Rev. Soc. cient. Parag. 2018;23(1):13-34

ARTÍCULO ORIGINAL / ORIGINAL ARTICLE

Un modelo matemático del crecimiento difuso de la pared primaria de células vegetales

A mathematical model of the diffuse growth of the primary wall of plant cells

Roberto Suárez-Ántola[1]
[1] Ministerio de Industria, Energía y Minería. Montevideo, Uruguay
Autor de correspondencia: robertosua@gmail.com
DOI: https://doi.org/10.32480/rscp.2018-23-1.13-34
Recibido: 16/03/2018 Aceptado: 23/04/2018.

Resumen: Se construye un modelo matemático para estudiar el crecimiento difuso axial y radial de la pared primaria de células vegetales. Se obtienen fórmulas analíticas para el cociente de anisotropía del crecimiento de Erickson y para los parámetros de la ecuación aumentada de Ortega, en función de los parámetros del nuevo modelo. Se introduce una relación constitutiva no lineal en el modelo de Lockhart y se consideran algunos aspectos del modelo de crecimiento axial así generalizado.
Palabras clave: modelos matemáticos, crecimiento difuso de células vegetales, modelo de Lockhart, ecuación del crecimiento aumentada, modelos mecánicos de pared celular primaria, ortotropía y plasticidad de la pared celular

Abstract: A mathematical model is constructed to study the diffuse axial and radial growth of the primary wall of plant cells. Analytical formulas are obtained for Erickson's anisotropy quotient of growth and for the parameters of the Ortega´s augmented equation, as a function of the parameters of the new model. A non-linear constitutive relationship is introduced in the Lockhart model and some aspects of the axial growth model thus generalized are considered.
Keywords: mathematical models, diffuse plant cell growth, Lockhart model, augmented growth equation, mechanical models of primary cell wall, orthotropy and plasticity of cellular wall.

1.-INTRODUCCIÓN

Durante el crecimiento, en las células vegetales turgentes se produce un aumento irreversible en el volumen de la cámara limitada por la pared celular primaria, junto con un incremento en el área de la superficie de la célula. El crecimiento de la pared primaria pue- de analizarse desde una perspectiva biofísica, como proceso mecano-hidráulico, dependiente tanto de las propiedades mecánicas de la pared celular como de las propiedades osmóticas del citoplasma (1, 2, 3).

Cuando la diferencia de presión osmótica supera a la diferencia de presión hidráulica (presión de turgencia) se produce un influjo de agua a la célula y el volumen celular aumenta, al igual que el área de la pared celular.
Parte de la deformación de la cápsula limitada por la pared celular durante este incremento de volumen es reversible (elástica o visco-elástica) y parte es irreversible (plástica).
Si la pared celular no presenta deformación plástica, el influjo de agua aumenta la presión de turgencia hasta equilibrarla con la presión osmótica. Entonces el incremento en el volumen celular se detiene y no hay crecimiento celular, como acontece en una célula vegetal ya madura.
Durante el crecimiento, la pared celular primaria, además de deformación elástica, presenta deformación plástica que resulta de una disminución en su rigidez.
La disminución en la rigidez de la pared primaria se produce interrelacionada con la síntesis, segregación y ensamblado de nuevos polímeros formando una estructura compleja de microfibras de celulosa embebidas en una matriz. La nueva pared se va depositando sobre la superficie interior de la pared ya formada mientras la célula crece y su pared primaria se expande sin que su espesor sufra modificaciones significativas.
El aumento de volumen ocurre sin un incremento en las tensiones en el interior de la pared celular.[1]
Como consecuencia, el desbalance entre la presión osmótica y la presión de turgencia, y por ende el crecimiento, se pueden sostener en el tiempo (4).
Los mecanismos bioquímicos de estos cambios en las propiedades mecánicas de la pared y su regulación no se comprenden completamente en la actualidad, pero vienen siendo investigados intensivamente aplicando las herramientas de la biología molecular y la fisiología vegetal contemporáneas. La evidencia disponible sugiere que las variaciones en los esfuerzos mecánicos y las deformaciones que se asocian al crecimiento de la pared primaria se retro-alimentan hacia varios de los sistemas celulares, influyendo sobre el cito-esqueleto, el transporte de auxinas y el depósito de celulosa en la cara interna de la pared (3, 5, 6, 7).[2]

No obstante, en este trabajo el crecimiento de la pared celular se considera desde el punto de vista mecano-hidráulico. Los efectos debidos a mecanismos bioquímicos aparecen en forma implícita en algunos de los parámetros fenomenológicos que se introducen durante la construcción de los modelos matemáticos.
La expansión de la pared celular puede estar muy localizada (crecimiento por los extremos) o puede producirse distribuida (crecimiento difuso) (1, 2). Los modelos matemáticos considerados aquí describen un crecimiento difuso.

[1] En fisiología vegetal, esto se suele denominar *relajación de tensiones*. Si la rigidez de la pared no disminuyera durante la expansión de la pared, la presión de turgencia aumentaría y con ella se incrementarían las tensiones mecánicas en el interior de la pared.
[2] Como la actividad de las expansinas que rompen puentes de hidrógeno o de las enzimas que abren o restablecen enlaces covalentes en algunas de las macromoléculas que forman parte de la estructura de red polimérica de la pared primaria (1, 2, 3).

El grado de anisotropía que puede presentar la expansión difusa de la pared depende de cómo se distribuyan las nuevas fibras de celulosa depositadas en su cara interna.
Si la distribución angular es uniforme, la expansión va a ser isótropa. Si la distribución angular no es uniforme, y la mayor parte de las fibras tienden a disponerse paralelas, la expansión va a resultar anisótropa. El alargamiento va a resultar mayor en dirección per- pendicular a la dirección predominante en las fibras de la cara interna de la pared.
Como la formación de nueva pared continúa mientras la pared se expande, cada capa de fibras se estira y adelgaza. Sus fibras se van reorientando en la dirección del crecimiento, de modo que las capas más externas (más antiguas) poseen fibras que forman ángulos menores respecto de la dirección del crecimiento. Esta modalidad de crecimiento fue planteada por Roelofsen y Houwink en 1953 como *hipótesis de la red múltiple* (8).

Un primer modelo matemático de la elongación irreversible de células vegetales, publica- do en 1965, es él construido y analizado por Lockhart (9). Parte de dos ecuaciones cinéticas acopladas, una para la absorción osmótica de agua y otra para la expansión irreversible de la pared celular. Representa la célula vegetal mediante un cilindro de longitud variable y radio R constante. Utiliza como variables de estado la longitud L de la célula turgente y la longitud L_0 de la célula en plasmólisis incipiente. Asume equilibrio elástico y una pared elasto-plástica lineal. Si K_H es la permeabilidad al agua, $\Delta\pi$ la diferencia de presión osmótica, ΔP la presión de turgencia, ϕ una medida de la extensibilidad de la pared, ΔP_c un valor crítico de ΔP por debajo del cual la pared celular solo se deforma eversiblemente y por encima del cual se puede deformar irreversiblemente, y $H(\Delta P - \Delta P_c)$ es la función escalón unidad de Heavsid[3], las ecuaciones cinéticas del modelo de Lockhart se pueden reformular así (t representa el instante de tiempo):

$$\frac{1}{L}\frac{dL}{dt} = \frac{2}{R}\cdot K_H \cdot (\Delta\pi - \Delta P) \quad [1\ a] \qquad\qquad \frac{1}{L_0}\frac{dL_0}{dt} = \phi\cdot(\Delta P - \Delta P_c)\cdot H(\Delta P - \Delta P_c) \quad [1\ b]$$

