

[文章编号]1000-2782(2000)05-0022-06

棉花果枝韧皮部液流分子速率 分布曲线的研究

Q945.18

刘新¹, 葛才林², 罗时石², 马飞², 龚荐²

(1 扬州大学 理学院物理系, 江苏扬州 225002; 2 扬州大学 农学院农学系, 江苏扬州, 225009)

[摘要] 采用同位素双标记技术, 在棉花带库离体果枝的韧皮部与木质部基部不分离的情况下, 韧皮部引入¹⁴C-蔗糖溶液($\rho=50$ g/L), 木质部引入³H-H₂O 并对其液流分子运输速率进行研究。结果表明, 同化物在韧皮部中以液流形式运输, 液流中的水主要来源于木质部; 同化物分子和水分子在韧皮部的运输存在多速率现象。把速率范围均匀等分成若干个速率区间, 以此为横坐标; 测量并计算各速率区间对应运输的同化物或水分的相对百分比 P_i , 以此为纵坐标, 可得液流中同化物分子和水分子运输的速率分布曲线。

[关键词] 同化物; 韧皮部; 液流运输; 速率分布曲线; 棉花果枝

[中图分类号] Q945.17+1 **[文献标识码]** A

Maxwell J C 1859 年在概率理论的基础上, 最早提出了气体分子按速率分布的统计规律, 1877 年 Ludwig Boltzmann 又将其从经典统计力学中导出, 1920 年 Stern O 在试验中验证了 Maxwell J C 分子按速率分布的统计规律^[1]。棉花韧皮部同化物运输示踪动力学研究表明, 同化物在韧皮部中以液流的形式运输^[2]。那么, 液流中同化物分子和水分子的纵向运输遵循怎样的规律? 其速率分布曲线如何测定呢? 葛才林等^[3]通过对作物光合产物输配的示踪动力学研究发现, 作物光合产物在输导系统中从源向库运输时, 光合产物不是以单一速率运输, 其运输速率一般从零到最大速率(V_{max})均有分布。本研究采用同位素双标记技术, 在棉花带库离体果枝的韧皮部与木质部基部不分离的情况下, 韧皮部引入¹⁴C-蔗糖溶液($\rho=50$ g/L)、木质部引入³H-H₂O, 对其液流分子运输速率分布曲线进行研究, 以期探讨韧皮部同化物运输机理并提出韧皮部物质运输和调节机理的综合模型, 最终在生产实践中为同化物运输和分配的调控提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

选用棉花带库(棉铃、蕾和顶端)的离体果枝进行培养测试, 棉花直接取样于扬州大学农学院试验农场大田内。自行制备¹⁴C-蔗糖溶液^[4]所需的水稻, 取自于该院同位素网室正常管理的盆栽水稻。NaH¹⁴CO₃, ³H-H₂O 购于北京中国原子能研究所。

[收稿日期] 2000-03-27

[基金项目] 国家自然科学基金青年基金资助项目(39400011)

[作者简介] 刘新(1963-), 女, 副教授, 在读博士。

1.2 方 法

1.2.1 处理方法及标记物引入方法 挑选中等大小、茎秆较长(主茎叶和对位叶之间)的带库(棉铃、蕾和顶端)离体果枝(齐主茎叶处剪断、不带主茎叶),以主茎叶和对位叶之间的茎秆为研究对象。

如图 1 所示,将此段棉茎韧皮部平等地一分为二(至对位叶止),韧皮部基部保持 1 cm 长与木质部相连,其余分离,二者间隔以不透水塑料纸。两侧韧皮部下端均引入¹⁴C-蔗糖溶液($\rho=50$ g/L,试管 I, II),木质部引入³H-H₂O(试管 II)。

