

根际高温对植物生长和代谢的影响综述*

宋敏丽^{1,2} 温祥珍¹ 李亚灵^{1**}

(¹ 山西农业大学园艺学院, 山西太谷 030801; ² 太原师范学院生物系, 太原 030031)

摘要 根系作为植株吸收、运输水分和养分的主要器官,其代谢直接影响植株地上部的生长和产量。适宜、稳定的根际温度是植物根系生长和代谢的重要保证。炎热夏季导致的根际高温逆境往往是影响作物生长和产量的一个重要原因。本文在阐明根际高温概念的基础上,综述了根际高温对植株生长方面的影响,分析了根际高温对植株体内水分关系、光合作用和干物质生产、呼吸作用和矿质吸收、根系激素代谢和抗逆酶系统等方面的影响,并指出了今后该领域需进一步研究的问题和控制根际高温的应用前景。

关键词 根际高温; 植物; 生长; 代谢

中图分类号 S601 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)11-2258-07

Effects of high rhizosphere temperature on plant growth and metabolism: A review. SONG Min-li^{1,2}, WEN Xiang-zhen¹, LI Ya-ling¹ (¹College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; ²Department of Biology, Taiyuan Teachers College, Taiyuan 030031, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(11): 2258–2264.

Abstract: As the main plant organ of absorbing and transporting water and nutrients, root system and its metabolism directly affect plant growth and development. Optimal and stable rhizosphere temperature is the important guarantee for root growth and metabolism. The heat stress around rhizosphere during hot summer is an important factor limiting the growth and yield of plants. On the basis of clarifying the concept of high rhizosphere temperature, this paper summarized the research progress in the effects of high rhizosphere temperature on plant growth and yield, water relations in plant, photosynthesis and dry matter production, respiration and mineral nutrition, hormone metabolism, and resisting enzyme system of plants. Further research aspects and application prospects of controlling high rhizosphere temperature were suggested.

Key words: high rhizosphere temperature; plant; growth; metabolism.

根系是植物的三大营养器官之一,不仅能吸收、运输水分和养分、固定植物、支持庞大的地上部分,同时根系细胞内还进行着许多复杂的生物化学反应,还可以感受、识别逆境信号,并通过木质部将其输送到地上部,从而调节整个植株的生长和代谢过程(任志雨,2003)。高气温、特别是夏季园艺设施内的高气温,致使植株根际温度过高,严重影响到根系功能的发挥,从而使作物的产量和品质下降。许多研究表明(Xu & Huang, 2000a; Moon *et al.*, 2007a; Tahir *et al.*, 2008),过高的根际温度比高气温对植物地上部和根系的影响更大,在协调整株植

物对高气温、根际高温的胁迫中,根系起着关键作用。这与根系对温度的高度敏感(Walker, 1969; Russell, 1979)和其基本功能密切相关。鉴于此,本文就根际高温对植物生长和产量的影响及其生理机制进行综述,以期引起相关工作者对根际高温的重视,明确该领域的研究方向。

1 植物根际高温的概念

1904年,德国微生物学家Lorenz Hiltner提出了根际概念,并将根际定义为根系周围、受根系生长影响的土体(张福锁等,2009)。根际的范围很小,一般指离根轴表面数毫米之内。根际温度,即指根系周围的土壤温度,一般用地温计来测定,测试的范围为根系的主要生长区域,多数为地表至地下25 cm;

* 2009 高等学校博士学科点专项科研基金资助项目 (20091403110002)。

** 通讯作者 E-mail: yalingli1988@yahoo.com

收稿日期: 2010-05-28 接受日期: 2010-08-27

水培中,则用营养液的温度来代表根际温度。

根际温度影响着植物根系的生长和对水分及矿物营养的吸收、运转和贮存,从而遥控植株的地上部分。当根际温度高于某种植物生长和代谢的最适温度上限,则对其生长和代谢起到抑制或胁迫,使根际处于高温逆境。一般,植物根系比植物的地上部分要求的温度略低,而且根系要求的适温范围比较窄($15\text{ }^{\circ}\text{C} \sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}$)(连兆煌,1994),这是根系长期生活在温度变幅较小的土壤环境中而形成的一种遗传特征,也是植物对根际温度比气温更敏感的原因所在(Walker, 1969; Russell, 1979);植物耐热性越强、根系越深,其根系耐热性越强。多数植物的根际温度超过 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,植株的生长就会受到影响(连兆煌,1994)。

