



乐昌含笑幼苗在不同光照环境下的光响应模型拟合分析

周欢, 韦如萍, 李吉跃, 苏艳, 胡德活, 郑会全

引用本文:

周欢, 韦如萍, 李吉跃, 苏艳, 胡德活, 郑会全. 乐昌含笑幼苗在不同光照环境下的光响应模型拟合分析[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(4): 531–539.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4777>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[温州地区主栽蓝莓品种叶片饱和光强的研究](#)

Studies on Light Saturation Point of Main Blueberry Cultivars in Wenzhou

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 399–406 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3845>

[岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究](#)

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 187–194 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

[乐昌含笑不同家系的叶形态与生长差异分析](#)

Analysis of Leaf Morphology and Growth Differences among *Michelia chapensis* Families

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 503–508 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4331>

[氮素形态对铁线莲光合特性及氮代谢的影响](#)

Effect of Nitrogen Forms on Photosynthetic Characteristics and Nitrogen Metabolism of *Clematis*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 276–284 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4281>

[华南地区裸子植物与被子植物季节性水分利用的比较研究](#)

Comparative Studies on Seasonal Water Use of Gymnosperms and Angiosperms in South China

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 463–471 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4179>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

乐昌含笑幼苗在不同光照环境下的光响应模型拟合分析

周欢^{1,2}, 韦如萍², 李吉跃¹, 苏艳¹, 胡德活², 郑会全^{2*}

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广州 510642; 2. 广东省林业科学研究院, 广东省森林培育与保护利用重点实验室, 广州 510520)

摘要: 为探究不同光强下乐昌含笑(*Michelia chapensis*)光响应特征及光响应模型的适用性, 以乐昌含笑 1 a 生幼苗为试材, 设置 5 种光强 100%、70%、50%、30%、10% 全光照处理, 测定其光响应曲线, 并采用直角双曲线模型(RH)、非直角双曲线模型(NRH)、指数模型(EM)、修正直角双曲线模型(MRH)及修正指数模型(MEM) 5 种模型对其进行拟合, 进而利用 R_a^2 、均方误差(MSE)、平均绝对误差(MAE)结合光合参数实测值与拟合值对 5 种模型拟合效果进行综合评价。结果表明, 应用 RH、NRH 和 EM 模型拟合不同光强下乐昌含笑光响应曲线不符合其光合-光响应特征; MRH 模型拟合的各项光合参数与实测值最为接近, MEM 模型次之。因此, MRH 模型具有较高的拟合精度和适用性, 是拟合不同光强下乐昌含笑幼苗光合-光响应特征的最适模型。

关键词: 乐昌含笑; 光照强度; 光合作用; 光响应曲线; 光响应模型

doi: 10.11926/jtsb.4777

Fitting Analysis of Light Response Models of *Michelia chapensis* Seedlings Under Different Light Environments

ZHOU Huan^{1,2}, WEI Ruping², LI Jiyue¹, SU Yan¹, HU Dehuo², ZHENG Huiquan^{2*}

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, College of Forestry and Landscape Architecture, Guangzhou 510642, China; 2. Guangdong Academy of Forestry, Guangdong Provincial Key Lab. of Silviculture, Protection and Utilization, Guangzhou 510520, China)

Abstract: To elucidate the light response characteristics and the applicability of the light response model of *Michelia chapensis* under different light intensities, one-year-old *M. chapensis* seedlings were grown under five light intensities, including 100%, 70%, 50%, 30% and 10% of nature light. The light response curves were measured and fitted by five models, such as rectangular hyperbola model (RH), nonrectangular hyperbola model (NRH), exponential model (EM), modified rectangular hyperbola model (MRH) and modified exponential model (MEM). Then, the fitting effects of the five models were comprehensively evaluated by using R_a^2 , MAE and MSE combined with the measured values and fitting values of photosynthetic parameters. The results showed that the light response curves of *M. chapensis* under different light intensities fitted by RH, NRH and EM model did not conform to its photosynthetic-light response characteristics. The photosynthetic parameters fitted by the MRH models were the closest to the measured values, followed by the MEM model. Therefore, the MRH model has high fitting accuracy and applicability and is the most suitable model for fitting the photosynthetic light response characteristics of *M. chapensis* under different light intensities.

收稿日期: 2023-02-10 接受日期: 2023-04-25

基金项目: 广东省林业科技创新项目(2022KJCX010)资助

This work was supported by the Special Program for Forestry Science and Technology Innovation in Guangdong (Grant No. 2022KJCX010).

作者简介: 周欢(1998年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为森林培育。E-mail: ZhouHuanbjyx@outlook.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenghq@sinogaf.cn

Key words: *Michelia chapensis*; Light intensity; Photosynthesis; Light response curve; Light response model

乐昌含笑(*Michelia chapensis*)为木兰科(Magnoliaceae)含笑属常绿高大乔木, 树体高大, 干形通直, 树姿优美, 材质细致, 在用材、园林绿化、观赏等方面具有广阔的应用前景^[1]。乐昌含笑目前分布及栽培区广阔, 自然生长于林窗下, 人工栽植时喜光, 但苗期偏喜阴^[2]。在造林时, 一般选择与其他树种套种或混交^[3]。由此可见, 光强是影响乐昌含笑生长的重要因素。当前, 关于乐昌含笑的研究多集中于种群分布^[1]、选育^[4]、苗木繁育^[5]、引种栽培^[6]、化学成分及其药理作用^[7]等方面, 在光合特性方面的研究较少, 尤其是对光响应模型适用性的研究更是鲜有报道。

