

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ **В.А. Кратасюк**
подпись

« » 2019г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

03.03.02 - Физика

Модельная оценка потери водопроводимости хвойных

Руководитель _____
подпись, дата

канд. биол. наук

И.В. Свидерская

Выпускник _____
подпись, дата

А.А. Никифоров

Красноярск, 2019

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Модельная оценка потери водопроводимости клеток хвойных» содержит 34 страницы текстового документа, 18 иллюстраций, 1 таблицу, 53 использованных источников.

КАВИТАЦИЯ ЗАМЕРЗАНИЯ-ОТТАИВАНИЯ, ЭМБОЛИЯ, ТРАХЕИДА, КСИЛЕМА, ГОДИЧНОЕ КОЛЬЦО, ТРАХЕИДОГРАММА, ВОДОПРОВЕДЕНИЕ.

Объект исследования – трахеидограммы годичных колец.

Цель работы — выяснить, каким образом тот факт, что годичное кольцо состоит из водопроводящих клеток разного диаметра, влияет на процент потери проводимости в связи с замерзанием-оттаиванием воды в проводящих клетках.

Задачи: 1) разработать теоретический метод оценки потери водопроводимости клеток ксилемы в связи с замерзанием-оттаиванием воды как функции их диаметра, 2) сравнить теоретическую потерю водопроводимости различных годичных колец, которые состоят из разного количества клеток разного размера.

Создание теоретического метода оценки потери проводимости и сравнение годичных колец является актуальным направлением, так как на сегодняшний день существуют только экспериментальные методы исследования, которые не дают возможности исследования годичных колец.

В работе представлен теоретический метод оценки потери проводимости проводящих элементов. Показано, что при увеличении проводимости трахеидограммы ее потеря проводимости может не меняться, и, наоборот, при одинаковой начальной проводимости двух трахеидограмм процент потери их проводимости разнится.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
1 Обзор литературы	5
1.1 Механизм транспорта воды от корней к кроне.....	5
1.2 Строение водопроводящей ткани.....	5
1.3 Кавитация и эмболия в проводниках	6
1.3.1 Кавитация, вызванная водным стрессом.....	7
1.3.2 Кавитация замерзания-оттаивания.....	9
1.3.2.1 Период замерзания	10
1.3.2.2 Период оттаивания	15
1.3.3 Количественное описание эмболии	16
1.3.4 Методы создания и измерения потери водопроводимости	17
1.4 Комбинация гидравлических и механических функций ксилемы	18
2 Материалы и методы	Error! Bookmark not defined.
2.1 Метод по оценке водопроведения.....	Error! Bookmark not defined.
2.2 Оценка потери водопроводимости по разработанному методу.....	Error! Bookmark not defined.
3 Результаты и обсуждение	Error! Bookmark not defined.
Заключение	Error! Bookmark not defined.
Список использованных источников	25

ВВЕДЕНИЕ

Ксилема, водопроводящая ткань деревьев, имеет две основных функции: обеспечение водой фотосинтезирующих элементов для накопления углерода и механическая устойчивость. Для депонирования углерода вследствие процесса фотосинтеза деревьям требуется постоянный приток воды. Скорость эвапотранспирации напрямую зависит от проводимости клеток ксилемы: чем больше их поперечный размер, тем больше воды будет проходить. Однако, дерево неминуемо теряет проводимость в течении своей жизни. Поэтому для многолетних растений критически важен вторичный рост – образование новых проводящих клеток.

Главной угрозой потери проводимости деревьев, растущих в северных широтах, являются заморозки. Циклы замерзания-оттаивания воды в проводящих элементах ксилемы могут приводить к их дисфункции и, как следствие, замедлению роста или даже гибели растения. Этот риск увеличивается с увеличением диаметра клетки.

Для выполнения обеих функций и учета риска дисфункции годичные кольца должны состоять из клеток оптимального размера.

На сегодняшний день ученые для измерения потери проводимости используют исключительно экспериментальные методы, которые требуют большого количества часов для их проведения и специального оборудования. Но главный их недостаток заключается в невозможности оценки потери проводимости отдельных годичных колец.

Цель работы — выяснить, каким образом тот факт, что годичное кольцо состоит из водопроводящих клеток разного диаметра, влияет на процент потери проводимости в связи с замерзанием-оттаиванием воды в проводящих клетках.

Задачи: 1) разработать теоретический метод оценки потери водопроводимости клеток ксилемы в связи с замерзанием-оттаиванием воды как функции их диаметра, 2) сравнить теоретическую потерю водопроводимости различных годичных колец, каждое из которых состоит из разного количества клеток разного размера.

1 Обзор литературы

1.1 Механизм транспорта воды от корней к кроне

Для фотосинтеза деревьям требуется поднимать воду из почвы, где по корням через ствол она попадает в крону к листьям. По современным представлениям подъем воды от корней к кроне происходит по механизму сцепления-натяжения (Dixon, et al., 1895). Подъем воды происходит при отрицательном гидростатическом давлении. Солнечный свет обеспечивает энергией молекулы воды в порах-капиллярах микроволокон целлюлозы, эта энергия превосходит скрытую теплоту парообразования, и водородные связи на границе вода-воздух в миниске разрываются. Капиллярные силы препятствуют возврату границы раздела внутрь клетки с ее поверхности, и вода ниже границы раздела оказывается под отрицательным гидростатическим давлением. Поэтому транспорт воды в дереве принято называть пассивным, так как для подъема воды к фотосинтезирующим элементам дерево не затрачивает собственной энергии.

Самое низкое давление на дистальном конце (листья). Это отрицательное давление передается вниз до воды в почве через относительно узкие наполненные водой каналы клеточных стенок (поры) и через относительно более широкие каналы проводящих элементов ксилемы (сосуды и трахеиды) (Bohm, 1893; Dixon, et al., 1895; Tyree, et al., 1994; Sperry, et al., 1996; Tyree, 1997; Cochard, et al., 2000; Tyree, et al., 2002).

1.2 Строение водопроводящей ткани

Хвойные отличаются меньшим размером клеток водопроводящей ткани. Водопроводящая ткань хвойных, древесина, состоит из клеток двух типов: трахеальных и паренхимных. Трахеальные клетки представлены трахеидами. Зрелая ксилема более чем на 90% состоит из трахеид - мертвых клеток в виде полых трубок, наполненных водой (Эсая, 1969; Чавчавадзе, 1979). Трахеиды “рождаются” наполненными и должны такими оставаться, чтобы выполнять свою функцию по транспорту воды (Venturas, et al., 2017).

Трахеиды связаны между собой порами. У хвойных древесных растений в порах имеется торус, т.е. утолщение в центральной части поровой мембранны, которое несколько шире отверстия окаймленной поры (рис. 1) (Venturas, et al., 2017).

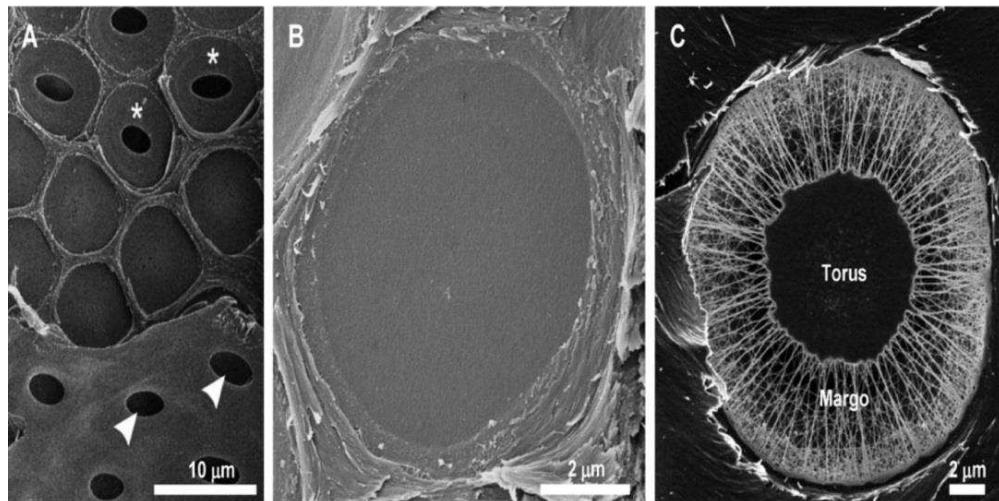


Рисунок 1 – межклеточное пространство с порами и мембранны пор. (А) Пространство между сосудистыми клетками ствола гибрида тополя (*Populus trichocarpa* * *deltoides*). У пор в верхней части фото удалены мембранны; У пор в середине рисунка мембранны сохранены, но отсутствует поровая граница, направленная лицом к наблюдателю; В нижней части рисунка поры отображают апертуру пор с другой стороны клеточной стенки (показано стрелками). Фотограф: Lenka Plavcova. (В) Поверхность поровой мембранны покрытосеменных (*Acer platanoides*) с гомогенной перфорацией. Фотограф: Brendan Choat. Поровая мембрана хвойных (*Picea glauca*) с типичной для хвойных структурой торус-марго. Фотограф: Amanda Schoonmaker. Масштаб каждой фотографии указан в левом нижнем угле (Venturas, et al., 2017)

В поперечном сечении форма трахеид в семействе Сосновых чаще всего напоминает прямоугольник, реже пяти- или шестиугольники, однако поперечный размер трахеид и сосудов принято называть диаметром.

