

Научная статья

## Влияние биомеханических параметров эритроцита и вязкости окружающей жидкости на гидродинамическое взаимодействие с твердой стенкой

А.В. Беляев

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация

Механические взаимодействия эритроцитов со стенками сосудов во многом определяют характер течения крови в капиллярах, артериолах и венах. Теоретическое понимание принципов этого гидродинамического процесса необходимо для всестороннего биофизического описания кровотока в микроциркуляторной системе, а также при создании медицинских микрофлюидных устройств для работы с образцами крови. В настоящей работе с помощью численных методов изучалось поведение одиночного эритроцита вблизи твердой плоской поверхности в условиях сдвигового течения вязкой ньютоновской жидкости. Цель исследования заключалась в выявлении характера движения эритроцита в зависимости от его биомеханических параметров и гидродинамических условий. Для решения поставленных задач использована численная модель, в которой сочетаются метод динамики частиц и метод решеточных уравнений Больцмана с интегралом столкновений в форме Бхатнагара–Гросса–Крука. Механическая модель эритроцита учитывает упругость на растяжение, на изгиб, а также силы, способствующие сохранению площади мембраны и объема клетки. Компьютерное моделирование траекторий движения эритроцита в различных гидродинамических условиях показало, что скорость отталкивания клетки от твердой стенки линейно зависит от скорости сдвига, немонотонно изменяется по мере удаления эритроцита от стенки и убывает на больших расстояниях. Наиболее отчетливо подъемный эффект проявляется, когда эритроцит движется в режиме «гусеничной ленты» при высоких напряжениях сдвига. Биомеханические параметры эритроцита варьировались для количественной оценки зависимости скорости подъема от упругих свойств и объема клетки.

*Ключевые слова:* течение крови, гемодинамика, эритроцит, гидродинамическое взаимодействие, численное моделирование

*Получение:* 15.11.2025 / *Публикация онлайн:* 25.02.2026

УДК 532.5.032; 532.582.7; 612.135; 004.942

### 1. Введение

Механические взаимодействия красных клеток крови — эритроцитов — со стенками кровеносных сосудов оказывают существенное влияние на кровоток в капиллярах, артериолах и венах, образующих микроциркуляторное русло (МЦР) кровеносной системы. Эксперименты Фареуса и Линдквиста [1] показали, что в каналах диаметром  $10 < D < 100$  мкм наблюдаемая вязкость крови снижается при уменьшении  $D$ . Дальнейшее сужение сосуда до размеров, характерных для капилляров (5–10 мкм), приводит к обратному эффекту [2, 3]. Более поздние исследования выявили, что снижение наблюдаемой вязкости в микрососуде с кровью обусловлено формированием обедненного эритроцитами пристеночного слоя [4, 5]. Физические причины этого явления служат предметом исследований и дискуссии.

В ряде работ получено, что агрегация эритроцитов способствует их концентрации в центре сосуда, вдали от стенки [6, 7]. Тем не менее, результаты экспериментальной работы [8] свидетельствуют о противоположном реологическом эффекте: агрегация увеличивает эффективную вязкость крови в микрососудах, несмотря на расширение бесклеточного слоя около стенок. В то же время на деформируемую клетку — везикулу, помещенную вблизи твердой поверхности в сдвиговом потоке вязкой жидкости, действует «подъемная» сила гидродинамической природы [9–12]. Следует отметить ее существенное отличие в случае упругих деформируемых клеток крови от эффекта Саффмана [13], который характерен для твердых частиц и имеет инерционную природу. На гидродинамическое отталкивание от стенки могут оказывать влияние как упругие свойства эритроцита, так и реологические свойства окружающей жидкости. Для системного биофизического описания гемодинамических явлений в МЦР [14–16] и для разработки биомедицинских микрофлюидных устройств [17, 18] важным является детальное теоретическое понимание принципов гидродинамических взаимодействий клеток крови со стенками кровеносных сосудов. Кроме того, исследование гемодинамических явлений в зависимости от физиологических особенностей эритроцитов в норме и при патологии также представляет актуальную научную задачу [19–22].

В ряде теоретических и экспериментальных работ исследуется динамика цельной крови или концентрированной суспензии эритроцитов [3, 6, 7, 20, 23–26]. В такой системе, состоящей из множества взаимодействующих друг с другом клеток, гидродинамическая природа отталкивания эритроцита от стенки оказывается «в тени» других физических и биомеханических эффектов, в частности, агрегации клеток крови и их столкновений. В некоторых экспериментальных работах изучается *in vitro* течение сильно разбавленных суспензий и динамика одиночных клеток крови для выявления взаимосвязи механических свойств клетки с характером движения в различных гидродинамических условиях [9, 27–30]. В настоящей работе задача ставится для одиночного эритроцита с целью в чистом виде проанализировать феномен гидродинамического взаимодействия клетки с твердой стенкой микроканала. Помимо фундаментального, задача с одиночным эритроцитом имеет и практическое значение, например, при работе с одиночными клетками в «лабораториях-на-чипе» и микрофлюидных системах [31–33].

Несмотря на широкую распространенность и общепризнанную применимость методов механики сплошной среды к задачам течения многофазных сред [34], биомеханики дыхательной системы [35] и гемодинамики

в крупных сосудах [36–38], движение крови в микроканалах требует особых подходов к моделированию [23, 39]. Сложная динамика взаимодействий и столкновений клеток крови приводит к необходимости точного учета как течения несущей жидкости (плазмы крови), так и деформаций погруженных в нее объектов (клеток). Сложная двояко-вогнутая форма нормального эритроцита и его нелинейные упругие свойства существенно затрудняют использование аналитических подходов, в то время как трехмерные компьютерные модели, довольно точно учитывающие биомеханические особенности эритроцитов, доказали свою эффективность в гемодинамических расчетах на клеточном масштабе [15, 16, 25, 40, 41]. Суперкомпьютерная реализация современных мезоскопических подходов позволяет воспроизвести течение плазмы крови, реалистичную сложную динамику клеток, их деформацию в процессе движения, а также исследовать особенности кровотока в физиологических и патологических условиях [19, 20, 26, 42].

Концептуальная проблема, которую решает настоящее исследование, заключается в выяснении вклада гидродинамических сил в формирование обедненного эритроцитами пристеночного слоя в кровеносных сосудах и микроканалах. Для этого на первом этапе необходимо понять, как будет двигаться одиночный эритроцит в сдвиговом потоке жидкости при отсутствии столкновений и адгезионных взаимодействий с другими объектами. Существующие модели гидродинамического взаимодействия деформируемых везикул и клеток крови с твердой стенкой описывают только случай, когда расстояние до стенки существенно превосходит размер эритроцита [10], либо не учитывают особенности формы и биомеханические свойства мембраны клетки [9]. Также в большинстве работ обсуждается только один из возможных режимов движения эритроцита, а именно при высоких напряжениях сдвига. Настоящее исследование преодолевает эти ограничения благодаря применению мезоскопической модели и точному расчету деформации эритроцита и течения крови.

Итак, в работе численно исследуются особенности динамики одиночного эритроцита вблизи твердой плоской стенки в сдвиговом потоке вязкой ньютоновской жидкости. Путем компьютерного моделирования рассчитаны траектории эритроцита при различных скоростях сдвига, значениях динамической вязкости окружающей жидкости. Для выявления зависимости характера движения от жесткости и равновесного объема клетки варьируются параметры упругой модели эритроцита.

## 2. Материалы и методы

### 2.1. Концептуальная постановка задачи

Ставится задача исследования движения и деформаций одиночного эритроцита, помещенного в вязкую ньютоновскую жидкость вблизи плоской непроницаемой твердой стенки, при наличии сдвигового течения Куэтта. Рассматривается движение эритроцита в довольно широком канале, размер которого на порядок больше, чем диаметр эритроцита. Эта модельная постановка задачи соответствует артериолам или венулам, диаметр которых может достигать 100 мкм. Диапазон скоростей сдвига в пристеночной области для таких сосудов может варьироваться от 100 до 2000 с<sup>-1</sup> (в зависимости от локализации в кровеносной системе). В случае, когда сосуд стенозирован (то есть его просвет сужен, например, за счет тромба), локальные скорости сдвига повышаются до 10000 с<sup>-1</sup>. Подобные задачи часто возникают *in vitro*: в экспериментах с проточными камерами и лабораториях-на-чипе, в которых исследуется течение разбавленных суспензий клеток крови. В экспериментах с искусственными каналами значения скорости сдвига могут варьироваться в широком диапазоне.

### 2.2. Математическая постановка задачи

Трехмерная численная модель, использованная в расчетах, имеет в основе комбинацию метода решеточного уравнения Больцмана и метода динамики частиц [41, 43]. Уравнение движения частиц, составляющих эритроцит, вытекает из второго закона Ньютона, подобно тому, как это происходит в широко распространенных методах молекулярной динамики или динамики диссипативных частиц. Движение частиц и скорость течения окружающей жидкости связаны посредством вязкой силы, рассчитываемой по закону Стокса. Согласно третьему закону Ньютона, связь имеет взаимный характер.

### 2.3. Уравнения для жидкости

Расчет течений вязкой жидкости в системе производится с помощью метода решеточных уравнений Больцмана (Lattice Boltzmann) с интегралом столкновений в форме Бхатнагара–Гросса–Крука [44, 45]. Метод основан на решении кинетического уравнения Больцмана, описывающего пространственно-временные изменения одночастичной функции распределения  $f(\mathbf{x}, \mathbf{u}, t)$ :

$$\frac{\partial f}{\partial t} + \mathbf{u} \cdot \frac{\partial f}{\partial \mathbf{x}} + \frac{\mathbf{F}}{m} \cdot \frac{\partial f}{\partial \mathbf{u}} = -\frac{f - f^{eq}}{\tau},$$

где  $\mathbf{x}$  — координата частицы,  $\mathbf{u}$  — скорость частицы,  $\mathbf{F}$  — сила, действующая на частицу,  $m$  — масса частицы,  $\tau$  — время релаксации,  $f^{eq}$  — равновесная функция распределения. Время релаксации  $\tau$  связано с кинематической вязкостью жидкости  $\nu = c_s^2(\tau - \Delta t/2)$ , решеточной скоростью звука  $c_s$  и шагом по времени  $\Delta t$ . Равновесная функция распределения соответствует разложению в ряд распределения Максвелла–Больцмана для малых скоростей [44, 46].

Используется стандартная трехмерная дискретизация на регулярной кубической сетке с 19-ю векторами элементарных скоростей D3Q19 [44]. Длина ребра элементарной ячейки кубической решетки ( $a = 1$  мкм) в ходе

каждого расчета остается постоянной, сгущение не проводится. Набор дискретных элементарных скоростей  $\{c_i\}$  стандартный для данной реализации:

$$c_i = \frac{a}{\Delta t} \begin{cases} (0,0,0) & (i=0), \\ (\pm 1,0,0), (0,\pm 1,0), (0,0,\pm 1) & (i=1,2,\dots,6), \\ (\pm 1,\pm 1,0), (0,\pm 1,\pm 1), (\pm 1,0,\pm 1) & (i=7,8,\dots,18). \end{cases}$$

Далее для удобства записи вводится обозначение:  $f_i(\mathbf{x},t) \equiv f(\mathbf{x},c_i,t)$ .