光合作用是植物光能吸收和物质生产的唯一途径, 而光是植物光合作用中不可或缺的能量来源^[8]。因此, 光对植物的生长发育及形态建成至关重要, 光合作用-光响应曲线也一直是胁迫生理学和植物生态学研究的热点^[9-10]。光合作用-光响应曲线描述了植物净光合速率(P_n)与光合有效辐射(PAR)的关系, 是植物光合作用对光照强度的集中响应。通过光响应曲线的拟合可以估算最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)等重要的光合生理参数^[11], 这些参数在一定程度上表征了植物生理代谢和物质积累的持续能力, 也反映了植物对外界环境的适应能力。为了直观且定量研究光合作用对光照强度的响应过程, 国内外学者建立了许多拟合光响应曲线的数学模型, 主要包括直角双曲线模型(RH)^[12]、非直角双曲线模型(NRH)^[13]、指数模型(EM)^[14]、修正直角双曲线模型(MRH)^[15]和修正指数模型(MEM)^[16]等。其中, 早期以 RH 和 NRH 模型应用最为广泛^[17-18]。然而在实际应用中发现, RH 和 NRH 模型均属于无极值型曲线, 在应用时求解所得最大净光合速率远大于实测值, 且无法准确描述高光强下植物光合作用受到制约的现象^[12-13]。EM 模型较上述 2 种模型在概念和参数化上更简单, 但仍不能准确求解光抑制型数据。针对这些问题, 叶子飘等^[15]对 RH 模型进行改进并创建了新的模型——修正直角双曲线模型(MRH), 陈兰英等^[16]则基于二房室动力模型重新构建了修正指数模型(MEM)。目前, 诸多学者将这 2 种修正模型应用于刺楸(*Kalopanax septemlobus*)^[19]、落叶松(*Larix gmelinii*)^[20]、沙棘属(*Hippophae*)植物^[21]、大豆(*Glycine max*)^[22]等乔灌木及农作物的光

合-光响应特征和其他模型比较的研究中, 认为其对光抑制型数据的拟合效果优于其他模型, 且更符合植物的光响应特征。然而, 这 2 种模型尚未应用于乐昌含笑光响应特征的研究中, 其是否适用于不同光强下的乐昌含笑还不明晰, 因此有必要将这 2 种修正模型与传统模型进行拟合比较, 并探明其在实际研究中的适用性和局限性。

鉴于此, 本研究以乐昌含笑 1 a 生幼苗为试验材料, 历时 1 a 不同的光强处理, 选用 RH、NRH、EM、MRH 和 MEM 模型对其光合生理特征进行拟合, 并比较和验证 MRH 和 MEM 模型与传统的 RH、NRH 和 EM 模型在描述不同光强下乐昌含笑光响应曲线时的适用性和精确度, 以为含笑属植物(乐昌含笑)的光合生理研究和林间栽培光照强度的选择提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于广东省广州市天河区广东省林业科学研究院苗圃场(113°22' E, 23°11' N), 海拔 25 m, 属南亚热带季风气候, 年均气温 23 °C, 年日照时数为 1 803~1 960 h, 年降雨量约 1 677 mm, 平均相对湿度 69%。

1.2 材料和设计

在苗圃采用土培盆栽法开展试验。选取长势相近、健康无病虫害的 1 a 生乐昌含笑苗(株高 63.1~66.7 cm, 地径 7.11~7.81 mm)移栽进育苗袋中(泥炭土:黄泥:蛭石为 4:5:1), 缓苗后置于遮荫棚中进行不同光强处理, 试验共设置 5 个光强梯度, 以 100% 全自然光照为对照(CK), 采用黑色遮荫网和竹架架设遮荫棚(长 3 m、宽 1.5 m、高 1.8 m), 通过不同针数的黑色遮荫网调节模拟光强, 控制对应的光强分别为 70%全光照(T1)、50%全光照(T2)、30%全光照(T3)、10%全光照(T4), 试验周期 1 a。光照强度根据 LI-250A 光照计(Li-cor Inc.USA)记录数据所得。不同处理呈块状随机排列, 每处理参试苗木总数为 60 株, 苗木呈行列式摆放, 叶片互不重叠。试验期间, 各处理苗木管护措施保持一致。

1.3 光响应曲线测定

历时 1 a 试验处理后, 选择晴朗无风的天气, 在

上午 9:00—12:00, 每处理随机选取 6 株幼苗, 每株选择从上往下的第 3~5 片健康完整功能叶, 使用 LI-6800 便携式光合测定仪(Li-cor Inc. USA)测定各处理乐昌含笑叶片的光响应曲线。根据外界环境参数和预实验结果, 测定时, 以 CO₂ 小钢瓶为气源, 将光合测定仪的 CO₂ 浓度稳定在 400 μmol/(m²·s), 设置叶室温度为 30 °C, 空气流速则为 500 μmol/s, 样本室相对湿度控制在 55%左右, 采用红蓝光源将光合有效辐射强度梯度设置为: 2 000、1 800、1 500、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、0 μmol/(m²·s)。测量前将光合测定仪的近饱和和光合有效辐射(PAR)设置为 1 500 μmol/(m²·s), 待诱导 20~30 min 后, 运行自动测量程序开始测定, 设置每个光强梯度诱导时间为 120~180 s, 且每次计数后自动校准。

1.4 光响应曲线拟合模型

本研究选用直角双曲线模型(RH)、非直角双曲线模型(NRH)、指数模型(EM)、修正直角双曲线模型(MRH)和修正指数模型(MEM)拟合不同光照强度下乐昌含笑的光响应曲线, 并对估算得到的光合参数进行对比分析。

RH 模型: $P_n(I) = \frac{\alpha I P_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - R_d$; NRH 模型:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4\theta I \alpha P_{n\max}}}{2\theta} - R_d;$$

EM 模型: $P_n(I) = P_{n\max} [1 - C_0 e^{(-\alpha I / P_{n\max})}]$; MRH 模

型: $P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - R_d)$; MEM 模型: $P_n(I) =$