2 根际高温对植物生长和产量的影响

2.1 根际高温对植株外部形态的影响

从植株的外部形态能够很直观地看到植物的生长状况。根际高温对植株外部形态的影响很明显。裴红宾等(2006)利用水培控制根际温度的方法处理小麦幼苗,在根温(30 ± 2) $^{\circ}\text{C}$ 下,植株细弱,根系发育不好。用 $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的根际高温处理匍匐剪股颖(Xu & Huang, 2000b) 14 d后,草皮质量明显低于对照;28 d后,根际高温处理的草皮质量就不能被人接受了;同时根数也显著减少。在高气温的胁迫下,高丽红和李式军(1996)对生菜进行了(30 ± 3) $^{\circ}\text{C}$ 的根际高温处理,研究表明,高的根际温度能使生菜的生长明显受抑,叶片少而小、色淡,根短粗、黄色,侧根数目少且根尖发黑,正午时叶片萎焉。Tan等(2002)利用热带温室内自然根际高温对生菜的试验,也得到了相同的结果,而且不同品种受根际高温为害的程度也不同。根际高温对喜温植物影响的相关报道也不少。冯玉龙等(1996b, 2000)先后报道,番茄、苋菜在 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 根际温度处理2~3 d时,虽然根尖正常,但根系短小,呈土红至微红色,5 d时全部根系变成暗褐色,且粘在一起,生长缓慢,叶片变黄、萎焉、脱落。Dodd等(2000)报道,在温室的自然根际高温($25\text{ }^{\circ}\text{C} \sim 40\text{ }^{\circ}\text{C}$)下,辣椒叶数更少、叶面积更小。根际温度 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,彩椒的伤害最为严重,其根系的生长几乎停止(郭传友和于芬,2003)。Moon等(2007a)研究表明,黄瓜在 $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的根际高温下,不仅叶片萎焉,叶面积小,而且有些植株发生日烧,

从叶缘出现坏死;根变得细,根组织深褐,柔软,几乎没有根毛。以上这些现象都是由根际高温造成的,根际高温致使根功能紊乱,遭到严重的水分胁迫,水分从木质部很难到达一定距离的叶缘。

2.2 根际高温对植株生长的影响

根际高温之所以导致植株外部形态发生变化,是与其生长状况受到根际高温的影响密不可分的。冯玉龙等(1996b)报道,在 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 根际温度下,番茄叶片生长最快,为 $0.70\text{ cm}^2 \cdot \text{株}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$;当根际温度为 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,其生长率仅为 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时的44%。郭传友和于芬(2003)对彩椒做过类似的报道:当根际温度为 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,叶面积增长最快,达 $0.57\text{ cm}^2 \cdot \text{株}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$;当根际温度 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,彩椒叶片生长速率约为 $0.24\text{ cm}^2 \cdot \text{株}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。冯玉龙等(2000)对苋菜的研究也发现,根际温度 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,其干、鲜重增长速率分别为根际温度 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时的43%和35%。类似的现象在苹果苗(Gur *et al.*, 1972; Behboudian *et al.*, 1994)、冷季型草(Liu & Huang, 2004)等上也有报道。

由于根际高温直接作用于根部,致使其对根部生长的伤害重于地上部。当根际温度高于 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,匍匐剪股颖(Huang, 1998)根的生长及发根就停止了。根际温度超过 $26\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,一品红(麦德恩,2004)的根部活动便会停止。根际高温(30 ± 2) $^{\circ}\text{C}$ 抑制了小麦(裴红宾等,2006)根系的生长,表现为根重、根系活跃吸收面积与总面积均明显低于根际中温(15 ± 2) $^{\circ}\text{C}$ 处理。冯玉龙等(1995a)报道,根际温度 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,番茄单位根重吸收面积最低,但根系活性吸收面积增加最快,根系的活性吸收面积百分比最大。根际温度升高至 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,单位根重吸收面积最大,但根的活性吸收面积百分比最小,可见番茄可通过功能补偿作用对根际高温做出适应性反应。根际高温也大幅度地降低了植株的根系活力。冯玉龙等(2000)报道, $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 根际温度处理苋菜2 d时,根系活力降低为根际温度 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时的35%。番茄(冯玉龙等,1996b)、彩椒(郭传友和于芬,2003)在 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 根际温度时,根系活力很弱或完全丧失活力。

