

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2013.06.022

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 CO₂ 响应适用性研究[J]. 广西植物, 2013, 33(6):839—845Chen LY, Li YX, Qian YF, et al. Applications studies of the modified exponential model on photosynthesis—light response and CO₂ response curves of *Mirabilis jalapa*[J]. *Guihaia*, 2013, 33(6):839—845

改进指数模型对紫茉莉光合—光响应及 CO₂ 响应适用性研究

陈兰英, 黎云祥, 钱一凡, 权秋梅*

(西华师范大学 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川 南充 637000)

摘要: 五种模型分别运用于紫茉莉的光合—光响应及 CO₂ 响应曲线的拟合, 研究其光合效率参数的变化, 探讨紫茉莉光合—光响应及 CO₂ 响应的最适模型。结果表明:(1)紫茉莉的光合—光响应及 CO₂ 响应改进指数模型拟合 R² 均为 0.999, 拟合效果优于非直角双曲线、直角双曲线和直角双曲线修正模型。其饱和光强和最大净光合速率分别为 797.299 和 7.879 μmolCO₂ · m⁻² · s⁻¹, 饱和 CO₂ 浓度和最大光合能力分别为 1 264.447 和 16.783 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹, 均与实测值最接近;(2)五个模型拟合和预测的均方误差(MSE)、平均绝对误差(MAE), 都是改进指数模型小于其他模型。改进指数模型为紫茉莉光合—光响应及 CO₂ 响应曲线的最佳模型, 实验结果可为紫茉莉的生理生态应用研究提供参考。

关键词: 紫茉莉; 光合—光响应模型; 光合—CO₂ 响应模型

中图分类号: Q945.79 文献标识码: B 文章编号: 1000-3142(2013)06-0839-07

Applications studies of the modified exponential model on photosynthesis—light response and CO₂ response curves of *Mirabilis jalapa*

CHEN Lan-Ying, LI Yun-Xiang, QIAN Yi-Fan, QUAN Qiu-Mei*

(Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, China West Normal University, Nanchong 637000, China)

Abstract: To study changes of photosynthetic efficiency parameters and explore the applicable model, five models were used to describe photosynthesis-light response and CO₂ response curves of *Mirabilis jalapa*, respectively. The results were as follows:(1)The light response and CO₂ response curves fitted R² of modified exponential model were both 0.999, the light saturation point and the maximum net photosynthetic rate were 797.299 μmol · m⁻² · s⁻¹ and 7.879 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹, respectively; the CO₂ saturation point and the photosynthetic capacity were 1 264.447 μmol · mol⁻¹ and 16.783 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹ respectively, which most proximally fitted the measured values. The modified exponential model was superior to nonrectangular hyperbola model, rectangular hyperbola model, modified rectangular hyperbola model and exponential model;(2)The mean square error(MSE)and mean absolute error(MAE) of fitted and predicted values in the modified exponential model were much lower than those in other models. In conclusion, the modified exponential model was optimal model for describing the photosynthesis-light response and CO₂ response curves of *M. jalapa*, which could provide a reference application in physio-and ecology of *M. jalapa*.

Key words: *Mirabilis jalapa*; photosynthesis-light response curve models; photosynthesis-CO₂ response curve models

收稿日期: 2013-06-13 修回日期: 2013-10-22

基金项目: 西华师范大学科研启动项目(11B016); 重点实验室开放基金(XNYB01-6); 四川省重点学科项目(SZD0420)

作者简介: 陈兰英(1987-), 女, 广西博白人, 硕士研究生, 主要从事植物生殖生态学的研究, (E-mail)yunxiangshangqiqi@126.com。

*通讯作者: 权秋梅, 博士, 讲师, 主要从事生殖生态学研究, (E-mail)meimeiq@163.com。

紫茉莉 (*Mirabilis jalapa*) 为紫茉莉科 (Nyctaginaceae) 紫茉莉属 (*Mirabilis*) 的多年生草本花卉植物, 喜温和而湿润的气候条件, 不耐寒, 耐阴, 花朵在傍晚至清晨开放, 在强光下闭合, 在酷暑烈日下往往有叶片干枯及脱叶现象。紫茉莉是一种高生物量的重金属富集植物, 并具有抗二氧化硫、一氧化碳和氯气的 ability, 是我国广为分布和种植的花卉植物 (陈香等, 2008)。紫茉莉也是一种重要药用植物, 其主要有抗生育、杀虫、抑菌、抗癌、抗糖尿病、治疗便秘、外伤等药理作用 (周吉银等, 2011)。目前, 对紫茉莉的研究主要集中于繁殖生态 (罗南书, 2011; Bruno *et al.*, 1992)、药用成分分析及提取 (李凌智, 2010)、药理和临床 (邝嘉乐, 2007)、重金属植物修复 (刘家女, 2008) 等方面。但对其光合生理特性方面的研究极少, 尤其是光合模型适用性的研究国内尚未见报道。因此, 对其生理光合指标的相关参数及最适模型进行研究具有重要意义。