Длину трахеиды вдоль ствола дерева называют аксиальным размером. Радиальный и тангенциальный диаметр трахеиды – это расстояния от одной срединной ламеллы до следующей и перпендикулярное к нему соответственно. В тангенциальный и радиальный диаметры трахеиды входят размеры клеточных стенок и величина того пространства, где проходит вода (люмен).

1.3 Кавитация и эмболия в проводниках

Поднимаясь в стволе дерева под отрицательным давлением, вода находится в метастабильном состоянии. Вода пребывает в жидким состоянии, но при определенных условиях помимо жидкой фазы могут образовываться газовые пузыри. Этот процесс называется кавитацией. Если

давление в таком пузыре больше по абсолютной величине давления окружающей его воды, то он разрастается и занимает весь объем люмена, что приводит к дисфункции проводящей клетки. Такое явление называется эмболией (Sperry, et al., 1988; Pittermann, et al., 2006; Sevanto, et al., 2012; Venturas, et al., 2017).

Разделяют два вида кавитации (рис. 2): кавитация замерзания-оттаивания, которая происходит во время резкого перепада температур (Sucoff, 1969; Ewers, 1985; Pittermann, et al., 2003; Mayr, 2007) и кавитация, называемая водным стрессом, которая происходит во время засушливых периодов при недостатке воды (Sperry, et al., 1988).

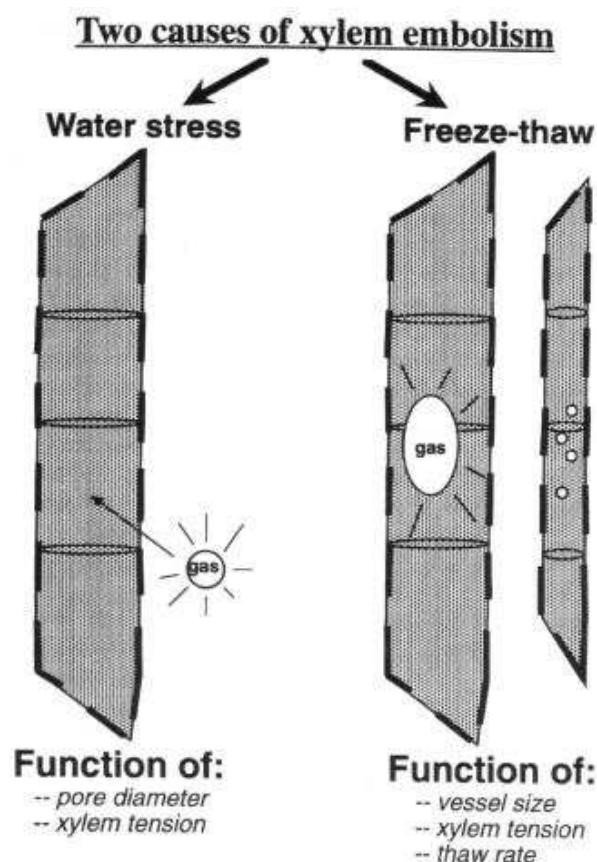


Рисунок 2 – Диаграмма сравнения двух видов эмболии с принципиально различными путями возникновения пузырей в трахеиде: водный стресс и циклы замерзания оттаивания. При водном стрессе воздух попадает в проводник из соседних проводников, при замерзании-оттаивании пузыри газа образуются в самом проводнике.

Внизу перечислены главные причины их возникновения (Langan, et al., 1997)

1.3.1 Кавитация, вызванная водным стрессом

Эмболия, как следствие недостатка воды в ксилеме, объясняется гипотезой “эйр-сидинг” (“air-seeding” hypothesis) (Sperry, et al., 1988). Когда

газовые пузыри из эмболизированного проводника ($P_a = 0$) попадают в функционирующий, наполненный жидкостью, проводник ксилемы ($P_x < 0$) через мембранные поры, тот заполняется воздухом. Вода при этом вытесняется из лumen и проникает в клеточные стенки проводника. Разница давлений, требуемая для прохождения воздушного пузыря через идеальную цилиндрическую мембрану поры, может быть получена из уравнения:

$$P_{min} = -\frac{4\Gamma \cos(\theta)}{D_c} \quad (1)$$

где P_{min} – наиболее низкое давление, которое может создать мениск, Γ – поверхностное натяжение (Н/м), θ – контактный угол между жидкостью и поверхностью капилляра и D_c – диаметр капилляра (м) (Venturas, et al., 2017).

Эйр-сидинг в хвойных и покрытосемянных немного различен из-за различия в структуре их поровых мембран. Поры хвойных имеют торус и кольцо вокруг торуса, называемого “марго” с очень низким сопротивлением к потоку воды (Pittermann, et al., 2005). Когда проводник подвергается эмболии, мембрана отклоняется в сторону внешней части клеточной стенки, от эмболизированного проводника, и торус закрывает проход для распространения воздуха из эмболизированной трахеиды. Однако такое строение мембран пор у хвойных не дает полной гарантии от распространения воздуха. Современное представление о возможных механизмах прохождения воздуха через мембрану поры трахеиды подразумевает зависимость эйр-сидинга от давления (Cochard, et al., 2009; Delzon, et al., 2010). Количество эмболизированных проводников увеличивается с увеличением значения давления в проводнике (Cochard, et al., 2009; Delzon, et al., 2010; Jansen, et al., 2012; Bouche, et al., 2014).

Для запуска процесса эйр-сидинг требуется наличие уже эмболизированных проводников (рис. 3). Это условие легко выполнимо, так как дерево постоянно подвержено механическим повреждениям (опадение листьев, физиологическое старение корней, пожары, штормы и др.) (Venturas, et al., 2017).

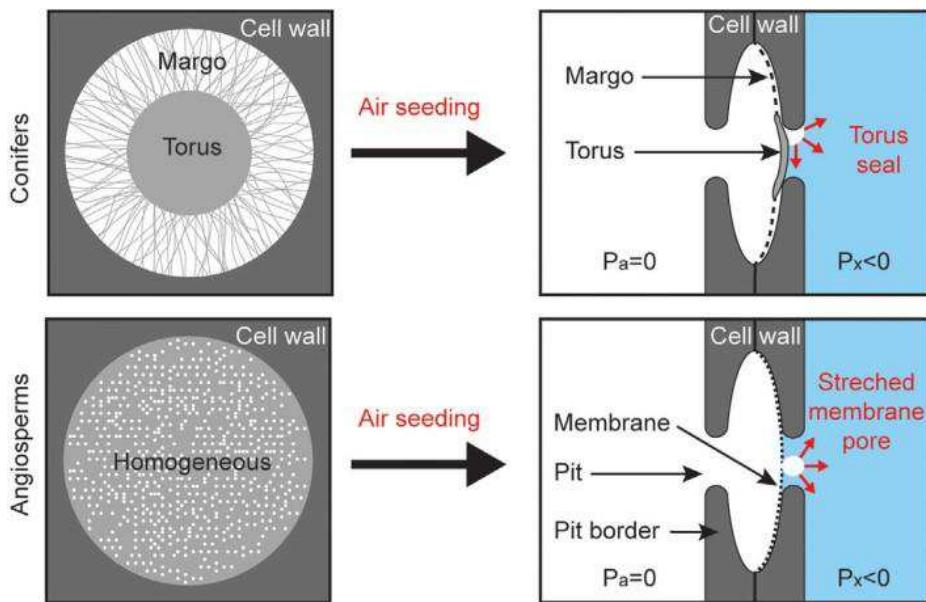


Рисунок 3 – Механизм эйр-сидинг в условиях водного стресса для хвойных и покрытосеменных. Разница давлений (ΔP) между заполненным воздухом проводником ($P_a = 0$) и прилегающим функционирующем проводником, заполненным водой ($P_x < 0$), заставляет мембрану поры отклоняться и заслонять проход через пору. В хвойных воздух проникает в функционирующие проводники, когда ΔP больше давления, которое может выдержать пора, перекрытая торусом, или когда ΔP велика настолько, чтобы сместить торус с места перекрытия
(Venturas, et al., 2017)

1.3.2 Кавитация замерзания-оттаивания

Циклы замерзания-оттаивания являются одним из двух главных процессов, которые могут привести к эмболии проводящих элементов ксилемы древесных растений (Mayr, 2007), и вызваны они, очевидно, перепадами температур.

