

洋姜光合 - 光响应曲线模型适用性研究

严鑫艺¹, 权秋梅², 文予陌¹, 范曾丽^{1*}

(1. 西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637002; 2. 西华师范大学环境科学学院, 四川南充 637002)

摘要 [目的] 探讨洋姜的最佳光响应曲线拟合模型, 为洋姜的生理生态研究提供参考。[方法] 以洋姜为试验材料, 采用 Li-6400 光合仪测定洋姜的光响应曲线。[结果] 综合比较洋姜光响应各模型对应的拟合情况及估计的相关生理数据, 得出直角双曲线改进模型 (MRH) 优于非直角双曲线模型 (NRH)、直角双曲线模型 (RH)、指数改进模型 (MEM) 与指数模型 (EM)。根据 MRH 计算出洋姜最大净光合速率 (P_{max}) 与饱和光强 (LSP) 分别为 $27.98 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $1998.78 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 均与实测值最接近。[结论] 洋姜光响应的最佳拟合模型为 MRH。

关键词 洋姜; 光合 - 光响应曲线; 光响应模型

中图分类号 Q945.79 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2017)17-0004-04

Photosynthetic Light Response Curve Model Applicability of Jerusalem artichokeYAN Xin-yi¹, QUAN Qiu-mei², WEN Yu-mo¹, FAN Zeng-li^{1*} (1. College of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002; 2. College of Environment Science and Engineering, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002)

Abstract [Objective] The aim was to explore the optimal model of *Jerusalem artichoke*'s photosynthesis light response curve and provide a reference for the study light-response curve and the application of physiological and ecology of *J. artichoke*. [Method] Photosynthesis light response curve of *J. artichoke* was tested by using the Li-6400. [Result] Comprehensive comparison each model fitting value and physiological parameters of *J. artichoke*, it could find that the Modified rectangular hyperbola model (MRH) was better than Exponential model, Nonrectangular hyperbola model, Modified exponential model and Rectangular hyperbola model. According to the MRH, the light saturation and the maximum net photosynthetic rate were $1998.78 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and $27.98 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, respectively, which fitted the measured values closest. [Conclusion] So the MRH is optimal model for describing *J. artichoke*'s light-response curve.

Key words *Jerusalem artichoke*; Light-response curve; Light-response curve models

光合作用指植物(包括光合细菌)应用光能, 利用水与二氧化碳生成有机物, 且将氧气散发出来的生化过程^[1]。而光能作为反应中唯一的能量源头, 是植物成长所必需的。因为其研究植物光合有效辐射 (PAR) 与净光合速率 (P_n) 之间的关系, 植物的光合作用相关数据可为理解植物化学反应过程中的光化学效率提供相应的参考。不同的植物种类或者一种植物的不同个体, 乃至一株植株上部位的不同, 相应的生理参数都有差异, 对应各种模型算出的光响应相应参数也有差别, 因此, 在模型拟合时研究者应该利用试验材料的最适和最优的模型。目前用于拟合光响应曲线常用的模型包括非直角双曲线模型 (NRH)^[2-3]、直角双曲线模型 (RH)^[4]、直角双曲线改进模型 (MRH)^[5-6]、指数函数模型 (EM)^[7] 和指数改进模型 (MEM)^[8-9] 等。NRH 模型与 RH 模型在实际应用中, 如果 $\text{PAR} \geq 0$, P_n 的数值会随着 PAR 值的增大而增长, 所以不会出现最大净光合速率 (P_{max}) 以及光饱和点 (LSP)。

洋姜, 学名菊芋 (*Helianthus tuberosus* L., *Jerusalem artichoke*), 为菊科向日葵属的多年生草本植物。前人研究发现洋姜中丰富的菊粉对动物体内血脂的调节以及肠道功能的改善等有益。洋姜茎秆可作饲料喂养家畜, 其中含有的丰富营养可提升家畜的身体免疫能力。洋姜的叶片含有充足的营养, 目前作为保健蔬菜盛行^[10]。洋姜茎叶对重金属离