1.2.2 测定方法 将固体 CaO 2 mg 放入小试管(直径 0.6 cm,长 6 cm)内,CaO 上放盘绕的小钢丝,将标记一段时间(60 min 左右)的棉茎韧皮部从基部开始,沿着标记物从源到库的运输方向,均等划分成 1 cm 或 0.5 cm 长的小段,按顺序放入上述小试管内(CaO 上放小钢丝,主要是使 CaO 不直接接触到韧皮小段而吸收韧皮小段中蒸发的³H-H₂O),盖紧瓶塞(图 2)。然后将小试管按顺序整齐排列在铝质试管架上,放入小于 134 C 的烘箱内 10~15 min 至韧皮小段干枯。将干枯韧皮小段分别投入计数瓶内,加 1 mL 无水乙醇提取 4 h,加 8 mL 闪烁液于 LS-9800 液闪仪上测其¹⁴C 计数;将小试管内 CaO 按序倒入计数瓶内(与上相应),用 1 mL 无水乙醇分 2 次洗涤小试管,洗涤液并入装有 CaO 的计数瓶内,提取 4 h,加 8 mL 闪烁液于 LS-9800 液闪仪上测其³H 计数。将测量数据进行校正。

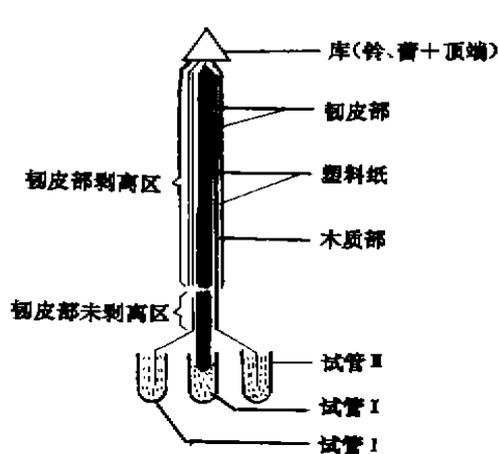


图 1 处理方法示意图

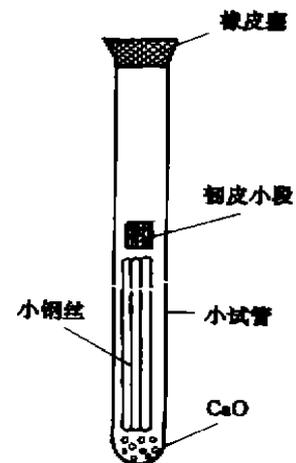


图 2 CaO 收集³H-H₂O 示意图

1.2.3 速率分布曲线的建立方法 假设同化物分子沿棉茎韧皮部由源到库的运输速率在零到 V_{max} 间连续分布。将 V_{max} 均匀分成 n 个相等的速率区间,假设第 i 个速率区间运输的标记同化物放射性计数的相对百分比(或该速率同化物分子占总同化物分子的相对百分比)为 P_i ($i=1\sim n$),则各速率区间和它对应运输的标记同化物放射性计数的相对百分比关系如图 3 所示。

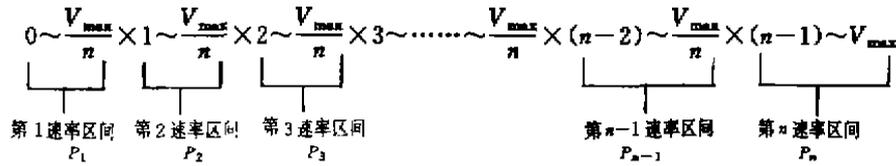


图 3 各速率区间与其对应运输的标记同化物放射性计数的相对百分比图

根据速率 \times 时间 = 距离, 可得不同时刻标记同化物运输到各速率区间内的距离。若标记时间为 t , 标记同化物沿棉茎韧皮部由源到库运输, 在 t 时刻及第 i 个速率区间的右边界, 标记同化物运输的距离为

$$t \cdot \frac{V_{max}}{n} \times i$$

取 Δt 为某一时间间隔, 在 $t - \Delta t$ 时刻, 标记同化物运输的距离为

$$(t - \Delta t) \cdot \frac{V_{max}}{n} \times i$$

标记时间 t 可分为 $t/\Delta t$ 个时间段, 设每一时间段韧皮部吸入的标记同化物的放射性活度为 S_0 , 则

$$S_0 = \frac{\sum_{i=1}^n S_i}{t/\Delta t}$$

相应于每一时间段都可得出各速率区间内标记同化物运输的距离, 由同化物运输的距离、各速率区间内运输的同化物百分比、每一时间段内韧皮部吸入的标记同化物的放射性活度 S_0 及各测段的放射性计数(经校正为 S_1, S_2, \dots, S_n), 得出一组方程, 解此方程可得 P_n, P_{n-1}, \dots, P_1 , 以此作为纵坐标, 以速率区间作为横坐标作图, 即可得到韧皮部同化物分子和水分子运输速率分布曲线。

