

# 植物体温研究综述\*

于明舍<sup>1,2</sup> 高广磊<sup>1,2\*\*</sup> 丁国栋<sup>1,2</sup> 赵媛媛<sup>1,2</sup> 赛克<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>北京林业大学水土保持学院, 水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室, 北京 100083; <sup>2</sup>宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 宁夏盐池 751500)

**摘要** 植物体温是植物的重要生理生态特征之一,可以有效反映植物对其生存环境的适应能力,指示植物健康状况。但是,现阶段植物体温研究主要从能量收支的角度进行理解,缺乏对植物体温本身的观察分析和系统总结。鉴于此,从植物体温形成过程、变化规律、调节机制、实践应用和监测技术等5个方面总结分析植物体温研究成果,明确植物体温国内外研究进展,及其在理论、技术和应用方面的不足。研究认为:(1)应加强植物体温的理论基础研究,明确植物维持体温的结构、过程和反馈机制;(2)发展植物体温监测技术,加强监测设备的精度和可操作性,实现植物体温快速和动态监测;(3)提升体温监测数据的成果转化应用,构建分析评价与辅助决策系统,指导相关生产实践活动和林业政策的制定。

**关键词** 影响因素; 能量收支模型; 变化规律; 调节机制; 监测技术

**中图分类号** Q945.17 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)12-3533-09

**A review on body temperature of plants.** YU Ming-han<sup>1,2</sup>, GAO Guang-lei<sup>1,2\*\*</sup>, DING Guo-dong<sup>1,2</sup>, ZHAO Yuan-yuan<sup>1,2</sup>, SAI Ke<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Soil & Water Conservation and Desertification Combating, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; <sup>2</sup>Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Yanchi 751500, Ningxia, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(12): 3533-3541.

**Abstract:** Plant body temperature is one of the important physiological and ecological characteristics reflecting plant adaptability to habitat and indicating plant healthy condition. However, at present, plant body temperature is always explored as an affiliated issue from the aspect of energy budget instead of a synthetic and logic consideration, and practical application. In this paper, we make a brief review on plant body temperature from the following aspects: plant body temperature's formation, change regularity, regulatory mechanism, practical application, and monitoring technology, for a better understanding of the achievements, progresses, and disadvantages in theories, technologies and applications of plant body temperature. In conclusion this study indicated that (1) the fundamental researches should be strengthened in order to reveal the structure, process, and feedback mechanism of plant self-maintaining body temperature. (2) Monitoring technology should be developed to increase the equipment accuracy and operability, and to achieve the rapid and dynamic measurement of plant body temperature. (3) Application of technical achievements should be enhanced to establish an analysis evaluation and aid decision making system guiding production practice and forestry policy.

**Key words:** influence factors; energy budget model; change pattern; regulating mechanism; monitoring technique.

植物体温是指植物根、茎、叶、花、果实的冷热程度。它极大地影响着植物的酶促反应、膜运输、蒸腾

作用等各项生命活动,是反映植物生理生态活动状况的重要指标(Lambers *et al.*, 2008)。近些年,由于全球气候变化,植物的适应和生存压力持续增长,植物的适应性和反应调节机制成为研究的热点问题。植物体温作为一种指示植物适应性和反应调节机制的指标也愈发引起研究者的广泛关注(Penfield,

\*北京市优秀人才培养计划项目(2014000020124G074)、国家重点基础研究发展计划项目(2013CB429906)和中央高校基本科研业务费专项(BLX2014-15)资助。

\*\*通讯作者 E-mail: gaoguanglei@bjfu.edu.cn

收稿日期: 2015-04-16 接受日期: 2015-8-21

2008; Jones, 2013)。但是,现阶段植物体温研究仍然处于起步阶段,研究方向零散孤立,研究对象重复单一,监测手段低效匮乏,转化应用近乎空白,甚至存在概念混淆不清,将气温与植物体温等同的现象。植物体温相关研究亟待广泛的观察分析和系统总结。鉴于此,基于国内外植物体温研究成果的系统分析,从植物体温形成过程、变化规律、调节机制、实践应用和监测技术等方面进行总结,以期梳理出植物体温研究领域的发展动态与趋势,并为相关研究者提供借鉴与参考。

## 1 植物体温的形成过程及其影响因素

### 1.1 植物体温的形成过程

植物体温形成过程的研究始于20世纪60年代(Swan *et al.*, 1961)。植物体温的变化是能流过程中的一种表现(祖元刚, 1990)。Gates(1965)进一步阐述了能量流动和植物体温的关系,介绍了生物和环境之间的能量交换的理论,其内容涉及辐射、传导、对流、蒸发、蒸腾等能量交换形式,这些能流理论奠定了植物体温的研究基础。我国植物体温相关研究起步较晚,马世骏(1981)应用生态系统热力学定律对植物能流问题进行了说明;祝廷成等(1982)提出能流受阻是生态平衡失调的基本标志之一。此后,鲜有研究者开展植物体温机制性研究。

植物体温的构成和表现由植物的热学特性及植物体对环境的生理反应所决定,主要包括两个能量传递过程:一是植物和环境之间,通过传导、对流、辐射和蒸散潜热4种方式进行传热;二是生物组织内部的传热。对植物体温机制的研究,即对以上两个过程的探索。以植物叶片为例阐述植物体温构成机理,植物叶片热量累积耗散过程如图1所示(Lambers *et al.*, 2008)。叶片吸收热量主要通过接收太阳辐射和吸收来自周围物体、土壤或者天空的长波辐射;当外界环境温度高于植物体时,叶片与环境的对流换热也会引起植物升温;植物的生理代谢产生的热能也是构成植物体温的成分,但其贡献率较小,一般可以忽略。植物热量耗散主要通过植物本身发射长波辐射、蒸腾作用和与环境的对流作用进行。随着太阳辐射的积累,体温逐渐升高,能量平衡中有关降低体温的部分功能也随之逐渐加强,不断调节直至植物体的能量收支达到平衡。由于植物所处的环境条件是变动的,能量平衡中任意一项的改变均将对体温产生影响,故植物在与环境的热量收支以

