МЕХАНИКА
ЖИДКОСТИ И ГАЗА
№ 1 • 1993

УДК 532.546:612.13

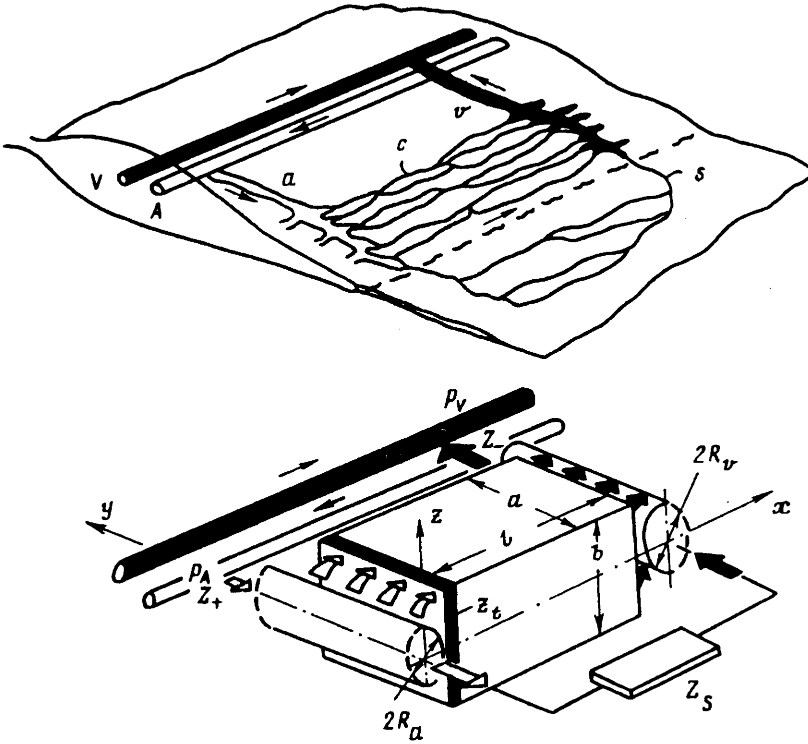
© 1993 г. В. А. ЕГОРОВ, С. А. РЕГИРЕР, Н. Х. ШАДРИНА

ТЕЧЕНИЕ КРОВИ В МИКРОСОСУДИСТОЙ СЕТИ МЫШЦЫ ПРИ РЕГУЛЯТОРНЫХ РЕАКЦИЯХ: КВАЗИСТАЦИОНАРНЫЕ ЗАДАЧИ

Наиболее распространенный прием моделирования русла резистивных кровеносных сосудов заключается в замене его одним «эквивалентным» сосудом, сопротивление и объем которого соответствуют значениям этих величин для русла. Во многих случаях этого достаточно, чтобы проводить качественные рассуждения, но по мере совершенствования методов эксперимента все чаще приходится сталкиваться с ситуациями, когда такая модель оказывается слишком бедной. Развиваемый в последнее время подход, использующий представление о микрососудистом модуле (типичном элементе русла), позволяет учесть наличие в сети сосудов нескольких различных типов, соединенных определенным образом, и тем самым сделать модель более реалистичной. Применительно к микрососудистой сети в скелетной мышце модель модуля («капиллярной ячейки») была предложена в [1—5]. Для того чтобы использовать эту модель в решении задач о регуляции кровотока, необходимо внести в нее ряд усовершенствований. Ниже представлено обсуждение постановки задач об управляемом движении крови в микрососудистом модуле скелетной мышцы, а также решение одной из таких задач.

1. Общая постановка задачи. На фиг. 1 схематически изображена принятая в данной работе гидродинамическая схема, соответствующая капиллярной ячейке в скелетной мышце. Каналы a, v соответствуют питающей артериоле и отводящей венуле, которые проходят поперек мышечных волокон. Через гидравлические сопротивления Z_+, Z_- эти поперечные каналы связаны с сосудами A, V более высокого порядка. Область c между поперечными каналами, принимаемая в форме прямоугольного параллелепипеда, считается заполненной пористым материалом и соответствует мышечной капиллярной сети. Пористая область отделена от питающего канала пренебрежимо малым по толщине слоем с гидравлическим сопротивлением z_t, соответствующим сопротивлению терминальных артериол (или мест застревания клеток [4]). Поперечные каналы соединяются между собой не только через пористый блок, но и через обходной путь s (шунт), который соответствует ветвящейся сети сосудов в соединительной ткани вне мышечных волокон и характеризуется сопротивлением Z_s.

