

植物细胞力学模型研究进展*

付志一† 焦群英

中国农业大学理学院, 北京 100083

摘要 植物细胞在结构上具有特殊性, 即细胞壁和胞内物质在力学性质上差异很大. 因此其力学模型的研究具有特殊意义. 植物细胞力学模型是植物组织力学行为的研究基础, 是连接宏观与微观生物力学发展的桥梁, 在农业和食品加工等领域中有重要的潜在应用价值. 本文就目前国际上在细胞力学模型研究中所采用的模型形式和理论分析与数值模拟等方法做较全面而简要的介绍, 并对本领域中存在的现实问题加以论述, 希望能够对我国在细胞力学领域的研究有所帮助.

关键词 细胞, 力学模型, 植物细胞力学, 生物力学

1 引言

生物力学从生命的发展、演化进程中所遵循的力学原理入手, 揭示生长过程和形态变化的内在规律. 该学科的发展趋势是由宏观向微观深入, 走宏观与微观相结合的道路^[1]. 生命体的演化进程受到所处物理环境的制约, 这一影响配合着基因和生理规律的作用, 共同推动着、改变着生物的生长形态与方式^[2]. Rowe 和 Speck 从生物力学角度研究了植物的生长形态^[3]. 该研究认为, 植物的生长形态与体形受到自身材料的力学性质控制, 同时又根据生长的需要调整其力学性质, 这种信息可以被记入遗传信息以示后代. 从细胞尺度深入研究这些机理, 可以根据自然法则科学地控制植物的生长形态、体形和力学性质, 以便更有效、更合理地利用和保护生物资源与环境.

陶祖莱和孟庆国在研究我国生物力学发展方向时指出^[4], 应力 - 生长关系是生物力学的重要方向. 该方向研究生物对外界力学激励在形态、结构、组织成分、细胞结构等方面的响应, 这是生命规律中的深刻内涵. 该方向的工作希望揭示力学信号在生物体内的传导方式和所引起的生化、生理变化规律, 寻求通过外力条件来控制、塑造生物生长的技术, 达到使生物按照希望的模式生长这一目的. 该领域的研究在生物、医药和农业等领域具有重要的实用价值.

生物模式是生命系统中时空有序的结构. 构成生命体的物质由无结构的初态开始, 按照确定的蓝图演化出有序的生物结构, 这一问题称模式形成, 是发育生物学的中心问题. 赵峰, 陶祖莱从力学角度对模式形成进行了论述^[5], 文中着重指出: 该领域研究的核心是一个从分子、细胞到组织、器官, 即从微观到宏观的整合过程; 为了从力学角度探索生物模式的演化规律, 应首先建立单细胞模型并研究单细胞力学行为, 然后建立多细胞相互作用而导致生物系统自组织过程的力学模型.

目前生物力学的研究分别集中在宏观和微观两个层面, 而针对植物的工作进展相应靠后. 宏观层面研究受力生物体的力学行为、生长规律和生长所带来的力学规律. 这方面研究发现适当的应力使生长速度、方向发生变化. 微观层面的研究集中在单细胞受外力所引起细胞内物质、能量和信息传递的变化, 如 Morris、康彬等人^[6,7]在植物体内发现了类似动物体内的信息小肽, 含 Ca^{2+} 的信息蛋白是传导力对细胞生理影响的一个通道, Martinac^[8]于 2003 年在综述力学敏感的离子通道 (MS channel) 对器官的进化的作用时明确指出, 对 MS channel 所做的工作将对植物细胞的进化机理产生深刻影响. 目前研究的不足是, 宏观和微观两层面的工作尚相对孤立, 未建立统一的应力 - 生长关系模型. 由于生物材料具有细胞

收稿日期: 2005-03-16, 修回日期: 2005-06-21

* 国家自然科学基金 (10472132) 资助项目

† E-mail: fzy@cau.edu.cn

组织结构这一特殊性,其力学性质与单细胞的力学行为有着紧密的联系^[9].因此,细胞层次力学行为的研究是将生物力学在宏观与微观两层面研究有机结合的纽带.应用正确的细胞模型构建组织模型,是引导生物材料力学性质研究走向深入的手段,是把组织力学性质与细胞生物特征结合起来的重要基础.

2 植物细胞结构与力学特征

作为生物力学在农业中的应用,蔬菜、水果等植物组织的力学性质在农产品生长、收获、运输和加工中起重要作用,研究植物细胞和组织的刚度、流变以及其它力学行为一直是农业与食品工程中的重要课题,在研究中已经看出组织力学性质与单细胞微观力学行为有紧密的联系^[1~3,10].