2 结果与分析

标记 60 min, 按测定方法测定韧皮部¹⁴C-糖及相应韧皮小段 CaO 中³H-H₂O 的放射性计数如表 1 所示。从 CaO 中能测出³H-H₂O, 说明木质部的标记水从基部进入到了韧皮部, 韧皮部¹⁴C-糖在木质部³H-H₂O 的参与协同下, 能作一定程度的纵向运输, 运输的最大速率为 5 cm/h。这一结果证明, 韧皮部中伴随同化物运输的水确实来源于木质部, 韧皮部同化物的运输伴随着水的纵向运移且韧皮部运输的是液流。

表 1 韧皮部 CaO 中³H-H₂O 与¹⁴C-同化物的放射性计数

测段/cm	CaO 中 ³ H-H ₂ O/Bq	韧皮部 ¹⁴ C-同化物/Bq	测段/cm	CaO 中 ³ H-H ₂ O/Bq	韧皮部 ¹⁴ C-同化物/Bq
0.0~0.5	853.7(S_{10})	400.6(S_{10})	2.5~3.0	104.5(S_5)	77.6(S_5)
0.5~1.0	569.8(S_9)	294.8(S_9)	3.0~3.5	64.7(S_4)	52.4(S_4)
1.0~1.5	378.5(S_8)	215.3(S_8)	3.5~4.0	38.5(S_3)	33.6(S_3)
1.5~2.0	249.5(S_7)	155.8(S_7)	4.0~4.5	20.6(S_2)	19.4(S_2)
2.0~2.5	163.1(S_6)	111.1(S_6)	4.5~5.0	8.1(S_1)	7.9(S_1)

将最大速率 5 cm/h 分为 10 个速率区间,取 $\Delta t = 2 \text{ min}$ 为 1 个时间间隔,由 1. 2. 3 方法得下列方程组:

$$2.047P_{10} = S_1/S_0$$

$$2.264P_9 + 3.122 P_{10} = S_2/S_0$$

$$2.481P_8 + 3.509P_9 + 3.155 P_{10} = S_3/S_0$$

$$2.775P_7 + 3.993P_8 + 3.474P_9 + 3.202 P_{10} = S_4/S_0$$

$$3.146P_6 + 4.635P_7 + 3.989P_8 + 3.596P_9 + 3.099 P_{10} = S_5/S_0$$

$$3.717P_5 + 5.468P_6 + 4.608P_7 + 3.979P_8 + 3.585P_9 + 3.144 P_{10} = S_6/S_0$$

$$4.624P_4 + 6.670P_5 + 4.991P_6 + 4.554P_7 + 4.059P_8 + 3.318P_9 + 3.231 P_{10} = S_7/S_0$$

$$6.165P_3 + 8.605P_4 + 6.712P_5 + 5.465P_6 + 4.685P_7 + 4.000P_8 + 3.611P_9 + 3.000P_{10} = S_8/S_0$$

$$9.697P_2 + 12.157P_3 + 8.687P_4 + 6.615P_5 + 5.455P_6 + 4.625P_7 + 4.000P_8 + 3.571P_9 + 3.000 P_{10} = S_9/S_0$$

$$P_1 = 1 - \sum_{i=2}^n P_i$$

将表达式中有关对应数据代入,解上述方程组得数据如表 2,速率分布曲线如图 4。

表 2 各速率区间内韧皮部 CaO 中 $^3\text{H-H}_2\text{O}$ 与 ^{14}C -同化物运输的 P_i 值

速率/(cm · h ⁻¹)	$P_{^3\text{H}}/\%$	$P_{^{14}\text{C}}/\%$	速率/(cm · h ⁻¹)	$P_{^3\text{H}}/\%$	$P_{^{14}\text{C}}/\%$
0.0~0.5	7.12	4.68	2.5~3.0	10.77	11.68
0.5~1.0	14.18	10.56	3.0~3.5	7.97	9.97
1.0~1.5	15.45	11.55	3.5~4.0	6.53	8.86
1.5~2.0	16.08	14.65	4.0~4.5	4.46	7.12
2.0~2.5	12.60	12.47	4.5~5.0	4.84	8.46