Эта схема может быть применена не только к капиллярной ячейке, но и к более крупным элементам микрососудистой сети мышцы. Тогда поперечные каналы соответствуют параллельно идущим сосудам, артериальному и венозному, а пористый блок — совокупности соединяющих их микрососудов различных порядков. При этом детализация распределения параметров вдоль оси x, вообще говоря, теряет смысл и ее следует устранить из уравнений (см. ниже). Отличие рассматриваемой здесь схемы от первоначально предложенной в [1, 2] заключается во введении дополнительных элементов (сопротивлений $Z_\pm$, z_t и обходного пути) и, что наиболее важно, в учете зависимости параметров системы от времени и гидродинамических величин (давления, сдвиговых напряжений), дающем возможность анализа переходных процессов, в том числе регуляторных реакций.



Фиг. 1

Уравнения движения жидкости в поперечных каналах в квазиодномерном приближении запишем в виде

$$\frac{\partial Q_{a,v}}{\partial y} + \frac{\partial \pi R^2_{a,v}}{\partial t} = \mp\, 2bu\,|_{x=0,l} \tag{1.1}$$

$$Q_{a,v} = -\frac{\pi R^4_{a,v}}{8\mu_{a,v}} \frac{\partial p_{a,v}}{\partial y} \tag{1.2}$$

Здесь $Q_{a,v}$, $p_{a,v}$ — локальные значения расхода и давления в каналах a, v с радиусами R_a, R_v соответственно, b — ширина пористого блока (размер вдоль оси z), u — компонента скорости фильтрации (по оси x) в пористом блоке; коэффициенты вязкости в каналах $\mu_{a,v}$ имеют не зависящие от координат, но, вообще говоря, различные значения. Это означает, что из всех проявлений неньютоновских свойств жидкости (крови) здесь принимается во внимание только масштабный эффект Фареуса — Линдквиста [6]).

Уравнения движения жидкости в пористом блоке записываются в приближении теории фильтрации с учетом того, что для капиллярной ячейки движение можно считать одномерным [1—3]

$$u = -\frac{k_x}{\mu}\frac{\partial p}{\partial x}, \quad \frac{\partial m}{\partial t} + \frac{\partial u}{\partial x} = 0 \tag{1.3}$$

Здесь k_x, m — независимые, вообще говоря, проницаемость и пористость, μ — эффективная вязкость жидкости. При моделировании не истинной капиллярной ячейки, а более крупного элемента микрососудистой сети вместо (1.3) следует использовать подходящие разностные аналоги, оперирующие с граничными значениями u, p при $x = 0$, l, а также со средним давлением и объемом крови в сосудах, соединяющих поперечные каналы. Если $p_a >> p_v$, то вместо первого уравнения (1.3) допустимо положить

$$u\,|_{x=0} = -Kp_a \tag{1.4}$$

и отыскание p_a, Q_a, R_a отделяется от решения остальных уравнений.

Эффективные коэффициенты вязкости $\mu_{a,v}$, μ в до сих пор решавшихся задачах выбирались постоянными; исключение составляет работа [5], где учитывалась локальная зависимость вязкости от концентрации эритроцитов и система (1.1)—(1.3) дополнялась уравнениями, описывающими распределение эритроцитов. В принципе рамки обсуждаемой модели позволяют учитывать и более тонкие реологические эффекты путем задания зависимостей $\mu_{a,v}$, μ от геометрических параметров и характеристик потока. Например, для учета эффекта Фареуса — Линдквиста нужно положить $\mu_{a,v} = \mu_0 M(\delta_{a,v}/R_{a,v})$, где толщина пристенного слоя $\delta_{a,v}$ зависит от касательных напряжений в потоке у стенки [6]; введение зависимости μ от $|\partial p/\partial x|$ позволяет учесть вклад деформируемости эритроцитов в сопротивление капилляров [6, 7]. Граничные условия для (1.1)—(1.3) в соответствии со схемой на фиг. 1 задаются в виде

$$x = 0:\ p_a - p = z_t\mu;\quad x = l:\ p - p_v = 0 \tag{1.5}$$

$$y = 0:\ p_a - p_V = -Z_s Q_a,\quad Q_a = -Q_v \tag{1.6}$$

$$y = a:\ p_A - p_a = -Z_+ Q_a,\quad p_V - p_v = -Z_- Q_v \tag{1.7}$$

В случае замены (1.3) на (1.4) условия (1.5) не используются.

