



# 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

孙铭禹, 王 岩, 范仁雪, 牟 琳, 赵天宏

(沈阳农业大学 农学院, 辽宁 沈阳 110161)

**摘 要:**为研究臭氧( $O_3$ )浓度升高条件下大豆叶片光合能力、光响应曲线的变化以及光响应曲线拟合模型的适用性,以铁丰 29 为试验材料,于开顶式气室(OTCs)内进行盆栽试验,设置 3 个  $O_3$  浓度(CK:  $45\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $T_1$ :  $80 \pm 10\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $T_2$ :  $120 \pm 10\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ )熏蒸大豆,测量气体交换参数,使用非直角双曲线模型(NRH)、直角双曲线模型(RH)、修正直角双曲线模型(MRH)以及指数模型(EM)4 种光响应曲线拟合模型,计算光合参数,并分析比较 4 种光响应曲线模型的拟合效果。结果表明: $O_3$  浓度升高显著降低了大豆叶片的最大净光合速率( $P_{\max}$ )、表观量子效率(AQE)、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $Tr$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )和水分利用效率(WUE),提高了光补偿点(LCP),光饱和点(LSP)无明显变化,高浓度  $O_3$  未对大豆叶片的强光利用能力以及暗呼吸速率( $R_d$ )产生影响。各模型下光响应参数拟合结果显示,修正的直角双曲线模型(MRH)拟合效果较好,但高浓度  $O_3$  条件下拟合光饱和点(LSP)时,MRH 模型拟合效果较差,而指数模型(EM)拟合效果较好。综上所述, $O_3$  浓度升高显著降低了大豆叶片的光合能力,在进行光响应曲线拟合时,选择 MRH 模型较好,其次为 EM 模型。

**关键词:**臭氧;大豆;气体交换参数;光响应曲线;光响应模型

## Comparison of Photosynthetic Capacity and Light Response Curve Models of Soybean Under Elevated Ozone Concentration

SUN Ming-yu, WANG Yan, FAN Ren-xue, MU Lin, ZHAO Tian-hong

(Agronomy College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

**Abstract:** In order to study the changes of photosynthetic capacity and light response curve of soybean leaves and the applicability of light response curve fitting model under the condition of elevated ozone ( $O_3$ ) concentration, a pot experiment was conducted in open top chambers (OTCs) with Tiejing 29 as experimental material. Three  $O_3$  concentrations (CK:  $45\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $T_1$ :  $80 \pm 10\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ,  $T_2$ :  $120 \pm 10\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ) were set to fumigate soybean, and the air pressure was measured. We used four light response curve fitting models including non right angle hyperbolic model (NRH), right angle hyperbolic model (RH), modified right angle hyperbolic model (MRH) and exponential model (EM) to calculate the photosynthetic parameters, furthermore analyzed and compared the fitting effects of the four light response curve models. The results showed that the maximum net photosynthetic rate ( $P_{\max}$ ), apparent quantum efficiency (AQE), stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $Tr$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) and water use efficiency (WUE) of soybean leaves were significantly decreased, and the light compensation point (LCP) and light saturation point (LSP) of soybean leaves were not significantly changed with the increase of  $O_3$  concentration. The ability of respiration and the rate of dark respiration ( $R_d$ ) were affected. The fitting results of light response parameters under each model showed that the modified right angle hyperbolic model (MRH) had better fitting effect, but the fitting effect of MRH model was poor when fitting light saturation point (LSP) was under high  $O_3$  concentration, while the fitting effect of EM model was better. In conclusion, the increase of  $O_3$  concentration significantly reduced the photosynthetic capacity of soybean leaves. When fitting the light response curve, MRH model was better, followed by EM model.

**Keywords:** Ozone; Soybean; Gas exchange parameters; Light response curve; Light response model

臭氧( $O_3$ )是一种光化学污染物,也是一种高活性的强氧化剂,占大气体积比不到 0.001 2%,但却是地球大气中非常重要的组成成分<sup>[1]</sup>。臭氧一般按高度分为对流层臭氧和平流层臭氧。平流层臭氧是地球生命的保护伞,且在全球气候变化中起重要作用<sup>[2]</sup>,而对流层臭氧( $O_3$ )浓度升高会对人类和植物造成伤害<sup>[3-5]</sup>。近年来随着城市化、工业化速

度的加快,化石燃料的燃烧、含氮化肥的使用以及汽车尾气的排放等,为臭氧的光化学反应提供了大量氮氧化物( $NO_x$ )和挥发性有机物(VOCs)等臭氧前体物,且随着夏季温度升高,光照强度增加, $O_3$ 生成的光化学反应加快,使得对流层  $O_3$  浓度显著升高<sup>[6]</sup>, $O_3$ 成为了许多城市夏季取代 PM2.5 的首要污染物,因此也引起了全球学者的广泛关注。