$\lambda e^{-\beta I} - \gamma e^{-\xi I}$; 式中, $P_n(I)$ 为净光合速率[μmol/(m²·s)];

$P_{n\max}$ 为最大净光合速率[μmol/(m²·s)]; I 为光合有效辐射[μmol/(m²·s)]; R_d 为暗呼吸速率[μmol/(m²·s)]; α 为初始量子效率; θ 为光响应曲角; 计算光合生理指标所需参数均大于 0^[23]。RH 和 NRH 模型中, 表观量子效率(AQE)为 $I=0$ 和 $I=200$ 两点间线性方程的斜率, $I_m = (P_{n\max} + R_d) / AQE$, $I_c = R_d / AQE$, I_m 和 I_c 分别为光饱和点和光补偿点; EM 模型中, α 和 C_0 无实际意义, 二者乘积为曲线的初始斜率, 假设 P_n 为 0.99 $P_{n\max}$ 时所对应的光强为饱和光强, $I_m = P_{n\max} \ln(100C_0) / \alpha$, $I_c = P_{n\max} \ln(C_0) / \alpha$; MRH 模型中, β 为光抑制系数, γ 为饱和系数; MEM 模型中, λ 、 β 、

γ 和 ξ 为模型参数, 无生理学意义。

1.5 数据统计分析

根据前期研究结果表明, 采用 LI-6800 便携式光合测定仪进行测定时, 每日自然光照的最大光合有效辐射很少超出 2 000 μmol/(m²·s), 并且光照过强会导致乐昌含笑幼苗出现光抑制现象^[24]。因此, 将测得光合-光响应曲线的数据分为 2 组, 0~1 200 μmol/(m²·s) 所对应的 P_n 为第一组数据, 也称为实测值, 利用 RH、NRH、EM、MRH 和 MEM 模型对其进行拟合, 并得到拟合值, 参数估计使用 SPSS 26.0 中非线性回归模块完成。将具代表性的 1 500、1 800 和 2 000 μmol/(m²·s) 所对应的 P_n 为第二组数据, 也称为检测值, 用于检测 5 种模型拟合优度, 并根据各模型拟合参数计算出对应的 P_n , 即预测值。为了更准确的检验 5 种模型的拟合精度, 本研究选用修正相关系数(R_a^2)、均方误差(MSE)和平均绝对误差(MAE)等 3 个指标进行拟合精度比较。

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y}_i)^2}$$

$$R_a^2 = 1 - (1 - R^2)(n-1)/(n-p)$$

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

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

式中, y_i 为实测值和检测值; \hat{y}_i 为拟合值和预测值; n 为样本数; p 为参数个数。

2 结果和分析

2.1 光合-光响应过程

从图 1 可见, 乐昌含笑在不同光强下的光响应曲线变化趋势基本一致。在较低光合有效辐射[PAR ≤ 200 μmol/(m²·s)]时, 净光合速率随着 PAR 的上升呈线性增大; 随着 PAR 的持续增强, 各处理植株 P_n 呈缓慢上升趋势, 直至 PAR 上升至光饱和点后, P_n 逐渐趋于饱和; 而当 PAR 继续上升时, P_n 略有下降趋势, 出现光抑制现象。

2.2 光响应曲线模型拟合效果比较

采用 5 种模型对乐昌含笑的光响应曲线进行拟合, 并对其拟合精度(图 2)进行评估, 结果表明, 在

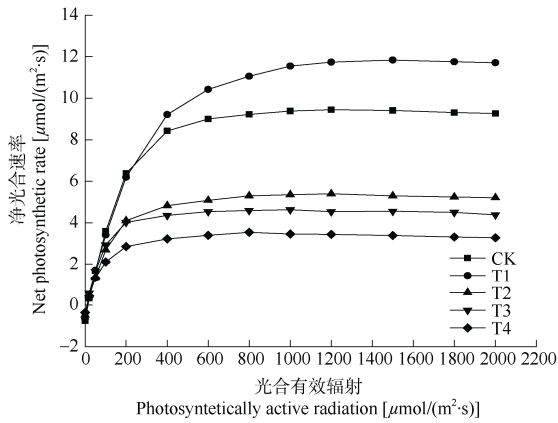


图 1 不同光强下乐昌含笑的光响应曲线。CK、T1、T2、T3、T4 分别为 100% (对照)、70%、50%、30%、10% 全光照。下同
 Fig. 1 Light response curves of *Michelia chapensis* under different light intensities. CK, T1, T2, T3 and T4 were exposed to 100% (control), 70%, 50%, 30% and 10% full light, respectively. The same below

不同光强处理下, NRH、EM、MRH 和 MEM 模型对乐昌含笑光响应曲线的拟合度均较好, 修正的相关系数(R_a^2)均大于 0.99, 明显优于 RH 模型。但仅 R_a^2 并不能准确反映模型的拟合精度, 本研究引入均方误差(MSE)和平均绝对误差(MAE)对各类模型的拟合精度进行进一步验证, 通常 MSE 和 MAE 越小, 模型的拟合精度越高。因此, 在 100%全光照(CK)下, NRH 模型对拟合值的估计效果最好, 其次是 EM 模型, 而从预测值方面分析, MEM 模型拟合效果最优, MRH 模型次之。在 70%(T1)和 50%全光照(T2)处理下, MRH 模型拟合的乐昌含笑光响应曲线的变化趋势与实测曲线基本一致, 拟合效果优于其他 4 种模型, 其中, RH 模型的拟合值与实测值最为不符, 在 $PAR \geq 1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 与实测值走势偏离最大, 拟合效果较差。在 30%全光照(T3)处理下, NRH