子的吸附效果较好^[11], 是很有发展前景的可再生资源, 不仅可作为优良的饲料, 提取物菊粉还是工业、食品、医药的重要原料, 可生产果糖、酒精、单细胞蛋白, 对其进行开发与利用还将促使酶技术、发酵技术以及新型高效生物反应器的研究^[12]。但目前关于洋姜光合光响应方面的研究鲜见报道。鉴于此, 笔者探讨了洋姜的最佳光响应曲线拟合模型, 旨在为洋姜的生理生态研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况 试验所在地为四川省南充市西华师范大学生命科学学院的实验基地 ($106^{\circ}04' \text{E}$, $30^{\circ}49' \text{N}$), 海拔为 300 m, 土壤以紫色土为主。该区域为亚热带湿润性季风气候, 年平均气温在 $15.8 \sim 17.8 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 每年平均降雨量在 $980 \sim 1150 \text{ mm}$ ^[13]。

1.2 材料 试验材料为洋姜。

1.3 试验方法 天气晴朗时, 选取长势良好的洋姜 8 株, 采用 LI-6400 (LI-COR Inc., Lincoln, USA) 便携式光合作用测定仪对其完整健康叶片实施光合 PLC 测绘。参照许大全^[14]的测量方法, 测量光响应曲线时先对被测的植物叶片保持 $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光诱导 30 min, 测量时流速都设置为 $500 \mu\text{mol}/\text{s}$, 样本室中的相对湿度保持 $60\% \sim 70\%$, 叶温 (25.00 ± 0.95) $^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度控制在 (395.00 ± 4.14) $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 数据的测绘是通过便携式光合仪程序中的光响应曲线的自主测量程序实现, 设置最小的等待时间为 120 s, 最长的等待时间为 240 s。通过内含的红蓝光源对光合的有效辐射强度进行操控, 梯度设置为 $1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 150, 120, 100, 80, 50, 20, 0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。完成之后把结果从光合测定仪中拷贝出来, 然后利用软件 SPSS 23.0、

基金项目 四川省科技厅应用基础项目 (2015JY0140); 四川省教育厅项目 (12ZZA289)。**作者简介** 严鑫艺 (1994—), 女, 重庆人, 硕士研究生, 研究方向: 学科教学 (生物)。* 通讯作者, 副教授, 博士, 从事植物生理生化研究。**收稿日期** 2017-03-24

Micrisoft Excel 及 Origin 8.0 实现数据处理以及作图。

1.4 模型的选择

1.4.1 非直角双曲线模型 (NRH) [2-3]。

$$P_n = \frac{AQY \cdot I + P_{\max} - \sqrt{(AQY \cdot I + P_{\max})^2 - 4AQY \cdot IkP_{\max}}}{2k} - R_d$$

式中, P_n 是净光合速率; P_{\max} 是最大净光合速率; AQY 是表观量子效率; I 是光合有效辐射; k 是光响应曲角; R_d 是暗呼吸速率。

1.4.2 直角双曲线模型 (RH) [4]。

$$P_n = \frac{AQY \cdot IP_{\max}}{AQY \cdot I + P_{\max}} - R_d$$

1.4.3 直角双曲线改进模型 (MRH) [5-6]。

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - LCP)$$

式中, LCP 是光补偿点, α 是 $I=0$ 和 $I=LCP$ 时, 两点之间直线的斜率, β 是修正系数, γ 则为 LCP 初始斜率和最大净光合速率之比, 即 $\gamma = \alpha/P_{\max}$ 。

1.4.4 指数模型 (EM) [7]。

$$P_n = P_{\max} [1 - e^{-AQY(I-LCP)}]$$

1.4.5 改进指数模型 (MEM) [8-9]。

$$P_n = \alpha e^{(-\beta I)} - \gamma e^{(-\varepsilon I)}$$

当 $I=0$ 时, $R_d = \alpha - \gamma$, 当 $P_n = 0$ 时, 光补偿点为 $LCP = \frac{\ln(\alpha) - \ln(\gamma)}{\beta - \varepsilon}$ 。任一光强下公式的倒数是 $P_n' = -\alpha\beta e^{(-\beta I)} - \gamma\varepsilon e^{(-\varepsilon I)}$, 当 I 是 0 时, LCP 在那一点的斜率称做内禀量子效率 $\varphi_0 = P_n'(I=0) = -\alpha\beta + \gamma\varepsilon$ [15]。当 $\alpha\beta = \gamma\varepsilon$ 时, $P_n' = 0$, 说明 P_n 存在最大值。

