

中国科学技术大学

研究生学位论文开题报告

论文题目: 植物水力模型构建

学生姓名: 王玉杰

学生学号: SA11008907

指导教师: 曹坤芳

所在院系: 生命科学院

学科专业: 生态学

研究方向: 植物生理生态学

填表日期: 2012年4月27日

说明

1. 抓好研究生学位论文开题报告工作是保证学位论文质量的一个重要环节。为加强对研究生培养的过程管理，规范研究生学位论文的开题报告，特印发此表。
2. 研究生一般应在课程学习结束之后的第一个学期内主动与导师协商，完成学位论文的开题报告。
3. 研究生需在学科点内报告，听取意见，进行论文开题论证。
4. 研究生论文开题论证通过后，在本表末签名后将此表交所在学院教学办公室备查。

目录

说明	i
1 选题依据	1
1.1 研究背景	1
1.1.1 枝条导水率	1
1.1.2 枝条与导管	2
1.1.3 分枝的研究	4
1.1.4 树木的高度与树形	6
1.2 研究目的	6
2 研究内容和研究方法	8
2.1 主要研究内容	8
2.1.1 导水率公式修正	8
2.1.2 导水率随负压的变化	8
2.1.3 分枝的模型	9
2.1.4 树木的液流与压力分配的监测	9
2.2 预期成果	9
2.3 拟采用的研究方法与技术路线	10
2.3.1 拟采用的研究方法	10
2.3.2 技术路线	11
3 课题研究的创新之处	12
4 研究工作进度安排	13
参考文献	16

第一章 选题依据

1.1 研究背景

1.1.1 枝条导水率

现阶段，植物枝条导水率研究在广泛开展，是当前生理生态研究中的一个热点。植物枝条水力结构的衡量指标包括导水率 k_h 、边材比导率 k_s 、叶比导率 k_l 、胡泊爾值HV、水容能力Q和枝条脆弱性 P_{50} 等。许多研究已经报导了枝条导水率和木质部的导管大小与导管密度相关。Tyree等人便根据泊谟叶方程提出了最大导水率的计算公式：

$$k_h = \frac{\pi\rho}{128\eta} \sum_{i=1}^n (d_i^4) \quad (1.1)$$

（其中 k_h 指导水率， ρ 指导管中液体的密度， η 指液体的粘度系数， d_i 指枝条中导管的直径， n 指枝条中导管的总数目）(Tyree and Ewers, 1991; Holbrook and Zwieniecki, 2005)。然而具体的准确的导水率公式却没有明确研究，只有通过流体方程计算理论上的最大导水率，公式本身却忽视了导管分子穿孔阻力等因素的影响，实际导水率只有用公式（1.1）计算出的理论最大导水率的20%-100%，甚至有些超过100%，差异很大，并不能作为导水率的实际计算公式应用于实践。

Tyree等人将原因归结到导管实际的规格不完全是圆形的而大都是椭圆与方形的，因此一点点的误差就会将导水率结果以4阶放大，因此计算的理论导水率与实际测量导水率差别大是很正常的；而水在经过穿孔板会有一定的阻力，这也解释了为何理论导水率为何较高；另外，枝条中导管会螺旋生长而非线性生长，这也导致了理论导水率和实际导水率之间的偏差；还有个问题就是在测量全部导管大小的过程中，会漏掉一些，这也产生一定的偏差；也有研究认为实际水在导管中流动的时候可能会部分出现湍流，造成极大的能量损失，导致实际导水率较低。虽说有各种原因解释这种现象，但却一直没有作出公式的修正。至今的研究只对导管密度和大小方面做过分析，得到一些相关性，无法对导水率公式进行准确的修正，进而得到一个完整的导水率方程。因此，对枝条进行解剖得到相应的参数进行导水率理论计算公式修正是很重要的。边材比导率 $k_s = k_h/A_w$ ， A_w 指边材面积；叶比导率 $K_l = k_h/A_L$ ， A_L 指枝条承载叶片总面积；这两个因素直接受 k_h 影响，边材比导率主要说明枝条内的导管密度和导管大小对导水率的影响，叶比导率主要说明枝条对叶片的供水能力。这些因素都由枝条的解剖结构所决定，根茎与叶柄也如此(Tombesi et al., 2010)。