При моделировании регуляторных реакций микрососудов нужно принимать во внимание физиологические данные о том, что объектом регулирования могут быть сопротивления (точнее — радиусы) всех сосудов сети, т. е. величины $R_{a,v}$, k_x, m, K, z_t, Z_s, $Z_\pm$ в (1.1)—(1.7). Центральной регуляции соответствует их прямая зависимость от времени, местной регуляции механической природы — зависимость от трансмурального давления $p - p_e$, где p_e — внешнее давление на сосудистую стенку, и от сдвиговых напряжений

$$\tau_{a,v} = \frac{1}{2} R_{a,v} \left| \frac{\partial p_{a,v}}{\partial y} \right|,\quad \tau = \frac{\beta\mu |u|}{m^{3/2}} \tag{1.8}$$

соответственно в поперечных каналах и пористом блоке. Здесь β — коэффициент, характеризующий форму пор.

Сопротивления элементов сосудистой сети могут, согласно экспериментальным данным [8—10], зависеть еще от скоростей изменения механических факторов и предыстории состояния сосуда.

В общей форме для каждой регулируемой величины w постулируются соотношения

$$w = W(p - p_e,\ \gamma_w^\alpha),\quad \frac{\partial}{\partial t}\gamma_w^\alpha = \Gamma_w^\alpha(t, \gamma_w^\alpha, D_w, p - p_e, \tau_w) \tag{1.9}$$

где γ_w^α $(\alpha = 1, 2, ...)$ — управляющие параметры, D_w — интенсивность внешней стимуляции, τ определяется через (1.8). Обычно достаточно ограничиться не более чем двумя параметрами типа γ_w^α. Операторы W, Γ_w^α конструируются, исходя из гипотез и экспериментальных данных, касающихся механизмов регуляции. Не претендуя на исчерпывающую общность, приведем здесь соотношения для R_a, R_v, которые основаны на комбинации соображений, содержащихся в [11—14]

$$\lambda_{pa,pv}\frac{\partial (p_{a,v} - p_e)}{\partial t} + F_{a,v}(y, p_{a,v} - p_e, R_{a,v}, \gamma_{a,v}^\alpha) = \lambda_{Ra,Rv}\frac{\partial R_{a,v}}{\partial t} \tag{1.10}$$

$$\Lambda^{\alpha}_{a,v}\frac{\partial\gamma^{\alpha}_{a,v}}{\partial t}=f^{\alpha}_{a,v}\left[y,D,\gamma^{\beta}_{a,v},p_{a,v}-p_e,\tau_{a,v},\frac{\partial}{\partial t}(p_{a,v}-p_e),\frac{\partial\tau_{a,v}}{\partial t}\right] \tag{1.11}$$

Релаксационные времена $\lambda_{pa,\,pv}$, $\lambda_{Ra,\,Rv}$, $\Lambda^{\alpha}_{a,\,v}$ зависят от тех же аргументов, что и функции $F_{a,\,v}$, $f^{\alpha}_{a,\,v}$ соответственно. Уравнение (1.10) учитывает наличие у сосудистой стенки пассивных вязкоупругих свойств, а соотношения типа (1.11) отражают химические процессы в ней, подверженные влиянию механических факторов; в обоих уравнениях учтена начальная неоднородность свойств по координате y. Внешнее давление $p_e(t)$ в рассматриваемой постановке считается заданным; для учета влияющих на него в действительности процессов транскапиллярной фильтрации [15, 16] возможно дополнение системы (1.1)—(1.10) соответствующими уравнениями массопереноса в ячейке; их нужно добавлять также при изучении тканевого газообмена, переноса индикаторов и т. п.

Объектами регулирования могут быть также сосредоточенные сопротивления $Z_{\pm}$, Z_s, z_t. Помня, что в действительности это кровеносные сосуды со свойствами, в принципе не отличающимися от свойств сосудов a, v, допустимо принять для каждого сопротивления соотношения, аналогичные (1.10), (1.11)

$$\lambda_p\frac{\partial(p-p_e)}{\partial t}+\Psi(p-p_e,Z,\gamma)=\lambda_z\frac{\partial Z}{\partial t}$$

$$\frac{\partial\gamma}{\partial t}=\psi\left[D,\gamma,p-p_e,Q,\frac{\partial(p-p_e)}{\partial t},\frac{\partial Q}{\partial t}\right] \tag{1.12}$$

где Z — любое из названных сопротивлений, Q — расход через него, p — давление на его входе. Входящие в (1.12) коэффициенты и функции, вообще говоря, различны для разных сопротивлений.

Начальные условия для системы (1.1)—(1.12) в соответствии с ее порядком заключаются в задании при $t=0$ величин $R_{a,v}$, $p_{a,v}$, m, $\gamma^{\alpha}_{a,v}$ и т. д.