1.5 数据处理 将测出的光合数据导出后计算均值并将其分为 2 组, 前者包含光强 0 ~ 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的 13 个数据, 后者是光强为 1 400、1 600、1 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的 5 个植株的测量数据。第 1 组数据用 MRH 模型、NRH 模型、RH 模型、MEM 模型与 EM 模型, 将所得最合适的 P_n 称为拟合值, 利用 SPSS 23.0 软件中非线性回归板块进行数据估算, 应用决定系数 (R^2) 权衡每种模型的拟合程度 [9]。另一组数据用来测试 5 个模型的精确度, 1 400、1 600、1 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的实测值在该研究中也称作实测检测值, 通过每个模型的拟合数据在模型算式中计算出其光强所对应的净光合速率, 得到的 P_n 值则称作预测值。为更加全面地检测拟合值和预测值的准确度, 参考 2 个参数: 均方误差 (MSE) 和平均绝对误差 (MAE) [16]。

$$MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n [y_i - \hat{y}_i]^2$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |y_i - \hat{y}_i|$$

式中, y_i 与 \hat{y}_i 先后表示实测值和预测值或拟合值。MSE 与 MAE 的数值靠 0 越近则表示拟合数据或预测数据和实测数据越靠近。运算出 5 个模型中 R_d 、 P_{\max} 和 LSP 等生理数据, 将其与实际测量值对比。并且用这些模型计算出的预测数据、拟合数据及实测数据来作图与比较。

2 结果与分析

2.1 光响应曲线拟合 由表 1 可知, 模型预测与实测的 MAE、MSE 按从小到大的排列是 MRH 模型、EM 模型、RH 模型、NRH 模型、MEM 模型。拟合的 MAE、MSE 按照从小到大依次排列为 NRH 模型、MEM 模型、EM 模型、MRH 模型、RH 模型。综合来看, MRH 的精确度较好。

表 1 均方误差 (MSE) 和平均绝对误差 (MAE) 表示的 5 个模型的精确度

Table 1 The accuracy of five models through the values of mean square error (MSE) and mean absolute error (MAE)

模型名称 Model name	拟合值的 MSE Fitted MSE	拟合值的 MAE Fitted MAE	预测值的 MSE Test MSE	预测值的 MAE Test MAE
MRH	0.052	0.204	0.014	0.105
EM	0.042	0.175	0.022	0.130
NRH	0.019	0.118	0.038	0.169
MEM	0.031	0.151	16.413	4.049
RH	0.188	0.411	0.269	0.466

由图 1 可知, 5 种模型的拟合都显示洋姜净光合速率随光强的上升达到某个值后, 它的净光合速率因为光强的增长而呈现出小幅度增长并渐渐有趋向饱和的形势, 所以其光合光响应曲线为饱和趋近型 [15]。由图 2 可知, 在强光阶段与实测数值最靠近的是 MRH 模型。结合表 1 和图 2 可以看出: MEM 的 $R^2 = 0.999$, 拟合度高, 但发生了过拟合现象, 即拟合最终结果很好, 但是预测拟合数据和实测数据差别较大 [9]。综上, 应用拟合效果综合最优的 MRH 可运算得到 P_{\max} 与 LSP 。

2.2 光响应曲线参数 由表 2 可知, 除 MEM 与实测值 LCP 相差较大, 其他模型均和实测值靠近。EM、RH、NRH 模型无法直接计算出 LSP , 应用 MEM 模型与 MRH 模型运算得出的

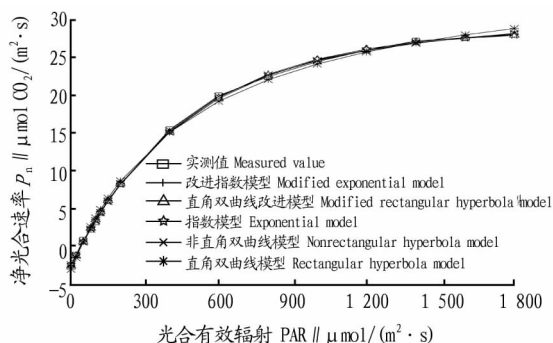


图 1 5 种模型拟合的光响应曲线

Fig. 1 Light-response curves of five fitted models
LSP 分别为 2 019.253、1 998.773 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 实际测量的

