

植物水力模型构建

王玉杰

指导老师：曹坤芳 研究员
XTBG 生理生态组
USTC 生命科学院

2012年11月25日

目录

- 1 背景
 - 枝条导水率
 - 枝条与导管
 - 分枝的结构与功能
 - 树木的形状
- 2 研究目的
- 3 研究内容
 - 实验材料
 - 实验内容
 - 预期成果
- 4 研究进度安排
- 5 参考文献

枝条导水率

导水率定义¹

Hydraulic conductance, k_h : 流过枝条的液体的质量和流经该枝条的液体压力梯度的比值, 即:

$$k_h = \frac{F}{\Delta P / \Delta x} \quad (1)$$

理论最大导水率

Tyree等人根据泊谔叶方程提出了最大导水率的计算公式,

$$k_h = \frac{\pi \rho}{128 \eta} \sum_{i=1}^n (d_i^4) \quad (2)$$

¹Tyree and Ewers (1991)

导水率测定

导水率分为实际导水率和最大导水率，最大导水率实现经过冲洗处理以出去枝条等的气穴化。

导水率测定方法

- 蒸腾法(EF): 常用于叶片、芽和整株植物地上部分¹;
- 高压液流法(HPFM): 常用于枝条与叶柄²;
- 活体测定: 负压泵抽气产生压力提供动力, 进行活体导水率测量³;
- 离心法: 使用离心机产生的离心力差测量导水率⁴。

¹Tsuda and Tyree (1997, 2000)

²Sperry et al. (1988)

³Zwieniecki et al. (2000)

⁴Cochard (2002)

木质部结构

木质部主要由导管、纤维以及薄壁细胞组成，导管主要行使水分运输的作用，裸子植物中管胞行使水分运输功能。

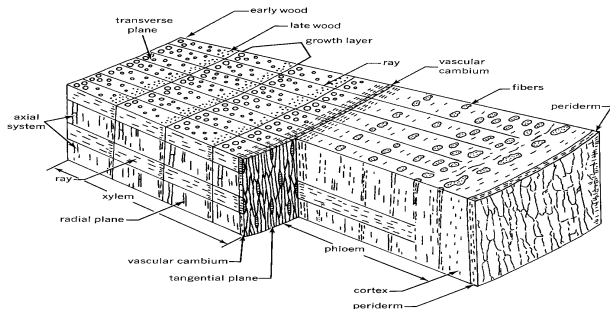


Figure: 木质部机构解剖图¹

¹Evert and Esau (2006, Chapter 10)

导管结构

导管由导管分子组成，根据次生壁加厚不同分为环纹、螺旋纹、梯纹、网纹和孔纹五种，一个导管由多个导管分子连接而成，导管分子末端有如下几种类型

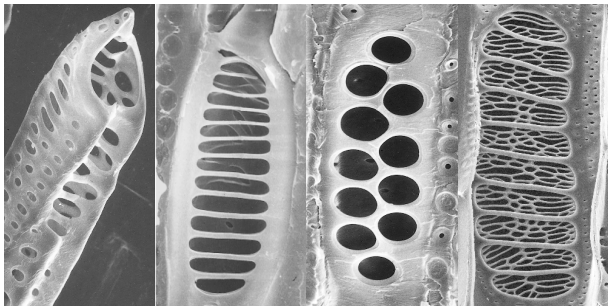


Figure: 导管分子穿孔板类型¹

¹Evert and Esau (2006, Chapter 10)

分枝-异速生长

WBE模型¹

有机体特征与其质量的关系， b 一般为 $\pm 1/4$ 或 $\pm 3/4$ ，

$$Y = Y_0 M^b \quad (3)$$

如此建立分枝的外观性征之间的关系，建立了导管分配的WBE模型。

¹West et al. (1997, 1999); West and Brown (2005) 