Дискретная (или решеточная) функция распределения  $f_i(\mathbf{x},t)$  подчиняется следующему уравнению [43, 47]:

$$f_i(\mathbf{x} + c_i \Delta t, t + \Delta t) - f_i(\mathbf{x}, t) = -\frac{\Delta t}{\tau} [f_i(\mathbf{x}, t) - f_i^{eq}(\mathbf{x}, t)] + \Delta t \cdot F_i(\mathbf{x}, t). \quad (1)$$

Слагаемое  $F_i(\mathbf{x},t)$  учитывает любые внешние силы, действующие на жидкость, включая силы взаимодействия частиц с жидкостью:

$$F_i(\mathbf{x},t) = \left(1 - \frac{\Delta t}{2\tau}\right) w_i \left[ \frac{c_i - \mathbf{u}}{c_s^2} + \frac{c_i \cdot \mathbf{u}}{c_s^4} c_i \right] \cdot \mathbf{F},$$

где  $\mathbf{F}$  — объемная плотность силы, а нормированные весовые коэффициенты  $\{w_i\}$  соответствуют выбранному набору элементарных скоростей  $\{c_i\}$  [44, 46]. Скорость и плотность жидкости определяются через дискретную функцию распределения [47]:

$$\rho \mathbf{u} = \sum_i c_i f_i + \frac{1}{2} \Delta t \cdot \mathbf{F}, \quad (2)$$

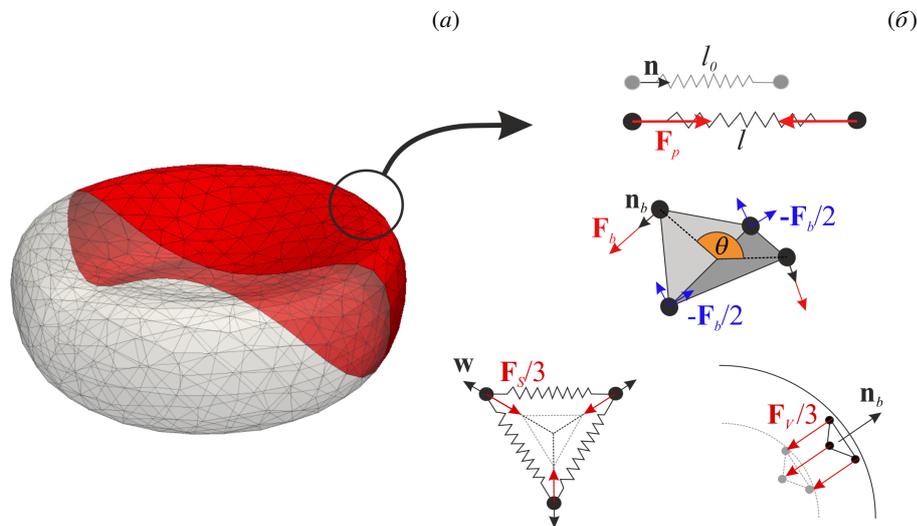
$$\rho = \sum_i f_i. \quad (3)$$

На твердых границах  $z = 0$  и  $z = b_z$  для решеточной функции распределения используется стандартное условие «отскока назад» при трансляции через твердую границу [48]. На остальных границах расчетной области выполняется периодическое граничное условие.

### 2.4. Уравнения движения частиц

Эритроцит в модели выглядит как трехмерный подвижный деформируемый объект, составленный из конечных элементов. Упругая сетка, представляющая эритроцит (Рис. 1а), состоит из 601 узла и 1198 треугольных элементов. Такое приближение согласуется с биологической структурой спектриновой сети, образующей каркас реального эритроцита. Количество узлов сетки не изменяется в ходе моделирования, поскольку вопросы перестройки спектриновой сети и гемолиза (разрушения эритроцитов) находятся за рамками стоящей перед автором задачи. Начальная форма клетки задается в виде нормальной физиологической формы эритроцита — двояко-вогнутого дисковидного тела вращения радиусом 3.8 мкм, как описано в работе [25].

В модели движение частиц, составляющих эритроцит, описывается уравнениями, следующими из второго закона Ньютона, подобно тому, как это делается в распространенных методах молекулярной динамики или



**Рис. 1.** Биомеханическая модель мембраны эритроцита: эритроцит в разрезе (для иллюстрации равновесной формы клетки) и расчетная сетка (а); силы упругости, учитываемые в модели (б)

динамики диссипативных частиц. Радиус-вектор  $\mathbf{r}$  и скорость  $\mathbf{v}$  каждой частицы находятся из решения следующих дифференциальных уравнений:

$$\frac{d\mathbf{v}}{dt} = \frac{(\mathbf{F}_{el} + \mathbf{F}_{int} + \mathbf{F}_{St})}{m}, \quad \frac{d\mathbf{r}}{dt} = \mathbf{v}, \quad (4)$$

где полная сила, действующая на частицу, состоит из упругих сил  $\mathbf{F}_{el}$ , несвязанных потенциальных взаимодействий  $\mathbf{F}_{int}$  и сил вязкого трения  $\mathbf{F}_{St}$ .

Биомеханическая модель мембраны эритроцита учитывает упругость на растяжение ребер элементов сетки, изгиб двугранных углов между соседними треугольными элементами сетки эритроцита, а также обеспечивает постоянство площади поверхности мембраны и объема клетки (Рис. 1б):

$$\mathbf{F}_{el} = \mathbf{F}_p + \mathbf{F}_b + \mathbf{F}_S + \mathbf{F}_V.$$

В предположении, что два соседних узла сетки соединяются пружиной, при ее одноосном растяжении и сжатии получают следующие силы упругости  $\mathbf{F}_p$ :

$$\mathbf{F}_p = \frac{k_p \Delta l}{1 - (\Delta l / \Delta l_{max})^2} \mathbf{n},$$

где  $k_p$  — константа упругости пружины, соединяющей два соседних узла сетки,  $\Delta l = l - l_0$  — изменение длины пружины,  $\Delta l_{max} = l_0$  — максимально возможное удлинение пружины,  $\mathbf{n}$  — единичный вектор, направленный из рассматриваемого узла в соседний.

Сила изгибной упругости  $\mathbf{F}_b$  действует таким образом, что сохраняется равновесный угол  $\theta_0 = \pi$  между двумя соседними треугольными элементами сетки, имеющими общую сторону:

$$\mathbf{F}_b = k_b (\theta - \theta_0) \mathbf{n}_b,$$

где константа  $k_b$  характеризует изгибную жесткость мембраны эритроцита,  $\Delta\theta = \theta - \theta_0$  — отклонение двугранного угла между двумя соседними треугольниками от  $\theta_0 = \pi$ ,  $\mathbf{n}_b$  — единичный вектор нормали к данному конечному элементу мембраны, направленный наружу. Сила  $\mathbf{F}_b$  приложена к вершине, не принадлежащей общему ребру двух смежных треугольников, а противоположная сила, деленная на два, — к двум вершинам, лежащим на общем ребре.

В модели также учитываются силы, связанные с сохранением площади поверхности мембраны  $\mathbf{F}_S$ :

$$\mathbf{F}_S = -k_S \frac{\Delta S}{S_0} \mathbf{w},$$

где параметр  $k_S$  — коэффициент жесткости мембраны на растяжение,  $\Delta S = S - S_0$  — изменение площади поверхности клетки,  $\mathbf{w}$  — единичный вектор, направленный из центра масс треугольника к его вершине.

Для сохранения объема эритроцита в модель вводится сила  $\mathbf{F}_V$ :

$$\mathbf{F}_V = -k_V \frac{\Delta V}{V_0} S_i \mathbf{n}_b,$$

где  $k_V$  — коэффициент сохранения объема,  $S_i$  — площадь  $i$ -го треугольного элемента сетки,  $\Delta V = V - V_0$  — изменение объема клетки. Силы  $\mathbf{F}_S$  и  $\mathbf{F}_V$  равномерно распределены по вершинам  $i$ -го треугольника сетки с коэффициентом 1/3.

Сила несвязанного взаимодействия рассчитывается исходя из потенциальной энергии системы:  $\mathbf{F}_{int} = -\nabla \Pi$ . Между узлами сетки, представляющей мембрану эритроцита, действует сила отталкивания, задаваемая как потенциал Леннарда–Джонса —  $U_{LJ}(r)$ , для избежания «самопроникновения» мембраны при деформации. Силы реакции опоры, возникающие между клеткой и стенкой при их механическом контакте, моделируются с помощью усеченного потенциала «мягких сфер»:

$$U_{ss}(r) = \frac{B}{(r + r_{off})^2}, \quad r < r_c. \quad (5)$$

При этом  $B$  — константа,  $r_{off}$  — смещение асимптоты потенциала, а расстояние усечения  $r_c = 0.3$  мкм много меньше размера эритроцита. Таким образом, энергия взаимодействия (5) равняется нулю при  $r > r_c$ , и соответствующая сила не влияет на характер движения клетки при отсутствии непосредственного контакта со стенкой. Полная потенциальная энергия парного взаимодействия имеет вид:

$$\Pi(r) = U_{ss}(r) + U_{LJ}(r).$$

Взаимодействие между эритроцитом и окружающей жидкостью реализуется посредством силы вязкого трения, рассчитываемой по формуле Стокса:

$$\mathbf{F}_{St} = -\xi [\mathbf{v}_i - \mathbf{u}(\mathbf{r}, t)], \quad (6)$$

где  $v_i$  — скорость  $i$ -й частицы,  $\mathbf{u}(\mathbf{r}, t)$  — скорость жидкости в рассматриваемой точке.

### 2.5. Геометрия расчетной области

Расчетная область представляет собой прямоугольный параллелепипед размером  $b_x \times b_y \times b_z = 24 \times 24 \times 32 \text{ мкм}^3$  с твердыми непроницаемыми границами сверху и снизу ( $z = 0$  и  $z = b_z$ ) и периодическими граничными условиями на остальных гранях. В начале расчета одиночный эритроцит помещается около плоской твердой стенки, которая при  $z = 0$  перпендикулярна оси  $Oz$ ; расстояние от стенки до центра масс эритроцита (ЦМЭ) составляет 2 мкм (Рис. 2а). Течение Куэтта создается в модели путем задания постоянной скорости жидкости  $u_x(z = b_z) = U$  на противоположной стенке модельной ячейки.