В заключение этого раздела приведем некоторые полезные интегралы уравнений (1.1)—(1.3). Из уравнения неразрывности для пористого блока следует

$$u=u\,|_{x=0}-\int\limits_0^x\frac{\partial m}{\partial t}dx,\quad u\,|_{x=l}=u\,|_{x=0}-\frac{\partial}{\partial t}\int\limits_0^l m\,dx \tag{1.13}$$

Складывая уравнения (1.1) и используя (1.13), находим с учетом второго граничного условия (1.6)

$$(Q_a+Q_v)=-\frac{\partial}{\partial t}\int\limits_0^y\left[\pi(R_a^2+R_v^2)+2b\int\limits_0^l m\,dx\right]dy$$

2. Решение при заданных регуляторных реакциях. В качестве примера использования модели рассмотрим далее решение для случая, когда R_a, R_v, $Z_{\pm}$, z_t, Z_s зависят только от времени, $k_x=k_x(x,t)$, а $m=\text{const}$. Этот случай соответствует не только упомянутой в разд. 1 центральной регуляции, когда уравнения (1.10)—(1.11) редуцируются к зависимостям $R_{a,v}=R_{a,v}(\gamma)$, $k_x=k_x(x,\gamma)$, $\gamma=\gamma(D(t))$, но и моделированию экспериментов, в которых регистрируются радиусы сосудов. Пренебрежение изменениями m со временем означает, что они малы и происходят не слишком быстро (именно так меняются параметры в капиллярной ячейке).

При постоянных коэффициентах вязкости из уравнений (1.1)—(1.3) можно получить, исключая p и u, следующие уравнения:

$$\frac{\partial}{\partial y}\left(\frac{R_a^4}{\mu_a}\frac{\partial p_a}{\partial y}\right)-8\frac{\partial R_a^2}{\partial t}=-\frac{\partial}{\partial y}\left(\frac{R_v^4}{\mu_v}\frac{\partial p_v}{\partial y}\right)+8\frac{\partial R_v^2}{\partial t} \tag{2.1}$$

$$p_a - p_v = \frac{z_t^*}{2b}\left[-\frac{\partial \pi R_a^2}{\partial t} + \frac{\pi}{8}\frac{\partial}{\partial y}\left(\frac{R_a^4}{\mu_a}\frac{\partial p_a}{\partial y}\right)\right] \tag{2.2}$$

$$z_t^* = z_t + \mu l k^{-1}, \quad k^{-1} = \frac{1}{l}\int_0^l \frac{dx}{k_x(x,\gamma)}$$

Уравнения (2.1), (2.2) вместе с уравнениями, связывающими $p_{a,v}$ и $R_{a,v}$, образуют систему для нахождения $R_{a,v}$, $p_{a,v}$, после разрешения которой можно найти параметры капиллярной ячейки.

Сделав непринципиальные упрощения ($\mu_a = \mu_v = \mu$, $R_v = \mathrm{const}$), и введя безразмерные величины (знак градус при y, p, Q далее опущен)

$$y^\circ = \frac{y}{a}, \quad p^\circ = \frac{p - p_V}{p_A - p_V}, \quad Q^\circ = \frac{Q}{p_A - p_V}\frac{\mu l}{2abk}, \quad z_t^\circ = \frac{z_t^* k}{\mu l}$$

получим уравнение для определения p_a через R_a, R_v

$$\frac{\partial^4 p_a}{\partial y^4} - \Lambda^2\frac{\partial^2 p_a}{\partial y^2} + 2L = 0 \tag{2.3}$$

$$L = \frac{128 b a^4 \mu^2 R_a \dot{R}_a}{\pi R_a^8 \eta z_t^*(p_A - p_V)}, \quad \Lambda^2 = \frac{16(1+\eta) b a^2 \mu}{\pi R_a^4 z_y^* \eta}, \quad \eta = \frac{R_v^4}{R_a^4}$$

$$\vartheta \equiv \frac{\pi z_t^* R_a \dot{R}_a \eta}{b(1+\eta)(p_A - p_V)}, \quad \frac{2L}{\Lambda^2} = \frac{\Lambda^2\vartheta}{1+\eta}$$

Из (2.2) следует

$$p_a = k_1 \operatorname{sh}\Lambda y + K_2 \operatorname{ch}\Lambda y + A + A_1 y + \frac{Ly^2}{\Lambda^2} \tag{2.4}$$

$$p_v = -\frac{1}{\eta}(K_1 \operatorname{sh}\Lambda y + K_2 \operatorname{ch}\Lambda y) + A + A_1 y + \frac{Ly^2}{\Lambda^2} + \vartheta \tag{2.5}$$

Выражения для расходов имеют вид

$$Q_a = -\varkappa\left(1 + \frac{1}{\eta}\right)\left[\Lambda(K_1 \operatorname{ch}\Lambda y + K_2 \operatorname{sh}\Lambda y) + \frac{2L}{\Lambda^2}y + A_1\right] \tag{2.6}$$

$$Q_v = -\varkappa\left(1 + \frac{1}{\eta}\right)\left[-\Lambda(K_1 \operatorname{ch}\Lambda y + K_2 \operatorname{sh}\Lambda y) + \eta\left(\frac{2L}{\Lambda^2}y + A_1\right)\right], \quad \varkappa = (\Lambda^2 z_t^\circ)^{-1} \tag{2.7}$$

