

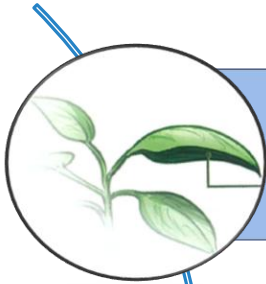
2026 農業部農業試驗所 溫室工程與植物賦能 系列課程

植物賦能之作物篇

Growing with Plant Empowerment (GPE)

方煒 臺灣大學生物機電工程學系名譽教授

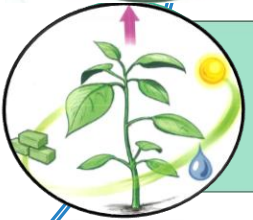
last updated 05/12



簡介



氣孔掌控三種平衡



植物是物理也是生理主體

- **GPE策略**是基於植物本身的調節能力。
- 植物無法像動物一樣移動，所以植物對環境劇烈變化要有很好的調節能力。
- **GPE強調**的是維持及強化植物本身具有的調節平衡的能力，而非不考慮植物的這種本能就去干預植物狀況，導致調整越多植株生長受到的干擾越大。
- 要利用植物本身平衡能力，徹底了解發生在植物的生理及物理過程是必要的。

傳統方法: 使用生理學方式探討&學習。並觀察植株體內的生物化學反應、植物對不同土壤營養狀況的反應，加入蒸散作用及植物生長模型來模擬及觀察植物內部的反應。這種模式包含了很多參數、因果的關係來表示植物生理變化，以及了解植物是如何生長與發育。

GPE方法: 平衡理論，連結了物理及植物生理。就算不是非常了解植物生理，也可以使用平衡理論去分析了解植株的狀態。

GPE 的創新

- **特徵**：能量、水分、同物化三種平衡，結合物理及植物生理。有彈性，收支平衡的兩端都可以加減。例如植株的水分狀態，在蒸散作用旺盛或是速度低時，都可以調節到水分平衡。
- **系統性探討因子**：傳統都單因子探討，線性關係，但無法解釋植株實際狀況，因影響植物的都是超過兩個以上因素且會交互作用。例如溫度、光線、CO₂對生長的影響，傳統方式無法解釋多因子與植物之間關係，使用平衡理論則可以。
- 基於用**感測器**取代人工感覺及主觀視覺判斷。

生長最佳化的條件

- 植株生長主要由四個因子決定：
光線、溫度、CO₂、水
- 植株最佳生長條件來自各種因子最佳的組合方式。

Figure 3.2-1 Relationship between photosynthesis, CO₂, and temperature

Source: Intelligrow: a component-based climate control system for decreasing greenhouse energy consumption.

Aaslyng, J-M; Ehler, N; Karlsen, P; Rosenqvist, E. Acta-Horticulturae. 1999; (507): 35-41

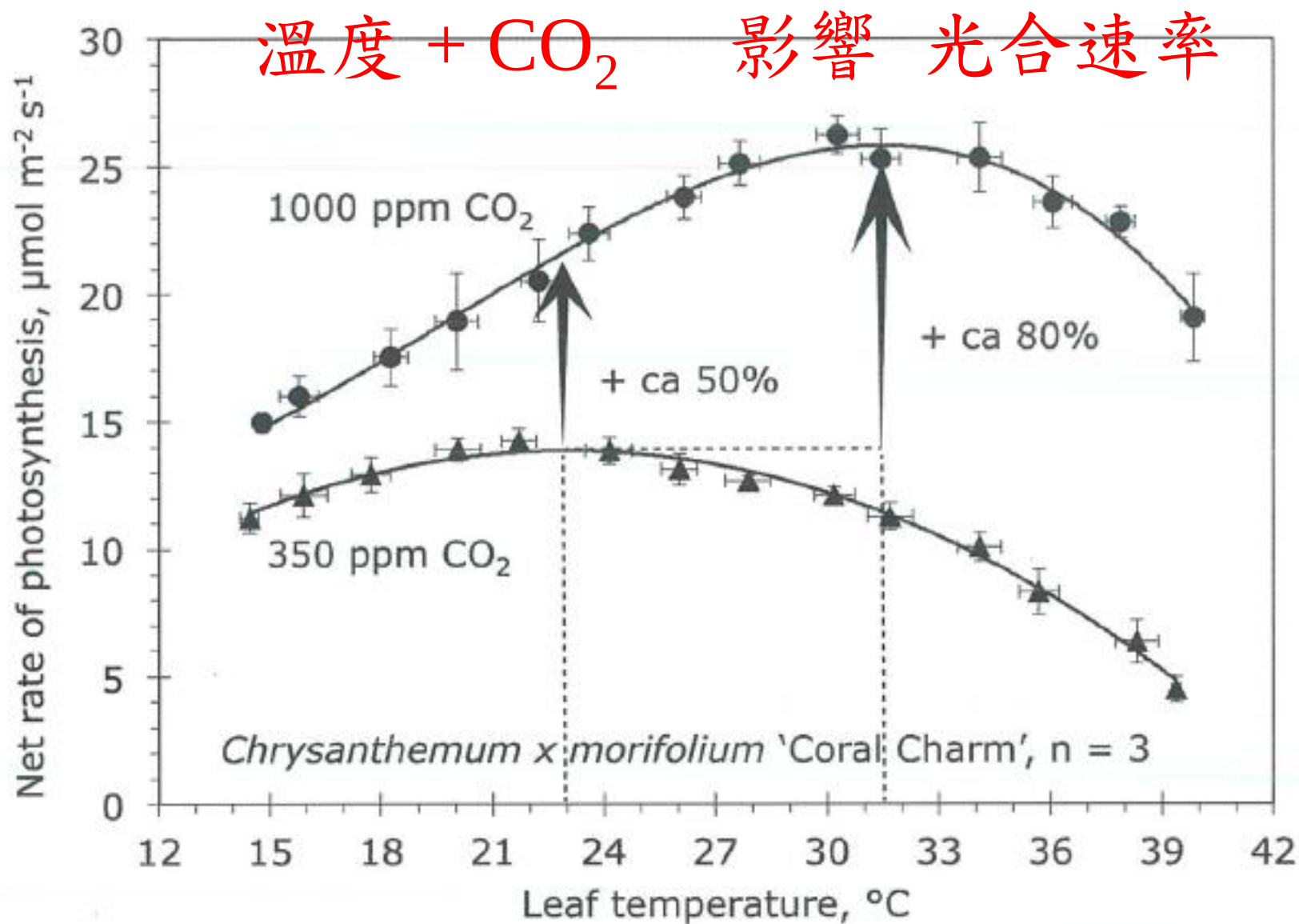


Figure 3.2-2 Relationship between photosynthesis, CO_2 , and light
Source: <http://www.egbeck.de/skripten/12/bs12.htm>

光量 + CO_2 影響 光合速率

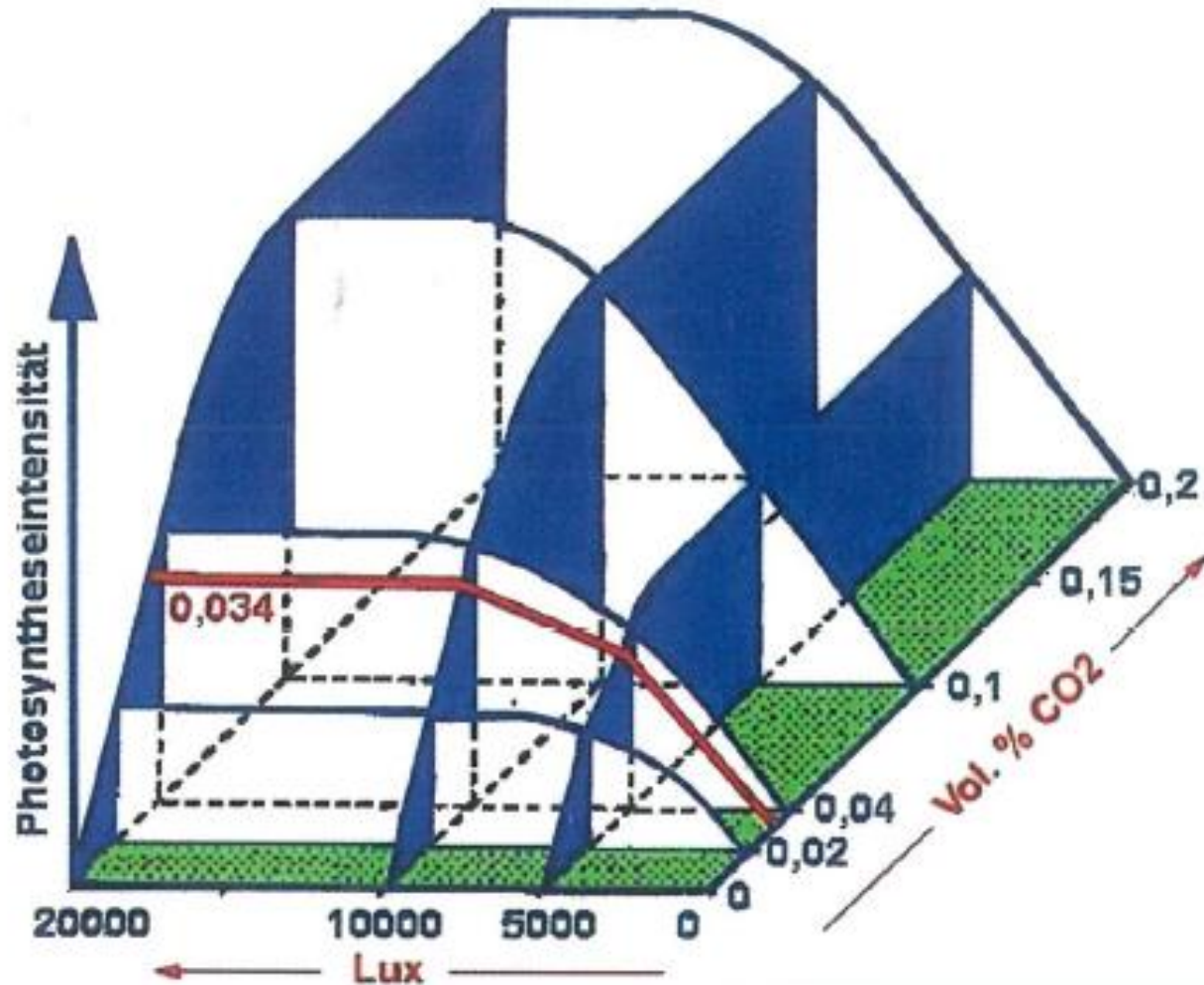
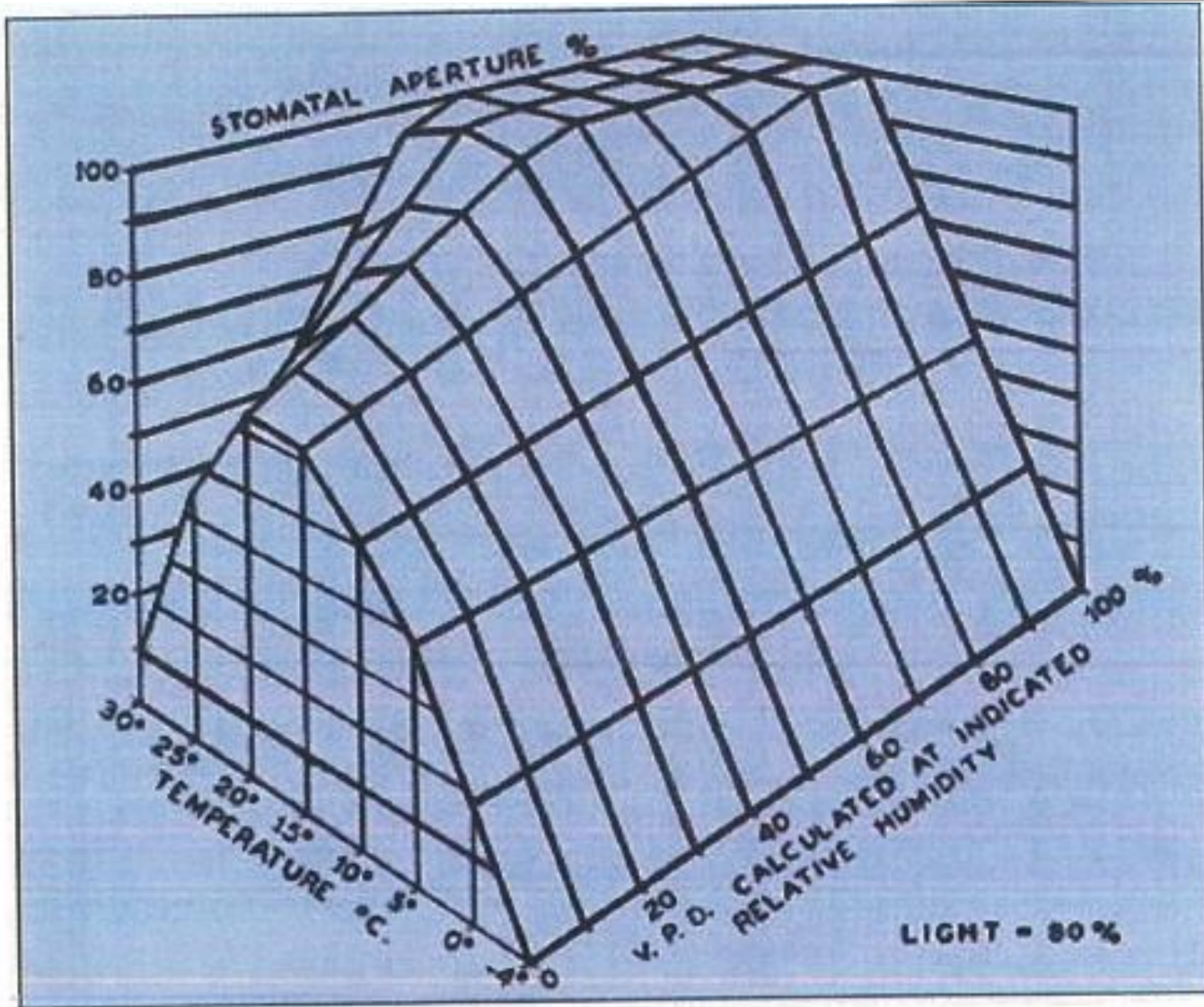


Figure 3.2-3 Relationship between stomatal conductance, temperature, and relative humidity.
Source: The effect of some environmental factors on the movements of guard cells.
WILSON, -C-C. Plant-Physiol. 1948; 23: 5-37

溫度
+
濕度
(VPD)

影響

氣孔
開閉

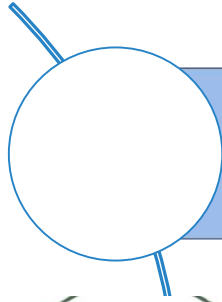


影響

光合
速率

上述都是很好的多因子方法案例，
但缺乏考慮植物三種平衡的相互關係

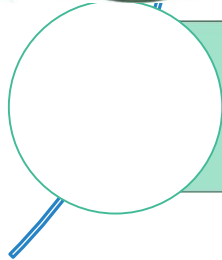
以氣孔為控制中心
可以同時控制三種平衡



簡介



氣孔掌控三種平衡



植物是物理也是生理主體

氣孔可以同時調控三種平衡

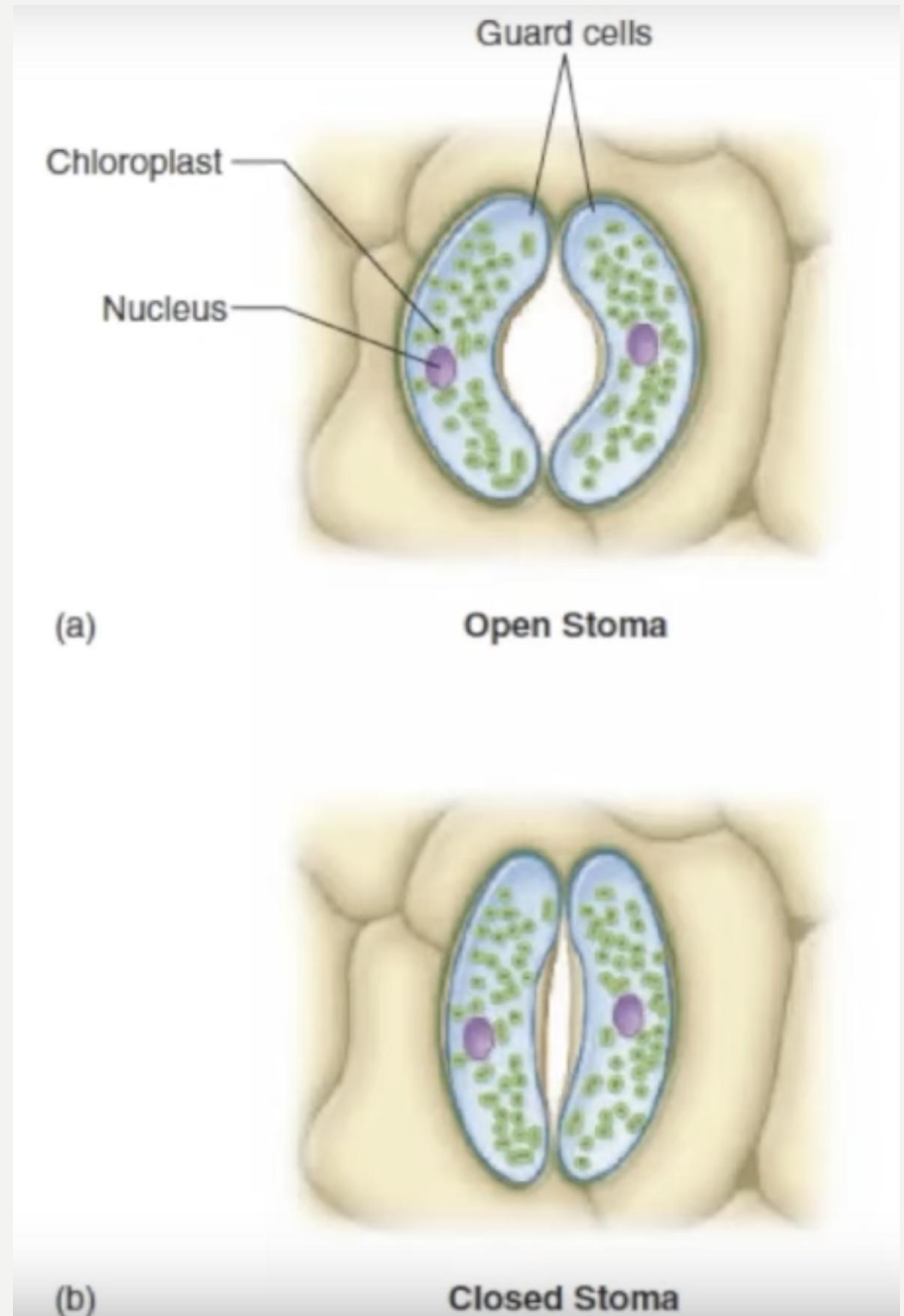


能量平衡、水分平衡、同化平衡

氣孔

水分進出保衛細胞
與進出其他細胞的
機制相同

滲透勢降低，水勢
降低，水分進入保
衛細胞使得膨壓增
加，氣孔打開



氣孔：三種平衡的控制閥

- 光線提供能量與熱量
- 氣孔控制蒸散作用協助散熱
- 蒸散需要能量，控制**能量平衡**
- 氣孔控制蒸散作用進一步控制水分，水分多時，蒸散多。水分少時，蒸散少，維持**水分平衡**。
- 氣孔有足夠蒸散，根部可吸入水與營養。氣孔也是 CO_2 進入的地方，會影響同化物的生成。
- 有了光線、水分及 CO_2 ，可行光合作用產生同化物，產生能量(ATP) 提供呼吸作用代謝消耗同化物，同化物的消長就是**同化物平衡**。

植物透過氣孔的開閉來調節
水分蒸散與二氧化碳進入
透過調節蒸散量也可調節散
熱量

影響氣孔行為的因素：

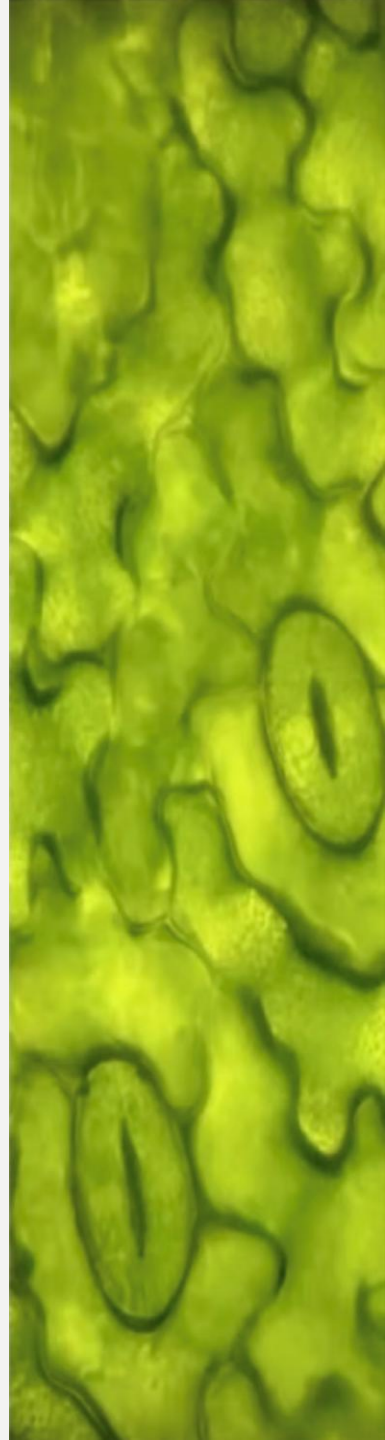
光線

表皮細胞的含水量

溫度

礦物質

二氧化碳濃度

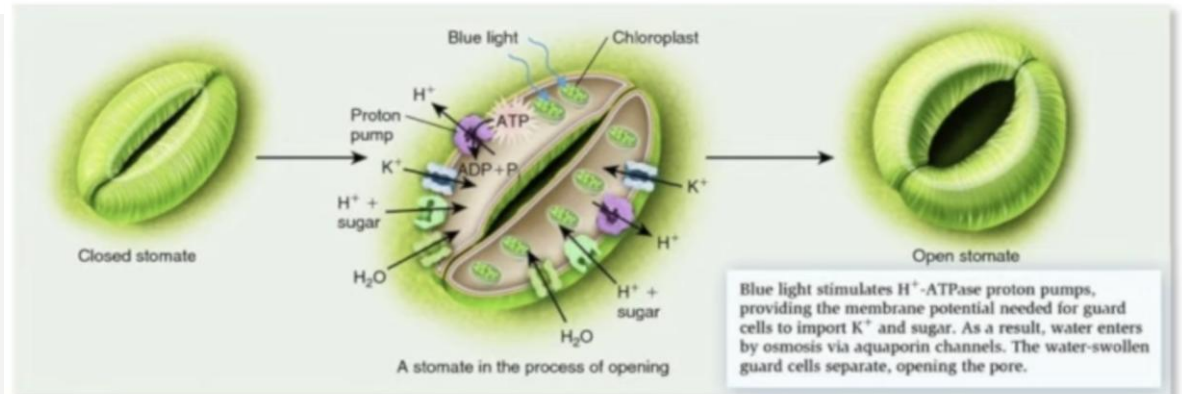


影響氣孔行為的因素：光

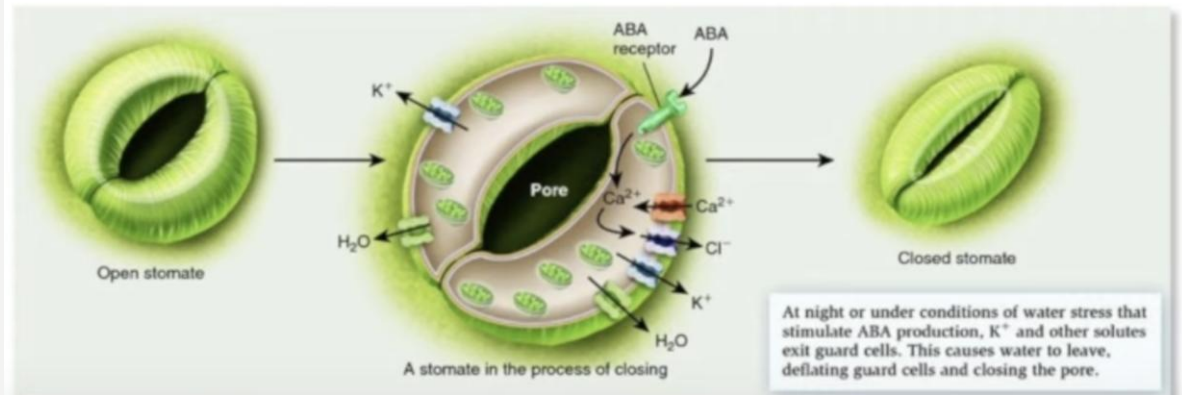
紅光與藍光均有利於光合作用的進行與氣孔的開啟，藍光對氣孔開啟的貢獻更大於對光合作用的貢獻。

藍光會促進細胞膜中鉀離子通道的開啟，允許鉀離子、水分與葡萄糖流入保衛細胞，促成氣孔開啟。

在夜間或有缺水逆境時 鉀離子與水分會離開保衛細胞，促使保衛細胞變扁，氣孔關閉

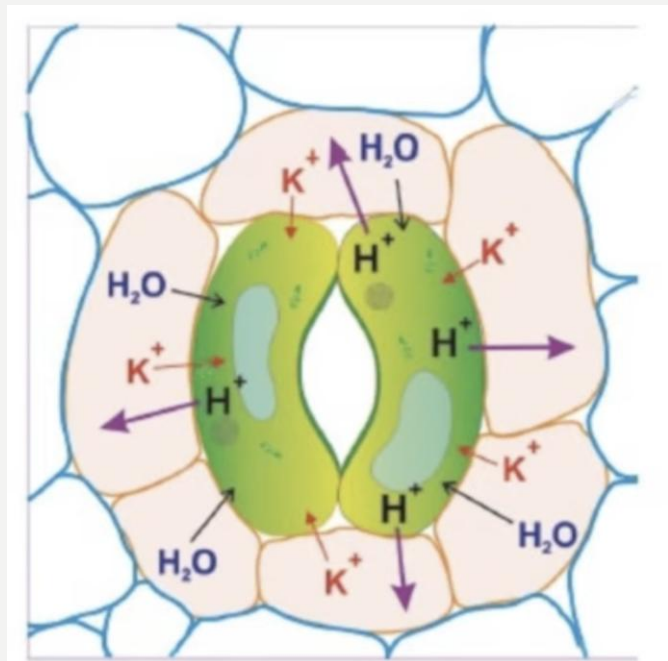
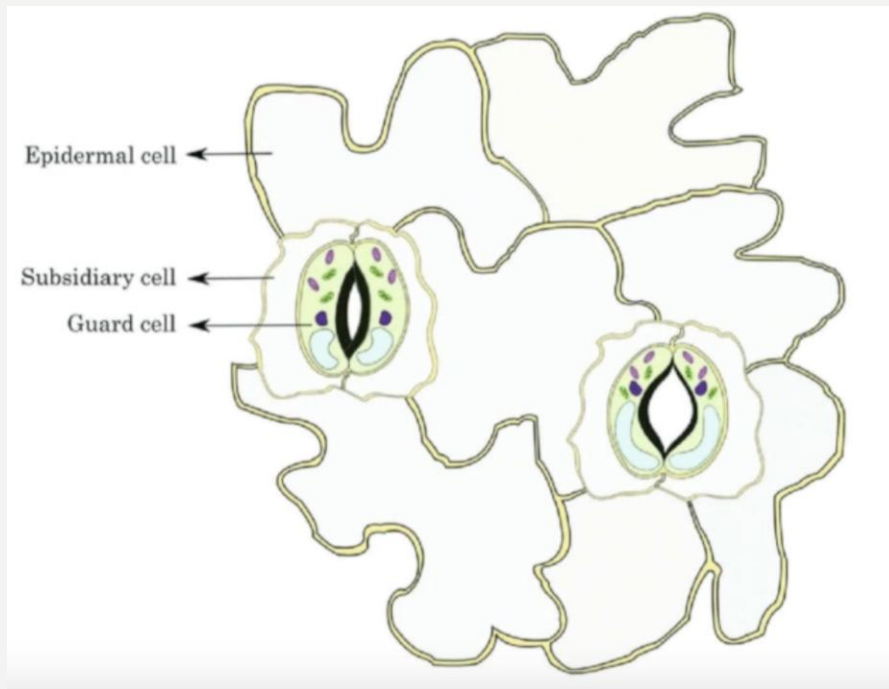