由于对植株地上部和根系生长的影响,根际高温影响了植株的根冠比。冯玉龙等(1996b)报道,番茄根际温度 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,根冠比最大;根际温度 $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,根冠比最低。这些结果与Cooper和Thornley(1976)的报道相似。根际高温也抑制了小

麦(裴红宾等,2006)、黄瓜(Du & Tachibana,1994; Moon *et al.*,2007a)等的根冠比。Aloni 等(1992)报道,在根际温度 35 °C 下,相对于枝的生长,甜椒根系生长较差,意味着根比枝对高温的耐受力要小。这也意味着根对高温更脆弱,因为根部温度不能低于根际温度,而叶温可以通过蒸腾冷却低于气温很多(Moon *et al.*,2007a)。可见,根际高温下植株的根冠比减小,是根系直接受害的结果。

2.3 根际高温对植株产量的影响

根际高温对植株生长的影响,导致了对产量的极大影响。Moon 等(2007b)在夏季对黄瓜进行了根部降温试验,结果表明,根际高温能显著地降低黄瓜的产量,且主要是由于其后期产量下降造成的;单株坐果数和单株果重也都显著降低。其实早在1997年Lee就做过类似的研究,即在黄瓜的夏季栽培中,随着植株的生长,黄瓜的产量随着增加的根际温度成比例地降低。这似乎是植株衰老加速的结果。根区温度即使维持在25 °C,虽然前期生长可以得到改善,但是从中期开始,生长迟缓,产量急剧下降,最终导致总产量下降。夏季青椒“三落”现象发生的一个主要原因就是根际高温,致使其产量大幅度下降。可见,在温暖地区的夏季,根际高温是限制许多作物生长和生产的一个重要因素,对设施栽培作物的影响更为突出。因此,夏季根际冷却可以作为缓解高温危害、提高作物产量的一个有效手段来实施。

3 根际高温对植株水分状况和光合作用的影响

3.1 根际高温对植株水分状况的影响

植物体内正常的水分状况,是其体内各项生理代谢正常进行的基础。根际高温能加速根的老化过程,使根的木质化几乎达到根尖,吸水面积减少,吸收速度也下降;酶钝化,原生质流动缓慢,甚至停止(冯玉龙,1995a),进而会影响到植物的水分吸收和体内的水分输送。根际温度超过30 °C或35 °C时,柠檬、橙、葡萄和番茄根系吸水速度减慢(冯玉龙,1995b)。在根际温度35 °C时,黄瓜木质部分泌液数量最低(Choi,1994; Moon *et al.*,2007a),这意味着根系水分吸收的降低;同时,黄瓜叶片含水量最低(Moon *et al.*,2007a)。叶片含水量的显著降低可能与2个因素有关:第一,蒸腾的叶面积与水分吸收的根系面积的比值增大。35 °C根际温度下,尽管黄瓜

植株叶面积最小,但是其根冠也是最小,单位根群有更少的表面积(根毛发育不良),但需要供应更多枝叶的蒸腾消耗;第二,根际高温从各方面改变了根的吸收能力。在植物的吸水过程中,从根外部到木质部的水分运输是吸收水分的主要阻力。水分运输的限速点是细胞膜(Markhart *et al.*,1979)。Ingram(1985)指出,温度引起了海桐根细胞膜的生理和化学变化,改变了根吸水能力,影响了根细胞的热稳定性。