Пузыри газа формируются во время замерзания и расширяются во время оттаивания (*thaw expansion hypothesis*) (Sucoff, 1969; Ewers, 1985; Davis, et al., 1999; Pittermann, et al., 2003; Pittermann, et al., 2006; Mayr, 2007). В период замерзания труднорастворимый во льду воздух выделяется из воды, и образуются полости с газом (Pittermann, et al., 2003; Pittermann, et al., 2006; Mayr, 2007; Sevanto, et al., 2012). Если лед тает слишком быстро, то газ в пузырях не успевает растворяться в воде, и, из-за большего давления внутри газовых пузырей, они расширяются и заполняют весь объем проводника, что приводит к потере его проводящей функции (Hacke, et al., 2001; Pittermann, et al., 2006; Sevanto, et al., 2012).

1.3.2.1 Период замерзания

В период замерзания жидкость в ксилеме превращается в лед, а выделившиеся из нее газы формируются в пузыри. Механизм формирования этих пузырей определяет, как структура ксилемы влияет на вероятность эмболии. Существует 4 теоретически возможных механизма образования пузырей во время замерзания: гомогенная нуклеация, гетерогенная нуклеация, формирование пузырей с помощью сегрегации газов и air-seeding (распространение воздуха от эмболизированной трахеиды к функционирующей через связывающие их поры) (Sevanto, et al., 2012).

Также нужно различать термины *нуклеация* и *кавитация*. При кавитации пузыри газа образуются из жидкой фазы в местах низкого давления и при постоянной температуре, а нуклеация - это общий термин, обозначающий процесс спонтанного формирования новой фазы в объеме вещества уже существующей фазы. В литературе чаще встречается термин *кавитация*, но это лишь частный случай *нуклеации* (Holttu, et al., 2002).

Первые два механизма (гомогенная и гетерогенная нуклеация) маловероятны, т.к. они требуют давления в трахеидах порядка 100 МПа, тогда как экспериментальные данные говорят о том, что реальное давление в проводящих клетках имеет порядок 0,1-10 МПа (Taiz, et al., 2002; Sevanto, et al., 2012).

Формирование пузырей в результате сегрегации газов, в отличии от двух вышеупомянутых механизмов, не требует такого высокого давления и является наиболее вероятным механизмом (Sevanto, et al., 2012).

Вероятность эмболии в этом случае зависит от многих факторов. Но обычно выделяют размер проводника (диаметр люмена) и давление в ксилеме (Davis, et al., 1999; Pittermann, et al., 2003; Pittermann, et al., 2006; Charrier, et al., 2014). Риск эмболии увеличивается с увеличением размера диаметра: чем больше диаметр, тем большее количество газов в нем находится. При большем количестве газов образуются пузыри большего размера, которым, для «разрастания» требуется меньшее отрицательное давление(Pittermann, et al., 2006; Mayr, 2007; Sevanto, et al., 2012).

Считается, что замерзание жидкости в ксилеме происходит центростремительно, двигаясь от стенок трахеиды к центру люмена. Воздух вытесняется из кристаллической решетки и в центре образуются пузыри (Robson, et al., 1988; Pittermann, et al., 2006). Объем таких пузырей пропорционален объему воды, из которой они были вытеснены (рис. 4). Объем этой воды, в свою очередь, будет являться функцией линейных размеров люмена (Pittermann, et al., 2006).

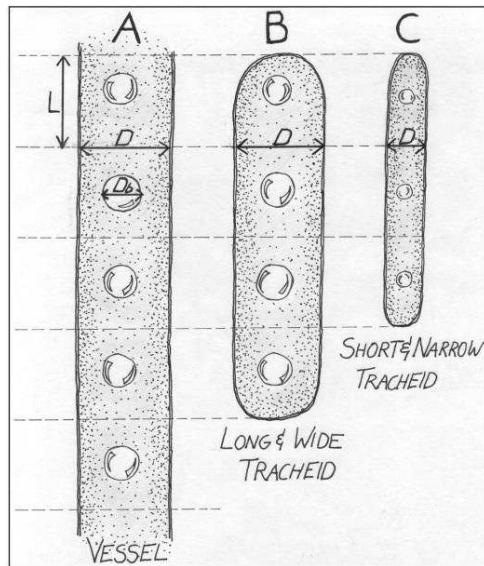


Рисунок 4 – Простая геометрическая модель отношения между размером пузыря и размером проводника. D – диаметр проводника, L – расстояние между соседними пузырями, D_b – диаметр пузыря

В другой теоретической работе (Sevanto, et al., 2012) делается допущение относительно движения замерзания внутри трахеиды. Принимается, что во время замерзания граница раздела между жидкой и твердой фазой является плоской и движется от одной стенки трахеиды к противоположной, что ведет за собой увеличение концентрации газов в еще не замерзшей части трахеиды, т.к. молекулы газа плохо растворяются во льду. Это допущение возможно, из-за того, что значение размера проводящей клетки на несколько порядков меньше размера ствола дерева, корней или веток (замерзание ксилемы предполагается радиальным: от коры к сердцевине). Вероятность образования пузырей газа пропорциональна концентрации газов в водном растворе ксилемы. Другими словами, пузыри образуются во время замерзания в той части трахеиды, которая еще не замерзла, и по мере ее замерзания вероятность их формирования увеличивается. Чем больше проводник и чем медленнее идет замерзание, тем больше изначально в нем газа и тем больше времени на появление пузырей большего размера. При высокой скорости замерзания количество образовавшихся пузырей будет больше, но их размер будет меньше, и во время оттаивания они легче растворяются в воде (рис. 5).

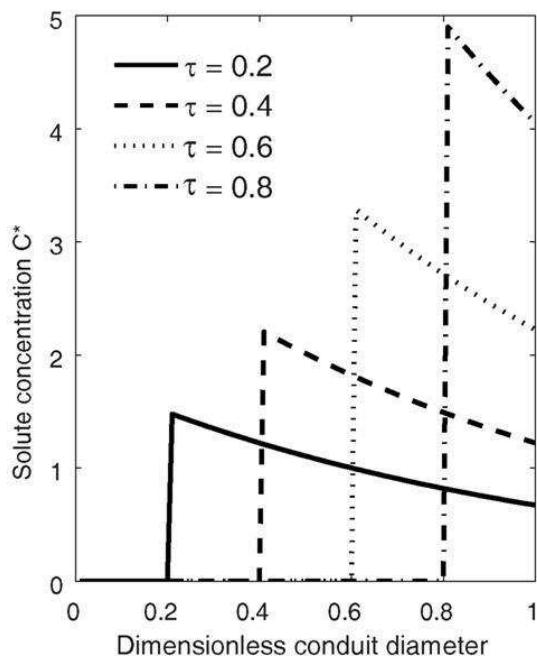


Рисунок 5 – Стационарная система координат, отображающая распределение концентрации растворенных веществ (C^*) в трахеиде по ее объему в разные промежутки времени замерзания (τ) (Sevanto, et al., 2012)

Важно также принимать во внимание, что температура образования льда может сильно варьироваться. Как говорилось ранее, водный раствор в ксилеме находится в метастабильном состоянии, следовательно, температура нуклеации льда имеет отрицательное значение и зависит от размеров органических и неорганических частиц в этом растворе. Размер частиц способных попасть в трахеиду определяется размером пор (рис. 6). Средний или максимальный размер пор пропорционален размеру самой трахеиды (Wheeler, et al., 2005; Holttu, et al., 2011). Таким образом, можно говорить о том, что трахеиды с меньшим диаметром менее подвержены кавитации еще и потому, что они требуют понижения до более низких температур для замерзания (Lintunen, et al., 2013).

