

# 形态变化对叶片表面温度的影响

李永华<sup>1,2,4\*</sup> 李臻<sup>3</sup> 辛智鸣<sup>3</sup> 刘明虎<sup>3</sup> 李艳丽<sup>1,2,4</sup> 郝玉光<sup>3</sup>

<sup>1</sup>中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; <sup>2</sup>国家林业局库姆塔格荒漠生态系统定位研究站, 甘肃敦煌 736200; <sup>3</sup>中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 内蒙古磴口 015200; <sup>4</sup>国家林业局敦煌荒漠生态系统定位研究站, 甘肃敦煌 736200

**摘要** 干旱区植物叶片形态可塑性是植物适应高温干旱环境的重要生存策略, 但目前仍缺乏直观的数据予以证明。该研究应用热成像技术和图像分析技术, 同步测定真实叶片与模拟叶片的叶温、形态及风速、辐射和温度等环境参数。研究结果显示: 在干旱、高温环境下, 除了蒸腾, 叶片形态变化也是调控叶温的重要因子。干旱区植物叶片变小, 有利于加速叶片与环境的物质及热量交换, 从而达到降低叶温的目的。样地数据显示, 在高温、低风速环境下, 叶片宽度每减少1 cm, 叶片表面温度降低约2.1 °C, 而模拟叶片叶宽度每减少1 cm, 叶片表面温度降低0.60–0.86 °C。该研究对深入理解植物生存策略与环境适应能力具有重要意义。

**关键词** 叶片形态; 叶片温度; 热成像; 叶片边界层阻力

李永华, 李臻, 辛智鸣, 刘明虎, 李艳丽, 郝玉光 (2018). 形态变化对叶片表面温度的影响. 植物生态学报, 42, 202–208. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0127

## Effects of leaf shape plasticity on leaf surface temperature

LI Yong-Hua<sup>1,2,4\*</sup>, LI Zhen<sup>3</sup>, XIN Zhi-Ming<sup>3</sup>, LIU Ming-Hu<sup>3</sup>, LI Yan-Li<sup>1,2,4</sup>, and HAO Yu-Guang<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; <sup>2</sup>Kumtag Desert Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Dunhuang, Gansu 736200, China; <sup>3</sup>Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou, Nei Mongol 015200, China; and <sup>4</sup>Dunhuang Desert Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Dunhuang, Gansu 736200, China

### Abstract

**Aims** The shape plasticity of plant leaves is an important survival strategy to high temperature and drought in arid region, yet reliable evidences are insufficient to validate the fundamental concepts. Our objective was to demonstrate the specific effects of leaf morphology on leaf surface temperature.

**Methods** Infrared thermal images were processed to determine the leaf temperature and shape parameters of simulated and actual leaf shape. Microclimatic conditions were recorded using a automatic weather station near the sampling plot, including wind speed, radiation and air temperature.

**Important findings** Under the drought and high temperature, the plasticity of leaf shape appeared an important measure to regulate leaf temperature, except leaf transpiration. The exchange rates of matter and energy between leaves and the environment were enhanced by smaller leaves that effectively decreased leaf temperature. With low wind speed and high temperature, leaf surface temperature decreased 2.1 °C per 1 cm reduction in leaf width. However, leaf surface temperature of a simulated leaf decreased 0.60–0.86 °C per 1 cm reduction in leaf width. Results from this study will help us to understand plant adaptability and survival strategy in arid region.

**Key words** leaf shape; leaf temperature; infrared thermal imaging; leaf boundary layer resistance

Li YH, Li Z, Xin ZM, Liu MH, Li YL, Hao YG (2018). Effects of leaf shape plasticity on leaf surface temperature. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 202–208. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0127

叶片温度作为影响叶片光合、呼吸(Mebrahtu *et al.*, 1991; Wise *et al.*, 2004; Juurola *et al.*, 2005)、水分生理(Konis, 1950; Will *et al.*, 2013)、叶肉组织活性(Lambers *et al.*, 1998)的关键因子, 一直是植物学研

究的重点。长期以来, 前人使用数学模型(Smith & Geller, 1980; Nobel, 2005)、仿真模拟(Roth-Nebelsick, 2001; Stokes *et al.*, 2006; Vogel, 2009)、样地测定(Liu *et al.*, 2011)、同位素技术(Helliker & Richter, 2008)

收稿日期Received: 2017-05-28 接受日期Accepted: 2018-01-04

基金项目: 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2016MA012)和国家自然科学基金(41671049和31200536)。Supported by the Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund (CAFYBB2016MA012) and the National Natural Science Foundation of China (41671049 and 31200536).