收稿日期:2021-01-10

基金项目:国家自然科学基金(31570404)。

第一作者:孙铭禹(1995—),男,在读硕士,主要从事全球变化生态学研究。E-mail:517351796@qq.com。

通讯作者:赵天宏(1972—),男,博士,教授,博导,主要从事全球气候变化和植物生理生态研究。E-mail:zth@syou.edu.cn。

大豆是国民植物蛋白和食用油的主要来源。虽然近年来我国大豆产量不断提高,但仍存在自给能力不足的问题。我国于2019年提出第二次大豆振兴计划以增强大豆种植产业抗风险能力,同时还指出在科研上开展联合攻关,提高大豆品种的适应性、高产性和优质性<sup>[7-8]</sup>。近年来已有学者发现O<sub>3</sub>浓度升高对大豆植株具有伤害作用,降低了大豆叶片的净光合速率(*P<sub>n</sub>*)、气孔导度(*G<sub>s</sub>*)等,使花粉受精过程受到阻碍,从而造成大豆减产<sup>[9]</sup>,但关于O<sub>3</sub>浓度升高下大豆光响应曲线的拟合及相关光合参数的变化鲜有报道。

植物光合能力研究中光响应曲线的变化是植物生物学中的热点问题,在进行光响应曲线拟合时,国内外学者常选用非直角双曲线模型(NRH)<sup>[10]</sup>、直角双曲线模型(RH)<sup>[11-12]</sup>和指数模型(EM)<sup>[13]</sup>进行拟合,而由于这3种模型均无极大值,无法直接求得光饱和点(*LSP*),需通过后期的计算获得,因此准确度有一定降低。叶子飘等<sup>[14-15]</sup>于2007年提出了修正的直角双曲线模型(MRH),加入了β、γ修正系数,提升了拟合精准度,被国内外学者们广泛使用。以上4种模型各有优劣,因此在拟合植物光响应曲线时常选用以上4种模型进行比较,从而选择出最适模型。而此前对拟合植物光响应曲线的研究多集中于高温胁迫、干旱胁迫、水分胁迫对植物光响应曲线的影响<sup>[16-18]</sup>,关于臭氧胁迫下最适光响应曲线拟合模型的研究较少。因此本研究以大豆品种铁丰29号为试验材料,研究臭氧浓度升高条件下大豆光响应曲线拟合及气体交换参数的变化,探究大豆光合能力的变化,同时探讨臭氧浓度升高条件下植物光响应曲线的最适拟合模型,以期对臭氧高浓度地区大豆种植及臭氧胁迫下植物最适光响应曲线拟合模型的选择提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料为大豆栽培品种铁丰29号,该品种丰产性好,生育期为130~133 d,适合在肥力为中等或中等以上的土壤中种植。

1.2 试验地概况

试验在中国科学院沈阳农田生态系统国家野外科学观测研究站进行。研究站位于沈阳市苏家屯区十里河镇(41°31'N, 123°24'E),年平均气温7~8℃,无霜期为147~164 d,主要土壤类型为草甸棕壤。

1.3 试验设计

本研究使用开顶室气室(OTCs)对大豆进行熏蒸,OTCs在室外自北向南放置一排,每个气室之间间隔为4 m,气室前无阻挡物。其设备主要包括

OTCs(横截面是正八边形,边长1.15 m,高度2.4 m,表面为玻璃室壁),与OTCs气室相配套的还有通气及通风控制设备。其内包括用于产生O<sub>3</sub>的O<sub>3</sub>发生器(北理国科,BGY-Q8),用于监控开顶箱内的O<sub>3</sub>浓度的O<sub>3</sub>传感器(艾尔科,S-900),气室内外环境要素的自动采集测量系统(对气温、湿度、风速、辐射自动定时地连续取样,所采集的数据由微机控制,并随时存入软盘,自动形成数据文件)以及自动控制充气系统(英科莲华,北京)。整个试验期间,内部气体浓度基本可控制稳定,温度、湿度与光照条件均与外界环境保持一致。

试验设置3个臭氧浓度处理,包括CK(45 nL·L<sup>-1</sup>)、T<sub>1</sub>(80±10 nL·L<sup>-1</sup>)、T<sub>2</sub>(120±10 nL·L<sup>-1</sup>)<sup>[9,19]</sup>。采用盆栽试验,PVC桶高30 cm,直径34 cm,每个气室播种20桶,每桶播种10粒大豆种子,出苗后保留5株。于2020年5月15日播种,大豆出苗20 d后开始进行臭氧熏蒸,每天熏蒸8 h(9:00—17:00)。试验期间水分、肥料均一致,无病虫害及杂草等限制因素。

1.4 方法

使用CIRAS-3便携式光合作用测定系统于分枝期(2020年7月25—27日)测量气体交换参数及光响应曲线。选择光照良好、晴朗无云的天气,于上午9:00—12:00,每处理选择生长一致且具有代表性的植株3株测量气孔导度(*G<sub>s</sub>*)、蒸腾速率(*T<sub>r</sub>*)、水分利用效率(*WUE*)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(*C<sub>i</sub>*)及光响应曲线。测定光响应曲线时,叶室内CO<sub>2</sub>浓度为390 μmol·mol<sup>-1</sup>,光合有效辐射(PAR)在0~2 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>范围内设置10个梯度,即0,50,100,200,400,700,1 000,1 200,1 600,2 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,测量对应净光合速率。