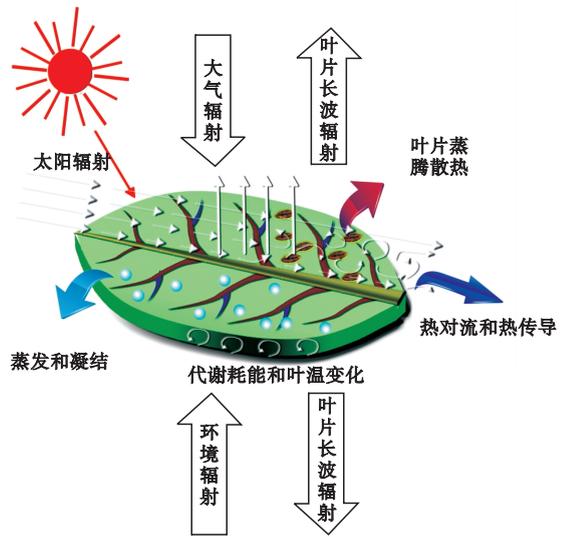


图1 植物热量分配示意图

Fig.1 Energy distribution of a leaf

能量输入项:太阳辐射、大气辐射、环境辐射、凝结吸热。能量输出项:叶片长波辐射、蒸腾散热、蒸发散热、热对流和热传导。叶片能量内耗项:代谢耗能和叶温变化。引自 Lambers 等(2008)。

及体内传热热流不断变化中形成一定的体温状态。其能量平衡可用式(1)表达,其中  $M$  项即为植物体温的变化项。

$$SR_{net} + LR_{net} + C + \lambda E + M = 0 \quad (1)$$

式中: $SR_{net}$ 为净太阳辐射; $LR_{net}$ 为叶片释放和吸收的净长波辐射; $C$ 为叶片与环境的热对流和热传导; $\lambda E$ 为叶片的蒸发能量交换; $M$ 为叶片的代谢热与热储量(即叶温变化)。

### 1.2 植物体温的影响因素

**1.2.1 内在因素** 根据生物传热基本理论,不同植物以及同种植物不同器官组织的热时间常数是不同的,即不同组织达到能量平衡时所耗的时间是不同的,最终表现为不同植物及同种植物各组织器官间体温的差异。生物组织的热量传递不同于一般工程材料,其过程包含热量传递和质量传递两部分,现有技术手段下其测量非常困难,比如植物呼吸作用所引起的能量传递无法测定,只能通过理论推算。在生物组织传热的分析中,为了更准确地描述生物传热过程,必须了解植物器官热容量、导热系数和对流换热系数等热物性参数,才能分析其热流分支项和该植物组织的温度变化(陈景玲等, 2012)。

植物组织的含水率和密度是影响植物体热容量的主要因子。通过研究离体生物组织,结合生物组织传热的物理机制,对传统的生物传热基本方程进行解析和数值模拟,可知高含水率和高密度的植物

体其导热系数较高(卫林等,1982;马友鑫等,1992;易维明等,1996;唐一峰等,2001;张敏等,2005)。但对于离体植物而言,其生命活动已经有异于正常的植株体,故活体生物热容量的测定更能反映植物体温的真实情况。近年来,通过开展一些活体生物物质热物性参数测定,基于热时间常数与热阻的关系,为将来实现从传热角度定量确定植物体温奠定了基础,活体植物的测量结果亦表明生物物质的含水率和密度是最重要的两个影响体温的因素(董振国,1983;罗卫红等,2004;王谦等,2007)。

**1.2.2 环境因素** 植物生存环境内的水、热、气、肥等因子影响着植株体温,从植物体温的形成机制中也可以很清楚地理解这一点。影响植物体温的环境因素有气温、太阳辐射、风速、空气相对湿度、空气饱和水汽压等。其中,太阳辐射是最有效的影响因子(郭仁卿等,1990;彭致功等,2003;张跃等,2008;闫川,2009;姚振坤等,2010;陈金华等,2011;刘婧然等,2013)。

在众多环境因子中,气温最能协同反映在植物体温上,表现为二者呈现相同的变化规律。早上,太阳辐射的逐渐升高,植物体温随大气温度一起增长;而傍晚太阳辐射降低,植物体温随大气温度逐渐减小至一恒定温度,实验证明,体温和空气温度之间有良好的线性关系,二者整体变化规律较为一致(Tanner,1963)。谭敏(2013)发现,正常生长状况下的番茄,其叶温升到32℃左右时不再随着气温的升高而升高。

植物体温的构成是由各个影响因子协同作用的结果,所以仅仅研究某一因子单独的影响是不完善的。处于高温环境下的植物,外界空气变得干燥可以使蒸腾降温的效果加快;但空气水汽压较大时,这种降温效果变得不明显,可见由于环境因子的多变性、相互关联性,以及植物种类的差异性、植物季节性和调节机制的综合作用,以环境因子来预测植物体温还存在较大的困难。故在植物体温的研究中多环境因子耦合作用需要进一步探讨(Linacre,1964)。

## 2 植物体能量平衡模型

通过植物体温的形成过程可知,太阳短波辐射、环境的长波辐射、对流与传导、蒸腾与蒸发、热储存和代谢热是影响植物体温的几大能量平衡项,而在

现阶段,仅仅通过实测手段难以准确地分析植物能量平衡的各项对于体温的贡献大小,故体温的估算主要依据能量平衡中各项的物理模型,并进一步通过模型内参数值的改变来探讨一个参数或者几个参数的组合对于体温及能量平衡的影响。