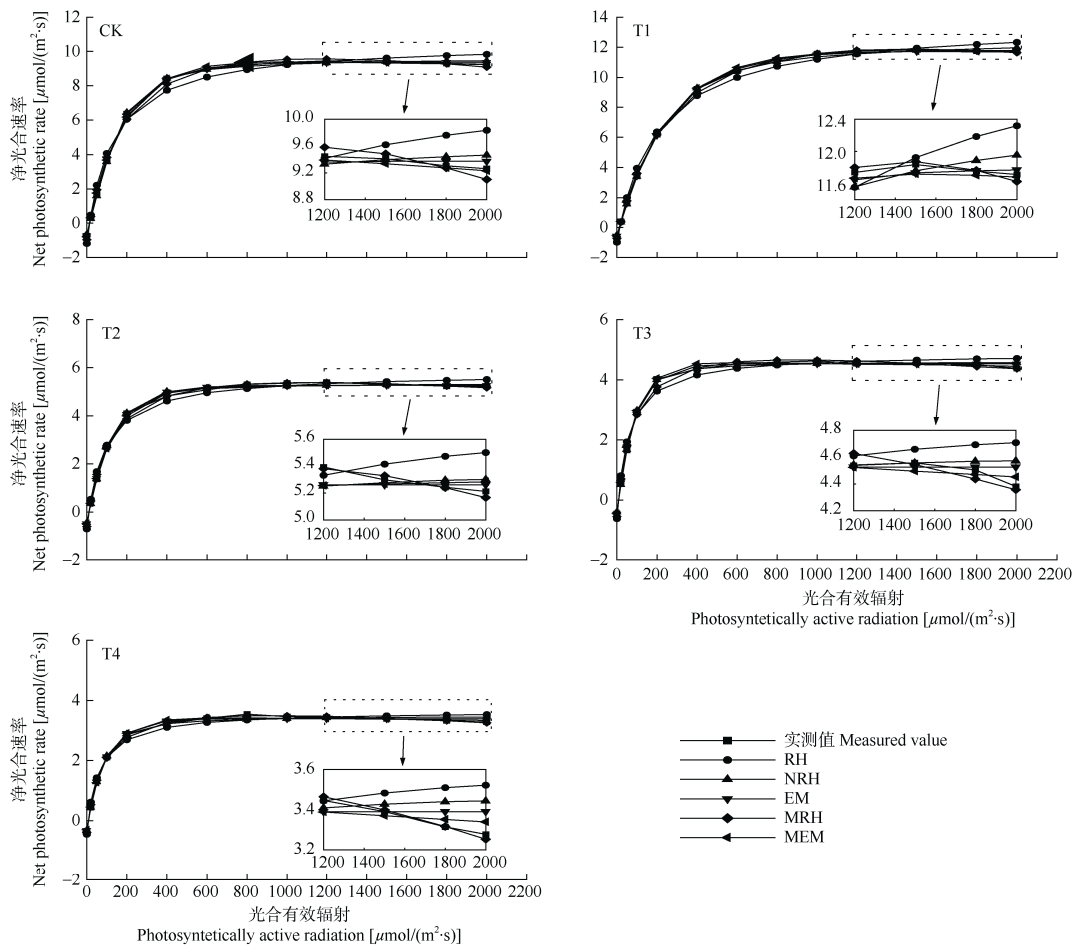


图 2 不同模型对乐昌含笑在不同光强下的光响应曲线的拟合效果比较。RH: 直角双曲线模型; NRH: 非直角双曲线模型; EM: 指数模型; MRH: 修正直角双曲线模型; MEM: 修正指数模型。
 Fig. 2 Comparison of light response curve fitting effects of different models on *Michelia chapensis* under different light intensities. RH: Rectangular hyperbola model; NRH: Nonrectangular hyperbola model; EM: Exponential model; MRH: Modified rectangular hyperbola model; MEM: Modified exponential model.

和 MEM 模型分别对拟合值和预测值的估算更加准确。在 10%全光照(T4)处理下, MRH 模型对拟合值和预测值有更好的估计效果, MEM 模型次之。不同光强处理下, 在 $PAR < 1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 除 RH 模型外, 其他 4 种模型对乐昌含笑光响应曲线的拟合均达到精度标准, 其中, NRH 和 MRH 模型估算的拟合值与实测值变化趋势最为接近, 精确度与适用性均较好; 在 $PAR \geq 1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, MRH 和 MEM 模型预测值变化趋势与检测值最为相符, 且预测结果优于拟合结果, RH 和 NRH 则出现过拟合现象。

2.3 光响应曲线模型拟合的光合参数比较

除模型拟合精度外, 还需对各模型拟合的光合参数(表 1)进行比较来评估模型的优劣。结果表明,

在拟合乐昌含笑在不同光强下的光响应曲线时, MRH 模型对最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)和光饱和点(LSP)值的估计效果最好, 其次是 MEM 模型。此外, 其他 3 种模型的估算结果均不同程度的偏离实测值, 其中 RH 和 NRH 模型拟合所得 $P_{n\text{max}}$ 值均大于实测值, LSP 值均远小于实测值。MEM 模型估算的 R_d 值与实测值最为接近, NRH 和 MRH 模型次之, 而 RH 和 EM 模型对 R_d 值的估计结果均出现高估现象, 其中 EM 模型对 R_d 值求解最差。利用 NRH 模型求解 LCP 值与实际测量值最为相符, 其次是 MRH 模型、MEM 模型、RH 模型、EM 模型。在 CK 和 T1 处理下, 5 种模型估算所得 AQE 值为 0.03~0.05, 而其他处理的 AQE 值均小于 0.03。

表 1 不同光强下乐昌含笑光合参数实测值与拟合值对比

Table 1 Comparison of measured and fitted photosynthetic parameters of *Michelia chapensis* under different light intensities