1.5 数据分析

用Excel 2010进行作图,用SPSS 25.0进行模型的构建与拟合,对气体交换参数进行单因素方差分析(One-way ANOVA),试验数据采用“平均值±标准差”形式,3次重复。

模型选取如下:

①非直角双曲线模型(NRH):

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{\alpha I + P_{\max} - 4k\alpha I P_{\max}}}{2k} - R_d \tag{1}$$

②直角双曲线模型(RH):

$$P_n = \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} - R_d \tag{2}$$

③直角双曲线修正模型(MRH):

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \tag{3}$$

④指数模型(EM):

$$P_n = P_{\max} (1 - e^{-\alpha I / P_{\max}}) - R_d \tag{4}$$

以上公式中, $P_n$  为净光合速率、 $\alpha$  为表观量子效率、 $I$  为光合有效辐射( $PAR$ )、 $P_{\max}$  为最大净光合速率、 $R_d$  为暗呼吸速率、 $k$  为非直角双曲线的曲角;式(3)中  $\beta$  为修正系数、 $\gamma$  为初始量子效率与最大净光合速率之比。

式(1)(2)无极值,因而无法直接求得植物光饱和点和点( $LSP$ )、光补偿点( $LCP$ ),需由以下直线方程式求得<sup>[20]</sup>:

$$P_{\max} = AQE \times Isat - R_d \tag{5}$$

式(3)由于有极值,可以直接求得  $P_{\max}$ 、 $LSP$ 、 $LCP$ 。式(4)无极值,但可直接求得  $LCP$  值,而  $LSP$  值需通过假设光合速率为  $0.9P_{\max}$  或  $0.99P_{\max}$  所对应的光强获得<sup>[20-21]</sup>。

实测值中, $AQE = \frac{P_{200} - P_0}{(200 - 0)}$ <sup>[16]</sup>, $P_{\max}$  取实测值的最大值, $LSP$  取最大值对应光强, $LCP$  为  $P_0$  与  $P_{200}$  连线与 X 轴的交点对应光强, $R_d$  为  $PAR$  为 0 时的净光合速率值。

精度评价:采用均方根误差(RMSE)、平均绝对误差(MAE)以及  $R^2$  检验 4 个模型的拟合优良程度,计算公式如下:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} \tag{6}$$

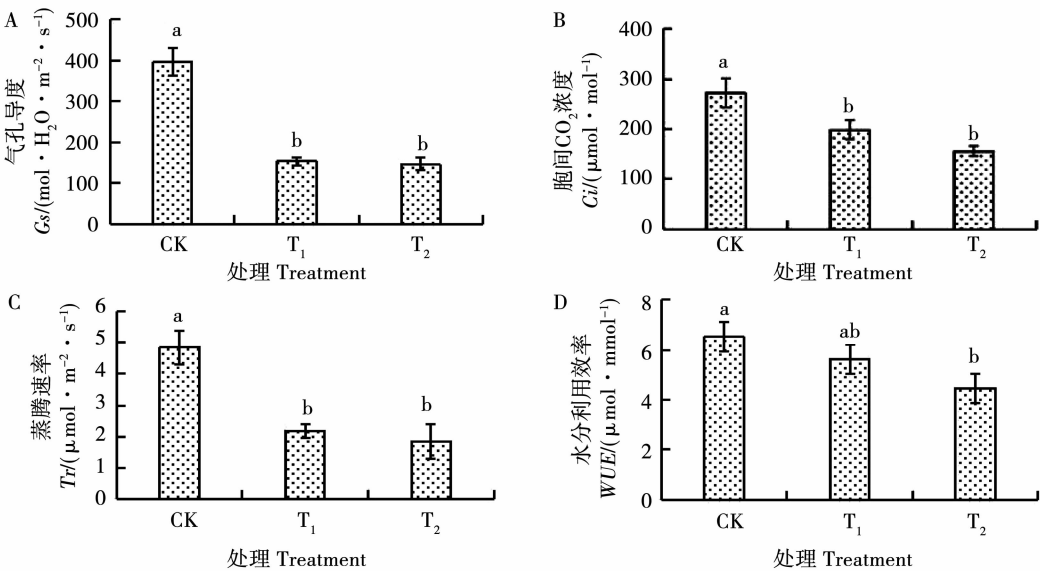
$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |y_i - \hat{y}_i| \tag{7}$$

式中, $n$  为样本数, $y_i$  表示实测值, $\hat{y}_i$  表示拟合值。当  $R^2$  越接近于 1, RMSE、MAE 值越小,则拟合效果越好。

