

DOI: 10.5846/stxb202104181006

李雪琴, 卢艺苗, 黄爱梅, 袁荣斌, 李锦隆, 胡丹丹, 钟全林, 程栋梁. 亚热带 10 种蕨类植物光响应模型拟合及光合特性研究. 生态学报, 2022, 42(8): 3333-3344.

Li X Q, Lu Y M, Huang A M, Yuan R B, Li J L, Hu D D, Zhong Q L, Cheng D L. Light response model fitting and photosynthetic characteristics of ten different fern species in subtropics. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3333-3344.

亚热带 10 种蕨类植物光响应模型拟合及光合特性研究

李雪琴^{1,2}, 卢艺苗^{1,2}, 黄爱梅^{1,2}, 袁荣斌³, 李锦隆^{1,2}, 胡丹丹^{1,2,4}, 钟全林^{1,2,4}, 程栋梁^{1,2,4,*}

1 湿润亚热带生态—地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

2 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

3 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334500

4 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

摘要:通过合适的光响应模型来准确计算植物光合参数是研究植物光合特性的重要手段。为深入了解亚热带蕨类植物的光合特性,采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型等 4 种常用光响应模型分别对 10 种亚热带蕨类植物进行光响应曲线拟合。通过分析决定系数(R^2)、均方根误差(RMSE)、平均绝对误差(MAE)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率($P_{\max}$)、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQE)等 9 种参数,探讨亚热带蕨类植物的光响应模型拟合效果及其光合特性。结果表明:直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型对本研究 10 种亚热带蕨类植物的拟合效果较好,其中直角双曲线修正模型的 LSP 拟合效果最好,非直角双曲线模型的拟合精度最高。光合参数的聚类分析和 TOPSIS(Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution)综合评价法表明,10 种亚热带蕨类植物的光合特性既具有相似性又存在物种特异性。黑鳞耳蕨(*Polystichum makinoi* (Tagawa) Tagawa)的耐阴性能力最强,金星蕨(*Parathelypteris glanduligera* (Kunze) Ching)的耐强光能力最强,乌蕨(*Stenoloma chusanum* Ching)的光合潜能最大。综上所述,非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型较适用于亚热带蕨类植物的光响应曲线拟合,10 种亚热带蕨类植物在耐阴性能力、耐强光能力和光合潜能等 3 种光合特性方面表现出了相似性和物种特异性。

关键词:蕨类植物;光响应模型;光合特性;亚热带

Light response model fitting and photosynthetic characteristics of ten different fern species in subtropics

LI Xueqin^{1,2}, LU Yimiao^{1,2}, HUANG Aimei^{1,2}, YUAN Rongbin³, LI Jinlong^{1,2}, HU Dandan^{1,2,4}, ZHONG Quanlin^{1,2,4}, CHENG Dongliang^{1,2,4,*}

1 Key Laboratory of Ecological and Geographic Processes in the Humid Subtropical Zone, Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

2 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334500, China

4 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Accurate calculation of photosynthetic parameters by appropriate light response model is an important means to study photosynthetic characteristics of plants. In order to understand the photosynthetic characteristics of fern species in subtropical region, four light response models, namely rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbolic model,

基金项目:国家自然科学基金项目(32071555, 31971643, 32001094);福建省科技厅产学研合作项目(2019N5009)

收稿日期:2021-04-18; **网络出版日期:**2021-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyu

exponential model, and modified rectangular hyperbolic model, were used to fit the light response curves of 10 species of ferns in subtropical region. Nine parameters, such as determination factor (R^2), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$), dark respiration rate (R_d), and apparent quantum efficiency (AQE), were analyzed to investigate the fitting effect of light response model and photosynthetic characteristics for subtropical fern species. The results showed that the modified rectangular hyperbolic model and non-rectangular hyperbolic model had the best fitting effect on the 10 species of subtropical ferns in this study, and the LSP fitting effect of the modified rectangular hyperbolic model was the best, while the non-rectangular hyperbolic model had the highest fitting accuracy. The clustering analysis of photosynthetic parameters and Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution (TOPSIS) showed that the photosynthetic characteristics of 10 subtropical fern species were both similar and species-specific. *Polystichum makinoi* (Tagawa) had the highest shade tolerance, *Parathelypteris glanduligera* (Kunze) Ching had the highest strong light tolerance, and *Stenoloma chusanum* Ching had the highest photosynthetic potential. In conclusion, the non-rectangular hyperbolic model and modified rectangular hyperbolic model are more suitable for the light response curve fitting of subtropical fern species. The 10 subtropical fern species show similarities and species specificity in three photosynthetic characteristics, namely shade tolerance, strong light tolerance, and photosynthetic potential.

Key Words: fern; light response model; photosynthetic characteristic; subtropics

植物光合作用是将光能转换为可用于生命过程的化学能并进行有机物合成的生物过程^[1],是植物生长发育的物质基础^[2]。通过光响应模型拟合光响应曲线来准确地计算植物的光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率($P_{n\max}$)、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQE)等光合参数是研究植物光合特性的重要手段^[3-5]。目前常用的光响应模型有直角双曲线模型^[6]、非直角双曲线模型^[7]、指数模型^[8]和直角双曲线修正模型^[9],由于不同模型对同一植物光合参数拟合值存在差异,因此选择植物的最适光响应模型在研究植物光合特性方面尤为重要。

蕨类植物是广泛分布于世界各地的维管束植物,种类繁多^[10],影响着森林群落的演替和养分循环^[11],在维持森林群落生产力方面具有重要的作用,并对改变森林环境发挥着生态作用^[12]。同时,蕨类植物与人类有着较为密切的关系,具有观赏、食用、药用、指示、绿肥和饲料等作用^[13]。目前,关于蕨类植物光合特性的研究较少,而且拟合蕨类植物光响应曲线时大多都是直接采用一种光响应模型进行拟合,如许焱^[14]对芒萁、许金忠等^[15]对荚果蕨以及张强等^[16]对蕨类植物的研究,并未讨论此模型是否适合蕨类植物的光响应曲线拟合,这就可能造成对蕨类植物光合特性的研究存在一定偏差。

