doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2026.23.027

基于光合参数与叶绿素荧光的高温胁迫下辣椒叶片光系统动态响应分析

王　东[1,2]　夏鹤宁[1,2]　彭治骞[1,2]　甄军全[1,2]　李　慧[1,2]　郭文川[1,2]

(1.西北农林科技大学机械与电子工程学院,陕西杨凌 712100;
2.农业农村部农业物联网重点实验室,陕西杨凌 712100)

摘要: 全球变暖加剧导致的高温等极端天气严重影响着农业的发展。辣椒作为喜温不耐高温的作物,在生长过程中极易受到高温胁迫,导致光合作用受抑制,从而影响产量形成。然而,现有研究多集中于恒定高温条件下的理化特性响应分析,未考虑高温时间持续变化下作物生理状态的动态响应规律,且传统理化指标检测方法有一定的滞后性,无法进行实时的无损检测。为了实现环境动态变化下的辣椒叶片高温胁迫精准预测,本研究以生长期辣椒为试验样本,进行不同温度和持续时间的高温胁迫处理,分析高温胁迫对辣椒叶片光合性能的影响。试验以 24 株不同净光合速率 P_n 的辣椒植株为试验样本,平均分为 6 组,分别于 37、39、41、43、45、47℃ 条件下连续进行 4 h 高温胁迫,分别采集各组辣椒叶片的光合参数和叶绿素荧光参数。构建融合遗传算法与粒子群算法优化的支持向量回归 P_n 预测模型,同时结合叶绿素荧光参数评估了不同高温胁迫程度下辣椒叶片的光系统动态响应特征。结果表明,高温温度、高温持续时间及高温处理前的辣椒叶片 P_n 值共同影响辣椒对高温的响应,引入高温处理前 P_n 值作为输入后的预测模型,其测试集的决定系数、均方根误差和平均绝对误差分别为 0.973 3、0.726 8 μmol/(m²·s)和 0.605 5 μmol/(m²·s),模型性能显著提升。此外,样本的 F_v/F_m、Y(Ⅱ)等叶绿素荧光参数在高温条件下表现出显著变化,表明辣椒叶片的光系统结构受到了不同程度的破坏。本研究为辣椒栽培的高温调控策略和抗热性评价提供了技术支撑和理论依据。

关键词: 辣椒叶片;高温胁迫;叶绿素荧光参数;遗传算法;粒子群优化算法;支持向量回归

中图分类号: S641.3　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1000-1298(2026)23-0285-11　　**OSID:**

Dynamic Response Analysis of Photosystem in Pepper Leaves under Heat Stress Based on Photosynthetic Parameters and Chlorophyll Fluorescence

Wang Dong[1,2]　Xia Hening[1,2]　Peng Zhiqian[1,2]　Zhen Junquan[1,2]　Li Hui[1,2]　Guo Wenchuan[1,2]

(1. *College of Mechanical and Electronic Engineering*, *Northwest A&F University*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*
2. *Key Laboratory of Agricultural Internet of Things*, *Ministry of Agriculture and Rural Affairs*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100, *China*)

Abstract: With the intensification of global warming, heatwaves have emerged as a major threat to agricultural production. Pepper (*Capsicum annuum* L.), a thermophilic yet heat-sensitive crop, is particularly susceptible to high-temperature stress, which inhibits photosynthesis and reduces yield. Most previous studies have focused on physicochemical responses under constant heat, while the dynamic physiological adjustments to varying temperature levels and stress durations remain poorly understood. Furthermore, conventional physicochemical assays are destructive and time-delayed, limiting their application in real-time, non-invasive monitoring. It investigated the effects of different heat regimes and exposure durations on the photosynthetic performance of pepper leaves during the vegetative stage. Twenty-four plants with varying net photosynthetic rates (P_n) were divided into six groups and subjected to continuous heat stress at 37℃, 39℃, 41℃, 43℃, 45℃ and 47℃ for 4 h. Photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters were measured for each treatment. A support vector regression (SVR) model optimized with a hybrid genetic algorithm-particle swarm optimization (GA-PSO) was

收稿日期:2025-09-08　修回日期:2025-09-25

基金项目: 陕西省重点研发计划项目(2024NC-YBXM-200)

作者简介: 王东(1982—),男,副教授,博士,主要从事设施环境调控研究,E-mail:wangdong510@163.com

constructed to predict P_n, while chlorophyll fluorescence indices were used to characterize photosystem Ⅱ (PSⅡ) responses under different stress intensities. The results showed that temperature, duration, and initial P_n jointly determined the photosynthetic response. When the initial net photosynthetic rate (P_n) before heat treatment was included as an input variable, the prediction model achieved a coefficient of determination of 0.973 3, a root mean square error of 0.726 8 μmol/(m^2·s), and a mean absolute error of 0.605 5 μmol/(m^2·s) on the testing dataset, indicating a significant improvement in model performance. In addition, parameters such as F_v/F_m and Y(Ⅱ) exhibited significant declines under heat stress, indicating functional impairment of PSⅡ. The research result can provide methodological and theoretical insights for developing high-temperature regulation strategies and assessing thermotolerance in pepper cultivation under climate change.

Key words: pepper leaves; heat stress; chlorophyll fluorescence parameters; genetic algorithm; particle swarm optimization algorithm; support vector regress

0 引言

辣椒是世界上种植面积最广的调味料与蔬菜作物之一,具有喜温暖不耐高温的特点,环境温度过高时容易遭受热害[1]。在温、光、水、气多环境因子中,温度是影响作物生长发育的最显著因素[2]。研究表明,高温胁迫会导致植物细胞膜结构受损、抑制光系统Ⅰ(PSⅠ)和光系统Ⅱ(PSⅡ)的活性、加剧活性氧(ROS)积累、扰乱膜脂稳定性与酶活性,从而削弱光合作用和碳同化能力,最终影响植物的生长发育和产量形成[3-4]。因此,如何实现高温环境下辣椒生理状态的有效预测,明确高温对辣椒叶片光合荧光生理特性的影响,对辣椒抗热栽培有重要意义。

光合作用是植物产量形成、物质转化和能量代谢的基础,光合作用也是植物对高温胁迫最敏感的生理活动之一[5]。同时,植物在时间尺度上对温度的反应不同[6]。在植物高温胁迫响应研究中,理化指标鉴定法(如电解质渗漏率、抗氧化酶活性(SOD、POD 等)、丙二醛含量等)是评估植物高温抗性的常用方法[7-9],能有效反映植物细胞膜受损程度与胁迫水平,但该类方法多为破坏性测定,且无法实现对植物生理状态的实时监测,不利于连续性数据的获取与时间尺度响应分析。净光合速率 P_n、气孔导度 G_s、蒸腾速率 T_r以及胞间 CO_2浓度 C_i等指标是植物叶片的主要光合生理特性因子,是反映植物光合能力的主要指标,在植物光合能力研究上已得到广泛应用[10-12]。其中,P_n是衡量光合作用水平的核心指标。近年来,利用数学建模等方法构建植物 P_n预测模型,为植物光合响应的高效监测提供了新思路。Xiao 等[13]开发了 eLeaf 机理模型,为定量评估不同环境条件下不同生化和结构特征因素对叶片光合作用性能的贡献提供了理论框架,但机理模型对系统内在规律的先验知识要求较高,参数获取困难且模型结构复杂,故适用性较为受限。Zhang 等[14]采用 PSO-BP 神经网络建立 P_n预测模型,实现了对黄瓜新生叶片光合速率的准确预测。Chen 等[15]通过构建基于 PSO-SVR 算法的草莓叶片 P_n预测模型,取得了较高的预测精度。但上述研究未考虑植株个体间的健康程度、叶片发育状况等差异对不同植株初始生理状态的影响,仍难以全面反映不同生长状态叶片的光合特性差异,不能实现真正意义上光合速率的精准预测。