不同植物甚至同一植物的不同部位, 其生理特性存在差别, 加上不同光合一光响应及 CO_2 响应模型的参数也有明显差异, 所以在涉及模型拟合时研究者应该考虑到模型的适用性。为研究光合一光响应及 CO_2 响应而建立起来的曲线模型数目颇多, 被普遍应用于植物生理生态等方面的模型有直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数曲线模型、正切函数曲线模型、二项式回归模型、Michealis-Menten 模型、Farquhar 生化模型、叶子飘 (2007) 的直角双曲线改进模型及陈卫英 (2012) 的改进指数模型, 因此在模型的选择上也存在一定难度。在光合一光响应方面, 传统的直角双曲线和非直角双曲线模型在实际的应用过程中, 当光合有效辐射 $\text{PAR} \geq 0$ 时, 净光合速率 (P_n) 值始终随着 PAR 的增加而增加, 不存在光饱和点和最大净光合速率。同理光合一光响应曲线, 非直角和直角双曲线模型在光合- CO_2 响应的运用上也存在最大光合能力远大于实际测量值, 且无法处理过饱和 CO_2 浓度条件下光合能力受制约的缺点; Farquhar 等提出的生化模型、Michealis-Menten 模型是一条渐进曲线无法估算植物的光合能力和饱和 CO_2 浓度 (叶子飘等, 2009)。近年 chen *et al.* (2011) 对二房室动力模型进行改进并创建新模型——改进指数模型, 将该模型应用于 C_3 植物烟草 (*Nicotiana tabacum*) 的光合一光响应和其他模型比较研究中, 得出改进指数模型为光合一光响应拟合的最佳模型; 陈卫英等 (2012) 将改进指数模

型运用于 C_3 植物半夏 (*Pinellia ternata*)、大麦 (*Hordeum vulgare*) “藏青 320” 和 C_4 植物高粱 (*Sorghum bicolor*)、苋 (*Amaranthus tricolor*) 光合一光响应拟合中, 拟合效果优越, 且饱和光照强度和最大净光合速率与实测值非常接近, 并能反映植物在高光强下的光抑制现象, 此外运用统计学相关原理进一步验证了改进指数模型的精确度, 该模型适用于 C_3 或 C_4 植物, 但模型还未用于植物的光合- CO_2 响应曲线研究。改进指数模型源于非线性二房室动力学模型 (Chen *et al.*, 2011; Caumo *et al.*, 1999; 何绍雄等, 1986; 占杰, 2009), 而光合作用符合二房室动力学建模模型 (Chen *et al.*, 2011; 陈卫英等, 2012)。本研究利用光响应曲线新模型改进指数模型和其他 4 种模型对紫茉莉的光合一光响应及 CO_2 响应进行拟合, 讨论并验证改进指数模型的适用性。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

实验在四川南充西华师范大学生命科学学院实验基地进行, 地处四川省南充地区 ($30^\circ 49' \text{N}$, $106^\circ 04' \text{E}$), 海拔 300 m, 土壤以紫色土为主。该区域属亚热带湿润性季风气候, 年均气温 $15.8 \sim 17.8^\circ \text{C}$, 年均降雨量 $980 \sim 1\ 150 \text{ mm}$ (罗培等, 2007)。

1.2 实验材料与方法

实验材料经西华师范大学黎云祥教授鉴定为紫茉莉 (*M. jalapa*), 生长在实验基地桑树林下 (光照强度约为全光照的 50%)。在紫茉莉繁殖时期, 选取 5 株长势优良的植株中段叶片进行测量, 利用便携式光合仪 LI-6400 (Li-COR Inc., Lincoln, USA) 进行光合一光响应及饱和光强下光合- CO_2 响应曲线的测量。参照许大全等 (2006) 的测定方法, 测定前对被测叶片进行 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光诱导 30 min, 测量过程中及时对仪器进行自动匹配操作, 测定过程中流速均设为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, 叶温为 $(25 \pm 0.95)^\circ \text{C}$, 样本室相对湿度为 $(65 \pm 5)\%$, 采用自动测量程序进行测量, 设置最小等待时间为 120 s, 最长等待时间为 240 s。光响应曲线测量条件: CO_2 浓度控制在 $(395 \pm 4.14) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 采用内置红蓝光源控制光合有效辐射强度将其光强梯度设置为 2 000, 1 800, 1 500, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 300, 200, 150, 100, 80, 50, 30, 10, 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