处理 Treatment	模型 Model	暗呼吸速率 R_d [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光饱和点 LSP [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光补偿点 LCP [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	表观量子效率 AQE
CK	实测值 Measured value	0.760±0.097	9.520±1.047	1200.000±233.238	13.922±2.023	-
	RH	1.179±0.154	11.700±1.381	355.333±24.851	13.764±2.659	0.036±0.002
	NRH	0.648±0.164	10.284±1.203	307.810±31.703	14.045±3.094	0.035±0.001
	EM	0.723±0.323	9.374±1.020	786.606±134.031	12.652±5.863	0.035±0.003
	MRH	0.972±0.126	9.595±1.029	1169.862±115.523	14.119±2.704	0.041±0.002
	MEM	0.807±0.102	9.411±1.033	1045.610±146.699	14.406±2.864	0.035±0.001
T1	实测值 Measured value	0.669±0.235	11.922±0.688	1300.000±180.278	12.469±3.946	-
	RH	0.994±0.301	14.647±0.824	426.431±28.997	13.979±3.079	0.037±0.002
	NRH	0.516±0.279	12.997±0.759	399.318±36.340	11.542±5.997	0.034±0.002
	EM	0.575±0.289	11.775±0.782	1182.168±163.051	11.610±5.229	0.034±0.002
	MRH	0.737±0.291	11.901±0.728	1458.648±156.688	12.811±4.336	0.037±0.002
	MEM	0.553±0.284	11.740±0.747	1503.261±281.022	10.889±4.987	0.034±0.003
T2	实测值 Measured value	0.559±0.067	5.434±0.738	1100.000±82.916	10.911±6.241	-
	RH	0.710±0.171	6.482±1.677	316.155±15.740	10.390±1.712	0.023±0.005
	NRH	0.452±0.129	5.827±1.226	276.598±21.326	11.168±2.177	0.023±0.005
	EM	1.095±0.028	5.263±1.380	578.455±99.887	10.945±2.041	0.023±0.005
	MRH	0.614±0.142	5.387±1.418	1112.755±79.166	10.714±1.843	0.028±0.006
	MEM	0.495±0.143	5.272±1.377	977.346±297.751	11.176±2.052	0.022±0.005
T3	实测值 Measured value	0.457±0.121	4.664±1.126	850.000±81.968	9.004±5.879	-
	RH	0.631±0.185	5.497±1.494	285.147±17.922	7.380±2.633	0.021±0.005
	NRH	0.409±0.156	5.024±1.273	246.543±12.496	8.901±3.696	0.022±0.005
	EM	1.106±0.031	4.525±1.237	395.972±88.264	8.627±3.277	0.022±0.005
	MRH	0.563±0.173	4.671±1.272	889.130±141.256	7.844±2.808	0.029±0.007
	MEM	0.457±0.172	4.572±1.237	573.235±130.137	8.255±3.238	0.023±0.005
T4	实测值 Measured value	0.365±0.143	3.559±1.132	800.000±0.000	8.639±1.750	-
	RH	0.464±0.044	4.110±1.180	288.472±13.673	7.030±1.617	0.016±0.004
	NRH	0.321±0.123	3.817±1.059	258.688±17.193	7.901±2.485	0.016±0.004
	EM	1.122±0.090	3.390±1.080	413.675±146.258	7.648±1.524	0.016±0.004
	MRH	0.400±0.060	3.497±1.105	860.597±152.619	7.328±1.582	0.020±0.005
	MEM	0.310±0.083	3.420±1.087	651.809±240.683	7.553±1.626	0.016±0.004

3 讨论和结论

光照强度是影响植物生长发育与形态建成的主导生态因子,光照过强或不足均会限制其光合作用,阻碍光合产物的合成与积累,严重时会导致植物死亡^[25-26]。而光响应曲线作为评价植物光适应特性的工具,可表征植物净光合速率随光照强度变化的特性,也可反映植物生理代谢和物质积累的持续能力^[15-16]。因此,探明植物对不同光强的响应机制,筛选出适用于不同光环境的光响应曲线拟合模型,对乐昌含笑的科学培育和濒危机制研究有重要的指导意义。本研究以不同光强下的乐昌含笑幼苗为试材,对其光响应曲线进行测定,并采用 RH、NRH、EM、MRH 和 MEM 模型进行拟合分析表明,不同模型对乐昌含笑幼苗光响应曲线的拟合结果存在较大差异,同一模型对不同光环境下乐昌含笑幼苗的拟合精度也不尽相同。综合模型拟合精度和各项光合参数对 5 种模型的优劣进行评估,结果表明应用 RH、NRH 和 EM 模型拟合不同光强下乐昌含笑光响应曲线不符合其光响应特征,无法解释高光强下的光抑制现象,且拟合所得参数除个别较为接近实测值外,多数参数均相差较大,而 MRH 和 MEM 模型克服了前 3 种模型不能准确拟合光抑制曲线的缺点,拟合效果优于其他 3 种模型,这与不同光强下麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)^[27]的研究结论类似。但也有研究表明,不同光强与水分处理下景宁木兰(*Magnolia sinostellata*)^[28]苗期的最适模型为指数模型。这说明,由于前人在评判各类光响应模型适用性时所采用的数据类型和来源有所不同,导致对于最适模型的选择也不尽相同。

前人在对比各类光响应模型的优劣时,通常以植物种类作为评估其适用性的标准,如高粱(*Sorghum bicolor*)^[16]、刺楸^[19]、景宁木兰^[28]等,综合分析这些模型对不同植物光响应曲线的拟合效果,最终所得结论也不尽相同。由于植物种类繁多,而不同种类的植物可能表现出相近的光响应变化趋势,这就导致以植物种类作为区分标准得出的结论不具有广泛的适用性。此前有研究将植物的光响应曲线分为 4 种类型,分别为光抑制型光响应曲线、光饱和型光响应曲线、未饱和型光响应曲线和弱光环境下植物的光响应曲线,综合分析后发现针对不同类型的曲线,不同光响应模型各有优劣^[20]。本研究中,乐昌含笑幼苗在不同光强处理下表现出相似