本研究选取亚热带茶叶地中的碗蕨(*Dennstaedtia scabra* (Wall. ex Hook.) T. Moore)、铁芒萁(*Dicranopteris pedata* (Houtt.) Nakaike)、双盖蕨(*Diplazium donianum* (Mett.) Tardieu)、鳞毛蕨(*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott)、姬蕨(*Hypolepis punctata* (Thunb.) Mett.)、紫萁(*Osmunda japonica* Thunb.)、金星蕨(*Parathelypteris glanduligera* (Kunze) Ching)、瘤足蕨(*Plagiogyria adnata* (Blume) Bedd.)、黑鳞耳蕨(*Polystichum makinoi* (Tagawa) Tagawa)和乌蕨(*Stenoloma chusanum* Ching)共10种亚热带蕨类植物进行光响应曲线测定,并采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型4种常用光响应模型对其光响应曲线进行拟合,探讨4种光响应模型的拟合优度,力求找出亚热带蕨类植物的最适光响应模型。同时,通过最适光响应模型来拟合亚热带蕨类植物的光合参数值进行其光合特性的研究。

1 材料与方法

1.1 样地及试验材料

研究样地位于江西省上饶市叶家厂的茶叶地内(27°50'N,117°43'E),海拔约为800 m。该地区属于中亚热带季风气候,年均气温13.2—14.8℃,年均降水量2583 mm,年均蒸发量为778 mm,年均日照总时数774—

1144 h,无霜期约为 231 d,样地生境内土壤 pH 约为 4.7。

选择 3 个 10 m×10 m 样地,样地之间间隔不小于 20 m,对样地内所有蕨类植物进行调查,样地内共发现 10 种自然生长的蕨类植物,每种蕨类植物选取 3—5 株无昆虫啃食的成熟株体,每株蕨类植物选取自上而下第 1 片健康、成熟叶片(无孢子)进行光响应曲线测量。

1.2 光响应曲线的测定

于 2019 年 8 月(植物生长旺盛期),在晴天的 9:00—12:00 之间用 LI-6800 型光合仪(LICOR, Lincoln, Nebraska, USA)测量 10 种亚热带蕨类植物的光响应曲线。在正式开始测量之前,先使用 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强对叶片进行 30 min 的诱导,再将光合仪的光强梯度设置为 1200、900、600、300、200、100、80、50、20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,设置每次改变光强后最短稳定时间为 120 s,最长稳定时间为 200 s。 CO_2 浓度设置为 400 $\mu\text{mol/mol}$,温度设置为 25℃。测量叶片时,先设置不同梯度的光强,直到所有梯度的光测完,再依次测量之后的叶片。由于少数蕨类物种的叶子相对较小,无法完全覆盖叶室,因此使用叶室面积与实际叶面积之比作为校正因子校正了 LI-6800 中的气体交换值。

1.3 光响应模型

采用以下 4 种光响应模型对亚热带蕨类植物进行光响应曲线拟合,计算其光合参数。

1.3.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型^[6]的表达式为:

$$P_n = \frac{a \times \text{PAR} \times P_{n\max}}{a \times \text{PAR} + P_{n\max}} - R_d$$

式中, P_n 为净光合速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); a 为初始量子效率; PAR 为光合有效辐射强度($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); $P_{n\max}$ 为最大净光合速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

1.3.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型^[7]的表达式为:

$$P_n = \frac{a \times \text{PAR} + P_{n\max} - \sqrt{(a \times \text{PAR} + P_{n\max})^2 - 4 \times k \times a \times \text{PAR} \times P_{n\max}}}{2 \times k} - R_d$$

式中, k 为反映非直角双曲线弯曲程度的曲角参数,取值范围为 $0 \leq k \leq 1$,其它参数意义同上。

1.3.3 指数模型

指数模型^[8]的表达式为:

$$P_n = P_{n\max} \times (1 - e^{-a \times \frac{\text{PAR}}{P_{n\max}}}) - R_d$$

式中, e 为自然对数的底, $e=2.718$,其它参数意义同上。

1.3.4 直角双曲线修正模型

直角双曲线修正模型^[9]的表达式为:

$$P_n = \frac{a \times \text{PAR} \times (1 - \beta \times \text{PAR})}{1 + \gamma \times \text{PAR}} - R_d$$

式中, β, γ 为修正系数,其它参数意义同上。

1.4 模型评价

采用决定系数(R^2)、均方根误差(RMSE)和平均绝对误差(MAE)来进行模型拟合优度的评价, R^2 越大、RMSE 和 MAE 越小则说明模型的拟合优度越好^[17]。其中 R^2 可以通过光合计算模型(<http://photosynthetic.sinaapp.com/calc.html>)计算出来,而 RMSE 和 MAE 可以用 SPSS 26 进行计算,公式如下^[18]:

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_{o,i} - y_{m,i})^2}$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum |y_{o,i} - y_{m,i}|$$

式中, $y_{o,i}$ 和 $y_{m,i}$ 分别为净光合速率的实测值和模型拟合值; n 为观测个数。

1.5 聚类分析和 TOPSIS 综合评价法

聚类分析是数据挖掘的最主要的功能之一, 聚类就是将数据对象分组为多个类或簇, 在同一个簇中的对象之间具有较高的相似度, 而不同簇中的对象差别较大^[19]。

TOPSIS 综合评价法是系统工程中有限方案多目标决策分析常用的一种决策方法, 它通过归一化后的数据规范化矩阵, 找出多个目标中最优目标和最劣目标(正理想解和负理想解), 分别计算各评价目标与正理想解和负理想解的距离, 获得各目标与理想解的接近度, 按理想解接近度的大小排序, 并以此作为评价优劣的依据^[20]。

1.6 数据处理与分析

在光合计算模型(<http://photosynthetic.sinaapp.com/calc.html>)中采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型进行光合参数的计算。4 种光响应模型中只有直角双曲线修正模型能通过软件直接得出 LSP, 而直角双曲线模型和非直角双曲线模型要通过方程 $P_{nmax} = AQE \times LSP - R_d$ 求出 LSP, 式中 AQE 是表观量子效率, 为 $PAR \leq 200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 时拟合直线方程的斜率^[1]。指数模型通常是假设净光合速率为 $0.9P_{nmax}$ 或 $0.99P_{nmax}$ 时, 对应的光合有效辐射强度为植物的 LSP^[21-22]。其中实测值的各项光合参数根据实测数据点的走势进行估计^[23-24]。在 Excel 2016、SPSS 26 和 SPSSAU 中对数据进行单因素方差分析、聚类分析和 TOPSIS 综合评价法等处理和分析^[25], 在 Origin 2018 中绘图。

2 结果与分析

2.1 不同光响应模型对光响应曲线的拟合效果

4 种光响应模型对 10 种亚热带蕨类植物光响应曲线拟合的决定系数 R^2 都在 0.96 以上, 但 LSP、LCP、 P_{nmax} 和 R_d 等光合参数在拟合效果上有所差异(表 1、图 1), 4 种光响应模型拟合的光响应曲线如图 2 所示。

