



УДК 531/534:[57+61]

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСТУЩЕЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ ТКАНИ КАК ТРЕХФАЗНОЙ ДЕФОРМИРУЕМОЙ СРЕДЫ

А.А. Штейн, Е.Н. Юдина

Институт механики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Россия, 117899, Москва, Мичуринский проспект, 1, e-mail: stein@imec.msu.ru, stein.msu@bk.ru

Аннотация. Методами механики многофазных сред получена континуальная математическая модель растущей растительной ткани. Предполагается, что среда состоит из трех фаз: твердой деформируемой (материал клеточных стенок) и двух жидких (внутриклеточной и внеклеточной), в которых растворен обобщенный химический компонент. Учитывается массообмен между фазами. Принимается во внимание существенное различие в характерном размере клеток и пор, заполненных внеклеточной жидкостью. Уравнения, описывающие перемещение внутриклеточной жидкости и распределенного в ней компонента, содержат слагаемые, связанные с присутствием распределенных осмотических барьеров. Рассмотрены гипотезы, позволяющие замыкать полученную систему уравнений.

Ключевые слова: растительные ткани, многофазные среды, рост, неупругое деформирование, массоперенос, математические модели.

ВВЕДЕНИЕ

Рост биологических тканей рассматривается в рамках механики сплошной среды уже более сорока лет [6, 9], однако эффективность такого рассмотрения в применении к конкретным, имеющим биологическое содержание задачам не слишком велика, что связано во многом с характером используемых моделей. В большинстве случаев это так называемые модели вязкоупругого типа, в которых ткань рассматривается по существу как однофазный вязкоупругий максвелловский материал. Разумеется, при таком подходе учет процессов переноса и влияния структурных факторов становится затруднительным и не вполне естественным. Наиболее перспективным является подход, при котором ткань моделируется совокупностью нескольких фаз, по крайней мере одна из которых – деформируемое твердое тело и в числе которых имеются жидкие фазы, отвечающие как за доставку «строительного материала», так и за создание растягивающих напряжений в твердой фазе, без которых биологический рост невозможен. Такой подход в общей форме разработан в [8].

В предлагаемой работе этот метод конкретизирован применительно к растительной ткани. Речь идет о неспециализированной растительной ткани (присутствующей в различных органах растений), которая выполняет как транспортную, так и несущую функцию и клеточные стенки в которой сохраняют способность к росту растяжению. Модели такого рода строились ранее [1], однако до сих пор они слабо учитывали реальную структуру ткани. При рассмотрении транспортных процессов в корне растения в нашей группе ранее разработан и исследован одномерный вариант предлагаемой теперь модели, но без учета деформации стенок (в том числе ростовой) [4, 11, 12].

Будем исходить из данных о строении растительной ткани на микроуровне [2, 7] и воспользуемся приемами осреднения микроскопических соотношений, принятыми в механике многофазных сред [5].

СООТНОШЕНИЯ ДЛЯ ЖИДКИХ ФАЗ

Рассмотрим растительную ткань как пористую сплошную среду. Твердая фаза отождествляется с материалом клеточных стенок, и выделяются две жидкие фазы: внутриклеточная (основная жидкая фаза) и внеклеточная – жидкость, находящаяся за пределами пространства, ограниченного клеточной мембраной (доставляющая жидкая фаза), которые фильтруются через деформируемый твердый каркас.

Будем исходить из того, что на микроуровне внутриклеточная и внеклеточная жидкости описываются уравнениями линейно вязкой несжимаемой жидкости в квазистатической форме (из-за медленности течения), а два жидких пространства разделены полупроницаемыми мембранами (мембранами клеток).

Чтобы выписать континуальные соотношения на макроуровне, осредним механические характеристики каждой фазы в малом объеме, содержащем достаточно много структурных элементов.