根际高温使根系供水不足,进一步导致蒸腾量下降,从而导致植物体的各种水分参数的改变,如相对含水量、水分饱和亏缺、水势等。Kirkham 和 Akrmg(1978)测定了小麦各叶片在不同根际温度下的水分参数,结果表明,根际温度为24.7 °C时,水势、渗透势、导水力都最大;根际温度升高,三者都降低。Graves 等(1989)报道:当红槭生长在36 °C的根际温度下,枝的水势降低,叶中的溶质浓度增加。在辣椒(Dodd *et al.*,2000)、生菜(He *et al.*,2001)、番茄(冯玉龙等,1996a)等作物上的相关研究也得到了类似的结果。这是因为根际高温时,根系阻力增加,根系吸水少,气孔会做出反馈式关闭反应,输导组织的导水力和气孔导度降低,吸水减少,叶片水分亏缺,水势下降,气孔关闭,蒸腾减弱,光合作用也受到影响。

3.2 根际高温对植株光合作用和干物质生产的影响

研究表明,根际高温除了如上所述的通过气孔关闭影响叶片的光合作用外,还可以通过非气孔限制因素来影响叶片的光合强度。如,在番茄(冯玉龙等,1995a,1996a)、圆叶冬青(John *et al.*,1992)、匍匐剪股颖(Xu *et al.*,2002)等作物上,根际高温影响到了叶肉细胞的叶绿素含量及叶绿素a/b的值;在匍匐剪股颖(Choi,1994)等作物上,根际高温影响到了叶肉细胞中叶绿素的光化学效率;对生菜(高丽红和李式军,1996)的研究还表明,根际高温影响到了叶肉细胞中叶绿体的超微结构;在圆叶冬青(John *et al.*,1992)、匍匐剪股颖(Huang,2001)等作物上,根际高温影响到了叶肉细胞的碳同化酶活性、光合产物及毒物;在苹果树(Gur *et al.*,1972)中,根际高温导致了乙醇的积累等。当根际温度过高,再加上地上部的高气温和强光照,非气孔限制因素常常在抑制植株光合作用中占据主导地位。

根际高温不仅使植株的光合速率降低,影响植株的光合生产;而且增加了呼吸消耗,使植株的碳消耗超过了碳生产,光合作用和呼吸作用失调,导致地上部和根部的非结构碳水化合物含量下降和碳水化合物有效性的降低,进一步影响了植株的干物质积累和分配模式。冯玉龙等(1996b)报道,根际温度为30℃时,番茄地上部、地下部及总干物质积累速率都最快,分别是7.5、1.7和9.2 mg·株⁻¹·h⁻¹,番茄干物质积累最多;根际温度为40℃时,地上部、地下部及总干物质积累速率分别是30℃时的31.86%、4.10%和26.70%,降低幅度要分别大于根际温度为15℃时的干物质积累。根际温度为20℃~25℃时,苋菜(冯玉龙等,2000)干重增长速率最大;根际温度超过30℃时,苋菜干重增长速率明显降低;40℃根际温度时,苋菜干重增长速率分别为20℃时的43%。在葡萄(Skene & Kerridse, 1967)、辣椒(Dodd *et al.*, 2000)等作物上,也有类似的相关报道。

4 根际高温对植物呼吸作用和矿质离子吸收的影响

4.1 根际高温对植物呼吸作用的影响

呼吸作用是植物的代谢中心,在根际高温下,植株总的呼吸速率增高。Jairo 和 Park (1989)对龙舌兰的研究发现,当根际温度从5℃升高到40℃,根系的呼吸速率提高7倍。Xu 和 Huang 等(2000a)研究发现,在根际高温处理的8 d内,冷季型草的整株呼吸速率和根系呼吸速率先升高到高于最适根际温度的水平;在处理21 d后,由于酶活性的下降,又降低到一个较低的水平。草坪型剪股颖(Rachmilevitch *et al.*, 2006b)的根长期曝露在一定的高温下,会产生呼吸适应,通过调整呼吸速率来弥补温度的改变。根呼吸的热适应因植物种类而变化。耐热品种的呼吸速率变化幅度较小。

根际高温还影响植物呼吸作用中电子传递的途径(Rachmilevitch *et al.*, 2007)。伴随着植株总的呼吸速率的升高,根呼吸的交替途径(即抗氰呼吸)的比例增加。在根际高温下,维持一个较高比例的交替呼吸,可以促进根的耐热性;但根际温度过高,抗氰呼吸比例反而会降低。