Из второго условия (1.6) следует $A_1 = 0$, так что

$$Q_s \equiv -Q_a|_{y=0} = \varkappa\left(1 + \frac{1}{\eta}\right)\Lambda K_1 \tag{2.8}$$

$$Q_+ \equiv -Q_a|_{y=1} = \varkappa\left(1 + \frac{1}{\eta}\right)\left[\Lambda(K_1 \operatorname{ch}\Lambda + K_2 \operatorname{sh}\Lambda) + \frac{2L}{\Lambda^2}\right]$$

Определение K_1, K_2 (величина A не представляет здесь интереса) из граничных условий (1.6), (1.7) приводит к формулам

$$K_1 = \frac{[1 + \vartheta\chi - \vartheta(\operatorname{ch}\Lambda + \varkappa\Lambda Z_e^\circ \operatorname{sh}\Lambda)]}{\Delta(1 + 1/\eta)}, \quad K_2 = \frac{[\varkappa\Lambda Z_s^\circ(1 + \vartheta\chi) + \vartheta(\operatorname{sh}\Lambda + \varkappa\Lambda Z_e^\circ \operatorname{ch}\Lambda)]}{\Delta(1 + 1/\eta)}$$

$$\Delta = [1 + (\varkappa\Lambda)^2 Z_s^\circ Z_e^\circ]\operatorname{sh}\Lambda + \varkappa\Lambda(Z_s^\circ + Z_e^\circ)\operatorname{ch}\Lambda, \quad \chi = 1 - (\eta z_t^\circ)^{-1} Z_d^\circ$$

$$Z_{s,\pm}^\circ = (2abk/\mu l) Z_{s,\pm}, \quad Z_e^\circ = Z_+^\circ + Z_-^\circ, \quad Z_d^\circ = Z_+^\circ - \eta Z_-^\circ \tag{2.9}$$

Распределение скоростей в ячейке $u(y)$ находится из (1.1), (2.6). В безразмерной форме

$$u^\circ(y^\circ) \equiv \frac{u\mu l}{k(p_A - p_V)} = \frac{\partial Q^\circ}{\partial y^\circ} = \varkappa\left(1 + \frac{1}{\eta}\right)\left[\Lambda^2(K_1 \operatorname{sh}\Lambda + K_2 \operatorname{ch}\Lambda) + \frac{2L}{\Lambda^2}\right] \tag{2.10}$$

В стационарном случае ($\vartheta = 0, L = 0$) из (2.8)—(2.10) следует

$$K_1 = \Delta^{-1}(1 + 1/\eta)^{-1}, \quad K_2 = \Delta^{-1}(1 + 1/\eta)^{-1}\varkappa\Lambda Z_s^\circ$$

$$Q_s = [(Z_s^\circ + Z_e^\circ)\operatorname{ch}\Lambda + (\Lambda z_t^\circ + Z_s^\circ Z_e^\circ/\Lambda z_t^\circ)\operatorname{sh}\Lambda]^{-1} \tag{2.11}$$

$$Q_+ = (\Lambda z_t^\circ)^{-1}(Z_s^\circ \operatorname{sh}\Lambda + \Lambda z_t^\circ \operatorname{ch}\Lambda)\, Q_s \tag{2.12}$$

$$u^\circ = (z_t^\circ)^{-1}(Z_s^\circ \operatorname{sh}\Lambda y + \Lambda z_t^\circ \operatorname{ch}\Lambda y)\, Q_s \tag{2.13}$$

Степень неоднородности потока ξ по ячейке, определяемая по [1] как $(u^\circ_{\max} - u^\circ_{\min})/(Q_+ - Q_s)$ и относительный расход через шунт ξ_s в данном случае суть

$$\xi = \Lambda\frac{[Z_s^\circ(\operatorname{ch}\Lambda - 1) + \Lambda z_t^\circ \operatorname{sh}\Lambda]}{[Z_s^\circ \operatorname{sh}\Lambda + \Lambda z_t^\circ(\operatorname{ch}\Lambda - 1)]} \tag{2.14}$$

$$\xi_s = \Lambda z_t^\circ(Z_s^\circ \operatorname{sh}\Lambda + \Lambda z_t^\circ \operatorname{ch}\Lambda)^{-1} \tag{2.15}$$

При $Z^\circ_\pm = 0$ формулы (2.11)—(2.13) совпадают с известными [17].