分枝-Murry's Law

Murry's Law¹

生物在投入与产出之间存在一个最佳比例，在以下条件下， $\sum r^3$ 是处处相等的：

- 1 流量Q恒定；
- 2 k_h 符合泊谟叶方程；
- 3 导管壁和导管容量成比例；
- 4 导管的首要功能是运输水分而非物理支持。

McCulloh等提出了两种更普适的模型(植物管道模型和植物血管模型)以及其中间模型，从功能上来模拟导管²。

¹(Murray, 1926)

²McCulloh et al. (2003, 2004); McCulloh and Sperry (2005)

分枝模型

WBE模型、植物管道模型、植物血管模型和动物血管模型的对比。

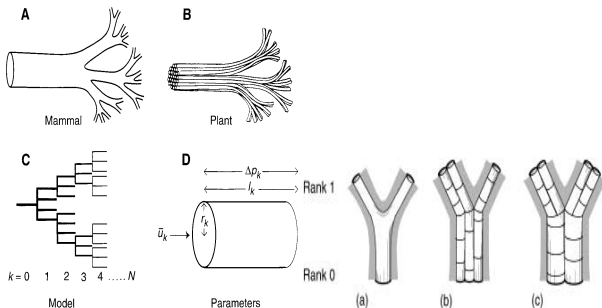


Figure: WBE & McCulloh提出的分枝模型¹

¹McCulloh et al. (2003)

枝条的生长

生长素学说

生长素学说认为，生长素的生理向下运输，促进顶芽生长，抑制靠下枝条生长，如此形成植物的向光生长和顶端优势等¹；植物激素、重力影响、水和营养物质的运输是影响枝条生长的主要因素²。

枝条最大化叶片面积以最大利用光能³，使得植物趋向于形成特定的形状，树木顶端冠层大多呈宝塔形，茎干枝条外径也相应变化呈现相应的趋势⁴。

¹王小菁，李娘辉 (2008)

²Blake et al. (1980); Wilson (1998)

³Honda and Fisher (1978)

⁴Makinen and Colin (1998)

树木高度限制

树木高度直接影响着叶片和枝条的水分供给，影响其功能和性状，当叶片光合能力为0的时候树木便不再生长¹。因此导管和管胞的水分运输能力与气穴化承受能力便直接限制着树木的高度。

蒸腾拉力学说

树木高度涉及到蒸腾拉力学说之间的争议，主导的张力-内聚力(C-T)学说认为水分的运输由蒸腾产生的负压提供动力，渗透势学说认为水分的运输受渗透势差驱动。植物枝条在白天当根压不足以支持水分运输时应处于负压²，这直接支持了C-T学说。

针对C-T学说的争议很大一部分是针对其使用的方法，如：测叶片水势，这也使得C-T学说至今争议不断³。

¹Koch et al. (2004); Koch and Sillett (2009); Netting (2009)

²Cao et al. (2012)

³Zimmermann et al. (2004); Angeles et al. (2004)

树木水力模型的争议与尚未解决的问题

- 1 理论最大的导水率的修正，未考虑导管分子穿孔板的阻力、导管分子长度等的影响；
- 2 负压下导水率和常压下导水率的对比，对树木水力模型的构建的影响；
- 3 分枝的结构与功能，尚未了解分枝的解剖结构与流量分配的规律；
- 4 树木高度在水力结构上的限制，枝条对负压耐受性如何影响树木高度；
- 5 渗透势学说和C-T学说并存或者冲突，争议的解决面临的问题。

研究目的与意义

- 1 进行理论最大的导水率的修正，以达精确的理论导水率的计算；
- 2 解决负压对枝条导水率的影响的问题，进行树木模型的精准构建；
- 3 解决分枝的解剖结构与流量分配的规律；
- 4 探究枝条对负压耐受性与枝条水分运输能力的权衡如何影响树木高度和形状；
- 5 从实验方法改进的角度解决渗透势学说和张力-内聚力学说的冲突。

