

## 灰系統理論在生物學之應用： (1) 高等植物捕光蛋白對葉綠素 a/b 比值貢獻 度之灰關聯分析

黃文達<sup>(1)</sup> 蔡養正<sup>(2)</sup> 張新軒<sup>(2)</sup> 楊智旭<sup>(3)</sup> 楊棋明<sup>(4)\*</sup>

### 摘要

本研究利用 Bailey 等 (2001) 報告中之資料，將原圖數位化後獲得的原始數據，應用灰關聯理論，分析高等植物光合系統 PSI 與 PSII 中所含之捕光蛋白總量與個別含量對葉綠素 a/b 比值之貢獻度。以捕光蛋白總量與個別含量為實驗系列，而以葉綠素 a/b 比值為參考系列，進行灰關聯分析。分析結果顯示，PSI 的捕光蛋白總量與個別含量對葉綠素 a/b 比值的貢獻度均較 PSII 者為大。當光照強度逐步增強時，PSI 與 PSII 即可機動調整其組成含量以適應光環境之變化。該種調適過程中，不同的光合系統及其捕光蛋白組成會調整其貢獻程度，以達到高等植物對自然環境變化的最佳適應狀況。該種調整機制將可提供為作物對光環境反應原因之參考。

**關鍵詞：**捕光蛋白、葉綠素 a/b 比值、貢獻度、灰關聯分析、PSI、PSII

### 前言

高等植物會隨光環境而調控其葉綠素 a 及 b 之含量，且其比值亦隨環境而改變。正常植物在強光下，其葉綠素 a/b 比值高於 3，在弱光下此比值則小於 3。又陰性植物 (shade plant) 因長期處於弱光環境，其葉綠素 a/b 比值一般低於 3；而陽性植物 (sun plant) 因處於較強光環境，其葉綠素 a/b 比值通常高於 3 (Boardman, 1980; Chang and Troughton, 1972; Yang et al., 1994)。亦即葉綠素 a/b 比值可做為植物適應光環境的指標 (Dale and Causton, 1992)。葉綠素與所結合的蛋白質之間，似形成共存亡或相輔相成之密切關係，即當造成色素蛋白複合體葉綠素缺

(1) 國立台灣大學農藝學系講師。

(2) 國立台灣大學農藝學系教授。

(3) 淡江大學機械學系副教授。

(4) 中央研究院植物研究所副研究員。

\* 通訊作者。

(民國 92 年 1 月 2 日收件；民國 92 年 3 月 4 日修改；民國 92 年 5 月 19 日接受)

失時，其蛋白質會快速崩解而消失；而無健全蛋白質的色素蛋白複合體，其葉綠素即使合成，亦無法持續存在 (Yang and Chen, 1993a)。因此，高等植物的葉綠素 a/b 比值，可能由一個內在機制負責調控，以應付外在環境的變化。而此機制迄今仍未解明 (Yang and Chen, 1993b)。

傳統數理統計可以分析個別子系統對其母系統間之相關性，但無法比較個別子系統間的關聯度、貢獻度或重要性之程度與大小。灰系統理論 (grey system theory) 的關聯分析則可以彌補該方面的問題 (Deng, 1982, 1989)。兩者最大的差別在：一、關聯分析係建構在灰理論之灰過程，而迴歸分析則是根基於機率論的隨機過程；二、關聯分析為子系統對母系統間關係態勢的比較分析，而迴歸分析則為各相對數據的計算；三、關聯分析可以研判系統的動態過程，而迴歸分析則以靜態為主；及四、關聯分析所需的數據不必太多，而迴歸分析則必須要有足夠的數據。由於灰系統理論具有上述特點，自 1982 年首次被提出後，已逐漸被廣泛地運用在農業、經濟、工程、水利、生態、醫學、環保、氣象、地質、教育、體育、軍事 (Deng, 1989)、生化反應 (楊等, 1999; 楊等, 2001; 鍾等, 2001; Yang et al., 1999; Chao et al., 2000; Chu et al., 2003) 與雜草 (黃等, 2003) 等方面的研究領域，至值留意。

有鑑於此，本研究應用灰系統理論，嘗試對文獻中的資料進行灰關聯分析，分析高等植物二個光合系統中，其捕光蛋白 (light-harvesting protein) 總量與個別含量對葉綠素 a/b 比值的貢獻程度，俾提供為作物對光環境反應機制探討上有價值的智見。

