

# 中国科学技术大学

# 硕士学位论文



## 离心机法测枝条脆弱性曲 线的理论与模型

作者姓名： 王玉杰

学科专业： 遗传学

导师姓名： 曹坤芳 研究员

完成时间： 二〇一三年十月



University of Science and Technology of China  
A dissertation for master degree



Theory and Model of Centrifuge  
Method in Vulnerability Curve

Author : Yujie Wang  
Speciality : Life Science Department  
Supervisor : Prof. Kunfang Cao  
Finished Time : Oct, 2013



## 中国科学技术大学学位论文原创性声明

本人声明所呈交的学位论文, 是本人在导师指导下进行研究工作所取得的成果。除已特别加以标注和致谢的地方外, 论文中不包含任何他人已经发表或撰写过的研究成果。与我一同工作的同志对本研究所做的贡献均已在论文中作了明确的说明。

作者签名: \_\_\_\_\_ 签字日期: \_\_\_\_\_

## 中国科学技术大学学位论文授权使用声明

作为申请学位的条件之一, 学位论文著作权拥有者授权中国科学技术大学拥有学位论文的部分使用权, 即: 学校有权按有关规定向国家有关部门或机构送交论文的复印件和电子版, 允许论文被查阅和借阅, 可以将学位论文编入《中国学位论文全文数据库》等有关数据库进行检索, 可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。本人提交的电子文档的内容和纸质论文的内容相一致。

保密的学位论文在解密后也遵守此规定。

公开 保密 \_\_\_\_\_ 年

作者签名: \_\_\_\_\_ 导师签名: \_\_\_\_\_

签字日期: \_\_\_\_\_ 签字日期: \_\_\_\_\_



## 摘 要

导水率的研究是植物水分研究的重要基石，枝条导水率在研究枝条对叶片水分供给能力以及对干旱等环境胁迫的抵抗起着重要的作用。枝条导水率的研究现在分为两大部分，一部分是研究枝条木质部比导水率和叶面积比导水率，一部分是研究枝条的脆弱性曲线。所谓脆弱性曲线即将导水率或者导水率损失百分比 (PLC) 和枝条所受到的压强做图，便能得到枝条对不同的负压的耐受能力，所得结果即脆弱性曲线。脆弱性曲线反映了枝条对于负压的抵抗能力，一般使用  $P_{50}$  (导水率损失 50% 的压强) 作为脆弱性曲线的重要参数。

脆弱性曲线的测定分为两个部分，第一是对枝条进行处理诱导其气穴化 (栓塞)，第二是测量气穴化的程度。如今研究人员倾向使用测定导水率的方法来测定枝条的脆弱性曲线，因为导水率直接说明了枝条仍具备的导水能力。在诱导枝条发生气穴化的时候，常用的方法包括自然干燥法、注气法和离心机法，而常用的测量方法包括移液管法、压强传感器法、天平法和离心机法。研究认为几种测脆弱性曲线的方法结果大都是互相吻合的，但在一些环孔材植物中则存在很大差异，尤其在离心机法和自然干燥法之间。这种结果存在很大争议，因为这几种方法所使用的压强不同，为了验证压强对于脆弱性曲线测定的影响，我们进行模型的创建来分析模拟离心机法的数据。

本文主要讲述离心机法测定导水率的理论和新的模型，通过理论上的分析计算来推导解释离心机法所得到的结果。在通过模型的建立来分析离心机法所获得的数据，分析负压对于枝条导水率的影响。

为了验证负压确实对导水率存在影响，而以往的导水率测定方法均是使用正压，因此我们设计了一个新的使用真空泵的方法来在相对负压下测定枝条导水率。结果发现已经发生气穴化的枝条对于负压很敏感，在低达数十 KPa 下就有很明显的降低，并且和时间测量的压强有关；当我们再将压强回到常压，发现导水率并不能完全回复，而是发生了永久性的气穴化。在对离心机法中的枝条进行模型创建的时候，我们对不同的参数进行修改，观察导水率损失百分

比和枝条所受压强的关系。发现导管长度、导管内平均气体压强、PLC 的分布、导管内气液表面张力对结果有着不同的影响。

我们使用模型对结果从理论层面进行了数据拟合，然后又对不同的参数的变化进行了预测和分析。我们仍需对模型进行进一步的研究，以进一步探讨离心机法中枝条到底有着怎么样的规律和研究哪种导水率的测定方法最准确。

**关键词：** 导水率，脆弱性曲线，离心机法，气穴化，导水率损失百分比 (PLC)，气泡，负压

## ABSTRACT

Hydraulic conductance ( $k_h$ ) has been the fundamental basis of the research of water relations in plants. Researches on hydraulic conductance are very important in the study of suppliant of water to the leaves and the tolerance of drought and other environment stresses. The study in hydraulic conductance of stems mainly involves two aspects: the stem or leaf area specified conductivity and cavitation vulnerability curve. Vulnerability curve is made by plotting the stem hydraulic conductance with the tension used on stem, thus revealing the resistance to embolism of the stem. Vulnerability curve shows the resistance to negative pressure, usually the pressure at 50% loss of hydraulic conductance ( $P_{50}$ ) is used as the parameter to compare tolerance to cavitation.

Vulnerability curves are done with two steps: induce embolism and measure hydraulic conductance ( $k_h$ ). Bench dehydration, air injection with positive pressure and centrifuge method with negative pressure are the normal methods for inducing embolism, and pressure transducers, balances, tubes and cavitron are normally used for measuring  $k_h$ . Some researches showed that the differences between these methods are very little in most species except for the ring-porous species. Arguments about these methods have been debated. The differences between the methods lie on the pressure used for measuring  $k_h$ . To understand whether pressure have any affection on the  $k_h$  value, we create a model to simulate the situation of stems in centrifuge method and compare it with other methods.

This thesis mainly study in the theory and model in cavitron, trying to explain the results and predictions with the model. To prove if negative pressure has an effect on  $k_h$ , we designed an method to measure  $k_h$  under relative negative pressure with a pump. The results showed that embolised stems were sensitive to negative pressure since  $k_h$  dropped very fast under mild negative pressure; when

## ABSTRACT

---

the stems were returned to atmospheric pressure,  $k_h$  could not recover as its initial value, indicating that some permanent embolism formed in stem. We also found that  $k_h$  was measuring time and pressure dependent.

In the modeling of cavitron stem, we change different parameters: bubble pressure, surface tension, PLC distribution and vessel length, and we found that each parameter had different effect on the modeling results. We made some results fitting and some predictions based on the model. Moreover we need to conduct more research before we can make sure what is happening in stem segments in the cavitron and what makes the best model.

Keywords: hydraulic conductance, vulnerability curve, centrifuge method, cavitation ( embolism ), PLC ( percentage loss of conductance ), air bubble, negative pressure

目 录

|                    |          |
|--------------------|----------|
| 摘 要                | I        |
| ABSTRACT           | III      |
| 目 录                | V        |
| 表 格                | XI       |
| 插 图                | XV       |
| 主要符号对照表            | XVII     |
| <br>               |          |
| <b>第一部分 研究背景</b>   | <b>1</b> |
| <b>第 1 章 枝条导水率</b> | <b>3</b> |
| 1.1 导水率            | 3        |
| 1.1.1 导水率定义        | 3        |
| 1.1.2 导水率的应用       | 4        |
| 1.2 导水率测定方法        | 4        |
| 1.2.1 自动获取数据的实现    | 6        |
| 1.2.2 实验注意事项       | 6        |
| 1.2.3 移液管的使用       | 7        |
| 1.2.4 天平的使用        | 7        |
| 1.2.5 压强传感器的使用     | 8        |
| 1.2.6 热电偶的使用       | 8        |

|                             |           |
|-----------------------------|-----------|
| 1.3 枝条木质部结构与导水率 .....       | 9         |
| 1.3.1 枝条与导管 .....           | 9         |
| 1.3.2 分枝的研究 .....           | 9         |
| 1.3.3 树木的高度与树形 .....        | 11        |
| 1.4 导水率理论模型 .....           | 12        |
| 1.4.1 理论最大导水率的推算 .....      | 13        |
| <b>第 2 章 脆弱性曲线</b> .....    | <b>17</b> |
| 2.1 简介 .....                | 17        |
| 2.2 自然干燥法 .....             | 17        |
| 2.3 注气法 .....               | 18        |
| 2.4 离心机法 .....              | 19        |
| <b>第 3 章 离心机法</b> .....     | <b>21</b> |
| 3.1 离心机法诱导气穴化的原理 .....      | 21        |
| 3.2 离心机法测导水率的原理 .....       | 21        |
| 3.3 注意事项 .....              | 24        |
| <br>                        |           |
| <b>第二部分 理论与模型</b> .....     | <b>25</b> |
| <b>第 4 章 枝条导水率的模型</b> ..... | <b>27</b> |
| 4.1 导管的理想模型 .....           | 27        |
| 4.1.1 导管的大小和分布 .....        | 27        |
| 4.1.2 最大导管长度 .....          | 28        |
| 4.2 样品分枝和叶片 .....           | 29        |
| 4.2.1 外径的不统一 .....          | 29        |
| 4.2.2 气穴化程度的误差 .....        | 29        |
| 4.2.3 导水率方法的选用 .....        | 29        |

|                                |           |
|--------------------------------|-----------|
| 4.3 栓塞的修复 .....                | 30        |
| 4.3.1 栓塞修复的条件和速度 .....         | 30        |
| 4.3.2 栓塞修复的避免 .....            | 30        |
| <b>第 5 章 离心机内枝条气穴化模型 .....</b> | <b>31</b> |
| 5.1 单个导管 PLC 模型 .....          | 31        |
| 5.1.1 正常的导管的 PLC .....         | 31        |
| 5.1.2 损伤的导管的 PLC .....         | 31        |
| 5.2 非导管导水通路 .....              | 31        |
| 5.3 枝条的导管模型 .....              | 32        |
| 5.3.1 导管长度较小的物种 .....          | 32        |
| 5.3.2 导管长度较大的物种 .....          | 32        |
| 5.4 枝条内的压强分布 .....             | 33        |
| 5.4.1 理想条件下压强的分配 .....         | 33        |
| 5.4.2 有效真空压强的分布 .....          | 33        |
| 5.5 导管内气泡的压强 .....             | 34        |
| 5.5.1 平均气泡压强 .....             | 34        |
| 5.5.2 气泡的收缩 .....              | 35        |
| 5.5.3 导水率随压强的变化 .....          | 36        |
| <b>第 6 章 模型拟合和实验验证 .....</b>   | <b>39</b> |
| 6.1 研究目的 .....                 | 39        |
| 6.2 实验材料 .....                 | 39        |
| 6.3 负压下的导水率测定 .....            | 39        |
| 6.3.1 实验装置 .....               | 39        |
| 6.3.2 实验内容 .....               | 41        |
| 6.4 枝条负压敏感性的研究 .....           | 42        |
| 6.4.1 实验装置 .....               | 42        |
| 6.4.2 研究内容 .....               | 42        |

|                              |           |
|------------------------------|-----------|
| 6.5 模型的拟合和预测 .....           | 42        |
| 6.5.1 研究内容 .....             | 42        |
| 6.5.2 程序编写 .....             | 43        |
| <b>第三部分 结果与分析</b> .....      | <b>45</b> |
| <b>第 7 章 导水率与负压</b> .....    | <b>47</b> |
| 7.1 导水率在负压下的下降 .....         | 47        |
| 7.1.1 方法的准确性 .....           | 47        |
| 7.1.2 导水率随负压的瞬时的变化 .....     | 47        |
| 7.1.3 导水率负压下的时间依赖性 .....     | 49        |
| 7.1.4 导水率的临时与永久性的变化 .....    | 50        |
| 7.1.5 导水率变化与枝条 PLC 的关系 ..... | 52        |
| 7.2 离心机法的比较 .....            | 52        |
| 7.2.1 不同导水率测定方法的区别 .....     | 52        |
| 7.2.2 离心机下不同压强导水率测定的差异 ..... | 56        |
| 7.2.3 离心机方法模型拟合 .....        | 56        |
| <b>第 8 章 离心机的模型预测</b> .....  | <b>61</b> |
| 8.1 导管长度对模型的影响 .....         | 61        |
| 8.2 平均气泡压强对模型的影响 .....       | 62        |
| 8.3 表面张力对模型的影响 .....         | 62        |
| 8.4 PLC 分布对模型的影响 .....       | 63        |
| 8.4.1 PLC 的均匀分布 .....        | 63        |
| 8.4.2 PLC 的二次方分布 .....       | 64        |
| 8.5 模型的总结 .....              | 65        |

|                      |    |
|----------------------|----|
| 第 9 章 总结 .....       | 73 |
| 9.1 导水率在负压下的下降 ..... | 73 |
| 9.1.1 结果 .....       | 73 |
| 9.1.2 分析 .....       | 73 |
| 9.2 枝条气穴化模型 .....    | 74 |
| 9.2.1 结果 .....       | 74 |
| 9.2.2 分析 .....       | 74 |
| 参考文献 .....           | 77 |
| 致 谢 .....            | 83 |



表格

|     |  |    |
|-----|--|----|
| 1.1 | 纯水在不同温度下的粘滞系数表。 . . . . .  | 6  |
| 7.1 | 对于一个在离心机中完全气穴化的导管，当我们降低压强时其气泡体积会如何变化。我们假设了几个不同的 BP，使用模型来模拟气泡体积的变化趋势。其中 ST=8.15KPa。 . . . . .   | 48 |
| 7.2 | 三种不同方法测得的 PLC 的比较。trad 指 PLC-traditional, cavi 指 PLC-cavitron, -50KPa 指 PLC-50KPa。a-b 表示 a 为横轴而 b 为纵轴的比较。*** 表示差异显著，置信度大于 0.99，-表示差异不显著。 . . . . . | 56 |
| 7.3 | 对离心机数据进行模型拟合，所得的最佳 BP 和 PLC。 . . . . .   | 58 |
| 8.1 | 枝条在高转速下的 PLC=50%，BP=50KPa，ST=8.15KPa 时的枝条气穴化程度的预测。所有导水率是指在 25 度下的数值，表中数据是经过模型预测的 PLC 值。 . . . . .  | 67 |
| 8.2 | 当枝条中心 PLC、ST、导管长度不变时，枝条的总体 PLC 和 Tension 的关系随着 BP 的变化而变化。 . . . . .  | 68 |
| 8.3 | 当 BP=50KPa、枝条 bcd 段 PLC=50%、枝条导管长度为 3cm 时，PLC 对 Tension 的响应随着 ST 变化而变化的趋势。 . . . . .   | 69 |
| 8.4 | 不同枝条 bcd 段 PLC 时，PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。 . . . . .   | 70 |
| 8.5 | 不同的 $PLC_{center}$ 和 a 的组合，其 PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。 . . . . .   | 71 |



## 插图

|     |  |    |
|-----|--|----|
| 1.1 | 枝条木质部解剖结构与导管分子类型 . . . . .   | 14 |
| 1.2 | 导管分子穿孔板 . . . . .  | 15 |
| 1.3 | 植物脉管模型 . . . . .   | 16 |
| 3.1 | 离心机法的示意图。 . . . .  | 22 |
| 3.2 | 离心机内枝条的压强分布图。上图为离心机内不同位置的压强分布，下图为平均有效压强和枝条中心最大压强的关系。 . . . .   | 23 |
| 5.1 | s 和 Tension 的关系。s 为枝条内水压强和气泡压强达到平衡的位置，Tension 为枝条中央部分最大的张力。 . . . .  | 35 |
| 5.2 | 枝条模型示意图。 . . . .   | 36 |
| 6.1 | 实验装置图。实验中通过旋转三通阀来调节 P0 传感器所监测的压强，分别测出压强差为 0 时候的初始信号 $S_0$ ，枝条两端的压强差信号 $S_1$ ，阻力管两端的压强差信号 $S_2$ ，然后通过公式 1.7 来计算枝条导水率。 . . . .   | 40 |
| 6.2 | 三点法测导水率。 . . . .   | 41 |
| 7.1 | 负压下阻力管分别和枝条与阻力管相连，其阻力比随着压强的降低的趋势。图中方形点指的是阻力管和阻力管相连，圆形点指的是阻力管和枝条相连，枝条在实验前使用 2bar 的压强进行了冲洗。横坐标是真空泵的负压，相对于标准大气压的的相对值；纵坐标是导水率和初始导水率之间的比值，因此起始点为 1.00。进行了负压诱导之后，我们再次回到初始的大气压，我们发现枝条的导水率并不能完全恢复。 . . . . | 48 |

- 7.2 导水率在负压下的时间依赖性。所选用枝条为一个 50% 气穴化的枝条，实验压强处于 -30KPa。由图中可以看出导水率一直在缓慢地下降，这说明了导水率在负压下同样是个时间依赖性的过程。这从侧面反应了，枝条导管内的气泡正在扩大，验证了我们的假设。 . . . . . 49
- 7.3 阶段性的测量导水率并回到正常大气压下进行导水率的测定，不同压强下的导水率的变化以及回到 1atm 时的最终导水率的变化。上图展示的是一个完全冲洗的枝条的导水率和常压导水率比率的变化，下图展示的是达到  $P_{50}$  的枝条的导水率和常压导水率和诱导压强的关系。如图，在  $k_e$  和  $k_i$  之间的差异是永久性的导水率变化， $k_n$  和  $k_e$  之间的差异是永久性的导水率变化。 . . . . . 51
- 7.4 不同气穴化程度的枝条的导水率随着压强变化的趋势。上图为导水率和压强变化的规律，下图为导水率比随着压强变化的规律。数据来自同一个枝条的不同气穴化程度，再进行了测定之后再次放回离心机下诱导。 . . . . . 53
- 7.5 枝条 PLC 和其负压敏感性  $S_k$  的关系。其中上图传统 PLC 实在常压下擦诶那个的导水率进而换算 PLC，下图为在离心机下测定导水率而求得的 PLC。两图中的数据采集自 6 根不同的枝条，枝条均在离心机下诱导出不同的 PLC，然后在真空泵法的装置中进行测定导水率和计算  $S_k$ 。我们发现  $S_k$  和 PLC 有着很好的线性关系，这和枝条内的气泡体积有关，当枝条 PLC 程度增大时，枝条内导管的气泡压强和所占有的有效导水比例增加，因此  $S_k$  便会随之增大。 . . . . . 54
- 7.6 常压下测定的 PLC、离心机下测定的 PLC 和 -50KPa 下计算出的 PLC 之间的比较。常压下的 PLC 在图中为 PLC-traditional，离心机下的 PLC 为 PLC-cavitron，-50KPa 下计算出的 PLC 为 PLC-50KPa。三种 PLC 的  $k_{max}$  选取的分别是使用各种方法的在枝条完全冲洗的时候所测得的值。 . . . . . 55

---

|     |   |    |
|-----|---|----|
| 7.7 | 离心机下降低转速之后的枝条导水率随着 Tension 的变化。上图是对枝条中央部分的 Tension 和导水率作图，下图是对平均有效压强和导水率做图，平均有效压强是枝条 b、c 和 d 段内的有效压强的平均，有效压强指高于绝对 0KPa 的压强。 . . . . . | 57 |
| 7.8 | 离心机数据的模型拟合。黑点为模型拟合数据，红点为离心机内导水率的数据。 . . . . .   | 59 |
| 8.1 | 导管长度对离心机模型曲线的影响。 . . . . .  | 62 |
| 8.2 | PLC 与 Tension 的变化趋势和 BP 的关系。图中 ST=8.15KPa，导管平均长度为 3cm，枝条 bcd 段在高转速下的 PLC 程度为 50%。 . . . . .   | 63 |
| 8.3 | 枝条 bcd 部分 PLC=50%、BP=50KPa、导管长度为 3cm 时，ST 的变化与 PLC-Tension 曲线的关系。 . . . . .   | 64 |
| 8.4 | 不同枝条 bcd 段 PLC 时，PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。 . . . . .  | 65 |
| 8.5 | 不同的 $PLC_{center}$ 和 a 的组合，其 PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。 . . . . .  | 66 |



## 主要符号对照表

|            |                             |
|------------|-----------------------------|
| $k_h$      | 导水率 (Hydraulic conductance) |
| $k_s$      | 边材比导率                       |
| $k_l$      | 叶比导率                        |
| $k_{leaf}$ | 叶片导水率                       |
| PLC        | 导水率损失百分比                    |
| BP         | 气泡平均压力                      |
| ST         | 表面张力                        |
| F          | 流速                          |
| $\Delta P$ | 枝条两端压强差                     |
| $\eta$     | 液体的粘滞系数                     |
| Re         | 雷诺数                         |



---

# 第一部分 研究背景



## 第 1 章 枝条导水率

### 1.1 导水率

#### 1.1.1 导水率定义

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  $k_l$ 、胡泊尔值  $HV$ 、水容能力  $Q$  和枝条脆弱性  $P_{50}$  等。<sup>1,2</sup> 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。木质部导水率在支持植物生长和光合作用上起着重要的作用，并影响着植物对诸如冰冻和干旱等环境因素的响应能力。<sup>3</sup> 因此，枝条的导水率可以作为衡量物种对于水分供给的适应的标准，用于评估环境变化对于物种的各种影响。<sup>4,5</sup> 导水率的研究为植物水力特征的研究奠定了理论基础。<sup>6</sup>