表 1 4 种模型模拟 10 种亚热带蕨类植物的光合参数拟合值

Table 1 Four light response models fitted values of photosynthetic parameters for 10 subtropical fern species

蕨类 Fern Species	模型 Model	表观量子效率 AQE	光饱和点 LSP/ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	光补偿点 LCP/ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	最大净光 合速率 P_{nmax} / ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d / ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	决定系数 R^2
毛鳞蕨 <i>D. filix-mas</i>	CL	—	≈600	≈6.5	≈2.876	0.344	—
	NRH	0.012	301.633	4.807	3.266	0.354	0.9974
	MRH	0.012	—	4.565	—	0.367	0.9882
	EM	0.013	—	30.959	2.662	1.093	0.9783
	RH	0.012	302.658	4.709	3.276	0.356	0.9974
姬蕨 <i>H. punctata</i>	CL	—	≈600	≈16.3	≈4.258	0.762	—
	NRH	0.022	232.182	16.416	4.526	0.583	0.9868
	MRH	0.021	525.906	14.301	4.407	0.845	0.9975
	EM	0.022	—	28.429	4.103	1.204	0.9914
	RH	0.020	295.759	12.029	5.541	0.966	0.9635
铁芒萁 <i>D. pedata</i>	CL	—	≈600	≈17.2	≈4.686	0.762	—
	NRH	0.022	268.061	16.983	5.473	0.693	0.9995
	MRH	0.021	742.624	14.564	4.747	0.827	0.9950
	EM	0.022	—	30.278	4.614	1.164	0.9988
	RH	0.021	307.1	13.529	6.165	0.898	0.9878

续表

蕨类 Fern Species	模型 Model	表观量子效率 AQE	光饱和点 LSP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	最大净光 合速率 $P_{n\text{max}}$ / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	决定系数 R^2
乌蕨 <i>S. chusanum</i>	CL	—	≈600	≈12.8	≈4.933	0.588	—
	NRH	0.024	253.196	12.75	5.538	0.539	0.9986
	MRH	0.023	634.251	11.281	5.095	0.698	0.9967
	EM	0.023	—	25.388	4.899	1.133	0.9990
	RH	0.022	296.729	10.326	6.321	0.8	0.9819
瘤足蕨 <i>P. adnata</i>	CL	—	≈600	≈6.5	≈2.572	0.436	—
	NRH	0.012	285.55	5.95	2.984	0.443	0.9984
	MRH	0.012	648.929	3.838	2.563	0.469	0.9891
	EM	0.012	—	21.659	2.466	1.175	0.9934
	RH	0.011	300.183	3.586	3.129	0.474	0.9873
双盖蕨 <i>D. donianum</i>	CL	—	≈600	≈12.8	≈4.322	0.536	—
	NRH	0.021	260.819	12.365	4.949	0.528	0.9994
	MRH	0.020	684.406	10.921	4.228	0.562	0.9956
	EM	0.021	—	27.779	4.283	1.136	0.9993
	RH	0.019	297.267	9.772	5.527	0.715	0.9865
紫萁 <i>O. japonica</i>	CL	—	≈1200	≈14.1	≈3.955	0.678	—
	NRH	0.018	302.167	13.164	4.752	0.687	0.9994
	MRH	0.018	1125.39	11.781	3.886	0.734	0.9980
	EM	0.019	—	33.073	3.746	1.16	0.9940
	RH	0.017	318.378	11.445	4.976	0.755	0.9973
碗蕨 <i>D. scabra</i>	CL	—	≈600	≈12.5	≈4.098	0.454	—
	NRH	0.020	254.115	12.371	4.643	0.439	0.9997
	MRH	0.019	684.406	10.921	4.228	0.562	0.9956
	EM	0.019	—	31.883	4.095	1.125	0.9994
	RH	0.018	294.795	10.166	5.263	0.633	0.9854
金星蕨 <i>P. glanduligera</i>	CL	—	≈900	≈15.2	≈2.628	0.516	—
	NRH	0.013	286.831	13.805	3.193	0.536	0.9991
	MRH	0.012	949.666	11.61	2.586	0.577	0.9957
	EM	0.013	—	49.095	2.491	1.201	0.9938
	RH	0.012	305.677	11.131	3.383	0.591	0.9944
黑鳞耳蕨 <i>P. makinoi</i>	CL	—	≈600	≈4.5	≈2.476	0.15	—
	NRH	0.012	233.058	4.236	2.646	0.151	0.9999
	MRH	0.011	580.786	3.57	2.534	0.217	0.9895
	EM	0.012	—	32.426	2.442	1.076	0.9967
	RH	0.011	260.942	3.301	2.896	0.236	0.9811

AQE:表观量子效率 Apparent quantum efficiency;LSP:光饱和点 Light saturation point;LCP:光补偿点 Light compensation point; $P_{n\text{max}}$:最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate; R_d :暗呼吸速率 Dark respiration rate;AQE:表观量子效率 Apparent quantum efficiency;RH:直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model;NRH:非直角双曲线模型 Non rectangular hyperbola model;MRH:直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model;EM:指数模型 Exponential model;CL:实测值 Measured value

在 LSP 的模拟中,直角双曲线修正模型的拟合值与实测值无显著性差异 ($P>0.05$),拟合效果最好,直角双曲线模型和非直角双曲线模型的拟合值与实测值有显著性差异 ($P<0.05$),且远低于实测值,而指数模型无法算出 LSP(图 1)。