## 材料與方法

### 一、資料來源

本研究引用之資料取自 Bailey 等 (2001) 的論文。首先，直接自原文刊載之電子期刊 (Planta) PDF 檔複製其圖一、圖三與圖五到微軟公司之小畫家程式。其次，利用原圖 Chl a/b 比

表 1 不同光度對葉綠素 a/b 比值、PSI 與 PSII 捕光蛋白總量與個別含量之影響

Table 1. The effects of light intensity on chlorophyll a/b ratio, total and individual amount of light-harvesting proteins in PSI and in PSII

Irradiance ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	Chl a/b	Content of light-harvesting protein											
		Total amount**		PSI individual amount				PSII individual amount					
		PSI	PSII	Lhca1	Lhca2	Lhca3	Lhca4	Lhcb1	Lhcb2	Lhcb3	Lhcb4	Lhcb5	Lhcb6
35	3.17	4.12	13.96	0.68	1.92	0.6	0.83	6.70	2.56	0.84	0.63	1.56	1.67
100	3.25	8.08	7.19	1.35	2.40	2.92	1.42	2.63	1.60	0.81	0.76	0.76	0.63
200	3.49	8.30	5.34	1.33	1.82	3.55	1.60	2.20	0.77	0.64	0.64	0.56	0.54
400	3.58	7.10	3.64	0.97	3.20	1.77	1.17	0.67	0.59	0.59	0.59	0.61	0.60
500	4.14	(7.80)*	(2.74)	(0.89)	(3.88)	(2.27)	(0.76)	(0.58)	(0.46)	(0.40)	(0.40)	(0.46)	(0.45)
600	4.73	8.50	1.84	0.82	4.57	2.77	0.35	0.49	0.33	0.21	0.21	0.30	0.49

\*The data in parenthesis was calculated by grey system theory.

\*\*Total PSI = Lhca1+Lhca2+Lhca3+Lhca4, total PSII= Lhcb1+Lhcb2+Lhcb3+Lhcb4+Lhcb5+Lhcb6.

值(原圖一)、PSI及PSII含量(原圖三)、十個捕光蛋白個別含量(原圖五)與小畫家程式中的座標間之關係,經計算即可取得原始數據(表1),做為下列灰關聯分析之依據。每一數位化資料都經三次讀取後平均,經四捨五入後,其誤差都在小數點第二位。Lhca1、Lhca2、Lhca3與Lhca4為屬於光合系統PSI上之捕光蛋白;而Lhcb1、Lhcb2、Lhcb3、Lhcb4、Lhcb5與Lhcb6則是位於光合系統PSII上之捕光蛋白。PSI或PSII捕光蛋白總量則分別是PSI上之四個或PSII上之六個捕光蛋白之總和。

## 二、灰關聯分析

依灰關聯理論,灰關聯度值(grey relational value)愈大,其灰序(grey order)排名就愈前面,即貢獻度愈大或愈重要。以PSI及PSII之捕光蛋白總量與個別含量為實驗系列或子系統,而以0-200, 200-400, 400-600,及0-600  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 等不同光度下之葉綠素a/b比值變化為參考系列或母系統,依下列之原理與步驟進行灰關聯分析。本研究採均質化後運算。

(一)原始數據列的均質化(mean value normalization):

$$\text{當原始數據之平均值 } \bar{X} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n x(k),$$

$$\text{則其均質化序列為 } x_0^* = \left( \frac{x(1)}{\bar{X}}, \frac{x(2)}{\bar{X}}, \frac{x(3)}{\bar{X}}, \dots, \frac{x(k)}{\bar{X}} \right)$$

(二)灰關聯係數(grey relational coefficient)  $\gamma$ 之定義如下:

$$\gamma(x_0(k), x_j(k)) = \frac{\min_j \min_k \|x_0(k) - x_j(k)\| + \zeta \min_j \min_k \|x_0(k) - x_j(k)\|}{\|x_0(k) - x_j(k)\| + \zeta \min_j \min_k \|x_0(k) - x_j(k)\|}$$

$$j=1, \dots, m; \quad k=1, \dots, n$$

$j$ 是共同係數(identification coefficient),其值介於[0,1]之間

$x_0$ 是參考序列(reference data series)

$x_j$ 是實驗序列(test data series)