4.2 根际高温对植物矿质离子吸收的影响

在一定范围内,作物矿质吸收的速率随着根际温度的升高而增加,当超过一定的温度后,有关酶被

钝化,吸收速率则随根际温度的升高而降低。根际高温还可使细胞原生质的透性增高,已经积累的离子外漏,使离子的净吸收减少。

Gur 等(1972)研究了根际高温对苹果树矿质吸收的影响,认为根际高温导致了离子(如K⁺)吸收和运输的下降,其主要原因是根际高温降低了根的生长,同时也改变了根的形态和生理过程。如果在土壤或叶片中施用KNO₃,可减小根际高温对生长的抑制,这证明根际高温通过对离子吸收转运的影响而影响植物生长。赵志中(1982)报道,当根际温度35℃时,苹果苗叶片的总氮量降低;且在根际温度29℃时追施钾盐或喷钾均能提高根和叶的含钾量,但当根际温度达到36℃时则喷钾无效。在根际高温下,生菜株体的总矿质含量降低(Tan *et al.*, 2002)。35℃的根际高温,降低了冷季型草根中的N、P、K含量,加速了根的死亡(Huang & Xu, 2000)。根际高温比高气温对根的生长、营养元素的积累更有害。其中,K⁺对根际温度的改变最敏感。

5 根际高温对植物激素和抗氧化酶活性等的影响

5.1 根际高温对植物激素的影响

植物根系能感应根区环境变化(如高温、盐害和干旱等),合成并输出信号物质而参与地上部许多生理过程。许多研究认为,根系合成的激素如脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)是最有可能充当传递根源逆境信号的物质。根际高温不仅能影响根部产生激素的量,还影响激素向地上部的运输。

根冠合成的ABA对维持逆境下根系的生长是必要的。低含量的ABA会促进根系同化物运输,高含量的ABA则会抑制根系生长。Du 和 Tachibana (2002)对黄瓜的研究发现,在根际高温35℃和38℃处理的第5天,幼苗根中的内源ABA水平比根际温度25℃和32℃时下降了1/2,叶中的ABA水平几乎没变;但在第10天,根际温度38℃的根ABA比25℃时增加了8倍,叶中的ABA水平更是急剧升高。如在根际高温处理开始时,用10⁻⁷ mol·L⁻¹或3×10⁻⁷ mol·L⁻¹的外源ABA处理根,能阻止根际高温下根和叶中ABA水平的变化,能部分地缓解根际高温下的生长抑制。Moon 等(2007a)也报道,在根际温度35℃时黄瓜叶中ABA的含量较根际温度20℃时高5倍。Liu 和 Huang (2004)研究表明,在根际高温处理的第10天,冷季型草根中的ABA含

量下降,地上部的 ABA 含量在第 5 天升高。高丽红和李式军(1996)报道,在高气温胁迫下,根际高温能打破生菜地上部内源激素的动态平衡,使促进生长的内源激素(iPAs, GAs)含量降低,抑制生长的内源激素 ABA 含量升高。

根际高温能引起黄瓜植株内 CTK 含量的显著下降,其在根中的变化幅度大于叶,且根际温度越高,CTK 含量下降速度越快。在叶中,玉米素核苷对根际高温比其他 CTK 都要敏感。根际高温下,根中 CTK 合成的阻碍,以及其所导致的叶中的内源 CTK 含量下降,是黄瓜植株生长受抑制的一个重要因素(Tachibana *et al.*, 1997)。Moon 等(2007a)和 Tachibana(1997, 1998)等报道,在 35 °C 下黄瓜根组织和伤流液中 CTK 含量更低。在苹果树(Gur *et al.*, 1972)、冷季型草(Liu & Huang, 2004)和菜豆(Itai *et al.*, 1973)上也有类似的报道。

此外,根际高温还使生菜叶片中内源多胺的总量、腐胺和亚精胺的含量明显低于适宜根际温度处理,进而会降低膜结构的稳定性,加速植株衰老(高丽红和李式军,1996)。

5.2 根际高温对植物抗氧化酶活性等的影响

在根际高温下,植物根系除合成激素类物质外,其酶系统也会做出相应调整和响应。裴红宾等(2006)通过水培的方式研究了根际温度胁迫对小麦抗氧化酶活性的影响,结果表明,根际温度过高对小麦根系过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性都具有激活效应。在根际适度高温胁迫逆境条件下,小麦根系不是被动忍受逆境胁迫,而是主动地通过调节根系活力、根系 SOD 及 POD 活性等生理代谢过程,以减缓逆境的伤害。但随胁迫时间的延长,胁迫对 SOD 活性转为抑制效应,SOD 活性迅速下降,丙二醛(MDA)含量明显增加,电解质外渗率增高。Wang 等(2003)在匍匐剪股颖上也有类似的报道。