В процессе осреднения будем использовать следующие соотношения. При осреднении некоторой функции ϕ_s , относящейся к s -й фазе, имеем

$$\langle \phi_s \rangle = \frac{1}{\Delta V} \int_{\Delta V} \phi_s d\tau = \frac{1}{\Delta V} \int_{\Delta V_s} \phi_s d\tau = \alpha_s \frac{1}{\Delta V_s} \int_{\Delta V_s} \phi_s d\tau = \alpha_s \langle \phi_s \rangle_s. \quad (1)$$

Здесь ΔV – элементарный объем, по которому производится осреднение, ΔV_s – объем s -й фазы, в нем содержащийся, α_s – объемная концентрация s -й фазы, угловые скобки означают осреднение по объему ΔV , если правый индекс отсутствует, и по объему ΔV_s , если имеется нижний индекс s после скобок.

Для пространственной ковариантной производной этой функции $\nabla_i \phi_s$ получаем

$$\langle \nabla_i \phi_s \rangle = \frac{1}{\Delta V} \int_{\Delta V} \nabla_i \phi_s d\tau = \frac{1}{\Delta V} \int_{\Delta V_s} \nabla_i \phi_s d\tau = \frac{1}{\Delta V} \sum_{r \neq s} \int_{\Delta \Sigma_{sr}} \phi_s n_i d\sigma_s + \frac{1}{\Delta V} \sum_r \int_{\Delta \Sigma_r} \phi_s n_i d\sigma_s. \quad (2)$$

Здесь $\Delta \Sigma_r$ – часть границы объема ΔV , приходящая на r -ю фазу, $\Delta \Sigma_{sr}$ – граница между r -й и s -й фазами внутри этого объема, n_i – компоненты вектора нормали к соответствующей границе. Принимая для малого объема асимптотическое равенство доли фаз в объеме и на его поверхности, преобразуем выражение (2) к виду

$$\langle \nabla_i \phi_s \rangle = \frac{1}{\Delta V} \int_{\Delta \Sigma} \alpha_s \phi_s n_i d\sigma_s + \frac{1}{\Delta V} \sum_{r \neq s} \int_{\Delta \Sigma_{sr}} \phi_s n_i d\sigma_s = \nabla_i (\alpha_s \langle \phi_s \rangle) + \frac{1}{\Delta V} \sum_{r \neq s} \int_{\Delta \Sigma_{sr}} \phi_s n_i d\sigma_s. \quad (3)$$

Здесь $\Delta \Sigma = \sum_r \Delta \Sigma_r$ – полная граница объема ΔV . Второе слагаемое в (3)

отвечает за межфазное взаимодействие. Используются также другие стандартные гипотезы, принимаемые обычно при осреднении.

Долю твердой фазы в среде будем характеризовать объемной концентрацией α , внутриклеточной жидкости – α_1 , внеклеточной жидкости – α_2 . Для размазанных плотностей твердой, основной и доставляющей жидких фаз из (1) получаем выражения $\rho_s = \rho_s^* \alpha$, $\rho_1 = \rho_1^* \alpha_1$, $\rho_2 = \rho_2^* \alpha_2$, где через ρ_s^* , ρ_1^* , ρ_2^* обозначены истинные плотности этих фаз.

Твердая фаза перемещается со скоростью \mathbf{W} , внутриклеточная жидкость со скоростью \mathbf{U}_1 , внеклеточная со скоростью \mathbf{U}_2 . Считаем, что твердая фаза приобретает массу только за счет обмена с основной (внутриклеточной) жидкой фазой. Уравнения неразрывности для фаз имеют вид

$$\frac{\partial \rho_s}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho_s \mathbf{W}) = \Theta, \quad (4)$$

$$\frac{\partial \rho_1}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho_1 \mathbf{U}_1) = -\Theta + J^*, \quad (5)$$

$$\frac{\partial \rho_2}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho_2 \mathbf{U}_2) = -J^*, \quad (6)$$

где Θ – скорость образования вещества твердой фазы в единице объема из-за массообмена с основной жидкой фазой; J^* – скорость притока жидкости из доставляющей в основную жидкую фазу.