枝条导水率 ( Stem Hydraulic Conductance,  $k_h$  ) 是单位压强降 (压强差) 下流经枝条的液体的流量 (单位:  $Kg \cdot m \cdot s^{-1} \cdot KPa^{-1}$  ), 如公式1.1。

$$k_h = \frac{F}{\Delta P/L} \quad (1.1)$$

其中,  $\Delta P$  为枝条两端的压强降,  $L$  为枝条的长度,  $F$  为通过枝条液体的流速。

枝条导水率作为单个枝条的导水特性, 并不能作为参数去衡量种内或者种间的枝条导水能力, 因此要衡量种间或者种内的木质部导水能力需要对其进行标准化。导水率的标准化有两种: 边材比导率 ( $k_s$ , xylem specific conductivity ) 和叶比导率 ( $k_l$ , leaf specific conductivity )。边材比导率是导水率和边材面积的比值, 作为衡量木质部导水率的参数; 叶比导率是导水率和该枝条所承载叶片的总面积的比值, 作为木质部对叶片供水能力的重要参数; 计算方法如下:

$$k_s = \frac{k_h}{A_{stem}} \quad (1.2)$$

$$k_l = \frac{k_h}{A_{leaf}} \quad (1.3)$$

其中,  $A_{stem}$  和  $A_{leaf}$  分别指枝条木质部面积和枝条承载叶片的总面积。(注意  $k_l$  和  $k_{leaf}$  含义是不同的, 前者是枝条叶片比导率, 后者是叶片导水率。)

### 1.1.2 导水率的应用

导水率作为衡量枝条导水和供水能力的基础, 其应用很广泛, 包括种内和种间的比较, 以及枝条的脆弱性曲线的绘制等。导水率为枝条水分生理功能研究提供了基础, 是植物水分研究的重要基石。

导水率的研究分为两大部分, 第一是研究木质部的导水率, 包括研究  $k_s$  和  $k_l$ , 用以衡量植物对水分运输的有效性和对叶片的水分供应能力; 第二是研究枝条对于干旱或者冰冻诱导的气穴化的脆弱性, 当枝条发生气穴化或者栓塞的时候, 枝条导水率会下降, 通过计算下降的比例可以得出 PLC (Percentage Loss of Conductivity)。通过对 PLC 和枝条内 Tension 的绘图可得脆弱性曲线, 脆弱性曲线反应了枝条对负压的抵抗或者耐受能力, 而枝条的脆弱性和导管的大小和密度有关。

## 1.2 导水率测定方法

导水率测量一般是在枝条两端施加正压或者负压, 通过测量一定时间内流过枝条的水的质量, 再除以压强梯度得到导水率, 方法包括蒸腾法 (EF) 和高压液流法 (HPFM), 两者测定的结果之间差别不大, 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<sup>7-10</sup>。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处于最大导水率状态<sup>11</sup>。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<sup>12</sup>。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, 通过末端的压强  $P_1$ 、 $P_2$  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<sup>13,14</sup>。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强变化，而未考虑另外一端的压强，对植株整体来说，压强是会变化的，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。

枝条导水率测定原理即在枝条两端施加压强差，测定流经枝条的流速，即可通过公式1.1计算导水率，若要测定  $k_s$  或  $k_l$  只需测量边材面积与叶片总面积即可通过公式1.2和1.3计算。因此，导水率的测定主要分为两个方面：(1) 测量流经枝条的流速，(2) 测量枝条两端的压强差。测定流速比较常用的方法有：(1) 天平，(2) 移液管，(3) 阻力管，(4) 热电偶，(5) 离心机。测定压强差的方法主要有：(1) 压强传感器，(2) 液面差，(3) 离心机。如此通过组合至少有 9 种 (离心机方法不能与其他通用) 方法可以测定导水率。而枝条两端压强差的实现也有多种方式：(1) 重力法，使用不同高度的液面差，(2) 泵，包括正压和负压泵，(3) 离心力。如此可见，导水率测定方法是非常多样的，而常用的方法分类是通过压强产生方法和流速测定方法进行分类，比较常见的方法是 LPFM (Low Pressure Flow Meter)，HPFM (High Pressure Flow Meter)，离心机法，移液管法，热电偶法等。

实验室比较常见的是 LPFM，HPFM，阻力管法和热电偶法 (一种称为 XYL'EM 的仪器，实际使用的是高精度热电偶) 和离心机法 (后文中会详细介绍)。LPFM 一般通过天平和液面差实现，HPFM 一般通过压强传感器和阻力管实现，热电偶法一般通过热电偶和压强传感器实现，离心机法通过离心机实现。移液管法比较简单，通过液面差和移液管收集流经枝条的液体来实现，比较简单，适用于野外实验，但所得结果误差比较大。

导水率测定中不可忽略的是数据的收集，早期人们手动收集记录数据，手动收集数据误差较大；后来在计算机普及之后便有了程序自动采集计算数据，这样的结果比较精确，减少了人为误差。自动程序的实现一般是实验人员根据自己需求编程，常用的编程语言包括 B, Delphi, C, C++, Python 和 LabVIEW

等。

### 1.2.1 自动获取数据的实现

自动获取数据需要使用数据采集器，比较常见的数据采集器有两种：USB 接口和 Serial 接口 (串口)，前者受到干扰信号较大，后者受到信号干扰比较小。Serial 接口一般指 RS-232 或者 RS-485，该类数据采集器容易和电脑进行交互，能够通过 C、Python 等轻松实现串口操作 (Unix/Linux 下)；USB 设备在进行人机交互时，需要驱动，一般需要专门的软件 (如 LabVIEW 和 NI 公司的 USB 数据采集器)。在 Unix/Linux 下，通过 C 语言 fopen() 函数即可对串口进行操作，而用 Python 时则使用 pyserial 包实现；在 Windows 下除了可以使用 C、Delphi 和 Python 之外，还可额外使用 LabVIEW 进行编程实现。

### 1.2.2 实验注意事项

影响导水率测定的外界因素很多，比较重要的因素包括温度、气体流动。温度会影响液体的粘滞系数、水的蒸发速度，气体流动也会影响到水的蒸发，从而影响测定结果，如表 1.1 即水的粘滞系数和温度的关系。温度每升高一度，水的粘滞系数大约降低 2% 到 3%，导水率则会对应升高 2% 到 3%。

表 1.1 纯水在不同温度下的粘滞系数表。

| 温度<br>°C | $\eta$<br>$10^{-3}Pa \cdot s$ | 温度<br>°C | $\eta$<br>$10^{-3}Pa \cdot s$ | 温度<br>°C | $\eta$<br>$10^{-3}Pa \cdot s$ |
|----------|-------------------------------|----------|-------------------------------|----------|-------------------------------|
| 1        | 1.7313                        | 14       | 1.1709                        | 27       | 0.8545                        |
| 2        | 1.6728                        | 15       | 1.1404                        | 28       | 0.8360                        |
| 3        | 1.6291                        | 16       | 1.1111                        | 29       | 0.8180                        |
| 4        | 1.5674                        | 17       | 1.0828                        | 30       | 0.8007                        |
| 5        | 1.5188                        | 18       | 1.0559                        | 31       | 0.7840                        |
| 6        | 1.4728                        | 19       | 1.0299                        | 32       | 0.7679                        |
| 7        | 1.4284                        | 20       | 1.0050                        | 33       | 0.7523                        |
| 8        | 1.3860                        | 21       | 0.9810                        | 34       | 0.7371                        |
| 9        | 1.3462                        | 22       | 0.9579                        | 35       | 0.7225                        |
| 10       | 1.3077                        | 23       | 0.9358                        | 36       | 0.7085                        |
| 11       | 1.2713                        | 24       | 0.9142                        | 37       | 0.6947                        |
| 12       | 1.2363                        | 25       | 0.8937                        | 38       | 0.6814                        |
| 13       | 1.2028                        | 26       | 0.8737                        | 39       | 0.6685                        |

水的蒸发对结果影响也不能忽略，尤其是在使用天平或者移液管的时候，因为蒸发的速度会很大影响到结果。因此可以在天平内放置湿纸巾或者在天平上的水中加上一层油脂防止蒸发。

离子对导水率有着很大的影响，添加 KCl 可以提高枝条的最大导水率 (最大导水率比纯水中要高 20%)，而添加  $Ca^{2+}$  离子则有稳定纹孔膜的作用而使最大导水率稳定 (比添加 KCl 的溶液低，但会比纯水中略高)。大多实验室使用 10mM 或者 100mM 的 KCl 溶液，一些实验室会额外添加 1mM 的  $CaCl_2$ 。<sup>15</sup> 离子的添加会使水的粘滞系数发生变化，因此在实际导水率的比较中一定要使用同一种溶液。

### 1.2.3 移液管的使用

本节主要介绍使用移液管和液面差水头测定导水率。移液管法是最简单的测定导水率的方法，其所使用的器材即为简单，只需要秒表、移液管和一定高度的溶液即可。通过使用移液管来收集流出的液体，通过秒表计时即可计算出流经枝条的水流速度。而压强的计算则需要计算一定高度水的压头即可，导水率则如公式1.4所示。

移液管法虽然简单实用，但其误差较大，首先人为误差极大，读秒表、读数等误差难以避免；其次，蒸发速度不可控制，无法忽略蒸发的影响。因此，移液管法的应用面是非常窄的，只有针对一些流速适中的枝条可以使用。如果枝条阻力过大，流速则太慢，蒸发和人为读移液管刻度的误差极大；如果枝条阻力过小，流速太快，人为读秒表和移液管的误差极大。

### 1.2.4 天平的使用

本节主要介绍使用天平和液面差水头的 LPFM 的方法，参考 M. Tyree 实验室的装置。水压的大小由上下两个容器的液面差提供，均测出液面距桌面的高度，即可由两者差值  $\Delta h$  而换算成压头  $\Delta P = \rho g \Delta h$ 。而流速的确定则是由天平和电脑完成，通过编程使电脑每隔一段时间  $\Delta t$  收取一次上端或者下端容器的质量，前后两次数据的差值即为流经枝条的溶液的质量  $\Delta m$ ，流速  $F = \Delta m / \Delta t$ 。通过测定枝条长度  $L$ ，即可得：

$$k_h = \frac{\Delta m L}{\Delta t \rho g \Delta h} \quad (1.4)$$

### 1.2.5 压强传感器的使用

本节主要介绍使用压强传感器和阻力管的 HPFM 的方法。压强传感器可以用来监测枝条和阻力管两端的压强，枝条内水流、两端压强差和枝条阻力遵循欧姆定律，当枝条和阻力丝串联，两者分压比等于两者阻力比。而，导水率和枝条阻力成反比因此有：

$$\frac{\Delta P_{stem}}{\Delta P_{pipe}} = \frac{R_{stem}}{R_{pipe}} = \frac{k_{pipe}}{k_{stem}} \quad (1.5)$$

$$k_{stem} = \frac{\Delta P_{pipe}}{\Delta P_{stem}} k_{pipe} \quad (1.6)$$

$$k_h = k_{stem} L \quad (1.7)$$

其中， $\Delta P_{stem}$  指枝条两端的压强差， $\Delta P_{pipe}$  指阻力丝两端的压强差， $R_{stem}$  指枝条的阻力， $R_{pipe}$  指阻力管的阻力， $k_{stem}$  指枝条的导水能力，即单位压强下的流速， $k_{pipe}$  指阻力管的导水能力， $L$  是枝条的长度。这种方法在枝条和阻力管分压相等的时候误差最小，因此为了得到最准确的结果，应根据枝条的阻力来更换不同型号和阻力的阻力管。

### 1.2.6 热电偶的使用

本节主要简单介绍热电偶的使用，如：XYL'EM。在导水率的测定中，热电偶是和压强传感器联用来实现导水率的测量，通过热电偶来测定水流速度，通过压强传感器来测定枝条两端压强差。热电偶的原理即是在一段绝热的细管道两端放上热电偶，监测两个热电偶的温度差，通过热量计算即可得出流经管道的水流速度，再加上枝条两端压强差即可算出导水率。

热电偶在测定树木茎干液流中起着很大的作用，可以用来测定树木茎干部分的液流速度，但是问题在于插入探头的木质部部分会丧失导水功能，因此其

结果有一定的争议。

### 1.3 枝条木质部结构与导水率

从导水率的测量上看，能够影响导水率的因素只有枝条本身，因为导水的部分为导管或者管胞，两者都是死细胞，因此导水过程是个纯粹的物理过程。枝条内部能够影响到这个物理过程的因素包括：(1) 导管长度，(2) 导管形状，(3) 导管在枝条内延伸的角度，(4) 导管是否具备生理功能，(5) 纹孔的大小和密度，(6) 穿孔板的阻力。

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% 导水率的外界压强，D 指枝条导管直径) 说明：导管越大， $P_{50}$  越小，枝条对气穴化的耐受能力越差<sup>16</sup>。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。

#### 1.3.1 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<sup>17</sup>。

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<sup>18,19</sup>。

#### 1.3.2 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<sup>20</sup>。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未知；然而这些对于研究植物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，明白植物在压强与液流分配的规律，完善人们对植物的了解<sup>21</sup>。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：

$$Y = Y_0 M_b^b \quad (1.8)$$

(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 是权重，一般是 1/4 或者 3/4)<sup>22-26</sup>。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<sup>27,28</sup>。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,<sup>29-31</sup> 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<sup>32,33</sup>。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<sup>34</sup>。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。<sup>35-37</sup> 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，以模拟植物导管在枝条内的分布。

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。

### 1.3.3 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<sup>38</sup>。

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。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。<sup>39,40</sup> 而具体水分和光照是通过哪些方面塑造树木的形状研究很多，但仍没有个明确的量化的理论，这其进行量化的研究是很值得研究的。

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，这些变化导致树木不能维持继续生长<sup>41,42</sup>。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<sup>43,44</sup>。

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。<sup>45-47</sup> 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，导水率即是建立在该学说的基础上。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<sup>48</sup>，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。

#### 1.4 导水率理论模型

当取一段极短的枝条 (长度  $l$  趋向无穷小), 我们假定枝条内所有导管都是垂直于横截面生长即与枝条方向一致, 我们可以计算枝条的最大导水率, 如公式 1.9。

$$k_h = \frac{\pi\rho}{128\eta} \sum_{i=1}^n d_i^4 \quad (1.9)$$

其中,  $\rho$  为流经枝条液体的密度,  $\eta$  为液体的粘滞系数,  $d_i$  为横截面内第  $i$  个导管的直径。如此便可计算枝条理论最大导水率, 而实际最大导水率是理论最大导水率的 20% 到 100%, 因为 (1) 导管大多不是圆的而是椭圆的甚至是方形的, 因此导管直径的估计会存在一些误差; (2) 导管在枝条中并非很规则地分布, 而会和枝条方向有一定角度, 这使得估计导管长度时存在一定误差; (3) 有的导管可能已经失去生理功能, 不再具有导水能力; (4) 导管并非一个紧接着一个横向生长, 而是通过纹孔或者穿孔板相连, 这使得导水效率不像一根导管那样高效。以上因素使得理论最大导水率实际应用价值不高。

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些的阻力, 这也解释了为何理论导水率较高; 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必要的。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<sup>49</sup>。

#### 1.4.1 理论最大导水率的推算

理论最大导水率是由哈根-泊肃叶方程推导而来，假设枝条导管是由  $n$  个圆柱形管道组成，第  $i$  个导管的直径为  $d_i$ ，枝条的导水能力即为  $n$  个管道导水能力的总和。我们假设任意一个导管两端压强差均为  $\Delta P$ ，枝条长度  $L$ ，第  $i$  个导管内的水流流量速度  $F_i$ ，水流的速速  $v_i$ ，在流经导管之时，水流会损失  $\Delta P$  的压强差，根据流体的伯努利方程，有：

$$\frac{1}{2}\rho v_i^2 + P_1 = \frac{1}{2}\rho v_i^2 + P_2 + \lambda \frac{L}{d_i} \cdot \frac{\rho v_i^2}{2} \quad (1.10)$$

$$\Delta P = \lambda \frac{L}{d_i} \cdot \frac{\rho v_i^2}{2} \quad (1.11)$$

$$\lambda = \frac{64}{Re} \quad (1.12)$$

$$Re = \frac{\rho v_i d_i}{\eta} \quad (1.13)$$

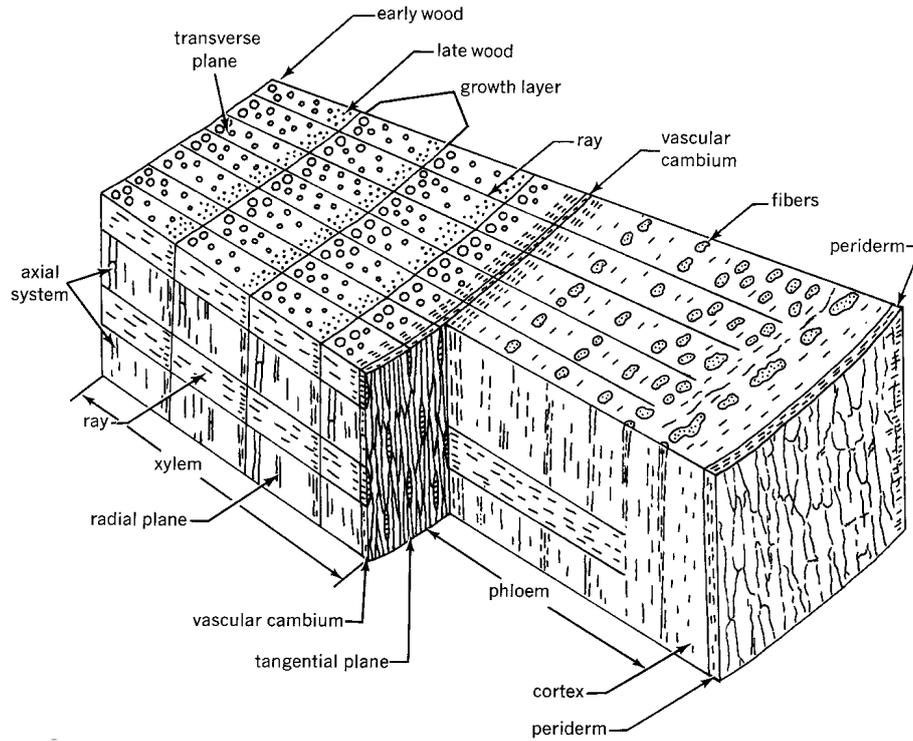
$$v_i = \frac{\Delta P}{32\eta L} d_i^2 \quad (1.14)$$

$$F_i = \rho \pi \frac{d_i^2}{4} v_i \quad (1.15)$$

$$F_i = \frac{\rho \pi}{128\eta} d_i^4 \cdot \frac{\Delta P}{L} \quad (1.16)$$

$$k_h = \frac{\sum F_i}{\Delta P/L} \quad (1.17)$$

$$k_h = \frac{\pi \rho}{128\eta} \sum_{i=1}^n d_i^4 \quad (1.18)$$



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

图 1.1 枝条木质部解剖结构与导管分子类型

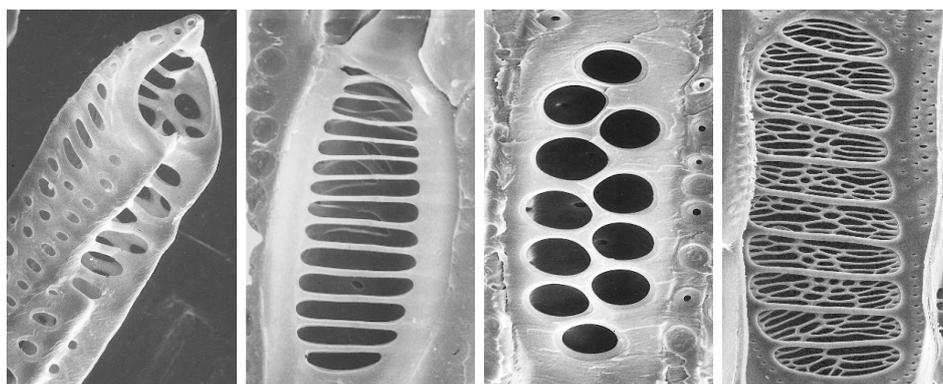


图 1.2 导管分子穿孔板

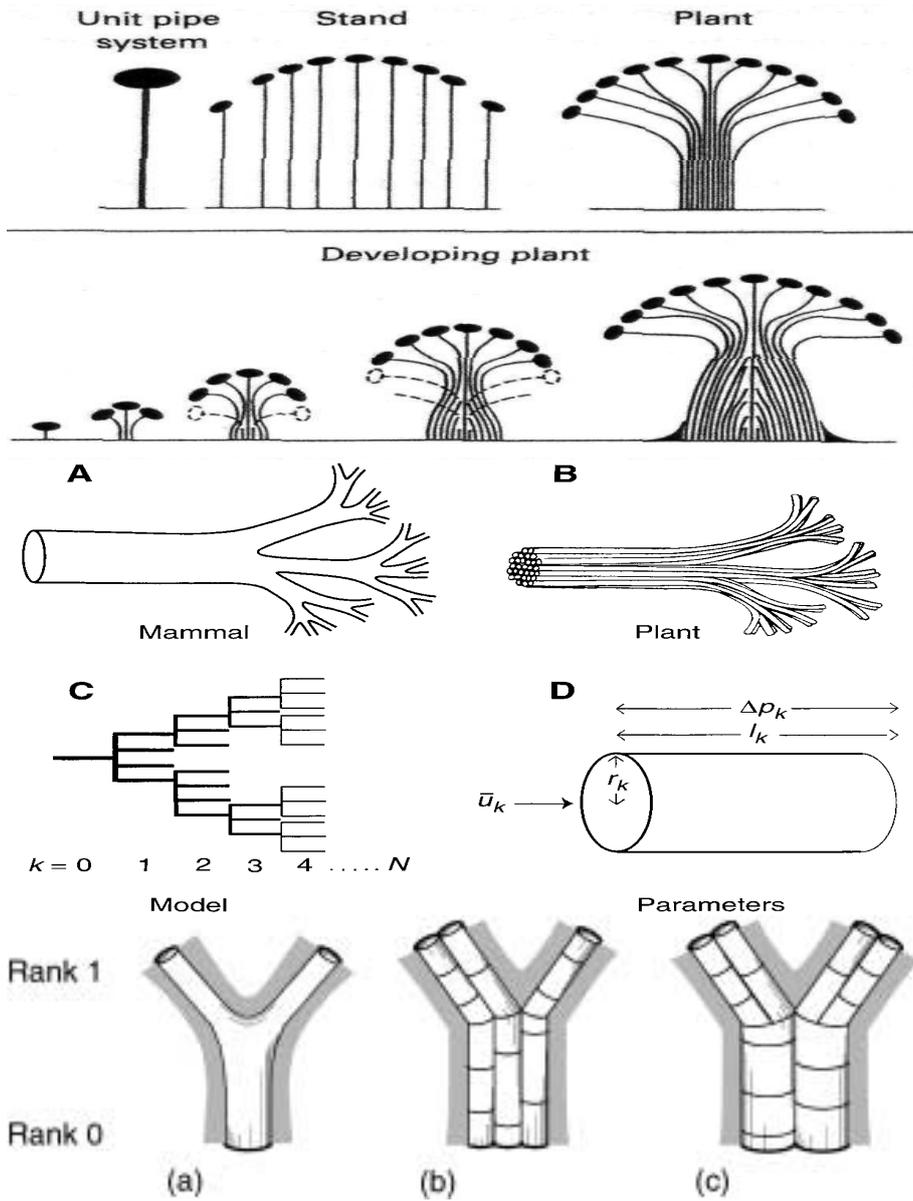


图 1.3 植物脉管模型

## 第 2 章 脆弱性曲线

### 2.1 简介

脆弱性曲线 (Vulnerability Curve) 通过绘制木质部压强和导水率损失百分比 (PLC) 实现, 脆弱性是指枝条承受负压的能力, 反应了枝条对气穴化的抵抗能力。木质部对气穴化的抗性对于植物生理和生态学有着重要的意义。常见的脆弱性曲线包括 S 型曲线 (sigmoidal) 和 R 型曲线 (exponential), 曲线形状和诱导栓塞和测量 PLC 的方法有关。