在 LCP 的模拟中,指数模型的拟合值与实测值存在显著性差异 ($P<0.05$),且远高于实测值,拟合效果较

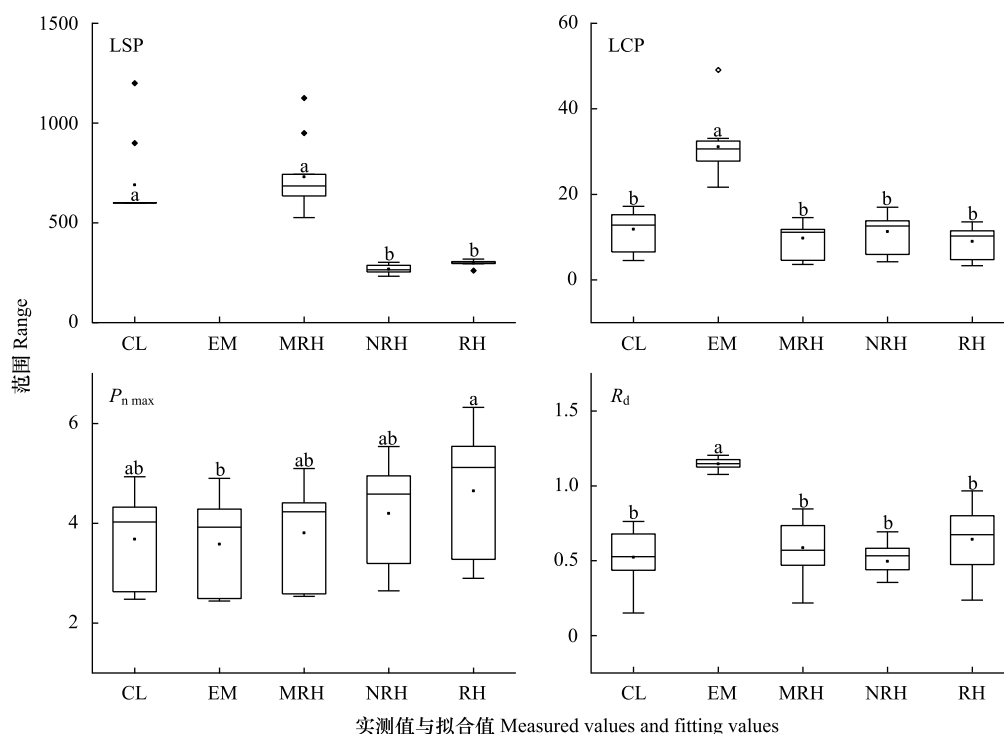


图1 4种光响应模型对10种亚热带蕨类植物的光合参数拟合值与实测值对比

Fig.1 Comparison between the fitting values of photosynthetic parameters for four light response models and the measured values of 10 subtropical fern species

LSP: 光饱和点 Light saturation point; LCP: 光补偿点 Light compensation point; $P_{n\max}$: 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate; R_d : 暗呼吸速率 Dark respiration rate; RH: 直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model; NRH: 非直角双曲线模型 Non rectangular hyperbola model; MRH: 直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model; EM: 指数模型 Exponential model; CL: 实测值 Measured value; 字母 a 和 b 表示差异显著 ($P < 0.05$)

差,而另外三种模型的拟合值与实测值无显著性差异 ($P > 0.05$),但都稍低于实测值(图1)。

在 $P_{n\max}$ 的模拟中,4种模型的拟合值与实测值都不存在显著性差异 ($P > 0.05$),拟合效果较好,其中指数模型的拟合值稍低于实测值,其它3种光响应模型的拟合值稍高于实测值(图1)。

在 R_d 的模拟中,指数模型的拟合值与实测值存在显著性差异 ($P < 0.05$),且远高于实测值,拟合效果较差,其它3种光响应模型的拟合值与实测值无显著性差异 ($P > 0.05$),其中非直角双曲线模型的拟合值稍低于实测值,直角双曲修正模型和直角双曲线模型的拟合值稍高于实测值(图1)。

2.2 光响应模型的拟合优度

为进一步定量检验4种光响应模型的拟合效果,本研究引入 R^2 、RMSE 和 MAE 来评估模型的拟合精度。由图3可知,直角双曲线模型的 R^2 和 RMSE 与其它三种的存在显著性差异 ($P < 0.05$),且 R^2 最低, RMSE 最高,说明其拟合精度最差。指数模型、直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型相互之间不存在显著性差异 ($P > 0.05$),但通过比较 R^2 、RMSE 和 MAE 可知,拟合精度由高到低分别为非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型。

通过比较模型对10种亚热带蕨类植物拟合值与实测值的差异和模型拟合精度可知,指数模型和直角双曲线模型的拟合效果较差,直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的拟合效果较好,并各有优点,其中直角双曲线修正模型能够直接并准确的计算出 LSP,而非直角双曲线模型的拟合精度最高。因此,在10种亚热带蕨类植物光合参数的分析中,LSP 采用直角双曲线修正模型的拟合值,其余各光合参数采用非直角双曲线模型的拟合值。