的光响应特征,即 P_n 随着 PAR 的上升持续增强直至稳定,在此之后随着 PAR 的上升略微下降,出现光抑制现象。同时,由不同模型所得 MSE 和 MAE 可以发现,在拟合不同光强下乐昌含笑的光响应曲线时,RH 和 NRH 模型均出现过拟合现象,即低光强下拟合结果与实测值较为接近,而高光强下预测值与检测值偏离较大。EM 模型又较上述 2 种模型简单精确,但仍无法准确描述高光强下的光抑制现象。而 MRH 和 MEM 模型对拟合值和预测值的估计效果均较好。上述结果表明,在拟合精度方面,MRH 和 MEM 模型均能较好地拟合光抑制型数据,在本研究中比其他 3 种模型具有更高的精确度和适用性。

目前,尽管光响应模型被广泛应用于植物生理生态学研究中,但这些模型在实际应用时很大程度上仍然是经验的。事实上,拟合植物各项光合参数的准确性高度依赖于模型表达式和相关参数的设定。本研究中,利用 RH 和 NRH 模型对乐昌含笑幼苗的光响应曲线进行拟合时,不能直接从模型求解 P_{nmax} 和 LSP 值^[12-13],只能借助弱光下[$PAR \leq 200 \mu mol/(m^2 \cdot s)$]的线性方程估算各个光合参数,致使拟合得到的 P_{nmax} 值远大于实测值,LSP 值远小于实测值,并且无法准确拟合高光强下[$PAR \geq 1500 \mu mol/(m^2 \cdot s)$]乐昌含笑的光抑制现象,因此,这 2 种模型不适用于拟合不同光强下乐昌含笑的光合-光响应过程,在银合欢(*Leucaena leucocephala*)^[29]、沙棘^[21]、马铃薯(*Solanum tuberosum*)^[30]等乔灌木和农作物中也有相近的研究结论,这说明上述 2 种模型表达式针对光抑制型数据存在一定缺陷,拟合所得各项光合参数与实测值的相对误差不会因树种的不同而发生改变。与前 2 种模型相比,指数模型需借助 P_n 为 $0.99P_{nmax}$ 时所对应的 PAR 估算 LSP 值,估算结果除 70% 全光照下与实测值较为接近外,其他处理均不同程度的小于实测值,其他光合参数中, P_{nmax} 的拟合值与实测值较为接近, R_d 与 LCP 值均不同程度的偏离实测值,这说明 EM 模型只适用于拟合 PSII 动力学不下调的光响应过程。在前 3 种模型的基础上,MRH 和 MEM 模型将光抑制现象纳入模型拟合中,显著提高了模型的拟合和预测能力^[15-16]。而本研究中,在不同光强处理下,乐昌含笑幼苗均出现光抑制现象,采用上述 2 种模型进行拟合,结果表明 MRH 模型估算的 P_{nmax} 和 LSP 值与实测值最为接近,对 R_d 和 LCP 值的拟合效果也较好;MEM 较 MRH 模

型对 R_d 的拟合效果和适应性更好, 其他光合参数的拟合效果均不及 MRH 模型。结合 R_a^2 、MAE、MSE、光合参数实测值与拟合值进行综合评价, 结果表明 MRH 模型不仅拟合精度较高, 能准确估算各项重要的光合参数, 还能描述高光强下乐昌含笑幼苗出现光抑制现象的生理规律, 是拟合不同光强下乐昌含笑幼苗光合-光响应特征的最适模型。事实上, 此前有研究表明, 不同光照条件下荷花(*Nelumbo sp.*)^[31]、麻竹^[27]和落叶松^[20]的最适光响应曲线拟合模型也为 MRH 模型。此外, 应用 MRH 模型拟合其他胁迫条件下玉米(*Zea mays*)^[32]、大豆^[22]和甘薯(*Dioscorea esculenta*)^[33]的光响应曲线, 其拟合效果同样也优于其他模型。这说明 MRH 模型普适性较强, 适用于拟合不同生境下植物的光响应曲线^[34-35]。

综上, 本研究采用 MRH 模型对不同光强下乐昌含笑的光响应曲线进行拟合, 结果表明, 光照过强会导致乐昌含笑幼苗出现光抑制现象, 限制其光合作用, 光强过低则不利于乐昌含笑幼苗光合产物的合成与积累, 进而影响其生长发育。在适度光强条件下, 乐昌含笑幼苗可通过降低 LCP、LSP、 R_d 等光合参数, 调节光能利用范围, 提高对弱光的利用效率, 从而适应多种光环境。鉴于此, 未来在混交造林和林分改造时, 应充分考虑其光合-光响应特征, 再根据林分郁闭度和林下光照环境对乐昌含笑的空间种植密度进行控制, 以此来创造乐昌含笑早期生长的最佳光环境。

