

## 渗出对薄壁植物细胞受压力学行为的影响

付志一 焦群英

(中国农业大学 理学院, 北京 100083)

**摘要** 为研究单个薄壁植物细胞的力学行为,采用内充液体的球形薄膜为细胞力学模型,在考虑细胞壁渗透规律的基础上,推导了模型的控制方程。该模型中假设细胞内物质为不可压缩液体,细胞壁为不可压缩超弹性薄膜;本构关系选用 Moony 的应变能函数;胞内液体在膨胀压作用下可透过膜渗出,渗出关系假定为单位渗透面积上的体积流量与膨胀压成正比。计算了该模型在承受一对刚性平板压缩时力学响应与液体渗出的关系。对模拟结果分析表明:细胞刚度随变形的增大而非线性增加,同时随细胞内部液体的渗出而减小;在等位移条件下细胞因液体渗出而出现松弛现象。

**关键词** 植物细胞力学模型;轴对称薄膜;渗透;细胞刚度

**中图分类号** Q 66

**文章编号** 1007-4333(2005)05-0005-05

**文献标识码** A

### Effect of osmosis on mechanical behavior of parenchyma plant cell under compressive loading

Fu Zhiyi, Jiao Qunying

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

**Abstract** An axisymmetric parenchyma fluid-filled spherical cell model was developed to study mechanical behavior of a single plant cell. The model consisted of an elastic soft thin wall enclosing incompressible liquid. The wall was assumed to be an incompressible super-elastic thin membrane with penetrability for inside fluid. The constitutive relation of the wall was chosen as Moony strain-energy function. The osmosis rate was assumed proportional to the cell turgor. The cell was compressed by two parallel rigid planes. The control equations were built using large deformation geometric relationship, and the solutions were obtained by numerical method. Using this model, principle stretch ratios and tensions in the wall, deformations of the cell and relationship between turgor and compressive force were obtained. It was found that the rigidity of plant cell increased nonlinearly with the cell's deformation. Furthermore, the osmosis made the cell relax under constant compressive deformation.

**Key words** plant cell mechanical model; axisymmetric membrane; osmosis; cell rigidity

蔬菜水果等植物组织的力学性质在农产品收获、运输和加工中起着重要作用。由于生物材料具有细胞组织结构这一特点,其力学性质与单细胞的力学行为有着紧密的联系,因此,对细胞和组织的刚度及其他力学行为的研究一直是农业与食品工程中的重要课题。该领域中具有奠基性的成果为 Pitt R E 于 1982 年建立的苹果果肉薄壁细胞的生物力学模型<sup>[1]</sup>,该模型首次展示了细胞刚度与膨胀压(tur-

gor)的非线性关系。此后的研究,逐步揭示出植物组织的力学性质与单细胞的力学行为、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(细胞内压与大气压强之差)、细胞壁渗透作用、细胞几何性质等诸多因素相关,其中细胞壁的渗透性质具有特殊意义<sup>[2]</sup>。为了研究渗透性对细胞刚度、细胞壁张力和细胞内部压强的影响,在

收稿日期: 2005-03-01

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(10472132)