(a) The process of stomatal opening



(b) The process of stomatal closing

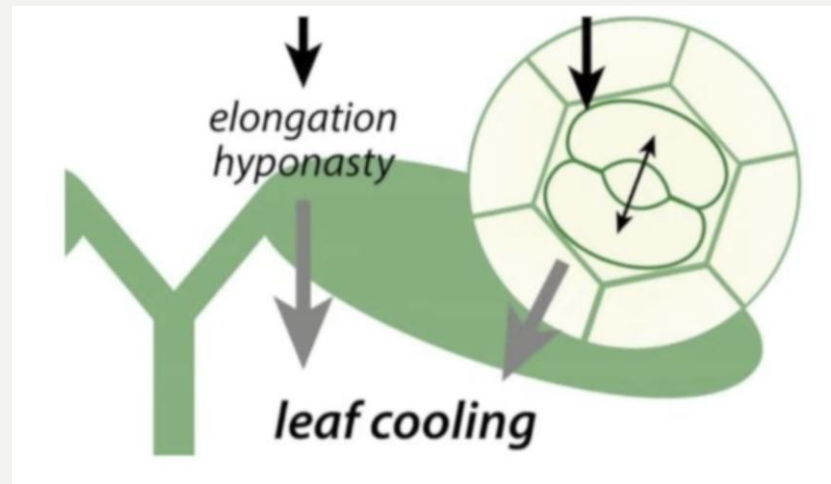
影響氣孔行為的因素：表皮細胞的含水量
影響氣孔行為的因素：礦物質的含量



不僅鉀離子對氣孔開啟很重要，N、P、K 都重要，
缺 N 作物的氣孔開啟都會有問題。

影響氣孔行為的因素：溫度

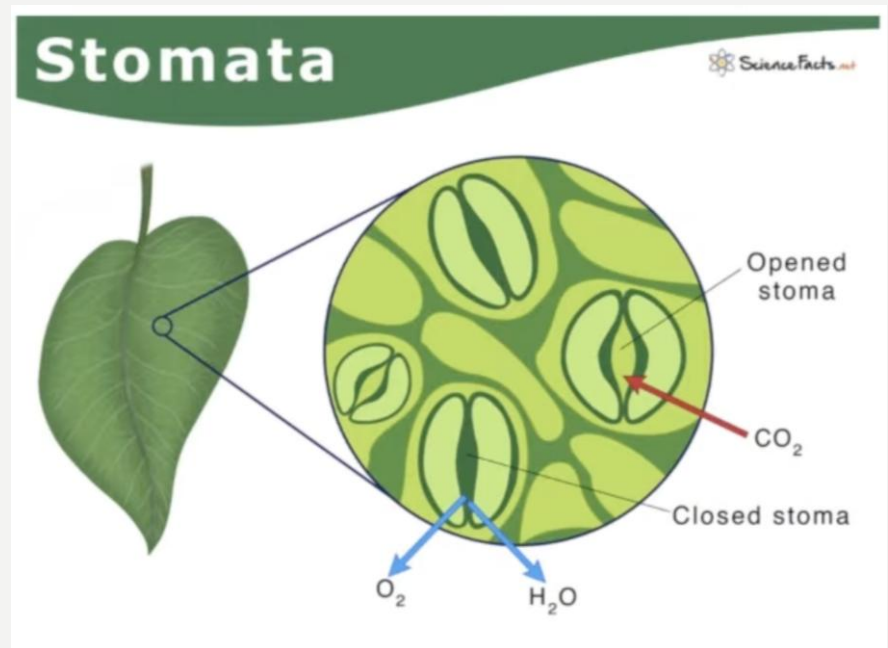
氣溫或輻射量增加使得植物感受到正脫離舒適帶



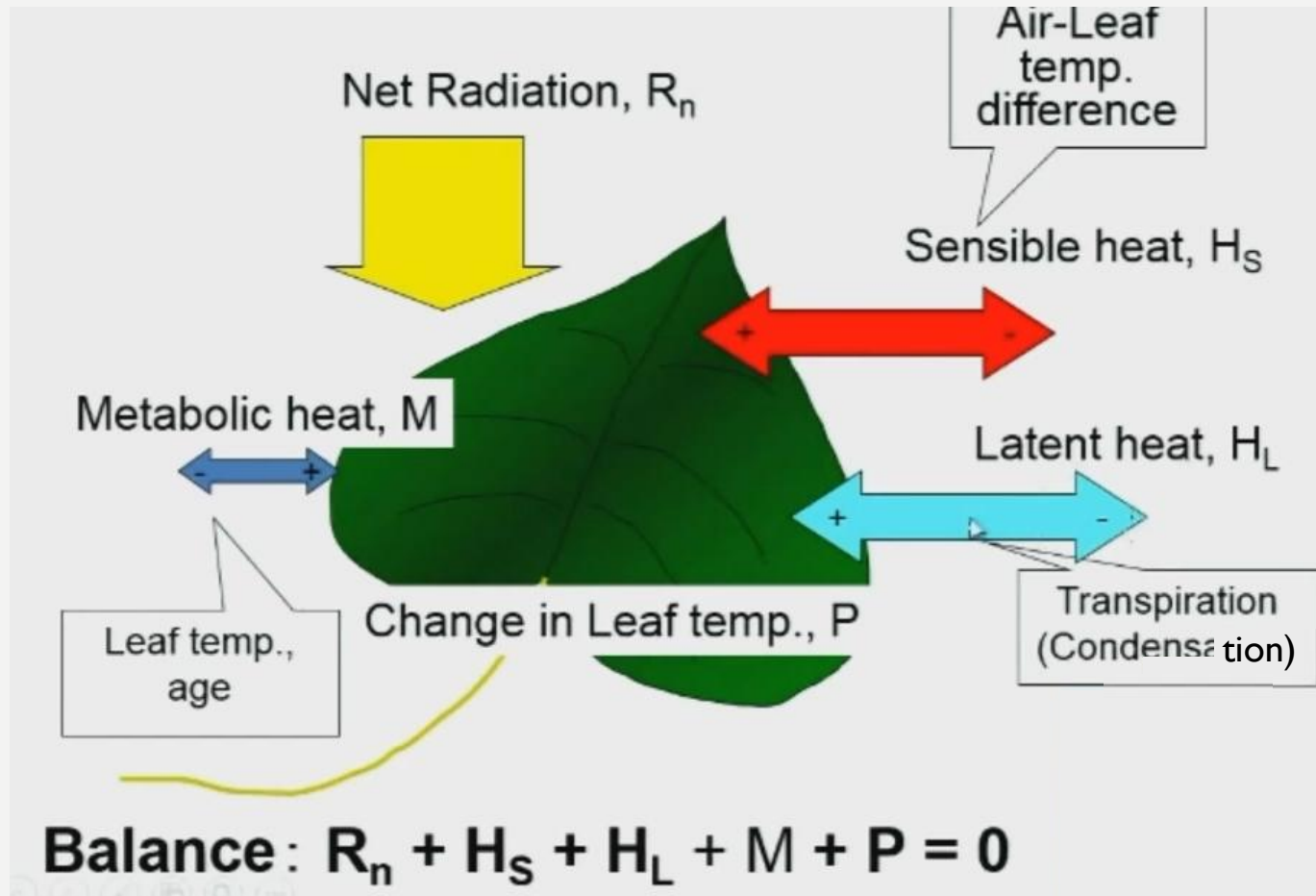
植物體會自主啟動降溫的保護機制——開啟氣孔，
透過蒸散來散熱

影響氣孔行為的因素：二氧化碳

當植物葉片中葉綠體內的二氧化碳濃度降低時，植物會開啟氣孔來允許吸入二氧化碳，就算仍存在缺水逆境，植物通常會關閉氣孔的時機，也會堅持自主的氣孔。



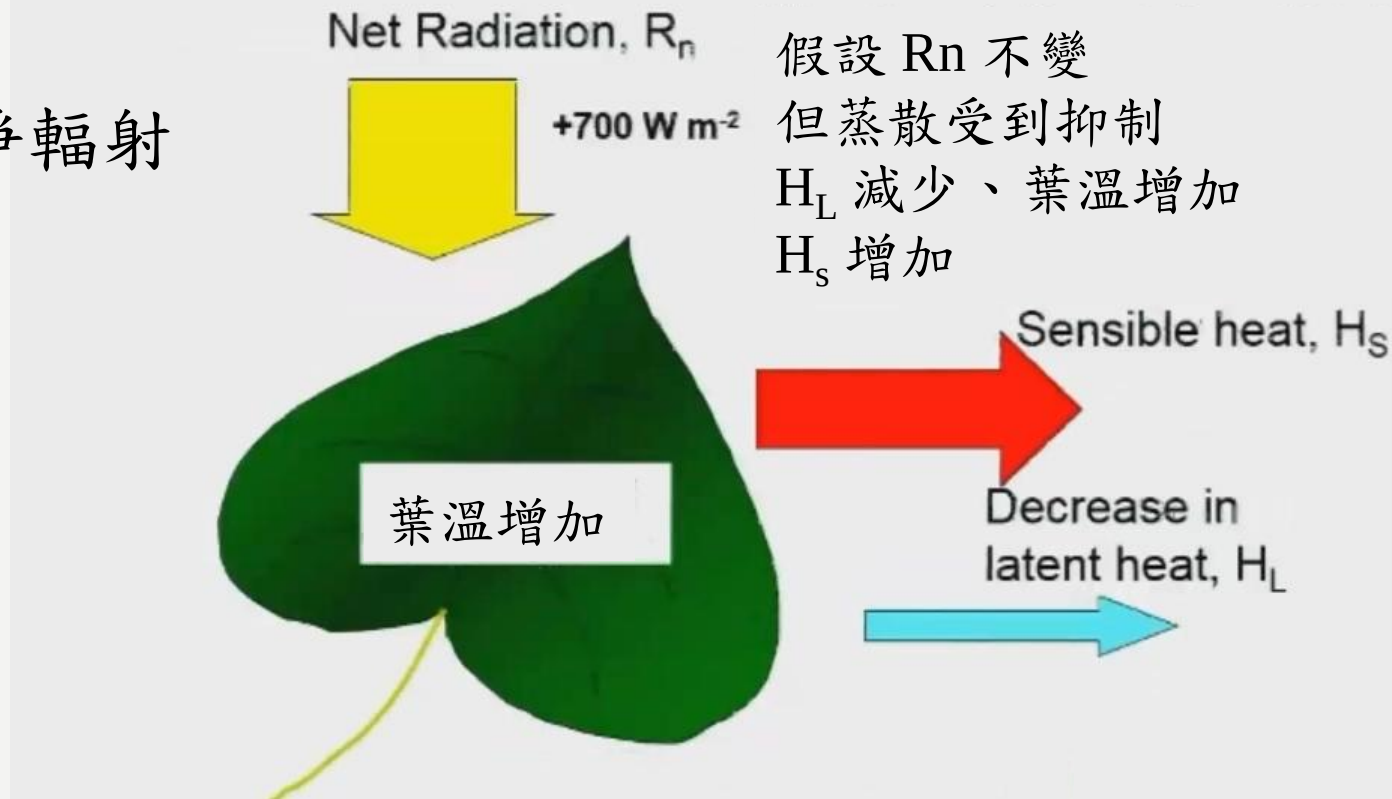
能量平衡



蒸散需要能量

葉片能量的來源：

1. 淨輻射



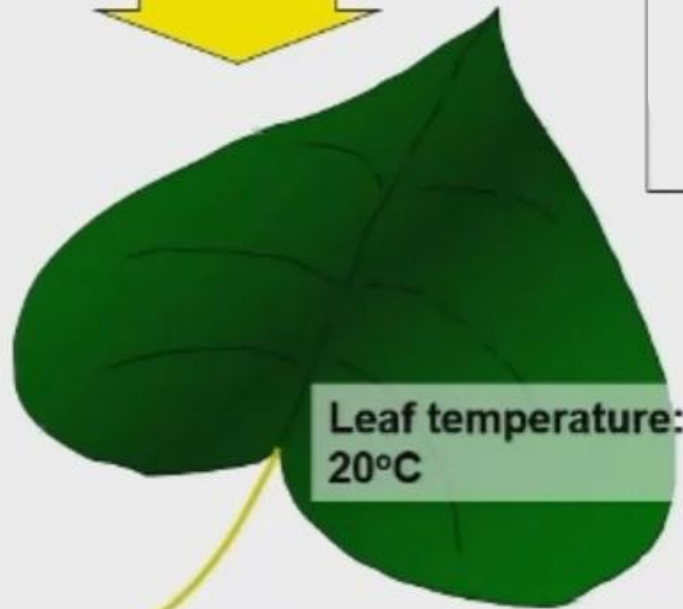
2. 空氣溫度與葉片溫度的差，透過對流提供 (source 或 sink)

淨輻射

R_n

700 W m^{-2}

透過能量平衡
的計算，可以
進一步求出涉
及的顯熱變化



Leaf temperature:
 20°C

Latent heat, H_L

-486 W m^{-2}

Transpiration rate: $200 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Therefore,

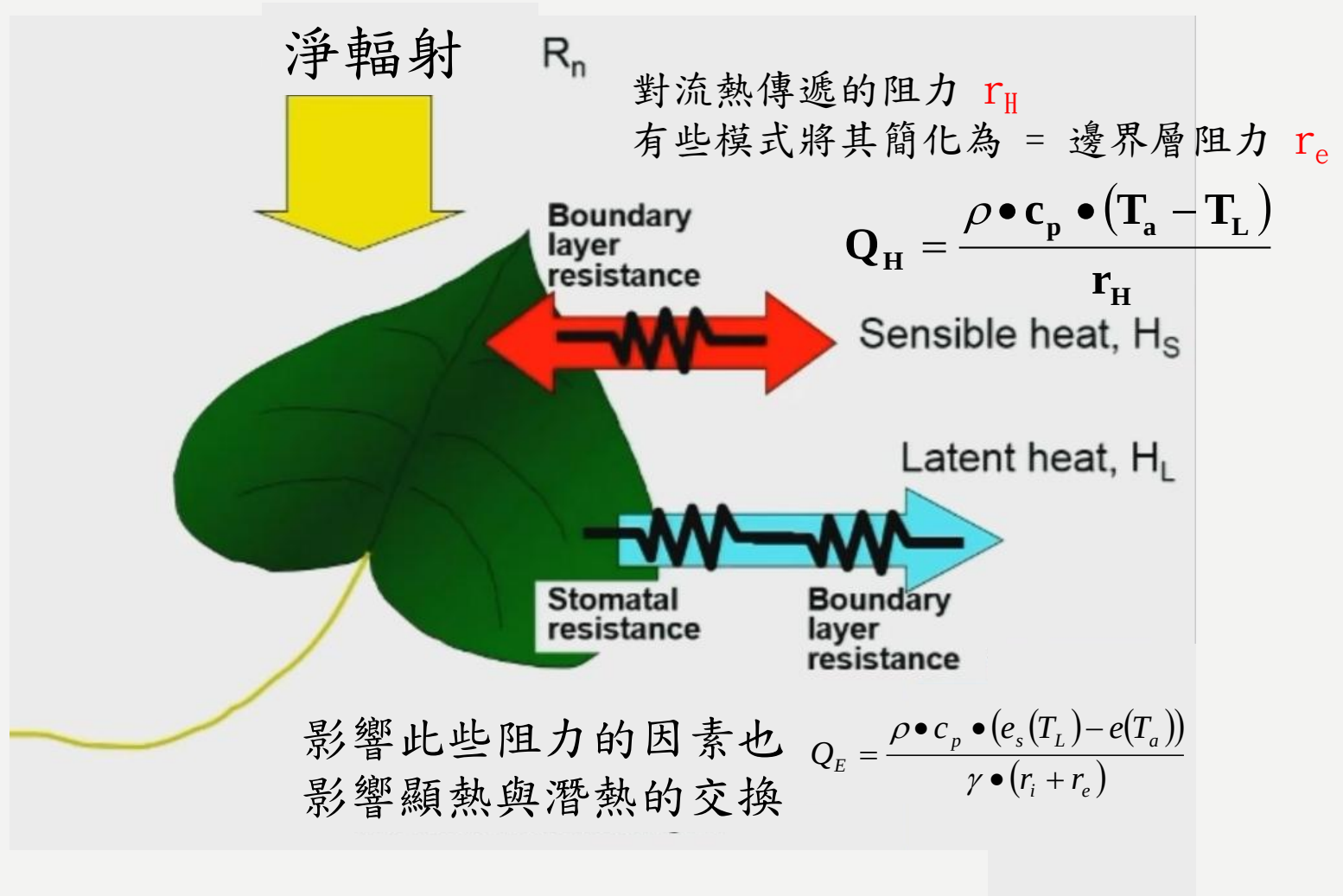
Latent heat loss:

$200 \times 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1} \times 2.43 \text{ MJ kg}^{-1}$

$= 486 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 486 \text{ W m}^{-2}$

蒸散需要能量
(潛熱)

對流涉及的熱交換計算，需要知道對流熱傳係數，
其倒數就是阻力。



淨輻射

R_n

$+700 \text{ W m}^{-2}$

如果葉溫不變，

R_n 、 H_L 、 H_s 三者維持穩態

則三者相加 = 0

$$R_n = H_s + H_L$$

葉溫
不改變

Sensible heat, H_s

$$-(700 - 486) \\ = -214 \text{ W m}^{-2}$$

Latent heat, H_L

-486 W m^{-2}

蒸散速率 : $200 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

所需蒸發潛熱

$$200 \times 10^{-6} \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1} \times 2.43 \text{ MJ kg}^{-1} \\ = 486 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 486 \text{ W m}^{-2}$$

E_a : 空氣的水蒸汽壓

E_a 與 E_l 的差值為 VPD_{leaf}
在合理範圍內，
此值越大、TR 越大

TR: 蒸散速率

Transpiration

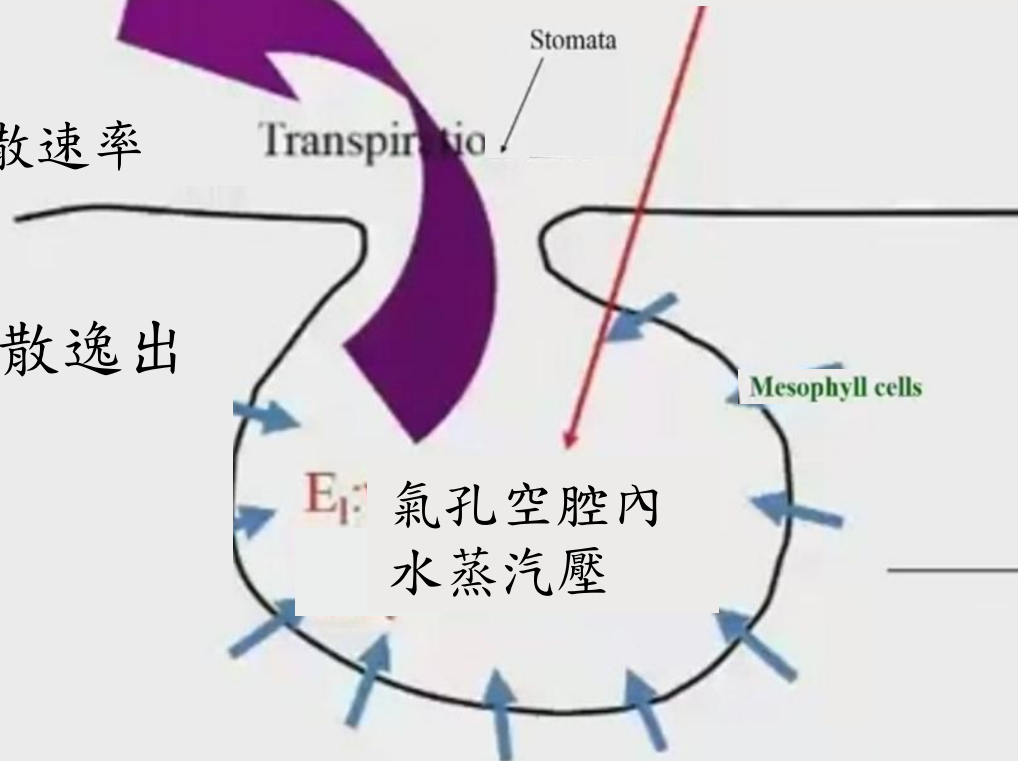
Stomata

水分由氣孔蒸散逸出
需要能量

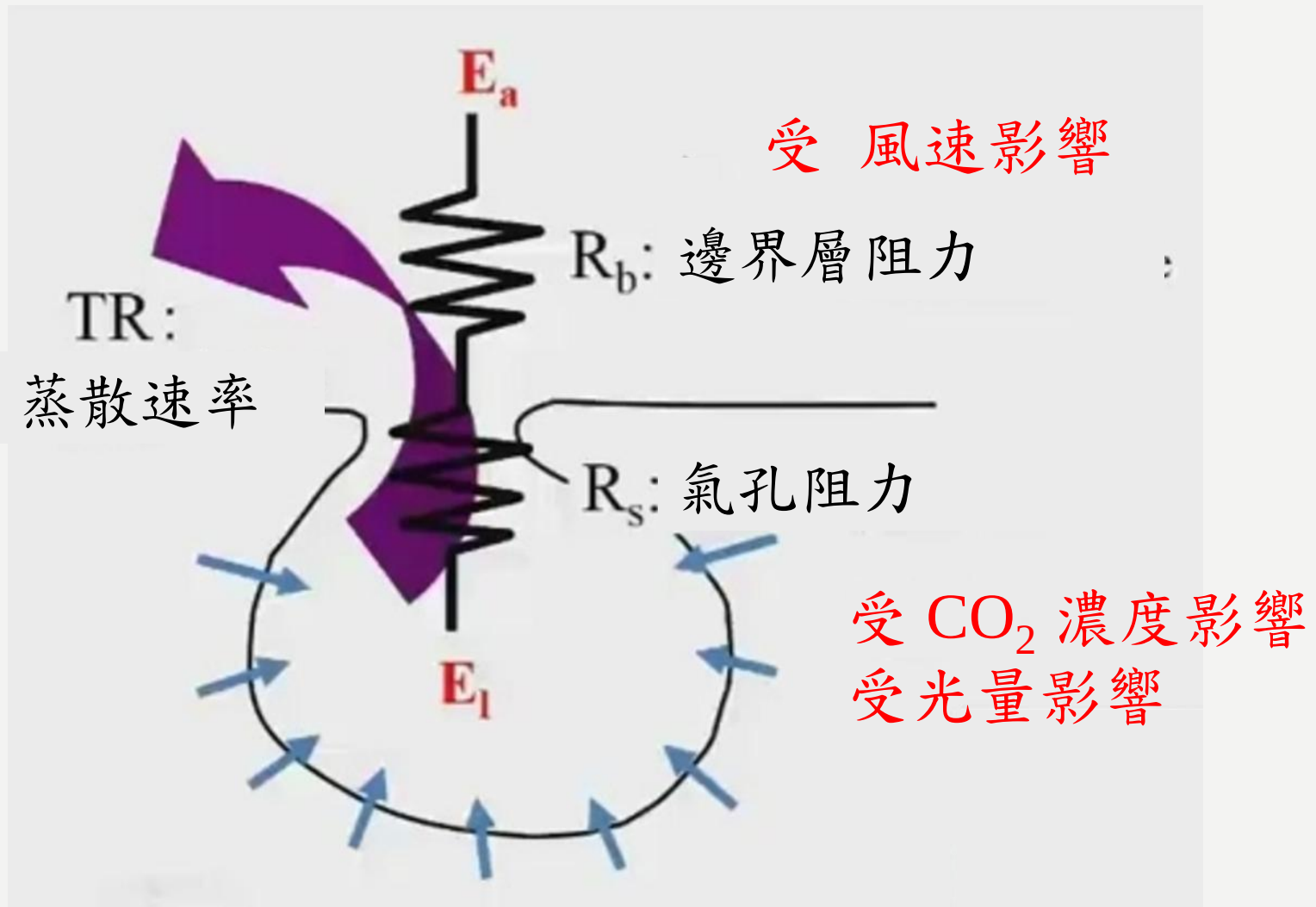
蒸發潛熱

E_l : 氣孔空腔內
水蒸汽壓

Mesophyll cells



針對水氣由氣孔逸出要考慮的阻力



蒸散速率的計算

$$Tr = \frac{E_l - E_a}{R_{lv} + R_{av}}$$

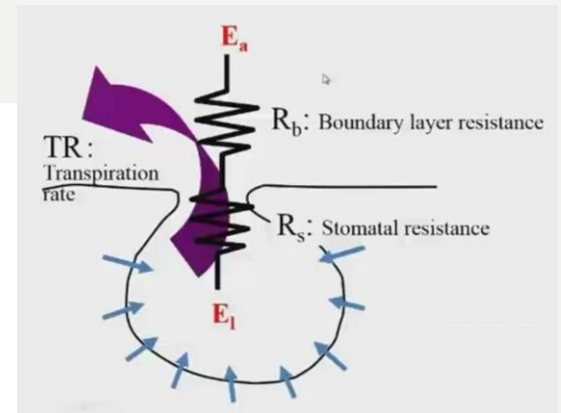
Tr : Transpiration rate, $\text{mg}/(\text{m}^2\text{s})$