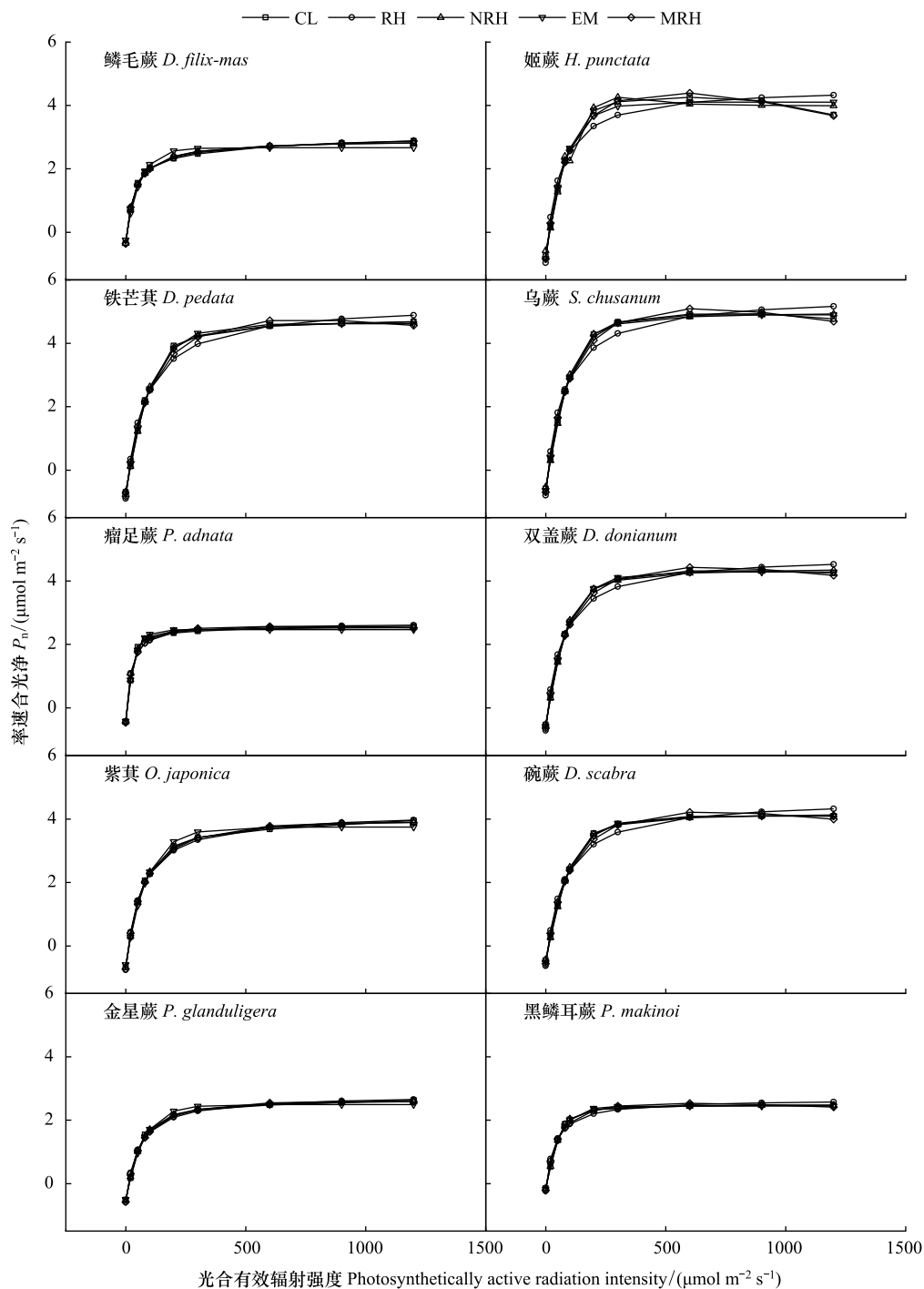


图 2 10 种亚热带蕨类植物光响应曲线

Fig.2 Light response curves of 10 subtropical fern species

2.3 10 种亚热带蕨类植物的光合参数

2.3.1 光饱和点

由表 1 可知,鳞毛蕨的 LSP 无法计算,剩下 9 种亚热带蕨类植物 LSP 的浮动范围为 523.906—1125.39 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。为了进一步研究 9 种亚热带蕨类植物 LSP 的相似性,对其 LSP 进行聚类分析(图 4),9 种亚热带蕨类植物分为 3 类时,各类特征较为明显。第一类为金星蕨和紫萁,这类 LSP 较高;第二类为铁芒萁、乌蕨、瘤足蕨、双盖蕨和黑鳞耳蕨,这类 LSP 稍低一些;第三类为姬蕨和碗蕨,这类 LSP 最低(表 1)。

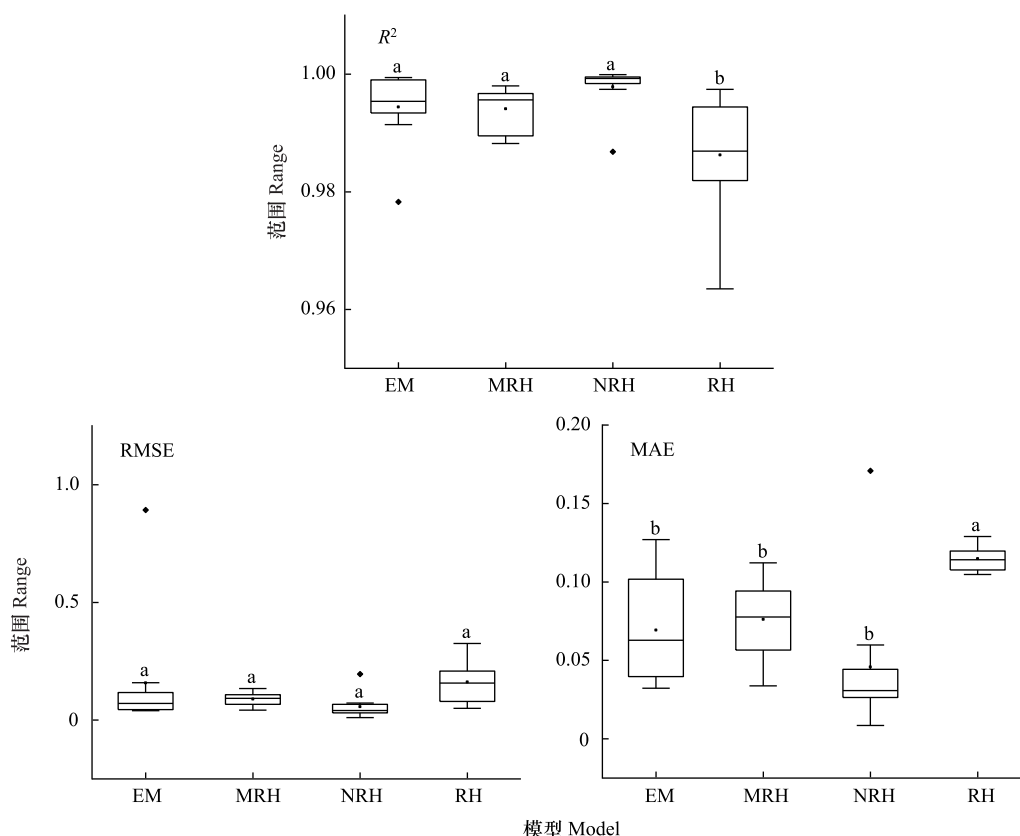


图3 4种光响应模型对10种亚热带蕨类植物的拟合优度比较

Fig.3 Comparison of goodness-of-fit on four light response models for 10 subtropical fern species

R^2 : 决定系数 Coefficient of determination; RMSE: 均方根误差 Root-mean-square error; MAE: 平均绝对误差 Mean absolute error; 字母 a 和 b 表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.3.2 最大净光合速率

由表1可知,10种亚热带蕨类植物 P_{nmax} 的浮动范围为 $2.646\text{--}5.538 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。为进一步研究10种亚热带蕨类植物 P_{nmax} 的相似性,对 P_{nmax} 进行聚类分析(图4),10种亚热带蕨类植物分为3类时,各特征较为明显。第一类为铁芒萁和乌蕨,这类 P_{nmax} 较高;第二类为姬蕨、双盖蕨、紫萁和碗蕨,这类 P_{nmax} 稍低一些;第三类为鳞毛蕨、瘤足蕨、金星蕨和黑鳞耳蕨,这类 P_{nmax} 最低(表1)。