### 2.1 太阳短波辐射

太阳辐射是白天叶片输入能量的主要途径,入射的太阳辐射依据波长范围的不同被分为光合有效辐射和短波红外辐射,光合有效辐射主要用于植物光合作用的驱动力,短波红外辐射则主要被植物体内的水分大量吸收。入射太阳辐射中被植物吸收的部分称为吸收太阳辐射;而另外一部分因反射和透射而损失。吸收太阳辐射有很小一部分以荧光的形式发散,一小部分用于光合作用,排除这两部分的吸收太阳辐射,则为净太阳辐射。在能量平衡中,净太阳辐射的计算模型如公式(2~5)。

$$SR_{in} = PAR + IR_s \quad (2)$$

$$SR_{abs} = SR_{in} - SR_r - SR_{tr} \quad (3)$$

$$SR_{net} = SR_{abs} - SR_a - SR_{fl} \quad (4)$$

$$SR_{net} = PAR + IR_s - SR_r - SR_{tr} - SR_a - SR_{fl} \quad (5)$$

式中:  $SR_{in}$  为入射太阳辐射;  $IR_s$  为短波红外辐射;  $PAR$  为光合有效辐射;  $SR_{abs}$  为吸收的太阳辐射;  $SR_r$  为反射太阳辐射;  $SR_{tr}$  为透射太阳辐射;  $SR_{net}$  为净太阳辐射;  $SR_a$  为用于光合作用的太阳辐射;  $SR_{fl}$  为以荧光形式发散的太阳辐射。

### 2.2 长波辐射

一切温度高于零度的物质均向外释放能量,植物在所处的外界环境中,会接收来自周围物体和天空的大量长波辐射,同时也会向外释放和反射长波辐射,长波辐射所吸收和散失的能量是植物能量平衡中重要的一项,长波辐射的收支差便是植物的净长波辐射。净太阳辐射与净长波辐射共同构成了植物净总辐射的量。植物长波辐射平衡的模型如公式(6~8)。

$$LR_{abs} = LR_{in} - LR_r \quad (6)$$

$$LR_{net} = LR_{abs} - LR_{em} \quad (7)$$

$$TR_{net} = SR_{net} + LR_{net} \quad (8)$$

式中:  $LR_{abs}$  为被吸收的长波辐射;  $LR_{in}$  为入射的长波辐射;  $LR_r$  为被反射的长波辐射;  $LR_{net}$  为净长波辐射;  $LR_{em}$  为植物释放的长波辐射;  $TR_{net}$  为净总辐射。

在实际测量中,净总辐射可通过净辐射仪来进行测定,而净辐射仪所测定的数值是不排除荧光发

散和光合作用耗能的,故需进一步通过对荧光和光合速率的测定来弥补净辐射仪的测量不足 (Mooney *et al.*, 1978)。

### 2.3 热对流和热传导

对流和传导主要是由于叶温与环境温度的差异引起的,当叶温高于气温时,热能由叶片传递到周围环境;当叶温低于气温时,则相反。显然热对流与热传导的大小与叶气温差有关,同时还受叶片与环境热交换的边界层的热传导率有关。其计算模型如公式(9~11)。

$$C = g(T_1 - T_a) \quad (9)$$

式中: $C$ 为热对流和热传导的值; $g$ 为边界层的热传导系数; $T_1$ 为叶片表面温度; $T_a$ 为外界环境温度。

其中,边界层的热传导率 $g$ 即为某一特定时刻的单位边界层厚度的空气热传导率,而边界层厚度又与叶片的长度和测定时刻的风速有关 (Schlichting *et al.*, 2003)。边界层厚度计算模型如公式(10~11)。

$$g = k_{\text{air}} / \delta \quad (10)$$

$$\delta = 4.0 \sqrt{\frac{l}{v}} \quad (11)$$

式中: $K_{\text{air}}$ 为某一特定温度下的空气热传导系数; $\delta$ 为边界层厚度; $l$ 为风速方向的叶片长度(m); $v$ 为外界风速( $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

此外,热传导率与 $\text{CO}_2$ 与水分的扩散率呈正比,故通过 $\text{CO}_2$ 或者水分的扩散率的测定,可以间接推算热传导率的值。但这种间接方法受植物叶片性状、大小等影响,故限制较多,且现阶段研究较少,急需更为广泛的测定和整合才能实现总结更为准确的比例参数 (Jarvis *et al.*, 1985)。

### 2.4 蒸发能量交换

植物体叶片白天蒸腾作用导致水汽蒸发耗能、散热,夜晚水汽凝结于叶片表面,为能量吸收的过程。在数值上,叶片蒸腾散热等于蒸腾速率和水的汽化潜热的乘积。叶片的蒸腾作用主要通过气孔完成,气孔的开闭又受诸多因素的影响,而许多研究指出,叶片的蒸腾速率主要受叶片水汽扩散导度(气孔导度和边界层导度)以及叶气压差的影响。实际测量中主要通过测定叶片水汽导度来确定蒸发能量交换。其计算模型见公式(12)。

$$\lambda \cdot E = \lambda \cdot g_w(e_1 - e_a) \quad (12)$$

式中: $\lambda$ 为某气温下的水的汽化潜热; $E$ 为叶片蒸腾散热量; $g_w$ 为叶片水汽扩散导度; $e_1$ 为叶片表面的

气压值; $e_a$ 为空气的气压值。

目前对于叶片水汽导度主要通过动态或者稳态气孔计来测定,但利用气孔计测量的最大问题是仪器气室与外界环境温度存在差异,而这种差异影响气孔的开合,导致测量的误差 (Parkinson *et al.*, 1980)。