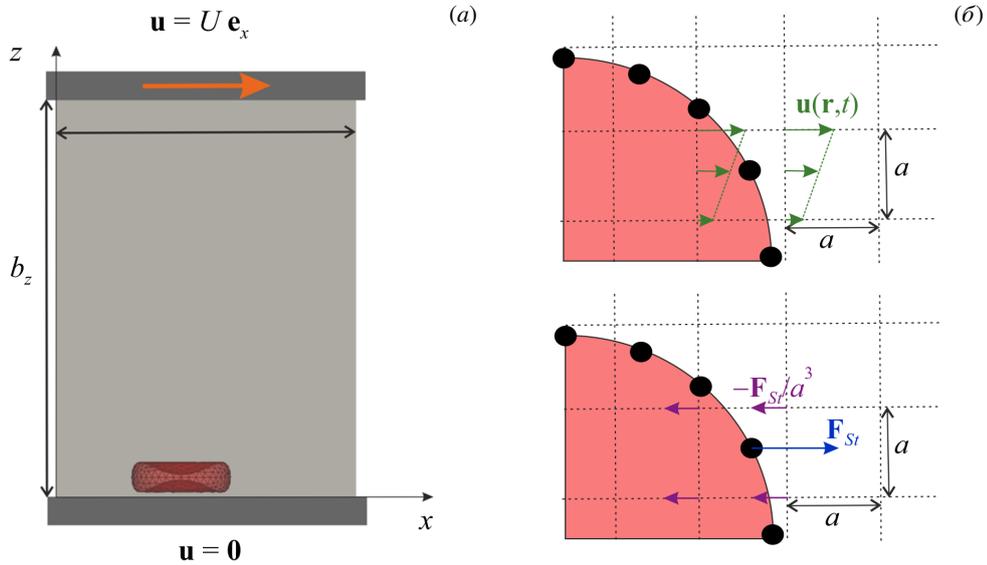


Рис. 2. Расчетная область (а) и взаимосвязи между мембраной эритроцита и решеткой Больцмана (б)

### 2.6. Численный алгоритм

Алгоритм вычислений представляется как итерационный процесс, в котором на каждом шаге по времени путем интегрирования уравнений движения (4) определяются скорости частиц жидкости (1) и силы вязкого трения (6). Интегрирование уравнений движения частиц производится с помощью скоростного алгоритма Верле [49] при постоянном шаге интегрирования  $\Delta t$ .

Расчет гидродинамических параметров модели на каждом шаге по времени осуществляется в два этапа: столкновение и распространение. Первый этап — столкновение, приводит к локальным изменениям популяций частиц за счет интеграла столкновений и внешних сил:

$$\tilde{f}_i(\mathbf{x}, t + \Delta t) = f_i(\mathbf{x}, t) - \frac{\Delta t}{\tau} [f_i(\mathbf{x}, t) - f_i^{eq}(\mathbf{x}, t)] + \Delta t \cdot F_i(\mathbf{x}, t)$$

Второй этап — распространение частиц, происходит в соответствии с набором векторов скорости  $\mathbf{c}_i$  в узлах пространственной сетки:

$$f_i(\mathbf{x} + \mathbf{c}_i \Delta t, t + \Delta t) = \tilde{f}_i(\mathbf{x}, t + \Delta t).$$

После расчета решеточной скорости жидкости, согласно выражениям (2) и (3), находится сила вязкого трения по формуле (6). Поскольку скорость жидкости определяется в узлах, для отыскания силы трения производится линейная интерполяция решеточной скорости частиц жидкости в место их положения  $\mathbf{r}$  по отношению к ближайшим узлам сетки на каждом шаге интегрирования (Рис. 2б). Далее, по указанной формуле рассчитывается сила трения, действующая на частицу, а сила противоположного знака (и той же величины) сообщается жидкости за счет распределения между ближайшими узлами объемной плотности силы  $-\mathbf{F}_{St}/a^3$ , в полном соответствии с классическим подходом, предложенным в работе [50].

### 2.7. Выбор параметров модели

В качестве стандартной модели был взят эритроцит с площадью мембраны  $S_0 = 133 \text{ мкм}^2$  и объемом  $V_0 = 80 \text{ фл}$  (1 фл =  $1 \text{ мкм}^3$ ). В целях исследования влияния объема клетки на динамику ее движения величина  $V_0$  варьировалась диапазоне от 80 до 110 фл при сохранении значения  $S_0$ .

Заданные параметры упругости мембраны клетки составляли:  $k_p = 0.05 \cdot 10^{-4} \text{ Н/м}$ ,  $k_b = 10^{-12} \text{ Н/рад}$ ,  $k_S = 10^{-9} \text{ Н}$ ,  $k_V = 10^3 \text{ Н/м}^2$ . Коэффициенты  $k_p$  и  $k_b$  подбирались заранее [42] из сравнения деформации модельного эритроцита при одноосном растяжении с экспериментальными данными (см. [51]). Коэффициенты  $k_S$  и  $k_V$  были

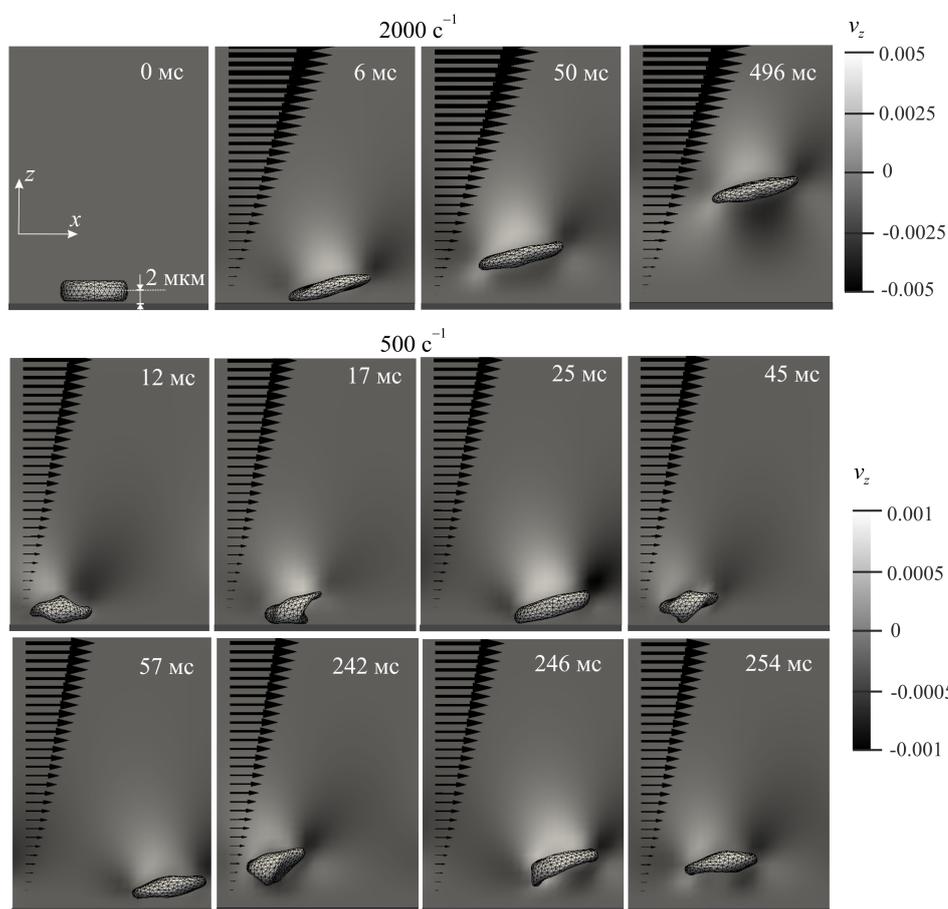
достаточно большими, чтобы при моделировании обеспечивалось соблюдаемое в экспериментах постоянство как площади, так и объема клетки, но не возникала численная неустойчивость, как показано в статье [52].

Динамическая вязкость жидкости  $\mu$  в модели варьировалась в диапазоне от 1 до 5 сП (1 сП = 1 мПа·с). Коэффициент трения  $\xi$  в уравнении (6), линейно зависящий от вязкости жидкости, подобран из сравнения деформации эритроцита в сдвиговом потоке (без твердых границ) в модельном течении и в экспериментах [28, 30]. Вязкости  $\mu = 1$  сП соответствует параметр  $\xi = 0.0286 \times 10^{-8}$  Н·с/м. Подробное описание валидации модели путем сравнения с экспериментами и процедура подбора параметра  $\xi$  опубликованы автором ранее в работе [42].

Для удобства расчетов все величины в модели были обезразмерены. В качестве масштабов длины, времени и силы использованы величины:  $[L] = 10^{-6}$  м,  $[t] = 10^{-5}$  с,  $[F] = 10^{-9}$  Н. Безразмерный шаг интегрирования по времени составлял:  $\Delta t = 0.02$ .

### 3. Результаты

Визуализация траекторий частиц модельной системы (Рис. 3) показала, что эритроцит увлекается сдвиговым течением, деформируется и, по мере движения в потоке жидкости, отталкивается от нижней твердой стенки. Удобной характеристикой течения жидкости в данной задаче является скорость сдвига:  $\dot{\gamma} = (\partial u_x / \partial z) = U/b_z$ . В расчетах этот параметр варьировался в диапазоне от 500 до 5000  $\text{с}^{-1}$ , что соответствует физиологическим пристеночным напряжениям сдвига в артериолах, стенозированных артериях, а также наблюдаемым в вискозиметрах или медицинских устройствах.



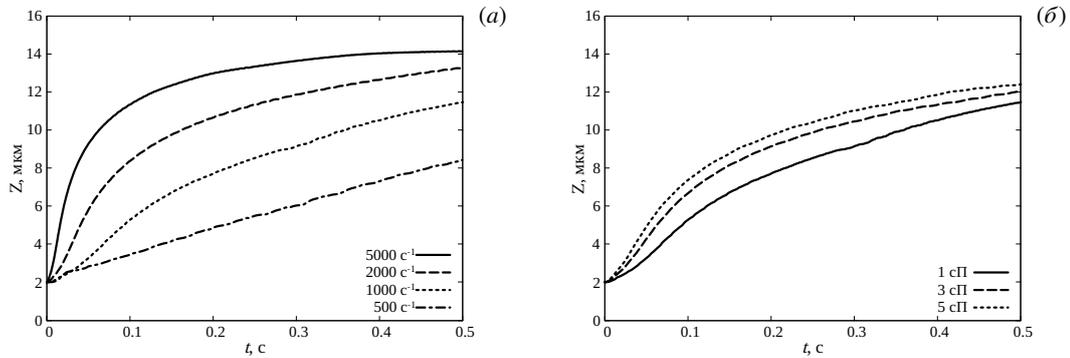
**Рис. 3.** Характер деформаций эритроцита и вторичные течения вокруг клетки в разные моменты времени при  $\dot{\gamma} = 2000 \text{ с}^{-1}$  (верхний ряд) и  $\dot{\gamma} = 500 \text{ с}^{-1}$  (средний и нижний ряды); цветом показана величина вертикальной компоненты скорости жидкости, а соответствующие значения (в безразмерных единицах) приведены на цветовых шкалах; прямые стрелки изображают профиль вектора скорости жидкости, изогнутые – направление вращения мембраны эритроцита

Характер деформации и режим движения эритроцита в модели зависит от  $\dot{\gamma}$ . При высоких скоростях (и напряжениях) сдвига мембрана эритроцита приходит в движение, напоминающее динамику «гусеничной ленты». Это хорошо согласуется с известными экспериментальными результатами [30]. Эритроцит деформируется — растягивается вдоль направления скорости. При этом ориентация большей оси эритроцита по отношению к твердой стенке при движении сохраняется, что иллюстрирует рисунок 3 для  $\dot{\gamma} = 2000 \text{ с}^{-1}$ . Вращение

мембраны происходит с постоянной частотой, близкой к скорости сдвига [42]. При малых напряжениях сдвига и физиологических значениях вязкости внешней среды движение эритроцита носит нестационарный вращательный характер [28, 42]. При малых  $\dot{\gamma}$  эритроцит в представленной модели демонстрирует вращение, совмещенное с динамическими изменениями формы клетки (см. Рис. 3) для  $\dot{\gamma} = 500 \text{ c}^{-1}$ .

