energieminima auftreten, würde ihre Beobachtung eine untere Schranke für α liefern.

Vorhersagen über zukünftige Experimente

Die bisher durchgeführten Experimente konzentrierten sich auf die Beobachtung toroidaler Formen ohne Änderung äußerer Parameter. Für einen sorgfältigen Test der hier vorgestellten Theorie müßte jedoch ein Parameter systematisch variiert werden. Temperaturänderungen sind erfolgreich verwendet worden, um Formumwandlungen sphärischer Vesikel zu induzieren [6, 42]. Dabei beeinflusst eine Temperaturänderung sowohl v als auch m_0 . Dieser Effekt beruht auf der thermischen Ausdehnung der Membran und des eingeschlossenen Wassers und führt auf Temperaturtrajektorien im Phasendiagramm. Die diesen Trajektorien entsprechende Abfolge von Formumwandlungen wird signifikant von einer kleinen Asymmetrie der thermischen Ausdehnungskoeffizienten der Größenordnung 10^{-3} beeinflusst [6, 76]. Bisher gibt es jedoch weder unabhängige Messungen noch Schätzungen dieser Asymmetrie. Daher wird im folgenden nur der Fall symmetrischer thermischer Ausdehnung behandelt.

Unter der Annahme eines konstanten Volumens der Doppelschicht können

Temperaturtrajektorien durch [76]

$$m_0 = \bar{m}_0 \bar{v} / v \quad (3.23)$$

beschrieben werden, wobei (\bar{v}, \bar{m}_0) einen Startpunkt im Phasendiagramm bezeichnet. Abbildung 3.14 zeigt den Verlauf einer Temperaturtrajektorie (tt). Im Fall sinkender Temperatur steigt das reduzierte Volumen v , während m_0 abnimmt. Ausgehend von dem Gebiet axialsymmetrischer diskoider Tori schneidet die Temperaturtrajektorie die kontinuierliche Phasengrenze C^* , bei der die Axialsymmetrie gebrochen wird. Das ADE-Modell sagt für jeden axialsymmetrischen Torus voraus, daß bei abnehmender Temperatur eine kontinuierliche Formumwandlung zu einer nichtaxialsymmetrischen Form erfolgt. Da diese Formumwandlung reversibel ist, wird die Axialsymmetrie bei Temperaturerhöhung, d.h. Abnahme von v , wiederhergestellt. Diese Vorhersage gilt auch für größere Werte von α und das BC-Modell.

Im Phasendiagramm des ADE-Modells mit $\alpha = 1$ existieren metastabile Formen nur in einem sehr kleinen Streifen entlang der diskontinuierlichen Phasengrenze D . Daher sind praktisch alle Formumwandlungen reversibel. Dies unterscheidet das ADE-Modell für $\alpha \gtrsim 1$ signifikant vom SC-Modell, bei dem ein großer metastabiler Bereich zwischen den beiden Linien M_1 und M_2 existiert.

Ein neuer Typ toroidaler Gleichgewichtsformen, der bisher noch nicht beobachtet wurde, wird vom ADE-Modell mit $\alpha = 1$ vorhergesagt: Zwei kontinuierliche Phasengrenzen C_{sick} und C_{disc} trennen toroidale Stomatozyten ohne Spiegelsymmetrie von den spiegelsymmetrischen Formen. Das Phasendiagramm zeigt, daß das Gebiet toroidaler Stomatozyten nicht über Temperaturtrajektorien, die von den beobachteten zirkulären oder nichtaxialsymmetrischen Tori ausgehen, erreicht werden kann. Wenn es experimentell gelingt, m_0 bei festem v zu verkleinern, sollte ein zirkulärer Torus seine Spiegelsymmetrie verlieren und zu einem toroidalen Stomatozyten werden. Bei weiter abnehmendem m_0 sollte die Spiegelsymmetrie bei Erreichen der Linie C_{sick} wiederhergestellt werden.

Die optimale Flächendifferenz m_0 kann ohne Änderung des reduzierten Volumens geändert werden, indem Lipidmoleküle zwischen den Monoschichten umverteilt werden. Für Vesikel sphärischer Topologie haben Fargé und Devaux eine derartige Umverteilung in einer Lipidmischung mit Hilfe eines pH-Gradienten über der Membran induziert [22]. Ein ähnliches Experiment mit toroidalen Vesikeln könnte die Überprüfung der hier vorgestellten theoretischen Vorhersagen ermöglichen.

3.3 Vesikel höherer Topologie: Konforme Entartung und konforme Diffusion

Nach der Behandlung der Formen toroidaler Vesikel in Kapitel 3.2, werden jetzt Formen von Vesikeln höherer Topologie untersucht. Diese Betrachtungen werden für topologischen Genus $g = 2$ durchgeführt.

Formen des topologischen Genus $g = 2$ sind immer nichtaxialsymmetrisch. Aus diesem Grund können stationäre Formen nicht mehr, wie im Fall sphärischer und toroidaler Formen, als Lösungen von Formgleichungen berechnet werden. Für die Untersuchung von Vesikelformen höherer Topologie müssen daher andere Methoden verwendet werden. Die hier verwendete Methode basiert auf der Analyse der Eigenschaften von Willmoreflächen und deren konformer Entartung. Für topologischen Genus $g \geq 2$ existiert wegen der konformen Invarianz der Biegeenergie eine dreidimensionale Schar \mathcal{W}_g entarteter Willmoreflächen. Diese Formen treten alle als Lösungen des Formproblems in den Phasendiagrammen der Krümmungsmodelle auf. Es zeigt sich, daß allein durch die mathematische Struktur des Raumes \mathcal{W}_g große Bereiche der Phasendiagramme festgelegt sind.

Für $g \geq 2$ wird außerdem die konforme Entartung der Willmoreflächen nicht vollständig durch die physikalischen Nebenbedingungen aufgehoben. Dies führt in den Phasendiagrammen für Genus-2 Vesikel zu einem Gebiet mit einfach entartetem Grundzustand. Für die entsprechenden Formen werden ungewöhnliche thermische Fluktuationen vorhergesagt, die einer konformen Diffusion entsprechen und die konformen Abbildungen von Willmoreflächen physikalische Realität verleihen [39].

In den folgenden Abschnitten werden diese Ergebnisse näher erläutert. Ausgangspunkt sind Lawsonflächen, deren Eigenschaften in Abschnitt 3.3.1 behandelt werden. In Abschnitt 3.3.2 wird der Raum \mathcal{W}_2 der Genus-2 Willmoreflächen aus konformen Bildern der Lawsonfläche konstruiert und die Struktur dieses Raumes diskutiert. Die Berücksichtigung der physikalischen Nebenbedingungen führt in Abschnitt 3.3.3 auf die konforme Entartung physikalischer Vesikel. Das mit dieser Methode hergeleitete Phasendiagramm des BC-Modells für Genus-2 Vesikel wird in Abschnitt 3.3.4 beschrieben. Das Kapitel endet mit einer Diskussion konformer Diffusion im ADE-Modell und der Beschreibung einiger Vesikel höherer Topologie, die kürzlich von Michalet und Bensimon experimentell beobachtet worden sind [58, 59].

3.3.1 Lawsonflächen

Die Vermutung von Kusner

Die Untersuchung stationärer Formen von Genus-2 Vesikeln basiert auf dem Verständnis der Willmoreflächen dieser Topologie. In Kapitel 3.1 wurde die Ver-

wandschaft von Willmoreflächen im Raum \mathcal{R}^3 mit Minimalflächen in der vierdimensionalen Einheitskugel

$$\mathcal{S}^3 = \{(x, y, z, w) \in \mathcal{R}^4 \mid x^2 + y^2 + z^2 + w^2 = 1\} \quad (3.24)$$

eingeführt.

Dieser Zusammenhang beruht auf folgender Idee: Eine beliebige geschlossene Fläche in \mathcal{S}^3 kann durch eine stereographische Projektion in den dreidimensionalen Raum \mathcal{R}^3 abgebildet werden. Diese Abbildung ist durch

$$\begin{aligned} X &= x/(1+w) \\ Y &= y/(1+w) \\ Z &= z/(1+w) \end{aligned} \quad (3.25)$$

definiert, wobei $(x, y, z, w) \in \mathcal{R}^4$ die Koordinaten eines Punktes der Fläche, und $(X, Y, Z) \in \mathcal{R}^3$ die Koordinaten des Bildpunktes sind. Der Wert des Funktionals G , der auf diese Weise in \mathcal{R}^3 erzeugten Fläche, läßt sich durch das Integral

$$G = \frac{\kappa}{2} \oint_{\mathcal{R}^3} (2H)^2 dA = 2\kappa \oint_{\mathcal{S}^3} (1 + \hat{H}^2) d\hat{A} \quad (3.26)$$

über die ursprüngliche Fläche in \mathcal{S}^3 ausdrücken [34, 44, 67, 86]. Hier bezeichnet \hat{H} die bezüglich des Raumes \mathcal{S}^3 bestimmte mittlere Krümmung und $d\hat{A}$ das durch die Metrik des \mathcal{R}^4 induzierte Flächenelement in \mathcal{S}^3 . Wenn die Ausgangsfläche eine Minimalfläche mit $\delta\hat{A} = 0$ und $\hat{H} = 0$ ist⁴, so folgt für deren stereographische Projektion in \mathcal{R}^3 die Beziehung

$$G = 2\kappa\hat{A} \quad (3.27)$$

und

$$\delta G = 0 \quad (3.28)$$

Die durch eine stereographische Projektion erzeugte Fläche ist also stationäre Form des Funktionals G ohne Nebenbedingungen⁵, und es existiert ein einfacher Zusammenhang zwischen dem Wert von G und dem Flächeninhalt \hat{A} der Minimalfläche in \mathcal{S}^3 [34, 44].

Aus Gleichung (3.28) folgt, daß die stereographische Projektion derjenigen Minimalfläche in \mathcal{S}^3 , deren Flächeninhalt am kleinsten ist, ein sehr guter Kandi-

⁴Eine Minimalfläche ist extremal bezüglich ihres Flächeninhalts, d.h. $\delta\hat{A} = 0$. Dies ist äquivalent zu der Bedingung $\hat{H} = 0$ die verlangt, daß die mittlere Krümmung in jedem Punkt der Fläche verschwindet [80].

⁵Diese Aussage ist nicht umkehrbar. Es können Flächen mit $\delta G = 0$ in \mathcal{R}^3 existieren, denen keine Minimalfläche in \mathcal{S}^3 entspricht.

dat für die Lösung des Willmoreproblems ist⁶. Die Vermutung von Kusner [44] spezifiziert diese Minimalflächen, indem sie besagt, daß der Willmorefläche für topologischen Genus g in \mathcal{R}^3 die von H.B. Lawson definierte Minimalfläche ξ_{1g} [45] im Raum \mathcal{S}^3 entspricht. Diese Aussage, die im wesentlichen auf einem Vergleich oberer Schranken an die Flächeninhalte \hat{A} unterschiedlicher Minimalflächen beruht, ist eine Verallgemeinerung von Willmores Vermutung. Sie beinhaltet daher für $g = 1$ den Cliffordtorus.

Die stereographischen Projektionen der Minimalflächen ξ_{1g} in den Raum \mathcal{R}^3 sind allerdings nicht eindeutig. Unterschiedliche Orientierungen der Fläche ξ_{1g} in \mathcal{R}^4 führen auf unterschiedliche Flächen in \mathcal{R}^3 mit gleichem Wert des Willmorefunktionals G . Diese Tatsache spiegelt die konforme Invarianz von G wieder. Alle durch unterschiedliche Orientierungen in \mathcal{R}^4 erzeugte Formen in \mathcal{R}^3 sind konform äquivalent, d.h. sie können durch konforme Abbildungen ineinander überführt werden [60]. Genau eine dieser Projektionen in \mathcal{R}^3 besitzt die Symmetrieeigenschaften der Minimalfläche ξ_{1g} . Diese Fläche wird im folgenden *Lawsonfläche* des topologischen Genus g genannt.

Die Familie ξ_{1g} ist Teil einer größeren Familie ξ_{kn} von Minimalflächen in \mathcal{S}^3 mit topologischem Genus $g = kn$. Diese Familie wurde zusammen mit zwei weiteren Familien von Minimalflächen η_{kn} und τ_{kn} im Jahr 1970 von dem Mathematiker Lawson entdeckt [45]. Weitere Minimalflächen in \mathcal{S}^3 mit anderen Symmetrieeigenschaften wurden 1988 von Karcher, Pinkall und Sterling beschrieben [41]. Allen diesen Flächen ist gemeinsam, daß sie aus von Geodäten berandeten Flächenelementen in \mathcal{S}^3 bestehen, die durch Symmetrieoperationen an den Rändern zu einer geschlossenen Fläche ergänzt werden [41, 45]. In das Netz geodätischer Randlinien ist die Minimalfläche mit der Eigenschaft $\delta\hat{A} = 0$ eingespannt. Dieses Liniennetz definiert die jeweilige Minimalfläche eindeutig und legt deren Symmetrieeigenschaften fest. Für die Beschreibung der Randlinien zur Erzeugung der Flächen ξ_{1g} wird eine Parametrisierung des \mathcal{S}^3 durch drei Winkel θ , ϕ und ψ mit

$$\begin{aligned} x &= \cos \theta \cos \psi \\ y &= \sin \theta \cos \psi \\ z &= \cos \phi \sin \psi \\ w &= \sin \phi \sin \psi \end{aligned} \tag{3.29}$$

gewählt. Die Randlinien der Fläche ξ_{1g} werden mit A_{pq} bezeichnet. Dabei sind

⁶Zu beachten ist, daß die stereographische Projektion einer Minimalfläche in \mathcal{S}^3 sowohl lokales Minimum des Willmorefunktionals mit $\delta^2 G > 0$, als auch Sattelpunkt sein kann. Gleichung (3.26) legt die zweite Variation $\delta^2 G$ nicht fest, da im allgemeinen $\delta^2 \hat{A} < 0$ ist. Der Flächeninhalt \hat{A} einer Minimalfläche in \mathcal{S}^3 ist nämlich im allgemeinen kein lokales Minimum. Diese Tatsache hängt mit der Geometrie des \mathcal{S}^3 zusammen und kann am Beispiel einer „Minimallinie“ mit $\delta\hat{L} = 0$ auf einer Kugel \mathcal{S}^2 , d.h. einer geschlossenen Kurve extremaler Länge illustriert werden: „Minimallinien“ sind Großkreise und damit lokale Maxima der Kurvenlänge \hat{L} .

$0 \leq p \leq 2g + 1$ und $0 \leq q \leq 3$ ganze Zahlen, und es gilt [44, 45]

$$A_{pq} = \{(\theta, \phi, \psi) \in \mathcal{S}^3 \mid \phi = q\pi/2, \quad \theta = p\pi/(g+1), \quad 0 \leq \psi \leq \pi/2\} \quad . \quad (3.30)$$

Die stereographischen Projektionen der Randkurven A_{pq} der Fläche ξ_{12} in den \mathcal{R}^3 sind in Abbildung 3.15 dargestellt. Sie bilden sechs Paare von Kreisen,

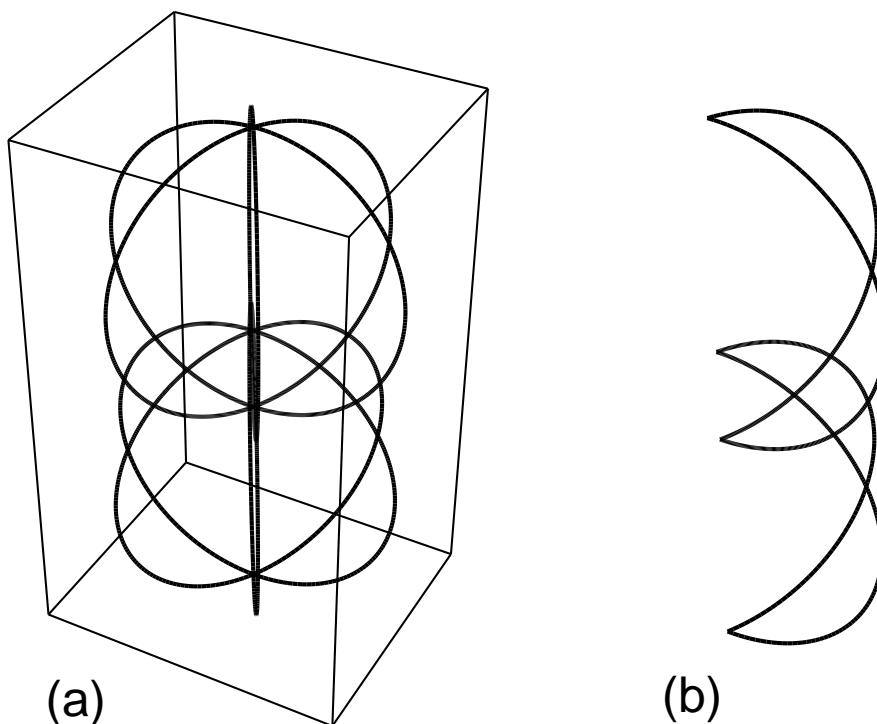


Abbildung 3.15: Die Minimalfläche ξ_{12} kann als Fläche mit extremalem Flächeninhalt \hat{A} eingespannt in ein Netz geodätischer Randlinien im \mathcal{S}^3 definiert werden. Die Abbildung zeigt in (a) die stereographische Projektion dieser Randlinien in den \mathcal{R}^3 , und in (b) eine Elementarzelle des Netzes.

die in sechszähliger Symmetrie angeordnet sind. Zusätzlich zu den sechs Spiegelebenen existiert eine weitere horizontale Spiegelebene, so daß das Liniennetz \mathcal{D}_{6h} -Symmetrie besitzt. Dabei wurde die in Anhang D beschriebene Schönflies-Notation für Punktgruppen [4] verwendet. Die Genus-2 Lawsonfläche enthält das dargestellte Liniennetz und besitzt \mathcal{D}_{3h} -Symmetrie. Sie ist in Abbildung 3.16 dargestellt.

Die Genus-2 Lawsonfläche

Zur Untersuchung der Eigenschaften der Genus-2 Willmoreflächen wird zunächst die Genus-2 Lawsonfläche durch Minimierung des Willmorefunktionals G bestimmt. Hierfür eignet sich ein Algorithmus zur Minimierung der Biegeenergie,

der gemeinsam mit W. Schnitzler für die Bestimmung nichtaxialsymmetrischer sphärischer und toroidaler Formen entwickelt wurde [71, 72]. Eine Fläche wird diskretisiert, indem sie durch ebene Dreiecke approximiert wird. Eine auf dieser Triangulierung definierte Diskretisierung der Biegeenergie wird dann durch ein Gradientenverfahren numerisch minimiert.

Die Schwierigkeiten dieser Methode liegen in der Erzeugung einer geeigneten Startkonfiguration, da das Gradientenverfahren nur in das nächstgelegene Minimum gelangen kann, und in der Wahl einer einfachen und numerisch stabilen Diskretisierung des Willmorefunktional. Während die fundamentalen Integralmaße eines Körpers, die Fläche A , das Volumen V und die totale mittlere Krümmung M , auch für ein räumliches Polyeder verallgemeinert werden können [28], existiert für das Willmorefunktional G keine „natürliche“ Definition auf einer triangulierten Fläche. Die gewählten Diskretisierungen aller geomerischen Größen sind in Anhang A.5 beschrieben.

Die Genus-2 Lawsonfläche ist \mathcal{D}_{3h} -symmetrisch: Sie besitzt eine dreizählige Symmetrieachse, drei Spiegelebenen, die diese Achse enthalten, und eine weitere Spiegelebene senkrecht zu der Symmetrieachse. Sehr hilfreich bei der Erzeugung von Startkonfigurationen für die Energieminimierung ist die Familie der Flächen Ξ_{1g} im \mathcal{S}^3 . Diese Flächen sind definiert durch [45]

$$\Xi_{1g} = \{(\theta, \phi, \psi) \in \mathcal{S}^3 \mid \cos^{(g+1)} \psi \sin((g+1)\theta) + |\sin \psi|^{(g+1)} \sin 2\phi = 0\} \quad . \quad (3.31)$$

Sie enthalten das Netz geodätischer Randlinien A_{pq} , das die Minimalflächen ξ_{1g} definiert, und besitzen die gleichen Symmetrieeigenschaften und die gleiche Topologie wie diese Flächen. Außerdem ist $\Xi_{10} = \xi_{10}$ die Kugel und $\Xi_{11} = \xi_{11}$ der Cliffordtorus (nach stereographischer Projektion in den \mathcal{R}^3). Für $g > 1$ unterscheiden sich die Flächen ξ_{1g} und Ξ_{1g} in allen Punkten, außer in den Linien A_{pq} .

Die Darstellung (3.31) der Fläche Ξ_{12} kann zur Erzeugung einer \mathcal{D}_{3h} -symmetrischen, diskretisierten Startkonfiguration des topologischen Genus $g = 2$ verwendet werden. Unter Minimierung der diskretisierten Biegeenergie dieser Startkonfiguration erhält man die in Abbildung 3.16 gezeigte Approximation der Lawsonfläche L . Die dargestellte Fläche besteht aus $n_D = 24576$ Dreiecken, $n_K = 36864$ Kanten und $n_V = 12286$ Vertizes. Mit den in Anhang A.5 definierten Diskretisierungen erhält man für das reduzierte Volumen $v \simeq 0.677$, für die reduzierte totale mittlere Krümmung $m \simeq 1.037$ und für die Biegeenergie $G = G_2 \simeq (1.75 \pm 0.01) \cdot 8\pi\kappa$.

Die Symmetrieeigenschaften von L stehen in enger Beziehung zu den Symmetrien der Minimalfläche ξ_{12} . Neben der Punktgruppensymmetrie \mathcal{D}_{3h} ist eine weitere Symmetrieeigenschaft wichtig: Die Lawsonfläche L ist invariant unter Inversionen $\mathbf{R}' = \lambda^2 \mathbf{R} / R^2$ an einer Kugel mit Radius λ , deren Mittelpunkt im Symmetriezentrum von L liegt. Der Radius der Kugel ist durch die Bedingung bestimmt, daß die Kugel die Fläche L in jedem Schnittpunkt senkrecht schneidet.

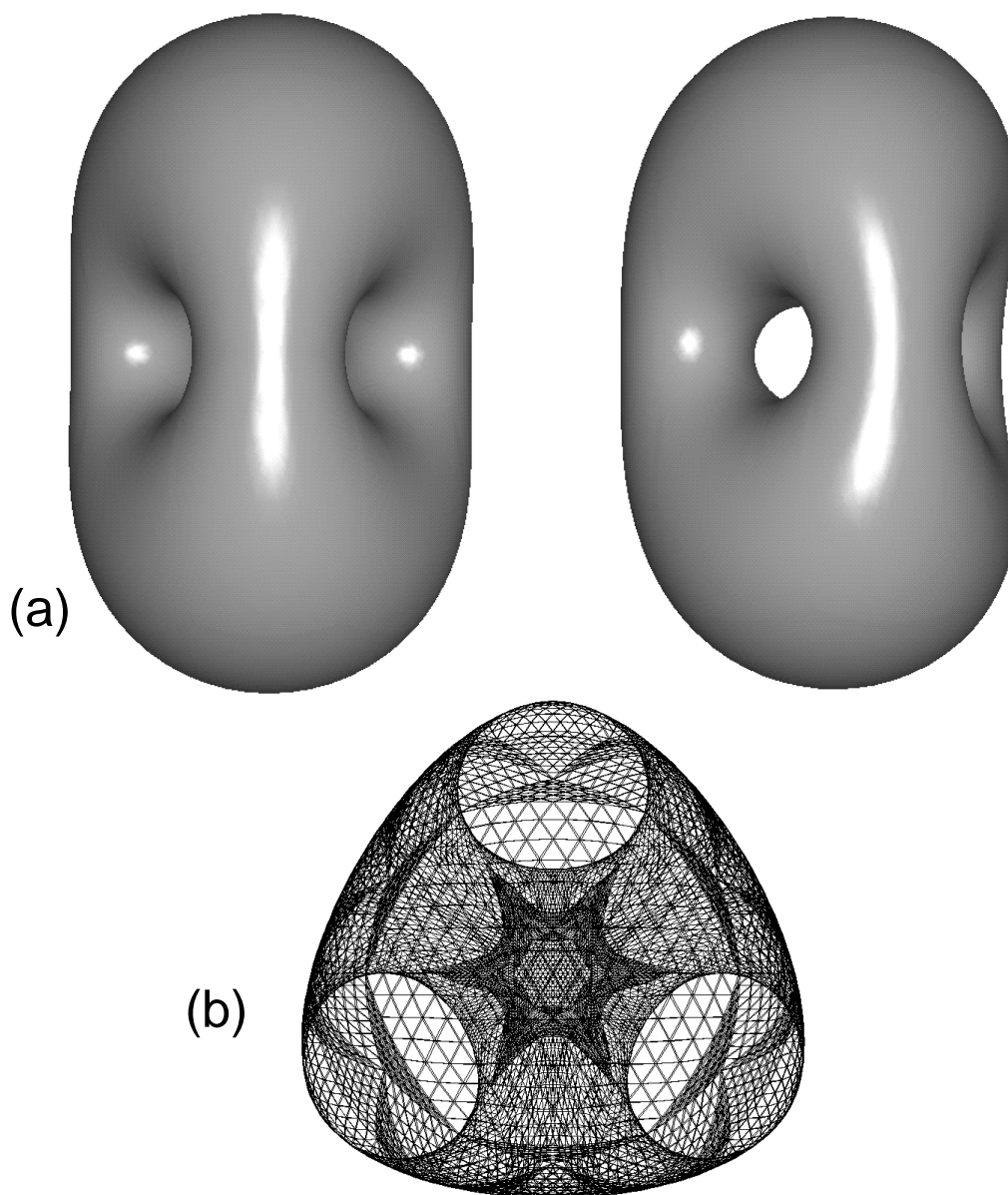


Abbildung 3.16: (a) Zwei Ansichten der \mathcal{D}_{3h} -symmetrischen Lawsonfläche L mit $g = 2$ und $(v, m) \simeq (0.68, 1.037 \cdot 4\pi)$. Diese Fläche wurde durch numerische Minimierung der diskretisierten Biegeenergie (A.30) einer triangulierten Fläche bestimmt. (b) Projektion des Liniennetzes der Triangulierung auf die X - Y -Ebene. Sichtbar ist die dreizählige Symmetrie und der Querschnitt der drei senkrechten „Röhren“.

Diese Inversionssymmetrie ist eine besondere Eigenschaft der Lawsonfläche L , der eine Spiegelsymmetrie der Fläche ξ_{12} in \mathcal{S}^3 entspricht.

Zusätzlich zu den Spiegelsymmetrieebenen existiert daher eine „Inversionssymmetriekugel“ der Lawsonfläche. Diese Symmetrieflächen sind von großer Bedeutung für das Verständnis des kompletten Raums \mathcal{W}_2 aller konform äquivalenten Willmoreflächen des topologischen Genus $g = 2$, der in Abschnitt 3.3.2 diskutiert wird.

3.3.2 Der Raum der Willmoreflächen des topologischen Genus $g = 2$

Alle Genus-2 Willmoreflächen können, als konforme Bilder der Lawsonfläche L , durch den Verschiebungsvektor $\mathbf{a} = (a_X, a_Y, a_Z)$ der speziellen konformen Abbildungen (3.22) parametrisiert werden. Diese Abbildungen werden auf eine Lawsonfläche L angewandt, deren Symmetriezentrum den Koordinatenursprung bildet und deren dreizählige Symmetrieachse mit der Z -Achse übereinstimmt.

Spezielle konforme Abbildungen setzen sich aus einer Inversion $\mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}/R^2$, gefolgt von einer Verschiebung um den Vektor \mathbf{a} und einer weiteren Inversion zusammen. Die erste Inversion wirkt, wenn sie auf L angewandt wird, wegen der Inversionssymmetrie dieser Fläche wie eine Reskalierung. Daher können in diesem Fall die speziellen konformen Abbildungen (3.22) durch eine Inversion der Lawsonfläche an einer Einheitskugel, deren Ursprung im Punkt \mathbf{a} liegt, ersetzt werden. Die speziellen konformen Abbildungen (3.22) vereinfachen sich daher im Fall der Lawsonfläche zu⁷

$$\mathbf{R}' = \frac{\mathbf{R} - \mathbf{a}}{(\mathbf{R} - \mathbf{a})^2} . \quad (3.32)$$

Jeder Willmorefläche aus \mathcal{W}_2 entspricht das Inversionszentrum $\mathbf{a} \in \mathcal{R}^3$, in dem die Inversion der Lawsonfläche (3.32) die entsprechende Willmorefläche erzeugt. Bewegt man das Inversionszentrum entlang einer Kurve durch den \mathcal{R}^3 , so wird eine einparametrische Schar von Willmoreflächen erzeugt. Trifft diese Kurve einen Punkt der zu invertierenden Lawsonfläche selbst dann transformiert die Inversion (3.32) diesen Punkt ins Unendliche. Dies führt nach einer Reskalierung auf eine Grenzform S , die aus einer Kugel mit infinitesimalem Henkel besteht. Jedem Punkt auf der Lawsonfläche entspricht eine derartige Grenzform S mit topologischem Genus $g = 2$. Die Lawsonfläche selbst bildet daher den „Rand“ des Raumes \mathcal{W}_2 im \mathcal{R}^3 , dessen komplizierte Topologie auf diese Weise deutlich wird.

Um zu einem Verständnis der Struktur von \mathcal{W}_2 zu gelangen, wird zunächst eine vereinfachte zweidimensionale Modellgeometrie betrachtet, die die wesentlichen Symmetrieeigenschaften der Lawsonfläche berücksichtigt und in Abbildung 3.17

⁷Der Parameter \mathbf{a} in Gleichung (3.32) unterscheidet sich durch den Faktor -1 von dem in Gleichung (3.22).

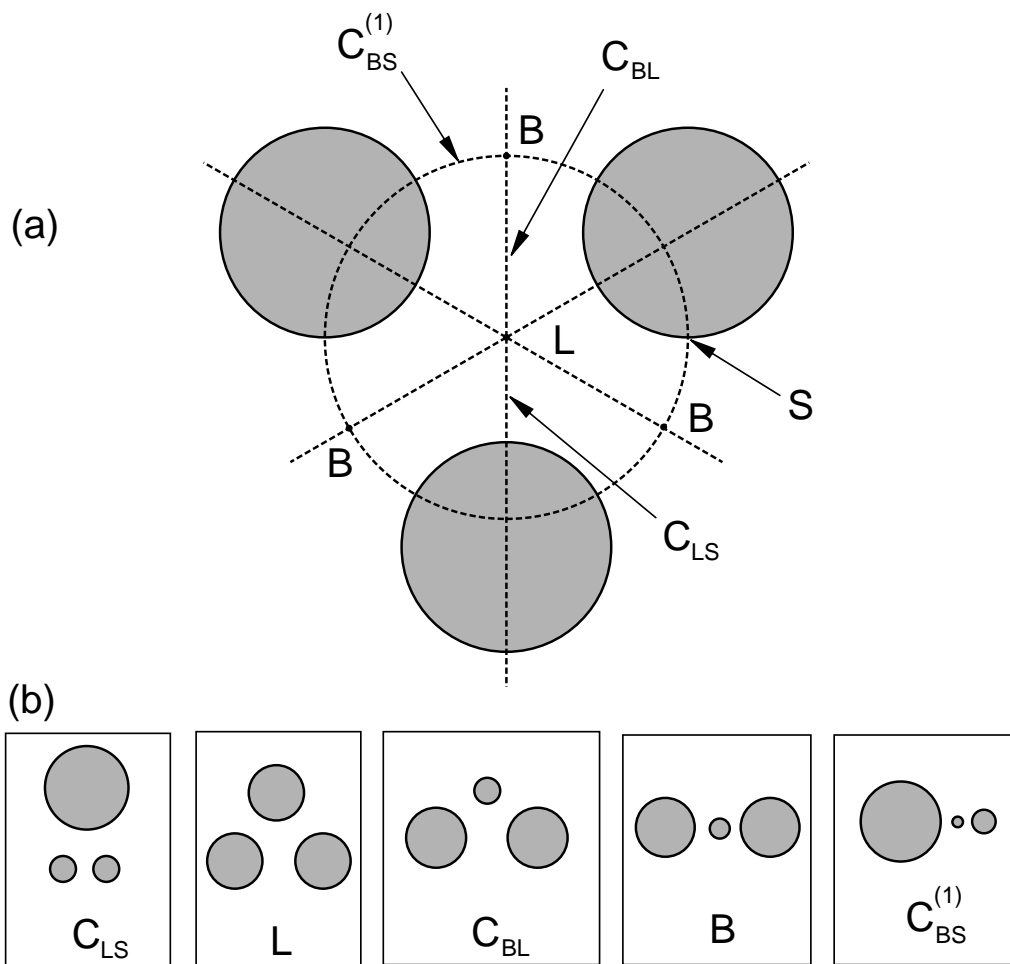


Abbildung 3.17: (a) Modellgeometrie zur Untersuchung spezieller konformer Abbildungen, die auf die Lawsonfläche angewandt werden. Die dunklen Kreise repräsentieren die Schnitte der Lawsonfläche mit ihrer horizontalen Symmetrieebene. Wird das Inversionszentrum entlang der gestrichelten Symmetrielinien verschoben, so werden Konfigurationen C_{LS} , C_{BL} und $C_{BS}^{(1)}$ mit gebrochener dreizähliger Symmetrie erzeugt. Die Punkte B entsprechen der Knopf-Fläche. (b) Die durch Inversion in den Punkten L , B sowie auf den Linien C_{LS} , C_{BL} und $C_{BS}^{(1)}$ erzeugten Konfigurationen. Sie entsprechen den Schnitten der entsprechenden Willmoreflächen mit ihrer horizontalen Symmetrieebene.

dargestellt ist. Anhand dieser vereinfachten Geometrie kann die symmetriebrechende Wirkung spezieller konformer Abbildungen mit $a_Z = 0$ auf die Lawsonfläche untersucht werden.