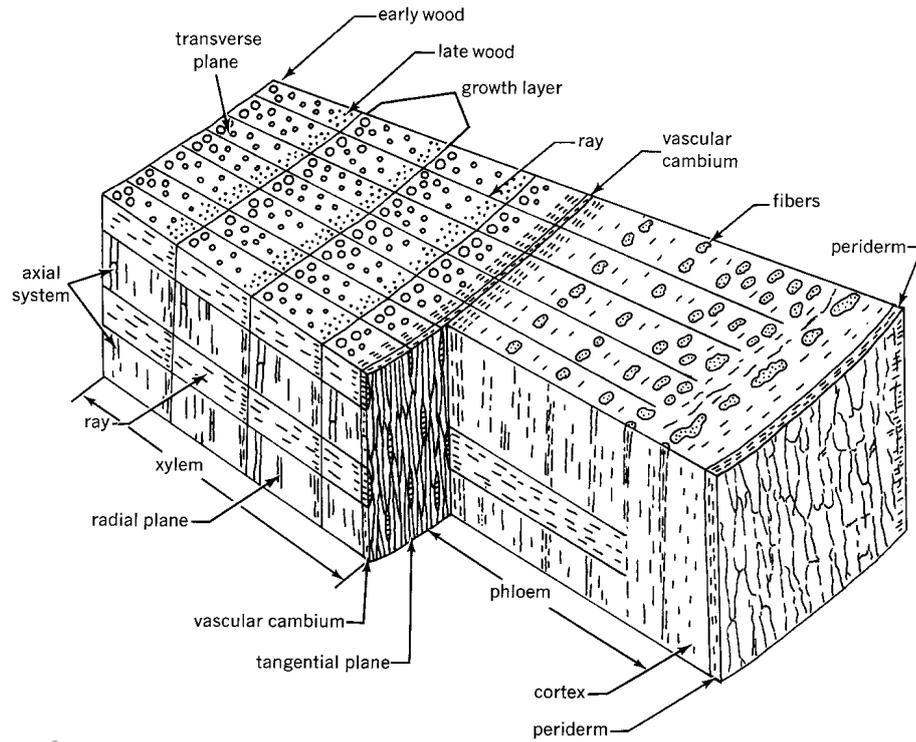
研究表明, 枝条导管大小与枝条脆弱性有关, 在白杨中 $P_{50} = 6.166D^{-0.3134}$, (P_{50} 指使枝条失去50%导水率的外界压力, D 指枝条导管直径) 说明: 导管越大, P_{50} 越小, 枝条耐受性越差(Cai and Tyree, 2010)。这更说明了枝条的物理解剖结构对其物理性质的决定性, 而该研究却忽视了除了导管大小和密度之外的其他因素, 如: 导管分子长度和纹孔密度, 只对导管直径进行分析则显得片面。

导水率测量是使用正压或者负压在枝条两端, 通过测量一定时间内流过枝条的水的质量, 再除以压力梯度得到导水率, 方法包括EF和HPFM, 分别是蒸腾法和高压液流法, 两者之间差别不大, 在树木和农作物中用两种方法测量的整株树或者作物的导水阻力近似(Tsuda and Tyree, 1997, 2000)。而最大导水率的测量则需要用高压冲洗, 使枝条导管去栓塞化, 以达到最大导水率。长时间的实验会使导管再次栓塞化, 因而需要不断的重复冲洗以保证导管出于最大导水率状态(Sperry et al., 1988)。Zwieniecki等人对植物进行活体测量导水率, 通过新的方法避免离体实验对材料带来的影响, 分别对叶柄和枝条进行了实验(Zwieniecki et al., 2000)。在对枝条进行实验的过程中考虑木质部和韧皮部之间的水的交换, 因而对接口上游的枝条的树皮进行环切, 通过末端的压力 P_1 、 P_2 和两者分别对应的流量 Q_1 、 Q_2 最终测定导水率, 对环切处进行去离子水和140mM KCl溶液处理, 观测导水率的变化, 用去离子水处理的枝条发现 K_h 有较大的变化, 而用KCl处理的枝条 K_h 变化则较小, 说明木质部和韧皮部的水分和盐离子的交换对导水率有着重大影响(Zwieniecki et al., 2004)。然而, 该实验却忽视了许多重要因素: 以该方法测定导水率的时候只考虑一端的压力变化, 而为考虑另外一端的压力, 对植株整体来说, 压力是会变化的, 故而方法并不实用; 用去离子水和KCl溶液处理的过程中, 由于液体的存在构成一个新的源, 使得正常的流体不能成为一个连续的整体, 故而会考虑液体穿过木质部进入导管的阻力, 会使导水率降低; 去离子水和KCl溶液的粘度不同, 故而不能使用同一个衡量标准, 而应进行粘度的校准才能进行比较。

