技术与方法 Techniques and Method

一种测定葡萄木质部压力梯度的新方法

王庆江^{1,*},及歆荣²,王欣³

河北工程大学¹农学院;²信息与电气工程学院,河北邯郸056038;³武安市林业局,河北武安056300

摘要:通过同时测定葡萄木质部导管液流平均流量和流速,应用变形的哈根-泊萧叶方程,研究了测定葡萄木质部压力梯度 的新方法。结果表明,在直径分别为7 mm的葡萄茎段和4 mm的葡萄叶柄上,用此新方法测得的木质部压力梯度与实际加 在其上的压力梯度吻合的很好,说明此新方法可用于连续、实时测定葡萄木质部压力梯度。用此新方法在离体葡萄枝上 测定发现,随光照强度增强,其木质部压力梯度成线性正相关增加。 关键词:葡萄;流量;流速;哈根-泊萧叶方程;木质部压力梯度

A New Method for Measurement of Xylem Pressure Gradient of Grape (*Vitis vinifera* L.)

WANG Qing-Jiang^{1,*}, JI Xin-Rong², WANG Xin³

¹College of Agronomy; ²College of Information and Electrical Engineering, Hebei University of Engineering, Handan, Hebei 056038, China; ³Forestry Administration of Wuan, Wuan Hebei 056300, China

Abstract: A new method for measurement of xylem pressure gradient of grape was studied by simultaneously measuring the average flow rate and velocity in the xylem vessels and using Hagen-Poiseuille equation. The results showed that the xylem pressure gradient of grape stem with 7 mm diameters and petiole with 4 mm diameters measured with the new method agreed well with the real applied ones. This showed that the measurement of xylem pressure gradient could be real-time and continual by the new method. With the increase of light intensity, the xylem pressure gradients of in vitro grape shoots by this method were positively linearly increased. **Key words:** grape (*Vitis vinifera* L.); flow rate; flow velocity; Hagen-Poiseuille equation; xylem pressure gradient

木质部压力梯度的测定对于揭示水分在植物 中的运动机理具有重要作用(Tyree 2003; Zimmermann等1994),同时也常用于研究木质部导管液流 的阻力(Begg和Turner 1970; Turner 1981)和驱动力 (Wistuba等2000; Zimmermann等2002)。测定木质 部压力梯度常用的方法有压力室法(Begg和Turner 1970; Meyer和Ritchie 1980; Turner 1981)和压力探 针法(Benkert等1995; Thürmer等1999; Wistuba等 2000)。利用压力室法测定木质部压力梯度时,需 要提前1 d把待测叶片用铝薄包起来,外面再套上 塑料袋封好,以减少叶蒸腾,当待测叶片与叶柄基 部处木质部水分平衡时,即认为此叶片的水势等 于叶柄基部处木质部的水势,通过测定不同部位 的叶水势从而计算出木质部压力梯度。此方法操 作简单,但缺点是每次需要剪掉1片叶,不能对被 剪掉叶片处木质部压力梯度进行连续监测。压力

探针法是将1个充满水或油的细微毛细管扎入导管,导管液压力通过毛细管液传到压力传感器,从 而直接测得导管压力。Sperry等(1996)认为当探针 插入导管时,探针内产生了空穴,使导管负压高 于-0.5 MPa,限制了导管压力探针的测量范围。此 方法的优点是直接测量,可以进行连续测定,缺点 是操作困难,要求探针准确的扎入导管,只适合在 室内应用,不适合在田间操作,其测量范围小,很 少低于-0.7 MPa (Wei等1999),这些就限制了压力 探针法的实际应用。无论是压力室法,还是压力 探针法,都是依靠平衡的原理来测定植物中这种 动态的和时刻在变化的水分状态(Baker 2003)。所 以,这些方法还有一个共同的缺点,就是测定结果

收稿 2011-03-21 修定 2011-06-30

^{*} 通讯作者(E-mail: qingjiang@163.com; Tel: 0310-8576726)。

具有滞后性,也就是说它们的测定结果不能充分 代表这种短暂的植物水分状态。为此,本研究以5 年生盆栽无核白鸡心葡萄的当年生新梢为试材, 研究了应用流体力学原理来测定葡萄木质部压力 梯度的新方法,其优点在于操作简单,能够对葡萄 木质部压力梯度进行连续的即时测定,为葡萄木 质部压力梯度的测定提供参考。

材料与方法

试验于2009年9月在河北工程大学园艺园林 实验室进行。供试材料为5年生盆栽无核白鸡心 葡萄(*Vitis vinifera* L.)的当年生新梢。塑料盆口和 盆底直径分别为45 cm和30 cm, 盆高40 cm, 容积为 40 L。取河北工程大学实习基地表土, 按照土壤: 蛭石:腐殖质为3:1:1的比例配成盆土。

