



菊芋光响应曲线最佳模型选择及其环境适应性

黄东兵, 彭莉霞

(广东生态工程职业学院, 广东 广州 510520)

摘要:为揭示菊芋的光合特性,以草地、林下两种不同生长环境的菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)为研究对象,利用便携式光合仪 LI-6400 进行光响应曲线的测量,并选取最佳拟合模型,计算并对比两种环境条件下的光合参数,深入分析菊芋生理生长特性与生长环境间的关系。结果表明:改进指数模型为菊芋的光响应曲线最佳拟合模型,拟合所得 R^2 为 0.999,光饱和点(I_{sat})为 $1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、光补偿点(I_c)为 $37.637\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、最大净光合速率(P_{max})为 $27.256\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、暗呼吸速率(R_d)为 $-2.218\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、初始量子效率(φ)为 0.059;菊芋为阳生植物,耐高温耐干旱;因此菊芋应种植在高温干燥的生境中,草地更适宜于菊芋的生存。

关键词:菊芋;改进指数模型;光合参数;草地;林下

菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)属于菊科向日葵属的双子叶植物,是一种多年生宿根性草本植物,原产北美洲,后经欧洲传入中国^[1]。菊芋地下块茎富含淀粉、菊糖等果糖多聚物,可食用或作制取淀粉和酒精的原料。同时,菊芋还有中药属性,具有清热、消毒功效,特别是菊芋提取菊糖,可治疗糖尿病。另外,菊芋的生命力强,其耐寒和耐旱能力强,具有抗风沙的作用,在固沙、治沙,改变沙漠的生态效果显著。尤其值得注意的是,随着化石燃料的日益枯竭和环境污染问题不断加重,生物柴油技术引人注目,而菊芋块茎中富含系列多聚果糖——菊粉,经提取后的多聚果糖可以转化为果寡糖,加入大肠杆菌后经过细胞工厂的作用,可转化为生物柴油,因此菊芋具有较高的经济效益和生态效益^[2-5]。目前,菊芋的研究多集中于

化学成分、食品开发、资源调查等方面,而对其光合特性等生理方面的研究较少,仅见高凯等对沙地、盐碱地、弃耕地和农田生境下的菊芋进行光合速率和蒸腾速率的研究,光合生理研究是了解植物生长特性的基础,因此对于其生理生态方面的研究具有积极意义^[6-8]。光响应曲线用于研究植物的光合生理特性,通过数学模型拟合光响应曲线,可获得光合参数用以判断植物是阴生植物还是阳生植物、光合作用能力强弱等生理特性^[9]。常用光响应曲线的拟合模型包括直角双曲线模型、指数模型、改进指数模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型(叶子飘新模型)等,模型不同其光响应曲线的拟合结果存在一定的差异^[10]。在不同生境下植物的光合气体交换特性会发生变化,光合气体特性变化直接关系到植物的光合作用,选取不同生境下的菊芋进行测定对于菊芋的培育就更具指导意义^[11]。目前,鲜见涉及不同生长条件下菊芋光合生理过程与光照定量关系的研究^[12]。因而本文选取了常见的两种不同环境条件(草地、林下)菊芋为研究对象,测量了两种环境条件下菊芋光合光响应曲线,通过筛选最佳拟合

收稿日期:2017-12-05

基金项目:校级研究与发展计划资助项目(2015kykt-xj-jb02)。

第一作者简介:黄东兵(1968-),男,学士,副教授,从事园林设计及园林植物应用研究。E-mail:1057964927@qq.com。

责任作者:彭莉霞(1980-),女,硕士,副教授,从事园林植物应用研究。E-mail:20186598@qq.com。

Abstract: In order to solve the problem of continuous cropping obstacle caused by soil secondary salinization in cucumber facility production, 'Hayan No. 3' was treated with NaCl solution ($225\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) during the three-leaf period. The effects of exogenous hormones on salt tolerance of cucumber seedlings were studied by spraying SAG, ABA and GA. The results showed that salt stress could significantly increase cell membrane permeability and decrease chlorophyll content in cucumber seedlings. The content of malondialdehyde increased and the activity of Sod and POD increased, but spraying exogenous hormones such as POD and GA could effectively slow down the changes included relative conductance, chlorophyll content and malondialdehyde content, and increased the activity of POD enzyme and SOD enzyme at the same time.

