

黄菇娘光响应与 CO₂ 响应曲线模型的比较

刘 林¹, 刘 洪 对², 贺 雍 乾³, 张 良 英¹

(1. 西藏大学 农牧学院, 西藏 林芝 860000; 2. 山东省农业科学院, 山东 济南 250100; 3. 河北农业大学 园艺学院, 河北 保定 071001)

摘 要:以黄菇娘为试材,采用直角双曲线修正模型、分段函数等 5 种模型对黄菇娘的光响应及 CO₂ 响应曲线进行拟合,研究相关光合参数的变化,比较其拟合效果。结果表明:5 种模型中以直角双曲线修正模型、分段函数的拟合效果较好。直角双曲线与非直角双曲线 2 种模型的 LSP、CSP 远小于观测值,而 P_{max} 和 A_{max} 也远大于观测值。二次多项式的光响应曲线预测值与实测值相对偏离较大,尤其在弱光区域(0~400 μmol·m⁻²·s⁻¹),LCP 为负值。

关键词:黄菇娘;光合作用;光响应模型;CO₂ 响应模型

中图分类号:Q 945.11 **文献标识码:**B **文章编号:**1001-0009(2016)08-0021-03

黄菇娘(*Physalis pubescens* L.) 属茄科酸浆属多年生草本植物,又名洋菇娘。浆果圆形,熟后呈金黄色,营养价值较高,酸甜爽口,香味浓郁,含人体所需的多种维生素、氨基酸和某些微量元素^[1]。长期食用可润喉止咳、通便利尿、生津开胃、降压和美容养颜,能显著增强人体免疫力,具有防癌和抗癌的功效^[2],是一种极好的营养、保健食品。目前,有关黄菇娘的研究主要集中在栽培^[3]、营养成分分析^[2]及加工利用等方面^[1],而对其光合特性的研究尚少见^[4]。

光合作用是作物产量与品质形成的基础,而光和 CO₂ 则是光合进程的主导因子^[5]。目前,关于光合作用对光强或 CO₂ 的响应模型很多,其中广泛应用的有直角双曲线修正模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型、改进指数模型及分段函数等^[5-11]。由于不同模型的意义不尽相同,各有其特点,在适用范围上可能也存在一定差异。该研究采用直角双曲线修正模型、分段函数、直角双曲线模型等 5 种模型对黄菇娘的光响应及 CO₂ 响应曲线进行拟合、比较,探讨不同模型之间的差异。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为黄菇娘,株行距为 30 cm×60 cm,田间管理正常,土壤类型为砂壤土。

1.2 试验方法

试验于西藏自治区林芝市西藏大学农牧学院实习

农场塑料大棚进行。2015 年 7 月下旬于晴朗天气,选择健壮植株功能叶,利用 LI-COR 6400 便携式光合仪进行光合-光响应曲线与光合-CO₂ 响应曲线测定。环境条件为温度 25℃,空气相对湿度 50%~70%。

1.3 项目测定

光合-光响应曲线测定:光强梯度设定为 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、800、600、400、200、100、50、25、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,大气 CO₂ 浓度为 380~400 μmol/mol,最大等待时间 240 s,最小等待时间 120 s。

光合-CO₂ 响应曲线测定:CO₂ 浓度梯度为 1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、0 μmol/mol,光照强度设定为 1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹。

1.4 模型公式

1.4.1 直角双曲线修正模型 $P_n = \alpha I \frac{l - \beta I}{l + \gamma I} - R_d$,在光合-光响应曲线拟合中, P_n 为净光合速率, I 为光合有效辐射, α 是光响应曲线的初始斜率, β 为修正系数, γ 为一个与光强无关的系数,为暗呼吸^[5]。CO₂ 响应曲线拟合中, I 为 CO₂ 浓度, α 为 CO₂ 响应曲线的初始斜率, R_d 替换为 R_p ,代表光呼吸速率,其它参数含义不变。