1.1.2 枝条与导管

根、茎干和叶片的导管分布决定着树木的形状和特征, 枝条结构如图1.1, 枝条最主要的功能是传导水和运输营养物质, 功能分别由导管和筛管完成, 导管分子穿孔板类型如图1.2。枝条的解剖结构, 尤其是导管的构造直接影响枝条对气穴化的抵抗能力以及导水率(Lens et al., 2011)。

导管随着树木高度而不同, 大多数树木导管密度随着树木增高而增大, 随着树木年轮而减小; 导管直径随着树木增高而减小, 随着年轮而增大。这保证了树木在物理支撑、水分供给和抵御气穴化能力上的平衡(范泽鑫et al., 2006; Fan et al., 2009; Coomes et al., 2007)。



Cell Types	Principal Functions
Axial system	
Tracheary elements	
Tracheids	Conduction of water; transport of solutes
Vessel elements	
Fibers	
Fiber-tracheids	Support; sometimes storage
Libriform fibers	
Parenchyma cells	
Radial (ray) system	
Parenchyma cells	Food storage; translocation of various substances
Tracheids in some conifers	

图 1.1: 枝条木质部解剖结构与导管分子类型

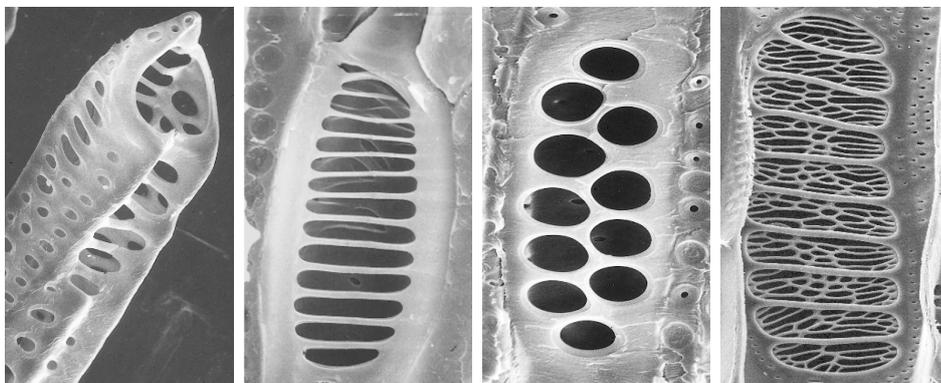


图 1.2: 导管分子穿孔板

1.1.3 分枝的研究

人们对导水率的了解一般是针对最简单的直枝条的，却没有对分枝进行实验，植物在分枝处的结构与功能至今未知(Stewart and Rothwell, 1993)。至于导管是如何在分枝处分配到分枝中，以及液流与阻力是如何分配的也都位未知；然而这些对于研究植物提的结构与功能是非常重要的。而对于一个植物的整体来说，整株植物的液流分配的规律更加不可知。因此，进行这方面的研究是非常必要的，这样才能了解植物体的构造，明白植物在压力与液流分配的规律，完善人们对植物的了解(Evert and Esau, 2006)。West (WBE学派)等人认为有机体的外观特征与其质量有权衡关系：

$$Y = Y_0 M_b^b \quad (1.2)$$

(其中Y指一些可观测的生物性状， Y_0 是该性状标准化的常量， M_b 是有机体的质量， b 权重，一般是1/4或者3/4) (West and Brown, 2005)。他们主要对生物性状和质量进行分析，得到相应的关系，并且对整株植物进行枝条直径与质量的测量，得到整株植物枝条粗细的分配。其建立了简单的导管分配的模型，对导管直径等进行初步的模拟，却未对具体的结果进行解剖学与生态学上的理论上的解释，没有解释为何导管会那样分配，同时也没有解剖数据支持(West et al., 1997, 1999)。WBE模型认为分枝模型是自我类似的；每个分枝都遵守同样的规则和生长模式；子分枝的长度要短于母枝（子枝的长度平均是母枝的0.79）；在每级分枝上的有效导管元素的数目是相等的；而导管元素的直径随着枝条变化正好使得叶片的水分状况与其所处位置无关；整个树木系统的末端枝条的外径是不变的；枝条的长度与其外径有关以获得中分得物理支持；这样的情况使得导管的导水能力最大化而投入最小化。