Para el caso en el cual la diferencia de presión osmótica supera a la turgencia crítica,
Lockhart introdujo una hipótesis adicional:

$$\frac{1}{L}\frac{dL}{dt} = \frac{1}{L_0}\frac{dL_0}{dt} = r_g \qquad [2]$$

Esta hipótesis adicional se puede justificar desde el punto de vista físico-matemático analizando las ecuaciones cinéticas mediante la teoría de perturbaciones singulares, inclusive cuando la extensibilidad, la presión osmótica, la permeabilidad al agua, la presión de turgencia crítica y los parámetros de elasticidad de la pared varían durante el crecimiento (10). Se introducen dos escalas de tiempo, la escala de la plasmólisis (rápida) y la escala del

[3] $H(\Delta P - \Delta P\ )$ vale 1 si $\Delta P \geq \Delta P$ y 0 en otro caso.

crecimiento (lenta). Se construyen dos soluciones asintóticas diferentes que posteriormente se empalman para obtener una solución global: una de las soluciones describe la relajación de las variables de estado a partir de sus condiciones iniciales, en la escala rápida de la plasmólisis, y la otra solución describe su evolución posterior, en la escala lenta del crecimiento. Esta última solución es la que se obtiene si se acepta la hipótesis (2). El método permite acotar el error que conlleva utilizar esa hipótesis (10).

A partir de [1 a], [1 b] y [2] se obtienen, respectivamente, una fórmula que expresa la tasa de elongación celular r_g y una fórmula para el potencial del agua *M,* en función de la presión osmótica, la extensibilidad de la pared, la permeabilidad al agua y el radio de la célula:

$$r_g = \frac{(2 \cdot K_H / R)}{(\phi + 2 \cdot K_H / R)} \cdot \phi \cdot (\Delta\pi - \Delta P_c) \quad [3] \qquad M = -\frac{\phi}{\phi + (2 \cdot K_H / R)} \cdot (\Delta\pi - \Delta P_c) \quad [4]$$

Si la extensibilidad, la presión osmótica, la permeabilidad al agua y la presión de turgencia crítica permanecen constantes, de acuerdo con [3] la tasa de elongación celular r_g permanece constante.
Entonces de [2] se obtiene un alargamiento exponencial de la pared primaria:

$$L_0(t) = L_0(0) \cdot \exp[r_g \cdot t] \quad [5]$$

Además, Lockhart estudió otros casos: extensibilidad decreciente en la escala de tiempo del crecimiento, presión osmótica dependiente del volumen celular en la escala de tiempo de la plasmólisis, etc. Cuando se ajustan algunos parámetros, las fórmulas deducidas predicen curvas de crecimiento compatibles con las observadas experimentalmente (9).

Erickson construyó y analizó un modelo de crecimiento difuso de la pared celular primaria para una célula cilíndrica cuya pared se expande tanto axial como radialmente (8). Comparó los resultados teóricos con los resultados experimentales para la célula inter- nodal del alga Nitella.

Asumió un crecimiento axial exponencial como el representado en [5] e introdujo un cociente de anisotropía del crecimiento para conectar las expansiones axial y radial:

$$\frac{d\,Ln\,(L_0(t))}{d\,Ln\,(R_0(t))} = k \quad [6]$$

Entonces el radio en plasmólisis incipiente verifica:

$$R_0(t) = R_0(0) \cdot \exp\left[\frac{r_g}{k} \cdot t\right] \quad [7]$$

Introdujo una ecuación para la velocidad de variación del espesor h de la pared que la expresa mediante la adición de una velocidad $\frac{d_{ap} h}{dt} = \dot{h}_0$ que tiene en cuenta el aporte continuo de material y una velocidad $\frac{d_{est} h}{dt} = -\left(\frac{1+k}{k}\right) \cdot r_g \cdot h$ que tiene en cuenta el adelgazamiento que acompaña al estiramiento: $$\frac{dh}{dt} = \dot{h}_0 - \left(\frac{1+k}{k}\right) \cdot r_g \cdot h \qquad [8]$$

Finalmente, Erickson introdujo una distribución angular inicial para las microfibras de celulosa que se depositan en la cara interna de la pared y dedujo una ley de variación del ángulo (respecto del eje de la célula) de una fibra a medida que la pared crece en estado estacionario y la fibra se aleja de la cara interna.
Esto le permitió cuantificar y contrastar con datos experimentales la hipótesis de la red múltiple, por un lado, y por otro lado sirvió de base para la construcción de modelos matemáticos de elasticidad de la pared primaria (11).

Si se supone que la distribución angular de las fibras que se depositan en la cara interna de la pared es uniforme, la expansión va a ser fundamentalmente isótropa. En este caso la célula se puede representar mediante una esfera y las variaciones de volumen celular, tanto en la escala de la plasmólisis como en la escala del crecimiento, se pueden describir mediante un modelo matemático análogo al de Lockhart. En la escala de la plasmólisis, el radio R_0 de la célula en plasmólisis incipiente se puede considerar constante. En este caso, si se supone un comportamiento elástico lineal del material de la pared celular, en una célula que se expande en forma isótropa aparece una inestabilidad que se pone en evidencia cuando la diferencia de presión osmótica supera un valor crítico $\Delta\pi_c = \frac{2 \cdot h \cdot E}{R_0}$, donde E representa un valor representativo del módulo de Young de la pared primaria (12). De acuerdo con el modelo, si el material continuara comportándose en forma lineal, la célula debería estallar. Esta inestabilidad no aparece cuando el crecimiento es completamente anisótropo, como es el caso que describe el modelo de crecimiento axial de Lockhart, en el cual también se asume un comportamiento elástico lineal de la pared (12).

En 1985 Ortega reformuló y extendió el modelo de Lockhart, obteniendo una ecuación para la velocidad relativa de variación del volumen celular como suma de dos términos, ambos expresados en términos de la presión de turgencia (13).

El primer término describe la deformación plástica mediante el parámetro de extensibilidad ϕ y la presión de turgencia crítica ΔP. El otro término describe la deformación elástica mediante un módulo fenomenológico de incompresibilidad B_V. La ecuación de Ortega puede re-escribirse así: $$\frac{1}{V}\frac{dV}{dt} = \phi \cdot (\Delta P - \Delta P_c) \cdot H(\Delta P - \Delta P_c) + \frac{1}{B_V} \cdot \frac{d\Delta P}{dt} \qquad [9]$$

Posteriormente añadió un término de velocidad relativa de variación del volumen celular debido a la pérdida de agua por transpiración (14). En las aplicaciones de la ecuación [9] generalmente no se enfatiza la distinción entre el volumen de la célula turgente y el volumen de la célula en plasmólisis incipiente[4] (13, 15).

En la escala del crecimiento la ecuación [9] se puede aproximar por la siguiente[5]:

$$\frac{1}{V}\frac{dV}{dt} = \phi \cdot (\Delta P - \Delta P_c) \cdot H(\Delta P - \Delta P_c) \qquad [10]$$

Recientemente han aparecido trabajos que plantean generalizaciones de la fórmula [10]. En general mantienen la forma de la ecuación e investigan la relación entre la extensibilidad irreversible global ϕ y la variación temporal y espacial en las propiedades mecánicas de la pared considerada como un material compuesto (16, 17). Las mencionadas investigaciones utilizan recursos de mecánica de medios continuos, como la teoría de la hiperelasticidad y su extensión visco-elástica. No obstante, se introducen en forma ad hoc parámetros como los esfuerzos de cesión. Estas limitaciones se han podido superar en parte, construyendo modelos del crecimiento de la pared celular basados en la termodinámica y mecánica estadística de las redes poliméricas. Permiten explicar algunas de las propiedades macroscópicas de la pared en términos microscópicos de física de polímeros (18).