实验地点&实验材料

补蚌样地 多种灌木& 乔木，如：望天树、云南银柴、木奶果、滇南柃、短刺栲、假海桐、尖叶木、椴叶山麻杆、纤花狗牙花、染木、细罗伞、披针叶楠等；

XTBG 多种灌木& 乔木，如：望天树、椴叶山麻杆、云桂暗罗、山黄麻、毛叶假鹰爪、轮叶戟、绒毛番龙眼等；

实验主要内容

- 1 理论导水率的修正;
- 2 负压敏感性的规律;
- 3 分枝的结构与功能;
- 4 树木形状的水力限制;
- 5 蒸腾学说冲突的解决。

理论导水率的修正

研究方法

进行枝条的横切和纵切，对导管的分布、导管分子的长度 l 、穿孔板的阻力 ε 和导管分子壁粗糙度 ζ 做模型，解决理论最大导水率的准确修正。

拟合公式

$$k_h = \frac{\pi\rho}{128\eta} \sum_{i=1}^n (d_i^4) f(l, \varepsilon, \zeta) \quad (4)$$

$$f(l, \varepsilon, \zeta) = \frac{(l + a)^x}{k_1(\varepsilon + b)^y + k_2(\zeta + c)^z} \quad (5)$$

负压敏感性的规律

研究方法

对枝条进行实验，使用不同的负压(0, -15, -30, -45, -60, -80 KPa)进行处理，测量枝条在不同压力下的导水率变化。分析枝条导水率随负压变化的趋势与枝条外径和高度的关系。

数据分析

对每个枝条负压诱导曲线进行直线拟合，得出枝条对负压的敏感性，探究其与枝条直径和枝条高度的关系。

分枝的结构与功能

研究方法

进行分枝枝条的横切，观察其导管如何分配到两个分枝中。
对分枝进行导水率测定，探究分枝的阻力和液流分配。

模型拟合

将分枝导水率数据拟合到WBE与McCulloh的模型中，从生理角度上验证模型的正确性，和解剖实验结合，解决分枝功能与性状的问题。

树木形状的水力限制

研究方法

对整株植株不同高度，不同位置处的枝条进行负压处理，测量分析其导水率的变化与树木高度和位置的关系，分析负压以及导水率的变化对树木高度以及枝条生长的限制。

树木形状模型

将枝条的理论导水率、枝条对负压的敏感性、分枝模型、植株的水力限制结合构建树木形状模型。

蒸腾学说冲突的解决

研究方法

使用压力差、渗透势差两个方法联用，分析枝条导水率的变化，并和只用压力差和只用渗透势差测得的导水率作对比。
进行树木高度和位置的液流、压力监测，对比导水率综合分析。

C-T学说？渗透势学说？

利用植株实时监测和导水率的测量，分析两种学说的对与否。

预期目标与成果

- 枝条导水率和枝条的解剖参数有着密切的关系，会存在一个修正比较好的公式。并且有着各自的修正参数和指数的区别。
- 枝条对高度和负压存在适应性，随着高度的增加，对负压敏感性降低；
- 枝条的分枝处的流量分配和枝条阻力系数成反比。这种关系会反应到枝条的粗细和分枝承载叶片的光合能力之上。
- 压力分布与液流分布呈反比，在整株植物上出现一种平衡。在同等高度阳光充足的叶片总的阻力要比阴暗处的导水阻力要大，同种光照条件不同光照的叶片的总的导水阻力相等。

研究工作进度安排

- 2012年6月-2012年7月 实验设备的安装、测试和矫正，文献调研工作；
- 2012年7月-2012年11月 在样地实验，测量各种植物的最大导水率随负压变化而变化的规律，对树木不同位置的枝条进行实验，以实现整株树木对负压响应的分析，探讨水分限制对树木高度的影响；
- 2012年12月-2013年1月 对导水率测量留下的枝条进行对应解剖；
- 2013年1月-2013年12月 安装实时压力监控的设备，进行1年的测量与监控；
- 2013年7月-2013年12月 收集处理好的数据进行分析，完成文章以及毕业论文。