## 2 结果与分析

### 2.1 臭氧浓度升高下大豆叶片气体交换参数的变化

如图 1 所示,低浓度  $O_3$  ( $T_1$ ) 和高浓度  $O_3$  ( $T_2$ ) 处理下,大豆叶片气孔导度( $G_s$ )较 CK 分别显著下降了 61.4% 和 63.1%,可见  $O_3$  浓度的升高显著降低了大豆叶片气孔开闭程度,影响了气孔导度(图 1A)。 $T_1$  和  $T_2$  处理下大豆叶片胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )较 CK 分别显著下降了 26.9% 和 42.9%,可见由于气孔导度的降低,大豆叶片与外界气体交换受到影响,导致了  $C_i$  浓度降低(图 1B)。 $T_1$  和  $T_2$  处理下大豆叶片蒸腾速率( $Tr$ )较 CK 分别显著下降了 55.4% 和 62.3%,可见  $O_3$  浓度的升高导致气孔导度降低,从而降低了大豆叶片的蒸腾速率(图 1C)。 $T_1$  处理下大豆叶片水分利用效率( $WUE$ )较 CK 略有降低,但未达显著水平,而  $T_2$  处理下较 CK 显著降低了 31.4%,可以看出高浓度的  $O_3$  影响了大豆叶片积累干物质的能力(图 1D)。



不同小写字母分别表示不同处理间的差异达到显著性水平( $P < 0.05$ )。下同。  
Different lowercase in the figure indicated the difference between treatments reached a significant level ( $P < 0.05$ ).  
The same below.

图 1 不同  $O_3$  浓度处理下大豆叶片的气体交换参数  
Fig. 1 The gas exchange parameters of soybean leaves under different ozone concentrations

2.2 臭氧浓度升高下大豆的光响应曲线特征分析

选取大豆分枝期各处理的光合数据进行分析, 分别以4种模型对3种O<sub>3</sub>浓度下大豆的光响应曲线进行拟合, 所拟合曲线基本与实测点接近。由图2可以看出, 在环境O<sub>3</sub>浓度下4种模型所拟合的曲线在光合有效辐射(PAR) < 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>下变化趋势基本一致, 拟合值之间差异较小, 而后随着PAR的增加, 不同模型拟合值之间的差异也随之变化, 其中非直角双曲线(NRH)、直角双曲线(RH)和指数模型(EM)趋势较为一致, 均呈缓慢增加趋势, 直角双曲线修正模型(MRH)曲线与实测值较为接近, 且随着PAR的增加呈现出先增加后缓慢降低的趋势, 体现出了光抑制现象。

T<sub>1</sub>处理O<sub>3</sub>浓度下4种模型所拟合的曲线在PAR < 400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>下变化趋势基本一致, NRH模型曲线较接近实测值, MRH模型随着PAR的增加呈现出先增加后缓慢降低的趋势, 体现出了光抑制现象(图3)。

如图4所示, T<sub>2</sub>处理O<sub>3</sub>浓度下4种模型拟合的曲线趋势基本一致, 均呈逐渐增加趋势, EM模型曲线较为接近实测值, 4种模型均未体现出光抑制现象, 这一现象有可能因为拟合值未达到光饱和点, 但实测值明显存在光饱和点, 推测可能由于在PAR > 1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>后测量点选择较少, 因此曲线拟合准确度不高。