Este trabajo posee tres objetivos principales:
(a)- Generalizar el modelo clásico de Lockhart para poder describir la expansión irrever- sible de la pared primaria en dirección radial construyendo y analizando un modelo hi- dráulico-elastico-plástico para el crecimiento difuso y homogéneo de la pared.
(b)- Deducir fórmulas analíticas para el cociente de anisotropía del crecimiento de Erick- son y para los parámetros de la ecuación de Ortega en función de los parámetros del nue- vo modelo.
(c)- Introducir una relación constitutiva no lineal en el modelo de Lockhart y e investigar algunos aspectos del modelo de crecimiento axial así generalizado.

2.- MODELO MATEMÁTICO DEL CRECIMIENTO DIFUSO AXIAL Y RADIAL DE LA PARED PRIMARIA DE UNA CÉLULA VEGETAL

Representemos la célula turgente mediante un cilindro de radio R y longitud L. En plasmólisis incipiente esas variables geométricas se representan mediante R_0 y L_0.

---

[4] En condiciones fisiológicas, la variación relativa de volumen $\frac{V-V_0}{V_0}$ generalmente se encuentra por debajo del 5% (1).

[5] Algunos autores denominan ecuación de Lockhart a una relación lineal entre la velocidad relativa de crecimiento r_g (expresada ya sea en longitud, ya sea en volumen) y la diferencia entre la presión de turgencia y un valor umbral de esa presión, por encima del cual la expansión irreversible de la pared primaria es posible. La fórmula [10] es de este tipo.

Generalizando el modelo de Lockhart, supondremos que estas dos últimas variables de estado evolucionan de acuerdo con las siguientes ecuaciones:

$$\frac{1}{L_0}\frac{dL_0}{dt} = \Phi_z \cdot (\sigma_z - \sigma_{zc}) \cdot H_{\sigma_{zc}}(\sigma_z) \qquad [11\ a]$$

$$\frac{1}{R_0}\frac{dR_0}{dt} = \Phi_\theta \cdot (\sigma_\theta - \sigma_{\theta c}) \cdot H_{\sigma_{\theta c}}(\sigma_\theta) \qquad [11\ b]$$

es un esfuerzo longitudinal y σ_θ es un esfuerzo tangencial promedio, en el interior de la pared. Puesto que el cociente entre el radio y el espesor de la pared primaria, por lo general toma valores de orden superior a 10 (1, 2, 3)[6], estos esfuerzos mecánicos se pueden relacionar con la presión de turgencia, el radio celular y el espesor de la pared mediante las fórmulas que suministra la teoría elemental de cáscaras (1, 12, 19):

$$\sigma_\theta = \frac{R \cdot \Delta P}{h} \quad [12\ a] \qquad\qquad \sigma_z = \frac{R \cdot \Delta P}{2 \cdot h} \quad [12\ b]$$

Por su parte, σ_{zc} y $\sigma_{\theta c}$ son valores umbral del esfuerzo longitudinal y transversal, que deben ser superados para que la extensión longitudinal y radial, respectivamente, sean posibles. Esto último se tiene en cuenta mediante las funciones escalón unidad de Heavside $H_{\sigma_{zc}}(\sigma_z) = H(\sigma_z - \sigma_{zc})$ y $H_{\sigma_{\theta c}}(\sigma_\theta) = H(\sigma_\theta - \sigma_{\theta c})$

Finalmente Φ_z y Φ_θ son parámetros de extensibilidad irreversible en dirección longitudinal y tangencial, respectivamente. Pueden considerarse como propiedades del material de la pared, independientes de las dimensiones celulares, constantes en la escala de la plasmólisis, pero variables en la escala del crecimiento.
Definimos los umbrales de presión de turgencia para el crecimiento longitudinal y radial, respectivamente:

$$\Delta P_{zc} = \frac{h \cdot \sigma_{zc}}{R} \quad [13\ a] \qquad\qquad \Delta P_{\theta c} = \frac{h \cdot \sigma_{\theta c}}{R} \quad [13\ b]$$

Entonces, teniendo en cuenta las ecuaciones [12], las fórmulas [11] se pueden re-escribir así:

$$\frac{1}{L_0}\frac{dL_0}{dt} = \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot (\Delta P - \Delta P_{zc}) \cdot H_{\Delta P_{zc}}(\Delta P) \qquad [14\ a]$$

$$\frac{1}{R_0}\frac{dR_0}{dt} = \phi_\theta \cdot (\Delta P - \Delta P_{\theta c}) \cdot H_{\Delta P_{\theta c}}(\Delta P) \qquad [14\ b]$$

En estas fórmulas aparecen dos nuevos parámetros de extensibilidad irreversible:

---

[6] Para células de Nitella o Chara se puede estimar un radio de 0.5 mm y un espesor de pared primaria de 5 μm, de modo que $\frac{R}{h} \approx 100$ (1, 2).

$$\phi_z = \frac{R \cdot \Phi_z}{h} \qquad [15\ a] \qquad\qquad \phi_\theta = \frac{R \cdot \Phi_\theta}{h} \qquad [15\ b]$$

Además de depender del material de la pared a través de Φ_z y Φ_θ, dependen de la geometría a través del cociente $\frac{R}{h}$

Asumiendo que $\Delta P_{zc} < \Delta P_{\theta c}$, para $\Delta P_{\theta c} < \Delta P$, de las ecuaciones [14] y [15] se deduce la siguiente fórmula para el cociente de anisotropía del crecimiento introducido por Erickson (8) (fórmula [6] de la introducción al presente artículo):

$$k = \frac{d\,Ln(L_0(t))}{d\,Ln(R_0(t))} = \left(\frac{\Phi_z}{2 \cdot \Phi_\theta}\right) \cdot \left(\frac{\Delta P - \Delta P_{zc}}{\Delta P - \Delta P_{\theta c}}\right) \qquad [16]$$

A medida que la presión de turgencia aumenta, el parámetro k disminuye aproximándose al valor $\frac{\Phi_z}{2 \cdot \Phi_\theta}$ independiente de la geometría, solo dependiente de las propiedades del material de la pared.

De la fórmula del volumen en plasmólisis incipiente $V_0 = \pi \cdot R_0^2 \cdot L_0$ se desprende $\frac{1}{V_0} \cdot \frac{dV_0}{dt} = \frac{1}{L_0} \cdot \frac{dL_0}{dt} + \frac{2}{R_0} \cdot \frac{dR_0}{dt}$. Teniendo en cuenta esta última igualdad, a partir de las ecuaciones [14] se obtiene:

$$\frac{1}{V_0} \cdot \frac{dV_0}{dt} = \phi_V(\Delta P) \cdot (\Delta P - \Delta P_c(\Delta P)) \qquad [17]$$

En esta fórmula, por definición

$$\phi_V(\Delta P) = \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot H_{\Delta P_{zc}}(\Delta P) + 2 \cdot \phi_\theta \cdot H_{\Delta P_{\theta c}}(\Delta P) \qquad [18]$$

$$\phi_V(\Delta P) \cdot \Delta P_c(\Delta P) = \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot \Delta P_{zc} \cdot H_{\Delta P_{zc}}(\Delta P) + 2 \cdot \phi_\theta \cdot \Delta P_{\theta c} \cdot H_{\Delta P_{\theta c}}(\Delta P) \qquad [19]$$

La extensibilidad volumétrica irreversible $\phi_V(\Delta P)$ es una función escalonada de la presión de turgencia. Asumiendo que $\Delta P_{zc} < \Delta P_{\theta c}$ esa función se anula para $\Delta P < \Delta P_{zc}$, pasa a valer $\frac{1}{2} \cdot \phi_z$ para $\Delta P_{zc} < \Delta P < \Delta P_{\theta c}$ y finalmente pasa a su valor máximo $\frac{1}{2} \cdot \phi_z + 2 \cdot \phi_\theta$ cuando $\Delta P_{\theta c} < \Delta P$.