植物细胞由细胞壁和腔内物质(主要为原生质)组成.细胞壁由纤维束和基质组成,有如轮胎中的子午线和橡胶.构成细胞壁的纤维束具有一致的分子形态和结构.活的细胞与细胞之间存在细胞间质将它们彼此粘结^[2].细胞壁除了作为植物细胞生命形式的界限,阻止水分和营养的无约束流动,维持细胞所应有的内部压力等作用外,还肩负着承受外部载荷,提供维持植物形体的机械强度的作用.当一些器官的组织中成熟的细胞死去后,细胞腔内物质逐渐消失,细胞壁的功能仍然保持并起着重要的作用.柱状细胞的壁较厚而内腔较小,除了具有很强的抗拉刚度外,有文献指出此类细胞壁具有一定的抗剪切和抗弯曲刚度;球状细胞的壁较薄,内腔相对较大,此类细胞壁主要具有很强的抗拉刚度,抗剪切和抗弯曲刚度都很小,可以作为膜来处理.

细胞的腔内物质主要为原生质,具有较好的流动性,在对细胞建模时常被当作液体处理.该液体被细胞壁和细胞壁内的质膜所包裹,形成一定的压力,此压力与大气压力之差被称为膨胀压.膨胀压与细胞壁构成一个流体静压结构,压力的变化调整着组织和器官的刚度,许多实验表明,组织坚实度与细胞内压密切相关.细胞壁内的质膜具有可渗透性,允许细胞液在膜内外的离子浓度差和压力差的作用下出入细胞,引起膨胀压的变化.国内外植物细胞力学模型方面的以往研究工作多针对薄壁细胞或组织进行.而对于厚壁细胞所构成的组织或器官,则多按照各向异性的连续材料或蜂窝结构状复合材料进行处理.

根据细胞的结构可以看出,为了解外部力学因素对细胞和组织的作用规律,仅依靠宏观的连续介质力学模型是无法实现的.现在普遍认为,组织不是由连续介质构成,将组织假定为连续体所得的应力、应变

都不同于实际的细胞壁应力、应变或细胞内压.这是生物组织在力学上的特殊性.因此,只有建立宏观力学条件与各细胞的力学响应之间的关系,才能正确地解决细胞与组织的力学分析问题、正确地描述生命体的力学行为、以及从理论上研究植物生长过程和形态变化对力学环境的依赖规律.

3 植物细胞的力学模型

国外学者从不同的角度对植物细胞和组织的力学行为进行了大量深刻的研究.针对由细胞构成的组织结构,许多学者应用不同的力学原型,分析了细胞壁性质和细胞内压对组织刚度的影响和组织整体的受力变形规律.本文按照习惯,将具有细胞形状与结构的力学原型称为细胞-组织力学模型,并将其分为两类:解析模型和数值模型.数值模型采用有限元法对较接近真实的细胞几何、物理结构进行离散,所得结果较为实际.解析模型具有更理想化的几何(如假设为柱状或球状)、物理特征,从而得到较为简单的数学描述.两类模型都可以构建组织模型,以利于研究组织乃至器官的力学行为.限于讨论范围,本文仅针对具有代表性的植物细胞-组织模型展开讨论,并介绍它们的应用.

Nilsson 等人^[11]基于细胞壁材料为均匀、各向同性、线弹性等假定,首次开发了细胞-薄层组织模型,该模型中各细胞为内充不可压缩液体的薄壁等直径球,可以进行小变形问题分析.按照组织总体服从胡克定律的假定应用这一模型,得到了薄层组织的弹性模量与初始细胞内压的线性关系.按照这一线性关系, Murase 等人^[12]应用组织内部的水势能完成了对组织(宏观)应力和应变能的表达,初步揭示了植物组织力学参数与水分相关性自由能之间的联系,实际上是发现了膨胀压与组织力学行为有关.但后续研究发现组织总体弹性的假定与实际出入很大.

目前本领域中最具指导意义的工作应追溯到1982年 Pitt 所建立的单细胞模型(图1)和由该模型构建的二维组织模型(图2)^[13].该模型采用平面正六边形几何形式,6个等刚度弹簧代表细胞壁,各顶点用理想铰链连接,内部充有不可压缩的静态液体,不考虑细胞壁的压力渗透作用.该细胞模型已经具有了分析几何大变形的能力和较好的计算实用性.文献从图2模型得到了单向压缩条件下组织的变形、细胞的内压和细胞壁应力、应变等重要结果,并应用这些结果对细胞壁的失效条件进行了讨论.这一解析模型所存在的问题是,组织中各个细胞的内压是统一的,无法对非均匀受力进行分析;再者,组织