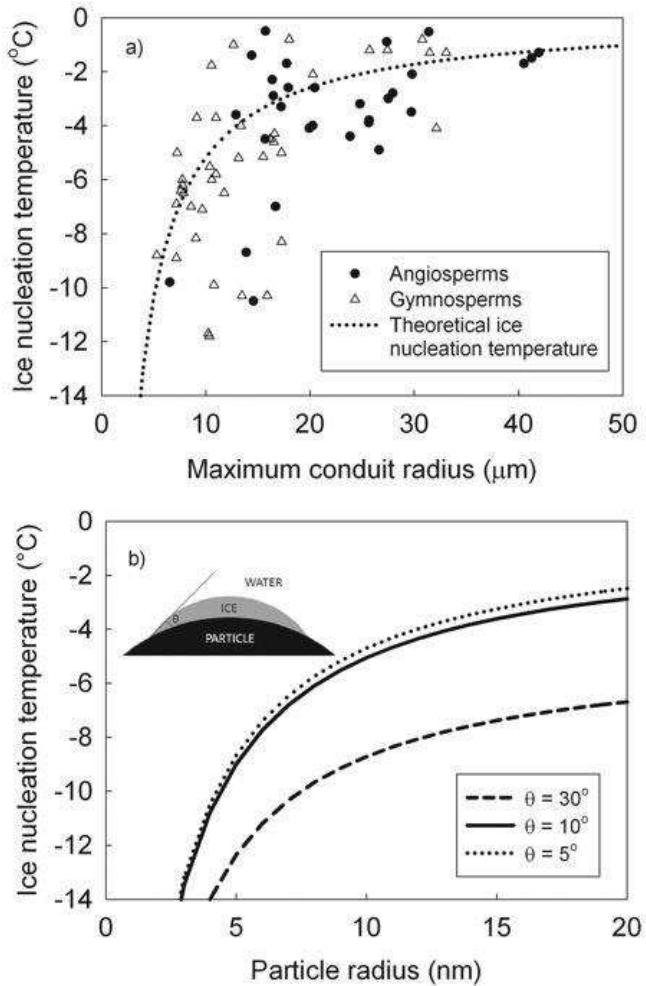


Рисунок 6 – (а) значения ($n = 70$) температура нуклеации льда в воде в деревьях и максимальный радиус проводников. Самые узкие проводники были найдены в хвойных, а самые широкие в лиственных. Пунктирная линия – это теоретическая кривая. (б) Теоретическое отношение между температурой нуклеации льда и радиусом оледенелых частиц. Температура нуклеации льда считается достигнутой, если вероятность нуклеации превышает 0.5 в минуту для образца объемом 3 cm^3 (цилиндр с радиусом 1 см и объемом 1 cm^3) (Lintunen, et al., 2013)

Еще один фактор, влияющий на количество эмболизированных трахеид – это минимальная температура при замерзании. Процент потери проводимости в связи с эмболией трахеид (PLC) после цикла замерзания-оттаивания значительно увеличивается с понижением минимальной температуры при замерзании (Charrier, et al., 2014). Водный потенциал на границе лед-жидкость понижается с понижением температуры со скоростью примерно -1 МПа/К (Hansen, et al., 1988; Cavender-Bares, 2005; Charrier, et al., 2014). Эффект, оказываемый понижением температуры на водный потенциал, может привести к увеличению газовых пузырей или к процессу air-seeding (рис. 7). Однако, виды с меньшим диаметром проводящих клеток меньше подвержены увеличению потери водопроводимости с понижением температуры (рис. 8) (Charrier, et al., 2014). Так, например, проводимость

клеток корней вида *Pinus contorta* практически не меняется при понижении минимальной температуры при замерзании до -15°C (Pittermann, et al., 2003).

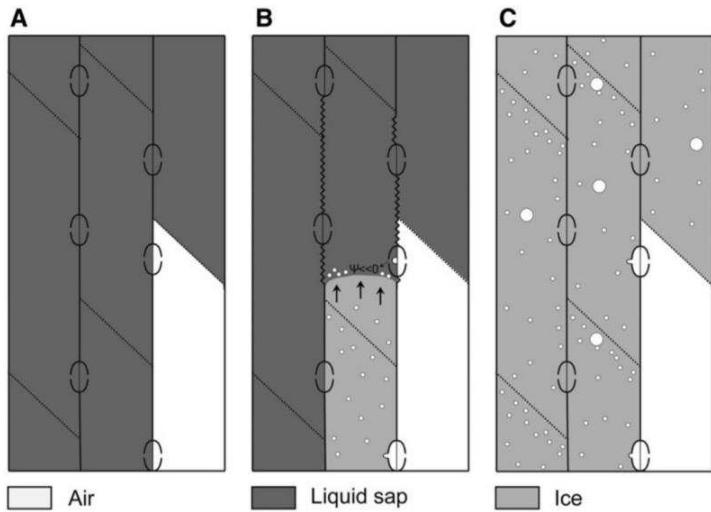


Рисунок 7 – предполагаемый механизм эмболии замерзания-оттаивания. В умеренно дегидрированных образцах перед замерзанием присутствуют заполненные воздухом (белый цвет) сосуды (А). Во время замерзания лед (серый цвет) продвигается по сосуду (показано стрелками). Воздух выделяется возле поверхности лед-жидкость и локальное значение водного потенциала ($\Psi \ll 0$) стимулирует процесс air-seeding из заполненных воздухом соседних проводников (В). Пузыри с различным диаметром оказываются захваченными движущимся ледяным фронтом (С) (Charrier, et al., 2014)

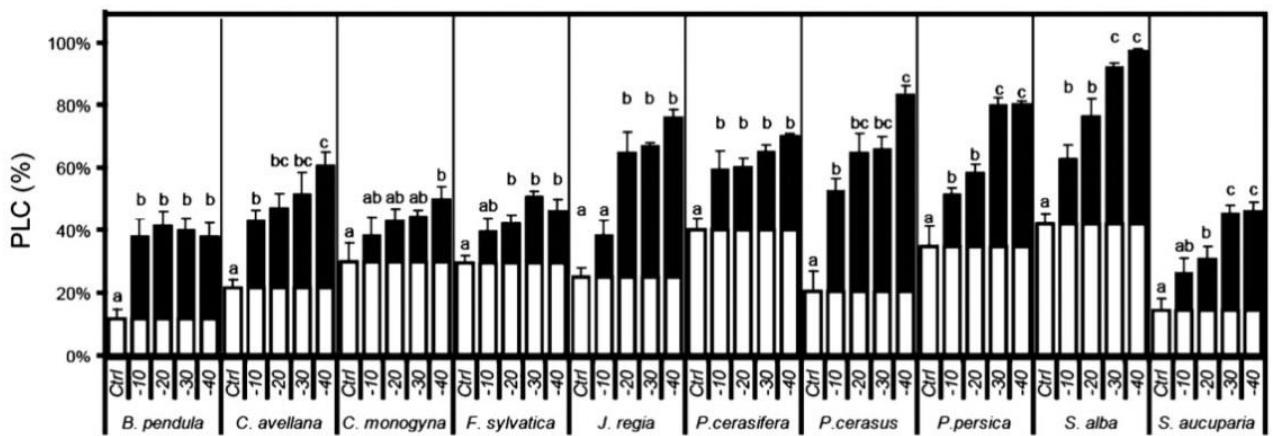


Рисунок 8 – PLC (процент потери проводимости элементов ксилемы) после дегидрации до водного потенциала, соответствующего 12% PLC (контроль), и экспозиция, отображающая PLC после цикла замерзания-оттаивания при различных минимальных температурах (-10°C , -20°C , -30°C , -40°C). Чёрные части колонок показывают отличие в потере проводимости (PLC) от контроля. Буквы обозначают значительную разницу в потере проводимости внутри каждого вида (Charrier, et al., 2014)

Во время замерзания в оставшейся незамерзшей части люмена на границе лед-жидкость увеличивается концентрация не только газов, но и других растворенных веществ (KCl, NaCl и др.) (Sevanto, et al., 2012; Charrier,

et al., 2014). Эта концентрация увеличивает давление в ксилеме, увеличивая осмотическое давление воды в незамерзшей части трахеиды (Taiz, et al., 2002). Требуемое (пороговое) значение давления воды для механизма air-seeding зависит от поверхностного натяжения воды и диаметра пор на клеточной стенке (Sperry, et al., 1988; Holtta, et al., 2002). Такое давление будет требовать концентрацию солей порядка 100-1000 моль/м³, и может быть легко получено при их растворении во время замерзания (Sevanto, et al., 2012).

Если формирование пузырей во время замерзания будет происходить из-за увеличения давления воды в ксилеме в результате растворения солей, то air-seeding – наиболее вероятный механизм (Pittermann, et al., 2003; Sevanto, et al., 2012).