El umbral de presión de turgencia $\Delta P_c(\Delta P)$ también es una función escalonada que está definida para $\Delta P_{zc} < \Delta P$. Cuando $\Delta P_{zc} < \Delta P < \Delta P_{\theta c}$ toma el valor $\Delta P_c = \frac{\frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot \Delta P_{zc} + 2 \cdot \phi_\theta \cdot \Delta P_{\theta c}}{\frac{1}{2} \cdot \phi_z + 2 \cdot \phi_\theta}$ para intermedio entre ambos umbrales direccionales.

Ahora consideramos la dilatación cúbica $\Theta = \frac{V - V_0}{V_0}$ respecto al volumen celular V_0 en plasmólisis incipiente.

El volumen V de la célula turgente se puede expresar así $V = V_0 \cdot (1 + \Theta)$ [20]

A partir de [20] se obtiene:

$$\frac{1}{V}\cdot\frac{dV}{dt}=\frac{1}{V_0}\cdot\frac{dV_0}{dt}+\frac{1}{(1+\Theta)}\cdot\frac{d\Theta}{dt} \qquad [21]$$

En el presente modelo hemos hallado que $\frac{1}{V_0}\cdot\frac{dV_0}{dt}$ el término evoluciona de acuerdo con la ecuación [17].

La velocidad relativa de variación del volumen de la célula turgente se puede relacionar con la densidad de flujo de volumen (mayoritariamente un flujo de agua) $J_V = K_H \cdot (\Delta\pi - \Delta P)$ a través de una barrera de permeabilidad establecida entre el espacio extracelular y el tonoplasto y con el área S de la pared celular a través de la cual se produce el flujo (por definición $\mu = \frac{S}{V}$):

$$\frac{1}{V}\cdot\frac{dV}{dt}=\mu\cdot K_H\cdot(\Delta\pi-\Delta P) \qquad [22]$$

La diferencia de presión osmótica $\Delta\pi$ entre el espacio extracelular y el fluido vacuolar resulta del aporte de numerosos solutos.[7]

La permeabilidad hidráulica K_H corresponde a una barrera compuesta por un arreglo en serie de pared celular, membrana plasmática, citoplasma y tonoplasto.
Tanto para el establecimiento de la diferencia de presión osmótica como para la determinación del valor de la permeabilidad hidráulica, la pared celular no es el componente más importante (1, 2). Pero sí lo es cuando se considera la respuesta elástica de la célula turgente (1, 2).
Cuando el intercambio de agua entre el interior y el exterior celular se hace a través de la pared curva del cilindro (o bien el área de los extremos es despreciable respecto del área lateral de la pared):

$$\mu=\frac{2}{R} \qquad [23]$$

Introduzcamos ahora las deformaciones:

Longitudinal: $\varepsilon_z=\frac{L-L_0}{L_0}$ [24 a] Transversal: $\varepsilon_\theta=\frac{R-R_0}{R_0}$ [24 b]

Teniendo en cuenta que en condiciones fisiológicas estas deformaciones son pequeñas

[7] El grado de impermeabilidad de la barrera respecto de los solutos se puede cuantificar mediante los coeficientes de reflexión de Stavermann (1, 12, 20). Cuando el flujo de volumen se estudia en el marco de la termodinámica de los procesos irreversibles la permeabilidad que aquí se representa mediante K_H se suele representar por L_P. (1, 2, 3, 20).

respecto de la unidad, la dilatación cúbica se puede aproximar así:[8]

$$\Theta \approx \varepsilon_z + 2\cdot\varepsilon_\theta \quad [25]$$

La relación constitutiva más simple que permite conectar las deformaciones con los esfuerzos mecánicos en el interior de la pared, considerada como una cáscara, teniendo en cuenta la anisotropía del material es la siguiente, utilizada por Frey-Wyssling en 1948 y correspondiente a un material *ortotrópico* (12, 19):

$E_z\cdot\,\varepsilon_z = \sigma_z - \mu_{z\theta}\cdot\sigma_\theta$ [26 a] $\qquad E_\theta\cdot\,\varepsilon_\theta = -\mu_{\theta z}\cdot\sigma_z + \sigma_\theta$ [26 b]

Solamente tres de los cuatro parámetros de elasticidad que aparecen en [24] (los módulos de Young longitudinal E_z y transversal E_θ, así como los coeficientes de Poisson $\mu_{z\theta}$ y $\mu_{\theta z}$) son independientes, puesto que se relacionan entre sí a través de la siguiente restricción de origen termodinámico (20): $\mu_{\theta z}\cdot E_z = \mu_{z\theta}\cdot E_\theta$ [27]

Suponemos, con el fin de simplificar el análisis, que el material de la pared se comporta como homogéneo, de modo que los módulos de elasticidad no varían de un punto a otro.

De [23] y [24] se desprende
$$\Theta \approx \left(\frac{1}{E_z} - \frac{2\cdot\mu_{\theta z}}{E_\theta}\right)\cdot\sigma_z + \left(\frac{2}{E_\theta} - \frac{\mu_{z\theta}}{E_z}\right)\cdot\sigma_\theta \qquad [28]$$

De [28] y de las fórmulas [12] se obtiene, efectuando la aproximación $R \cong R_0$:

$$\Theta \approx \frac{R_0}{h}\cdot\left\{\frac{1}{E_z}\cdot\left(\frac{1}{2} - \mu_{z\theta}\right) + \frac{1}{E_\theta}\cdot\left(2 - \mu_{\theta z}\right)\right\}\cdot\Delta P = \frac{1}{B_V}\cdot\Delta P \qquad [29]$$

El módulo de incompresibilidad que aparece en la relación [29] entre dilatación volumétrica y presión de turgencia viene dado en función del radio de la cápsula cilíndrica formada por la pared primaria, el espesor de esa pared y los módulos de elasticidad del material ortotrópico correspondiente a la pared primaria:

$$B_V = \left(\frac{h}{R_0}\right)\cdot\frac{E_z\cdot E_\theta}{\left(\frac{1}{2} - \mu_{z\theta}\right)\cdot E_\theta + \left(2 - \mu_{\theta z}\right)\cdot E_z} \qquad [30]$$

En un caso como el considerado, en el cual las deformaciones elásticas son pequeñas, se puede despreciar Θ respecto de 1. Entonces, teniendo en cuenta las ecuaciones [17] y [29], la ecuación [21] se puede rescribir en forma aproximada así:

8
$$\Theta = \frac{V-V_0}{V_0} = \left(\frac{R}{R_0}\right)^2\cdot\left(\frac{L}{L_0}\right) - 1 = \left(\frac{R}{R_0}\right)^2\cdot\left(\frac{L}{L_0}\right) - \left(\frac{R}{R_0}\right)^2 + \left(\frac{R}{R_0}\right)^2 - 1 =$$
$$\left(\frac{R}{R_0}\right)^2\cdot\left(\frac{L-L_0}{L_0}\right) + \left(\frac{R}{R_0}+1\right)\cdot\left(\frac{R-R_0}{R_0}\right) \cong \left(\frac{L-L_0}{L_0}\right) + 2\cdot\left(\frac{R-R_0}{R_0}\right) = \varepsilon_z + 2\cdot\varepsilon_\theta$$

$$\frac{1}{V}\cdot\frac{dV}{dt}=\phi_V\left(\Delta P\right)\cdot\left(\Delta P-\Delta P_c\left(\Delta P\right)\right)+\frac{1}{B_V}\cdot\frac{d\Delta P}{dt} \qquad [31]$$