McCulloh等则认为植物分枝遵守Murry's Law，即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，因此叶片和根毛区除外；(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 et al., 2003, 2004)。WBE模型所描述的关于导管的部分显然不成立，因为其首要条件是叶比导水率是不变的，而实验表明，叶比导水率随着枝条外径的减小而减小(McCulloh and Sperry, 2005)。树木并不是完全遵守Murry's Law，被子植物比裸子植物更接近Murry's Law，原因在于裸子植物的导管元件很大一部分功能在于物理支撑，不满足条件(4)，而被子植物有大量纤维来支撑系统，导管的功能集中在水分运输上面，因而更符合Murry's Law。McCulloh提出两种更普适的模型，植物管道模型和植物血管模型，以及两种模型的中间形态，以模拟植物导管。

然而无论哪种模型均未涉及水分是如何在分枝间进行分配的，分配的规律又是如何，以及分枝节点的解剖结构如何。这也影响到植物整株的模型构建。

1.1.4 树木的高度与树形

植物从发芽到成熟和死亡，都是以一个有序的过程在发展，根的生长和延长，茎

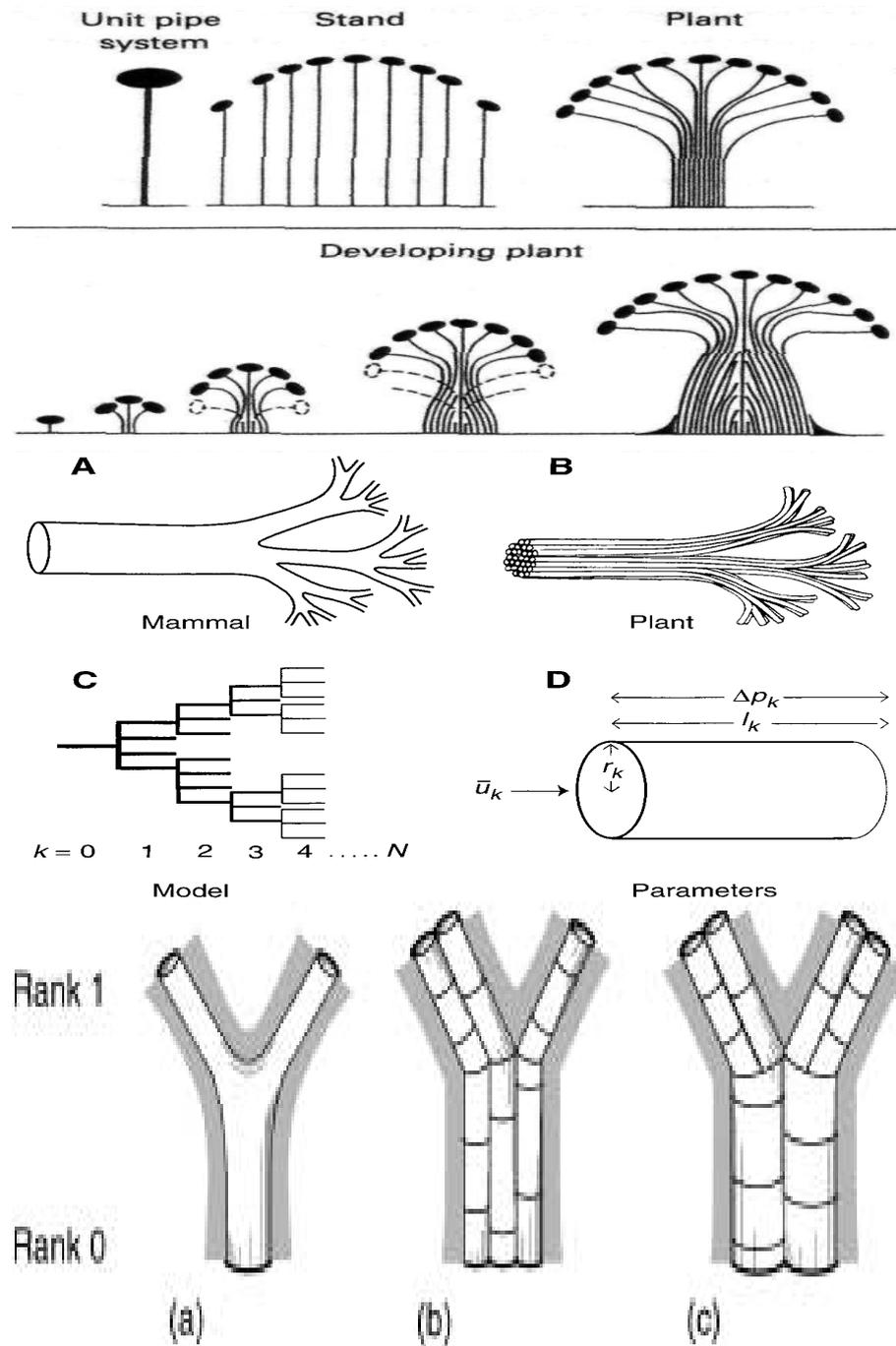


图 1.3: 植物脉管模型

的生长和变得粗壮，叶片的发生和脱落，花芽的发生和分化等都是遵守着自然的规律。根、茎、叶、花、果和实都各有不同的种类，这则会关系到导管的生长和分布，而导管的性质则又反过来影响植物的外形特征，如此形成树木独特的形状(Halle et al., 1978)。

以往，对植物树形的解释是生长素学说，认为植物的顶端优势的出现是由于顶端组织分泌生长素，使得植物向阳生长，同时生长素会往下运输，过量的生长素会抑制在其下面的枝条生长，而更靠下的枝条由于激素水平的降低，受到的抑制会变小，因此生长稍快，使得植物生长成为一种宝塔形(王小菁，李娘辉, 2008)。这个理论似乎能够自圆其说，但却忽视了一些非常重要的问题，那就是阳光和水分的供应。