1.3.2.2 Период оттаивания

Эмболия трахеид, вызванная циклами замерзания-оттаивания, в основном происходит во время оттаивания. По гипотезе ‘формирования пузырей’ (*‘thaw-expansion hypothesis’* или *‘bubble formation hypothesis’* (Sucoff, 1969; Ewers, 1985; Davis, et al., 1999; Hacke, et al., 2001; Pittermann, et al., 2003; Pittermann, et al., 2006)) во время оттаивания пузыри меньше определенного критического размера растворяются в жидкости. А пузыри, чей размер больше критического, начинают увеличиваться и заполняют весь проводник (рис. 9). Факторами, которые определяют, растворится ли пузырь, являются: его внутреннее давление (P_b), его диаметр D_b , поверхностное натяжение жидкости в ксилеме (Γ) и давление в ксилеме (P_x). Условие расширения пузыря записывается следующим образом (Davis, et al., 1999; Pittermann, et al., 2006; Venturas, et al., 2017):

$$P_x \leq P_b - \frac{4\Gamma}{D_b} \quad (2)$$

где P_b и P_x принято считать в МПа, Γ в Н/м, D_b в метрах, чаще в микрометрах или нанометрах. Отсюда следует, что более низкое давление и больший диаметр образовавшихся во время замерзания пузырей приведет к более высокому уровню эмболии (Venturas, et al., 2017).

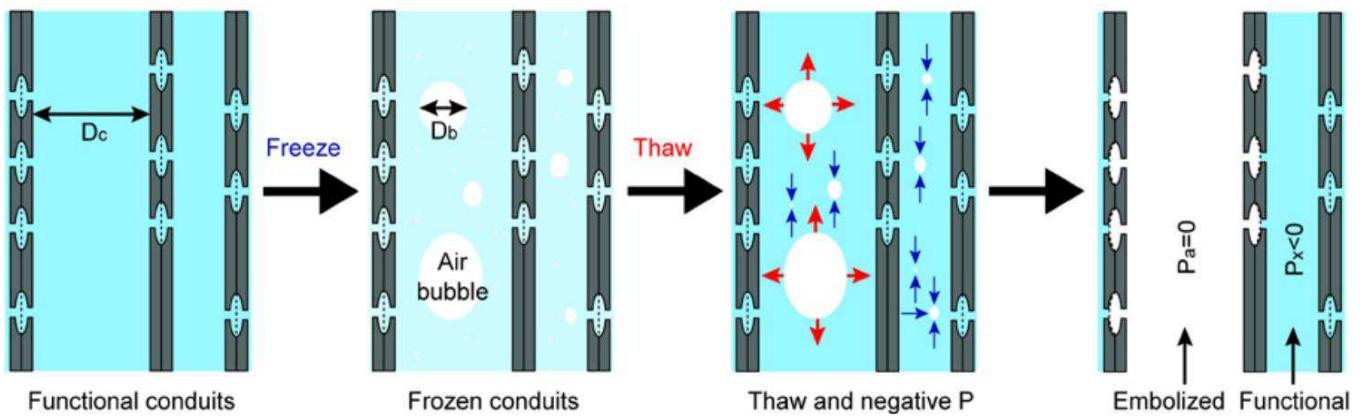


Рисунок 9 – уязвимость к эмболии, вызванной циклами замерзания оттаивания, зависит от диаметра проводника (D_c) и диаметра пузыря, наполненного воздухом (D_b). Когда вода в проводнике замерзает (криSTALLИЗУЕТСЯ) растворенный в ней воздух отделяется от воды и образует пузыри. Если пузыри достаточно маленькие они могут растворяться в воде при таянии льда (синие стрелки), но если они большие они будут увеличиваться из-за отрицательного давления в проводнике, пока он не будет эмболизирован (красные стрелки). Проводники большего диаметра сильнее подвержены кавитации замерзания-оттаивания (Venturas, et al., 2017)

Более быстрое оттаивание создает большее количество эмболизированных проводников. Такая зависимость между скоростью оттаивания и эмболией существует, возможно, потому, что газам в пузырях нужно время, чтобы раствориться в воде (Sucoff, 1969), а при высокой скорости это время минимизируется (Langan, et al., 1997; Venturas, et al., 2017).

Также потеря проводимости увеличивается с количеством циклов замерзания-оттаивания. Большее количество циклов может увеличить вероятность появления пузырей критического размера (Mayr, et al., 2003; Mayr, et al., 2010).

1.3.3 Количествоное описание эмболии

Влияние эмболии на проводимость измеряется через уменьшение гидравлического проведения (*hydraulic conductance*) (k = поток / разница давлений) потока воды под давлением в образце ксилемы. Гидравлическое проведение можно стандартизировать линейным размером проводника и получить проводимость (*hydraulic conductivity*) (K_h = скорость потока / градиент давления), далее можно записать проведение через площадь поперечного сечения проводника (K_s = скорость потока через площадь поперечного сечения / градиент давления), также можно стандартизировать

дистальной областью листа (K_L = скорость потока через дистальную область листа / градиент давления). Независимо от того, по какому размеру идет стандартизация ($K = K_h, K_S, K_L$), часто идет нормировка к начальному максимальному значению проводимости до эмболии (K_{max}). В этом случае потеря проводимости (PLC) (*percentage loss of hydraulic conductivity*) рассчитывается как (Venturas, et al., 2017):

$$PLC = 100 * \left(1 - \frac{K}{K_{max}}\right) \quad (3)$$

Если к потере проводимости приводят циклы замерзания оттаивания (*freeze-thaw events*), то добавляется нижний индекс “FT” (Pittermann, et al., 2006):

$$PLC_{FT} = 100 * \left(1 - \frac{K_{FT}}{K_{max}}\right) \quad (4)$$

Так как эмболия напрямую зависит от диаметра проводника, а проводимость пропорциональна четвертой степени диаметра проводника, процент потери проводимости иногда записывают как:

$$\% \text{ loss of conductivity} = 100 * (1 - \Sigma(d \geq d_c)^4 / \Sigma d^4), \quad (5)$$

где d_c – произвольно выбранный диаметр кавитации, $\Sigma(d \geq d_c)^4$ – сумма диаметров больших, либо равных диаметру кавитации, возведенная в четвертую степень (Davis, et al., 1999).

1.3.4 Методы создания и измерения потери водопроводимости

Существует ряд экспериментальных методов по созданию потери проводимости в лабораторных условиях (*air dehydration, air injection, centrifugation* и др.) и ряд методов по измерению потери проводимости (*acoustic emissions, air flow* и др.) с использованием формул (3), (4), (5) (Venturas, et al., 2017). Также есть попытки описать кавитацию замерзания-оттаивания с помощью теории нуклеации (Holtta, et al., 2002; Sevanto, et al., 2012; Lintunen, et al., 2013). Но для расчета водопроводимости в этом случае требуется располагать большим количеством начальных параметров (скоростью замерзания, текущей концентрацией солей и газов и др.), которые сложно измерить.

1.4 Комбинация гидравлических и механических функций ксилемы

Эффективность водопроведения напрямую зависит от длины проводника, диаметра проводящего пространства (люмена) и от количества и устройства пор, которыми связаны проводники (Pittermann, et al., 2006a; Sperry, et al., 2006a; Lachenbruch, et al., 2014). Вода встречает меньшее сопротивление при движении через люмен, чем при движении через связующие поры. Следовательно, при большей длине проводника вода проходит через поры меньшее количество раз, и общее сопротивление уменьшается. Соотношение между устойчивостью к эмболии и эффективностью водопроведения описывается гипотезой “устойчивость против эффективности” (“safety vs. efficiency” tradeoff): те свойства, которые обеспечивают устойчивость к кавитации, в тоже время уменьшают гидравлическую проводимость (рис. 10) (Hacke, et al., 2001; Gleason, et al., 2015; Venturas, et al., 2017). Как было показано ранее, с увеличением диаметра проводника увеличивается риск эмболии, при этом водопроводимость также пропорциональна диаметру проводника, но возведенному в четвертую степень (уравнение Хагена-Пуазейля) (Sperry, et al., 2006a).

Максимальной водопроводимости на уровне ткани дерево может добиться определенным отношением числа проводников разного размера (Lachenbruch, et al., 2014).