CO₂ 响应曲线测量条件:根据光响应曲线得到饱和光强,将光合有效辐射强度设置为 800 μmol · m⁻² · s⁻¹,利用 CO₂ 内置控制系统调节 CO₂ 浓度将其浓度梯度设置为 400,300,200,100,50,100,200,300,400,500,600,800,1 000,1 200,1 500 μmol · mol⁻¹。测量数据从仪器中导出,用 SPSS19.0 软件和 Microsoft EXCEL 软件进行统计分析和作图。

1.3 模型的选择与介绍

(1)非直角双曲线模型(Marshall *et al.*,1980; Dias-Filho,2002):

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

在光响应曲线拟合中, P_n 为净光合速率, φ 为表观量子效率, P_{\max} 为最大净光合速率, I 为光合有效辐射, k 为光响应曲角, R_d 为暗呼吸速率。在 CO₂ 响应曲线拟合中, φ 为羧化效率, I 记作 C_i 为 CO₂ 浓度, P_{\max} 为饱和 CO₂ 下的同化速率, R_d 记作 R_p , 为暗呼吸速率, k 为 CO₂ 响应曲角。

(2)直角双曲线模型(Cannell *et al.*,2002):

$$P_n = \frac{\varphi I P_{\max}}{\varphi I + P_{\max}} - R_d$$

光响应曲线拟合中, P_n 为净光合速率, φ 为表观量子效率, P_{\max} 为最大净光合速率, I 为光合有效辐射, R_d 为暗呼吸速率。CO₂ 响应曲线拟合中, φ 为羧化效率, P_{\max} 为饱和 CO₂ 下的同化速率, I 记作 C_i 为 CO₂ 浓度, R_d 记作 R_p , 为暗呼吸速率。

(3)直角双曲线改进模型(叶子飘等,2008;叶子飘,2007):

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

在光响应曲线拟合中, P_n 为净光合速率, I_c 为光补偿点, I 为光合有效辐射, α 为 $I=0$ 和 $I=I_c$ 时,两点连线的斜率, β 为修正系数, γ 等于光响应曲线初始斜率与最大净光合速率之比,即 $\gamma = \alpha/P_{\max}$ 。在 CO₂ 响应曲线拟合中, I_c 记作 Γ 为 CO₂ 补偿点, I 记作 C_i 为 CO₂ 浓度, α 为 $C_i=0$ 和 $C_i=\Gamma$ 时,两点连线的斜率, β 为修正系数, $\gamma = \alpha/P_{\max}$ 。

(4)指数函数光响应模型(Potvin *et al.*,1990):

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

在光响应曲线拟合中, P_n 为净光合速率, P_{\max} 为最大净光合速率,AQY 为表观量子效率, I 为光合有效辐射,LCP 为光补偿点。在 CO₂ 响应曲线拟合中,AQY 记 φ 为羧化效率, I 记作 C_i 为 CO₂ 浓

度,LCP 记作 Γ 为 CO₂ 补偿点。

(5)改进指数模型(陈卫英等,2012;Chen *et al.*,2011):

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

光响应曲线拟合中, P_n 为净光合速率, I 为光合有效辐射,当 $I=0$ 时, $R_d = \alpha - \gamma$,当 $P_n=0$ 时,光补偿点 $LCP = \frac{\ln(\alpha) - \ln(\gamma)}{\beta - \epsilon}$ 。任意光强下方程的倒数为 $P_n' = -\alpha\beta e^{(-\beta I)} - \gamma\epsilon e^{(-\epsilon I)}$,当 $I=0$ 时,光响应曲线在该点的斜率为内禀量子效率 $\varphi_0 = P_n'(I=0) = -\alpha\beta + \gamma\epsilon$ 。当 $\alpha\beta = \gamma\epsilon$ 时, $P_n'=0$,说明 P_n 存在最大值。在 CO₂ 响应曲线拟合中, I 记作 C_i 为 CO₂ 浓度,其推导过程同理于光响应曲线。

