

КОНТИНУАЛЬНАЯ МЕХАНО-ХИМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

П. И. У с и к

(Москва)

Для описания поведения активной мышечной ткани строится замкнутая система уравнений движения двухфазной многокомпонентной анизотропной сплошной среды с учетом происходящих в ней механо-химических процессов. Основные гипотезы формулируются на основании данных общего характера о строении и работе мышечной ткани. Фаза, в которой происходят механо-химические реакции, считается вязко-упругой, другая фаза — упругой; среда предполагается односкоростной, но допускается переход компонент из одной фазы в другую. Выписаны законы сохранения и в соответствии с общими принципами механики сплошной среды и термодинамики необратимых процессов [1-4] получены реологические уравнения. Показано, что построенная модель описывает, например, такие характерные свойства мышечной ткани, как существование напряжений при отсутствии деформаций, деформирование при отсутствии нагрузки, диссипация энергии в состоянии механического равновесия.

Активность мышечной ткани обусловлена химическими процессами, протекающими внутри нее в определенных упорядоченных структурах, называемых миофибриллами, и, в конечном счете, механо-химическими реакциями, приводящими к изменению формы или взаимного расположения белковых молекул [5-8]. Вне миофибрилл находятся различные вспомогательные системы, соединительная ткань и другие структуры, в том числе капиллярные кровеносные сосуды, являющиеся источником исходных химических веществ. Начало процесса активного сокращения мышцы связано с поступлением в миофибриллы определенных реагентов.

При изучении многих физиологических явлений (например работы сердца, распространения возбуждения в тканях, организации движений, регуляции кровообращения и дыхания) необходимо, с одной стороны, располагать реологическим уравнением активной мышцы и, с другой стороны, знать взаимосвязь между основными механическими параметрами мышцы (длина, нагрузка) и параметрами, определяемыми химическими процессами, например, потреблением энергии в мышце при сокращении. Отсутствие достаточно общей модели мышцы заставляет в настоящее время использовать весьма упрощенные представления [9-11].

В литературе, как правило, обособленно рассматриваются следующие вопросы: распространение возбуждения по мышечной ткани, механика мышцы в целом в терминах нагрузка — длина, энергетика и биохимия мышечной деятельности.

Существующие модели мышечной ткани, за исключением предложенной в работе [12], одномерны и, как правило, представляют собой соотношения, связывающие нагрузку, удлинение и их производные по времени с некоторыми дополнительными параметрами, имеющими размерность нагрузки или удлинения. Эти дополнительные параметры не связаны явно с химическими или иными внутренними процессами в мышце, и их изменение во времени задается заранее, причем по-разному для мышцы в активном и пассивном состояниях [12-18]. Так, в статье [12] предложено реологическое уравнение вида

$$p_{ij}^d = k_{ijln} (\epsilon_{ln} - N_{ln}') \quad (0.1)$$

где p_{ij}^d — девиатор тензора напряжений, ϵ_{ij} — тензор деформаций, а N_{ij}' — тензорный

параметр («биофактор»), характеризующий активность ткани: $N_{ij}' = 0$ и $N_{ij}' \neq 0$ соответственно для пассивного и активного состояний. Аналогичные дополнительные параметры содержатся фактически и в так называемых трехэлементных моделях (см., например, [19]).

Другая группа одномерных моделей расшифровывает смысл дополнительных параметров в реологическом уравнении в терминах и величинах, характеризующих микроструктуру мышцы и ее гипотетическую «внутреннюю» механику (см., например [16-18, 20, 21]). Как и упомянутые выше, эти модели также основаны на предположении о возможности активных деформаций (сокращения), т. е. деформаций без приложения напряжений.

Цель данной работы — построение модели сплошной среды, обладающей типичными для мышечной ткани свойствами, без введения предположений о существовании активных деформаций и без использования дискуссионных представлений о микроструктуре миофибрилл и процессах внутри них.

1. Основные уравнения. Исходные утверждения состоят в следующем [5-7].

1°. Мышца производит работу за счет прямого преобразования энергии, освобождающейся при механо-химических реакциях.

2°. Механо-химические реакции протекают в большом числе малых, но конечных областей, распределенных по всему объему мышцы.

3°. Источники исходных химических реагентов также распределены по всему объему мышцы.

4°. Мышечная ткань анизотропна и обладает упругими и вязкими свойствами, причем вязкость обусловлена преимущественно миофибриллами, а упругость — соединительной тканью и другими структурами.

В соответствии со сказанным выше будем рассматривать двухфазную сплошную среду, каждая фаза которой состоит из n компонент. Фаза 1 — миофибриллы, фаза 2 — остальные структуры. Фазы принципиально отличаются одна от другой тем, что в одной из них (фазе 2) могут протекать механо-химические реакции. Элементарный объем сплошной среды v равен сумме объемов v^1 и v^2 , занимаемых соответственно первой и второй фазой. Граница раздела фаз предполагается проницаемой для некоторых компонент.