Esta relación es una generalización de la ecuación de Ortega (sin término de transpiración) donde la extensibilidad irreversible ϕ_V y el umbral de presión de turgencia P_c vienen dados como funciones escalonadas de la presión de turgencia (ecuaciones [18] y [19]).
En la ecuación original de Ortega la extensibilidad irreversible, el umbral de presión de turgencia y el módulo de incompresibilidad aparecen como parámetros fenomenológicos, sin que se establezca su dependencia cuantitativa de las propiedades geométricas y mecánicas de la pared celular.
En cambio, en la fórmula [31] la extensibilidad irreversible viene dada por la fórmula analítica [18] junto con [15 a] y [15 b] como una función de parámetros característicos de la geometría de la cápsula formada por la pared, de las extensibilidades irreversibles axial y tangencial características del material de la pared y de los umbrales de esfuerzo axial y tangencial para las correspondientes deformaciones irreversibles en dirección axial y tangencial. Por otra parte, el módulo de incompresibilidad B_V viene dado por la fórmula analítica [30] como una función de parámetros de la geometría de la cápsula y de los módulos de ortotropía del material de la pared. De las ecuaciones [22] y [31], ambas para la velocidad relativa de variación del volumen de la célula turgente, se desprende la siguiente ecuación:

$$\mu\cdot K_H\cdot\left(\Delta\pi-\Delta P\right)=\phi_V\left(\Delta P\right)\cdot\left(\Delta P-\Delta P_c\left(\Delta P\right)\right)+\frac{1}{B_V}\cdot\frac{d\Delta P}{dt} \qquad [32]$$

Reordenando la ecuación [32] se obtiene la siguiente ecuación de evolución de la presión de turgencia:

$$T_{re}\left(\Delta P\right)\cdot\frac{d\Delta P}{dt}=\Delta P_\infty\left(\Delta P\right)-\Delta P \qquad [33]$$

Aquí, por definición, $T_{re}\left(\Delta P\right)$ es un tiempo de relajación, dado por la fórmula:

$$T_{re}\left(\Delta P\right)=\frac{1}{B_V\cdot\left(\mu\cdot K_H+\phi_V\left(\Delta P\right)\right)} \qquad [34]$$

Por su parte $\Delta\infty P\left(\Delta P\right)$ es una presión de turgencia asintótica, dada por la siguiente

expresión:

$$\Delta P_\infty(\Delta P)=\frac{\mu\cdot K_H\cdot\Delta\pi+\frac{1}{2}\cdot\phi_z\cdot\Delta P_{zc}\cdot H_{\Delta P_{zc}}(\Delta P)+2\cdot\phi_\theta\cdot\Delta P_{\theta c}\cdot H_{\Delta P_{\theta c}}(\Delta P)}{\mu\cdot K_H+\frac{1}{2}\cdot\phi_z\cdot H_{\Delta P_{zc}}(\Delta P)+2\cdot\phi_\theta\cdot H_{\Delta P_{\theta c}}(\Delta P)} \qquad [35]$$

De la [33] se desprende que ΔP tiende a aproximarse siempre a ΔP_∞.
Los parámetros que aparecen en las fórmulas del tiempo de relajación y de la presión de

turgencia asintótica se pueden considerar constantes durante un proceso en la escala de tiempo de la plasmólisis, pero pueden variar en la escala de tiempo del crecimiento.
Por ejemplo, mientras que en la escala de la plasmólisis el cociente entre la superficie de $\mu = \frac{2}{R}$ intercambio y el volumen celular se puede considerar constante, en la escala del crecimiento el radio en plasmólisis incipiente R_0 puede aumentar y como consecuencia puede aumentar el radio de la célula turgente R, disminuyendo así μ.[9]
En la escala del crecimiento, cuando la presión de turgencia supera ambos umbrales ΔP_{zc} y $\Delta P_{\theta c}$ para la expansión irreversible de la pared (axial y radial):

$$\Delta P_{\infty} = \frac{\mu \cdot K_H \cdot \Delta\pi + \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot \Delta P_{zc} + 2 \cdot \phi_\theta \cdot \Delta P_{\theta c}}{\mu \cdot K_H + \frac{1}{2} \cdot \phi_z + 2 \cdot \phi_\theta} \qquad [36]$$

A partir de [36] el cociente de anisotropía del crecimiento k (introducido por Erickson como parámetro fenomenológico) se obtiene en función de los parámetros del modelo de crecimiento poniendo $\Delta P = \Delta P_\infty$ en la fórmula [16]:

$$k = \frac{dLn(L_0(t))}{dLn(R_0(t))} = \left(\frac{\Phi_z}{2 \cdot \Phi_\theta}\right) \cdot \left(\frac{\mu \cdot K_H \cdot (\Delta\pi - \Delta P_{zc}) + 2 \cdot \phi_\theta \cdot (\Delta P_{\theta c} - \Delta P_{zc})}{\mu \cdot K_H \cdot (\Delta\pi - \Delta P_{\theta c}) - \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot (\Delta P_{\theta c} - \Delta P_{zc})}\right) \qquad [37]$$

La dilatación volumétrica Θ estimada para procesos acompañados de pequeñas deformaciones elásticas (fórmula [25]) se aplica en ausencia de restricciones mecánicas externas significativas a la expansión de la pared, como es el caso de las células internodales de *Chara* o *Nitella*.
Cuando la célula en crecimiento se encuentra empaquetada en un tejido, la expansión en sentido radial puede estar lo bastante restringida como para que se pueda suponer que $\varepsilon_\theta = 0$ durante todo el proceso. En ese caso, de las ecuaciones [26] se desprende que $\sigma_\theta = \mu_{\theta z} \cdot \sigma_z$ y entonces la respuesta elástica de la pared viene dada por:

$$\sigma_z = E_l \cdot \varepsilon_z \qquad [38\ a] \qquad\qquad E_l = \frac{E_z}{1 - \mu_{\theta z} \cdot \mu_{z\theta}} \qquad [38\ b]$$

[9] De la ecuación [24 b] se deprende que $R = R_0(1 + \varepsilon_\theta)$ Entonces, cuando la deformación ε_θ es pequeña respecto de la unidad, la fórmula [23] se puede aproximar por

$$\mu = \frac{2}{Ro}$$

El módulo elástico longitudinal E_l se expresa en función de los parámetros de ortotropía.

Ahora $\Theta \approx \varepsilon_z = \frac{L - L_0}{L_0} = \frac{1}{E_l} \cdot \sigma_z$. Si los extremos de la célula no se encuentran restringidos, todavía se aplica la fórmula [12 b]. Aproximando $R \cong R_0$ en [12 b] se tiene y por tanto $\sigma_z \cong \frac{R_0 \cdot \Delta P}{2 \cdot h}$ Entonces en módulo de incompresibilidad volumétrica viene dado por:

$$B_V = \frac{2 \cdot h \cdot E_l}{R_0} \qquad [39]$$

Cuando la restricción mecánica a la expansión radial es completa ($\varepsilon_\theta = 0$) las fórmulas obtenidas previamente continúan siendo aplicables, siempre y cuando, en vez de la extensibilidad irreversible dada por la fórmula [18], el umbral de presión de turgencia dado por la fórmula [19] y el módulo de incompresibilidad dado por la fórmula [30], se empleen $\phi_V(\Delta P) = \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot H_{\Delta P_{zc}}(\Delta P)$, $\Delta P_c = \Delta P_{zc}$ y $B_V = \frac{2 \cdot h \cdot E_l}{R_0}$ respectivamente.[10]

A medida que las deformaciones aumentan, adquieren mayor importancia las siempre presentes no linealidades en las relaciones entre esfuerzos mecánicos y deformaciones. Las no linealidades obligan a sustituir las relaciones constitutivas [26 a] y [26 b] por otras expresiones que describen mejor lo que acontece en el material de la pared. Esto puede llevarse a cabo en el marco que suministra la teoría de la hiper-elasticidad (17)

En este artículo, con el fin de simplificar el análisis, consideraremos que el crecimiento es *solo axial* y partiremos directamente de una relación no lineal entre ΔP y $\Theta = \frac{L}{L_0} - 1$: [40]

$$\Delta P = g(\Theta) = B_V \cdot \Theta + o(\Theta) \qquad [40]$$

10 Por otra parte, si $\varepsilon_\theta = 0$ se tiene $\frac{1}{V_0} \cdot \frac{dV_0}{dt} = \frac{1}{L_0} \cdot \frac{dL_0}{dt}$ y $\frac{1}{V} \cdot \frac{dV}{dt} = \frac{1}{L} \cdot \frac{dL}{dt}$

En [40] el término $o(\Theta)$ abarca la no linealidad mecánica de la pared.