E_l : Water vapor density in the airspace in stomata, mg/m^2

E_a : Water vapor density in the air, mg/m^2

R_{lv} : Stomatal resistance, s/m

R_{av} : Aerodynamic resistance, s/m



$$R_{lv} = R_{vs} + R_{vc} \quad (\text{Equation 7-2})$$

R_{vs} : Stomatal resistance changed by irradiance, s/m

R_{vc} : Increase based on CO_2 concentration, s/m

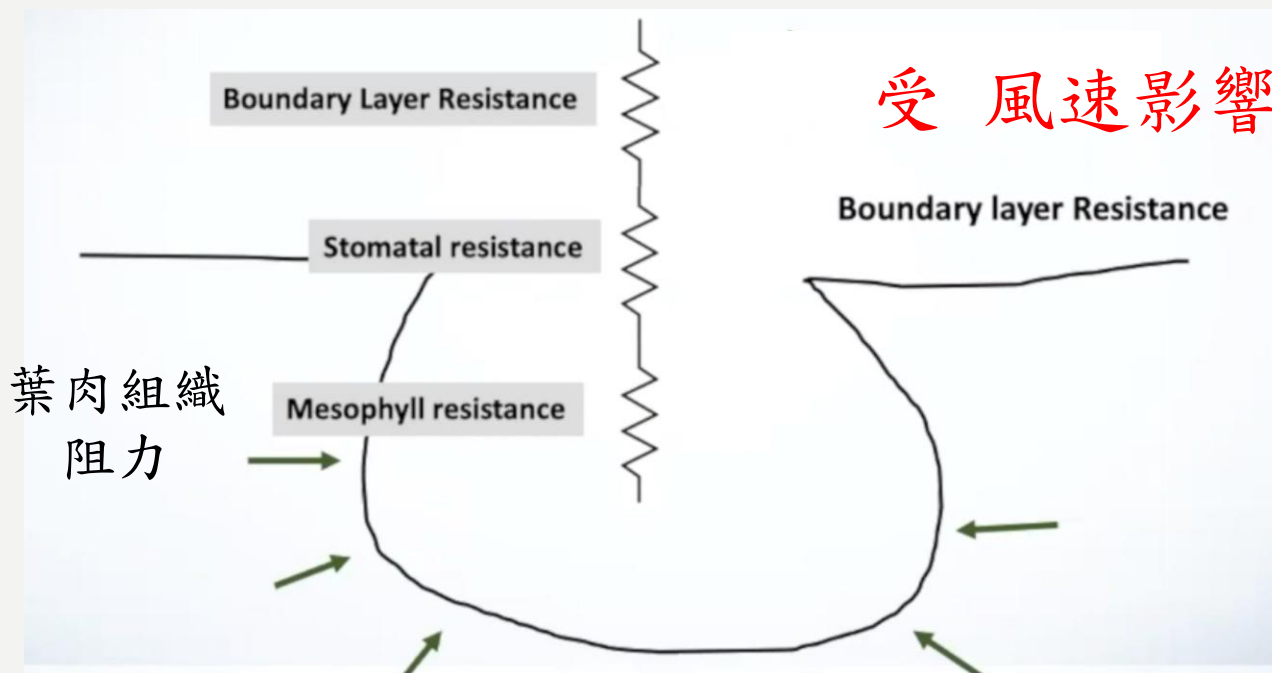
影響水汽 vapor 逸出與 CO₂ 進入的氣孔阻力

作物型態、風速、光量、CO₂ 濃度

$$R_{v.total} = R_{av} + R_{lv} + R_{lv.inc}$$

$$R_{c.total} = R_{ac} + R_{lc} + R_{lc.inc}$$

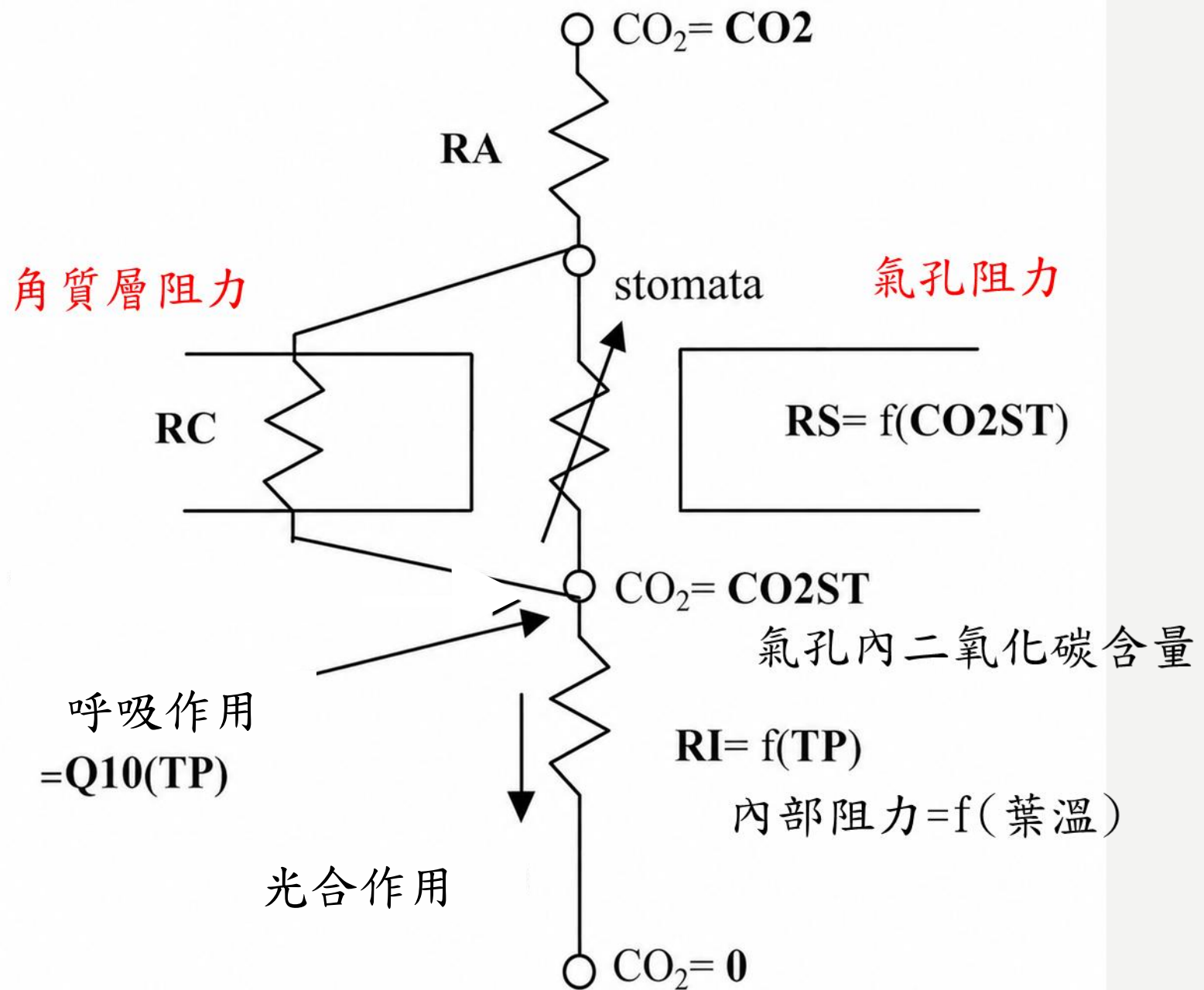
針對二氧化碳進入氣孔要考慮的阻力



受 CO₂ 濃度影響

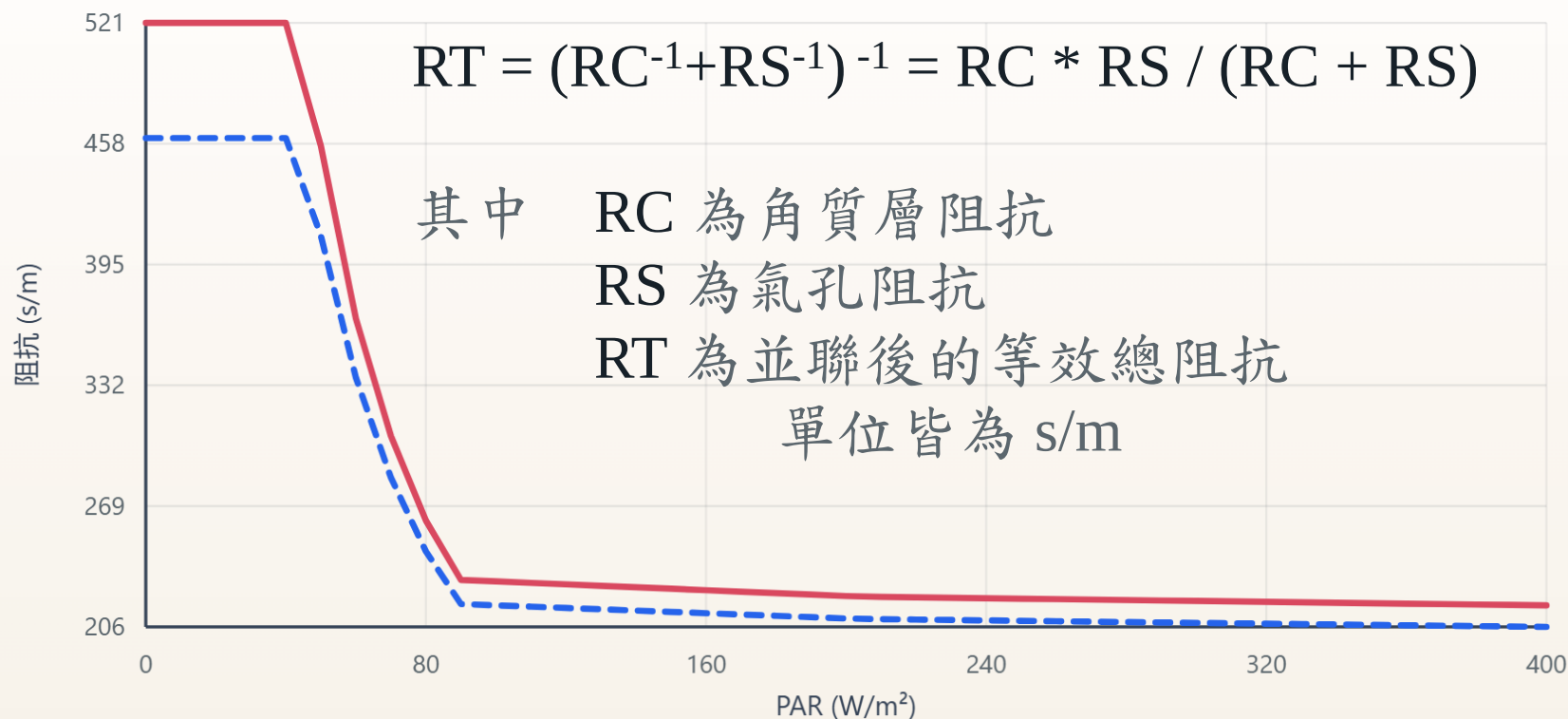
受光量影響

受葉溫影響



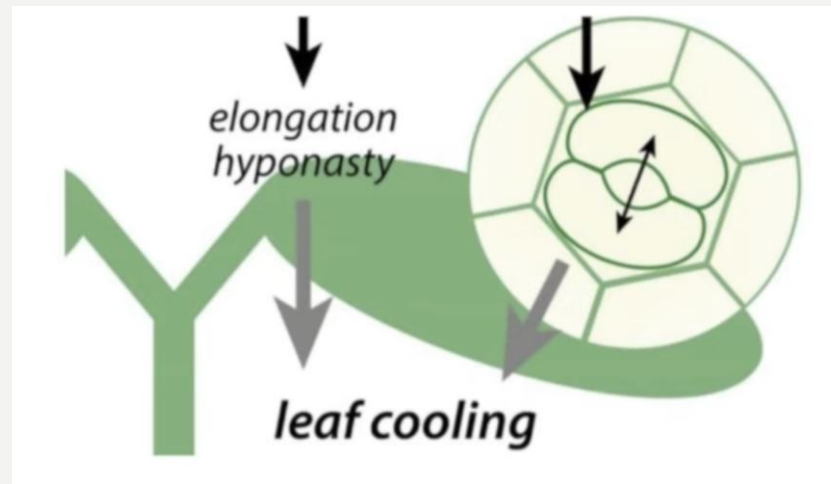
— 氣孔阻抗 R_S

-- 等效總阻抗 R_T



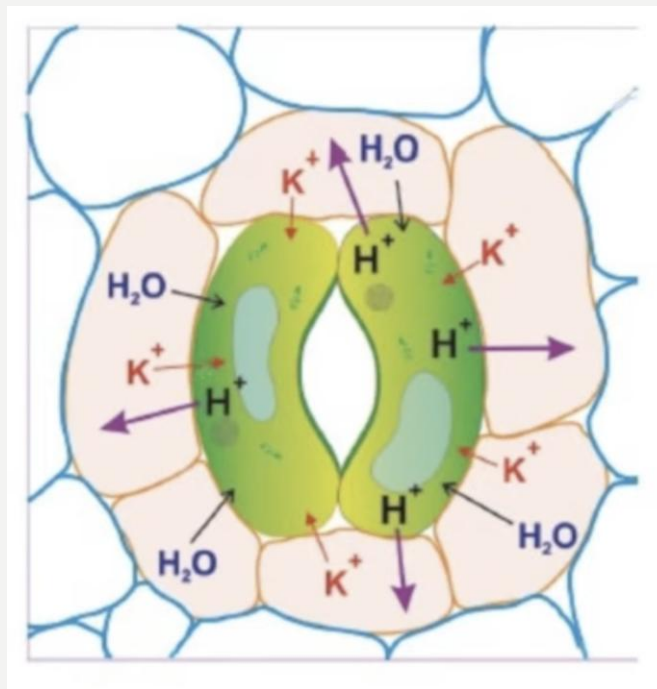
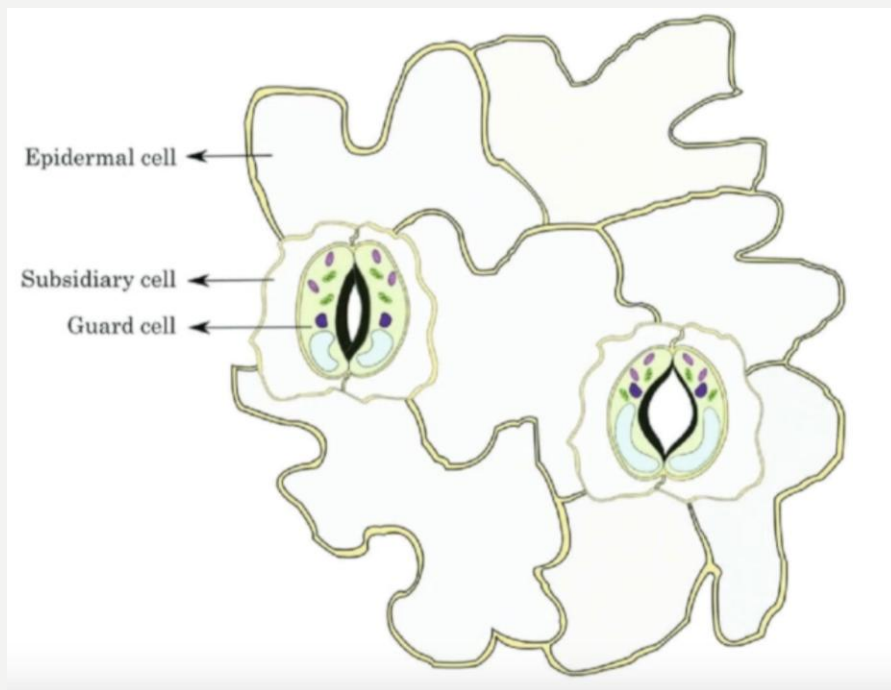
影響氣孔行為的因素：溫度

氣溫或輻射量增加使得植物感受到正脫離舒適帶



植物體會自主啟動降溫的保護機制——開啟氣孔，
透過蒸散來散熱

影響氣孔行為的因素：表皮細胞的含水量
影響氣孔行為的因素：礦物質的含量



不僅鉀離子對氣孔開啟很重要，N、P、K 都重要，
缺 N 作物的氣孔開啟都會有問題。

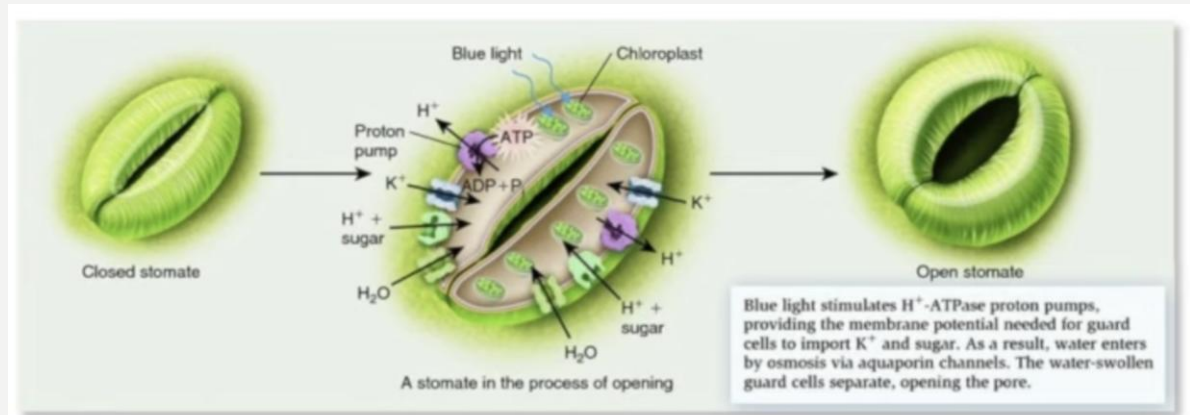
膨壓現象

保衛細胞從相鄰的表皮細胞中汲取水分

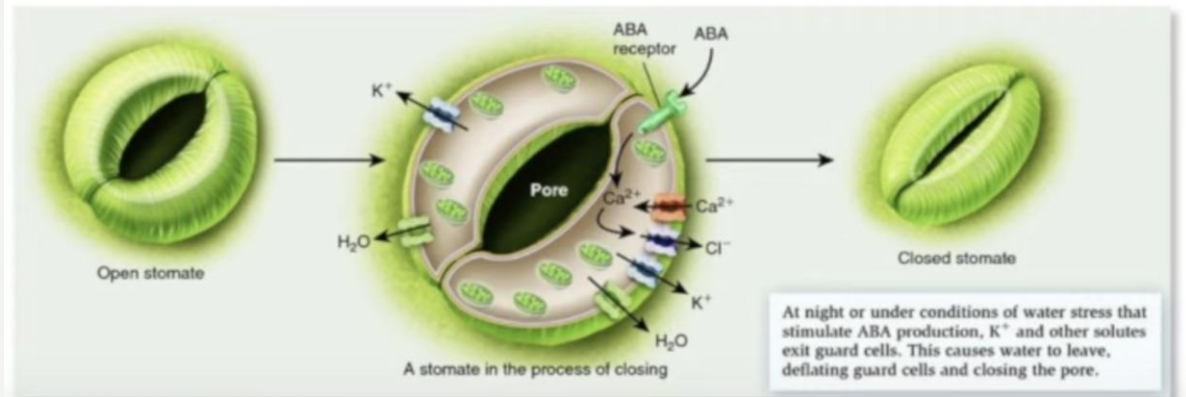
影響氣孔行為的因素：光

紅光與藍光均有利於光合作用的進行與氣孔的開啟，藍光對氣孔開啟的貢獻更大於對光合作用的貢獻。

藍光會促進細胞膜中鉀離子通道的開啟，允許鉀離子、水分與葡萄糖流入保衛細胞，促成氣孔開啟。



(a) The process of stomatal opening



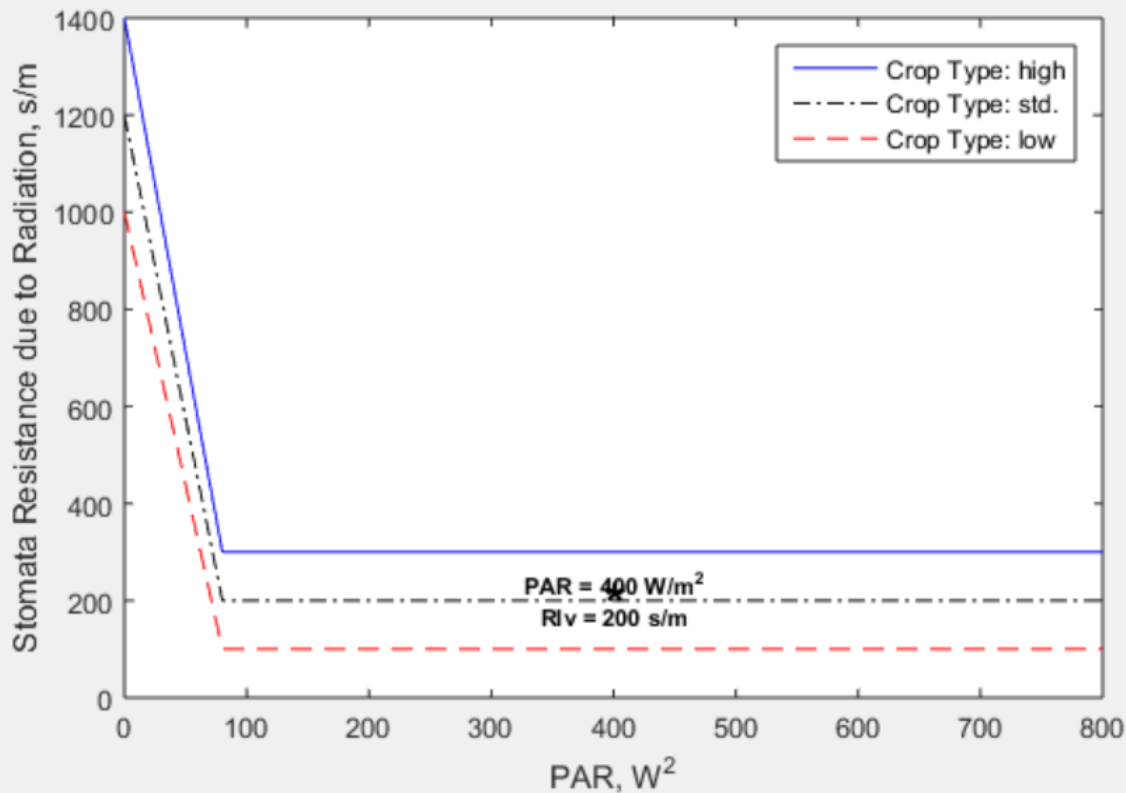
(b) The process of stomatal closing

間或有缺水逆境時 鉀離子與水分會離開細胞，促使保衛細胞變扁，氣孔關閉

光量影響水汽離開氣孔的阻力

R_{lv}

Figure showing R_{lv} at various PAR (W/m^2)



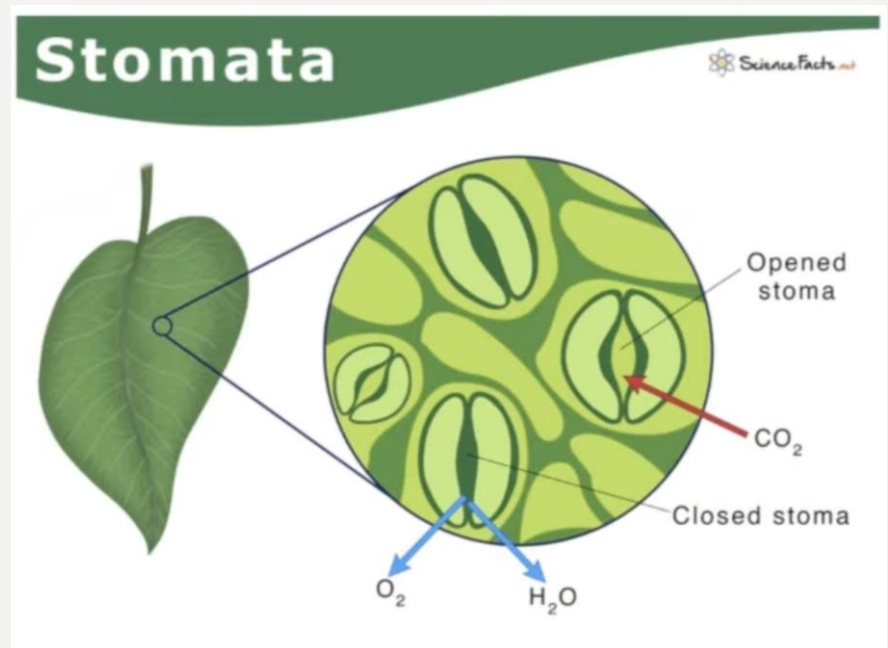
Def...	
Default values used	
Ti (deg.C)	20
RHi (%)	40
Tleaf (deg.C)	20
Wind (m/s)	1
PAR (W/m2)	400
CO2 (ppm)	400
rad.Type: high std low	2
CO2 Type: std low	1
Values derived	
Sat. vP of air (kPa)	2.3
Vap. density of air (mg/m3)	6909.8
Sat. vP of leaf (kPa)	2.3
Vap. density of leaf (mg/m3)	17274.4
VDD_leaf-air (mg/m3)	10364.6
Rav=f(Wind) (s/m)	100
Rlv=f(PAR, radType)	200
Rlv.inc=f(CO2,CO2type)	124.24
Rv=Rav+Rlv+Rlv.inc	424.24
Tr rate (mg/m2/s) =VDD/Rv	24.43
Tables of VPD, VDD, Tr =f(T, RH)	
Quit	

```
if radType == 1                % high
    radU=1400; radL=300;
elseif radType == 2           % std
    radU=1200; radL=200;
else                           % low
    radU=1000; radL=100;
end
```

```
if PAR > 80
    Rlv = radL;
else
    Rlv = radU - PAR * (radU-radL) / 80;
end
```

影響氣孔行為的因素：二氧化碳

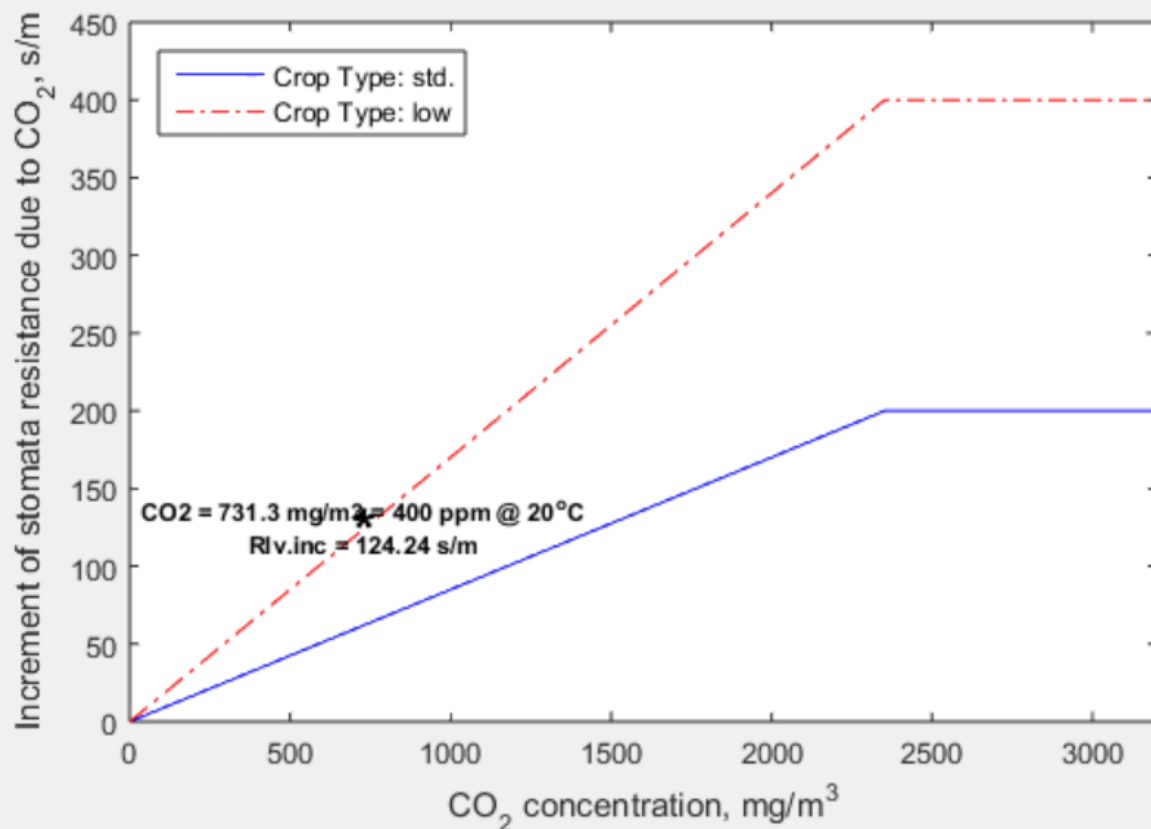
當植物葉片中**葉綠體內的二氧化碳濃度**降低時，植物會開啟氣孔來允許吸入二氧化碳，就算仍存在缺水逆境，植物通常會關閉氣孔的時機，也會堅持自主的調控氣孔。



二氧化碳濃度 影響水汽離開氣孔的阻力

$R_{lv.in}$

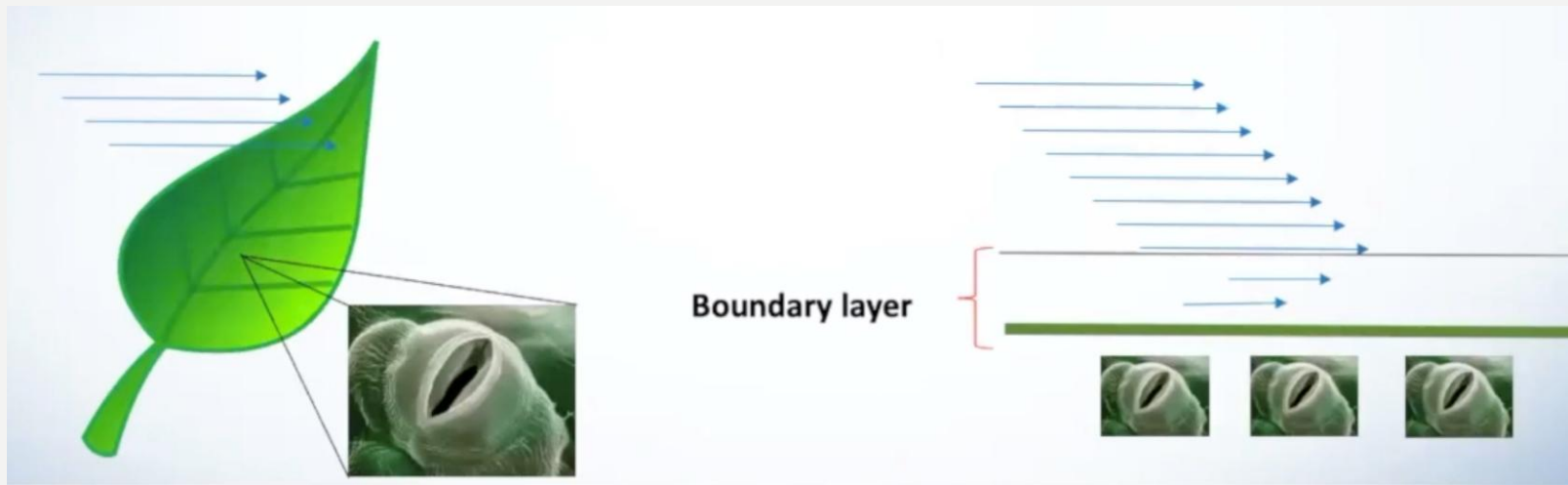
Figure of $R_{lv.inc}$ at two crop type and CO_2



 Def...	—		
Default values used			
Ti (deg.C)	20		
RHi (%)	40		
Tleaf (deg.C)	20		
Wind (m/s)	1		
PAR (W/m2)	400		
CO2 (ppm)	400		
rad.Type: high std low	2		
CO2 Type: std low	1		
Values derived			
Sat. vP of air (kPa)	2.3		
Vap. density of air (mg/m3)	6909.8		
Sat. vP of leaf (kPa)	2.3		
Vap. density of leaf (mg/m3)	17274.4		
VDD_leaf-air (mg/m3)	10364.6		
Rav=f(Wind) (s/m)	100		
Rlv=f(PAR, radType)	200		
Rlv.inc=f(CO2,CO2type)	124.24		
Rv=Rav+Rlv+Rlv.inc	424.24		
Tr rate (mg/m2/s) =VDD/Rv	24.43		
Tables of VPD, VDD, Tr =f(T, RH)			
Quit			

風速降低邊界層阻力

可促進氣體(水氣、 CO_2)交換

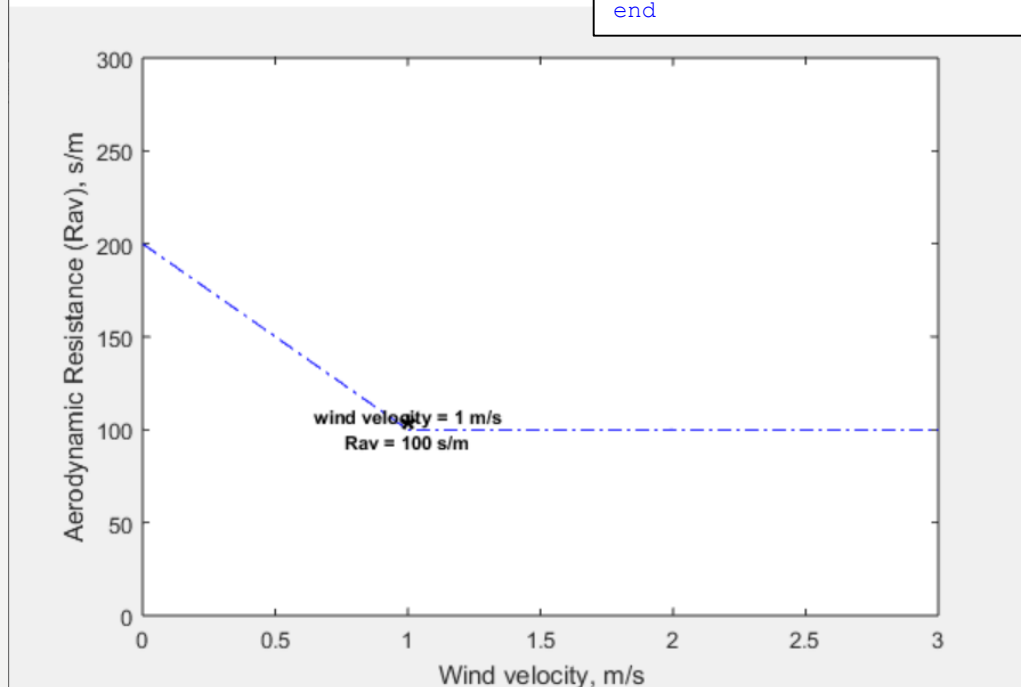


但風速太大，氣孔局部或完全關閉
也都可能導致蒸散量/ CO_2 進入量降低

風速影響水汽進出氣孔的阻力

R_{av} 邊界層阻力

Figure showing R_{av} at various wind velocity (m/s)



```
if Wind >= 1
    Rav=100;
else
    Rav=200- (Wind*100);
end
```

Default values used	
Ti (deg.C)	20
RHi (%)	40
Tleaf (deg.C)	20
Wind (m/s)	1
PAR (W/m ²)	400
CO ₂ (ppm)	400
rad.Type: high std low	2
CO ₂ Type: std low	1
Values derived	
Sat. vP of air (kPa)	2.3
Vap. density of air (mg/m ³)	6909.8
Sat. vP of leaf (kPa)	2.3
Vap. density of leaf (mg/m ³)	17274.4
VDD_leaf-air (mg/m ³)	10364.6
$R_{av}=f(Wind)$ (s/m)	100
$R_{lv}=f(PAR, radType)$	200
$R_{lv.inc}=f(CO_2, CO_2type)$	124.24
$R_v=R_{av}+R_{lv}+R_{lv.inc}$	424.24
Tr rate (mg/m ² /s) =VDD/ R_v	24.43
Tables of VPD, VDD, Tr =f(T, RH)	
Quit	

影響水汽 vapor 逸出的氣孔阻力

作物型態、風速、光量、CO₂濃度

$$R_{v.\text{total}} = R_{av} + R_{lv} + R_{lv.\text{inc}}$$

$R_{v.\text{total}} = 424.5$ for std., light and std. CO₂ condition

$$Tr = 10364.63 / 424.5 = 24.42$$

Simulation Input temperature and humidity, then transpiration rate is calculated. The value of the following environmental factors can be changed: photosynthetically active irradiance, wind velocity, CO2 concentration, the reaction type to irradiance by plants, and the reaction type to CO2 concentration by plants.

Plant Type (Light)	Std. ▾	Temp.	20 °C	Ip	400 W/m ²	Rav	100.0 s/m
Plant Type (CO2)	Std. ▾	W	1 m/s	CO2	400 ppm	Rlv	200.0 s/m
		RH	40 %	CO2	732.1 mg/m ³	Inc. of Rlv	124.5 s/m
						Tr	24.42 mg/(m ² s)

CO2 density at 20°C, $d = m/RT = 44 / (0.0821 \times (273.15 + 20)) = 1.83 \text{ kg/m}^3$

$$732.1 / 400 = 1.83$$

影響水汽 vapor 逸出的氣孔阻力

assuming RH=40%	VD_40%RH	6.91			
assuming Tl=Tair	VD_100%RH	17.27	Vps	2.34	
as shown in Chap.7	VDD=	10.36 g/m ³			
		10364.63 mg/m ³			
			low	std	high due to light
Tr=VDD/Rv in g/m ³ *m/s	Due to CO ₂ : low	31.94	24.42	19.76	
=g/m ² /s	Due to CO ₂ : std	39.52	28.61	22.42	

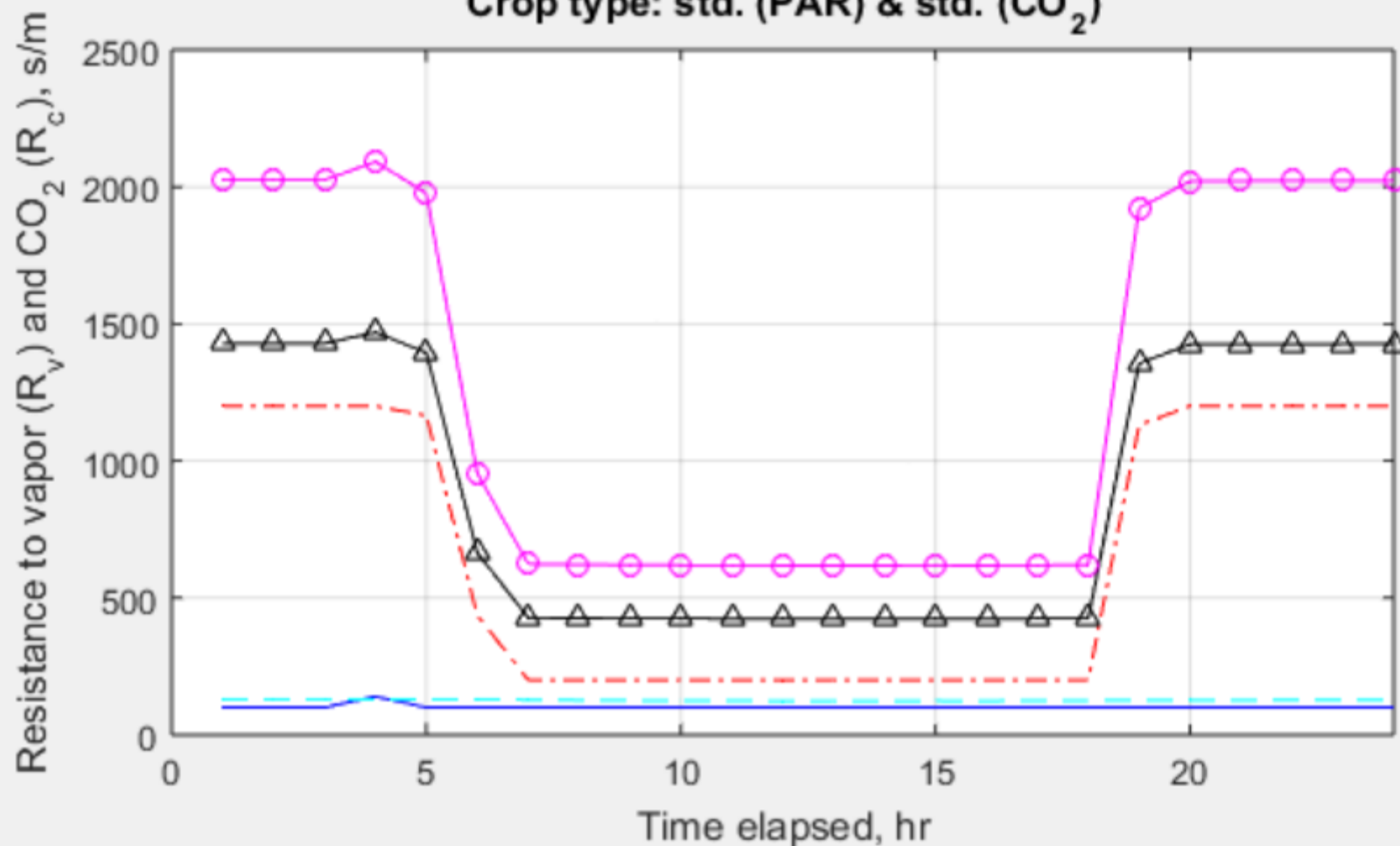
due to Wind	1	due to light	low	std	high
Rav	100		Rlv	Rlv	Rlv
Rac	165		100	200	300
			Rlc	Rlc	Rlc
			140	280	420
	due to CO ₂	Rlc.inc.	Rc=sum of Rac, Rlc, Rlc.inc, in s/m		
	std	174.31	479.31	619.31	759.31
	low	87.15	392.15	532.15	672.15
		Rlv.inc.	Rv=sum of Rav, Rlv, Rlv.inc, in s/m		
	std	124.51	324.5	424.5	524.5
	low	62.25	262.25	362.25	462.25