Распределение  $u_z$  — вертикальной компоненты скорости жидкости, вокруг эритроцита в разные моменты времени показано на рисунке 3. Видно, что вокруг клетки и в зазоре между клеткой и стенкой возникает вторичное течение. Это течение имеет зоны как восходящих потоков, направленных от стенки, так и нисходящих потоков, ориентированных в зазор между клеткой и стенкой. Лучшее всего этот процесс заметен для режима «гусеничной ленты», когда вторичное течение и подъемное движение эритроцита являются квазистационарными. Тем не менее, для режима вращения деформированной клетки наблюдается качественно похожая картина. Отталкивание от стенки, получаемое в расчетах, обусловлено взаимодействием вторичного течения со стенкой, поскольку по мере удаления от нее распределение вертикальной компоненты скорости жидкости становится симметричным относительно ЦМЭ. При этом скорость восходящего движения клетки уменьшается.

Положение ЦМЭ вдоль вертикальной оси  $Oz$  отслеживалось в течение всего времени моделирования, а по изменению положения ЦМЭ количественно оценивался эффект подъемной силы. Результаты, представленные на рисунке 4, показывают, что эффект существенно зависит от скорости сдвига и вязкости окружающей жидкой среды. Кривые изменения вертикального расстояния от ЦМЭ до стенки имеют сигмоидальную форму, следовательно, возникающая подъемная сила должна уменьшаться по мере удаления от стенки. Динамика эритроцита состоит из двух стадий: быстрого начального подъема и медленного насыщения с уменьшением скорости подъема. При расстоянии ЦМЭ около 14 мкм от стенки вертикальное движение эритроцита в модели существенно замедляется. Представленные результаты качественно согласуются с экспериментальными данными из работы [53].



**Рис. 4.** Изменения со временем расстояния от ЦМЭ до стенки при варьировании скорости сдвига ( $\mu = 1 \text{ сП}$ ) (а) и динамической вязкости окружающей жидкости (при  $\dot{\gamma} = 1000 \text{ c}^{-1}$ ) (б)

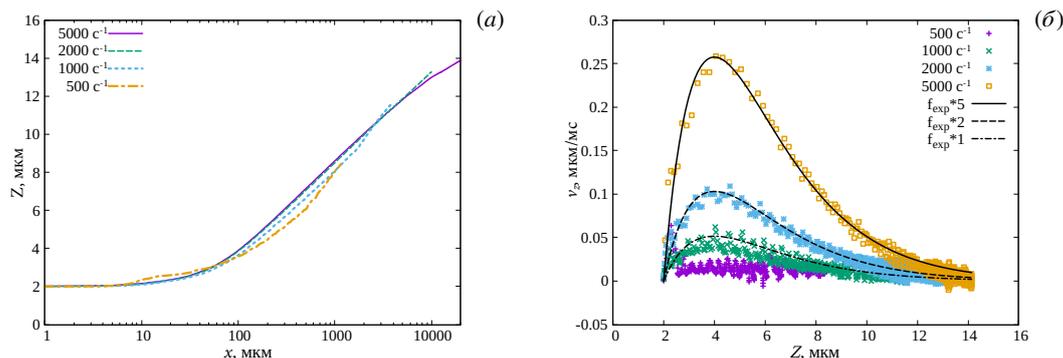
Скорость подъема эритроцита различается в зависимости от скорости сдвига. Наиболее быстрый подъем ЦМЭ от стенки на начальном этапе наблюдается при  $\dot{\gamma} = 5000 \text{ c}^{-1}$ . Самому медленному движению соответствует  $\dot{\gamma} = 500 \text{ c}^{-1}$ , при этом скорость подъема эритроцита остается практически постоянной в ходе всего расчета. Путем варьирования вязкости жидкости  $\mu$  при сохранении постоянных значений у прочих параметров модели выявлена зависимость скорости подъема эритроцита от вязкости. Наиболее быстрое подъемное движение ЦМЭ соответствует высокой вязкости:  $\mu = 5 \text{ сП} = 5 \text{ мПа}\cdot\text{с}$ . Однако количественный прирост скорости подъема (или расстояния, пройденного ЦМЭ за фиксированное время вычислений) от увеличения  $\mu$  оказывается существенно меньше, чем при наращивании скорости сдвига. Следовательно, эффект отталкивания от стенки нельзя объяснить ростом напряжения сдвига  $\tau = \mu\dot{\gamma}$  в окружающей жидкости. Замедление подъема эритроцита не связано с наличием верхней стенки в модели: это проверено путем увеличения вертикального размера  $b_z$  расчетной ячейки.

При варьировании скорости сдвига в модели и прочих равных параметрах построенные в плоскости  $Oxz$  траектории ЦМЭ демонстрируют практически универсальный характер (Рис. 5а). Траектория эритроцита при  $\dot{\gamma} = 500 \text{ c}^{-1}$  несколько отклоняется от общего поведения кривых вследствие нестационарного режима движения, однако для всех  $\dot{\gamma} > 1000 \text{ c}^{-1}$  эритроцит совершает движение, подобное «гусеничной ленте», и расстояние до стенки монотонно возрастает с увеличением пути, пройденного в горизонтальном направлении. При этом кривые для  $\dot{\gamma} = 2000 \text{ c}^{-1}$  и  $5000 \text{ c}^{-1}$  практически совпадают. На рисунке 5б представлены мгновенные значения вертикальной скорости ЦМЭ —  $v_z$ , в зависимости от расстояния  $Z$  между центром эритроцита и стенкой, построенные по данным тех же модельных расчетов. Можно заметить, что зависимость  $v_z(Z)$  с максимумом вблизи  $Z = 4 \text{ мкм}$  ведет себя немонотонно при всех режимах движения типа «гусеничной ленты» ( $\dot{\gamma} \geq 1000 \text{ c}^{-1}$ ). При  $\dot{\gamma} = 500 \text{ c}^{-1}$  скорость подъема  $v_z$  невелика и имеет осциллирующий характер вследствие вращательного движения эритроцита.

Максимум  $v_z$  изменяется линейно с величиной скорости сдвига  $\dot{\gamma}$ . На рисунке 5б данные, полученные в компьютерной модели для скоростей сдвига 1000, 2000 и 5000  $\text{c}^{-1}$ , аппроксимируются функцией вида:

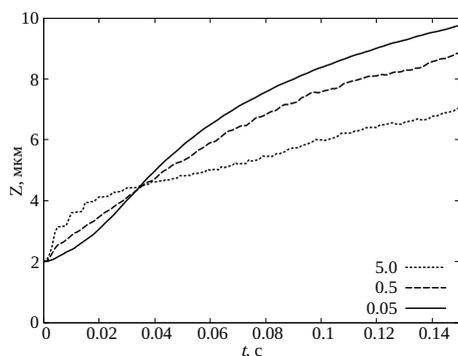
$$f_{exp}(Z) = C \cdot (Z - Z_0) \cdot e^{-\alpha(Z - Z_0)}, \tag{7}$$

умноженной, соответственно, на коэффициент 1, 2 и 5. Эти результаты указывают на линейный характер



**Рис. 5.** Зависимости расстояния ЦМЭ до стенки от смещения эритроцита вдоль плоскости ( $\mu = 1$  сП) (а) и вертикальной компоненты скорости ЦМЭ от расстояния до стенки для различных скоростей сдвига (б); точки – результаты моделирования, линии – их аппроксимации функцией (7), умноженной на соответствующий коэффициент

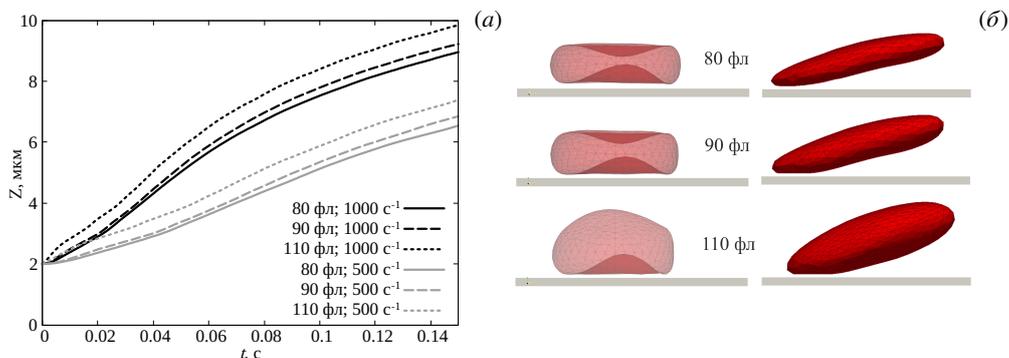
зависимости скорости подъема эритроцита от скорости сдвига. Использованы параметры:  $\alpha = 0.5 \text{ мкм}^{-1}$ ,  $C = 0.07$ ,  $Z_0 = 2 \text{ мкм}$ . Следует отметить, что скорость подъема меняется немонотонно по мере удаления от стенки, а максимум  $v_z$  в модели наблюдается при  $Z = 4 \text{ мкм}$ , что близко к величине радиуса эритроцита.



**Рис. 6.** Расстояние от стенки до ЦМЭ как функция времени для трех значений константы жесткости мембраны  $k_p \times 10^4$ , Н/м: 0.05 (сплошная линия), 0.5 (пунктирная), 5.0 (точечная)

Деформация эритроцита способствует быстрому подъему от стенки, как показано на рисунке 6. Увеличение константы жесткости на растяжение ( $k_p$ ) в механической модели эритроцита приводит к тому, что при прочих равных параметрах клетка переходит от режима «гусеничной ленты» к вращательному движению в жидкости. Вследствие этого на начальном этапе движения жесткий эритроцит, в отличие от нормального, быстро отталкивается от стенки за счет силы реакции опоры, а движение вдоль вертикальной оси имеет осцилляторный (немонотонный) характер. При этом жесткие клетки несколько медленнее набирают высоту на длительных временах, по сравнению с мягкими, как видно по углу наклона кривых на рисунке 6 после 0.04 с от начала моделирования. В целом эластичность эритроцитов и движение «гусеничной ленты» способствуют эффекту гидродинамического отталкивания от стенки, согласно представленной модели.