Tanto B_V (en este caso dado por la fórmula [39]) como los módulos de elasticidad que aparecen en $o(\Theta)$ pueden modificarse en la escala del crecimiento, pero se supone son constantes en la escala de la plasmólisis.

La función $g(\Theta)$ es regular monótona creciente (estrictamente) y de ser necesario se la puede aproximar por un polinomio en potencias de Θ.

A la diferencia de presión de turgencia crítica le corresponde un valor crítico de la dilatación cúbica (en este caso coincidente con la deformación axial $\varepsilon_z = \frac{L}{L_0} - 1$):

$$\Delta P_c = g(\Theta_c) \qquad [41]$$

Teniendo en cuenta que en el caso de expansión axial[11] $\phi_V(\Theta) = \frac{1}{2} \cdot \phi_z \cdot H_{\Theta_c}(\Theta)$, a partir de [40] y [41] resulta que las ecuaciones [17] y [22] se pueden rescribir así:

Entonces de [42] y [43] resulta: Por definición:

$$\frac{1}{L_0} \cdot \frac{dL_0}{dt} = \phi_V(g(\Theta)) \cdot (g(\Theta) - g(\Theta_c)) \qquad [42]$$

$$\frac{1}{L} \cdot \frac{dL}{dt} = \mu \cdot K_H \cdot (\Delta\pi - g(\Theta)) \qquad [43]$$

Como $L = L_0 \cdot (1+\Theta)$, se tiene: $\frac{1}{L} \cdot \frac{dL}{dt} - \frac{1}{L_0} \cdot \frac{dL_0}{dt} = \frac{1}{1+\Theta} \cdot \frac{d\Theta}{dt}$

Entonces de [42] y [43] resulta: $$\frac{d\Theta}{dt} = (1+\Theta) \cdot c(\Theta) \qquad [44]$$

Por definición:

$$c(\Theta) = (\mu \cdot K_H \cdot \Delta\pi + \phi_V(\Theta) \cdot g(\Theta_c)) - (\mu \cdot K_H + \phi_V(\Theta)) \cdot g(\Theta) \qquad [45]$$

[11] $H_\Theta(\Theta)$: Función escalón unidad de Heavside con el punto de salto en $\Theta = \Theta_C$. En este caso $\phi_V(\Theta)$ pasa de 0 (cuando $\Theta < \Theta_C$) a $\frac{1}{\cdot}\phi$ (cuando $\Theta > \Theta_C$). Como la función $\Delta P = g(\Theta)$ se supone es biunívoca, $H_\Theta(\Theta)$ es equivalente a $H_{\Delta P}(\Delta P)$ para los fines del modelo.

Para un crecimiento puramente axial, la ecuación [42] se puede considerar como una extensión de la ecuación [33] a una situación en la cual la relación entre esfuerzo y de- formación es no lineal.
Mientras que en la [33] la presión de turgencia es la variable de estado, en la [45] la variable de estado es la deformación Θ.
A la presión de turgencia asintótica la corresponde una deformación asintótica:

$$\Delta P_\infty = g(\Theta_\infty) = \frac{\mu \cdot K_H \cdot \Delta\pi + \phi_V(\Theta_\infty)\cdot g(\Theta_c)}{\mu \cdot K_H + \phi_V(\Theta_\infty)} \qquad [46]$$

Teniendo en cuenta [46] la ecuación [44] se puede llevar a la forma:

$$\frac{d\Theta}{dt} = (1+\Theta)\cdot(\mu\cdot K_H + \phi_V(\Theta))\cdot(g(\Theta_\infty) - g(\Theta)) \quad (\ \Theta \geq 0\ ) \qquad [47]$$

De la [47] se desprende que Θ tiende a aproximarse siempre a Θ_∞ Tomando Θ_∞ como referencia, se puede introducir un tiempo de relajación:

$$T_{re}(\Theta_\infty) = \frac{1}{(1+\Theta_\infty)\cdot(\mu\cdot K_H + \phi_V(\Theta_\infty))\cdot\left(\frac{dg}{d\Theta}(\Theta_\infty)\right)} \qquad [48]$$

Este tiempo puede considerar como una medida de la escala de la plasmólisis para el caso no lineal. Cuando Θ se encuentra lo bastante próximo a Θ_∞ la fórmula [47] se puede linealizar en torno a la deformación asintótica:

$$T_{re}(\Theta_\infty)\cdot\frac{d\Theta}{dt} \approx (\Theta_\infty - \Theta) \qquad [49]$$

Para que el tiempo de relajación aparezca en forma similar a cómo aparece en la fórmula [33] para la evolución de la presión, la fórmula [47] se puede reordenar así:

$$T_{re}(\Theta_\infty)\cdot\frac{d\Theta}{dt} = \frac{(1+\Theta)\cdot(\mu\cdot K_H + \phi_V(\Theta))}{(1+\Theta_\infty)\cdot(\mu\cdot K_H + \phi_V(\Theta_\infty))}\cdot\frac{(g(\Theta_\infty) - g(\Theta))}{\frac{dg}{d\Theta}(\Theta_\infty)} \qquad [50]$$

Este reordenamiento es conveniente para un análisis basado en escalas de tiempo múltiples, que se efectúa en la discusión.

3.-Discusión y conclusiones

Para poder efectuar ese análisis es necesario introducir una estimación del tiempo característico del crecimiento. Dicha estimación puede obtenerse a partir de la fórmula [17], introduciendo un valor representativo ΔP_* de la presión de turgencia y rescribiendo la ecuación de la expansión irreversible así:

$$T_{re}(\Theta_\infty)\cdot\frac{d\Theta}{dt}=\frac{(1+\Theta)\cdot(\mu\cdot K_H+\phi_V(\Theta))}{(1+\Theta_\infty)\cdot(\mu\cdot K_H+\phi_V(\Theta_\infty))}\cdot\frac{(g(\Theta_\infty)-g(\Theta))}{\frac{dg}{d\Theta}(\Theta_\infty)} \qquad [50]$$

La elección de ΔP_* se efectúa de modo tal que el factor $\left(\frac{\Delta P}{\Delta P_*}-\frac{\Delta P_c}{\Delta P_*}\right)$ es el orden de la unidad para las presiones de turgencia que se observan durante la expansión irreversible de la pared celular en condiciones fisiológicas. En ese caso la fórmula [52] se puede emplear para obtener una estimación gruesa de la escala de tiempo del crecimiento en el marco del modelo matemático. Como por lo general ΔP_c permanece constante durante el crecimiento y es del mismo orden que ΔP, se puede tomar ΔP_* $= \Delta P_c$ (21).