3. **Обсуждение результатов.** Соотношения (2.11)—(2.13), верные для стационарного течения, остаются приближенно справедливыми для случая, когда в системе происходят медленные изменения. Условие $\vartheta << 1$ является для этого необходимым; достаточные условия имеют вид

$$|\vartheta\chi| << 1, \quad \vartheta \operatorname{ch}\Lambda << 1, \quad \varkappa\vartheta Z_e^\circ \Lambda \operatorname{ch}\Lambda << 1 \tag{3.1}$$

означающий, что вклад изменений объема системы (эффект вытеснения) в мгновенные значения расхода увеличивается с ростом Λ, $Z^\circ_\pm$ и с уменьшением z_t°. При выполнении (3.1) согласно (2.14), (2.15) относительное распределение потоков в системе не зависит от $Z^\circ_\pm$, тогда как Z°_s и z_t° существенны.

В силу введенных при обезразмеривании масштабов суммарный расход есть отношение сопротивления капиллярной ячейки к общему сопротивлению системы. Легко увидеть из (2.12), что существуют широкие возможности управления системой таким образом, чтобы, например, поддерживать постоянное общее сопротивление при одновременном увеличении потока через ячейку $(Q_+ - Q_s)$ или, наоборот, сохранить этот поток при увеличении Q_+ и т. д.

Поток через капиллярную ячейку $Q_c = Q_+ - Q_s$, как следует из (2.11), (2.12), увеличивается при росте сопротивления шунта Z°_s; предельные значения расхода и их отношение определяются формулами

$$Q_c^{\max} = \frac{\operatorname{sh}\Lambda}{\Lambda z_t^\circ \operatorname{ch}\Lambda + Z_e^\circ \operatorname{sh}\Lambda}, \quad Q_c^{\min} = \frac{\operatorname{ch}\Lambda - 1}{\Lambda z_t^\circ \operatorname{sh}\Lambda + Z_e^\circ \operatorname{ch}\Lambda}$$

$$\frac{Q_c^{\max}}{Q_c^{\min}} = \frac{\operatorname{sh}\Lambda}{\operatorname{ch}\Lambda - 1}\,\frac{(Z_e^\circ/\Lambda z_t^\circ)\operatorname{ch}\Lambda + \operatorname{sh}\Lambda}{(Z_e^\circ/\Lambda z_t^\circ)\operatorname{sh}\Lambda + \operatorname{ch}\Lambda}$$

При $Z^\circ_e = 0$ значение этого отношения лежит в пределах от 1 до 2; при $Z^\circ_e \neq 0$ — от 1 до ∞, причем резкое увеличение наступает при $\Lambda \operatorname{th}\Lambda < Z^\circ_e/z^\circ_t$. Таким образом, чувствительность расхода через ячейку к сопротивлению шунта растет вместе с Z°_e/z°_t и падает с ростом Λ. Неоднородность потока в ячейке при закрытом шунте и малых Λ невелика [1], но заметно растет с уменьшением Z°_s/z°_t (см. (2.14)).

Суммарный поток через систему Q_+ увеличивается за счет присутствия шунта, хотя остается конечным даже при $Z^\circ_s \to 0$ благодаря сопротивлению подводящего канала a и предшествующего входного сопротивления Z°_+. По порядку величины Q°_+ и Q°_s одинаковы, если $\Lambda << 1$, $\varkappa Z^\circ_s < 1$; в противном случае расход Q°_+ намного превышает Q°_s. Это хорошо видно из формулы (2.15), показывающей, что ξ_s убывает с ростом Λ или Z°_s и что

$$\xi_s < \min\left(\frac{1}{\mathrm{ch}\Lambda}, \frac{1}{Z_s^\circ/\Lambda z_t^\circ + 1}\right)$$

Обнаружение в эксперименте [18] значения $\xi_s \approx 1/2$ приводит к выводу о том, что в этих опытах имели дело с ситуацией, когда $Z^\circ_s \approx z^\circ_t$, поскольку при отсутствии внешних констрикторных воздействий $\Lambda < 1$. Перенасыщение крови кислородом вызывало вазоконстрикцию и увеличивало ξ_s практически до единицы. Как видно из (2.15), это возможно только при $\Lambda z^\circ_t >> 1$, $Z^\circ_s/\Lambda z^\circ_t << 1$, $\Lambda < 1$. Следовательно, сопротивление «терминальных» артериол z°_t росло намного сильнее, чем поперечной артериолы a (часть ее входит в состав шунта).