Drei Kreise, deren Mittelpunkte ein gleichseitiges Dreieck bilden, repräsentieren den Schnitt der Lawsonfläche L mit der horizontalen Symmetrieebene (der X - Y -Ebene). Die Schnittflächen der Lawsonfläche L sind zwar nicht kreisförmig (siehe Abbildung 3.16), das Verhalten von Kreisen unter Inversionen am Ein-

heitskreis ist jedoch einfacher zu beschreiben. Ein Kreis K mit Radius r und Mittelpunkt $\mathbf{m} = (m_X, m_Y)$ wird unter einer Inversion am Einheitskreis in einen Kreis K' mit Radius r' und Mittelpunkt \mathbf{m}' transformiert, mit

$$r' = r/|\mathbf{m}^2 - r^2| \quad \text{und} \quad \mathbf{m}' = \mathbf{m}/(\mathbf{m}^2 - r^2) \quad . \quad (3.33)$$

Neben den vereinfachten Schnittflächen der Lawsonfläche sind in Abbildung 3.17 die Symmetrielinien der Lawsonfläche in der X - Y -Ebene als unterbrochene Linien dargestellt. Dies sind drei Spiegelgeraden und der Inversionssymmetriekreis, der senkrecht auf die Schnittflächen von L trifft.

Bewegt man das Inversionszentrum ausgehend von dem Ursprung $\mathbf{a} = \mathbf{0}$, der der Lawsonfläche L entspricht, entlang der Symmetrielinien in der X - Y -Ebene, dann wird die dreizählige Symmetrie gebrochen, und eine Symmetrieebene bleibt (zusätzlich zur X - Y -Ebene) erhalten. Drei unterschiedliche Typen C_{2v} -symmetrischer Willmoreflächen werden auf diese Weise erzeugt: Formen des Typs C_{LS} beginnen mit der Lawsonfläche L und enden in einer Grenzform S . Die Formen C_{BL} verbinden die Lawsonfläche mit der in Abbildung 3.18 dargestellten D_{2h} -symmetrischen Knopf-Fläche B („button surface“). Diese Form, die wie die Lawsonfläche ein Symmetriezentrum besitzt, entsteht durch Inversion in den Schnittpunkten der Spiegelebenen mit der Inversionssymmetriekugel der Lawsonfläche. Ausgehend von der Knopf-Fläche B existiert eine Linie $C_{BS}^{(1)}$ mit C_{2v} -symmetrischen Formen. Die entsprechenden Flächen enden ebenfalls in einer Grenzform S .

Die bisher diskutierten Inversionszentren liegen in der X - Y -Ebene. Alle besprochenen Formen sind daher symmetrisch bezüglich Spiegelungen an dieser Ebene. Diese Spiegelsymmetrie wird durch Verschieben des Inversionszentrums in Z -Richtung gebrochen. Auf diese Weise werden zwei weitere Familien von Formen erzeugt: Eine Linie $C_{LS}^{(1)}$ mit C_{3v} -symmetrischen Formen, die mit der Lawsonfläche beginnt und in einer Grenzform S endet. Die entsprechenden Inversionszentren $\mathbf{a} = (0, 0, a_Z)$ liegen entlang der Z -Achse. Eine weitere Linie C_{BS} mit C_{2v} -symmetrischen Formen beginnt mit der Knopf-Fläche. Die Inversionszentren, die dieser Linie entsprechen, liegen auf dem Kreisbogen, der durch den Schnitt der Inversionssymmetriekugel mit der Y - Z -Ebene definiert ist.

Abbildung 3.19 zeigt Beispiele für diese Familien von Willmoreflächen, die alle durch symmetriebrechende spezielle konforme Abbildungen aus der Lawsonfläche L hervorgehen. Die dargestellten Formen besitzen mindestens *zwei* Symmetrieebenen, da die gewählten Inversionszentren auf Schnittlinien von *zwei* Symmetrieebenen der Lawsonfläche liegen. Diese noch verbliebenen Symmetrien können durch spezielle konforme Abbildungen, deren Inversionszentrum die Symmetrieebenen der Lawsonfläche verläßt, gebrochen werden. Auf diese Weise wird der dreidimensionale Raum \mathcal{W}_2 der Genus-2 Willmoreflächen erzeugt.

Die Struktur und die Topologie von \mathcal{W}_2 kann folgendermaßen zusammengefaßt werden: Der Raum \mathcal{R}^3 läßt sich auf \mathcal{W}_2 abbilden. Der Rand von \mathcal{W}_2 besitzt im \mathcal{R}^3

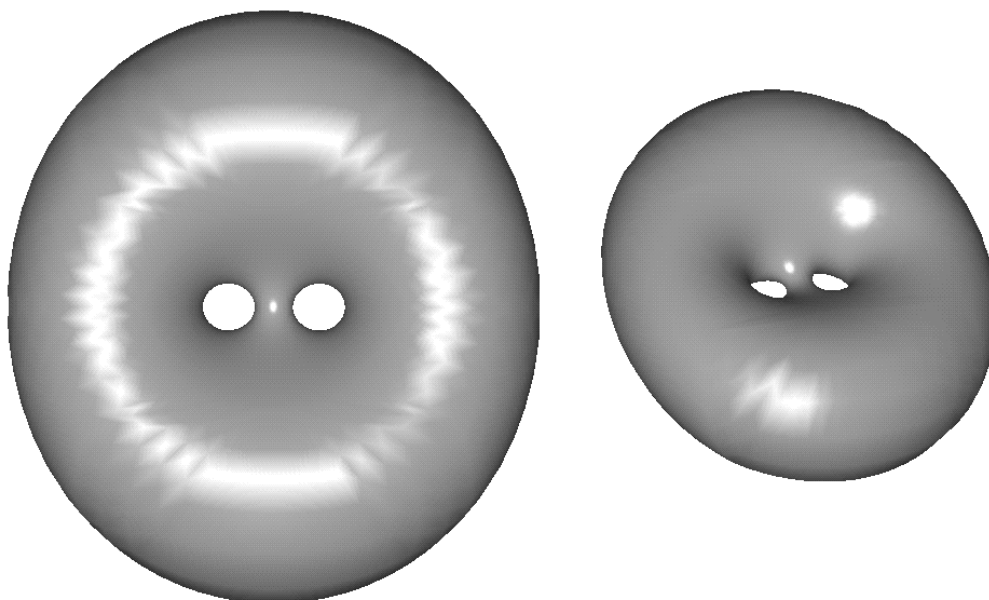


Abbildung 3.18: Zwei Ansichten der \mathcal{D}_{2h} -symmetrischen Knopf-Fläche B mit topologischem Genus $g = 2$ und $(v, m) \simeq (0.66, 1.084 \cdot 4\pi)$. Diese Fläche entsteht durch eine spezielle konforme Abbildung der Lawsonfläche L .

die Form der Lawsonfläche L . Punkten auf diesem Rand entsprechen singuläre Willmoreflächen S , die aus einer Kugel bestehen, an der ein infinitesimaler Henkel mit zwei Löchern angebracht ist. Die Abbildung $\mathcal{R}^3 \rightarrow \mathcal{W}$ besitzt die Symmetrieeigenschaften der Lawsonfläche. Die entsprechenden Symmetriefflächen bilden einen zweidimensionalen Unterraum von \mathcal{W}_2 , bestehend aus Willmoreflächen mit mindestens einer Symmetrieebene (\mathcal{C}_{1v} -Symmetrie). Die Schnittlinien der Symmetriefflächen bilden einen eindimensionalen Unterraum von \mathcal{W}_2 . Dieser besteht aus den oben klassifizierten Flächen mit mindestens zwei Symmetrieebenen (\mathcal{C}_{2v} bzw. \mathcal{C}_{3v} -Symmetrie). Willmoreflächen größter Symmetrie entsprechen diskreten Punkten, in denen sich mindestens drei Symmetriefflächen schneiden: Die \mathcal{D}_{2h} -symmetrische Knopf-Fläche B als Schnittpunkt von drei, die \mathcal{D}_{3h} -symmetrische Lawsonfläche L als Schnittpunkt von vier sich schneidenden Symmetriefflächen.

Diese Überlegungen gelten auch für Lawsonflächen höherer Topologie. Lawsonflächen des topologischen Genus g besitzen neben einer Inversionsymmetriekugel auch \mathcal{D}_{gh} -Symmetrie, das heißt neben der X - Y -Symmetrieebene eine $(g+1)$ -

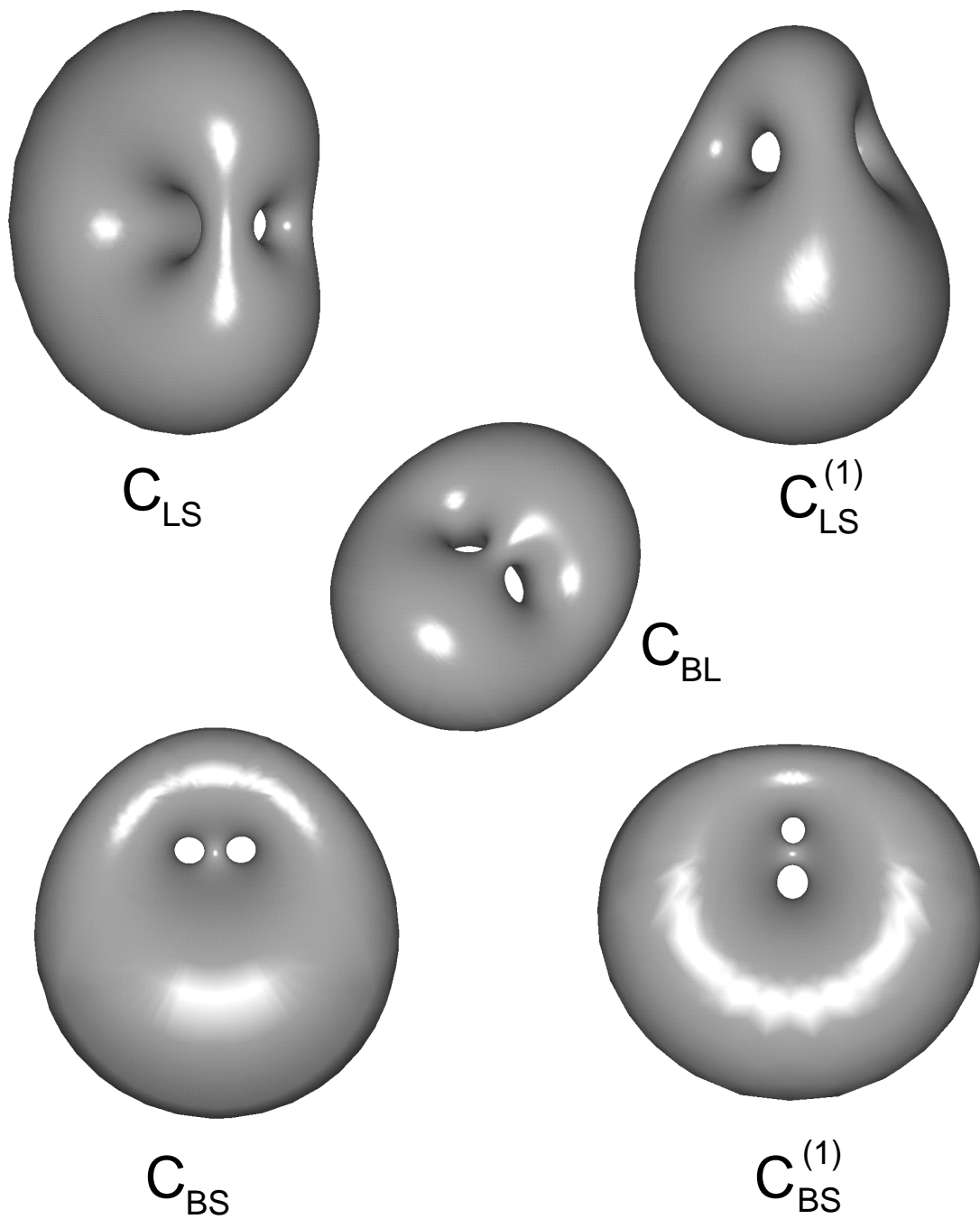


Abbildung 3.19: Fünf Familien von Willmoreflächen mit C_{2v} bzw. C_{3v} -Symmetrie und topologischem Genus $g = 2$. Alle dargestellten Flächen entstehen durch spezielle konforme Abbildungen aus der Lawsonfläche L .

zählige Symmetrieachse und $g + 1$ Spiegelebenen, die diese Achse enthalten. Alle Symmetrieargumente lassen sich unmittelbar verallgemeinern. Zu beachten ist, daß diese Überlegungen auf Kusners Vermutung basieren und deren Richtigkeit voraussetzen.

3.3.3 Konforme Entartung und konforme Diffusion

In diesem Abschnitt wird am Beispiel des BC-Modells die Rolle der Willmoreflächen für die Physik von Genus-2 Vesikeln diskutiert. Vesikelformen im BC-Modell sind Minima von G für festes reduziertes Volumen v und feste totale mittlere Krümmung m . Alle Formen des Raumes \mathcal{W}_2 treten, da sie absolute Minima von G sind, im Phasendiagramm für Genus-2 Vesikel auf. Jeder Willmorefläche entspricht in diesem Phasendiagramm der Punkt (v, m) , der durch die Werte von v und m der Fläche festgelegt ist. Dies entspricht einer Projektion von \mathcal{W}_2 auf ein Gebiet W in der (v, m) -Ebene, in dem Willmoreflächen stationäre Formen sind. Aus diesen Überlegungen folgt unmittelbar, daß der Grundzustand innerhalb des Gebietes W einfach entartet ist: Bei der Projektion des dreidimensionalen Raumes \mathcal{W}_2 in die (v, m) -Ebene wird eine einparametrische Untermenge von \mathcal{W}_2 auf einen Punkt (v, m) abgebildet. In diesem Punkt existiert daher eine einparametrische Schar entarteter Grundzustände, die alle durch konforme Abbildungen auseinander hervorgehen: Der Grundzustand ist *konform entartet*. Diese Entartung entspricht einer *konformen Mode*, die das reduzierte Volumen v , die reduzierte totale mittlere Krümmung m und die Biegeenergie G konstant hält. Eine derartige konforme Mode existiert in jedem Punkt (m, v) innerhalb des Gebiets W . Konforme Moden sind „weiche“ Moden, die mit keiner Energieänderung verbunden sind. Die Fluktuationen der Form, die diesen Moden entsprechen, werden von keiner rückführenden Kraft unterdrückt. Vesikel im Gebiet W des Phasendiagramms sollten daher ungewöhnliche thermische Formfluktuationen zeigen. Diese Fluktuationen, die wir *konforme Diffusion* genannt haben [39], entsprechen einem Zufallspfad im Raum der Formen entlang der konformen Mode.

Das Gebiet konformer Entartung in der (v, m) -Ebene

Eine durch den Vektor \mathbf{a} der speziellen konformen Abbildungen (3.22) parametrisierte Willmorefläche besitzt das reduzierte Volumen $v(\mathbf{a})$ und die totale mittlere Krümmung $m(\mathbf{a})$. Ein quantitativer Zusammenhang zwischen der Projektion einer Willmorefläche in die (v, m) -Ebene und den Symmetrieeigenschaften dieser Fläche kann durch die Betrachtung infinitesimaler spezieller konformer Abbildungen hergeleitet werden.

Eine infinitesimale spezielle konforme Abbildung mit $|\mathbf{a}| \ll 1$, die auf eine Form mit den Anfangswerten $v = v_1$ und $m = m_1$ angewandt wird, erzeugt eine

neue Form mit $v = v_1(\mathbf{a})$ und $m = m_1(\mathbf{a})$. Entwickelt man diese Funktionen in \mathbf{a} , so ergibt sich [73]

$$\begin{aligned} v_1(\mathbf{a}) &= v_1(1 + \mathbf{A}^{(v)} \cdot \mathbf{a} + O(\mathbf{a}^2)) \\ m_1(\mathbf{a}) &= m_1(1 + \mathbf{A}^{(m)} \cdot \mathbf{a} + O(\mathbf{a}^2)) \quad . \end{aligned} \quad (3.34)$$

Die Vektorkoeffizienten $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ können als

$$\begin{aligned} \mathbf{A}^{(v)} &\equiv 6(\mathbf{R}^A - \mathbf{R}^V) \\ \mathbf{A}^{(m)} &\equiv 2(\mathbf{R}^A - \mathbf{R}^M) \end{aligned} \quad (3.35)$$

dargestellt werden, wobei

$$\begin{aligned} \mathbf{R}^A &\equiv \frac{1}{A} \oint dA \mathbf{R} \\ \mathbf{R}^V &\equiv \frac{1}{V} \int dV \mathbf{R} \\ \mathbf{R}^M &\equiv \frac{1}{M} \oint dA H \mathbf{R} \end{aligned} \quad (3.36)$$

der Flächenschwerpunkt, der Volumenschwerpunkt und der Schwerpunkt der mittleren Krümmung ist. Diese Schwerpunkte liegen in den Symmetrieebenen der betrachteten Fläche. Daher ist die Lage von \mathbf{R}^A , \mathbf{R}^V , \mathbf{R}^M und damit auch das Verhalten der Vektoren $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ eng mit den Symmetrieeigenschaften dieser Fläche verknüpft.

Für eine Fläche ohne Symmetrien liegen die Punkte \mathbf{R}^A , \mathbf{R}^V und \mathbf{R}^M in einer Ebene, die von den Vektoren $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ aufgespannt wird. Das gleiche gilt im Fall einer Fläche mit nur einer Spiegelebene, das heißt \mathcal{C}_{1v} -Symmetrie. Eine neue Situation entsteht für eine \mathcal{C}_{2v} -symmetrische Fläche: Jetzt liegen die Schwerpunkte \mathbf{R}^A , \mathbf{R}^V und \mathbf{R}^M auf der Schnittgeraden von zwei Symmetrieebenen. Die Vektoren $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ liegen ebenfalls auf dieser Geraden und sind linear abhängig. Besitzt die Fläche drei sich schneidende Symmetrieebenen, was für die Lawsonfläche L und für die Knopf-Fläche B gilt, so liegen alle Schwerpunkte im Symmetriezentrum, dem Schnittpunkt der Symmetrieebenen und die Vektoren $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ verschwinden.

In diesen drei Fällen unterscheidet sich die Wirkung infinitesimaler konformer Abbildungen auf die Form qualitativ. Formen ohne Symmetrieebene und \mathcal{C}_{1v} -symmetrische Formen repräsentieren den generischen Fall. Überstreicht \mathbf{a} in diesem Fall eine Kugel mit infinitesimalem Radius, so erreicht man nach Gleichung (3.34) eine Umgebung des Punktes (v_1, m_1) . Dies ändert sich, wenn \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie vorliegt: Jetzt wird die infinitesimale Kugel in ersten Ordnung in \mathbf{a} nur noch auf eine Linie in der (v, m) -Ebene abgebildet. Für die Lawsonfläche und die Knopf-Fläche haben infinitesimale konforme Abbildungen erst in zweiter oder höherer Ordnung in \mathbf{a} einen Effekt.

Hieraus folgt, daß eine Form mit geringerer als \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie immer in einem Punkt (v_1, m_1) im Inneren von W liegt, da durch konforme Abbildungen eine Umgebung von (v_1, m_1) erreicht wird. Der Rand von W wird deshalb von Formen gebildet, die mindestens \mathcal{C}_{2v} -symmetrisch sind, bzw. mindestens zwei Symmetrieebenen besitzen.

Die konforme Mode im Punkt (v, m) ist durch die konformen Abbildungen gegeben, die sowohl das reduzierte Volumen v , als auch die reduzierte totale mittlere Krümmung m nicht ändern. Für infinitesimale konforme Abbildungen ist dies der Fall, wenn $\mathbf{A}^{(v)} \cdot \mathbf{a} = 0$ und $\mathbf{A}^{(m)} \cdot \mathbf{a} = 0$ gilt. Daraus folgt die Differentialgleichung

$$\frac{d\mathbf{a}}{ds} = \frac{\mathbf{A}^{(v)} \times \mathbf{A}^{(m)}}{|\mathbf{A}^{(v)} \times \mathbf{A}^{(m)}|} \quad (3.37)$$

für die konformen Moden, deren Lösung eine Kurve $\mathbf{a}(s)$ ist, die durch die Bogenlänge s im \mathcal{R}^3 parametrisiert wird. Gleichung (3.37) wird für Formen mit mehr als einer Symmetrieebene singulär.

Diese Überlegungen führen auf folgendes Bild: Die Projektion der Willmoreflächen in die (v, m) -Ebene erzeugt ein Gebiet W im Phasendiagramm. An den Rändern von W liegen Formen mit mindestens zwei Symmetrieebenen. Im Innern von W ist der Grundzustand eindimensional entartet. Diese Entartung wird durch die Differentialgleichung (3.37) der konformen Moden beschrieben. Die entarteten Formen besitzen keine oder eine Symmetrieebene. Am Rand von W verschwindet die konforme Entartung gleichzeitig mit dem Entstehen höherer Symmetrie.

Für die Bestimmung der Lage und Form des Gebiets W im Phasendiagramm des BC-Modells genügt es daher, alle Familien von Formen mit mehr als einer Spiegelebene in die (v, m) -Ebene zu projizieren. Die auf diese Weise erzeugten Linien zeigt Abbildung 3.20. Der Rand von W wird von den Projektionen der Familien C_{BL} , C_{LS} und C_{BS} gebildet. Die drei Eckpunkte von W sind die Lawsonfläche L mit $(v, m) \simeq (0.67, 1.037 \cdot 4\pi)$, die Knopf-Fläche B mit $(0.66, 1.084 \cdot 4\pi)$ und die Grenzformen S mit $(v, m) = (1, 4\pi)$. Die Formen $C_{LS}^{(1)}$ und $C_{BS}^{(1)}$ liegen innerhalb von W .

Vier Linien enden in Grenzformen S mit unterschiedlichen infinitesimalen Henkeln. Diese Formen besitzen alle das reduzierte Volumen $v = 1$ und die totale mittlere Krümmung $m = 4\pi$ der Kugel, was eine Folge der Stetigkeit und Additivität der fundamentalen Integralmaße V , A und M ist (siehe auch Anhang A.5). Im Fall des reduzierten Volumens ist dies leicht zu verstehen, da ein infinitesimaler Henkel keinen Volumen- und Flächenbeitrag liefert. Die Tatsache, daß ein kleiner Henkel keinen Beitrag zu m liefert, kann auch durch Dimensionsüberlegungen begründet werden: Die mittlere Krümmung H_h auf einem infinitesimalen Henkel h der Größe ϵ divergiert wie $H_h \sim 1/\epsilon$. Die Oberfläche A_h verschwindet wie $A_h \sim \epsilon^2$. Damit verschwindet auch der Beitrag $m_h \sim \epsilon$ der reduzierten mittleren Krümmung.

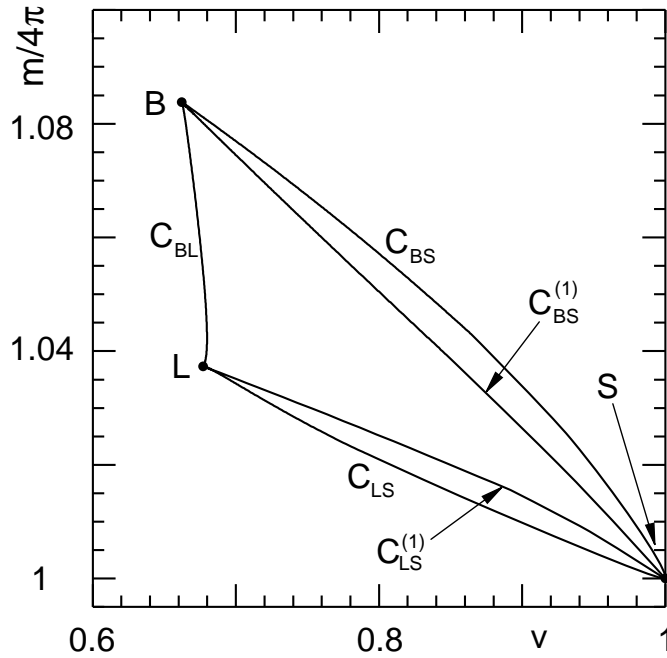


Abbildung 3.20: Projektion der Familien C_{BL} , C_{LS} , $C_{LS}^{(1)}$, C_{BS} und $C_{BS}^{(1)}$ der C_{2v} - und C_{3v} -symmetrischen Formen in die (v, m) -Ebene des BC-Modells. Die Linien C_{BL} , C_{LS} und C_{BS} bilden den Rand des Gebietes W . Als Eckpunkte treten die Lawsonfläche L , die Knopf-Fläche B und die Grenzformen S auf. Entlang der Linien $C_{LS}^{(1)}$ und $C_{BS}^{(1)}$ existieren Formen mit C_{2v} - und C_{3v} -Symmetrie innerhalb von W .

Konforme Moden

Der Raum \mathcal{W}_2 besitzt, wie in Kapitel 3.3.2 beschrieben wurde, eine nichttriviale Topologie. Die durch die Projektion von \mathcal{W}_2 in die (v, m) -Ebene erzeugten konformen Moden sind Kurven in diesem Raum. Im folgenden werden die durch Gleichung (3.37) beschriebenen konformen Moden an einigen Beispielen diskutiert. Dabei wird die Komplexität des energetisch entarteten Grundzustandes deutlich, die eine unmittelbare Folge der nichttrivialen Topologie des Vesikels ist.

Betrachtet man diejenigen Willmoreflächen $\mathcal{W}_2(v) \in \mathcal{W}_2$ mit festem reduziertem Volumen v , so entspricht diesen Formen eine Fläche S_v in \mathcal{R}^3 . Entsprechend läßt sich die Menge $\mathcal{W}_2(m)$ aller Formen mit festem m definieren, die durch die Fläche S_m repräsentiert werden. Der Schnitt $S_v \cap S_m$ dieser Flächen ist die konforme Mode $\mathbf{a}(s)$, die durch Gleichung (3.37) beschrieben wird. Die Abbildungen 3.21 (a) und (b) zeigen die Fläche S_v für $v = 0.7$. Sie besitzt alle Symmetrien der Lawsonfläche und besteht aus drei zylinderförmigen Teilen, die durch die „Löcher“ von L geführt sind und sich im Inneren treffen.

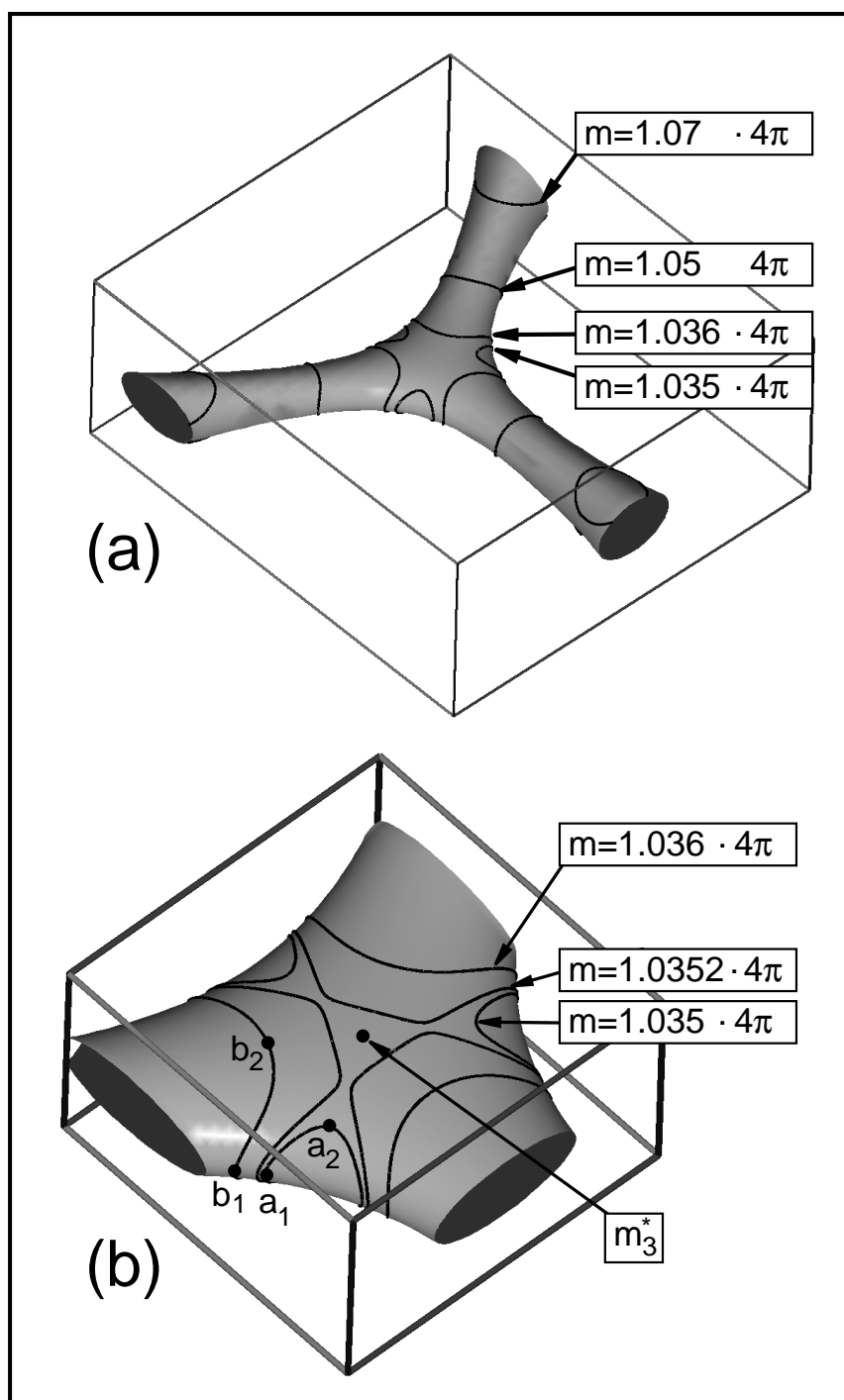


Abbildung 3.21: (a) Fläche S_v der Willmoreflächen mit reduziertem Volumen $v = 0.7$. Die Linien auf S_v sind konforme Moden für verschiedene Werte der totalen mittleren Krümmung m . (b) Vergrößerter Ausschnitt der in (a) dargestellten Fläche. Ausgehend von $m = 1.036 \cdot 4\pi$ zerfällt die konforme Mode für abnehmendes m bei $m = m_2^* \simeq 1.0352 \cdot 4\pi$ in zwei Kurven. Eine dieser Kurven ist für $m = 1.035 \cdot 4\pi$ dargestellt, die zweite verschwindet bei $m = m_3^* \simeq 1.0351 \cdot 4\pi$ in einem Punkt auf S_v . Die Punkte a_1 , a_2 , b_1 und b_2 entsprechen den in Abbildung 3.22 dargestellten Formen.