При моделировании массообмена в среде наряду с характеристиками, определяющими доли фаз, необходимо рассматривать еще концентрации разного рода химических компонентов в фазах. В данной публикации в задачу авторов не входит построение достаточно детальной модели, важно представить метод. Поэтому, чтобы не загромождать изложение очевидными, но громоздкими выкладками, будем рассматривать лишь один обобщенный низкомолекулярный компонент, растворенный в жидких фазах и имеющий массовые концентрации C_1 в основной фазе и C_2 в доставляющей. Положим, что этот компонент способен перемещаться в среде как с помощью активных механизмов переноса через мембраны, так и путем конвекции и диффузии, причем и во внеклеточном, и во внутриклеточном пространствах его перемещение на микроуровне подчиняется закону диффузии Фика. Присутствие растворенного компонента приводит к возникновению осмотической силы, связанной с перемещением жидкости через клеточные мембраны. Этот компонент также расходуется при образовании вещества твердой фазы.

Разумеется, даже при достаточно абстрактном анализе ограничиться одним химическим компонентом, хотя бы и обобщенным, нельзя. Необходимо выделять как минимум два агента: отвечающий за создание осмотического давления и расходуемый на построение клеточной стенки.

Уравнения неразрывности для компонента в основной и доставляющей фазах:

$$\frac{\partial(\rho_1 C_1)}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho_1 C_1 \mathbf{U}_{c1}) = J - \eta \Theta, \quad (7)$$

$$\frac{\partial(\rho_2 C_2)}{\partial t} + \operatorname{div}(\rho_2 C_2 \mathbf{U}_{c2}) = -J, \quad (8)$$

где \mathbf{U}_{c1} , \mathbf{U}_{c2} – скорости компонента в основной и доставляющей жидких фазах, а J – скорость переноса компонента между жидкими фазами (включающего активную и пассивную составляющие). Параметр η указывает долю обобщенного компонента в образующейся массе твердой фазы. Для определенности будем считать этот параметр постоянным.

Поскольку поток жидкости между внутриклеточной и внеклеточной фазами происходит через клеточную мембрану, соответствующие межфазные потоки определяются межфазными разностями осмотических и гидростатических давлений:

$$J^* = L_p [(P_2 - P_1) - \sigma(\pi_2 - \pi_1)], \quad (9)$$

$$J = \lambda(C_2 - C_1) + \overline{C_s}(1 - \sigma)J^* + J_A. \quad (10)$$

Здесь P_1 и P_2 – давления во внутриклеточной и внеклеточной жидких фазах; π_1 и π_2 – осмотические давления в соответствующих фазах, возникающие в результате присутствия растворенного компонента; σ – коэффициент отражения мембраны; L_p и λ – перерасчитанные на объемный поток коэффициент гидравлической проницаемости мембраны и коэффициент проницаемости мембраны для растворенного вещества; J_A – активный поток компонента; $\overline{C_s}(C_1, C_2)$ – так называемая средняя концентрация растворенного вещества по толщине мембраны (если перепад концентрации мал, то $\overline{C_s} = (C_1 + C_2)/2$). При малых концентрациях для осмотических давлений справедлива зависимость $\pi_i = \rho_i^* C_i RT / \mu_s$ (μ_s – молярная масса растворенного вещества, R – универсальная газовая постоянная, T – абсолютная температура).

Сформулированные до сих пор соотношения имеют отчетливый физический смысл и могли бы быть выписаны эвристически без процедуры осреднения.

Для получения последующих уравнений в эффективной форме рассмотрим реальную структуру растительной ткани более детально. Внутриклеточное пространство, ограниченное мембранами, занимает подавляющую часть объема. Внутриклеточные объемы различных клеток соединены очень узкими каналцами (плазмодесмами), течение жидкости через которые незначительно. Основное течение между клетками происходит через мембраны и поры в стенках (т.е. через внеклеточную фазу). Таким образом, динамику течения во внутриклеточной фазе можно описывать, рассматривая течение в ячеистой среде с ячейками, разделенными сложными мембранами, включающими две клеточные мембраны и тонкий слой мелкопористого вещества между ними. С другой стороны, движение жидкости, заполняющей эту мелкопористую среду (внеклеточной жидкой фазы), можно изучать как течение в твердом каркасе, не учитывая присутствие другой жидкой фазы (с которой у нее нет прямого контакта). Две жидкие фазы, таким образом, взаимодействуют только через массообмен.