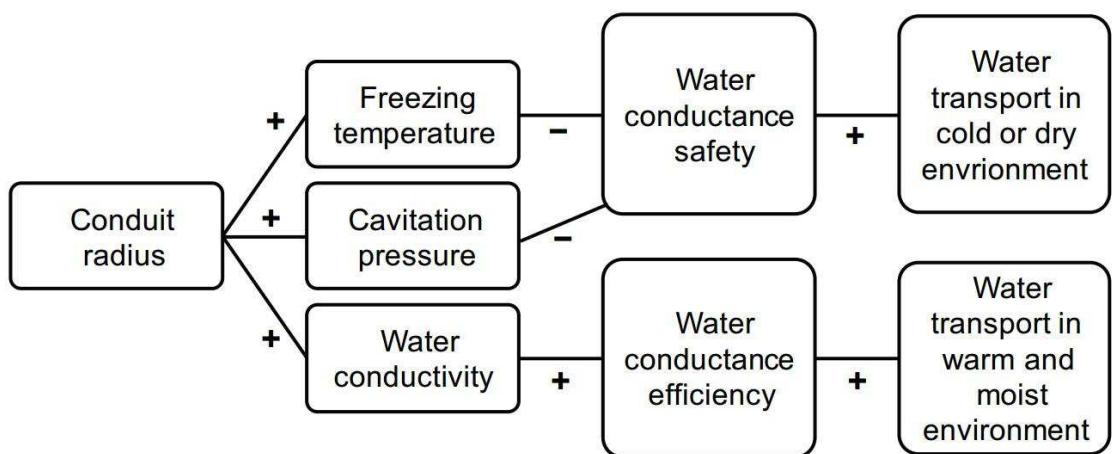


Рисунок 10 – Схематическое представление отношения между анатомией проводника и компромиссом между устойчивостью к эмболии и эффективностью на уровне всего дерева (Lintunen, et al., 2013)

Также водопроводящая ткань и отдельно каждый проводник должны обладать механической устойчивостью. Каждый проводник в отдельности должен быть устойчив к механическим воздействиям, так как вода внутри него находится под отрицательным давлением и есть риск деформации. Чтобы противостоять внутреннему отрицательному давлению, стенки проводников ксилемы укреплены лигнином и обладают двуслойной структурой (рис. 11) (Hacke, et al., 2001a). Прочность двойной стенки между соседними проводниками определяется “отношением толщины-к-ширине” (“thickness-to-span ratio”): толщина двойной стенки (t) деленная на ширину лumena (b) (Sperry, et al., 2006a; Venturas, et al., 2017). Устойчивость к эмболии часто коррелирует с соотношением $(t/b)^2$ (Lachenbruch, et al., 2014). Чтобы поддерживать данную прочность, при более широком лumenе будет более толстая двойная стенка. Виды, которые могут достигать очень низкого давления жидкости в ксилеме без кавитации, имеют высокое отношение толщины-к-ширине и более плотную структуру, видимо, чтобы избежать коллапса проводника (Venturas, et al., 2017).

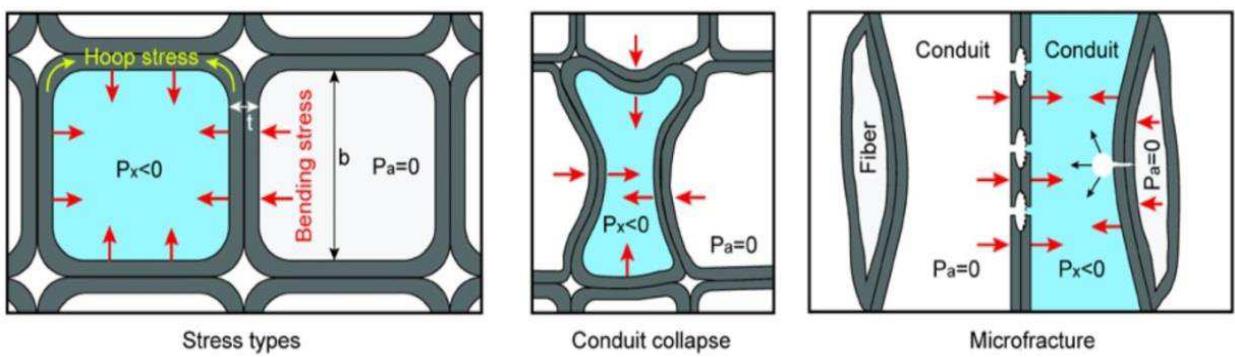
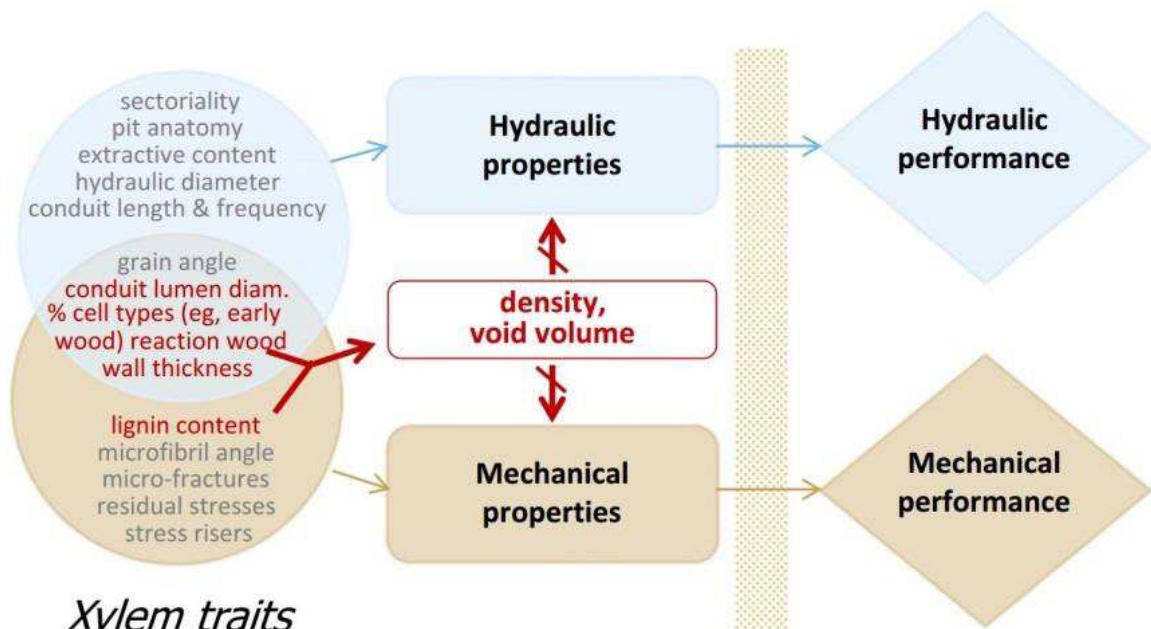


Рисунок 11 – При условиях водного стресса проводник может подвергнуться механическим повреждениям, если он не будет защищен от растягивающего (предполагаются незначительными) и изгибающего напряжения. Количество изгибающего напряжения, которое может выдержать проводник, зависит от толщины клеточных стенок (t) и ширины лumena (b). Если давление достаточно велико, проводник может деформироваться или может пойти процесс эйр-сидинг через образовавшиеся трещины в клеточных стенках (Venturas, et al., 2017)

Ксилема должна обладать механической прочностью, потому что помимо водопроведения в ее задачи входит опорная функция дерева. Жесткость и устойчивость положительно коррелируют с плотностью (Green, et al., 1999; Rosner, et al., 2007; Niklas, et al., 2010). А плотность в свое время зависит от диаметра лumena, толщины клеток, типа клеток (например, ранняя древесина) и содержания лигнина. Плотность древесины является

удобной величиной, по которой можно косвенно оценивать механические и гидравлические свойства (рис. 11) (Lachenbruch, et al., 2014).



Xylem traits

Рисунок 11 – Плотность и объем пустого пространства влияют на механические и гидравлические функции, прежде всего через их корреляцию с параметрами и особенностями строения клеток и тканей (красные стрелки), а не напрямую (красные перечеркнутые стрелки) (Lachenbruch, et al., 2014)

В годичном кольце, как правило, есть часть клеток с более низкой плотностью и часть клеток с более высокой плотностью. Такое распределение наглядно показывают трахеидограммы (рис. 12).