Уменьшение в опытах давления p_A вызывало известную реакцию Бейлисса. Вначале, несмотря на снижение p_A, произведения $Q^\circ_s(p_A - p_V)$, $Q^\circ_+(p_A - p_V)$ сохранялись почти постоянными по сравнению с контролем, т. е. параметр ξ_s не менялся благодаря расширению сосудов. Этому явлению соответствует одновременное и согласованное уменьшение параметров Z°_s, z°_t и Λ. Если бы z°_t не оказывало влияния на реакцию, должна была бы наблюдаться обратная картина: увеличение шунтирования (рост ξ_s). Чтобы его скомпенсировать, необходимо уменьшение z°_t, такое, чтобы параметр Λ увеличивался. Из этого следует, что и в осуществлении реакции Бейлисса наиболее существенная роль принадлежит терминальным артериолам. Ясно также, что в контроле значение z°_t не было мало в сравнении с единицей.

При дальнейшем уменьшении давления p_A расход начинал падать, причем довольно сильно и так, что

$$\frac{Q_+^\circ (P_A - P_V)}{Q_+^\circ (P_{A0} - P_V)} > \frac{Q_s^\circ (P_A - P_V)}{Q_{s0}^\circ (P_{A0} - P_V)}$$

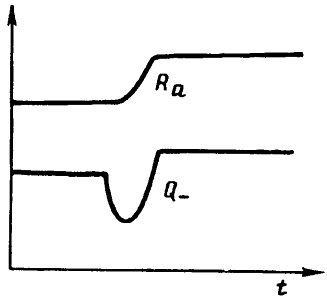
Здесь Q_{S0}°, Q_{+0}°, P_{A0} — значения, соответствующие исходным условиям. Очевидно, что в области давлений, где расход падал, уменьшался и коэффициент ξ_s. Отсюда следует, что при этих условиях продолжалось уменьшение не только Λ, Z°_s (о чем свидетельствуют и прямые измерения), но и z°_t. Тем самым подтверждается, что наиболее чувствительным к внешним воздействиям элементам системы являются терминальные артериолы, причем изменение параметра Λ оказывается противоположно изменению z°_t.

Эффект вытеснения представляет интерес с точки зрения оценки его вклада в выходной расход $Q_- \equiv Q_v|_{y=1} = Q_+ - \vartheta\Lambda^2\varkappa(1 + 1/\eta)$ при переходе от одного стационарного течения к другому, отличающемуся значениями сопротивлений. Рассмотрим здесь частный случай, когда $\overset{\circ}{Z}_\pm = 0$ и изменяются только радиус R_a входного поперечного сосуда и, следовательно, параметры Λ, η. Заметим, что формулы для расходов содержат по две группы слагаемых, первая из которых соответствует квазистационарному режиму (пределу при $\vartheta \to 0$, рассмотренному выше) и ниже обозначена через Q^*_-, а другая, линейная по ϑ,— эффектам вытеснения. Так

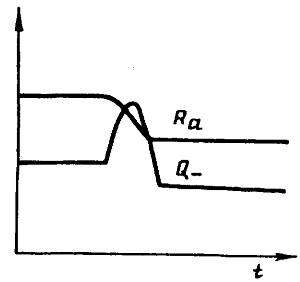
$$Q_- = Q^*_- + \vartheta\varkappa\Lambda\Delta^{-1}\Theta, \quad \Theta = \chi\,(\mathrm{ch}\Lambda + \varkappa\Lambda Z_s^\circ\,\mathrm{sh}\Lambda) - 1 - \Lambda\Delta$$

Знак Θ заранее не определен и, вообще говоря, может изменяться со временем; следовательно, характер вклада переходного процесса в расход может быть достаточно сложным. Когда $Z_\pm^\circ = 0$, из приведенных выше формул находим

$$\chi = 1, \quad \Delta = \mathrm{sh}\Lambda + \varkappa\Lambda Z_s^\circ\,\mathrm{ch}\Lambda, \quad \Theta = 2\,\mathrm{sh}\Lambda\,\left(\mathrm{th}\frac{\Lambda}{2} - \Lambda\right) + \frac{Z_s^\circ}{z_t^\circ}\left(\frac{\mathrm{th}\,\Lambda}{\Lambda} - 1\right)$$



Фиг. 2



Фиг. 3

откуда следует, что всегда $\Theta < 0$ (этот вывод может нарушаться при $Z_{\pm}{}^{\circ} \neq 0$). Таким образом, при достаточно малых значениях внешних сопротивлений $Z^{\circ}{}_{\pm}$ для переходных процессов с ростом R_a, когда $\vartheta \to 0$, имеем $Q_- < Q_-^{\bullet}$; при убывании R_a верно обратное нераьенство $Q_- \geq Q_-^{\bullet}$. Это означает, что процесс начнется в первом случае с падения расхода, которое затем сменится ростом, а во втором — с роста расхода, который сменится на падение (фиг. 2, 3).