2.3.3 光补偿点、暗呼吸速率和表观量子效率

LCP、 R_d 和 AQE 是代表植物利用弱光能力的重要参数。由表1可知,10种亚热带蕨类植物 LCP 的浮动范围为 $4.236\text{--}16.983 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, R_d 的浮动范围为 $0.151\text{--}0.693 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, AQE 的浮动范围为 $0.012\text{--}0.024$ 。为了进一步研究10种亚热带蕨类植物利用弱光能力的相似性,对其 LCP、 R_d 和 AQE 进行聚类分析(图4),10种亚热带蕨类植物分为3类时,各类特征较为明显。第一类为姬蕨和铁芒萁,这类的 LCP、 R_d 和 AQE 都比较高;第二类为乌蕨、双盖蕨、紫萁、碗蕨和金星蕨,这类的 LCP、 R_d 和 AQE 都偏中等;第三类为鳞毛蕨、瘤足蕨和黑鳞耳蕨,这类的 LCP、 R_d 和 AQE 都比较低(表1)。

在指示植物利用弱光能力时, LCP 和 R_d 是低优指标,而 AQE 为高优指标,由聚类分析可知,10种亚热带蕨类植物在同一分类中低优指标和高优指标发生了分化,导致难以比较其利用弱光能力的大小,为进一步比较10种亚热带蕨类植物利用弱光的能力,对其进行 TOPSIS 综合评价,结果如表2所示。

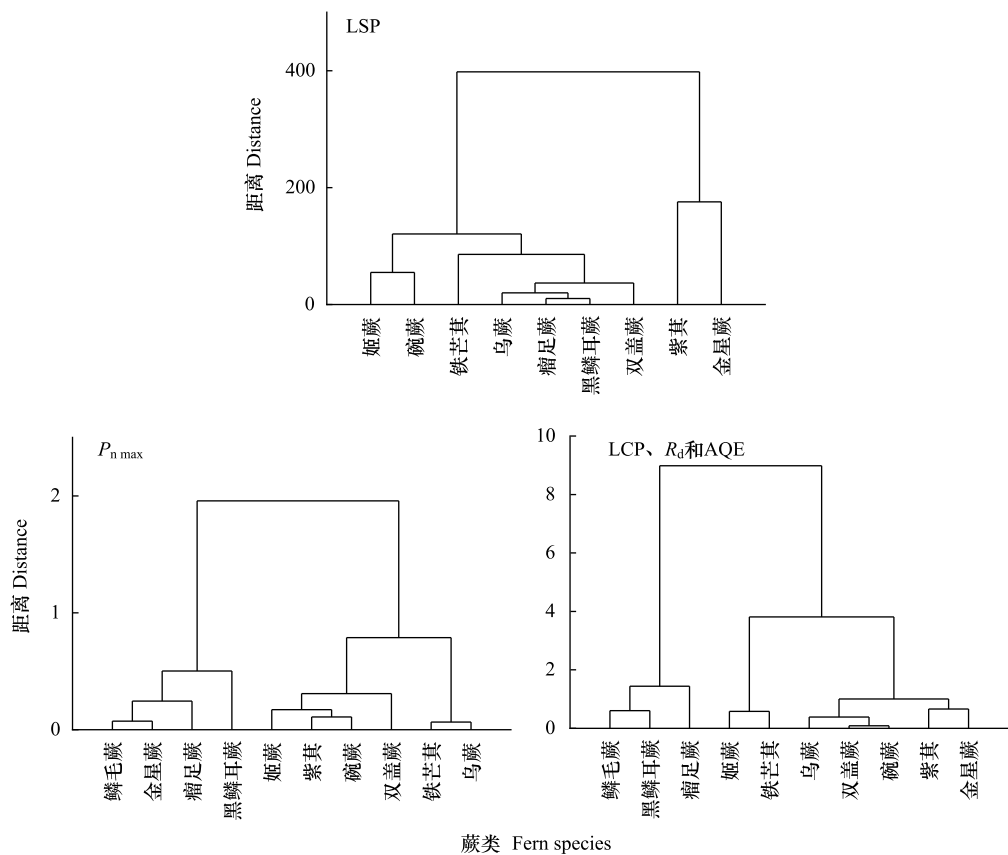


图 4 10 种亚热带蕨类植物光合参数聚类分析

Fig.4 Clustering analysis for photosynthetic parameters of 10 subtropical fern species

AQE: 表观量子效率 Apparent quantum efficiency

表 2 10 种亚热带蕨类植物光补偿点、暗呼吸速率、表观量子效率及 TOPSIS 综合排名结果

Table 2 LCP, Rd, AQE and TOPSIS ranking results of 10 subtropical fern species

蕨类 Fern species	光补偿点 LCP	暗呼吸速率 Rd	表光量子效率 AQE	相对接近度 Relative proximity	排序结果 Sorting result
鳞毛蕨 <i>D. filix-mas</i>	4.807	0.354	0.012	0.455	2
姬蕨 <i>H. punctata</i>	16.416	0.583	0.022	0.2	8
铁芒萁 <i>D. pedata</i>	16.983	0.693	0.022	0.207	7
乌蕨 <i>S. chusanum</i>	12.75	0.539	0.024	0.248	4
瘤足蕨 <i>P. adnata</i>	5.95	0.443	0.012	0.338	3
双盖蕨 <i>D. donianum</i>	12.365	0.528	0.021	0.208	6
紫萁 <i>O. japonica</i>	13.164	0.687	0.018	0.136	9
碗蕨 <i>D. scabra</i>	12.371	0.439	0.02	0.22	5
金星蕨 <i>P. glanduligera</i>	13.805	0.536	0.013	0.08	10
黑鳞耳蕨 <i>P. makinoi</i>	4.236	0.151	0.012	0.778	1

3 讨论与结论

3.1 不同光响应模型对 10 种亚热带蕨类植物光合参数的拟合效果

不同的植物适用的光响应模型有差异,目前国内外常用的光响应模型为直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型^[26–27]。近年来国内比较流行的是由叶子飘等^[9]提出的直角双曲线修

正模型,因为它既可以模拟出植物受到光抑制后的曲线部分,又可以直接并准确的计算出 LSP。目前此方法也得到了许多验证,如闫小红等^[28]对水稻、韩晓等^[29]对夏黑葡萄以及何昕儒等^[30]对枸杞的研究中对比了多种光响应模型后都发现直角双曲线修正模型是最佳拟合模型。然而,本研究发现直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型对 10 种亚热带蕨类植物的拟合效果均较好,并且各有优点,因此在研究亚热带蕨类植物光合特性时可以结合两者的优势。直角双曲线修正模型各项光合参数的拟合值与实测值相差不大,之所以拟合效果没有水稻、夏黑葡萄和枸杞等好,可能是由于亚热带蕨类植物与其生活环境相差较大,形成了不同的光合习性。指数模型的光合参数拟合值与实测值相差较大,可能是因为指数模型主要适用于藻类、海草和其它沉水植物的光响应曲线拟合^[28]。直角双曲线模型的拟合精度较差在荞麦^[31]、甘薯^[32]和山核桃^[33]等植物上也得到了印证,说明可能是模型自身的缺陷所致,与植物种类无关。