中相邻细胞共用同一细胞壁, 未考虑细胞间的相互接触问题, 使得细胞间联系这一重要物理关系无从得到体现. 这两点也是本领域迄今为止未能得到彻底解决的两个重要问题. 在此基础上, Pitt 和 Chen^[14] 将模型的细胞壁改进为黏弹性的均匀、各向同性材料. 此举从细胞壁材料角度考虑了植物组织所特有的时间

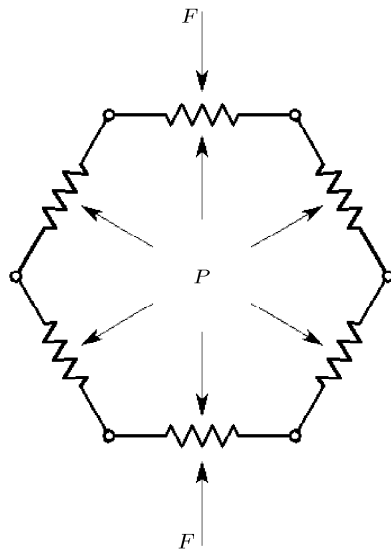


图 1 Pitt 的单细胞模型^[13]

Pitt 和 Davios^[16] 使用有限元网格计算受压缩轴对称球形薄壁细胞, 首次建立了球状薄壁细胞的数值模型. 模型的原形来自 Nilsson^[11] 的球型细胞模型, 细胞内充满不可压缩的细胞液, 忽略了渗透现象的影响. 载荷按照细胞与理想光滑刚性平面的接触条件通过给定位移施加, 在两细胞的几何、物理、力学属性完全一致的条件下模拟了邻接细胞的接触问题. 该工作的贡献在于将数值模拟方法引入细胞模型研究和用接触方式分析毗邻细胞间联系, 为后人指出了新的方法与方向. 该工作仍然没有形成能够分析不均匀受力和考虑细胞间相互作用的细胞 - 组织模拟模型.

Gao 与 Pitt^[17] 按照弹塑性理论进一步发展了适用于苹果和土豆等薄壁组织的细胞壁本构关系. 在此基础上, 他们于 1990 年应用上述本构关系建立了由 14 面体组成的细胞格组织解析模型^[18], 研究了由具有假定初始接触面的细胞所构成的组织在受压缩时的力学行为, 并就组织微观结构中细胞排列方向与力学特性的关系进行了讨论^[19].

Wu 和 Pitts^[20] 对苹果果肉组织进行了显微摄像观测, 在所得到的真实细胞的几何数据基础上 (图 3), 推出了苹果薄壁细胞的三维有限元 (FEM) 计算模型 (图 4). 该模型使用均匀、连续、各向同性的线弹性

相关流变行为, 解释了应变失效与应变速率和材料膨胀度 (细胞内压) 有关的物理事实. McLaughlin 和 Pitt^[15] 对苹果组织进行静载压缩和脉动循环压缩时的失效对比实验中, 应用该模型对实验结果进行了理论分析, 在分析中他们发现, 苹果组织的细胞模型若建成球形会比二维更好.

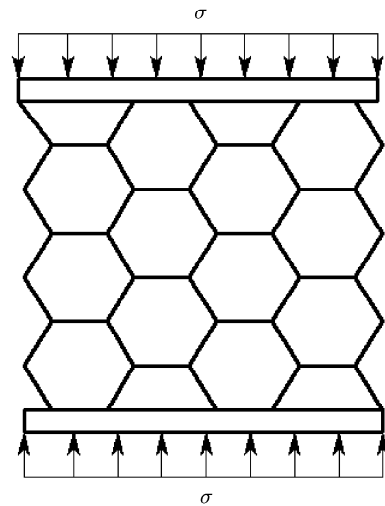


图 2 Pitt 的二维组织模型^[13]

等厚度壳模拟细胞壁, 用沿外法线方向作用在壳的内表面上的均匀分布面力来代表细胞内压. 在模型受到一对刚性平行平面的压缩过程中, 内压和压缩位移都为时间的给定函数, 该函数来自他们在 1997 年的研究结果^[21]. 对于模型的模拟结果, 作者们引用已发表的实验进行了多方验证. 此项工作在模型的几何真实度上进步很大, 为进一步研究苹果细胞的力学性质准备了良好的计算手段. 但应该指出, 在计算中膨胀压的给定方法具有很强的特殊性; 另外, 将此法推广到大规模组织计算会有很大的难度.