Resistance of vapor leaving and CO₂ entering the stomata



Crop type: std. (PAR) & std. (CO₂)



影響CO₂進入的氣孔阻力

Rlv.CO2	low std high due to light			
Due to CO2: low	140	280	420	
Due to CO2: std	140	280	420	
Rav.CO2	165			
Rlv.inc.CO2	low std high due to light			
Due to CO2: low	87.2	87.2	87.2	
Due to CO2: std	174.3	174.3	174.3	
R.total	low std high due to light			
Due to CO2: low	392.2	532.2	672.2	
Due to CO2: std	479.3	619.3	759.3	

影響CO₂進入的氣孔阻力



$$R_{ac} = 1.65 * R_{av}$$

$$R_{lc} = 1.4 * R_{lv}$$

$$R_{lc.inc} = 1.4 * R_{lv.inc}$$

$$R_{c.total} = R_{ac} + R_{lc} + R_{lc.inc}$$

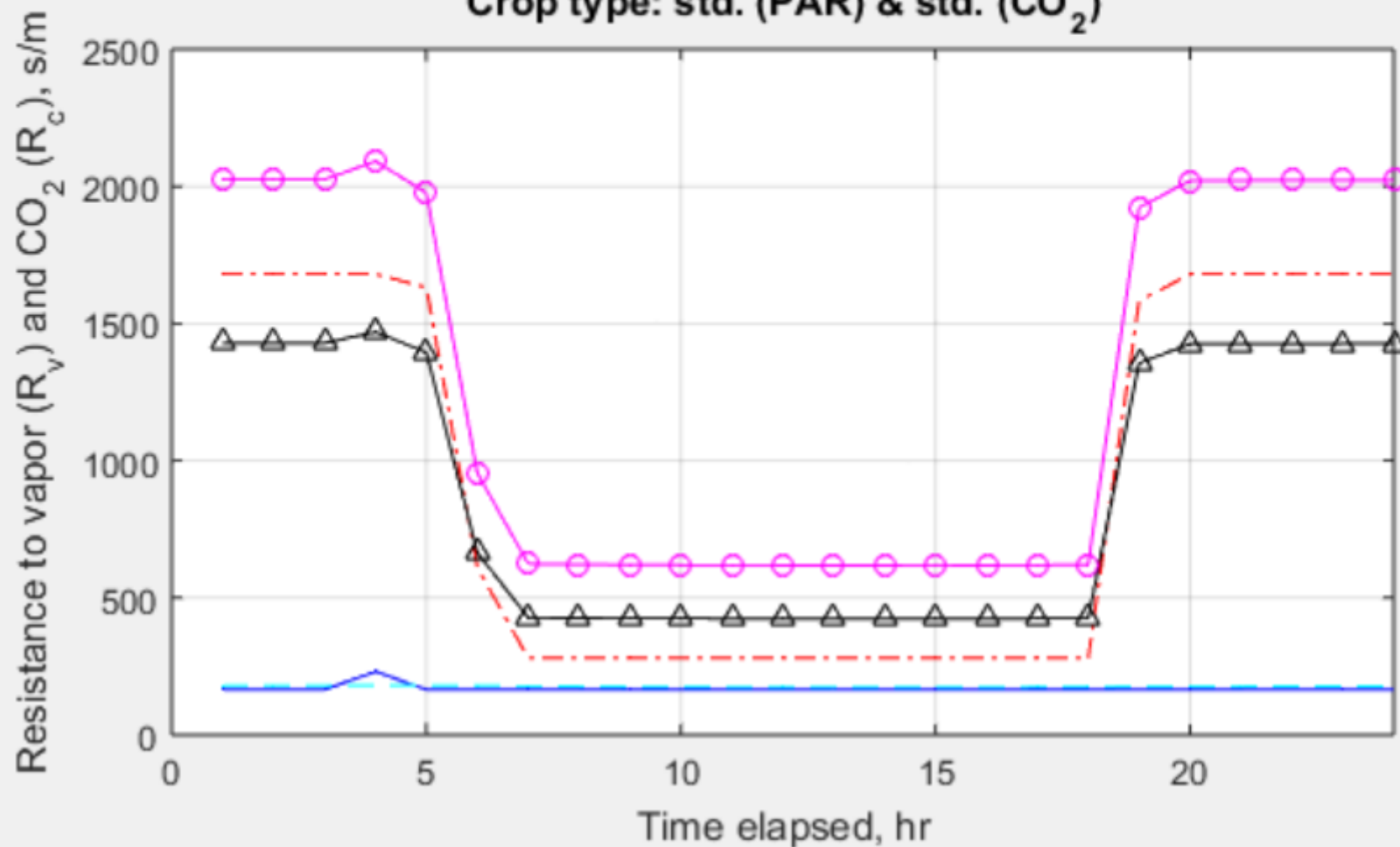
$$P = (C_a - C_c) / R_{c.total}$$

$R_{c.total} = 619.3$ for std. light and std. CO₂ condition

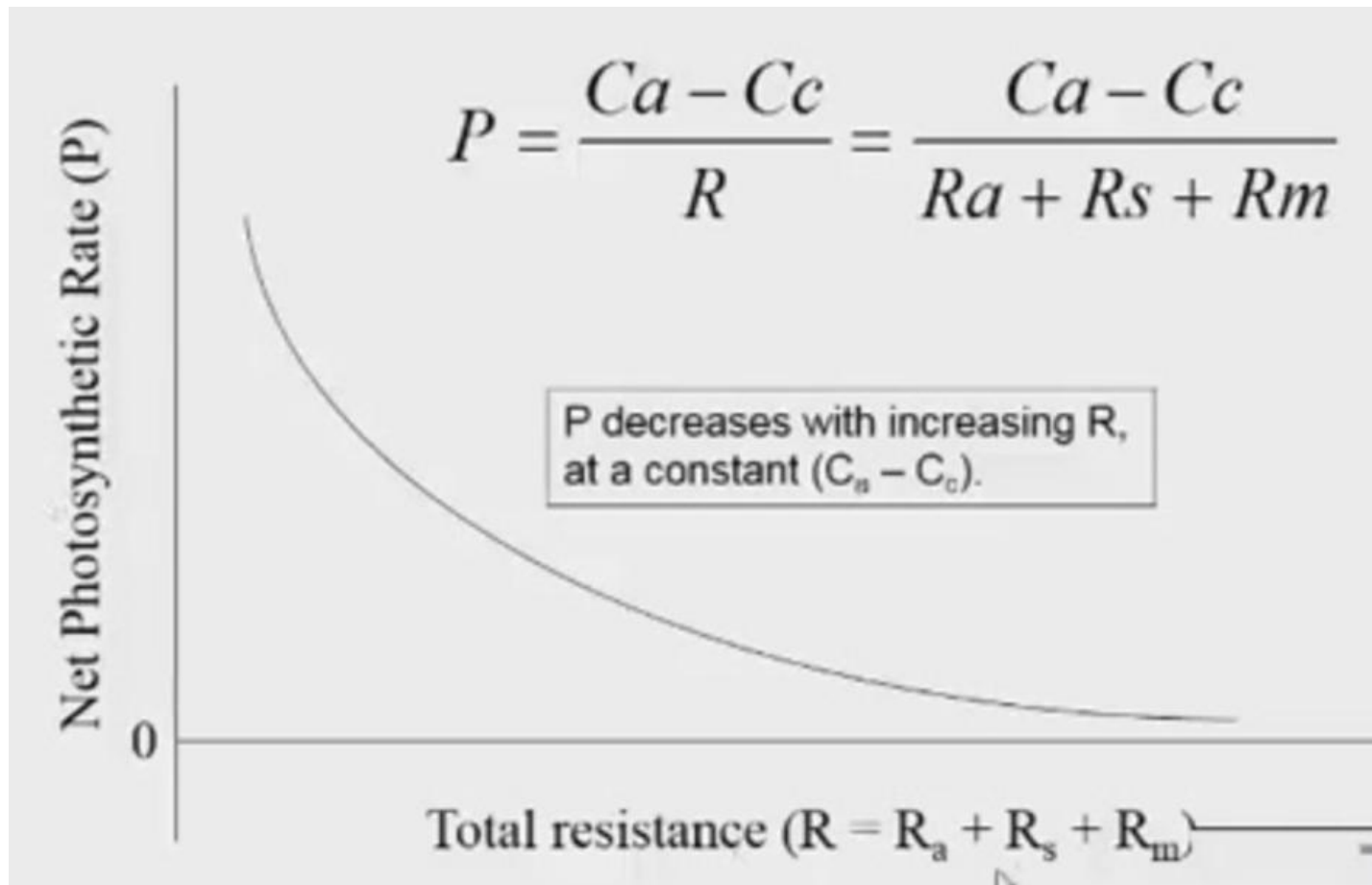
Plant Type (Light)	Std. ▾	Temp.	20 °C	PAR	400 W/m ²	Rav (CO2)	165.0 s/m
Plant Type (CO2)	Std. ▾	Wind	1 m/s	CO2	400 ppm	Rlv (CO2)	280.0 s/m
				CO2	732.1 mg/m ³	Inc. of Rlv (CO2)	174.3 s/m



Crop type: std. (PAR) & std. (CO₂)



基於二氧化碳氣體擴散理論 的單一葉片光合作用模式



蒸散不旺盛，水分與營養都較少
被吸入，影響鈣的流轉，容易造
成葉燒



Tip burn

少了蒸散所需能量、
少了空氣流動或
空氣流動速率偏低
都可能是
造成蒸散不旺的原因

蒸散過低或過旺都不好

蒸散主要在葉片進行
蒸散過低，對葉片與果實都不好



蒸散過旺，對果實不好
果實缺鈣，容易發生 end rot



增加室內氣流 使用風扇進行強制通風

建議風速 0.4~1.0 m/s



垂直風扇
萵苣等葉菜類建議使用

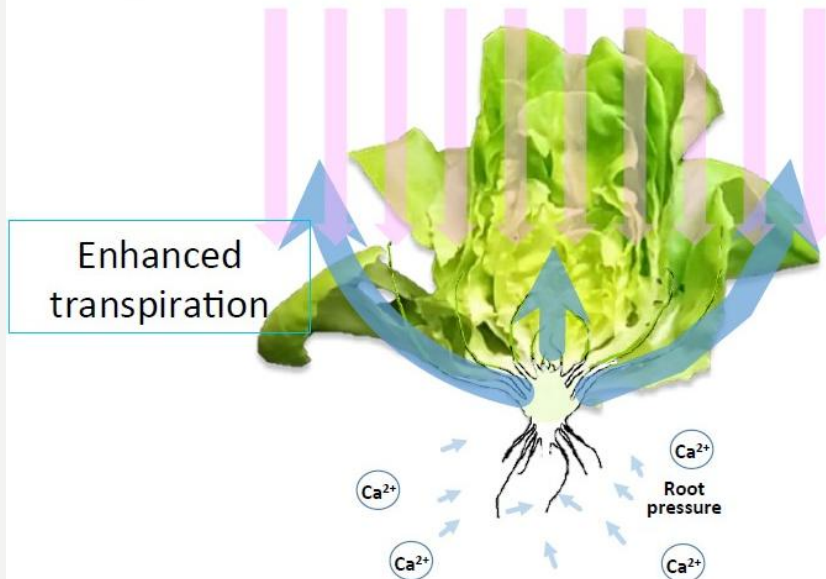


水平風扇
早期溫室多使用此類型

垂直氣流優於橫向氣流

Vertical airflow fans

Target airflow speed: 0.3-0.5 m/s on average (~1 mile/h)



大開的氣孔導致較低的蒸汽壓差

Figure 3.5.6-1 Stomata open – low VPD



Wide open stomata result in a low VPD

緊閉的氣孔導致較高的蒸汽壓差

Figure 3.5.6-2 Stomata more closed – higher VPD



More closed stomata result in a higher VPD

氣孔控制的能力範圍

- 已知植物可以用氣孔來管理蒸散作用。那氣孔控制的能力範圍？
- 要先計算輻射能量及葉片與空氣之間對流能量移轉的比例。在正常溫室狀況下，對流能量的移轉可以用 $10-20 \text{ W/m}^2\text{°C}$ 來估算，取決於葉片形狀、位置、及風速。譬如，葉片溫度比氣溫低 1.5°C ，對流會提供 $15-30 \text{ W/m}^2$ (葉面積)。
- 為了計算單位土地面積每 m^2 能量移轉，葉面積指數 (LAI) 必須加入計算。對生長良好的番茄，LAI 是 3-4，有效的對流移轉的能量約 $50 \text{ W/m}^2\text{°C}$ 。

假設進入溫室光強 500 W/m^2

葉溫因為氣孔開啟所以會比氣溫低 1°C ，
對流傳入的能量等於 $+50 \text{ W/m}^2$ ，可用來
蒸散的能量為 $550 \text{ W/m}^2 = 0.55 \times 3600 = 1980$
 $\text{kJ/m}^2\cdot\text{h}$

蒸發潛熱以 2475 kJ/kg 計算，
1980 kJ 足夠供應頗高的蒸散速率
 $1980/2475 = 0.8 \text{ kg} = 800 \text{ g/m}^2\cdot\text{h}$ 所需能量

- 假設氣孔部分關閉，葉溫比氣溫高 1°C ，對流方式移轉能量變成負值，用於蒸散作用的總能量 $= 500 - 50 = 450 \text{ W/m}^2$ ，蒸散速率會自 800 降至 $650 \text{ g/m}^2\cdot\text{h}$ 。

- $450 \text{ W/m}^2 = 450 \text{ J/m}^2/\text{s} = 0.45 * 3600 \text{ kJ/m}^2/\text{h} = 1620 \text{ kJ/m}^2/\text{h}$

- $1620/2475 = 0.654 \text{ kg} = 654 \text{ g}$

- 此例說明植物用氣孔開閉影響葉溫變化，可有效控制 $+10\%$ 的蒸散速率，等於可調控 CO_2 吸收，造成光合速率的差異。

氣孔導度

STOMATA CONDUCTIVITY

荷蘭溫室環控業者使用的計算公式：

$$\text{氣孔導度} = \text{蒸散速率} / 3.6 / \text{VPD}_{\text{plant}}$$

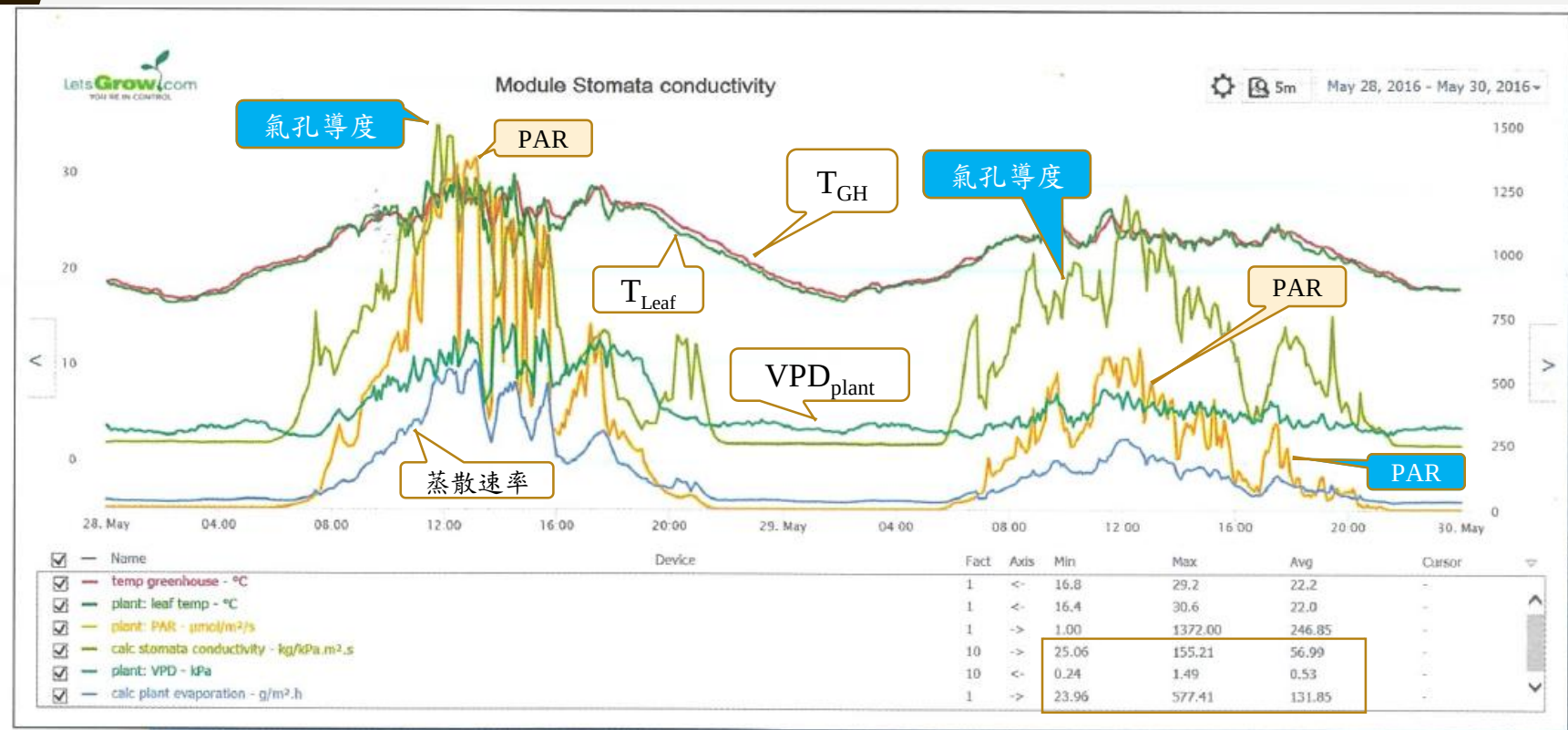
其中，

氣孔導度 in $\text{kg/kPa} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$ (應該是 mg)

蒸散速率 in $\text{g/m}^2 \cdot \text{h}$

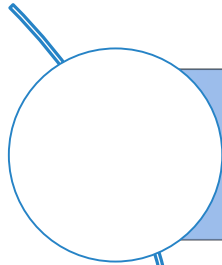
$\text{VPD}_{\text{plant}}$ in kPa

氣孔導度高代表氣孔開啟程度大，有利於氣體（水蒸汽、二氧化碳、氧氣）交換

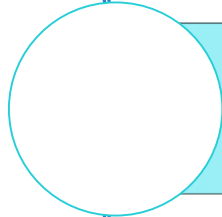


• 氣孔導度在白天與晚上有明顯差異

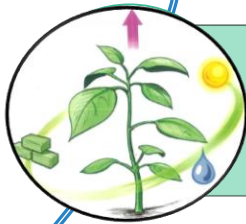
- 蒸散速率($\text{g/m}^2 \cdot \text{h}$)， $\text{VPD}_{\text{plant}}$ (kPa)
- 氣孔導度($\text{kg/kPa} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$) = 蒸散速率/ $3.6/\text{VPD}$ (應該是 mg)
- 氣孔導度大時，葉溫稍低於氣溫，此現象可持續到夜間
- 晴天，氣孔導度與 $\text{VPD}_{\text{plant}}$ 均大，蒸散旺盛；
- 陰天，氣孔導度仍大，但 $\text{VPD}_{\text{plant}}$ 普通，蒸散較不旺盛



簡介



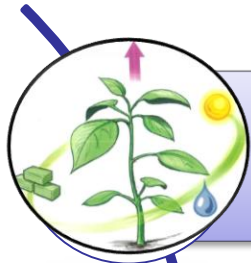
氣孔掌控三種平衡



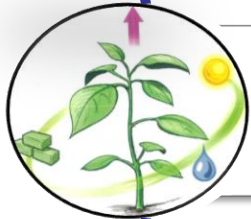
植物是物理也是生理主體

- 以植物是物理主體來說，植物會以短波輻射、長波輻射及對流的方式來接受能量（input）及失去能量（output），結果造成葉片溫度的增減。
- 理論上葉片溫度會受到能量input & output的影響，但實際上葉片溫度相當穩定，因為有蒸散來散熱（蒸發冷卻）。
- 植物因為有蒸散作用可以忍受很強的光線而不會過熱，但植物需要有足夠的水可以進行蒸散，或是當介質的水分不夠時必須要有能力限制蒸散作用。因此植物能維持第二種平衡-水分平衡。
- 同時植物又是一個有生理反應的主體，會有生長與發育，需要光、水及 CO_2 來進行光合作用產生同化物，呼吸消耗同化物，同化物的平衡機制受植物行為的影響。

植物是物理也是生理主體



植物的能量平衡



植物的水分平衡

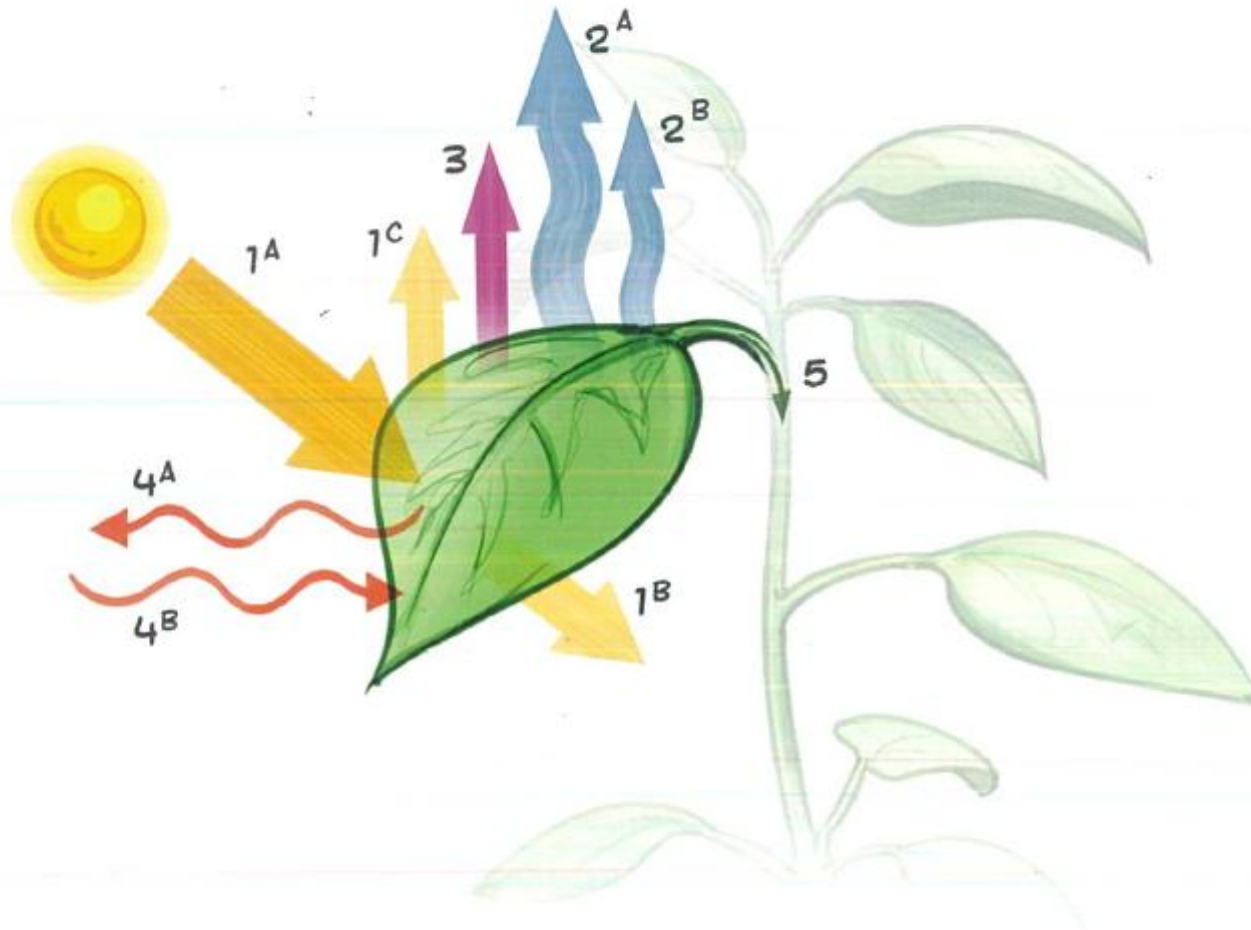


植物的同化平衡

植物的能量平衡

- 能量平衡：發生在植物的能量輸入&能量輸出的平衡
- 因為植物無法燃燒分解碳水化合物來提高自身溫度，所以植物溫度完全是由外界因子決定。這些因子構成了植物的能量平衡。
- 依據能量守恆定律：input與output相加應等於0。如果不等於0，表示植物溫度會增高或是減少。

Figure 3.4-1 Energy balance of a single leaf under solar radiation



- 1A = Solar radiation
- 1B = Transmission
- 1C = Reflection
- 2A = Radiation evaporation
- 2B = Convection evaporation
- 3 = Heat emission
- 4A/B = Convection
- 5 = Photosynthesis

- 植物本身就具備有很強大的調整能量能力，可以在各種狀況下維持能量平衡。最重要的過熱防護機制就是蒸散作用。
- 番茄可以吸收 700 W/m^2 太陽輻射熱量，但葉片溫度不會增高，這是透過 $1 \text{ L/m}^2\text{h}$ 的蒸散作用來達到。
- 能量平衡就跟水分平衡有連帶的關係

短波輻射

- 之前介紹過太陽輻射熱能，都是短波輻射。波長3000 nm以下。能量主要來源是太陽光及補光。
- 能量會以輻射和對流方式進行傳遞。少量的部分作為光合作用。一部分穿透葉片，一部分是反射。葉片吸收大量能量然後用蒸散作用再把能量移轉出去。
- 植株會用葉片位置、角度、或是增加葉片的反射能異的方是來增加或減少對能量的吸收。

植物減少能量接收的機制

1. 當水分缺乏時，植物有幾種機制可減少熱量

- ❏ 例如葉片的光澤程度，這是品種特性
- ❏ 光澤可以反射光線。
- ❏ 甜椒葉片比番茄和小黃瓜更能反射光線。

2. 當水分持續減少時，葉片會出現蠟質層增加反射率，減少蒸散及其對水分需求

- ❏ 番茄及茄子可以有大約20%反射率

3. 改變葉片角度及位置，例如葉片變挺，就可以減少光線接收。減少光線也減少了蒸散的需求，水分需求也跟著減少，更容易維持水分平衡。
4. 最終的手段是 葉片下垂避開光線直射。葉片下垂是因為蒸散過度，使葉片失去膨壓。這是一個安全保護機制，可以避免葉片進一步的脫水。當然，這也是栽培者最不願意看到的狀況。

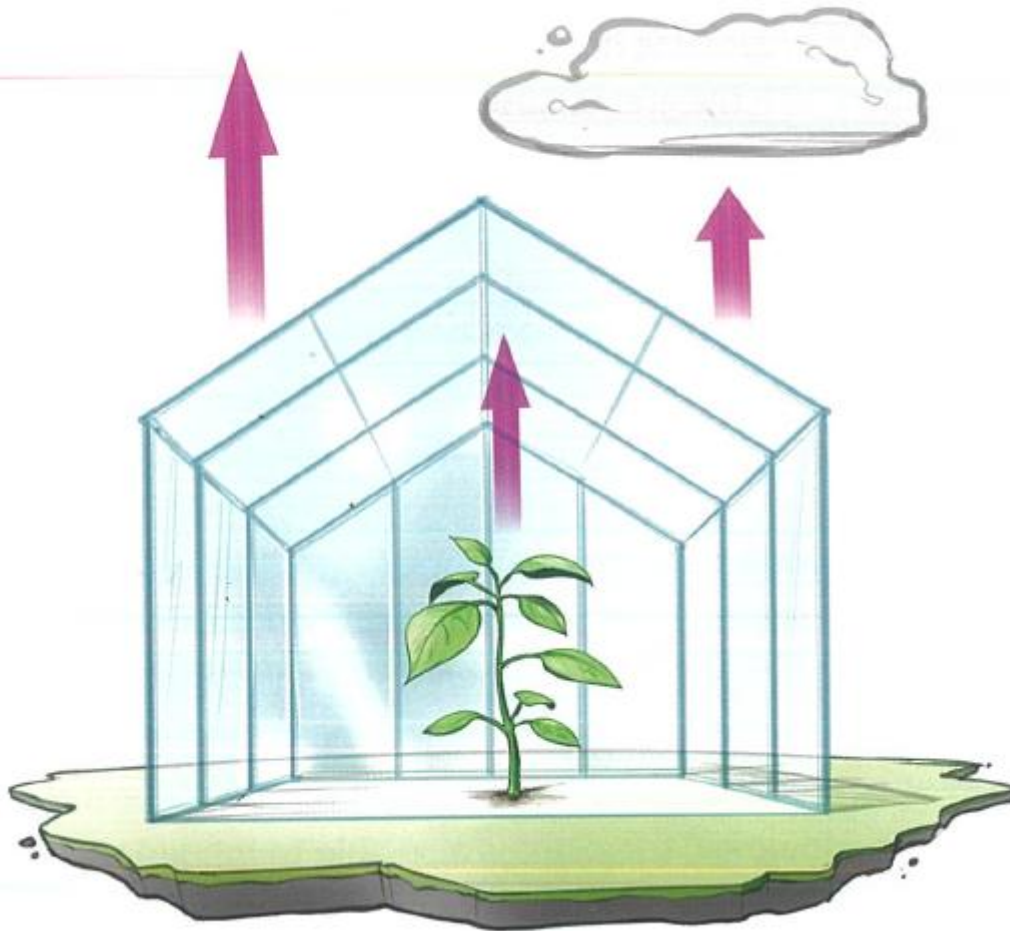
長波輻射

- 在能量平衡屬於次要角色
- 來源：加溫管線及HPS補光
- 長波輻射可以影響植株的發展。
 - 例如靠近補光燈的植株部位
溫度會明顯偏高，
及較靠近加溫管的果溫也會偏高，
會導致果實過熟。

熱體輻射

- 熱體輻射：較高溫物體會以長波輻射方式將能量傳遞給低溫物體。
- 在能量的收支平衡中熱體輻射可能是輸入或輸出。
 - ❏ 當溫室及屋頂溫度比植物溫度高，溫室及屋頂就會輻射熱量給植物。
 - ❏ 反之，作物就會熱體輻射方式將能量傳遞給溫室及屋頂。
 - ❏ 通常後者發生的機率會比前者高。

Figure 3.4.3-1 Heat emission from the crop towards a colder greenhouse cover



The greenhouse coverage cools down by heat emission towards the sky.

This heat emission depends on the cloudiness of the sky.

The heads of the plants cool down because of heat emission towards the colder greenhouse roof.