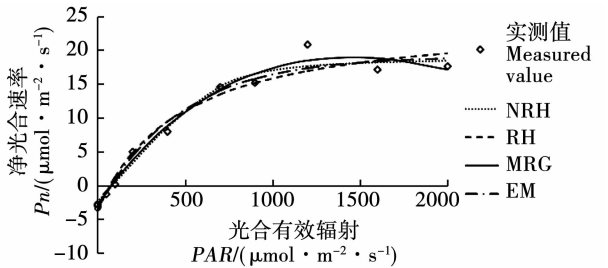


图2 CK光响应曲线

Fig. 2 The light response curve of CK

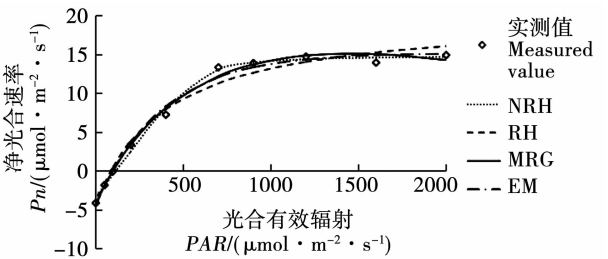


图3 T<sub>1</sub>浓度下光响应曲线

Fig. 3 The light response curve at T<sub>1</sub> concentration

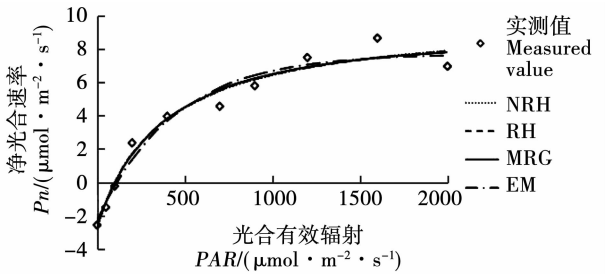


图4 T<sub>2</sub>浓度下光响应曲线

Fig. 4 The light response curve at T<sub>2</sub> concentration

2.3 臭氧浓度升高条件下大豆光响应参数的变化

2.3.1 表观量子效率 表观量子效率(AQE)为弱光条件下暗呼吸与光补偿点之间的直线斜率, 可以反映植物叶片的光合生产潜能, 是衡量植物的光能转换率的重要指标<sup>[16]</sup>, 在拟合时, CK中RH模型与实测值偏离较大, 而MRH模型与实测值最为接近, 为最适模型; T<sub>1</sub>处理下RH模型拟合值与实测值偏离较大, NRH模型拟合值与实测值最为接近, 为最适模型; T<sub>2</sub>处理下EM模型拟合值与实测值最为接近, 为最适模型, 其余3种模型拟合效果接近, 且均与实测值有一定偏差。根据最适模型拟合值可以看出T<sub>1</sub>处理下大豆叶片AQE值略低于CK, T<sub>2</sub>处理下大豆叶片的AQE值较CK降低了37.8%, 说明高浓度的O<sub>3</sub>降低了大豆叶片的光能转换率(表1)。

2.3.2 光饱和点 光饱和点(LSP)可以反映植物对强光的利用能力, 拟合时, CK和T<sub>1</sub>处理下, RH模型、NRH模型与EM模型拟合值与实测值偏离较为严重, MRH模型拟合值与实测值最为接近, 为最适模型; T<sub>2</sub>处理下, RH模型、NRH模型和MRH模型拟合值与实测值偏离较为严重, EM模型拟合值与实测值较为接近。根据最适模型拟合值可以看出T<sub>1</sub>处理对大豆叶片的LSP值影响不明显, T<sub>2</sub>处理使大豆叶片LSP值增加了45.6%, 说明高浓度的O<sub>3</sub>增强了大豆叶片对强光的利用能力。但根据实测值来看, LSP值与CK相近, 大豆叶片对强光的利用能力并未发生变化, 因此推测EM模型亦不适合拟合LSP值(表1)。

2.3.3 光补偿点 光补偿点(LCP)能够反映植物对弱光的利用效率, LCP值越低, 说明对弱光的利用效率越高。拟合时, CK处理下, RH模型与EM模型拟合值与实测值偏离较为严重, MRH模型拟合值与实测值最为接近, 为最适模型。T<sub>1</sub>处理下, NRH模型与RH模型拟合值与实测值偏离较大, MRH模型拟合值与实测值最为接近, 为最适模型。T<sub>2</sub>处理下, NRH模型与RH模型拟合值均与实测值偏离较

大,MRH 模型拟合值与实测值最为接近,为最适模型。根据最适模型拟合值可以看出  $T_1$  和  $T_2$  处理下大豆叶片的  $LCP$  值均高于 CK,说明  $O_3$  浓度的升高降低了大豆叶片对弱光的利用效率(表 1)。

2.3.4 最大净光合速率 拟合最大净光合速率( $P_{max}$ )时,CK 处理下,RH 模型拟合值较实测值偏离较大, $T_1$  处理下 RH 模型与 EM 模型拟合值与实测值偏离较大, $T_2$  处理下,NRH 模型与 RH 模型拟合值与实测值偏离较大,3 种处理下均为 MRH 模型拟合值与实测值最为接近,为最适模型。根据 MRH 模型拟合值可以看出  $T_1$  处理下大豆叶片  $P_{max}$  较 CK 下降了 20.4%, $T_2$  处理下降了 56.4%,说明高浓度

的  $O_3$  严重降低了大豆叶片的最大净光合速率,影响了光合能力(表 1)。

2.3.5 暗呼吸速率 暗呼吸速率( $R_d$ )是反映植物叶片活性的指标,拟合时,CK 处理下 EM 模型拟合值与实测值偏离严重, $T_1$  处理下 NRH 模型拟合值与实测值偏离严重, $T_2$  处理下 4 种模型拟合值均较为接近,3 种处理下均为 MRH 模型拟合值与实测值最为接近,为最适模型。根据 MRH 模型拟合值可以看出, $T_1$  处理下大豆叶片的  $R_d$  值较 CK 升高了 45.6%, $T_2$  浓度下大豆叶片的  $R_d$  值与 CK 较为接近,无明显变化,说明低浓度的  $O_3$  增加了大豆叶片对有机物质的消耗(表 1)。

表 1 臭氧浓度升高条件下大豆叶片光响应参数实测值与拟合值比较

Table 1 The comparison between the measured and fitted values of light response parameters of soybean leaves under elevated ozone concentration