Получение уравнений для двухфазной среды связано с осреднением величин по поверхности и по объему. При этом в описании среды возникают дополнительные параметры — пористость $m = v^1 / v$ и просветность (относительная площадь сечения, принадлежащая фазе 1); в данной работе предполагается, что среда статистически однородна, и поэтому просветность равна пористости. Уравнения будут записаны для осредненных параметров. Параметры, полученные осреднением по объему одной из фаз (v^1 или v^2), заключены в угловые скобки; символами, не заключенными в скобки, обозначаются параметры, полученные осреднением по всему элементарному объему v . Верхние индексы обозначают номер фазы, нижние (не тензорные) — номер компоненты или номер химической реакции.

Введем плотность k -й компоненты в i -й фазе соотношением

$$\rho_k^i = m_k^i / v$$

где m_k^i — масса k -й компоненты в i -й фазе, содержащейся в элементарном объеме v , и используем это обозначение для определения массовой концентрации

$$c_k^i = \rho_k^i / \rho \quad (k = 1 \dots n) \quad (1.1)$$

Здесь ρ — средняя плотность смеси. Предположим, что плотность среды ρ , а также средние по фазе (истинные) плотности фаз $\langle \rho^i \rangle$ постоянны и равны между собой

$$\rho = \langle \rho^1 \rangle = \langle \rho^2 \rangle = \text{const} \quad \left(\langle \rho^i \rangle = \sum_{k=1}^n \frac{m_k^i}{v^i} \right) \quad (1.2)$$

Записывая определение величины $\langle \rho^i \rangle$ (в скобках в (1.2)) в виде

$$\langle \rho^1 \rangle = \rho \sum_{k=1}^n \frac{c_k^1}{m}$$

можно показать, что равенство $\rho = \langle \rho^1 \rangle$ эквивалентно соотношению

$$m = \sum_{k=1}^n c_k^1 \equiv c^1 \quad (1.3)$$

В отличие от концентраций, введенных в (1.1), истинные концентрации $\langle c_k^i \rangle$ определяются формулой (суммирование по i отсутствует)

$$\langle c_k^i \rangle = m_k^i / (v^i \rho^i)$$

В силу (1.3) концентрации c_k^i и $\langle c_k^i \rangle$ связаны соотношениями

$$c_k^1 = m \langle c_k^1 \rangle, \quad c_k^2 = (1 - m) \langle c_k^2 \rangle$$

Очевидно, что сумма всех концентраций c_k^i равна единице. Здесь не выделяются особо вещества, концентрация которых заведомо сохраняется постоянной, но такое выделение легко провести в окончательных уравнениях.

Изменение концентраций в фазах может происходить в результате притока вещества извне, химических реакций и диффузии в фазах. Для упрощения рассуждений далее будет предполагаться, что химические реакции могут идти только в фазе 2, скорости компонент совпадают, поэтому диффузия, обусловленная отличием скоростей компонент от средней скорости среды, внутри фаз отсутствует.

С учетом сказанного, уравнения сохранения массы компонент запишем в виде

$$\rho \frac{dc_k^1}{dt} = Q_k^1, \quad k = 1, 2, \dots, n \quad (1.4)$$

$$\rho \frac{dc_k^2}{dt} = Q_k^2 + \sum_{j=1}^r \nu_{kj} J_j, \quad k = 1, 2, \dots, n$$

Здесь Q_k^i — скорость притока вещества сорта k в фазу i , $\nu_{kj} J_j$ — скорость образования k -й компоненты в j -й химической реакции, r — число реакций. Величина ν_{kj} , отнесенная к молекулярной массе M_k k -й ком-

ноенты, пропорциональна стехиометрическому коэффициенту, с которым компонента k входит в уравнение j -й химической реакции. Коэффициенты ν_{kj} считаются положительными, когда компонента k входит в правую часть (вещество образуется в результате реакции) и отрицательными, когда она входит в левую часть уравнения реакции. В каждой отдельной химической реакции масса сохраняется, поэтому

$$\sum_{k=1}^n \nu_{kj} = 0, \quad j = 1, 2, \dots, r$$

Предположим далее, что вещество в фазу 1 может поступать либо из фазы 2, либо из распределенных «внешних» источников, а в фазу 2 — только из фазы 1. Согласно этому предположению

$$Q_k^1 = -Q_k + Q_k^e, \quad Q_k^2 = Q_k \quad (1.5)$$

где Q_k^e — мощность источников в фазе 1 (заданная величина). Из условия несжимаемости при этом следует, что $Q_1^e + \dots + Q_n^e = 0$.