植物的熱體輻射總量

- 與溫室被覆之間的熱交換與兩者(作物和溫室被覆)的溫差成比例。
- 溫室被覆又會輻射到天空，並受到雲層的影響。雲會減少長波輻射，因為雲的溫度與戶外氣溫很接近。
- 如果屋頂輻射天空的越多，屋頂溫度越低，植株失去的熱能也越多。
- 戶外的風、雨、雲、都會影響到溫室被覆的溫度。亦即，就算有雲，屋頂溫度仍可能會比植株低很多，使得植株持續以熱體輻射方式損失熱量。

- 白天光線強，對植物的熱體輻射反而是有利的，因為可以減少蒸散作用的需求。

☐ 應用：植株溫度較高時，對屋頂噴水降溫可以讓植株以熱體輻射方式散熱給屋頂，進而減少蒸散作用及降低植株水分逆境的風險。

- 到了晚上，如果溫室屋頂太冷，植株會持續熱體輻射失溫（輻射冷卻），可能會導致植物蒸散作用過慢及冷凝水發生。

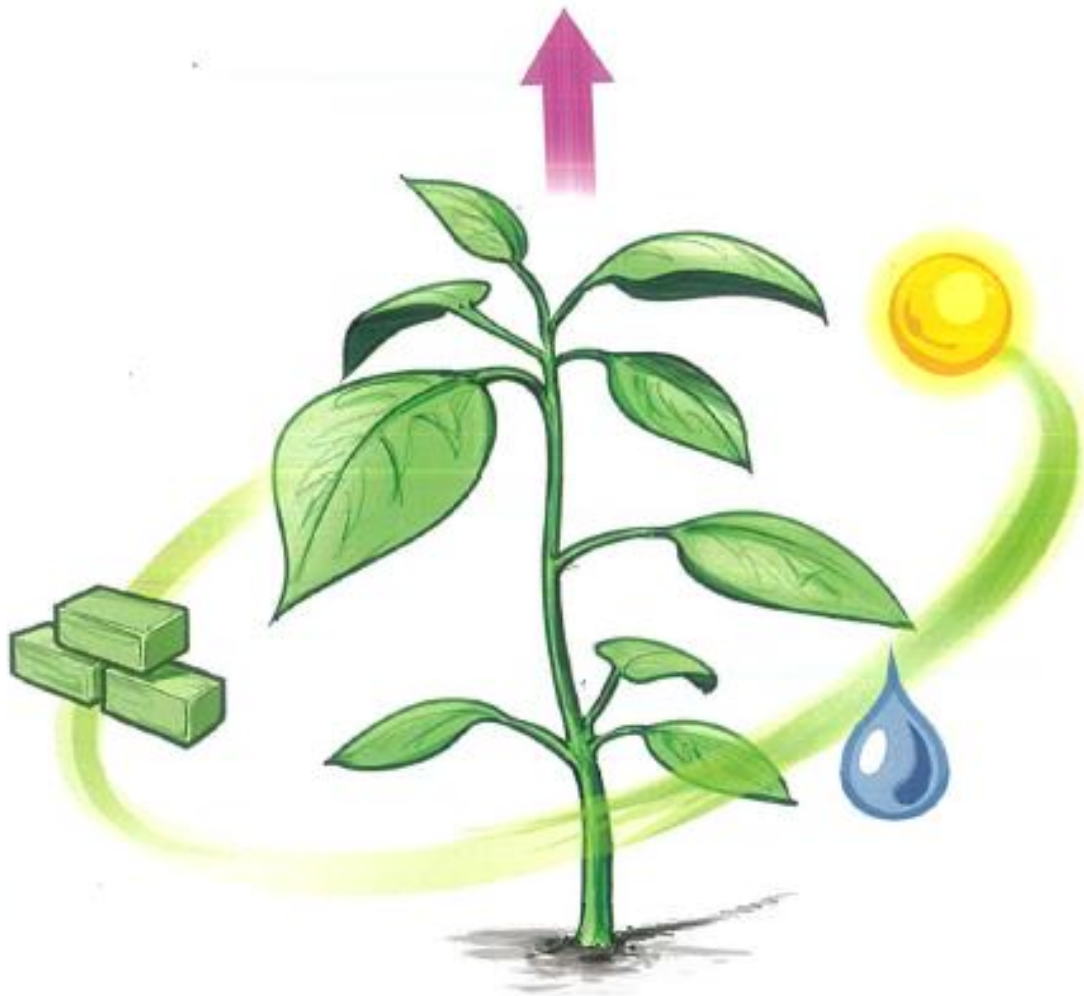
☐ 因為熱體輻射有這種負面影響，溫室才會有節能布的應用。

植物的熱體輻射涉及三種平衡

- ❑ 能量平衡：熱體輻射會導致葉溫下降，特別是植株的冠部。
- ❑ 水分平衡：會減少蒸散作用，生長中組織缺鈣風險增加。蒸散減少也會使根壓變得太高。進一步幼葉、果實及花苞因熱體輻射溫度降低，減少水分運輸，細胞的伸長也減少。
- ❑ 同化物平衡：較低溫的幼葉輸送同化物到較低溫的花苞或果實的量也會減少，最後導致植物的健康也受到影響。

- 生長中組織因為缺鈣及缺乏同物化，導致植體很虛弱。
- 植物冠部溫度下降也代表較高的冷凝水的風險。
- 最後生長速率、果實及花苞的大小都會受到影響。
- 熱體輻射影響能量、水分、同化物平衡，最終影響植物的健康、產量及品質。

Figure 3.4.3.1-1 Heat emission affects all three plant balances



Heat emission affects all three plant balances and has an impact on:

- ✓ Evaporation
- ✓ Root pressure
- ✓ Calcium transport
- ✓ Assimilates transport
- ✓ Cell elongation
- ✓ Condensation risk

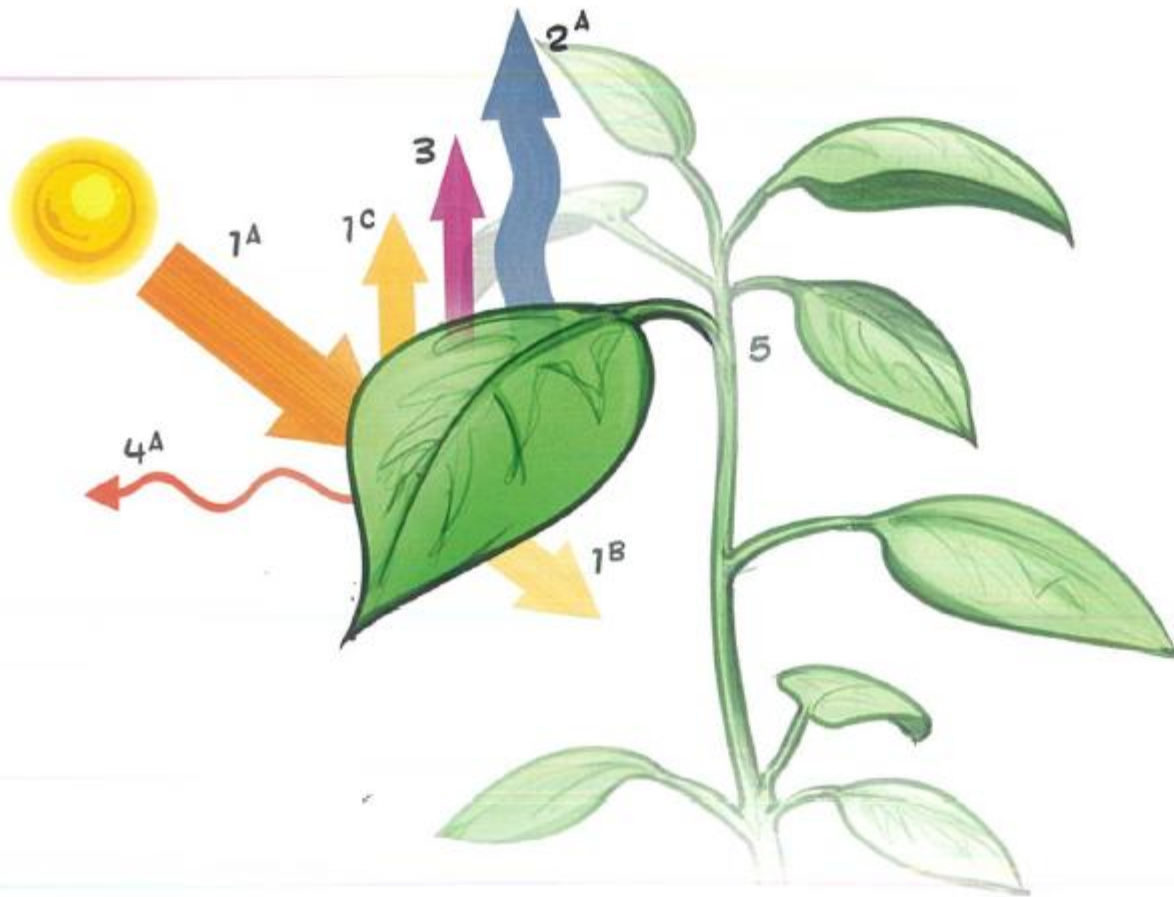
對流能量 (Convection energy)

- 對流能量是以空氣流動的方式交換能量
- 空氣溫度 $>$ 葉片溫度，空氣的能量就會以對流方式傳給葉片。反之，能量從葉片傳給空氣。
- 對流能量，在能量收支平衡中，可能是收入，也可能是支出。
- 葉片與空氣的溫度差及風量多少，會影響對流能量的大小。
- 植株可以透過葉溫的改變，來控制自己本身的蒸散作用速率及水分的平衡。

對流能量（Convection energy）

- 對於本身不能透過蒸散降溫的組織：果實、花朵等，在光線強的狀況下，對流是最重要的降溫方式。
- 這也表示足夠的通風量對這些蒸散作用少的器官很重要。

Figure 3.4.4-1 Energy balance in case leaf temperature is higher than air temperature



1A = Solar radiation

1B = Transmission

1C = Reflection

2A = Radiation evaporation

3 = Heat emission

4A = Convection

5 = Photosynthesis

When leaf temperature is higher than air temperature, the leaf can cool itself by convection.

通風/內循環扇重要性

Figure 3.4.4-2 Energy balance in case leaf temperature is lower than air temperature



- 1A = Solar radiation
- 1B = Transmission
- 1C = Reflection
- 2A = Radiation evaporation
- 2B = Convection evaporation
- 3 = Heat emission
- 4B = Convection
- 5 = Photosynthesis

When leaf temperature is lower than air temperature energy flows from the air towards the leaf by convection and contributes to the total evaporation.

能量與蒸散 Transpiration

- 植物不會產生蒸散作用所需的能量。植物蒸散須要有外部供應能量才能進行。因此，對植物而言，蒸散作用是一個完全被動且不須消耗同化物的過程。
- 外部能量的供應，則是以**輻射及對流**兩種方式進行。

- 藉由紅外線溫度計葉片溫度的量測，可以了解植物在溫室內溫度增高或減少時，會調整氣孔開口的方式來相對應提高或降低葉片溫度
- 因此控制對流能量傳導的大小及方向，可以有效地調控能量平衡與蒸散速率。
- 換言之，氣孔是能量平衡與水分平衡的連接器。
- 一點思考：C3 與 CAM 作物 植體降溫方式的重點有什麼差異？

- 蝴蝶蘭調節葉溫能力應該是很不好的，氣孔白天關閉，因為無法透過蒸散作用降溫。
- 有光線時，要特別注意通風是否足夠，通風不足容易造成開花品質影響及葉片的傷害。
- 沒有外網的溫室，熱容易蓄積在內網與屋頂之間，內網溫度偏高（ > 40 度為常態），並以熱體輻射方式影響到開花品質（不會蒸散）及苗株葉片溫度。若開花株或植株離內網越近，影響越大。
- 夜間沒有光線，蝴蝶蘭葉片溫度會比空氣溫度高還是低？密閉溫室與通風溫室有甚麼差異？對水分與同化物平衡的影響是甚麼？



輻射影響作物溫度卻不影響空氣溫度
所以溫室內的氣象盒**無法反應**
因輻射造成的作物溫度變化



氣象盒紀錄的溫度無法表現
因輻射造成的葉片溫度變化



無外網時內網與屋頂間會蓄熱，內網高約 3 m，距離頭部約 1.3 m，很容易感受到熱。紅外線溫度量測頭髮溫度可達 36 °C，但氣象盒溫度約 28-29 °C。

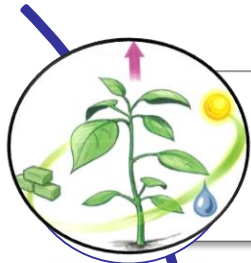


日夜溫平均溫度20度C (氣象盒數據)，朵數應該可15-20朵，但實際上10-11朵就停了。Why? 夾層的熱蓄積



沒外網，葉溫會偏高，開花表現不好
此溫室的白漆應塗厚一點

植物是物理也是生理主體



植物的能量平衡



植物的水分平衡



植物的同化平衡

植物水分平衡

- 植物水分的收入與支出達到平衡狀況，才能避免脫水及逆境，才能夠生長、開花、結果。
- 水分**支出**:主要是蒸散作用，少比例的儲存在植體內
- 植物蒸散量與接收到的能量成正比。能量來源有太陽輻射、人工照明、加溫設備。如果沒有**輻射**能量，就只能靠**對流**方式由加溫設備將熱能傳給植株，進行蒸發散作用。
- 為了維持水分平衡，根系吸收的水必須至少等於蒸發量。為了確保足夠的水量，植株**灌溉量**必須與植株**接收到的能量**同步一致。
- 以**能量平衡**觀點來思考蒸散作用。我們可以利用動力機械通風及積極使用節能布，**主動**移轉能量來刺激蒸散作用，並能改善生產及品質。

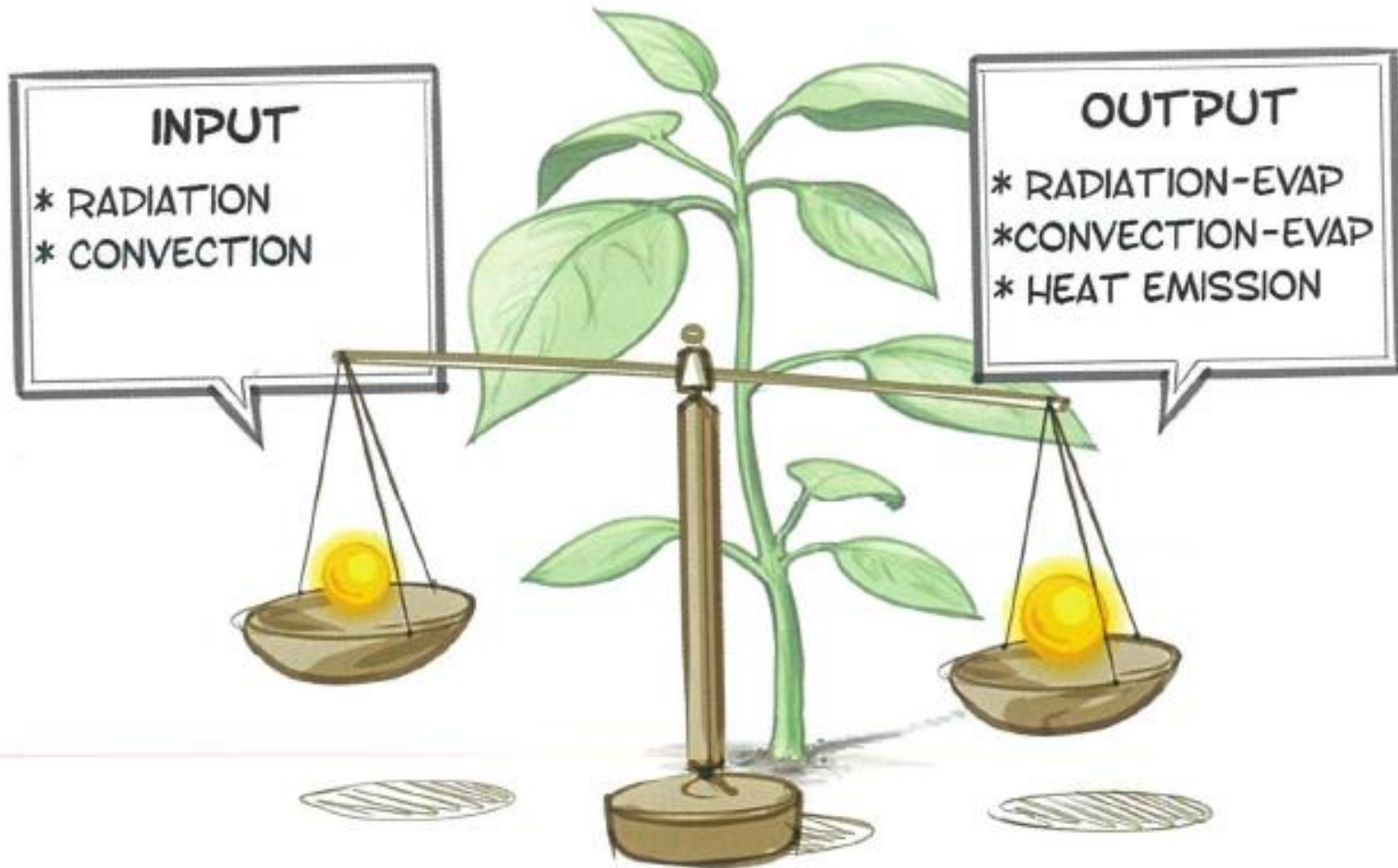
兩種蒸發模式

- **對流式蒸發** (convection evaporation): 透過通風來移轉能量來進行蒸發作用，因此對流式蒸發作用是由葉片與氣溫的溫差及通風狀況決定
- **輻射式蒸發** (radiation evaporation): 透過電磁波移轉能量來進行蒸發作用，這種方式與空氣溫度及濕度無關。

熱體輻射: 植物與溫室物體(被覆、設備、土壤)之間的能量交換，與彼此的溫度差異有關，能量平衡可能是正的或負，因此**會促進或減少蒸發作用**的進行。

兩種蒸發模式是同時發生且有交互影響的

Figure 3.5.1-1 Energy balance of the plant and evaporation



對流式蒸發作用

- 前提是要有通風，使空氣能量能移轉給植物進行蒸發作用，並且葉片溫度必須低於空氣溫度。為符合這條條件，空氣的濕球溫度必須低於乾球溫度， $RH < 100\%$ 。
- 只有在沒有輻射能量時，蒸發作用才會與相對濕度及飽差成正比。另外，當氣象盒計算的飽差值 3 g/m^3 ，如果沒有通風，也未必保證有蒸發作用進行。
- 葉溫與氣溫的溫差決定蒸散速率。在平衡狀況下，此溫差是穩定的，葉片蒸散帶走的熱量會等於對流傳導給葉片的熱量。
- 在靜止沒有風流動的環境，不會有對流的熱量傳導，所以葉片蒸散作用停止，葉片溫度也會與氣溫相同。

對流型的總蒸發量可用 $g/m^2 \cdot h$ 來表達，也是由葉面積決定，因葉片有兩面可以對流傳導熱量，因此計算對流型的傳導面積要用葉面積指數2倍計算。

Figure 3.5.2-1 Convection - or Wet bulb evaporation



$2B$ = Convection
evaporation

$4B$ = Convection energy

Evaporation is driven by
convective energy:

$T_{\text{leaf}} < T_{\text{air}}$

Air movement $> 0 \text{ m/s}$

$RH < 100 \%$

輻射式蒸發作用

- 葉背有很大的蒸發作用表面積。當輻射加熱葉片，水就會從內部蒸發，葉片內的水蒸氣壓會超過溫室空氣的水蒸氣壓，結果水蒸氣就會從氣孔逸出。
- 平衡狀況下，葉溫是穩定的，蒸發作用帶走的熱量會等於輻射供應的熱量。要注意蒸散作用與葉溫無關。
- 輻射型蒸發作用速率是以 $\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{h}$ 表示，與輻射能量（用 W/m^2 表示）直接相關。這也表示在輻射熱量很高的狀況，植株的蒸發作用速率與接收到的輻射熱能正相關，與相對濕度和氣溫無關，對流型蒸發作用則只扮演次要的角色。

蒸發作用與**蒸氣壓差VPD**的關係：當氣孔完全打開時，就算VPD很小也可以把葉片內的水蒸氣排出。但是，當因為缺水造成氣孔局部關閉時，同樣水蒸氣只能靠有限的氣孔開口逸出，所以葉片與空氣之間VPD變大。因此，很明顯地，**VPD是蒸發作用及氣孔導度的結果**，而不是產生蒸發作用或是氣孔是否開啟的原因。

Figure 3.5.3-1 Radiation, or Tea kettle evaporation



$1A$ = Solar radiation
 $2A$ = Radiation evaporation

Evaporation is driven by radiation energy.

整合對流及輻射兩種蒸發作用

- 依照葉片及水分平衡狀況，這兩種蒸發作用可以各自獨立發生，或是一起發生。
- 一般而言，**夜間的蒸散作用**主要是靠對流傳遞的熱量驅動。此時蒸發作用由空氣濕度、空氣流動及熱體輻射決定。
- **太陽升起時**，輻射量增加，植株**上方**會以輻射型蒸發作用為主。但在植株的**下方**，因能接收到的輻射熱量少，所以可能仍是**以對流型蒸散作用**為主。只要葉片溫度低於氣溫，就會有對流傳遞熱量進行蒸發作用。如果**水分不足**維持高蒸散作用速率時，氣孔就會開始**縮緊開口**，葉片溫度就會上升超過氣溫，這時候就會轉為在低蒸發作用速率下，逐漸達到新的能量平衡。因為植株局部位置的水分狀態會影響到氣孔開關，因此植株不同位置的葉片，溫度可能會有不同，甚至同一片葉片不同位置也有可能不同溫度。
- 增加通風量，會**增加**或是**減少**蒸發作用，這個是由葉溫與氣溫的差異決定，可能是正的也可能是負的。

氣孔在維持能量及水分平衡 扮演的角色

- 植物可以透過氣孔開口來控制蒸散速率
- 但這容易讓人對氣孔的作用有誤解
 - 一般認為氣孔若進一步關閉，就會減少水分從葉片逸出，這說法沒錯，但沒有考慮到能量平衡，因為水氣出不去就無法達到散熱的目的。

- 氣孔相當於茶壺的開口，是水氣的出口。開口越小，讓一定量水蒸氣逸出所需要的蒸氣壓越高，這時為了提高蒸氣壓，茶壺溫度一定是越高。
- 茶壺溫度是由瓦斯爐的能量傳遞及茶壺開口大小決定。但相對於廚房氣溫，茶壺的溫度可能會較高或較低，這會影響到茶壺與空氣對流傳遞能量的方向。茶壺溫度越高，對流到空氣的熱量越多，因瓦斯爐熱量是固定的，所以單位時間水蒸氣逸出的量變少。
- 如果開口越大，需要克服開口阻力的蒸氣壓差就越小，在較低的茶壺溫度就可達到平衡，因此茶壺以對流方式散熱給空氣的量也會減少，以同樣瓦斯爐能量，在單位時間水蒸氣逸出的量更多。

蒸散所需能量 = 輻射能量 + 對流能量

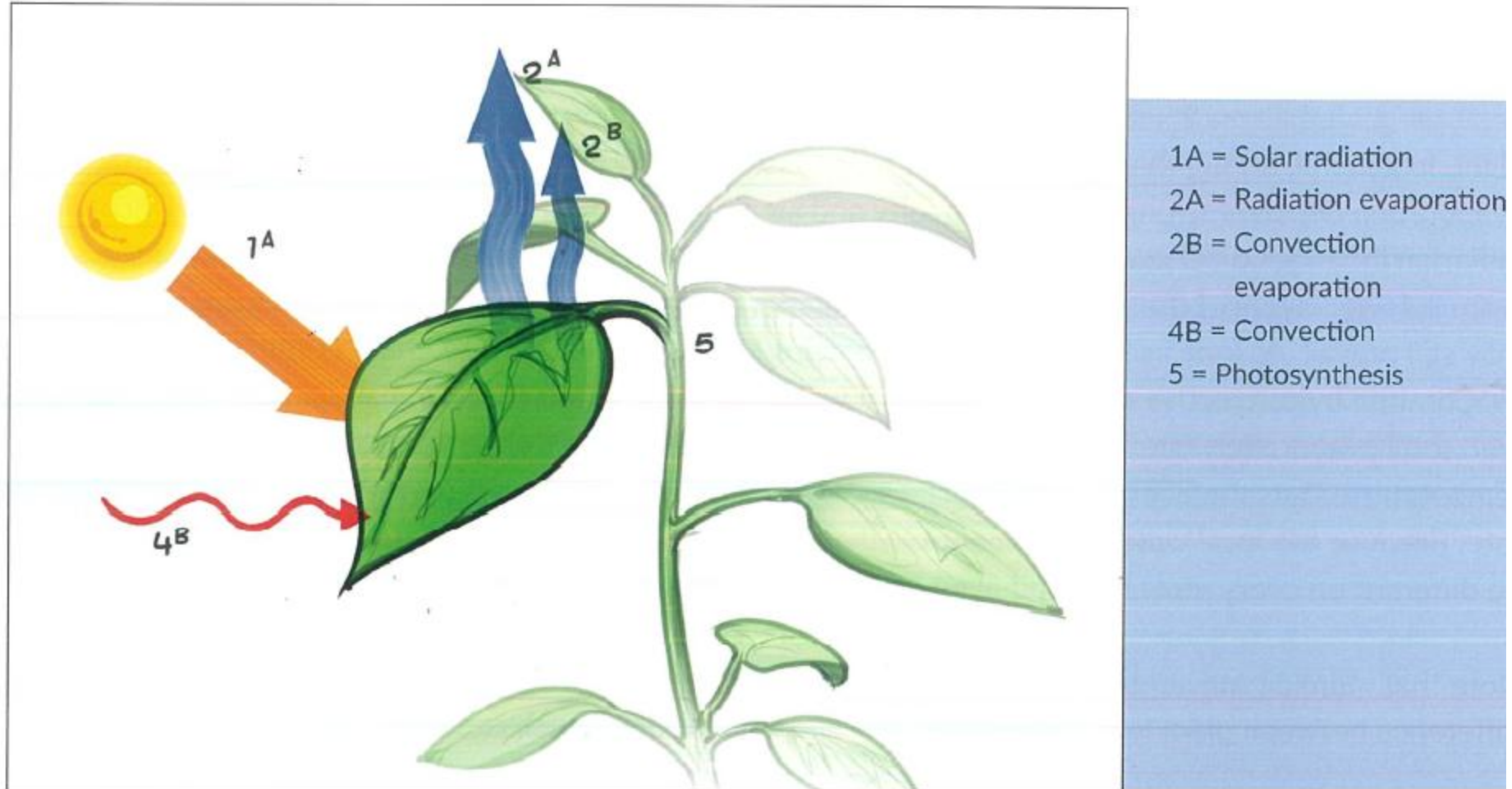
- 在植物**接受到適當的光線**時候，只要用來蒸散的水分足夠，氣孔會持續**打開**讓CO₂進來。依照植株蒸散能力及空氣濕度狀況，葉片溫度會比空氣溫度稍低幾度（接近空氣溼球溫度）。此時蒸散是透過**短波輻射**及**空氣對流的能量**產生的**淨**能量來驅動。
- 因此植物不只可以接收光線，更可以**幫助溫室維持低溫**。生長旺盛的番茄的冷卻能力，可以讓溫室溫度低於戶外溫度。通常可在晴天結束時觀察到。

$$\text{蒸散能量} = \text{輻射能量} + \text{對流能量}$$

- 當植物內的水分開始不足時，氣孔會傾向關閉。
- 結果，為了強迫水蒸氣排出葉片，就需要較高的蒸氣壓差。
- 相較於氣溫，葉片溫度一定上升，因此溫度差異變小，大約 $0.5-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。這時對流傳遞給葉片能量會減少，同時也降低了蒸散速率。

3.5.5.1 Evaporation energy = radiation energy + convection energy

Figure 3.5.5.1-1 Both radiation and convection contribute to evaporation

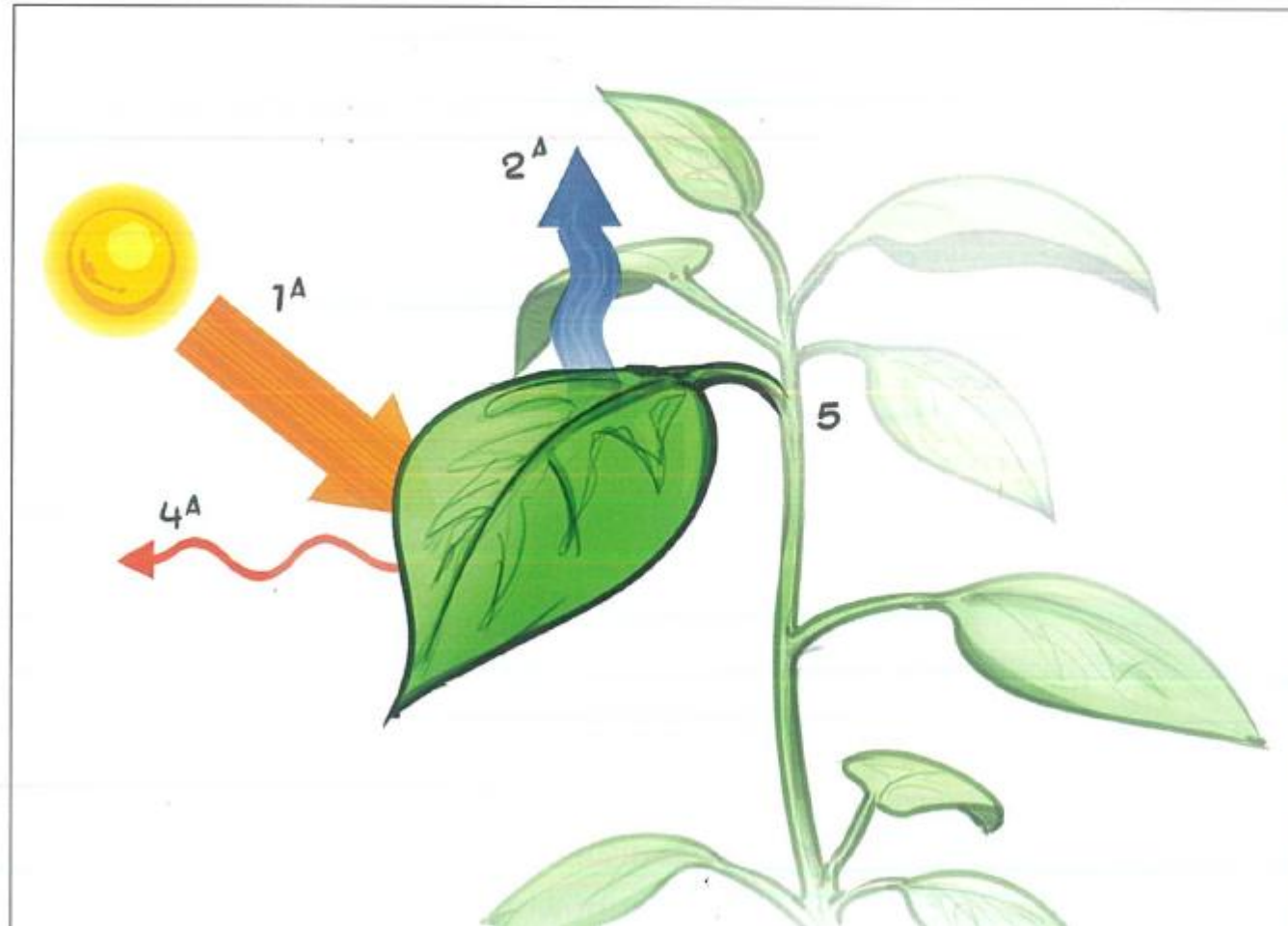


$$\text{蒸散能量} = \text{輻射能量} - \text{對流能量}$$

- 假設氣孔因為水分不足是關閉的，葉片溫度會上升，最後會升得比氣溫高，葉片與氣溫差異會從0度升至1度。此時，對流傳導的熱量不再對蒸發作用有所貢獻，但可以有效地幫助葉片散熱。
- 植物可以依照可利用水分的多寡來關閉或是打開氣孔，葉片溫度會因此會高於氣溫或是低於氣溫。葉片與空氣的溫差決定了對流傳遞熱量的速率及對流熱量在能量平衡的方向，因此刺激或是減緩蒸散作用。植物透過氣孔開口達到水分供給與蒸散作用及二氧化碳立即的平衡。