常见的诱导栓塞的方法包括自然干燥法 (Bench dehydration)、注气法 (Air pressurisation) 和离心机法 (Centrifugation)。常见的 PLC 的测定又包括: 声学侦测法 (Acoustic detection of cavitation), 水分含量观测法 (Observations of xylem water content) 和导水率测定法 (Hydraulic detection of embolism)。不同方法测出来的脆弱性曲线形状不同, 如自然干燥法常得出 S 型曲线; 而其三种方法经常得到 R 型曲线, 尤其在有着大的导管的植物中更普遍, 如环孔材的植物。一些研究认为后三种方法在对环孔材植物得出的 R 型曲线过高估计了植物对气穴化的易受能力, 即低估了植物对气穴化的抵抗能力, 一些研究认为这是由于长导管植物的取样中, 许多导管处于开放状态, 因此导致了脆弱性的高估。

### 2.2 自然干燥法

本节主要介绍自然干燥法诱导气穴化的方法。自然干燥法是目前最直接最原始的诱导枝条发生气穴化的方法。该方法取下一段长 (>1m) 的枝条, 放在实验室进行干燥处理, 经过一段时间的处理之后将枝条放入黑暗处进行水分平衡。平衡一段时间之后认为枝条木质部与其附近的叶片水势相同, 然后通过水势仪来测定叶片水势, 即可估计出所选用茎段的木质部水势。或者使用一整株植物进行实验, 将植株放在一个干燥封闭的容器中, 这种实验较慢, 因为诱导植株发生气穴化往往要至少会用去几周时间。

在对长枝条进行实验的时候，应让其在空气中缓慢失水，过快的失水会导致枝条内部压强分布不均匀，而导致气穴化位置的不均匀。因此强光和快的空气流动应该要避免。研究表明，对整株植物的实验和对长枝条的实验所得的脆弱性曲线相同。因此常使用长枝条进行脆弱性曲线的实验，因为这样更省时间。

对发生气穴化的枝条 PLC 的测定则一般是进行导水率测定，通过第一章介绍的方法进行导水率的测定得到  $k_i$ ，然后使用 2 - 3 个大气压的压强对枝条进行冲洗 20 - 30 分钟，可以认为枝条达到最大导水率，便可测定最大导水率  $k_{max}$ ，因此有：

$$PLC = 100 \cdot \frac{k_{max} - k_i}{k_{max}} \quad (2.1)$$

### 2.3 注气法

Air-Seeding 理论认为，枝条内导管发生气穴化是由于导管内水柱的断裂，当纹孔内外压强超过一定阈值的时候水柱的断裂便会发生。因此降低导管内水柱压强和对增大导管外气体压强都会诱导枝条发生气穴化。

注气法中，现在一般使用一个气室将枝条中间围住，只露出枝条两端在气室外。然后通过水势仪增加气室内的压强，当压强差高于一定阈值时空气便会透过枝条韧皮部和木质部进入导管，导致枝条气穴化。在实验中一般要在枝条表皮划上一些刻痕或者将表皮剥去，这样能保证气体能轻易接触到木质部，以免表皮会对气体产生一定阻碍。<sup>50</sup>

注气法的出现使得在脆弱性曲线的测定过程中，压强部分得以精确地控制，并且在数分钟之内便可稳定，比自然干燥法要快很多。另外注气法可以在单独一根枝条上完成整个脆弱性曲线，而不用像自然干燥法那样取许多样本进行实验，这样保证了数据的精准性，并能在几个小时内完成一条脆弱性曲线。

值得注意的一点是，注气法虽然可以直接处理实验样本，但是却不能在处理的时候进行测量，因为其在处理的过程中会从枝条两端渗出大量气体，影响到导水率的测量。

## 2.4 离心机法

离心力也可以应用在脆弱性曲线的测定中，具体理论和操作我们在下章节中具体讨论。

离心机法主要分为两种，两种方法都是在离心机下诱导枝条发生气穴化，但不同的是测量导水率的方法。第一种方法称为 gravity method，该方法在处理完枝条之后，将枝条取出来，在常压 (1 atm ) 下进行导水率测量；第二种方法成为 spin method，该方法直接在离心机处理枝条之后，保持诱导的 Tension 不变直接在离心机里测量枝条导水率<sup>51</sup>。

离心机法结合了注气法的优点，即能够精确得出处理枝条的 Tension，保证了脆弱性曲线实验的准确性和高效率。然而关于离心机法的适用范围却争论不休，研究表明，在环孔材植物的脆弱性曲线中，传统的自然干燥法得到的曲线大多是 S 型曲线，而离心机法得到的曲线几乎全是 R 型曲线，并且同一种植物用两种方法得出的曲线完全不同。这使得关于方法的正确性的讨论持续至今<sup>52</sup>，本文对该方法进行深入探讨。



## 第3章 离心机法

### 3.1 离心机法诱导气穴化的原理

离心机法使用旋转所产生的离心力，将枝条两端同时浸入水中，达到平衡时，在枝条的一侧，如图3.1所示，则有两端的压强差  $\Delta P$ ：

$$\Delta P = 0.5\rho\omega^2[R^2 - (R - r)^2] \quad (3.1)$$

其中  $\rho$  为溶液的密度， $\omega$  为离心机转子的角速度， $R$  为离心机转子中心离下端液面的距离， $r$  为上下液面的差值。(该方程由积分得出，具体步骤参见附录) 实际上，离心机中心位置的压强最低，最低压强为：

$$p = -0.25\rho\omega^2[R^2 + (R - r)^2] \quad (3.2)$$

从公式中可以看出，枝条处于中央附近的压强要比末端位置低许多，枝条内的压强变化是属于二次方变化的，枝条内很低的压强会诱导导管发生气穴化，而导管一旦发生气穴化，便会使整个导管丧失导水能力，这体现在导水率的降低上。如图3.2所示，即为枝条不同位置处的压强的分布。

前文指出，离心机发测脆弱性曲线实在离心机中诱导气穴化，而具体的测定则分为两种情况，即取出枝条在常压下进行测量和在离心机内进行测量。

### 3.2 离心机法测导水率的原理

本节主要讲述在离心机内测定导水率的原理。在离心机内测定导水率时，枝条两端浸没在水里，两端的容器在侧壁上有开口，多余的水会从开口中流出，由于压强差的存在，溶液会从上端流向下端，上端液面会不断下降，下端液面由于有开口便会保持不变。如图3.1所示，离心机系统在和枝条的水平位置加上灯光，如此，枝条两端的透明容器便会在液面处折射出两条明亮的线，当转速

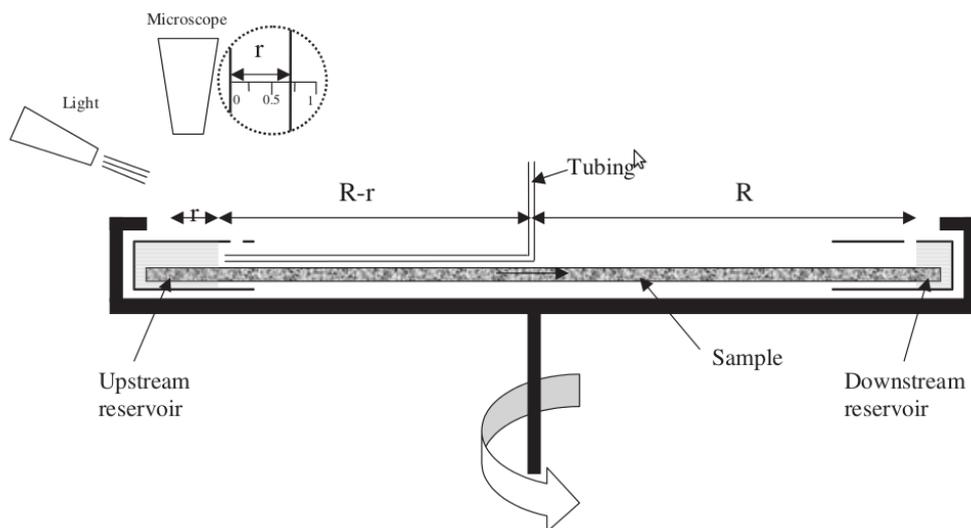


图 3.1 离心机法的示意图。

越高，线便越细。通过显微镜我们可以很清晰地读出上端的线的移动，于是便可以计算流速：

$$F = sdr/dt \quad (3.3)$$

其中， $s$  是上端容器液面的截面面积（等于容器截面积减去枝条的截面积），实际实时读出液面的移动距离很困难，因此便不得不使用一段时间的平均值来计算流速  $F$ ：

$$F^* = s(r_1 - r_2)/(t_2 - t_1) \quad (3.4)$$

其中， $r_1$  和  $r_2$  分别是上端容器液面在  $t_1$  和  $t_2$  时刻的位置。在取得平均流速之后，便还要计算平均压强，在液面移动  $r_2 - r_1$  期间的平均压强为：

$$\Delta P^* = 1/6\rho\omega^2 \frac{3R^2(r_1 - r_2) + (R - r_1)^3 - (R - r_2)^3}{r_1 - r_2} \quad (3.5)$$

因此，平均导水率则为：

$$k_h = \frac{F^*L}{\Delta P^*} \quad (3.6)$$

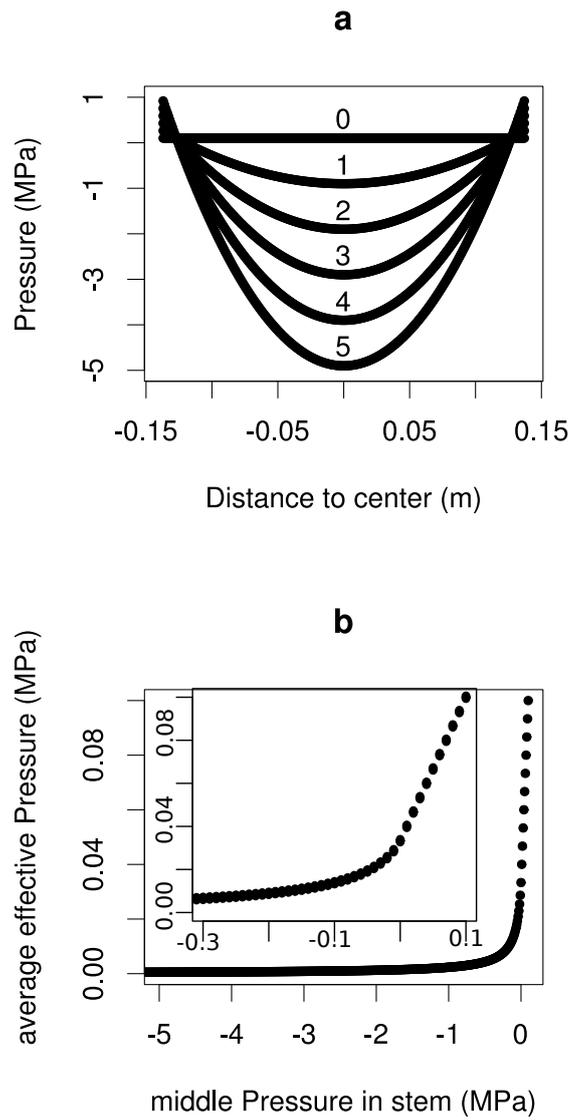


图 3.2 离心机内枝条的压强分布图。上图为离心机内不同位置的压强分布，下图为平均有效压强和枝条中心最大压强的关系。

其中,  $L$  为枝条的总长度。实际上  $r_1 - r_2$  不应太大且不宜太小, 因为如果该值过大, 则会使得平均流速和平均压强的估计不准确, 进而影响导水率的计算结果, 如果该值太小, 则会使得时间误差过大, 因而使得试验结果误差很大。

### 3.3 注意事项

实验中离心机转子处于高速旋转状态, 最大可达约 10000 rpm( round per minute, 圈每分钟), 是非常危险的, 因此对离心机的操作一定要小心谨慎, 切忌不能将任何物品从观察口中插入触碰到离心机转子, 否则便会影响到转子的平衡造成严重的后果。由于转子处于高速转动状态, 内部会产生高温, 因此对温度的调控不可或缺。早一批用于脆弱性曲线实验的离心机没有冷却系统, 因此高温会导致很大的误差, 包括 (1) 枝条温度和离心机内空气温度不一致, 存在一定滞后性; (2) 温度高的时候, 水的蒸发加快, 影响到液面读数的精确性; (3) 若是将枝条取出来, 测定会存在一定误差, 因为枝条会逐渐冷却, 木头的导热系数低, 会持续影响实验结果; (4) 高温会对枝条产生一定生理影响, 破坏枝条一些生理作用。

如上文所说, 在读取上端液面刻度的时候, 读数间隔不应过小和过大, 否则回影响结果的准确性。在实验前, 一定要准确测量枝条的横截面积, 以及枝条插入水中的角度, 两者都会严重影响到枝条内平均流速的计算。文献中以及实验室中许多人都没有考虑到角度这一方面, 其实角度的影响不能忽略, 因为实际测量中大多枝条并非直的, 而是存在一定的弯曲角度。

---

## 第二部分

### 理论与模型



## 第 4 章 枝条导水率的模型

### 4.1 导管的理想模型

#### 4.1.1 导管的大小和分布

根据理论最大导水率，可知：枝条导水率是和枝条内的所有导管外径的 4 次方的总和成正比，因为实际导管的分布以及导管在枝条内的延伸方向而存在一定的偏差。然而对于一个给定的枝条，这个偏差比例是一定的，因此，导水率的变化和这个偏差比例无关，而是只和内部的导管有关。不难看出，木质部导水率主要是由那些最大的导管提供，一个直径是另一个导管 2 倍的导管的导水率是其 16 倍，那些小的导管的导水能力和这些相比几乎可以忽略不计。

因此，直接拿木质部的平均导管密度和导管平均直径来衡量导水率随之的变化显然是不客观的。而相较而言，拿导管的有效导水能力，即单位面积内所有导管的直径 4 次方的总和来衡量枝条导水率则更切合实际。从脆弱性曲线上来看，曲线的形状大都是 S 型或者 R 型的，两者的共同点是都有一段导水率急速下降的部分，如果拿导管气穴化的比例显然说不通，而用有效导水能力的丧失的话则非常吻合。实际上，导管越大，其气穴化抵抗能力越差，这也就说明了在一段平稳的区域之后，很快出现的导水率急速下降的区间是由这些占据最多的导水功能的导管所致。

在理想条件下，我们假设木质部内并非所有导管都是功能性的导管，那些非功能性的导管在冲洗最大导水率的时候会恢复导水能力，导致常压下使用 LPFM 等测定最大导水率时存在一定偏差。使用离心法能避免这些影响，离心机在高速转动过程中，会使那些非功能性的已经毁坏的导管内水柱断裂发生，仅保留那些正常行使功能的导管。这个现象常在离心机测脆弱性曲线的过程中出现，一般经过冲洗的多年生枝条会在发生气穴化之前，在导水率平稳的那一段之前会发生一定程度的降低。导水率在初始时降低的原因还未确定，而在该模型理论认为其是因为一些损伤的导管导致，因此在后续模型构建中只需考虑

那些正常的导管。

导管的大小和密度实际应该使用所有导管直径四次方之和来进行枝条导水能力的衡量标准，而当枝条发生气穴化的时候，损失的导水率百分比和损失的有效导水率能力相同，即：

$$PLC = 100 \cdot \left(1 - \frac{\sum d_j^4}{\sum d_i^4}\right) \quad (4.1)$$

其中， $d_j$  指发生气穴化之后的仍能够导水率的第  $j$  个导管的外径， $d_i$  指发生气穴化之前能够导水的第  $i$  个导管的外径，PLC 指导水率损失百分比。

#### 4.1.2 最大导管长度

研究认为测定导水率的时候，枝条的长度应该大于该物种的最大导管长度。实际只有在测定脆弱性曲线的时候需要枝条长度大于最大导管长度，而测定枝条导水率的时候枝条长度是否应该大于最大导管长度则要视情况而定。理论上对枝条进行分析，每一个截面上导管延伸至尽头的概率是一样的，因此每一段上平均下来的导水率应该相等。测定导水率的过程中，当枝条段很短的时候，许多导管是两端开口的，这些导管的导水率要比导管延伸到尽头的导管导水率要高，将枝条茎段设定越长，两端开口的导管存在的概率越低，因此要准确测定枝条导水率一般要让枝条尽量超过最大导管长度。这种情形只在导管非常长的枝条内遇到，而实际在植物生长的时候，枝条的外径并非处处一致的，而是越往底端枝条外径越大，而且导管长度也随着生长而增长。因此在选定测定导水率之前要衡量枝条随着长度增加而出现的外径变化和最大导管长度的变化。因此枝条长度的选用要根据实际情况决定，一般测定导水率使用外径稳定的枝条进行实验，而脆弱性曲线测定的枝条要尽量使其长于最大导管长度。

由于离心机方法、注气法和自然干燥法对于长导管的环孔材植物在脆弱性曲线上不吻合，一些研究认为这是由于长导管的植物在使用离心机法或者注气法的时候许多导管是开口的，因此导致气穴化比较容易，使得曲线变形。而实际上导管发生气穴化是个物理过程，当导管内外压强差足够大的时候，气体便会渗入导管，开口的导管有了气体渗入之后便会很容易发生气穴化，而未开口的导管若要气穴化与其一个通路的导管则需要再次达到相邻导管气穴化的阈值。

因此研究认为离心机法不适用于导管长度较大的环孔材植物，而只适用于导管长度较小的散孔材植物。

为了模型构建的方便，我们假设实验所用枝条的外径稳定不变而枝条内的导管长度非常接近，于是我们选用平均导管长度  $L_0$  作为统一的导管长度，而测定导水率的时候，假定导管长度对于不同长度枝条的导水率没有影响。

## 4.2 样品分枝和叶片

### 4.2.1 外径的不统一

当实验材料选用时，有些植物会存在叶片或者分枝，分枝和叶片的存在会导致外径的变化。根据分枝的模型，分枝或者叶片会占用主枝的部分导管，因此会导致枝条测定导水率时前后端的有效导管比例不同。因此在这种情况下，在计算边材比导率的时候应该使用生理上端，而在计算叶比导率的时候应该使用生理下端或者上端 (根据叶片采集的位置而定)。

### 4.2.2 气穴化程度的误差

有的实验需要将枝条分段进行测量枝条气穴化之后不同位置的导水率，因此分枝或者叶片的存在对于 PLC 的测定有着很大影响。当枝条发生气穴化之后，生理上端的位置和生理下端的位置的枝条的 PLC 程度会因为分枝或者叶片占用的导管程度不同而不同，生理下端 PLC 程度会比生理上端 PLC 程度高。由此可见，具有分枝或者叶片的枝条在进行脆弱性曲线的测定时，要注意分置和叶片的位置来最终计算 PLC 和边材比导率或者叶比导率。

### 4.2.3 导水率方法的选用

针对具有叶片或者分枝的枝条进行导水率测定的时候，应该尽量去除叶片和分枝。针对这类样品，可选用的方法有移液管法，使用天平的法和使用阻力管和压强传感器的方法。值得注意的是，这类样本和普通样本的区别。在进行导水率测定的时候，可以选择测定流入枝条的流速或者流出枝条的速度。对于普通样本，选择流入或者流出效果是一样的，而对这种有新的汇 (流入大气) 的