叶绿素荧光不仅可以反映光合电子传递的情况,还可以反映光合器官的能量耗散情况,被认为是光合作用的内在探针[16],任何胁迫对光合作用的影响都可以通过叶绿素荧光诱导动力学的变化来检测[17],是一种简便、经济、快捷且对植株无损伤的检测手段。叶绿素荧光参数与光合参数具有密切的生理相关性,两者结合已被广泛应用于作物抗高温研究[18-20]。因此建立高温环境下的光合速率动态变化预测模型、结合光合荧光参数对响应趋势进行分析,可为作物抗热性评价和热害预警提供理论依据。

本文以生长期辣椒为对象,进行不同温度和持续时间的高温胁迫处理,通过采集的光合数据构建基于遗传-粒子群-支持向量回归(GA-PSO-SVR)算法的光合速率预测模型,同时采集叶绿素荧光参数分析辣椒叶片光系统功能的动态响应特征,以期为实现精准控温提供决策依据和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2024 年 9—12 月在西北农林科技大学农业农村部农业物联网重点实验室(34°07′39″N,107°59′50″E,海拔 648 m)进行。以生长期辣椒“加长六号”为试验材料,在 90 孔穴盘内进行培育,待辣椒苗长至 6 叶 1 心时,移栽至 7 cm×7 cm×8 cm 的花盆中。定植期间在人工气候培养箱(型号:

RGLC－P500D，合肥达斯卡特生物科技有限公司）培养，箱体容积为 500 L，内胆为镜面不锈钢材质，外部为冷轧钢板喷涂，内部工作室尺寸为 640 mm × 620 mm × 1 300 mm，箱体通过循环风机的微风气流循环设计，维持空气均匀分布，保持 CO_2 浓度接近自然大气水平。正常培养期间培养箱昼/夜温度设置为 24℃/22℃，昼/夜光照周期为 16 h/8 h，相对湿度为 70%，光照度为 15 000 lx。育苗基质的有机质质量分数为 50% 以上，pH 值 5.5～6.5，培育期间保持水肥充足。定植缓苗成功后，当自顶往下第 5 片叶片宽度超过 3 cm 时，随机挑选长势一致的辣椒植株进行高温胁迫。

1.2　试验方法

1.2.1　光合参数采集

光合数据通过 LI－6400XT 型便携式光合仪（LI-COR 公司，美国）进行采集。试验于每日 08:00 至20:00 时段内进行，试验所需的环境变化由人工气候箱进行模拟，同时通过控制 LI－6400XT 叶室的子模块，保持 LI－6400XT 小环境与气候箱一致。相对湿度设置为 70%，光合光子通量密度（Photosynthetic photon flux density，PPFD）设置为 1 500 μmol/（m^2·s），CO_2 浓度（物质的量比）为 380 μmol/mol。用于光合参数采集的辣椒为 24 株，选择辣椒自顶往下第 5 片功能叶片作为测量位置，测量各处理辣椒植株的光合参数后，将辣椒植株平均分为 6 组，每组 4 株，设置试验组温度处理为 37、39、41、43、45、47℃ 共 6 个梯度[21]，对照组温度为 24℃。为确保各处理组数据采集的时间一致性和可比性，试验组统一设定连续 4 h 的短时间高温胁迫，设定以 10 min 为步长的 24 个时间梯度，共计 144 组嵌套试验条件。每个样本进行 3 次重复测定，剔除异常数据后取平均值，以确保测量结果的准确性和代表性。最终共获取以温度、时间为自变量，分别以 P_n、G_s、T_r 以及 C_i 为因变量的 600 组有效试验数据。发生形态变化的高温处理组（43、45、47℃）及对照组（CK）辣椒苗的代表性样本图如图 1 所示。

1.2.2　叶绿素荧光参数采集

样本的叶绿素荧光参数采用 Imaging－PAM 型叶绿素荧光成像系统（Heinz Walz 公司，德国）进行测定。仪器参数设置如下：光化光辐射强度为 81 μmol/（m^2·s），测量光强度挡位设为 2，频率挡位为 1，增益挡位为 6。分别采集 24℃ 对照处理和 6 个温度 4 h 高温处理下的辣椒叶片荧光参数，采集间隔为 1 h。每组随机选择 3 株辣椒样本作为待测样品，从生长点向下选取第 3 片完全展开叶作为待测叶片。每个叶片选取 3 个大小一致的感兴趣区域（Area of interest，AOI），计算 3 个 AOI 内所有像素的平均荧光强度，以此作为该样本的测量结果。为确保测量的准确性，在采集荧光参数前所有样本均经过 20 min 的暗适应处理。

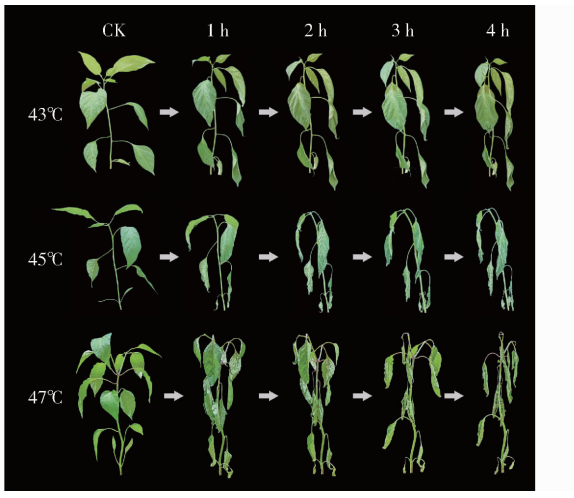

图 1　部分高温处理组及对照组样本图

Fig. 1　Representative sample images from high-temperature treatment groups and control group

2　模型构建

2.1　SVR 模型

支持向量回归（Support vector regression，SVR）是一种基于支持向量机（Support vector machine，SVM）理论的回归方法，广泛应用于非线性回归和预测分析[22]，适用于高温环境下辣椒叶片净光合速率的生理响应过程建模。原始样本数据可表示为 $D=\{(x_i,y_i)\mid i=1,2,\cdots,n\}$，其中 x_i 为第 i 个样本的输入值，y_i 为输出值，SVR 的目标是在高维空间中找到一个回归函数

$$f(x)=\boldsymbol{\omega}^{\mathrm{T}}\boldsymbol{\varphi}(x)+b \tag{1}$$

式中　$\boldsymbol{\omega}$——权重向量

$\boldsymbol{\varphi}(x)$——非线性映射函数

b——偏置项

最终 SVR 预测模型可表示为回归函数

$$f(x)=\sum_{i=1}^{n}(\alpha_i-\alpha_i^*)K(x_i,x_j)+b \tag{2}$$

式中　α_i、α_i^*——求解过程的拉格朗日乘子

$K(x_i,x_j)$——核函数

核函数在 SVR 中起关键作用，可将低维的非线性问题映射到高维特征空间，使其在高维空间中可以进行线性处理，提高模型的拟合能力。常见核函数包括线性核函数、多项式核函数、径向基核函数和 S 型核函数等。本研究通过比较不同核函数对建模精度的影响，选取效果最优的核函数建立模型。

惩罚系数 c 和核函数参数 g 是 SVR 的两个重

要超参数,对模型性能有显著影响[23]。c 控制模型对误差的容忍度,决定模型的复杂度和平衡能力[24]。g 影响核函数的作用范围,决定数据在高维空间的映射方式[25]。通过 GA - PSO 混合算法对 SVR 模型进行优化,寻优最合适的超参数,保证预测精度。