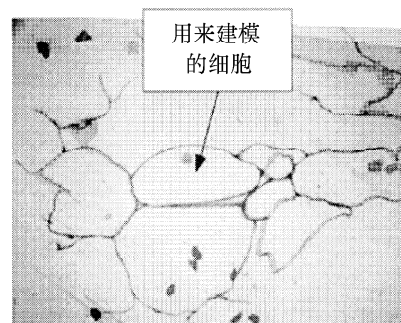


图 3 用来建立 FEM 模型的苹果细胞^[20]

最新的解析模型是由 Zhu 和 Melrose 建立的三维薄壁柱状组织模型^[22], 如图 5. 该模型的横截面与

Pitt 的组织模型一样^[13], 采用正六边形的蜂窝状细胞格结构. 每一格内充有压力相等的不可压缩液体, 不考虑渗透性的作用. 在模型中, 细胞壁被假定为仅承受张力和面内剪力的膜板, 略去了弯矩作用. 该模型应用了大变形几何关系, 对给定均匀压缩应力的细胞格的变形进行了描述; 应用了作者对植物细胞壁本构关系的研究进展, 推导了组织变形与细胞壁中 3 个主伸长率与柯西主应力的关系; 得到了组织压缩应变与细胞内压、细胞壁应力、应变和细胞壁内力的非线性理论解. 该工作的突出特点是, 将细胞壁作为复合材料处理, 即由埋于无定形基质内的高度结构化的微纤维网构成. 在该项工作中, 关于细胞初膨胀比对压缩力学行为的影响和模型分析结果与部分实验现象所建立的关系这两点, 在细胞力学模型研究领域产生了较大影响. 因为该工作的重点放在复合材料细胞壁对组织力学性质的影响, 所以对复杂的细胞结构进行了很大简化. 因此, 组织中各个细胞的内压非均匀化、细胞液渗透对组织刚度的影响, 以及相邻细胞间的联系这一系列重要问题仍未做深入细致地讨论.

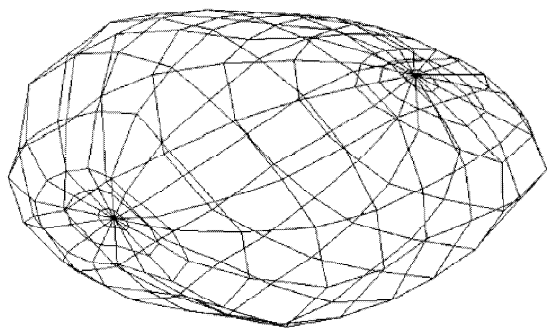


图 4 苹果细胞的 FEM 剖分网格^[20]

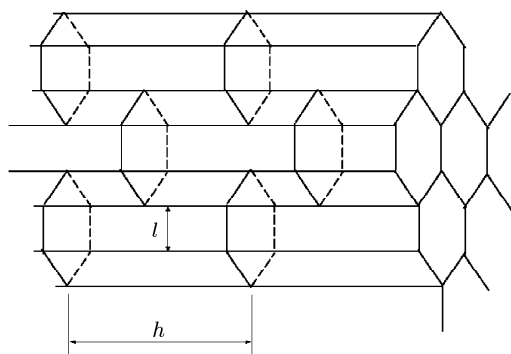


图 5 Zhu 和 Melrose 的三维薄壁柱状组织模型^[22]
 h 为细胞模型的长度, l 为细胞模型横截面的正六边形边长

上述国外学者在研究植物细胞力学模型时, 大多沿着由细胞模型组建组织模型或以细胞格结构直

接作为组织模型这样两条路线. 前者针对简单受力 (主要是受压缩) 首先建立单细胞细胞力学模型, 得到单细胞力学性质关系, 进而构建组织模型. 后者采用类似蜂窝结构的细胞格组织模型来研究组织受到确定的均匀变形或压力时, 细胞隔壁中的应力、应变及其格内压力的变化规律. 从分析路线来看, 前者更有利于考虑细胞间连接和相互作用以及细胞液的渗透对组织力学行为的影响, 后者更能够简捷明了地描述高度木质化的组织的力学性质; 两者都可以在修改假设后进一步分析组织非均匀受力的问题.