枝条则要选择测定流出的液体的流速；若果测定流入枝条的流速则必然会高估枝条的导水率。而如果要使用测定流出枝条的流速的时候则必须要将分枝或者叶片伤痕处用材料封起来，确保伤痕处不会漏水或者漏气，以保证数据的精确性。而在使用流出的方法来测定导水率时，在某些方法上要注意上端液面高度的变化，因此上下端水流速度不同，会导致程序在计算上下端液面时存在一定误差。

### 4.3 栓塞的修复

#### 4.3.1 栓塞修复的条件和速度

在自然条件下，栓塞便会缓慢地修复。当处于常压条件下时，栓塞会缓慢修复，而一般导管越大，修复速度越快；导管长度越大，修复速度越快；枝条两端压强差越大，修复越快；导水率的修复也和枝条的木材密度和结构有关。<sup>53,54</sup>因此，在实际测定导水率的时候要考虑测定的压强，尽量使压强不高于修复的阈值（导管内气泡和水的表面张力）。栓塞修复的速度和枝条内水流速度有关，水流速度越快栓塞修复速度越快。<sup>55</sup>因此，在测量导水率的时候要尽量保证不发生栓塞修复。

#### 4.3.2 栓塞修复的避免

在测定过程中，栓塞的修复必然会造成导水率被高估，这种现象在环孔材植物中更为严重，由环孔材植物的解剖特征导致。为了避免这种影响，一般有两种解决方案：(1) 使用极低的压强，但是压强很低的情况下，流经枝条的水流速度很慢，会使得误差较大；(2) 快速地测量导水率，在很短的时间内完成导水率的测量，如此一来栓塞的修复可以忽略。<sup>56</sup>

## 第 5 章 离心机内枝条气穴化模型

### 5.1 单个导管 PLC 模型

#### 5.1.1 正常的导管的 PLC

枝条内导管和导管相连的方式是导管通过纹孔纹孔相连，水分可以在相邻导管内交换，而非导管和导管通过末端相连而形成一段通路。而导管之间的相互连接是随机的，因此我们假设：整个枝条平均，导管内任意一部分对导水率的贡献是一样的，单个导管的导水率和其水分含量有关，当该导管发生气穴化时，气体所占导管总体积的比例即是 PLC。当导管完全气穴化时，导管内充满空气；当枝条完全冲洗最大化时，任意一个导管都是充满水的。

#### 5.1.2 损伤的导管的 PLC

损伤导管已经不具备对气穴化的抵抗能力，因此当导管内外压强差很小的时候就会气穴化而再次失去导水功能，这在脆弱性曲线上表现为在初期的曲线中会出现导水率下降一段然后再维持稳定。损伤导管所占据整个枝条的比例则可以由观察脆弱性曲线在稳定时候的导水率和最大导水率之间的差值决定。实验结果表明，并非所有枝条都具有损伤的导管，只在一部分枝条里面存在损伤的导管，而哪些枝条存在损伤的导管则和枝条的状态有关。

### 5.2 非导管导水通路

许多植物会存在非导管通路，比如：竹子和桐树，竹子中间没有髓而桐树髓是空心的，因此在对这类枝条进行实验的时候，要使用橡皮泥等将中间的非导管导水通路给堵上。除了像竹子这样明显的没有髓或者像桐树这样髓是空心的，植物枝条还可能存在其他细微的无法用肉眼直接观察到的非导管通路 (non-vascular pathway)。有研究表明，去掉树枝的表皮之后，导水率有一定下

降。解剖学上的证据表明，在木质部中除了导管能够导水以外，还存在一些纤维可能也具有导水功能；另外一种可能性是木质部的组织不够细密，因而存在一定的缝隙，这个缝隙也可能会导水；除了木质部以外，木质部和表皮之间的结合也有可能存在缝隙，表皮内部也会存在一定缝隙。这些可能性都会使得除了木质部导管以外的非导管通路具有导水功能，而这些通路很容易在负压下快速丧失导水能力，而在常压下得以缓慢恢复。

### 5.3 枝条的导管模型

#### 5.3.1 导管长度较小的物种

一般来说，离心机选用的枝条长度约为 27.4cm，而枝条两端浸没在水里的长度各为 1.0cm，因此在离心机工作的时候处于负压状态的枝条长度约为 25.4cm。对于最大导管长度小于 12.7cm 的枝条来说，我们可以认为，没有任何导管属于两端开口的，我们可以将枝条分为 5 个部分：a、b、c、d 和 e，其中，a 和 e 部分一直浸没在水中，其内部的绝对压强永远是大于一个大气压的，因此不会出现任何气穴化。而 b 和 d 段的长度为一个导管长度  $12.7 - L_0/2$ ，c 段长度为  $L_0$ 。

a 和 e 段即为浸没在水中的部分，这部分的导管理论上不会存在任何的气穴化；c 段为正好一个导管长度的区域，c 段用来计算那些导管正好落在枝条正中央的导管；b 为枝条基部片段，位于生理下端，用来模拟那些发生气穴化并且落在 b 段的导管；d 段为枝条顶部片段，位于生理上端，用来模拟那些发生气穴化并且落在 d 段的导管。b、c 和 d 段的区别在于，当枝条位于离心机内部的时候，气穴化的导管内部完全充满空气，三者内部的导管几乎没有差别；当压强 (Tension) 降低到低于一定值的时候，导管则可能会重新导水，此时 b 和 d 段的导管会从靠近末端的方向开始修复，而 c 段则从两端同时修复。

#### 5.3.2 导管长度较大的物种

当平均导管长度大于 25.4cm 的时候，枝条划分则会是另外一种情形。去除两端浸入水中的 a 和 e 部分，剩下的部分之中两端开口的导管占总导管的  $1 - 25.4/L_0$ ，而只有一端开口的导管则占  $25.4/L_0$ ，其中  $L_0$  的单位为 cm。我

们分别将这些区域定为 a、l、ob、od 和 e，其中 l 为那些两端开口的导管部分，ob 为那些单侧从生理下端方向开口的导管部分，od 为单侧从生理上端开口的导管部分。

a 段和 e 段一直浸没在水中，因此不会存在任何栓塞，中间部分的导管一旦发生气穴化，则会立刻充满整个导管直至液面处。当压强变化时后，即 Tension 降低的时候，l 段会从两端开口处进行修复，ob 段会从基部开口出进行气穴化修复，od 段则从顶部开口处进行修复，最终达到压强平衡。

## 5.4 枝条内的压强分布

### 5.4.1 理想条件下压强的分配

当枝条内部阻力处处相等的时候，流经枝条的溶液压强降也处处相等，压强损失是线性变化的。在离心机中的枝条内部，压强变化实际是二次方变化的，如图3.2所示，为枝条两端液面差为 0 的时候压强的分布，如此的压强分布能维持枝条内部水分的向心力。当液面差不为 0 的时候，除了提供向心力以往，会有额外的压强差来维持水的流动，曲线形状略微不同。

根据离心机压强的方程可知，当上下端的液面差为 0 时，中心的压强为 CT(Center Tension)，距离枝条中心距离  $x$  的位置的 Tension 为：

$$Tension = CT \cdot \frac{R^2 - x^2}{R^2} \quad (5.1)$$

其中， $-Tension + 1atm = P$ ，Tension 为枝条中的相对张力，绝对压强为负的张力与一个大气压的和。

### 5.4.2 有效真空压强的分布

当导管内发生气穴化的时候，根据理想气体方程：

$$PV = nRT \quad (5.2)$$

其中 P 是气体的压强，V 是气体的体积，n 是气体的摩尔量，R 是理想气体常数，T 是气体的温度 (单位：K)。可见，当压强为绝对 0 的时候，气体的体积会

无限大。因此，当导管内出现气泡的时候，如果导管的压强小于绝对 0KPa，那么导管将会充满气体，完全不再导水。因此，如图3.2中，当绝对压强小于 0KPa 时，有效的气体压强我们定义为 0，大于绝对 0KPa 的部分，有效的气体压强不变。对枝条中间部分的有效真空压强进行平均，我们便可得到在不同 Tension 下平均有效真空压强的变化，如图3.2所示。

## 5.5 导管内气泡的压强

### 5.5.1 平均气泡压强

导管内气泡的压强大小与气穴化的时间和枝条所受到的压强有关，当枝条处于非常低的压强时，气体会从导管外进去导管，由于离心力的存在，任何一个小的气核都会使整个导管完全气穴化。气穴化之后导管内的气体的压强具体有多大却无法得知，因此，我们假设枝条内所有气穴化导管的平均的气泡压强为  $BP$ 。随着张力的增大，已经发生气穴化的导管内的  $BP$  不会变化；当张力降低到一定阈值时，即理论计算的导管位置的张力小于气泡压强和表面张力的差值时，气泡便会收缩。在最终平衡时气泡收缩的多少则由压强平衡的位置决定：

$$P_{bubble} = P_{water} + ST \quad (5.3)$$

$$P_{water} = \frac{(|bs| - x)^2 - R^2}{R^2} Tension + 1atm \quad (5.4)$$

$$P_{bubble} = \frac{l}{l - x} BP \quad (5.5)$$

其中  $P_{water}$  指平衡位置处水面的压强， $P_{bubble}$  为平衡时气泡的压强， $bs$  为初始时候水面的位置， $x$  为水面移动的位移， $R$  为枝条距离末端容器的距离， $Tension$  为枝条中心的张力， $l$  为从初始时刻气泡的长度， $ST$  为水面 - 气泡接触面的表面张力。

根据该理论的假设，在能够诱导气穴化任何一个压强（一般绝对压强低于 1MPa）下达到平衡时，除了穿过上下端容器液面的那些导管以外，其余导管都是完全气穴化即充满气体的，而那些穿过容器液面的导管则在液面上方充满空气，液面下的枝条没有发生任何气穴化。

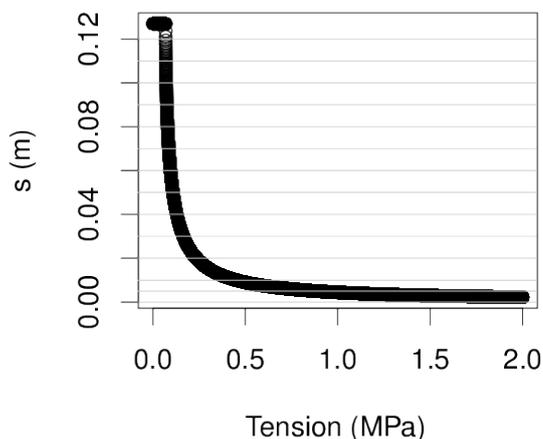


图 5.1  $s$  和 Tension 的关系。 $s$  为枝条内水压强和气泡压强达到平衡的位置，Tension 为枝条中央部分最大的张力。

### 5.5.2 气泡的收缩

当枝条内压强升高的时候，水压和气泡压强会重新达到平衡，在  $r$  等于 0 的时候，有：

$$Tension = \frac{1}{2}\rho\omega^2 R^2 \quad (5.6)$$

$$T_s = \frac{R^2 - (R - s)^2}{R^2} Tension \quad (5.7)$$

$$BP = ST - T_s + 1atm \quad (5.8)$$

其中  $s$  为在 Tension 下气泡压强正好和水压达到平衡的位置距离枝条中心的距离， $T_s$  为在  $s$  处的水的张力。 $s$  和 Tension 的关系如图5.1所示，图中选用的  $ST = 8.15KPa$ ， $BP = 40KPa$ ， $R = 0.127m$ 。由图中可以看出，在 0.5MPa 以下时， $s$  大于 0.01m，在 1MPa 以下时， $s$  都在 0.003m 之上。结合图5.1可知，该段区域的平均有效压强快速变化。因此在模型拟合的时候有效的张力区间是 0-1MPa。

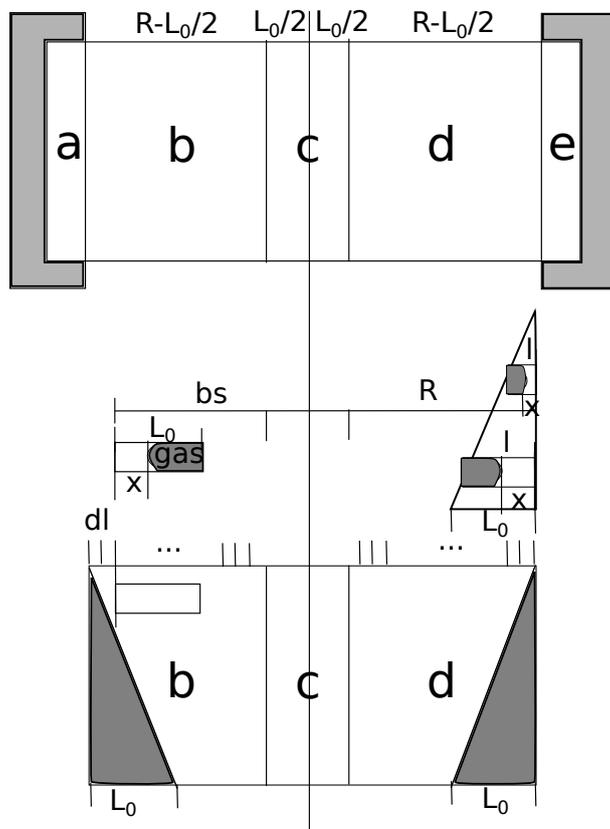


图 5.2 枝条模型示意图。

### 5.5.3 导水率随压强的变化

枝条气穴化的发生是个系统性的过程，而非气泡是随机分布的，如果气泡是随机分布的，那么当处于低的负压的时候，枝条就会完全气穴化，而实际却非如此，因此可知枝条发生栓塞是一个系统的过程。枝条的导水能力由导管提供，因此导管的功能直接影响到枝条的导水能力，而导管的 PLC 是由导管内气泡所占比例决定，因此我们假设枝条的 PLC 等于枝条内所有气泡总体积占枝条导管总体积的比例，即：

$$PLC = V_{bubble}/V_{vessel} \quad (5.9)$$

由图5.2可知，枝条被分为 5 个部分，其中 a 和 e 段的导水率没有发生任何变化，b、c 和 d 段的导水率则需要将每段的阻力重新叠加来计算。在 b/d 段阻力计算的时候，有两种不同的阻力，第一种是在 b/d 和上下端溶液交界处的

平均阻力的计算，需要将导管延伸长度从 0 到  $L_0$  的每个长度的导管都进行平衡位置的重新计算，由正常的导管的假设可知：导管的 PLC 和器内部的气泡所占比例成正比，因此求起始位置不同长度的导管 PLC 的期望值即可得到新的 PLC 值；第二种情形处于液面处和中心 c 段之间，在水的压强和气泡压强达到平衡位置 s 之前的部分气泡会收缩，在 s 之后的部分气泡体积维持不变。由于不同长度的导管在初始位置已经计算过，因此在后续的几个切片中，我们只需要计算从切片位置起始的导管恢复的比例，用力衡量在这个位置所有导管发生恢复的比例。由于在这个截面超过其的导管分布也是随机的均匀的，因此，这个截面的枝条得到税率损失可由只是起源于这个截面的导管来模拟。c 段和 b、d 段不同，前文已经说明，c 段在恢复的时候会在上下端均同时恢复，因此只需计算 c 段其中一侧便可知 c 段恢复的比例。具体计算参见下列公式：

$$R_{stem} = R_a + R_b + R_c + R_d + R_e \quad (5.10)$$

$$R_b = R_d = \sum_{i=1}^n (r_i dl) \quad (5.11)$$

$$R_a = R_e = l_a \cdot r_0 \quad (5.12)$$

$$R_c = L_0 \cdot r_c \quad (5.13)$$

$$r_{i/c} = \frac{100}{100 - PLC_{i/c}} \quad (5.14)$$

$$PLC_{i/c} = \frac{\sum l - \sum x}{\sum l} PLC \quad (5.15)$$

其中  $R_a$ ,  $R_b$ ,  $R_c$ ,  $R_d$  和  $R_e$  分别是 a、b、c、d 和 e 段的阻力， $r_0$  是枝条最大导水率时的阻力系数， $r_i$  是枝条从容器液面开始到中心位置为止不同位置的阻力系数， $r_c$  为中央部分的枝条的阻力系数， $PLC_i$  是枝条 b、d 段不同位置的平均 PLC， $PLC_c$  指中央段的枝条的平均 PLC。



## 第 6 章 模型拟合和实验验证

### 6.1 研究目的

1. 对枝条进行负压处理，研究枝条导水率随着压强的变化；
2. 对枝条进行不同程度的气穴化诱导，探索导水率变化与气穴化程度的关系；
3. 对枝条发生气穴化的原理与过程进行模型构建；
4. 通过模型拟合结果，对比分析不同枝条的参数；
5. 通过模型对枝条的生理过程进行模拟预测。

### 6.2 实验材料

材料物种 五角枫 (Acer mono.)

实验地点 西北农林科技大学，陕西省西安市

枝条长度 27.4cm

枝条年龄 2-3 年生

枝条外径 5-7mm

枝条要求 无分枝或者叶片

### 6.3 负压下的导水率测定

#### 6.3.1 实验装置

为了在负压条件下测定导水率，我们使用真空泵、压强传感器和数据采集器搭建了一个能够在部分真空条件下测定导水率的装置，如图??所示，测定的

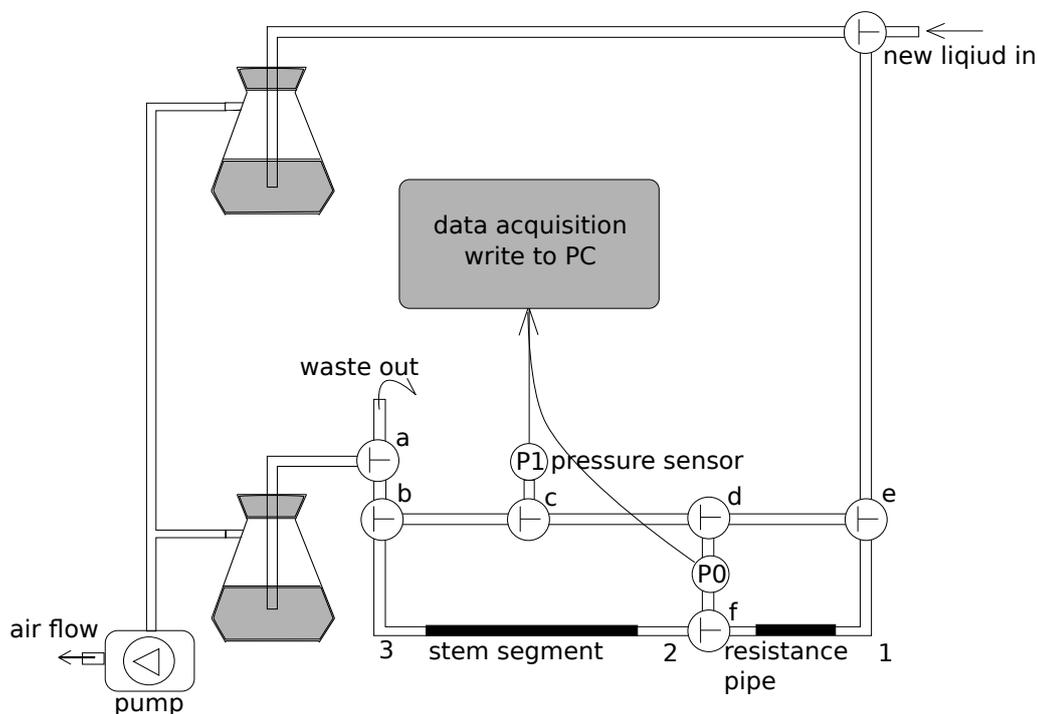


图 6.1 实验装置图。实验中通过旋转三通阀来调节 P0 传感器所监测的压强，分别测出压强差为 0 时候的初始信号  $S_0$ ，枝条两端的压强差信号  $S_1$ ，阻力管两端的压强差信号  $S_2$ ，然后通过公式 1.7 来计算枝条导水率。

驱动力由上下两个锥形瓶的液面差提供，在上下端用同一个真空泵进行抽真空，抽真空的压强可调。溶液流经阻力管然后进去待测枝条，最终流速下端的锥形瓶；我们使用两个传感器进行压强监测，一个传感器用来监测枝条两端压强差、阻力管两端压强差以及压强差为 0 的时候的初始信号，如此便可得到阻力管和枝条的阻力比，另外一个传感器用来监测下端锥形瓶的压强，作为衡量真空泵真空度的大小。

实验中所使用的溶液为 10mM 的 KCl，而离心机实验中所使用的是 100mM 的 KCl。因此在测定导水率之前都要让枝条在常压下使用 10mM 的 KCl 溶液平衡 2-3min 以确保枝条内的盐离子浓度达到平衡。