### 2.5 代谢热与热储量(体温变化)

代谢热是指植物在生化反应过程中产生的热量,通常来讲,代谢热的数值较小,常常忽略不计。在生物量较大的群落中,植物的体温变化在能量平衡中的作用就非常重要。Lindroth (2009)在松树林中测定其茎干及分枝和叶片的热储量变化,发现其热储量的比例最大可以占到植物总净辐射能量的12%左右。可见,植物体温对于整个热量平衡的重要性。热储量变化的计算模型见公式(13)。

$$M_s = VC_p \frac{\Delta T}{\Delta t} \quad (13)$$

式中: $M_s$ 为热储量变化率; $V$ 为所测组织的体积; $C_p$ 为所测组织的热容量值; $\frac{\Delta T}{\Delta t}$ 为单位时间内体温的变化量。

## 3 植物体温的变化规律

### 3.1 时间变化

植物体温随季节变化而表现出不同的趋势。由于受气温环境的影响,通常来讲植物在夏季体温最高,冬季最低 (Joycel *et al.*, 1990)。对于体-气温差而言,季节性上讲,植物的叶气温差秋季大于夏季,这是因为秋季气温已低,而太阳辐射仍较强烈,叶温仍保持较高水平,故暖季或升温季节植物表面有明显降温效果,冷季或降温季节植物有变暖的现象。如贺庆棠等(2005)以华北地区的植物为例,调查了植物不同季节的体温,发现暖季树木表面温度一般低于气温和地温;但冷季植物体温比气温稍高,可比气温高 $1.5\text{ }^\circ\text{C}$ 。

植物体温在一天中也呈一定变化规律,正午体温最高,日出前最低,呈正弦变化,与气温变化一致。但植物体温发生时间略晚于气温,一天中,小麦体温的最高值出现时刻晚于气温最高值出现的时刻 (Lu *et al.*, 2008)。

### 3.2 空间变化

植物的分布广泛,从常年冰雪封闭的山区、寒冷的极地地区到炎热的赤道地区,从低于冰点温度的

表 1 华北地区常见树种表面温度差异(°C)

Table 1 Differences of surface temperature of different tree species in North China

加杨 ( <i>Populus×canadensis</i> )	白蜡 ( <i>Fraxinus sogdiana</i> )	蒙椴 ( <i>Tilia mongolica</i> )	泡桐 ( <i>Paulownia tomentosa</i> )	紫玉兰 ( <i>Magnolia liliflora</i> )	臭椿 ( <i>Ailanthus altissima</i> )	榆叶梅 ( <i>Amygdalus triloba</i> )
23.8	23.8	24.2	25	25.4	25.6	26

2001-5-16,于正午 12:00 观测。引自贺庆棠等(2005)。

积雪下到水温极高的温泉中,均有植物生命的存在。而植物的体温也随着环境的变动而呈现差异,表现为体温的空间动态(Rubinsky, 1997)。通过调查不同地理气候区的植物与环境温度,发现在北极地区的植物地上部分温度高于气温,而在温带地区则低于气温(蒋高明, 1998);而同种植物在不同海拔的体温也是不同的(Field *et al.*, 1982)。可见,植物体温在空间分布上的确存在差异。

茎干尺度上,植物茎干在垂直方向上体温也有一定的变化规律。如小麦、棉花植株在光照一致的情况下,顶部叶片温度低于中、下部叶片叶温(韩磊, 2007);植物茎干存在同样的现象,茎温上部最低,下部明显高于上部茎温。不同部位体温的差异,一方面由于上下两部分组织的传热性能不同;另一方面是由于上部下部的组织所处的环境不同导致温度不同。

### 3.3 种间与器官差异

每种植物的生命过程都有其自身的基点温度,不同植物的基点温度不同,故在一定体温范围内,植物才能实现良好的生理生态功能,不同植物间体温的差异性已经被许多研究者证实。贺庆棠等(2005)在春季正午测定了中国华北地区若干植物体表温度,其差异性明显,详见表 1。

同种植物各组织器官间的体温也存在差异,其差异与组织热容量息息相关,热容量大的植物组织体温比较恒定。果实的温度通常是各器官中最稳定的,而叶片温度则有较大浮动。早在 1980 年,Evans (1983)发表了有关植物组织的温度差观点的文章,认为植物叶、叶柄、茎、根、果实、生长点等的温度都可能不相同。各学者通过对棉花、小麦、葡萄等作物体温的组织(或部位)的监测可知,在相同环境条件下,幼叶温度低于果实和种子的温度(van Meurs, 1975;崔连生等, 1989;郭仁卿, 1989)。

## 4 植物体温的调节机制

每种植物都有生理活动的最适体温范围,因此不同环境下的植物都有调节体温的反馈机制。超出

合理范围后,植物生理过程受到损坏,导致植物器官部分选择性死亡或者全株死亡,如研究荒漠地区柽柳液流特征与体温时发现,当体温 $>35$  °C时,就有可能对柽柳植株造成伤害(杨文新等, 2012)。故植物适应体温的调节机制对植物是至关重要的。目前植物调节体温的信号机制仍不清楚(Franklin *et al.*, 2010),纵观现阶段关于体温反馈机制的研究,主要涉及形态特征、生物化学过程、基因变化 3 个方面的内容。

### 4.1 形态特征

在不同的气候环境中,植物冠形可以在一定程度上影响植物体的散热,从而使得植物体温维持在一定的范围,如干热地区的植物冠形多为顶端开敞式,有利于增加对流散热(何明珠, 2004);而高寒地区的植物,植株则相对较低矮,并多呈现匍匐状、垫状或莲座状等特殊形态,降低了对流散热,从而保持较高的体温(魏学红等, 2009)。这种冠形的差异为植物对环境温度长期适应的一种进化特征。