参考文献

- [1] SHEN G F. Silviculturechnic for the Principal tree Species of China, Vol. 1) [M]. 2nd ed. Beijing: Chinese Forestry Press, 2020: 714-716. [沈国防. 中国主要树种造林技术, 上册 [M]. 第2版. 北京: 中国林业出版社, 2020: 714-716.]
- [2] Guangdong Provincial Forestry Bureau, Guangdong Forestry Society. Excellent Tree Species and Cultivation Techniques of Urban Forestry in Guangdong Province [M]. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2005: 72-73. [广东省林业局, 广东省林学会. 广东省城市林业优良树种及栽培技术 [M]. 广州: 广东科技出版社, 2005: 72-73.]
- [3] State Forestry Administration. LY/T 2208—2013 Technical regulations of cultivation on *Michelia chapensis* [S]. Beijing: Standards Press of China, 2014. [国家林业局. LY/T 2208—2013 乐昌含笑栽培技术规程 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2014.]
- [4] WANG R H, HU D H, ZHENG H Q, et al. Genotype \times environmental interaction by AMMI and GGE biplot analysis for the provenances of *Michelia chapensis* in south China [J]. J For Res, 2016, 27(3): 659-664. doi: 10.1007/s11676-015-0181-2.
- [5] FENG W, ZHU B Z. Breeding and cultivation techniques of *Michelia chapensis* [J]. Contem Hort, 2020, 43(8): 51-52. [冯蔚, 朱报著. 试论乐昌含笑繁育栽培技术 [J]. 现代园艺, 2020(8): 51-52. doi: 10.14051/j.cnki.xddy.2020.08.028.]
- [6] CHEN H, ZHOU C L, HU L B, et al. Adaptability analysis of introduction and cultivation of 4 evergreen broad-leaved tree species in northern Jiangsu Province [J]. J SW For Univ, 2019, 39(4): 149-154. [陈辉, 周成玲, 胡来宝, 等. 苏北地区4种常绿阔叶树种引种栽培适应性分析 [J]. 西南林业大学学报, 2019, 39(4): 149-154. doi: 10.11929/j.swfu.201810044.]
- [7] SUN Y J, ZHANG W, WANG Y Q, et al. Identification of volatile organic compounds and pharmaceutical properties of eight common urban forest plants from Shenzhen regions [J]. For Env Sci, 2019, 35(2): 67-74. [孙延军, 张伟, 王一钦, 等. 深圳地区8种常见生态公益林树种 VOCs 测定及其保健作用 [J]. 林业与环境科学, 2019, 35(2): 67-74. doi: 10.3969/j.issn.1006-4427.2019.02.011.]
- [8] XU D Q. Several problems in the research of plant light stress [J]. Plant Physiol Commun, 2003, 39(5): 493-495. [许大全. 植物光胁迫研究中的几个问题 [J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 493-495. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2003.05.038.]
- [9] CHEN C, JIN Z X, YUAN M, et al. Seasonal changes of photosynthetic characteristics of seedlings of *Magnolia sinostellata* under different light intensities [J]. J Zhejiang A&F Univ, 2022, 39(5): 950-959. [陈超, 金则新, 袁梦, 等. 不同光照强度下濒危植物景宁木兰幼苗光合特性的季节变化 [J]. 浙江农林大学学报, 2022, 39(5): 950-959. doi: 10.11833/j.issn.2095-0756.20210814.]
- [10] DAI D C, HU H L, CHEN H, et al. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe zhennan* seedlings [J]. J NW A&F Univ (Nat Sci), 2020, 48(4): 56-64. [代大川, 胡红玲, 陈洪, 等. 遮阴对栎楠幼苗生长和光合生理特性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报, 2020, 48(4): 56-64. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2020.04.008.]
- [11] YE Z P, KANG H J. Study on biological significance of coefficients in modified model of photosynthesis-irradiance [J]. J Yangzhou Univ (Agric Life Sci), 2012, 33(2): 51-57. [叶子飘, 康华靖. 植物光响应修正模型中系数的生物学意义研究 [J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2012, 33(2): 51-57. doi: 10.16872/j.cnki.1671-4652.2012.02.011.]
- [12] BALY E C C. The kinetics of photosynthesis [J]. Proc Roy Soc B Biol Sci, 1935, 117(804): 218-239. doi: 10.1098/rspb.1935.0026.
- [13] IDSO S B. Mathematical models in plant physiology: A quantitative