Si se introduce un tiempo a-dimensionado en la ecuación [33] es posible reescribirla así, donde por definición

$$\tau_c=\frac{t}{T_c} \text{ y } \varepsilon=\frac{T_{re}}{T_c}, \text{ con } T_{re} \text{ dado por [34] y } T_c \text{ por [52]:}$$

$$\varepsilon\cdot\frac{d}{d\tau_c}\left(\frac{\Delta P}{\Delta P_*}\right)=\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*}-\frac{\Delta P}{\Delta P_*} \qquad [53]$$

El parámetro a-dimensionado ε es el cociente entre dos tiempos característicos: el de la plasmólisis T_{re} (del orden de minutos) y el del crecimiento T_c (del orden de horas o días). Por ejemplo, en el caso de células de guisante (*Pisum sativium*) en fase de crecimiento, tomando $\Delta P_*=\Delta P_c$: (14) (21)

$$T_c=\frac{1}{\phi_V\cdot\Delta P_*}\approx\frac{1}{0.084(MPa)^{-1}\cdot(h)^{-1}\cdot 0.3(MPa)^{-1}}$$

, lo cual se da en un tiempo característico de 40 horas.

$$T_{re}=\frac{1}{B_V\cdot(\mu\cdot K_H+\phi_V)}\approx\frac{1}{9{,}5(MPa)\cdot\left(2(MPa)^{-1}\cdot(h)^{-1}+0.084(MPa)^{-1}\cdot(h)^{-1}\right)}$$

, de modo que el tiempo característico es de 3 minutos.

Entonces para el ejemplo seleccionado: $\varepsilon = 0.00125$

La introducción de la presión a-dimensionada $\frac{\Delta P}{\Delta P_*}$ asegura que el miembro de la derecha la ecuación [56] tome valores a lo sumo del orden de la unidad.

Si $\frac{\Delta P}{\Delta P_*}$ es inferior (superior) a $\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*}$ entonces crece (decrece) tendiendo a aproximarse a $\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*}$ Ahora bien, $\frac{d}{d\tau_c}\left(\frac{\Delta P}{\Delta P_*}\right) = \frac{1}{\varepsilon}\cdot\left(\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*} - \frac{\Delta P}{\Delta P_*}\right)$

Entonces, vi el valor absol $\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*} - \frac{\Delta P}{\Delta P_*}$ toma valores de orden numérico superior a ε, la derivada a-dimensionada $\frac{d}{d\tau_c}\left(\frac{\Delta P}{\Delta P_*}\right)$ debe tomar, en valor absoluto, valores muy grandes respecto de la unidad. Por tanto, si el valor inicial de la presión de turgencia es tal que $\frac{\Delta P(0)}{\Delta P_*}$ difiere significativamente de $\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*}$, durante un cierto intervalo de tiempo inicial, muy pequeño respecto del tiempo característico del crecimiento, pero del mismo orden que el tiempo característico de la plasmólisis, $\frac{\Delta P}{\Delta P_*}$ va tender hacia $\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*}$ para mantenerse luego en sus proximidades. Y esto último también se produce cuando $\frac{\Delta P_\infty}{\Delta P_*}$ varía en la escala del crecimiento (o sea muy lentamente en relación con la escala de la plasmólisis).

Regresando al tiempo t podemos concluir que luego de un intervalo de tiempo, digamos de extensión $3\cdot T_{re}$ la presión de turgencia $\Delta P(t)$, si no sufre una perturbación externa, va a permanecer próxima a $\Delta P_\infty(t)$, Como consecuencia, en las fórmulas correspondientes a la escala del crecimiento se puede sustituir $\Delta P(t)$ por $\Delta P_\infty(t)$ sin que el error sea significativo.

Para el modelo no lineal con $\Theta\left(t\right)$ como variable de estado (ecuación [50]) se obtiene un resultado análogo: $\Theta\left(t\right)$ se relaja desde su valor inicial $\Theta\left(0\right)$ tendiendo hacia $\Theta_{\infty}\left(t\right)$ durante un intervalo de tiempo inicial de extensión $3\cdot T_{re}$ para mantenerse luego en las proximidades de $\Theta_{\infty}\left(t\right)$. Un análisis detallado de la dinámica de un modelo no lineal equivalente, incluyendo una acotación del error basada en la teoría de perturbaciones singulares, puede hallarse en la referencia (10).

En la escala del crecimiento, cuando la presión de turgencia asintótica ΔP_{∞} supera ambos umbrales para la expansión irreversible de la pared (tanto axial $\Delta P_{z\,c}$ y como radial ΔP_{θ_c}), la tasa r_g de expansión irreversible de la pared celular y el potencial del agua M vienen dados (en función de la presión osmótica, las extensibilidades axial y tangencial de la pared primaria, la permeabilidad al agua y el parámetro geométrico μ) por las fórmulas siguientes:

$$r_g = \frac{\mu\cdot K_H}{\left(\phi_V\left(\Delta P_{\infty}\right)+\mu\cdot K_H\right)}\cdot\phi_V\left(\Delta P_{\infty}\right)\cdot\left(\Delta\pi-\Delta P_c\left(\Delta P_{\infty}\right)\right) \qquad [54]$$

$$M = -\frac{\phi_V\left(\Delta P_{\infty}\right)}{\phi_V\left(\Delta P_{\infty}\right)+\mu\cdot K_H}\cdot\left(\Delta\pi-\Delta P_c\left(\Delta P_{\infty}\right)\right) \qquad [55]$$

Las fórmulas [54] y [55] son generalizaciones (en el marco del nuevo modelo matemático) de las fórmulas [3] y [4].
Se deducen a partir de las ecuaciones [17] y [22], teniendo en cuenta que en la escala del crecimiento se verifica la hipótesis de Lockhart

$$\frac{1}{V}\cdot\frac{dV}{dt} = \frac{1}{V_0}\cdot\frac{dV_0}{dt}$$

La presión de turgencia asintótica ΔP_{∞} viene dada por la fórmula [36] y la extensibilidad irreversible de la pared viene dada ahora por:

$$\phi_V\left(\Delta P_{\infty}\right) = \frac{1}{2}\cdot\phi_z + 2\cdot\phi_{\theta} \qquad [56]$$

Los resultados de los experimentos sugieren que □ □K_H es un orden de magnitud mayor que las extensibilidades irreversibles de la pared primaria. (14, 21, 22) Además la evi- dencia experimental disponible en relación con la expansión irreversible de la pared su- giere que los umbrales de presión de turgencia adoptan valores numéricos del mismo orden. (21, 22, 23).

Entonces la fórmula [37] para el cociente de anisotropía del crecimiento se puede aproximar por la siguiente expresión:

$$k \cong \left(\frac{\Phi_z}{2 \cdot \Phi_\theta} \right) \cdot \frac{(\Delta\pi - \Delta P_{zc})}{(\Delta\pi - \Delta P_{\theta c})} \qquad [57]$$

Cuando el $\frac{(\Delta\pi - \Delta P_{zc})}{(\Delta\pi - \Delta P_{\theta c})}$ cociente se encuentra próximo a 1 el cociente de anisotropía del crecimiento puede expresarse aproximadamente mediante un cociente $\frac{\Phi_z}{2 \cdot \Phi_\theta}$ de propiedades asignables exclusivamente al material de la pared.

El modelo lineal ortotrópico y bidimensional (solo tiene en cuenta los esfuerzos y las

deformaciones en dirección axial y tangencial, pero no en dirección radial) puede admitir- se como una primera aproximación al comportamiento promedio de la pared primaria.

Los módulos de elasticidad E_z, E_θ, $\mu_{z\theta}$ y $\mu_{\theta z} = \frac{\mu_{z\theta} \cdot E_\theta}{E_z}$ que aparecen en las ecuaciones

Φ_z E_θ= 570 MPa). Cabe esperar esta diferencia, sobre la base de la disposición de las fibras de celulosa en una matriz aproximadamente isótropa, en promedio con predominancia de la dirección tangencial sobre la axial.