1.4 数据处理方法

分别将重复测量的光合一光响应和 CO₂ 响应对应测量数据求平均值。(1)光响应曲线中,数据分成两组,其中一组包括光强为 0~1 200 μmol · m⁻² · s⁻¹ 的 14 个值,用于非直角双曲线模型、直角双曲线模型、直角双曲线修正模型、指数模型和改进指数模型的拟合,得出的最适净光合速率 P_n 值为拟合值,参数估计用 SPSS 19.0 中非线性回归模块完成,利用 R²(决定系数)来衡量各个模型的适宜性。第二组数据为 1 500,1 800 和 2 000 μmol · m⁻² · s⁻¹ 的测量数据。根据前人研究,利用便携式光合作用测定系统测定在自然光照条件下进行测定时,每日的最大光照辐射很少超出 2 000 μmol · m⁻² · s⁻¹(陈根云等,2006;陈卫英等,2012),在高光照条件下,植物的光合速率反而下降从而产生光抑制的现象。因此,用具代表性的 1 500,1 800 和 2 000 μmol · m⁻² · s⁻¹ 光强的实测值来测试 5 个光响应模型的精确度,也称为检测值(Test values)。其光强对应的净光合速率可以根据各模型的拟合参数在模型方程式中算出,计算出来的 P_n 值为预测值。(2)在 CO₂ 响应曲线中,第一组数据为浓度梯度为 50,100,200,300,400,500,600,800,1 000,1 200,1 500 μmol · mol⁻¹ 的 11 个对应的测量数据用于模型拟合,第二组为 400,300,200,100 μmol · mol⁻¹ 浓度的测量数据,在此阶段曲线近似直线段且为重复测量数据因此用于检验模型精确度。为了更好地检验拟合和预测的精确度,特定义以下 2 个参数:均方误差和平均绝对误差。均方误差和平均绝对误差越小说明拟合值或预测值越接近实测值(Chen *et al.*,2011;杜荣蹇,2009)。

$$(1) \text{均方误差 (MSE): } MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2$$

$$(2) \text{平均绝对误差 (MAE): } MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |y_i - \hat{y}_i|$$

方程中 y_i 和 \hat{y}_i 分别代表实测值、检测值和拟合值、预测值。将五个模型的光合一光响应及 CO_2 响应对应的生理参数计算出来, 和实际测量值进行比较。

2 结果与分析

2.1 光合一光响应曲线拟合

模型拟合的 R^2 (决定系数) 排序顺序由大到小依次为改进指数模型、指数模型、非直角双曲线模型、直角双曲线改进模型、直角双曲线模型。MSE 和 MAE 越小说明拟合值或预测值越接近实测值, 结合图 1:A 和表 1, 拟合与实测值的 MSE、MAE 及预测与检测值的 MSE、MAE, 都是改进指数模型小于其他模型, 由此可得 5 个模型中改进指数模型拟合的光合一光响应曲线与实测值最接近。从图

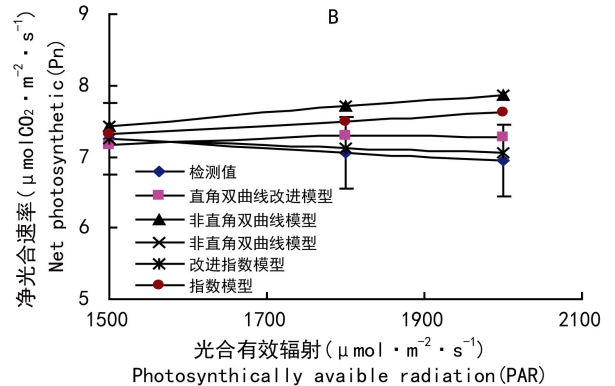
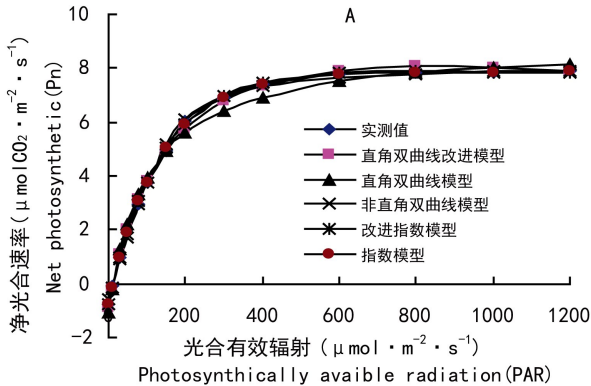


图 1 A. 5 种模型拟合的光合一光响应曲线; B. 检测值与预测值对比 B 中 PAR 为 1 500、1 800 和 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 对应的 P_n 为实测值和模型方程对应的预测值。误差棒: 平均值 \pm 标准误差, 表示 5 个个体植株实测 P_n 值的正负偏差。下同。

Fig. 1 A. Photosynthesis-light response curves of five fitted models; B. Comparison of test values and predicted values (B) the P_n of PAR at 1 500, 1 800 and 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ were measured values and predicted values of five fitted models' equations. Error bars: Mean \pm SE, represent positive and negative deviation of measurements on individual leaves (5 measurements per plant). The same below.