试验溶液为含1 mmol·L⁻¹柠檬酸和6 mmol·L⁻¹ KCl的混合溶液, pH 3.0。试验溶液使用前经过孔 径0.22 μm膜(Millipore, Carrigtwohill, Co. Cork, Ireland)过滤和30 min负压排气处理。

葡萄茎段(长约1 m, 直径7±1 mm)或叶柄(长 约0.1 m, 直径4±1 mm)在水下剪断, 其两端分别通 过密封胶塞与2个盛试验溶液小瓶相接,这两个小 瓶再分别与输水管和出水管连接。输水管另一端 与供试验溶液瓶相接。对于葡萄茎段,供试验溶 液瓶放置在设定高度,供水瓶液面与出水管末端 形成液柱高差,在水平放置的葡萄茎段两端产生 压力梯度, 迫使水分在葡萄茎段里流动。对于叶 柄,供水瓶放置在压力室水势仪(Soil Moisture Equipment CoRP. Santa Barbara, U.S.A.)的压力室 中,通过加压,使水平放置的葡萄叶柄两端产生压 力梯度,迫使水分在葡萄叶柄里流动。在出水管 末端放一小瓶, 收集2 min内流经葡萄茎段或叶柄 的水,用感量为0.1 mg的电子天平称量小瓶质量增 加量,测定供试葡萄茎段或叶柄总流量。每次实 验用4个葡萄茎段和4个叶柄,在每个设定压力梯 度,每个材料总流量测定至少重复3次,取平均 值。其中葡萄茎段压力梯度分别设为5、10、 15、20和25 kPa·m⁻¹, 葡萄叶柄压力梯度分别设为 20、40、60、80、100和120 kPa·m⁻¹。

每个试验材料在总流量测定结束后,在进水 端用剪刀取一段材料做切片,在放大倍数为100的 显微镜下观测导管数。每个试验材料至少做5个 切片观测,取平均值。用上述方法测定的葡萄茎 段或叶柄总流量除以各自的导管数,得到其导管 平均流量。

采用热脉冲法(王庆江和及歆荣2006)测定葡 萄木质部导管平均流速。

把测定的葡萄导管平均流量和平均流速带入 哈根-泊萧叶(Hagen-Poiseuille)定律变形公式中(王 庆江和及歆荣2006): $_{\Lambda}P/L=8_{J}\eta v^{2}/Q$, 计算出葡萄木 质部压力梯度, 其中: $_{\Lambda}P/L$ 为压力梯度, 单位为Pa·m⁻¹; η 为水的粘度系数, 单位为Pa·s; v为导管平均流速, 单位为m·s⁻¹; Q为导管平均流量, 单位为m³·s⁻¹。

选用带30片叶和4个长约2 m、直径约10 mm 的葡萄枝做试验材料。早晨日出前,将其基部在 水下剪断,防止产生气泡堵塞导管。茎剪口端通 过供水管与供水小瓶相接,材料水平放置,用感量 为0.1 mg的电子天平,称量供水小瓶2 min内质量 减少量,测定总流量。在距离茎剪口端10 mm处, 安装热脉冲流速测定装置。从早晨7点到10点,在 自然光照强度下,每间隔0.5 h同时测定1次导管平 均流量和导管平均流速。完成上述测定后,根据 变形的哈根-泊萧叶方程计算出葡萄木质部压力梯 度。

应用SAS统计分析软件,进行数据统计分析。

结果与讨论

葡萄茎段和叶柄木质部测定压力梯度与实际所 加压力梯度的关系

如图1所示,通过同时测定葡萄茎段和叶柄木 质部导管平均流量和平均流速,带入哈根-泊萧叶 定律变形公式中:_ΔP/L=8лηv²/Q,计算得到的测定 压力梯度与实际所加压力梯度吻合的很好。测定 压力梯度与实际压力梯度之间的线性相关系数*R²* 分别为0.9746 (茎段)和0.9773 (叶柄),斜率约等于 1,表明可以通过同时测定葡萄木质部导管平均流 量和平均流速,带入哈根-泊萧叶变形公式,来即时 测定葡萄木质部压力梯度。