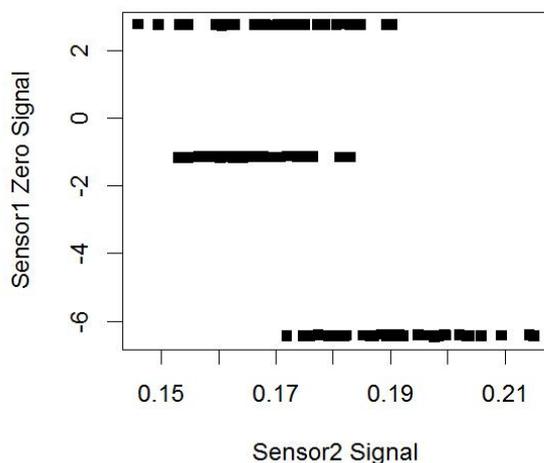


图 6.2 三点法测导水率。

### 6.3.2 实验内容

为了研究在不同负压下导水率的变化规律，我们是用一系列的压强梯度对枝条进行处理，我们分别使用 0, -15, -30, -45, -60KPa 的真空度对枝条处理，在不同压强下记录枝条的导水率，然后以压强为横坐标，导水率为纵坐标进行画图，以斜率和初始导水率的比值作为枝条对负压的敏感性  $S_k$ 。如图6.2所示，便是一个在实验中标准的用来计算导水率的三个信号，图7.1则表示了在不同压强下，导水率比和压强的绘图，用以计算  $S_k$ 。

根据亨利定律，当气液表面压强差变小时，气体会从水中逸出来，使得已经发生气穴化的枝条气穴化程度增大。而根据理想气体方程，气体体积本身就回随着压强的降低而增大。为了研究枝条在负压下导水率降低是否同时存在这两种变化，我们对一些气穴化程度不同的枝条进行负压梯度下导水率测量，并在每一个梯度之后回到正常大气压再进行一次测量，观察导水率的变化。

## 6.4 枝条负压敏感性的研究

### 6.4.1 实验装置

我们利用离心机法对枝条进行栓塞诱导，并在离心机中测定了枝条的导水率，装置如3.1所示。我们使用显微镜来观察枝条上下端的液面差的变化，并在电脑上记录液面差和时间差，通过公式3.6来计算导水率。

离心机法中使用的溶液为 100mM 的 KCl 溶液。在每次测定导水率之前，枝条至少在离心机内平衡 2min 以确保气穴化诱导充分，然后添加 KCl 溶液

### 6.4.2 研究内容

枝条经离心机诱导栓塞并在离心机中测量导水率之后，我们将其取出放在负压下测量其导水率的变化，研究枝条的负压敏感性和气穴化程度的关系。测量结束之后，我们再将枝条放回离心机中继续诱导气穴化，一直持续该步骤，直到枝条完全气穴化为止。

除此之外，还有另外一项关于导水率变化是否为时间依赖性的实验。我们将枝条诱导至其  $P_{50}$ ，然后放在负压 -30KPa 下进行测量，观测其导水率在 30 分钟的变化。

## 6.5 模型的拟合和预测

### 6.5.1 研究内容

使用离心机将枝条诱导至其  $P_{50}$  附近，然后逐渐降低离心机转速，这时离心机内枝条所受的张力降低，根据我们建立的模型，在高转速状态枝条内导管的平均气泡压强  $BP$  小于大气压，因此在压强降低至一定程度时，导管内气泡开始收缩，枝条的导水率会上升，上升的多少则和枝条所受压强和导管内平均压强有关。然后进行拟合模型，通过改变  $BP$  的值和枝条  $PLC$  的值，最终找到符合模型的最优解。

通过改变  $BP$ 、 $PLC$ 、 $ST$  和导管长度的值，我们可以通过模型来预测在同种条件下的枝条，如果某个条件变化时会出现什么结果，通过模型的参数来进行枝条生理功能的预测。

### 6.5.2 程序编写

程序可以通过多种语言进行编写，笔者使用 Python 写的程序脚本，具体步骤如下：

1. 进行 BP、PLC、ST、 $k_{max}$  以及导管长度等常数的定义；
2. 编写一个函数，可以在任意给定的参数下找出新的平衡位置；
3. 计算在不同位置处枝条段的 PLC；
4. 通过求和算出在新的 Tension 下新的 PLC，结合  $k_{max}$  计算新压强下的导水率。

程序编写中由于要找到最合适值，因此要使用一些算法，比如牛顿迭代法、最小二乘法等，这样可以最大限度地减少时间复杂度并保证结果的精确性。



---

## 第三部分

### 结果与分析



## 第 7 章 导水率与负压

### 7.1 导水率在负压下的下降

#### 7.1.1 方法的准确性

结果表明，在使用真空泵装置进行实验的时候，导水率会随着压强的降低而降低。为了验证这个结果不是实验方法所导致的，我们使用一个阻力管代替枝条，这么一来便是测定阻力管和阻力管之间的阻力比，用其与完全冲洗的枝条作比较，如图7.1所示。

由图我们可以看出，两个阻力管相连的时候，无论压强怎么变化，阻力管的阻力比几乎不发生任何变化，再回到初始状态依旧没有任何改变（误差在 0.5% 以内）；而完全冲洗的枝条的导水率则降低很多，在 -60KPa 时约降低了 16%，当再次回到初始大气压的时候，导水率并不能完全恢复，而仍有 8% 的损失。与阻力管 -阻力管相较而言，阻力管 -枝条相连出现的导水率下降必然是由于枝条本身导水率的降低而导致的。这个结果说明了方法是正确的，导水率的降低并非实验方法所导致。

#### 7.1.2 导水率随负压的瞬时的变化

导管导水率的下降是由气穴化的出现而导致的，当我们降低枝条所受到的压强时，导管内的气泡的体积便会增大。新的气泡的体积与以下几个因素有关：枝条的整体 PLC(离心机法所测)，枝条内气泡的平均压强 BP，气泡 -液面的表面张力 ST。根据假设气穴化的出现是个系统性的过程，因此当枝条整体气穴化程度达到 PLC 时，则有 PLC/100 的有效导水功能已经丧失，且其中每个导管在 BP 以下的压强都是被气体完全占据的。因此当我们回到常压下，再次进行负压诱导的时候，实际恰好是个和从离心机内降低转速完全相反的过程，当压强相同的时候，气泡的表现完全一致。于是我们假设 BP 和 ST 不变，对不同程度 PLC 的枝条进行负压的模型拟合。达到新的平衡时，气泡的压强会和处理枝

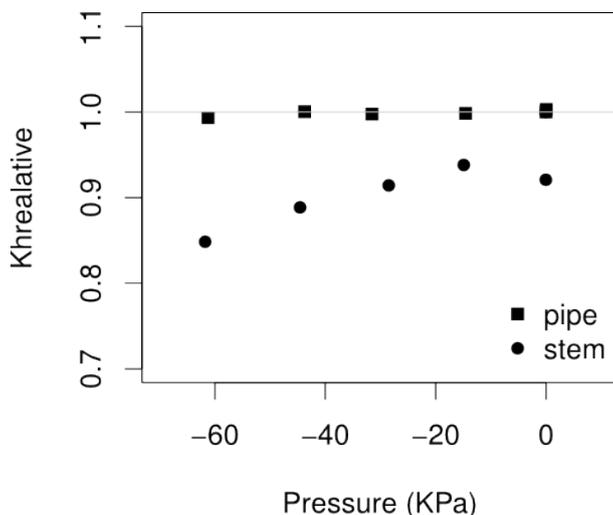


图 7.1 负压下阻力管分别和枝条与阻力管相连，其阻力比随着压强的降低的趋势。图中方形点指的是阻力管和阻力管相连，圆形点指的是阻力管和枝条相连，枝条在实验前使用 2bar 的压强进行了冲洗。横坐标是真空泵的负压，相对于标准大气压的的相对值；纵坐标是导水率和初始导水率之间的比值，因此起始点为 1.00。进行了负压诱导之后，我们再次回到初始的大气压，我们发现枝条的导水率并不能完全恢复。

表 7.1 对于一个在离心机中完全气穴化的导管，当我们降低压强时其气泡体积会如何变化。我们假设了几个不同的 BP，使用模型来模拟气泡体积的变化趋势。其中 ST=8.15KPa。

| $P_{water}$<br>KPa | $P_{water} + ST$<br>KPa | V BP=30<br>100% | V BP=40<br>100% | V BP=50<br>100% | V BP=60<br>100% |
|--------------------|-------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 100                | 108.15                  | 0.277           | 0.370           | 0.462           | 0.555           |
| 85                 | 93.15                   | 0.322           | 0.429           | 0.537           | 0.644           |
| 70                 | 78.15                   | 0.384           | 0.512           | 0.640           | 0.768           |
| 55                 | 63.15                   | 0.475           | 0.633           | 0.792           | 0.950           |
| 40                 | 48.15                   | 0.623           | 0.831           | 1.000           | 1.000           |

条的负压达到一致，新的 PLC 则由新的气泡体积决定。如表7.1所示，当我们假设一个导管在离心机下被气穴化，导管的体积为 1，当其内气泡的压强变化时，我们使用负压处理，其气泡的体积会如何变化。

由表我们可以看出，枝条内导管气泡的平均压强越大，当对其进行负压处理的时候，其导管被完全堵塞的速度越快。实际在模型计算枝条总的气穴化程度的时候，应该考虑 PLC 以及 BP 的具体值才能计算枝条总体的气穴化程度。

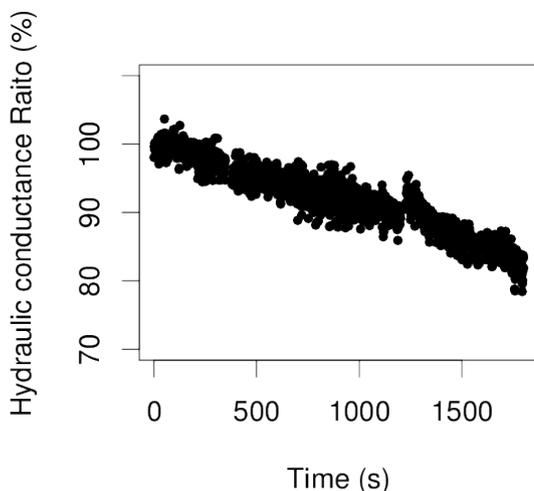


图 7.2 导水率在负压下的时间依赖性。所选用枝条为一个 50% 气穴化的枝条，实验压强处于 -30KPa。由图中可以看出导水率一直在缓慢地下降，这说明了导水率在负压下同样是个时间依赖性的过程。这从侧面反应了，枝条导管内的气泡正在扩大，验证了我们的假设。

### 7.1.3 导水率负压下的时间依赖性

根据我们的假设，当气液表面的压强差降低的时候，气液回答到新的平衡，新的平衡同样符合亨利定律；因此，当枝条内存在气泡的时候，当我们将低压强气体会从溶液中解离出来，而使气泡的体积增大。这样的话，就会使导水率随着时间缓慢降低。我们对一根发生了 50% 气穴化的枝条在 -30KPa 下进行长时间的导水率测量，观察其导水率随着时间的变化，结果如图7.2所示。

导水率在负压下随着时间的变化验证了我们关于气泡会逐渐扩大的假设。在使用真空泵法的装置的时候，在枝条的任意一处，压强的降低是和该处的阻力成正比的，压强是个随着水流逐渐降低的过程，而平均的压强大于绝对 0KPa，因此发生气穴化的导管内的气泡在膨胀之后没有充满整个导管，其则会由于气体的逐渐分离而缓慢地扩大其体积，进而使得导水率缓慢地降低。

#### 7.1.4 导水率的临时与永久性的变化

根据图7.1和图7.4我们可以看出，导水率在负压下降低，而当我们回到常压下的时候导水率并不会完全回复，而仍保持一定的损失。这一部分的损失即为永久性变化，而在负压下的导水率和回到常压时的导水率之间的差值则为临时性变化。为了研究临时性变化和永久性变化在枝条上发生的规律，我们对完全冲洗的枝条和诱导至  $P_{50}$  的枝条进行实验，每进行一次负压诱导便回到常压下再次测定导水率，观察永久性变化和临时性变化的大小。在一些完全冲洗的枝条中，我们发现，导水率在负压下降低，而回到常压下导水率也回到初始值；而在那些诱导至  $P_{50}$  的枝条，则是永久性变化和临时性变化同时发生，如图7.3所示。但也有极少部分枝条在完全冲洗的过程中也发生了永久性的导水率降低，但只有 3%-4%，而大部分完全冲洗的枝条则是只有临时导水率的变化，永久性的变化很小或者几乎没有。

枝条内导水率的降低是由于枝条内气体的扩大，枝条内的气体包括：功能性导管内的气穴化，损伤的导管内的气体，非导管系统的间隙之间的气体。枝条导水率临时变化可能有以下原因：(1) 导管内的气穴化在进行负压处理的时候，气泡体积增大，使得导管导水能力下降；(2) 损伤的导管和非导管系统在负压下收缩，而在常压下又恢复。枝条的永久性变化的可能的原因有：(3) 一些损伤的导管或者非导管系统在负压下再次失去生理功能，因为他们在负压下是非常脆弱的；(4) 在已经发生气穴化的导管内，根据亨利定律，气体会解离出来而使气泡体积增大，进而使得导水率降低。

结果表明，在一些完全冲洗的枝条中， $S_k$  不为零，这说明一些非导管或者损伤的导管发生了一些变化，当我们再次回到常压下测量的时候，有些损伤的导管或者非导管通路能够回复而有些不能恢复，这就说明了假设 (2) 和 (3) 是正确的。这点还说明了，损伤的导管和非导管通路在完全冲洗的时候时能够导水的，而他们对于负压非常脆弱，很低的负压便能使他们再度气穴化；而从一些枝条上看，如图7.3，在完全冲洗的枝条中，导水率在负压下下降而在常压下又恢复，可见这些通路的也具有一定恢复能力，而若要其发生永久性的气穴化则要压强高于一定阈值才行。PLC 程度高的枝条在负压下导水率迅速降低，这点很大原因是气泡在负压下的扩大，由图7.2可知，导水率的降低是时间依赖的过

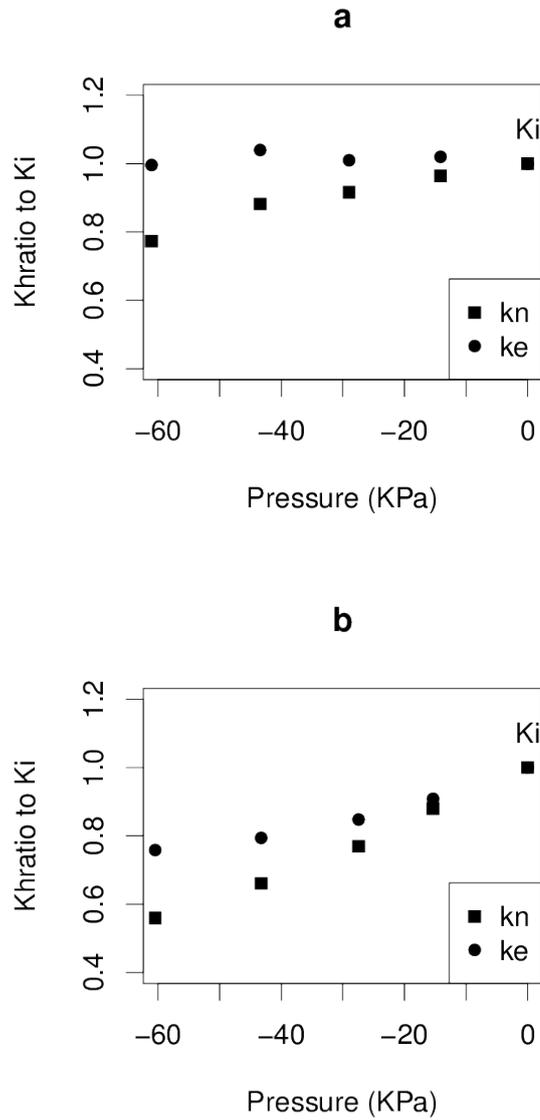


图 7.3 阶段性的测量导水率并回到正常大气压下进行导水率的测定，不同压强下的导水率的变化以及回到 1atm 时的最终导水率的变化。上图展示的是一个完全冲洗的枝条的导水率和常压导水率比率的变化，下图展示的是达到  $P_{50}$  的枝条的导水率和常压导水率和诱导压强的关系。如图，在  $k_e$  和  $k_i$  之间的差异是永久性的导水率变化， $k_n$  和  $k_e$  之间的差异是永久性的导水率变化。

程，，这点说明了假设 (1) 和 (4) 是正确的。当枝条处于 -45KPa 以及 -60KPa 的时候，我们使用显微镜对枝条两端观察，结果可以在生理上端，即测量的下端，发现许多细微的小气泡从枝条中出现，但没有气泡从上端出现。当处于 -60KPa 是，枝条上的压强约在 -55KPa，是低于 -55KPa 的，如果气泡是从非导管系统或者死导管中出现的，那么在 -60KPa 时，应该能够在枝条生理下端观测到气泡，而实际却观察不到，因此这些气泡是从导管中冒出来的。气泡从导管里冒出来，而枝条的导水率却没有上升，也就验证了气泡会从水中解离出来的理论，而这些气泡则是从靠近枝条生理上端开口处的开口的导管里冒出来的。

### 7.1.5 导水率变化与枝条 PLC 的关系

为了衡量导水率变化的速度，我们设定枝条负压敏感性  $S_k$  作为衡量标准， $S_k$  为单位压强梯度下导水率变化的比例。 $S_k$  由压强和导水率与初始大气压下导水率的比值做图，进行直线拟合所得到的斜率。如图7.4所示，上图为不同 PLC 程度的枝条的导水率随着压强下将而变化的趋势，下图为随着压强下将，导水率和最初导水率比指随着压强变化的趋势， $S_k$  即由下图进行直线拟合而来。

实验共使用了 6 根枝条，每根枝条均使用同样的方法进行实验，最终得到枝条在不同 PLC 程度下的  $S_k$  的变化趋势，如图7.5所示。上图的 PLC 由传统方法获得，即诱导了气穴化之后在常压下进行测定，下图的 PLC 由离心机法所测定，即在离心机内直接进行测定。不难看出两组图存在一定差距，这是由方法之间的差别所导致，我们下文中将仔细阐述其原因。

## 7.2 离心机法的比较

### 7.2.1 不同导水率测定方法的区别

根据导水率和气穴化的模型可知，当枝条存在栓塞的时候，测量导水率的压强会对导水率的结果有差别，这点在真空泵法中已经得到验证。离心机中高转速的导水率和常压下的导水率也不相同，并且离心机下测得的 PLC 值和常压下的 PLC 值也不相同。由图7.5可以看出，常压下的 PLC 与离心机下的 PLC 对于  $S_k$  的作图存在一定的差异。为了比较离心机下测得的 PLC 和不同压强下测得的 PLC 的差别，我们引入了 PLC-50KPa，三者的比较如图7.6所示。

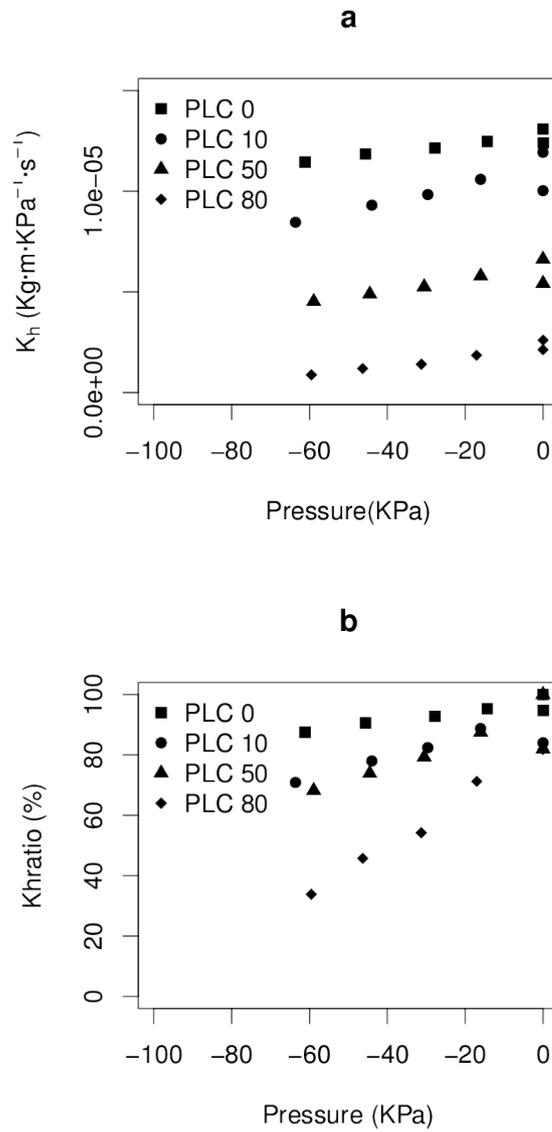


图 7.4 不同气穴化程度的枝条的导水率随着压强变化的趋势。上图为导水率和压强变化的规律，下图为导水率比随着压强变化的规律。数据来自同一个枝条的不同气穴化程度，再进行了测定之后再次放回离心机下诱导。