明植物表观量子效率 (AQY) 值一般在 0.04~0.07 之间, 本实验运用 5 种光合模型得出的 AQY 约在此范围。从各模式的拟合值与实测值的各项生理参数比较得出指数模型更接近实测值。

2.2 光合- CO_2 响应曲线拟合

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、直角双曲线改进模型、指数模

型; B 中看出, 改进指数模型和直角双曲线改进模型在高光照强度时, P_n 值随着 PAR 的增加而下降; 直角双曲线模型、非直角双曲线模型的预测值比实测值要高且随着光强的增加而不断增加, 明显大于对应的实测值。结合表 1 和图 1: B 虽然指数模型、非直角双曲线模型的拟合决定系数较好, 但出现了过拟合现象, 即拟合的结果较好, 但预测值和实测值相比差异太大 (Chen *et al.*, 2011)。这表明指数模型、非直角双曲线模型和指数模型并没有反映出植物暴露在高光强下, P_n 值随着 PAR 的增加而下降的生理现象即光抑制现象, 该点的临界点称为植物的光饱和点 (LSP)。因此, 可以通过改进指数模型和直角双曲线改进模型直接计算出 P_{max} 和 LSP。

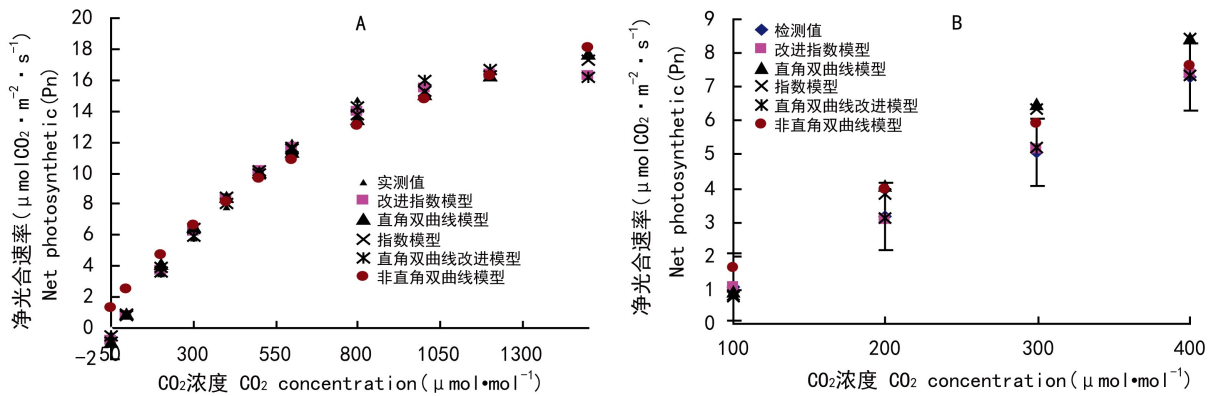
由表 1 可见, 所有模型得出的光补偿点均与实测值接近; 改进指数模型和直角双曲线改进模型计算出的光饱和点与实测值接近; 最大净光合速率除改进指数模型与直角双曲线改进模型和实测值比较接近外; 其他模型都不同程度的大于实测值; 暗呼吸速率只有改进指数模型与实测值相近且为负值, 其他模型的都大于实测值; 冷生平等 (2000) 的研究表

型、直角双曲线模型非直角双曲线模型, 由图 2: A 可见五个模型中改进指数模型拟合的 CO_2 响应曲线与实测值最接近。拟合值与实测值的 MSE、MAE 的排序顺序从小到大依次是改进指数模型、直角双曲线改进模型、指数模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型。无论是拟合与实测值的 MSE、MAE, 还是预测与检测值的 MSE、MAE, 都是改进

表 1 五个模型精确度及各项光合参数与实测值的对比

Table 1 Comparison of the accuracy and photosynthetic parameters of five models with measured values

参数 Parameter	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	0.996	0.999	0.998	0.986
Fitted MSE	—	0.078	0.119	0.093	0.094	0.291
Fitted MAE	—	0.235	0.289	0.257	0.469	0.258
Tested MSE	—	0.234	0.828	1.701	21.023	1.101
Tested MAE	—	0.431	0.819	1.768	4.577	1.267
LCP	≈10	12.515	12.436	12.658	12.255	12.136
LSP	≈800	797.299	848.519	—	—	—
P _{max}	8.012	7.879	8.261	8.644	8.728	10.030
Rd	-0.361	-0.752	0.896	0.775	0.600	1.083
AQY	—	0.061	0.067	0.064	0.049	0.079
k	—	—	—	—	0.850	—

注：LCP, 光补偿点；LSP, 光饱和点；P_{max}, 最大净光合速率；Rd, 暗呼吸速率；AQY, 内禀量子效率；k, 曲角。Note: LCP, light compensation point; LSP, light saturation point; P_{max}, maximum net photosynthetic rate; Rd, rate of dark respiration; AQY, intrinsic quantum yield; k, curvature of light response curve.图 2 A. 五种模型拟合的光合-CO₂ 响应曲线；B. 检测值与预测值对比 B 中 CO₂ 浓度 400,300,200,100 μmol·mol⁻¹ 对应的 P_n 为实测值和模型方程对应的预测值。Fig. 2 A. Photosynthesis-CO₂ response curves of five fitted models; B. Comparison of test values and predicted values (B) the P_n of CO₂ concentration at 400,300,200,100 μmol·mol⁻¹ were measured values and predicted values of five fitted models' equations.