\* E-mail: lyhids@caf.ac.cn

等研究手段,探索研究了叶片表面温度变化与环境、蒸发、叶片形态的关系。研究结果表明,叶片温度除受环境因子和蒸腾因素影响外,也与叶片形态密切相关(Smith & Geller, 1980; Nobel, 2005; Vogel, 2009)。

叶片形态变化对能量(及物质)流动速率的影响决定于叶片表面边界层阻力(Schuepp, 1993; Nobel, 2005)。植物叶面积减小(叶片宽度降低)有利于降低叶片边界层阻力,增加叶片表面能量与环境的交换速率(Nobel, 2005)。在高辐射及水分限制逐步加强的过程中,气孔调节功能(蒸腾作用)出现减弱甚至消失的现象。叶面积(叶宽)降低,不仅可以减少植物总的水分蒸腾量,而且可以降低叶片表面温度(Smith & Geller, 1980),由此避免或减少高温对叶片光合系统及叶肉组织的伤害(Wise *et al.*, 2004)。因此,叶片形态变化也是植物优化限制资源利用,提高自身生存与适应能力的重要方式(Lambers *et al.*, 1998; Westoby *et al.*, 2002)。

如何在复杂的生物物理过程中准确测定叶片表面温度一直是研究的难点。以往研究中,常以热电阻或热电偶测定叶片温度(Vogel, 1968, 2009),但受叶片表面温度分布不均,热探针固有缺陷(如材料、体积、采集器精度等),叶片结构与生理过程复杂(如厚度、柔韧性、蒸腾速率等)等因素影响,一方面无法快速准确地测定叶片表面温度,另一方面无法准确获取形态、蒸腾等因子对叶温地调控能力,导致无法进一步理解叶片形态变化对叶温的影响力。

近年来,红外热成像测温技术的逐步成熟(Jones, 2005; Stokes *et al.*, 2006),为快速准确测定叶片表面温度提供了帮助;而小型便携光合测定系统(如LI-6400、LI-6800)的广泛应用,也为快速测定叶片蒸腾等提供了技术支撑。在前人研究的基础上,本研究应用光合测定系统与红外热成像技术,通过测定植物叶片形态、温度、蒸腾及对应环境参数,展示了干旱区植物叶片形态与蒸腾对叶片温度的共同调控作用,同时应用模拟叶片进一步检验了单独形态变化对叶温的影响力。

由于全缘叶或具有小裂齿的叶片,形态参数间存在显著的自相关性。在前人研究的基础上,本文选取叶片宽度作为表征叶片形态的基础参数,关注叶片宽度对叶温的影响,以此阐述形态对叶片温度的重要影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 野外数据测定

为了确保叶片形态变化显著,同时验证不同生活型植物叶片形态对叶片温度影响的普遍性,2016年7月29日,在晴朗天气背景下,我们在中国林业科学研究院沙漠林业实验中心实验二场沙地与农田交错区(内蒙古自治区磴口县, 40.45° N, 106.75° E),选择2种人工栽培乔木:青杨(*Populus cathayana*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*), 2种野生灌木:白刺(*Nitraria tangutorum*)、小果白刺(*Nitraria sibirica*), 4种草本植物:灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)、艾(*Artemisia argyi*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、向日葵(*Helianthus annuus*)(向日葵为人工栽培种,另外3种为本地野生物种),每种植物随机选择3株,每株植物选择1片叶子(通过目视辨识,确保每种植物3片叶子大小与形态相近似)。在12:00、14:00、16:00左右,首先通过红外热成像仪(Testo 875-1, TESTO, Lenzkirch, Germany)拍摄叶片红外图像,并应用专业图像分析软件(Testo IRTSoft, TESTO, Lenzkirch, Germany)获取叶片温度,随后通过光合仪(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA),标准叶室测定叶片蒸腾速率。同步环境数据(总辐射仪安装高度为10 m,风速仪安装高度为1 m,气温仪安装高度为1 m)通过附近(距离样地20 m)的自动气象站获取。测定完成后,采集叶片,通过图片扫描(Canon LiDE120, Canon, Tokyo, Japan)、分析(Image-Pro Plus 6.0, Olympus, Tokyo, Japan),获取叶片面积、周长、最大宽度等形态参数。叶片形态参数间的相关关系见表1。

野外数据测定时段(2016年7月29日12:00–17:00),平均气温34.7 °C、平均相对湿度32.3%、平均风速0.82 m·s<sup>-1</sup>、平均辐射894.9 W·m<sup>-2</sup>。

### 1.2 模拟测定

为剔除蒸腾等叶片生理因素对叶温的影响,进一步测试形态变化对叶温的影响,我们在中国林业

表1 叶片形态参数间的相关分析

Table 1 Correlation coefficient among different measures of leaf shape

	周长 Perimeter	面积 Area	长度 Length	最大宽度 Maximum width
周长 Perimeter	1.00			
面积 Area	0.79*	1.00		
长度 Length	0.82**	0.91**	1.00	
最大宽度 Maximum width	0.94**	0.89**	0.79*	1.00

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ .

科学研究院沙漠林业实验中心风洞内对模拟叶片温度进行了测定(图1A)。模拟叶片以厚度均匀的浅绿色硬纸片为材料,厚度约0.2 mm。本研究共剪取16个形态不同的模拟叶片,图1B展示了其中8片叶子的形态特征。模拟叶片被粘在窄木条上,木条距离地面4 cm,同时保证每片叶子与地表平行,以获取相同的辐射等环境条件。测定过程中设定6组风速(0、1、2、3、4和5  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ )。测定区域的实际环境指标通过风洞内微型气象站获取(辐射、风速、气温测试探头高度距离地表0.5 m)。叶片温度、形态的测定方法与真实叶片相同。另外,相关分析表明真实叶片的叶片面积、周长、长度、最大宽度间的相关关系也十分显著(相关性 $r = 0.50\text{--}0.93$ ,  $p < 0.01$ )。

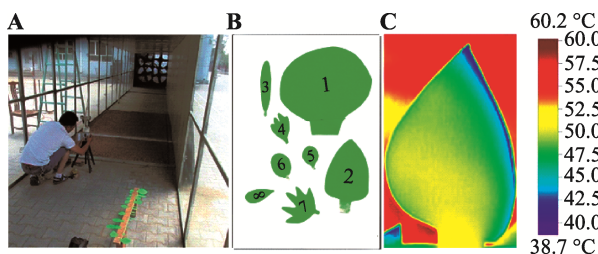


图1 A, 风洞中测试模拟叶片的表面温度。B, 模拟叶片形态。C, 模拟叶片的热成像图片。

**Fig. 1** A, Surface temperature measurement of simulated leaf in a wind tunnel. B, Leaf shape of simulated leaf. C, A thermal image of a simulated leaf.

### 1.3 数据分析

本研究利用SPSS 18.0数据分析软件(SPSS, Chicago, USA)计算了叶片最大宽度、长度、面积、

周长的平均值及其对应的标准偏差,分析了真实叶片与模拟叶片最大宽度、长度、面积、周长间的相关关系,并将蒸腾、形态对叶温的影响进行了多元线性回归分析。在Origin 8.5软件环境下绘图并应用简单线性回归法拟合了叶片宽度、环境因子对叶片温度的影响。

## 2 结果和分析

### 2.1 形态与蒸腾对叶片温度的影响

蒸腾是调控叶片表面温度的主要因子。简单线性回归分析表明,随蒸腾速率的增加,叶片温度呈现降低趋势(图2A)。12:00、14:00、16:00蒸腾速率变化分别解释了叶片温度的36.7% ( $p < 0.1$ )、57.5% ( $p < 0.05$ )和5.2% ( $p < 0.3$ ); 3次测试数据汇总后,蒸腾能够解释叶片温度变化的51% ( $p < 0.01$ )(图2A),蒸腾速率每增加1  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 叶片温度降低0.57  $^{\circ}\text{C}$ 。

形态变化对叶片表面温度的影响也十分显著。简单线性拟合显示,随叶片宽度的增加,叶片温度呈现增加趋势(图2B)。12:00、14:00、16:00叶片宽度分别解释了叶片温度变化的37.0% ( $p < 0.1$ )、5.9% ( $p < 0.3$ )和68.5% ( $p < 0.01$ ); 3次测试数据汇总后,叶片宽度能够解释叶片温度变化的24% ( $p < 0.05$ )(图2B),叶片宽度每减少1 cm, 叶片表面温度降低约2.1  $^{\circ}\text{C}$ 。3次测试数据的多元线性回归分析表明,叶片宽度和蒸腾能够联合解释叶片表面温度变化的56% ( $p < 0.01$ )。