Keywords: salt stress; exogenous hormone; cucumber

模型、并计算最佳模型对应下的光合参数、分析参数间的相关性以及对比分析光合速率的影响因子,试图从光合作用层面探索菊芋的特性,从而为菊芋的生理生态研究以及栽培管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地位于广东生态工程职业学院(N23°11′46.90″,E113°22′3.19″),平均海拔约 200 m,属于亚热带季风气候,全年雨热同期,雨量充沛,夏季长,霜期短利于植物生长,年平均气温 20~22℃,平均降雨量 1 982.7 mm。土壤以红壤为主。随机选取草地、林下生长状况良好且长势基本相同的野生菊芋各 3 株,每株选取 3 片健康、完整的植株中上部向阳叶片进行光响应曲线测定,草地与林下条件的环境因子对比结果分析见表 1,两种

环境条件的温度具有显著差异($P<0.05$),湿度没有明显的差异性($P>0.05$);叶上的光照强度存在显著的差异性($P=0.05$),叶下的光照强度间无明显的差异性($P>0.05$)(叶上光强与叶下光强均是与裸地光强的比值)。使用 Li-6400(LI-COR,Lincob,USA)便携式光合作用测量系统测定菊芋叶片的光响应曲线。测定过程中均使用的是红蓝 LED 光源,提前将叶片进行光诱导 20 min,诱导光照强度设为 $1\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。光响应曲线测定采用 Light curve2 自动测量系统,CO₂ 浓度设为 $400\,\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,叶室温度 25℃,空气流速 $500\,\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$,光合有效辐射梯度设为 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、500、250、120、60、30、15、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

表 1 草地与林下环境因子对比

Table 1 Comparison of environmental factors in grassland and forest

生境 Growth environment	海拔 Altitude	温度 Temperature	湿度 Humidity	叶上光强 Light intensity on the leaf	叶下光强 Light intensity under the leaf
草地 Grassland	250	30.47±0.35	42.03±1.79	0.68±0.17	0.32±0.12
林下 Forest	450	26.73±0.31	63.10±2.33	0.28±0.18	0.12±0.24
显著性 Sig.		0.04	0.56	0.05	0.43

1.2 方法

1.2.1 数据分析模型及检验公式 在曲线拟合的过程当中,选取了最为常见的 5 种模型进行拟合,不同的模型的方程以及光合参数见表 2。

1.2.2 数据分析 模型公式基本参数计算、皮尔逊相关性检验由 SPSS 23.0 完成,用 Origin 8.0 作图。

表 2 五种光响应模型

Table 2 Five light response models

模型 Models	公式 Formula	备注
直角双曲线模型 Right angled hyperbolic model	$P_n = \frac{\psi \cdot IP_{\max}}{\psi \cdot I + P_{\max}} - R_d$	P_n 为净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); φ 为初始量子效率; I 为光合有效辐射; P_{\max} 为最大净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); R_d 为暗呼吸速率;
非直角双曲线模型 Non right angled hyperbolic model	$P_n = \frac{\psi \cdot I + P_{\max} - \sqrt{(\psi \cdot I + P_{\max})^2 - 4\psi I \theta \cdot P_{\max}}}{2k} - R_d$	θ 为光响应曲角;
直角双曲线改进模型 An improved moder of right angle hyperbola	$P_n = \frac{\alpha 1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - LCP)$	α 为 $I=0$ 的初始斜率; β 为光抑制系数; γ 为饱和系数; LCP 为光补偿点;
指数模型 Exponential model	$P_n = P_{\max}[1 - e^{\varphi(I-LCP)}]$	
改进指数模型 Improved exponential model	$P_n = \alpha e^{(-\beta \cdot I)} - \gamma e^{(-\xi \cdot I)}$	α 、 β 、 ξ 为待定参数。