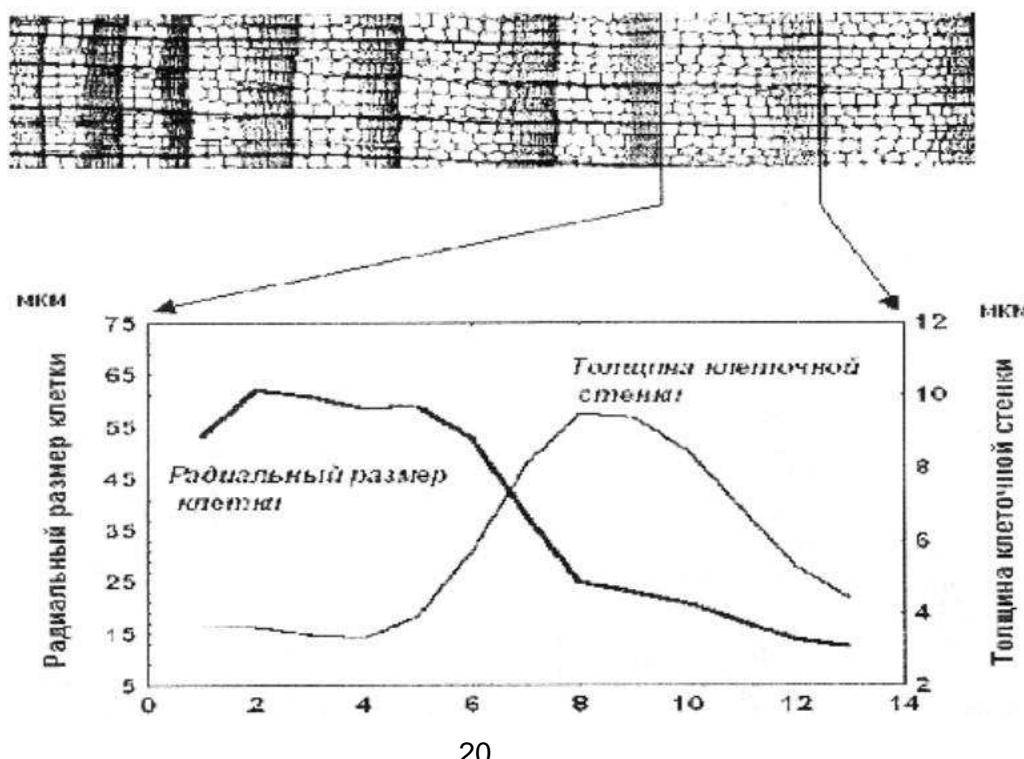


Рисунок 12 – Пример изменения радиальных размеров клеток и толщины клеточной стенки внутри годичного кольца лиственницы, измеренных с помощью системы анализа изображений. В верхней части рисунка приведена фотография поперечного среза исследуемой древесины (Ваганов, и др., 2008).

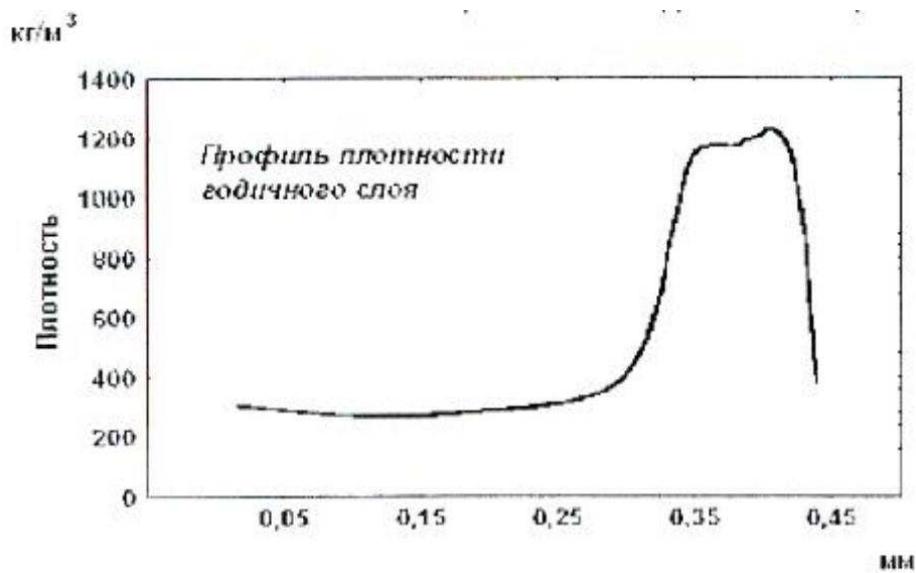


Рисунок 13 – Пример изменения плотности древесины внутри годичного кольца лиственницы, измеренных с помощью системы анализа изображений (Ваганов, и др., 2008)

С одной стороны для успешного эффективного транспорта воды в дереве требуется как можно больший объем пустой части клеток ксилемы для лучшего водопроведения, а с другой стороны, дерево должно оставаться устойчивым к изменениям условий внешней среды, которые могут привести к потере водопроводимости и к механическим повреждениям или деформациям. Выделяют пять механизмов на уровне клетки, ткани, органа/растения для достижения такого баланса (рис. 14) (Lachenbruch, et al., 2014):

- 1) морфология клетки: изменение формы и размеров клетки;
- 2) разделение: изменение пропорций ткани предназначено для разных функций;
- 3) выравнивание: изменение осевого соединения клеток в ткани;
- 4) распределение: изменение относительных пропорций тканей в органе или растении;

5) геометрия: изменение дистрибуции тканей в органе или растении.

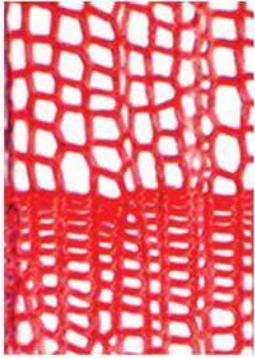
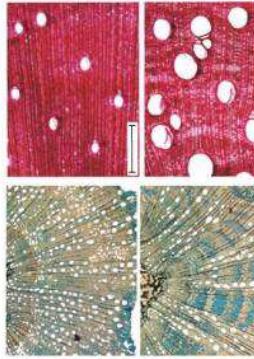
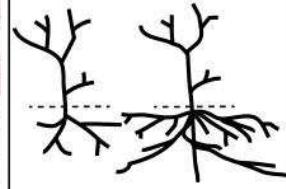
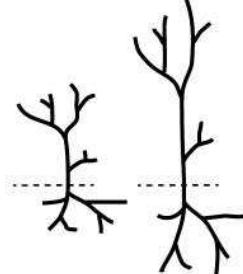
Cell	Tissue	Organ or Plant
Morphology Alters shape or features of one cell 	Partitioning Alters proportions of functions within a tissue 	Allocation Alters proportions of tissues within an organ/plant 
	Alignment Alters axial alignment of functions within a tissue 	Geometry Alters distribution of tissues within an organ/plant 

Рисунок 14 – Механизмы для достижения двойной функциональности на разных уровнях растения: клетка, ткань, орган/растение целиком (Lachenbruch, et al., 2014)

Из этих механизмов рассмотрим немного более подробно те, которые используются в масштабе клетки и ткани.

На уровне отдельной клетки ксилемы баланс между двойной функциональностью достигается благодаря особенностям клеток (частота и геометрия пор), формой клеток (диаметр лumena, толщина клеточной стенки, рельеф поверхности лumena) (рис. 14).

На уровне ткани существует два механизма: разделение и выравнивание. Под разделением понимается изменение пропорций ткани, предназначенной для разных функций (рис. 13, 14). Разделение появляется в том случае, когда один набор клеток (например, сосудистые элементы) отвечает в основном за одну функцию (доставку воды) а другой набор клеток

(например, либриформовые волокна) в основном отвечает за другую функцию (поддержка ствола дерева). Второй механизм, клеточное выравнивание – это изменение угла соединения клеток между собой в ткани. Клеточное выравнивание может уменьшить передачу воды только по аксиальному направлению (Lachenbruch, et al., 2014).

Изъято в связи с авторскими правами с 23 по 30 страницу

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Bohm J. Kapillaritat und Saftsteigen [Journal] // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. - 1893. - 11. - pp. 506-515.
2. Bouche P. S. [et al.] A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers [Journal] // Journal of Experimental Botany. - 2014. - 65. - pp. 4419-4431.
3. Cavender-Bares J. Impacts of Freezing on Long Distance Transport in Woody Plants [Journal] // Vascular Transport in Plants. - 2005. - pp. 401-424.
4. Charrier G. [et al.] Freeze-Thaw Stress: Effects of Temperature on Hydraulic Conductivity and Ultrasonic Activity in Ten Woody Angiosperms [Journal] // Plant Physiology. - 2014. - 164. - pp. 992-998.
5. Cochard H. [et al.] Cryo-scanning electron microscopy observation of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts? [Journal] // Plant Physiology. - 2000. - 124. - pp. 1191-1202.
6. Cochard H. [et al.] New Insights into the Mechanisms of Water-Stress-Induced Cavitation in Conifers [Journal] // Plant Physiology. - 2009. - 151. - pp. 949-954.
7. Davis S. D. and Sperry J. S. Hacke, U. G. The relationship between xylem conduit diameter and cavitaion caused by freezing [Journal] // American Journal of Botany. - 1999. - pp. 1367-1372.
8. Delzon S. [et al.] Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding [Journal] // Plant, Cell & Environment. - 2010. - 33. - pp. 2101-2111.
9. Dixon H. H. and Joly J. On the ascent of sap [Journal] // Philosophical Transaction of the Royal Society of London. - 1895. - 186. - pp. 563-676.
10. Ewers F. W. Xylem Structure and Water Conduction in Conifer Trees, Dicot Trees, and Lianas [Журнал] // IAWA Bulletin. - 1985 г.. - 6. - стр. 309-317.
11. Feild T. S. and Brodribb T. Stem water transport and freeze-thaw xylem embolism in conifers and angiosperms in Tasmanian treeline heath [Journal] // Oecologia. - 2001. - 127. - pp. 314-320.
12. Gleason S. M. [et al.] Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species [Journal] // New Phytologist. - 2015. - 209. - pp. 123-136.