В соответствии со сформулированными гипотезами уравнения импульса для внеклеточной фазы и диффузии обобщенного химического компонента в ней принимают традиционный вид. Для относительной скорости компонента $U_{c2} - U_2$ при осреднении сохраняется линейный закон диффузии Фика: $U_{c2} - U_2 = -D_2 / C_2 \nabla C_2$, где D_2 – тензорный коэффициент диффузии. Заметим, что анизотропия диффузии не обязательно связана с ее анизотропией на микроуровне: она может возникать в результате анизотропной геометрии порового пространства. Уравнение (8) может быть переписано в виде

$$\frac{\partial(\rho_2 C_2)}{\partial t} + \text{div}(\rho_2 C_2 U_2) = \text{div} \mathbf{I}_2 - J, \quad (11)$$

где $\mathbf{I}_2 = \rho_2 \mathbf{D}_2 \nabla C_2$.

Уравнение импульсов для внеклеточной жидкости в квазистатической форме принимает с использованием (3) вид, традиционный для теории фильтрации вязкой жидкости через пористую среду

$$-\nabla^i (\alpha_2 P_2) - R_2^i + F_2^i = 0, \quad (12)$$

$$R_2^i = m^{ij} (U_{2j} - W_j) - P_2 \nabla^i \alpha_2, \quad (13)$$

где F_2^i – компоненты внешней объемной силы, действующей на внеклеточную жидкую фазу, а m^{ij} – тензорный коэффициент гидравлического сопротивления (обратный к тензорному коэффициенту гидравлической проницаемости). В выражении для межфазной силы R_2^i первое слагаемое – сила вязкого сопротивления, второе – сила типа архимедовой, возникающая при пространственно неоднородной пористости.

Чтобы описать течение во внутриклеточной фазе, будем проводить осреднение соотношений, описывающих течение внутри клеток, по всему внутриклеточному объему (который будем считать близким к полному объему) и отдельно соотношений на разделяющих клеточные объемы составных мембранах. Каждая из таких мембран, рассматриваемая как поверхность с нулевой толщиной, образована двумя клеточными мембранами и тонким слоем пористого внеклеточного материала [4, 11]. В мембране имеются перфорации (плазмодесмы), через которые внутриклеточные пространства связаны непосредственно.

Для относительной скорости течения растворенного компонента, осредняя по внутриклеточному объему, получаем

$$\rho_1 C_1 \mathbf{U}_{c1} = \rho_1 C_1 \mathbf{U}_1 + \rho_1 \mathbf{D}_1^* \nabla^* C_1. \quad (14)$$

Здесь \mathbf{D}_1^* – осредненный коэффициент диффузии во внутриклеточном пространстве, а ∇^* – осредненный градиент соответствующей величины только во внутриклеточном пространстве.

Осредняя соотношения на составных мембранах, имеющие вид (10), с другими коэффициентами, получаем еще одно соотношение для той же величины:

$$\rho_1 C_1 (\mathbf{U}_{c1} - \mathbf{W}) = \lambda^* \Delta C_1 + (\mathbf{E} - \sigma^*) \rho_1 C_1 (\mathbf{U}_1 - \mathbf{W}). \quad (15)$$

Здесь вектор ΔC_1 составлен осредненным суммарным перепадом внутриклеточной концентрации на составных мембранах, приходящихся на некоторый отрезок, выбранный в направлении каждого базисного вектора, отнесенным к длине этого отрезка, \mathbf{E} – единичный тензор второго ранга. Тензоры λ^* и σ^* – средние коэффициенты проницаемости и отражения составных мембран. Превращение этих характеристик при осреднении в тензорные связано с анизотропией ориентации клеточных стенок. Перенос массы из клетки в клетку осуществляется не только через мембраны, но и непосредственно через плазмодесмы, поэтому коэффициент λ^* отличен от нуля, а σ^* от \mathbf{E} даже в случае полной непроницаемости собственно клеточной мембраны для растворенного вещества.