对体温的短期调节而言,叶片是最为敏感的器官,不同的叶片特征,影响着植物和其所在环境的热量的传递,即植物的叶片可以调节入射短波辐射、反射和投射等改变叶片对太阳辐射吸收量的大小,进而影响植物体温。植物叶片的大小、形状和朝向太阳的角度等是调节体温的常见方式(Parkhurst *et al.*, 1972;Smith, 1978)。在高光强和缺水条件下,减小叶片张角是最有效的一种降低体温的方式,减小叶片张角可以提高入射短波辐射,以在气温降低时维持一定体温。此外,由于边界层对流的存在,有较高比例的边界层面积的植物体更有利于对流热交换,因此,缩小叶面积、增加边界层面积的是植物应对干热环境(Leuning *et al.*, 1988)的重要途径。同理,复叶和裂叶与缩小叶面积的效果相同,是调节植物体温的典型方式。

此外,某些植物叶片表面具有蜡质层、短的绒毛或者盐晶,这些结构的存在增强了表面反射,减少能量摄入,也是常见的控制植物叶温的适应性特征(Jones, 2013)。

## 4.2 生物化学过程

在外界环境胁迫下,一定的生物化学过程可以调节植物体温,避免体温过分失衡。人们普遍认为,蒸腾作用是控制叶温的主要驱动力,即在高温环境下通过气孔导度增大以提高蒸腾速率来降低叶温;但环境温度的变化通过调节光合作用,同样对气孔的开闭有着重大的影响,故蒸腾降温是植物主动调节体温的机制,还是伴随光合作用的附加效应,一直处于争论之中。但蒸腾降温确给植物带来了某些负面影响,如水分的不敷出导致植物缺水萎蔫,而水分短缺又伴随着气孔的关闭,蒸腾速率的下降,故通过蒸腾作用降低体温的范围也是有限的。此外,植株体内的生理代谢产生的热量也是构成能量平衡的成分,如呼吸作用、光合过程等,但由于其贡献比例较小,故可以忽略不计。

越来越多的研究证明,植物尤其是某些蕨类植物,能够产生低分子的碳水化合物以迅速调节体温。研究发现,在高温和水分胁迫下,植物异戊二烯的释放量会增加,异戊二烯是一种防光照损害的植物保护机制,通过适当的增加异戊二烯浓度可避免叶片受高温灼伤。也有研究发现,植物叶黄素可以起到调节体温的作用,在高强度光照环境下,若光合作用的暗反应不能与高强度的光反应耦合,就会产生自由基,导致植物体内的能量过度;这种潜在的危害可以通过叶黄素的循环耗能来降低或消除(Lambers, 2008)。

从热量交换的角度上,蒸腾和对流是植物散热的两个主要方式,在特定的情况下,植物的蒸腾散热和对流散热可以互为补充。当叶片气孔导度下降而导致蒸腾散热减少时,叶温升高;但此时叶温与气温差增加,叶片与周围环境的对流热交换也增大,从而弥补蒸腾散热的不足,继续在一定范围内维持着体温。而这种对流散热的能力在叶片较小的植物中效果较好,其原理见植物调节体温的形态特征表达部分(Jones, 2001)。

## 4.3 基因变化

体温的异常发生也会导致植物某些基因表达的改变,而这些基因的表达可以在一定程度上减缓体温的异常现象。当温度急剧升高而接近死亡温度时,编码热激蛋白的 mRNA 将会被诱导产生,植物的热激蛋白可以增加植物的耐热性,使得植物在高体温的状态下维持生理活动。而当温度降低发生冷胁迫时,一些广泛存在于植物体内的冷诱导基因得

以表达,从而增加植物的耐寒性。

在长期极端温度下,植物特异蛋白和编码这些化合物的调节基因,有可能使植物产生新的品种,这种品种可以实现在极端温度下保证一定的生产力,如冷型小麦和暖型小麦、水稻直立穗品种和弯曲穗等(Zhang *et al.*, 1995; 张嵩午等, 2002)。冯佰利等(2005)对小麦冠层温度和有关性状的长期观测,发现冠层温度持续偏低的小麦的一些优良特性,该种小麦叶片蒸腾速率、净光合速率、叶绿素含量、超氧化物歧化酶活性和可溶性蛋白含量等重要性状明显优于冠层温度持续偏高的小麦品种,具有代谢功能较好、生命力强和抗老化的特性。可见,持续的极端温度诱导可使植物发生基因改变,这也是培育植物新品种的有效途径。

## 5 植物体温的实践应用

### 5.1 指导灌溉

植物所受的水分胁迫程度可以在植物体温中表现出来。与气孔导度、光合速率等衡量植物生长状况的各个指标相比,植物体温对植物健康状况的反应更为敏感(王丽明等, 2005)。当土壤水分下降且水汽压差降低时,植物体温会呈现明显升高趋势(Monteith, 1962)。通过实验证明,冠气温差和气孔导度之间呈线形关系,这为利用植物体温指导灌溉奠定理论基础(Ehrler, 1973)。

作物水分胁迫指数(crop water stress index, CW-SI)就是基于这样一个理论基础发展起来的利用植物体温监测田间作物水分状况的指标。随着遥感技术和红外测温系统的发展,实现了大中尺度的植物体温监测,使得 CW-SI 指标在指导灌溉实践中得到广泛的应用。但该指标由于其应用范围目前仅限于农业生态系统,且其经验公式随地域的不同、物种的不同而改变,因而受到限制,故对于该指标的改进和研究仍然是当前研究的热点。

### 5.2 优良品种选育

由于植物的冠层温度在不同基因型之间存在差异,故利用测定冠层温度为基因型的筛选提供了一种简便、快速、非破坏性的技术。植物体温(主要是叶温)现有的应用主要是抗旱性、耐热性和高产性等基因型的筛选。

基于体气温差与干旱胁迫状况的关联性,体温的监测在植物抗旱品种的筛选中得以应用。在干旱条件下,耐旱品种其冠层温度较为恒定,而耐性差的

品种则冠层温度急剧升高,故可利用正午的冠层温度筛选抗旱性较好的品种(Blum, 1989),如经过转基因的小麦、玉米等,可在其种植早期或中期进行冠层温度的测定,以筛选具有优良抗旱性状的基因型(Golestani *et al.*, 1998; Rashid *et al.*, 1999)。