2 结果与分析

2.1 菊芋 5 种模型光响应曲线拟合

由图 1 可知,改进指数模型对菊芋的光响应曲线拟合的决定系数 $R^2=0.999$,拟合较好,其光强对应的预测值与实测值接近。 $0\sim800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时段,光合速率趋向直线上升,说明叶片气孔打开并利用光强进行光合作用;在 $1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时段,净光合速率变化较小,往后趋于平稳,说明到达光饱和点。由表 3 可知,所有模型得到的光补偿点(LCP)除了非直角双曲线模型外,其余均与实测值非常接近。改进指数模型和直角双曲线改进模型计算出的光饱和点(LSP)值与实测值接近,直角双曲线改进指数模型更接近。最大净光合速率(P_{\max})除改进指数模型和实测值比较接近外,其它模型都不同程度地大于实测值。暗呼吸速率(R_d)除改进指数模型与实测值相近且均为负值外,其它模型的都不同程度大于实测值且均为正值。研究表明植物的表观量子效率值一般在 $0.04\sim0.07$,而本试验中运用 5 种光合模型得出的 φ 除了直角双曲线模型大于此范围外,其余模型都在此范围。从各模式的拟合值与实测值的各项生理参数比较得出改正指数模型更接近实测值。模型拟合的决定系数 R^2 排序顺序由大到小

依次为:改进指数模型>直角双曲线修正模型>非直角双曲线模型>指数模型>直角双曲线改进模型。由图 1 可知,5 个模型中改进指数模型、直角双曲线修正模型和指数模型拟合的光响应曲线与实测值接近。结合表 3 和图 1 可知,虽然指数模型、直角双曲线模型的拟合决定系数也较好,但出现了过拟合现象,即拟合的结果较好,预测的拟合结果和实测值相比差异太大。这表明指数模型、直角双曲线模型反映出植物暴露在高光强下, P_n 随着 PAR 的增加而先增加后趋于稳定,该点的临界点称为植物的光饱和点(LSP)。因此,通过改进指数模型和直角双曲线改进模型可以直接计算出 P_{\max} 和 LSP (表 3)。

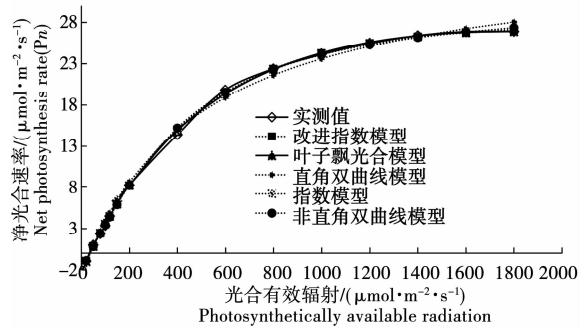


图 1 五种模型光响应曲线

Fig. 1 Five models of light response curve

表 3 五个模型精确度及各项光合参数与实测值的比较

Table 3 Comparison of the accuracy and photosynthetic parameters and measured values of five models

参数 Parameters	实测值 Measured value	改进指数模型 Modified exponential model	直角双曲线改进模型 Modified rectangular hyperbola model	指数模型 Exponential model	非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model
R^2	-	0.999	0.997	0.994	0.996	0.989
LCP	≈ 40	37.637	36.618	36.628	33.421	38.123
LSP	≈ 1800	2464.052	2376.802	-	-	-
P_{\max}	26.915	27.256	33.811	30.019	33.265	39.157
R_d	-2.348	-2.218	2.343	2.255	2.125	2.895
φ	-	0.059	0.065	0.064	0.060	0.079
k	-	-	-	-	0.647	-

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; φ : 表观量子效率。
 LCP : Light compensation point; LSP : Light saturation point; P_{\max} : Maximum net photosynthetic rate; R_d : Dark respiration rate.

2.2 最优生境分析

2.2.1 菊芋不同条件植株长势对比分析 由表 1 可知,两种环境条件的温度和叶上的光照强度存在显著的差异性,由此可知,温度及叶上光强的

不同才导致两种不同生境菊芋的光合作用存在差异。对比两种生境植株的长势(表 4)可知,草地、林下两种条件下菊芋花的株高、叶长、叶宽差异显著($P<0.05$)。因此,不同环境条件的菊芋长势

有所不同,草地的菊芋株高和叶面积均大于林下,这也再次说明草地的菊芋光合作用更强,向阳条件更适合其生长。

2.2.2 草地、林下光合因子分析 根据以上拟合曲线所确定的 LSP,可得饱和光强下草地、林下条件对应的光合因子参数(表 5),从而得出,草地和林下条件生长的菊芋 P_n 均接近 $27\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$,两者之间差异显著($P<0.05$),草地条件下生长的菊芋 P_n 大于林下生长条件的;草地、林下两种环境条件下菊芋的 C_s 无显著差异;在外源供给稳定的 CO_2 浓度条件下,林下生长的菊芋 C_i 、温度整体水平显著低于草地($P<0.05$),湿度为林下显著高于草地。由此可以推测,干旱条件下菊芋的光合作用能力更强。