由图 1 可知,直角双曲线模型和非直角双曲线模型 P_{nmax} 的拟合值大于实测值,而 LSP 拟合值远小于实测值,这是由于直角双曲线模型和非直角双曲线模型都是一条没有极点的渐近线。因此根据公式无法直接求出 LSP,但可以根据 $P_{nmax} = AQE \times LSP - R_d$ 求出 LSP。然而这种方法求出的 LSP 远低于实测值,这与前人的研究一致^[34-35]。指数模型也是一条渐近线,无法直接求出 LSP^[1],通常根据假设 P_{nmax} 为 $0.9P_{nmax}$ 或 $0.99P_{nmax}$ 时对应的光强为 LSP 进行计算^[21-22],本研究进行了相应的计算,分别把 $0.9P_{nmax}$ 和 $0.99P_{nmax}$ 带入指数模型的表达式,并输入对应的光合参数,然而无法计算出本研究 10 种亚热带蕨类植物的 LSP,所以说明这个计算方法可能并不适用于亚热带蕨类植物的 LSP 计算。

3.2 10 种亚热带蕨类植物的光合特性

通过光响应模型计算植物的 LSP、LCP、 P_{nmax} 、 R_d 和 AQE 等光合参数是研究植物光合特性的重要途径。

LSP 代表了植物适应强光的能力^[17],即耐强光能力。通过 LSP 聚类分析可知,9 种亚热带蕨类植物的耐强光能力具有一定相似性,可以分为 3 类,即耐强光能力较强的金星蕨和紫萁,耐强光能力稍弱的铁芒萁、乌蕨、瘤足蕨、双盖蕨和黑鳞耳蕨,以及耐强光能力最弱的姬蕨和碗蕨。

P_{nmax} 反映了植物叶片的最大光合能力,是代表植物光合潜能的重要参数^[15]。通过 P_{nmax} 聚类分析可知,10 种亚热带蕨类植物的光合潜能具有一定相似性,可以分为 3 类,即光合潜能较大的铁芒萁和乌蕨,光合潜能稍低的姬蕨、双盖蕨、紫萁和碗蕨,以及光合潜能最低的鳞毛蕨、瘤足蕨、金星蕨和黑鳞耳蕨。

LCP、 R_d 和 AQE 是代表植物利用弱光能力的三个重要参数^[24],即可代表植物的耐阴性能力。其中 LCP 是指植物的净光合速率和呼吸消耗达到平衡时的光强,LCP 越低,说明植物利用弱光的能力越强^[36],即耐阴性能力越强。 R_d 是指植物在不进行光合作用时,消耗有机物的速率, R_d 越低,说明植物消耗的有机物越少^[23],即耐阴性能力越强。AQE 是指植物光合作用的光能利用效率,AQE 越高,说明叶片光能转化效率越高,利用弱光的能力越强^[37],即耐阴性能力越强。通过对 LCP、 R_d 和 AQE 进行聚类分析可知,10 种亚热带蕨类植物可以分为 3 类,即耐弱光能力强、呼吸消耗少和对光的利用率高的姬蕨和铁芒萁,耐弱光能力较强、呼吸消耗较少和对光的利用率较高的乌蕨、双盖蕨、紫萁、碗蕨和金星蕨,以及耐弱光能力弱、呼吸消耗少和对光的利用率低的鳞毛蕨、瘤足蕨和黑鳞耳蕨。因仅进行聚类分析难以比较 10 种亚热带蕨类植物耐阴性能力的强弱,为进一步明确其耐阴性能力,采用 TOPSIS 综合评价法对 10 种亚热带蕨类植物的 LCP、 R_d 和 AQE 进行分析(表 3)。10 种亚热带蕨类植物耐阴性能力排序为:黑鳞耳蕨>鳞毛蕨>瘤足蕨>乌蕨>碗蕨>双盖蕨>铁芒萁>姬蕨>紫萁>金星蕨,该排序分布与聚类分析的类别基本一致。

由上述讨论可知,10 种亚热带蕨类植物在光合潜能、耐强光能力和耐阴性能力这三个光合特性上既有相似性又存在物种特异性,将其光合特性按照相应参数指标进行排序,结果如表 3 所示,黑鳞耳蕨的耐阴性能力最好,而相应的耐强光能力和光合潜能相对较弱。金星蕨耐强光能力最强,而相应的耐阴性能力和光合潜能较弱。乌蕨的光合潜能最强,而耐强光能力较弱,但是耐阴性能力在 10 种亚热带蕨类植物中也能排到第 4 名。其它亚热带蕨类植物的光合特性都可以通过表 3 找到它在这 10 种亚热带蕨类植物中的排名情况。

表 3 10 种亚热带蕨类植物耐阴性能力、耐强光能力和光合潜能三种光合特性排名结果

Table 3 Ranking results of three photosynthetic characteristics of 10 subtropical ferns: negative tolerance, strong light tolerance and photosynthetic potential

蕨类 Fern species	耐阴性能力 Negative tolerance	耐强光能力 Strong light tolerance	光合潜能 Photosynthetic potential
鳞毛蕨 <i>D. filix-mas</i>	2	—	7
姬蕨 <i>H. punctata</i>	8	9	6
铁芒萁 <i>D. pedata</i>	7	3	2
乌蕨 <i>S. chusanum</i>	4	7	1
瘤足蕨 <i>P. adnata</i>	3	6	9
双盖蕨 <i>D. donianum</i>	6	4	3
紫萁 <i>O. japonica</i>	9	2	4
碗蕨 <i>D. scabra</i>	5	8	5
金星蕨 <i>P. glanduligera</i>	10	1	8
黑鳞耳蕨 <i>P. makinoi</i>	1	5	10

综上所述,直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型对本研究 10 种亚热带蕨类植物的拟合效果较好,其中直角双曲线修正模型的 LSP 拟合效果最好,非直角双曲线模型的拟合精度最高。通过对 10 种亚热带蕨类植物的光合参数进行聚类分析和 TOPSIS 综合评价可知,10 种亚热带蕨类植物的耐阴性能力、耐强光能力和光合潜能等光合特性既具有相似性也存在物种特异性,其中黑鳞耳蕨的耐阴性能力最强,金星蕨的耐强光能力最强,乌蕨的光合潜能最大。