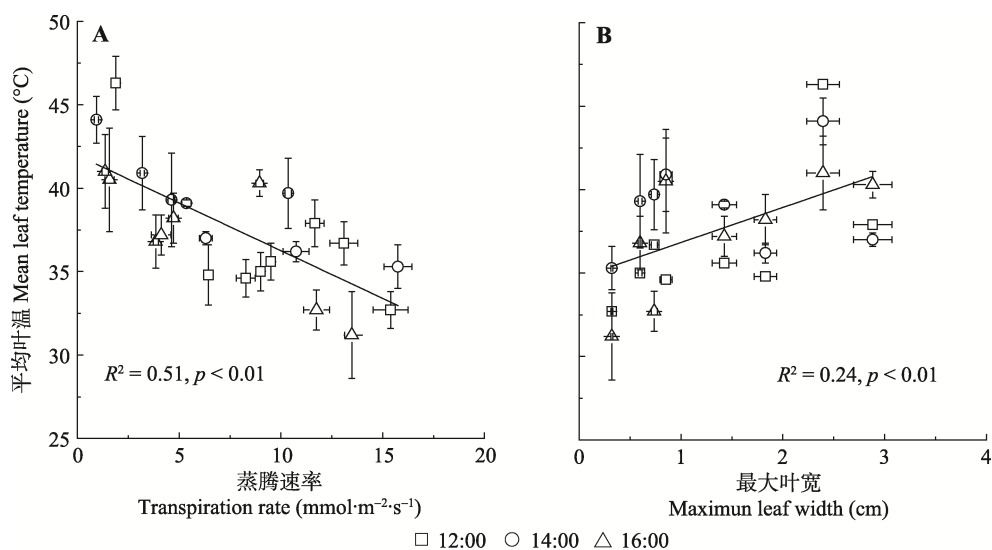


图2 蒸腾、叶宽对叶片温度的影响(平均值±标准误差)。

**Fig. 2** Empirical relationships between maximal leaf width, leaf transpiration rate and leaf temperature (mean  $\pm$  SE).

风洞测试结果显示, 模拟叶片形态变化对叶温的影响与真实叶片具有相同的趋势, 即随着叶片宽度减小(叶片变小), 植物叶片表面温度明显降低。不同的是, 模拟叶片形态与叶片表面温度的耦合关系更为密切( $R^2 = 0.43 - 0.66$ ,  $p < 0.01$ )(图3), 但宽度变

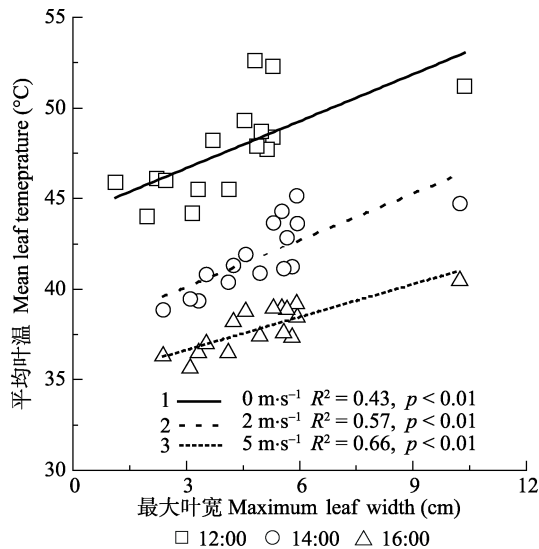


图3 不同风速下叶宽对模拟叶片温度的影响。

**Fig. 3** Empirical relationships between maximal leaf width and leaf temperature in a wind tunnel under different air flow velocity.

化对叶片温度的影响幅度降低。数据显示, 模拟叶片宽度每减少1 cm, 叶温降低0.60–0.86 °C。另外, 从线性回归分析的斜率判断, 高风速环境下, 模拟叶片温度对叶片宽度(或大小)变化的响应敏感性降低(图3)。在静风环境下(风速 $\approx 0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 气温在 $(32.2 \pm 0.2) \text{ }^{\circ}\text{C}$ 时, 模拟叶片面积从 $60.3 \text{ cm}^2$ 降低至 $1.8 \text{ cm}^2$ , 叶片平均温度降低8.6 °C; 在高风速环境下(风速 $\approx 5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 气温在 $30.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 时, 叶片面积从 $60.3 \text{ cm}^2$ 降低至 $1.8 \text{ cm}^2$ , 叶片平均温度降低5.7 °C。

## 2.2 环境对叶片表面温度的影响

野外试验显示, 风速在 $0\text{--}2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 波动时, 无论在中午或下午, 风速变化对叶温影响均不明显。相同时段, 气温、辐射变化对叶片温度也没有显著影响(图4)。室内模拟实验显示, 在排除蒸腾影响的条件下, 风速、辐射及温度波动能够显著影响模拟叶片表面温度变化( $R^2 = 0.53\text{--}0.71$ ,  $p < 0.01$ )(图5)。测试数据显示, 风速增加 $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , 模拟叶片温度降低约 $2.28 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ; 辐射增加 $1 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , 模拟叶片温度升高约 $0.31 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ; 气温增加 $1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , 模拟叶片温度升高约 $3.97 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 。