作者简介: 付志一,教授;焦群英,教授,博士生导师,主要从事生物力学和固体力学领域的研究。

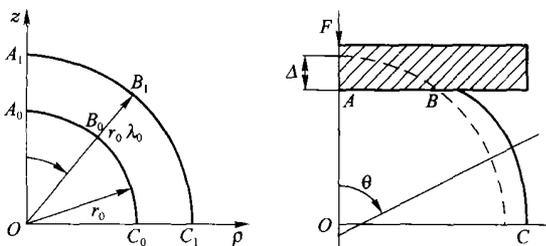
建立细胞模型时需要考虑细胞壁的渗透扩散物理关系。

笔者建立了考虑细胞壁渗透关系的植物薄壁单细胞解析模型,用来模拟单细胞在承受一对刚性平行平板压缩条件下的力学响应。

### 1 模型的数学方法

#### 1.1 基本假设

本文中模型原型为薄壁植物细胞,外覆细胞壁,内含原生质。因壁与内质在刚度上存在巨大差异,故将细胞内物质假设为不可压缩液体。细胞壁假设为由均匀连续的等厚度薄膜所包成的膜球。在无内压的初始状态,膜球为一个半径为  $r_0$  的圆球,薄膜厚度为  $h$  ( $h \ll r_0$ );在初始细胞内压  $P_0$  作用下膨胀成半径为  $r_{00}$  的圆球,其中  $\lambda_0$  为膜的初始伸长率。薄膜材料假设为不可压缩超弹性材料,本构关系选用 Moony 的应变能函数。薄膜可以承受张力,不能承受压缩、剪切和弯曲等内力。膜内液体在膨胀压作用下可透过膜渗出,渗透关系假定为单位渗透面积上的体积流量与膨胀压成正比,比例系数与膨胀压、膜的厚度无关。模型在受压缩前、后的受力变形皆为轴对称问题<sup>[3]</sup>。假设细胞外环境压力为 0,细胞内压等于膨胀压  $P$ 。图 1 示出了模型的初始状态、初始膨胀状态和受力变形方式。



(a) 原始和初始膨胀状态 (b) 受力变形方式

$A_0, B_0, C_0, A_1, B_1, C_1$  和  $A, B, C$  分别为原始状态、初始膨胀后和受压缩后的顶点、接触区边界点和赤道位置。为膜的法线与  $z$  轴的夹角,  $F$  和  $\Delta$  分别为压力和压缩位移。  $AB$  为接触区,  $BC$  为非接触区。

图 1 模型几何形状与受力变形方式

Fig. 1 Geometry, loading and deformation of cell model

#### 1.2 模型的几何物理描述

模型原始状态用球坐标  $(r, \theta, \phi)$  描述,受压缩后改用柱坐标  $(\rho, z, \theta)$  描述,因对称性只分析  $1/4$  域。设模型开始受压缩时  $t = 0$ ,受压缩后的主伸长率是时间  $t$  的函数。根据主伸长率的定义,膜的几

何方程为

$$\left. \begin{aligned} \rho &= r_0 \lambda_1 \sin \theta \\ z &= -r_0 \lambda_2 \sqrt{\frac{2}{\lambda_1} - (\lambda_2 \sin \theta)^2} \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

式中:  $\lambda_1$  和  $\lambda_2$  分别为经、纬方向的主伸长率;  $\lambda_1$ 、 $(\lambda_2 \sin \theta)$ 、 $(\lambda_2 \sin \theta)$  和  $z$  分别为各变量对  $\rho$  的导数。膜在经、纬方向的主曲率  $K_1$  和  $K_2$  分别为

$$\left. \begin{aligned} K_1 &= \frac{\lambda_1 (\lambda_2 \sin \theta) - \lambda_1 (\lambda_2 \sin \theta)}{r_0 \lambda_1^2 \sqrt{\frac{2}{\lambda_1} - (\lambda_2 \sin \theta)^2}} \\ K_2 &= \frac{\sqrt{\frac{2}{\lambda_1} - (\lambda_2 \sin \theta)^2}}{r_0 \lambda_1 \lambda_2 \sin \theta} \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

考虑材料的不可压缩性,由 Moony 的超弹性本构关系得到膜的主张力为

$$\left. \begin{aligned} T_1 &= 2 C_1 h \left( 1 + \frac{2}{\lambda_1} \right) \left( \frac{1}{2} - \frac{1}{3 \lambda_1^2} \right) \\ T_2 &= 2 C_1 h \left( 1 + \frac{2}{\lambda_1} \right) \left( \frac{2}{1} - \frac{1}{3 \lambda_1^2} \right) \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

式中:  $C_1$  和  $h$  为材料弹性系数。

#### 1.3 非接触区平衡方程

非接触区中,沿经向和法向的平衡微分方程分别为

$$\left. \begin{aligned} \frac{dT_1}{d\rho} + \frac{T_1 - T_2}{\rho} + \frac{P_t}{\cos \theta} &= 0 \\ K_1 T_1 + K_2 T_2 &= P_n \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

式中:  $P_t$  和  $P_n$  分别为膜表面经、法向面分布载荷,在非接触区中  $P_t = 0, P_n = P$ 。从式(2) - (4)可得该区用主伸长率表示的平衡微分方程。为求解方便进行变量替换  $y_1 = \lambda_1, y_2 = \lambda_2 \sin \theta, y_3 = y_2$ ,并引入下列函数