Заметим, что в силу предположения о совпадении скоростей компонент производные d/dt в (1.4) имеют один и тот же смысл для всех k и для обеих фаз. Считая скорость среды малой, будем пренебрегать конвективным переносом вещества. Тогда уравнения (1.4) с учетом (1.5) представляются в виде

$$\rho \frac{\partial c_k^1}{\partial t} = -Q_k + Q_k^e, \quad \rho \frac{\partial c_k^2}{\partial t} = Q_k + \sum_{j=1}^r \nu_{kj} J_j \quad (1.6)$$

Запишем уравнения неразрывности (с учетом постоянства плотности) и сохранения количества движения для среды в целом (деформации считаются малыми)

$$\operatorname{div} u = 0 \quad (1.7)$$

$$\rho \frac{\partial^2 u_i}{\partial t^2} = \frac{\partial p_{ij}}{\partial x_j} + \rho f_i \quad (1.8)$$

Здесь u_i — вектор перемещения, f_i — массовые силы, p_{ij} — тензор напряжений для всей среды. В (1.8) и далее всюду используется неподвижная ортонормированная система координат.

Для всей среды и для каждой из фаз вводится свободная энергия, энтропия, температура, тензоры деформаций и напряжений. Далее будет предполагаться, что температуры и деформаций обеих фаз совпадают и что имеют место равенства

$$\begin{aligned} s &= m \langle s^1 \rangle + (1 - m) \langle s^2 \rangle \\ F &= m \langle F^1 \rangle + (1 - m) \langle F^2 \rangle \\ p_{ij} &= m \langle p^1 \rangle_{ij} + (1 - m) \langle p^2 \rangle_{ij} \end{aligned} \quad (1.9)$$

где s , F , T — соответственно энтропия, свободная энергия и температура для среды в целом.

Относительно реологических свойств фаз в соответствии с исходным предположением 4° предполагается, что фаза 1 — упругая, фаза 2 —

вязко-упругая, так что для фазы 2 имеет смысл представление тензора деформаций в виде суммы $\varepsilon_{ij} = \eta_{ij} + \Delta_{ij}$, где η_{ij} — обратимая часть полной деформации. В соответствии с обычным смыслом понятий упругости и вязко-упругости для каждой из фаз задается свободная энергия и постулируется соотношение Гиббса

$$m \langle F^1 \rangle = F_0^1(c_k^1, T) + \frac{1}{2\rho} k_{ijkl} \varepsilon_{ij} \varepsilon_{lm} \quad (1.10)$$

$$d \langle F^1 \rangle = \frac{1}{\rho} \langle p^1 \rangle_{ij} d\varepsilon_{ij} - \langle s^1 \rangle dT + \sum_{k=1}^n \langle \mu_k^1 \rangle d \langle c_k^1 \rangle \quad (1.11)$$

$$(1 - m) \langle F^2 \rangle = F_0^2(c_k^2, T) + \frac{1}{2\rho} m_{ijkl} \eta_{ij} \eta_{lm} \quad (1.12)$$

$$d \langle F^2 \rangle = \frac{1}{\rho} \langle p^2 \rangle_{ij} d\eta_{ij} - \langle s^2 \rangle dT + \sum_{k=1}^n \langle \mu_k^2 \rangle d \langle c_k^2 \rangle \quad (1.13)$$

$$\langle \mu_k^i \rangle = \partial \langle F^i \rangle / \partial \langle c_k^i \rangle, \quad \langle s^i \rangle = \partial \langle F^i \rangle / \partial T$$

Здесь $\langle \mu_k^i \rangle$ — химический потенциал k -й компоненты фазы i . Перемещения и деформации считаются малыми, поэтому (с учетом несжимаемости среды) будем иметь

$$\varepsilon_{ii} = 0, \quad \eta_{ii} = \Delta_{ii} = 0 \quad (1.14)$$

Принимая во внимание наличие источников массы в фазе 1, а также введенные определения (1.9)—(1.14), уравнение притока тепла и второй закон термодинамики запишем в виде

$$dF = \frac{1}{\rho} p_{ij} d\varepsilon_{ij} - s dT - dq' + \frac{1}{\rho} \sum_{k=1}^n \frac{\partial F}{\partial c_k^1} Q_k^e dt \quad (1.15)$$

$$T ds = dq^e + dq' + \sum_{k=1}^n T S_k^1 \frac{Q_k^e}{\rho} dt \quad (1.16)$$

$$S_k^1 = \left(\frac{\partial s}{\partial c_k^1} \right)_{T, c_l^i (l \neq k), \eta_{ij}, \varepsilon_{ij}} = \frac{\partial^2 F}{\partial T \partial c_k^1}$$

Здесь выражение для парциальной энтропии S_k^1 записано с учетом предположений о свободной энергии.

2. Реологические соотношения. Система уравнений (1.6)—(1.10) незамкнута — в нее входят неизвестные величины Q_k , J_i , p_{ij} , для которых предстоит получить определяющие уравнения.