## 2.3 叶片表面温度的分布特征

热成像图片(图1C)显示, 真实叶片和模拟叶片

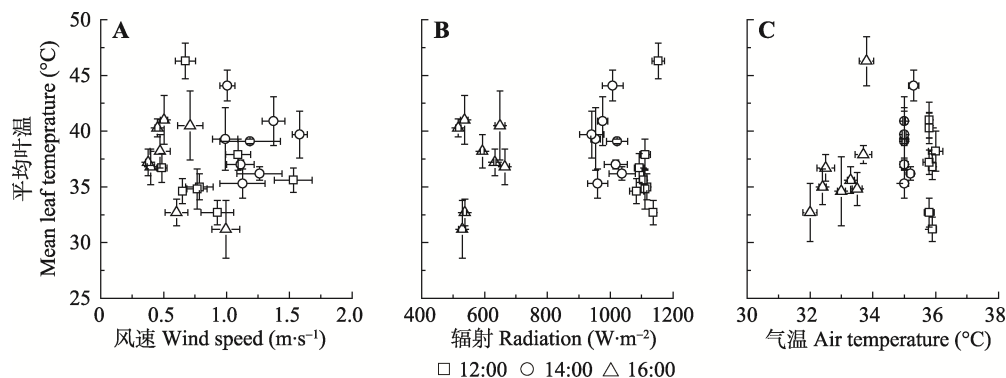


图4 风速、辐射、气温对叶片温度的影响(平均值 $\pm$ 标准误差)。

**Fig. 4** Empirical relationships among wind speed, radiation, air temperature and leaf temperature (mean  $\pm$  SE).

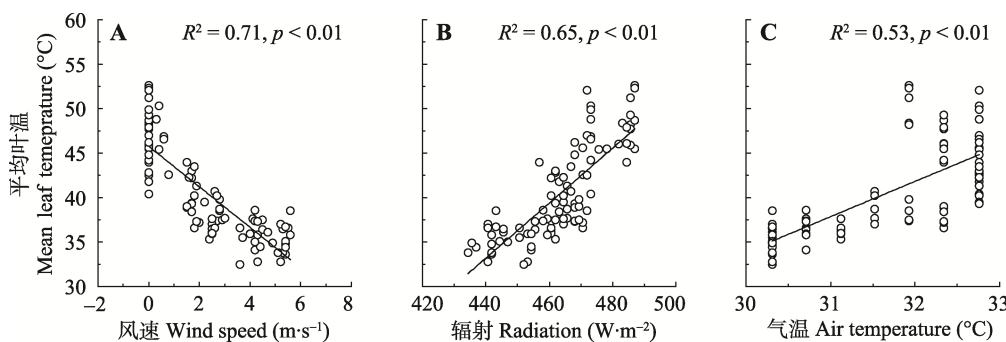


图5 风速、辐射、气温对模拟叶片温度的影响。

**Fig. 5** Empirical relationships among wind speed, radiation, air temperature and leaf temperature.

表面温度特征分布具有极大的相似性。分析数据显示, 流场方向是导致叶片表面温度渐变性分布的主要因子, 而叶片大小是影响叶片表面温度分布均匀性的主要因子。

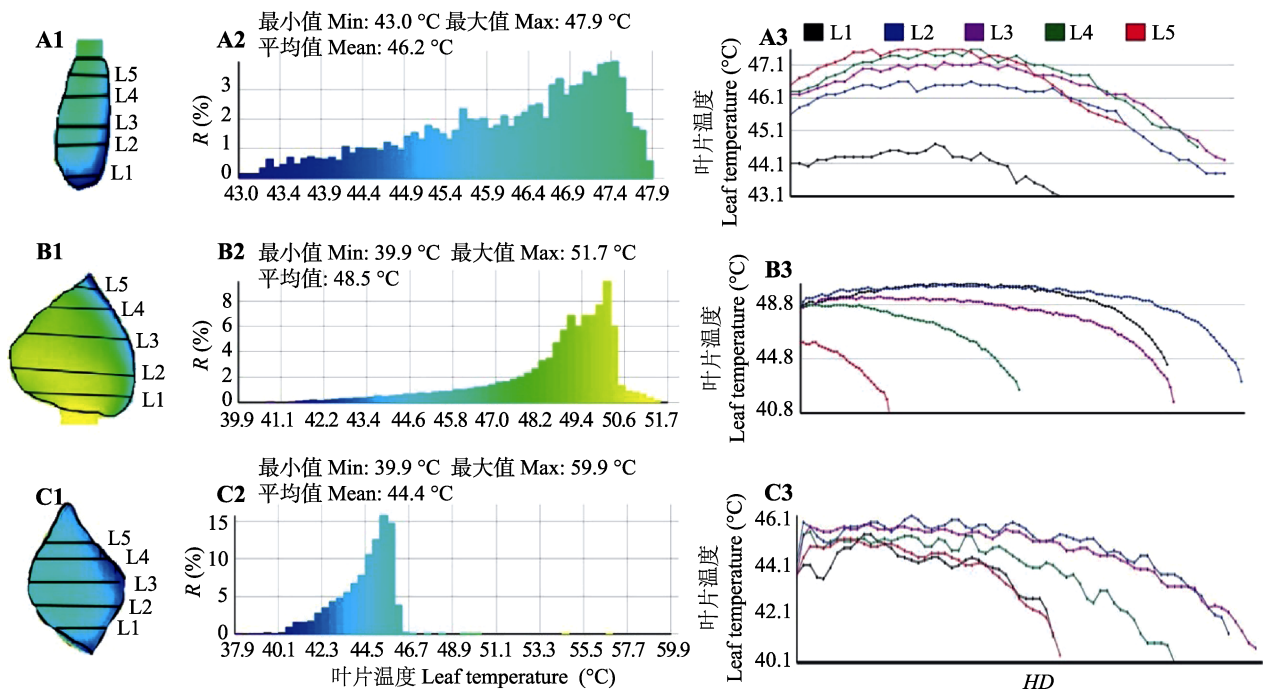
在低风速、叶片没有蒸腾或弱蒸腾条件下, 沿着空气流动方向, 迎风方向叶片温度最低, 而后叶片温度逐渐增加(图6)。从叶片表面分布均匀性看, 小叶片表面温度分布最为均匀, 叶片越窄(面积越小), 叶片温度分布区范围越小, 同时叶片表面平均温度也越低。另外, 从叶片表面温度剖面线来看, 小而窄的叶片温度较低且变化较快, 温度分布存在更为明显的边缘效应, 温度剖面线呈现单峰分布; 大而宽的叶片温度较高, 在背风面, 温度分布较为接近且变化缓慢, 在迎风面, 距离叶片边缘越近, 叶片温度降低越快(图6)。

### 3 讨论和结论

自然环境下, 影响植物叶片温度的因子十分复

杂。所有能够影响叶片能量捕获、存储、交换的因子都能够改变叶片表面温度(Ehleringer, 1980; Geller & Smith, 1982; Heckathorn & DeLucia, 1991; Nobel, 2005; Helliker & Richter, 2008; Lambers *et al.*, 1998; Nicotra *et al.*, 2008; Vogel, 2009)。这些因子包括影响叶片辐射吸收量的太阳辐射强度, 叶表颜色、质地、绒毛、叶角等因子; 影响叶片能量存储的叶片厚度、含水率、光合等因子; 以及影响能量交换速率的环境温度、叶片蒸腾速率、风速、叶片形态等因子。

通常, 叶片能量存储对叶片温度的影响十分微小, 常可以忽略不计(Nobel, 2005; Liu *et al.*, 2011)。蒸腾是调控叶温的重要因子, 但在干旱区却存在很大的局限性。当水分供给充足时, 蒸腾速率能够随温度(辐射)的增加而增加, 从而成为调控叶温的主导因子, 这一环境下叶形变化对叶温的影响能力相对较弱; 当水分供给不足或蒸腾微弱时, 高辐射(高温)对叶片的灼伤风险将增加, 这一环境下小叶片



**图6** 单叶表面温度分布特征。**A**, 模拟叶片, 面积 $1.80\text{ cm}^2$ , 气温 $32.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 辐射 $478.6\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , 风速 $<0.3\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。**B**, 模拟叶片, 面积 $23.7\text{ cm}^2$ , 气温 $31.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 辐射 $483.1\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , 风速 $<0.3\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。