冠层温度也可被应用于耐热品种的选育。冠层温度衰减(canopy temperature depression, CTD)是基于冠层温度的测定来反映作物耐热性的代表指标,植物在高温的不利环境下调节自身生命活动,从而形成CTD现象,成为植物耐热性快速鉴定的生理指标。其评价方法准确,弥补了以往根据经验选择的不足,在生产实践中有望得以广泛应用(Balota, 1993; Hede, 1999)。

由于植物冠层温度与气孔导度、蒸腾速率等影响潜热耗能的生理过程有关,而这些生理过程与光合作用又息息相关,故植物的冠层温度可以作为植物生存生产状况的指标。实验表明,冠层温度、气孔导度、最大光合速率与小麦产量存在良好的正相关关系,在一定程度上冠层温度可作为高产品种的直接选择标准(Fischer, 1998)。此外,小麦在遭受黑斑病侵染或者高浓度盐胁迫时,冠层温度升高(Eyal *et al.*, 1989; Choudhary *et al.*, 1996),故冠层温度又可作为植物健康状况的监测指标。而这一应用目前还处于初级阶段,所涉及的研究较少,仍有待于进行更广泛的实验积累。

## 6 植物体温的监测技术

植物体温的测量方法一般分为接触式和非接触式两种,热电偶测定技术和红外辐射技术分别为这两种测量方式的典型,纵观国内外相关问题的深入研究,不难发现,从半导体技术、红外技术和热电偶测温技术问世后,植物体温的精确测量成为可能,使得研究愈加深入和系统。但是这些测量手段也各有其不足,影响了植物体温测量的精确性。

### 6.1 非接触式

常用的非接触式测温方法为红外辐射法。红外辐射(IR)是物体发射的超出人的视力范围以外的电磁波辐射,其波长处于750~1000 nm。所有的物体都能发射红外辐射,物体表面温度不同发射波的波长不同,通过一种特制的红外温度计可以获取波长数据。前人关于叶温的测定,多采用这种方法,如刘学著(1995)等用BAU-1型红外测温仪测定群体温度以测定冬小麦水分胁迫系数。

该技术受环境影响较大,存在温度的间接测量、用叶片周围的气温代替叶片本身温度的弊端,即用环境温度代替作物的体温,或者是用群体温度代替植物自身的温度,并不能准确地反映出植物受热害或冷害的实际温度。此外,红外测温仪的测距较大程度上决定了测得的温度值,且测得的温度是植物叶温还是植物群体空气温度是不确定的(赵春江, 2002)。通过手持式红外测温仪测量小麦冠层温度与接触式对比,发现冠层-气温差的观测值与实际值之间有 $\pm 0.7$  °C的波动(袁国富, 2002)。

由于非接触式测量速度快,便于测量整体温度,目前在农业管理中被普遍应用。目前,美国Fluke公司生产的红外热成像是应用最为广泛的红外温度计。它不仅能非接触红外法测量温度(包括干球温度、湿球温度、植物与大气温度差等),还可测定相对湿度(RH)、饱和蒸气压差(VPD)、作物水分胁迫指数(CWSI)、太阳辐射(SR)等,还可通过电脑控制、数字显示,集红外温度计、便携式气象站及微机于一体,是红外测量法中较为通用的探测设备。

### 6.2 接触式

接触式测温仪即通过直接与热源接触的测量元件进行体温测量。接触式测温仪器主要有水银温度计,半导体点温计和热电偶。水银温度计是一个传统温度测量仪,现在一般不再使用。国内生产半导体点温计的最初目的并不是测定叶温,但它可用于叶温的测量。上述2种方法测量精度都不够高。目前最常用的是热电偶测温技术,如稳态气孔仪、CB-0231热电偶测温仪等。

接触式优点在于使用携带方便,价格便宜,可以直接测得植物的体内温度,实践证明通过热电偶传感器测量植物体温,其比红外测温值更能代表植物体温,更精确(Lomas, 1971)。故在实验中测定植物体温多采用接触式测温方法。如Tarnopolsky等(1999)讨论了热电偶在叶片温度测量中的问题。Khabba(2001)等用热电偶测量玉米穗的温度,得到了较为准确的结果。Boulard等(2002)等用热电偶测量番茄叶片表面温度,预测粉虱的发生。

接触式的缺点是工作量大,不适于大面积测量,且在进行叶片温度测量时,微小的热电偶很难长时间固定在叶片表面保持不动,以实现长时间连续测定叶温的变化情况;另外,直接与叶子接触容易导致叶子环境条件的改变,从而影响测量精度。但是在科学研究实验中,接触式测量仪仍然是解决问题相

对精确的手段,可以通过设置多个重复将人为操作的误差尽可能降低。

## 7 展 望

植物体温能够有效反映环境因子的改变,是监测植物适应性的可靠指标,并用以判断植物的生存状态,进而制定相应的管理对策措施,对植物生理、培育、生态等研究和实践工作具有重要意义。但目前国内外对于植物体温的研究却极不完善,通过结合国内外研究现状,针对其存在的问题和发展趋势,植物体温相关研究在以下几个方面需进一步深入:

(1)推进植物维持体温的机理研究。维持体温的机理是研究植物体温的基础,现阶段对于植物体温的机理性研究还十分薄弱。从生物化学机制方面,如通过光合作用调节能量耗散的机制至今尚不清楚;从能流物理过程方面,传导、对流、辐射、潜热四大方面的测定也是一大难点。由于生物化学机制对于植物体温的贡献率较小,故今后应该开展植物与环境间传热的定量研究,提高对植物体温调控机理更深层次的认识,并从叶片、植物体、生态系统等各个尺度上实现全面理解。