2.2 GA - PSO 混合算法

本文采用文献[26]提出的 GA - PSO 算法,在 PSO 框架中引入 GA 的选择、交叉和变异机制,交叉机制能确保当前最优解得以传承,提高算法的全局搜索能力和收敛精度,变异机制能增加种群多样性,避免粒子群在搜索过程中陷入早熟收敛。基于 GA -PSO - SVR 算法的预测流程如图 2 所示。

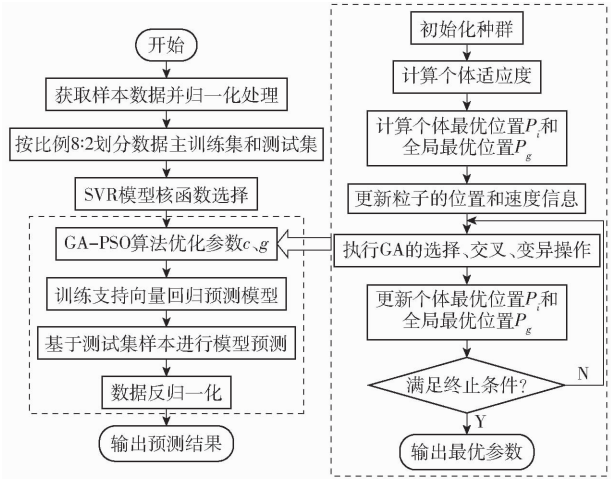

图 2 基于 GA - PSO - SVR 的光合速率预测模型流程图

Fig. 2 Flowchart of photosynthetic rate prediction model based on GA - PSO - SVR

算法具体步骤如下:

(1)将样本数据归一化至[0,1]区间,并按比例 8:2划分为训练集和测试集。第 i 个样本的输入为 $\boldsymbol{x}_i=(x_i^{(1)},x_i^{(2)},x_i^{(3)})$,输出为 P_{n_i},其中 $x_i^{(1)}$、$x_i^{(2)}$、$x_i^{(3)}$ 分别为第 i 个样本的高温温度、高温持续时间及胁迫前 P_n 值,P_{n_i} 为第 i 个样本的净光合速率。

(2)初始化 PSO 的种群规模、迭代次数、惯性权重、学习因子等参数。随机生成 N 个粒子的初始位置和速度,并计算适应度。

(3)在每次迭代中更新个体最优位置 P_i,选取当前所有粒子中适应度最优的粒子位置,以此作为全局最优位置 P_g,并继续更新粒子的速度和位置。

(4)对更新后的粒子进行 GA 的选择、交叉和变异操作。通过轮盘赌选择策略筛选适应度高的个体,然后对筛选后的个体进行交叉和变异,迭代进化形成新一代种群。

(5)计算新种群个体适应度,若当前个体优于全局最优,则将 P_g 替换为 P_i。

(6)终止条件判断。若未满足终止条件,则返回前一步继续优化。

(7)将解码得到的最优参数 c 和 g 代入 SVR 进行训练,使用训练集进行训练得到最终的 GA - PSO -SVR 模型。利用优化后的 SVR 模型对测试集进行预测,并对数据反归一化恢复至原始尺度,最终得到 P_n 的最终预测值。

3 结果与讨论

3.1 试验数据分析

3.1.1 光合速率变化趋势

高温处理前辣椒叶片 P_n 值如图 3 所示,由图可知样本间 P_n 值总体分布在 13 ~ 17 μmol/(m²·s)之间,根据本试验 P_n 值的变化范围,参考文献[27]的划分方法,将 P_n 值 13 ~ 15 μmol/(m²·s)之间的样本划为低 P_n 组,15 ~ 17 μmol/(m²·s)之间的样本划为高 P_n 组。

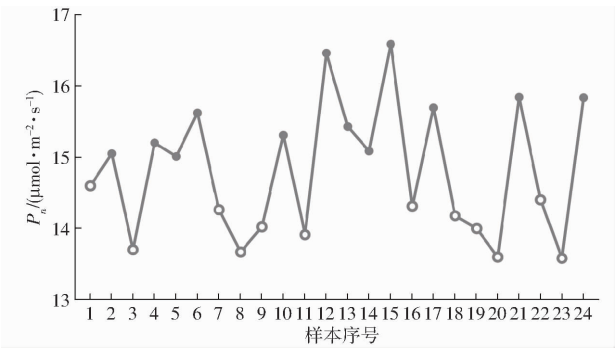

图 3 高温处理前辣椒叶片 P_n 值变化趋势

Fig. 3 Trend of P_n value changes in pepper leaves before high-temperature treatment

为了分析高温环境温度、高温持续时间及高温处理前辣椒叶片 P_n 值三因素耦合条件下的 P_n 值变化趋势,对比不同温度梯度下,高 P_n 组和低 P_n 组辣椒叶片分别随高温持续时间延长的 P_n 值变化情况,试验结果如图 4 所示。

由图 4 可知,高温条件对辣椒叶片净光合速率有显著影响。随着温度升高和持续时间增长,辣椒叶片的净光合速率呈下降趋势。在高温环境下,两组辣椒叶片 P_n 值均在 0 ~ 30 min 内快速下降,之后在不同高温温度的影响下,随处理时间的延长呈不同幅度的下降趋势。

进一步组间比较分析可知,辣椒叶片 P_n 值还与高温处理前辣椒 P_n 值大小密切相关。在 37、39、41℃共 3 组温度处理中,两组 P_n 值均随时间呈缓慢下降趋势,但由图 4 可见,高 P_n 组在整个试验中的 P_n 值保持在 8 μmol/(m²·s)以上,在 41℃、T = 240 min 组的 P_n 值为 8.25 μmol/(m²·s),但低 P_n 组

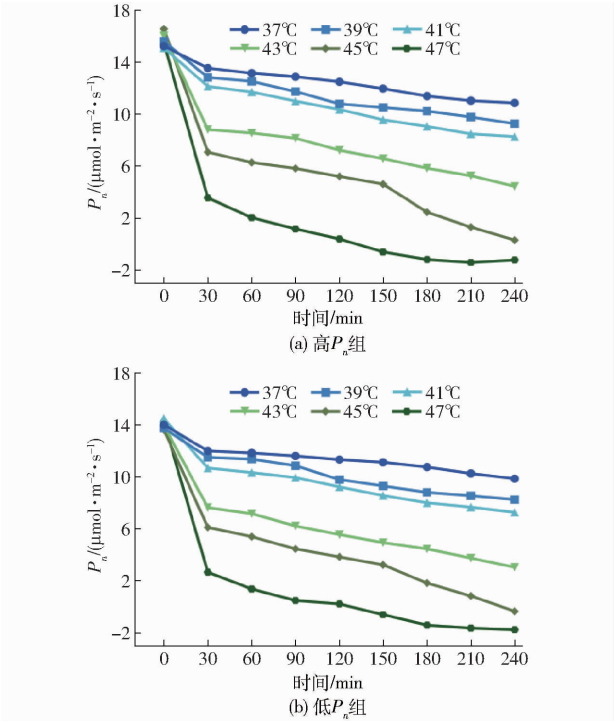

图 4　高 P_n 组和低 P_n 组辣椒叶片净光合速率对比

Fig. 4　Comparison of photosynthetic rate of pepper leaves in high P_n and low P_n groups