**C**, 真实叶片, 面积 $5.4\text{ cm}^2$ , 气温 $33.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 辐射 $1152.9\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , 风速 $0.7\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , 蒸腾 $1.9\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。**A1**、**B1**、**C1**是叶片热图像。**A2**、**B2**、**C2**是叶片表面温度分布特征。**A3**、**B3**、**C3**是叶片表面温度剖面线。**HD**, 距离下风向叶片边缘的水平距离;**R**, 不同叶片温度的分布区面积占叶片总面积的比例。**L1**–**L5**, 叶片上的位置。

**Fig. 6** Spatial changes in leaf temperature. **A**, Simulated leaf, leaf area  $1.80\text{ cm}^2$ , air temperature  $32.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ , solar radiation  $478.6\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , wind speed  $<0.3\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . **B**, Simulated leaf, leaf area  $23.7\text{ cm}^2$ , air temperature  $31.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ , solar radiation  $483.1\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , wind speed  $<0.3\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . **C**, Real leaf, leaf area  $5.4\text{ cm}^2$ , air temperature  $33.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , solar radiation  $1152.9\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , wind speed  $0.7\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , transpiration rate  $1.9\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . **A1**, **B1**, **C1** were the thermal image of three leaf. **A2**, **B2**, **C2** were temperature distributions on a leaf. **A3**, **B3**, **C3** were temperature profile of a leaf. **HD**, horizontal distance from the leaf edge of the downwind direction; **R**, ratio of the distribution area of different leaf temperatures to the total leaf area. **L1**–**L5**, location on the leaves.