Средний градиент концентрации по всему объему равен сумме $\nabla C_1 = \nabla^* C_1 + \Delta C_1$. Теперь несложно получить из (14) и (15) для скорости течения компонента формулу вида

$$\rho_1 C_1 \mathbf{U}_{c1} = \rho_1 C_1 \mathbf{U}_1 - \rho_1 C_1 \xi (\mathbf{U}_1 - \mathbf{W}) + \rho_1 \mathbf{D}_1 \nabla C_1, \quad (16)$$

где тензор \mathbf{D}_1 имеет смысл коэффициента диффузии во всей внутриклеточной фазе, а тензор ξ характеризует торможение компонента при прохождении стенок. Эти коэффициенты несложно выразить через коэффициенты, присутствующие в соотношениях (14) и (15).

Используя (16), можно переписать уравнение диффузии во внутриклеточной фазе (7) в виде

$$\frac{\partial(\rho_1 C_1)}{\partial t} + \text{div}[\rho_1 C_1 (\mathbf{U}_1 - \xi (\mathbf{U}_1 - \mathbf{W}))] = \text{div} \mathbf{I}_1 + J - \eta \Theta, \quad \mathbf{I}_1 = \rho_1 \mathbf{D}_1 \nabla C_1. \quad (17)$$

Чтобы получить уравнение импульсов для внутриклеточной фазы и выражение для силы, испытываемой внутриклеточной жидкостью со стороны твердой фазы R_1^i , проведем аналогичное осреднение по внутриклеточному пространству и составным мембранам. Для внутриклеточного пространства имеем

$$-\nabla^{*i}(\alpha_1 P_1) - R_1^{*i} + F_1^i = 0, \quad (18)$$

$$R_1^{*i} = k^{*ij}(U_{1j} - W_j) - P_1 \nabla^i \alpha_1, \quad (19)$$

где F_1^i – компоненты внешней объемной силы, действующей на внутриклеточную жидкую фазу, а k^{*ij} – тензорный коэффициент гидравлического сопротивления во внутриклеточном пространстве.

Осреднение соотношения, определяющего перенос жидкости через составные мембраны, дает уравнение вида

$$U^i - W^i = L^{ij} \Delta P_{1j} - M^{ij} \Delta C_{1j}, \quad (20)$$

где вектор ΔP_1 определен по перепадам давления на составных мембранах аналогично вектору ΔC_1 для концентраций.

Вводя по аналогии с предыдущим средний по всему объему градиент внутриклеточного давления $\nabla_i p_1 = \nabla_i^* p_1 + \Delta p_1$, получаем из (18–20) осредненное по всему объему уравнение импульсов (квазистатического равновесия) в виде

$$-\nabla^i(\alpha_1 P_1) - R_1^i + F_1^i = 0, \quad (21)$$

$$R_1^i = k^{ij}(U_{1j} - W_j) - P_1 \nabla^i \alpha_1 - \gamma^{ij} \Delta C_{1j}. \quad (22)$$

Здесь k^{ij} – тензорный коэффициент полного гидравлического сопротивления уже во всей внутриклеточной фазе. Коэффициенты, присутствующие в (22), выражаются через коэффициенты в (19) и (20). Заметим, что в уравнение (22) входит не полный градиент концентрации, а лишь та его часть, которая определяется перепадами на мембранах и управляется уравнением (15). Значительное упрощение достигается, если можно принять, что диффузия через мембраны настолько более затруднена по сравнению с диффузией через внутриклеточное пространство, кроме того, она затруднена так, что градиентом концентрации в последнем можно пренебречь. Такое соотношение достигается при выполнении неравенства $D_1^* \gg \lambda^*$. В этом случае $\nabla C_1 \approx \Delta C_1$ и соотношение (22) принимает вид

$$R_1^i = k^{ij}(U_{1j} - W_j) - P_1 \nabla^i \alpha_1 - \gamma^{ij} \nabla_j C_1, \quad (23)$$

в котором осмотическая компонента силы пропорциональна градиенту внутриклеточной концентрации.