国内学者也非常重视细胞力学对生物力学发展的重要作用, 并做出了许多卓有意义的工作. 樊学军就细胞力学领域中具有重要指导意义的实验手段 (如微吸管法、探压法和悬浮技术)、理论方法和存在问题进行了全面阐述^[10], 指出了细胞的生长、衰亡和变异等重要过程都与其力学性质有关. 该文献列出的理论、实验方法对植物细胞力学模型研究有指导意义. 李敬生围绕细胞结构的力学模型的研究和细胞力学行为的模拟方法的发展进行了综述^[23], 着重总结了以循环细胞为主要对象的建模思想和细胞骨架结构的模拟方法. 该文献提出的细胞模型基本条件将成为植物细胞模型研究的评价标准. 高永毅, 焦群英建立了由 12 根线弹性杆构成的植物细胞二维力学模型^[24]. 该模型使用 6 根等刚度二力杆, 由理想铰链连成正六边形来模拟细胞膜; 细胞内假想充有不可压缩静态流体, 流体压强对细胞壁的作用通过连接细胞初始几何中心与六边形各顶点的 6 根虚杆加以实现. 该模型未考虑细胞液的渗透现象和细胞壁的材料结构问题. 细胞的膨胀压由变形后细胞体积不变的假设条件确定, 并通过调整虚杆的刚度加以控制. 该模型与 Pitt 的单细胞模型^[13] 相比, 已经具有了分析较大规模组织的非均匀受力问题的能力. 同时, 他们应用 Kelvin 的黏弹性模型将相邻细胞连接成组织, 首次考虑了细胞间相互联结的力学行为.

综合上述成果, 学者们在探索中逐渐认识到植物组织的力学性质与单细胞的力学行为及细胞构成组织的几何形式、细胞间联系的微观力学性质有关; 而单细胞的力学行为又主要与细胞壁的微观力学性质、细胞膨胀压、细胞壁渗透作用、细胞几何性质等诸多因素相关. 但是在如何使细胞模型更接近实际情况和如何使模型具有更好的数学属性以利于构成具有一定规模的组织模型这两大方面, 仍然有许多问题需要解决. 究其根源, 对于下列问题的研究有待于进一步深入: (1) 模拟结果的实验验证方法; (2) 模型对变形方式多样性的模拟能力; (3) 模型渗透性和膨胀压对模型性质的影响; (4) 毗邻细胞之间相互

联结的力学模型; (5) 由细胞构建的组织模型对受力方式多样性的模拟和适应能力。

4 细胞壁材料的力学性质

关于植物细胞壁力学行为的描述种类很多, 围绕细胞壁在生长过程中和受力变形中的松弛现象进行过有趣的讨论。人们在解释生长中植物细胞壁的伸展时曾认为蠕变是最合适的描述。但在后续研究中常发现, 细胞壁材料的蠕变速率并不总是和细胞的生长速率相一致。Haughton 等人^[25,26]对3个植物品种的细胞壁材料进行了突加应变载荷作用下的应力松弛实验, 得出了细胞壁的生长是由生化因素控制的黏弹性伸展过程的结论。

Gates 和 Pitt^[27]发展了适用于苹果和土豆等薄壁组织的细胞壁弹性本构关系, Lin 和 Pitt^[28]应用内充不可压缩液体的球形膜细胞模型, 进行了受压分析, 该分析目的是了解细胞膨胀压的变化对于苹果、土豆等薄壁组织流变行为的影响。在分析中, 代表细胞壁的张力膜就采用 Gates 和 Pitt 的弹性本构关系。1989年, Gao 等人^[17]在研究苹果和土豆等薄壁组织的细胞壁时发现, 当细胞壁应变达到15%时, 胡克定律已不适用, 为此他们采用了弹塑性本构关系。

在上述工作中, 细胞壁始终被认为是由连续、均匀的各向同性材料构成。事实上, 细胞壁的力学性质是随着细胞的年龄变化的。活细胞的壁较薄, 具有较好的流动性和可展性。随着细胞壁的生长, 木质素逐渐注入细胞壁和壁间质, 使其生长逐渐停止, 此时细胞壁更为刚硬^[2]。含纤维的细胞壁力学性质是各向异性的, 使得细胞、组织都具有各向异性。Cleland^[29]在解决植物细胞壁的拉伸问题时首次提出了使用复合材料理论研究植物细胞壁力学行为的想法。Hettiaratchi^[30]等人提出了细胞壁各向异性问题。Wu 等人^[31]于1985年发表了关于植物细胞壁弹性性质的研究报告, 其中将细胞壁描述为在无定形基质中埋入了高度结构化的微纤维网所组成的复合材料。1988年, 他们进一步研究了微纤维的弹性性质及其对细胞壁力学性质的影响时, 提出了用强化因子 ζ 和 η 来描述微纤维网的强化作用, 这一方法使细胞壁的本构关系大为简化^[32], 为细胞模型的建立在数学上提供了方便。Khan 等^[33]对苹果和土豆的薄壁组织的压缩刚度和断裂性质进行实验研究, 指出组织的各向异性与细胞壁的各向异性有关。Zhu 和 Melrose^[22]在推出他们的三维组织模型时, 就应用了果胶基质内埋微纤维网的复合材