Изменение равновесного объема эритроцита  $V_0$ , вызванное изменением осмотического давления во внешнем растворе, также влияет на динамику подъема эритроцита от стенки в сдвиговом потоке (Рис. 7а). Результаты показывают, что увеличение  $V_0$  до 110 фл (при сохранении площади мембраны  $S_0$ ) приводит к ускоренному отталкиванию клетки от стенки на самом начальном этапе (первые 10 мс). Такая динамика обусловлена разбуханием эритроцита, изменением его формы от двояковогнутого диска до стоматоцита (одной из патологических форм эритроцита, у которой в центральной части просветление вместо круглого пятна имеет ротообразный вид) и подъемом центра масс вследствие увеличения объема клетки (Рис. 7б). Однако на более длительных временах вертикальный подъем клетки осуществляется практически с одинаковой скоростью для всех использованных в модели значений  $V_0$ .



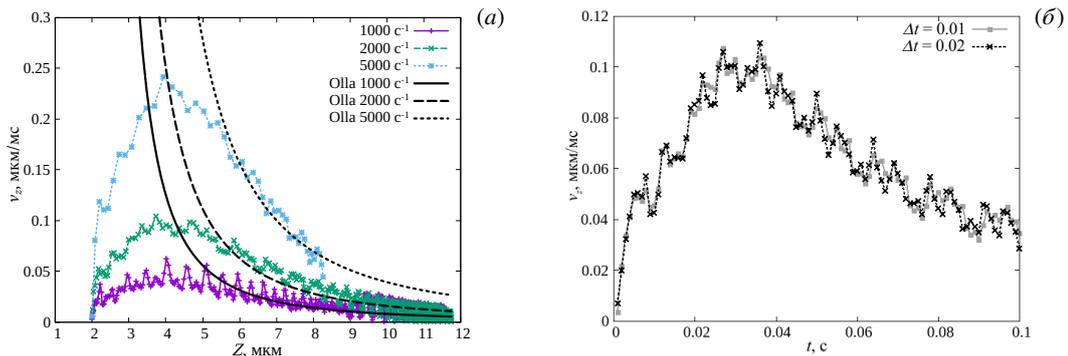
**Рис. 7.** Зависимости положения эритроцита от времени для трех значений его объема  $V_0$  и двух скоростей сдвига (а); характерные формы модельного эритроцита в начальный момент и спустя 8 мс после включения сдвигового потока для трех значений  $V_0$  (б)

#### 4. Обсуждение результатов

Согласно результатам моделирования, скорость отталкивания клетки от твердой стенкиратно возрастает с увеличением скорости сдвига. Однако анализ траекторий ЦМЭ показал, что зависимость расстояния до стенки от пройденного вдоль нее расстояния имеет универсальный характер. В работах [10, 12] теоретически показано, что скорость отдаления эллипсоидальной деформируемой везикулы от твердой стенки в сдвиговом потоке (в режиме «гусеничной ленты») связана с расстоянием до стенки и скоростью сдвига следующим образом:

$$v_z(Z) = \frac{AR_0^3\dot{\gamma}}{Z^2}, \quad (8)$$

где  $A$  — некоторый коэффициент, зависящий от упругих свойств везикулы, а  $R_0$  — ее характерный линейный размер. Это выражение можно рассматривать как асимптотическое приближение для задачи с эритроцитом, справедливое при большом удалении от стенки, то есть при  $Z \gg R_0$ . В случае эритроцита с  $R_0 \approx 4$  мкм характер зависимости  $v_z(Z) \propto Z^{-2}$  свидетельствует о том, что уменьшение скорости подъема при удалении от стенки, наблюдаемое в представленных численных расчетах, согласуется с теорией. Амплитуда вторичных течений вокруг клетки (то есть возмущений основного сдвигового потока) затухает по мере удаления от клетки, и ее взаимодействие с твердыми границами становится слабее. В работе [53] продемонстрировано, что показатель степени в экспериментально полученной зависимости  $v_z(Z)$  несколько отличается от  $(-2)$ , если разбавленная суспензия эритроцитов движется в микроканале под действием перепада давления (то есть имеет место течение Пуазейля). Кроме того, в выражении (8) скорость подъема линейно зависит от скорости сдвига, что также согласуется с результатами симуляции (Рис. 8). Существенное качественное отличие результатов численного моделирования от данных аналитической теории проявляется в случае малых (выходящих за границы применимости выражения (8) расстояний между ЦМЭ и стенкой. Проверка численной устойчивости модели путем уменьшения в 2 раза шага интегрирования не выявила существенных отличий в динамике эритроцита (Рис. 8б). Таким образом, результаты настоящей работы позволяют дополнить имеющиеся теоретические представления о механике взаимодействий эритроцита с твердой стенкой в сдвиговом течении.



**Рис. 8.** К сравнению подъемной скорости эритроцита в компьютерной модели (линии с точками) с предсказаниями аналитической теории Р. Олла (8) (линии без точек) в ячейке удвоенной высоты (для исключения влияния верхней стенки) при  $AR_0^3 = 0.5 \text{ мкм}^3$  для всех случаев (а); влияние на результаты моделирования шага интегрирования  $\Delta t$  для  $2000 \text{ c}^{-1}$  (б)

Осцилляции скорости вертикального движения эритроцита (Рис. 8) наиболее заметны при относительно низких скоростях сдвига ( $< 2000 \text{ c}^{-1}$ ). Они имеют физическую природу, поскольку связаны с пульсирующим характером поведения мембраны клетки. Движение эритроцита при малых скоростях сдвига сопряжено с его вращением и периодическими деформациями, то есть имеет место немонотонный, пульсирующий характер движения, что отражается и на вертикальной скорости клетки. С помощью визуализации модели удалось установить, что эритроцит даже в режиме «гусеничной ленты» испытывает небольшие осцилляции формы (периодические удлинения в направлении течения и сжатия), связанные с нелинейными упругими свойствами клетки и вращением мембраны относительно центра масс. В [27, 28] описаны эксперименты, в которых демонстрируется немонотонный характер движения мембраны эритроцита, похожий на результаты моделирования в настоящей работе. Рассчитанные здесь параметры динамики эритроцита также качественно согласуются с теоретическими данными из статьи [54].

Исследование компонент поля скорости жидкости показало, что эффект возникновения подъемной силы связан с индукцией вторичных течений вокруг эритроцита и их взаимодействием со стенкой. Под действием вязких сил со стороны жидкости эритроцит деформируется и при высоких напряжениях сдвига ( $\tau > 1$  Па) переходит в режим «гусеничной ленты»: мембрана вращается в соответствии с направлением сдвигового течения и сохранением угла ориентации деформированной клетки по отношению к плоской стенке. Напротив, при малых напряжениях сдвига ( $\tau \leq 0.5$  Па) наблюдается вращение деформированного эритроцита без сохранения ориентации клетки в пространстве. Скорость отталкивания эритроцита в режиме «гусеничной ленты» немонотонно изменяется по мере удаления эритроцита от стенки и убывает на больших расстояниях.

В отличие от предыдущей работы [42], в которой изучается течение концентрированных суспензий клеток крови, настоящее исследование сфокусировано на движении одиночной клетки. Такое упрощение позволило выявить особенности поля скорости жидкости и продемонстрировать, что физический механизм подъемного эффекта связан с несимметричностью течения жидкости вокруг клетки. Показано, что эффект отталкивания эритроцита наблюдается и при нестационарном режиме его движения («вращение») и малых скоростях сдвига, хотя и гораздо слабее, чем в режиме «гусеничной ленты». Также в настоящей работе уделено внимание влиянию биомеханических параметров эритроцита на характер его движения.

Увеличение жесткости мембраны на растяжение приводит к меньшей деформируемости и уменьшению средней скорости подъема, при этом переход в режим «гусеничной ленты» смещается в сторону более высоких скоростей и напряжений сдвига. Из этих результатов следует, что в суспензии более жестких эритроцитов формирование обедненного пристеночного слоя затруднено (при прочих равных параметрах), следовательно, течение крови в узких микрососудах должно замедляться. Увеличение равновесного объема эритроцита вследствие изменения осмотического давления окружающей жидкости приводит к изменению формы клетки, но не влияет существенно на характер и скорость движения от стенки. Дальнейшие исследования могут быть нацелены на моделирование течения концентрированных суспензий эритроцитов (или цельной крови) в микрососудах различной геометрии при наличии патологических изменений в мембранах эритроцитов. Другим аспектом исследований может стать изучение влияния механических свойств эритроцитов на процессы тромбоза и гемостаза в микрососудах.

Полученные результаты имеют как фундаментальное, так и прикладное значение. Прежде всего, теоретические представления о физических причинах отталкивания эритроцитов от стенки в сдвиговом течении расширены на случай малых расстояний между клеткой и стенкой сосуда. Показано, что по крайней мере в разбавленных суспензиях клеток гидродинамические силы играют заметную роль в формировании обедненного эритроцитами пристеночного слоя. Получено, что формирование обедненного пристеночного слоя возможно даже при отсутствии агрегации между клетками. Это особенно важно при формулировке гемодинамических моделей артериол и венул, когда распределение клеток крови в сечении кровеносного сосуда оказывает существенное влияние на характеристики кровотока [23] и на процессы тромбоза и гемостаза [15]. Кроме того, рассмотрена зависимость скорости движения эритроцита от его упругости и объема. Изменение этих характеристик может происходить вследствие различных патологических процессов, например, при сахарном диабете или нарушении осмотического равновесия [20, 22]. Результаты могут помочь в интерпретации данных *in vitro* экспериментов с образцами крови пациентов. Модель также может быть полезна при проектировании новых биомедицинских лабораторий-на-чипе, устройств для сортировки клеток крови по их механическим свойствам и размеру, проточных камер для биологических исследований.

## 5. Заключение и основные выводы

В настоящей работе с помощью мезоскопической численной модели исследовалась динамика движения эритроцита в пристеночной области плоскопараллельного слоя вязкой жидкости, в котором создано сдвиговое течение. Модель продемонстрировала качественное согласование с известными из литературы экспериментальными данными и аналитическими оценками, а также позволила расширить теоретические представления о биомеханике движения одиночного эритроцита в указанных гидродинамических условиях. Рассматривалась зависимость динамики эритроцита от объема и биомеханических параметров клетки, а также от вязкости окружающей жидкости, что может оказаться полезным при интерпретации экспериментальных данных и диагностике различных заболеваний *in vitro*. Также модель показала, что увеличение вязкости окружающей жидкости приводит к ускорению подъема клетки от стенки.