6 存在问题和展望

虽然关于根际高温对植物生长与各项代谢影响的研究已相继展开,并取得了一定的成果,但是不同的植物和品种对根际高温的反应不同,特别是对于目前栽培面积大、又迫切要求在设施内种植的园艺/经济作物,根际高温胁迫的问题仍然非常突出,仍有许多需要进一步深入研究的问题,如根际高温对植

物抗氧化酶蛋白质水平的影响,根际高温对植物抗逆系统(如非酶促防御系统、抗性调节物质等)的影响,根际高温对植物生殖方面的影响,根际高温对植物激素合成、运输和分配的影响,根际高温对植物体内热激蛋白的影响等,以及控制根际温度相关设施方面的配套研究有待加强。

随着科技的进步和设施农业的发展,植物苗床广泛使用,现代化温室、“植物工厂”相继建立,无土栽培技术已经成熟,控制根际高温的相关研究和发明创造陆续展开,对设施栽培环境的控制越来越准确。因此,实现对根系环境的控制不仅可能,而且具有节能、可操作性等(Benoit *et al.*, 1981; 杜永臣, 1990)优点。根际环境调控在发达国家已经通过无土栽培实现了自动化。如荷兰等欧洲国家以岩棉栽培温室番茄,保证了根际温度一年四季稳定在 20 °C 左右,这对维持番茄的稳产、高产、优质具有重要作用。我国控制植物根际温度的研究和技术也取得了一定的进展,诸如张粲如主持的利用灌排水及隧道式通风系统降低蔬菜根温的研究、施昭彰发明了农作物根温控制装置(专利号为:98124918)、农博果蔬网(2008)介绍的冷热水根温调节系统等根温控制装置已先后出现。即使在大田中也可不同程度地控制根际高温,如采用地表覆盖、地膜(黑白双面地膜能降温)、畦面灌溉等措施(冯玉龙等,1995a)。因此,通过控制根际高温来缓解植物高气温胁迫的作用将会越来越被重视,控制根际高温在生产实践中的应用也将会越来越广泛。

参考文献

- 杜永臣. 1990. 蔬菜生产中的根际温度. 中国蔬菜, (2): 49-51.
- 冯玉龙, 姜淑梅, 邵 侠. 2000. 根系温度对苋菜生长及光合特性的影响. 植物研究, 20(2): 180-185.
- 冯玉龙, 刘恩举, 孙国斌. 1995a. 根系温度对植物的影响 (I)——根际温度对植物生长及光合作用的影响. 东北林业大学学报, 23(3): 63-69.
- 冯玉龙, 刘恩举, 孟庆超. 1995b. 根系温度对植物的影响 (II)——根际温度对植物代谢的影响. 东北林业大学学报, 23(4): 94-99.
- 冯玉龙, 刘恩举, 崔臻祥. 1996a. 根系温度对番茄的影响 (II)——根系温度对番茄光合作用和水分代谢的影响. 植物研究, 16(2): 214-218.
- 冯玉龙, 刘恩举, 张宝友. 1996b. 根系温度对番茄的影响 (I)——根际温度对番茄生长的影响. 植物研究, 16