的 P_n 值下降至 7.28 μmol/(m²·s)，组间差值约为 1 μmol/(m²·s)。在43℃温度处理下，T = 120 min 时刻，高 P_n 组的 P_n 值为 7.19 μmol/(m²·s)，此时低 P_n 组的 P_n 值为 5.56 μmol/(m²·s)，组间差值扩大至 1.63 μmol/(m²·s)。45℃温度处理下当高温持续时间为 150 min 时，两组的 P_n 值下降幅度均变大，温度持续至最终测定时刻(240 min)时，低 P_n 组已出现负值。47℃温度处理下最终时刻两组的 P_n 值分别为 −0.64 μmol/(m²·s)和 −1.55 μmol/(m²·s)。

上述分析表明，高温处理前辣椒叶片的 P_n 值与温度和温度持续时间共同影响了净光合速率的变化，不同初始光合能力的辣椒叶片对高温胁迫的响应存在差异。在 45℃及以上温度条件下，辣椒叶片的 P_n 值迅速下降，甚至出现负值，此时辣椒叶片的光合机构可能出现了不可逆的损伤[21]。综上所述，当辣椒遭受热害时，P_n 值的变化趋势具有一定的规律性，早期预警可减少光合抑制的发生，因此构建高温条件下辣椒 P_n 值预测模型可为高温胁迫下辣椒生长管理提供科学依据。

3.1.2　高温对辣椒叶片光合特性的影响

G_s 反映气孔对外界气体交换的开放程度，直接影响植物的光合和蒸腾作用；C_i 是评估光合效率限制因素的重要参数；T_r 在维持植物体内水分平衡、叶温调节等方面起关键作用[28]。以上 3 个光合指标和 P_n 构成了植物对高温胁迫响应和适应机制的重要指标。图 5 展示了对照及高温持续时间分别为 1、2、3、4 h 下 4 个光合指标的变化趋势。与对照组相比，在 4 个持续时间下，随温度升高叶片 G_s 和 T_r 都呈现先升高后降低的趋势，C_i 呈现先持平后显著升高的趋势。考虑到 4 组时间下的光合参数响应规律整体趋于一致，故只以图 5a 为代表，选取其典型响应过程展开分析。由图5a 可知，G_s 在 37 ~ 45℃范

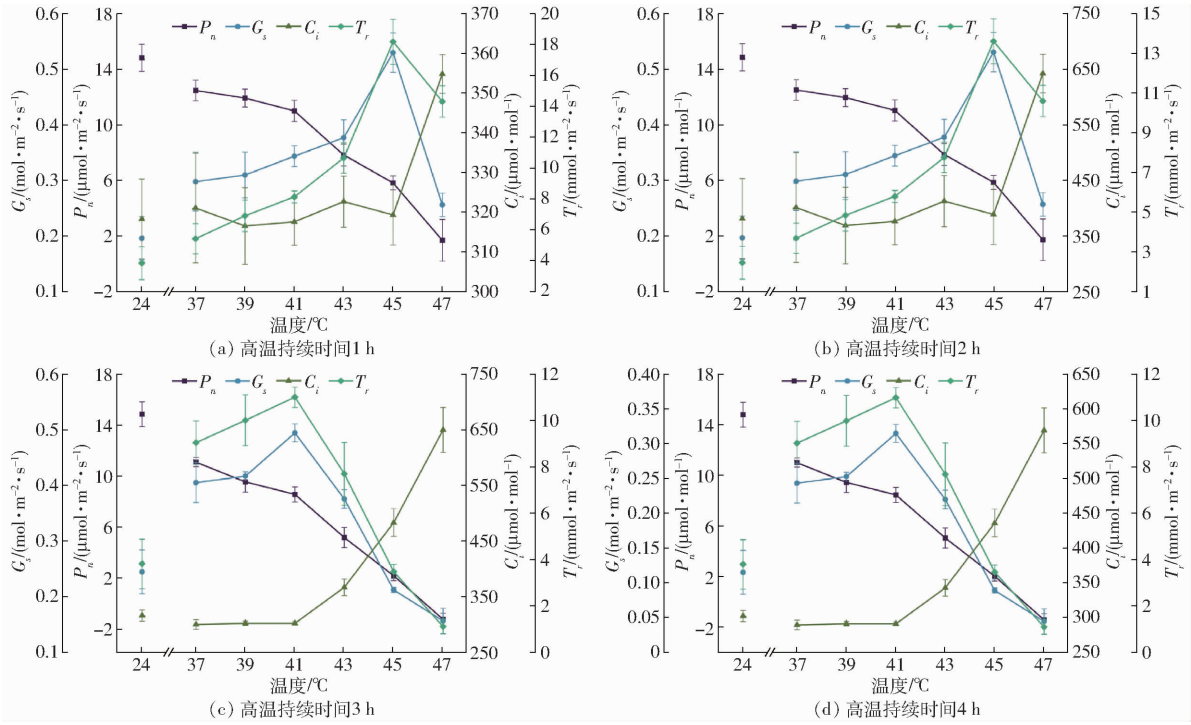

图 5　不同温度和高温持续时间的光合指标响应趋势

Fig. 5　Trends in response of photosynthetic metrics at different temperatures and durations

围内呈逐渐上升趋势，由 0.25 mol/(m²·s)升高至最高点 0.48 mol/(m²·s)，在 45℃达到峰值后，47℃明显下降至 0.20 mol/(m²·s)；C_i在 37～45℃区间无明显变化，在 320 μmol/mol 上下浮动，在 47℃时急剧升高至 355 μmol/mol；T_r呈现先升后降的趋势，在 45℃时达到峰值 18.19 mmol/(m²·s)，随后在 47℃时降至 14.32 mmol/(m²·s)。

P_n的降低主要受气孔限制和非气孔限制因素的影响[29]。气孔限制指由于 G_s降低，导致 CO_2供应不足，从而抑制光合作用，使 P_n下降；非气孔限制指随胁迫程度增加，叶肉细胞的光合机构直接受损，即使 C_i升高，P_n仍出现下降趋势[30-31]。由上述分析可知，温度较低的高温组别中，G_s和 T_r升高说明叶片通过增强蒸腾作用散热，防止叶片被高温灼伤[32]；随温度升高，G_s下降但 C_i显著升高，同时 T_r降低，表明非气孔限制如 PSⅡ损伤等因素导致 CO_2同化减少，细胞间 CO_2积累，导致 P_n值降低，光合产物的产生和输出受到影响[12]。

3.1.3 叶绿素荧光参数相关性

高温温度和高温持续时间与辣椒叶片 11 个叶绿素荧光参数之间的相关系数如表 1 所示。

表 1 温度和高温持续时间分别与辣椒叶片叶绿素荧光参数的相关系数

Tab.1 Correlation coefficients of temperature and high-temperature duration with chlorophyll fluorescence parameters in pepper leaves

参数	高温温度	高温持续时间
F_o	0.865 **	0.147
F_m	−0.814 **	−0.320 **
F'_m	−0.657 **	−0.309 **
F_v/F_m	−0.806 **	−0.298 *
Y(Ⅱ)	−0.747 **	−0.343 **
Y(NPQ)	0.545 **	−0.201
Y(NO)	0.377 **	0.401 **
NPQ	0.004	−0.303 **
q_P	−0.866 **	−0.297 *
q_N	0.058	−0.345 **
q_L	−0.743 **	−0.384 **

注：F_o，初始荧光产量；F_m，最大荧光产量；F'_m，光下最大荧光产量；F_v/F_m，PSⅡ最大光化学量子产量；Y(Ⅱ)，PSⅡ实际光化学量子产量；Y(NPQ)，调节性能量耗散的量子产额；Y(NO)，非调节性能量耗散的量子产额；NPQ，非光化学淬灭；q_P、q_L：光化学淬灭系数、基于湖泊模型的光化学淬灭系数；q_N：非光化学淬灭系数。* 表示此参数在 $P<0.05$ 条件下影响显著，** 表示此参数在 $P<0.01$ 条件下影响极显著($N=72$)。