$$\left. \begin{aligned} g_1 &= \frac{y_1^4 y_2^3}{(y_1^4 y_2^2 + 3 \sin^2 \theta) \sin \theta} \\ g_2 &= \frac{y_1 y_3}{y_1} \\ g_3 &= \frac{y_1^2 y_2^3}{(y_1^4 y_2^2 - \sin^2 \theta) (\sin^2 \theta + y_2^2) \sin \theta} \\ \phi_1 &= \frac{y_3 \sin \theta - y_2 \cos \theta}{\sin^2 \theta} \\ \phi_2 &= \frac{1}{y_2} \left( \frac{y_1 \sin \theta}{y_2} - \frac{y_2}{y_1 \sin \theta} \right) \\ \phi_3 &= \frac{y_1^2 - y_2^2}{\sin \theta} \\ \phi_4 &= \sqrt{y_1^2 - y_2^2} \end{aligned} \right\}$$

$$\left. \begin{aligned} H_1 &= \frac{-2 \sin^2}{\sin^2 + y_2^2} \left( y_1 - \frac{\sin^2}{y_1^3 y_2^2} \right) + \frac{y_1 \sin^2}{y_2^2} - \frac{3 \sin^4}{y_1^3 y_2^4} \\ H_2 &= \frac{-y_3 \sin^2}{\sin^2 + y_2^2} \left( 1 + \frac{\sin^2}{y_1 y_2^2} \right) \\ H_3 &= (1 + y_1^2) \left( 1 - \frac{\sin^4}{y_1^3 y_2^4} \right) \\ H_4 &= \frac{r_0 y_1^2}{2 h C_1} P \end{aligned} \right\}$$

于是非接触区平衡方程可写成

$$\left. \begin{aligned} y_1 &= g_1 (\phi_1 H_1 + \phi_2 H_2) \\ y_2 &= y_3 \\ y_3 &= g_2 + g_3 (\phi_3 H_3 - \phi_4 H_4) \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

### 1.4 接触区平衡方程

接触区内几何关系为  $z = 0$ ,  $dS = d$ , 变形几何关系简化为

$$= r_0 \sin \quad (6)$$

假设在接触区内略去膜与刚性平板之间的摩擦力, 即  $P_t = 0$ ; 再根据方程(4)中的法向平衡方程知  $P_n = 0$ , 即膜与平板间接触力等于细胞内压  $P$ 。引入下列函数

$$\begin{aligned} g_3 &= \frac{4 \frac{3}{2} + 3}{4 \frac{2}{2} + 3} \\ \phi_5 &= \frac{1 - 2 \cos}{\sin} \\ \phi_6 &= \frac{1}{\sin} \left( \frac{1}{2} - \frac{2}{j} \right) \\ H_5 &= \frac{-2}{1 + \frac{2}{2}} \left( 1 - \frac{1}{\frac{3}{1} \frac{2}{2}} \right) + \frac{1}{\frac{2}{2}} - \frac{3}{\frac{3}{1} \frac{4}{2}} \\ H_6 &= \frac{-1}{(1 + \frac{2}{2})^2} \left( 1 + \frac{2}{1} \frac{2}{2} \right) \end{aligned}$$

接触区的微分方程可以写为

$$\left. \begin{aligned} 1 &= g_3 (\phi_5 H_5 + \phi_6 H_6) \\ 2 &= \phi_5 \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

### 1.5 渗透关系

设液体透过非接触区膜渗出, 单位渗透面积上的体积流量与膨胀压成正比, 比例系数  $k (m^3 / (N \cdot s))$  与膨胀压、膜的厚度无关。膜球在受压缩前和受压缩后  $t$  时刻的体积分别为

$$\left. \begin{aligned} V_0 &= 4 (r_0 \cdot 0)^3 / 3 \\ V_t &= 2 r_0^3 \int_B^{\frac{2}{2}} y_2^2 \sqrt{y_1^2 - y_3^2} d \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

式中:  $B$  为  $t$  时刻的接触区半径。设渗透面积为  $A_t = 4 r_0^2 \int_B^{\frac{2}{2}} y_1 y_2 d$ , 在时间段  $(t, t + \Delta t)$  中, 体积随时间的变化为

$$V_{t+\Delta t} = V_t - k P_t A_t \Delta t \quad (9)$$

### 1.6 边界和连续条件

A 点边界条件为:  $\sigma = 0, \tau_1 = \tau_2 = \sigma_A$ ; B 点连续条件为:  $\sigma = \sigma_B, y_1 = y_1, y_2 = y_2, y_3 = y_3$ ; C 点边界条件为:  $\sigma = \sigma/2, y_3 = 0$ 。