植物的顶端因为阳光与水分供应充足，因此生长较快；而底部则因为阳光供应和水分的限制，生长相对顶端较慢。光照和水分对植物的影响使得植物出现一个特定的形状，而且因环境的变化而变化。而具体水分和光照是通过哪些方面塑造树木的形状现在仍没有一个明确的理论，这点是很值得研究的。

树木的高度也是研究的一个热点，随着树木的增高，叶片形状变化以适应环境，叶片的光合能力降低，枝条以及叶片的水势降低，这些变化而不能维持树木继续生长(Koch et al., 2004)。Netting则对Koch的结果表示质疑，认为这些变化不足以证明树木高度的限制以及Koch使用的方法存在很大争议(Netting, 2009; Koch and Sillett, 2009)。

树木高度的研究也涉及蒸腾拉力学说之间的争议，张力-内聚力学说认为水分沿着导管运输是由叶片蒸腾产生的负压导致，而渗透势学说认为蒸腾导致叶片水分损失，盐离子浓度增加，驱使水分往上运输。从物理学角度来考虑，渗透势产生的动力远不足以驱使水分长距离运输，因而张力-内聚力学说被广泛支持，导水率即是建立在次学说的基础上。依照张力-内聚力学说，植物在白天，当根压不足以提供水分运输阻力的时候枝条会处于负压状态(Cao et al., 2012)，这使得我们在常压下测得的导水率存在很大争议，限制着水分运输方面对植物模型的构建。对于这些问题的争议原因在于缺少令人信服的解剖数据以及水分方面的限制，进行解剖学和水分运输上的研究则是统一化树木模型构建的最重要的一部分。

1.2 研究目的

生物的性状和其结构是息息相关的，结构的微小的差异则会导致其相应性状的巨大差别。以简单的直枝条为例，导管属于死细胞组织，其运输水的功能受导管分子的形状等参数的影响，如：长度、直径、切面形状、穿孔板形状与结构、纹孔分布等。而现有的针对导管的大小和密度的研究是远远不够的。

本研究旨在通过研究植物枝条导管的超显微结构对导水率计算公式进行准确矫正而进行导水率测定；对分叉枝进行液流分配等研究；结合枝条导管和分枝节点的解剖分析其功能性状；最后对整株植株进行树木高度和树形的模型计算。具体来讲，目的

有:

1. 对枝条进行负压处理, 在负压状态下测量其导水率, 与常压导水率进行对比分析;
2. 对枝条进行超显微结构的解剖和观察, 对导管分子的各种形状参数进行模型模拟, 对枝条的横切面的导管分子进行形状的分析研究, 对导管进行统计分析, 对导管密度和大小进行标准化, 以得到一个精确的导水率计算公式;
3. 通过导水率测定的方法分析分枝枝条的液流和阻力的分布, 结合分枝节点的外部 and 内部解剖结构进行研究, 研究枝条导管在分枝处分配到各个分枝上的规律;
4. 通过树木上的压力探针实时监测树木各个点在一天内的压力变化, 结合枝条导水率的结果, 建立树木高度和树形的数学模型, 进行准确计算。

第二章 研究内容和研究方法

2.1 主要研究内容

2.1.1 导水率公式修正

对枝条进行实验，测量其阻力（导水率）。完毕之后，对枝条进行横切，测量其外径、内径和髓径的大小。测量其导管大小的分布与导管密度，对全部导管进行统计。计算其理论导水率，对比实际导水率，两者之间的比例即是修正因子。对枝条进行纵切，测量导管分子的长度及其内表面粗糙程度；找到其穿孔板，统计穿孔板的角度以及导管在穿孔板处的直径变化和筛孔的大小分布。结合多个因素进行公式修正。建立导水率修正公式模型。

从植物枝条结构上讲，导水率和以下因素有关：导管密度和导管大小，导管分子的长度与粗糙度以及穿孔板的阻力。应对其进行修正，得到：

$$k_h = \frac{\pi\rho}{128\eta} \sum_{i=1}^n (d_i^4) f(l, \varepsilon, \zeta) \quad (2.1)$$

($f(l, \varepsilon, \zeta)$ 指导水率的修正因子，其中 l 指枝条中导管分子的平均长度， ε 指导管分子的绝对粗糙程度， ζ 指导管分子穿孔板的阻力系数)。理论上，修正因子与 l 成正相关，而与 ε 和 ζ 成负相关，因此修正因子函数可表示为：

$$f(l, \varepsilon, \zeta) = \frac{(l+a)^x}{k_1(\varepsilon+b)^y + k_2(\zeta+c)^z} \quad (2.2)$$

(其中， $a, b, c, x, y, z, k_1, k_2$ 为对应的修正系数)。

2.1.2 导水率随负压的变化

对枝条进行实验，使用不同的负压进行处理，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。

对整株植物在不同高度，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。

2.1.3 分枝的模型

取分枝较直的分枝进行实验，测量其各部分阻力（导水率）。对枝条分枝处进行解剖，观察其导管在分枝中的分配，进行导管阻力与流量分配的分析。

植物的分枝是有一定的规律的，分枝处的角度与粗细与水分需求和分枝的光合能力有关系的。对其构建模型如下：

$$S_0 = f(\theta_1, m_1, P_1)S_1 + f(\theta_2, m_2, P_2)S_2 \quad (2.3)$$

（其中， $f(\theta, m, P)$ 指S的修正函数， S_0, S_1, S_2 指主枝和两个分枝木质部面积， θ 指主枝和分枝的夹角， m 指分枝所承载的叶片总质量， P 指叶片总的光合能力）。

2.1.4 树木的液流与压力分配的监测

选取主干、分枝较直的植株进行实时压力监测，在整个植株上插上探针观察其压力的昼夜变化，与分枝流量分配作比较分析，并观测压力在雨季旱季分配的变化。

不同高度的叶片需要不同的蒸腾拉力就可满足自身水分需求，而蒸腾拉力主要损失在叶柄和细的枝条阻力上，而对枝干与叶柄阻力（叶柄阻力参照枝条阻力进行测量）进行积分即可得到不同叶片高度的枝条总的阻力。

$$R = \sum_i^n (k_i \int_{l_{i-1}}^{l_i} r(S(l)) dl) \quad (2.4)$$

（其中， k_i 指每一段枝条的分配系数， $r(S(l))$ 指枝条相应位置的阻力系数（ $r = 1/k_h$ ））。对比同种高度不同光照下以及同种光照不同高度下的阻力之间的差距。