Представленные в разд. 1 соотношения образуют основу для решения большого круга частных задач, как сходных с рассмотренными ранее [1—5, 17], так и новых. В их число входят: обобщение теории [19], анализирующей различия между течениями с поддержанием на входе в систему давления или расхода, изучение особых видов потери устойчивости по аналогии с [11, 12, 14], выяснение возможных следствий реакции сосудов на расход в опытах [10] со стационарным и пульсирующим кровотоком, обобщение соответствующих теоретических построений [13] и т. д. Более полное представление о перспективах применения обсуждаемой модели к задачам физиологии может дать обзор [20].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Регирер С. А., Утушкина Н. С., Шадрина Н. X.* О течении крови в капиллярной сети мышцы//Изв. АН СССР. МЖГ. 1986. № 6. С. 79—88.
2. *Регирер С. А., Шадрина Н. X.* Течение крови в капиллярной ячейке мышцы//Изв. АН СССР. МЖГ. 1989. № 5. С. 94—100.
3. *Левтов В. А., Шустова Н. Я., Регирер С. А. и др.* Топографическая и гидродинамическая неоднородность терминального русла сосудов икроножной мышцы кошки//Физиол. журн. СССР. Т. 71. № 9. С. 1112—1123.
4. *Регирер С. А., Шадрина Н. X.* Течение крови в капиллярной ячейке мышцы. Гидродинамическое взаимодействие капилляров//Изв. АН. МЖГ. 1992. № 6. С. 117 — 124.
5. *Лосев Е. С.* О распределении эритроцитов в микроциркуляторной ячейке//Изв. АН СССР. МЖГ. 1986. № 6. С. 89—93.
6. *Левтов В. А., Регирер С. А., Шадрина Н. X.* Реология крови. М.: Медицина, 1982. 270 с.
7. Гидродинамика кровообращения. М.: Мир, 1971. 270 с.
8. *Хаютин В. М., Рогоза А. Н.* Регуляция кровеносных сосудов, порождаемая приложенными к ним механическими силами//Физиология кровообращения. Регуляция кровообращения. Л., 1986. С. 37—66.
9. *Khayutin V. M.* Active arterial function: prompt adaptation of the vascular lumen to the blood flow velocity and viscosity//Contemp. Probl. Biomech. Moscow; Boca Raton, 1990. P. 142—207.
10. *Дворецкий Д. П.* Роль динамической деформации кровеносных сосудов в регуляции их тонуса//Физиол. журн. СССР. 1990. Т. 76. № 8. С. 961—976.
11. *Регирер С. А., Руткевич И. М.* Волновые движения жидкости в трубках из вязкоупругого материала. Волны малой амплитуды//Изв. АН СССР. МЖГ. 1975. № 1. С. 45—53.
12. *Регирер С. А., Руткевич И. М., Усик П. И.* Модель сосудистого тонуса//Механика полимеров. 1975. № 4. С. 585—589.
13. *Никольский В. П.* Эффект стабилизации градиента давления в малых артериях при изменениях кровотока: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. М.: МФТИ, 1987. 24 с.
14. *Киреева Е. Е.* Волновые движения в активных вязкоупругих трубках: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. М.: МГУ, 1989. 15 с.
15. *Моисеева И. Н.* Транскапиллярная фильтрация жидкости//Соврем. пробл. биомеханики. Вып. 3. Рига, 1986. С. 137—164.

16. *Моисеева И. Н., Регирер С. А.* Модель транскапиллярной фильтрации в перфузируемом кровью участке скелетной мышцы//Матем. биофизика. Красноярск, 1985. С. 105—115.
17. *Регирер С. А., Шадрина Н. Х., Егоров В. А., Утушкина Н. С.* Влияние шунтирования на кровоток в капиллярной ячейке скелетной мышцы: Отчет № 3253. Ин-т мех. МГУ. М. : 1986. 35 с.
18. *Lindbom L., Arfors K.-E.* Non-homogeneous blood flow distribution in the rabbit tenuissimus muscle//Acta Physiol. Scand. 1984. V. 122. № 3. P. 225—233.
19. *Никитин Л. В., Хаютин В. М.* Теория измерения гидравлического сопротивления сосудов при воздействии управляющих сигналов//Физиол. журн. СССР. 1962. Т. 48. № 8. С. 967—975.
20. *Егоров В. А., Москал В. М., Регирер С. А., Шадрина Н. Х.* Механогенные реакции сосудов при пульсирующем потоке: теоретические предсказания//Физиол. журн. СССР. 1991. Т. 77. № 9. С 115 — 122.

Москва
Санкт-Петербург

Поступила в редакцию
13.XII.1991