$\|x_0(k) - x_j(k)\|$ 是 $x_0(k)$ 和 $x_j(k)$ 之差的絕對值

$\min_j \min_k \|x_0(k) - x_j(k)\|$ 是選自所有 $j$ 之第二最小差(the secondary minimum difference)

$\min_k \|x_0(k) - x_j(k)\|$ 是選自所有 $k$ 之第一最小差(the first minimum difference)

所有 $\max \max$ 亦如上之取法。

(三)灰關聯度 $\gamma^*(x_0(k), x_j(k))$ 之運算如下:

$$\gamma^*(x_0(k), x_j(k)) = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \gamma(x_0(k), x_j(k))$$

(四)灰關聯序或灰序(grey relation order or grey order):

灰關聯度值愈大，其灰關聯序或灰序排名就愈前面。

## 結果與討論

### 一、捕光蛋白個別含量之灰關聯性

自 Bailey 等 (2001) 報告中圖一、圖三及圖五，經影像處理與數位化之原始數據如表一，很明顯的，光度自低到高的  $0-600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  間，PSI 的四種捕光蛋白之個別含量比 PSII 的六種捕光蛋白之個別含量對葉綠素 a/b 比值提供更重要之貢獻 (表 2)。在灰序方面，位於 PSI 的 Lhca1、Lhca2、Lhca3 與 Lhca4 的灰關聯度值介於 0.74-0.85 之間，在參與評比的十個捕光蛋白中，分別排名第 2、1、3 與 6；而 PSII 的六個捕光蛋白之灰關聯值介於 0.63-0.75 之間，則排序於較後之六名。因此，面對自弱到強的光度變化，在整體之貢獻度為 PSI > PSII。依灰關聯理論，個別捕光蛋白在 PSI 或 PSII 內之貢獻度也不同。在 PSI 內之個別捕光蛋白之貢獻度為 Lhca2 > Lhca1 > Lhca3 > Lhca4；而在 PSII 內則為 Lhcb6 > Lhcb4 > Lhcb3 > Lhcb5 > Lhcb2 > Lhcb1。

表 2 不同光度下 PSI 與 PSII 捕光蛋白之總量與個別含量對葉綠素 a/b 比值之灰關聯度值與灰序 (括弧中之數值)

Table 2. The grey relational value and grey order (in bracket) between the total and individual amount of PSI and PSII light-harvesting proteins and chlorophyll a/b ratio grown under various light intensity

Light-harvesting proteins	Irradiance ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )			
	0-600	0-200	200-400	400-600
Individual amount				
Lhca1	0.81(2)	0.66(5)	0.69(7)	0.74(3)
Lhca2	0.85(1)	0.80(2)	0.57(8)	0.94(1)
Lhca3	0.79(3)	0.51(8)	0.49(9)	0.87(2)
Lhca4	0.74(6)	0.69(4)	0.69(6)	0.56(10)
Lhcb1	0.63(10)	0.47(9)	0.37(10)	0.69(4)
Lhcb2	0.63(9)	0.61(6)	0.72(5)	0.63(6)
Lhcb3	0.74(7)	0.76(3)	0.93(4)	0.57(9)
Lhcb4	0.74(5)	0.84(1)	0.93(3)	0.57(8)
Lhcb5	0.73(8)	0.52(7)	1.00(1)	0.60(7)
Lhcb6	0.75(4)	0.46(10)	0.97(2)	0.64(5)
Total amount				
PSI	0.86(1)	0.87(1)	1.00(1)	0.89(1)
PSII	0.62(2)	0.70(2)	0.63(2)	0.56(2)

在不同光度環境，受測試的阿拉伯芥 (*Arabidopsis thaliana*) 之光合作用速率對低光與高光強度顯現不同的適應機制，而其間葉綠素 a/b 比值也顯現相對應之調節，即自約 3.2 緩升到約 4.7 (Bailey *et al.*, 2001)。由表 2 灰關聯分析觀之，低光環境 ( $0-200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) 下，PSI 的 Lhca1、Lhca2、Lhca3 與 Lhca4 之灰序分別為 5、2、8 與 4；而 PSII 的六種色素蛋白複合體則分別位居 9、6、3、1、7 及 10，顯示 PSI 比 PSII 扮演稍重要角色，但在高光度 ( $400-600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) 時，PSI 的捕光蛋白則明顯較 PSII 者提供更重要的貢獻；因前者之灰序較前，而後者之灰序則較後。而當光度介於中光度之  $200-400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  時，PSI 與 PSII 的捕光蛋白對葉綠素 a/b 比值之貢獻度則恰好相反，亦即 PSII 提供比 PSI 較重要的貢獻。