表 5 饱和光强下草地与林下条件对应的光合因子

Table 5 The photosynthetic factors corresponding to the condition of saturated light intensity under the grassland environment and forest undergrowth							
生境 Growing environment	$P_n/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)	$C_s/$ ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$C_i/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)	$Tr/$ ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$T_a/^\circ\text{C}$	$\text{CO}_2\text{R}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)	$RH/\%$
草地 Grassland	$26.98\pm1.35\text{ a}$	$0.11\pm0.02\text{ a}$	369.82 ± 5.63	1.72 ± 0.16	35.18 ± 3.26	336.25 ± 8.35	35.70 ± 3.35
林下 Forest undergrowth	$20.971\pm0.89\text{ b}$	$0.10\pm0.03\text{ a}$	269.39 ± 2.36	1.92 ± 0.45	28.04 ± 3.14	345.21 ± 7.35	45.25 ± 5.35
显著性 Sig.	0.03	0.07	0.04	0.10	0.03	0.12	0.03

P_n :光合速率; C_s :气孔导度; C_i :胞间 CO_2 浓度; Tr :蒸腾速率; T_a :空气温度; CO_2R :参比室 CO_2 浓度; RH :相对湿度。
 P_n :Photosynthetic rate; C_s :Stomatal conductance; C_i :Intercellular CO_2 concentration; Tr : Transpiration rate; T_a : Air temperature; CO_2R :Concentration of CO_2 in reference chamber; RH :Relative humidity.

3 结论与讨论

光响应曲线可以估计植物的生理参数如:植物的光补偿点(LCP),光饱和点(LSP),最大表观光能利用效率或量子效率(φ),暗呼吸速率(R_d)及最大光合速率(P_{\max})。本试验通过改进指数模型的拟合得出菊芋的饱和光强为 $1\text{ }600\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,最大净光合速率为 $27.256\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光补偿点为 $37.637\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,暗呼吸速率为 $-2.218\text{ }\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。蒋高明等^[13]认为阳生植物的 LCP 为 $50\sim100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光饱和点为 $1\text{ }500\sim2\text{ }000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 或更高。由此表明,菊芋属于阳生植物,能够充分地利用强光进行光合作用,有研究表明,光照充足的条件下更有利于菊芋块茎形成^[14-15]。在菊芋的栽培试

表 4 草地、林下植株对比			
Table 4 Comparison of plants under grassland and forest environment			
生境 Growing environment	株高/cm Plant height	叶长/cm Leaf length	叶宽/cm Leaf width
草地 Grassland	$31.850\pm2.227\text{ a}$	$7.550\pm0.648\text{ a}$	$2.380\pm0.119\text{ a}$
林下 Forest undergrowth	$25.290\pm1.699\text{ b}$	$5.960\pm0.293\text{ b}$	$2.190\pm0.146\text{ b}$
显著性 Sig.	0.04	0.01	0.02
不同小写字母代表 $P<0.05$ 。下同。 Different lowercase indicate $P<0.05$. The smae below.			

验中,当 PAR 低于 LSP 时,为了避免植物不能正常进行光合作用,应采取人工光照的办法来保证植物正常的光合作用。用于拟合菊芋的光响应曲线的 5 个模型只有改进指数模型和直角双曲线改进模型在 PAR 低于饱和点 LSP 能描述净光合速率 P_n 值随着 PAR 的下降而上升的过程,符合植物的生理生长规律。这与张美德和钟启文等研究改进指数模型对 C_3 、 C_4 植物的光响应曲线具有较高精确性和适宜性的结果是一致的^[14-15]。
植物的光合作用过程受生态因子的影响,温度、光照、水分等生态因子的直接影响植物的光合特性及生长性状^[16-17]。通过对比不同环境条件的菊芋,发现其的适应能力及生长能力的差异。草地的叶上光强明显高于林下,说明光照不同从而导致了其光合作用的不同。结合两种环境条件

下的长势,可知在草地条件生长的菊芋的株高更高、叶面积更大,其光合作用能力更强,长势更好。通过光响应曲线拟合得到饱和光强并利用饱和光强测量出最适光照条件下的光合因子得到草地条件下的菊芋 P_n 是高于林下条件生长的菊芋,说明草地条件下的菊芋光合作用能力更强。本试验结果表明,菊芋属于阳生植物,对强光有较强的适应能力,草地条件下更利于菊芋的生存发展,在栽培过程中可模拟草地的各项环境因子数据,为菊芋提供相应的环境条件。