参考文献 (References):

- [1] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [2] 杨振意, 薛立, 郭淑红, 张柔. 干旱对 4 种幼苗气体交换参数的影响. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(5): 67-72.
- [3] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [4] 吴旭, 唐亚坤, 陈晨, 贾畅, 陈云明. 黄土丘陵区沙棘、油松和刺槐光合生理特性及其环境适应性. 生态学报, 2019, 39(21): 8111-8125.
- [5] 谢飞, 闫倩倩, 杨帆, 侯亚莉. 不同种源地狼牙刺的光合光响应曲线及其模型拟合. 温带林业研究, 2020, 3(3): 44-49.
- [6] Baly E C C. The kinetics of photosynthesis. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1935, 117(804): 218-239.
- [7] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology. London: Academic Press, 1976: 86-110.
- [8] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clone. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.
- [9] Ye Z P, Yu Q, Kang H J. Evaluation of photosynthetic electron flow using simultaneous measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence under photorespiratory conditions. Photosynthetica, 2012, 50(3): 472-476.
- [10] Mehltreter K, Walker L R, Sharpe J M. Fern Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 22-60.
- [11] 李玉双, 陈洁, 庞莉莉, 王庆亚. 宝华山落叶阔叶林下蕨类植物多样性及生态特征. 生物学杂志, 2015, 32(4): 53-56.
- [12] 严岳鸿, 易绮斐, 黄忠良, 邢福武. 广东古兜山自然保护区蕨类植物多样性对植被不同演替阶段的生态响应. 生物多样性, 2004, 12(3): 339-347.
- [13] 王茜, 刘婷婷, 孙昊. 蕨类植物的生理特性及应用价值. 边疆经济与文化, 2012, (5): 171-172.
- [14] 许焱. 千岛湖三种不同群落下芒萁 (*Dicranopteris dichotoma*) 光合生理生化特征[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- [15] 徐金忠, 魏琳, 徐洪亮, 高德武. 不同生态因子对荚果蕨生长和光合特性的影响. 中国农学通报, 2017, 33(8): 19-24.
- [16] 张强, 陈军文, 陈亚军, 曹坤芳, 李保贵. 西双版纳热带雨林中两种生态型蕨类植物的光合特性比较研究. 植物学通报, 2008, 25(6): 673-679.
- [17] 许国春, 罗文彬, 李华伟, 许泳清, 纪荣昌, 李国良, 林赵森, 邱思鑫, 汤浩. 彩色马铃薯光合光响应曲线模拟及其特征参数分析. 福建农业学报, 2020, 35(7): 691-698.
- [18] 李玉洁, 赵娜, 曹月娥, 杨建军. 干旱区典型植物梭梭与怪柳的光响应曲线模型拟合. 江苏农业科学, 2019, 47(22): 179-182.
- [19] 杨小兵. 聚类分析中若干关键技术的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2005.
- [20] 王建伟, 王小芹, 王素珍, 陈维静, 陶永杰, 宫洪磊, 崔雪丹, 牛建一, 车力凡. 基于 TOPSIS 与综合指数法的医院医疗质量综合评价. 中

- 国病案, 2020, 21(11): 75-78.
- [21] 王满莲, 冯玉龙, 李新. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应. 应用生态学报, 2006, 17(4): 602-606.
- [22] 黄红英, 窦新永, 孙蓓育, 邓斌, 吴国江, 彭长连. 两种不同生态型麻疯树夏季光合特性的比较. 生态学报, 2009, 29(6): 2861-2867.
- [23] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 田露, 米俊珍, 王琦, 戴云仙. 干旱胁迫下腐植酸肥料对燕麦光响应曲线的影响. 中国农业大学学报, 2020, 25(11): 34-44.
- [24] 丁宇晖, 杨再强, 徐超, 郑芊彤, 李佳佳, 黄琴琴, 王明田. 低温胁迫对设施三七叶片光响应曲线拟合的影响. 东北林业大学学报, 2020, 48(3): 41-49, 55-55.
- [25] 李春晖, 李爱贞. TOPSIS 法在环境质量综合评价中的应用. 地质灾害与环境保护, 1999, 10(2): 9-13.
- [26] 温黎明, 赵秀梅, 董轲, 崔冰, 高小淇, 殷晓晓, 王菊, 范海. 不同盐渍条件下海滨锦葵光合-光响应模型. 山东科学, 2018, 31(5): 81-88.
- [27] 张曼义. 干旱胁迫对黄瓜植株生长的影响机理及光谱估算模型的研究[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2018.
- [28] 闫小红, 尹建华, 段世华, 周兵, 胡文海, 刘帅. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合. 生态学杂志, 2013, 32(3): 604-610.
- [29] 韩晓, 王海波, 王孝娣, 史祥宾, 王宝亮, 郑晓翠, 王志强, 刘凤之. 基于 4 种光响应模型模拟不同砧木对夏黑葡萄耐弱光能力的影响. 应用生态学报, 2017, 28(10): 3323-3330.
- [30] 何昕孺, 王琴平, 秦晔, 戴国礼, 周军, 赵瑞秋. 枸杞不同品系的光合特性及光响应模型拟合研究. 中国农学通报, 2020, 36(28): 57-62.
- [31] 宁松瑞, 赵雪, 姬美玥, 王全九. 脱硫石膏和磁化水对盐碱胁迫荞麦光合特性的影响. 农业机械学报, 2020, 51(10): 310-317.
- [32] 吴海云, 郭琪琳, 王金强, 李欢, 刘庆. 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. 中国生态农业学报, 2019, 27(6): 908-918.
- [33] 李晓锐, 刘壮壮, 孔德仪, 冯刚, 韩杰, 谭鹏鹏, 彭方仁. 薄壳山核桃不同品种光响应过程及模型拟合. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(5): 42-48.
- [34] 廖小锋, 刘济明, 张东凯, 靳勇, 张勇, 闫国华, 王敏. 野生小蓬竹的光合光响应曲线及其模型拟合. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(3): 124-128.
- [35] 李仕杰, 朱润军, 杨巧, 杨畅宇, 程希平. 不同生境下木棉幼苗光响应特性及最适模型拟合. 西部林业科学, 2020, 49(5): 149-154.
- [36] 张庆费, 夏楠, 钱又宇. 城市绿化植物耐荫性的诊断指标体系及其应用. 中国园林, 2000, 16(6): 93-95.
- [37] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 15.