Из формул для свободной энергии фаз (1.10), (1.12), с учетом соотношения Гиббса (1.11), (1.13) непосредственно следуют выражения для девиаторов тензоров напряжений в фазах 1 и 2

$$\sigma_{ij}^1 = k_{ijkl} \varepsilon_{lm}, \quad \sigma_{ij}^2 = m_{ijkl} \eta_{lm} \quad (2.1)$$

$$\sigma_{ij}^\alpha = c^\alpha (\langle p^\alpha \rangle_{ij} - 1/3 \langle p^\alpha \rangle_{ll} \delta_{ij}) \quad (2.2)$$

$$(c^1 = m, c^2 = (1 - m), \alpha = 1, 2)$$

Учитывая тождества

$$\partial c^\alpha \langle F^\alpha \rangle / \partial c_k^\alpha = \langle \mu_k^\alpha \rangle + \langle F^\alpha \rangle - \sum_{l=1}^n \langle \mu_l^\alpha \rangle \langle c_l^\alpha \rangle, \quad \alpha = 1, 2$$

и вводя химические потенциалы фаз 1 и 2, отнесенные к единице массы всей среды

$$\mu_k^\alpha = \frac{\partial c^\alpha \langle F^\alpha \rangle}{\partial c_k^\alpha}, \quad \alpha = 1, 2$$

преобразуем соотношения Гиббса (1.13) и (1.15) к виду

$$\begin{aligned} d(c^1 \langle F^1 \rangle) &= \frac{1}{\rho} c^1 \langle p^1 \rangle_{ij} d\varepsilon_{ij} - c^1 \langle s^1 \rangle dT + \sum_{k=1}^n \mu_k^1 dc_k^1 \\ d(c^2 \langle F^2 \rangle) &= \frac{1}{\rho} c^2 \langle p^2 \rangle_{ij} d\eta_{ij} - c^2 \langle s^2 \rangle dT + \sum_{k=1}^n \mu_k^2 dc_k^2 \end{aligned} \quad (2.3)$$

Определим вектор потока тепла \mathbf{q} с помощью соотношения $\rho dq^{(e)} = -\operatorname{div} \mathbf{q} dt$. Тогда из (1.15), (1.16) с учетом (2.3) получим уравнение баланса энтропии

$$\rho \frac{ds}{dt} - \frac{\partial s}{\partial c_k^1} Q_k^e = -\operatorname{div} \frac{\mathbf{q}}{T} + \frac{R}{T} \quad (2.4)$$

$$R = -\frac{\mathbf{q}}{T} \operatorname{grad} T + \sigma_{ij}^2 \Delta_{ij} + \sum_{k=1}^n Q_k (\mu_k^1 - \mu_k^2) - \sum_{j=1}^r J_j A_j \quad (2.5)$$

$$A_j = \sum_{k=1}^n \nu_{kj} \mu_k^2, \quad j = 1, 2, \dots, r \quad (2.6)$$

Здесь R — диссипативная функция, величина A_j , по определению, есть сродство j -й химической реакции.

Будем считать, что обобщенные потоки \mathbf{q} , σ_{ij}^2 , Q_k , J_j линейно выражаются через обобщенные термодинамические силы

$$-\frac{1}{T^2} \operatorname{grad} T, \quad \frac{\Delta_{ij}}{T}, \quad \frac{\mu_k^1 - \mu_k^2}{T}, \quad -\frac{A_j}{T}$$

В силу сделанного в п. 1 предположения 4° об анизотропии среды коэффициенты в этих связях, как и коэффициенты k_{ijklm} и m_{ijklm} в соотношениях (2.1), определяются через метрический тензор g_{ij} и тензоры, характеризующие симметрию среды, причем принцип Кюри в общем случае не выполняется.

Предположим, что для рассматриваемой среды имеет место трансверсальная изотропия и допускаются следующие виды преобразований симметрии: одну ось (поворотов) бесконечного порядка, бесконечное число поперечных осей поворотов второго порядка (повороты на 180°), бесконечное число продольных плоскостей симметрии, одну поперечную плоскость симметрии и центр симметрии. Как указано в работе [2], эта группа симметрии, обозначаемая $m \cdot \infty : m$, характеризуется метрическим тензором g_{ij} и одним дополнительным тензором b_{ij} . В ортонормирован-

ной системе координат, в которой базисный вектор e_3 направлен по оси поворотов бесконечного порядка, все компоненты тензора b_{ij} равны нулю, кроме $b_{33} = 1$.

Можно выписать общий вид произвольных тензорных функций $\mathbf{B} = \mathbf{B}(\mathbf{g}, \mathbf{b})$, зависящих только от этих двух аргументов [2]:

$$B_i = 0, \quad B_{ij} = \beta_1 \delta_{ij} + \beta_2 b_{ij}, \quad B_{ijkl} = 0 \quad (2.7)$$

Тензор четвертого ранга B_{ijkl} характеризуется, вообще говоря, десятью независимыми параметрами; выражение для этого тензора будет выписано ниже с учетом дополнительных условий симметрии.