料模型对细胞壁进行分析, 同时讨论了强化因子 k_1 , k_2 的不同取值对细胞壁性质的影响, 这是目前植物细胞力学模型中所采用的最复杂、考虑问题也更为全面的细胞壁本构关系。

从上述讨论中不难发现, 目前针对细胞壁的微观结构和微观力学性质的研究大大领先于细胞力学模型的研究水平。但无论是各向异性材料, 还是基质加微纤维网的复合材料, 其本构关系在数学表达上都具有较高的复杂性, 这一点限制了它们在植物细胞-组织建模中的应用, 这个问题在细胞的模型研究中不易做到两全其美。因此在许多研究中, 人们仍在运用均匀连续材料来模拟细胞壁。显然, 在具备分析大变形问题的细胞-组织模型中保留这种细胞壁物性关系, 在模拟具有较大的非均匀变形场的问题时, 与实际情况的差别将是显著的。近来采用的果胶基质内埋藏微纤维网的复合材料细胞壁模型, 在主应力方向上引入强化因子后, 可以使细胞壁具有正交异性性质, 并简化了本构关系的数学表达, 是一项有价值的探索。但是如何建立既真实又便于应用的数学表达仍然是细胞壁力学性质研究领域的重要问题。

5 膨胀压和渗透性对细胞力学行为的影响

外力的作用可以显著地改变细胞的膨胀压, 膨胀压的变化对细胞、组织的刚度又有强烈的影响(事实上, 膨胀压是薄壁细胞刚度变化的主要因素), 它可以改变细胞壁中的应力水平以及毗邻细胞间的相互作用规律, 从而改变细胞和组织的破坏形式和临界值等。膨胀压与细胞的生理结构以及外力和约束共同控制着细胞的平衡位形和变形。因此, 在细胞模型分析中膨胀压的作用受到了广泛重视。近年来人们普遍认识到, 细胞液通过质膜和细胞壁的渗透运动可以对膨胀压进行调整。在此方面, Scanlon 等人的工作具有较大的影响力^[34]。他们用实验方法, 通过改变组织的渗透性, 研究了膨胀压对土豆薄壁组织力学性质的调节作用。他们发现, 土豆组织剪切刚度的各向异性性质与膨胀压的关系不大, 延伸刚度(实验过程为压缩)的各向异性性质与膨胀压线性相关。同样, 收获年龄对组织剪切刚度的影响也不如对延伸刚度的影响大。

最后, 植物细胞力学领域的发展需要广泛吸取相关领域的研究成果。首先, 在以往的许多细胞模型分析中常用膜来模拟薄壁组织的细胞壁。因此, 充压膜的找形(form finding)^[35]或接触分析就成为一个重要的理论环节。第2, 许多研究动物或人体细胞力学的专家为了测量细胞的力学特性, 针对弹性固体、黏

弹性固体和黏性流体细胞模型与微吸管或探头的接触问题进行了理论分析^[36,37]和多种方法的数值模拟^[38~41]。尽管他们的细胞模型与植物细胞不同,其研究方法很值得植物细胞力学领域学习吸收。第3,单个植物细胞模型的以往研究工作常采用轴对称描述,这一问题也是建筑、机械等工程力学领域中的热门问题,而且研究更为深入,其数学方法同样值得借鉴。Feng和Yong^[42]对内充理想气体的非线性球形膜受压接触问题进行了分析和求解,文中应用大变形几何描述和各向同性超弹性本构关系,建立了有初始内压的轴对称回转膜受双刚性平行平面压缩的微分方程,并得到了数值解。该研究方法和结果后来被应用于动、植物的单细胞力学分析。Lardner等人^[43]应用相同的方法,针对球形细胞进行了受压分析。在Gates和Pitt^[27]针对苹果和土豆等薄壁组织细胞的研究中,也进行了与Feng和Yong相同的工作。

许多针对组织压缩的实验研究结果表明,在细胞受到压缩时膨胀压会导致细胞的整体压缩刚度增大,因而导致刚度随着压缩率上升,这一点与单细胞(内包含压力液体的球形膜系统)的解析研究结果相一致。目前的实验研究因受到加载方式的限制,多集中在压缩受力状态下;理论工作亦限于轴对称压缩问题。另外,在渗透性对于膨胀压的影响和渗透性细胞流变性质(时间相关性)的影响这两方面的工作相对缺乏,而这些工作在细胞、组织建模中十分重要。