2.2 预期成果

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。

2.3 拟采用的研究方法与技术路线

2.3.1 拟采用的研究方法

导水率测定方法

枝条阻力的测量方法是通过测量导水率来进行的。测量导水率的方法只有为数不多的几种，而各有优缺点。最简单的方法是使用移液管测量一定时间内流过枝条的液体的流量，该方法操作简单，而且所用设备简单易得；不过所得的数据会存在较大误差，误差主要来源有：计时上的误差、测量液面高度的误差、读取移液管数据的误差以及温度上的误差。后来就有了使用传感器采集数据来进行导水率测量，这种方法稍微复杂，因为实验中使用了传感器和数据采集器，传感器是温度、电源依赖的，因此外界温度以及空气流动都会造成数据的不稳定，使得矫正的参数不准确，因此在实验进行的过程中要保证外界条件稳定；这种方法的优点是：使用不同高度梯度对传感器矫正，在一定程度上避免了高度差读取的误差，且在矫正之后，测量导水率过程变得简单，只要很短时间就能够测量出导水率，而且能利用热敏电阻实时监控外界温度进行调节；然而该方法弊端也有，即没有考虑电压的变化对实验的影响。一般实验使用的是12V电瓶对传感器供电，但是电压会发生变化，因此每次矫正实则不能保证数据在长时间的稳定性，而同时外界温度的变化会导致传感器系数发生变化，因此要隔一段时间对传感器矫正一次。归根到底这些方法实际是一样的，都是要测量出在一定压力下流过枝条液体的速度。

第一种方法简单但数据误差较大，而且如果枝条导水率太低的话，实验花费时间会很长，后者改善了许多，为更多人选择，然而温度和电压的稳定性则会影响到数据的准确性。为了避免这种问题，将后者改良，使用类似于电路中的分压法，使用一个已知阻力的阻力丝与枝条串联，液流速度一样，而两者的分压则与其阻力成正比，因此对阻力丝和枝条两端和中间进行压力测量即可得知枝条的阻力，过程中使用同一个传感器，用开关切换要测量的位置。这样就可以避免温度与电压在较长时间后发生的变化。预先测量温度以及阻力丝的阻力，将其换算至298K标准状态下的阻力，就可以得到同一个标准下的枝条的阻力，下将这种方法称为三点法。

导水率测定的最佳环境选择

张力-内聚力学说认为叶片的蒸腾拉力会产生负压进行水分运输，如果假说正确，那么树枝在正常条件下将是处于负压状态，而一般导水率实验是在正压情况下进行，而树木存在一定的压力承受能力，在正压情况下进行枝条导水率测量会与实际情况下产生一定的偏差，这种偏差的大小未知且未被考虑进实际导水率的修正之中。因此要选择一个最近似于枝条导水率的环境才能真实反应植物的导水能力。因此要对枝条进行不同压力下导水率测定，然后作多条标准曲线，作为植物压力监测时的校正曲线以得到真实的准确的数据。