参考文献:

- [1] 吕世奇,寇一翮,杨彬,等. 半干旱地区菊芋品系植株表型与光合特性分析[J]. 作物学报,2014,40(10):1857-1864.
- [2] 薛延丰,刘兆普. 钙离子对盐胁迫下菊芋幼苗的生长、生理反应和光合能力的影响理论[J]. 农业工程学报,2006,22(9):44-47.
- [3] 寇一翮. 菊芋种质资源多样性及高产形成机理研究[D]. 兰州:兰州大学,2013.
- [4] 范君华,刘明,吴全忠,等. 南疆引进的 52 份菊芋品种资源叶片生理性状主成分和聚类分析[J]. 农学学报,2016,6(1):66-72.
- [5] 邵帅. 菊芋对土壤逆境胁迫的响应及氮素的调控效应研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2015.
- [6] 高凯,韩国栋,徐苏铁. 不同生境条件下能源植物菊芋净光合速率和蒸腾速率的研究[J]. 北方园艺,2011(3):60-62.
- [7] 杨升,张华新,陈秋夏,等. 枣渣中不溶性膳食纤维酶法提取

- 工艺及性质研究[J]. 核农学报,2015,29(11):2215-2223.
- [8] Liu J X, Wang J C, Wang R J, et al. Exogenous nitric oxide elevated alkali tolerance of seedlings[J]. Acta Prataculturae Sinica,2015,24(8): 110-117.
- [9] 曹林,马丽,吴玉环,等. 菊芋对酸铝复合胁迫的生理响应[J]. 生态环境学报,2016,25(2):233-240.
- [10] 孙赫,赵春梅,代忠迪,等. 光合-光响应模型的研究进展[J]. 林业科技情报,2016,48(4):15-18.
- [11] 罗亚勇,赵学勇,张静辉,等. 科尔沁沙地不同氮素生境和功能型植物的光合作用与水分利用特性[J]. 草业学报,2012,21(3):206-212.
- [12] 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.
- [13] 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题[J]. 植物生态学报,2001,25(5):514-519.
- [14] 张美德,陈强,沈世华. 菊芋块茎形成期的光合特性[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2010,41(4):498-502.
- [15] 钟启文,王怡,王丽慧,等. 菊芋生长发育动态及光合性能指标变化研究[J]. 西北植物学报,2007,27(9):1843-1848.
- [16] 郭连金,杜佳朋,吴艳萍,等. 香果树实生苗的光合特性及其与环境因子的关系[J]. 应用生态学报,2017,28(5):1473-1481.
- [17] Rubauskis E, Skrvele M, Ruisa S, et al. Effects of voen cover on the growth and yield of two sweet cherry cultivars[J]. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences,2013,67(2):157-161.

Photosynthetic Light Response Characteristics of *Helianthus tuberosus* L. and Fitting of Application Model

HUANG Dong-bing, PENG Li-xia

(Guangdong Eco-engineering Polytechnic, Guangzhou 510520, China)

Abstract: In order to reveal the photosynthetic characteristics of *Helianthus tuberosus* L., the *Helianthus tuberosus* L. of two different growth environments in woodland and grassland was used as the research object, using portable photosynthetic instrument LI-6400 (LI-COR Inc., Lincoln, USA) measure light response curve, and select the best fitting model, calculate and compare the photosynthetic parameters under two kinds of environmental conditions, the relationship between the physiological growth characteristics and the growth environment was analyzed. The results showed that the modified exponential model was the best fitting model for the response curve of *Helianthus tuberosus* L., the fitted R^2 was 0.999, the light saturation point was $1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, the maximum net photosynthetic rate of $27.256\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, light compensation point of $37.637\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, dark respiratory rate of $-2.218\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, initial quantum efficiency of 0.059; photosynthesis ability stronger, artichoke grows well under grassland habitats; *Helianthus tuberosus* L. is a heliophytes be planted in the hot and dry habitats, the grassland is more suitable for the survival of *Helianthus tuberosus* L..

Keywords: *Helianthus tuberosus* L.; modified exponential model; photosynthetic parameters; grassland; forest undergrowth