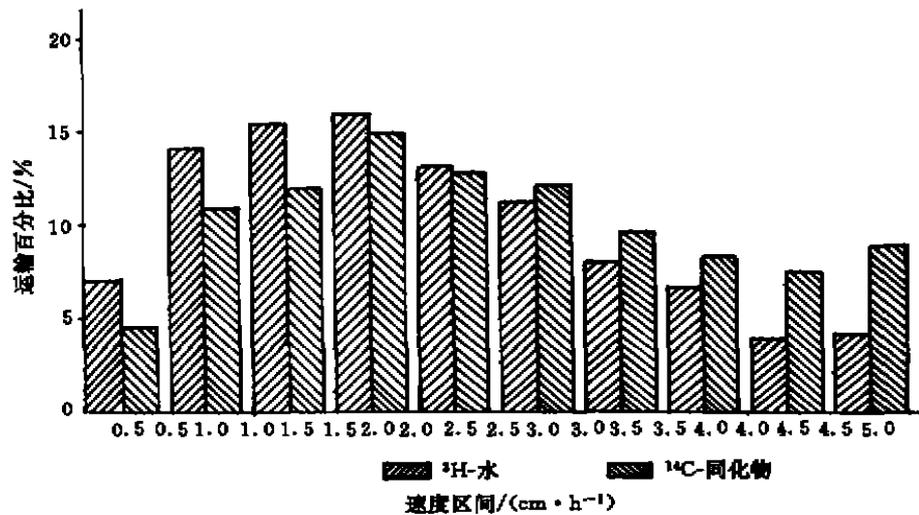


图 4 韧皮部 CaO 中 $^3\text{H-H}_2\text{O}$ 与 ^{14}C -同化物运输速率分布曲线

比较 $^3\text{H-H}_2\text{O}$ 与 ^{14}C -同化物在韧皮部中运输的速率分布曲线,可以发现:① $^3\text{H-H}_2\text{O}$

和¹⁴C-同化物在韧皮部中运输的速率分布曲线的变化趋势相似,因此可认为³H-H₂O与¹⁴C-同化物在韧皮部中有伴随运输的关系。②³H-H₂O与¹⁴C-同化物的速率分布曲线间也略有差异,表现为³H-H₂O的速率分布曲线明显向低速区漂移,0~2.5 cm/h的速率时运移的³H-H₂O占65.43%,加权速率平均值^[5] $V_{WH}=2.102$ cm/h。而¹⁴C-同化物的速率分布曲线在高速区相对较高,在0~2.5 cm/h的速率时运输的¹⁴C-同化物占53.91%,加权速率平均值 $V_{WC}=2.454$ cm/h。

3 小结与讨论

由图4可明显看出,同化物分子由源向库运输时,其运输速率分布曲线呈连续分布,且在低速区所对应运输的同化物比例较小,然后逐步提高,在中等速率区达最大值,在高速区又逐步下降,由此可见:

同化物液体分子的运输速率分布曲线与气体分子的麦克斯韦速率分布曲线相似,不同的是,液体分子运输的速率为 $0\sim V_{max}$,而不是 $0\sim\infty$ 。任一速率 $V_1\sim V_2$ 曲线下的矩形小面积表示该区间内同化物运输量的相对百分比,或表示该速率区间内液体分子数目占总液体分子数目的相对比值;如果速率区间取得愈小,则该矩形面积的数目就愈多,即 P_i 的个数就愈多,这许多个矩形面积的总和就愈接近于分布曲线下方的总面积,即

$$\sum_{i=1}^n P_i = 1$$

也即表示速率分布在由 $0\sim V_{max}$ 的整个速率区间内的所有同化物的相对百分比的总和为100%。与气体分子3种统计速率的定义、求解、计算相似^[1],也可求出液体分子的最概然速率、平均速率、均方根速率。定义液体分子速率分布函数

$$P(V) = \frac{dN}{N \cdot dV}$$

其定量关系有待进一步计算得出。

如果采用某些方法仅测定 $0\sim V_{max}$ 的某一速率值来表示同化物的运输速率,必然会产生较大的误差,且不能代表同化物在输导系统中的真正的运输速率,这也就是许多研究运输的生理学家普遍认为涉及养分运输的速率测定比较困难的原因。