- (1): 133–139.
- 高丽红, 李式军. 1996. 适宜根际温度缓解生菜地上部高温伤害的机理. *南京农业大学学报*, **19**(2): 34–39.
- 郭传友, 于 芬. 2003. 根际温度对彩椒苗期生长的影响. *江西农业大学学报(自然科学版)*, **25**(1): 30–32.
- 连兆煌. 1994. 无土栽培原理与技术. 北京: 中国农业出版社.
- 麦德恩. 2004. 一品红常见温度障碍及改善方法. *中国花卉园艺*, (20): 42–45.
- 农博果蔬网. 2008. 利用灌排水及隧道式通风系统降低蔬菜根温之研究. [2008-05-15] <http://guoshu.aweb.com.cn>.
- 裴红宾, 张永清, 上官铁梁. 2006. 根际温度胁迫对小麦抗氧化酶活性及根苗生长的影响. *山西师范大学学报(自然科学版)*, **20**(2): 78–81.
- 任志雨. 2002. 根际温度对日光温室黄瓜生长发育和生理生化代谢的影响(博士学位论文). 山东农业大学.
- 张福锁, 申建波, 冯 固. 2009. 根际生态学——过程与调控. 北京: 中国农业大学出版社.
- 赵志中. 1982. 根温对树体矿质营养的影响. *山西果树*, (1): 58.
- Russell EW (谭世文译). 1979. 土壤条件与植物生长. 北京: 科学出版社.
- Aloni B, Karni L, Daie J. 1992. Effect of heat stress on the growth, root sugars, acid invertase and protein profile of pepper seedlings following transplanting. *Journal of Horticultural Science*, **67**: 717–725.
- Behboudian M, Graves W, Walsh C, *et al.* 1994. Water relations, mineral nutrition, growth, and ^{13}C discrimination in two apple cultivars under daily episodes of high root-medium temperature. *Plant and Soil*, **162**: 125–133.
- Benoit F, Ceustermans N, Boodt E. 1981. Consequences of energy saving measures in tomato culture. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, **15**: 187–192.
- Choi K. 1994. Effect of root-zone environment on the mineral composition of xylem sap and the photosynthesis in cucumber (PhD Dissertation). Gwangju: Chonnam National University: 12–16 (in Korean).
- Cooper AJ, Thornley J. 1976. Response of dry matter partitioning, growth and carbon and nitrogen levels in the tomato plant to changes in root temperature. *Annals of Botany*, **40**: 1139–1152.
- Dodd I, He J, Turnbull C, *et al.* 2000. The influence of supra-optimal root-zone temperatures on growth and stomatal conductance in *Capsicum annuum* L. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 239–248.
- Du YC, Tachibana S. 1994. Effect of supraoptimal root temperature on the growth, root respiration and sugar content of cucumber plants. *Scientia Horticulturae*, **58**: 289–301.
- Du YC, Tachibana S. 2002. Effect of supra-optimal root temperature on ABA level in cucumber plants and its control by ABA applied to roots. *Acta Horticulturae*, **394**: 201–209.
- Graves WR, Dana MN, Joly RJ. 1989. Root-zone temperature affects water status and growth of red maple. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, **114**: 406–410.
- Gur A, Bravdo B, Mizrahi Y. 1972. Physiological responses of apple trees to supraoptimal root temperature. *Physiologia Plantarum*, **27**: 130–138.
- He J, Lee SK, Dodd IC. 2001. Limitations to photosynthesis of lettuce grown under tropical conditions: Alleviation by root-zone cooling. *Journal of Experimental Botany*, **52**: 1323–1330.
- Huang BR, Liu X, Fry JD. 1998. Effects of high temperature and poor soil aeration on root growth and viability of creeping bentgrass. *Crop Science*, **38**: 1618–1622.
- Huang BR, Xu QZ. 2000. Root growth and nutrient element status of creeping bentgrass cultivars differing in heat tolerance as influenced by supraoptimal shoot and root temperatures. *Journal of Plant Nutrition*, **23**: 979–990.
- Huang BR. 2001. Root carbon metabolism associated with bentgrass tolerance to heat stress. *Crop Science*, **40**: 1312–1319.
- Ingram DL. 1985. Modeling high temperature and exposure time interactions on *Pittosporum tobira* root cell membrane thermostability. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, **110**: 470–473.
- Itai C, Ordin L. 1973. Correlative changes in endogenous hormone levels and shoot growth induced by short heat treatments to the root. *Physiologia Plantarum*, **29**: 355–360.
- Jairo AP, Park SN. 1989. Root respiration for *Agave deserti*: Influence of temperature water status and root age on daily patterns. *Journal of Experimental Botany*, **40**: 181–186.
- John M, Ruter I, Dewayne L, *et al.* 1992. High root-zone temperatures influence Rubisco activity and pigment accumulation in leaves of ‘Rotundifolia’ Holly. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, **117**: 154–157.
- Kirkham MB, Akrmg RM. 1978. Leaf temperature and internal water status of wheat grown at different root temperature. *Agronomy Journal*, **70**: 657–662.
- Lee JW. 1997. Technique of cucumber soil heating cultivation in greenhouse. *Protected Horticulture*, **10**: 107–115.
- Liu XZ, Huang BR. 2004. Root physiological factors involved in cool-season grass response to high soil temperature. *Journal of Plant Physiology*, **13**: 112–119.
- Markhart AH, Fiscus EL, Naylor AW, *et al.* 1979. Effect of temperature on water and ion transport in soybean and broccoli systems. *Plant Physiology*, **64**: 83–87.
- Moon JH, Boo HO, Jang IO. 2007a. Effect of root-zone temper-