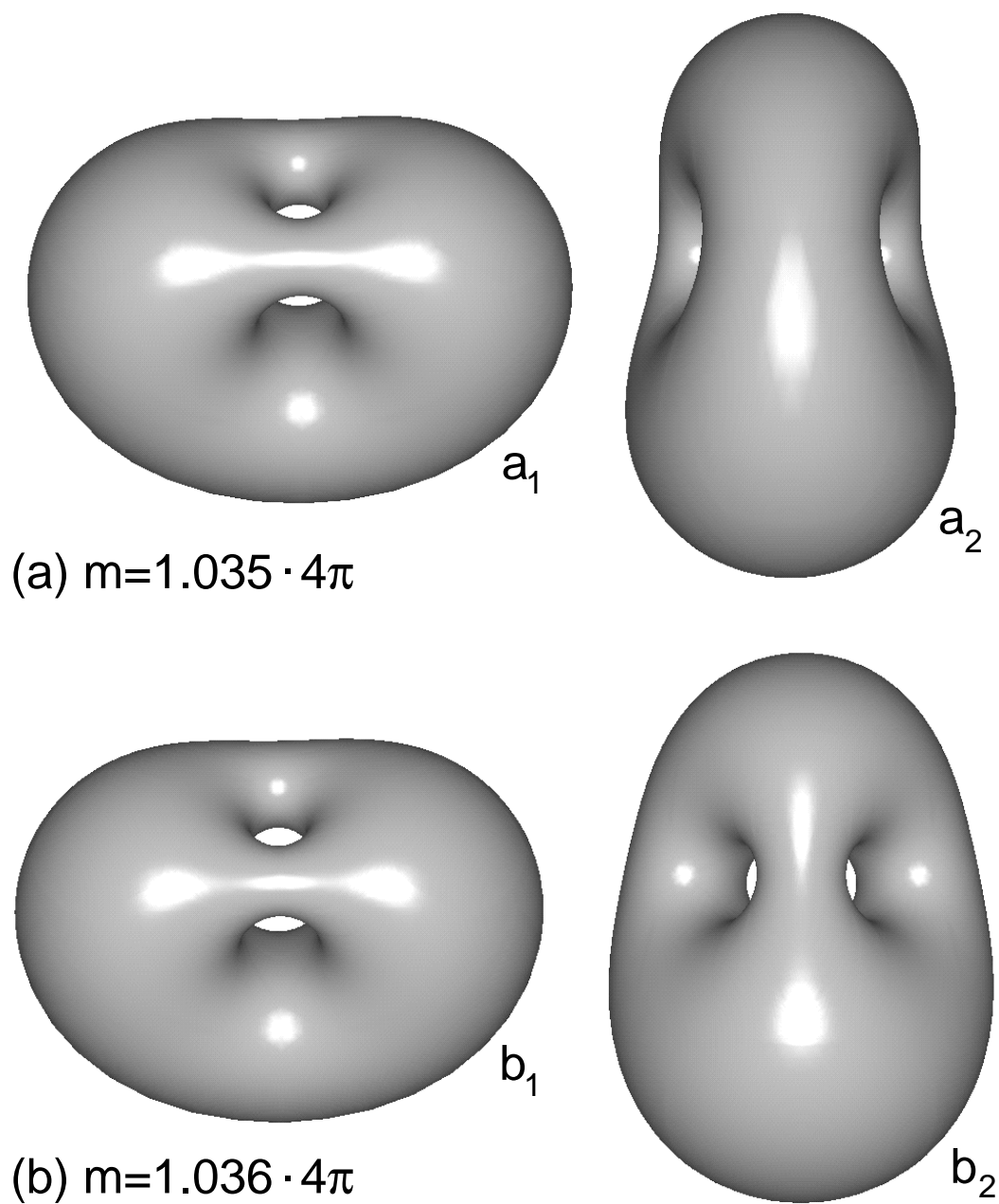


Abbildung 3.22: (a) Zwei Formen mit $(v, m) = (0.7, 1.035 \cdot 4\pi)$, die zu einer konformen Mode gehören. Beide Formen besitzen genau eine Symmetrieebene. (b) Die entsprechenden Formen mit $(v, m) = (0.7, 1.036 \cdot 4\pi)$. Die Lage dieser Formen auf der Fläche S_v ist in Abbildung 3.21 gekennzeichnet.

Konforme Moden sind geschlossene Kurven, da sie weder enden, noch ins unendliche verschwinden können⁸. Sie existieren in dem von den Linien C_{BL} , C_{LS} und C_{BS} begrenzten Gebiet. Wird das reduzierte Volumen v mit $v \gtrsim 0.68$ festgelegt, so findet man konforme Moden in einem Intervall der totalen mittleren Krümmung $m_1(v) < m < m_2(v)$. Dabei sind $m_1(v)$ und $m_2(v)$ die Parameterdarstellungen der Linien C_{LS} und C_{BS} . Einige Beispiele von konformen Moden mit $v = 0.7$ werden nun diskutiert. In diesem Fall ist $m_1 \simeq 1.077 \cdot 4\pi$ und $m_2 \simeq 1.034 \cdot 4\pi$. Abbildung 3.21 zeigt konforme Moden als Kurven auf der Fläche S_v . Diese Kurven wurden durch numerische Integration der Differentialgleichung (3.37) bestimmt.

Wie die Abbildung zeigt, lassen sich zwei Typen konformer Moden unterscheiden: (i) Konforme Moden auf S_v , die stetig auf einen Punkt zusammengezogen werden können, und die damit einfach zusammenhängenden Kurven entsprechen; und (ii) konforme Moden, die die Fläche S_v umschließen und nicht einfach zusammenhängend sind. Beispiele für den Fall (i) sind $(v, m) = (0.7, 1.035 \cdot 4\pi)$ und $(v, m) = (0.7, 1.07 \cdot 4\pi)$. Diese konformen Moden liegen in der Nähe des Randes von W in der (v, m) -Ebene. Für $m \rightarrow m_1$ bzw. $m \rightarrow m_2$ verschwinden diese Moden durch stetiges Zusammenziehen auf einen Punkt auf S_v , der einer Form C_{LS} bzw. C_{BS} entspricht. Ein Beispiel für Fall (ii) ist der Punkt $(v, m) = (0.7, 1.05 \cdot 4\pi)$. Bewegt man sich ausgehend von diesem Punkt auf einen der beiden Randpunkte mit $m = m_1$ oder $m = m_2$ zu, so ändert sich die Topologie der konformen Mode auf der Fläche S_v entlang dieses Weges. Diese Topologieänderungen erfolgen entlang zweier Linien $m = m_1^*(v)$ und $m = m_2^*(v)$ in der (v, m) -Ebene, wobei für $v = 0.7$ $m_1^* \simeq 1.0745 \cdot 4\pi$ und $m_2^* \simeq 1.0352 \cdot 4\pi$ ist. Die Linie $(v, m_1^*(v))$ ist genau die Parameterdarstellung der Linie $C_{BS}^{(1)}$. Die Situation bei $m = m_2^*$ ist komplizierter. Die konformen Moden in der Nähe dieses Punktes sind in Abbildung 3.21 (b) gezeigt. Für $m = m_2^*$ zerfällt die konforme Mode bei abnehmendem m in zwei getrennte Kurven. Eine dieser Kurven umschließt die dreizählige Achse und zieht sich für $m = m_3^*$ auf die Schnittpunkte dieser Achse mit S_v zusammen. Die Linie $m = m_3^*(v)$ ist die Parameterdarstellung der Linie $C_{LS}^{(1)}$. Dabei gilt $m_2^* > m_3^*$. Beide Linien sind eng benachbart. Für $v = 0.7$ ist $m_2^* - m_3^* \simeq 10^{-4}$.

Der Topologiewechsel der Moden bei $m = m_2^*$ führt zu einer Diskontinuität der symmetrischen Formen entlang der konformen Moden. Dies wird in Abbildung 3.22 verdeutlicht. Dargestellt sind in (a) zwei \mathcal{C}_{1v} -symmetrische Formen mit $(v, m) = (0.7, 1.035 \cdot 4\pi)$ und in (b) zwei \mathcal{C}_{1v} -symmetrische Formen mit $(v, m) = (0.7, 1.036 \cdot 4\pi)$. Diese Formen besitzen genau eine Spiegelebene⁹, die

⁸Im Limes $\mathbf{a} \rightarrow \infty$ erhält man immer die Lawsonfläche, die keiner konformen Mode angehört, da sie auf dem Rand von W liegt.

⁹Formen mit einer Spiegelebene erhält man im Schnittpunkt der konformen Mode $\mathbf{a}(s)$ mit einer der Symmetriefflächen der Lawsonfläche. Entlang der gewählten konformen Moden besitzen genau die in Abbildung 3.22 dargestellten Formen diese Eigenschaft.

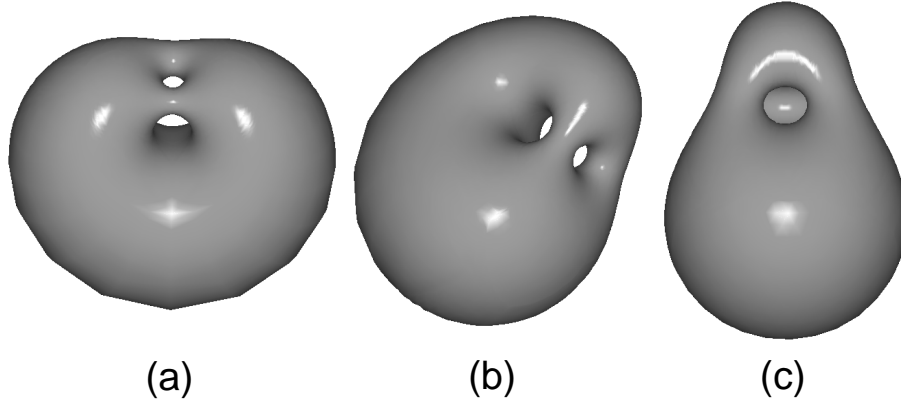


Abbildung 3.23: Drei unterschiedliche Formen, die alle die Biegeenergie G für festes reduziertes Volumen $v = 0.78$ und totale mittlere Krümmung $m = 1.027 \cdot 4\pi$ minimieren. Sie sind ein Beispiel für Formen einer konformen Mode. Die Formen (a) und (c) besitzen \mathcal{C}_{1v} -Symmetrie, wogegen die Form (b) unsymmetrisch ist.

der vertikalen Symmetrieachse der dargestellten Formen entspricht. Während die links gezeigten Formen sich nur geringfügig voneinander unterscheiden, tritt bei den rechts dargestellten Formen mit \mathcal{C}_{1v} -Symmetrie eine Diskontinuität auf. Diese Diskontinuität zeigt die sprunghafte Strukturänderung der konformen Mode beim Topologiewechsel. Diese Diskontinuität entspricht jedoch *keiner* diskontinuierlichen Formumwandlung. Alle Formen der konformen Mode erfahren eine stetige Änderung beim Durchgang durch den Topologiewechsel bei m_2^* .

Konforme Diffusion

In den vorangegangenen Abschnitten wurde gezeigt, daß der Grundzustand eines Genus-2 Vesikels innerhalb des Gebiets W entartet ist. Dort existiert eine einparametrische Schar von Formen, die alle geometrischen Nebenbedingungen erfüllen und absolute Minima der Biegeenergie sind. Abbildung 3.23 zeigt als Beispiel einer konformen Mode drei unterschiedliche Formen mit $v = 0.78$ und $m = 1.027 \cdot 4\pi$ die durch konforme Abbildungen auseinander hervorgehen. Interessant sind vor allem die thermischen Formfluktuationen eines solchen Vesikels. Sie unterscheiden sich von den Biegemoden eines „gewöhnlichen“ Vesikels.

Unter einer Biegemode versteht man eine die Form ändernde Anregung, deren Energie im wesentlichen durch die Biegesteifigkeit bestimmt wird [32, 33, 66, 70]. Wenn der Grundzustand nicht entartet ist, können Biegemoden folgendermaßen beschrieben werden: Die Form minimaler Energie G für gegebene Werte von v und m sei durch eine Parametrisierung $\mathbf{R}_0(s^1, s^2)$ gegeben. Kleine Deformationen der Form werden entwickelt als

$$\mathbf{R}(s^1, s^2) = \mathbf{R}_0(s^1, s^2) + \mathbf{n}(s^1, s^2) \sum_{i=0}^{\infty} a_i f_i(s^1, s^2) \quad , \quad (3.38)$$

wobei \mathbf{n} den Normalenvektor bezeichnet. Die Funktionen $f_i(s_1, s_2)$ sind die normierten Eigenfunktionen der zweiten Variation $\delta^2 G|_{(v,m)}$ der Biegeenergie nach der Form unter Berücksichtigung der Nebenbedingungen an v und m . Die Eigenwerte von $\delta^2 G|_{(v,m)}$ werden mit g_i bezeichnet. Damit gilt für die Energie einer kleinen Deformation (3.38)

$$G = G_0 + \frac{1}{2} \sum_{i=0}^{\infty} g_i a_i^2 + O(a_i^3) \quad , \quad (3.39)$$

wobei G_0 die Energie der Form \mathbf{R}_0 bezeichnet. Da diese Form stationär ist, d.h. $\delta G|_{(v,m)} = 0$ gilt, verschwinden alle linearen Terme in den a_i . Für kleine Deformationen oder niedrige Temperaturen können die Terme höherer Ordnung in (3.39) vernachlässigt werden. In diesem Fall sind die Moden entkoppelt und für jede Biegemode gilt

$$\langle a_i^2 \rangle = T/g_i \quad . \quad (3.40)$$

Hier bezeichnet T die in Energieeinheiten gemessene Temperatur, und die spitzen Klammern den thermischen Erwartungswert. Eine charakteristische Zeitskala dieser Fluktuationen erhält man, wenn eine gedämpfte Dynamik

$$\dot{a}_i = -\Gamma_i g_i a_i \quad (3.41)$$

der Moden mit Dämpfungsparameter Γ_i betrachtet wird¹⁰ [10]. Dabei bezeichnet der Punkt eine Zeitableitung. Dies führt auf ein exponentielles Abklingen der Mode in der Zeit $t_b^{(i)} = 1/(\Gamma_i g_i)$. Die Dämpfung der Biegemode eines Vesikels der Größe R_0 erfolgt durch Energiedissipation im Lösungsmittel mit Viskosität η . Da R_0 die einzige zu Verfügung stehende Länge ist, folgt aus Dimensionsgründen $\Gamma_0 \sim 1/(\eta R_0^3)$. Die Größenordnung der Biegeenergie der Biegemoden ist durch die Biegesteifigkeit der Membran gegeben, d.h. $g_0 \approx \kappa$. Diese Skalenargumente führen auf die charakteristische Zeitskala

$$t_b \sim \eta R_0^3 / \kappa \quad (3.42)$$

der langsamen Biegemoden.

Eine andere Situation tritt auf, wenn eine konforme Mode $\mathbf{a}(s)$ existiert und der Grundzustand entartet ist. Ausgehend von einer Form $\mathbf{R}_0(s^1, s^2)$ mit $\mathbf{a} = \mathbf{a}(0)$ wird die konforme Mode durch die Bogenlänge s im Raum der Vektoren \mathbf{a} parametrisiert. Diese Mode ist Eigenmode $f_0(s^1, s^2)$ mit $g_0 = 0$ ¹¹. Zusätzlich verschwinden alle Variationen der Energie $G(s)$ entlang dieser Mode. Die deformierte Form erfährt somit keine durch die Biegeenergie aufgebrachte rückstellende Kraft, sondern führt eine Diffusionsbewegung im Formraum durch. Verwendet

¹⁰Die Kopplung der Membran an die Hydrodynamik der wässrigen Lösung führt auf einen von der Mode abhängigen Dämpfungsparameter.

¹¹Da $g_i \geq 0$ gilt, ist $g_0 = 0$ kleinster Eigenwert.

man in einfachster Näherung das Längenelement ds als Maß im Formraum, dann gilt

$$\langle s^2 \rangle \approx D_{cf} t \quad , \quad (3.43)$$

wobei $D_{cf} \approx T/(\eta R_0)$ eine Diffusionskonstante ist. Die Zeitskala dieser *konformen Fluktuationen* kann als die Zeit t_{cf} , in der die Deformation s auf die Größe R_0 des Vesikels anwächst, definiert werden. Dies ergibt

$$t_{cf} \sim \eta R_0^3 / T \quad . \quad (3.44)$$

Da für Phospholipidmembranen $\kappa/T \simeq 25$ gilt [18, 19, 20, 62, 95], ist die typische Zeitskala t_{cf} der konformen Fluktuationen deutlich größer als die charakteristische Zeit t_b der Biegemoden.

Konforme Fluktuationen sind eng verwandt mit der Translations- und Rotationsdiffusion eines Vesikels. Rotationen und Translationen sind ebenfalls weiche Moden, die allerdings die Form nicht verändern. Sie führen zu einer Diffusionsbewegung des Drehwinkels bzw. des Schwerpunkts der Form, deren Zeitskala ebenfalls von der Größenordnung t_{cf} ist. Da experimentell meist nur zweidimensionale Schnitte des Vesikels beobachtet werden können, ist die Unterscheidung konformer Moden von Rotationsmoden nicht einfach. Ein zweidimensionaler Schnitt eines Objektes höherer Topologie verändert sich in komplizierter Weise, wenn das Objekt rotiert. Daher ist besondere Sorgfalt bei der Auswertung der im Lichtmikroskop beobachteten Schnitte nötig.

3.3.4 Phasendiagramme für Vesikel mit $g = 2$

Die gewonnenen Informationen über Willmoreflächen ermöglichen die Herleitung der Topologie des Phasendiagramms für Genus-2 Vesikel. Zunächst werden Symmetrieargumente verwendet, um zu zeigen, daß stationäre Formen außerhalb von W bezüglich ihrer Symmetrie klassifiziert werden können. Diese Argumente legen die Topologie des Phasendiagramms des BC-Modells. Es zeigt sich, daß konforme Entartung keine Besonderheit des BC-Modells ist, sondern in gleicher Form im ADE-Modell für jeden Wert von α auftritt.

Symmetrieeigenschaften stationärer Formen

Die entarteten Formen minimaler Energie im Gebiet W sind im allgemeinen unsymmetrisch, da konforme Abbildungen alle Spiegelsymmetrien brechen. Nähert man sich innerhalb von W einer der drei Randkurven C_{BL} , C_{LS} oder C_{BS} , dann verschwindet die Entartung des Grundzustands, und die Formen werden \mathcal{C}_{2v} -symmetrisch.

Über stationäre Formen außerhalb von W ist zunächst nichts bekannt. Die entsprechenden Formen minimaler Energie sind keine Willmoreflächen mit konstanter Energie $G = G_2$ sondern Formen mit größerer Energie $G = G(v, m)$. Die

Symmetrieeigenschaften dieser Formen unterliegen starken Einschränkungen, deren Ursache die konforme Invarianz der Biegeenergie ist. Um dies zu zeigen, wird eine infinitesimale spezielle konforme Abbildung (3.22), die durch den Vektor \mathbf{a} parametrisiert wird, auf eine Form \mathcal{S}_1 im Punkt (v_1, m_1) auf einem Blatt stationärer Formen minimaler Energie $G(v, m)$ angewandt. Diese Abbildung erzeugt eine Form \mathcal{S}_1'' im Nachbarnpunkt $(v(\mathbf{a}), m(\mathbf{a}))$, der durch Gleichung (3.34) gegeben ist. Wegen der konformen Invarianz der Biegeenergie bleibt G bei dieser Abbildung unverändert. Im gleichen Punkt $(v(\mathbf{a}), m(\mathbf{a}))$ existiert eine Form \mathcal{S}_2 mit der Energie

$$G(v(\mathbf{a}), m(\mathbf{a})) = G(v_1, m_1) + \left(\frac{\partial G}{\partial v} \Big|_{(v_1, m_1)} v_1 \mathbf{A}^{(v)} + \frac{\partial G}{\partial m} \Big|_{(v_1, m_1)} m_1 \mathbf{A}^{(m)} \right) \mathbf{a} + O(\mathbf{a}^2) \quad (3.45)$$

auf dem betrachteten Blatt, wobei die Vektoren $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ durch Gleichung (3.35) definiert sind. Nur wenn der in \mathbf{a} lineare Term in (3.45) verschwindet, können durch infinitesimale konforme Abbildungen keine Formen erzeugt werden, deren Energie G kleiner ist als $G(v, m)$. Diese Bedingung führt auf die Hebelregel¹² [73]

$$\frac{\partial G}{\partial v} v \mathbf{A}^{(v)} + \frac{\partial G}{\partial m} m \mathbf{A}^{(m)} = 0 \quad . \quad (3.46)$$

Da die Vektoren $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ nach Gleichung (3.35) durch die Schwerpunkte des Volumen \mathbf{R}^V , der Fläche \mathbf{R}^A und der totalen mittleren Krümmung \mathbf{R}^M ausgedrückt werden können, sind sie eng mit den Symmetrieeigenschaften der Fläche verknüpft.

Jede stationäre Form erfüllt die Hebelregel (3.46). Innerhalb des konform entarteten Gebiets W ist Gleichung (3.46) trivial, da dort $\partial G/\partial v = 0$ und $\partial G/\partial m = 0$ ist. Für stationäre Formen außerhalb von W gilt im allgemeinen $\partial G/\partial v \neq 0$ und $\partial G/\partial m \neq 0$. Daher folgt aus der Hebelregel, daß $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ linear abhängig sind, d.h.

$$\mathbf{A}^{(v)} = \lambda \mathbf{A}^{(m)} \quad , \quad (3.47)$$

wobei λ eine reelle Zahl ist. Die Bedingung linearer Abhängigkeit von $\mathbf{A}^{(v)}$ und $\mathbf{A}^{(m)}$ ist aus Symmetriegründen erfüllt, wenn die betrachteten Formen mindestens zwei sich schneidende Symmetrieebenen und damit \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie besitzen¹³

¹²Die Herleitung der Hebelregel (3.46) steht in enger Beziehung zu der in Anhang B beschriebenen Stabilitätsanalyse stationärer Formen bezüglich konformer Abbildungen. Die Hebelregel ist eine geometrische Bedingung, die aus der Stationarität der Form und daher aus dem Verschwinden des linearen Terms in \mathbf{a} folgt. Demgegenüber erhält man die Stabilitätseigenschaft aus dem Vorzeichen des quadratischen Terms in \mathbf{a} .

¹³Alle bekannten stationären Lösungen der Krümmungsmodelle mit Ausnahme des konform entarteten Gebiets W besitzen mindestens zwei Symmetrieebenen und somit \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie [54, 29, 30, 40, 71, 76]. Sie erfüllen Gleichung (3.47) allein durch ihre Symmetrieeigenschaften. Die geringste Symmetrie, die genügt um Gleichung (3.47) zu erfüllen ist \mathcal{C}_{2h} -Symmetrie, bei der eine zweizählige Achse und zusätzlich eine Spiegelebene senkrecht zu dieser Achse existiert.

(Eine ähnliche Argumentation wird auch in Kapitel 3.3.3 benutzt). Die Hebelregel (3.46) legt zusätzlich noch den Wert von λ fest. Schneiden sich drei oder sogar vier Symmetrieebenen in einem Punkt, was für die Knopf-Fläche B bzw. die Lawsonfläche L gilt, so ist $\mathbf{A}^{(v)} = \mathbf{0}$ und $\mathbf{A}^{(m)} = \mathbf{0}$, und die Hebelregel (3.46) ist durch die Symmetrieeigenschaften der Fläche allein erfüllt.

Während im konform entarteten Gebiet W alle Symmetrien durch konforme Abbildungen gebrochen werden, legt die Hebelregel ein Mindestmaß an Symmetrien für alle Bereiche des Phasendiagramms fest, in denen der Grundzustand eindeutig ist. Dies führt auf ein konsistentes Bild von Symmetrien und Symmetriebrechungen: Die \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie der Formen C_{BL} , C_{LS} und C_{BS} entlang der Randlinien von W legen die Symmetrieeigenschaften der Formen jenseits dieser Randlinien fest. Diese \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie wird entlang der Linien C_{BL} , C_{LS} und C_{BS} durch kontinuierliche Formumwandlungen gebrochen. Die symmetriebrechende Mode dieser Formumwandlung ist genau durch konforme Abbildungen gegeben¹⁴. Die gleichen Argumente gelten auch für die Randpunkte L und B , die der Lawsonfläche sowie der Knopf-Fläche entsprechen. Diese Flächen besitzen eine \mathcal{D}_{3h} bzw. eine \mathcal{D}_{2h} -Symmetrie und zeigen die Existenz von zwei Gebieten außerhalb von W mit \mathcal{D}_{3h} bzw. \mathcal{D}_{2h} -Symmetrie. Beide Symmetrien werden in den Punkten L bzw. B gebrochen. Damit ist die Topologie des Phasendiagramms in der Umgebung von W festgelegt.

Phasendiagramm des BC-Modells

Abbildung 3.24 zeigt das Phasendiagramm für Genus-2 Vesikel im BC-Modell. Das Gebiet W konformer Entartung ist dunkel hervorgehoben. Formen in diesem Gebiet besitzen keine Symmetrieebenen. Die Lawsonfläche L , die Knopf-Fläche B sowie die Kugel S mit infinitesimalen Henkeln sind ausgezeichnete Punkte auf dem Rand von W . Entlang der Linien C_{BS} , C_{BL} und C_{LS} treten Formumwandlungen auf, bei denen die \mathcal{C}_{2v} -Symmetrie der benachbarten Gebiete kontinuierlich gebrochen wird. Fünf Gebiete liegen benachbart zu W : (i) Ein Gebiet \mathcal{D}_{2h} -symmetrischer Genus-2 Diskozyten; (ii) ein Gebiet \mathcal{D}_{3h} -symmetrischer Genus-2 Vesikel; (iii) ein Gebiet \mathcal{C}_{2v} -symmetrischer Genus-2 Stomatozyten; sowie (iv) und (v) \mathcal{C}_{2v} -symmetrische Gebiete. Diese Gebiete sind durch Phasengrenzen voneinander getrennt. Die genaue Lage dieser Phasengrenzen, die in Abbildung 3.24 gestrichelt dargestellt sind, ist nicht bekannt. Ihre Existenz als Verlängerung der Linien C_{BS} , C_{BL} und C_{LS} ist aber notwendig.

Dieses Phasendiagramm kann mit dem in Kapitel 3.2.3 beschriebenen Phasendiagramm toroidaler Topologie verglichen werden. Abbildung 3.25 zeigt einen Ausschnitt des in Abbildung 3.13 dargestellten Phasendiagramms für Genus-1 Vesikel. Beide Phasendiagramme besitzen eine ähnliche Struktur. Im Fall des

¹⁴Diese Symmetriebrechung ist sehr ähnlich der Axialsymmetriebrechung des Cliffordtorus durch konforme Abbildungen, die in Kapitel 3.2.2 beschrieben wurde.

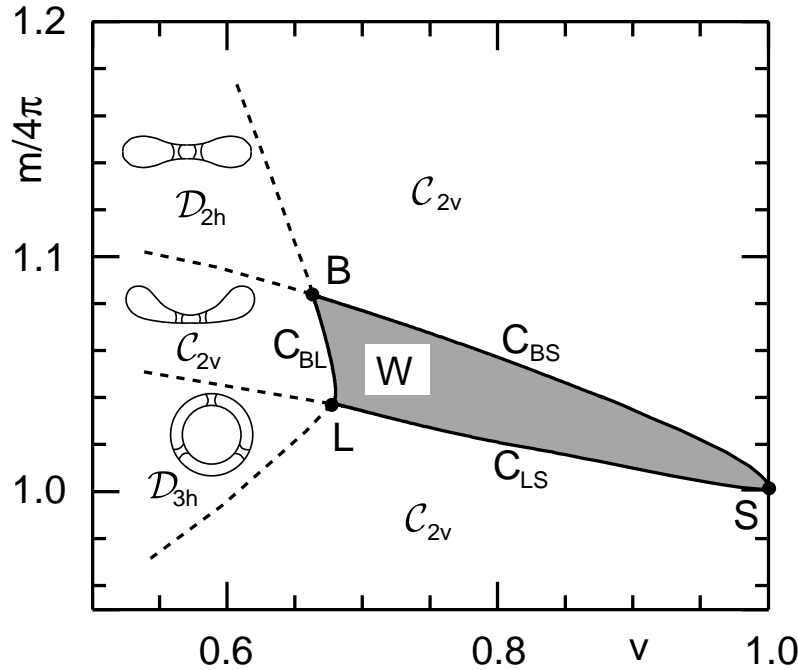


Abbildung 3.24: Phasendiagramm für Genus-2 Vesikel im BC-Modell. Innerhalb des Gebietes W ist der Grundzustand konform entartet und die entsprechenden Formen besitzen keine Symmetrieebenen. Dieses Gebiet ist durch die Linien C_{BS} , C_{BL} und C_{LS} begrenzt. Die Lawsonfläche L , die Knopf-Fläche B und die Kugel S mit infinitesimalen Henkeln sind Eckpunkte von W . Zusätzlich zu W existieren fünf Gebiete im Phasendiagramm. Die Symmetrien der Formen in diesen Gebieten sind angegeben. Für drei Formtypen, die den axialsymmetrischen Formtypen toroidaler Topologie entsprechen, sind die entsprechenden Formen schematisch dargestellt.

topologischen Genus $g = 1$ liegen die Willmoreflächen auf einer Linie W die den Cliffordtorus CL und die Kugel mit infinitesimalen Henkeln S verbindet. Diese Linie entspricht keiner Phasengrenze, da sowohl die Genus-1 Willmoreflächen als auch die Gebiete auf beiden Seiten von W C_{2v} -Symmetrie besitzen. Der Grundzustand für Genus-1 Vesikel entlang der Linie W ist eindeutig. Wechselt man von $g = 1$ zu $g = 2$, was einem zusätzlichen Loch in dem Vesikel entspricht, so existieren keine axialsymmetrischen Formen mehr. Dabei werden aus $\mathcal{D}_{\infty h}$ -symmetrischen diskoiden Tori \mathcal{D}_{2h} -symmetrische Genus-2 Diskozyten, aus $\mathcal{D}_{\infty h}$ -symmetrischen sichelförmigen Tori \mathcal{D}_{3h} -symmetrische Genus-2 Vesikel und aus $\mathcal{C}_{\infty v}$ -symmetrischen toroidalen Stomatozyten C_{2v} -symmetrische Genus-2 Stomatozyten.

Beim Übergang von $g = 1$ zu $g = 2$ wird die Linie W , auf die Fläche W im Genus-2 Phasendiagramm auseinandergezogen. Die Lawsonfläche L und die Knopf-Fläche B übernehmen dann beide die Rolle des Cliffordtorus. Die Topologie der Phasendiagramme für $g = 1$ und $g = 2$ unterscheidet sich nur in

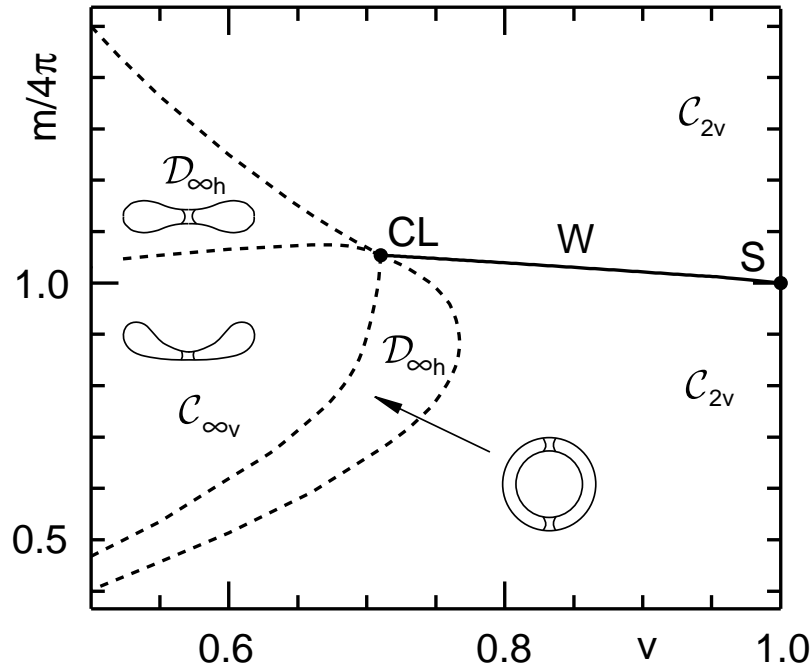


Abbildung 3.25: Phasendiagramm für Genus-1 Vesikel im BC-Modell. Das schon in Kapitel 3.2.3 eingeführte Phasendiagramm ist hier zum direkten Vergleich mit dem in Abbildung 3.24 dargestellten Phasendiagramm für Genus-2 Vesikel gezeigt. Genus-1 Willmoreflächen existieren entlang der Linie W , die den Cliffordtorus CL mit der Kugel S verbindet. Die drei axialsymmetrischen Formtypen sind durch schematische Schnitte charakterisiert.

der Dimension von W . Dabei ist anzumerken, daß die gesamte Topologie des Genus-2 Phasendiagramms vollständig durch die geometrischen Eigenschaften der Lawsonfläche festgelegt ist.