Принимая во внимание соотношения (2.7), запишем в общем виде допустимые линейные зависимости между обобщенными потоками и обобщенными силами

$$q_i = - \alpha_{ij} \frac{\partial T}{\partial x_j} \quad (2.8)$$

$$\sigma_{ij}^2 = \beta_{ijkl} \Delta_{kl} - \sum_{\beta=1}^r \lambda_{\beta ij} A_{\beta} + \sum_{\alpha=1}^n s_{\alpha ij} (\mu_{\alpha}^1 - \mu_{\alpha}^2)$$

$$J_{\beta} = \Lambda_{\beta ij} \Delta_{ij} - \sum_{\gamma=1}^r k_{\beta \gamma} A_{\gamma} + \sum_{\alpha=1}^n r_{\beta \alpha} (\mu_{\alpha}^1 - \mu_{\alpha}^2)$$

$$Q_{\alpha} = S_{\alpha ij} \Delta_{ij} - \sum_{\beta=1}^r r_{\alpha \beta} A_{\beta} + \sum_{x=1}^n n_{\alpha x} (\mu_x^1 - \mu_x^2)$$

Множитель, содержащий температуру, включен в соответствующие коэффициенты. В этих уравнениях $k_{\beta \gamma}$, $r_{\beta \alpha}$, $r_{\alpha \beta}$, $n_{\alpha x}$ — скаляры; α_{ij} , $\lambda_{\beta ij}$, $\Lambda_{\beta ij}$, $s_{\alpha ij}$, $S_{\alpha ij}$ — тензоры второго ранга; β_{ijkl} — тензор четвертого ранга (для ясности здесь и далее нетензорные индексы обозначены греческими буквами).

Соотношения Онзагера дают следующие ограничения на коэффициенты:

$$\begin{aligned} \lambda_{\beta ij} &= - \Lambda_{\beta ij}, & s_{\alpha ij} &= - S_{\alpha ij} \\ r_{\alpha \beta} &= r_{\beta \alpha}, & k_{\beta \gamma} &= k_{\gamma \beta}, & n_{\alpha x} &= n_{x \alpha}, & \alpha_{ij} &= \alpha_{ji}, & \beta_{ijkl} &= \beta_{klij} \end{aligned}$$

Тензорные коэффициенты, входящие в (2.1) и в выражение для σ_{ij}^2 в (2.8), должны удовлетворять дополнительным соотношениям, вытекающим из требования симметрии тензоров напряжений и из того, что σ_{ij}^1 , σ_{ij}^2 по определению девиаторы.

Для тензоров четвертого ранга B_{ijkl} (т. е. для k_{ijkl} , m_{ijkl} , β_{ijkl}) должны иметь место соотношения

$$B_{ijkl} = B_{jikl}, \quad B_{ijkl} = B_{klij}, \quad B_{iikl} = 0 \quad (2.9)$$

Общий вид тензора четвертого ранга $\mathbf{B} = \mathbf{B}(\mathbf{g}, \mathbf{b})$, удовлетворяющего условиям (2.9) при трансверсальной изотропии, следующий:

$$\begin{aligned} B_{ijkl} &= \lambda_1 (\delta_{ik} \delta_{jl} + \delta_{il} \delta_{jk} - 2/3 \delta_{ij} \delta_{kl}) + \lambda_2 (\delta_{ij} b_{kl} + \delta_{kl} b_{ij} - 1/3 \delta_{ij} \delta_{kl} - 3b_{ij} b_{kl}) + \\ &+ \lambda_3 (\delta_{ik} b_{jl} + \delta_{jk} b_{il} + \delta_{il} b_{jk} + \delta_{jl} b_{ik} - 4b_{ij} b_{kl}) \end{aligned}$$

Тензоры второго ранга $\Lambda_{\beta ij}$, $s_{\alpha ij}$ должны быть симметричны и след их равен нулю; поэтому из (2.7) следует

$$\Lambda_{\beta ij} = \Lambda_{\beta} (\delta_{ij} - 3b_{ij}), \quad s_{\alpha ij} = s_{\alpha} (\delta_{ij} - 3b_{ij})$$

$$(\alpha = 1, 2, \dots, n; \beta = 1, 2, \dots, r)$$

В определяющих соотношениях (2.1), (2.8) содержится, помимо двух коэффициентов теплопроводности, еще $9 + n + 2nr + \frac{1}{2}(n^2 + r^2 + n + r)$ независимых скалярных величин (включая $nr - r$ стехиометрических коэффициентов).

В частном случае, когда массообмен между фазами определяется только химическими потенциалами и не зависит от Δ_{ij} , A_{β} (при этом скорость реакций и напряжения в фазе 2 не зависят явно от химических потенциалов в фазе 1), следует положить $s_{\alpha ij} = 0$, $r_{\alpha ij} = 0$, и уравнения (2.8) приобретают вид

$$\sigma_{ij}^2 = \beta_{ijkl} \Delta_{kl} + \sum_{\beta=1}^r \Lambda_{\beta ij} A_{\beta} \quad (2.10)$$

$$J_{\beta} = \Lambda_{\beta ij} \Delta_{ij} - \sum_{\gamma=1}^r k_{\beta\gamma} A_{\gamma} \quad (2.11)$$

$$Q_k = \sum_{x=1}^n n_{\alpha x} (\mu_x^1 - \mu_x^2) \quad (2.12)$$

После такого упрощения подсчитанное выше число скалярных параметров в уравнениях сокращается до $9 + nr + \frac{1}{2}(n^2 + r^2 + n + r)$. Из условия положительной определенности диссипативной функции R на параметры в определяющих уравнениях налагаются ограничения; в частности

$$n_{\alpha\alpha} > 0, \quad n_{11}n_{22} - n_{12}^2 > 0$$

Реологическое уравнение, связывающее девиатор полного тензора напряжений $p_{ij}^d = \sigma_{ij}^1 + \sigma_{ij}^2$ с полной деформацией ε_{ij} , получается путем исключения Δ_{ij} из (2.10) согласно формуле, вытекающей из (2.1)

$$\Delta_{ij} = \varepsilon_{ij} - m_{klij}^{\circ} (p_{kl}^d - k_{klnm} \varepsilon_{nm}) \quad (2.13)$$