## 2 数值求解方法与模拟结果

### 2.1 重要参数与求解方法

在数值求解中所采用的模型几何的物理参数见表 1。

表 1 模型的几何物理参数

参数	数值
细胞初始半径 $r_0 / \mu m^{[4]}$	50
细胞壁厚度 $h / \mu m^{[4]}$	5
细胞壁渗透系数 $k / (m^3 \cdot (N \cdot s)^{-1})^{[4]}$	$1 \times 10^{-13}$
细胞壁弹性系数 $C_1 / MPa^{[5]}$	0.65
细胞壁弹性系数 $\nu^{[6]}$	0.2
初始膨胀压 $P_0 / MPa^{[6]}$	0.2

设渗透时间为  $t$ , 将时间段  $0 - t$  离散为  $t_i (i = 0, 1, \dots, m)$  且  $t_0 = 0, t_m = t, t_i = t_{i+1} - t_i$ , 逐步进行变形求解。在  $t_i$  时刻给定压力  $F = \sum_i^2 P_i$ , 应用  $t_{i-1}$  时刻结果  $V_{i-1}$  做如下计算:

- 1) 给出  $P_i$  的试算值。
- 2) 给出  $A$  的试算值。
- 3) 给出  $B$  的试算值, 数值求解方程(7) (本研究选 6 阶龙格-库塔法); 应用所得结果采用式(6)计算, 通过平衡条件  $F = \sum_{B_i}^2 P_i$  确定  $B$ 。
- 4) 用 B 点连续条件数值求解非接触区方程(5); 按几何方程(1)得出  $\sigma$  和  $z$ , 验证局部平衡条件, 不满足时改换  $A$ , 重做 3)、4) 至满足。
- 5) 应用渗透关系式(9), 不满足时改换  $P_i$ , 重做 2) — 4) 至满足。

### 2.2 模拟结果

1) 细胞刚度。图 2 给出了细胞模型的受力变形曲线。从曲线可以看出, 细胞刚度随压缩位移的增

大而增大,这与文献[1]的结论一致。细化的计算结果显示,细胞在受力时,变形的发生有利于细胞承载能力的提高,细胞抗压能力的提高主要来自变形使接触区面积增大,而不是膨胀压的提高。事实上,随  $F$  的上升  $P$  的增高并不明显,细胞壁内的张力上升幅度亦相对较小,这对细胞壁起到了保护作用。

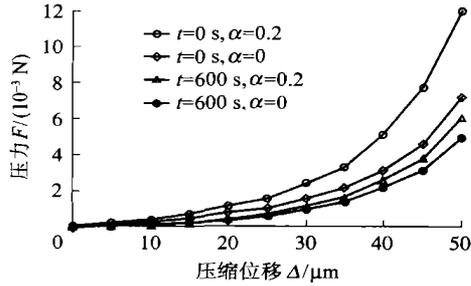


图2 模型受力变形曲线

Fig. 2 Relationship between compressive force and deformation

2) 因液体渗出引起的松弛现象。图3示出压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时压力  $F$  随渗透时间  $t$  的变化曲线。可以看出,由超弹性材料构成的细胞壁在渗透作用的影响下,压力  $F$  随渗透时间  $t$  衰减,很像黏弹性材料的松弛曲线。计算结果表明该现象因细胞内部液体渗出引起接触面积减小所致。

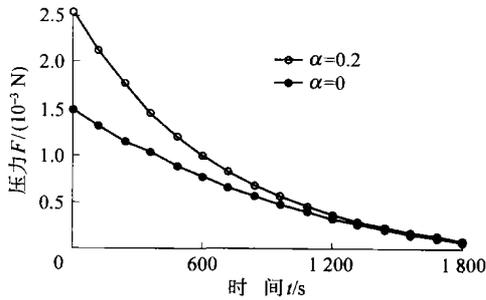


图3 压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时压力  $F$  与渗透时间  $t$  的关系

Fig. 3 Relationship between compressive force and osmotic time under  $= 30 \mu\text{m}$

3) 液体渗出对主伸长率和主张力的影响。图4和5分别示出压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时, C点的主伸长率  $\lambda_1$  和  $\lambda_2$ , 以及主张力  $T_1$  和  $T_2$  随渗透时间  $t$  的变化曲线。受压缩时在膜球的赤道附近纬向伸长率和张力最大,在该张力超过其强度极限时,会导致细胞在赤道沿经线开裂;为缓解压力,细胞内液体的渗出使细胞体积缩小,造成主伸长率下降。