单位: $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

处理 Treatment	模型 Model	表观量子效率 AQE	光饱和点 LSP	光补偿点 LCP	最大净光合速率 $P_{max}$	暗呼吸速率 $R_d$
CK	实测值	$\approx 0.039$	$\approx 1500$	$\approx 80$	$\approx 20.08$	$\approx 2.833$
	NRH	0.029	824.276	84.414	21.456	2.448
	RH	0.061	534.590	62.377	28.805	3.805
	MRH	0.037	1456.460	81.780	18.928	2.909
	EM	0.048	2242.023	72.167	22.554	3.464
$T_1$	实测值	$\approx 0.038$	$\approx 1400$	$\approx 100$	$\approx 14.867$	$\approx 4.166$
	NRH	0.030	725.567	114.600	18.329	3.438
	RH	0.063	460.381	71.190	24.519	4.485
	MRH	0.048	1457.530	99.480	15.061	4.236
	EM	0.051	1864.845	97.995	19.567	4.412
$T_2$	实测值	$\approx 0.025$	$\approx 1600$	$\approx 100$	$\approx 8.667$	$\approx 2.567$
	NRH	0.036	430.806	75.972	12.774	2.735
	RH	0.034	448.059	79.471	12.532	2.702
	MRH	0.032	3914.040	107.226	8.251	2.658
	EM	0.023	2120.939	113.686	10.025	2.300

AQE – Apparent quantum efficiency; LSP – Light saturation point; LCP – Light compensation point;  $P_{max}$  – Maximum net photosynthetic rate;  $R_d$  – Dark respiration rate.

2.4 光合模型拟合精度评价

$O_3$  浓度升高条件下大豆叶片光响应曲线拟合精度评价如表 2 所示。在评价光响应曲线模型拟合精度时,一般  $R^2$  越接近 1,说明拟合精度越高。由表 2 可以看出,CK 中 MRH 模型的  $R^2$  值较高,模型较适用, $T_1$  处理下 NRH 模型的  $R^2$  值较高,这 2 种模型较适用, $T_2$  处理下 RH 与 MRH 模型的  $R^2$  值较高,模型较适用。但在许多研究中发现,仅  $R^2$  值不足以准确评价拟合模型的精确度,且在本研究中也

发现  $T_2$  浓度下虽然 RH 与 MRH 模型的  $R^2$  值较高,但在拟合  $LSP$  值时却严重偏离实测值,因此,本研究还选择了 RMSE 和 MAE 值来进一步验证模型拟合的精度,RMSE 和 MAE 值越小,说明拟合精确度越高。可以看出,CK 中 MRH 模型的 RMSE 和 MAE 值较小,与  $R^2$  评价结果相同,说明 MRH 模型适用性更高。 $T_1$  与  $T_2$  处理下 NRH 模型 RMSE 和 MAE 值较小,说明 NRH 模型适用性更高。

表2 模型拟合优选度比较

Table 2 The comparison of model fitting optimization degree

处理 Treatment	模型 Model	拟合优度 Goodness of fit		
		RMSE	MAE	R <sup>2</sup>
CK	NRH	1.315	1.729	0.975
	RH	1.628	2.652	0.961
	MRH	1.144	1.308	0.981
	EM	1.384	1.916	0.972
T <sub>1</sub>	NRH	0.523	0.273	0.995
	RH	1.026	1.052	0.98
	MRH	0.611	0.373	0.993
	EM	0.662	0.439	0.992
T <sub>2</sub>	NRH	0.650	0.423	0.967
	RH	0.653	0.426	0.969
	MRH	0.652	0.425	0.969
	EM	0.703	0.494	0.964

3 讨 论

本研究发现 O<sub>3</sub> 浓度升高严重影响了大豆叶片气体交换过程以及 *P<sub>n</sub>* 的光响应过程。O<sub>3</sub> 浓度的升高显著降低了大豆叶片的 *G<sub>s</sub>*、*C<sub>i</sub>*、*Tr*、*WUE*、*P<sub>max</sub>* 和 *AQE*，可见 O<sub>3</sub> 浓度的升高，诱导大豆叶片的气孔关闭，影响了叶片气孔的开闭程度，影响了大豆叶片与外界的气体交换，气孔因素是限制净光合速率的主要因素，从而抑制了光合能力，此结果与张铭等<sup>[19]</sup>研究结果一致。低浓度的 O<sub>3</sub> 处理下 *R<sub>d</sub>* 值升高，说明此时大豆叶片对有机物质的消耗增加，高浓度的 O<sub>3</sub> 处理下 *R<sub>d</sub>* 值与 CK 差异并不显著，说明高浓度 O<sub>3</sub> 未对大豆叶片的光合产物消耗产生影响。