Представленные результаты позволяют сделать вывод о том, что гидродинамическая природа «подъемной» силы не зависит от формы и равновесного объема клетки, но в значительной мере определяется режимом движения эритроцита и скоростью сдвига. Эффект гидродинамического отталкивания эритроцита от стенки обуславливается и упругими свойствами его мембраны, поскольку деформация эритроцита в сдвиговом потоке вязкой жидкости определяет характер его движения (вращение либо «гусеничная лента») и способствует генерации вторичных течений.

Результаты вычислений получены с использованием оборудования Центра коллективного пользования сверх-высокопроизводительными вычислительными ресурсами МГУ имени М.В. Ломоносова (суперкомпьютер «Ломоносов-2») [55].

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-21-00182 (<https://rscf.ru/project/24-21-00182/>).

## Литература

1. *Fahraeus R., Lindqvist T.* The Viscosity Of The Blood In Narrow Capillary Tubes // *American Journal of Physiology-Legacy Content.* 1931. Vol. 96, no. 3. P. 562–568. DOI: 10.1152/ajplegacy.1931.96.3.562
2. *Dintenfass L.* Inversion of the Fahraeus-Lindqvist Phenomenon in Blood Flow through Capillaries of Diminishing Radius // *Nature.* 1967. Vol. 215, no. 5105. P. 1099–1100. DOI: 10.1038/2151099a0
3. *Pries A., Secomb T.* Rheology of the microcirculation // *Clin. Hemorheol. Microcirc.* 2003. Vol. 29, no. 3/4. P. 143–148.

4. *Haynes R.H.* Physical basis of the dependence of blood viscosity on tube radius // *American Journal of Physiology-Legacy Content*. 1960. Vol. 198, no. 6. P. 1193–1200. DOI: 10.1152/ajplegacy.1960.198.6.1193
5. *Secomb T.W., Skalak R., Özkaya N., Gross J.F.* Flow of axisymmetric red blood cells in narrow capillaries // *Journal of Fluid Mechanics*. 1986. Vol. 163. P. 405–423. DOI: 10.1017/s0022112086002355
6. *Ong P.K., Namgung B., Johnson P.C., Kim S.* Effect of erythrocyte aggregation and flow rate on cell-free layer formation in arterioles // *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*. 2010. Vol. 298, no. 6. P. H1870–H1878. DOI: 10.1152/ajpheart.01182.2009
7. *Xiao L.L., Lin C.S., Chen S., Liu Y., Fu B.M., Yan W.W.* Effects of red blood cell aggregation on the blood flow in a symmetrical stenosed microvessel // *Biomechanics and Modeling in Mechanobiology*. 2019. Vol. 19, no. 1. P. 159–171. DOI: 10.1007/s10237-019-01202-9
8. *Soutani M., Suzuki Y., Tateishi N., Maeda N.* Quantitative evaluation of flow dynamics of erythrocytes in microvessels: influence of erythrocyte aggregation // *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*. 1995. Vol. 268, no. 5. P. H1959–H1965. DOI: 10.1152/ajpheart.1995.268.5.h1959
9. *Abkarian M., Viallat A.* Dynamics of Vesicles in a Wall-Bounded Shear Flow // *Biophysical Journal*. 2005. Vol. 89, no. 2. P. 1055–1066. DOI: 10.1529/biophysj.104.056036
10. *Olla P.* The role of tank-treading motions in the transverse migration of a spheroidal vesicle in a shear flow // *Journal of Physics A: Mathematical and General*. 1997. Vol. 30, no. 1. P. 317–329. DOI: 10.1088/0305-4470/30/1/022
11. *Narsimhan V., Zhao H., Shaqfeh E.S.G.* Coarse-grained theory to predict the concentration distribution of red blood cells in wall-bounded Couette flow at zero Reynolds number // *Physics of Fluids*. 2013. Vol. 25, no. 6. P. 061901. DOI: 10.1063/1.4810808
12. *Seifert U.* Hydrodynamic Lift on Bound Vesicles // *Physical Review Letters*. 1999. Vol. 83, no. 4. P. 876–879. DOI: 10.1103/physrevlett.83.876
13. *Saffman P.G.* The lift on a small sphere in a slow shear flow // *Journal of Fluid Mechanics*. 1965. Vol. 22, no. 2. P. 385–400. DOI: 10.1017/s0022112065000824
14. *Fedosov D.A., Caswell B., Popel A.S., Karniadakis G.E.* Blood Flow and Cell-Free Layer in Microvessels // *Microcirculation*. 2010. Vol. 17, no. 8. P. 615–628. DOI: 10.1111/j.1549-8719.2010.00056.x
15. *Bessonov N., Babushkina E., Golovashchenko S.F., Tosenberger A., Ataullakhanov F., Panteleev M., Tokarev A., Volpert V.* Numerical Modelling of Cell Distribution in Blood Flow // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2014. Vol. 9, no. 6. P. 69–84. DOI: 10.1051/mmnp/20149606
16. *Fedosov D., Dao M., Karniadakis G., Suresh S.* Computational bio-rheology of human blood flow in health and disease // *Ann. Biomed. Eng.* 2014. Vol. 42. P. 368–387.
17. *Faivre M., Abkarian M., Bickraj K., Stone H.A.* Geometrical focusing of cells in a microfluidic device: An approach to separate blood plasma // *Biorheology: The Official Journal of the International Society of Biorheology*. 2006. Vol. 43, no. 2. P. 147–159. DOI: 10.1177/0006355x2006043002001
18. *Maurya A., Murallidharan J.S., Sharma A., Agarwal A.* Microfluidics geometries involved in effective blood plasma separation // *Microfluidics and Nanofluidics*. 2022. Vol. 26, no. 10. P. 73. DOI: 10.1007/s10404-022-02578-4
19. *Javadi E., Li H., Gallastegi A.D., Frydman G.H., Jamali S., Karniadakis G.E.* Circulating cell clusters aggravate the hemorheological abnormalities in COVID-19 // *Biophysical Journal*. 2022. Vol. 121, no. 18. P. 3309–3319. DOI: 10.1016/j.bpj.2022.08.031
20. *Chang H.-Y., Yazdani A., Li X., Douglas K.A., Mantzoros C.S., Karniadakis G.E.* Quantifying Platelet Margination in Diabetic Blood Flow // *Biophysical Journal*. 2018. Vol. 115, no. 7. P. 1371–1382. DOI: 10.1016/j.bpj.2018.08.031
21. *Mizeva I., Makovik I., Dunaev A., Krupatkin A., Meglinski I.* Analysis of skin blood microflow oscillations in patients with rheumatic diseases // *Journal of Biomedical Optics*. 2017. Vol. 22, no. 7. P. 070501. DOI: 10.1117/1.jbo.22.7.070501
22. *Mizeva I., Zharkikh E., Dremine V., Zherebtsov E., Makovik I., Potapova E., Dunaev A.* Spectral analysis of the blood flow in the foot microvascular bed during thermal testing in patients with diabetes mellitus // *Microvascular Research*. 2018. Vol. 120. P. 13–20. DOI: 10.1016/j.mvr.2018.05.005
23. *Farina A., Rosso F., Fasano A.* A continuum mechanics model for the Fåhræus-Lindqvist effect // *Journal of Biological Physics*. 2021. Vol. 47, no. 3. P. 253–270. DOI: 10.1007/s10867-021-09575-8
24. *Vahidkhah K., Balogh P., Bagchi P.* Flow of Red Blood Cells in Stenosed Microvessels // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6, no. 1. P. 28194. DOI: 10.1038/srep28194
25. *Dupin M.M., Halliday I., Care C.M., Albol L., Munn L.L.* Modeling the flow of dense suspensions of deformable particles in three dimensions // *Phys. Rev. E*. 2007. Vol. 75. P. 066707.
26. *Zavodszky G., Rooij B. van, Azizi V., Hoekstra A.* Cellular Level In-silico Modeling of Blood Rheology with An Improved Material Model for Red Blood Cells // *Frontiers in Physiology*. 2017. Vol. 8. P. 563. DOI: 10.3389/fphys.2017.00563
27. *Dupire J., Socol M., Viallat A.* Full dynamics of a red blood cell in shear flow // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, no. 51. P. 20808–20813. DOI: 10.1073/pnas.1210236109
28. *Lanotte L., Mauer J., Mendez S., Fedosov D.A., Fromental J.-M., Claveria V., Nicoud F., Gompper G., Abkarian M.* Red cells' dynamic morphologies govern blood shear thinning under microcirculatory flow conditions // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2016. Vol. 113, no. 47. P. 13289–13294. DOI: 10.1073/pnas.1608074113