Konforme Diffusion im ADE-Modell

Konforme Entartung tritt bei Formen mit topologischem Genus $g \geq 2$ im BC-Modell auf. Das in Kapitel 2.3 eingeführte allgemeinere ADE-Modell sollte eine realistischere Beschreibung der Physik von Lipidvesikeln liefern. Für die Vorhersage konformer Diffusion bei realen Vesikeln ist daher die Existenz dieses Phänomens im ADE-Modell von großer Bedeutung. Daß das Auftreten konformer Entartung keine besondere Eigenschaft des BC-Modells ist, sondern tatsächlich für jeden Wert von α im ADE-Modell existiert, kann wie folgt gezeigt werden.

Die Energie W einer Form im ADE-Modell ist durch Gleichung (2.14) gegeben. Die relevanten Parameter des Phasendiagramms sind das reduzierte Volu-

men v und die reduzierte optimale Flächendifferenz m_0 . Die Energie $W(v, m_0)$ stationärer Formen im ADE-Modell erhält man aus der Energie $G(v, m)$ des BC-Modells durch die verallgemeinerte Legendretransformation (2.15) und (2.16). Für Willmoreflächen wird diese Transformation sehr einfach. Innerhalb von W ist $\partial G/\partial m = 0$. Daher wird ein Punkt (v, m) im Gebiet W auf den Punkt $(v, m_0 = m)$ in der (v, m_0) -Ebene abgebildet. Das gesamte Gebiet W wird durch diese Transformation daher auf ein Gebiet W' genau gleicher Form in der (v, m_0) -Ebene des ADE-Modells abgebildet. Die Lage der Phasengrenzen außerhalb von W' hängt von α ab. Außerdem treten im ADE-Modell für kleine Werte von α zusätzlich diskontinuierliche Phasengrenzen auf. Diese diskontinuierlichen Phasengrenzen entstehen, wenn die verallgemeinerte Legendretransformation (2.15) und (2.16) von der Energie $G(v, m)$ zu $W(v, m_0)$ eine Gibbsschleife erzeugt. Ausgehend vom BC-Modell mit $\alpha = \infty$ geschieht dies bei abnehmendem α , sobald Punkte auftreten, in denen die Bedingung $\partial^2 G/\partial m^2 = -\kappa\alpha$ erfüllt ist [55].

Alle Aussagen, die in den vorangegangenen Abschnitten über die konforme Entartung und die Struktur konformer Moden gemacht wurden, gelten daher auch für das ADE-Modell unabhängig von dem Parameter α . Die Existenz konformer Entartung ist keine Besonderheit des BC-Modells, sondern folgt aus der Beschreibung von Vesikeln durch Krümmungsmodelle. Dabei wird angenommen, daß Krümmungsterme höherer Ordnung, die die konforme Invarianz brechen würden, im ungünstigsten Fall von der Größenordnung $\kappa d/R_0$ sind¹⁵. Sie können daher für große Vesikel mit $d/R_0 \simeq 10^{-3}$ vernachlässigt werden [53]. Dabei bezeichnet d die Membrandicke und R_0 die Vesikelgröße.

Wenn konforme Diffusion in Zukunft bei Vesikeln höherer Topologie nicht beobachtet werden wird, so bedeutet dies, daß die mathematische Modellierung von Membranen durch die Krümmungsmodelle, die hier betrachtet wurden, in einem wesentlichen Punkt unvollständig ist. Andererseits würde die Beobachtung konformer Diffusion die Idee der Biegeenergie eindrucksvoll bestätigen.

Experimentelle Beobachtung von Vesikeln höherer Topologie

Die ersten Genus-2 Vesikel wurden von Fourcade, Mutz und Bensimon beobachtet [25]. Ein Beispiel ist das in Abbildung 1.8 gezeigte \mathcal{D}_{2h} -symmetrische Genus-2 Vesikel. Später wurden von Michalet und Bensimon die in Abbildung 1.9 gezeigten Genus-2 Formen gefunden [59]. Diese Vesikel bestehen aus einem äußeren und einem inneren sphärischen Teil, die durch drei Hälse verbunden sind. Die Lage dieser Hälse ist starken thermischen Fluktuationen unterworfen, so daß die dargestellten Momentaufnahmen der Form unsymmetrisch sind.

Die Beobachtung dieser Fluktuationen unter dem Mikroskop legt nahe, daß es

¹⁵Wenn die Symmetrie der Membran bezüglich der beiden Monoschichten gefordert wird, verschwinden Terme dritter Ordnung. In diesem Fall sind Korrekturterme zur Biegeenergie nur noch von der Größenordnung $\kappa(d/R_0)^2$.

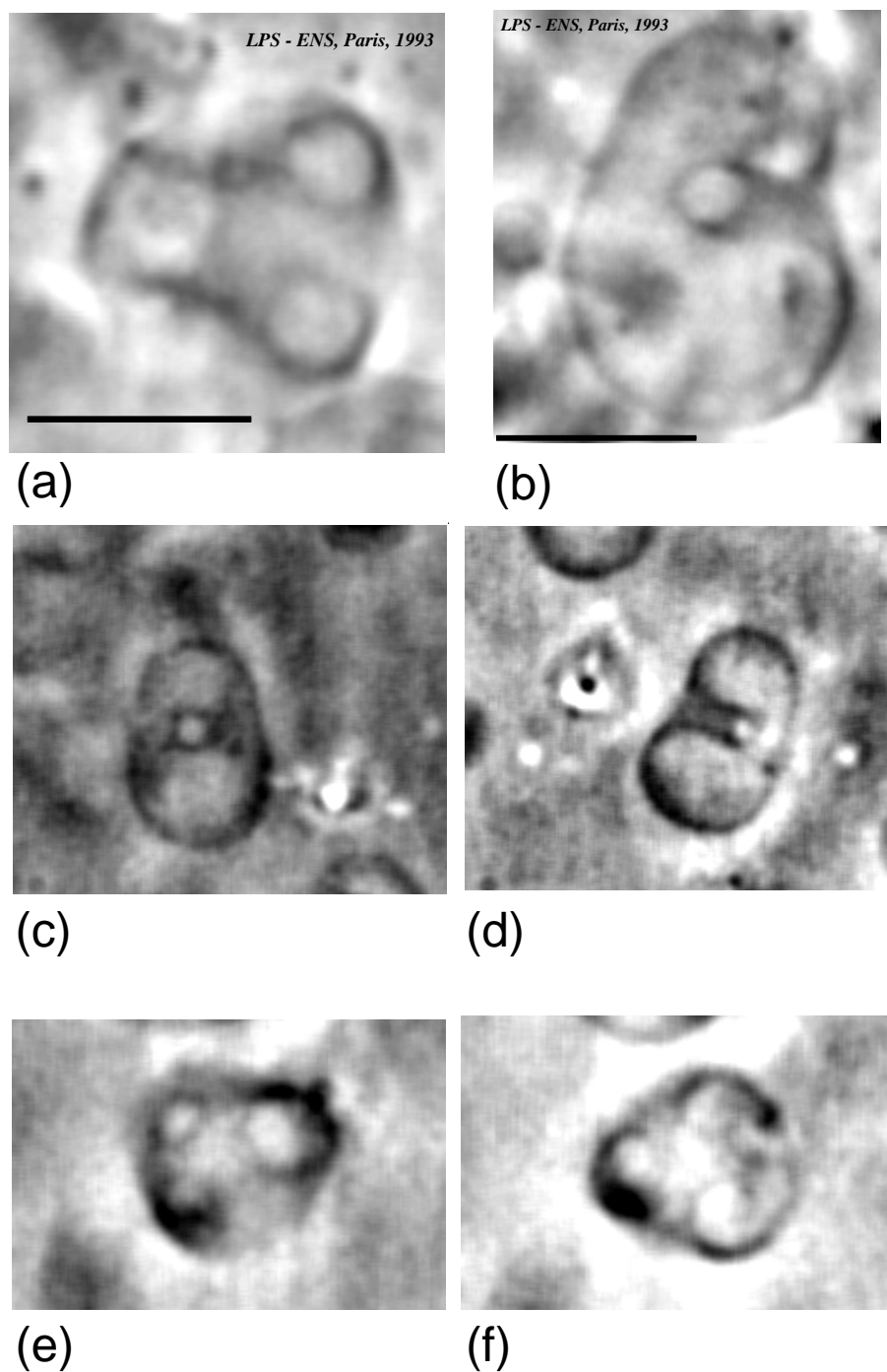


Abbildung 3.26: Beispiele für Lawsonartige Genus-2 Vesikel, aufgenommen von X. Michalet [58]: (a) und (b) zeigen zwei verschiedene Ansichten eines C_{2v} -symmetrischen Vesikels. Vier Ansichten eines zweiten Vesikels, das deutlich fluktuiert und keine eindeutige Symmetrie besitzt, sind in (c)–(f) dargestellt.

sich um Formen im \mathcal{D}_{3h} -symmetrischen Gebiet des in Abbildung 3.24 gezeigten Phasendiagramms handelt, deren Symmetrie durch relativ weiche Biegemoden gebrochen wird. Formen dieses Typs wurden auch mit höherem topologischen Genus $g > 2$ beobachtet [59]. In diesem Fall verbinden $(g + 1)$ Hälse zwei sphärische Teilformen. Die Bestimmung der Gesamtzahl vorhandener Hälse ist für $g \gtrsim 3$ schwierig, da nicht alle Hälse gleichzeitig in der fokussierten Beobachtungsebene unter dem Mikroskop sichtbar sind.

Nachdem die Eigenschaften und die Struktur der Genus-2 Willmoreflächen bekannt war, wurde von Michalet und Bensimon mit großer Sorgfalt nach Vesikeln gesucht, die der Lawsonfläche L ähneln. Derartige Vesikel wurden tatsächlich gefunden, ein Beispiel ist das in Abbildung 3.26 (a) und (b) gezeigte Genus-2 Vesikel [58]. Die dargestellte Form unterscheidet sich nur geringfügig von der Lawsonfläche L . Da dieses Vesikel keine auffälligen Fluktuationen zeigt, liegt es im Phasendiagramm wahrscheinlich im \mathcal{C}_{2v} -symmetrischen Gebiet unterhalb von W .

Ein weiteres Beispiel ist das in Abbildung 3.26 (c)–(f) dargestellte Genus-2 Vesikel, das sich ebenfalls nur wenig von L unterscheidet [58]. Dieses Vesikel zeigte im Experiment deutliche Formfluktuationen, bei denen es sich um konforme Diffusion handeln könnte [56]. Die Frage, ob diese Form im Gebiet W konformer Fluktuationen liegt, kann jedoch nicht eindeutig beantwortet werden. Da im Phasenkontrastmikroskop nur zweidimensionale Schnitte der Form dargestellt werden, ist die Information über die tatsächliche Formänderung unvollständig. Für eine Bestätigung der Existenz konformer Fluktuationen von Vesikeln höherer Topologie sind daher weitere Experimente und Analysen nötig.

Wie in Kapitel 3.2.4 für den toroidalen Fall ausgeführt wurde, sind für einen Test der theoretischen Vorhersagen Experimente nötig, bei denen ein Parameter systematisch verändert wird. Eine Temperaturänderung entspricht im Phasendiagramm einer Trajektorie, die durch Gleichung (3.23) beschrieben wird [6, 76]. Ausgehend von einem Genus-2 Diskozyten, dessen Grundzustand nicht entartet ist, führt diese Trajektorie bei einer Temperatursenkung in den meisten Fällen durch das Gebiet W . Die bei Überschreiten des Randes von W einsetzenden konformen Fluktuationen sollten klar beobachtbar sein. Derartige Experimente wären von großem Wert für ein besseres Verständnis von Vesikelformen höherer Topologie, da sie nicht nur die Vorhersage der Existenz konformer Fluktuationen, sondern auch die von der hier beschriebenen Theorie vorhergesagten Formumwandlungen und Symmetriebrechungen experimentellen Tests unterziehen würden.

Kapitel 4

Phasentrennung und Knospenbildung

Im vorangegangenen Kapitel wurde die Morphologie homogener Vesikel betrachtet. Am Beispiel nichtsphärischer Vesikel wurde untersucht, wie physikalische Eigenschaften der Membran zusammen mit geometrischen und topologischen Zwangsbedingungen die Gestalt eines Vesikels bestimmen. Dabei zeigt sich, daß morphologische Umwandlungen eines Vesikels durch Änderung geeigneter Kontrollparameter induziert werden können. Ein Beispiel für einen derartigen Kontrollparameter ist die Temperatur, deren Änderung zu Formumwandlungen homogener Vesikel führt.

In diesem Kapitel werden Formänderungen von Vesikeln behandelt, die durch Strukturänderungen in der Membran induziert werden. Dies wird am Beispiel zweikomponentiger Membranen, in denen Phasentrennung in zwei fluide Domänen stattfindet, untersucht.

Im allgemeinen wird eine Domäne, die in der Membranmatrix liegt, von einer Phasengrenze mit endlicher Linienspannung σ begrenzt. Die Randenergie der Domäne wächst linear mit der Randlänge, die für eine flache Domäne proportional zur Domänengröße ist. Die Biegeenergie der Domäne ist dagegen unabhängig von der Domänengröße. Krümmt sich die Domäne, so reduziert sich die Länge ihres Randes, was zur Senkung der Randenergie führt. Wenn die Domäne eine Kugel bildet, verschwindet ihre Randenergie ganz. Dies zeigt, daß die Domäne, sobald sie eine bestimmte Größe erreicht hat, ihre Energie senken kann, indem sie eine Knospe bildet [37, 49, 50]. Diese kritische Größe ist dann erreicht, wenn die Biegeenergie der Knospe, die durch die Biegesteifigkeit κ bestimmt wird, durch die Randenergie aufgebracht werden kann. Die Längenskala, auf der beide Energien von der gleichen Größenordnung sind, ist die Knospungslänge [49, 50]

$$\xi = \kappa/\sigma \quad . \quad (4.1)$$

Mit den typischen Werten $\kappa \simeq 10^{-19}$ J und $\sigma \simeq 10^{-18}$ J μm^{-1} erhält man

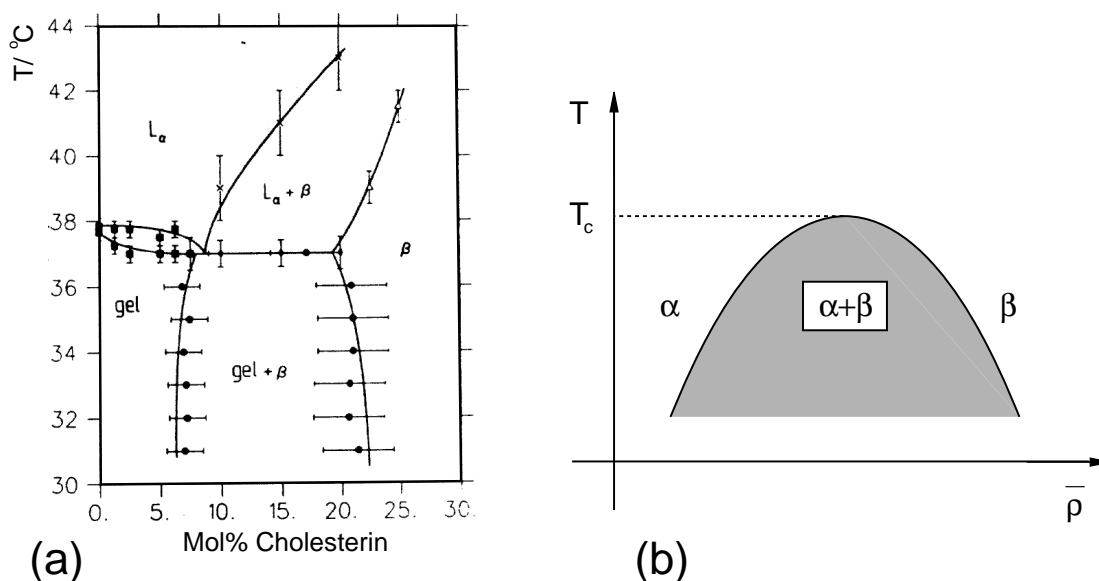


Abbildung 4.1: (a) Experimentell bestimmtes Phasendiagramm einer Phospholipid-Cholesterin Mischung als Funktion der Cholesterinkonzentration und der Temperatur (aus [87]). Es zeigt die Koexistenz von zwei Fluiden Phasen L_α und β . (b) Schematisches Phasendiagramm einer binären Mischung als Funktion der mittleren Dichte der Teilchenzahldifferenz $\bar{\rho}$ und der Temperatur T . Das Koexistenzgebiet der Phasen α und β ist dunkel hervorgehoben.

$\xi \simeq 100 \text{ nm}$ [50].

Domäneninduzierte Knospenbildung wird in den folgenden Abschnitten auf der Grundlage der in Kapitel 2 eingeführten Krümmungsmodelle systematisch untersucht. Dieses Phänomen muß von zwei anderen Effekten in mehrkomponentigen Membranen, die kürzlich vorgeschlagen worden sind, klar unterschieden werden: Die Phasenseparation in der Membran kann zu einer periodischen Modulation der Zusammensetzung der Membran, das heißt, zu Streifenphasen führen [3]. Eine weiterer Effekt ist das Auslösen von Phasentrennung durch die Formänderung einer homogenen Membran [75]. Diese beiden Effekte werden hier nicht betrachtet.

4.1 Formen zweikomponentiger Vesikel

4.1.1 Domänenbildung in Lipidmischungen

Ein zweikomponentiges Vesikel besteht aus einer Mischung von zwei Molekülsorten, die in wässriger Lösung eine Membran bilden. Dabei sind im folgenden Mischungen von Interesse, bei denen eine Phasentrennung in zwei fluide

Phasen auftritt. Eine derartige Phasentrennung ist in Lipidmischungen beobachtet worden [51, 93]. Ein weiteres wichtiges System sind Phospholipid–Cholesterin Mischungen, für die kürzlich eine Phasentrennung in zwei fluide Phasen nachgewiesen wurde [2, 7, 68, 87]. Dieses System spielt außerdem eine besondere Rolle in biologischen Membranen [94], da Phospholipide und Cholesterin Hauptbestandteile der Doppelschichten vieler Zellen sind [7]. Die Phasenseparation einer Phospholipid–Cholesterin Mischung und die hierdurch induzierte Gestaltänderung der Membran ist daher auch für biologische Systeme von Bedeutung [9, 27].

In Abbildung 4.1 (a) ist das Phasendiagramm einer Phospholipid–Cholesterin Mischung als Funktion der Temperatur und der Zusammensetzung dargestellt [87]. Es zeigt die Existenz einer cholesterinarmen fluiden Phase L_α bei geringen Cholesterinkonzentrationen, sowie einer cholesterinreichen fluiden Phase β bei großen Cholesterinkonzentrationen. Dazwischen liegt ein Gebiet, in dem das System in zwei koexistierende fluide Phasen zerfällt. Die Zusammensetzung dieser koexistierenden Phasen ist durch die Cholesterinkonzentrationen am Rand der Einphasengebiete gegeben. Werden Vesikel im Einphasengebiet in der Nähe der Zweiphasenkoexistenz präpariert, so kann durch eine Temperaturänderung Phasentrennung auf dem Vesikel induziert werden. Dabei entstehen Domänen der beiden koexistierenden Phasen, die im folgenden mit α und β bezeichnet werden.

In einer Lipiddoppelschicht kann in jeder einzelnen Monoschicht Phasenseparation stattfinden [26]. Das im folgenden eingeführte Modell zweikomponentiger Membranen beschreibt zwei vereinfachte Situationen, in denen das System durch einen einzigen Ordnungsparameter beschrieben werden kann: (i) Die Phasenseparation findet nur in einer Monoschicht statt; und (ii) Die Kopplung zwischen den Domänen in den beiden Monoschichten ist so stark, daß die Domänen gleichzeitig und an gleichen Orten in beiden Monoschichten entstehen.

Dieses Zweikomponentensystem wird durch ein Landau–Ginzburg Energiefunktional für das Ordnungsparameterfeld $\rho = \rho_A - \rho_B$ beschrieben. Dabei bezeichnen ρ_A und ρ_B die Flächendichten der Molekülsorten A und B auf der Membran. Die Entwicklung dieser Energie in dem Feld ρ lautet für ein in den \mathcal{R}^3 eingebettetes zweidimensionales System [43, 46, 47]

$$F_m \equiv \int dA \left[\frac{b}{2} g^{ij} \partial_i \rho \partial_j \rho + f(\rho) \right] \quad , \quad (4.2)$$

wobei der einfachste Fall eines symmetrischen Potentials

$$f(\rho) \equiv \frac{1}{2} f_2 \rho^2 + \frac{1}{4!} f_4 \rho^4 \quad (4.3)$$

betrachtet wird. Dabei ist $f_2 = a(T - T_c)$ proportional zur Differenz der Temperatur T von der kritischen Temperatur T_c , und a , b sowie f_4 sind positive Konstanten. Die Definitionen des Flächenelements dA und des metrischen Tensors g_{ij} sind in Anhang A.1 gegeben. Zur vereinfachten Beschreibung wird angenommen,

daß die Gesamtfläche A der Membran bei festen Teilchenzahlen N_A und N_B der Molekülsorten A und B konstant ist.

In Mittlerer-Feld-Näherung wird die Mischung durch das Ordnungsparameterprofil ρ beschrieben, welches das Funktional F_m unter der Nebenbedingung gegebener mittlerer Dichte der Teilchenzahldifferenz

$$\bar{\rho} \equiv \frac{N_A - N_B}{A} = \frac{1}{A} \int dA \rho \quad (4.4)$$

minimiert. Das Phasendiagramm dieses Modells für eine ebene Membran ist in Abbildung 4.1 (b) schematisch dargestellt.

Inhomogenitäten des Ordnungsparameterprofils treten auf Längenskalen der Korrelationslänge $\zeta_b \sim (b/a)^{1/2}$ auf. Abseits des kritischen Punktes liegt diese Länge im Bereich weniger nm. Sie ist damit klein gegenüber der linearen Ausdehnung der Membran von ca. 1 – 10 μm . Daher wird die Korrelationslänge im folgenden vernachlässigt, d.h. es wird $\zeta_b \simeq 0$ gesetzt.

Für Temperaturen $T < T_c$ unterhalb des kritischen Punktes existieren zwei Minima der Funktion $f(\rho)$ bei $\rho_1 = -(6f_2/f_4)^{1/2}$ und $\rho_2 = (6f_2/f_4)^{1/2}$. Das System zerfällt im thermodynamischen Limes für $\rho_1 < \bar{\rho} < \rho_2$ in zwei Domänen α und β . Innerhalb dieser Domänen ist $\rho = \rho^{(\alpha)} = \rho_1$, bzw. $\rho = \rho^{(\beta)} = \rho_2$. Diese Bereiche sind durch eine Phasengrenzlinie getrennt.

Die freie Energie der Mischung im Zweiphasengebiet lautet

$$F_m = f(\rho^{(\alpha)})A^{(\alpha)} + f(\rho^{(\beta)})A^{(\beta)} + F_l^{(\alpha,\beta)} \quad , \quad (4.5)$$

wobei die Flächen $A^{(\alpha)}$ und $A^{(\beta)}$ der Domänen eindeutig bestimmt sind, da die Gesamtfläche der Membran

$$A = A^{(\alpha)} + A^{(\beta)} \quad (4.6)$$

und die mittlere Dichtedifferenz

$$\bar{\rho} = \frac{1}{A}(\rho^{(\alpha)}A^{(\alpha)} + \rho^{(\beta)}A^{(\beta)}) \quad (4.7)$$

wegen der vorgegebenen Teilchenzahlen konstant sind.

Die Inhomogenität des Ordnungsparameterprofils in der Nähe der Phasengrenze führt zu einem Beitrag $F_l^{(\alpha,\beta)}$ der Grenzlinie zur freien Energie. Dieser Beitrag skaliert mit der linearen Ausdehnung $L_{||}$ des Systems parallel zur Grenzlinie. Im thermodynamischen Limes wird die Linienspannung definiert durch

$$\sigma \equiv \lim_{L_{||} \rightarrow \infty} F_l^{(\alpha,\beta)} / L_{||} \quad . \quad (4.8)$$

Damit lautet der Energiebeitrag niedrigster Ordnung einer Grenzlinie auf einer gekrümmten Fläche¹

$$F_l^{(\alpha,\beta)} = \int_{\partial\alpha} dl \sigma \quad . \quad (4.9)$$

¹In höherer Ordnung können Terme auftreten, die von den lokalen Krümmungen der Fläche am Ort der Grenzlinie abhängen

Hier bezeichnet dl das Längenelement der Grenzlinie $\partial\alpha$ auf der Membran.

4.1.2 Gesamtenergie zweikomponentiger Vesikel

Die Beschreibung von Phasentrennung auf einer Membran ist analog zur Behandlung von Phasentrennung in dreidimensionalen Mischungen von Flüssigkeiten. Allerdings werden im Fall einer Membran zusätzlich zu Änderungen des Ordnungsparameterprofils ρ Formänderungen der Fläche zugelassen. Dies entspricht der Einführung eines zweiten Feldes, dem Ortsvektor $\mathbf{R}(s^1, s^2)$ der von der Membran definierten Fläche im Raum. Das Energiefunktional des Feldes \mathbf{R} ist die Biegeenergie der Membran.

Damit können theoretische Vorhersagen für das Verhalten zweikomponentiger Vesikel durch Minimieren der Gesamtenergie

$$F \equiv F_b + F_m \quad (4.10)$$

unter der Nebenbedingung konstanter Gesamtfläche A und konstanter mittlerer Dichte $\bar{\rho}$ abgeleitet werden. Dabei ist F_m die durch Gleichung (4.5) gegebene freie Energie der Mischung und F_b ist die Biegeenergie der Membran.

Wie bei der Modellierung der Phasentrennung wird auch für die Biegeenergie eine vereinfachte Beschreibung ohne Berücksichtigung der Kopplung der Doppelschichten verwendet. Dies entspricht der Annahme kurzer Flip-Flop Zeiten der Moleküle zwischen den beiden Monoschichten. Für Phospholipid-Cholesterin-Membranen sind Flip-Flop-Zeiten der Cholesterinmoleküle von ca. 1 Minute gemessen worden [94], so daß diese Annahme im Fall von Cholesterin realistisch ist. Die Biegeenergie wird daher im SC-Modell formuliert und lautet für ein System aus zwei Domänen²

$$F_b \equiv \frac{\kappa^{(\alpha)}}{2} \int_{\alpha} dA (2H - C_0^{(\alpha)})^2 + \frac{\kappa^{(\beta)}}{2} \int_{\beta} dA (2H - C_0^{(\beta)})^2 \quad . \quad (4.11)$$

Aufgrund der Homogenität der Domänen ist die Biegesteifigkeit κ und die spontane Krümmung C_0 innerhalb der jeweiligen Domänen konstant. Diese Parameter unterscheiden sich jedoch im allgemeinen für die beiden Domänen α und β . Die Kopplung zwischen der Dichte ρ und der Form \mathbf{R} entsteht durch die Randenergie $F_l^{(\alpha,\beta)}$. Diese Kopplung ist auf den Term $\sim g^{ij} \partial_i \rho \partial_j \rho$ in Gleichung (4.2) zurückzuführen, der Inhomogenitäten des Ordnungsparameters an die Metrik der zugrundeliegenden Fläche koppelt.

Zur weiteren Vereinfachung des Problems wird angenommen, daß für beide Domänen $|f_2| \rho^2 A \gg \kappa$ gilt, wobei f_2 in Gleichung (4.3) definiert wurde. In diesem Grenzfall beeinflussen Formänderungen nicht die Thermodynamik der

²Hier wurde der Beitrag der Gaußschen Krümmung zunächst weggelassen. In Kapitel 4.3 wird der Einfluß dieses Terms auf die Form diskutiert.

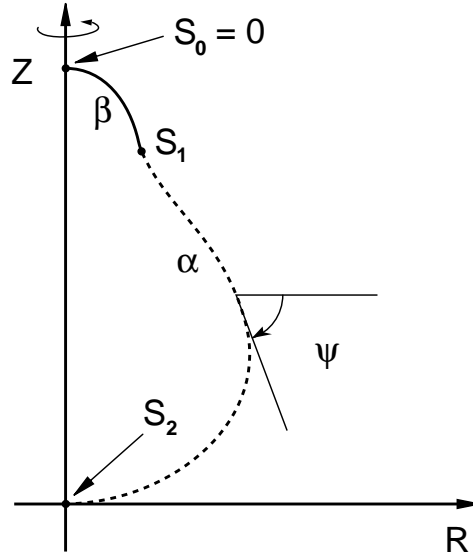


Abbildung 4.2: Parametrisierung der Kontur eines Vesikels mit zwei Domänen α und β durch die Funktionen $R(S)$, $Z(S)$ und $\psi(S)$ der Konturlänge S . Die Domänengrenze entspricht einem Punkt auf der Kontur bei $S = S_1$.

homogenen Phasen. Das bedeutet, daß die Flächen $A^{(\alpha)}$ und $A^{(\beta)}$, sowie die Ordnungsparameter $\rho^{(\alpha)}$ und $\rho^{(\beta)}$ der Domänen unter Formänderungen konstant sind. Damit können die Flächendichten der freien Energie $f(\rho^{(\alpha)})$ und $f(\rho^{(\beta)})$ in F_m durch Lagrangemultiplikatoren $\Sigma^{(\alpha)}$ und $\Sigma^{(\beta)}$ zur Berücksichtigung der Nebenbedingungen an die Flächen $A^{(\alpha)}$ und $A^{(\beta)}$ ersetzt werden. Das Vesikel wird dann durch Minima des Funktionals

$$\begin{aligned} \hat{F} \equiv & \frac{\kappa^{(\alpha)}}{2} \int_{\alpha} dA (2H - C_0^{(\alpha)})^2 + \frac{\kappa^{(\beta)}}{2} \int_{\beta} dA (2H - C_0^{(\beta)})^2 + \int_{\partial\alpha} dl \sigma \\ & + \Sigma^{(\alpha)} A^{(\alpha)} + \Sigma^{(\beta)} A^{(\beta)} + PV \end{aligned} \quad (4.12)$$

beschrieben, wobei P entweder ein Lagrangemultiplikator zur Berücksichtigung der Nebenbedingung an das eingeschlossene Volumen V oder die Druckdifferenz zwischen Vesikelinnerem und dem Außenraum ist.

4.1.3 Formgleichungen und Anschlußbedingungen

Axialsymmetrische Formen minimaler Gesamtenergie F für feste Domänengrößen $A^{(\alpha)}$ und $A^{(\beta)}$ lassen sich durch Lösungen von Formgleichungen bestimmen. Abbildung 4.2 zeigt die Parametrisierung eines axialsymmetrischen Vesikels mit zwei Domänen durch die in Kapitel 3.2 eingeführten Funktionen $R(S)$, $Z(S)$ und $\psi(S)$, wobei S auch hier die Bogenlänge der Kontur bezeichnet. Die Domäne

β wird durch das Intervall $S_0 = 0 < S < S_1$, die Domäne α durch das Intervall $S_1 < S < S_2$ beschrieben. Bei $S = S_1$ liegt die axialsymmetrische Domänengrenze auf der Kontur.

Die Formgleichungen zweikomponentiger Vesikel werden durch eine Verallgemeinerung der in Kapitel 3.2 für homogene Vesikel verwendeten Methode bestimmt. Die Parametrisierung der Kontur durch die Bogenlänge S führt für inhomogene Vesikel bei Variationen der Lage S_1 der Domänengrenze zu Schwierigkeiten. Es ist daher günstiger, für die Variation der Form eine verallgemeinerte Parametrisierung zu verwenden. In dieser Parametrisierung wird die Variation durchgeführt. Anschließend wird ein Parameterwechsel vorgenommen und die Formen werden wieder durch die Bogenlänge S beschrieben. Diese Methode ist in Anhang C beschrieben. Sie führt für jede Domäne auf die Formgleichungen (C.15)–(C.18), die aus den Formgleichungen homogener Vesikel (3.5)–(3.9) mit $\eta = 0$ hervorgehen, wenn \bar{P} , $\bar{\Sigma}$ und γ durch $\bar{P}/\mu^{(i)}$, $\bar{\Sigma}^{(i)}/\mu^{(i)}$ und $\gamma/\mu^{(i)}$ ersetzt werden. Dabei bezeichnet $i = \alpha, \beta$ die jeweilige Domäne und $\mu^{(i)} = \kappa^{(i)}/\kappa^{(\beta)}$ ist die relative Biegesteifigkeit der Domänen.

Der Einfluß der Domänengrenze auf die Form wird durch die Anschlußbedingungen

$$\gamma(S_1 + \epsilon) - \gamma(S_1 - \epsilon) = \sigma/\kappa^{(\beta)} \quad (4.13)$$

$$\begin{aligned} \kappa^{(\alpha)}\dot{\psi}(S_1 + \epsilon) - \kappa^{(\beta)}\dot{\psi}(S_1 - \epsilon) &= (\kappa^{(\beta)} - \kappa^{(\alpha)})\frac{\sin \psi(S_1)}{R(S_1)} \\ &\quad + \kappa^{(\alpha)}C_0^{(\alpha)} - \kappa^{(\beta)}C_0^{(\beta)} \end{aligned} \quad (4.14)$$

bei $S = S_1$ beschrieben, die im Grenzfall $\epsilon \rightarrow 0+$ zu lesen sind. Diese Anschlußbedingungen folgen aus den Variationen der Kontur bei der Domänengrenze und entsprechen Sprungbedingungen an $\gamma(S)$ und an $\dot{\psi}(S)$ bei $S = S_1$.