指数模型小于其他模型。由图 2:A 实测值和改进指数模型及直角双曲线改进模型的曲线可见,在饱和 CO₂ 浓度前紫茉莉叶片对 CO₂ 利用较为充分,曲线接近直线上升,叶片的净光合速率随着 CO₂ 浓度的增加而逐渐增大并趋于饱和,在 1 400 μmol·mol⁻¹ 时有下降趋势。紫茉莉的初始羧化酶固定 CO₂ 的能力较强,一定范围内升高 CO₂ 浓度对其光合作用有促进作用,超过 CO₂ 饱和点之后,CO₂ 浓度的继续升高对光合作用已无贡献。由表 2 可知,用改进指数模型拟合紫茉莉的饱和 CO₂ 浓度和最大光合能力与实测值最接近。CO₂ 补偿点除非直角双曲线模型与实测值差距太大外,其他与实测值较接近。羧化效率反应了植物叶片对 CO₂ 的利用情况,羧化效率越高,说明光合作用对 CO₂ 的利用越充分(林栋等,2010)。根据图 2:A 与表 2 改进指数模型

所计算出的羧化效率更符合实测值的反应曲线。

3 讨论

从光合一光响应曲线上可以估计植物的光合参数如植物的光补偿点,光饱和点,最大表观光能利用效率或量子效率,暗呼吸速率及最大光合速率。本实验通过改进指数模型的拟合得出紫茉莉的饱和光强为 797.299 μmol·m⁻²·s⁻¹,最大净光合速率为 7.879 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹,光补偿点为 12.515 μmol·m⁻²·s⁻¹,暗呼吸速率为 -0.752 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹,这些参数的值都较低。蒋高明等(2004)认为大体上阴生植物的 LCP < 20 μmol·m⁻²·s⁻¹ 或更低,LSP 为 500~1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹;光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率的值都较低的植物属于

表 2 五个模型精确度及各项光合参数与实测值的对比

Table 2 Comparison of the accuracy and photosynthetic parameters of five models with measured values

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	0.995	0.990	0.984	0.986
Fitted MSE	—	0.059	0.149	0.341	1.445	0.572
Fitted MAE	—	0.205	0.325	0.512	1.045	0.638
Tested MSE	—	0.007	0.029	0.863	0.459	1.029
Tested MAE	—	0.074	0.147	0.837	0.647	0.898
Γ	≈ 60	66.987	70.711	74.154	43.490	73.233
C_{sp}	≈ 1200	1264.447	1284.043	—	—	—
P_{max}	16.437	16.783	16.750	21.310	39.230	29.329
Rp	≈ -1	-2.508	1.935	2.738	0.842	3.117
φ	—	0.029	0.025	0.039	0.019	0.012
k	—	—	—	—	1.234	—

注: Γ . CO_2 补偿点; C_{sp} . CO_2 饱和点; P_{max} . 最大光合能力; Rp . 光呼吸速率; φ . 羧化效率; k . 曲角。

Note: Γ . CO_2 compensation point; C_{sat} . CO_2 saturation point; P_{max} . maximum net photosynthetic capacity; Rp . rate of light respiration; φ . carboxylation rate; k . curvature of CO_2 response curve.

喜阴植物,能充分地利用弱光进行光合作用。由此表明,紫茉莉属于耐阴植物,能够充分的利用弱光进行光合作用,而在高光强下往往有脱叶现象。这与野外调查中紫茉莉一般分布在阴湿树荫和沟壑中及喜温暖湿润和半阴环境的结果相一致。因此,在紫茉莉的栽培实验中当 PAR 超过 LSP 时,为了避免植物产生光抑制,应采取遮荫的办法来保证植物正常的光合作用。5 个模型中只有改进指数和直角双曲线改进模型能描述净光合速率值在 PAR 超过 LSP 后,随 PAR 的上升而下降的过程,符合植物的生理生长规律。此外,运用均方误差和平均绝对误差来检验 5 个模型的精确度,分析结果表明拟合和预测的 MES 、 MAE ,都是改进指数模型小于其他模型,这与陈卫英等(2012)将改进指数模型应用于 C_3 、 C_4 植物的光合一光响应曲线得出该模型具有较高精确性和适宜性的结果是一致的。