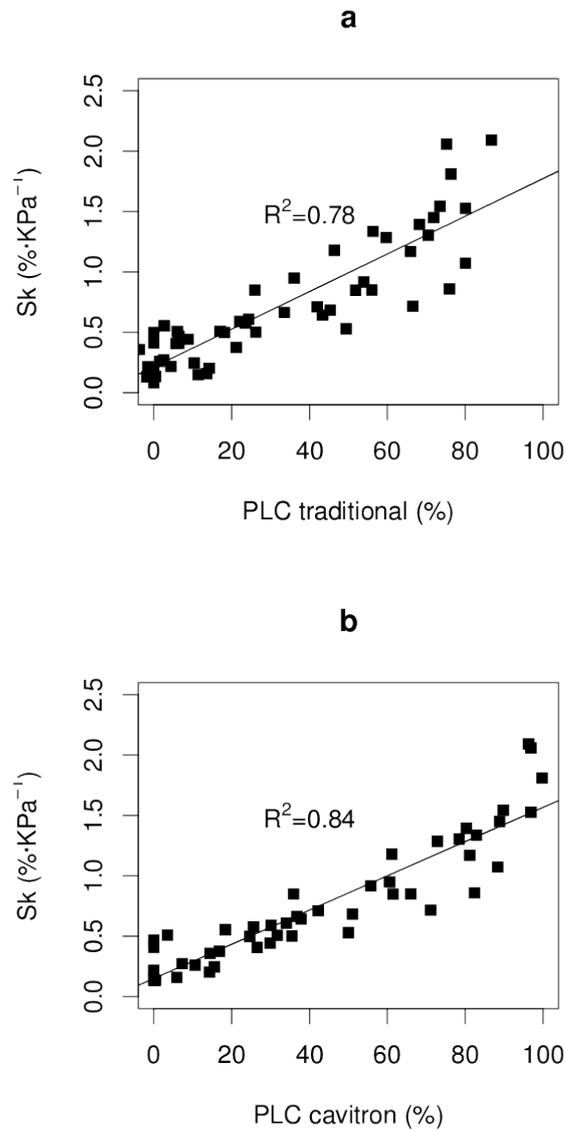


图 7.5 枝条 PLC 和其负压敏感性  $S_k$  的关系。其中上图传统 PLC 实在常压下擦诶那个的导水率进而换算 PLC，下图为在离心机下测定导水率而求得的 PLC。两图中的数据采集自 6 根不同的枝条，枝条均在离心机下诱导出不同的 PLC，然后在真空泵法的装置中进行测定导水率和计算  $S_k$ 。我们发现  $S_k$  和 PLC 有着很好的线性关系，这和枝条内的气泡体积有关，当枝条 PLC 程度增大时，枝条内导管的气泡压强和所占有的有效导水比例增加，因此  $S_k$  便会随之增大。

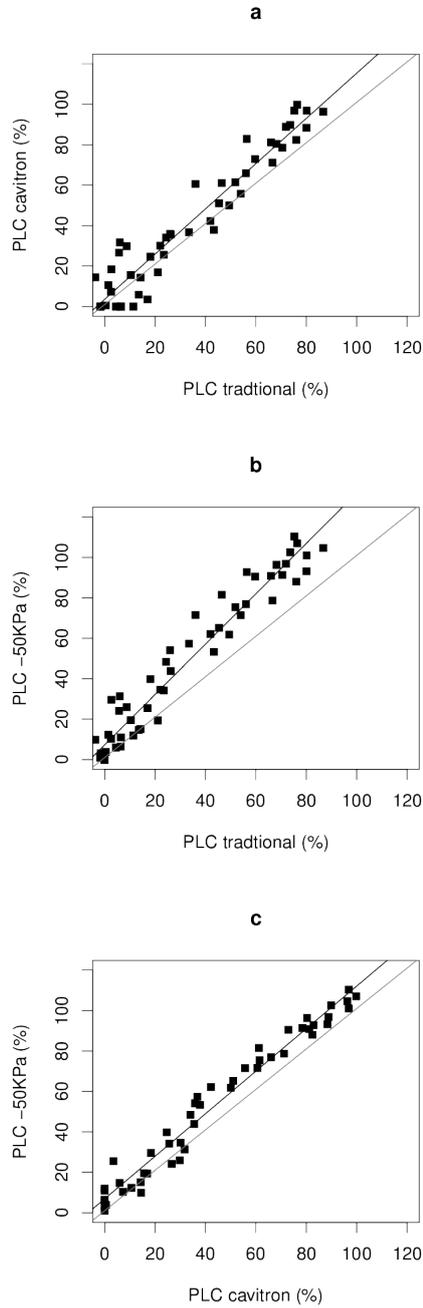


图 7.6 常压下测定的 PLC、离心机下测定的 PLC 和 -50KPa 下计算出的 PLC 之间的比较。常压下的 PLC 在图中为 PLC-traditional，离心机下的 PLC 为 PLC-cavitron，-50KPa 下计算出的 PLC 为 PLC-50KPa。三种 PLC 的  $k_{max}$  选取的分别是使用各种方法的在枝条完全冲洗的时候所测得的值。

表 7.2 三种不同方法测得的 PLC 的比较。trad 指 PLC-traditional, cavi 指 PLC-cavitron, -50KPa 指 PLC-50KPa。a-b 表示 a 为横轴而 b 为纵轴的比较。\*\*\* 表示差异显著, 置信度大于 0.99, -表示差异不显著。

| 比较         | $R^2$ | 截距    | 截距 sd | 显著程度 | 斜率    | 斜率 sd | 显著程度 |
|------------|-------|-------|-------|------|-------|-------|------|
| trad-cavi  | 0.919 | 3.567 | 2.154 | -    | 1.118 | 0.048 | ***  |
| trad-50KPa | 0.942 | 7.306 | 1.797 | ***  | 1.797 | 0.042 | ***  |
| cavi-50KPa | 0.967 | 6.882 | 1.511 | ***  | 1.052 | 0.028 | ***  |

三种 PLC 的比较结果分别如表7.2所示。结果表明, 三种 PLC 相比较, 斜率的 P 值远小于 0, 其差异显著。而从截距上看 PLC-traditional 和 PLC-cavitron 差异不显著, 而另外两个相比差异显著。从图中我们可以看出, 传统方法测 PLC 与离心机法测 PLC 的差异在 PLC 低于 50% 的时候差异不显著, 当 PLC 高于 50% 的时候差异开始显著, 即不再有值低于 PLC-traditional。

三种方法的差别在于测定导水率时使用的压强不同, 传统方法使用的是高于正常大气压的低的正压, 真空泵法使用的是高于绝对真空的相对大气压的负压, 离心机法使用的是离心产生的负压和正压; 前二者使用的是逐渐降低的压强, 而离心机法使用的是二次方形式的压强变化。

由图中我们可以看出, 在 -50KPa 下的 PLC 是高于离心机法中的 PLC, 甚至高于 100%, 这是由于 -50KPa 下的 PLC 是按照  $S_k$  值计算出来的, 当一些 PLC 和  $S_k$  值比较大的时候, 便会使得计算而得的 PLC 值大于 100%。

### 7.2.2 离心机下不同压强导水率测定的差异

依照气泡体积变化的模型, 我们可以预测, 当对枝条诱导产生气穴化之后, 再逐渐降低离心机转速, 此时枝条所受到的压强降低, 于是我们便测量导水率的降低。我们对 4 个枝条进行实验, 结果全部如图7.7所示的规律。

### 7.2.3 离心机方法模型拟合

根据模型可知, 当离心机转速降低的时候, 影响到导水率值变化的参数有 ST、BP 和 PLC。  $ST = 4\gamma\cos\theta/D$ , 其中  $\gamma$  为水表面的张力系数,  $\theta$  为导管和导管内水的夹角, D 为导管的直径。枫树的导管直径我们取  $25\mu m$ , 木头和水的接触角我们取  $45^\circ$ ,<sup>57</sup> 于是便估计枫树导管内的气泡-液面的表面张力为 8.15KPa。

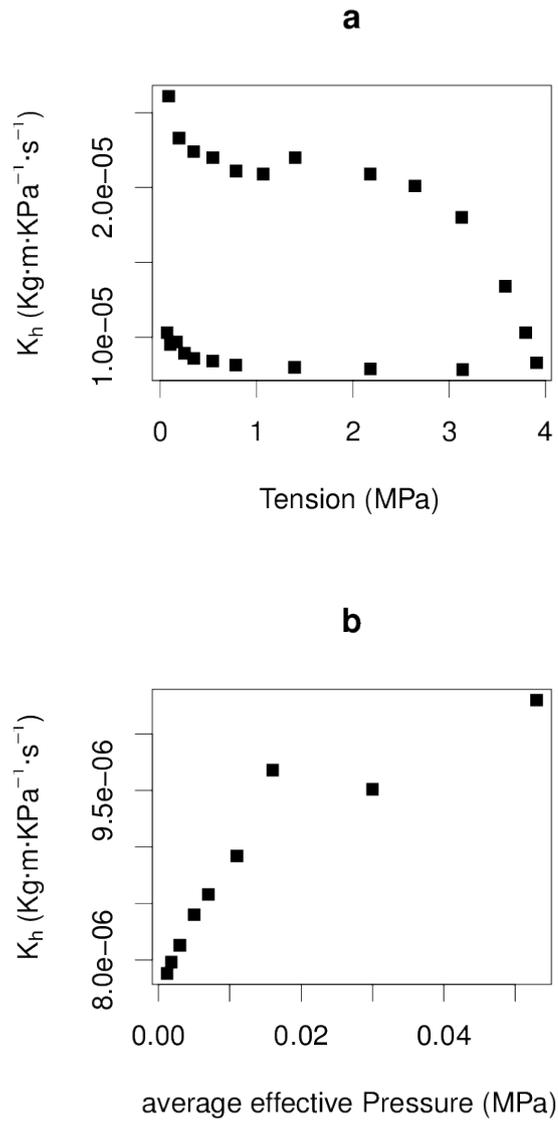


图 7.7 离心机下降低转速之后的枝条导水率随着 Tension 的变化。上图是对枝条中央部分的 Tension 和导水率作图，下图是对平均有效压强和导水率做图，平均有效压强是枝条 b、c 和 d 段内的有效压强的平均，有效压强指高于绝对 0KPa 的压强。

表 7.3 对离心机数据进行模型拟合，所得的最佳 BP 和 PLC。

| KPa | 1     | 2     | 3     | 4     |
|-----|-------|-------|-------|-------|
| PLC | 56.3  | 65.7  | 52.8  | 46.6  |
| BP  | 29.07 | 42.23 | 59.37 | 40.58 |

我们对所得数据进行数据拟合，从中挑选误差最小的一组 BP 和 PLC 拟合值，分别如表7.3和图7.8所示：

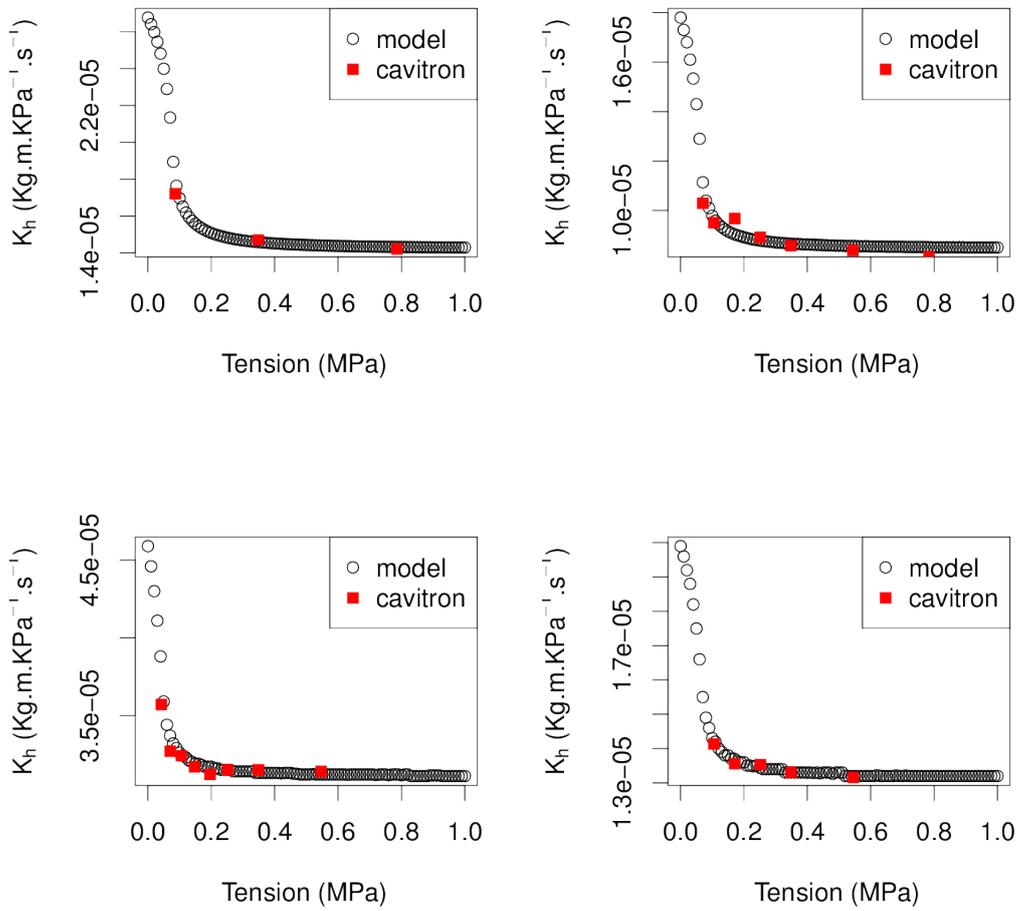


图 7.8 离心机数据的模型拟合。黑点为模型拟合数据，红点为离心机内导水率的数据。



## 第 8 章 离心机的模型预测

### 8.1 导管长度对模型的影响

维持其他的参数不变只改变导管长度的值，我们令  $PLC=50\%$ (此处  $PLC$  是指在液面之间  $bcd$  段的枝条的  $PLC$  程度，而进行模型预测的结果则是整个枝条的  $PLC$ )、 $BP=50KPa$ 、 $ST=8.15KPa$ ，那么有如表 8.1 所示所示的数据预测，如图 8.1。

由图和表可以看出，当导管长度小于 25.4cm 的时候，在前期，导管长度越小上升速度越快；在上升至一定程度的时候，导管长度越大， $PLC$  随着  $Tension$  的增大也随之增大；当压强理论上降至标准大气压的时候，枝条的导水率是保持不变的，这就说明，导管长度在小于 25.4cm 的时候，回到常压下的导水率是和其他因素有关的，而与导管长度无关，导管长度只会影响  $PLC-Tension$  曲线的形状。当导管长度大于 25.4cm 的时候，由图和表我们可以看出， $PLC$  区别不明显；而导管长度对大气压下的导水率仍无影响。无论导管长度是否大于 25.4cm，在  $Tension$  增大的时候，导管长度越大， $PLC$  变化越慢。而可以看出， $PLC$  随着  $Tension$  变化的曲线形状很不同。由此可见，在选用环孔材和散孔材植物的枝条作为实验样本的时候，使用不同的  $Tension$  对于实验结果有着很大的影响，而其回到常压下的导水率也几乎不变。

导管长度的不同对于离心机实验的结果影响很大，原因在与，导管长度不同时，不同枝条内部的压强分布不同，当导管发生气穴化时，导管的延伸的长度和位置对于气穴化的扩大以及后期的修复有着很大的影响。参见枝条气穴化的模型，对不同的导管长度，当使用新的  $Tension$  对枝条进行处理的时候，新的气液平衡位置会因之而不同，这就导致了  $PLC$  修复的比例不同，使得曲线有着不同的形状，使枝条对于  $Tension$  有着不同的响应速度。

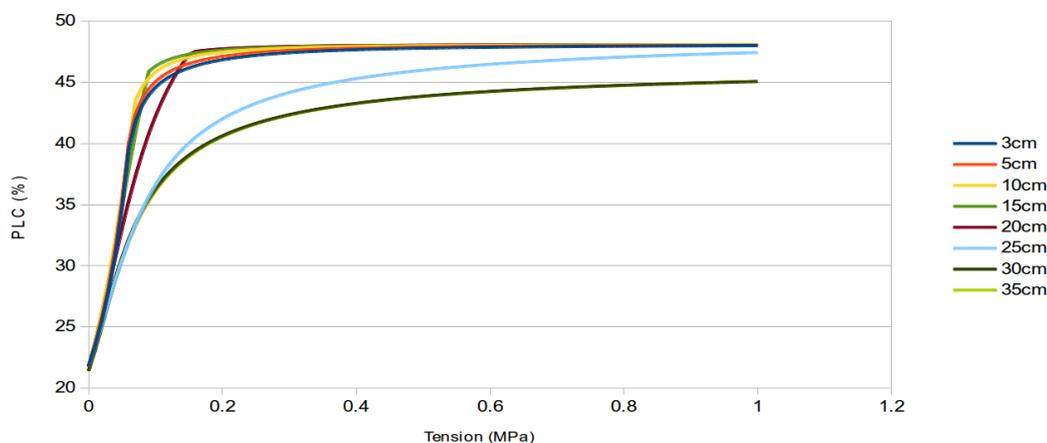


图 8.1 导管长度对离心机模型曲线的影响。

## 8.2 平均气泡压强对模型的影响

当保持除了 BP 的其他参数不变的时候，我们令 PLC=50% (此处 PLC 是指在液面之间 bcd 段的枝条的 PLC 程度，而进行模型预测的结果则是整个枝条的 PLC)、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm，那么当我们变化 BP 的时候，PLC 对 Tension 的响应会如表 8.2 和图 8.2 所示。

由图和表可以看出，BP 的变化并不影响枝条的最大 PLC，因为导管分布是一致的，当转速足够大，枝条内部的负压处于绝对真空之下，因此发生气穴化的导管会完全气穴化。BP 的变化和导管长度的变化不同，导管长度的变化只影响影响曲线的响应速度，而 BP 则影响了回到原始大气压下的导水率的值和对负压的响应速度。由图和表可见，BP 越大枝条的 PLC 变化越慢，枝条回到大气压下的 PLC 越大。这点毋庸置疑，因为 BP 即导管内气泡的压强，根据理想气体方程，BP 越大导管内的气体的摩尔数越大、压强降低的时候需要的压强阈值越高、回到常压下所占据的体积越大。因此 BP 的变化会影响到 PLC-Tension 的变化曲线的 PLC 初始值和 PLC 对 Tension 的响应速度

## 8.3 表面张力对模型的影响

到保持除了 ST 以外的其他参数不变的时候，我们令枝条中央部分 PLC=50%，BP=50KPa，导管长度为 3cm。那么当我们变化 ST 的时候，PLC

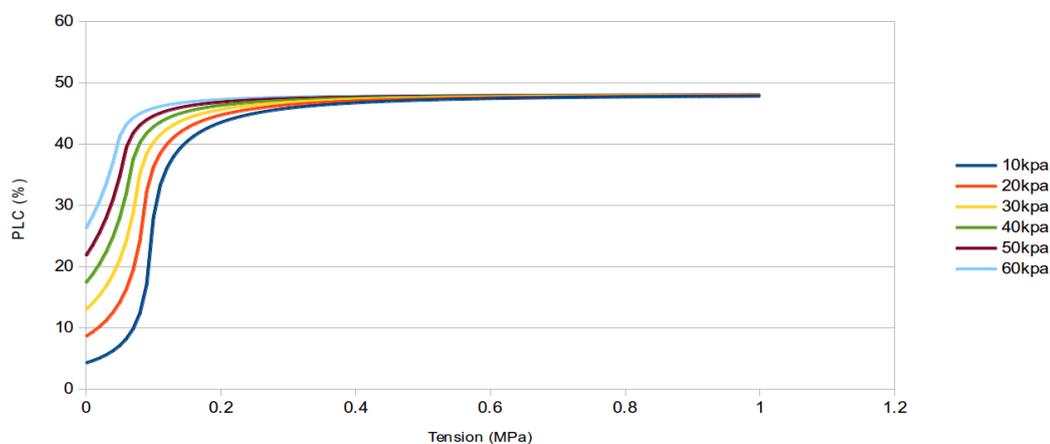


图 8.2 PLC 与 Tension 的变化趋势和 BP 的关系。图中  $ST=8.15\text{KPa}$ ，导管平均长度为 3cm，枝条 bcd 段在高转速下的 PLC 程度为 50%。

对 Tension 的响应会如表 8.3 和图 8.3 所示。

由图和表可以看出，随着  $ST$  的增大，回到常压下的 PLC 降低， $ST$  同样影响着枝条对 Tension 的响应速度。从模型的公式中我们知道，当水压和  $ST$  之和大于 BP 的时候，气泡便开始收缩，因此， $ST$  和 BP 对于曲线的形状是相反的，但是他们的效果并不相同。因为在气泡开始收缩的时候，气泡的压强会随着其收缩而变化，但是  $ST$  却是一直恒定不变的，因此两者对与 PLC-Tension 在曲线形状的变化上作用具有相反的方向，但是对其响应速度的影响则不相同。

## 8.4 PLC 分布对模型的影响

### 8.4.1 PLC 的均匀分布

以上的数据拟合都是假设 PLC 是均匀分布的，但实际上枝条在不同位置所受到的压强不是相同的，而 Air-Seeding 理论认为气穴化的出现是由于导管内外压强差导致。枝条末端的导管所受的压强要小，而枝条中央部分导管所受的压强要大，因此 PLC 的分布会可能是不均匀的。

当我们假设枝条内的 PLC 是均匀分布的 (b、c、d 段的 PLC，而 a、e 段 PLC 始终等于 0)，当我们保持其他参数不变的时候，改变 PLC 的值会使得 PLC-Tension 曲线如表 8.4 和图 8.4 所示那样变化。