МЕХАНИКА ДЕФОРМИРОВАНИЯ ТВЕРДОЙ ФАЗЫ (КЛЕТОЧНЫХ СТЕНОК)

Уравнение равновесия для твердой фазы имеет вид

$$\nabla_j(\alpha T^{ij}) + R_1^i + R_2^i + F^i = 0, \quad (24)$$

где T^{ij} – компоненты тензора напряжений в твердой фазе, а F^i – компоненты внешней объемной силы, действующей на эту фазу.

Полное напряжение в среде σ^{ij} определяется формулой

$$\sigma^{ij} = \alpha T^{ij} - \alpha_1 P_1 g^{ij} - \alpha_2 P_2 g^{ij}. \quad (25)$$

Внеклеточная жидкая фаза занимает малую долю объема, и давление в ней невелико по сравнению с внутриклеточным, поэтому соотношение (25) естественно упростить, оставив лишь внутриклеточное давление

$$\sigma^{ij} = \alpha T^{ij} - \alpha_1 P_1 g^{ij}. \quad (26)$$

Рассмотрим соотношения, определяющие деформацию твердой фазы. Будем предполагать, что деформация содержит две составляющие: быструю обратимую (мгновенную при рассмотрении медленных процессов), определяемую напряженным состоянием, и медленную необратимую, развивающуюся с характерным временем ростовых изменений (от нескольких часов, как в растущем кончике корня, до нескольких месяцев и даже лет). Первую из этих составляющих будем называть упругой, вторую – неупругой. В каждый момент времени тензор упругих деформаций $\varepsilon_{ij}^{(e)}$ может быть определен по напряжениям при замороженной неупругой деформации. Общая форма соответствующей зависимости

$$\varepsilon_{ij}^{(e)} = \varepsilon_{ij}^{(e)}(T^{kl}). \quad (27)$$

В функции (27) подразумевается присутствие дополнительных аргументов, характеризующих структуру среды.

В приведенной зависимости должно быть конкретизировано определение тензора деформаций. Ограничимся случаем малых упругих деформаций, в котором все тензоры деформаций совпадают и естественно принять закон Гука

$$\varepsilon_{ij}^{(e)} = A_{ijkl}(\alpha_1, \mathbf{L})T^{kl}. \quad (28)$$

Тензорный коэффициент A_{ijkl} предполагается функцией как пористости (приблизительно отождествляемой с объемной концентрацией внутриклеточной фазы), так и тензорных параметров \mathbf{L} , характеризующих анизотропию среды, в том числе анизотропию формы пор.

Использование соотношения (27) или (28) не означает возможности разгрузки всего объекта в целом. Такая разгрузка возможна лишь локально.

Процесс деформирования описывается тензором скоростей деформаций с компонентами e_{ij} и состоит из медленной неупругой деформации, характеризуемой тензором скоростей неупругих деформаций с компонентами $e_{ij}^{(i)}$, и упругого деформирования из-за изменения напряженного состояния

$$e_{ij} = d\varepsilon_{ij}^{(e)} / dt + e_{ij}^{(i)}. \quad (29)$$

Равенство (29), строго говоря, справедливо лишь в сопутствующей системе координат, но при малых упругих деформациях и скоростях деформаций его можно использовать и для компонент, взятых в системе наблюдателя. Тензоры полных и неупругих деформаций можно при этом не вводить, поскольку тензор скоростей деформаций определяется непосредственно по полю скоростей

$$e_{ij} = \frac{1}{2}(\nabla_i W_j + \nabla_j W_i). \quad (30)$$

Рассмотрим неупругие деформации твердого каркаса. Многочисленные данные указывают на то, что рост всегда связан с механическими напряжениями (хотя напряжения для среды в целом могут равняться нулю) [8]. В механике растительных тканей рост соотносят с растяжением клеточной стенки под действием