植物因热传导、热对流能力强而具有更高的环境适应能力。在水分供给严重不足的环境下, 干旱区植物通常在早晨或上午气孔开度最大, 随后气孔导度快速降低, 蒸腾对叶温的调控能力也随之减弱或消失, 面对高辐射(高温)环境, 改变叶片形态, 增强热传导和热对流能力将成为植物调控叶温、适应环境的重要途径(Smith & Geller, 1980; Lambers *et al.*, 1998; 李永华等, 2012; 刘明虎等, 2013)。

已有研究显示, 随降水的减少(温度增加)、水分有效性降低或辐射的增强, 植物单叶面积减小(Lambers *et al.*, 1998; Bragg & Westoby, 2002; McDonald *et al.*, 2003; Thuiller *et al.*, 2004)。随着叶面积降低, 叶片将随之变窄(Rouphael *et al.*, 2010)。本研究选择了3种生活型(乔灌木)叶片结构差异较大的8种植物进行了测试, 并与模拟叶片测试数据相互对比, 检查了形态变化对叶温的影响, 进一步确认了干旱区植物叶片变小对降低叶温的显著性与重要性。测定数据显示, 对于正常生长的干旱区植物, 蒸腾依然是调控叶温的主要途径, 但叶片形态变化对叶温调控的作用也十分显著(图2)。在排除叶片其他性状与生理活动的影响后, 基于相同的热传导和热对流原理(Nobel, 2005), 室内模拟实验结果进一步证实形态变化调控叶温的真实性(图2, 图3, 图6)。

另外, 我们也进一步发现, 与模拟叶片相比, 野外植物叶片变小对于降低叶温更为有效。根据空气动力学原理, 边界层阻力是控制物体表面与环境间物质、能量交换的主要因子(Nobel, 2005)。由于物体边界层阻力主要决定于形态和风速, 植物叶片变小有利于削弱自身的边界层阻力, 增强叶表与环境间的水热交换能力。换句话说, 在气孔导度相同或保持相同变率的情况下, 小叶片不仅可以增加叶片表面热传导和热对流速率, 而且也能够加快水分蒸腾速率, 提高热扩散速率。因此, 叶片宽度降低(叶片变小)过程中, 真实叶片温度降低速率高于模拟叶片。此外, 由于风速增加也能够降低物体边界层阻力, 增加叶表水热交换速率。因此, 在高速风环境下, 形态调控叶温的能力将被削弱(图3)。

除形态对叶片表面能量交换具有明显影响外, 外界环境, 如风速、气温、辐射等, 对于调控叶温变化也至关重要(Parkhurst & Loucks, 1972; Nobel, 2005)。本研究中, 室内模拟实验证实, 风速、气温、

辐射变化对叶片表面温度具有显著调控能力, 但野外实验数据却显示风速、辐射和气温与叶温变化无关。对于这一结果, 我们初步推断有以下几个原因: 1)干旱区植物长期进化过程中, 主要通过蒸腾(气孔)和形态的可塑性主导叶片温度的调控, 从而降低了对外界环境的敏感性, 以此增加对高温、干旱环境的适应能力; 2)受微地貌、群落结构、测定位置等因素影响, 测试时叶片周边的风速、辐射、温度等因子与固定气象站测试数据不一致, 从而测定数据无法展示环境因子与叶片温度间的直接相关关系; 3)测试物种的叶片较小, 且测试过程中风速及波动范围较小, 无法辨识风速对叶片温度的影响。

本研究借鉴前人研究经验, 以模拟叶片替代真实叶片, 同时应用热成像仪替代温度探针(Vogel, 1968, 1970; Stokes *et al.*, 2006; Vogel, 2009), 不仅实现了叶片温度的快速准确测定, 同时更为全面地展示了形态变化对叶片平均温度及叶片表面温度分布的显著影响。该方法便捷、快速、测定精度高、可重复, 适合植物叶片(包括其他组织)表面温度等相关的研究。但是, 由于叶温蒸腾的测定需要在LI-6400测定系统的封闭叶室内完成, 与自然环境相比较, 在高温、高辐射环境下, 叶室内温度、空气湿度等会发生较大变化, 并导致叶温与叶片蒸腾的剧烈波动。虽然我们应用热成像技术避免了温度测定中存在的误差, 但现有技术仍无法获取自然环境下的蒸腾数据, 从而造成我们测定的叶片温度与蒸腾数据不匹配。这一因素也能够导致本研究中蒸腾与叶片温度的耦合关系与真实情况之间存在一定的偏差。