Здесь m_{klij}° — тензор, обратный к m_{ijkl} , т. е. $m_{klij}^{\circ} m_{ijpq} = \delta_{kp} \delta_{lq}$. После вычислений с учетом (1.11) и (2.6) находим

$$A_{ijkl} p_{kl}^d + p_{ij}^d = k_{ijkl} \varepsilon_{kl} + D_{ijkl} \varepsilon_{kl} + N_{ij} \quad (2.14)$$

$$A_{ijkl} = \beta_{ijnm} m_{klnm}^{\circ}$$

$$D_{ijkl} = \beta_{ijkl} + \beta_{ijnm} m_{nmpq}^{\circ} k_{pqkl}$$

$$N_{ij} = \sum_{\beta=1}^r \Lambda_{\beta ij} A_{\beta} = \sum_{\beta=1}^r \sum_{\alpha=1}^n \Lambda_{\beta ij} v_{\alpha\beta} \frac{\partial F}{\partial c_{\alpha}^2}$$

Исключая Δ_{ij} из (2.11) при помощи (2.13), найдем

$$J_{\beta} = R_{\beta ij} \varepsilon_{ij} + P_{\beta ij} p_{ij}^d - \sum_{\gamma=1}^r k_{\beta\gamma} A_{\gamma}$$

$$\begin{aligned} R_{\beta ij} &= \Lambda_{\beta ij} + \Lambda_{\beta nm} m_{nmpq}^{\circ} k_{pqij} \\ P_{\beta ij} &= -\Lambda_{\beta nm} m_{nmij}^{\circ} \end{aligned} \quad (2.15)$$

Заметим, что формулы (2.14), (2.15) записаны для простоты в предположении постоянства всех коэффициентов в определяющих соотношениях.

Таким образом, система, описывающая движение рассматриваемой сплошной среды с механо-химическими реакциями, включает в себя следующие уравнения: 1) неразрывности (1.7), 2) сохранения количества движения (1.8) с реологическим уравнением (2.14), 3) сохранения массы компонент (1.6) с определяющими соотношениями (2.12), (2.15), 4) притока тепла. Последнее уравнение получается из (2.4) после подстановки в него $s = -\partial F / \partial T$ и явных выражений для R , q . При постоянных коэффициентах в определяющих соотношениях это уравнение имеет вид

$$\begin{aligned} \varphi(T, c_{\beta^1}, c_{\beta^2}) \frac{dT}{dt} &= \frac{\alpha_{ij}}{\rho} \frac{\partial^2 T}{\partial x_i \partial x_j} + \psi(p_{ij}^{\cdot d}, \varepsilon_{ij}^{\cdot}, T, c_{\beta^1}, c_{\beta^2}) \\ \varphi &= -T \frac{\partial^2 F}{\partial T^2} \\ \psi &= T \sum_{\beta=1}^n \left[\frac{\partial^2 F}{\partial T \partial c_{\beta^1}} \left(\frac{dc_{\beta^1}}{dt} - \frac{1}{\rho} Q_{\beta^e} \right) + \frac{\partial^2 F}{\partial T \partial c_{\beta^2}} \frac{dc_{\beta^2}}{dt} \right] + \\ &+ \frac{1}{\rho} \beta_{ijkl} (C_{ijnm} \varepsilon_{nm}^{\cdot} - m_{ijpq}^{\circ} p_{pq}^{\cdot d}) (C_{klrs} \varepsilon_{rs}^{\cdot} - m_{klab}^{\circ} p_{ab}^{\cdot d}) + \\ &+ \frac{1}{\rho} \sum_{\beta=1}^n \sum_{\alpha=1}^n \left(\frac{\partial F}{\partial c_{\beta^1}} - \frac{\partial F}{\partial c_{\beta^2}} \right) \left(\frac{\partial F}{\partial c_{\alpha^1}} - \frac{\partial F}{\partial c_{\alpha^2}} \right) n_{\beta\alpha} + \\ &+ \frac{1}{\rho} \sum_{\beta, \gamma=1}^r \sum_{\alpha, \kappa=1}^n k_{\beta\gamma\nu\alpha\beta\nu\kappa\gamma} \frac{\partial F}{\partial c_{\alpha^2}} \frac{\partial F}{\partial c_{\kappa^1}} \quad (C_{ijnm} = \delta_{in} \delta_{jm} + m_{pqij}^{\circ} k_{pqnm}) \end{aligned} \quad (2.16)$$

Система замыкается заданием свободной энергии среды в целом и коэффициентов в определяющих соотношениях.