внутриклеточного давления. Впервые это отчетливо сформулировано в классической работе [10]. Присутствие напряжений при росте заставляет предположить, что механические характеристики биологического материала обеспечивают его неупругое деформирование под действием этих напряжений. Данные, приведенные в [8], позволяют высказать общую гипотезу о том, что неупругое деформирование при нормальном росте (в отсутствие внешнего нагружения) осуществляется за счет тех же механизмов, что и неупругое деформирование под воздействием внешних нагрузок. В соответствии с этой гипотезой будем предполагать, что тензор скоростей неупругих деформаций $e_{ij}^{(i)}$ зависит от напряжения в твердой фазе:

$$e_{ij}^{(i)} = e_{ij}^{(i)}(T^{kl}, \alpha_1, \mathbf{L}). \quad (31)$$

Из (26) нетрудно видеть, что это напряжение зависит не только от напряжения в среде σ^{ij} , но и от внутриклеточного давления, присутствие которого и делает рост возможным при отсутствии внешних нагрузок.

Конкретный вид зависимости (31) в общем виде никогда не определялся. Экспериментальные данные указывают на существование некоторой поверхности в пространстве компонент тензора \mathbf{T} , внутри которой неупругой деформации нет, а вне которой имеет место зависимость, обычно полагаемая линейной

$$e_{ij}^{(i)} = M_{ij} + N_{ijkl} T^{kl},$$

с коэффициентами, зависящими от \mathbf{L} .

В задачах с одноосным растяжением обычно используется представление о пороговом растягивающем напряжении в твердой фазе T_0 [2, 7]:

$$\begin{aligned} T < T_0 : e^{(i)} &= 0, \\ T \geq T_0 : e^{(i)} &= N(T - T_0). \end{aligned}$$

Здесь T и $e^{(i)}$ – осевые компоненты соответствующих тензоров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система уравнений (4–7), (9–13), (17), (21), (22) или (23), (24), (26), (27), (29–31) незамкнута. Для ее замыкания необходимы соотношения, определяющие кинетику перехода массы из внутриклеточной жидкой фазы в твердую (в материал клеточных стенок), изменение в процессе неупругого деформирования пористостей α_1 и α_2 , а также кинетику тензоров анизотропии \mathbf{L} . К последним, в частности, относятся параметры, определяющие форму и ориентацию клеток. Этот вопрос в общем виде обсуждался в [8].

В качестве простейшего допущения может быть сформулирована гипотеза постоянства структуры [3], предполагающая, что во вновь образующемся материале структура (т.е. пористости и параметры, определяющие анизотропию) сохраняется постоянной. Тогда система становится замкнутой, если задать ее коэффициенты.

Краевые и начальные условия определяются конкретной задачей. Представленная система уравнений не требует дополнительных краевых условий для жидких фаз и распределенного в них компонента сверх тех, которые должны быть выставлены для двух содержащих диффундирующую примесь жидкостей, фильтрующихся через твердый каркас. В имеющих реальный биологический смысл задачах такие условия могут быть разными [12].

Для твердой фазы, ввиду отсутствия дополнительных по сравнению с теорией упругости пространственных производных, постановка краевой задачи не отличается от принятых в этой теории. Существенная особенность ростовых задач – присутствие

остаточных напряжений в среде, возникающих из-за несогласованности определяющего соотношения для скорости неупругого деформирования с уравнениями совместности [6, 8, 9]. Поскольку любая реальная задача имеет дело с объектом, сформировавшимся в результате прошлого роста, поле напряжений (или упругих деформаций) при полной разгрузке объекта в начальный момент должно быть задано. Под полной разгрузкой понимается равенство нулю всех внешних по отношению к твердой фазе сил, как внешних по отношению к объекту в целом (объемных и поверхностных), так и действующих со стороны жидких фаз. В этом случае, как видно из (25), (26), тензоры σ и T совпадают. Поле остаточных напряжений σ_0^{ij} должно удовлетворять в объеме уравнению

$$\nabla_j \sigma_0^{ij} = 0$$

и на границе условию равенства нулю вектора напряжений

$$\sigma_0^{ij} n_j = 0,$$

где n_j – компоненты вектора нормали к границе. В таком поле возможно присутствие поверхностей разрыва тензора напряжений, на которых вектор напряжений должен оставаться непрерывным.