高温温度与 F_o、Y(NPQ)、Y(NO)呈极显著正相关。F_o增高说明温度升高导致了 PSⅡ结构损伤；Y(NPQ)、Y(NO)与 Y(Ⅱ)组合可以反映植物在不同环境条件下的光能利用、耗散和光损伤情况[33]，Y(NPQ)、Y(NO)升高表明高温使辣椒植株的光保护机制被激活。高温温度与 F_m、F'_m、F_v/F_m、Y(Ⅱ)、q_P、q_L呈极显著负相关，F_m、F'_m、F_v/F_m共同反映 PSⅡ的最大荧光产量、光适应状态及光化学效率；Y(Ⅱ)反映光合电子传递效率；q_P和 q_L反映电子传递活性，上述指标的降低表明高温对 PSⅡ的破坏程度大，抑制了光化学效率[20,34]。高温持续时间与 F_m、F'_m、Y(Ⅱ)、NPQ、q_N、q_L呈极显著负相关，与 F_v/F_m和q_P呈显著负相关，此时随着高温持续时间的延长，PSⅡ光合效率呈现显著下降趋势。高温持续时间与 Y(NO)呈极显著正相关，Y(NO)增高说明辣椒叶片的光保护能力不足，可能导致光损伤[35]。结果表明荧光参数变化情况符合植物高温胁迫下的生理响应规律，本研究中的 F_v/F_m、Y(Ⅱ)等多数荧光参数对高温温度和高温持续时间都表现出显著相关性，故引入叶绿素荧光参数可作为衡量高温胁迫程度的重要指标。

3.1.4 高温对辣椒叶片荧光特性的影响

F_v/F_m、Y(Ⅱ)、q_P和 NPQ 是反映光系统Ⅱ功能状态的主要叶绿素荧光参数，而高温胁迫主要影响类囊体膜上的光系统Ⅱ，一般用以上参数作为检测抗热性高低的生理指标[36]。4 种荧光参数的对照及高温响应变化趋势如图 6 所示，使用单因素方差分析对叶绿素荧光参数进行差异显著性分析(显著性水平设置为 0.05)。由图 6 可知，37～41℃ 3 个温度处理中，4 个参数的变化均不明显，此时高温温度和高温持续时间的影响较小，在 43～47℃温度组出现较显著变化，在 45、47℃条件下，F_v/F_m、Y(Ⅱ)和 q_P随胁迫时间增加呈显著下降趋势。由图 6d 可见，随温度升高 NPQ 呈上升趋势，在 43℃温度组中整体达到峰值，随后随温度升高整体呈现下降趋势；当高温持续时间为 1 h 时，NPQ 随温度升高而增大，在 47℃达到峰值；高温持续时间为 2、3、4 h 时，NPQ 分别在 45、43、43℃达到峰值，然后随温度升高出现下降。在 37～41℃范围内 4 种指标均呈小幅度下降，F_v/F_m变化表明 PSⅡ反应中心未发生结构性损伤，Y(Ⅱ)和 q_P变化表明叶绿体类囊体膜较完整，电子传递链功能未受明显抑制，NPQ 变化表明叶片通过小幅度增强非光化学淬灭调节即可实现能量平衡[10]；在 43～47℃范围内 PSⅡ受高温影响导致结构破坏与功能抑制，造成光合电子传递链效率明显下降，最终表现为 F_v/F_m、Y(Ⅱ)及 q_P的显著降低[32]；NPQ 总体呈先升后降的趋势，这也是 NPQ 与温度之间的相关性系数较低的原因，表明 NPQ 对温度变化的响应并非单调线性关系，而是阶段性调控特

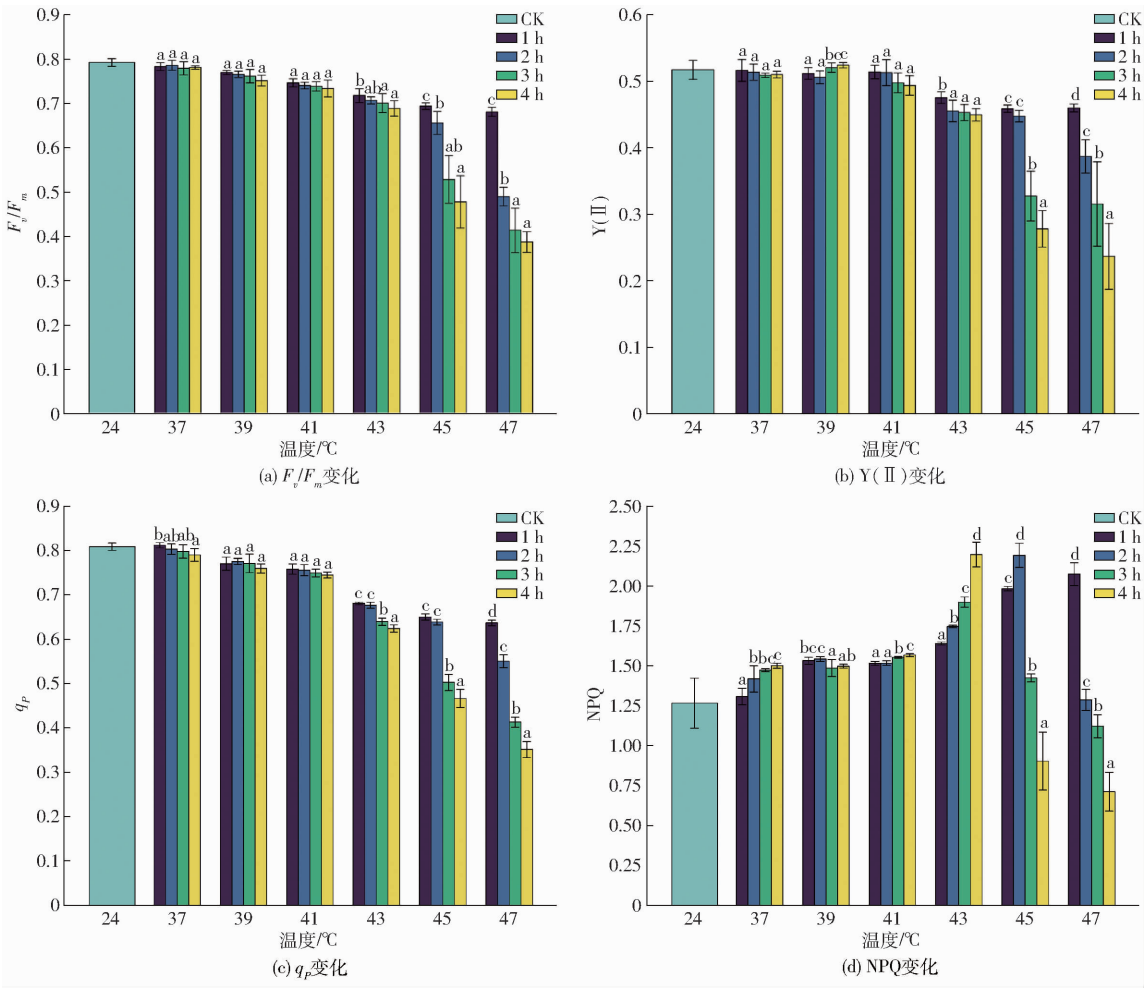

图 6　不同温度和高温持续时间的叶绿素荧光参数响应趋势

Fig. 6　Trends in response of chlorophyll fluorescence parameters at different temperatures and durations