1.4.2 分段函数 $P_n = \alpha_d I - R_d$ ($I \leq 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $P_n = aI^2 + bI + c$ ($I > 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 光响应曲线拟合中, I 、 R_d 意义同上, α_d 为低光强阶段的表观量子效率, a 、 b 、 c 为系数^[9]。CO₂ 响应曲线拟合, I 为 CO₂ 浓度, R_d 替换为 R_p ,代表光呼吸速率。

1.4.3 非直角双曲线模型 $P_n = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{\max})^2 - 4k\alpha P_{\max} I}}{2k} - R_d$ 光响应曲线拟合中, α 为初始斜率, P_{\max} 为最大净光合速率, k 为响应曲线曲角^[7]。CO₂ 响应曲线的各参数含义省略。

第一作者简介:刘林(1980-),男,山东淄博人,博士,副教授,现主要从事园艺生理等教学和研究工作。E-mail:liuxlin54@sina.com.

基金项目:西藏自治区自然科学基金资助项目(2015ZR-13-35)。

收稿日期:2015-12-16

1.4.4 直角双曲线模型 $P_n = \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} - R_d$, 式中, 各参数意义同上^[7]。

1.4.5 二次多项式 $P_n = aI^2 + bI - R_d$, 式中, I, R_d 意义同上, a, b 为系数。

1.5 数据分析

各模型的参数运算采用 SPSS 22.0 进行, 数据处理与图表制作等利用 Office 2003 软件完成。

2 结果与分析

2.1 光合-光响应曲线及相关参数的拟合

黄姑娘的净光合速率对光合有效辐射强度的响应曲线见图 1。在弱光条件下, P_n 值先随光强增加而迅速提升; 此后随光强增加 P_n 值增幅趋缓, 在达到光饱和点后 P_n 逐步下降。结合表 1、图 1 可以看出, 光响应曲线拟合以二次多项式的决定系数相对最低。尤其在 0~

表 1 5 种模型对光合-光响应曲线相关参数的拟合

参数	直角双曲线修正模型	分段函数	非直角双曲线模型	直角双曲线模型	二次多项式	观测值
最大净光合速率 $P_{\max}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	15.86	16.47	20.83	20.83	16.96	17.64
光补偿点 $LCP/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	25.97	30.26	27.88	27.89	-7.25	≈27.00
光饱和点 $LSP/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1 593.38	1 478.41	549.19	549.26	1 419.61	≈1 600.00
暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1.24	1.92	1.80	1.80	-0.17	2.25
决定系数 R^2	0.977	0.991	0.974	0.974	0.967	—

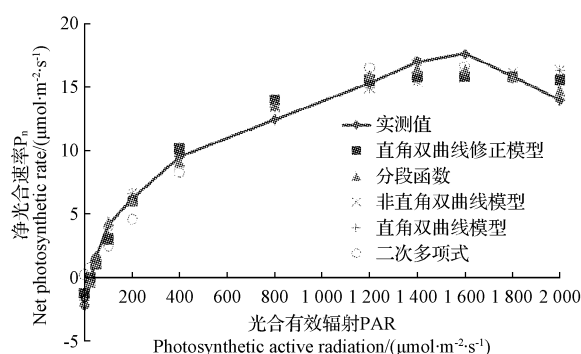


图 1 黄姑娘光响应曲线的实测值与各模型的拟合值

2.2 光合- CO_2 响应曲线的拟合

由图 2 可以看出, 当 CO_2 浓度为 $0 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, P_n 约为 $-2.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在 $0 \sim 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内, P_n 随 CO_2 浓度增加而迅速提高。当 CO_2 浓度大于 $1000 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 曲线趋于平缓, 约在 $1200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 处达到饱和, 此后 P_n 略有下降。用 5 种模型对 CO_2 响应曲线进行拟合, R^2 由高到低依次为直角双曲线修正模型、分段函数、非直角双曲线、二次多项式和直角双曲线