3. Обсуждение результатов. Построенная модель обладает рядом свойств, характерных для мышечной ткани (см. [5-8]). Так, из уравнений (2.14) следует, что при отсутствии деформаций в среде могут существовать активные напряжения, обусловленные химическими реакциями во второй фазе, и, наоборот, среда может активно деформироваться при отсутствии напряжений. Соотношения (2.8) показывают, что возможно обратное влияние механических процессов на ход химических реакций и на перенос химических компонент из одной фазы в другую. Заметим, что количество энергии, расходуемой при сокращении, зависит от характера механических процессов, происходящих в среде; в частности, расходование энергии и выделение тепла могут происходить и в состоянии механического равновесия, когда не совершается механической работы.

Начало процесса развития активных деформаций и напряжений, как и начало сокращения в мышечной ткани, обуславливается смещением химического равновесия, например, за счет изменения межфазных коэффициентов проницаемости $n_{\alpha\kappa}$ в (2.12). Эта формула допускает также существование так называемого активного переноса (из фазы с меньшей концентрацией в фазу с большей концентрацией) некоторых реагентов,

в то время как другие реагенты, диффундирующие «нормально», играют роль химически связывающих носителей.

Известные в настоящее время одномерные модели мышцы [13, 14, 16-19] опираются на эмпирическое соотношение (уравнение Хилла), связывающее скорость укорочения «сократительного элемента» и напряжение, развиваемое им. Аналогом подобного соотношения в построенной модели служит уравнение (2.10), при этом скорости укорочения «сократительного элемента» соответствует величина $-\Delta z z'$, а напряжению в нем — величина σ_{zz}^2 . В связи с тем, что второй член правой части (2.10) может косвенно зависеть от характера процесса сокращения (например, от того, идет ли сокращение при постоянной деформации или постоянном напряжении), это соотношение будет различным для различных процессов.

В настоящее время считается доказанным, что при сокращении мышечной ткани происходит расщепление одной из кислот (аденозинтрифосфорной), и выделяемая при этом свободная энергия, как показывают оценки, является основным энергетическим источником акта сокращения [5-7]. Построенная модель соответствует этому утверждению. Действительно, из (1.9) — (1.15) следует, что любые необратимые процессы в изолированном объеме среды, в том числе такие, при которых совершается механическая работа, происходят за счет уменьшения свободной энергии в результате химических процессов.

Для известных моделей сократительной ткани, не использующих явного представления о химических реакциях, в уравнении притока тепла

$$dF = \frac{1}{\rho} p_{ij} d\varepsilon_{ij} - s dT - dq' + dq^{**} \quad (3.1)$$

свободная энергия задается как функция тензора деформаций и температуры (как и ранее), а также некоторого тензора «внутренних деформаций» κ_{ij} (характеризующего внутренние степени свободы [4]). Кроме того, в (3.1) задается приток внешней немеханической энергии dq^{**} .

Зададим теперь F и dq^{**} таким образом, чтобы придти к реологическому уравнению (0.1) для биоупругого тела [12] и установим связь между dq^{**} и изменением свободной энергии в результате химических процессов для модели п. 1,2 при $\beta_{ijkl} = 0$ (при $\beta_{ijkl} = 0$ реологическое уравнение (2.14) не содержит, как и (0.1) производных по времени).

Разложим свободную энергию в ряд по параметрам ε_{ij} и κ_{ij} , сохраняя лишь линейные и квадратичные члены и считая коэффициенты разложения не зависящими от температуры; среду считаем несжимаемой.

По определению, биоупругое тело находится в пассивном состоянии, если $dq^{**} = dq' = 0$. Тогда из (3.1) получим реологическое уравнение обычной линейной теории упругости

$$\begin{aligned} \varepsilon_{ij} &= f_{ij}(\kappa_{lm}) = M_{ijlm} \kappa_{lm} + C_{ij} \\ p_{ij}^d &= A_{ijkl} \varepsilon_{kl} + B_{ijkl} \kappa_{kl} = k_{ijlp} \varepsilon_{lp} \end{aligned}$$

Будем считать, что сокращение обусловлено притоком немеханической энергии $dq^{**} \neq 0$, таким, что

$$dq^{**} = dq' + \Omega_{ij} d\kappa_{ij}$$

Тогда из (3.1) можно получить выражение для Ω_{ij} и реологическое уравнение биоупругого тела в активном состоянии

$$p_{ij}^d = k_{ijlm} \varepsilon_{lm} + n_{ijkl} (\varepsilon_{kl} - f_{kl}) \quad (3.2)$$

что совпадает с (0.1) с точностью до обозначений.