数据约为 $2\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 即 MRH 模型算出的数据与实测数据更为接近。通过 MRH 模型得到 P_{max} 也与实测数据比较接近, 而其他模型得出的数据都与实际测量数据相差较大。除了 RH 拟合的 R_d 数值和实测数值相差较远以外, 其他都与实测数值比较靠近。有研究表明, 植物的表观量子效率 (AQY) 数值基本在 $0.04 \sim 0.07$ ^[17], 而该试验中运用 5 种光合模型得出的 AQY 除 RH 以外都在上述范围内。通过综合比较每个模型拟合值与实测数据的每项生理数据, 得出 MRH 拟合的光合参数和实测数据差异最小。

2.3 洋姜光合速率的影响因子 图 3 反映在洋姜光合作用过程中 PAR 与胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 及水分利用率 (WUE) 之间的线性关系。随着 PAR 的增加, C_i 在 PAR 为 $0 \sim 450\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 快速减小, 这是由于这段时间洋姜光合能力较强, 而后 C_i 值趋于平稳。 G_s 则是在 PAR 为 $0 \sim 250\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时急速增加, 而后随着 PAR 的增加缓慢增加。 T_r 也是随着 PAR 的增加而增加, 和自然条件下一致, PAR 越大, 洋姜的蒸腾作用则越强。最后, WUE 呈抛物线趋势, 随着 PAR 的增加, 在 PAR 强度为 $0 \sim$

$600\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, WUE 急速增加; 在 PAR 强度为 $600 \sim 1\ 400\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, WUE 曲线趋于平缓; 在 PAR 超过 $1\ 400\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 之后, WUE 则呈逐渐下降的趋势, 此时的水分利用率低。

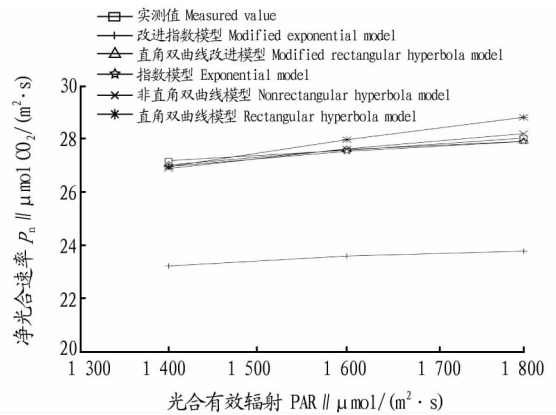


图2 检测值与5种模型拟合方程的预测值对比

Fig. 2 The comparison of test values and predicted values of five fitted models' equations

表2 5种模型计算出的生理参数和实测值的比较

Table 2 Comparison of photosynthetic parameters calculated by the fitted formulations and measured values

模型名称 Model name	LCP	LSP	P_{max}	R_d	AQY	θ	R^2
实测值 Measured value	≈ 38.000	$\approx 2\ 000.000$	28.000	-2.477	—	—	—
直角双曲线改进模型 Modified rectangular hyperbola model	39.381	1 998.773	27.975	-2.623	0.067	—	0.999
指数模型 Exponential model	38.697	—	31.006	-2.416	0.065	—	0.999
非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	39.286	—	35.115	-2.404	0.063	0.598	0.999
改进指数模型 Modified exponential model	46.426	2 019.253	23.826	-2.521	0.057	—	0.999
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	40.330	—	40.600	-3.058	0.082	—	0.998

注 AQY. 表观量子效率; θ . 曲角; LCP. 光补偿点; LSP. 光饱和点; P_{max} . 最大净光合速率; R_d . 暗呼吸速率

Note: AQY. intrinsic quantum yield; θ . curvature of light response curve; LCP. light compensation point; LSP. light saturation point; P_{max} . maximum net photosynthetic rate; R_d . rate of dark respiration

2.4 相关性分析 由表 3 可知, 洋姜 P_n 与 PAR、 T_r 、 G_s 、WUE 的相关系数分别为 0.938、0.984、0.975 和 0.955, 达