При рассмотрении конкретных задач построенная базовая модель может дополняться новыми физическими характеристиками и соотношениями с целью учета тех или иных факторов. В частности, как упомянуто выше, совместное рассмотрение транспортных и ростовых задач требует введения по крайней мере двух обобщенных химических компонентов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана РФФИ (проект № 09–01–90403).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Логвенков С.А. О моделировании роста корня растения // Изв. РАН. Механика жидкости и газа. – 1993. – № 1. – С. 94–102.
2. Логвенков С.А., Штейн А.А. Механика роста растений: взаимодействие ростовых и транспортных процессов // Современные проблемы биомеханики. Механика роста и морфогенеза / под ред. Л.В. Белоусова, А.А. Штейна. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – С. 291–358.
3. Логвенков С.А., Штейн А.А. Управление биологическим ростом как задача механики // Российский журнал биомеханики. – 2006. – Т. 10, № 2. – С. 9–19.
4. Логвенков С.А., Штейн А.А. Компарментальная модель поглощения воды корнями растения с учетом процессов на клеточном уровне // Российский журнал биомеханики. – 2008. – Т. 12, № 4. – С. 18–32.
5. Нигматулин Р.И. Основы механики гетерогенных сред. – М.: Наука, 1978.
6. Регирер С.А., Штейн А.А. Механические аспекты процессов роста, развития и перестройки биологических тканей // Итоги науки и техники. Комплексные и специальные разделы механики. – М.: ВИНТИ, 1985. – Т. 1. – С. 3–142.
7. Штейн А.А. Математическая модель растительной ткани колончатой структуры в стадии первичного роста // Биофизика. – 1996. – Т. 41, № 7. – С. 1301–1304.
8. Штейн А.А. Приложение методов механики сплошной среды к моделированию роста биологических тканей // Современные проблемы биомеханики. Механика роста и морфогенеза / под ред. Л.В. Белоусова, А.А. Штейна. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – С. 148–358.
9. Cowin S.C. Tissue growth and remodelling // Annu. Rev. Biomed. Eng. – 2004. – Vol. 6. – P. 77–107.
10. Lockhart J.A. An analysis of irreversible plant cell elongation // J. Theor. Biol. – 1965. – Vol. 8. – P. 264–275.
11. Stein A.A., Logvenkov S.A., Chalyuk A.T. Mathematical modelling of the plant root as a water-pumping cellular system // Mathematical Modelling & Computing in Biology and Medicine / ed. V. Capasso. – Bologna: Soc. Ed. Esculapio, 2003. – P. 206–212.

12. Stein A.A., Logvenkov S.A., Yudina E.N. Continual modeling of water uptake by plant roots // Proceeding of the Sixth Plant Biomechanics Conference (November 16th – 21st 2009). – Cayenne, French Guyana, France. – 2009. – P. 140–147.

MATHEMATICAL MODEL OF A GROWING PLANT TISSUE AS A THREE-PHASE DEFORMABLE MEDIUM

A.A. Stein, E.N. Yudina (Moscow, Russia)

Using the methods of multiphase continuum mechanics, a mathematical continuum model of a growing plant tissue is obtained. It is assumed that the medium consists of three phases: a deformable solid (cell wall material) and two fluids (intra- and extracellular) in which a generalized chemical component is dissolved. The interphase mass exchange is allowed. A significant difference in size between the cells and the pores filled with the extracellular fluid is taken into account. The equations that describe the motion of the intracellular fluid and the component distributed in it contain terms related to the presence of distributed osmotic barriers. Hypotheses that make it possible to close the system of equations obtained are considered.

Key words: plant tissues, multiphase media, growth, inelastic deformation, mass transfer, mathematical models.

Получено 26 ноября 2010