- approach to problems in plant and crop physiology [M]// THORNLEY J H M. *Experimental Botany*, Vol. 8. London: Academic Press, 1976, 1–318. doi: 10.1016/0002-1571(78)90038-9.
- [14] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa*×*P. deltoides* clones [J]. *Tree Physiol*, 1991, 8(2): 145–159. doi: 10.1093/treephys/8.2.145.
- [15] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637–640. doi: 10.1007/s11099-007-0110-5.
- [16] CHEN W Y, CHEN Z Y, LUO F Y, et al. Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, 36(12): 1277–1285. [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. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.01277.]
- [17] CAI J G, WEI M Q, ZHANG Y, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41(5): 570–576. [蔡建国, 韦孟琪, 章毅, 等. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(5): 570–576. doi: 10.17521/cjpe.2016.0245.]
- [18] ZHANG W Q, HUANG F F, GAN X H, et al. Effects of shade and salt on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Heritiera littoralis* seedling [J]. *Ecol Environ Sci*, 2020, 29(3): 438–446. [张卫强, 黄芳芳, 甘先华, 等. 遮阴和盐分对银叶树幼苗光合特性与叶绿素荧光参数的影响 [J]. *生态环境学报*, 2020, 29(3): 438–446. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2020.03.002.]
- [19] YUAN M Q, LI L M, TAN T T, et al. Light response characteristics and optimal model of *Kalopanax septemlobus* seedlings under different shading treatments [J]. *J W China For Sci*, 2022, 51(2): 155–160. [袁梦琦, 李黎明, 檀婷婷, 等. 不同遮阴下刺楸幼苗的光响应特性及最适模型 [J]. *西部林业科学*, 2022, 51(2): 155–160. doi: 10.16473/.cnki.xblykx1972.2022.02.022.]
- [20] LIU Q, LI F R, XIE L F. Optimal model of photosynthesis-light response curve in canopy of planted *Larix olgensis* tree [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27(8): 2420–2428. [刘强, 李凤日, 谢龙飞. 人工长白落叶松冠层光合作用-光响应曲线最优模型 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27(8): 2420–2428. doi: 10.13287/j.1001-9332.201608.023.]
- [21] NAN J B, YANG G H, ZHAO Y W, et al. Comparative analysis of 5 photosynthetic models on light response curves of chlorophyll fluorescence from 3 *Hippophae* [J]. *J W China For Sci*, 2019, 48(2): 90–96. [南吉斌, 杨广环, 赵玉文, 等. 5 种光合模型对沙棘属 3 种植物叶绿素荧光光响应曲线的拟合效果比较分析 [J]. *西部林业科学*, 2019, 48(2): 90–96. doi: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2019.02.015.]
- [22] SUN M Y, WANG Y, FAN R X, et al. Comparison of photosynthetic capacity and light response curve models of soybean under elevated ozone concentration [J]. *Soybean Sci*, 2021, 40(4): 497–503. [孙铭禹, 王岩, 范仁雪, 等. 臭氧浓度升高条件下大豆光合能力变化及光响应曲线的拟合模型比较 [J]. *大豆科学*, 2021, 40(4): 497–503. doi: 10.11861/j.issn.1000-9841.2021.04.0497.]
- [23] 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. doi: 10.1007/s11099-011-0056-5.
- [24] ZHOU H, WEI R P, LI J Y, et al. Effects of light intensity on growth and photosynthetic characteristics of *Michelia chapensis* Dandy seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2024, 43(3): 709–715. [周欢, 韦如萍, 李吉跃, 等. 光照强度对乐昌含笑幼苗生长及光合特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 2024, 43(3): 709–715. doi: 10.13292/j.1000-4890.2024.03.041.]
- [25] GONG J R, ZHANG Z H, ZHANG C L, et al. Ecophysiological responses of three tree species to a high-altitude environment in the southeastern Tibetan Plateau [J]. *Forests*, 2018, 9(2): 48. doi: 10.3390/f9020048.
- [26] CHAI S F, TANG J M, MALLIK A, et al. Eco-physiological basis of shade adaptation of *Camellia nitidissima*, a rare and endangered forest understory plant of Southeast Asia [J]. *BMC Ecol*, 2018, 18(1): 5. doi: 10.1186/s12898-018-0159-y.
- [27] FAN L L, ZHANG Y Y, LIN Y F, et al. Comparison of light response characteristics and optimal models of *Dendrocalamus latiflorus* seedlings under shading conditions [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci)*, 2021, 50(3): 364–371. [凡莉莉, 张洋洋, 林宇枫, 等. 遮阴处理下麻竹苗期光响应特性及最适模型比较 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2021, 50(3): 364–371. doi: 10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci).2021.03.011.]
- [28] YU Q, WANG Q Y, LIU Z G, et al. Comparison of the light response models of photosynthesis in leaves of *Magnolia sinostellata* under different light intensity and moisture conditions [J]. *Chin J Ecol*, 2018, 37(3): 898–905. [俞芹, 王倩颖, 刘志高, 等. 光强与水分处理下景宁木兰光合光响应模型拟合比较 [J]. *生态学杂志*, 2018, 37(3): 898–905. doi: 10.13292/j.1000-4890.201803.017.]
- [29] ZHENG W, HE Q F, PENG Y H, et al. Comparison of photosynthesis-light response curve models for *Leucaena glauca* plantation in karst area [J]. *J SW For Univ*, 2018, 38(2): 23–29. [郑威, 何琴飞, 彭玉华, 等. 石漠化区银合欢林光响应曲线模型比较 [J]. *西南林业大学学报(自然科学版)*, 2018, 38(2): 23–29. doi: 10.11929/j.issn.2095-1914.2018.02.004.]

- [30] XU J M, SHI H D, SHI P H, et al. Comparison of fitting models of light response curve of potato under different light quality [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2020, 32(5): 753–761. [许建民, 史和娣, 史培华, 等. 不同光质条件下马铃薯光响应曲线拟合模型比较 [J]. *浙江农业学报*, 2020, 32(5): 753–761. doi: 10.3969/j.issn.1004-1524.2020.05.01.]
- [31] LENG H B, QIN J, YE K, et al. Comparison of light response models of photosynthesis in *Nelumbo nucifera* leaves under different light conditions [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, 25(10): 2855–2860. [冷寒冰, 秦俊, 叶康, 等. 不同光照环境下荷花叶片光合光响应模型比较 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 2855–2860. doi: 10.13287/j.1001-9332.20140801.010.]
- [32] WANG S, HAN X R, ZHAN X M, et al. The comparative study on fitting light response curve model of photosynthesis of maize under different nitrogen fertilizer levels [J]. *J Plant Nutr Fert*, 2014, 20(6): 1403–1412. [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比较 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(6): 1403–1412. doi: 10.11674/zwyf.2014.0610.]
- [33] WU H Y, GUO Q L, WANG J Q, et al. Effects of water supply on photosynthesis and fluorescence characteristics of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] leaves and comparison of light response models [J]. *Chin J Eco-Agric*, 2019, 27(6): 908–918. [吴海云, 郭琪琳, 王金强, 等. 不同水分供应对甘薯叶片光合与荧光特性的影响及其光响应模型比较 [J]. *中国生态农业学报*, 2019, 27(6): 908–918. doi: 10.13930/j.cnki.cjea.181046.]
- [34] YE Z P. Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-II Youming 86 [J]. *Chin J Ecol*, 2007, 26(8): 1323–1326. [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. doi: 10.13292/j.1000-4890.2007.0226.]
- [35] XU B, ZHU B Z, PAN W, et al. Photosynthetic light response characteristics of *Michelia guangdongensis* and practicability of six models [J]. *For Res*, 2017, 30(4): 604–609. [徐斌, 朱报著, 潘文, 等. 广东含笑的光响应特性及其最适模型研究 [J]. *林业科学研究*, 2017, 30(4): 604–609. doi: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2017.04.010.]