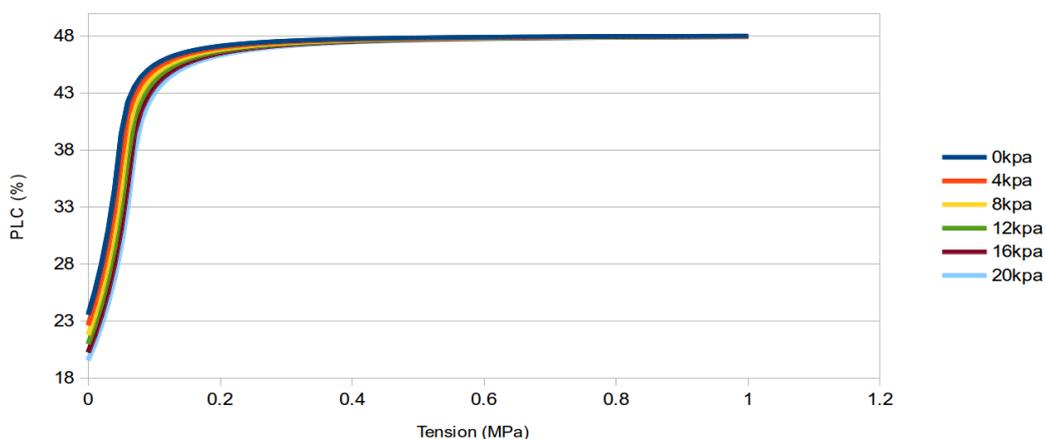


图 8.3 枝条 bcd 部分 PLC=50%、BP=50KPa、导管长度为 3cm 时，ST 的变化与 PLC-Tension 曲线的关系。

改变枝条 bcd 段的 PLC 值，无疑会影响到枝条回到常压下的 PLC 以及 PLC-Tension 曲线的形状。由表 8.4 可以看出回到常压下的 PLC 并不是和 bcd 段枝条的 PLC 值成正比，因为枝条末端各有 1cm 的片段。

#### 8.4.2 PLC 的二次方分布

PLC 到底属于均匀分布还是其他分布，目前我们无从得知，只有通过使用不同的模型来检验数据。有研究认为 PLC 在枝条内分布不均匀<sup>58</sup>，这有可能是气泡收缩的原因，也有可能是 PLC 分布的原因。PLC 的另外一种分布可能是二次方型的，假设 b 和 d 段的枝条的 PLC 分布相同，那么 PLC 沿着 bcd 的分布应当遵循  $PLC(x) = PLC_{center} - ax^2$ ，其中 x 为距离中心的位置， $PLC_{center}$  为中心位置的 PLC 值，a 为二次方系数。当我们使用枝条 bcd 的平均 PLC=50% 的时候，那么可以有不同的 a 和  $PLC_{center}$  的组合，而不同的  $PLC_{center}$  和 a 的组合，均匀分布的 a 值为 0，其 PLC-Tension 关系如表 8.5 和图 8.5 所示。

当我们使用二次方的 PLC 分布，使用积分可以得出表中各个组合的平均 PLC 均为 50%。而当我们门将数据代入模型进行拟合的时候，发现模型所得到的 PLC 和却高于 50%，这并非由模型设计的缺陷导致，而是在计算枝条总的 PLC 的时候，并不能仅仅使用平均来计算，而要使用将各个部分的阻力叠加起来，然后再计算导水率的损失进而计算 PLC。除此之外还有一个原因是导管长度的

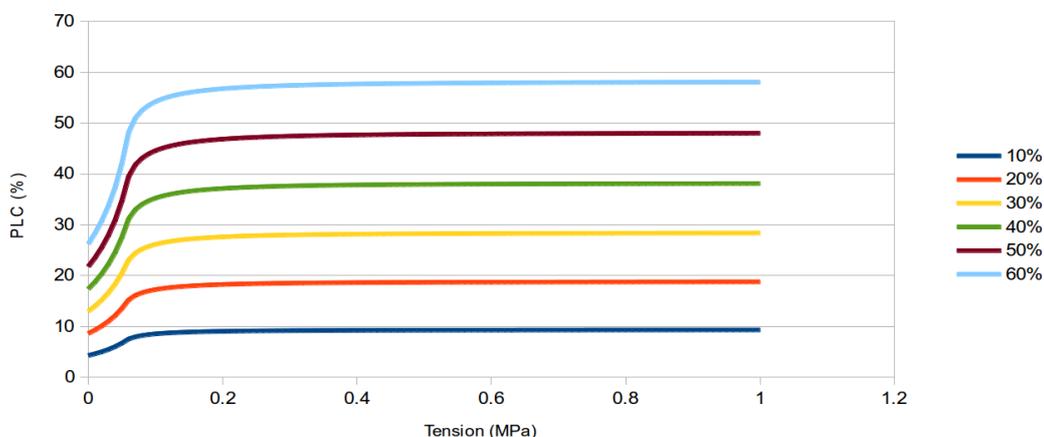


图 8.4 不同枝条 bcd 段 PLC 时, PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。

作用, 当导管处于一定的 PLC 的时候, 整个导管的 PLC 程度是一样的, 因此进行二次方的 PLC 拟合会过高估计枝条的 PLC。而只有在导管长度无限趋近为 0 的时候, PLC 的分布才不会在导管之间互相影响。

PLC 的分布会影响到枝条总体的 PLC 对于 Tension 响应的速度, 当二次方的系数  $a$  越大, 枝条总体 PLC 对 Tension 响应越快; 而回到大气压下时的总体 PLC 值也随着  $a$  的增大有稍微增大。

## 8.5 模型的总结

1. 导管长度会影响到枝条总体 PLC 对 Tension 的响应速度;
2. BP 的变化会影响 PLC 对 Tension 的响应速度和大气压下 PLC 的值;
3. ST 会影响枝条总体 PLC 对 Tension 的响应速度和大气压下总体 PLC 的值;
4. 枝条 bcd 段的 PLC 会影响枝条总体 PLC 对 Tension 的响应速度以及大气压下 PLC 的值;
5. PLC 分布的不同会影响总体 PLC 对 Tension 的响应速度以及大气压下 PLC 的值。

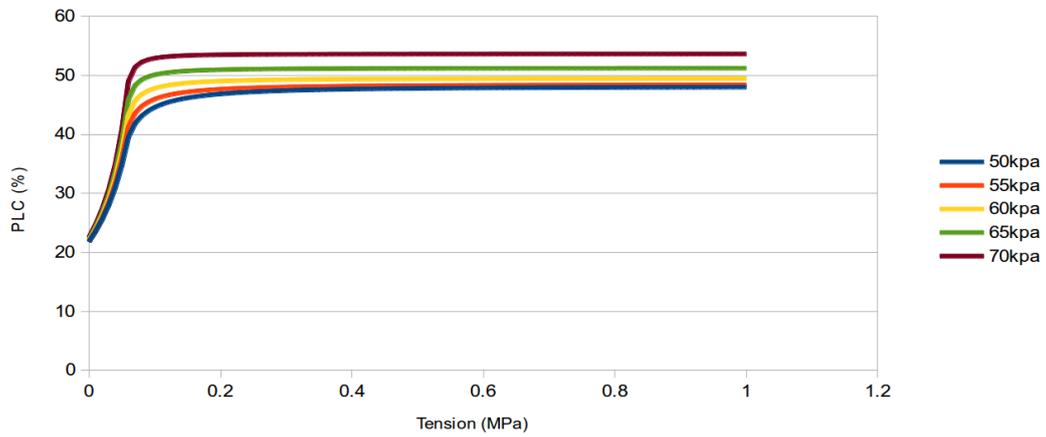


图 8.5 不同的  $PLC_{center}$  和  $a$  的组合, 其 PLC-Tension 的变化趋势。其中  $BP=50KPa$ 、 $ST=8.15KPa$ 、导管长度为 3cm。

表 8.1 枝条在高转速下的 PLC=50%，BP=50KPa，ST=8.15KPa 时的枝条气穴化程度的预测。所有导水率是指在 25 度下的数值，表中数据是经过模型预测的 PLC 值。

| 导管长度 | 3cm   | 5cm   | 10cm  | 15cm  | 20cm  | 25cm  | 30cm  | 35cm  |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 0.00 | 21.80 | 21.80 | 21.80 | 21.80 | 21.80 | 21.80 | 21.43 | 21.43 |
| 0.01 | 23.51 | 23.64 | 23.82 | 23.86 | 23.74 | 23.48 | 23.20 | 23.17 |
| 0.02 | 25.54 | 25.80 | 26.20 | 26.24 | 25.92 | 25.24 | 25.12 | 25.06 |
| 0.03 | 27.96 | 28.37 | 28.95 | 28.91 | 28.26 | 27.04 | 27.09 | 26.99 |
| 0.04 | 30.94 | 31.47 | 32.11 | 31.82 | 30.68 | 28.80 | 28.98 | 28.84 |
| 0.05 | 34.71 | 35.28 | 35.69 | 34.85 | 33.05 | 30.45 | 30.69 | 30.52 |
| 0.06 | 39.48 | 40.04 | 39.63 | 37.88 | 35.28 | 31.98 | 32.17 | 32.00 |
| 0.07 | 41.79 | 42.38 | 43.49 | 40.80 | 37.32 | 33.36 | 33.45 | 33.27 |
| 0.08 | 43.08 | 43.62 | 44.60 | 43.52 | 39.15 | 34.58 | 34.54 | 34.37 |
| 0.09 | 43.94 | 44.44 | 45.32 | 45.87 | 40.78 | 35.67 | 35.47 | 35.31 |
| 0.10 | 44.57 | 45.03 | 45.83 | 46.30 | 42.22 | 36.63 | 36.28 | 36.13 |
| 0.11 | 45.04 | 45.48 | 46.20 | 46.62 | 43.49 | 37.48 | 36.98 | 36.84 |
| 0.12 | 45.41 | 45.82 | 46.48 | 46.85 | 44.60 | 38.22 | 37.59 | 37.46 |
| 0.13 | 45.71 | 46.10 | 46.70 | 47.03 | 45.59 | 38.89 | 38.13 | 38.01 |
| 0.14 | 45.96 | 46.33 | 46.88 | 47.17 | 46.47 | 39.48 | 38.61 | 38.49 |
| 0.15 | 46.17 | 46.51 | 47.02 | 47.29 | 47.26 | 40.02 | 39.04 | 38.93 |
| 0.16 | 46.34 | 46.67 | 47.14 | 47.38 | 47.53 | 40.49 | 39.42 | 39.32 |
| 0.17 | 46.49 | 46.81 | 47.24 | 47.46 | 47.59 | 40.92 | 39.76 | 39.67 |
| 0.18 | 46.62 | 46.92 | 47.33 | 47.53 | 47.65 | 41.32 | 40.08 | 39.99 |
| 0.19 | 46.73 | 47.02 | 47.40 | 47.58 | 47.69 | 41.67 | 40.36 | 40.28 |
| 0.20 | 46.84 | 47.11 | 47.46 | 47.63 | 47.73 | 42.00 | 40.62 | 40.54 |
| 0.30 | 47.41 | 47.59 | 47.79 | 47.88 | 47.93 | 44.15 | 42.35 | 42.31 |
| 0.40 | 47.66 | 47.78 | 47.92 | 47.97 | 48.00 | 45.29 | 43.28 | 43.25 |
| 0.50 | 47.78 | 47.88 | 47.97 | 48.01 | 48.03 | 45.99 | 43.86 | 43.84 |
| 0.60 | 47.86 | 47.94 | 48.00 | 48.04 | 48.05 | 46.46 | 44.25 | 44.24 |
| 0.70 | 47.91 | 47.97 | 48.03 | 48.05 | 48.06 | 46.80 | 44.54 | 44.52 |
| 0.80 | 47.95 | 48.00 | 48.04 | 48.06 | 48.07 | 47.06 | 44.75 | 44.74 |
| 0.90 | 47.97 | 48.01 | 48.05 | 48.07 | 48.08 | 47.26 | 44.92 | 44.92 |
| 1.00 | 47.99 | 48.03 | 48.06 | 48.08 | 48.08 | 47.42 | 45.06 | 45.06 |

表 8.2 当枝条中心 PLC、ST、导管长度不变时，枝条的总体 PLC 和 Tension 的关系随着 BP 的变化而变化。

| BP   | 10KPa | 20KPa | 30KPa | 40KPa | 50KPa | 60KPa |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 0.00 | 4.30  | 8.63  | 12.99 | 17.38 | 21.80 | 26.25 |
| 0.01 | 4.66  | 9.35  | 14.05 | 18.77 | 23.51 | 28.27 |
| 0.02 | 5.10  | 10.20 | 15.31 | 20.42 | 25.54 | 30.65 |
| 0.03 | 5.62  | 11.23 | 16.83 | 22.41 | 27.96 | 33.50 |
| 0.04 | 6.28  | 12.52 | 18.71 | 24.85 | 30.94 | 36.99 |
| 0.05 | 7.12  | 14.16 | 21.10 | 27.95 | 34.71 | 41.22 |
| 0.06 | 8.26  | 16.35 | 24.27 | 32.03 | 39.48 | 43.20 |
| 0.07 | 9.88  | 19.44 | 28.70 | 37.51 | 41.79 | 44.27 |
| 0.08 | 12.41 | 24.19 | 35.19 | 40.23 | 43.08 | 44.97 |
| 0.09 | 17.07 | 32.25 | 38.42 | 41.76 | 43.94 | 45.46 |
| 0.10 | 27.97 | 36.22 | 40.25 | 42.80 | 44.57 | 45.83 |
| 0.11 | 33.24 | 38.44 | 41.50 | 43.57 | 45.04 | 46.12 |
| 0.12 | 36.06 | 39.95 | 42.42 | 44.15 | 45.41 | 46.35 |
| 0.13 | 37.96 | 41.07 | 43.14 | 44.61 | 45.71 | 46.54 |
| 0.14 | 39.35 | 41.94 | 43.70 | 44.99 | 45.96 | 46.69 |
| 0.15 | 40.43 | 42.63 | 44.17 | 45.30 | 46.17 | 46.82 |
| 0.16 | 41.29 | 43.20 | 44.55 | 45.57 | 46.34 | 46.94 |
| 0.17 | 42.00 | 43.68 | 44.88 | 45.79 | 46.49 | 47.03 |
| 0.18 | 42.59 | 44.08 | 45.16 | 45.98 | 46.62 | 47.12 |
| 0.19 | 43.09 | 44.42 | 45.40 | 46.15 | 46.73 | 47.19 |
| 0.20 | 43.52 | 44.72 | 45.61 | 46.30 | 46.84 | 47.25 |
| 0.30 | 45.83 | 46.37 | 46.79 | 47.13 | 47.41 | 47.63 |
| 0.40 | 46.72 | 47.03 | 47.28 | 47.49 | 47.66 | 47.80 |
| 0.50 | 47.16 | 47.36 | 47.53 | 47.67 | 47.78 | 47.88 |
| 0.60 | 47.41 | 47.55 | 47.67 | 47.78 | 47.86 | 47.93 |
| 0.70 | 47.57 | 47.68 | 47.77 | 47.85 | 47.91 | 47.97 |
| 0.80 | 47.68 | 47.76 | 47.83 | 47.89 | 47.95 | 47.99 |
| 0.90 | 47.75 | 47.82 | 47.88 | 47.93 | 47.97 | 48.01 |
| 1.00 | 47.81 | 47.86 | 47.91 | 47.95 | 47.99 | 48.02 |

表 8.3 当 BP=50KPa、枝条 bcd 段 PLC=50%、枝条导管长度为 3cm 时，PLC 对 Tension 的响应随着 ST 变化而变化的趋势。

| ST   | 0KPa  | 4KPa  | 8KPa  | 12KPa | 16KPa | 20KPa |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 0.00 | 23.61 | 22.68 | 21.83 | 21.03 | 20.30 | 19.61 |
| 0.01 | 25.61 | 24.54 | 23.55 | 22.64 | 21.79 | 21.00 |
| 0.02 | 28.01 | 26.74 | 25.58 | 24.51 | 23.53 | 22.62 |
| 0.03 | 30.94 | 29.41 | 28.01 | 26.75 | 25.59 | 24.52 |
| 0.04 | 34.62 | 32.71 | 31.00 | 29.46 | 28.07 | 26.80 |
| 0.05 | 39.43 | 36.96 | 34.79 | 32.86 | 31.13 | 29.57 |
| 0.06 | 42.22 | 41.04 | 39.54 | 37.25 | 35.03 | 33.07 |
| 0.07 | 43.56 | 42.75 | 41.83 | 40.76 | 39.46 | 37.63 |
| 0.08 | 44.41 | 43.80 | 43.11 | 42.35 | 41.48 | 40.50 |
| 0.09 | 45.01 | 44.51 | 43.96 | 43.37 | 42.71 | 41.98 |
| 0.10 | 45.46 | 45.04 | 44.59 | 44.10 | 43.56 | 42.98 |
| 0.11 | 45.80 | 45.44 | 45.06 | 44.64 | 44.19 | 43.71 |
| 0.12 | 46.07 | 45.76 | 45.43 | 45.07 | 44.68 | 44.27 |
| 0.13 | 46.29 | 46.02 | 45.72 | 45.41 | 45.07 | 44.72 |
| 0.14 | 46.48 | 46.23 | 45.97 | 45.69 | 45.39 | 45.08 |
| 0.15 | 46.63 | 46.41 | 46.18 | 45.92 | 45.66 | 45.38 |
| 0.16 | 46.76 | 46.56 | 46.35 | 46.12 | 45.88 | 45.63 |
| 0.17 | 46.88 | 46.69 | 46.50 | 46.29 | 46.07 | 45.84 |
| 0.18 | 46.98 | 46.81 | 46.63 | 46.44 | 46.24 | 46.03 |
| 0.19 | 47.06 | 46.91 | 46.74 | 46.57 | 46.38 | 46.19 |
| 0.20 | 47.14 | 46.99 | 46.84 | 46.68 | 46.51 | 46.33 |
| 0.30 | 47.57 | 47.50 | 47.42 | 47.33 | 47.24 | 47.14 |
| 0.40 | 47.76 | 47.71 | 47.66 | 47.60 | 47.55 | 47.48 |
| 0.50 | 47.86 | 47.82 | 47.79 | 47.75 | 47.71 | 47.66 |
| 0.60 | 47.92 | 47.89 | 47.86 | 47.83 | 47.80 | 47.77 |
| 0.70 | 47.95 | 47.93 | 47.91 | 47.89 | 47.87 | 47.84 |
| 0.80 | 47.98 | 47.96 | 47.95 | 47.93 | 47.91 | 47.89 |
| 0.90 | 48.00 | 47.99 | 47.97 | 47.96 | 47.94 | 47.93 |
| 1.00 | 48.01 | 48.00 | 47.99 | 47.98 | 47.96 | 47.95 |

表 8.4 不同枝条 bcd 段 PLC 时, PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。

| PLC  | 10%  | 20%   | 30%   | 40%   | 50%   | 60%   |
|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 0.00 | 4.30 | 8.63  | 12.99 | 17.38 | 21.80 | 26.25 |
| 0.10 | 8.55 | 17.26 | 26.14 | 35.24 | 44.57 | 54.20 |
| 0.20 | 9.05 | 18.26 | 27.61 | 37.13 | 46.84 | 56.74 |
| 0.30 | 9.19 | 18.51 | 27.99 | 37.62 | 47.41 | 57.38 |
| 0.40 | 9.24 | 18.62 | 28.15 | 37.82 | 47.66 | 57.66 |
| 0.50 | 9.27 | 18.68 | 28.23 | 37.93 | 47.78 | 57.80 |
| 0.60 | 9.29 | 18.71 | 28.28 | 37.99 | 47.86 | 57.89 |
| 0.70 | 9.30 | 18.73 | 28.31 | 38.04 | 47.91 | 57.94 |
| 0.80 | 9.30 | 18.75 | 28.33 | 38.06 | 47.95 | 57.98 |
| 0.90 | 9.31 | 18.76 | 28.35 | 38.09 | 47.97 | 58.01 |
| 1.00 | 9.31 | 18.77 | 28.36 | 38.10 | 47.99 | 58.03 |

表 8.5 不同的  $PLC_{center}$  和 a 的组合, 其 PLC-Tension 的变化趋势。其中 BP=50KPa、ST=8.15KPa、导管长度为 3cm。

| $PLC_{center}$ | 50    | 55    | 60    | 65    | 70    |
|----------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| a              | 0     | 930   | 1860  | 2790  | 3720  |
| 0.00           | 21.80 | 21.83 | 21.96 | 22.20 | 22.53 |
| 0.01           | 23.51 | 23.63 | 23.87 | 24.22 | 24.68 |
| 0.02           | 25.54 | 25.78 | 26.15 | 26.67 | 27.31 |
| 0.03           | 27.96 | 28.38 | 28.96 | 29.70 | 30.61 |
| 0.04           | 30.94 | 31.62 | 32.50 | 33.59 | 34.88 |
| 0.05           | 34.71 | 35.79 | 37.15 | 38.79 | 40.74 |
| 0.06           | 39.48 | 41.19 | 43.31 | 45.87 | 48.95 |
| 0.07           | 41.79 | 43.53 | 45.68 | 48.27 | 51.36 |
| 0.08           | 43.08 | 44.71 | 46.75 | 49.24 | 52.22 |
| 0.09           | 43.94 | 45.45 | 47.38 | 49.76 | 52.64 |
| 0.10           | 44.57 | 45.96 | 47.79 | 50.09 | 52.90 |
| 0.11           | 45.04 | 46.33 | 48.08 | 50.30 | 53.06 |
| 0.12           | 45.41 | 46.62 | 48.29 | 50.46 | 53.17 |
| 0.13           | 45.71 | 46.84 | 48.46 | 50.58 | 53.25 |
| 0.14           | 45.96 | 47.03 | 48.59 | 50.67 | 53.31 |
| 0.15           | 46.17 | 47.17 | 48.69 | 50.74 | 53.35 |
| 0.16           | 46.34 | 47.30 | 48.78 | 50.80 | 53.39 |
| 0.17           | 46.49 | 47.40 | 48.85 | 50.84 | 53.42 |
| 0.18           | 46.62 | 47.49 | 48.91 | 50.88 | 53.44 |
| 0.19           | 46.73 | 47.57 | 48.96 | 50.92 | 53.46 |
| 0.20           | 46.84 | 47.64 | 49.01 | 50.94 | 53.48 |
| 0.30           | 47.41 | 48.02 | 49.25 | 51.09 | 53.56 |
| 0.40           | 47.66 | 48.17 | 49.34 | 51.14 | 53.58 |
| 0.50           | 47.78 | 48.25 | 49.39 | 51.17 | 53.59 |
| 0.60           | 47.86 | 48.30 | 49.42 | 51.18 | 53.60 |
| 0.70           | 47.91 | 48.33 | 49.43 | 51.19 | 53.60 |
| 0.80           | 47.95 | 48.35 | 49.45 | 51.20 | 53.61 |
| 0.90           | 47.97 | 48.37 | 49.45 | 51.20 | 53.61 |
| 1.00           | 47.99 | 48.38 | 49.46 | 51.20 | 53.61 |