CO_2 浓度上升引起植物光合作用的变化,光合作用的变化又会对 CO_2 浓度产生反馈作用(张道允等,2007;刘玉梅等,2007)。由光合- CO_2 响应曲线可得 CO_2 饱和点、 CO_2 补偿点、羧化效率、光呼吸速率等生理参数。紫茉莉的 CO_2 饱和点较高而补偿点较低说明其在饱和光条件,低 CO_2 浓度下就能进行光合作用,进行有机物种的积累;环境 CO_2 浓度的升高对紫茉莉光合速率的提高有很大的作用,且 CO_2 饱和点越高对环境的适应能力较强,这与前人研究紫茉莉能净化空气的生理特性的结论及紫茉莉是我国广为种植的花卉现象一致。当 CO_2 浓度为 $0\sim 1\ 000\ \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时,在 CO_2 固定过程中,受 Rubisco 消化 RuBP 能力的制约,此时光合能力迅

速增加,几乎呈直线上升;当 CO_2 浓度 $1\ 000\ \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时,受 RuBP 再生时光合电子传递生成 ATP 及 NADPH 能力的制约,光合速率随着 CO_2 浓度的增高而缓慢提高;当 CO_2 浓度大于 $1\ 200\ \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时,此时淀粉的合成过程中受到了磷酸三碳糖消化能力及光合磷酸化过程中 Pi 再生能力的制约,出现了 CO_2 饱和现象(叶子飘等,2009)。用于拟合的 5 个模型中,只有改进指数模型和直角双曲线改进模型显示 CO_2 饱和现象。此外,运用均方误差和平均绝对误差来检验 5 个模型的精确度,实验分析结果表明拟合和预测的 MES 、 MAE ,都是改进指数模型小于其他模型;指数模型虽拟合系数较好,但其预测值的 MSE 、 MAE 较大同理光合一光响应模型也出现了过拟合现象。

综上所述,改进指数模型为紫茉莉光合一光响应及 CO_2 响应曲线研究的最佳模型,这对进一步研究紫茉莉的光合特性具有重要的意义。

参考文献:

- 李凌智. 2010. 新疆紫茉莉黄酮类化合物及色素的初步研究 [D]. 新疆:新疆大学
- 刘家女. 2008. 镭超累积花卉植物的识别及其化学强化 [D]. 辽宁:东北大学
- 杜荣骞. 2009. 生物统计学 [M]. 北京:高等教育出版社:152—153
- 蒋高明. 2004. 植物生理生态学 [M]. 北京:高等教育出版社:57—65
- Cammue BP, De-Bolle MF, Terras FR, et al. 1992. Isolation and characterization of a novel class of plant antimicrobial peptides from *Mirabilis jalapa* L. seeds [J]. *J Biol Chem*, **267** (4): 2 228—2 233
- Cannell MGR, Thornley JHM. 1998. Temperature and CO_2 responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis [J]. *Ann*