## 二、捕光蛋白總量之灰關聯性

由上述 PSI 與 PSII 中的十種捕光蛋白同時混合在一起做灰關聯分析，所獲得的灰關聯度值與灰序，顯示對整體而言，PSI 比 PSII 重要，而在適應自低到高光度的環境變化過程，兩個光合系統會改變其貢獻度，又隨著光強度的變化，個別捕光蛋白會調節其對葉綠素 a/b 比值之影響力；亦即，處於不同光環境中之個別捕光蛋白會顯現不同的重要性。

若把 PSI 與 PSII 的捕光蛋白先合計後，即得到捕光蛋白總量 (表 1)，再以之為子系統對以葉綠素 a/b 比值的母系統進行灰關聯分析，則得到非常一致的結果 (表 2)，即不論何種光環境，均是 PSI 的捕光蛋白總量扮演較 PSII 者更重要的貢獻，亦即 PSI 的貢獻度較大，此與上述的結果相符合。

綜合以上的灰關聯分析結果，明顯的可以看出：高等植物的 PSI 比 PSII 對光合作用可能更重要。此可能是因為在葉綠體演化過程中，PSI 較 PSII 更早出現在植物之光合系統中所致。因為 PSI 演化較早，其中的捕光蛋白與葉綠素間之關係，可能比 PSII 者更密切，故而影響力較大，亦即貢獻度較大，而個別捕光蛋白貢獻度的差異，則可能導因於這些捕光蛋白在 PSI 或 PSII 中與葉綠素 a 和/或葉綠素 b 之鍵結或非鍵結距離、角度、方位，此有賴進一步運用灰系統理論對這方面的資料進行分析。

另外，目前有數種高等植物水稻及甜苜蓿 (sweet clover) 之無葉綠素 b 突變種 (chlorophyll b-lacking mutant)，其葉綠素 a/b 比值幾乎是無限大，而仍可以正常開花結果與繁殖 (Yang *et al.*, 1993)，亦即，這些高等植物雖幾乎缺少葉綠素 b，卻仍能行光合作用以轉換太陽能。大部份的葉綠素 b 位於演化過程較晚出現的 PSII 上，而絕大部份的 PSII 則位於葉綠體的葉綠餅 (grana) 上 (Yang *et al.*, 1993a, b)，此亦顯示不具 PSII 或 PSII 不健全的高等植物可能仍可在地球上生存。因此，PSI 較 PSII 提供光合作用或葉綠素 a/b 比值更大的貢獻度，應是合理的現象。

最後，有些論文之實驗數據，有其原初之研究目的與所欲解決之問題，但相同之數據，也可能隱含著解決另一問題之答案，本文所引用之論文即有此現象。本文透過灰系統理論，則可以探討數據所隱含的更深層意義或另外層面之意義。做為處理數據的工具，灰系統理論確實有其優點。我們將在另篇報告中引用相同的論文資料，應用相同的灰關聯分析法，探討光合作用速率的問題。