6 结束语

从以上综述分析可以明确看到,植物细胞力学模型的研究是联系组织、器官与细胞、分子力学行为的桥梁,是从宏观到微观生物力学整合性研究的关键环节。在植物细胞和组织的模型研究中发现,无论是宏观的力学行为如流变、松弛、弹性,还是微观的力学响应如细胞壁应力、应变和细胞间的相互作用,都与下列因素有关:(1)细胞的几何形状;(2)细胞壁的微观力学性质;(3)细胞内液的压强;(4)细胞壁(原生质膜)的渗透性;(5)毗邻细胞间连接方式;(6)细胞构成组织的几何方式。

这些因素在植物细胞、组织建模时应该加以考虑,而且对其中一些因素的研究深度大大领先于建模研究,比如细胞壁的力学性质研究。但是,建模研究既然受到来自这些研究成果的推动,也理所当然地受到这些研究的制约。就细胞模型自身的发展而言,主要的挑战来自单细胞模型模拟真实性的实验验证,在实验方法与技术上的新发展将会对此产生

巨大推动。另外,如何用单细胞模型真实、简捷地构成具有一定规模的组织模型,甚至构造器官,在数学描述和求解方法上也还有许多困难的工作要做,要解决这些问题,需要广泛吸取相关领域的研究成果。

参 考 文 献

- 1 龙勉. 细胞 - 分子生物力学: 与生命科学有机融合的领域. 中国科学院院刊, 2001, 6: 408~411
- 2 Karl J N. Plant Biomechanics-An Engineering Approach to Plant Form and Function. Chicago & London, The University of Chicago Press. 1992
- 3 Rowe N P, Speck T. Biomechanics of plant growth forms: the trouble with fossil plants. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1998, 102(1-2): 43~62
- 4 陶祖莱, 孟庆国. 关于我国生物力学发展的几点意见. *力学进展*, 2000, 30(3): 472~475
- 5 赵峰, 陶祖莱. 发育生物学中模式形成的力学模型. *力学进展*, 2003, 33(1): 95~118
- 6 Morris C E. Mechanosensitive channels. *J Membrane Biol*, 1990, 113:93~108
- 7 康彬、童哲. 高等植物细胞中的钙通道. *应用与环境生物学报*, 1998, 4(4): 414~421
- 8 Martinac B, Kloda A. Review: Evolutionary origins of mechanosensitive ion channels. *Progress in Biophysics & Molecular Biology*. 2003, 82: 11~241
- 9 Hepworth D G, Bruce D M. Measuring the deformation of cells within a piece of compressed potato tuber tissue. *Annals of Botany*, 2000, 86(2): 287~292
- 10 樊学军. 细胞力学. *力学进展*, 1995, 25(2): 197~208
- 11 Nilsson S B, Hertz C H, Falk S. On the relation between turgor pressure and tissue rigidity II. *Physiol Plant*, 1985, 11: 818~837
- 12 Murase H, Merva G E, Segerlind L J. Variation of Young's modulus of potato as a function of water potential. *Trans ASAE*, 1980, 23(3): 794~796
- 13 Pitt R E. Models for rheology and statistical strength of uniformly stressed vegetative tissue. *Trans ASAE*, 1982, 25(6): 1776~1784
- 14 Pitt R E, Chen H L. Time-Dependent aspects of the strength and rheology of vegetative tissue. *Trans ASAE*, 1983, 24(4): 1275~1280
- 15 McLaughlin N, Pitt R E. Failure characteristics of apple tissue under cyclic loading. *Trans ASAE*, 1984, 27: 311~320
- 16 Pitt R E, Davis D C. Finite-element analysis of liquid-filled cell response to external loading. *Trans ASAE*, 1984, 27: 1976~1983
- 17 Gao Q, Pitt R E, Bartsch J A. Elastic-plastic constitutive relations of the apple and potato parenchyma. *J Rheol*, 1989, 33: 233~256
- 18 Gao Q, Pitt R E. A Mechanics model of the compression of cells with finite initial contact. *Area Biorheology*, 1990, 225~240
- 19 Gao Q, Pitt R E. Mechanics of parenchyma tissue based on cell orientation and microstructure. *Trans ASAE*, 1991, 34: 232~238
- 20 Wu N, Pitts M J. Development and validation of a finite element model of an apple fruit cell. *Postharvest Biology and Technology*, 1999, 16: 1~8
- 21 Wu N, Pitts M J. Effect of turgor pressure on cell response to external loading: [Ph D Thesis]. Pullman: Washington State University, WA. 1997