(2)发展植物体温监测技术,加强监测设备的精度和操作性。植物体温的准确测定是深入理解植物控温机制的关键。目前,植物体温监测技术十分有限,且误差较大,操作性较差,如热电偶测温技术很难测定植物叶片的温度,而热成像系统又只能对植物体表的温度进行测定,无法满足内部温度的测量要求,导致人们的认知受到了局限。因此,发展更便捷、精确的测温装置是亟待解决的问题。

(3)提升植物体温研究成果的转化应用。植物体温能够在大小两个尺度上反映植物的健康状况,在小尺度上,可以利用植物叶片温度监测植物光合作用的程度,从而估测农作物产量;在大尺度上,用以指示均一植被或生态系统是否受干旱、高温、污染等环境胁迫及其胁迫程度。因此,未来应将植物体温研究成果定量化、精确化,进而推进植被建设的快速分析评价与辅助决策功能研究,指导相关农林业生产实践活动和科学研究的开展。

## 参考文献

陈金华,岳伟,杨太明. 2011. 水稻叶温与气象条件的关系研究. 中国农学通报, **27**(12): 19-23.  
陈景玲,王谦,朱秀红. 2012. 番茄叶片和果实热容量的热平衡测定方法. 农业工程学报, **28**(2): 279-283.

崔连生,楼学道. 1989. 青海高原春小麦叶温的统计特征. 气象, **15**(10): 53-56.  
董振国. 1983. 植物体温的测定与应用. 植物杂志, (3): 30-31.  
冯佰利,高小丽,赵琳,等. 2005. 干旱条件下小麦冠层温度及其性状的关联研究. 生态学杂志, **24**(5): 508-512.  
郭仁卿,梁陟光,杨秀芹. 1990. 葡萄的叶温与气温. 植物杂志, (3): 29-30.  
郭仁卿. 1989. 植物体温的部位差异. 生物学杂志, **29**(3): 34.  
韩磊. 2007. 棉花冠层温度分异现象及其生理特性的研究(硕士学位论文). 陕西杨凌:西北农林科技大学.  
何明珠. 2004. 荒漠植物枝茎构件及其持水力研究(硕士学位论文). 兰州:甘肃农业大学.  
贺庆棠,阎海平,任云卯,等. 2005. 北京地区植物表面温度的初步研究. 北京林业大学学报, **27**(3): 30-34.  
蒋高明. 1998. 植物的温度及测定. 植物杂志, (1): 30-31.  
刘婧然,武金坤,王喆,等. 2013. 棉花叶温与气象条件的关系研究. 节水灌溉, (2): 1-4.  
刘学著,张连根. 1995. 基于冠层温度的冬小麦水分胁迫指数的实验研究. 应用气象学报, **6**(4): 449-453.  
罗卫红,汪小昆,戴剑峰,等. 2004. 南方现代化温室黄瓜冬季蒸腾测量与模拟研究. 植物生态学报, **28**(1): 59-62.  
马世骏. 1981. 现代化经济建设与生态科学——试论当代生态学工作者的任务. 生态学报, **1**(2): 176-178.  
马友鑫,张克映. 1992. 植物表面温度模拟研究进展. 应用生态学报, **1**(3): 91-95.  
彭致功,杨培岭,段爱旺,等. 2003. 日光温室茄子冠气温差与环境因子之间的关系研究. 华北农学报, **18**(4): 111-113.  
谭敏. 2013. 种植密度对番茄植株体温及其生长发育的影响(硕士学位论文). 山西太原:山西农业大学.  
唐一峰,杨洪钦,谢树森. 2001. 生物组织热传递的物理基础. 福建师范大学学报:自然科学版, **17**(1): 40-44.  
王谦,李胜利,孙治强,等. 2007. 日光温室番茄植株体温与气温差异研究. 农业工程学报, **23**(5): 185-189.  
王丽明,邱国玉,张清涛,等. 2005. 作物缺水指数新方法的验证. 中国农业气象, **26**(4): 229-232.  
卫林,江爱良,宋兆民. 1982. 林带对农田小麦叶温的影响. 林业科学, **18**(2): 135-142.  
魏学红,沈振西,孙磊,等. 2009. 高山垫状植物进化适应机制//中国草原发展论坛论文集. 合肥:中国草学会.  
闫川. 2009. 水稻穗叶体温和颖花育性及其影响因子研究(博士学位论文). 南京:南京农业大学.  
杨文新,何新林,杨广,等. 2012. 荒漠区柽柳液流特征及其与环境因子的关系研究. 节水灌溉, (12): 26-29.  
姚振坤,罗新兰,李天来,等. 2010. 日光温室番茄叶温的模拟及与环境因子的关系. 江苏农业学报, **26**(3): 587-592.  
易维明,郭超,姚宝刚. 1996. 生物导热系数的测定方法. 农业工程学报, **12**(3): 38-41.  
袁国富,罗毅,唐登银,等. 2002. 冬小麦不同生育期最小冠层阻力的估算. 生态学报, **22**(6): 930-934.  
张敏,孙治强,张百良,等. 2005. 不同成熟期番茄热导率的测定. 园艺学报, **32**(3): 516-517.  
张跃,郭玉明. 2008. 日光温室番茄植株体温变化及其温度场的影响. 山西农业大学学报:自然科学版, **28**(2): 220-221.  
张嵩午,王长发,冯佰利,等. 2002. 冠层温度多态性小麦的性状特征. 生态学报, **22**(9): 1414-1419.