29. Yao W., Wen Z., Yan Z., Sun D., Ka W., Xie L., Chien S. Low viscosity Ektacytometry and its validation tested by flow chamber // *Journal of Biomechanics*. 2001. Vol. 34, no. 11. P. 1501–1509. DOI: 10.1016/S0021-9290(01)00109-9
30. Tran-Son-Tay R., Sutera S., Rao P. Determination of red blood cell membrane viscosity from rheoscopic observations of tank-treading motion // *Biophys. J.* 1984. Vol. 46, no. 1. P. 65–72. DOI: 10.1016/S0006-3495(84)83999-5
31. Grigorev G., Lebedev A., Wang X., Qian X., Maksimov G., Lin L. Advances in Microfluidics for Single Red Blood Cell Analysis // *Biosensors*. 2023. Vol. 13, no. 1. 117. DOI: 10.3390/bios13010117
32. Kuan D.-H., Wu C.-C., Su W.-Y., Huang N.-T. A Microfluidic Device for Simultaneous Extraction of Plasma, Red Blood Cells, and On-Chip White Blood Cell Trapping // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, no. 1. 15345. DOI: 10.1038/s41598-018-33738-8
33. Recktenwald S.M., Lopes M.G.M., Peter S., et al. ErySense, a Lab-on-a-Chip-Based Point-of-Care Device to Evaluate Red Blood Cell Flow Properties With Multiple Clinical Applications // *Frontiers in Physiology*. 2022. Vol. 13. 884690. DOI: 10.3389/fphys.2022.884690
34. Любимова Т.П., Иванцов А.О., Хлыбов О.А. Применение метода сквозного счета для моделирования несмешивающихся жидкостей с большим поверхностным натяжением // *Вычислительная механика сплошных сред*. 2025. Т. 17, № 4. С. 509–518. DOI: 10.7242/1999-6691/2024.17.4.41
35. Трусов П.В., Зайцева Н.В., Цинкер М.Ю., Нурисламов В.В. Моделирование течения воздуха в упруго-деформируемой пористой среде, аппроксимирующей легкие человека: алгоритм реализации и анализ результатов применения модели // *Вычислительная механика сплошных сред*. 2024. Т. 17, № 3. С. 329–346. DOI: 10.7242/1999-6691/2024.17.3.28
36. Popel A., Regier S., Usick P. A continuum model of blood flow // *Biorheology*. 1974. Vol. 11, no. 6. P. 427–437. DOI: 10.3233/bir-1974-11605
37. Simakov S.S. Spatially averaged haemodynamic models for different parts of cardiovascular system // *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2020. Vol. 35, no. 5. P. 285–294. DOI: 10.1515/rnam-2020-0024
38. Arzani A. Accounting for residence-time in blood rheology models: do we really need non-Newtonian blood flow modelling in large arteries? // *Journal of The Royal Society Interface*. 2018. Vol. 15, no. 146. 20180486. DOI: 10.1098/rsif.2018.0486
39. Krüger T. Effect of tube diameter and capillary number on platelet margination and near-wall dynamics // *Rheologica Acta*. 2015. Vol. 55, no. 6. P. 511–526. DOI: 10.1007/s00397-015-0891-6
40. Fedosov D.A., Pan W., Caswell B., Gompper G., Karniadakis G.E. Predicting human blood viscosity in silico // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2011. Vol. 108, no. 29. P. 11772–11777.
41. Cimrak I., Gusebauer M., Jancigova I. An ESPResSo implementation of elastic objects immersed in a fluid // *Computer Physics Communications*. 2014. Vol. 185, no. 3. P. 900–907.
42. Belyaev A.V. Towards realistic blood cell biomechanics in microvascular thrombosis simulations // *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2024. Vol. 39, no. 5. P. 223–242. DOI: 10.1515/rnam-2024-0021
43. Dunweg B., Ladd A.J.C. Lattice Boltzmann Simulations of Soft Matter Systems // *Adv. in Polymer Sci.* Springer Berlin Heidelberg, 2008. P. 89–166.
44. Succi S. *The Lattice Boltzmann Equation for Fluid Dynamics and Beyond (Numerical Mathematics and Scientific Computation)*. Oxford University Press, USA, 2001
45. Bhatnagar P.L., Gross E.P., Krook M. A Model for Collision Processes in Gases. I. Small Amplitude Processes in Charged and Neutral One-Component Systems // *Physical Review*. 1954. Vol. 94, no. 3. P. 511–525. DOI: 10.1103/physrev.94.511
46. Chen S., Doolen G.D. Lattice Boltzmann Method for Fluid Flows // *Annual Review of Fluid Mechanics*. 1998. Vol. 30. P. 329–364.
47. Guo Z., Zheng C., Shi B. Discrete lattice effects on the forcing term in the lattice Boltzmann method // *Physical Review E*. 2002. Vol. 65, no. 4. 046308. DOI: 10.1103/physreve.65.046308
48. Ladd A.J.C. Numerical simulations of particulate suspensions via a discretized Boltzmann equation. Part 1. Theoretical foundation // *Journal of Fluid Mechanics*. 1994. Vol. 271. P. 285–309. DOI: 10.1017/s0022112094001771
49. Verlet L. Computer “Experiments” on Classical Fluids. I. Thermodynamical Properties of Lennard-Jones Molecules // *Physical Review*. 1967. Vol. 159, no. 1. P. 98–103. DOI: 10.1103/physrev.159.98
50. Ahlrichs P., Dünnweg B. Lattice-Boltzmann Simulation of Polymer-Solvent Systems // *International Journal of Modern Physics C*. 1998. Vol. 09, no. 08. P. 1429–1438. DOI: 10.1142/s0129183198001291
51. Mills J.P., Qie L., Dao M., Lim C.T., Suresh S. Nonlinear Elastic and Viscoelastic Deformation of the Human Red Blood Cell with Optical Tweezers // *Mol. Cell. Biomech*. 2004. Vol. 1. P. 169–180.
52. Eggleton C.D., Popel A.S. Large deformation of red blood cell ghosts in a simple shear flow // *Physics of Fluids*. 1998. Vol. 10, no. 8. P. 1834–1845. DOI: 10.1063/1.869703
53. Losserand S., Coupier G., Podgorski T. Migration velocity of red blood cells in microchannels // *Microvascular Research*. 2019. Vol. 124. P. 30–36. DOI: 10.1016/j.mvr.2019.02.003
54. Yazdani A.Z.K., Bagchi P. Phase diagram and breathing dynamics of a single red blood cell and a biconcave capsule in dilute shear flow // *Physical Review E*. 2011. Vol. 84, no. 2. 026314. DOI: 10.1103/physreve.84.026314
55. Voevodin V., Antonov A., Nikitenko D., Shvets P., Sobolev S., Sidorov I., Stefanov K., Voevodin V., Zhumatiy S. Supercomputer Lomonosov-2: Large Scale, Deep Monitoring and Fine Analytics for the User Community // *Supercomputing Frontiers and Innovations*. 2019. Vol. 6, no. 2. P. 4–11. DOI: 10.14529/j.sfi190201

**Сведения об авторах:**

Беляев Алексей Вячеславович, кфмн, снс, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 2; e-mail: [aleksey\\_belyaev@physics.msu.ru](mailto:aleksey_belyaev@physics.msu.ru); ORCID: 0000-0002-4636-4200

*Research article*

## The influence of biomechanical parameters of an erythrocyte and viscosity of the surrounding fluid on the hydrodynamic interaction with a solid wall

**A. V. Belyaev**

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

The nature of blood flow in capillaries, arterioles, and venules largely depends on the mechanical interactions between red blood cells and vessel walls. A theoretical understanding of the principles of hydrodynamic interaction between blood cells and vessel walls is essential for a comprehensive biophysical description of blood flow in the microcirculatory system, as well as for the design of medical microfluidic devices for processing blood samples. In this study, numerical methods are used to investigate the behavior of a single red blood cell (erythrocyte) near a solid flat surface under conditions of shear flow of a viscous Newtonian fluid. The aim of the study is to identify the pattern of erythrocyte motion depending on its biomechanical parameters and hydrodynamic conditions. To address these issues, we use a numerical model that combines particle dynamics and the Lattice Boltzmann method with the Bhatnagar–Gross–Krook collision integral. The biomechanical model of the red blood cell takes into account tensile and bending elasticity, as well as the forces that maintain the membrane area and the cell volume. Computer simulation of red blood cell trajectories under various hydrodynamic conditions shows that the velocity of cell repulsion from a solid wall is linearly dependent on the shear rate. It varies non-monotonically as the red blood cell moves away from the wall, and decreases at greater distances. The lift effect in the model is most pronounced when the red blood cell moves in a “tank-treading” mode at high shear stresses. The dependence of the lift velocity on the elasticity and volume of the cell is quantified by varying the biomechanical parameters of the erythrocyte.

*Keywords:* blood flow, hemodynamics, erythrocyte, hydrodynamic interaction, numerical simulation

*Received:* 15.11.2025 / *Published online:* 25.02.2026

### Acknowledgements

The research was supported by the Russian Science Foundation (project № 24-21-00182).

### References

1. *Fahraeus R., Lindqvist T.* The Viscosity Of The Blood In Narrow Capillary Tubes. *American Journal of Physiology-Legacy Content.* 1931. Vol. 96, no. 3. P. 562–568. DOI: 10.1152/ajplegacy.1931.96.3.562
2. *Dintenfass L.* Inversion of the Fahraeus-Lindqvist Phenomenon in Blood Flow through Capillaries of Diminishing Radius. *Nature.* 1967. Vol. 215, no. 5105. P. 1099–1100. DOI: 10.1038/2151099a0
3. *Pries A., Secomb T.* Rheology of the microcirculation. *Clin. Hemorheol. Microcirc.* 2003. Vol. 29, no. 3/4. P. 143–148.
4. *Haynes R.H.* Physical basis of the dependence of blood viscosity on tube radius. *American Journal of Physiology-Legacy Content.* 1960. Vol. 198, no. 6. P. 1193–1200. DOI: 10.1152/ajplegacy.1960.198.6.1193
5. *Secomb T.W., Skalak R., Özkaya N., Gross J.F.* Flow of axisymmetric red blood cells in narrow capillaries. *Journal of Fluid Mechanics.* 1986. Vol. 163. P. 405–423. DOI: 10.1017/s0022112086002355
6. *Ong P.K., Namgung B., Johnson P.C., Kim S.* Effect of erythrocyte aggregation and flow rate on cell-free layer formation in arterioles. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology.* 2010. Vol. 298, no. 6. P. H1870–H1878. DOI: 10.1152/ajpheart.01182.2009
7. *Xiao L.L., Lin C.S., Chen S., Liu Y., Fu B.M., Yan W.W.* Effects of red blood cell aggregation on the blood flow in a symmetrical stenosed microvessel. *Biomechanics and Modeling in Mechanobiology.* 2019. Vol. 19, no. 1. P. 159–171. DOI: 10.1007/s10237-019-01202-9
8. *Soutani M., Suzuki Y., Tateishi N., Maeda N.* Quantitative evaluation of flow dynamics of erythrocytes in microvessels: influence of erythrocyte aggregation. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology.* 1995. Vol. 268, no. 5. P. H1959–H1965. DOI: 10.1152/ajpheart.1995.268.5.h1959
9. *Abkarian M., Viallat A.* Dynamics of Vesicles in a Wall-Bounded Shear Flow. *Biophysical Journal.* 2005. Vol. 89, no. 2. P. 1055–1066. DOI: 10.1529/biophysj.104.056036
10. *Olla P.* The role of tank-treading motions in the transverse migration of a spheroidal vesicle in a shear flow. *Journal of Physics A: Mathematical and General.* 1997. Vol. 30, no. 1. P. 317–329. DOI: 10.1088/0305-4470/30/1/022
11. *Narsimhan V., Zhao H., Shaqfeh E.S.G.* Coarse-grained theory to predict the concentration distribution of red blood cells in wall-bounded Couette flow at zero Reynolds number. *Physics of Fluids.* 2013. Vol. 25, no. 6. 061901. DOI: 10.1063/1.4810808