Zu beachten ist, daß die Anschlußbedingungen (4.13) und (4.14) unter der Nebenbedingung einer glatten Form, mit stetigen Ableitungen $\dot{R}(S)$ und $\dot{Z}(S)$ bei $S = S_1$, hergeleitet wurden. Dieser Nebenbedingung entspricht die physikalische Annahme, daß die Membran auch am Ort der Domänengrenze eine kontinuierliche Doppelschicht bildet. Wenn die Struktur der Membran in der Domänengrenze stark von der einer Doppelschicht abweicht, sind andere Situationen, wie zum Beispiel eine Diskontinuität von $\psi(S)$ bei $S = S_1$ möglich. Eine derartige Diskontinuität ändert die Zwangsbedingungen an die Variationen bei $S = S_1$ und führt zu einer Modifikation der Anschlußbedingungen (4.13) und (4.14).

4.2 Domäneninduzierte Knospenbildung

In diesem Kapitel wird domäneninduzierte Knospenbildung in dem durch Gleichung (4.12) definierten Modell zweikomponentiger Vesikel untersucht. Stationäre

Formen und deren Energie werden als Lösungen der im letzten Abschnitt hergeleiteten Formgleichungen und Anschlußbedingungen bestimmt.

Zwei unterschiedliche physikalische Situationen werden betrachtet: (i) Die Membran wird durch eine Temperaturänderung tief in den Bereich spinodaler Entmischung gebracht. In diesem Fall treten nach Erreichen des thermischen Gleichgewichts zwei Domänen α und β auf, deren Flächen $A^{(\alpha)}$ und $A^{(\beta)}$ durch die Hebelregel (4.6) und (4.7) festgelegt sind. In der Zeitspanne bis zum Erreichen des Gleichgewichts kann ein Volumenaustausch zwischen dem Inneren und dem Äußeren des Vesikels stattfinden. Die resultierende Form ist daher durch verschwindende Druckdifferenz $P = 0$ gekennzeichnet.

Im Fall (ii) wird die Membran in das Nukleationsregime der Phasentrennung gebracht. Die Dynamik der Phasentrennung unterscheidet sich dann von der in Fall (i). Sobald eine kritische Domäne β (die dem kritischen Tröpfchen in drei Dimensionen entspricht) auf der Membran α entsteht, wächst dieses an. Ist die Aktivierungsenergie der kritischen Domäne groß genug, so wird im allgemeinen nur eine Domäne entstehen, deren Wachstum untersucht werden kann. Dabei ist die Mischung nicht im thermischen Gleichgewicht, sondern sie ist durch ein Anwachsen von $A^{(\beta)}$ charakterisiert. Wenn das Vesikel bezüglich seiner Form auf kürzeren Zeitskalen relaxiert als bezüglich seiner Zusammensetzung, dann kann die Form in guter Näherung zu jedem Zeitpunkt als Minimum der durch Gleichung (4.12) gegebenen Gesamtenergie für die gerade eingestellten Werte von $A^{(\beta)}$ und $A^{(\alpha)}$ bestimmt werden. Da auf der Zeitskala des Domänenwachstums das eingeschlossene Volumen V im wesentlichen konstant ist, muß in diesem Fall eine weitere Nebenbedingung an das reduzierte Volumen v berücksichtigt werden.

4.2.1 Knospenbildung bei verschwindendem Druck

Energiediagramme

Betrachtet wird ein axialsymmetrisches Vesikel bei verschwindender Druckdifferenz $P = 0$. Zunächst wird der einfachste Fall identischer Biegesteifigkeiten $\kappa = \kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ der Domänen α und β und verschwindender spontaner Krümmungen $C_0^{(\alpha)} = C_0^{(\beta)} = 0$ untersucht.

In diesem Fall bestimmen zwei dimensionslose Parameter die Form des Vesikels. Die relative Domänengröße

$$x \equiv \frac{A^{(\beta)}}{A^{(\alpha)} + A^{(\beta)}} \quad (4.15)$$

und die reduzierte Linienspannung

$$\lambda \equiv \sigma R_0 / \kappa^{(\beta)} = R_0 / \xi \quad , \quad (4.16)$$

wobei $4\pi R_0^2 = A^{(\alpha)} + A^{(\beta)}$. Dabei ist $\xi = \kappa^{(\beta)} / \sigma$ die in Gleichung (4.1) eingeführte Knospungslänge.

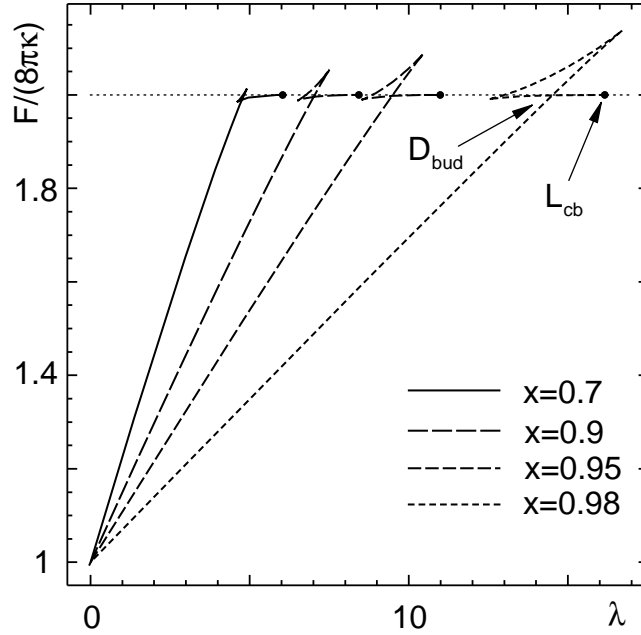


Abbildung 4.3: Energie F als Funktion der reduzierten Linienspannung λ für unterschiedliche Werte der relativen Domänengröße x , $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ und $C_0^{(\alpha)} = C_0^{(\beta)} = 0$ bei $P = 0$. Bei wachsendem λ durchläuft die Form eine Gibbschleife und endet in einer Grenzform L_{cb} . Eine diskontinuierliche Formumwandlung zwischen einer unvollständigen Knospe und einer vollständigen Knospe tritt in den Punkten D_{bud} auf.

Abbildung 4.3 zeigt den Verlauf der Energie F als Funktion von λ für unterschiedliche feste Werte von x . Alle Kurven beginnen bei $\lambda = 0$ mit einer Kugel mit $F/(8\pi\kappa) = 1$. Für zunehmendes λ wächst die Linienenergie, und die Form beginnt von einer Kugel abzuweichen. Dieser Zustand wird *unvollständige Knospe* genannt. Der weitere Verlauf der Energie zeigt eine Gibbschleife. Da

$$\partial F / \partial \lambda = 2\pi\kappa R(S_1) / R_0 \quad (4.17)$$

den durch die Linienspannung eingeschnürten Radius $R(S_1)$ des Vesikels liefert, entspricht der Diskontinuität von $\partial F / \partial \lambda$ bei D_{bud} eine diskontinuierliche Formumwandlung von der unvollständigen Knospe zu einer *vollständigen Knospe*. Dabei schnürt sich das Vesikel ein, was zur Bildung eines kleinen Halses führt. Bei weiterem Anwachsen von λ verschwindet der Halsdurchmesser $R(S_1)$ bei der Grenzform L_{cb} . Diese Grenzform besteht aus zwei Kugeln und besitzt die Energie $F/(8\pi\kappa) = 2$.

Knospenbildung für eine wachsende Domäne β , das heißt wachsendes x , ist in Abbildung (4.4) für festes $\lambda = 7$ gezeigt. Während in (a) der Verlauf der Energie F als Funktion der relativen Domänengröße x dargestellt ist, zeigt (b)

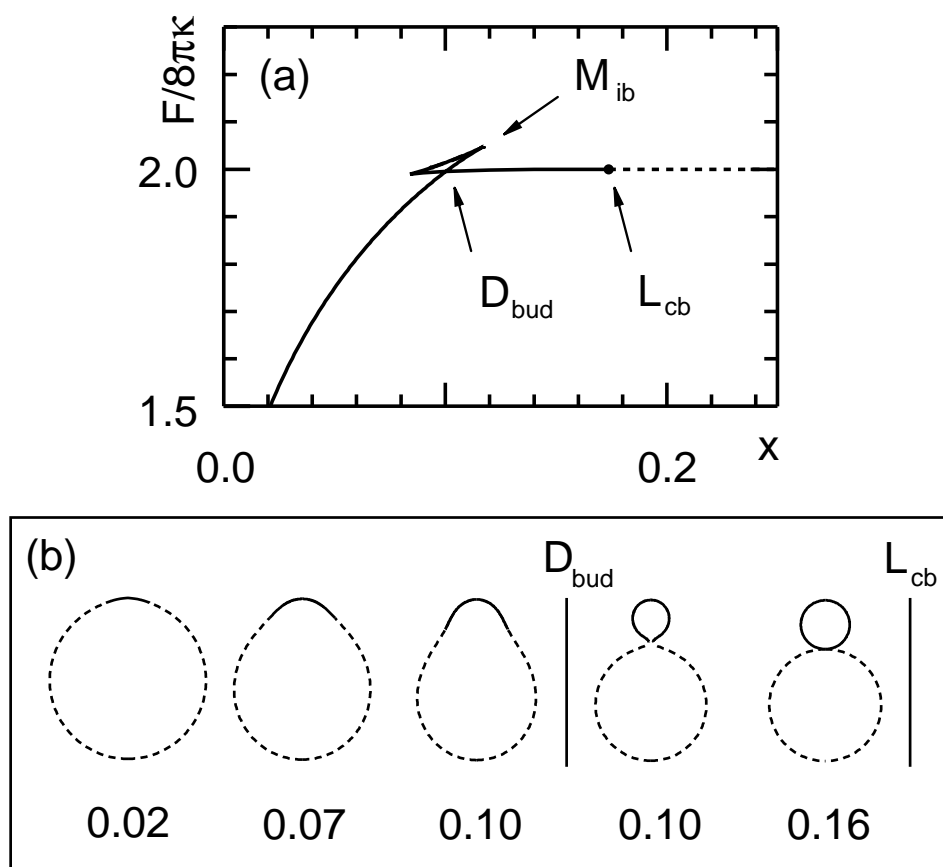


Abbildung 4.4: (a) Energie F als Funktion der relativen Domänengröße x für festes $\lambda = 7$. Diskontinuierliche Knospenbildung D_{bud} führt auf eine Form mit kleinem, aber endlichem Hals. Dieser Hals verschwindet in der Grenzform L_{cb} . (b) Formen zum Energiediagramm (a) mit unterschiedlichen Werten von x . Diskontinuierliche Knospenbildung erfolgt zwischen den beiden Formen mit $x = 0.1$.

die entsprechende Formsequenz. Dabei wird das Einschnüren des Vesikels und die Bildung einer Knospe deutlich.

Die verallgemeinerte Halsbedingung

Die durch Domänenwachstum entstehenden Knospen besitzen zunächst einen endlichen Hals. Der Durchmesser dieses Halses nimmt mit dem weiteren Wachstum der Domäne ab, bis sich die Knospe schließt, sobald die Grenzform L_{cb} erreicht ist. Für $P = 0$ besteht diese Grenzform aus zwei Kugeln, eine wird von der α -Domäne gebildet, die zweite von der β -Domäne. Beide Kugeln sind durch einen infinitesimalen Hals verbunden. Diese Grenzform erfüllt eine einfache Bedingung für die Stationarität des Halses. Eine derartige Halsbedingung

ist ursprünglich für *homogene* Vesikel eingeführt worden, wo ein infinitesimaler Hals nur für $C_0 \neq 0$ existieren kann (siehe Gleichung (1.3)). Für Grenzformen *inhomogener* Vesikel muß diese Halsbedingung verallgemeinert werden.

Die numerische Analyse der Grenzformen L_{cb} mit $P = 0$ zeigt, daß diese Formen alle die verallgemeinerte Halsbedingung

$$\kappa^{(\alpha)} H^{(\alpha)} + \kappa^{(\beta)} H^{(\beta)} = \frac{1}{2} (\kappa^{(\alpha)} C_0^{(\alpha)} + \kappa^{(\beta)} C_0^{(\beta)} + \sigma) \quad (4.18)$$

erfüllen. Hier sind $H^{(\alpha)}$ und $H^{(\beta)}$ die mittleren Krümmungen der beiden Domänen in dem Punkt, in dem sich die beiden Kugeln berühren. Für eine homogene Membran mit $C_0^{(\alpha)} = C_0^{(\beta)}$, $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ und $\sigma = 0$ folgt aus (4.18) die bekannte Halsbedingung (1.3) für homogene Vesikel. Für identische Domänen ohne spontane Krümmung zeigt die Halsbedingung

$$H^{(\alpha)} + H^{(\beta)} = \sigma/2\kappa \quad , \quad (4.19)$$

daß eine Linienspannung alleine auch ohne eine spontane Krümmung einen infinitesimalen Hals stabilisieren kann. Da die Grenzformen L_{cb} aus zwei Kugeln mit $H^{(\beta)} = 1/(R_0 x^{1/2})$ und $H^{(\alpha)} = 1/(R_0(1-x)^{1/2})$ bestehen, legt die Halsbedingung (4.18) die Lage

$$\lambda_L(x) \equiv \frac{\kappa^{(\alpha)}}{\kappa^{(\beta)}} \frac{2}{\sqrt{1-x}} + \frac{2}{\sqrt{x}} - \frac{\kappa^{(\alpha)}}{\kappa^{(\beta)}} c_0^{(\alpha)} - c_0^{(\beta)} \quad (4.20)$$

der Grenzformen L_{cb} in der (x, λ) -Ebene fest, wobei $c_0^{(i)} = C_0^{(i)} R_0$ die reduzierten spontanen Krümmungen bezeichnen. Im Fall identischer Domänen ohne spontane Krümmung gilt

$$\lambda_L(x) = \frac{2}{\sqrt{x}} + \frac{2}{\sqrt{1-x}} \quad , \quad (4.21)$$

was die Lage der Punkte L_{cb} in den Abbildungen 4.3 und 4.4 beschreibt.

Phasendiagramme für $P = 0$

Aus Diagrammen der Energie F als Funktion der relativen Domänengröße x bzw. der reduzierten Linienspannung λ können Phasendiagramme für domäneninduzierte Knospenbildung bestimmt werden. Abbildung 4.5 zeigt dieses Phasendiagramm als Funktion von x und λ für zwei identische Domänen $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ ohne spontane Krümmung. Wegen der Identität der Domänen ist das Phasendiagramm symmetrisch unter der Transformation $x \rightarrow -x + 1$, was einem Vertauschen der Domänen entspricht. Die Linie $\lambda_L(x)$ der Grenzformen L_{cb} mit infinitesimalem Hals ist durch Gleichung (4.21) analytisch gegeben. Oberhalb dieser Linie bleiben die Grenzformen L_{cb} Formen minimaler Energie. Sie sind dort jedoch keine stationären Formen mehr, sondern Randminima.

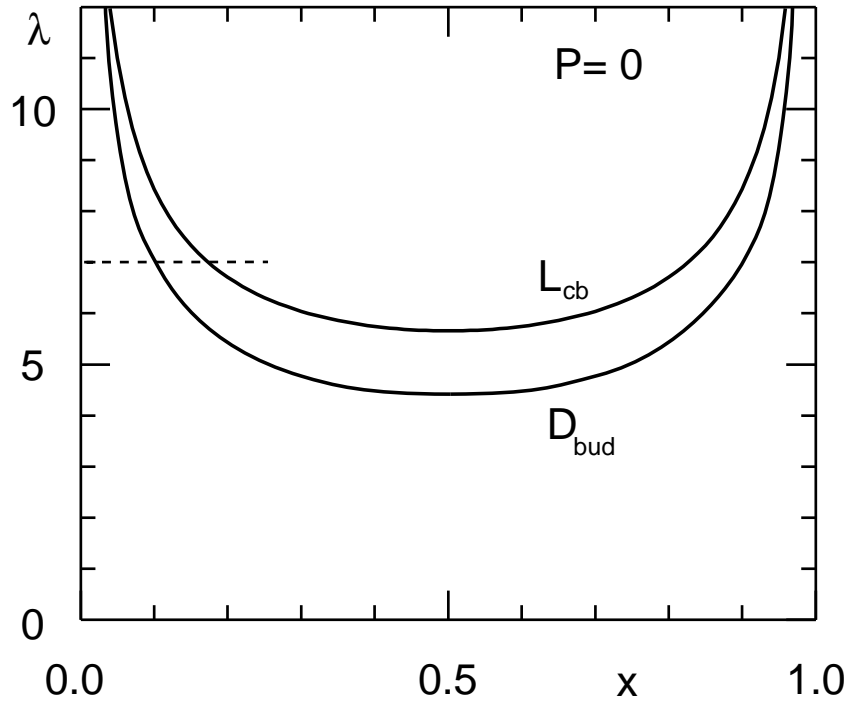


Abbildung 4.5: Phasendiagramm für domäneninduzierte Knospenbildung als Funktion der relativen Domänengröße x und der reduzierten Linienspannung λ für zwei identische Domänen $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ ohne spontane Krümmung. Diskontinuierliche Knospenbildung erfolgt entlang der Linie D_{bud} . Der kleine Hals der Knospe schließt sich entlang der Linie L_{cb} .

Entlang der Linie D_{bud} mit $\lambda = \lambda_D(x)$ treten diskontinuierliche Formumwandlungen zwischen einer unvollständigen und einer vollständigen Knospe auf. Für diese Linie ist kein analytischer Ausdruck bekannt. Sehr hilfreich beim Studium der Phasendiagramme für verschiedene Werte der Biegesteifigkeiten $\kappa^{(i)}$ und der spontanen Krümmungen $C_0^{(i)}$ ist eine Approximation $\tilde{\lambda}_D(x)$ für diese Linie. Diese Approximation erhält man aus dem Vergleich der Gesamtenergie einer Kugel mit zwei Domänen mit einer Konfiguration von zwei Kugeln α und β ohne Linienenergie. Diese Energien sind gleich groß, wenn $\lambda = \tilde{\lambda}_D(x)$ mit

$$\begin{aligned} \tilde{\lambda}_D(x) \equiv & \frac{2}{\kappa^{(\beta)}\sqrt{x-x^2}} \left(\kappa^{(\alpha)}x + \kappa^{(\beta)}(1-x) \right) \\ & + \kappa^{(\alpha)}c_0^{(\alpha)}(1-x - (1-x)^{1/2}) + \kappa^{(\beta)}c_0^{(\beta)}(x - x^{1/2}) \quad . \quad (4.22) \end{aligned}$$

Im Fall identischer Domänen ohne spontane Krümmungen vereinfacht sich Gleichung (4.22) zu

$$\tilde{\lambda}_D(x) = \frac{2}{\sqrt{x-x^2}} \quad . \quad (4.23)$$

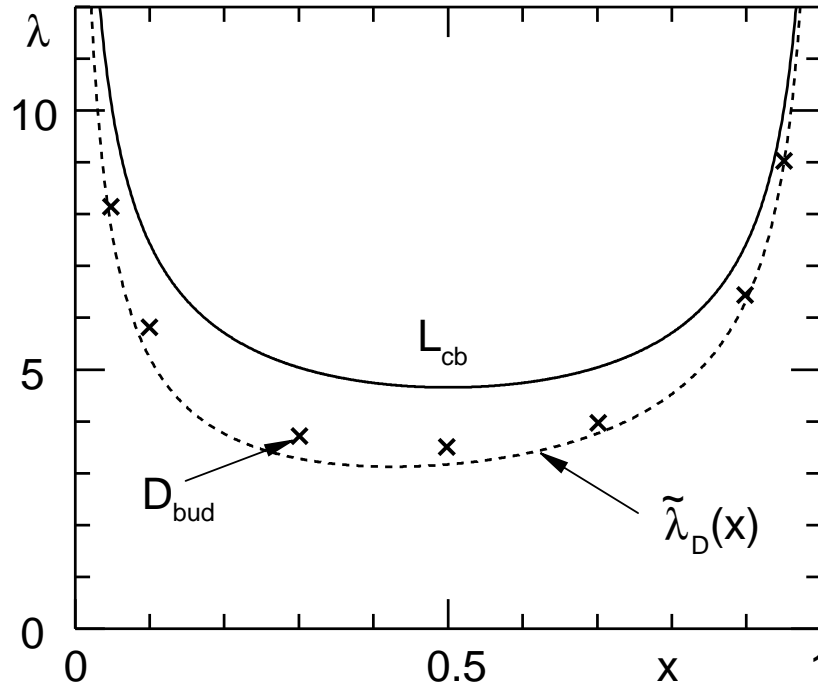


Abbildung 4.6: Phasendiagramm für Knospenbildung als Funktion der relativen Domänengröße x und der reduzierten Linienspannung λ für $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$, $c_0^{(\alpha)} = 0$ und $c_0^{(\beta)} = 1$. Knospenbildung erfolgt diskontinuierlich bei den Punkten D_{bud} . Die gestrichelte Linie $\tilde{\lambda}_D(x)$ zeigt die durch Gleichung (4.22) gegebene Näherung für die Phasengrenze D_{bud} .

Es gilt $\tilde{\lambda}_D(x) \lesssim \lambda_D(x)$ und Gleichung (4.22) gibt zusammen mit Gleichung (4.20) die Topologie des Phasendiagramms in der (x, λ) -Ebene in vielen Fällen richtig wieder.

Als Beispiel zeigt Abbildung 4.6 das Phasendiagramm mit $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$, $c_0^{(\alpha)} = 0$ und $c_0^{(\beta)} = 1$. Die Linie L_{cb} der Grenzformen ist trotz der unterschiedlichen spontanen Krümmung beider Domänen symmetrisch unter $x \rightarrow -x + 1$, da nach Gleichung (4.20) die spontane Krümmung einen konstanten Beitrag zu $\lambda_L(x)$ liefert. Die Kreuze markieren numerisch bestimmte Punkte der Phasengrenze $\lambda_D(x)$. Die Symmetrie $x \rightarrow -x + 1$ dieser Linie ist gebrochen und Knospenbildung erfolgt bei kleineren Werten von x als im Fall verschwindender spontaner Krümmung. Die Approximation $\tilde{\lambda}_D(x)$ gibt qualitativ die korrekte Phasengrenze wieder, überschätzt jedoch die Asymmetrie der Linie $\lambda_D(x)$.

Die Symmetrie der Phasengrenze $\lambda_D(x)$ bei identischen Domänen wird auch gebrochen, wenn sich die Biegesteifigkeiten der α und β Domänen (bei verschwindender spontaner Krümmung) unterscheiden. Wenn die Biegesteifigkeit $\kappa^{(\beta)}$ der wachsenden Domäne kleiner ist als $\kappa^{(\alpha)}$, dann tritt die Knospenbildung schon bei

kleineren Werten von x auf. Umgekehrt werden größere Knospen erzeugt, wenn die wachsende Domäne steifer ist als die Membranmatrix. Beide Fälle werden ebenfalls in guter Näherung durch Gleichung (4.22) beschrieben.

4.2.2 Knospenbildung bei konstantem Volumen

Im letzten Abschnitt wurde domäneninduzierte Knospenbildung mit einem Volumenaustausch zwischen dem Vesikelinneren und dem Außenraum untersucht. Ein derartiger Volumenaustausch ist für die Beobachtung von Vesikeln nach relativ langen Equilibrierungszeiten realistisch. Wird die Formänderung während kürzerer Zeiten beobachtet, so ist kein Volumenaustausch möglich. Die Form des Vesikels ist in diesem Fall durch das Minimum von F aus (4.12) unter Berücksichtigung einer zusätzlichen Nebenbedingung an das eingeschlossene Volumen V gegeben. Ein Beispiel für diese Situation ist das Wachstum einer Domäne β auf einem Vesikel α im Nukleationsregime der Phasentrennung, wenn die Form des Vesikels sich unmittelbar an die wachsende Domäne anpaßt.

Im allgemeinen wird die Nebenbedingung an das Volumen Knospenbildung behindern, da die Menge realisierbarer Formen eingeschränkt ist. Startet man nämlich mit einer Kugel mit reduziertem Volumen $v = 1$, so ist bei festem reduziertem Volumen überhaupt keine Formänderung möglich, und eine Domäne wird in diesem Fall einfach auf der Kugel wachsen. Dies ändert sich für $v < 1$, wo Formänderungen bei festem v stattfinden können.

Ausgangsform ist eine stationäre Form eines homogenen Vesikels bei festem reduziertem Volumen. Dabei wird der einfachste Fall $C_0 = 0$ betrachtet, in dem die Form kleinster Biegeenergie für $0.651 \lesssim v < 1$ ein axialsymmetrischer Prolat (siehe Abbildung 1.4 (b)) ist [76]. Eine auf einem prolaten Vesikel α wachsende Domäne β wird bevorzugt auf einer der beiden „Polkappen“ entstehen. Dies ist die Konfiguration mit der größten Symmetrie, die zwar die Spiegelsymmetrie des Prolaten bricht, die Axialsymmetrie dagegen erhält.

Abbildung 4.7 (a) zeigt die Energie F als Funktion von x für das reduzierte Volumen $v = 0.8$ und die reduzierte Linienspannung $\lambda = 12$ für zwei identische Domänen mit $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ und $c_0^{(\alpha)} = c_0^{(\beta)} = 0$. Knospenbildung tritt auch hier als diskontinuierliche Formumwandlung bei D_{bud} auf. Bei der experimentellen Beobachtung einer wachsenden Domäne tritt die Formumwandlung auf, sobald die bei der Knospenbildung zu überwindende Energiebarriere von der Größenordnung der thermischen Energie $k_B T$ ist. Dies geschieht spätestens im Punkt M_{ib} , in dem die unvollständige Knospe instabil wird. Eine entsprechende Sequenz von Formen ist in Abbildung 4.7 (b) gezeigt. Die erste Form mit $x = 0$ ist der homogene Prolat mit $v = 0.8$. Auf dieser Form wächst mit zunehmendem x eine Domäne β , die durch eine diskontinuierliche Formumwandlung eine Knospe bildet. Die Grenzform L_{cb} mit infinitesimalem Hals besteht aus einer kleinen Kugel und einem homogenen Prolaten mit $v \simeq 0.87$.

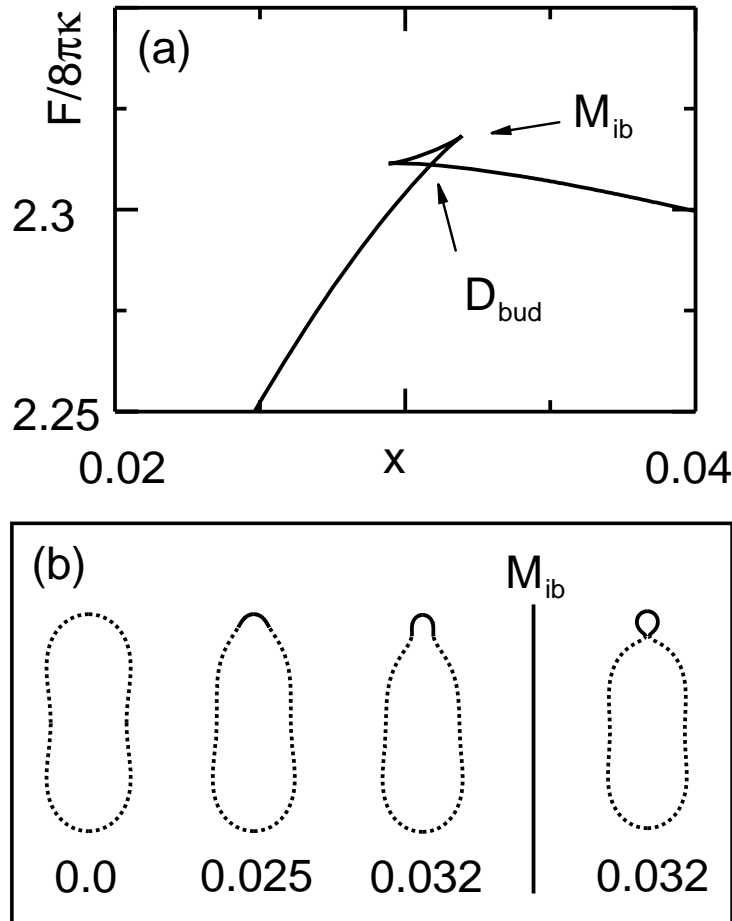


Abbildung 4.7: (a) Energie F als Funktion der relativen Domänengröße x für festes reduziertes Volumen $v = 0.8$ und einer reduzierten Linienspannung $\lambda = 12$. Ab dem Punkt D_{bud} ist die vollständige Knospe energetisch günstiger als eine unvollständige Knospe. Die unvollständige Knospe bleibt lokal stabil bis zu dem Punkt M_{ib} . (b) Beispiele für Formen mit unterschiedlichen Werten von x .

Aus diesem und anderen Energiediagrammen läßt sich das in Abbildung 4.8 dargestellte Phasendiagramm für $v = 0.8$ bestimmen. Für $\lambda > \lambda_c$ findet bei der Linie D_{bud} eine diskontinuierliche Formumwandlung von einer unvollständigen zu einer vollständigen Knospe statt. Diese Linie endet in dem kritischen Punkt C . Der Hals der vollständigen Knospe verschwindet bei Erreichen der Grenzformen L_{cb} . Für $\lambda_{sp} < \lambda < \lambda_c$ wird immer noch eine Knospe gebildet, die Unterscheidung von unvollständigen und vollständigen Knospen ist hier nicht mehr sinnvoll, da Knospenbildung kontinuierlich stattfindet. Für $\lambda < \lambda_{sp}$ wächst die Domäne auf dem Vesikel und verändert dessen Form, ohne eine Knospe zu bilden.

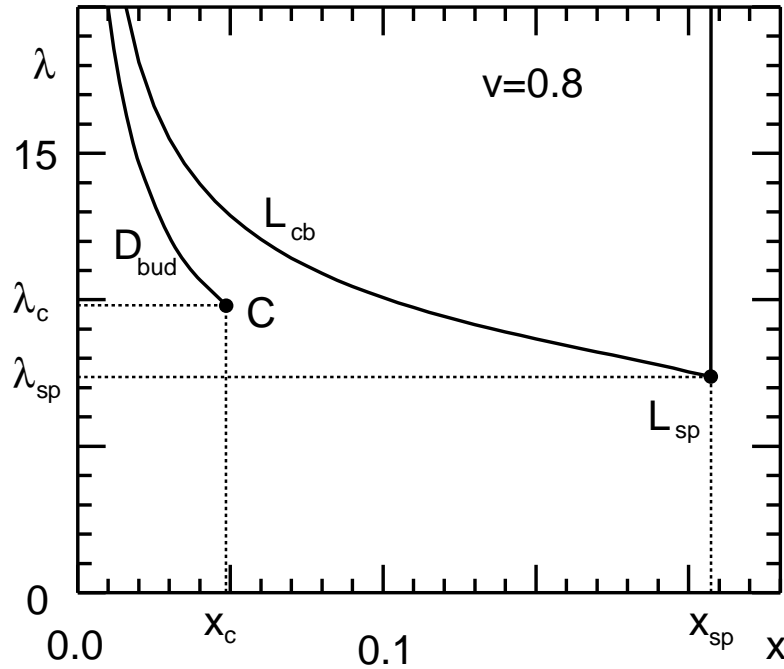


Abbildung 4.8: Phasendiagramm für domäneninduzierte Knospenbildung bei konstantem reduziertem Volumen $v = 0.8$ als Funktion der reduzierten Linienspannung λ und der relativen Domänengröße x . Diskontinuierliche Formumwandlungen findet entlang der Linie D_{bud} statt. Diese Linie endet in einem kritischen Punkt C . L_{cb} bezeichnet eine Linie von Grenzformen mit infinitesimalem Hals.

Die Grenzformen L_{cb} bilden eine Linie $\lambda_L(x)$ in der (x, λ) -Ebene. Sie bestehen aus zwei Teilformen, die durch einen infinitesimalen Hals verbunden sind. Auch im Fall konstanten reduzierten Volumens v legt eine verallgemeinerte Halsbedingung die Lage $\lambda_L(x)$ der Grenzformen fest. In diesem Fall sind die Grenzformen jedoch komplizierter als für $P = 0$. Während für $P = 0$ bei Erreichen der Grenzform L_{cb} immer $\psi(S_1) = \pi/2$ gilt und die Domänengrenze im Punkt kleinsten Halsdurchmessers liegt, ist $\psi(S_1)$ bei Grenzformen mit festem reduziertem Volumen nicht konstant. Dies hat zur Folge, daß die Halsbedingung für konstantes v auch von $\psi(S_1)$ abhängt und daher durch eine Verallgemeinerung von Gleichung (4.18) beschrieben wird. Für diese Halsbedingung ist jedoch keine analytische Darstellung bekannt. Die in Abbildung 4.8 gezeigte Linie $\lambda_L(x)$ wurde durch numerisches Integrieren der Formgleichungen bestimmt.