本研究使用的 4 种光响应模型对臭氧浓度升高条件下大豆叶片光响应曲线的拟合效果差别较大，拟合 *P<sub>max</sub>*、*AQE*、*R<sub>d</sub>*、*LCP* 值时 MRH 模型最适。进行 *LSP* 值拟合时由于 NRH、RH 和 EM 模型无极值，无法直接求得 *LSP* 值，且通过计算 NRH 模型与 RH 模型拟合的 *LSP* 值与实际值偏差较大，因此在拟合 *LSP* 值时不建议使用 NRH 与 RH 模型，这也与多位学者的研究结果一致<sup>[22-24]</sup>，CK、低浓度 O<sub>3</sub> 下 MRH 模型较为适合，在高浓度 O<sub>3</sub> 下，MRH 模型拟合大豆叶片光响应曲线未能呈现先升高后降低的趋势，即未表现出光抑制现象，推测可能由于高浓度的 O<sub>3</sub> 影响，大豆 *P<sub>max</sub>* 极低，且在 *PAR* > 1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 处测量点选取较少，因而拟合值与实测值偏离较为严重，结果精确度不高。在本研究中选择 EM 模型更

为适合，虽然根据最适的 EM 模型拟合得到的 *LSP* 值显著高于 CK，但 EM 模型拟合 *LSP* 时，由于拟合精度较差，需假设 *P<sub>n</sub>* 为 0.9 *P<sub>max</sub>*，存在一定的人为因素，因此拟合结果准确度较差，而实测值较为明显地反映出了光抑制现象，根据实测值来看，*LSP* 值与 CK 相近，说明 O<sub>3</sub> 浓度的升高未对大豆叶片对强光的利用能力产生影响，最大净光合速率的下降可能由其他因素引起，这与最适拟合模型 EM 模型拟合结果不符。可见当拟合曲线均未体现光抑制现象时，4 种模型均不适合拟合 *LSP* 值，此时应选择其他模型进行进一步的拟合。

本研究探讨了 O<sub>3</sub> 浓度升高对大豆叶片气体交换参数以及光响应曲线的影响，但在拟合高浓度 O<sub>3</sub> 下 *LSP* 值时，在实测值表现出了明显的光抑制情况下 MRH 模型拟合曲线未能显示出光抑制现象，具体原因尚不清楚，推测可能与 *P<sub>max</sub>* 过低、测量点较少等因素有关。

4 结 论

O<sub>3</sub> 浓度升高显著降低了大豆叶片的 *G<sub>s</sub>*、*C<sub>i</sub>*、*Tr*、*WUE*、*P<sub>max</sub>* 和 *AQE* 值，升高了 *LCP* 值，*LSP* 值无明显变化，说明 O<sub>3</sub> 浓度升高严重影响了大豆的光合能力，主要与气孔限制因素有关。低浓度的 O<sub>3</sub> 处理使大豆叶片 *R<sub>d</sub>* 值升高，对有机物质的消耗增加，而高浓度 O<sub>3</sub> 对其无影响。综合来看，进行 O<sub>3</sub> 浓度升高条件下大豆光响应曲线拟合时选择 MRH 模型最适，但拟合高浓度 O<sub>3</sub> 下 *LSP* 值时，4 种模型拟合效果均不佳，建议选择其他模型。

参考文献

[1] Al-Salihi A M, Hassan Z M. Temporal and spatial variability and trend investigation of total ozone column over Iraq employing remote sensing data: 1979—2012 [J]. International Letters of Chemistry, Physics and Astronomy, 2015, 53: 1-18.

[2] Sigmond M, Fyfe J C. The antarctic sea ice response to the ozone hole in climate models[J]. Journal of Climate, 2014, 27(3): 1336-1342.

[3] 马明亮. 对流层臭氧时空分析影响因素研究及近地面臭氧估算[D]. 上海: 华东师范大学, 2019. ( Ma M L. Influencing factors of tropospheric ozone spatiotemporal analysis and near surface ozone estimation [D]. Shanghai: East China Normal University, 2019. )

[4] Lou S, Liao H, Yang Y, et al. Simulation of the interannual variations of tropospheric ozone over China: Roles of variations in meteorological parameters and anthropogenic emissions [J]. Atmospheric Environment, 2015, 122: 839-851.