## 参考文献

- Bragg J, Westoby M (2002). Leaf size and foraging for light in a sclerophyll woodland. *Functional Ecology*, 16, 633–639.
- Ehleringer J (1980). Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. In: Turner NC, Kramer PC eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley-Interscience, New York. 295–308.
- Geller G, Smith W (1982). Influence of leaf size, orientation, and arrangement on temperature and transpiration in three high-elevation, large-leaved herbs. *Oecologia*, 53, 227–234.
- Heckathorn SA, DeLucia EH (1991). Effect of leaf rolling on gas exchange and leaf temperature of *Andropogon gerardii* and *Spartina pectinata*. *Botanical Gazette*, 152, 263–268.

- Helliker BR, Richter SL (2008). Subtropical to boreal convergence of tree-leaf temperatures. *Nature*, 454, 511–514.
- Jones HG (2005). Application of thermal imaging and infrared sensing in plant physiology and ecophysiology. *Advances in Botanical Research*, 41, 107–163.
- Jurola E, Aalto T, Thum T, Vesala T, Hari P (2005). Temperature dependence of leaf-level CO<sub>2</sub> fixation: Revising biochemical coefficients through analysis of leaf three-dimensional structure. *New Phytologist*, 166, 205–215.
- Konis E (1950). The effect of leaf temperature on transpiration. *Ecology*, 31, 147–148.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Li YH, Lu Q, Wu B, Zhu YJ, Liu DJ, Zhang JX, Jin ZH (2012). A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 88–98. (in Chinese with English abstract) [李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎 (2012). 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. 植物生态学报, 36, 88–98.]
- Liu Y, Subhash C, Yan J, Song C, Zhao J, Li J (2011). Maize leaf temperature responses to drought: Thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. *Environmental and Experimental Botany*, 71, 158–165.
- Liu MH, Xin ZM, Xu J, Sun F, Dou LJ, Li YH (2013). Influence of leaf size of plant on leaf transpiration and temperature in arid regions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 436–442. (in Chinese with English abstract) [刘明虎, 辛智鸣, 徐军, 孙非, 窦立军, 李永华 (2013). 干旱区植物叶片大小对叶表面蒸腾及叶温的影响. 植物生态学报, 37, 436–442.]
- McDonald P, Fonseca C, Overton J, Westoby M (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 17, 50–57.
- Mebratu T, Hanover JW, Layne DR, Flore JA (1991). Leaf temperature effects on net photosynthesis, dark respiration, and photorespiration of seedlings of black locust families with contrasting growth rates. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 1616–1621.
- Nicotra A, Cosgrove M, Cowling A, Schlichting C, Jones C (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia*, 154, 625–635.
- Nobel P (2005). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 4th edn. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Parkhurst DF, Loucks O (1972). Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, 60, 505–537.
- Roth-Nebelsick A (2001). Computer-based analysis of steady-state and transient heat transfer of small-sized leaves by free and mixed convection. *Plant, Cell & Environment*, 24, 631–640.
- Rouphael Y, Mouneimne AH, Ismail A, Mendoza-De Gyves E, Rivera CM, Colla G (2010). Modeling individual leaf area of rose (*Rosa hybrida* L.) based on leaf length and width measurement. *Photosynthetica*, 48, 9–15.
- Schuepp P (1993). Tansley review No. 59. Leaf boundary layers. *New Phytologist*, 125, 477–507.
- Smith W, Geller G (1980). Leaf and environmental parameters influencing transpiration: Theory and field measurements. *Oecologia*, 46, 308–313.
- Stokes VJ, Morecroft MD, Morison JIL (2006). Boundary layer conductance for contrasting leaf shapes in a deciduous broadleaved forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 139, 40–54.
- Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*, 85, 1688–1699.
- Vogel S (1968). “Sun leaves” and “shade leaves”: Differences in convective heat dissipation. *Ecology*, 49, 1203–1204.
- Vogel S (1970). Convective cooling at low airspeeds and the shapes of broad leaves. *Journal of Experimental Botany*, 21, 91–101.
- Vogel S (2009). Leaves in the lowest and highest winds: Temperature, force and shape. *New Phytologist*, 183, 13–26.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Will RE, Wilson SM, Zou CB, Hennessey TC (2013). Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. *New Phytologist*, 200, 366–374.
- Wise RR, Olson AJ, Schrader SM, Sharkey TD (2004). Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant, Cell & Environment*, 27, 717–724.

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