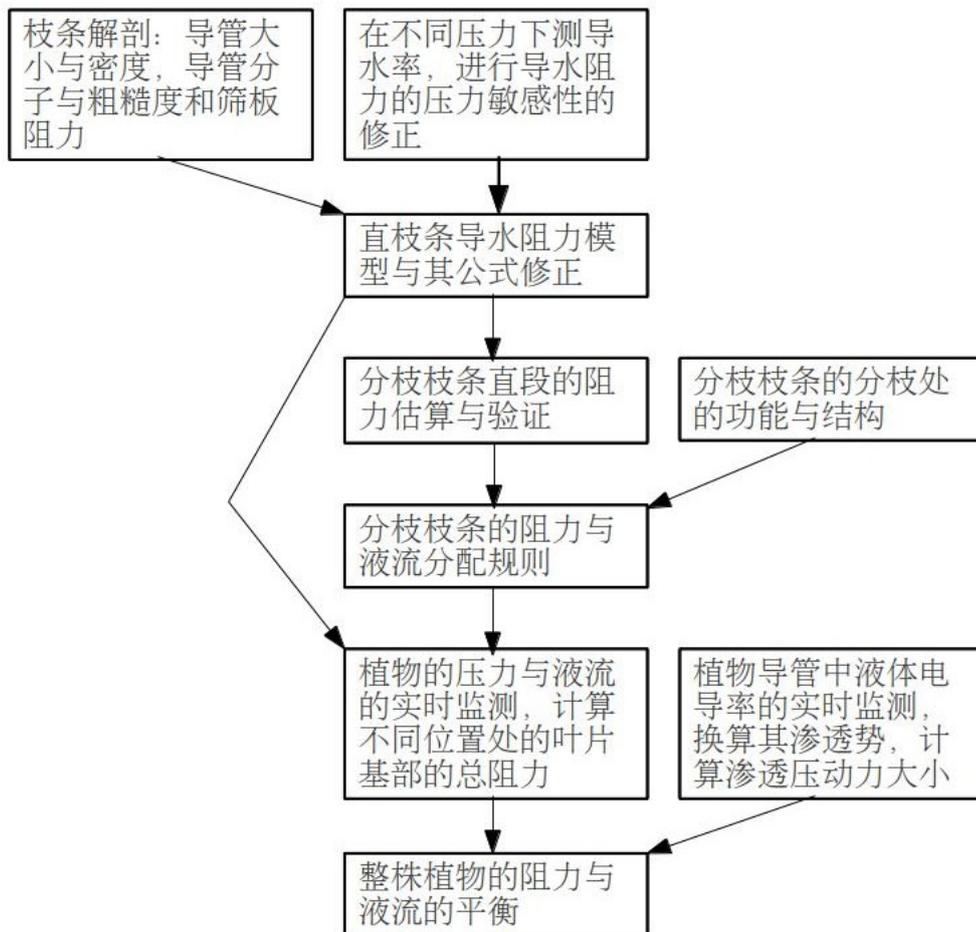
导水率的修正

利用三点法测量标准状况无大的负压情况下的枝条最大导水率作为实际最大导水率，与解剖数据结合。找出导水率与导管密度与大小、导管分子的长度与粗糙度和穿孔板局部阻力的关系函数。再对不同种的植物分析，作出导水率的通用函数。

分枝导水率的测量

对简单的二叉分枝进行阻力与液流分配的测量。将其分为4部分：主枝 S_0 、分枝一 S_1 、分枝二 S_2 和分枝处。对其进行多次测量，测量各个方式情况下的阻力，再测量主枝和分枝的阻力，对比得出分枝处的阻力的大小，计算液流分配的比例，得出阻力与液流分配的规律。

2.3.2 技术路线



第三章 课题研究的创新之处

- 解剖植物枝条，统计其解剖学参数，对导水率公式进行准确的修正；
- 对枝条进行负压处理，观察其变化规律，以进行更好的模型构建；
- 进行植物分枝结构与功能的研究，研究分枝处的阻力与具体的液流分配；
- 观测整株树木的液流分配，结合其光合作用与水分供应，阐述树木压力和液流分配的规律。

第四章 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；

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

- Cai, J. and Tyree, M. T. (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *populus tremuloides* michx. *Plant, Cell & Environment*, 33(7):1059–69.
- Cao, K. F., Yang, S. J., Zhang, Y. J., and Brodribb, T. J. (2012). The maximum height of grasses is determined by roots. *Ecology Letters*, 15:666–672.
- Coomes, D. A., Jenkins, K. L., and Cole, L. E. S. (2007). Scaling of tree vascular transport systems along gradients of nutrient supply and altitude. *Biology Letters*, 3(1):87–90.
- 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.
- Fan, Z. X., Cao, K. F., and Becker, P. (2009). Axial and radial variations in xylem anatomy of angiosperm and conifer trees in yunnan, china. *IAWA Journal*, 30(1):1–13.
- Halle, F., Oldeman, R. A. A., and Tomlinson, P. B. (1978). *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag.
- Holbrook, N. M. and Zwieniecki, M. A. (2005). *Vascular transport in plants*. Academic Press.
- 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.
- Lens, F., Sperry, J. S., Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., and Jansen, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus acer. *New Phytologist*, 190(3):709–723.
- 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.
- 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.
- 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.
- Stewart, W. N. and Rothwell, G. W. (1993). *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge Univ Pr.
- Tombesi, S., Johnson, R. S., Day, K. R., and DeJong, T. M. (2010). Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks. *Annals of Botany*, 105(2):327–331.
- 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.
- Zwieniecki, M. A., Huttyra, 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.

Zwieniecki, M. A., Melcher, P. J., Feild, T. S., and Holbrook, N. M. (2004). A potential role for xylem-phloem interactions in the hydraulic architecture of trees: effects of phloem girdling on xylem hydraulic conductance. *Tree Physiology*, 24(8):911–917.

王小菁, 李娘辉(2008). 植物生理学. 高等教育出版社.

范泽鑫, 曹坤芬, and 邹寿青(2006). 云南哀牢山6种常绿阔叶树木质部解剖特征的轴向和径向变化. *植物生态学报*, 29(6):968–975.