到极显著水平; 与 C_i 的相关系数为 -0.933 , 呈极显著负相关。

表3 光合速率及光合参数相关性系数

Table 3 Correlative coefficient between net photosynthetic rate and influencing factors

参数 Factors	光强 PAR	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	气孔导度 G_s	水分利用率 WUE
胞间 CO_2 浓度 C_i	-0.784**				
蒸腾速率 T_r	0.940**	-0.930**			
气孔导度 G_s	0.971**	-0.886**	0.993**		
水分利用率 WUE	0.819**	-0.998**	0.950**	0.912**	
净光合速率 P_n	0.938**	-0.933**	0.984**	0.975**	0.955**

注: ** 表示在 0.01 水平 (双侧) 上显著相关

Note: ** indicates significant correlation at the 0.01 level

3 结论与讨论

一些植物的生理参数可以通过光响应曲线来估计, 如植物的光补偿点 (LCP)、最大光合速率 (P_{max})、暗呼吸速率 (R_d)、最大表观光能利用效率或量子效率 (AQY) 和光饱和点 (LSP) 等^[2-9]。该研究通过综合比较 R^2 、MAE 和 MSE 值, 以及各个拟合数值与实测数值的相似度探讨最佳拟合模型。由于 EM、NHM 及 RH 拟合曲线是渐近曲线, 不存在极点, 无法直接计算得出 LSP^[10], MEM 与 MRH 的 R^2 值最高, MAE

和 MSE 综合对于拟合洋姜的光合-光响应曲线采用直角双曲线改进模型 (MRH) 最为合适, 由该拟合模型所求得洋姜 LSP [$1\ 998.773\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$] 数值较高, 代表洋姜拥有较强光能利用性能, 符合阳生喜光植物的特性。与此同时, 其 LCP [$39.381\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$] 又较低, 表明其能在较弱光照环境下进行有机物合成, 有相应耐阴能力, 表明可以顺应范围较广的光照。且其 AQY (0.067) 在 $0.04 \sim 0.07$ ^[17], 也说明其对光照的适应范围较宽。