造成同化物在韧皮部中运输时的多速率现象的原因可分为:①生理的原因。筛管-伴胞复合体中线粒体数量和活性的侧向和纵向的差异;②结构的原因。筛管腔截面积、筛板面积、筛板上筛孔孔径大小及数量的差异,筛管纵束内液流速率可能产生的分档,若筛管中空,且壁面光滑,筛管内的液流速率会产生抛物面分布,满足泊肃叶定律^[6]。但由于筛管纵束内含有大量穿孔的筛板,筛管腔内含有许多内含物(如内质网、质体、P-蛋白体、微丝、微管等),会对纵向运动的液流产生沿程阻力和局部阻力,并产生较大的扰动作用,使得筛管纵束内各分子液流速率趋于一致。

韧皮部中筛管束间解剖结构的差异对同化物运输速率分布曲线的可能影响是:扩散作用可能会使速率分布曲线同时向高速区和低速区漂移;交换作用会使速率分布曲线向低速区漂移;筛管-伴胞复合体的生理促进作用可能使速率分布曲线向高速区漂移;筛管纵束间结构差异所造成的各相对独立流速的多速率效应,理论上可能使速率分布曲线的

分布区分散;源库两端的膨压陡度增大,会使速率分布曲线向高速区漂移,相反,则向低速区漂移。根据葛才林等^[3]提出的由所测得的同化物运输速率分布曲线可用公式 $V_w = \sum_{i=1}^n P_i \frac{V_{i-1} + V_i}{2}$ 计算不同处理的同化物运输速率的加权平均值,由此结果可知同化物在不同情况下(不同的处理即同化物运输与水分关系的不同、源库浓度差的大小不同、库容量即库拉力的不同、温度高低不同等)的运输加快速率平均值有明显的差异。

本研究中 V_{max} 为 5 cm/h,在库拉力增大或正常生理条件下,同化物分子或水分子运输的 V_{max} 可达十几到几十 cm/h^[3,7],其速率分布曲线的建立方法同上。

[参考文献]

- [1] 东南大学等7所工科院校编.物理学(上册,第3版)[M].马文蔚,柯景凤改编.北京:高等教育出版社,1994.259-267.
- [2] 刘新,葛才林,罗时石,等.韧皮部同化物运输和水分伴随运移定量关系的示踪动力学研究[R].江苏农学院学报,1998,19(3):33-36.
- [3] 葛才林,罗时石,龚荐,等.作物输导系统光合产物运输速度分布曲线的测定[J].北京:原子能出版社,1996.
- [4] 刘新,葛才林,刘巨辉,等.作物养分运输示踪动力学研究中标记¹⁴C-蔗糖溶液的制备[J].江苏农学院学报,1998,19(2):76.
- [5] 葛才林,罗时石,龚荐,等.作物输导系统光合产物运输速度分析和加权平均速度测定[R].北京:原子能出版社,1996.
- [6] 王学恕,罗庆玉,陈进国,等.物理学[M].沈阳:辽宁科学技术出版社,1993.
- [7] [英]贝克 D A.植物体内的运输现象[M].祝宗岭,译.北京:科学出版社,1981.

Research on the liquid molecular velocity distribution graph of cotton fruit branch

LIU Xin¹, GE Cai-lin², LUO Shi-shi², MA Fei², GONG Jian²

(1 Department of Physics, Science College, Yangzhou University, Yangzhou 225002, China; 2 Department of Agronomy, Agricultural College, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: By using the double tracer, the introduction of ¹⁴C-sucrose into the phloem of cotton stem and ³H-water into xylem of cotton stem are researched in this experiment. The photosynthate in phloem transports by liquid form and the water of the liquid mainly comes from the xylem. The result shows that the photosynthate and the water from xylem transportation in phloem are closely interrelated. The method for measuring the velocity distribution graph is established when the photosynthate transports along the phloem of cotton stem from source to pool. The transportation velocity of photosynthate and water molecule distributes from zero to the maximum velocity, and their graphic form is similar to that of gas molecule.

Key words: photosynthate; xylem; liquid transportation; velocity distribution graph; cotton fruit branch