2 不同光照强度下离体葡萄新梢木质部压力梯度 的变化

如图2所示,在不同光照强度下,用此新方法



测得的葡萄新梢木质部压力梯度随光照强度的增强成线性正相关增加, *R*²=0.9836。表明此测定木质部压力梯度的新方法可应用于实际研究中。

已有不少学者利用哈根-泊萧叶方程: _P/L= 8ηQ/лr⁴, 来研究植物中水分的运动(Nobel 2009; Wistuba等2000; Tyree 2003)。然而, 植物木质部导 管液流的半径总是处于一种动态的、时刻变化的 状态(Wistuba等2000; Zwieniecki等2001)。所以,在 植物材料中应用原始的哈根-泊萧叶方程常常会受 到液流半径的限制。但是,变形的哈根-泊萧叶方 程: _AP/L=8лηv²/Q, 直接把压力梯度和木质部导管 液流的流量、流速联系了起来,而不用考虑导管 液流半径的变化。从而为即时测定木质部压力梯 度提供了一种新途径。但需要指出的是,本方法 目前只适用于藤本植物材料,因为只有在藤本植 物材料上才适合应用哈根-泊萧叶定律(雍化年 1984)。另外,在实际研究中,用此方法测定非离体 葡萄新梢木质部压力梯度, 需要先用茎流仪连续 测定其总流量,等测定完以后,需对测定部位做切 片, 数其导管数, 从而得到导管平均流量, 进而计 算出木质部压力梯度,这也是本方法的不方便之 处。在实际研究中,通过测定葡萄新梢木质部压 力梯度还有其它应用价值。例如,用葡萄新梢木 质部液流量除以木质部压力梯度,即得到葡萄新 梢木质部水导。目前测定木质部水导的方法,通 常是在截取的根段、枝条或茎段等上施加压力, 迫使水流通过样本材料,从而求得水导。其缺点 是只能测离体材料的水导,更不能实现连续和即 时测定。而本方法计算得到的木质部水导,将是 活体、连续和即时的。另外,如果能找到木质部 压力梯度和叶水势之间的精确数量关系, 此测定 方法将有可能衍生为对植物叶水势活体、连续和 即时测定。这还有待进一步的探索。

参考文献

- 王庆江,及歆荣(2006). 葡萄导管平均流速测定新方法. 果树学报, 23 (6): 907~909
- 雍化年(1984). 植物体内运输的流体力学研究进展. 植物生理学通讯, 4:1~5
- Baker JS (2003). Recalcitrant problems in environmental instrumentation. Agronomy J, 95: 1404~1407
- Begg JE, Turner NC (1970). Water potential gradients in field tobacco. Plant Physiol, 46: 343~346
- Benkert R, Zhu JJ, Zimmermann G, Türk R, Bentrup FW, Zimmer-



600

光照强度/μmol·m⁻²·s⁻¹

5

0 L

300

y=0.0165x+1.414

R²=0.9836**

900

1 2 0 0

mann U (1995). Long-term xylem pressure measurements in the liana *Tetrastigma voinerianum* by means of the xylem pressure probe. Planta, 196: 804~813

- Meyer WS, Ritchie JT (1980). Resistance to water flow in the sorghum plant. Plant Physiol, 65: 33~39
- Nobel PS (2009). Physicochemical and Environmental Plant Physiology. 4th ed. San Diego, USA: Academic Press, 71~76
- Sperry JS, Saliendra NZ, Pockman WT, Cochard H, Cruiziat P, Davis SD, Ewers FW, Tyree MT (1996). New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. Plant Cell Envion, 19: 427~436
- Thürmer F, Zhu JJ, Gierlinger N, Schneider H, Benkert R, Geβner P, Herrmann B, Bentrup FW, Zimmermann U (1999). Diurnal changes in xylem pressure and mesophyll cell turgor pressure of the liana *Tetrastigma voinierianum*: the role of cell turgor in long-distance water transport. Protoplasma, 206: 152~162
- Turner NC (1981). Correction of flow resistances of plants measured from covered and exposed leaves. Plant Physiol, 68: 1090~1092

Tyree MT (2003). The ascent of water. Nature, 423: 923

- Wei CF, Tyree MT, Steudle E (1999). Direct measurement of xylem pressure in leaves of intact maize plants. A test of the cohesion tension theory taking hydraulic architecture into consideration. Plant Physiol, 121: 1191~1205
- Wistuba N, Reich R, Wagner HJ, Zhu JJ, Schneider H, Bentrup FW, Haase A, Zimmermann U (2000). Xylem flow and its driving forces in a tropical liana: concomitant flow-sensitive NMR imaging and pressure probe measurements. Plant Biol, 2: 579~582
- Zimmermann U, Meinzer FC, Benkert R, Zhu JJ, Schneider H, Goldstein G, Kuchenbrod E, Haase A (1994). Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? Plant Cell Environ, 17: 1169~1181
- Zimmermann U, Schneider H, Wegner LH, Wagner HJ, Szimtenings M, Haase A, Bentrup FW (2002). What are the driving forces for water lifting in the xylem conduit? Physiol Plant, 114: 327~335
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Holbrook NM (2001). Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. Science, 291: 1059~1062