Die beiden Teilformen der Grenzformen L_{cb} sind stationäre Formen homogener Vesikel. Die Knospe ist kugelförmig und berührt einen Prolaten, der durch sein

reduziertes Volumen

$$v_P \equiv \frac{v - x_L^{3/2}}{(1 - x_L)^{3/2}} \quad (4.24)$$

bestimmt ist, wobei x_L die relative Domänengröße der Grenzform bezeichnet. Es gilt $v < v_P < 1$, und das reduzierte Volumen des Prolaten wächst entlang der Linie L_{cb} mit zunehmendem x . Bei $x = x_{sp}$ mit

$$1 = \frac{v - x_{sp}^{3/2}}{(1 - x_{sp})^{3/2}} \quad , \quad (4.25)$$

ist $v_P = 1$, und die Linie L_{cb} endet in dem Punkt L_{sp} . Die entsprechende Grenzform besteht aus zwei Kugeln mit Radienverhältnis $x_{sp}^{1/2}/(1 - x_{sp})^{1/2}$.

Für $x > x_{sp}$ existieren keine Grenzformen mit kleinem Hals, da solche Formen nicht mit der Nebenbedingung an v verträglich sind. Betrachtet man eine derartige Form bei festem x und wachsendem λ , so wird sie sich entlang der Domänengrenze einschnüren um die Linienenergie zu senken. Das konstante reduzierte Volumen erlaubt in diesem Fall jedoch nicht, daß der Halsdurchmesser beliebig klein wird. Für $\lambda \rightarrow \infty$ wird eine Grenzform mit divergierender Linien- und Biegeenergie erreicht, die aus zwei offenen Kugelsegmenten mit den Flächen $A^{(\alpha)}$ und $A^{(\beta)}$ besteht. Beide Segmente sind entlang eines Kreises mit endlichem Durchmesser verbunden.

Die Phasendiagramme für $0.8 < v < 1$ sind dem für $v = 0.8$ ähnlich. Mit wachsendem v wird Knospbildung zunehmend unterdrückt, tritt erst bei größeren Linienspannungen λ auf und führt zu kleineren Knospen. Für $v \rightarrow 1$ verschwindet Knospbildung ganz. Bei kleinem reduziertem Volumen ist die Situation kompliziert, da für $v < 0.652$ und $x = 0$ homogene Diskozyten die Biegeenergie minimieren. Die Auswirkungen einer wachsenden Domäne auf den Diskozyt-Prolat-Übergang sind nicht untersucht worden. Für Diskozyten erscheint die Wahl einer axialsymmetrischen Konfiguration des Vesikels mit wachsender Domäne nicht mehr gerechtfertigt, da Domänen in diesem Fall häufig auf dem stark gekrümmten „Äquator“ wachsen könnten. Dies führt zu nichtaxialsymmetrischen Formen, für deren Beschreibung die Formgleichungen (C.15)–(C.18) nicht geeignet sind.

4.3 Gaußsche Biegesteifigkeit und die Form inhomogener Vesikel

Bei der Definition der Biegeenergie des SC-Modells in Gleichung (2.1) trat neben der gewöhnlichen Biegeenergie die Gaußsche Biegeenergie auf. Im Fall homogener Vesikel hat die Gaußsche Biegeenergie keinen Einfluß auf die Form, da dieser Beitrag nach dem Gauß-Bonnet Theorem (A.11) eine topologische Invariante ist. Aus diesem Grund läßt sich der elastische Parameter κ_G nicht experimentell

bestimmen, und über elastische Eigenschaften, die der Gaußschen Biegeenergie entsprechen, ist nur sehr wenig bekannt. Diese Situation ändert sich bei inhomogenen Vesikeln, deren Form von der Gaußschen Biegeenergie mitbestimmt wird.

Gaußsche Krümmungsenergie

Der Einfluß der Gaußschen Biegesteifigkeit auf die Form eines inhomogenen Vesikels läßt sich am Beispiel von Phasentrennung der Membran in zwei Domänen α und β mit $\kappa_G^{(\alpha)} \neq \kappa_G^{(\beta)}$ untersuchen. Zu der Biegeenergie F_b aus (4.11) wird in diesem Fall der Beitrag der Gaußschen Krümmung der Domänen

$$F_G \equiv \kappa_G^{(\alpha)} \int_{\alpha} dA K + \kappa_G^{(\beta)} \int_{\beta} dA K \quad (4.26)$$

addiert. Damit lautet die Gesamtenergie

$$F \equiv F_b + F_G + F_m \quad . \quad (4.27)$$

Das Gauß–Bonnet Theorem ermöglicht eine Vereinfachung von F_G . Die Beiträge der beiden Domänen α und β lassen sich unter Verwendung von Gleichung (A.12) durch ein Integral über den Domänenrand $\partial\alpha$ ausdrücken als

$$F_G = -(\kappa_G^{(\alpha)} - \kappa_G^{(\beta)}) \oint_{\partial\alpha} C_g dl + 2\pi(\kappa_G^{(\alpha)} + \kappa_G^{(\beta)}) \quad . \quad (4.28)$$

Dabei ist C_g die in Gleichung (A.14) definierte geodätische Krümmung und dl das Linienelement auf dem Domänenrand.

Dieser Energiebeitrag der Gaußschen Krümmung besteht aus einem Term, der von der Form der Domänengrenze abhängt³ und einer Konstanten, die im folgenden weggelassen wird. Nur die Differenz $\kappa_G^{(\alpha)} - \kappa_G^{(\beta)}$ ist relevant für die Form des Vesikels.

Axialsymmetrische Formen

Für ein axialsymmetrisches Vesikel mit axialsymmetrischer Domänengrenze läßt sich Gleichung (4.28) weiter vereinfachen. Die Parametrisierung der Domänengrenze bei $S = S_1$ lautet

$$\mathbf{R}(l) \equiv \begin{pmatrix} R(S_1) \sin \phi(l) \\ R(S_1) \cos \phi(l) \\ Z(S_1) \end{pmatrix} \quad , \quad (4.29)$$

³Da die Gaußsche Biegeenergie F_b skaleninvariant ist, hängt sie nur von der Form und nicht wie die Linienenergie F_l , von der Länge der Grenzlinie ab.

wobei $\phi(l) \equiv l/(2\pi R(S_1))$ ist. Mit dem Ausdruck

$$\mathbf{n}(l) \equiv \begin{pmatrix} \sin \psi(S_1) \sin \phi(l) \\ \sin \psi(S_1) \cos \phi(l) \\ \cos \psi(S_1) \end{pmatrix} \quad (4.30)$$

für den Normalenvektor entlang der Domänengrenze ergibt sich mit Gleichung (A.14) für die geodätische Krümmung

$$C_g(l) = -\cos \psi(S_1)/R(S_1) \quad . \quad (4.31)$$

Wird dieser Ausdruck in (4.28) eingesetzt, so folgt für axialsymmetrische Formen

$$F_G = 2\pi(\kappa_G^{(\alpha)} - \kappa_G^{(\beta)}) \cos \psi(S_1) \quad , \quad (4.32)$$

wobei der konstante Beitrag in Gleichung (4.28) weggelassen wurde.

Die Herleitung der Formgleichungen für zwei Domänen mit unterschiedlichen Gaußschen Biegesteifigkeiten wird analog zu dem in Anhang C beschriebenen Verfahren durchgeführt. Da die Gaußsche Krümmung nur an der Domänengrenze mit $S = S_1$ beiträgt, ändern sich die Formgleichungen (C.15)–(C.18) und die Randbedingungen bei $S = S_0$ und $S = S_2$ nicht, wenn zusätzlich die Energie (4.32) berücksichtigt wird. Die Anschlußbedingungen (4.13) und (4.14) der Domänen bei der Domänengrenze $S = S_1$ werden modifiziert, da die Variation $\delta F_G = -2\pi(\kappa_G^{(\alpha)} - \kappa_G^{(\beta)}) \sin \psi(S_1) \delta \psi(S_1)$ in Gleichung (C.21) einen zusätzlichen Beitrag liefert. Dies führt auf die Anschlußbedingungen

$$\gamma(S_1 + \epsilon) - \gamma(S_1 - \epsilon) = \sigma/\kappa^{(\beta)} \quad (4.33)$$

$$\begin{aligned} \kappa^{(\alpha)} \dot{\psi}(S_1 + \epsilon) - \kappa^{(\beta)} \dot{\psi}(S_1 - \epsilon) &= -(\kappa^{(\alpha)} - \kappa^{(\beta)} + \kappa_G^{(\alpha)} - \kappa_G^{(\beta)}) \frac{\sin \psi(S_1)}{R(S_1)} \\ &\quad + \kappa^{(\alpha)} C_0^{(\alpha)} - \kappa^{(\beta)} C_0^{(\beta)} \quad . \end{aligned} \quad (4.34)$$

Hieraus folgt, daß für zwei Domänen, die sich nur in der Gaußschen Biegesteifigkeit κ_G unterscheiden, bei der Domänengrenze ein Sprung von $\dot{\psi}$ auftritt.

Energiediagramme

Zur Beschreibung der Differenz der Gaußschen Biegesteifigkeiten der beiden Domänen wird der dimensionslose Parameter

$$\rho \equiv \frac{\kappa_G^{(\alpha)} - \kappa_G^{(\beta)}}{\kappa^{(\beta)}} \quad (4.35)$$

eingeführt. Die numerischen Lösungen der Formgleichungen (C.15)–(C.18) mit den Anschlußbedingungen (4.33) und (4.34) zeigen, daß die Struktur der Energiediagramme für $\rho = 0$ und für $\rho \neq 0$ qualitativ verschieden ist. Abbildung 4.9

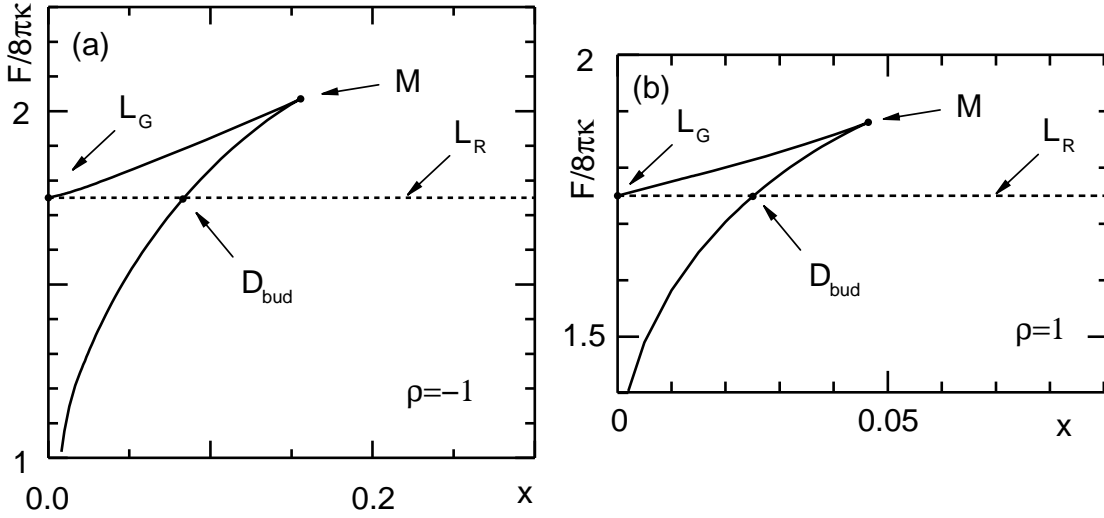


Abbildung 4.9: (a) Energie F als Funktion der relativen Domänengröße x für $\lambda = 7$ und $\rho = -1$. Die Grenzform L_G tritt bei $x = 0$ auf. Entlang der gestrichelten Linie liegen vollständige Knospen L_R mit infinitesimalem Hals. Im Punkt M wird die unvollständige Knospe instabil. (b) Energie F als Funktion von x für $\rho = 1$.

zeigt die Gesamtenergie F für $\kappa = \kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ und $c_0^{(\alpha)} = c_0^{(\beta)} = 0$ als Funktion der relativen Domänengröße x für $\lambda = 7$. Dabei wurde in (a) $\rho = -1$ und in (b) $\rho = 1$ gewählt. Der Ast stationärer Formen endet bei $x = 0$ in einer Grenzform L_G . Die unterbrochene Linie mit $F/(8\pi\kappa) = 1.75$ beschreibt Randminima L_R , die für große x die Formen kleinster Energie sind. Die Formen L_G und L_R bestehen aus zwei Kugeln mit Radienverhältnis $x^{1/2}/(1-x)^{1/2}$, die durch einen infinitesimalen Hals verbunden sind.

Eine diskontinuierliche Formumwandlung D_{bud} tritt auf, wenn der Ast stationärer Formen die Linie L_R schneidet. In der Spinodalen M werden die stationären Formen instabil. Spätestens ab diesem Punkt wird eine Knospe gebildet. Dabei entstehen vollständige Knospen L_R , deren Hals geschlossen ist. Vergleicht man dieses Diagramm mit Abbildung 4.4 für $\rho = 0$, so fällt auf, daß dort zunächst ein endlicher Hals entsteht, der sich für weiter zunehmendes x bei den Grenzformen L_{cb} schließt. Kleine, aber endliche Häuse sind für $\rho = \pm 1$ instabil. Interessant ist auch, daß die Gibbsschleife für $\rho = \pm 1$ stärker ausgeprägt ist als für $\rho = 0$. Damit ist die zu überwindende Energiebarriere deutlich größer, was zu einer ausgeprägteren Hysterese bei der Formumwandlung führt.

Die in Abbildung 4.9 dargestellten Energiediagramme zeigen einen deutlichen Unterschied zwischen positiven und negativen Werten von ρ . Die Formumwandlung D_{bud} tritt für $\rho > 0$ bei kleineren x auf als für $\rho < 0$. Dies läßt sich durch

ein einfaches Argument verstehen. Im Fall $\rho > 0$ ist für eine flache Membran mit $\psi(S_1) = 0$ die Energie F_G maximal. Knospenbildung auf der Membran führt zu einer Absenkung dieser Energie, die für $\psi(S_1) = \pi$ ein Minimum erreicht. Daher wird in diesem Fall die Bildung einer Knospe durch die Gaußsche Biegeenergie unterstützt, so daß die Formumwandlung früher stattfindet. Umgekehrt minimiert für $\rho < 0$ die flache Membran die Energie F_G . Die Gaußsche Biegeenergie hält die Membran in diesem Fall in der Nähe der Domänengrenze flach. Dies geschieht, indem die Domänengrenze aus der Halsregion gedrängt wird und führt zu einer Behinderung der Knospenbildung. Die Formumwandlung tritt daher erst bei größeren Werten von x auf.

Infinitesimale Hälse

Die Betrachtung der Energiediagramme für $\rho = \pm 1$ zeigte, daß die Gaußsche Biegeenergie vor allem die Struktur der Hälse beeinflusst. Ein kleiner Hals liefert einen von seiner Größe unabhängigen Beitrag $\simeq -4\pi\kappa_G$ der Gaußschen Biegeenergie⁴. Im Gegensatz dazu verschwindet der Beitrag der „normalen“ Biegeenergie F_b eines kleinen Halses, da die mittlere Krümmung H in der Halsregion endlich bleibt. Daher ist die Energie dann minimal, wenn diejenige Domäne $i = \alpha$ oder $i = \beta$ den Hals bildet, deren Gaußsche Biegesteifigkeit $\kappa_G^{(i)}$ den kleineren Wert besitzt. Die Domänengrenze wird daher aus der Halsregion herausgedrängt. Im Gegensatz dazu liegt die Domänengrenze für $\rho = 0$ an der engsten Stelle innerhalb des Halses.

Diese Wechselwirkung zwischen Hals und Domänengrenze führt bei verschwindendem Halsdurchmesser zu einfachen Grenzfällen. Die Grenzformen L_G und L_R bestehen aus zwei kugelförmigen Domänen α und β , die durch einen infinitesimalen Hals miteinander verbunden sind⁵. Da der Beitrag der Biegeenergie F_b des Halses und der Beitrag der Linienenergie F_l für diese Grenzformen verschwindet, ist die Gesamtenergie der Grenzformen L_G bzw. L_R gegeben durch

$$F = 8\pi(\kappa^{(\alpha)} + \kappa^{(\beta)}) + 2\pi\rho\kappa^{(\beta)} \cos \psi(S_1) \quad . \quad (4.36)$$

Der erste Term in Gleichung (4.36) ist die Biegeenergie F_b der Kugeln α und β (mit $c_0^{(\alpha)} = c_0^{(\beta)} = 0$) und der zweite Term gibt den Beitrag der Gaußschen Krümmungsenergie. Wie Abbildung 4.10 schematisch zeigt, kann der Winkel $\psi(S_1)$ im Grenzfall infinitesimalen Halsdurchmessers im Intervall $0 < \psi < \pi$ beliebig eingestellt werden. Daher existieren für $\rho > 0$ und für $\rho < 0$ zwei

⁴Dies läßt sich folgendermaßen zeigen: Die Gaußsche Biegeenergie einer Kugel ist $4\pi\kappa_G$. Betrachtet man zwei Kugeln, die durch einen infinitesimalen Hals verbunden sind, so liefern beide Kugeln zusammen $8\pi\kappa_G$. Da die Form sphärische Topologie besitzt, ist der Anteil des Halses $-4\pi\kappa_G$, so daß die Summe unverändert bleibt.

⁵Die in Abbildung 4.9 auftretenden Grenzformen L_G mit $x = 0$ sind entartet, da hier gleichzeitig der Halsdurchmesser und die Kugel der β -Domäne verschwinden. Es existieren jedoch auch Grenzformen L_G für beliebige Werte von x wenn $\lambda = 0$ ist.

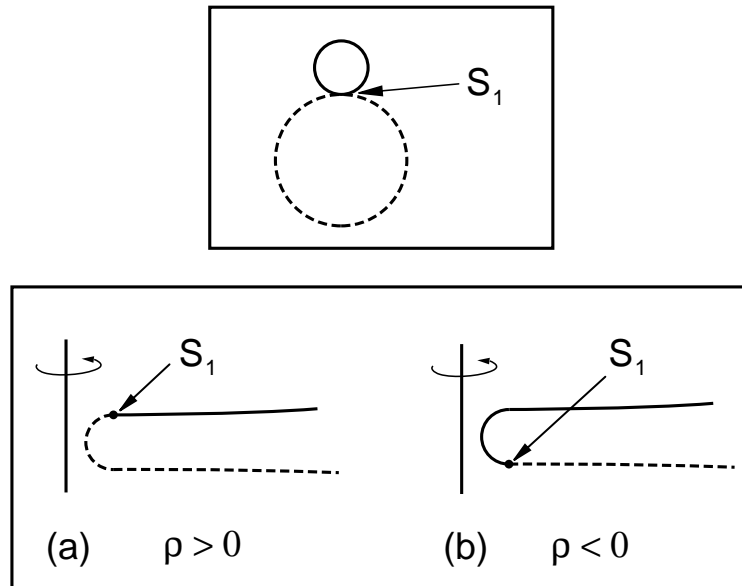


Abbildung 4.10: Schematische Darstellung der Halsregion für Grenzformen L_G und L_R . Im Grenzfall infinitesimalen Halsdurchmessers $R(S_1) \simeq 0$ gilt (a) $\psi(S_1) = \pi$ für $\rho > 0$ und (b) $\psi(S_1) = 0$ für $\rho < 0$.

unterschiedliche Grenzfälle mit $\psi(S_1) = \pi$ bzw. $\psi(S_1) = 0$, bei denen jeweils die Domäne mit kleinerem κ_G den Hals bildet. In dem einfachen Fall $\rho = 0$ gilt dagegen $\psi(S_1) = \pi/2$.

Zur vollständigen Charakterisierung der Grenzformen ist die Frage nach der Existenz einer Halsbedingung interessant. Eine derartige Halsbedingung würde die Lage stationärer Grenzformen L_G in der (x, λ) -Ebene festlegen. Die numerisch bestimmten Grenzformen L_G existieren entweder bei $x = 0$ oder für $\lambda = 0$. Dabei ist die Existenz dieser Grenzformen unabhängig von den Krümmungen der beiden Kugeln im Kontaktpunkt. Es existiert daher keine Halsbedingung für diese Formen.

Phasendiagramme

Trotz der geänderten Struktur der Energiediagramme für $\rho \neq 0$ ändert sich an der Topologie des in Abbildung 4.5 für $\rho = 0$ und $P = 0$ gezeigten Phasendiagramms nur wenig, wenn Formen mit $\rho \neq 0$ betrachtet werden. Eine Linie D_{bud} diskontinuierlicher Formumwandlungen existiert auch in diesem Fall, dagegen fehlt für $\rho \neq 0$ die Linie L_{cb} , da ein kontinuierliches Schließen des Halses nicht mehr stattfindet.

Interessanter als der Fall $P = 0$ ist die Situation bei festem reduziertem Volu-

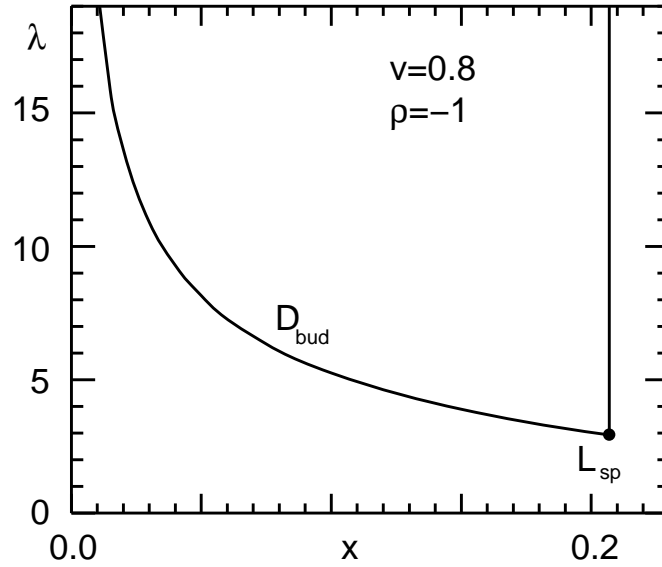


Abbildung 4.11: Phasendiagramm für domäneninduzierte Knospenbildung für festes reduziertes Volumen $v = 0.8$ und $\rho = -1$. Knospenbildung findet entlang der Linie D_{bud} durch eine diskontinuierliche Formumwandlung statt. Diese Linie endet im Punkt L_{sp} . Für größere kleinere Werte von λ ist Knospenbildung unterdrückt.

men v . In Abschnitt 4.2 wurde die Struktur des Phasendiagramms für domäneninduzierte Knospenbildung unter Berücksichtigung einer Nebenbedingung an das reduzierte Volumen v beschrieben. Diese Nebenbedingung führt auf einen kritischen Punkt C , bei dem die Linie D_{bud} endet. Da die Struktur der Energiediagramme für $\rho \neq 0$ das Zusammenziehen der Gibbsschleife nicht mehr erlaubt, kann kein kritischer Punkt mehr existieren. Abbildung 4.11 zeigt das numerisch bestimmte Phasendiagramm für $\rho = -1$ und $v = 0.8$ für $c_0^{(\alpha)} = c_0^{(\beta)} = 0$ und $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$. Entlang der Linie D_{bud} finden diskontinuierliche Formumwandlungen statt. Oberhalb von D_{bud} liegen Randminima L_R die aus einem Prolaten α mit einer kugelförmigen Knospe β bestehen. Beide Formen sind durch einen infinitesimalen Hals verbunden. Das reduzierte Volumen v_P des Prolaten ist durch Gleichung (4.24) gegeben. Diese Grenzformen existieren für $x < x_{sp}$, wobei x_{sp} in Gleichung (4.25) definiert ist. Für $x > x_{sp}$ ist Knospenbildung durch die Zwangsbedingung an das reduzierte Volumen unterdrückt.

Kapitel 5

Zusammenfassung und Ausblick

In dieser Arbeit wurde die Morphologie und die morphologischen Umwandlungen von Vesikeln, die von einer fluiden Membran gebildet werden, mit Hilfe von Krümmungsmodellen für die Membran theoretisch untersucht. Dabei wurden zwei Aspekte betrachtet: In Kapitel 3 wurden Formen und Formumwandlungen von Vesikeln nichtsphärischer Topologie bestimmt und in Kapitel 4 wurden Formumwandlungen mehrkomponentiger Vesikel untersucht.

Vesikel toroidaler Topologie

Stationäre Formen toroidaler Topologie wurden in Kapitel 3.2 systematisch untersucht. Axialsymmetrische Formen können zunächst als Lösungen von Formgleichungen bestimmt werden. Die Stabilität dieser Formen bezüglich symmetriebrechender konformer Abbildungen wurde in einem zweiten Schritt analysiert. Diese approximative Methode der Untersuchung nichtaxialsymmetrischer Formen ist für eine spezielle Form, den Cliffordtorus, exakt. Sie liefert daher zumindest in der Umgebung des Cliffordtorus eine gute Näherung der die Axialsymmetrie brechenden Instabilität.

Als Lösungen der Formgleichungen für axialsymmetrische Formen existieren drei unterschiedliche Blätter stationärer Formen toroidaler Topologie: (i) Ein Blatt diskoider Tori, (ii) ein Blatt sichelförmiger Tori und (iii) ein Blatt toroidaler Stomatozyten. Die Energiediagramme dieser Blätter führen zusammen mit der Stabilitätsanalyse bezüglich axialsymmetriebrechender Deformationen auf die Phasendiagramme toroidaler Vesikel. Diese Phasendiagramme wurden für drei verschiedene Krümmungsmodelle bestimmt, in denen unterschiedliche physikalische Nebenbedingungen berücksichtigt werden.

Das sogenannte SC-Modell beschreibt eine Membran mit einer spontanen Krümmung. Im BC-Modell wird dagegen die Kopplung der beiden Monoschichten, die aufgrund der Flächendifferenz dieser Monoschichten entsteht, berücksichtigt. Das allgemeinere ADE-Modell berücksichtigt außerdem die Kompressi-

bilität der Monoschichten.

Die Phasendiagramme dieser Modelle sind in den Abbildungen 3.11, 3.13 und 3.14 dargestellt. Sie sind zweidimensional und enthalten große Bereiche nichtaxialsymmetrischer Formen. Im BC-Modell sind alle Formumwandlungen kontinuierlich und alle axialsymmetrischen Formtypen toroidaler Topologie existieren als Formen minimaler Energie. Im Gegensatz dazu enthält das Phasendiagramm des SC-Modells eine diskontinuierliche Linie von Formumwandlungen. Toroidale Stomatozyten treten im Phasendiagramm des SC-Modells nicht als Zustände kleinster Energie auf.

Für einen Vergleich mit Experimenten wurde das ADE-Modell mit der relativen Flächendifferenzelastizität $\alpha = 1$ diskutiert. Dieses Modell liefert eine möglichst realistische Beschreibung von Phospholipidvesikeln [55, 88]. Das Phasendiagramm dieses Modells wurde aus dem des BC-Modells durch eine verallgemeinerte Legendretransformation gewonnen. Dieses Phasendiagramm ermöglicht Vorhersagen über zukünftige Experimente an toroidalen Vesikeln.

Jeder axialsymmetrische Torus sollte seine Axialsymmetrie verlieren, wenn die Temperatur gesenkt wird. Eine anschließende Temperaturerhöhung wird dann zur Wiederherstellung der Axialsymmetrie führen. Dabei sollte keine Hysterese auftreten, da diese Formumwandlung kontinuierlich ist. Der vorhergesagte und bisher nicht beobachtete Formtyp toroidaler Stomatozyten kann nicht einfach durch eine Temperaturänderung von den bekannten Formtypen erreicht werden. Stattdessen müßte die Verteilung der Lipidmoleküle auf die beiden Monoschichten bei konstantem reduzierten Volumen variiert werden.

Formen höherer Topologie

Formen von Vesikeln des topologischen Genus $g = 2$ wurden in Kapitel 3.3 untersucht. Dabei spielt die konforme Invarianz der Biegeenergie eine besonders wichtige Rolle, da für $g = 2$ ein dreidimensionaler Raum \mathcal{W}_2 von energetisch entarteten Willmoreflächen existiert. Alle diese Formen gehen durch konforme Abbildungen auseinander hervor und sind stationäre Formen in den Phasendiagrammen der Krümmungsmodelle.

Zur Untersuchung der Willmoreflächen wurde eine numerische Approximation der \mathcal{D}_{3h} -symmetrischen Lawsonfläche L durch direkte numerische Minimierung der Biegeenergie einer triangulierten Fläche bestimmt. Die auf diese Weise erzeugte Fläche besitzt die Energie $G_2 \simeq 1.75 \cdot 8\pi\kappa$ und ist in Abbildung 3.16 dargestellt. Alle Genus-2 Willmoreflächen können durch ihre Symmetrieeigenschaften klassifiziert und durch konforme Abbildungen der Lawsonfläche erzeugt werden. Neben der Lawsonfläche L existiert genau eine weitere Willmorefläche mit drei sich in einem Symmetriezentrum schneidenden Spiegelebenen. Dies ist die in Abbildung 3.18 gezeigte Knopf-Fläche B .

Den „Rand“ des Raumes \mathcal{W}_2 der Willmoreflächen bildet eine zweidimensionale

Menge von Grenzformen S , die aus einer Kugel mit infinitesimalem Henkel des topologischen Genus $g = 2$ bestehen.

Wichtig für die Herleitung des Phasendiagramms für Genus-2 Vesikel sind die eindimensionalen Familien C_{BL} , C_{LS} und C_{BS} von C_{2v} -symmetrischen Willmoreflächen, die die Flächen L , B und S verbinden. Beispiele dieser Formen sind in Abbildung 3.19 gezeigt.

Im Phasendiagramm des BC-Modells liegt jede Willmorefläche in dem Punkt (v, m) , der dem reduzierten Volumen v und der reduzierten totalen mittleren Krümmung m dieser Fläche entspricht. Das bedeutet, das der dreidimensionale Raum \mathcal{W}_2 auf ein Gebiet W im zweidimensionalen Phasendiagramm projiziert wird. Wegen der unterschiedlichen Dimension von \mathcal{W}_2 und W wird jeweils eine eindimensionale Menge von Willmoreflächen, eine sogenannte konforme Mode, auf einen Punkt in W abgebildet. Der Grundzustand in diesem Gebiet des Phasendiagramms ist daher konform entartet. Ein Vesikel, das in diesem Gebiet liegt, sollte ungewöhnliche thermische Fluktuationen zeigen. Diese Fluktuationen entsprechen einem Diffusionsprozess entlang einer konformen Mode und werden daher konforme Diffusion genannt.

Die Symmetrieeigenschaften der Willmoreflächen auf dem Rand von W legen die Symmetrien der Gebiete fest, die benachbart zu W liegen und deren Grundzustand nicht durch Willmoreflächen gegeben ist. Das auf diese Weise bestimmte Phasendiagramm für Genus-2 Vesikel im BC-Modell ist in Abbildung 3.24 dargestellt. Neben dem Gebiet W enthält es fünf Gebiete mit unterschiedlichen Formtypen, die alle durch Formumwandlungen getrennt sind.

Das Gebiet konformer Entartung existiert auch im ADE-Modell. Konforme Diffusion ist daher ein charakteristisches Phänomen für Vesikel höherer Topologie, das in allen betrachteten Krümmungsmodellen auftritt. Die experimentelle Beobachtung konformer Diffusion würde daher eindeutig das Konzept, Membranen durch eine Biegeenergie zu beschreiben, bestätigen. Tatsächlich haben X. Michalet und D. Bensimon Formen von Genus-2 Vesikeln beobachtet, die der Lawsonfläche sehr ähnlich sind und daher in der Nähe des konform entarteten Gebiets W liegen [58]. Der experimentelle Nachweis konformer Diffusion ist trotz starker Hinweise (siehe Abbildung 3.26) noch nicht eindeutig gelungen.

Domäneninduzierte Knospenbildung

In Kapitel 4 wurden Formen mehrkomponentiger Vesikel im Fall von Phasentrennung der Membran in zwei fluide Domänen untersucht. Die Gesamtenergie eines derartigen Vesikels setzt sich aus den Biegeenergieen der beiden Domänen und der Energie der Domänengrenzlinie zusammen.

Axialsymmetrische Formen können als Lösungen von Formgleichungen mit Anschlußbedingungen bei der Domänengrenze bestimmt werden. Dabei zeigt sich, daß eine auf einem Vesikel wachsende Domäne im allgemeinen Knospenbil-

dung induziert, sobald die Randenergie der Domänen-grenze ausreicht, um die zur Bildung einer Knospe nötige Biegeenergie aufzubringen.