- Bot. **82**:883—892
- Caumo A, Vicini P, Zachwieja JJ, Avogaro A, et al. 1999. Under-modeling affects minimal model indexes: insights from a two-compartment model[J]. *Am J Physiol-Endocrinol Metab*, **276**: 1 171—1 193
- Chen GY(陈根云), Yu GL(俞冠路), Chen Y(陈悦), et al. 2006. Exploring the observation methods of photosynthetic response to light and carbon dioxide(光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨)[J]. *J Plant Phys & Mol Biol(植物生理与分子生物学学报)*, **32**(6):691—696
- Chen WY(陈卫英), Chen ZY(陈真勇), Luo FY(罗辅燕), et al. 2012. Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve(光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较)[J]. *J Plant Ecol(植物生态学报)*, **36**(12):1 277—1 285
- Chen X(陈香), Hu XH(胡雪华), Xiao YA(肖宜安), et al. 2008. Floral syndrome and breeding system of *Mirabilis jalapa* L.(紫茉莉的花部综合特征与繁育系统)[J]. *Chin J Ecol(生态学杂志)*, **27**(10):1 653—1 658
- Chen ZY, Peng ZS, Yang J, et al. 2011. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. [J]. *Photosynthetica*, **49**:467—471
- Dias-Filho MB. 2002. Photosynthetic light response of the C₄ grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade[J]. *Sci Agric*, **59**:65—68
- He SS(何绍雄), Cao JP(曹鉴萍), Huang TH(黄团华). 1986. Computing methods of parameters in nonlinear compartmental Models(非线性房室模型参数计算法)[J]. *J Num Methods Comp Appl(数值计算与计算机应用)*, **3**(9):147—150
- Luo NS(罗南书). 2011. Effects of drought stress on seed germination and seedling growth of *Mirabilis jalapa* L.(干旱胁迫对紫茉莉种子萌发及幼苗生长的影响)[J]. *Hunan Agric Sci(湖南农业科学)*, **23**:114—116
- Kuang JL(邝嘉乐). 2007. Study on the antidiabetic chemical constituents of *Mirabilis Jalapa* L.(紫茉莉根治糖尿病化学成分研究)[D]. 广东:广东药学院
- Leng PS(冷平生), Yang XH(杨晓红), Hu Y(胡月), et al. 2000. Studies on the characteristics of photosynthesis and transpiration of five gardening trees(5种园林树木的光合和蒸腾特性的研究)[J]. *J Beijing Agric Coll(北京农学院学报)*, **15**(4):13—18
- Lin D(林栋), Ma HL(马晖岭), Feng CY(冯朝阳), et al. 2010. Response of transpiration characteristics and water use efficiency of *Helianthus tuberoses* to the enhancement of simulated photosynthetic radiation and CO₂ enrichment(菊芋蒸腾特性与水分利用效率对光辐射和 CO₂ 浓度变化的响应)[J]. *J Des Res(中国沙漠)*, **30**(1):74—78
- Liu YM(刘玉梅), Wang YC(王云诚), Yu XC(于贤昌), et al. 2007. Mathematic models of cucumber net photosynthesis rate responding to CO₂ concentration, temperature, and illumination intensity(黄瓜单叶净光合速率对二氧化碳浓度、温度和光照强度响应模型)[J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **18**(4):883—887
- Luo P(罗培), Shen K(谌柯), Liu H(刘辉), et al. 2007. Land use change and driving forces in farming district of suburb: A case study in Gaoping district of Nanchong City(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]. *Res Sci(资源科学)*, **29**(4):6—10
- Marshall B, Biscoe PV. 1980. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance[J]. *J Exptl Bot*, **120**:29—39
- Potvin C, Lechowicz MJ, Tardie S. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures[J]. *Ecology*, **71**:1 389—1 400
- Xu DQ(许大全). 2006. Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis(光合作用测定及研究中一些值得注意的问题)[J]. *Plant Physiol Comm(植物生理学通讯)*, **32**(6):691—696
- Ye ZP(叶子飘), Gao J(高俊). 2009. Application of a new model of light response and CO₂ response of photosynthesis in *Salvia miltiorrhiza*(光响应和 CO₂ 响应新模型在丹参中的应用)[J]. *J Northwest A & F Univ(西北农林科技大学学报)*, **37**(1):129—134
- Zhan J(占杰). 2009. Markov random fields prior guided PET reconstruction and paramete estimate(基于 MRF 先验的 PET 图像重建与动力学参数估计)[D]. 广州:南方医科大学
- Zhang DY(张道允), Xu DQ(许大全). 2007. The mechanisms of plant photosynthetic acclimation to elevated CO₂ concentration(植物光合作用对 CO₂ 浓度增高的适应机制)[J]. *J Plant Physiol Mol Biol(植物生理与分子生物学学报)*, **33**(6):463—470
- Zhou JY(周吉银), Tang XF(唐小飞), Zhou SW(周世文), et al. 2011. The study overview on the extraction methods, chemical constituents and pharmacological effect of *Mirabilis Jalapa* L.(紫茉莉提取方法、化学成分及药理作用研究概述)[J]. *Chin J Hosp Pharm(中国医院药学杂志)*, **16**:284—287

(上接第 886 页 Continue from page 886)

- Wu HF(吴海峰), Song ZJ(宋志军), Zhu HJ(朱华结), et al. 2011. Chemical constituents of *Meconopsis punicea*(藏药红花绿绒蒿的化学成分)[J]. *Nat Prod Res Dev(天然产物研究与开发)*, **23**(2):202—207
- Xu XD(许旭东), Hu XR(胡晓茹), Yuan JQ(袁经权), et al. 2008. Studies on chemical constituents of *Sarcandra glabra*(草珊瑚中香豆素化学成分研究)[J]. *Chin J Chin Mat Med(中国中药杂志)*, **33**(8):900—902
- Xu W(徐蔚), Song QS(宋启示), Wang P(王培), et al. 2010. Chemical constituents of the leaves and twigs of *Ficus hispida*(对叶榕叶和细枝的化学成分研究)[J]. *Nat Prod Res Dev(天然产物研究与开发)*, **22**(6):1 003—1 005
- Zhu XD, Dong XJ, Wang YF, et al. 2005. Phenolic compounds from *Viburnum cylindricum*[J]. *Helv Chim Acta*, **88**(2):339—342