- ature on water relations and hormone contents in cucumber. *Horticulture Environment and Biotechnology*, **48**: 257 – 264.
- Moon JH, Kang YK, Suh HD. 2007b. Effect of root-zone cooling on the growth and yield of cucumber at supraoptimal air temperature. *Acta Horticulturae*, **761**: 271–274.
- Rachmilevitch S, Huang BR, Lambers H. 2006. Assimilation and allocation of carbon and nitrogen of thermal and non-thermal *Agrostis* species in response to high soil temperature. *New Phytologist*, **170**: 479–490.
- Rachmilevitch S, Lambers H, Huang BR. 2006. Root respiratory characteristics associated with plant adaptation to high soil temperature for geothermal and turf-type *Agrostis* species. *Journal of Experimental Botany*, **57**: 623–631.
- Rachmilevitch S, Xu Y, Gonzalez M, *et al.* 2007. Cytochrome and alternative pathway activity in roots of thermal and non-thermal *Agrostis* species in response to high soil temperature. *Physiologia Plantarum*, **129**: 163–174.
- Skene K, Kerridse GH. 1967. Effect of root temperature on cytokinin activity in root exudate of the grapevine. *Plant Physiology*, **42**: 1131–1139.
- Tachibana S, Du YC, Wang YH, *et al.* 1997. Implication of endogenous cytokinins in the growth inhibition of cucumber plants by supraoptimal root-zone temperature. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, **66**: 549 – 555.
- Tachibana S. 1988. Cytokinin concentrations in roots and root xylem exudate of cucumber and figleaf gourd as affected by root temperature. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, **57**: 440–447.
- Tahir I, Nakata N, Yamaguchi T, *et al.* 2008. Influence of high shoot and root-zone temperatures on growth of three wheat genotypes during early vegetative stages. *Journal of Agronomy and Crop Science*, **194**: 141–151.
- Tan LP, He J, Lee SK. 2002. Effects of root-zone temperature on the root development and nutrient uptake of *Lactuca sativa* L. “Panama” grown in an aeroponic system in the tropics. *Journal of Plant Nutrition*, **25**: 297–314.
- Walker JM. 1969. One degree increment in soil temperature affects maize seedling behavior. *Soil Science Society of America Proceedings*, **33**: 729–736.
- Wang ZL, John P, Huang BR. 2003. Responses of cytokinins, antioxidant enzymes, and lipid peroxidation in shoot of creeping bentgrass to high root-zone temperature. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, **128**: 648–655.
- Xu QZ, Huang BR, Wang ZL. 2002. Photosynthetic responses of creeping bentgrass to reduced root-zone temperatures at supraoptimal air temperature. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, **127**: 754–758.
- Xu QZ, Huang BR. 2000a. Effects of differential air and soil temperature on carbohydrate metabolism in creeping bentgrass. *Crop Science*, **40**: 1368–1374.
- Xu QZ, Huang BR. 2000b. Growth and physiological responses of creeping bentgrass to changes in air and soil temperatures. *Crop Science*, **40**: 1363–1368.

作者简介 宋敏丽,女,1972 生,在读博士,讲师。主要从事设施蔬菜栽培的生理生态研究,发表论文 20 余篇。E-mail: smlcc@126.com

责任编辑 王 伟