表 2 5 种模型对光合- CO_2 响应曲线相关参数的拟合

参数	直角双曲线修正模型	分段函数	非直角双曲线模型	直角双曲线模型	二次多项式	观测值
最大光合能力 $A_{\max}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	26.45	26.68	32.69	44.11	26.74	26.57
CO_2 补偿点 $CCP/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	49.86	50.25	50.36	50.57	44.69	≈50.00
CO_2 饱和点 $CSP/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	1 263.89	1 200.34	718.62	951.68	1 177.74	≈1 200.00
光呼吸速率 $R_p/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	2.79	2.87	2.60	3.67	2.15	2.95
决定系数 R^2	0.997	0.997	0.996	0.992	0.996	—

$400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强范围内, 二次多项式的拟合曲线与实测值相对偏离较大, 且与纵坐标正轴相交, 导致光补偿点为负、暗呼吸速率数值异常, 表明二次多项式在处理弱光区域方面存在一定缺陷。

在直角双曲线与非直角双曲线模型拟合的光合参数中, LCP, R_d 与观测值较为接近。但是 2 种模型的光响应曲线为渐进线, 在 $1800 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 区间, P_n 实测值逐步下降, 而预测值却仍表现出上升趋势。直角双曲线与非直角双曲线模型的 P_{\max} 与实测值 $17.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 也差异较大。同时, 由于 2 种模型的光饱和点计算方式, 其 LSP 仅为相对值, 远低于观测值。

光合-光响应曲线拟合以分段函数与直角双曲线修正模型的效果相对较好。分段函数的决定系数较高, P_{\max} 和 R_d 相对接近观测值, 而直角双曲线修正模型则对 LCP, LSP 的拟合较好。

模型(表 2)。

与光响应曲线相似, 在高 CO_2 浓度下, 直角双曲线与非直角双曲线模型的预测值仍略有向上偏离, A_{\max} 值偏大、 CSP 偏低。直角双曲线的 R_p 也与观测值差异较大。

分段函数与直角双曲线修正模型拟合所得相关参数与观测值较为接近。而二次多项式在低 CO_2 浓度下的表现仍不够理想, CCP, R_p 与观测值存在一定差异。

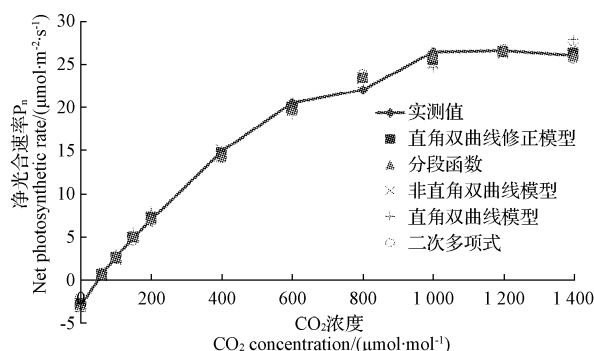


图 2 黄姑娘 CO_2 响应曲线的实测值与各模型的拟合值

3 讨论与结论

由光响应曲线和 CO_2 响应曲线可以确定光(CO_2)补偿点、光(CO_2)饱和点、表观量子效率和最大光合速率等诸多参数^[5,11],对了解光反应过程的效率非常重要,也是光合作用研究的重要内容。通过对 5 种模型比较,直角双曲线修正模型与分段函数对黄姑娘的光合-光响应和 CO_2 响应曲线拟合效果较好。

该试验中,由于直角双曲线与非直角双曲线 2 种模型的光响应及 CO_2 响应曲线均为没有极值的渐进线,无法拟合高光强或高 CO_2 浓度下光合的下降趋势,LSP、CSP 只能通过其它方法估算,远小于观测值^[5,11];而 P_{\max} 和 A_{\max} 也远大于观测值。在其它的诸多研究中,2 种模型的 P_{\max} 值也往往与实测值偏差较大^[5,11-14]。直角双曲线修正模型是在直角双曲线基础上建立起来的一种模型,可直接求算 LSP、 P_{\max} ,拟合精确度较高。目前,已有不少学者利用该模型对植物的光合特性进行了研究,并具有较好的拟合效果^[5-7,12-13],这与该研究的结果相一致。