Очевидно, что реологическому уравнению (3.2) соответствует реологическое уравнение (2.14) или (2.10) при условии

$$\beta_{ijkl} = 0 \quad (3.3)$$

Выражение для притока энергии dq^{**} с учетом (3.2) и выражения для Ω_{ij} принимает вид

$$dq^{**} = dq' - \rho^{-1} n_{ijkl} (\varepsilon_{ij} - f_{ij}) = dq' - \rho^{-1} (p_{ij}^d - k_{ijlm} \varepsilon_{lm}) df_{ij} \quad (3.4)$$

Изменение свободной энергии для построенной в пп. 1,2 модели среды в результате химических превращений равно ($\beta_{ijkl} = 0$)

$$\sum_{k=1}^n \left(\frac{\partial F}{\partial c_k^1} + \frac{\partial F}{\partial c_k^2} \right) \Big|_{Q_k^e=0} = -dq' + \frac{1}{\rho} (p_{ij}^d - k_{ijkl} \varepsilon_{kl}) d(\varepsilon_{ij} - \eta_{ij}) \quad (3.5)$$

Сравнивая (3.4), (3.5) с учетом (3.2), (3.3) и (2.1), получим

$$dq^{**} = - \sum_{k=1}^n \left(\frac{\partial F}{\partial c_k^1} dc_k^1 + \frac{\partial F}{\partial c_k^2} dc_k^2 \right), \quad Q_k^e = 0$$

Таким образом, dq^{**} совпадает с величиной изменения свободной энергии в результате химических превращений, взятой с обратным знаком.

Автор благодарит С. А. Регирера, Г. А. Любимова, А. С. Попеля и Л. В. Никитина за помощь в работе, полезные советы и обсуждение.

Поступила 26 X 1972

ЛИТЕРАТУРА

1. Седов Л. И. Механика сплошных сред, т. 1, 2. М., «Наука», 1970.
2. Лохин В. В., Седов Л. И. Нелинейные тензорные функции от нескольких тензорных аргументов. ПММ, 1963, т. 27, вып. 3.
3. De Groot S. R., Mazur P. Non-equilibrium thermodynamics. Amsterdam, North-Holland Publ., 1962 (Рус. перев.: Неравновесная термодинамика. М., «Мир», 1964.)
4. Седов Л. И. Модели сплошных сред с внутренними степенями свободы. ПММ, 1968, т. 32, вып. 5.
5. Волькенштейн М. В. Физика мышечного сокращения. Успехи физ. наук, 1970, т. 100, вып. 4.
6. Vendall J. R. Muscles, molecules and movement. London, Heinemann Ind., 1969. (Рус. перев.: Мышцы, молекулы и движение. М., «Мир», 1970).
7. Katz B. Nerve, muscle and synapse. Mc. Graw-Hill Book Company. New York, 1966. (Рус. перев.: Нерв, мышца и синапс. М., «Мир», 1968.)
8. Hill A. V. First and last experiments in muscle mechanics. Cambridge, The University Press, 1970. (Рус. перев.: Механика мышечного сокращения. М., «Мир», 1972).
9. Антомонов Ю. Г., Котова А. Б., Пономарева И. Д. Пустовойт О. Г., Решодько Л. В., Цепков Г. В. Математические модели возбуждения. Киев, «Наукова думка», 1965.
10. Котов Ю. Б., Цетлин М. Л. Моделирование работы пула мотонейронов на ЭЦВМ. В сб. Проблемы кибернетики, 1968, № 20.
11. Hemker H. C., Hermens W. Th. Theoretical consideration on a thermodynamic model of muscle action. Cardiovas Res., Suppl. 1, 1971, p. 84—86.
12. Никитин Л. В. Модель биоупругого тела. Изв. АН СССР. МТТ, 1971, № 3.
13. Fung Y. C. Mathematical representation of the mechanical properties of the heart muscle. J. Biomech, 1970, vol. 3, No. 3. (Рус. перев.: в сб.: Гидродинамика кровообращения. М., «Мир», 1971, стр. 10.)
14. Donders J. J. H., Beneken J. E. W. Computer model of cardiac muscle mechanics. Cardiovasc. Res. Suppl. 1, 1971, p. 34—50.
15. Pell K. M., Stanfield J. W. Mechanical model of skeletal muscle. Amer. J. Phys. Med., 1972, vol. 51, No. 1.
16. Wong A. Y. K. Mechanics of cardiac muscle, based on Huxley's model: mathematical simulation of isometric contraction. J. Biomech 1971, vol. 4, No. 6.
17. Wong A. Y. K. Mechanics of cardiac muscle, based on Huxley's model; simulation of active state and force-velocity relation J. Biomech., 1972, vol. 5, No. 1.
18. Chaplain R. A., Frommelt B. A mechanochemical model for muscular contraction. I. The rate of energy liberation at steady state velocities of shortening and lengthening. J. Mechanochem and Cell Motility, 1971, vol. 1, No. 1.
19. Brudy A. J. Active state in cardiac muscle Physiol. Rev. 1968, vol. 48, No. 3.
20. Descherevskii V. I. A kinetic theory of striated muscle contraction. Biorheology, 1971, vol. 7, No. 3.
21. Oplatka A. On the mechanochemistry of muscular contraction. J. Theor. Biol., 1972, vol. 34, p. 379—403.