Das Phasendiagramm für domäneninduzierte Knospenbildung wurde zunächst für verschwindende Druckdifferenz $P = 0$ bestimmt (Abbildung 4.5). Dies entspricht einer experimentellen Situation, in der relativ lange auf die Einstellung des thermischen Gleichgewichts gewartet wird, und das eingeschlossene Volumen daher nicht als konstant angesehen werden kann. Dabei zeigt sich, daß bei zunehmender relativer Domänen-größe eine unvollständige Knospe durch eine diskontinuierliche Formumwandlung zu einer vollständigen Knospe wird. Die vollständige Knospe besitzt einen kleinen aber endlichen Halsdurchmesser. Dieser Hals verschwindet bei zunehmenden Werten der relativen Domänen-größe kontinuierlich, bis eine Grenzform L_{cb} erreicht ist. Diese Grenzform besteht aus zwei Kugeln verschiedener Größe, die sich in einem Punkt berühren und kann durch eine Verallgemeinerung der für homogene Vesikel bekannten Halsbedingung charakterisiert werden.

Eine zweite experimentelle Situation ist die Beobachtung der wachsenden Domäne und der sich dabei gleichzeitig bei konstantem Volumen ändernden Form. Dieser Fall wird durch das in Abbildung 4.8 dargestellte Phasendiagramm für domäneninduzierte Knospenbildung bei konstantem reduziertem Volumen $v = 0.8$ repräsentiert. In diesem Phasendiagramm existiert eine diskontinuierliche Linie von Formumwandlungen, die in einem kritischen Punkt endet. Der endliche Halsdurchmesser der vollständigen Knospe verschwindet auch hier kontinuierlich, sobald eine Linie L_{cb} von Grenzformen erreicht wird.

Die Gaußsche Biegeenergie spielt im Fall mehrkomponentiger Vesikel eine besondere Rolle. Dieser Energiebeitrag besitzt keinen Einfluß auf die Form homogener Vesikel. Dagegen ist er für die Form inhomogener Vesikel relevant. Dieser Effekt kann am Beispiel eines Vesikels, das aus zwei homogenen Domänen mit unterschiedlicher Gaußscher Biegesteifigkeit κ_G besteht, untersucht werden. In diesem Fall bleiben die Formgleichungen unverändert und nur die Anschlußbedingungen bei der Domänen-grenze werden modifiziert. Auch bei Berücksichtigung der Gaußschen Biegeenergie tritt domäneninduzierte Knospenbildung als diskontinuierliche Formumwandlung auf. Die Gaußsche Biegeenergie verändert dabei die Struktur der Energiediagramme und drängt die Domänen-grenze aus der Halsregion des Vesikels.

Ausblick

Alle in dieser Arbeit untersuchten Phänomene können experimentell an künstlichen Phospholipidvesikeln studiert werden. Insbesondere Vesikel nicht-sphärischer Topologie ermöglichen den direkten Vergleich theoretisch bestimmter Formen und Phasendiagramme mit dem Verhalten künstlicher Vesikel (siehe auch Abbildungen 1.7, 1.8, 1.9 und 3.26) [25, 59, 58, 57].

Im Fall inhomogener Membranen ist die Situation komplizierter. Die theoretische Beschreibung beschränkt sich bisher auf das SC-Modell, das eine spontan gekrümmte Membran ohne eine Kopplung der beiden Monoschichten beschreibt. In Zukunft sollte der Versuch unternommen werden, das BC- und das ADE-Modell auf den Fall inhomogener Membranen zu verallgemeinern und dabei getrennte Ordnungsparameter für die Phasentrennung in den einzelnen Monoschichten einzuführen. Dies würde für eine Lipidmischung, in der kein Molekülaustausch zwischen den Monoschichten stattfindet, eine realistischere Beschreibung ermöglichen.

Die ersten durchgeführten Experimente mit Sphingomyelin- und Phospholipid-Cholesterin Vesikeln (Siehe Abbildungen 1.10 und 1.11) zeigen komplexe Phänomene, bei denen mehrere Mechanismen zusammenwirken [15]. Sphingomyelinvesikel bestehen aus mindestens sechs Bestandteilen, deren Phasentrennung nicht genau untersucht ist. Auch die Frage, ob dabei eine Phasenkoexistenz zweier fluider Domänen auftritt ist ungeklärt.

Für die im zweiten Experiment verwendete Phospholipid-Cholesterin Mischung ist dagegen das Phasendiagramm und die Existenz zweier koexistierender fluider Phasen bekannt. Die Cholesterinkonzentration wurde in diesem Experiment so gewählt, daß die Mischung in einer homogenen Phase vorlag [15]. Durch den osmotisch induzierten Austritt der wässrigen Lösung durch die Membran ändert sich die Flächendifferenz ΔA der Monoschichten. Gleichzeitig kann sich aber auch die Zusammensetzung beider Monoschichten ändern. Beide Effekte können zu Formumwandlungen mit Knospenbildung führen und sind daher in diesem Experiment nicht zu trennen.

Zum experimentellen Nachweis domäneninduzierter Knospenbildung sind weiterführende Experimente notwendig. Ein Beispiel ist die Präparation von Phospholipid-Cholesterin Vesikeln in der homogenen Phase nahe der Phasentrennung. Durch eine Temperaturänderung kann die Mischung dann in das Koexistenzgebiet der beiden fluider Phasen gebracht werden. Wenn dabei Knospen entstehen, die auf Domänenwachstum zurückzuführen sind, sollte deren Durchmesser von der Größenordnung der Knospungslänge $\xi = \kappa/\sigma \simeq 100$ nm sein [50]. Der Nachweis von Knospen mit einer charakteristischen Größe, etwa durch Lichtstreuung, wäre ein starker experimenteller Hinweis für domäneninduzierte Knospenbildung.

Die theoretische und experimentelle Untersuchung künstlicher Lipidvesikel ist nicht nur für die Physik amphiphiler Systeme von Bedeutung, sondern ermöglicht auch ein besseres Verständnis biologischer Membranen. Das universelle Strukturelement biologischer Membranen ist eine fluide Lipiddoppelschicht, die aus einer großen Zahl verschiedener Lipidmoleküle und Cholesterin besteht [7].

Neben sphärischen Formen bilden biologische Membranen auch Strukturen nichtsphärischer Topologie. Ein Beispiel ist der Golgi-Apparat, der in jeder Zelle vorkommt [1]. Er besteht aus einem Stapel sogenannter Zisternen, die durch Hälse verbunden sind und oft ein oder mehrere Löcher (bzw. Henkel) besitzen.

Allerdings besitzt der Golgi-Apparat eine sehr komplexe Struktur, die nicht allein auf der Basis von Modellen für die Lipiddoppelschicht beschrieben werden kann.

Zwischen den Zisternen des Golgi-Apparates findet ein ständiger Transport von Biomolekülen durch Vesikel statt. Diese Transportvesikel besitzen einen Durchmesser von ca. 50–100 nm und entstehen durch Knospenbildung aus der Zellmembran. Die entstandene Knospe schließt die zu transportierenden Moleküle ein und löst sich dann von der Ausgangsmembran. Bei Erreichen des Zielortes fusioniert sie mit der Ziellmembran und gibt die transportierten Stoffe frei.

Die zur Knospenbildung von biologischen Membranen führenden Mechanismen sind nur unzureichend bekannt. Auffallend ist, daß kurz vor der Bildung einer Knospe spezielle Proteine („Coatproteine“) eine Schicht auf der Ausgangsmembran bilden. Der so markierte Bereich schnürt sich ein und formt ein kleines Tochtervesikel.

Es gibt Hinweise, daß diese Formänderung auf physikalische Mechanismen zurückzuführen ist, da keine Enzyme aktiv (das heißt unter Energieverbrauch) daran beteiligt sind. Domänenwachstum in der Membran wäre geeignet, diese Formänderungen auszulösen, da die Knospungslänge ξ in der Größenordnung des beobachteten Durchmessers der Transportvesikel liegt. Daher könnten sowohl Domänen unterschiedlicher Lipid und Cholesterinkonzentration in der Doppelschicht, als auch die Domäne der Coatproteine, an dieser Formänderung beteiligt sein [50].

Die Existenz von Domänen in biologischen Membranen ist bekannt [27]. Dazu gehören sowohl Domänen unterschiedlicher Lipidzusammensetzung als auch Cluster von Membranproteinen. Eine besondere Rolle spielt hierbei Cholesterin [94]. Eine Membran mit hohem Cholesteringehalt ist weniger durchlässig für kleine Moleküle als eine Membran mit wenig Cholesterin. Aus diesem Grund ist die Cholesterinkonzentration in der äußeren Plasmamembran relativ groß, wogegen die Cholesterinkonzentration der Membranen des Endoplasmatischen Reticulum (ER), wo Proteine und Cholesterin selbst synthetisiert werden, gering ist [9].

Um diesen Konzentrationsgradienten aufzubauen, muß die Zelle über einen Transportmechanismus für Cholesterin verfügen. Ein möglicher Mechanismus ist die Anreicherung von Cholesterin in den Membranen der Transportvesikel gegenüber der Ausgangsmembran [9]. Bei einer gegenüber der Ausgangsmembran erhöhten Cholesterinkonzentration in der Membran der Transportvesikel wird im Mittel Cholesterin vom ER nach außen bis zur Plasmamembran transportiert und muß im ER kontinuierlich synthetisiert werden, um die dortige Cholesterinkonzentration aufrechtzuerhalten.

Eine erhöhte Cholesterinkonzentration der Transportvesikel würde gleichzeitig implizieren, daß diese Vesikel aus Cholesterinreichen Domänen in der Ausgangsmembran entstanden sind [9, 50]. Damit kann die Idee, daß Domänen aus Lipiden und Cholesterin bei der Bildung von Knospen in biologischen Membranen beteiligt sind, auch durch die Betrachtung des Stoffhaushalts der Zelle begründet

werden.

Insgesamt ermöglicht die theoretische Analyse von Krümmungsmodellen für Membranen ein weitgehendes Verständnis einer großen Zahl der Phänomene, die an künstlichen Vesikeln beobachtet werden und führt zur Vorhersage neuer Effekte. Zusätzlich beleuchten derartige Untersuchungen die Rolle physikalischer Eigenschaften von Membranen in biologischen Systemen.

Anhang A

Geometrie und Topologie gekrümmter Flächen

A.1 Krümmung einer Fläche

Eine gekrümmte Fläche im Raum kann als Parametrisierung des Ortsvektor $\mathbf{R}(s^1, s^2)$ durch zwei intrinsische Koordinaten s^1 und s^2 dargestellt werden. In jedem Punkt der Fläche wird das Dreibein der Tangentialvektoren

$$\mathbf{R}_i \equiv \partial_i \mathbf{R} \equiv \frac{\partial}{\partial s^i} \mathbf{R} \quad \text{mit } i = 1, 2 \quad (\text{A.1})$$

und des Normalenvektors

$$\mathbf{n} \equiv \frac{\mathbf{R}_1 \times \mathbf{R}_2}{|\mathbf{R}_1 \times \mathbf{R}_2|} \quad (\text{A.2})$$

definiert. Die lokale Geometrie der Fläche wird charakterisiert durch den metrischen Tensor

$$g_{ij} \equiv \mathbf{R}_i \cdot \mathbf{R}_j \quad . \quad (\text{A.3})$$

Das Flächenelement ist gegeben durch

$$dA \equiv \sqrt{g} \, ds^1 ds^2 \quad , \quad (\text{A.4})$$

wobei

$$g \equiv \det(g_{ij}) \quad (\text{A.5})$$

die Determinante des metrischen Tensors bezeichnet. Die Verallgemeinerung des Laplace-Operators auf einer gekrümmten Fläche ist der Laplace-Beltrami-Operator Δ_b , dessen Wirkung auf ein skalares Feld f durch [80]

$$\Delta_b f \equiv \frac{1}{\sqrt{g}} \partial_i \sqrt{g} g^{ij} \partial_j f \quad (\text{A.6})$$

gegeben ist. Dabei ist $g^{ij} \equiv (g_{ij})^{-1}$ und über doppelt auftretende Indizes wird summiert. Der Krümmungstensor

$$h_{ij} \equiv (\partial_i \partial_j \mathbf{R}) \cdot \mathbf{n} \quad (\text{A.7})$$

beschreibt die Krümmung der Fläche im Raum. Die Hauptkrümmungen C_1 und C_2 in einem Punkt der Fläche werden als negative Eigenwerte der symmetrischen Matrix $h_j^i \equiv g^{ik} h_{kj}$ definiert. Die *mittlere Krümmung*

$$H \equiv -\frac{1}{2} \text{Tr}(h_j^i) = \frac{1}{2}(C_1 + C_2) \quad , \quad (\text{A.8})$$

sowie die *Gaußsche Krümmung*

$$K \equiv \det(h_j^i) = C_1 C_2 \quad , \quad (\text{A.9})$$

bestimmen die lokalen Krümmungseigenschaften der Fläche [14, 80]. Während die mittlere Krümmung die Einbettung der Fläche in den Raum charakterisiert, beschreibt die Gaußsche Krümmung die intrinsische Geometrie der Fläche und hängt nicht von der Einbettung ab.

A.2 Topologischer Genus und Eulercharakteristik

Flächen können bezüglich Ihrer Topologie in Klassen eingeteilt werden. Als Klassifikationsmerkmal kann die Eulercharakteristik χ oder, bei Beschränkung auf geschlossene Flächen, der topologische Genus g verwendet werden. Die Eulercharakteristik χ einer Fläche kann mit Hilfe einer Bedeckung der Fläche durch krummlinige Polygone definiert werden. Sei n_P die Anzahl der Polygone, n_K die Anzahl der Kanten und n_V die Anzahl der Vertizes, so gilt [80]

$$\chi \equiv n_P - n_K + n_V \quad (\text{A.10})$$

unabhängig von der gewählten Bedeckung. Der topologische Genus g einer geschlossenen Fläche beschreibt die Anzahl der "Henkel", die an eine Kugel angefügt werden müssen, um eine Fläche gleicher Topologie zu erhalten. Für geschlossene Flächen gilt $g = 1 - \chi/2$. Beispiele sind sphärische Topologie mit $g = 0$ und $\chi = 2$, toroidale Topologie mit $g = 1$ und $\chi = 0$. Für eine Kreisscheibe mit Rand ist $\chi = 1$ und g ist nicht definiert.

A.3 Satz von Gauß–Bonnet

Das Flächenintegral $\int dA K$ der Gaußschen Krümmung spielt eine besondere Rolle für die Geometrie und Physik gekrümmter Flächen. Für eine geschlossene

Fläche F besagt der Satz von Gauß–Bonnet [14, 80], daß

$$\oint dA K = 2\pi\chi(F) \quad , \quad (\text{A.11})$$

d.h. $\oint dA K$ ist eine topologische Invariante und hängt nicht von der Form der Fläche ab. Das Gauß–Bonnet Theorem läßt sich auch für Flächen mit Rand verallgemeinern. Für eine Fläche F mit n differenzierbaren geschlossenen Rändern ∂F_i gilt [14, 80]

$$\int_F dA K = 2\pi\chi(F) - \sum_{i=1}^n \oint_{\partial F_i} C_g dl_i \quad . \quad (\text{A.12})$$

Dabei bezeichnet dl_i das Linienelement entlang der Randkurve ∂F_i und C_g die geodätische Krümmung der Randkurve auf der Fläche F . Die geodätische Krümmung C_g ist für eine Flächenkurve definiert. Diese Kurve liegt auf der Fläche F und wird durch die Bogenlänge l auf F durch $\mathbf{R}(l) \equiv \mathbf{R}(s^1(l), s^2(l))$ mit $|d\mathbf{R}/dl| = 1$ parametrisiert. Die Krümmung einer Flächenkurve läßt sich in einen Anteil normal zu der Fläche und einen tangentialen Anteil zerlegen und lautet [14]

$$\frac{d^2\mathbf{R}}{dl^2} = C_n \mathbf{n} + C_g \left(\mathbf{n} \times \frac{d\mathbf{R}}{dl} \right) \quad , \quad (\text{A.13})$$

wodurch die geodätische Krümmung definiert ist. Hieraus folgt

$$C_g \equiv \left(\mathbf{n} \times \frac{d\mathbf{R}}{dl} \right) \cdot \frac{d^2\mathbf{R}}{dl^2} \quad . \quad (\text{A.14})$$

Für Geodäten auf der Fläche F ist $C_g = 0$, d.h. die geodätische Krümmung verschwindet für Geodäten.

A.4 Konforme Invarianz des Willmorefunktionalns

Konforme Abbildungen in drei Dimensionen sind Rotationen, Translationen, Skalentransformationen und die Inversion an einer Kugel. Da die Invarianz des Willmorefunktionalns (3.1) bezüglich Rotationen, Translationen und Skalentransformationen offensichtlich ist, genügt es, die Invarianz bezüglich Inversionen an einer Kugel zu zeigen [91]. Diese Inversion entspricht der Abbildung

$$\mathbf{R}' = \frac{\mathbf{R}}{R^2} \quad (\text{A.15})$$

der Ortsvektoren. Um die Transformationseigenschaften von G zu untersuchen, wird zunächst das Verhalten des Flächenelements dA und des Krümmungstensors h_{ij} betrachtet. Wird die Inversion (A.15) eingesetzt in (A.3) und (A.4), so folgt

$$dA' = \frac{1}{R^4} dA \quad . \quad (\text{A.16})$$

Für die Transformation des Krümmungstensors gilt

$$h_j^{i'} = -R^2 h_j^i - 2(\mathbf{Rn})\delta_j^i \quad , \quad (\text{A.17})$$

wobei δ_j^i die Einheitsmatrix bezeichnet. Die Hauptkrümmungen sind die Eigenwerte von h_j^i . Wird die Parametrisierung der Fläche so gewählt, daß h_j^i diagonal ist (das ist lokal immer möglich), dann folgt aus Gleichung (A.17) das Transformationsverhalten der Hauptkrümmungen C_1 und C_2 mit

$$C_i' = -R^2 C_i - 2(\mathbf{Rn}) \quad . \quad (\text{A.18})$$

Mit den Definitionen (A.8) und (A.9) folgt

$$H'^2 - K' = R^4 (H^2 - K) \quad , \quad (\text{A.19})$$

und zusammen mit Gleichung (A.16) ergibt sich

$$\int (H'^2 - K') dA' = \int (H^2 - K) dA \quad . \quad (\text{A.20})$$

Für geschlossene Flächen liefert das Integral der Gaußschen Krümmung nach dem Gauß–Bonnet Theorem (A.11) einen konstanten Wert, da unter konformen Abbildungen die Topologie der Fläche unverändert bleibt. Somit erhält man für geschlossene Flächen die konforme Invarianz

$$\oint H'^2 dA' = \oint H^2 dA \quad (\text{A.21})$$

des Willmorefunktionals

A.5 Triangulierung von Flächen

Die Triangulierung einer Fläche erfolgt, indem eine endliche Menge von Punkten der Fläche gewählt wird, und diese Punkte so durch gerade Linien verbunden werden, daß ein Netz von Dreiecken entsteht. Diese Triangulierung ist eine diskrete Approximation der Fläche. Im Kontinuumsmites verschwindender Dreiecksgröße konvergiert sie gegen die glatte Fläche. Sei n_D die Zahl der Dreiecke, n_K die Zahl der Kanten und n_V die Zahl der Eckpunkte, so gilt nach Gleichung (A.10) $\chi = n_D - n_K + n_V$, wobei χ die Eulercharakteristik der Fläche bezeichnet. Im folgenden werden die Dreiecke mit D_i , $i = 1..n_D$ bezeichnet. Zwei benachbarte Dreiecke D_i und D_j besitzen die gemeinsame Kante K_{ij} . Diese Triangulierung ist die Approximation einer glatten Fläche durch ein räumliches Polyeder.

Eine besondere Rolle bei der Betrachtung von Flächen und ihrer Triangulierungen spielen die fundamentalen Integralmaße, die Fläche A , das Volumen V und die totale mittlere Krümmung M . Aufgrund der besonderen integralgeometrischen Eigenschaften dieser Maße (Additivität und Stetigkeit) können sie nicht

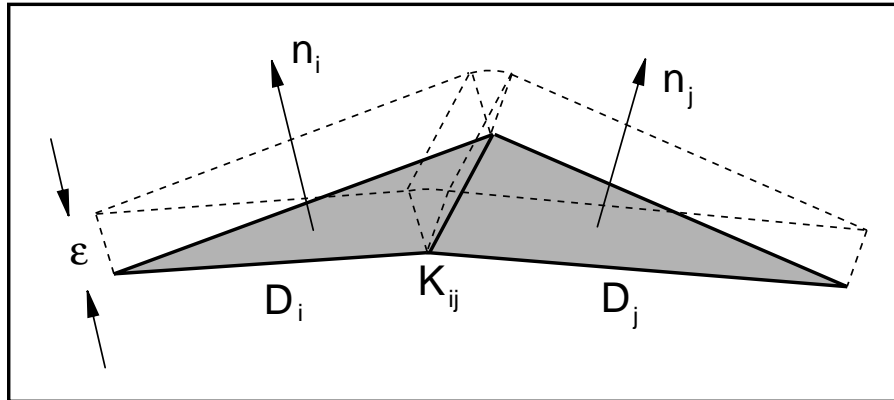


Abbildung A.1: Zwei Dreiecke D_i und D_j mit den Normalenvektoren \mathbf{n}_i und \mathbf{n}_j einer Triangulierung \mathcal{T} , zusammen mit der Parallelfläche \mathcal{T}_ϵ (unterbrochene Linien). K_{ij} bezeichnet die gemeinsame Kante der Dreiecke.

nur für glatte Flächen, sondern auch für ein räumliches Polyeder definiert werden [28]. Die Stetigkeit dieser Funktionale stellt sicher, daß die auf dem Polyeder definierten Integralmaße für beliebige Triangulierungen im Kontinuumsmites verschwindender Dreiecksflächen gegen die Werte der glatten Fläche konvergieren.

Offensichtlich gilt für die Gesamtfläche einer Triangulierung

$$A = \sum_{i=1}^{n_D} A_i \quad , \quad (\text{A.22})$$

wobei A_i die Fläche des Dreiecks D_i bezeichnet. Das von der Triangulierung eingeschlossene Volumen läßt sich darstellen als

$$V = \sum_{i=1}^{n_D} V_i \quad . \quad (\text{A.23})$$

Dabei bezeichnet

$$V_i = \frac{1}{3}(\mathbf{n}_i \mathbf{R}_i) A_i \quad (\text{A.24})$$

das mit einem Vorzeichen versehene Volumen einer Pyramide, deren Grundfläche das Dreieck D_i bildet und deren Spitze im Koordinatenursprung liegt. \mathbf{n}_i ist der nach außen gerichtete Normalenvektor des Dreiecks D_i , und \mathbf{R}_i ist der Ortsvektor eines beliebigen Eckpunktes dieses Dreiecks.

Die Darstellung des dritten Integralmaßes M ist möglich, indem neben der Triangulierung \mathcal{T} eine infinitesimal benachbarte Parallelfläche \mathcal{T}_ϵ eingeführt wird. Die Parallelfläche liegt außerhalb von \mathcal{T} und besitzt überall den Abstand ϵ von \mathcal{T} . Wie Abbildung A.1 zeigt, besteht die Parallelfläche \mathcal{T}_ϵ aus ebenen Dreiecksflächen,

die an den Kanten durch Zylindersegmente mit Radius ϵ verbunden sind. Jede Kante liefert einen Beitrag $L_{ij}\phi_{ij}/2$ zu M , wobei L_{ij} die Länge der Kante K_{ij} bezeichnet und für den Kippwinkel ϕ_{ij} benachbarter Dreiecke

$$\cos \phi_{ij} = \mathbf{n}_i \mathbf{n}_j \quad (\text{A.25})$$

gilt. Im Grenzfall $\epsilon \rightarrow 0$ erhält man, da das Integralmaß M stetig ist, die totale mittlere Krümmung

$$M = \frac{1}{2} \sum_{\langle ij \rangle} L_{ij} \phi_{ij} \quad (\text{A.26})$$

der Triangulierung \mathcal{T} , wobei die Summe über alle Kanten K_{ij} auszuführen ist. Dabei ist zu beachten, daß der Beitrag der Vertizes zu M für kleine ϵ verschwindet.

Im Gegensatz zu der totalen mittleren Krümmung M besitzt die in Gleichung (2.7) definierte Biegeenergie G nicht die Eigenschaften der Additivität und Stetigkeit [52]. Daher existiert in diesem Fall keine natürliche Verallgemeinerung dieser Größe auf einem räumlichen Polyeder. Versucht man nämlich, G auf der Parallelfäche \mathcal{T}_ϵ zu definieren, so werden die Beiträge zu $H^2 dA$ an den Kanten im Limes $\epsilon \rightarrow 0$ singulär.

Eine geeignete Diskretisierung von G läßt sich basierend auf der Definition (A.26) ableiten [71, 72]. Hierzu bestimmt man an jedem Eckpunkt V_α den Beitrag zur totalen mittleren Krümmung

$$(H \Delta A)_\alpha \equiv \sum_{\langle ij \rangle}^{(\alpha)} \frac{1}{4} L_{ij} \phi_{ij} \quad (\text{A.27})$$

der Dreiecke, die den Vertex V_α gemeinsam haben. Dabei ist über alle Kanten K_{ij} mit dem gemeinsamen Vertex V_α zu summieren. Der Faktor $1/4$ gewährleistet daß

$$M = \sum_{\alpha=1}^{n_V} (H \Delta A)_\alpha \quad (\text{A.28})$$

erfüllt ist. Das dem Vertex V_α zugeordnete Flächenelement ist

$$\Delta A_\alpha \equiv \sum_{\langle i \rangle}^{(\alpha)} \frac{1}{3} A_i \quad . \quad (\text{A.29})$$

Dabei wird über alle Dreiecke, die den Vertex V_α enthalten, summiert. Mit diesen Definitionen lautet das diskretisierte Willmorefunktional

$$G = 2\kappa \sum_{\alpha=1}^{n_V} \frac{(H \Delta A)_\alpha^2}{\Delta A_\alpha} \quad . \quad (\text{A.30})$$

Anhang B

Stabilität axialsymmetrischer Formen bezüglich spezieller konformer Abbildungen

Im Folgenden werden die Stabilitätskriterien axialsymmetrischer Formen bezüglich axialsymmetriebrechender spezieller konformer Abbildungen hergeleitet [40, 73]. Dabei wird die Stabilitätsanalyse auf axialsymmetrische Formen mit zusätzlicher Spiegelebene eingeschränkt. Der Ursprung des Koordinatensystems wird im Symmetriezentrum der Form gewählt. Unter einer infinitesimalen speziellen konformen Abbildung (3.22) mit $|\mathbf{a}| \ll 1$ lautet die Transformation der Fläche

$$A' = A - 2\mathbf{a}^2 \oint dA R^2 + 12 \oint dA (\mathbf{a} \cdot \mathbf{R})^2 + \mathbf{O}(\mathbf{a}^4) \quad . \quad (\text{B.1})$$

Eine nachfolgende Skalentransformation $\mathbf{R}'' = \lambda \mathbf{R}'$ mit $\lambda = (A'/A)^{1/2}$ stellt die ursprüngliche Fläche A wieder ein. Die Transformationen des Volumens V und der totalen mittleren Krümmung M , lauten

$$V'' = \lambda^3 V' = V(1 + a_\alpha B_{\alpha\beta}^{(V)} a_\beta) + \mathbf{O}(a^4) \quad (\text{B.2})$$

und

$$M'' = \lambda M' = M(1 + a_\alpha B_{\alpha\beta}^{(M)} a_\beta) + \mathbf{O}(a^4) \quad . \quad (\text{B.3})$$

Im Fall axialsymmetrischer Formen können $B_{\alpha\beta}^{(V)}$ und $B_{\alpha\beta}^{(M)}$ als Integrale über die Funktionen $R(S)$, $Z(S)$ und $\psi(S)$ ausgedrückt werden. Für die Stabilitätsanalyse bezüglich axialsymmetriebrechenden Moden mit $a_Z = 0$ ist nur die Berechnung von

$$B_{XX}^{(V)} = B_{YY}^{(V)} = \frac{12\pi}{A} \int_0^{S_1} dS (RZ^2 - 2R^3) + \frac{4\pi}{V} \int_0^{S_1} dS (9R^3 Z - RZ^3) \cos \psi \quad (\text{B.4})$$

und

$$B_{XX}^{(M)} = B_{YY}^{(M)} = -\frac{6V}{M} + \frac{2\pi}{M} \int_0^{S_1} dS (R^3 - RZ^2) \left(U + \frac{\sin \psi}{R} \right)$$

$$+ \frac{16\pi}{M} \int_0^{S_1} dS R^2 \sin \psi + \frac{4\pi}{A} \int_0^{S_1} dS (RZ^2 - 2R^3) \quad (\text{B.5})$$

erforderlich.

Als erstes Beispiel wird das SC-Modell betrachtet. Ausgangspunkt ist ein Ast stationärer Formen mit festem C_0 und A , als Funktion des Volumens V . Die Funktion $F(V)$ bezeichnet die Energie dieser Formen. Auf diesem Ast wird eine stationäre Form \mathcal{S}_1 mit Volumen V_1 , Energie $F(V_1)$ und totaler mittlerer Krümmung M_1 gewählt. Eine spezielle konforme Abbildung, die auf die Form \mathcal{S}_1 angewandt wird (wobei die Fläche A durch eine anschließende Reskalierung konstant gehalten wird), erzeugt eine nichtaxialsymmetrische Form \mathcal{S}_1'' der Energie

$$F_{SCT}(\mathbf{a}) = F(V_1) - 2\kappa C_0 (M_1''(\mathbf{a}) - M_1) \quad , \quad (\text{B.6})$$

dem Volumen $V_1''(\mathbf{a})$ und der totalen mittleren Krümmung $M_1''(\mathbf{a})$.

Die Energie F_{SCT} kann für axialsymmetriebrechende konforme Abbildungen mit $\mathbf{a} = (a_X, 0, 0)$ unter Verwendung von (B.2) und (B.3) in der Differenz $V_1'' - V_1$ entwickelt werden. In erster Ordnung ergibt sich

$$F_{SCT}(V_1'') = F(V_1) - 2\kappa C_0 \frac{M_1 B_{XX}^{(M)}}{V_1 B_{XX}^{(V)}} (V_1'' - V_1) + O((V_1'' - V_1)^2) \quad . \quad (\text{B.7})$$

Wie in Abbildung B.1 schematisch dargestellt ist, existiert entlang des Astes $F(V)$ eine Form \mathcal{S}_2 mit dem Volumen V_1'' und der Energie $F(V_1'')$. Die Entwicklung dieser Energie $F(V_1'')$ in erster Ordnung in $V_1'' - V_1$ lautet

$$F_{lin}(V_1'') = F(V_1) + \frac{\partial F}{\partial V} (V_1'' - V_1) \quad . \quad (\text{B.8})$$

Wenn der lineare Koeffizient von $F_{SCT}(V_1'')$ größer ist als der von $F(V_1'')$, das heißt, wenn im Grenzfall kleiner \mathbf{a}

$$F(V_1''(\mathbf{a})) \leq F_{SCT}(\mathbf{a}) \quad (\text{B.9})$$

gilt, dann erzeugt eine spezielle konforme Abbildung eine nichtaxialsymmetrische Form \mathcal{S}_1'' mit Volumen V_1'' , die eine größere Energie besitzt als die axialsymmetrische Form \mathcal{S}_2 mit gleichem Volumen. Folglich ist diese axialsymmetrische Form \mathcal{S}_2 stabil bezüglich konformer Drformationen. Die konforme Deformation ist marginal, wenn beide Koeffizienten identisch sind. Hieraus folgt das Stabilitätskriterium für das SC Modell

$$\frac{\partial F}{\partial V} V B_{XX}^{(V)} + 2\kappa C_0 M B_{XX}^{(M)} \leq 0 \quad . \quad (\text{B.10})$$

Zu beachten ist, daß $\partial F / \partial V = -P$ ist, und P aus den Lösungen der Formgleichungen bekannt ist.