## 第 9 章 总结

### 9.1 导水率在负压下的下降

#### 9.1.1 结果

1. 枝条导水率会随着负压的降低而处于线性下降；
2. 发生气穴化程度越高的枝条对负压的敏感性越大；
3. 对气穴化的枝条进行负压诱导之后再回到常压导水率不会完全恢复；
4. 测定引起的导水率的变化分为临时性和永久性的变化；
5. 枝条在负压诱导的时候导水率具有时间依赖性；
6. 降低离心机转速的时候导水率会恢复一部分。

#### 9.1.2 分析

1. 对枝条进行负压处理的时候，枝条内的气泡会发生膨胀，因而导致导水率的下降；而完全冲洗的枝条导水率也会发生下降，但回到常压时有时恢复有时不能恢复，这是由于枝条内的非导管通路或者损伤的导管所导致；
2. 发生气穴化的枝条，其气穴化程度越大，枝条内的有效导水能力损失越大，当进行负压诱导是，其气泡膨胀的体积也越大，因此其比导水率的变化即敏感性也越高；
3. 根据亨利定律，降低压强之后气泡会源源不断出现而和导管内已经存在的气泡融合，气泡体积的增大则导致导水率的降低，因此再回到常压下的时候导水率不会完全恢复，而那些非导管通路或者损伤的导管在超过一定压强阈值之后也不会再修复；

4. 气泡体积随着负压的增大和一些可以恢复的非导管途径等会导致导水率在负压下的临时变化，而难以恢复的非导管途径等和气泡因压强差而从水中分离而导致的导水率的降低则是永久性的变化。
5. 负压下导水率的时间依赖性是由于气泡的不断扩大所导致；
6. 降低离心机转速的时候，作用在枝条的张力降低即负压降低，因此导管内的气体会收缩，进而导致导水率的升高。

## 9.2 枝条气穴化模型

### 9.2.1 结果

1. 导管长度会影响枝条的 PLC 对 Tension 的响应速度；
2. 气泡压强的变化既会影响响应速度又会影响 PLC 变化的范围；
3. 表面张力也会影响 PLC 对 Tension 的响应速度和 PLC 的变化范围；
4. 气穴化的大小会影响枝条对 Tension 的响应速度和 PLC 变化范围；
5. 气穴化的分布也会影响枝条对 Tension 的相应速度和 PLC 的变化范围。

### 9.2.2 分析

1. 导管的长度影响导管在枝条内的分布情况、气泡的大小和栓塞发生或者修复的快慢，而同一个导管内的气体压强是相等的，因此导管的长度会影响枝条 PLC 对负压的响应速度；
2. 导管内气泡的压强变化会影响回到常压下其收缩的比例，因此影响 PLC 的变化范围，同样 BP 越大其对负压的响应越快，因此会使枝条 PLC 对 Tension 的反应速度越大；
3. 表面张力越大，气泡被压缩的程度越大，从气泡体积上来看其作用和气泡压强相反，因此其机会影响 PLC 的变化范围又会影响 PLC 对 Tension 的响应速度；

4. 气穴化程度越高，PLC 的变化范围也就越大，导管内的气泡对负压的敏感程度越高，因此枝条 PLC 对 Tension 的相应速度越快；
5. 气穴化的分布也会影响 PLC 的变化范围和响应速度，由于气穴化的分布会影响不同位置的导管，因此其阻力叠加的方式不同，使得枝条对 Tension 的相应速度也不同。

本文从模型上解释了导水率测定在负压下和常压下的变化，尤其是在离心机法上，本文对离心机法测脆弱性曲线的理论和模型进行了解释，并对针对一些参数的变化导水率会发生哪些变化作出了预测。预测的结果是基于理论基础，而尚未经实验进行验证，关于枝条气穴化过程到底是怎么样的过程，枝条导管内的平均气泡压强和 PLC 的分配与导管长度之间有什么关系仍需要进一步的研究。测定导水率的方法之间也因为气穴化的产生的方式以及导管内的压力的大小的不同存在着很大的差别，而使用哪种方法来模拟植物枝条所处的环境以及哪种方法测定的脆弱性曲线最接近枝条的真实情况需要进一步的研究。



## 参考文献

- [1] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Biology*, 1989, 40(1):19–36.
- [2] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 1991, 119(3):345–360.
- [3] Nardini A, Battistuzzo M, Savi T. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytologist*, 2013..
- [4] Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, et al. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 2007, 247(4):788–803.
- [5] Martinez-Cabrera H I, Schenk H J, Cevallos-Ferriz S R S, et al. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *American Journal of Botany*, 2011, 98(5):915–922.
- [6] Melcher P J, Michele Holbrook N, Burns M J, et al. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(4):685–694.
- [7] Tsuda M, Tyree M T. Whole-plant hydraulic resistance and vulnerability segmentation in *Acer saccharinum*. *Tree Physiology*, 1997, 17(6):351–357.
- [8] Tsuda M, Tyree M T. Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345):823–828.
- [9] Ewers F W, Cruiziat P. Measuring water transport and storage. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*, 1991. 91–116.
- [10] Kolb K J, Sperry J S, Lamont B B. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(304):1805–1810.
- [11] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 1988, 11:35–40. Sperry, js donnelly, jr tyree, mt.

- 
- [12] Zwieniecki M A, Hutryra L, Thompson M V, et al. 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*, 2000, 23(4):407–414.
- [13] Zwieniecki M A, Melcher P J, Feild T S, et al. A potential role for xylem-phloem interactions in the hydraulic architecture of trees: effects of phloem girdling on xylem hydraulic conductance. *Tree Physiology*, 2004, 24(8):911–917.
- [14] Holbrook N M, Zwieniecki M A. *Vascular transport in plants*. Academic Press, 2005.
- [15] Van Ieperen W, Van Gelder A. Ion-mediated flow changes suppressed by minimal calcium presence in xylem sap in *Chrysanthemum* and *Prunus laurocerasus*. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(11):2743–2750.
- [16] Cai J, Tyree M T. 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*, 2010, 33(7):1059–69.
- [17] Lens F, Sperry J S, Christman M A, et al. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 2011, 190(3):709–723.
- [18] Fan Z X, Cao K F, Becker P. Axial and radial variations in xylem anatomy of angiosperm and conifer trees in Yunnan, China. *IAWA Journal*, 2009, 30(1):1–13.
- [19] Coomes D A, Jenkins K L, Cole L E S. Scaling of tree vascular transport systems along gradients of nutrient supply and altitude. *Biology Letters*, 2007, 3(1):87–90.
- [20] Stewart W N, Rothwell G W. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge Univ Pr, 1993.
- [21] Evert R F, Esau K. *Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. Wiley-Liss, 2006.
- [22] West G B, Brown J H. 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*, 2005, 208(9):1575–1592.
- [23] Allmen E I, Sperry J S, Smith D D, et al. A species-level model for metabolic scaling of trees II. Testing in a ring-and diffuse-porous species. *Functional Ecology*, 2012..
- [24] Ambrose A R, Sillett S C, Dawson T E. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(7):743–757.
- [25] Brown J H, West G B. *Scaling in biology*. Oxford University Press, USA, 2000.

- [26] Sperry J S, Smith D D, Savage V M, et al. A species-level model for metabolic scaling in trees I. Exploring boundaries to scaling space within and across species. *Functional Ecology*, 2012, 26(5):1054–1065.
- [27] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309):122–126.
- [28] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 1999, 400(6745):664–667.
- [29] Murray C D. 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*, 1926, 12(3):207–214.
- [30] Murray C D. The physiological principle of minimum work II Oxygen exchange in capillaries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1926, 12:299–304.
- [31] Murray C D. The physiological principle of minimum work applied to the angle of branching of arteries. *The Journal of General Physiology*, 1926, 9(6):835–841.
- [32] McCulloh K A, Sperry J S, Adler F R. Water transport in plants obeys Murray’s law. *Nature*, 2003, 421(6926):939–942.
- [33] McCulloh K A, Sperry J S, Adler O F R. Murray’s law and the hydraulic vs mechanical functioning of wood. *Functional Ecology*, 2004, 18(6):931–938.
- [34] McCulloh K A, Sperry J S. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiology*, 2005, 25(3):257–267.
- [35] Niklas K J, Kerchner V. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology*, 1984, 10(1):79–101.
- [36] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews*, 2004, 79(4):871–889.
- [37] Sherman T F. On connecting large vessels to small - the meaning of Murray’s law. *Journal of General Physiology*, 1981, 78(4):431–453.
- [38] Halle F, Oldeman R A A, Tomlinson P B. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag., 1978.

- [39] Wilson B F. Branches versus stems in woody plants: control of branch diameter growth and angle. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 1998, 76(11):1852–1856.
- [40] Wilson B F. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany*, 2000, 87(5):601–607.
- [41] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, et al. The limits to tree height. *Nature*, 2004, 428(6985):851–854.
- [42] Hubbard R M, Bond B J, Senock R S, et al. Effects of branch height on leaf gas exchange, branch hydraulic conductance and branch sap flux in open-grown ponderosa pine. *Tree Physiology*, 2002, 22(8):575–581.
- [43] Netting A G. Limitations within the Limits to tree height. *American Journal of Botany*, 2009, 96(2):542–544.
- [44] Koch G W, Sillett S C. A response to: Limitations within the Limits to tree height. *American Journal of Botany*, 2009, 96(2):545–547.
- [45] Angeles G, Bond B, Boyer J S, et al. The cohesion-tension theory. *New Phytologist*, 2004, 163(3):451–452.
- [46] Zimmermann U, Schneider H, Wegner L H, et al. Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state? *New Phytologist*, 2004, 162(3):575–615.
- [47] Zach A, Schuldt B, Brix S, et al. Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest trees in Sulawesi, Indonesia. *Flora*, 2010, 205(8):506–512.
- [48] Cao K F, Yang S J, Zhang Y J, et al. The maximum height of grasses is determined by roots. *Ecology Letters*, 2012, 15:666–672.
- [49] Tombesi S, Johnson R S, Day K R, et al. Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks. *Annals of Botany*, 2010, 105(2):327–331.
- [50] Sperry J S, Saliendra N Z, Pockman W T, et al. New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell & Environment*, 1996, 19(4):427–436.
- [51] Cochard H. A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(6):815–819.

- [52] Li Y, Sperry J S, Taneda H, et al. Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse-and ring-porous angiosperms. *New Phytologist*, 2008, 177(2):558–568.
- [53] Hacke U G, Sperry J S. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(2):303–311.
- [54] Hacke U G, Sperry J S, Pockman W T, et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 2001, 126(4):457–461.
- [55] Tyree M T, Yang S. Hydraulic conductivity recovery versus water pressure in xylem of *Acer saccharum*. *Plant Physiology*, 1992, 100(2):669–676.
- [56] Yang S, Tyree M. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant, Cell & Environment*, 1992, 15(6):633–643.
- [57] Watkins J E, Holbrook N M, Zwieniecki M A. Hydraulic properties of fern sporophytes: consequences for ecological and evolutionary diversification. *American Journal of Botany*, 2010, 97(12):2007–2019.
- [58] Cai J, Hacke U, Zhang S, et al. What happens when stems are embolized in a centrifuge? Testing the cavitron theory. *Physiologia Plantarum*, 2010, 140(4):311–320.



## 致 谢

硕士期间时间过得很快，想到去年这个时候还在忙忙碌碌地做着实验，而如今却在正襟危坐对着电脑写毕业论文，不禁有些想不起来这一年是怎么过去的。认真回忆起来，我觉得自己不够努力，很多忙碌的时间并没有一步一个脚印地了解科学，很多闲暇的时间也并没有构建出一个满意的模型来解释自己的数据，反而在沾沾自喜。正类似于一个笑话，一个乒乓球运动员转去学习羽毛球，然后他没有争取在那一方面做到更好，而是自吹自擂，在所有打乒乓球的人里面我羽毛球最好，在所有打羽毛球的人里面我乒乓球最好。当然他的话在一个很小的范围内是对的，当范围大到一定程度，恐怕他就站不住脚了，因为天外有天。然而再去从小的视野去考虑，如果提及“最好”这个词，当然要为名利而战，去打乒乓球的时候，羽毛球运动员不会和他一较长短，因为他们不在乎，但他们可以在自己的这一行做到很好；去打羽毛球的时候，乒乓球选手不会拿着乒乓球拍和他玩羽毛球，因为他们也不在乎。给自己一个安慰的是，他在跨行的时候在新的领域有一技之长；而令人遗憾的是在他要涉足的领域他却不为人知。

很多人会有这种沾沾自喜的感觉，我也曾经是他们的一员。这只会让人变得骄傲自大，在这种情绪中，他会和羽毛球运动员切磋乒乓球而和乒乓球运动员比试羽毛球，这不会不让人进步，只会让人觉得空洞的内心的强大；也许他不会觉得有任何挫败感直到有一天他落败。解决这种困境的办法就是解决自己心里的傲慢，而去学习。如果他当初是和羽毛球运动员练习羽毛球，和乒乓球运动员学习乒乓球，那他在每个领域也都会水涨船高，做个真正的全能型的运动员。

仍然记得我在刚做了两个月的实验，就拿着初步的结果喜出望外。“这个结果很震惊人，这个结果颠覆了许多观念”，我这么想着，于是动用浑身解数用蹩脚的英语写了一篇英文文章的草稿去“邀功领赏”。现在想起来着实好笑，当时改了一遍又一遍的文章框架，添加了好多乱七八糟的内容，大都是和数据结果

本身完全不相关的内容。修改了很多遍之后最后身心俱疲，变得麻木，不知所措。

最后曹老师看出了我的无奈，把我介绍到 Tyree 实验室来学习研究一段时间，也就在这个时候我才明白过来我缺少的是什么。我所缺少的是对数据和结果的解释，只是有结果和推测再怎么努力去猜而没有理论或者事实的基础都是毫无意义。现在回想起来，也觉得曹老师真是用心良苦。那时我才明白是自己的自尊心在作祟，让自己没法认真地放下心去学习去探索。在受了老师的教诲之后我便在杨凌这里虚心地学习如果去设计实验，如何去解释结果，从理论层面一步一步地深入。关于最初写的那个稿子，结果非常悲惨，因为 Tyree 的一句话：“重写！”

我想劝自己其实自己没有那么糟糕，但在也找不出理由那么想了，因为那句“重写”。因此实验也几乎全是在杨凌这边做的，为了验证自己的推测编制能通过理论和实践。因此在和 Tyree 教授经过几十次的商议，十多次的更改计划和实验，才最终找到突破口。而模型构建上面的曲折也是辛酸，进行假设，然后验证，失败；再进行假设，验证，再次失败……挣扎了许多天终于找到最终的模型，然后开始编写程序实现模型。关于编写程序，这点自然要感谢学校，因为本科时候学的编程和算法至今还记得。起初我试图用 C 语言编写，因为 C 语言执行效率高，但是 C 语言的代码命令实在太长，在更改的时候很可能在某一步的错误上便使得整个程序不能使用。因此便只能学习一个新的语言 Python，Python 闻名于它的易用性和易读性上。其实学习编写程序本身还是很快乐的一件事，尤其是在你能用它来解决你的切身问题的时候。

这个经历让我收获颇丰，因为这让我觉得不是自己的就是最好的，能够虚心地学习则是最好的。这期间，我也有间断地往返于安徽和陕西之间，因为我还有其他的实验要做。有了这个经验之后，再进行问题的思考的时候就能更好地更透彻地去思考一个问题，模型上向大牛们学习，生态上也向大牛们学习，这样做才能够取长补短，而不是在自己的圈子里傲慢跋扈。也终于在这么虚心求学之后，我终于又有了自信和能力又写了一篇稿子，我才明白为什么之前写不下去，就是因为缺少一个能够让自己相信的理由去做去写。

也许在致谢里对自己的变化大加议论似乎不太好，我很乐意分享这个期间的感受，但一切尽在不言中，生命在于自己去感悟。看官会发现，只有在适当的

时机经由适当的人指点，有了适当的人帮助才有适当的成功。如果没有这些适当的帮助或许我此刻依旧在迷茫，正像那个会羽毛球又会乒乓球但都不精的运动员。别人的帮助你可以选择接或者不接，但你接下这份帮助你就会发现，其实人生之所以充实是因为人生活在一个社会里，而不是一个人单调地生活。而在这一路上又有很多人要感谢，感谢他们的帮助。

首先感谢我的导师曹坤芳教授/研究员和王玲老师。我 2010 年暑假就去了西双版纳，当时之所以去西双版纳只是处于一个偶然的机，那就是我想去一个漂亮的地方，欣赏一些美丽的风景，写一些悠闲的诗歌。我之前曾经在科大毕国强老师实验室待过一段时间，学了一些基本的技术，比如做个膜片嵌和养一些神经元，最后我选择退出实验室，因为我不知道自己在追求什么。到了云南之后，几乎所有东西都是重头开始。西双版纳热带植物园是个研究植物的地方，说句惭愧话，从本科至今我只学过 1.5 个学分的《植物学》，2 个学分的《生态学》，2 个学分的《植物生理学》，这在学植物或者生态一行的人里面绝对不合格，而我的专业是生物制药。因此准确说来，不是我选择了曹老师和植物园，而是我被收留。

刚到版纳的时候，是要去做大学生研究计划，有一个月的时间，我想不出要做什么。于是杨石建师兄便告诉我可以去做风雨花，因为风雨花一下雨就开花，这是怎么个原理不清楚。我将信将疑，便出去门口插了几个样方，开始了统计工作。数花开花败，我坚持相信风雨花是因为下雨的时候水分条件比较好，外界空气湿度大而被“憋”开的，但苦于没有证据，又赶在雨季没法做控制实验，最后也仍然没有坚持下来。而曹老师给我的意见是做早期被子植物的生理生态特征，这就是我日后做的本科毕业论文的内容。也就是从那时候我开始正式接触实验研究，那时候经常就是一开一下午的组会，被灌输了好多知识，现如今也受用不穷。

就在本科大四那一年里，我学了光合仪的使用、导水率的测定、叶片结构的解剖、叶脉密度的测量、水势仪的使用、PV 曲线测定的原理、叶片导水率的测定、DUAL-PAM 的使用、光纤光谱仪的使用、根压的测定等等。实验室所有的实验技术几乎全部都学了，虽然现在忘记了许多部分，但都仍然清晰地记着原理。

这所有的帮助至今仍历历在目，但不可能一一尽数。有许多地方要感谢老

师和同学。

这一切都要感谢曹老师的重视和栽培，因为有些时候我是被迫去学的，而当初还没有做科研的觉悟。倘若当初没有曹老师的悉心教导，恐怕现在我依旧还是对科研没有多大兴趣。而到如今还没有任何的产出，只有没有发表的数据，对此心里十分惭愧。

其次感谢 Tyree 教授，在 Tyree 教授这儿学到了很多关于实验方法、模型和编程的知识。在杨凌的时候学习了离心机测定脆弱性曲线的方法和原理并让我认识到最好的实验方法和程序是根据自己需要进行编程。跟着 Tyree 教授学到许多关于实验设计以及结果的分析，也是在他的指导下才完成了结果的分析 and 模型的设计。

感谢张石宝老师、张教林老师、范泽鑫老师给予的热心帮助和教导。感谢中国科学技术大学老师们的教导和帮助。

感谢李秧秧老师，蔡靖老师的热心帮助。

感谢黄伟师兄在版纳以及科大给我的帮助。感谢陈亚军、章永江、付培立、马仁义、杨石建、李帅、方群、孙梅、赵万里、孙善文、代艳等师兄师姐给予的无私帮助，感谢张亚、丁凌子的帮助。

感谢马宏、马九、杨小飞、张文富等给我的帮助，尤其感谢马宏师傅给我的帮助。

感谢刘金玉对我的实验的大力支持，帮助我做实验、处理日常事务等。在去版纳之后，我大部分的实验技能都是跟她学习而来的，包括实验的操作以及原理，感谢刘金玉在我实验中给我的莫大帮助。

感谢 Tyree 实验室王瑞庆、冯枫、王港、张玲玲、张晨歌、潘瑞华等的热心帮助。

感谢雒昊飞、刘洋、周鑫和邹志松等同学的帮助。

最后再次感谢生理生态组所有成员给予的帮助，感谢 Tyree 教授实验室所有成员给予的帮助。

王玉杰

2013 年 10 月 8 日