[5] 万凌峰. 夏季北半球平流层臭氧对太阳紫外准 11 年循环的响

- 应及机制[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2016. (Wan L F. Response and mechanism of stratospheric ozone in the northern hemisphere to solar ultraviolet quasi 11 year cycle in summer[D]. Nanjing: Nanjing University of Information Engineering, 2016. )
- [6] Xin Y, Yuan X, Shang B, et al. Moderate drought did not affect the effectiveness of ethylenediurea (EDU) in protecting *Populus cathayana* from ambient ozone [J]. Science of the Total Environment, 2016, 569:1536-1544.
- [7] 王红蕾. 黑龙江省大豆产业振兴发展路径分析[J]. 黑龙江农业科学, 2019(10): 103-106. (Wang H L. Analysis on the development path of soybean industry in Heilongjiang Province [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2019(10): 103-106. )
- [8] 曾小艳, 祁华清, 邓义, 等. 农业农村部《大豆振兴计划实施方案》解读[J]. 农村经济与科技, 2020, 31(18): 36-37. (Zeng X Y, Qi H Q, Deng Y, et al. Interpretation of "Implementation Plan of Soybean Revitalization Plan" of Ministry of Agriculture and Rural Areas [J]. Rural Economy and Science and Technology, 2020, 31(18): 36-37. )
- [9] 金东艳, 赵天宏, 付宇, 等. 臭氧浓度升高对大豆光合作用及产量的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(4): 632-635. (Jin D Y, Zhao T H, Fu Y, et al. Effects of elevated ozone concentration on photosynthesis and yield of soybean [J]. Soybean Science, 2009, 28(4): 632-635. )
- [10] 张凯, 冯起, 王润元, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对春小麦灌浆特性及产量的影响[J]. 中国农学通报, 2014, 30(3): 189-195. (Zhang K, Feng Q, Wang R Y, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on grain filling characteristics and yield of spring wheat [J]. Chinese Agronomy Bulletin, 2014, 30(3): 189-195. )
- [11] Baly E C C. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences), 1935, 117: 218-239.
- [12] Lewis J D, Olszyk D, Tingey D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas- fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature [J]. Tree Physiology, 1999, 19: 243-252.
- [13] Watling J R, Press M C, Quick W P. Elevated CO<sub>2</sub> induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C4 cereal sorghum[J]. Plant Physiology, 2000, 3: 1143-1152.
- [14] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-优明 86 中的应用[J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326. (Ye Z P. Application of light response model in super hybrid rice combination- II Youming 86 [J]. Journal of Ecology, 2007, 26(8): 1323-1326. )
- [15] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型比较[J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771-775. (Ye Z P, Yu Q. A comparison between a new photosynthetic response model and a traditional one [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2007, 38(6): 771-775. )
- [16] 王欢利, 曹福亮, 刘新亮. 高温胁迫下不同叶色银杏嫁接苗光响应曲线的拟合[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2015, 39(2): 14-20. (Wang H L, Cao F L, Liu X L. Fitting of light response curve of grafted Ginkgo biloba seedlings with different leaf color under high temperature stress [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2015, 39(2): 14-20. )
- [17] 杨阳, 马绎皓, 王润元, 等. 干旱胁迫下半干旱雨养区春小麦光响应曲线的拟合[J]. 中国农学通报, 2020, 36(29): 15-21. (Yang Y, Ma Z H, Wang R Y, et al. Fitting of light response curve of spring wheat in semi arid rain fed area under drought stress [J]. Chinese Agronomy Bulletin, 2020, 36(29): 15-21. )
- [18] 朱惠玲, 李丹, 贺玉玉, 等. 水分胁迫对梨枣光合特性的影响[J]. 延安大学学报(自然科学版), 2019, 38(4): 72-75, 79. (Zhu H L, Li D, He Y Y, et al. Effects of water stress on photosynthetic characteristics of *Zizyphus jujuba* [J]. Journal of Yan'an University (Natural Science Edition), 2019, 38(4): 72-75, 79. )
- [19] 张铭, 王岩, 赵天宏, 等. 臭氧浓度升高条件下秸秆还田对大豆光合荧光特性及产量的影响[J]. 大豆科学, 2019, 38(5): 754-761. (Zhang M, Wang Y, Zhao T H, et al. Effects of straw returning on photosynthetic fluorescence characteristics and yield of soybean under elevated ozone concentration [J]. Soybean Science, 2019, 38(5): 754-761. )
- [20] 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[J]. 应用生态学报, 2006, 17(4): 4602-4606. (Wang M L, Feng Y L, Li X. Response of morphological and photosynthetic characteristics of *Eupatorium adenophorum* and *Eupatorium odoratum* to phosphorus nutrition [J]. Journal of Applied Ecology, 2006, 17(4): 4602-4606. )
- [21] 黄红英, 窦新永, 孙蓓蓓, 等. 两种不同生态型麻疯树夏季光合特性的比较[J]. 生态学报, 2009, 29(6): 2861-2867. (Huang H Y, Dou X Y, Sun B Y et al. Comparison of photosynthetic characteristics of two different ecotypes of *Jatropha curcas* in summer [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 2861-2867. )
- [22] 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. (Ye Z P, Li J S. Comparative study on right angle hyperbolic model and non right angle hyperbolic model of photosynthesis response to light [J]. Journal of Jinggangshan University (Natural Science Edition), 2010, 31(3): 38-44. )
- [23] 肖丹丹, 左力辉, 王进茂, 等. 5 种榆属植物光响应曲线模型对比分析[J]. 中国农业科技导报, 2016, 18(4): 124-131. (Xiao D D, Zuo L H, Wang J M, et al. Comparative analysis of light response curve models of five Ulmus species [J]. China Agricultural Science and Technology Guide, 2016, 18(4): 124-131. )
- [24] 李仕杰, 朱润军, 杨巧, 等. 不同生境下木棉幼苗光响应特性及最适模型拟合[J]. 西部林业科学, 2020, 49(5): 149-154. (Li S J, Zhu R J, Yang Q, et al. Light response characteristics and optimal model fitting of kapok seedlings in different habitats [J]. Western Forestry Science, 2020, 49(5): 149-154. )