- 赵春江, 黄文江, 王之杰. 2002. 不同水肥处理下冬小麦冠层含水率与温度关系的研究. *农业工程学报*, **18**(2): 25-28.
- 祝廷成, 祖元刚, 董厚德. 1982. 生态平衡失调的基本标志和建立新的生态平衡的探讨. *生态学杂志*, **1**(2): 51-54.
- 祖元刚. 1990. 能量生态学引论. 长春: 吉林科学技术出版社.
- Evans LT. 1983. 日照长度与植物的开花. 南京: 江苏科学技术出版社.
- Balota M, Amani L, Reynolds MP, *et al.* 1993. Evaluation of membrane thermostability and canopy temperature depression as screening traits for heat tolerance in wheat. *CIM-MYT*, **26**: 15-18.
- Blum A, Shpiler L, Golan G, *et al.* 1989. Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought-stress. *Field Crops Research*, **22**: 289-296.
- Boulard T, Mernier M, Jargues J, *et al.* 2002. Tomato leaf boundary layer climate: Implications for microbiological whitefly control in greenhouses. *Agricultural and Forest Meteorology*, **110**: 159-176.
- Choudhary OP, Bajwa MS, Josan AS. 1996. Tolerance of wheat and triticale to sodicity. *Crop Improvement*, **23**: 238-246.
- Ehleringer J. 1985. Comparative microclimatology and plant responses in *Encelia* species from contrasting habitats. *Journal of Arid Environments*, **8**: 45-56.
- Ehrler WL. 1973. Cotton leaf temperature as related to soil water depletion and meteorological factors. *Agronomy Journal*, **65**: 404-409.
- Eyal Z, Blum A. 1989. Canopy temperature as a correlative measure for assessing host response to *Septoria tritici* blotch of wheat. *Plant Disease*, **73**: 468-471.
- Field C, Chiariello N, Williams WE. 1982. Determinants of leaf temperature in California *Mimulus* species at different altitudes. *Oecologia*, **55**: 414-420.
- Fischer RA, Rees D, Sayre KD, *et al.* 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate and cooler canopies. *Crop Science*, **38**: 1467-1475.
- Franklin KA, Knight H. 2010. Unravelling plant temperature signaling networks. *New Phytologist*, **185**: 8-10.
- Gates DM. 1965. Energy, plants, and ecology. *Ecology*, **46**: 1-13.
- Golestani AS, Assad MT. 1998. Evaluation of four screening techniques for drought resistance and their relationship to yield reduction ratio in wheat. *Euphytica*, **103**: 293-299.
- Hede AR, Skovmand B, Reynolds MP, *et al.* 1999. Evaluating genetic diversity for heat tolerance traits in Mexican wheat landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **46**: 37-45.
- Jones HG, Rotenberg E. 2001. Radiation and Temperature Regulation in Plants. [2015-08-17] <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1038/ngp.els.0003199>
- Jones HG. 2013. Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge: Cambridge University Press.
- Joycel A, Fosberg MA, Comanor JM. 1990. Climate change and America's Forests. General Technical Report: Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station Fort Collins: USDA Forest Service.
- Khabba S, Ledent JF, Lahrouni J. 2001. Development and validation of model for estimating temperature within maize ear. *Agricultural and Forest Meteorology*, **106**: 131-146.
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL. 2008. Plant Physiological Ecology (2nd edition). New York: Springer.
- Leuning R, Cremer KW. 1988. Leaf temperatures during radiation frost. Part I. Observations. *Agricultural and Forest Meteorology*, **42**: 121-133.
- Linacre ET. 1964. Calculations of the transpiration rate and temperature of a leaf. *Theoretical and Applied Climatology*, **13**: 391-399.
- Lindroth A, Mölder M, Lagergren F. 2009. Heat storage in forest biomass significantly improves energy balance closure particularly during stable conditions. *Biogeosciences Discussions*, **6**: 8531-8567.
- Lomas J, Schlesinger E, Israeli A. 1971. Leaf temperature measurement techniques. *Boundary-Layer Meteorology*, **1**: 458-465.
- Lu CG, Xia SJ, Chen J, *et al.* 2008. Plant temperature and its simulation model of thermo-sensitive genic male sterile rice. *Rice Science*, **15**: 223-231.
- Monteith JL, Szeicz G. 1962. Radiative temperature in the heat balance of natural surfaces. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **88**: 496-507.
- Mooney HA, Ehleringer JR. 1978. The carbon gain benefits of solar tracking in a desert annual. *Plant, Cell & Environment*, **1**: 307-311.
- Parkhurst DF, Louks OL. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, **60**: 505-537.
- Parkinson KJ, Day W. 1980. Temperature corrections to measurements made with continuous flow porometers. *Journal of Applied Ecology*, **17**: 457-60.
- Penfield S. 2008. Temperature perception and signal transduction in plants. *New Phytologist*, **179**: 615-628.
- Rashid A, Stark JC, Tanveer A, *et al.* 1999. Use of canopy temperature measurements as a screening tool for drought tolerance in spring wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, **182**: 231-237.
- Rubinsky B. 1997. Microscale heat transfer in biological systems at low temperatures. *Experimental Heat Transfer*, **10**: 1-29.
- Schlichting H, Gersten K. 2003. Boundary-Layer Theory (8th ed). New York: Springer Verlag.
- Smith WK. 1978. Temperature of desert plants: Another perspective on the adaptability of leaf size. *Science*, **201**: 614-616.
- Swan JB, Federer CA, Tanner CB. 1961. Economical Radiometer Performance, Construction, and Theory. Madison: University of Wisconsin Press.
- Tanner CB. 1963. Plant temperatures. *Agronomy Journal*, **55**: 210-211.
- Tarnopolsky M, Seginer I. 1999. Leaf temperature error from heat conduction along thermo couple wires. *Agricultural and Forest Meteorology*, **93**: 185-194.
- van Meurs B. 1975. A method of estimating leaf temperatures in a plant community. *Theoretical and Applied Climatology*, **24**: 77-83.
- Zhang SW, Song ZM, Cao CL. 1995. Study on wheat population with low temperature. *Agricultural Meteorology*, **16**: 1-6.

作者简介 于明含,女,1988年10月生,博士研究生,主要从事荒漠化防治、植物生态学研究。E-mail: ymh\_2012tai@163.com

责任编辑 张敏