4) 液体渗出对膨胀压的影响。图6示出压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时,膨胀压  $P$  随渗透时间  $t$  的变化曲线。可见在保持压缩位移恒定时,随着细胞内部液体的渗出,细胞膨胀压下降,细胞体积减小,当较

大时此现象更加明显。

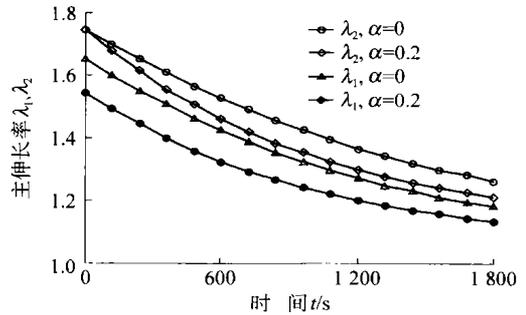


图4 压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时主伸长率与渗透时间  $t$  的关系

Fig. 4 Relationship between principle stretch ratios and osmotic time under  $= 30 \mu\text{m}$

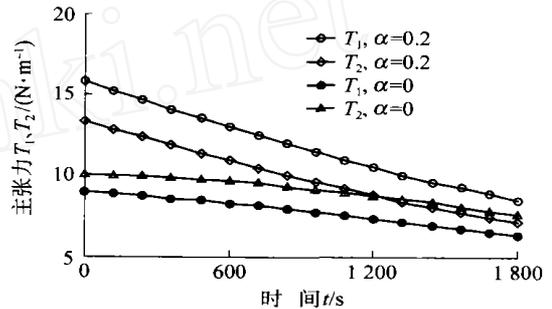


图5 压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时主张力  $T$  与渗透时间  $t$  的关系

Fig. 5 Relationship between principle tensions and osmotic time under  $= 30 \mu\text{m}$

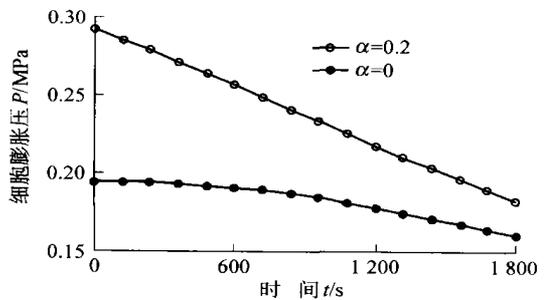


图6 压缩位移  $= 30 \mu\text{m}$  时膨胀压  $P$  与渗透时间  $t$  的关系

Fig. 6 Relationship between turgor and osmotic time under  $= 30 \mu\text{m}$

### 3 结论

1) 薄壁植物细胞的刚度随压缩位移的增大而非线性上升;细胞抗压能力的提高主要来自接触区面积的增大,而不是膨胀压的提高。细胞内部液体的渗出使细胞刚度随渗透时间的延长而减小,这对细胞壁有保护作用。

2) 在等位移条件下,由超弹性材料构成的细胞

壁因液体渗出产生类似于黏弹性材料的松弛现象。产生该现象的原因是渗出引起接触面积减小。

3) 细胞受压时细胞在赤道沿经线截面应力最大,液体在压力作用下渗出可以缓解该截面上的张力。

4) 在等位移条件下渗出作用可使细胞膨胀压下降,在等压力情况下此效应较弱。

### 参 考 文 献

- [1] Pitt R E. Models for rheology and statistical strength of uniformly stressed vegetative tissue [J]. Trans ASAE, 1982, 25(6): 1776-1784
- [2] Scanlon M G, Pang C H, Biliaderis C G. The effect of osmotic adjustment on the mechanical properties of potato parenchyma [J]. Food Research International, 1996, 29(5-6): 481-488
- [3] Feng W W, Yong W H. On the contact problem of an inflated spherical nonlinear membrane [J]. Journal of Applied Mechanics, 1973, March: 209-214
- [4] Wu Naiqiang, Pitts M J. Development and validation of a finite element model of an apple fruit cell [J]. Postharvest Biology and Technology, 1999, 16: 1-8
- [5] Pitt R E, Davis D C. Finite-element analysis of liquid-filled cell response to external loading [J]. Trans ASAE, 1984, 27: 1976-1983
- [6] Zhu H X, Melrose J R. A mechanics model for the compression of plant and vegetative tissues [J]. Journal of Theor Biol, 2003, 211: 89-101

www.cnki.net