征。高温胁迫下 NPQ 的升高是植物在逆境条件下避免光抑制的重要保护机制[17]，此时叶片通过增强非光化学途径有效释放过量激发能，以减轻高温胁迫下的活性氧积累及 PSⅡ反应中心的氧化损伤，随温度升高和持续时间增大，NPQ 的下降表明叶肉细胞类囊体膜结构破坏，导致 NPQ 调控机制失灵[37]，此阶段叶片的光合机构无法有效耗散激发能，可能出现了严重的不可逆损伤。

3.2　模型验证和对比分析

3.2.1　核函数选择

分别选取 Linear、Poly、Sigmoid 和 RBF 共 4 种类型的核函数构建预测模型，以试验样本训练集和测试集的决定系数R^2、均方根误差(RMSE)及平均绝对误差(MAE)3 个指标作为核函数性能评价指标，结果如表 2 所示。由表 2 可见，RBF 核函数在训练集和测试集上的R^2均最高、RMSE 和 MAE 均最低，表明 RBF 核函数在预测精度上表现最佳，故选取 RBF 核函数作为 SVR 光合速率预测模型的核函数。

表 2　4 种核函数的预测模型评价指标

Tab. 2　Evaluation metrics for predictive models with four kernel functions

核函数	训练集			测试集		
	R^2	RMSE/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	MAE/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	R^2	RMSE/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	MAE/(μmol·m^{-2}·s^{-1})
Linear	0.903 9	0.950 9	0.728 6	0.891 4	1.051 0	0.786 7
Poly	0.808 8	1.803 4	1.433 5	0.805 5	1.827 1	1.377 2
Sigmoid	0.132 4	3.841 4	3.464 5	0.217 2	3.464 5	2.816 4
RBF	0.946 7	0.623 4	0.616 6	0.941 0	0.734 0	0.642 8

3.2.2　核心参数优化

在进行模型训练和预测之前，需要初始化 GA 和 PSO 的参数，故设置算法的种群规模为 100，惯性权重 ω' 为 0.8，学习因子 c_1、c_2 为 1.5，交叉概率为 0.8，变异概率为 0.1。由于 c、g 是优化目标，因此粒子搜索维数 $D'=2$。算法终止条件为最大迭代次数为 60 或在连续 20 代内适应度下降至 1×10^{-6} 以下，

迭代结果如图 7 所示。由图 7 可知,当算法迭代到第 27 代时适应度达到最低。

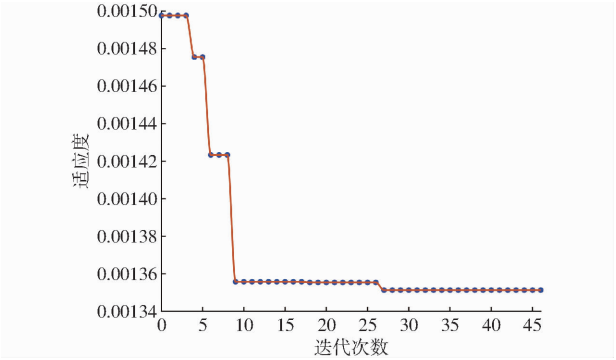

图 7 适应度函数优化曲线

Fig. 7 Optimization curve for fitness function

c、g 的取值协同影响模型的精度,两者的寻优过程如图 8 所示,为了更直观的展示参数的动态变化,c、g 的取值范围以对数坐标形式展示。由图 8 可见,SVR 模型的最优参数 c、g 分别为 34.953 和 1.159,此时模型的均方误差(MSE)达到最低值 0.001 4 $\mu mol^2/(m^4 \cdot s^2)$。

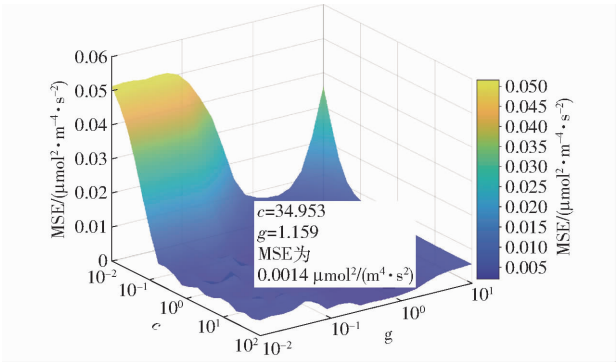

图 8 模型核心参数三维寻优过程

Fig. 8 Three-dimensional optimization process for model core parameters

3.2.3 建模方法对比

为了比较 SVR 算法的性能,基于相同的训练集和测试集,分别建立 SVR、GA - SVR、PSO - SVR 和 GA - PSO - SVR 算法的预测模型,采用 MAE、RMSE 和 R^2 对模型性能进行评价,评价结果如表 3 所示。由表 3 可知,基础的 SVR 模型预测精度相对较低,说明其在高温胁迫下对辣椒叶片光合动态响应的非线性特征拟合能力有限。相比之下,引入 GA 和 PSO 优化算法后,模型性能均有所提升,改善了参数寻优效果,从而提高预测精度。而 GA - PSO - SVR 模型进一步综合了 2 种算法的优势,其中 GA - PSO - SVR 模型训练集的 MAE、RMSE 和 R^2 分别为 0.534 7 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$、0.588 2 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 和 0.981 0,测试集的 MAE、RMSE 和 R^2 分别为 0.605 5 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$、0.726 8 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 和 0.973 3,预测性能均优于其他 3 种模型,验证了该模型的优越性。

表 3 4 种预测模型的性能评价指标

Tab. 3 Performance evaluation metrics of four predictive models

回归算法	训练集			测试集		
	R^2	RMSE/($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	MAE/($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	R^2	RMSE/($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	MAE/($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)
SVR	0.956 5	0.900 1	0.564 3	0.902 9	1.329 2	0.833 6
GA - SVR	0.961 8	0.864 1	0.598 1	0.946 5	0.881 7	0.697 6
PSO - SVR	0.967 0	0.772 5	0.599 2	0.954 3	0.965 3	0.691 4
GA - PSO - SVR	0.981 0	0.588 2	0.534 7	0.973 3	0.726 8	0.605 5

图 9 展示了 4 种模型的测试集平均绝对误差分布特征。其中 SVR 模型的误差分布最为分散,具有较多的极端离群值,引入 GA 和 PSO 后,模型误差显著收敛,误差中位数均有所下降,且异常点数量减少。GA - PSO - SVR 模型在所有模型中表现最佳,其误差分布最集中,中位数最低,离散性最小,表明该模型在提高预测准确性与稳定性方面具有显著优势。在模型运行效率方面,由于本研究样本量较小,且输入特征维度较低,因此在预测阶段的计算复杂度较低,使模型预测耗时较短。这表明优化后的 GA - PSO - SVR 模型在保证较高预测精度的同时,也能够满足较高的预测效率。

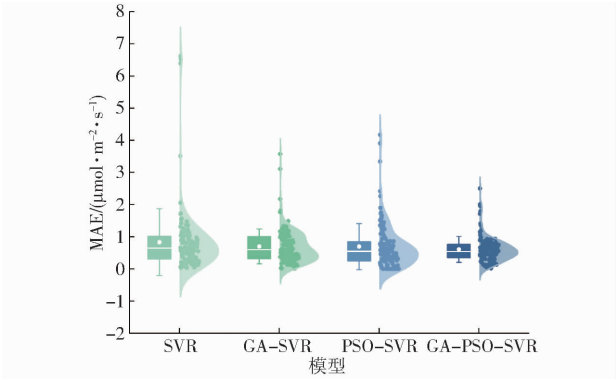

图 9 模型平均绝对误差的对比分析

Fig. 9 Comparative analysis of mean absolute errors

3.2.4 模型验证

为验证引入高温处理前辣椒 P_n 值对模型预测性能的影响,以相同的训练集和测试集样本数据同时建立了仅以高温温度和高温持续时间为输入,以高温处理前 P_n 值、高温温度和高温持续时间为输入两种情