二次多项式由于抛物线自身的缺陷,往往对响应曲线拟合不够精确,尤其在弱光或低 CO_2 浓度区域 LCP (CCP)易出现异常值,这严重制约了该模型的应用。分段函数则在二次多项式的基础上,将弱光阶段与强光阶段分别拟合,既采用了抛物线的曲线特点,又考虑弱光下 P_n 与光强的线性相关,有效克服了二次多项式的局限性^[9]。在弱光区域的界定方面,有学者以光响应曲线上光能利用效率下降前的光强范围作为植物弱光条件的具体界定,弱光区域因植物种类、栽培条件不同可能存在差异^[9,15]。在该研究中,以 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强、 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度为分界线,分段函数对 2 种响应曲线均有较高的拟合度,相关光合参数也接近观测值。

参考文献

- [1] 杨勇,任健,黄双凤,等. 菇娘果粉的加工工艺研究[J]. 食品科技, 2010,35(10):134-139.
- [2] 丰利,高倩倩. 酸浆和甜菇娘的营养成分分析[J]. 安徽农业科学, 2012,40(33):16113-16114,16142.
- [3] 刘精芳. 春棚菇娘栽培技术[J]. 北方园艺, 2010(3):56-57.
- [4] 张健,刘美艳. 黄果酸浆的光合特性研究[J]. 江苏农业科学, 2008(5):166-167.
- [5] 叶子飘,高峻. 光响应和 CO_2 响应新模型在丹参中的应用[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2009,37(1):129-134.
- [6] YE Z P. A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007,45(4):637-640.
- [7] 王帅,韩晓日,战秀梅,等. 不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2014,20(6):1403-1412.
- [8] 罗辅燕,陈卫英,陈真勇. 指数改进模型在大麦光合- CO_2 响应曲线中的适用性[J]. 植物生态学报, 2013,37(7):650-655.
- [9] 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.
- [10] 吴芹,张光灿,裴斌,等. 不同土壤水分下山杏光合作用 CO_2 响应过程及其模拟应用[J]. 生态学报, 2013,4(6):1517-1524.
- [11] 梁文斌,聂东伶,吴思政,等. 短梗大参光合作用光响应曲线及模型拟合[J]. 经济林研究, 2014,32(4):38-44.
- [12] 叶子飘,李进省. 光合作用对光响应的直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的对比研究[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2010,31(3):38-44.
- [13] 钟楚,朱勇. 几种光合作用光响应模型对烟草的适用性分析[J]. 中国农业气象, 2013,34(1):74-80.
- [14] LOMBARDINI L, RESTREPO-DIAZ H, VOLDER A. Photosynthetic light response and epidermal characteristics of sun and shade pecan leaves[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2009,134(3):372-378.
- [15] 段爱国,张建国,何彩云,等. 干热河谷主要植被恢复树种干季光合光响应生理参数[J]. 林业科学, 2010,46(3):68-73.

Comparative Study on Different Photosynthetic Light-response and CO_2 Response Models for *Physalis pubescens* L.

LIU Lin¹, LIU Hongdui², HE Yongqian³, ZHANG Liangying¹

(1. Agricultural and Animal Husbandry College of Tibet University, Linzhi, Tibet 860000; 2. Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan, Shandong 250100; 3. College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001)

Abstract: With *Physalis pubescens* L. as test materials, five models including modified rectangular hyperbola, subsection function etc. were used to describe photosynthesis-light response and CO_2 response curves of *Physalis pubescens* L. respectively. Photosynthetic parameters from different models were compared, in order to compare fitting effect of different models. The results showed that, modified rectangular hyperbola and subsection function had better fitting effect than other models. The LSP and the CSP obtained from rectangular hyperbola or non-rectangular hyperbola were clearly underestimated, whereas P_{\max} and A_{\max} obtained from these two models were overestimated. The prediction values of quadratic polynomial regressions were distinctly different from observed values, especially in the area of weak light ($0-400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). The light compensation point of quadratic polynomial regressions was unreasonable negative.

Keywords: *Physalis pubescens* L.; photosynthesis; light response model; CO_2 response model