12. *Seifert U.* Hydrodynamic Lift on Bound Vesicles. *Physical Review Letters*. 1999. Vol. 83, no. 4. P. 876–879. DOI: 10.1103/physrevlett.83.876
13. *Saffman P.G.* The lift on a small sphere in a slow shear flow. *Journal of Fluid Mechanics*. 1965. Vol. 22, no. 2. P. 385–400. DOI: 10.1017/s0022112065000824
14. *Fedosov D.A., Caswell B., Popel A.S., Karniadakis G.E.* Blood Flow and Cell-Free Layer in Microvessels. *Microcirculation*. 2010. Vol. 17, no. 8. P. 615–628. DOI: 10.1111/j.1549-8719.2010.00056.x
15. *Bessonov N., Babushkina E., Golovashchenko S.F., Tosenberger A., Ataullakhanov F., Panteleev M., Tokarev A., Volpert V.* Numerical Modelling of Cell Distribution in Blood Flow. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2014. Vol. 9, no. 6. P. 69–84. DOI: 10.1051/mmnp/20149606
16. *Fedosov D., Dao M., Karniadakis G., Suresh S.* Computational bio-rheology of human blood flow in health and disease. *Ann. Biomed. Eng.* 2014. Vol. 42. P. 368–387.
17. *Faivre M., Abkarian M., Bickraj K., Stone H.A.* Geometrical focusing of cells in a microfluidic device: An approach to separate blood plasma. *Biorheology: The Official Journal of the International Society of Biorheology*. 2006. Vol. 43, no. 2. P. 147–159. DOI: 10.1177/0006355x2006043002001
18. *Maurya A., Murallidharan J.S., Sharma A., Agarwal A.* Microfluidics geometries involved in effective blood plasma separation. *Microfluidics and Nanofluidics*. 2022. Vol. 26, no. 10. 73. DOI: 10.1007/s10404-022-02578-4
19. *Javadi E., Li H., Gallastegi A.D., Frydman G.H., Jamali S., Karniadakis G.E.* Circulating cell clusters aggravate the hemorheological abnormalities in COVID-19. *Biophysical Journal*. 2022. Vol. 121, no. 18. P. 3309–3319. DOI: 10.1016/j.bpj.2022.08.031
20. *Chang H.-Y., Yazdani A., Li X., Douglas K.A., Mantzoros C.S., Karniadakis G.E.* Quantifying Platelet Margination in Diabetic Blood Flow. *Biophysical Journal*. 2018. Vol. 115, no. 7. P. 1371–1382. DOI: 10.1016/j.bpj.2018.08.031
21. *Mizeva I., Makovik I., Dunaev A., Krupatkin A., Meglinski I.* Analysis of skin blood microflow oscillations in patients with rheumatic diseases. *Journal of Biomedical Optics*. 2017. Vol. 22, no. 7. 070501. DOI: 10.1117/1.jbo.22.7.070501
22. *Mizeva I., Zharkikh E., Dremine V., Zherebtsov E., Makovik I., Potapova E., Dunaev A.* Spectral analysis of the blood flow in the foot microvascular bed during thermal testing in patients with diabetes mellitus. *Microvascular Research*. 2018. Vol. 120. P. 13–20. DOI: 10.1016/j.mvr.2018.05.005
23. *Farina A., Rosso F., Fasano A.* A continuum mechanics model for the Fåhræus-Lindqvist effect. *Journal of Biological Physics*. 2021. Vol. 47, no. 3. P. 253–270. DOI: 10.1007/s10867-021-09575-8
24. *Vahidkhan K., Balogh P., Bagchi P.* Flow of Red Blood Cells in Stenosed Microvessels. *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6, no. 1. 28194. DOI: 10.1038/srep28194
25. *Dupin M.M., Halliday I., Care C.M., Alboul L., Munn L.L.* Modeling the flow of dense suspensions of deformable particles in three dimensions. *Phys. Rev. E*. 2007. Vol. 75. 066707.
26. *Zavodszky G., Rooij B. van, Azizi V., Hoekstra A.* Cellular Level In-silico Modeling of Blood Rheology with An Improved Material Model for Red Blood Cells. *Frontiers in Physiology*. 2017. Vol. 8. 563. DOI: 10.3389/fphys.2017.00563
27. *Dupire J., Socol M., Viallat A.* Full dynamics of a red blood cell in shear flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, no. 51. P. 20808–20813. DOI: 10.1073/pnas.1210236109
28. *Lanotte L., Mauer J., Mendez S., Fedosov D.A., Fromental J.-M., Claveria V., Nicoud F., Gompper G., Abkarian M.* Red cells' dynamic morphologies govern blood shear thinning under microcirculatory flow conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2016. Vol. 113, no. 47. P. 13289–13294. DOI: 10.1073/pnas.1608074113
29. *Yao W., Wen Z., Yan Z., Sun D., Ka W., Xie L., Chien S.* Low viscosity Ektacytometry and its validation tested by flow chamber. *Journal of Biomechanics*. 2001. Vol. 34, no. 11. P. 1501–1509. DOI: 10.1016/s0021-9290(01)00109-9
30. *Tran-Son-Tay R., Sutura S., Rao P.* Determination of red blood cell membrane viscosity from rheoscopic observations of tank-treading motion. *Biophys. J.* 1984. Vol. 46, no. 1. P. 65–72. DOI: 10.1016/S0006-3495(84)83999-5
31. *Grigorev G., Lebedev A., Wang X., Qian X., Maksimov G., Lin L.* Advances in Microfluidics for Single Red Blood Cell Analysis. *Biosensors*. 2023. Vol. 13, no. 1. 117. DOI: 10.3390/bios13010117
32. *Kuan D.-H., Wu C.-C., Su W.-Y., Huang N.-T.* A Microfluidic Device for Simultaneous Extraction of Plasma, Red Blood Cells, and On-Chip White Blood Cell Trapping. *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, no. 1. 15345. DOI: 10.1038/s41598-018-33738-8
33. *Recktenwald S.M., Lopes M.G.M., Peter S., et al.* ErySense, a Lab-on-a-Chip-Based Point-of-Care Device to Evaluate Red Blood Cell Flow Properties With Multiple Clinical Applications. *Frontiers in Physiology*. 2022. Vol. 13. 884690. DOI: 10.3389/fphys.2022.884690
34. *Lyubimova T.P., Ivantsov A.O., Khlybov O.A.* Application of level set method for modeling of immiscible liquids with large surface tension. *Computational Continuum Mechanics*. 2025. Vol. 17, no. 4. P. 509–518. DOI: 10.7242/1999-6691/2024.17.4.41
35. *Trusov P.V., Zaitseva N.V., Tsinker M.Y., Nurislamov V.V.* Simulation of airflow in the elastic deformable porous medium approximating human lungs: implementation algorithm and analysis of the results of model application. *Computational Continuum Mechanics*. 2024. Vol. 17, no. 3. P. 329–346. DOI: 10.7242/1999-6691/2024.17.3.28
36. *Popel A., Regirer S., Usick P.* A continuum model of blood flow. *Biorheology*. 1974. Vol. 11, no. 6. P. 427–437. DOI: 10.3233/bir-1974-11605
37. *Simakov S.S.* Spatially averaged haemodynamic models for different parts of cardiovascular system. *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2020. Vol. 35, no. 5. P. 285–294. DOI: 10.1515/rnam-2020-0024

38. *Arzani A.* Accounting for residence-time in blood rheology models: do we really need non-Newtonian blood flow modelling in large arteries?. *Journal of The Royal Society Interface*. 2018. Vol. 15, no. 146. 20180486. DOI: 10.1098/rsif.2018.0486
39. *Krüger T.* Effect of tube diameter and capillary number on platelet margination and near-wall dynamics. *Rheologica Acta*. 2015. Vol. 55, no. 6. P. 511–526. DOI: 10.1007/s00397-015-0891-6
40. *Fedosov D.A., Pan W., Caswell B., Gompper G., Karniadakis G.E.* Predicting human blood viscosity in silico. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2011. Vol. 108, no. 29. P. 11772–11777.
41. *Cimrak I., Gusenbauer M., Jancigova I.* An ESPReso implementation of elastic objects immersed in a fluid. *Computer Physics Communications*. 2014. Vol. 185, no. 3. P. 900–907.
42. *Belyaev A.V.* Towards realistic blood cell biomechanics in microvascular thrombosis simulations. *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2024. Vol. 39, no. 5. P. 223–242. DOI: 10.1515/rnam-2024-0021
43. *Dünweg B., Ladd A.J.C.* Lattice Boltzmann Simulations of Soft Matter Systems. *Adv. in Polymer Sci.* Springer Berlin Heidelberg, 2008. P. 89–166.
44. *Succi S.* *The Lattice Boltzmann Equation for Fluid Dynamics and Beyond (Numerical Mathematics and Scientific Computation)*. Oxford University Press, USA, 2001
45. *Bhatnagar P.L., Gross E.P., Krook M.* A Model for Collision Processes in Gases. I. Small Amplitude Processes in Charged and Neutral One-Component Systems. *Physical Review*. 1954. Vol. 94, no. 3. P. 511–525. DOI: 10.1103/physrev.94.511
46. *Chen S., Doolen G.D.* Lattice Boltzmann Method for Fluid Flows. *Annual Review of Fluid Mechanics*. 1998. Vol. 30. P. 329–364.
47. *Guo Z., Zheng C., Shi B.* Discrete lattice effects on the forcing term in the lattice Boltzmann method. *Physical Review E*. 2002. Vol. 65, no. 4. 046308. DOI: 10.1103/physreve.65.046308
48. *Ladd A.J.C.* Numerical simulations of particulate suspensions via a discretized Boltzmann equation. Part 1. Theoretical foundation. *Journal of Fluid Mechanics*. 1994. Vol. 271. P. 285–309. DOI: 10.1017/s0022112094001771
49. *Verlet L.* Computer “Experiments” on Classical Fluids. I. Thermodynamical Properties of Lennard-Jones Molecules. *Physical Review*. 1967. Vol. 159, no. 1. P. 98–103. DOI: 10.1103/physrev.159.98
50. *Ahlrichs P., Dünweg B.* Lattice-Boltzmann Simulation of Polymer-Solvent Systems. *International Journal of Modern Physics C*. 1998. Vol. 09, no. 08. P. 1429–1438. DOI: 10.1142/s0129183198001291
51. *Mills J.P., Qie L., Dao M., Lim C.T., Suresh S.* Nonlinear Elastic and Viscoelastic Deformation of the Human Red Blood Cell with Optical Tweezers. *Mol. Cell. Biomech*. 2004. Vol. 1. P. 169–180.
52. *Eggleton C.D., Popel A.S.* Large deformation of red blood cell ghosts in a simple shear flow. *Physics of Fluids*. 1998. Vol. 10, no. 8. P. 1834–1845. DOI: 10.1063/1.869703
53. *Losserand S., Coupier G., Podgorski T.* Migration velocity of red blood cells in microchannels. *Microvascular Research*. 2019. Vol. 124. P. 30–36. DOI: 10.1016/j.mvr.2019.02.003
54. *Yazdani A.Z.K., Bagchi P.* Phase diagram and breathing dynamics of a single red blood cell and a biconcave capsule in dilute shear flow. *Physical Review E*. 2011. Vol. 84, no. 2. 026314. DOI: 10.1103/physreve.84.026314
55. *Voevodin V., Antonov A., Nikitenko D., Shvets P., Sobolev S., Sidorov I., Stefanov K., Voevodin V., Zhumatiy S.* Supercomputer Lomonosov-2: Large Scale, Deep Monitoring and Fine Analytics for the User Community. *Supercomputing Frontiers and Innovations*. 2019. Vol. 6, no. 2. P. 4–11. DOI: 10.14529/jsfi190201