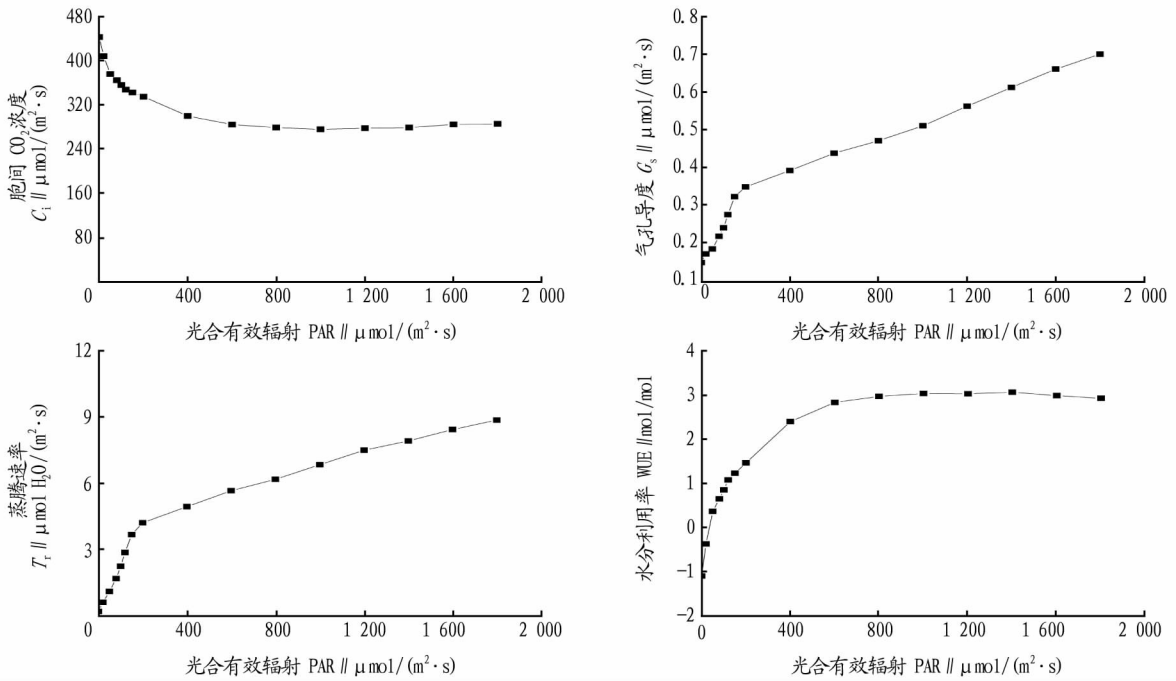


图3 PAR对洋姜 C_i 、 G_s 、 T_r 和WUE的影响

Fig. 3 The response of C_i , G_s , T_r and WUE to PAR in *Jerusalem artichoke*

植物光合作用的影响因子多而繁杂,通过相关性系数分析表明, C_i 、 G_s 、 T_r 、WUE、PAR都对洋姜的光合作用有影响。随着PAR的增加且未达到 P_{max} 时, G_s 迅速增加,洋姜进行光合作用时能够很好地利用水分与 CO_2 ,所以 C_i 在前期急速下降;当PAR达到饱和之后, G_s 继续增长且 T_r 也继续增加,水分散失之后,WUE开始下降。在栽培洋姜的试验中,当LSP高于PAR时,为了使洋姜可以正常地进行光合作用,应采取人工光照并适量补充水分的方法来给予保证。

综上所述,该研究采用MRH作为洋姜光合-光响应曲线拟合的最佳模型。洋姜有较强光能利用性能,可以适应范围较广的光照,符合阳生喜光植物的特性,也具有一定耐阴能力。

参考文献

- [1] 王卓. 叶绿体与蓝藻代谢网络的比较分析及进化研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2006.
- [2] MARSHALL B, BISCOE P V. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance[J]. *Journal of experimental botany*, 1980, 31(1): 29-39.
- [3] DIAS-FILHO M B. Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade[J]. *Sci Agr*, 2002, 59(1): 65-68.
- [4] CANNELL M G R, THORNLEY J H M. Temperature and CO_2 responses of leaf and canopy photosynthesis: A clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis[J]. *Annals of botany*, 1998, 82: 883-892.

- [5] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [6] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-Ⅱ优明86中的应用[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1323-1326.
- [7] POTVIN C, LECHOWICZ M J, TARDIF S. The statistical analysis of eco-physiological response curves obtained from experiments involving repeated measures[J]. *Ecology*, 1990, 71(4): 1389-1400.
- [8] 陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 等. 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(12): 1277-1285.
- [9] CHEN Z Y, PENG Z S, YANG J, et al. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. [J]. *Photosynthetica*, 2011, 49(3): 467-471.
- [10] 朱宏吉, 郭强. 洋姜开发应用进展[J]. *陕西农业科学(自然科学版)*, 2001(1): 28-29.
- [11] 罗安凯. 洋姜茎叶等对重金属离子吸附的应用基础研究[D]. 绵阳: 西南科技大学, 2012.
- [12] 聂清德, 胡金榜, 赵忠祥, 等. 洋姜的开发与利用[J]. *天津农业科学*, 1994(4): 29-30.
- [13] 罗培, 谌柯, 刘辉, 等. 城郊农业区土地利用变化及动因分析: 以四川南充市高坪区为例[J]. *资源科学*, 2007, 29(4): 179-186.
- [14] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J]. *植物生理学通讯*, 2006, 42(6): 1163-1167.
- [15] 段爱国, 张建国. 光合作用光响应曲线模型选择及低光强属性界定[J]. *林业科学研究*, 2009, 22(6): 765-771.
- [16] 陈兰英, 黎云祥, 钱一凡, 等. 改进指数模型对紫茉莉光合-光响应及 CO_2 响应适用性研究[J]. *广西植物*, 2013, 33(6): 839-845.
- [17] 卢桂敏, 王文天, 彭少麟. 不同氮磷比下入侵种五爪金龙和本地种鸭脚木的竞争表现[J]. *生态环境学报*, 2009, 18(4): 1449-1454.

科技论文写作规范——工作单位

在圆括号内书写作者的工作单位(用全称)、城市名及邮政编码。若为外国的工作单位,则加国名。多个作者不同工作单位时,在名字的右上角分别加注“1”“2”,和地址前注“1.”“2.”。