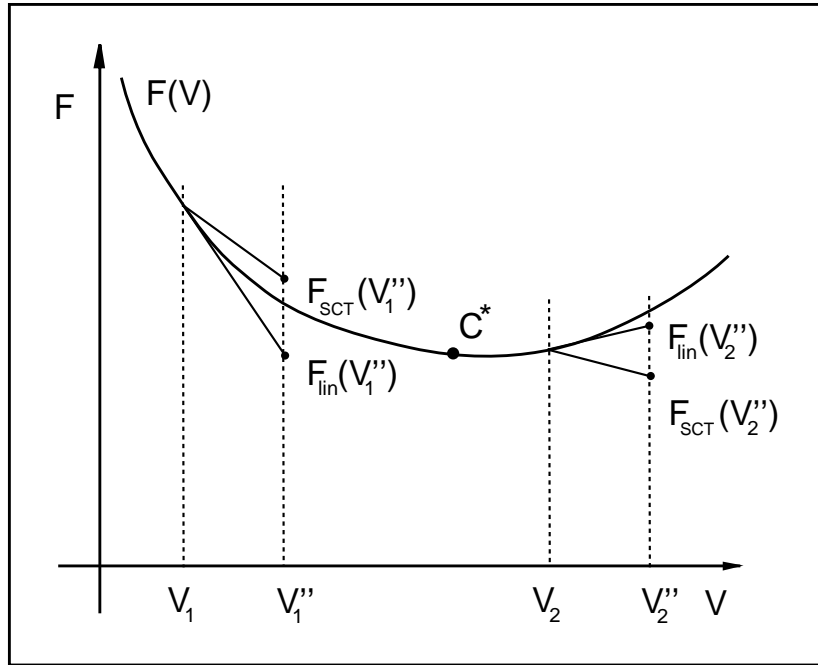


Abbildung B.1: Schematische Darstellung der Stabilitätsanalyse eines axialsymmetrischen Astes stationärer Formen mit Energie $F(V)$ bezüglich spezieller konformer Abbildungen.

Eine analoge Argumentation führt zu dem entsprechenden Stabilitätskriterium im BC-Modell. Die Energie $G(V, M)$ eines Astes axialsymmetrischer Formen im BC-Modell ist invariant unter speziellen konformen Abbildungen. Eine durch eine spezielle konforme Abbildung aus einer axialsymmetrischen Form \mathcal{S}_1 der Energie $G(V_1, M_1)$ erzeugte Form \mathcal{S}_1'' , besitzt die Energie $G_{SCT}(\mathbf{a}) = G(V_1, M_1)$, das Volumen $V_1''(\mathbf{a})$ und die totale mittlere Krümmung $M_1''(\mathbf{a})$. Der Vergleich der Energien dieser Formen \mathcal{S}_1'' mit der Energie $G(V_1''(\mathbf{a}), M_1''(\mathbf{a}))$ der Form \mathcal{S}_2 auf dem Ast axialsymmetrischer Formen führt auf das Stabilitätskriterium

$$G(V_1''(\mathbf{a}), M_1''(\mathbf{a})) \leq G(V_1, M_1) \quad . \quad (\text{B.11})$$

Die Entwicklung

$$G(V_1'', M_1'') = G(V_1, M_1) + \frac{\partial G}{\partial V}(V_1'' - V_1) + \frac{\partial G}{\partial M}(M_1'' - M_1) \quad (\text{B.12})$$

$$+ O((V_1'' - V_1)^2) + O((M_1'' - M_1)^2) \quad (\text{B.13})$$

liefert zusammen mit

$$\frac{\partial G}{\partial M} = 2\kappa C_0 \quad , \quad (\text{B.14})$$

das gleiche Stabilitätskriterium (B.10) für axialsymmetrische Formen, das oben für das SC Modell abgeleitet wurde.

Die Instabilitäten axialsymmetrischer Formen mit Spiegelsymmetrie treten im SC-Modell und im BC-Modell bei den gleichen Formen auf. Die Stabilitätsanalyse im ADE-Modell zeigt, daß diese Instabilität sogar von dem ADE-Parameter α unabhängig ist. Im ADE-Modell wird die Stabilität einer axialsymmetrischen stationären Form der Energie $W(V, M_0)$ betrachtet. Dies liefert das Stabilitätskriterium

$$\frac{\partial W}{\partial V} V B_{XX}^{(V)} - \frac{\kappa \alpha}{R_0^2} (M - M_0) M B_{XX}^{(M)} \leq 0 \quad . \quad (\text{B.15})$$

Setzt man Gleichung (2.16) in (B.15) ein, so erhält man wieder das zuerst abgeleitete Stabilitätskriterium (B.10).

Entsprechende Stabilitätskriterien können auch für Formen ohne Symmetrieebene hergeleitet werden. In diesem Fall unterscheiden sich die Stabilität axialsymmetrischer Formen für das SC-Modell und das BC-Modell. Die Stabilitätseigenschaften im ADE-Modell sind dann von dem ADE-Parameter α abhängig. Die Stabilitätsanalyse toroidaler Stomatozyten wurde nicht betrachtet. Der Grund hierfür liegt in der Beobachtung, daß die axialsymmetrischen Formen, aus denen die toroidalen Stomatozyten bifurkieren, konform stabil sind. Sie bleiben auch in den Gebieten konform stabil, in denen toroidale Stomatozyten Minima der Energie sind. Daher ist anzunehmen, daß Instabilitäten bezüglich spezieller konformer Abbildungen in den Gebieten toroidaler Stomatozyten nicht existieren.

Anhang C

Formgleichungen zweikomponentiger Vesikel

Die Formgleichungen eines aus zwei Domänen bestehenden Vesikels werden durch Variation des in (4.12) definierten Funktionals $\hat{F} = 2\pi\kappa^{(\beta)}\hat{f}$ hergeleitet. Die Kontur wird durch die Funktionen $R(t)$, $Z(t)$, $\psi(t)$ und $S(t)$ eines allgemeinen Parameters t mit $S(t_0) = S_0$, $S(t_1) = S_1$ und $S(t_2) = S_2$ parametrisiert. In dieser Parametrisierung gilt

$$\hat{f} \equiv \int_0^{t_1} dt \mathcal{K}^{(\beta)} + \int_{t_1}^{t_2} dt \mathcal{K}^{(\alpha)} + \bar{\sigma} R(t_1) \quad . \quad (\text{C.1})$$

Dabei ist

$$\mathcal{K}^{(i)} \equiv S' \mathcal{L}^{(i)} \quad (\text{C.2})$$

mit $i = \alpha$ oder $i = \beta$, und

$$\begin{aligned} \mathcal{L}^{(i)} \equiv & \frac{\mu^{(i)}}{2} R \left(\frac{\psi'}{S'} + \frac{\sin \psi}{R} - C_0^{(i)} \right)^2 \\ & + \bar{\Sigma}^{(i)} R + \frac{1}{2} \bar{P} R^2 \sin \psi + \gamma \left(\frac{R'}{S'} - \cos \psi \right) \quad , \end{aligned} \quad (\text{C.3})$$

ist die in Gleichung (3.4) eingeführte Lagrangefunktion¹, in der Parametrisierung durch t . Dabei bezeichnen Striche Ableitungen nach t . Alle Parameter sind mit $\kappa^{(\beta)}$ reskaliert worden: $\bar{\sigma} = \sigma/\kappa^{(\beta)}$, $\bar{\Sigma}^{(\alpha)} = \Sigma^{(\alpha)}/\kappa^{(\beta)}$, $\bar{\Sigma}^{(\beta)} = \Sigma^{(\beta)}/\kappa^{(\beta)}$ und $\bar{P} = P/\kappa^{(\beta)}$. Ebenso auf $\kappa^{(\beta)}$ bezogen ist die relative Biegesteifigkeit

$$\mu^{(i)} \equiv \begin{cases} \kappa^{(\alpha)}/\kappa^{(\beta)} & , \quad i = \alpha \\ 1 & , \quad i = \beta \end{cases} \quad (\text{C.4})$$

¹Zu beachten ist, daß in Gleichung (C.3) $\eta = 0$ gesetzt wurde, da für Formen sphärischer Topologie keine Randbedingungen an Z gestellt werden, und die Formen stationär bezüglich der Randvariation von Z sind. Es gilt also $\partial F/\partial Z|_{S=0} = \eta = 0$ [38].

der Domänen.

Für eine Variation der Vesikelform mit

$$\psi(t) = \psi_0(t) + \delta\psi(t) \quad (\text{C.5})$$

$$R(t) = R_0(t) + \delta R(t) \quad (\text{C.6})$$

$$\gamma(t) = \gamma_0(t) + \delta\gamma(t) \quad (\text{C.7})$$

$$S(t) = S_0(t) + \delta S(t) \quad (\text{C.8})$$

gilt

$$\delta\hat{f} = \delta\hat{f}^{(\alpha)} + \delta\hat{f}^{(\beta)} + \bar{\sigma}\delta R(t_1) \quad (\text{C.9})$$

mit

$$\begin{aligned} \delta\hat{f}^{(i)} &= \int_{t_1^{(i)}}^{t_2^{(i)}} dt \left\{ \left[\frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\psi} - \frac{d}{dt} \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\psi'} \right] \delta\psi + \left[\frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial R} - \frac{d}{dt} \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial R'} \right] \delta R \right. \\ &+ \left. \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\gamma} \delta\gamma - \frac{d}{dt} \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial S'} \delta S \right\} \\ &+ \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\psi'} \delta\psi \Big|_{t_1^{(i)}}^{t_2^{(i)}} + \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial R'} \delta R \Big|_{t_1^{(i)}}^{t_2^{(i)}} + \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial S'} \delta S \Big|_{t_1^{(i)}}^{t_2^{(i)}} , \end{aligned} \quad (\text{C.10})$$

wobei $t_1^{(i)}$ und $t_2^{(i)}$ die untere bzw. die obere Intervallgrenze in der α bzw. β Domäne ist: $t_1^{(\beta)} = t_0$, $t_2^{(\beta)} = t_1$, $t_1^{(\alpha)} = t_1$ und $t_2^{(\alpha)} = t_2$. Die Variation $\delta\hat{f}$ läßt sich in Integrale über die Domänen α und β und in Randterme bei t_0 , t_1 und t_2 zerlegen.

Die Integrale über die Domänen verschwinden, wenn die Euler–Lagrange Gleichungen

$$\frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\psi} - \frac{d}{dt} \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\psi'} = 0 \quad (\text{C.11})$$

$$\frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial R} - \frac{d}{dt} \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial R'} = 0 \quad (\text{C.12})$$

$$\frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial\gamma} = 0 \quad (\text{C.13})$$

$$-\frac{d}{dt} \frac{\partial\mathcal{K}^{(i)}}{\partial S'} = 0 \quad (\text{C.14})$$

in dem jeweiligen Intervall $t_1^{(i)} < t < t_2^{(i)}$ erfüllt sind. Einsetzen der Gleichungen (C.2) und (C.3) in die Euler–Lagrange–Gleichungen (C.11)–(C.14) führt nach dem Parameterwechsel von t zur Bogenlänge S auf die bekannten Formgleichungen für Vesikel sphärischer Topologie [76].

$$\ddot{\psi} = \frac{\cos\psi \sin\psi}{R^2} - \frac{\dot{\psi}}{R} \cos\psi + \frac{\bar{P}}{2\mu^{(i)}} R \cos\psi + \frac{\gamma}{\mu^{(i)} R} \sin\psi \quad (\text{C.15})$$

$$\dot{\gamma} = \frac{\mu^{(i)}}{2}(\dot{\psi} - C_0^{(i)})^2 - \frac{\mu^{(i)} \sin^2 \psi}{2R^2} + \bar{\Sigma}^{(i)} + \bar{P}R \sin \psi \quad (\text{C.16})$$

$$\dot{R} = \cos \psi \quad (\text{C.17})$$

$$\dot{\mathcal{H}}^{(i)} = 0 \quad , \quad (\text{C.18})$$

wobei die Punkte Ableitungen nach S bezeichnen. Dabei ist

$$\begin{aligned} \mathcal{H}^{(i)} \equiv -\frac{\partial \mathcal{K}^{(i)}}{\partial S'} &= \frac{\mu^{(i)}R}{2} \left\{ \left(\frac{\psi'}{S'} \right)^2 - \left(\frac{\sin \psi}{R} - C_0^{(i)} \right)^2 \right\} - \bar{\Sigma}^{(i)}R \\ &- \frac{\bar{P}}{2}R^2 \sin \psi + \gamma \cos \psi \end{aligned} \quad (\text{C.19})$$

die in Gleichung (3.15) eingeführte Hamiltonfunktion, deren Erhaltung durch Gleichung (C.18) gewährleistet ist. Die Funktion $Z(S)$ ist durch die geometrische Relation $\dot{Z} + \sin \psi = 0$ bestimmt.

Aus der Bedingung $\delta \hat{f} = 0$ unter den Variationen $\delta S(t_0) \neq 0$, $\delta S(t_1) \neq 0$ und $\delta S(t_2) \neq 0$ folgt dann mit Gleichung (C.18)

$$\mathcal{H}^{(\alpha)} = \mathcal{H}^{(\beta)} = 0 \quad , \quad (\text{C.20})$$

das heißt, die Hamiltonfunktion verschwindet entlang der gesamten Kontur. Aus $R(S_0) = R(S_2) = 0$, $\psi(S_0) = 0$ und $\psi(S_2) = \pi$ folgt die Randbedingung $\gamma(S_0) = \gamma(S_2) = 0$.

Stationarität von \hat{f} unter den Variationen $\delta R(t_1) \neq 0$ und $\delta \psi(t_1) \neq 0$ führt mit (C.9) und (C.10) auf die Bedingungen

$$\left. \frac{\partial \mathcal{K}^{(\alpha)}}{\partial \psi'} \right|_{t=t_1+\epsilon} - \left. \frac{\partial \mathcal{K}^{(\beta)}}{\partial \psi'} \right|_{t=t_1-\epsilon} = 0 \quad (\text{C.21})$$

$$\left. \frac{\partial \mathcal{K}^{(\alpha)}}{\partial R'} \right|_{t=t_1+\epsilon} - \left. \frac{\partial \mathcal{K}^{(\beta)}}{\partial R'} \right|_{t=t_1-\epsilon} = \bar{\sigma} \quad (\text{C.22})$$

bei $t = t_1$. Nach dem Parameterwechsel zu der Bogenlänge S erhält man aus (C.21) und (C.22) die Anschlußbedingungen (4.13) und (4.14) der Domänen α und β . Dabei ist die Stetigkeit der Funktionen $R(S)$ und $\psi(S)$ bei $S = S_1$ vorausgesetzt worden². Für den Fall $\bar{\sigma} = 0$, $\kappa^{(\alpha)} = \kappa^{(\beta)}$ und $C_0^{(\alpha)} = C_0^{(\beta)}$ einer homogenen Membran reduzieren sich die Gleichungen (4.13) und (4.14) auf Stetigkeitsbedingungen für $\dot{\psi}$ und γ bei $S = S_1$.

Die Form eines Vesikels mit zwei Domänen ist durch Lösungen der Formgleichungen (C.15)-(C.18) für die Domänen unter Berücksichtigung der Anschlußbedingungen (4.13) und (4.14) an der Domänengrenze gegeben. Dieses Verfahren

²Erlaubt man z.B. $\psi(S_1 - \epsilon) - \psi(S_1 + \epsilon) \neq 0$, so müssen $\delta \psi(t_1 - \epsilon)$ und $\delta \psi(t_1 + \epsilon)$ unabhängig variiert werden. Die Anschlußbedingung (C.21) wird dann durch zwei unabhängige Randbedingungen $\partial \mathcal{K}^{(\beta)} / \partial \psi' = 0$ und $\partial \mathcal{K}^{(\alpha)} / \partial \psi' = 0$ bei $t = t_1 \mp \epsilon$ ersetzt.

läßt sich unmittelbar auf drei Domänen verallgemeinern. In diesem Fall ist die Axialsymmetrie der Form immer noch gewährleistet, wenn zwei Domänen des Typs β auf den Polen eines Vesikels α wachsen. Die Formgleichungen und Anschlußbedingungen bleiben dann unverändert. Für mehr als drei Domänen ist die Annahme der Axialsymmetrie jedoch nicht mehr zu rechtfertigen.

Anhang D

Schönflies–Notation für Punktgruppen

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Schönflies–Notation für Punktgruppen [4]. Diese Symbole werden zur Charakterisierung der Symmetrieeigenschaften von Vesikelformen verwendet. Wenn Axialsymmetrie vorliegt, wird $n = \infty$ gesetzt.

Symbol	Bedeutung
C_n	Symmetriegruppen mit einer n -zähligen Rotationsachse
C_{nv}	Gruppen mit einer n -zähligen Rotationsachse und n Spiegelebenen, die diese Achse enthalten
C_{nh}	Gruppen mit einer n -zähligen Rotationsachse und einer Spiegelebene senkrecht zu dieser Achse
D_n	Symmetriegruppen mit einer n -zähligen Achse und zweizähligen Achsen senkrecht zur Rotationsachse
D_{nh}	Alle Elemente von D_n und eine Spiegelebene senkrecht zur n -zähligen Achse

Literaturverzeichnis

- [1] B. Alberts, D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and J.D. Watson, *Molecular biology of the cell*, second ed., Garland, New York, 1989.
- [2] P.F.F. Almeida, W.L.C. Vaz, and T.E. Thompson, *Lateral diffusion in the liquid phases of dimyristoylphosphatidylcholine/cholesterol lipid bilayers: A free volume analysis*, *Biochemistry* **31** (1992), 6739–6747.
- [3] D. Andelman, T. Kawakatsu, and K. Kawasaki, *Equilibrium shape of two-component unilamellar membranes and vesicles*, *Europhys. Lett.* **19** (1992), 57–62.
- [4] N.W. Ashcroft and N.D. Mermin, *Solid state physics*, CBS Publishing Asia Ltd., Philadelphia, 1976.
- [5] K. Berndl, *Formen von Vesikeln*, Diplomarbeit, Ludwig–Maximilians–Universität München (1990).
- [6] K. Berndl, J. Käs, R. Lipowsky, E. Sackmann, and U. Seifert, *Shape transformations of giant vesicles: Extreme sensitivity to bilayer asymmetry*, *Europhys. Lett.* **13** (1990), 659–664.
- [7] M. Bloom, E. Evans, and O.G. Mouritsen, *Physical properties of the fluid lipid–bilayer component of cell membranes: A perspective*, *Quart. Rev. Biophys.* **24** (1991), 293–397.
- [8] B. Bozic, S. Svetina, B. Zeks, and R.E. Waugh, *Role of lamellar membrane structure in tether formation from bilayer vesicles*, *Biophys. J.* **61** (1992), 963–973.
- [9] M.S. Bretscher and S. Munro, *Cholesterol and the golgi apparatus*, *Science* **261** (1993), 1280–1281.
- [10] F. Brochard and J.F. Lennon, *Frequency spectrum of the flicker phenomenon in erythrocytes*, *J. Physique* **36** (1975), 1035–1047.

- [11] P.B. Canham, *The minimum energy of bending as a possible explanation of the biconcave shape of the human red blood cell*, J. Theoret. Biol. **26** (1970), 61–81.
- [12] G. Cevc and D. Marsh, *Phospholipid bilayers: Physical principles and models*, Wiley, New York, 1987.
- [13] H.J. Deuling and W. Helfrich, *The curvature elasticity of fluid membranes: A catalogue of vesicle shapes*, J. Physique **37** (1976), 1335–1345.
- [14] M.P. do Carmo, *Differential geometry of curves and surfaces*, Prentice–Hall, New Jersey, 1976.
- [15] H.-G. Döbereiner, J. Käs, D. Noppl, I. Sprenger, and E. Sackmann, *Budding and fission of vesicles*, Biophys. J. **65** (1993), 1396–1403.
- [16] B. Duplantier, *Exact curvature energies of charged membranes of arbitrary shapes*, Physica A **168** (1990), 179–197.
- [17] B. Duplantier, R.E. Goldstein, V. Romero-Rochin, and A.I. Pesci, *Geometrical and topological aspects of electric double layers near curved surfaces*, Phys. Rev. Lett. **65** (1990), 508–511.
- [18] H.P. Duwe, J. Käs, and E. Sackmann, *Bending elastic moduli of lipid bilayers: Modulation by solutes*, J. Phys. France **51** (1990), 945–962.
- [19] E. Evans and D. Needham, *Physical properties of surfactant bilayer membranes: Thermal transitions, elasticity, rigidity, cohesion, and colloidal interactions*, J. Phys. Chem. **91** (1987), 4219–4228.
- [20] E. Evans and W. Rawicz, *Entropy-driven tension and bending elasticity in condensed–fluid membranes*, Phys. Rev. Lett. **64** (1990), 2094–2097.
- [21] E.A. Evans, *Bending resistance and chemically induced moments in membrane bilayers*, Biophys. J. **14** (1974), 923–931.
- [22] E. Farge and P.F. Devaux, *Shape changes of giant liposomes induced by an asymmetric transmembrane distribution of phospholipids*, Biophys. J. **61** (1992), 347–357.
- [23] B. Fourcade, *Theoretical results of toroidal vesicles*, J. Phys. II France **2** (1992), 1705–1724.
- [24] B. Fourcade, L. Miao, M. Rao, M. Wortis, and R.K.P. Zia, *Scaling analysis of narrow necks in curvature models of fluid lipid–bilayer vesicles*, preprint.
- [25] B. Fourcade, M. Mutz, and D. Bensimon, *Experimental and theoretical study of toroidal vesicles*, Phys. Rev. Lett. **68** (1992), 2551–2554.

- [26] C. Gebhardt, H. Gruler, and E. Sackmann, *On domain structure and local curvature in lipid bilayers and biological membranes*, Z. Naturforsch. **32c** (1977), 581–596.
- [27] M. Glaser, *Lipid domains in biological membranes*, Current Opinion in Structural Biology, Current Biology, vol. 3, 1993, pp. 475–481.
- [28] H. Hadwiger, *Altes und Neues über konvexe Körper*, Birkhäuser, Basel, 1955.
- [29] V. Heinrich, M. Brumen, R. Heinrich, S. Svetina, and B. Zeks, *Nearly spherical vesicle shapes calculated by use of spherical harmonics: Axisymmetric and nonaxisymmetric shapes and their stability*, J. Phys. II France **2** (1992), 1081–1108.
- [30] V. Heinrich, S. Svetina, and B. Zeks, *Nonaxisymmetric vesicle shapes in a generalized bilayer–couple model and the transition between oblate and prolate axisymmetric shapes*, Phys. Rev. E **48** (1993), 3112–3123.
- [31] W. Helfrich, *Elastic properties of lipid bilayers: Theory and possible experiments*, Z. Naturforsch. **28c** (1973), 693–703.
- [32] W. Helfrich, *Steric interaction of fluid membranes in multilayer systems*, Z. Naturforsch. **33a** (1978), 305–315.
- [33] W. Helfrich and R.-M. Servuss, *Undulations, steric interaction and cohesion of fluid membranes*, Il Nuovo Cimento **3D** (1984), 137–151.
- [34] L. Hsu, R. Kusner, and J. Sullivan, *Minimizing the squared mean curvature integral for surfaces in space forms*, Experimental Mathematics **1** (1992), 191–207.
- [35] J.N. Israelachvili, *Intermolecular and surface forces*, second ed., Academic Press, London, 1991.
- [36] F. Jülicher, *Supercoiling transitions of closed DNA*, Phys. Rev. E, in press.
- [37] F. Jülicher and R. Lipowsky, *Domain–induced budding of vesicles*, Phys. Rev. Lett. **70** (1993), 2964–2967.
- [38] F. Jülicher and U. Seifert, *Shape equations of axisymmetric vesicles: A clarification*, submitted to Phys. Rev. E.
- [39] F. Jülicher, U. Seifert, and R. Lipowsky, *Conformal degeneracy and conformal diffusion of vesicles*, Phys. Rev. Lett. **71** (1993), 452–455.
- [40] F. Jülicher, U. Seifert, and R. Lipowsky, *Phase diagrams and shape transformations of toroidal vesicles*, J. Phys. II France **3** (1993), 1681–1705.

- [41] H. Karcher, U. Pinkall, and I. Sterling, *New minimal surfaces in S^3* , J. Differential Geometry **28** (1988), 169–185.
- [42] J. Käs and E. Sackmann, *Shape transitions and shape stability of giant phospholipid vesicles in pure water induced by area-to-volume changes*, Biophys. J. **60** (1991), 825–844.
- [43] T. Kawakatsu, D. Andelman, K. Kawasaki, and K. Taniguchi, *Phase transitions and shape of two component membranes and vesicles I: Strong segregation limit*, J. Phys. II France **3** (1993), 971–997.
- [44] R. Kusner, *Comparison surfaces for the Willmore problem*, Pacific J. Math. **138** (1989), 317–345.
- [45] H.B. Lawson, *Complete minimal surfaces in S^3* , Ann. Math. **92** (1970), 335–374.
- [46] S. Leibler, *Curvature instability in membranes*, J. Physique **47** (1986), 507–516.
- [47] S. Leibler and D. Andelman, *Ordered and curved meso-structures in membranes and amphiphilic films*, J. Phys. **48** (1987), 2013–2018.
- [48] R. Lipowsky, *The conformation of membranes*, Nature **349** (1991), 475–481.
- [49] R. Lipowsky, *Budding of membranes induced by intramembrane domains*, J. Phys. II France **2** (1992), 1825–1840.
- [50] R. Lipowsky, *Domain-induced budding of fluid membranes*, Biophys. J. **64** (1993), 1133–1138.
- [51] D. Marsh, *CRC handbook of lipid bilayers*, CRC Press, Boca Raton, 1990.
- [52] K.R. Mecke, *Integralgeometrie in der Statistischen Physik*, Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München, (1993).
- [53] L. Miao, *Equilibrium shapes and shape transitions of fluid lipid-bilayer vesicles*, Ph.D. thesis, Simon Fraser University (1992).
- [54] L. Miao, B. Fourcade, M. Rao, M. Wortis, and R.K.P. Zia, *Equilibrium budding and vesiculation in the curvature model of fluid lipid vesicles*, Phys. Rev. A **43** (1991), 6843–6856.
- [55] L. Miao, U. Seifert, M. Wortis, and H.-G. Döbereiner, *Budding transitions of fluid-bilayer vesicles: The effect of area-difference elasticity*, Phys. Rev. E, in press.
- [56] X. Michalet, private Mitteilung.

- [57] X. Michalet and D. Bensimon, *Observed morphology and shape transformations of vesicles of toroidal topology*, in preparation.
- [58] X. Michalet and D. Bensimon, *Observed n -holed vesicles ($n \geq 2$)*, in preparation.
- [59] X. Michalet, D. Bensimon, and B. Fourcade, *Fluctuating vesicles of non-spherical topology*, Phys. Rev. Lett. **72** (1994), 168–171.
- [60] R. Mosseri, J.F. Sadoc, and J. Charvolin, *Some remarks on the shape of toroidal vesicles*, The Structure and Conformation of Amphiphilic Membranes (R. Lipowsky, D. Richter, and K. Kremer, eds.), Springer Proceedings in Physics, vol. 66, 1992, pp. 97–100.
- [61] M. Mutz and D. Bensimon, *Observation of toroidal vesicles*, Phys. Rev. A **43** (1991), 4525–4527.
- [62] M. Mutz and W. Helfrich, *Bending rigidities of some biological model membranes as obtained from the fourier analysis of contour sections*, J. Phys. France **51** (1990), 991–1002.
- [63] D. Nelson, T. Piran, and S. Weinberg (eds.), *Statistical mechanics of membranes and surfaces*, World Scientific, Singapore, 1989.
- [64] Z.-C. Ou-Yang, *Anchor ring-vesicle membranes*, Phys. Rev. A **41** (1990), 4517–4520.
- [65] Z.-C. Ou-Yang and W. Helfrich, *Bending energy of vesicle membranes: General expressions for the first, second and third variation of the shape energy and applications to spheres and cylinders*, Phys. Rev. A **39** (1989), 5280–5288.
- [66] M.A. Peterson, *Shape fluctuations of red blood cells*, Mol. Cryst. Liq. Cryst. **127** (1985), 159–186.
- [67] U. Pinkall and I. Sterling, *Willmore surfaces*, The Mathematical Intelligencer **9** (1987), 38–43.
- [68] P.A. Rice and H.M. McConnell, *Critical shape transitions of monolayer lipid domains*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA **86** (1989), 6445–6448.
- [69] E. Sackmann, *Molecular and global structure and dynamics of membranes and lipid bilayers*, Can. J. Phys. **68** (1990), 999–1012.
- [70] M.B. Schneider, J.T. Jenkins, and W.W. Webb, *Thermal fluctuations of large quasi-spherical bimolecular phospholipid vesicles*, J. Phys. **45** (1984), 1457–1472.

- [71] W. Schnitzler, *Simulation und Analyse dreidimensionaler Vesikel- und Erythrozytenformen*, Diplomarbeit RWTH Aachen (1993).
- [72] W. Schnitzler and F. Jülicher, in Vorbereitung.
- [73] U. Seifert, *Conformal transformations of vesicle shapes*, J. Phys. A: Math. Gen. **24** (1991), L573–L578.
- [74] U. Seifert, *Vesicles of toroidal topology*, Phys. Rev. Lett. **66** (1991), 2404–2407.
- [75] U. Seifert, *Curvature-induced lateral phase segregation in two-component vesicles*, Phys. Rev. Lett. **70** (1993), 1335–1338.
- [76] U. Seifert, K. Berndl, and R. Lipowsky, *Shape transformations of vesicles: Phase diagrams for spontaneous-curvature and bilayer-coupling models*, Phys. Rev. A **44** (1991), 1182–1202.
- [77] U. Seifert and R. Lipowsky, *Adhesion of vesicles*, Phys. Rev. A **42** (1990), 4768–4771.
- [78] U. Seifert, L. Miao, H.-G. Döbereiner, and M. Wortis, *Budding transition for bilayer fluid vesicles with area-difference elasticity*, The Structure and Conformation of Amphiphilic Membranes (Berlin) (R. Lipowsky, D. Richter, and K. Kremer, eds.), Springer Proceedings in Physics, vol. 66, Springer, 1991, pp. 93–96.
- [79] M.P. Sheetz and S.J. Singer, *Biological membranes as bilayer couples. A molecular mechanism of drug-erythrocyte interactions*, Proc. Natl. Acad. Sci. (USA) **71** (1974), 4457–4461.
- [80] M. Spivak, *Differential geometry*, Publish or Perish, Houston, 1979.
- [81] L. Stryer, *Biochemistry*, W.H Freeman and Company, New York, 1988.
- [82] S. Svetina, M. Brumen, and B. Zeks, *Lipid bilayer elasticity and the bilayer couple interpretation of red cell shape transformations and lysis*, Stud. Biophys. **110** (1985), 177–184.
- [83] S. Svetina, A. Ottova-Leitmanova, and R. Glaser, *Membrane bending energy in relation to bilayer couples concept of red blood cell shape transformations*, J. theor. Biol. **94** (1982), 13–23.
- [84] S. Svetina and B. Zeks, *Membrane bending energy and shape determination of phospholipid vesicles and red blood cells*, Eur. Biophys. J. **17** (1989), 101–111.

- [85] C. Tanford, *The hydrophobic effect: Formation of micelles and biological membranes*, Wiley, New York, 1980.
- [86] G. Thomsen, *Grundlagen der konformen Flächentheorie*, Abh. Math. Sem. Univ. Hamburg **3** (1924), 31–56.
- [87] M.R. Vist and J.H. Davis, *Phase equilibria of cholesterol/dipalmitoyl-phosphatidylcholine mixtures: ^2H nuclear magnetic resonance and differential scanning calorimetry*, Biochemistry **29** (1990), 451–464.
- [88] R.E. Waugh, J. Song, S. Svetina, and B. Zeks, *Local and nonlocal curvature elasticity in bilayer membranes by tether formation from lecithin vesicles*, Biophys. J. **61** (1992), 974–982.
- [89] W. Wiese, W. Harbich, and W. Helfrich, *Budding of lipid bilayer vesicles and flat membranes*, J. Phys.: Cond. Matter **4** (1992), 1647–1657.
- [90] W. Wiese and W. Helfrich, *Theory of vesicle budding*, J. Phys.: Cond. Matter **2** (1990), SA329–SA332.
- [91] T.J. Willmore, *Total curvature in riemannian geometry*, Ellis Horwood, Chichester, 1982.
- [92] M. Wortis, U. Seifert, K. Berndl, B. Fourcade, L. Miao, M. Rao, and R.K.P. Zia, *Curvature-controlled shapes of lipid-bilayer vesicles: Budding, vesiculation and other phase transitions*, Dynamical phenomena at interfaces, surfaces and membranes (New York) (D. Beysens, N. Boccara, and G. Forgacs, eds.), Nova Science, 1991, pp. 221–236.
- [93] S.H.-W. Wu and H.M. McConnell, *Phase separations in phospholipid membranes*, Biochemistry **14** (1975), 847–854.
- [94] P.L. Yeagle, *Biology of cholesterol*, CRC Press, Boca Raton, 1988.
- [95] A. Zilker, H. Engelhardt, and E. Sackmann, *Dynamic reflection interference contrast (RIC-) microscopy: A new method to study surface excitations of cells and to measure membrane bending elastic moduli*, J. Physique **48** (1987), 2139–2151.