- 22 Zhu H X, Melrose J R. A mechanics model for the compression of plant and vegetative Tissues. *J Theor Biol*, 2003, 211: 89~101
- 23 李敬生, 昌庆, 林家敏等. 细胞结构的力学模型及模拟的最新进展. *力学进展*, 2004, 34(3): 393~398
- 24 高永毅, 焦群英, 苏志宵, 唐利强. 植物细胞二维力学模型中面积保持不变条件及其实现条件. *湘潭师范学院学报*, 2003, 25(1): 87~91
- 25 Haughton P M, Sellen D B. Dynamic mechanical properties of the cell walls of some green algae. *J Exp Biol*, 1969, 20: 516~535
- 26 Haughton P M, Sellen D B, Preston R D. Dynamic mechanical properties of the cell wall of *Nitella opaca*. *J Exp Biol*, 1968, 19: 1~12
- 27 Gates R S, Pitt R E, Ruina A, et al. Cell-wall elastic constitutive laws and stress-strain behaviour of plant vegetative tissue. *Biorheology*, 1986, 23: 453~466
- 28 Lin T A, Pitt R E. Rheology of apple and potato tissue as affected by cell turgor pressure. *Journal Texture Stud*, 1986, 17: 291~313
- 29 Cleland R. Cell wall extension. *Ann Rev Plant Phys*, 1971, 22: 197~222
- 30 Hettiaratchi D R, O'Callaghan J R. Structure mechanics of plant cells. *J Theor Biol*, 1978, 74: 235~257
- 31 Wu H, Spence R D, Sharp J H, et al. Cell-wall elasticity I: A critique of the bulk elastic-modulus approach and an analysis using polymer elastic principles. *Plant Cell Environ*, 1978, 8: 563~570
- 32 Spence R D, Wu H. Plant cell wall elasticity III: A polymer elastic interpretation of inverse pressure-volume curves. *J Theor Biol*, 1995, 177: 59~65
- 33 Khan A A, Vincent J F. Compressive stiffness and fracture properties of apple and potato parenchyma. *J Texture Stud*, 1993, 27: 143~157
- 34 Scanlon M G, Pang C II, Biliaderis C G. The effect of osmotic adjustment on the mechanical properties of potato parenchyma. *Food Research International*, 1996, 29(5-6): 481~488
- 35 王志明, 宋启根. 张力膜结构的找形分析. *工程力学*, 2002, 19(1): 52~56
- 36 Theret D P, Levesque M J, Sato M, Nerem R M, Wheeler L T. The application of a homogeneous half-space model in the analysis of endothelial cell micropipette measurements. *Journal of Biomechanical Engineering*, 1988, 110: 190~199
- 37 Sato M, Theret D, Wheeler L, Ohshima N, Nerem R M. Application of the micropipette technique to the measurement of cultured porcine aortic endothelial cell viscoelastic properties. *Journal of Biomechanical Engineering*, 1990, 112: 263~268
- 38 Saikrishna V M, Udaykumar H S. Computational analysis of the deformability of leukocytes modeled with viscous and elastic structural components. *Physics of fluids*, 2004, 16(2): 244~264
- 39 Agresar J J, Linderman Y, Tryggvason Z, Powell K. An adaptive, cartesian, front-tracking method for the motion, deformation and adhesion of circulating cells. *Journal of Computational Physics*, 1998, 143: 346~380
- 40 Haider H, Guilak F. An axisymmetric boundary integral model for assessing elastic cell properties in the micropipette aspiration contact problem. *Transactions of the ASME*, 2002, 124: 586~595
- 41 Haider H, Guilak F. An axisymmetric boundary integral model for incompressible linear viscoelasticity: application to the micropipette aspiration contact problem. *Transactions of the ASME*, 2000, 122: 236~244
- 42 Feng W W, Yong W H. On the contact problem of an inflated spherical nonlinear membrane. *Journal of Applied Mechanics*, 1973, 40: 209~214
- 43 Lardner T J, Pujara P. Compress of spherical cells. *Mech Today*, 1980, 5: 161~176

REVIEW ON PLANT CELL MECHANICS*

FU Zhiyi[†] JIAO Qunying

College of Science, China Agricultural University, Beijing 100083, China

Abstract The mechanical behaviors of the wall and inner material of plant cell are very different. Many studies have been carried out on modeling the structure of plant cell. The mechanical model of plant cell plays a very important role in the plant tissue mechanics. It bridges the micro and macro biomechanics studies, and has many applications in agricultural and food processing engineering. In this paper, different mechanical models used in the study of the plant cell were introduced; the analyzing methods and numerical simulating techniques were reviewed. Moreover, some important areas were discussed.

Keywords cell, mechanical model, plant cell mechanics, biomechanics

* The project supported by the National Nature Science Foudnation of China (10472132)

[†]E-mail: fzy@cau.edu.cn