13. Green D.W., Winandy J.E. and Kretschmann D.E. Mechanical properties of wood. [Book Section] // Wood handbook : wood as an engineering material.. - 1999.
14. Hacke U. G. and Sperry J. S. Functional and ecologican xylem anatomy [Journal] // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. - 2001. - 4/2. - pp. 97-115.
15. Hacke U. G., Sperry J. S. and Pockman W. T. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure [Journal] // Oecologia. - 2001a. - 126. - pp. 457-461.
16. Hansen J. and Beck E. Evidence for Ideal and Non-Ideal Equilibrium Freezing of Leaf Water in Frosthardy Ivy (*Hedera helix*) and Winter Barley (*Hordeum vulgare*) [Journal] // Ecophysiology. - 1988. - 101. - pp. 76-82.
17. Holtta T. [et al.] Relationships between Embolism, Stem Water Tension, and Diameter Changes [Journal] // Journal of Theoretical Biology. - 2002. - 215. - pp. 23-38.
18. Holtta T., mencuccini M. and Nikinmaa E. A carbon cost-gain model explaing the observes patterns of xylem safety and efficiency [Journal] // Plant, Cell and Environment. - 2011. - 34. - pp. 1819-1834.
19. Jansen S. [et al.] Plasmodesmatal pores in the torus of bordered pit membranes affect cavitation resistance of conifer xylem [Journal] // Plant, Cell & Environment. - 2012. - 35. - pp. 1109-1120.
20. Lachenbruch B. and McCulloh K. A. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant [Journal] // New Phytologist. - 2014. - 204. - pp. 747-764.
21. Langan S. J., Ewers F. W. and D. Davis S. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occuring chapparal shrubs [Journal] // Plant, Cell and Environment. - 1997. - 20. - pp. 425-437.
22. Lintunen A. Hölttä T., Kulmala M. Anatomical regulation of ice nucleation and cavitation helps trees to survive freezing and drought stress [Журнал] // Nature. - Helsinki : [б.н.], 19 June 2013 г..
23. Lintunen A., Holtta T. and Kulmala M. Anatomical regulation of ice nucleation and cavitaion helps trees to survive freezing and drought stress [Journal] // Scientific Reports. - 2013.
24. Mayr Cochard, Ameglio, Kikuta Embolism Formation during Freezing in the Wood of *Picea abies* [Journal] // Plant Physiology. - 2007.
25. Mayr S. and Sperry J. S. Freeze-thaw induced embolism in *Pinus contorta*: Centrifuge experiments validate the "thaw-expansion" hypothesis but

- conflict with ultrasonic data. [Journal] // New Phytologist. - 2010. - 18. - pp. 1016-1024.
26. Mayr S., Gruber A. and Bauer H. Repeated freeze-thaw cycles induce embolism in drought stressed conifers (Norway spruce, stone pine) [Journal] // Planta. - 2003. - 217. - pp. 436-441.
27. Niklas K. J. and Spatz H. Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density [Journal] // American Journal of Botany. - 2010. - 97. - pp. 1587-1594.
28. Pittermann J. [et al.] Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and cavitation protection [Journal] // American Journal of Botany. - 2006a. - 93. - pp. 1265-1273.
29. Pittermann J. [et al.] Torus-Margo Pits Help Conifers Compete with Angiosperms [Journal] // Science. - 2005. - 310. - p. 1924.
30. Pittermann J. and Sperry J.S. Analysis of Freeze-Thaw Embolism in Conifers. The Interaction between Cavitation Pressure and Tracheid Size [Journal] // Plant Physiology. - 2006. - pp. 374-382.
31. Pittermann J. and Sperry J.S. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers [Journal] // Tree Physiology. - 2003. - 23. - pp. 907-914.
32. Pratt R. B. and Jacobsen A. L. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport, and biomechanics. [Journal] // Plant, Cell & Environments. - 2017. - 40. - pp. 897-913.
33. Robson D. J., McHardy W. J. and Petty J. A. Freezing in Conifer Xylem: II. PIT ASPIRATION AND BUBBLE FORMATION [Journal] // Journal of Experimental Botany. - 1988. - 39. - pp. 1617-1621.
34. Rosner S. [et al.] Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure [Journal] // Tree Physiology. - 2007. - 27. - pp. 1165-1178.
35. Sean M. Gleason Mrk Westboy, Steven Jansen Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species [Journal]. - [s.l.] : New Phytologist, 2015. - 209.
36. Sevanto S., Holbrook N. M. and Ball M. C. Freeze/thaw-induced embolism: probability of critical bubble formation depends on speed of ice formation [Journal] // Frontiers in Plant Science. - 2012.
37. Shulte P. Computational fluid dynamics models of conifer bordered pits show how pit structure affects flow. [Journal] // New Phytologist. - 2011. - Vol. 193. - pp. 721-729.
38. Siau J.F. Transport processes in wood. [Book]. - Berlin etc. : Springer Verlag, 1984. - p. 356.

39. Sperry J. S. [et al.] New evidence for large negative xylem pressure and their measurement by the pressure chamber method. [Journal] // Plant, Cell and Environment. - 1996. - Vol. 19. - pp. 427-436.
40. Sperry J. S. and Tyree M. T. Mechanism of Water Stress-Induced Xylem Embolism [Journal] // Plant Physiology. - 1988. - 88. - pp. 581-587.
41. Sperry J. S., Donnelly J. R. and Tyree M. T. Seasonal Occurrence of Xylem Embolism in Sugar Maple (*Acer saccharum*) [Journal] // American Journal of Botany. - 1988. - pp. 1212-1218.
42. Sperry J. S., Hacke U. G. and Pitterman J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels [Journal] // American Journal of Botany. - 2006a. - 93. - pp. 1490-1500.
43. Sucoff E. Freezing of Conifer Xylem and the Cohesion-Tension Theory [Journal] // Physiologia Plantarum. - 1969. - 22. - pp. 424-431.
44. Taiz L. and Zeiger E. Plant Physiology [Book]. - [s.l.] : Sinauer Associates, 2002. - 3rd.
45. Tyree M.T. and Zimmermann M.H. Xylem Structure and the Ascent of Sap. [Book]. - Berlin etc. : Springer-Verlag, 2002. - p. 139.
46. Tyree Melvin T. The Cohesion-Tension theory of sap ascent: current controversies. [Journal] // Journal of Experimental Botany. - 1997. - 315 : Vol. 48. - pp. 1753-1765.
47. Venturas M. D., Sperry J. S. and Hache U. G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges [Journal] // Journal of Integrative Plant Biology. - 2017. - 59. - pp. 356-389.
48. Wheeler J. K. [et al.] Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for safety versus efficiency trade-off in xylem transport [Journal] // Plant, Cell & Environment. - 2005. - 28. - pp. 800-812.
49. Zwieniecki M. A., and Holbrook, N. M. Bordered pit structure and vessel wall surface properties. Implications of embolism repair. [Журнал] // Plant Physiology. - 2000 г.. - 123. - стр. 1015-1020.
50. Ваганов Е. А, Круглов В.Б. и Васильев В.Г. Дендрохронология [Книга]. - Красноярск : [б.н.], 2008.
51. П. Рейн Р. Эверт, С. Айкхорн "Современная ботаника" [Книга]. - Москва : "Мир", 1990. - Т. 2.
52. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. [Книга]. - Ленинград : Наука, 1979. - стр. 190 .
53. Эсая К. Анатомия растений [Книга]. - Москва : Мир, 1969. - стр. 564.

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой


B.A. Кратасюк
подпись

«20» июня 2019г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

03.03.02 - Физика

Модельная оценка потери водопроводимости хвойных

Руководитель И.В. Свидерская 26.06.19 канд. биол. наук

подпись, дата

Выпускник А.А. Никифоров 26.06.19

подпись, дата

Красноярск, 2019