## 參考文獻

- 楊棋明、楊智旭、趙璧玉。1999。市售黑豆與黃豆抗氧化力之灰預測比較。中華民國營養學會雜誌, 24: 201-214。
- 楊志維、張新軒、蔡養正、楊智旭、彭嵐霖、楊棋明。2001。衛星遙測與灰系理論應用於水稻營養生長期色素之監測。2001年灰色系統理論與應用學術研討會論文集, pp. B1-6。國立雲林科技大學水土資源及防災科技研究中心。10月25-26日。
- 鍾愛嵐、楊棋明、彭嵐霖、楊智旭、趙璧玉。2001。青草植物抗氧化評估之灰關聯分析與灰決策。2001年灰色系統理論與應用學術研討會論文集, pp. E117-123。國立雲林科技大學水土資源及防災科技研究中心。10月25-26日。
- 黃文遠、陳建璋、許明晃、楊志維、張新軒、蔡養正、黃光瀛、呂理昌、陳朝圳、楊棋明。2003。礪嘴山氣候因子對衛星遙測類地植被亮度指數之灰關聯分析。中華農藝 13: 59-66。
- Bailey, S., R. G. Walters, S. Janson, and P. Horton. 2001. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta* 213: 794-801.
- Boardman, N. K. 1980. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 28: 355-377.
- Chang, F. H. and J. H. Troughton. 1972. Chlorophyll a/b ratios in C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> plants. *Photosynthetica*, 6: 57-65.
- Chao, P. Y., J. S. Yang, and C. M. Yang. 2000. The grey prediction models on chlorophyll degradation of cucumbers during brining. *J. Grey System* 12: 187-198.
- Chu, Y. H., P. Y. Chao, J. S. Yang, and C. M. Yang. 2003. Grey relational analyzing the flavonoid contents and antioxidative activities of eight vegetables. *J. Grey System* 15: 67-72.
- Dale, M. P. and D. R. Causton. 1992. Use of the chlorophyll a/b ratios as a bioassay for the light environment of a plant. *Functional Ecol.* 6: 190-196.
- Deng, J. L. 1982. Control problems of grey systems. *Systems and Control Lett.* 5: 288-294.
- Deng, J. L. 1989. Introduction to grey system theory. *J. Grey System* 1: 1-24.
- Yang, C. M., J. C. Hsu, J. and Y. R. Chen. 1993. Light- and temperature-sensitivity of chlorophyll-deficient and virescent mutants. *Taiwania* 38: 49-56.
- Yang, C. M. and Y. R. Chen. 1993a. Protein phosphorylation in control of grana stacking of thylakoid membranes in higher plants. *J. Agri. Asso. China.* 161: 33-46. (in Chinese with English abstract)
- Yang, C. M. and Y. R. Chen. 1993b. Grana stacking of thylakoid membranes in higher plants. In *Recent Advances in Botany*. (Chou, C. H. and J. Y. Hsiang, eds), Institute of Botany, Academia Sinica, Taipei, Taiwan, R. O. C, Monograph Series 13: 219-243.
- Yang, C. M., J. C. Hsu, and C. F. Shih. 1994. Response of chlorophyll a/b ratios in Yuan-Yang Lake Bryophytes to the alteration of light intensity. *Proc. Natl. Sci. Coun. R. O. C. B.* 18: 134-137.
- Yang, C. M., J. S. Yang, C. K. Yang, and C. H. Chou. 1999. Long-term research on chlorophyll cycling in the Yuanyang Lake Nature Preserve I. The grey prediction models on chlorophyll degradation of *Charaocypari. var. formosana* leaf. *Photosynthetica* 37: 499-508.

## Application of the Grey System Theory on Biology: (1) The Grey Relational Analysis of the Effect of Light-Harvesting Proteins on Chlorophyll a/b Ratio in Higher Plants

Wen-Dar Huang<sup>(1)</sup> Yang-Zenq Tsai<sup>(2)</sup> Shin-Shine Chang<sup>(2)</sup> Jr-Syu Yang<sup>(3)</sup>  
Chi-Ming Yang<sup>(4)\*</sup>

### Abstract

The grey relational theory was applied to analyze the effect of total and individual amount of light-harvesting proteins in PSI and PSII on chlorophyll a/b ratio in higher plants. The primitive data were obtained by imaging and digital processing of three figures of a paper by Bailey *et al.* (2001). The total and/or individual amount of light-harvesting proteins was treated as experiment data series and the chlorophyll a/b ratio as reference data series. The contribution degree of total and individual amount of light-harvesting proteins in PSI to chlorophyll a/b ratio was higher than those in PSII. The PSI and PSII alter their light-harvesting proteins composition to adapt to the gradual increase of light intensity. During the adaptation process, the two photosystems manipulate the light-harvesting proteins composition and regulate their the contribution degree to achieve the best adaptation for higher plants. The mechanism can be applied to the adaption of crops to light environment.

**Key word:** grey relational analysis, light-harvesting proteins, chlorophyll a/b ratio, contribution degree, PSI, PSII

(1)Lecturer, Department of Agriculture, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, Republic of China.

(2)Professor, Department of Agriculture, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, Republic of China.

(3)Associate Professor, Department of Mechanical Engineering, Tamkang University, Tamsui, Taipei, Taiwan, Republic of China.

(4)Associate Research Fellow, Institute of Botany, Academia Sinica, Nankang, Taipei, Taiwan, Republic of China.

\* Corresponding author.

(Received January 2, 2002; Revised March 4, 2003; Accepted May 19, 2003)