3.5.5.2 Evaporation energy = radiation energy - convection energy

Figure 3.5.5.2-1 Energy released by convection decreases total evaporation



- 1A = Solar radiation
- 2A = Radiation evaporation
- 4A = Convection
- 5 = Photosynthesis

氣孔導度及蒸氣壓差

- VPD與蒸散速率並不是正相關的。VPD是蒸散作用與氣孔導度的結果，而不是原因，更不是驅動蒸散作用的來源。
- 想要提高蒸散速率，需要先提高VPD或HD(飽差)值。像番茄或是小黃瓜在低VPD下，只要氣孔是開的，就算在空氣 RH 很高，仍可蒸散大量的水分。
- 高的VPD 是氣孔關閉明顯的指標，也表示植株是在缺水逆境。VPD應維持在0.3-1.5 kPa，依作物輻射熱量而定。

- **VPD太低** ($< 0.2 \text{ kPa}$)，表示只有很少的水蒸氣壓差可強迫水蒸氣自氣孔排出，甚至夜間溫度可能接近或低於露點溫度。這可能是夜間濕度非常高、並且是熱體輻射的狀態下，也表示蒸散速率很低，無法吸收鈣。
- **VPD太高**，也會有問題。因為光線很強，水分供應跟不上蒸散速率，氣孔必須關閉來減少蒸散，葉溫比氣溫高，VPD就升高到可以在氣孔近乎關閉下，將水蒸氣擠出葉片。對大多數植物而言，這種情況會發生在VPD $1.5 \sim 2 \text{ kPa}$ 之間。在此情況下植物失去對水分平衡的控制，也就是處在水分逆境。

氣孔在**水分平衡**扮演關鍵角色

- 氣孔是由**保衛細胞**來控制開啟
- 保衛細胞形狀改變是由內部膨壓控制。當膨壓低時，保衛細胞會互靠者，氣孔關閉。當膨壓增加時，細胞的一側會向外彎曲，另外一側因為細胞壁較厚所以不會彎曲，兩個保衛細胞彎曲成香蕉的形狀、形成了開口。

氣孔功能

- 滲透壓調整保衛細胞膨壓。當有光線時，特別是藍光，鉀離子會經由鉀離子泵浦進入到保衛細胞內，結果會增加細胞內的膨壓，吸引水流入，因此氣孔打開。
- 可將氣孔當作是以液壓方式操作的閥門，通常在白天有光線時開啟，晚上缺乏光線而關閉。
- 夜間，鉀離子泵浦不再啟動，細胞內的鉀離子濃度會逐漸與周圍細胞濃度相同，膨壓減少氣孔關閉。

- 但有時葉片缺水，保衛細胞就算有相當高的鉀離子也無法維持膨壓，氣孔只能部分打開。這發生在局部的氣孔，這是植物避免脫水的內在安全控制機制。
- 進一步，內部荷爾蒙支持這種控制。根部產生的cytokine會藉由水流移轉至葉片。細胞分裂素會刺激鉀離子泵浦活動，利用這種方式鉀離子泵浦會依照根域水分多少及蒸散速率來自動調整。如果根域水分供應減少，氣孔開口就會減少。

- 在極端水分不足時，會觸發第二道安全機制：根系及葉片產生離層酸(ABA)，會使鉀離子泵浦有相反的動作，結果使氣孔快速關閉。
- ABA分解需要幾個小時，因此這種效果會有不同時間差異，就算根域水分已經恢復至足夠的程度，氣孔仍然會維持一段長時間的關閉。這是致命的，因此要避免水分逆境的發生，特別在早上的時候。

- 氣孔的開啟及關閉，也會受到內在生理時鐘（生理韻律）的影響。可以想像成插入了記憶卡，會與日出日落同步。甚至突然延長黑暗時間，氣孔開啟及關閉仍然傾向於本身韻律。只有在幾天後，這種韻律會逐漸消失，氣孔將會維持關閉。
- 功能良好的氣孔，必須在常規基礎下啟動。有觀察到植株在生長非常穩定的條件下（沒有溫度、濕度、光線的改變），氣孔會失去關閉的能力。明顯地，氣孔奉行“用它，或失去它（use it, or lose it）”。

二氧化碳濃度對氣孔行為的影響

- 一般認為氣孔在高濃度二氧化碳下會關閉，造成蒸散減少，使得葉溫升高。這種想法事實上是有誤解。
- 為了更好了解，可將氣孔視為追求最佳的二氧化碳吸收及水分排放的平衡。
- 如果水分足夠維持高的蒸散速率，無論二氧化碳濃度多高，氣孔都可以打開。

- 如因光線強，植體內水分變少，氣孔傾向關閉。然而這傾向也會受到內部二氧化碳濃度的影響。
- 如果相較於光合作用的需求，氣孔內二氧化碳濃度仍太低，氣孔仍會維持打開，或是只關閉一點點，目的是要吸收更多二氧化碳。

- 二氧化碳的吸收取決於內外濃度差。這代表溫室內較高濃度的二氧化碳可以讓氣孔較早關閉，防止進一步脫水，也可以有足夠的二氧化碳吸收。
- 這會減少蒸散作用，溫室內濕度會下降且溫室內溫度會上升。不幸地，這會對作物造成水分逆境的負面循環，特別是天窗又因溫室內溫度增高而打開時。

- 強光時二氧化碳補充太多，很容易造成錯誤的結果。要提高光合作用比較好的方式是將天窗保持關閉，這樣可確保溫室內維持較高的相對濕度，並讓氣孔保持開啟狀態，同時減少二氧化碳的流失。
- 上述水分狀態及內部二氧化碳濃度存在很和諧的交互作用，也可以解釋像 CAM 作物氣孔的相反作用。

- 基於 CAM 機制，所以這些植物可以在乾旱地帶，或是在樹林下水分供應不穩定的環境生存。
- CAM 植物特徵是氣孔晚上開啟，吸收二氧化碳，並以蘋果酸方式儲存。日出時，氣孔在脫水風險及內部已有高的二氧化碳濃度的影響下關閉，在白天時二氧化碳會拿來作光合作用。到了黃昏，當蘋果酸耗盡時，氣孔在內部二氧化碳濃度急遽下降及水分平衡逐漸改善的影響下，氣孔可再度打開。

夜間的氣孔導度

- 一般認為氣孔打開會受到光線的影響，所以夜間時氣孔是完全關閉的，沒有水蒸氣會從葉片排出。然而實際上，生長旺盛的番茄在夜間溫室可以有 25 g/m^2 的蒸散作用。這代表植物在氣孔關閉下，還有其它小孔可以蒸散？或氣孔其實夜間並沒有完全關閉。
- CAM 植物氣孔的作用相反，證實氣孔在夜間是可以吸收二氧化碳及進行蒸散作用。
- 考量所有作物的狀況，可以結論氣孔在夜間只扮演次要少量的蒸散作用。

空氣流動的重要性

- 空氣的流動在能量平衡扮演很重要的角色。
。如果沒有光線帶來的能量，空氣流動可以帶來對流能量來促進蒸散作用。
- 在強光下，空氣流動是氣孔不可或缺的控制機制。靜止的空氣是沒有對流能量傳遞，因此關閉氣孔對能量平衡及植物蒸散作用沒有作用。

- 確保植物附近有足夠的空氣流動，可以有效幫助植物維持能量及水分平衡。
- 在夜間及陰天，必須注意空氣的流動而不是用提高HD或是降低相對濕度的方式來維持植物的活性。
- 垂直風扇可以提供整個植物部位有效的蒸散作用，加溫管只影響相當小的部分。

- 這與使用水平風扇產升風的流動來降低溫差是完全不同概念。
- 事實上，一般使用水平風扇所減少的溫差效果有限，甚至有時會產生反效果，依照當時風向決定。
- 儘管這樣，仍然可以是對植物微氣候有正面助益的，特別是天窗及內網關閉的狀況。

空氣濕度(RH/HD)的影響

- 空氣濕度會影響蒸散作用，但這種影響不是一直正相關。
- 晚上沒有光線做為驅動能量，作物也在很好的保溫下沒有熱體輻射。此狀況下對流移轉的能量是唯一可驅動蒸散作用的能量來源，因此需要空氣的流動及葉溫要低於室溫。
- 此時葉片作用就像濕球。因為濕球溫度由 HD 決定，蒸散速率(速率不高) 約與 飽差 (HD) X 風速成比例。

空氣濕度(RH/HD)的影響

強光時，蒸散作用主要是由輻射熱量決定，但對流能量同時也有扮演一個角色。以番茄作物為例，大約 90% 來自輻射能量，10%來自對流能量。

空氣相對濕度越低，濕球溫度越低，對流型的蒸散作用比重越高，這也表示氣孔必須要更早關閉來防止脫水。所以為了最大化光線利用效率及高的二氧化碳吸收，維持溫室內的高濕度是有幫助的。這時葉片溫度(濕球溫度)將只會比氣溫稍低一點。

空氣濕度(RH/HD)的影響

當葉片溫度(濕球溫度)只比氣溫稍低，只要氣孔開口有一點改變，葉片溫度就會比氣溫高。

因為蒸散速率減少，水分平衡會恢復，同時對二氧化碳吸收影響又不會很大。

換句話說，溫室濕度高，只需要氣孔開口很小的改變就可以影響到對流能量傳遞的方向。

- 因為輻射能量傳遞與濕度無關，所以不需擔心濕度高會妨礙蒸散作用及植物的冷卻過程。濕度高唯一的影響是葉溫會稍微比氣溫高。
- 濕度高的另一正面效果是防止VPD太大。

蒸散作用與熱體輻射

- 生產者偏好苗株一直維持在很有活力的狀態，這是指維持某個程度的蒸散速率，讓蒸散作用至少不會被中斷太久。鈣必須透過蒸散作用來輸送。鈣是年輕及生長中細胞不可或基礎材料，缺鈣會造成組織的各種問題。
- 在某一個時間鈣有盈餘，不代表之後還可以使用。鈣供應過量會快速儲存在液泡，也表示這個元素不能再使用。因此各別作物的蒸散速率，特別是靠近植株生長點的上部部位，不可以降至臨界值。

蒸散作用與熱體輻射

- 在陰、冷天氣及夜晚，對流是唯一能保持蒸散作用的能量來源。然而，在同樣狀況，植物可能會因為熱體輻射失去能量。結果會很難有足夠能量來維持蒸散作用，因此增加鈣吸收不足的風險。
- 因此，做好保溫避免植株熱體輻射失溫可以防止植體缺鈣。強烈建議夜間使用節能布維持植株上方的能量平衡，以確保植株能有足夠的蒸散，不致缺鈣。

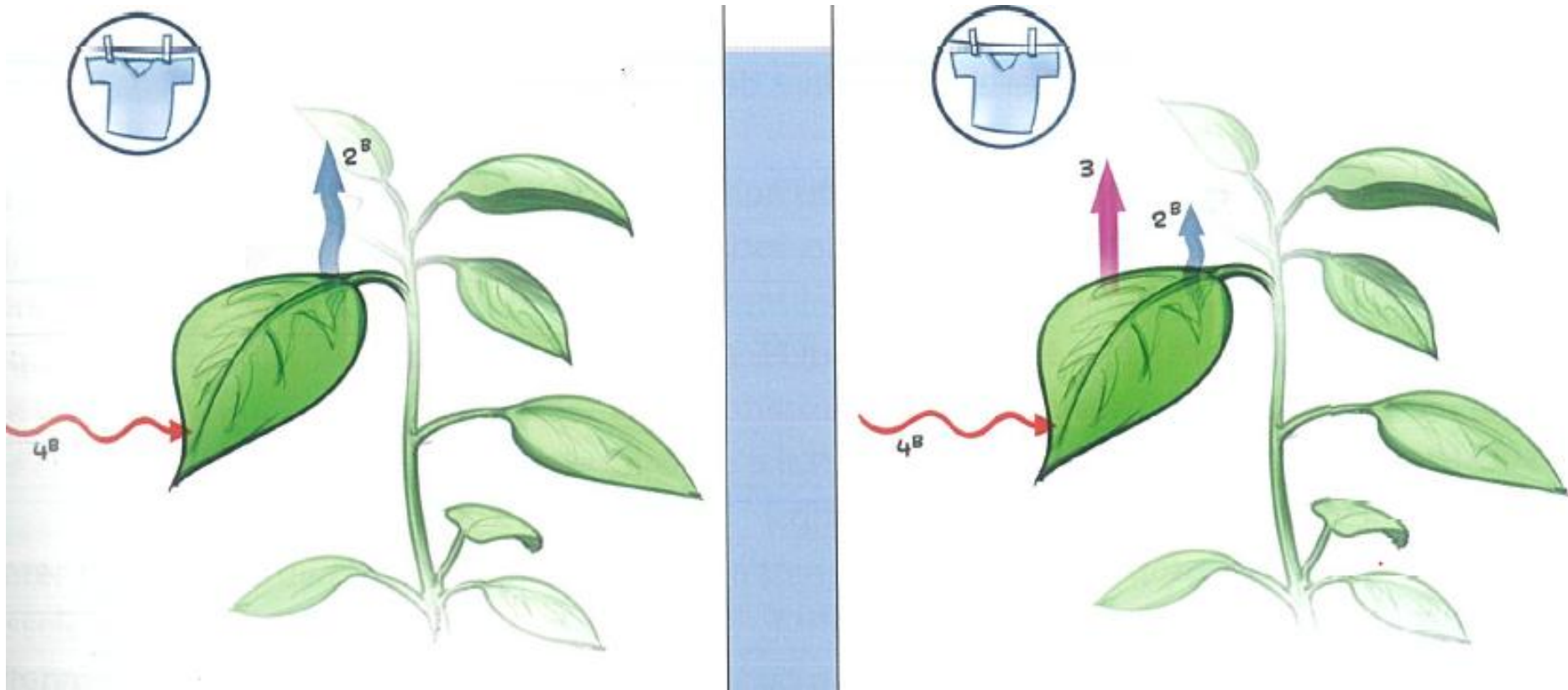
4B 對流熱傳遞

2B 由對流熱傳提供能量的蒸散

4B 對流熱傳遞

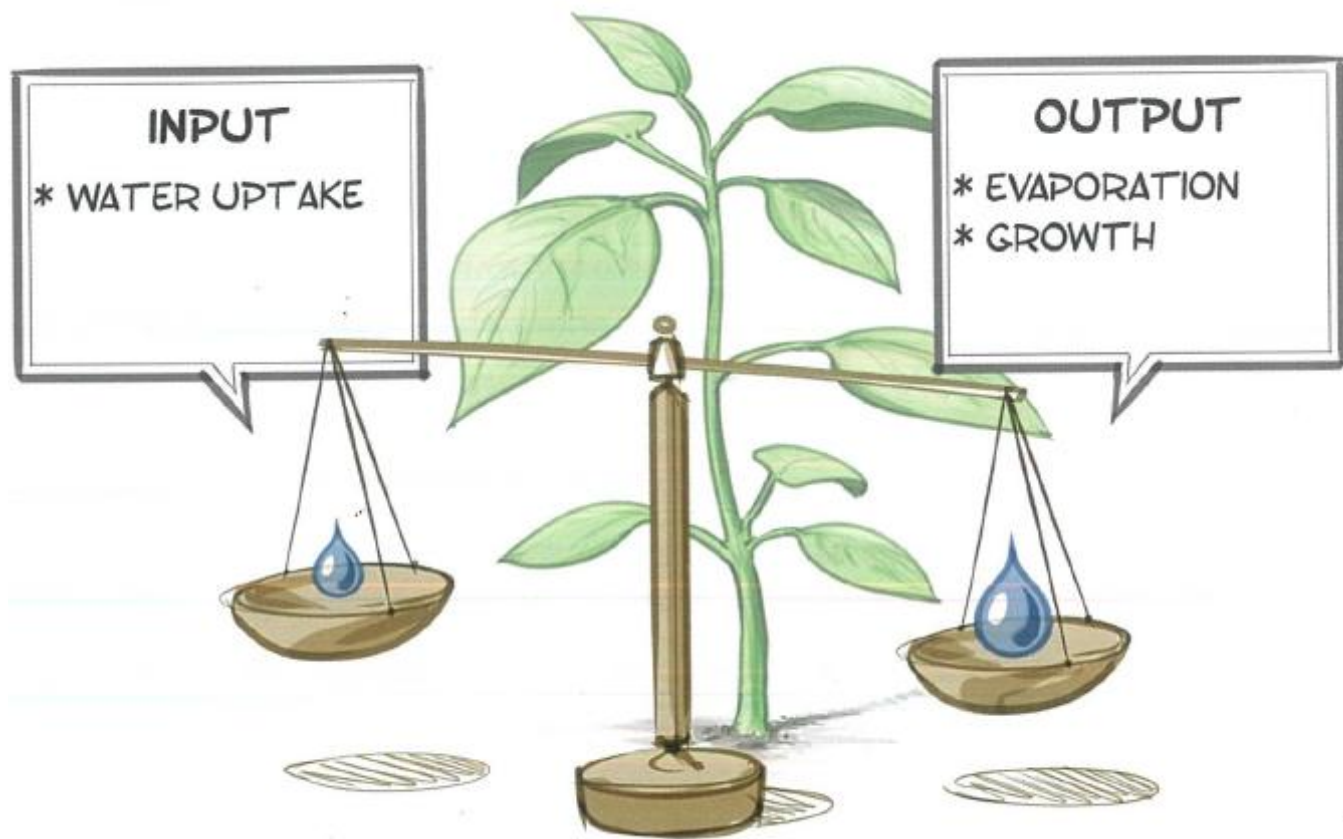
2B 由對流熱傳提供能量的蒸散

3 熱輻射 用掉了局部能量
蒸散量變小



根系在水分平衡的角色

為維持水分平衡，根域吸收的水分必須與用於生長及蒸散所排出的水量同步。



植株內可使用的的水分主要由三個因子決定：

- ① 根系吸水能力
- ② 莖部內的水分傳送阻力
- ③ 植物體儲水的空間能力、包含葉片及果實

植物因應水分平衡的短暫干擾，可透過植體本身（莖、葉與果實）來做緩衝（吸水與脫水）

根系吸水能力

受到根域很多因子的影響

- ① 根溫
- ② 介質/栽培槽體積/植株有效吸水能力
- ③ 根系發育(成熟及年輕根尖比例)
- ④ 根系本身遺傳特性
- ⑤ 可利用水的多寡

根系可利用的水分決定於

① 水分供給策略

② 介質狀態

③ 根域EC值

- 當根溫低於 20°C 時，水分吸收能力會快速下降，因這是水通道蛋白功能的臨界溫度。
- 水通道蛋白是細胞膜特殊水通道，水會主動地被泵浦輸入到根系。這是一個主動運輸的過程，其表現及效率取決於水的溫度及含氧量。含氧量可以由透氣性維持良好狀態。
- 在 $20-28^{\circ}\text{C}$ ，溫度對含氧量沒有明顯的影響。

- **根系的大小會影響吸水能力**。水分吸收是透過大量的分支及根尖，而不是根的長度。如果根尖不足，越多頻率的澆水循環及越大的灌溉量並不能防止水分逆境。特別是年輕白色根尖的存在是非常重要的，可以准許短時間吸收大量水分。
- 介質的體積、介質的特性、根系發育的管理（栽培槽的溫度及水分含量）對根系水分吸收能力及量扮演重要角色。

- 在根系本身特性能力方面、品種及砧木的選擇也會影響到植物維持水分平衡的能力。此外，細胞分裂素生產的能力也是遺傳特性。
- 根系介質的特性對很多影響水分及營養吸收的因子是有決定性影響。水分及營養應該均勻一致性地分布在根系。進一步，介質毛細管特性及密度必須准許適合的根系發展。

- **澆水策略必須依照作物需求調整**。在栽培初期，介質含水量少可以刺激根系發育。夜間水分吸收速率低，因此並沒有需要維持高飽和水分狀態。相反地，降低含水量，可以防止敗根、氧氣及新鮮的空氣也可以進入根域。從日出開始，水分吸收增加，介質的飽合程度也會對應地增加。
- **光線強時及時預測蒸散速率快速增加是很關鍵的**，這能幫助預防短時間的水分逆境，並防止造成數小時的光合作用的傷害。為了促進水分的吸收，介質水分含量應該用頻繁的滴灌維持高level。EC值可能也相對減少。可以監控澆水頻率及使用不同設備來優化。

- 根系吸收的水分會經由莖內木質部導管移轉至葉片。為克服導管的阻力，需要特殊的壓差。這種壓差由兩個部分構成：

- 📄 根系產生的正壓(根壓)，此為推力

- 📄 葉片蒸散作用產生的低壓，此為吸力

- 📄 兩者構成推拉機制，確保水分移轉至需要的部位

- 在夜間，只有非常低的蒸散速率，吸力弱，根壓（推力）是相對地強。只要蒸散作用稍微增加，低壓的吸力會變得明顯。這也表示如果根壓在夜間太高（推力太高），維持少量蒸散作用（維持吸力）就很容易克服推力太高的問題。

●影響所需推拉壓差的因子：

- ❏首先是植物遺傳特性
- ❏從砧木到接穗的轉換存在額外阻力
- ❏莖部的總長，到栽培末期的番茄莖長可達10米以上。
- ❏從冬季補光栽培的較老番茄 vs. 幾個月後栽培的較年輕植株，前者在夏天更容易有水分逆境。
- ❏每個砧木的莖數越多，需要從同一個砧木傳輸水分的需求也會越大。

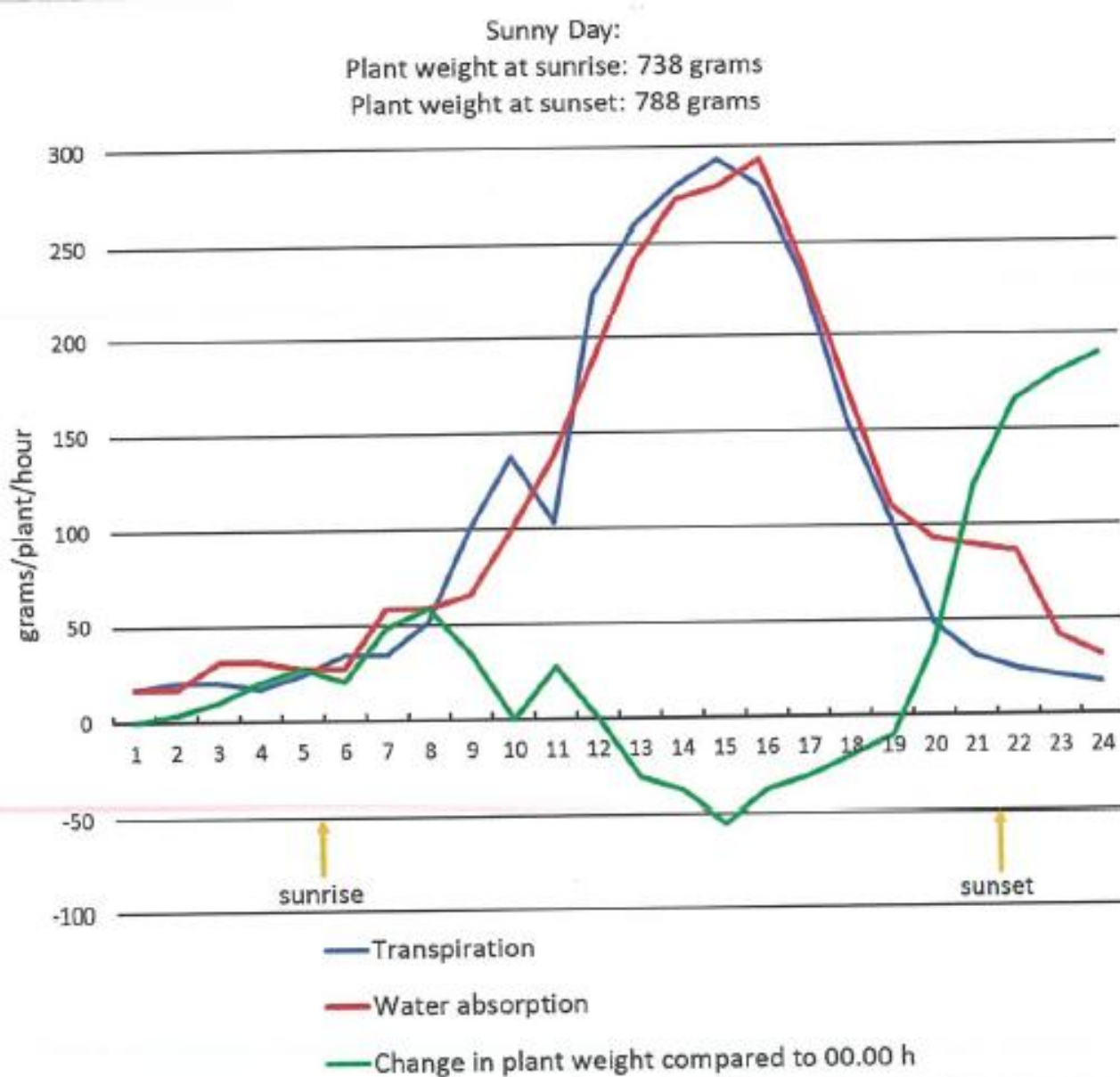
水分平衡與植物的水分緩衝能力

- 要維持水分平衡，植物的緩衝能力扮演重要角色，蒸散主要是透過太陽輻射熱能驅動，而光強度變化很大，一天可能是部分多雲或強光照，葉片水分需求常是波動變化。
- 基於莖部傳導的抗性阻力，蒸散速率急遽增加時，根系對水分吸收並不會立即成比例的增加。
- 植株體內存在水分緩衝能力，植株可以應付水分吸收與蒸散作用短時間的差異，而不用去關閉氣孔。

- 在晴天早上，太陽輻射量持續增強，水分吸收和蒸散間的時間差會持續到中午。
- 到了下午，太陽輻射量減少，蒸散及水分吸收逐漸恢復至平衡狀態，葉片及果實開始恢復吸水。重新吸水的過程，新形成的同化物也會提供額外滲透壓吸力來吸引水流入。
- 在早上植株生長的鮮重增加量很少甚至下降，到了下午下降速率增加，到了隔天日出前則會達到最大的生長量。

- 在陰天太陽輻射量少，這種現象就不會發生，整天的鮮重都會呈現增加的狀態。
- 像番茄、小黃瓜的果實也可以作為水分的緩衝。如果小黃瓜在短時間內大量採收，植株會因為缺乏足夠的緩衝，在晴天下遭受水分逆境。
- 維持規律的植株負荷量，每株有最小數量的果實對於水分平衡是很重要的。

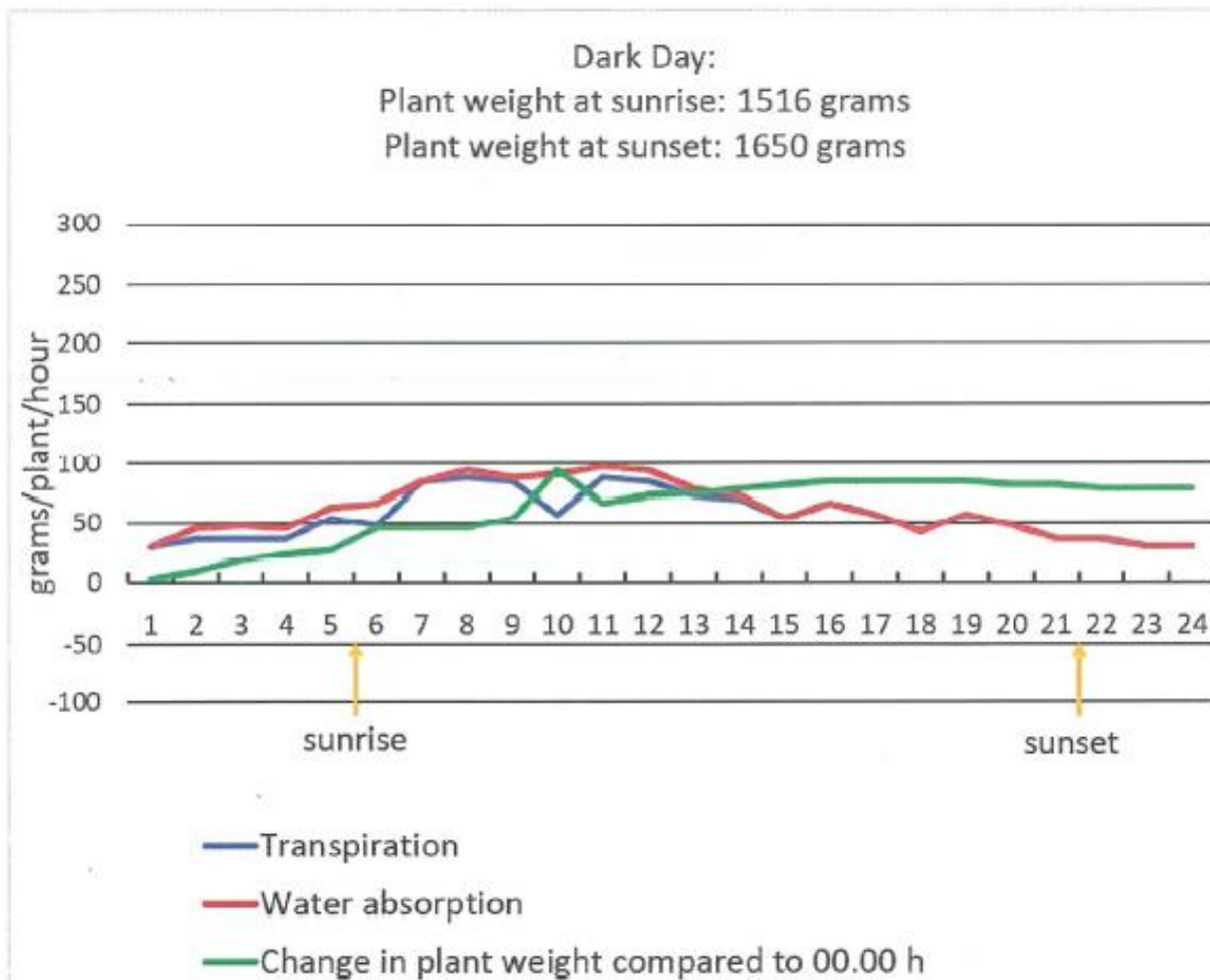
晴天時植株鮮重改變量(綠)、蒸散量(藍)與吸水量(紅)



在晴天的白天時段，當蒸散量大於吸水量時，植株可能負成長。

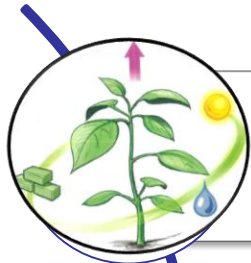
生長達最大值通常發生在半夜 (pre-night)

陰天時植株鮮重改變量(綠)、蒸散量(藍)與吸水量(紅)