参考文献 I

- Angeles, G., Bond, B., Boyer, J. S., Brodrribb, T., Brooks, J. R., Burns, M. J., Cavender-Bares, J., Clearwater, M., Cochard, H., Comstock, J., et al. (2004). The cohesion-tension theory. *New Phytologist*, 163(3):451–452.
- Blake, T. J., Pharis, R. P., and Reid, D. M. (1980). Ethylene, gibberellins, auxin and the apical control of branch angle in a conifer, *cupressus arizonica*. *Planta*, 148(1):64–68.
- Cao, K. F., Yang, S. J., Zhang, Y. J., and Brodrribb, T. J. (2012). The maximum height of grasses is determined by roots. *Ecology Letters*, 15:666–672.
- Cochard, H. (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell & Environment*, 25(6):815–819.
- Evert, R. F. and Esau, K. (2006). *Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. Wiley-Liss.
- Honda, H. and Fisher, J. B. (1978). Tree branch angle - maximizing effective leaf area. *Science*, 199(4331):888–890.
- Koch, G. W. and Sillett, S. C. (2009). A response to: Limitations within the limits to tree height. *American Journal of Botany*, 96(2):545–547.
- Koch, G. W., Sillett, S. C., Jennings, G. M., and Davis, S. D. (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428(6985):851–854.
- Makinen, H. and Colin, F. (1998). Predicting branch angle and branch diameter of scots pine from usual tree measurements and stand structural information. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 28(11):1686–1696.
- McCulloh, K. A. and Sperry, J. S. (2005). Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*, 25(3):257–267.
- McCulloh, K. A., Sperry, J. S., and Adler, F. R. (2003). Water transport in plants obeys murray's law. *Nature*, 421(6926):939–942.

参考文献 II

- McCulloh, K. A., Sperry, J. S., and Adler, F. R. (2004). Murray's law and the hydraulic vs mechanical functioning of wood. *Functional Ecology*, 18(6):931–938.
- Murray, C. D. (1926). The physiological principle of minimum work: I. the vascular system and the cost of blood volume. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 12(3):207–214.
- Netting, A. G. (2009). Limitations within the limits to tree height. *American Journal of Botany*, 96(2):542–544.
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R., and Tyree, M. T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11:35–40.
- Tsuda, M. and Tyree, M. T. (1997). Whole-plant hydraulic resistance and vulnerability segmentation in acer saccharinum. *Tree Physiology*, 17(6):351–357.
- Tsuda, M. and Tyree, M. T. (2000). Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 51(345):823–828.
- Tyree, M. T. and Ewers, F. W. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(3):345–360.
- West, G. B. and Brown, J. H. (2005). The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *The Journal of Experimental Biology*, 208(9):1575–1592.
- West, G. B., Brown, J. H., and Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309):122–126.
- West, G. B., Brown, J. H., and Enquist, B. J. (1999). A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400(6745):664–667.
- Wilson, B. F. (1998). Branches versus stems in woody plants: control of branch diameter growth and angle. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 76(11):1852–1856.

参考文献 III

- Zimmermann, U., Schneider, H., Wegner, L. H., and Haase, A. (2004). Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state? *New Phytologist*, 162(3):575–615.
- Zwieniecki, M. A., Hutyra, L., Thompson, M. V., and Holbrook, N. M. (2000). Dynamic changes in petiole specific conductivity in red maple (*acer rubrum* l.), tulip tree (*liriodendron tulipifera* l.) and northern fox grape (*vitis labrusca* l.). *Plant, Cell & Environment*, 23(4):407–414.
- 王小菁, 李娘辉(2008). 植物生理学. 高等教育出版社.

谢谢！