El modelo construido en este artículo ignora lo que ocurre en dirección radial, excepto por la aparición de un parámetro geométrico, el espesor de la pared, en las fórmulas [12] que relacionan los esfuerzos axial σ_z y tangencial σ_θ con la presión de turgencia, en las fórmulas [15] que relacionan los parámetros de extensibilidad axial Φ_z y radial Φ_θ del material de la pared con las extensibilidades globales axial ϕ_z fórmula [30] para el módulo de incompresibilidad.

La variación de este espesor se puede estimar mediante la ecuación [8]. A partir de esta última ecuación, se puede relacionar el espesor estacionario h_∞ de la pared primaria con la velocidad $\dot{h}_0$ de deposición de material en la cara interna de la pared, la tasa de expansión irreversible de la pared celular r_g y el cociente de anisotropía del crecimiento k :

$$h_\infty = \frac{k}{r_g \cdot (1+k)} \cdot \dot{h}_0 \qquad [58]$$

Introduciendo [58] en [30] se obtiene una fórmula que relaciona el módulo elástico global B_V con los parámetros que caracterizan la expansión irreversible de la pared celular:

$$B_V = \left(\frac{k \cdot \dot{h}_0}{r_g \cdot (1+k) \cdot R_0} \right) \cdot \frac{E_z \cdot E_\theta}{\left(\frac{1}{2} - \mu_{z\theta} \right) \cdot E_\theta + \left(2 - \mu_{\theta z} \right) \cdot E_z} \qquad [59]$$

A escala del crecimiento algunos de los parámetros que se introdujeron en el modelo matemático pueden sufrir modificaciones no despreciables, en el tiempo y algunas veces también en el espacio (no homogeneidad espacial) (12, 14, 21, 22, 23)[12].

En suma, en este artículo se construyó y se comenzó a estudiar un modelo matemático analítico del crecimiento difuso y homogéneo de la pared primaria de células vegetales.
Se obtuvieron fórmulas analíticas, en función de los parámetros del nuevo modelo, para el cociente de anisotropía del crecimiento de Erickson, los parámetros de la ecuación del crecimiento aumentada de Ortega, la tasa de expansión irreversible de la pared celular y el potencial del agua durante la etapa de crecimiento no perturbado. Se introdujo una relación constitutiva no lineal en el modelo de Lockhart y se esbozó un procedimiento para investigar la dinámica correspondiente al modelo de crecimiento axial de la pared primaria así modificado. Los ensayos de ajuste de los parámetros del modelo a datos experimentales y la investigación numérica de las correspondientes dinámicas mediante corridas de simulación digital quedan pendientes.

Pese a los resultados analíticos obtenidos, se trata de un modelo matemático muy simplificado en comparación con algunos de los modelos recientes, que intentan aportar desde distintas perspectivas, a la comprensión de cómo la función mecánica de la pared depende de detalles sutiles de su composición y estructura (16, 17, 18, 24).

El proceso de construir un modelo matemático hace que el investigador se concentre en separar lo esencial de lo no esencial.[13]

Un modelo matemático simple puede revelar algunos elementos esenciales que componen un fenómeno en sí mismo complejo. Al estar despojado de detalles que en primera instancia se

[12] Así, en los experimentos de alargamiento axial llevados a cabo por Bürstrom, los módulos de Young globales primero aumentan un poco, luego disminuyen hasta un 10% de sus valores máxi- mos y finalmente aumentan nuevamente hasta recuperar valores cercanos a los iniciales (12, 19).
[13] De hecho esto acontece al construir cualquier modelo, aún uno verbal.

pueden considerar secundarios, cabe esperar que un modelo simple permita abordar con mayor facilidad el análisis de ciertas interacciones que, al trabajar con una estructura de modelo más complicada, podrían incluso permanecer ocultas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Noble PS. Physicochemical and Environmental Plant Physiology, 4th edition. Amsterdam: Elsevier, 2009.
2. Taiz L, Zeiger E, Moller IM, Murphy A. Plant Physiology and Development, 6th edition. New York: Oxford University Press, 2014.
3. Taiz L, Zeiger E, Moller IM, Murphy A. Fundamentals of Plant Physiology. New York: Oxford University Press, 2018.
4. Burgert I, Dunlop JW. Micromechanics of cell walls. En: Wojtaszek P, editor. Mechanical Integration of Plant Cells and Plants. Signaling and Communication. In Plants. Berlin: Springer, 2011, pp. 27-52.
5. Cosgrove D. Growth of the plant cell wall, Nature Reviews. Molecular Cell Biology. 2005;6:850-861.
6. Baskin TI. Anisotropic Expansion of the Plant Cell Wall. Annual Reviews of Cell and Developmental Biology. 2005;21:203–22.
7. Gibson LJ. The hierarchical structure and mechanics of plant materials. Journal of the Royal Society Interface. 2012;9:2749-2766.
8. Erickson RO. Microfibrillar structure of growing plant cell walls. En Getz, WM, editor. Mathematical Modeling in Biology and Ecology, Lecture Notes. In Biomathematics, vol. 33. Berlin: Springer 1980, pp. 192-212
9. Lockhart JA. An analysis of irreversible plant cell elongation. Journal of Theoretical Biology. 1965;8:264-275.
10. Suárez Antola R. Una clase de modelos matemáticos que describen el alargamiento irreversible de células vegetales: análisis de sus propiedades genéricas mediante la teoría de las perturbaciones singulares. En II Congreso Internacional de Biomatemática. Buenos Aires, Argentina, 1984.
11. Suárez Antola R, Rodríguez Bogorja F. Análisis del módulo de Young en la pared primaria de la célula vegetal. Montevideo: Universidad de la República, 1984.
12. Suárez Antola R. Elasticidad, plasticidad y flujo de volumen en las células

vegetales. Montevideo: Universidad de la República, 1985.

13. Ortega JK. Augmented growth equation for cell wall expansion. Plant Physiology. 1985;79:318-320.

14. Ortega JK. Plant cell growth in tissue. Plant Physiology. 2010;154:1244-1253.

15. Proseus TE, Ortega JK. Separating growth from elastic deformation during cell enlargement. Plant Physiology. 1999;119:775-784.

16. Pietruszka M. Solution for a local equation of anisotropic plant growth: an analytical study of expansin activity. Journal of the Royal Society Interface. 2011;8:975-987.

17. Huang R, Becker AA, Jones IA. Modeling cell wall growth using a fiber reinforced hyper- elastic constitutive law. Journal of the Mechanics and Physics of Solids. 2012;60:750-783.

18. Veytsman BA, Cosgrove D. A model of cell wall expansion based on thermodynamics of polymer networks. Biophysical Journal. 1998;75:2240-2250.

19. Frey-Wyssling A. Deformation and Flow in Biological Systems. New York: Interscience, 1952.

20. Katchalsky A. Curran F. Nonequilibrium Thermodynamics in Biophysics. Cambridge MA: Harvard University Press, 1967.

21. Ortega JK. Dimensionless number is central to stress relaxation and expansive growth of the cell wall. Nature Scientific Reports. 2017;7:3016. doi:10.1038/s41598-017-03002-6

22. Cosgrove D. Plant cell wall extensibility: connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall modifying enzymes. Journal of Experimental Botany. 2016;67(2): 463–476.

23. Cosgrove D. Diffuse Growth of Plant Cell Walls. Plant Physiology. 2018;176:16-27.

24. Bruce D. Mathematical modelling of the cellular mechanics of plant. Philosophical Transactions of the Royal Society (London) B. 2003;358:1437–1444.