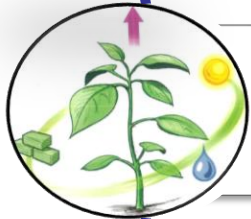


在陰天，
生長主要
發生在
上午。

植物是物理也是生理主體



植物的能量平衡



植物的水分平衡

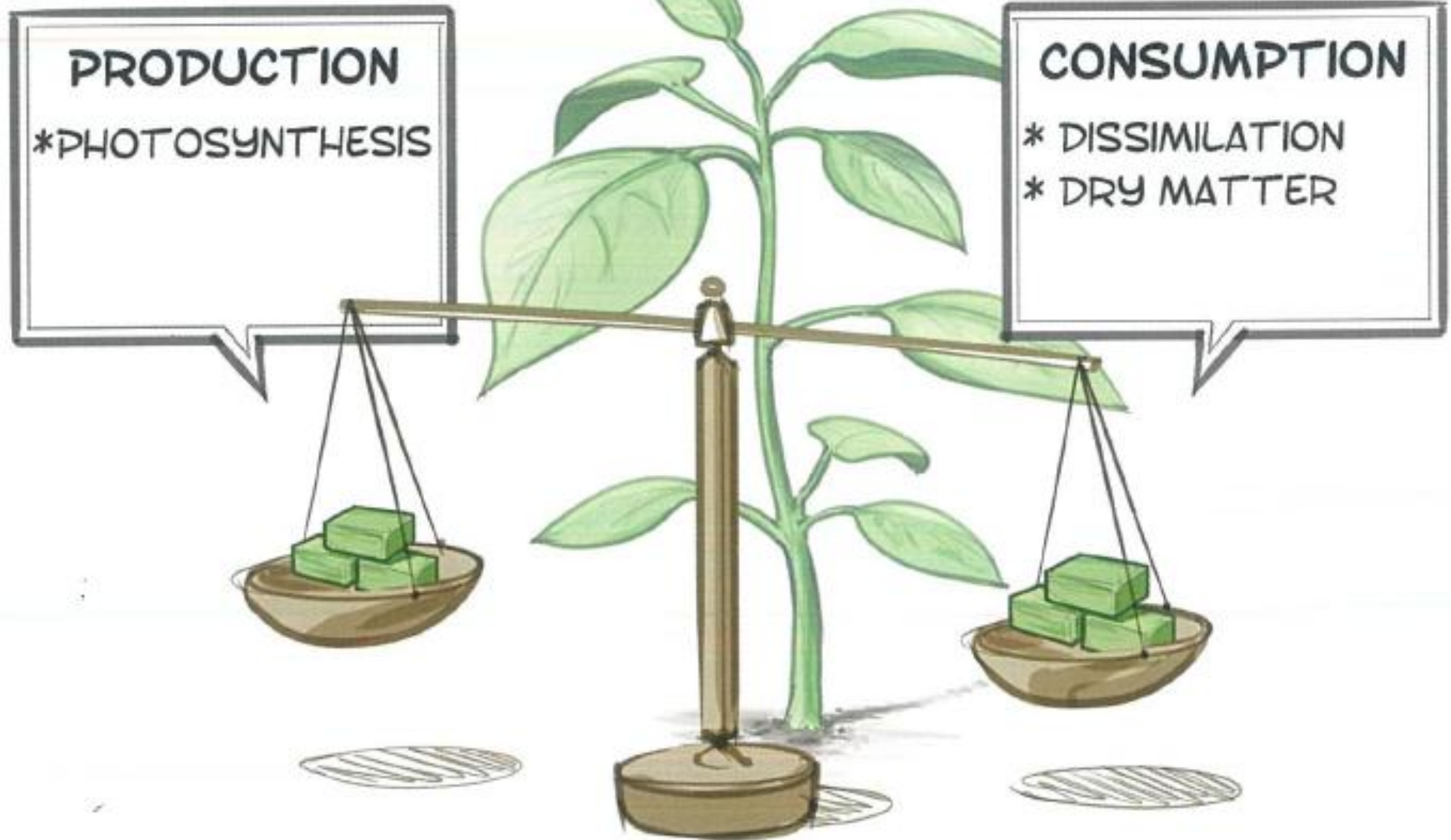


植物的同化平衡

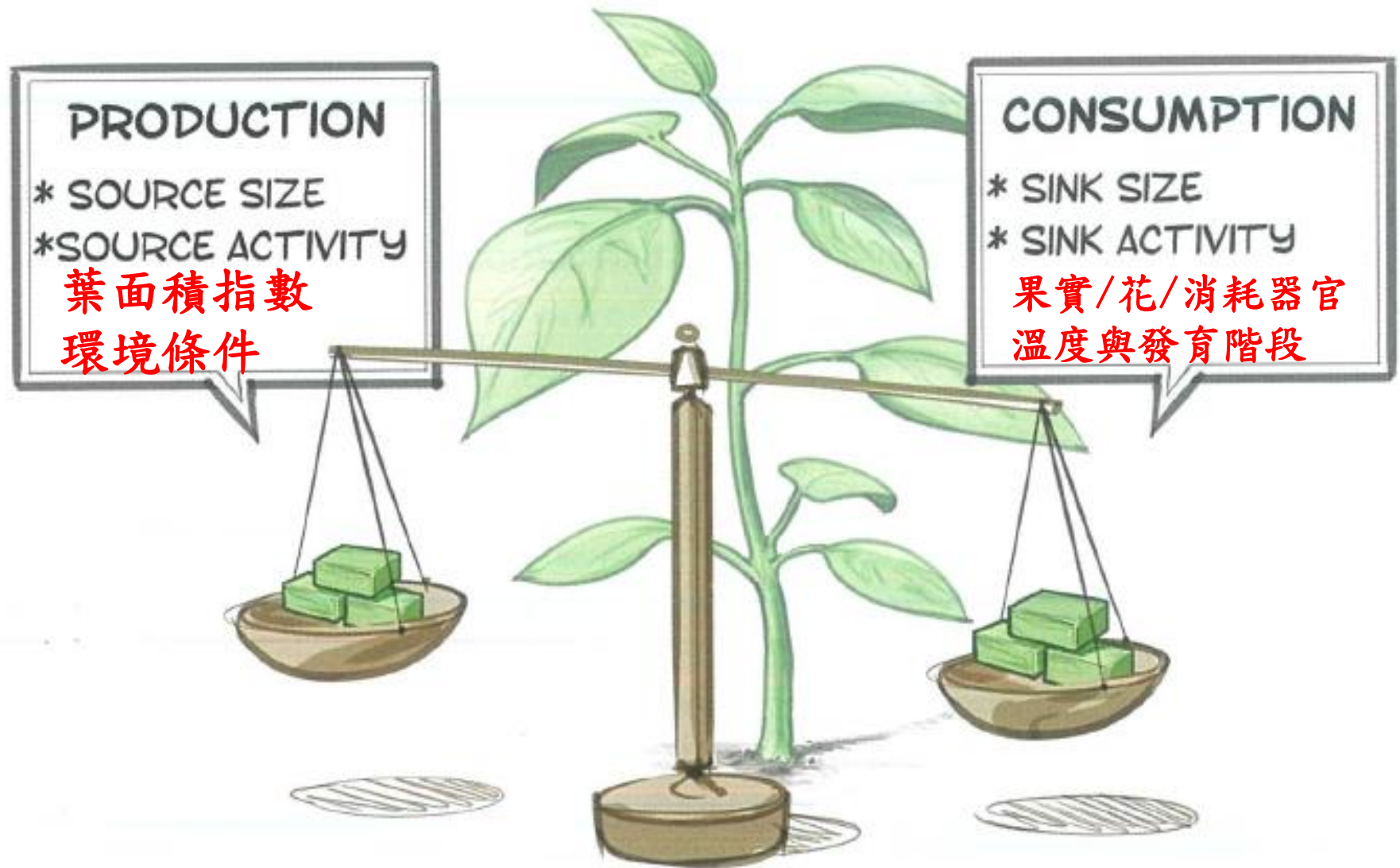
同化平衡 (Assimilates balance)

生產

消耗



同化物平衡：供源與積儲



供源 (Source)

- 規模 = 功能葉總面積， m^2
- 活力 = 受環境因子(溫、濕、光、 CO_2 等)影響的生長速率
- 強度 = 供源的規模 $\times$ 供源的活力

積儲 (Sink)

- 規模 = 譬如 每 m^2 的果實數量 或 花朵數量
 - 活力 = 基於溫度與發展階段的同化物消耗速率
 - 強度 = 積儲的規模 $\times$ 積儲的活力
- 有時用於比較不同部位(根、葉、果實等)競爭同化物時的比較

生長條件優化/最佳化



最佳化的
藝術在於
不斷地
找到並
持續改善
面臨的瓶頸

同化物平衡

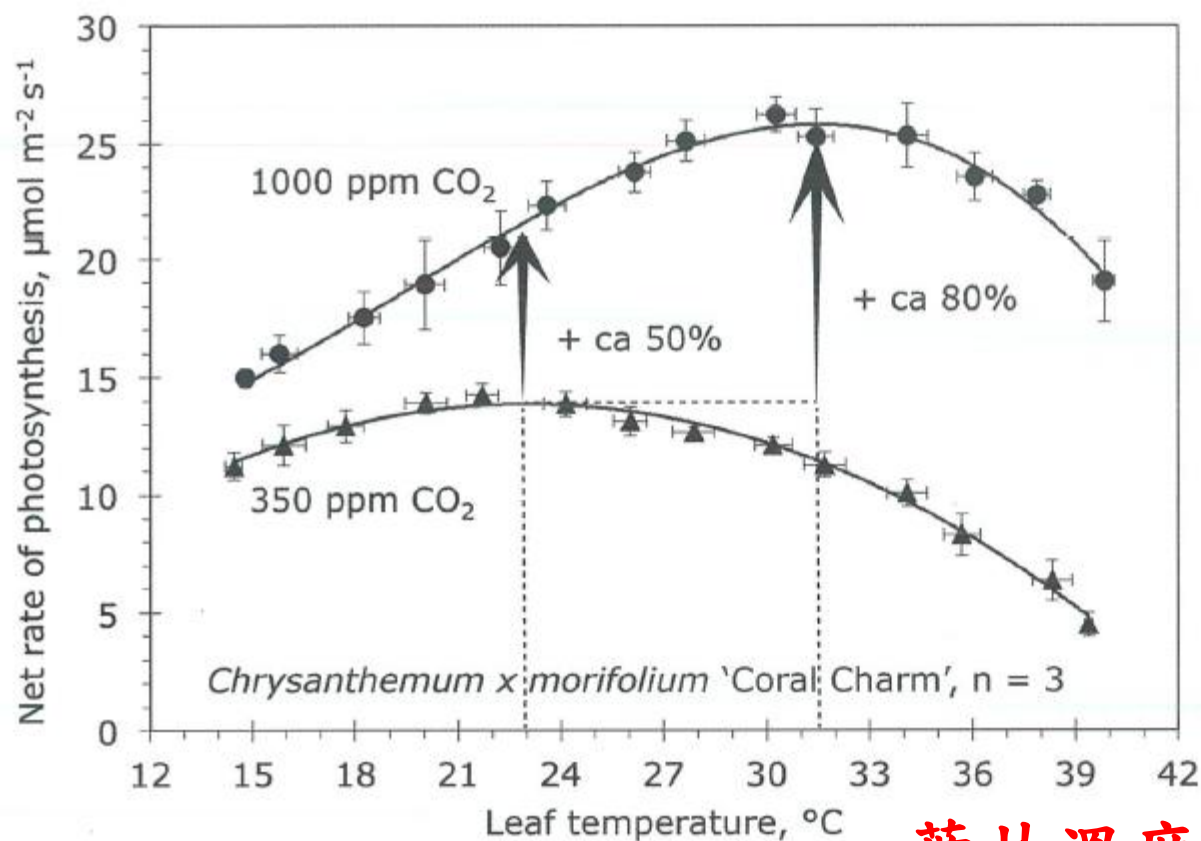
照片中顯示淨光合作用分析儀的操作狀況，淨光合作用是光合作用（消耗二氧化碳）與同化作用（產生二氧化碳）的差



Figure 3.2-1 Relationship between photosynthesis, CO₂, and temperature

Source: Intelligrow: a component-based climate control system for decreasing greenhouse energy consumption.

Aaslyng, -J-M; Ehler, -N; Karlsen, -P; Rosenqvist, -E. Acta-Horticulturae. 1999; (507): 35-41

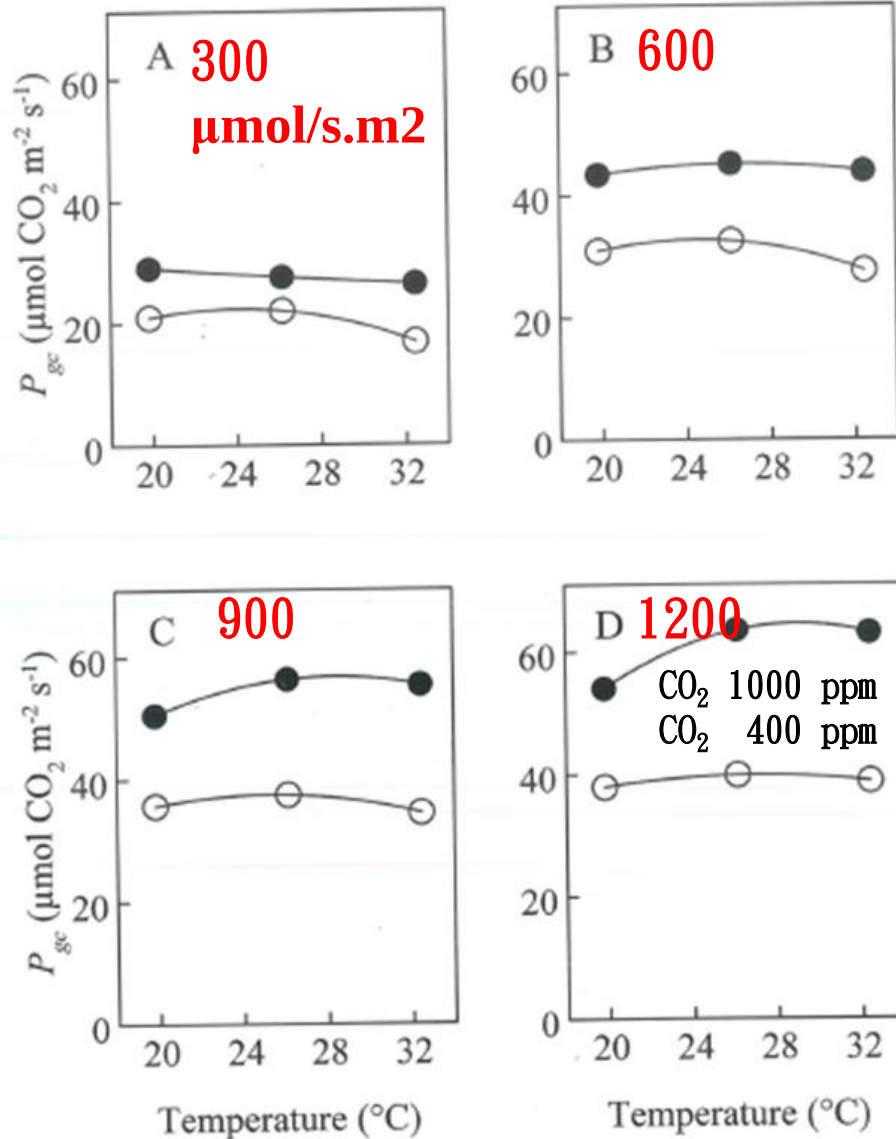


葉片溫度

高濃度二氧化碳
的效益
在較高葉溫時
會更明顯

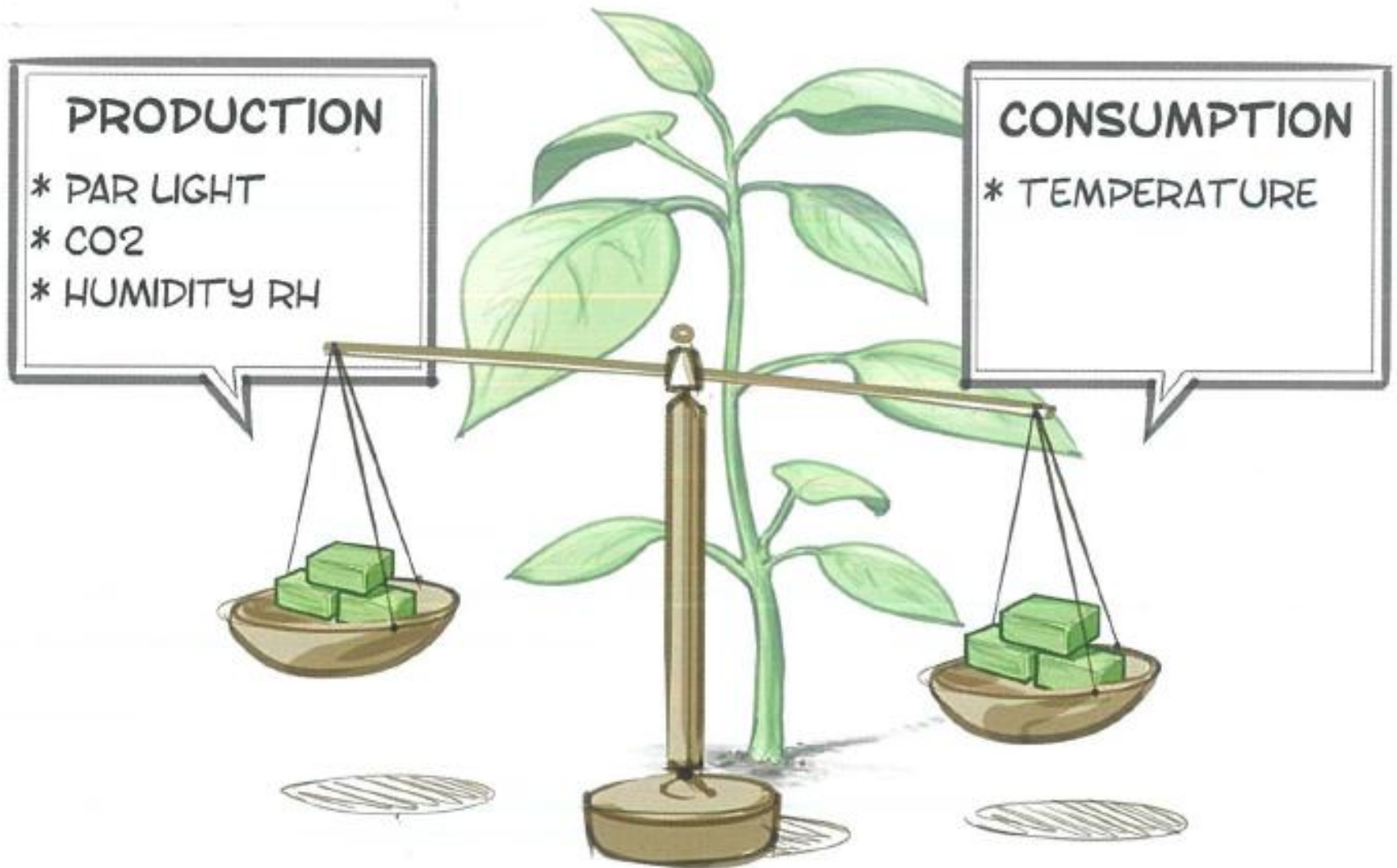
Figure 3.6.3-3B Gross CO₂ absorption, PAR level, temperature and CO₂ concentration for tomato (for a total crop).

Source: *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* (2009) 84 (2) 233 - 239.



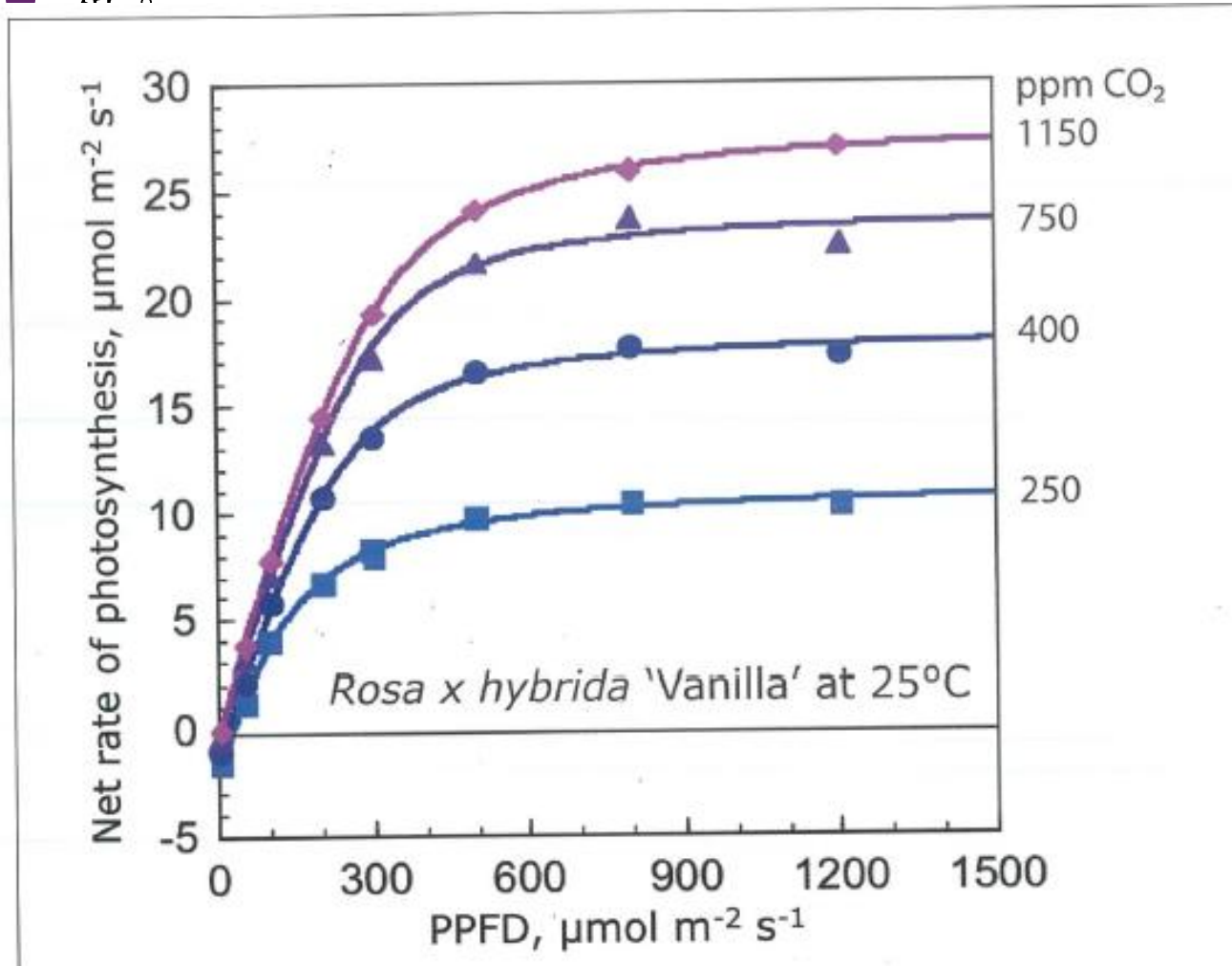
高濃度
二氧化
碳的
效益
在較高
光強下
更明顯

同化物平衡



CO₂濃度與光強 (PPFD) 對 CO₂吸收(淨光合速率) 之影響

■ 姑。



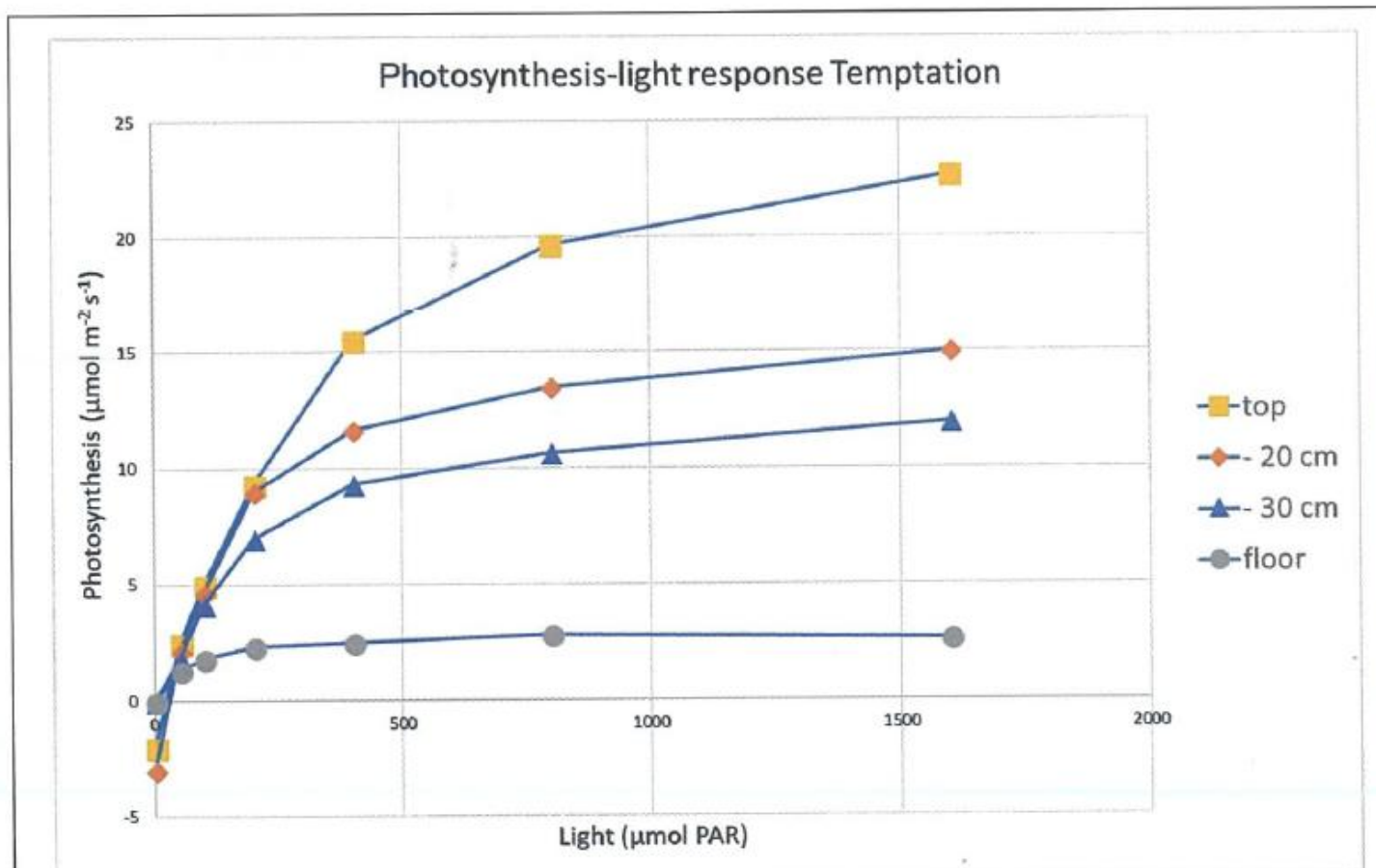
淨光合
速率
VS.
光強 與
CO₂
濃度

供源規模：LAI 影響

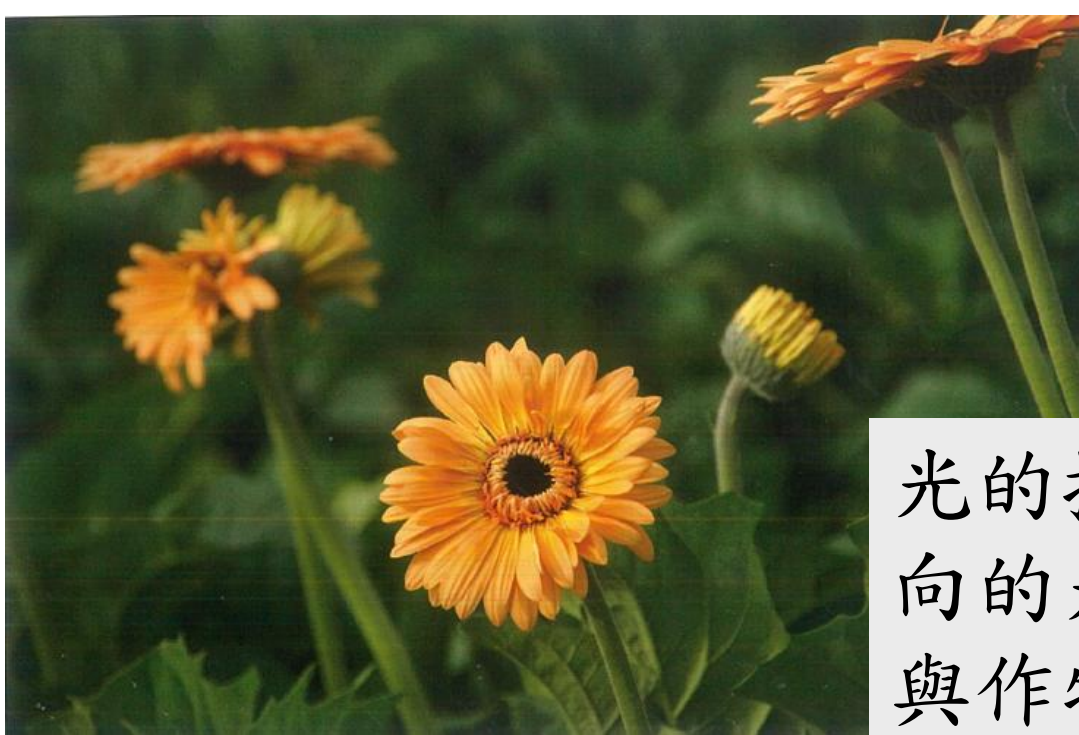
- 溫室光源最好都能被供源葉片捕捉
- LAI 達3~4 有最佳的補光效率。
幼苗要盡量提高葉面積
- LAI 太低會影響到生長
- LAI 過高，下位葉的光線會不足變成積儲，會消耗同化物，反而對生長不利。另外也會影響到通風及濕度。

供源活力：光線分布（高度差）

Figure 3.6.6-1 Relationship between photosynthesis and light intensity in relation to the position of the leaf in a rose crop (Cultivar = Temptation) from top to bottom. Source: Plant Dynamics report "Korte slagbelichting bij Roos" 2005.



This graph shows that the leaves in the top of the rose crop realize higher photosynthesis than the leaves lower in the crop when they receive the same light intensity.