况的 GA－PSO－SVR 模型，两种模型的预测结果如图 10 和图 11 所示，绝对误差以不同颜色呈现。

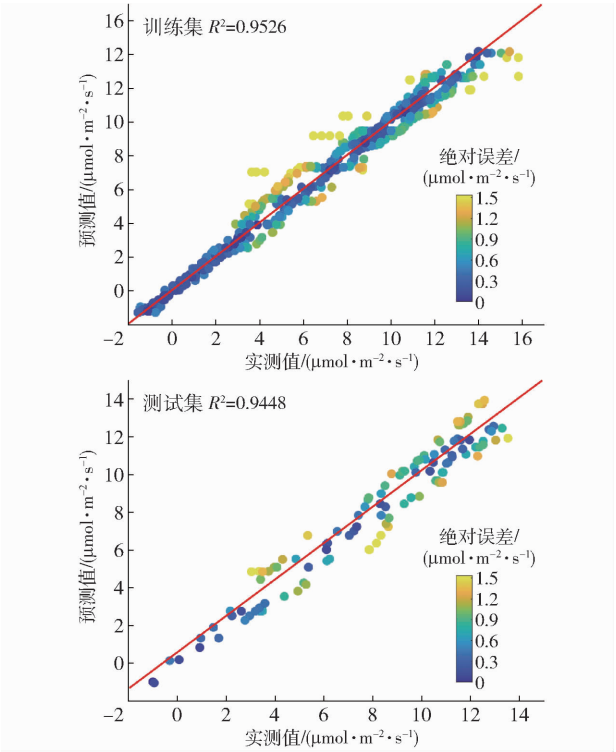

图 10　以高温温度和高温持续时间为输入的 P_n 值预测结果

Fig. 10　Prediction results of P_n values with high temperature and duration as inputs

由图 10、11 可知，若仅以高温温度和高温持续时间为输入的光合速率预测模型，其实测值和预测值的预测散点图的R^2分别为 0.952 6 和 0.944 8，加入高温处理前辣椒 P_n 值作为模型输入特征后，训练集和测试集的R^2分别为 0.981 0 和 0.973 3，训练集的拟合度和测试集的泛化能力均有所提高。P_n 作为衡量植株光合能力的核心生理指标，能反映辣椒叶片光合系统的初始功能状态，通过两组不同输入特征的模型预测结果可知，加入高温处理前辣椒 P_n 值为输入后，显著提升了模型的预测准确性。由此可见，相同高温温度与高温持续时间对不同初始状态的叶片影响存在差异，高温胁迫后的 P_n 值是由高温温度、高温持续时间和辣椒叶片的初始 P_n 值共同决定的，辣椒叶片的不同初始 P_n 值是构建高精度预测模型的重要输入变量。

4　结论

（1）不同初始 P_n 值水平的辣椒植株在高温胁迫

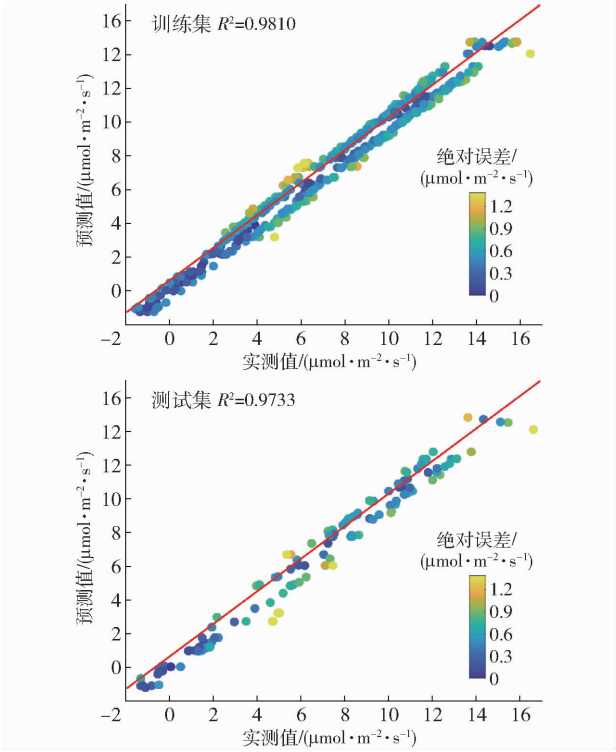

图 11　加入高温处理前辣椒 P_n 值的预测结果

Fig. 11　Predicted P_n values of peppers before addition of high temperature treatment

下表现出显著差异，同时 P_n 随温度升高与处理时间延长呈下降趋势。因此 P_n 值的变化能反映辣椒叶片在高温胁迫下的光合动态响应规律，可作为预测辣椒叶片高温胁迫程度的有效指标。

（2）提出了基于 GA－PSO－SVR 算法的辣椒叶片净光合速率预测模型，其预测精度优于 SVR、GA－SVR 和 PSO－SVR 模型，测试集的 MAE、RMSE 和R^2分别为 0.605 5 μmol/(m²·s)、0.726 8 μmol/(m²·s)和 0.973 3，可以实现高温胁迫下辣椒叶片 P_n 值的高精度预测。

（3）将高温处理前 P_n 值作为模型输入变量后，训练集与测试集的 R^2 分别提升至 0.981 0 和 0.973 3，预测性能明显增强。由此可见，植株初始光合状态对预测精度具有关键作用。

（4）光合与荧光参数均表现出显著响应特征，说明高温不仅限制了辣椒叶片的气体交换和光合产物积累，同时也破坏了光系统结构与功能，两种参数的协同变化有助于更全面地反映辣椒生理响应规律，为高温抗性评价提供理论依据。

参　考　文　献

[1]　Guo M, Yin Y X, Ji J J, et al. Cloning and expression analysis of heat-shock transcription factor gene *CaHsfA2* from pepper (*Capsicum annuum* L.)[J]. Genetics and Molecular Research, 2014, 13(1): 1865－1875.

[2]　李志伟，王双喜，高昌珍，等. 以温度为主控参数的日光温室综合环境控制系统的研制与应用[J]. 农业工程学报，2002，18(3)：68－71.

Li Zhiwei, Wang Shuangxi, Gao Changzhen, et al. Research and application of auto-control system for solar greenhouse comprehensive environment with temperature as principal parameter[J]. Transactions of the CSAE, 2002,18(3): 68 - 71. (in Chinese)

[3] Chen J H, Chen S T, He N Y, et al. Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem Ⅱ increases photosynthetic efficiency and crop yield[J]. Nature Plants, 2020, 6(5): 570 - 580.

[4] 江敏,金之庆,石春林,等. 长江中下游地区水稻孕穗开花期高温发生规律及其对产量的影响[J]. 生态学杂志,2010, 29(4):649 - 656.
Jiang Min, Jin Zhiqing, Shi Chunlin, et al. Occurrence patterns of high temperature at booting and flowering stages of rice in the middle and lower reaches of Yangtze River and their impacts on rice yield[J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(4): 649 - 656. (in Chinese)

[5] Li T, Liu Q, Wang S M, et al. High temperature effects on maize photosynthesis during stress and recovery phase at the seed setting stage[J]. BMC Plant Biology, 2025, 25(1): 454.

[6] Wang H, Niu H H, Liang M M, et al. A wall-associated kinase gene CaWAKL20 from pepper negatively modulates plant thermotolerance by reducing the expression of ABA-responsive genes[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 591.