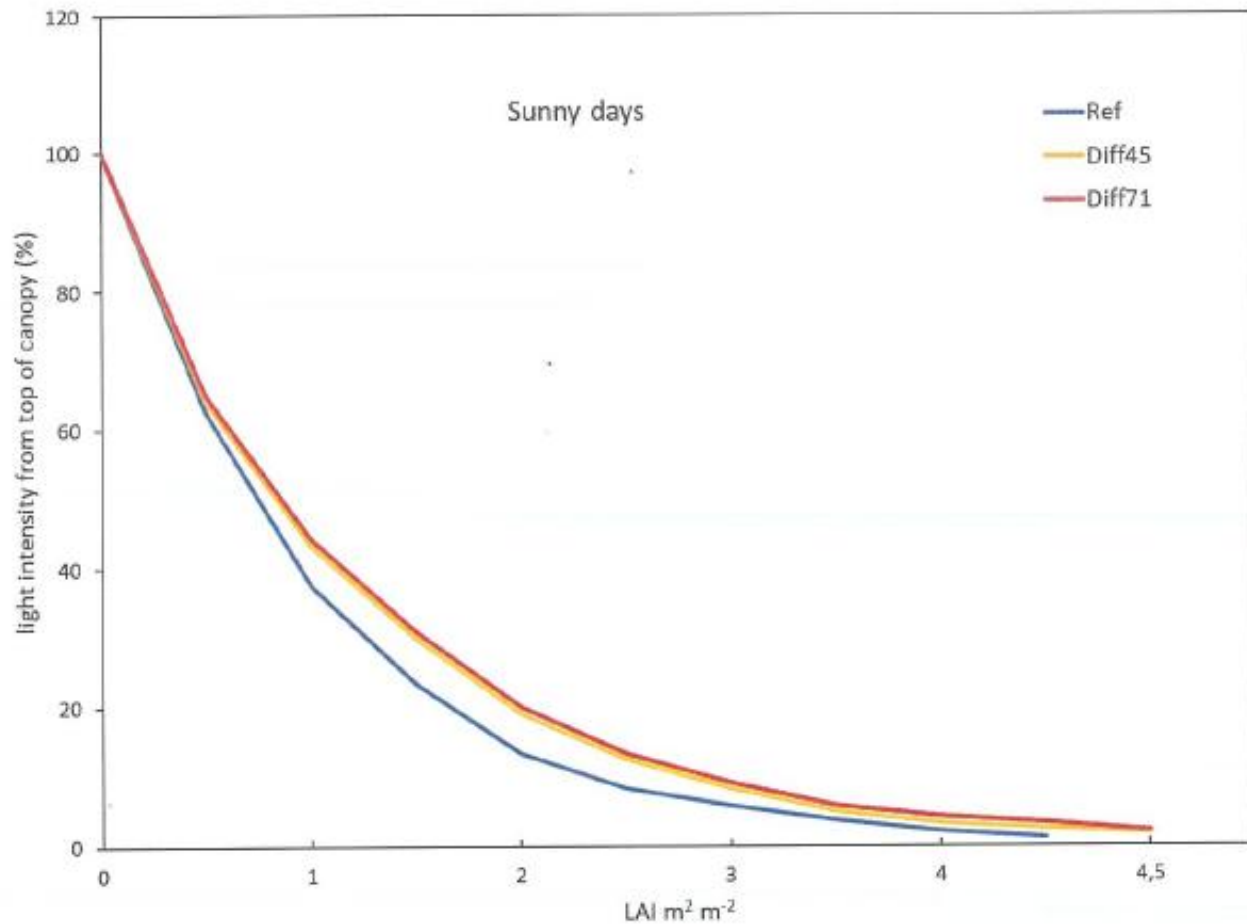
左圖的Plant load
主要在上方(花朵)

光的擴散程度影響垂直方向的光強與溫度分布，也與作物品種高度相關。

右圖的Plant load
主要在下方(果實)



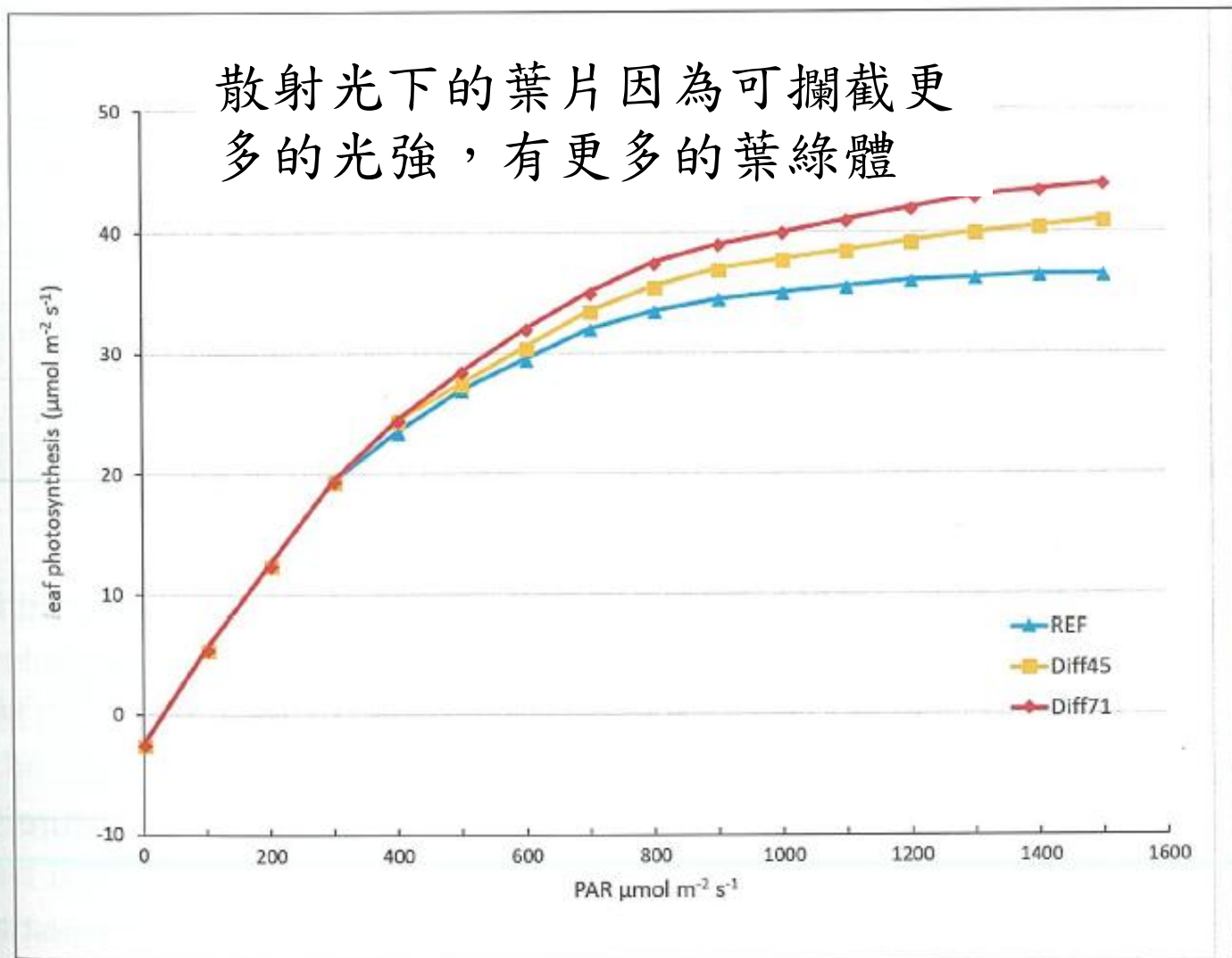
散射光 (霧度 71% 紅, 45% 黃) vs. 直射光 (藍)
LAI 0 ~ 4.5 範圍作物中間高度 vs. 葉冠面光強



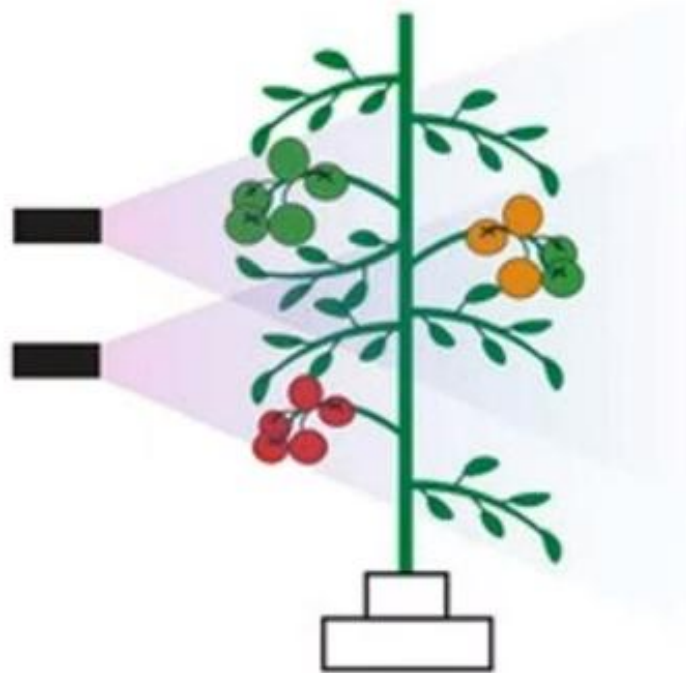
This graph shows that under diffuse light (Red and Yellow lines) the leaves in the middle of the crop receive more light than under direct light (Blue line). The LAI on the X-axis indicates the height of the leaves in the crop: at the top LAI = 0, at the bottom LAI = 5.

散射光 (霧度 71% 紅, 45% 黃) vs. 直射光 (藍)

不同PAR下 中間高度葉片 的光合速率



This graph shows that the leaves (in the middle of the crop) in the greenhouse with diffuse light (Red = haze factor 71 % and Yellow = haze factor 45 %), realize higher photosynthesis than the leaves in the reference greenhouse with direct light (Blue). Under the diffuse light, the middle leaves of the crop contain more chlorophyll because they receive more light (graph above).



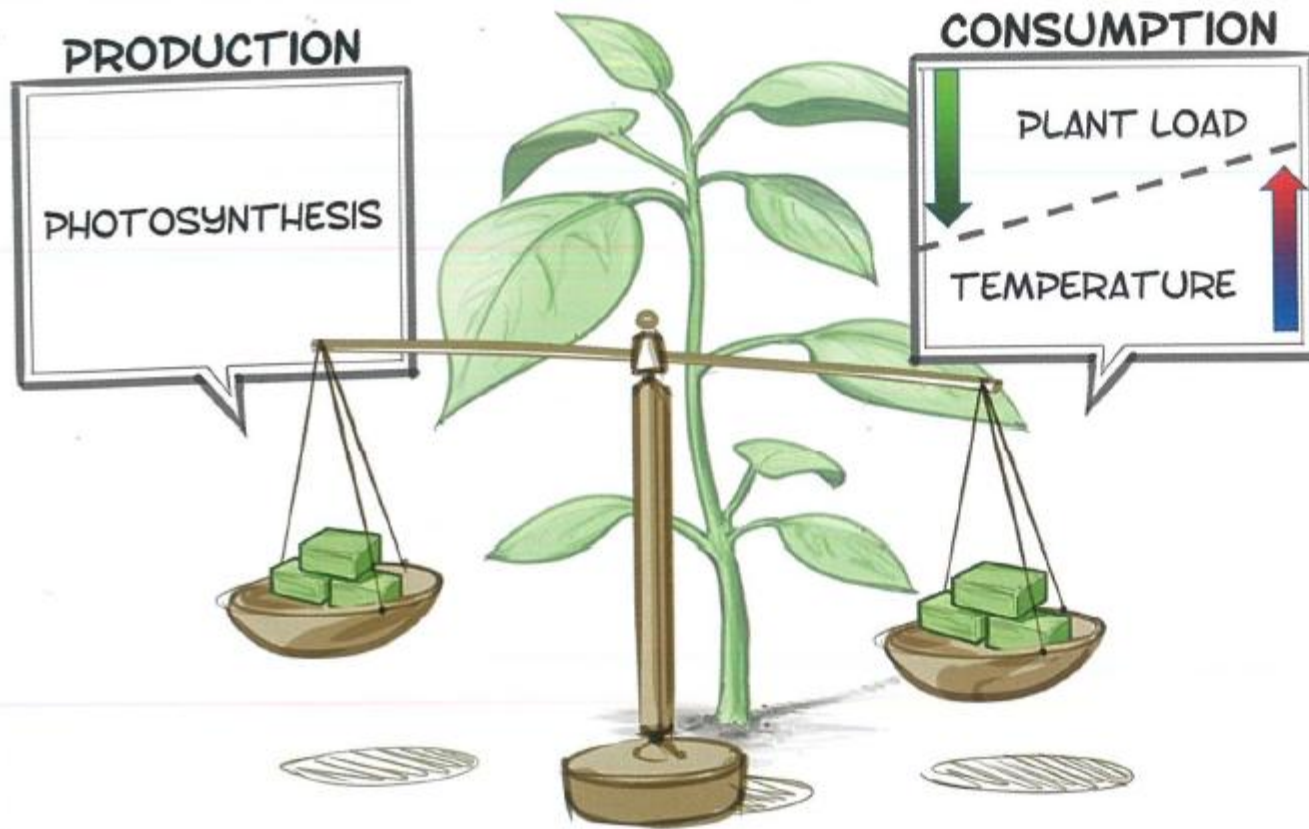
(a)



(b)

積儲規模：控制植株負荷的重要

花梗數/ m^2 , 果實重/ m^2

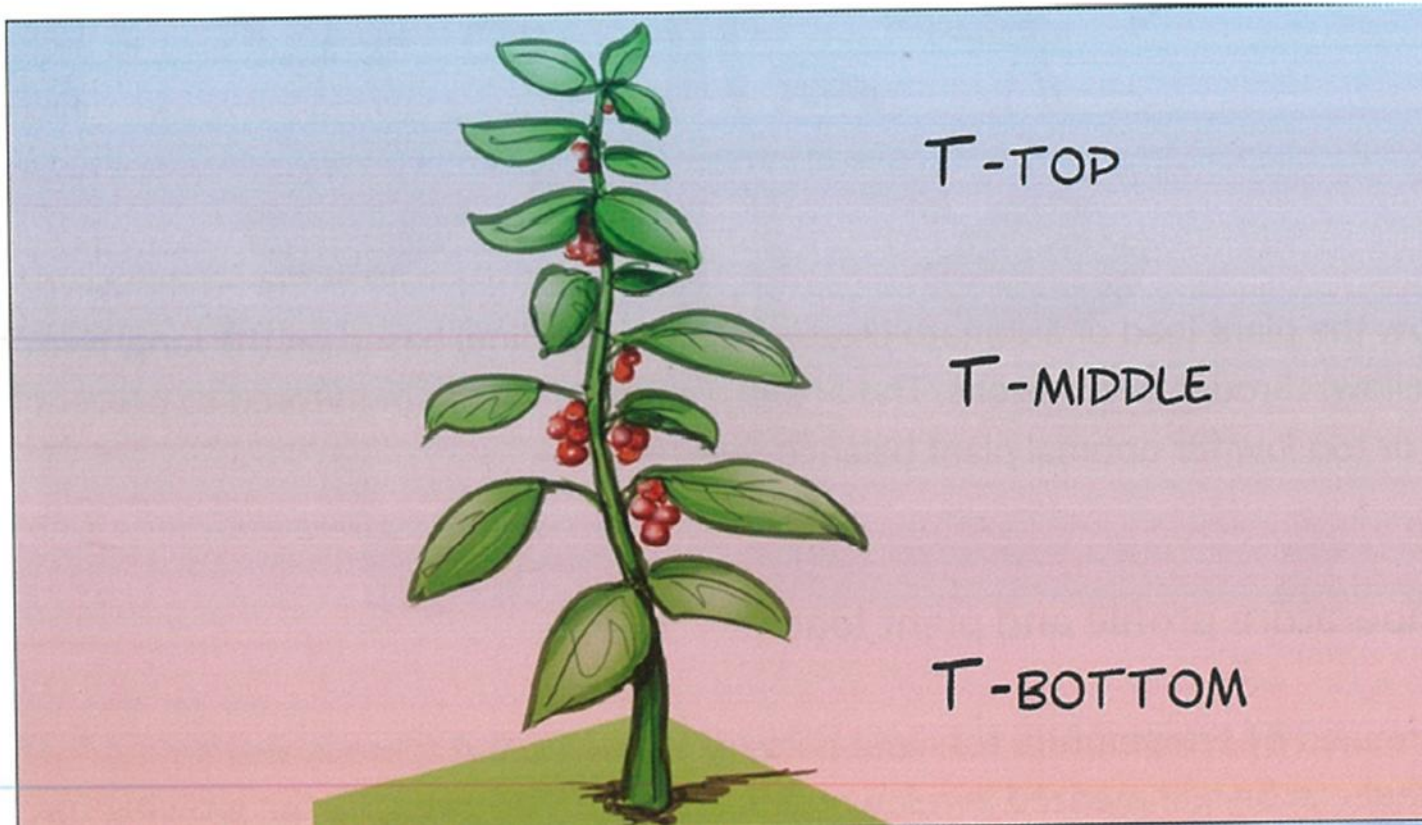


同化速率由
作物負荷(積
儲規模)與溫
度(積儲活力
)共同決定

作物負荷小
=積儲器官少
→可提高溫
度促進生長

積儲活力：溫度與作物負荷

Figure 3.6.8-1 Assimilates balance: vertical temperature profile affects plant architecture and plant load



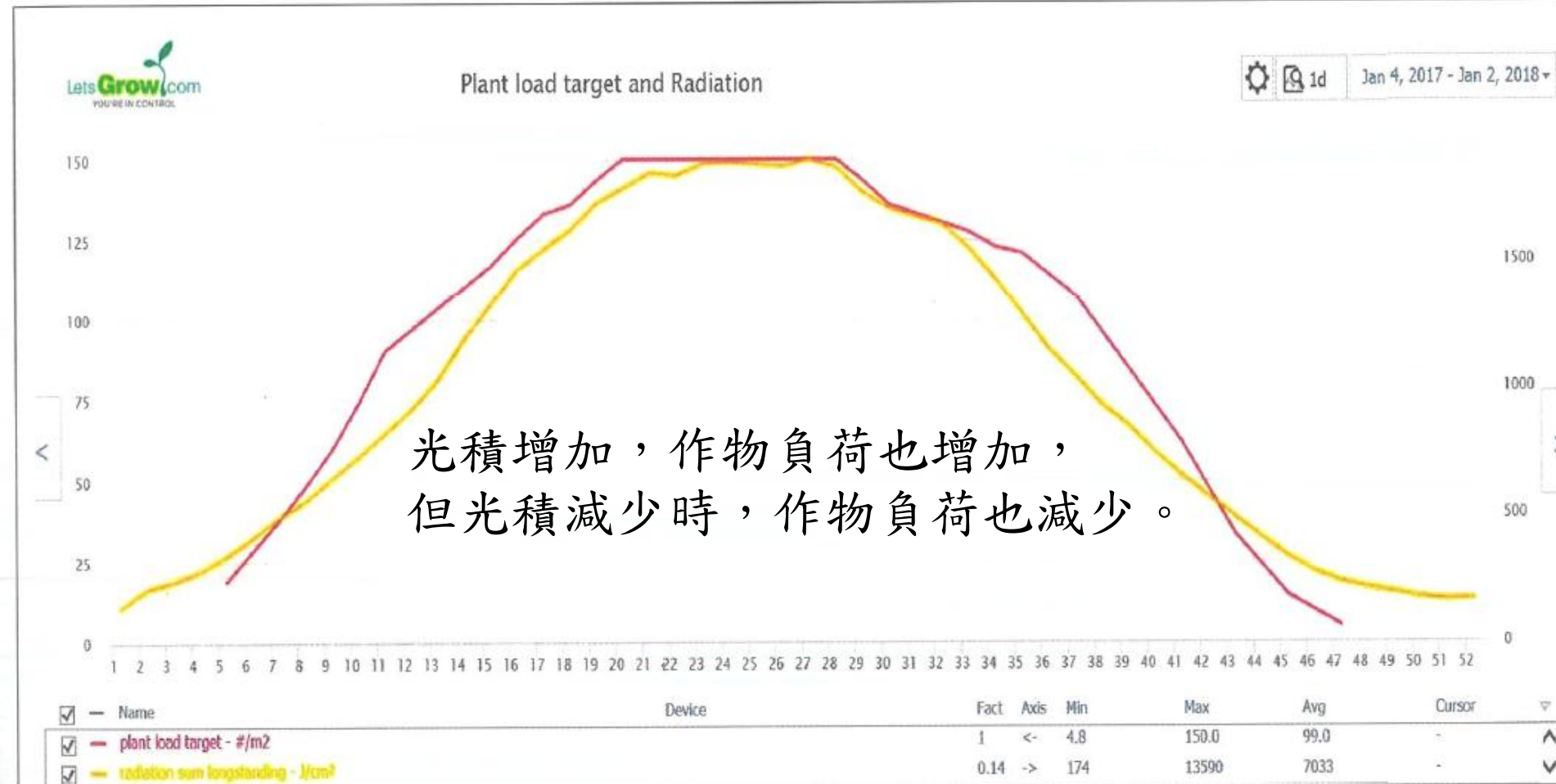
作物負荷的發展受垂直溫度分布的影響

頂溫 > 底溫
→ 番茄作物負荷(產量)增加
玫瑰減少花梗數/m²

調整溫度分布等於調整作物負荷

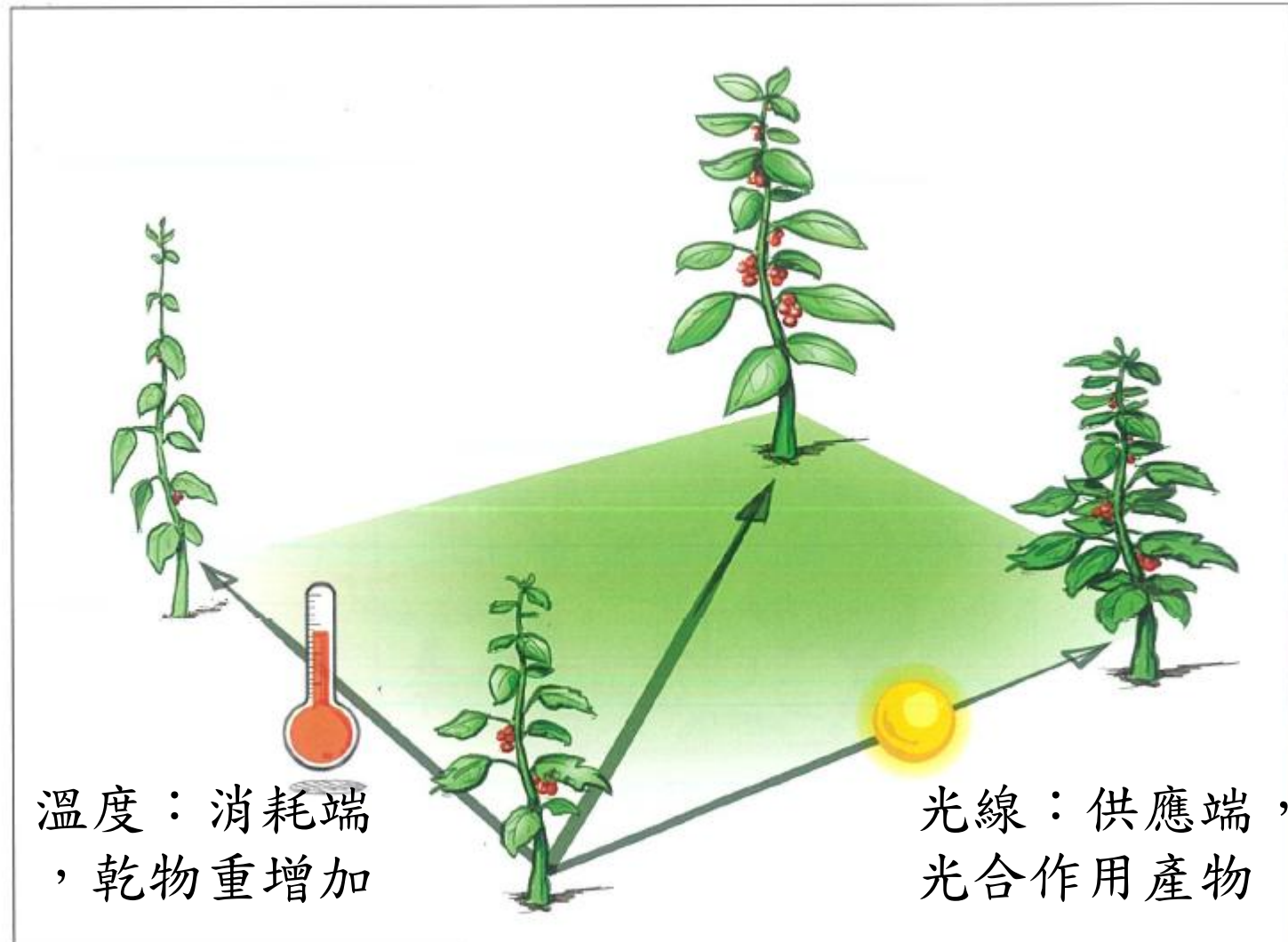
在番茄生長過程中，基於光積值(黃線)變化有計畫性地調整作物負荷(plant load)

Figure 3.6.7-2 Assimilates balance: plant load (red) based on the long-term average light sum (yellow)



RTR: Ratio Temperature to Radiation

Figure 3.6.9-1 Plant balance as a result of the Ratio Temperature to Radiation (RTR)



摘要

Principle 1

Maximizing assimilates production with PAR, CO₂ and RH



Figure 3.6.3-4

For maximum growth, focus on the production side. With increasing radiation, ventilation strategy is more based on humidity and CO₂ than on low temperature.

Principle 2

Optimize LUE by low sink size

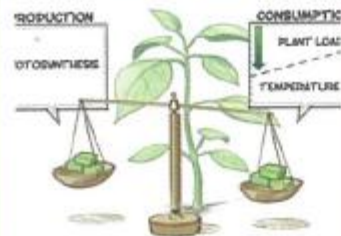


Figure 3.6.7-1

For maximum light use efficiency (LUE), consumption of assimilates maintain a low plant load (sink size), so balance is created by a low ventilation rate resulting in high CO₂, humidity and temperature

Principle 3

Monitoring RTR (Ratio of Temperature to Radiation) on a daily basis

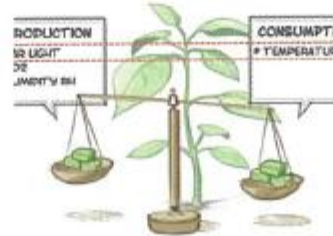


Figure 6.8.2-1

Principle 4

Monitoring light sum and plant load year-round

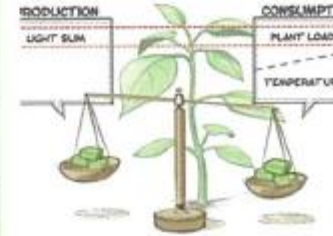


Figure 6.8.3-1B

Balance can be achieved by planning a "low" plant load year round based on the long-term light sum. The result is a better light efficiency (principles 1 and 2) in combination with a healthy and resilient crop.

Principle 5

Controlling plant load and distribution of assimilates by the vertical temperature profile

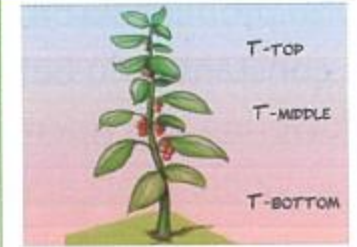


Figure 3.6.8-1

A low plant load is the result of the temperature of the fruits or flower buds being high. It is influenced by the RTR and the vertical temperature profile of the crop. Regular crop management is also essential.

Principle 1

Maximizing assimilates production with PAR, CO₂ and RH

For maximum growth, focus on the production side. With increasing radiation, ventilation strategy is more based on humidity and CO₂ than on low temperature.



要讓生長最大化，要聚焦在生長端，透過提高輻射量與通風的策略多基於濕度與二氧化碳的調控而非基於降低溫度

Principle 2

Optimize LUE by low sink size

For maximum light use efficiency (LUE), consumption of assimilates maintain a low plant load (sink size), so balance is created by a low ventilation rate resulting in high CO_2 , humidity and temperature

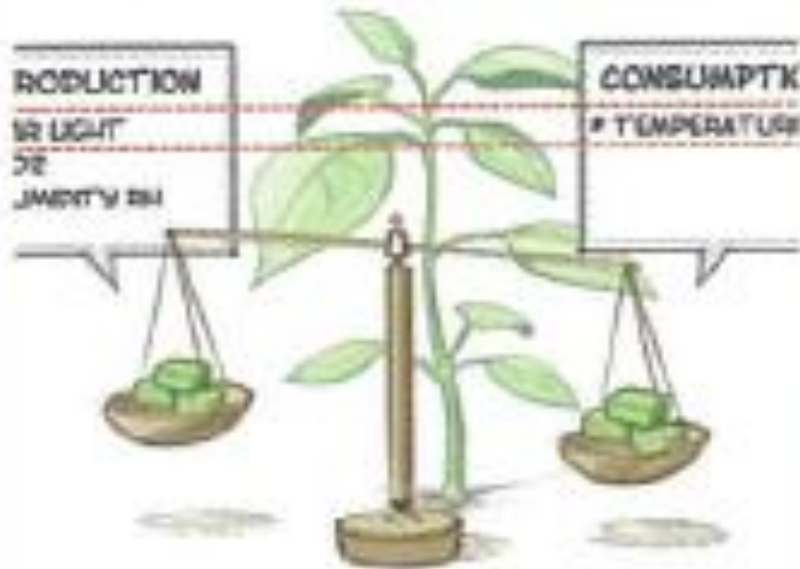


要最大化LUE，維持於低的作物負荷(sink size)讓同化消耗偏低，這樣可以只需低的通風需求就可保持平衡，讓二氧化碳、濕度與溫度都可以較高。

Principle 3

Monitoring RTR

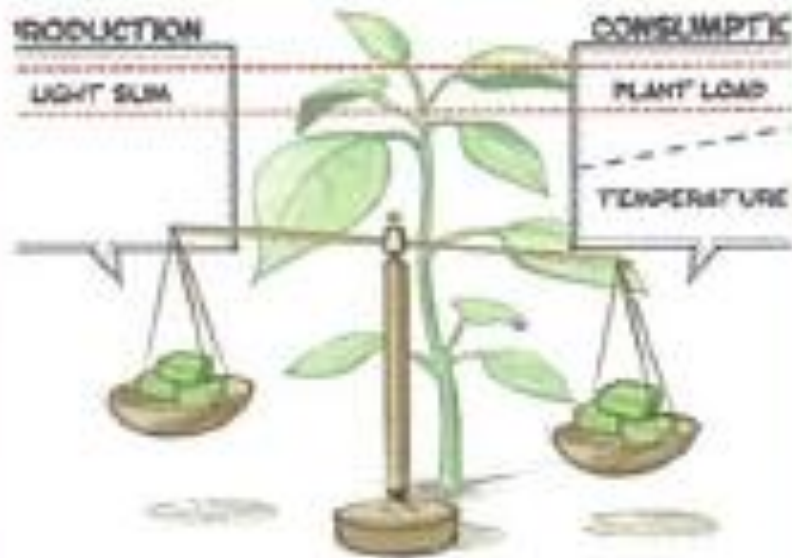
(Ratio of Temperature to Radiation) on a daily basis



要每日
紀錄
RTR

Principle 4

Monitoring light sum
and plant load year-
round

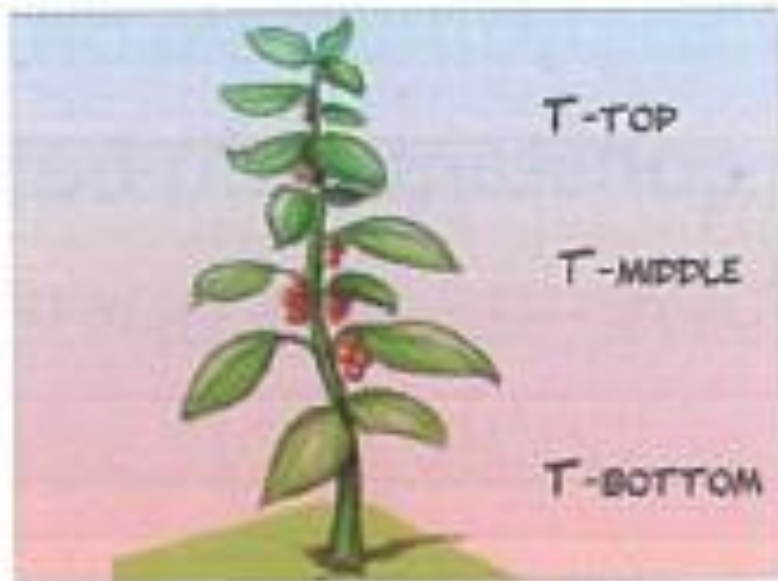


Balance can be achieved by planning a “low” plant load year round based on the long-term light sum. The result is a better light efficiency (principles 1 and 2) in combination with a healthy and resilient crop.

基於長期的光量積累，
規劃全年保持較低的作
物負荷可以達到原則1與
2所提到的平衡並確保作
物的健康與強健。

Principle 5

Controlling plant load and distribution of assimilates by the vertical temperature profile



A low plant load is the result of the temperature of the fruits or flower buds being high. It is influenced by the RTR and the vertical temperature profile of the crop. Regular crop management is also essential.

保持較低的作物負荷是維持較高的花苞、果實溫度的結果，這會受到RTR 與作物周遭垂直方向溫度分布的影響，正常的溫度管理是基礎。

歡迎 (Maligayang pagdating) 歡迎 (Selamat Datang) 歡迎 (مرحبا)
 歡迎 (Chào mừng) 歡迎 (Welcome)

weifang@ntu.edu.tw

Line and WeChat ID:
 weifang0257

歡迎 (Chào mừng) 歡迎 (Welcome) 歡迎 (مرحبا)
 歡迎 (Selamat Datang)