[7] Garcia C P, De F L, Gul A, et al. Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: a review[J]. Botanical Review, 2021, 87(4): 421 - 466.

[8] Pospisil P. Production of reactive oxygen species by photosystem Ⅱ as a response to light and temperature stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1950.

[9] Gisbert M R, Padilla Y G, Martinez C M, et al. Suitable rootstocks can alleviate the effects of heat stress on pepper plants[J]. Scientia Horticulturae, 2021, 290: 110529.

[10] Qi X, Xu W, Zhang J Z, et al. Physiological characteristics and metabolomics of transgenic wheat containing the maize C4 phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) gene under high temperature stress[J]. Protoplasma, 2017, 254(2): 1017 - 1030.

[11] 余梦奇,路梦莉,张雅婷,等. 灌浆期高温对玉米叶片光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 中国农业气象,2023, 44(7):599 - 610.
Yu Mengqi, Lu Mengli, Zhang Yating, et al. Effects of high temperature on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of maize leaves during filling stage[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2023, 44(7): 599 - 610. (in Chinese)

[12] 徐超,杨再强,王雨亭,等. 南丰蜜橘对高温热害的生理响应及耐热性评价模型构建[J]. 果树学报,2023,40(12):2638 - 2651.
Xu Chao, Yang Zaiqiang, Wang Yuting, et al. Physiological response to high temperature and heat tolerance evaluation of different lines in Nanfeng tangerine[J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(12): 2638 - 2651. (in Chinese)

[13] Xiao Y, Sloan J, Hepworth C, et al. Defining the scope for altering rice leaf anatomy to improve photosynthesis: a modelling approach[J]. New Phytologist, 2023, 237(2): 441 - 453.

[14] Zhang P, Zhang Z X, Li B, et al. Photosynthetic rate prediction model of newborn leaves verified by core fluorescence parameters[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 3013.

[15] Chen X Y, Jiang Z H, Tai Q L, et al. Construction of a photosynthetic rate prediction model for greenhouse strawberries with distributed regulation of light environment[J]. Mathematical Biosciences and Engineering, 2022, 19(12): 12774 - 12791.

[16] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659 - 668.

[17] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(4): 102.

[18] Zahra N, Hafeez M B, Ghaffar A, et al. Plant photosynthesis under heat stress: effects and management[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 206: 105178.

[19] Li Y K, Jiang F L, Niu L F, et al. Synergistic regulation at physiological, transcriptional and metabolic levels in tomato plants subjected to a combination of salt and heat stress[J]. The Plant Journal, 2024, 117(6): 1656 - 1675.

[20] Sharma D K, Andersen S B, Ottosen C O, et al. Wheat cultivars selected for high Fv/Fm under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter[J]. Physiologia Plantarum, 2015, 153(2): 284 - 298.

[21] 魏子朝,卢苗,雷文晔,等. 一种融合叶绿素荧光技术与可见-近红外光谱的番茄幼苗热胁迫无损检测方法[J]. 光谱学与光谱分析,2024,44(6):1613 - 1619.
Wei Zichao, Lu Miao, Lei Wenye, et al. A nondestructive method combined chlorophyll fluorescence with visible-NIR spectroscopy for detecting the severity of heat stress on tomato seedlings[J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2024, 44(6): 1613 - 1619. (in Chinese)

[22] Brereton R G, Lloyd G R. Support vector machines for classification and regression[J]. Analyst, 2010, 135(2): 230 - 267.

[23] Wei Z, Tao T, Ding Z S, et al. A dynamic particle filter-support vector regression method for reliability prediction[J]. Reliability Engineering & System Safety, 2013, 119: 109 - 116.

[24] 孙德山. 支持向量机分类与回归方法研究[D]. 长沙:中南大学,2004.
Sun Deshan. The researches on support vector machine classification and regression methods[D]. Changsha: Central South University, 2004. (in Chinese)

[25] 张翔,肖小玲,徐光祐. 一种确定高斯核模型参数的新方法[J]. 计算机工程,2007,33(12):52 - 53.
Zhang Xiang, Xiao Xiaoling, Xu Guangyou. A new method for determining the parameter of Gaussian kernel[J]. Computer Engineering, 2007,33(12): 52 - 53. (in Chinese)

[26] Yu S W, Wei Y M, Wang K. A PSO - GA optimal model to estimate primary energy demand of China[J]. Energy Policy, 2012, 42: 329 - 340.

[27] 卢苗,完香蓓,袁凯凯,等. 冷害对黄瓜光系统Ⅱ潜在活性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2022,50(10):116 - 124.
Lu Miao, Wan Xiangbei, Yuan Kaikai, et al. Influence of chilling injury on potential activity of cucumber photosystem Ⅱ[J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition), 2022, 50(10): 116 - 124. (in Chinese)

[28] 刘亮,张运鑫,郝立华,等. 大气 CO_2 浓度倍增和高温对玉米气孔特征及气体交换参数的影响[J]. 农业工程学报,2022,38(22):73 - 80.
Liu Liang, Zhang Yunxin, Hao Lihua, et al. Effects of double atmospheric CO_2 concentration and high temperature on the stomatal traits and leaf gas exchange of maize plants[J]. Transactions of the CSAE, 2022, 38(22): 73 - 80. (in Chinese)

[29] Sakoda K, Yamori W, Groszmann M, et al. Stomatal, mesophyll conductance, and biochemical limitations to photosynthesis during induction[J]. Plant Physiology, 2021, 185(1): 146 - 160.

[30] Yan H, Wu L F, Filardo F, et al. Chemical and hydraulic signals regulate stomatal behavior and photosynthetic activity in maize during progressive drought[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(6): 125.

[31] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯,1997,33(4):241 - 244.
Xu Daquan. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiology Journal, 1997,33(4): 241 - 244. (in Chinese)

[32] Feng B, Liu P, Li G, et al. Effect of heat stress on the photosynthetic characteristics in flag leaves at the grain-filling stage of different heat-resistant winter wheat varieties[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2014, 200(2): 143 - 155.

[33] 张超,占东霞,张鹏鹏,等. 棉花苞叶光呼吸和 PSⅡ热耗散对土壤水分的响应[J]. 植物生态学报,2014,38(4):387 - 395.
Zhang Chao, Zhan Dongxia, Zhang Pengpeng, et al. Responses of photorespiration and thermal dissipation in PSⅡ to soil water in cotton bracts[J]. Chinese Journal of Plant Ecology. 2014, 38(4): 387 - 395. (in Chinese)

[34] Chen D Y, Yuan K K, Zhang J H, et al. Response analysis of fluorescence parameters of tomato seedlings oriented to vertical light environment adaptation[J]. Plant Science, 2022, 314: 111118.

[35] Qiu N W, Lu Q T, Lu C M. Photosynthesis, photosystem Ⅱ efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte Atriplex centralasiatica[J]. New Phytologist, 2003, 159(2): 479 - 486.

[36] 赵龙飞,李潮海,刘天学,等. 花期前后高温对不同基因型玉米光合特性及产量和品质的影响[J]. 中国农业科学,2012,45(23):4947 - 4958.
Zhao Longfei, Li Chaohai, Liu Tianxue, et al. Effect of high temperature during flowering on photosynthetic characteristics and grain yield and quality of different genotypes of maize (*Zea mays* L.)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(23): 4947 - 4958. (in Chinese)

[37] Sherstneva O, Khlopkov A, Gromova E, et al. Analysis of chlorophyll fluorescence parameters as predictors of biomass accumulation and tolerance to heat and drought stress of wheat (*Triticum aestivum*) plants[J]. Functional Plant Biology, 2022, 49(2): 155 - 169.