

doi : 10. 16473/j. cnki. xblykx1972. 2019. 02. 015

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*

南吉斌¹, 杨广环², 赵玉文¹, 林玲¹

(1. 西藏农牧学院 资源与环境学院, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏农牧学院 植物科学学院, 西藏 林芝 860000)

摘要: 为研究3种沙棘一年生实生苗在生长季节的叶绿素荧光动力学特性及光响应变化规律, 以云南沙棘、江孜沙棘和肋果沙棘苗木为材料, 应用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、单指数方程、双指数方程和直角双曲线修正模型进行光响应曲线拟合, 比较不同模型拟合的荧光参数值与实测值之间差异, 以筛选出适合沙棘属植物的叶绿素荧光—光响应模型。并利用筛选出的叶绿素荧光—光响应模型, 比较青藏高原3种沙棘叶绿素荧光参数差别。结果表明: (1) 直角双曲线修正模型为3种沙棘叶绿素荧光—光响应曲线拟合的最佳模型; (2) 沙棘属植物光化学速率 (PCR) 和电子传递速率 (ETR) 总体随光照有效辐射 (PAR) 的增大先上升, 当达到最大值时, 逐渐下降; 光系统—实际光化学速率 ($PhiPS2$) 和光系统—有效光化学速率 (Fv'/Fm') 随 PAR 增加而呈下降趋势; 云南沙棘的 ETR 、 PCR 、 $PhiPS2$ 和 Fv'/Fm' 最高; (3) 云南沙棘适应光合逆境的能力最强。

关键词: 叶绿素荧光; 光响应曲线; 沙棘属; 光合模型

中图分类号: S 793. 6; Q 945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-8246 (2019) 02-0090-07

Comparative Analysis of 5 Photosynthetic Models on Light Response Curves of Chlorophyll Fluorescence from 3 *Hippophae*

NAN Ji-bin¹, YANG Guang-huan², ZHAO Yu-wen¹, LIN Ling¹

(1. Colleg of resources and environment, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi TAR 860000, P. R. China;

2. Plant Sciences College, Xizang Agriculture and Animal Husbandry University, Nyingchi TAR 860000, P. R. China)

Abstract: In order to study dynamic properties and light response of the chlorophyll fluorescence of 1-year-old seedling of *Hippophae rhamnoides* subsp. *yunnanensis*, *H. neurocarpa* and *H. gyantsensis* during their growing season, photoresponse curve fitting were conducted through the right-angle hyperbolic model, the non-orthogonal hyperbolic model, the single exponential equation, the double exponential equation and the right angle hyperbolic correction model, and for selecting the suitable chlorophyll fluorescence-photoresponse model, the difference between the parameter values data and tested data of above-mentions models were compared. The results showed that: (1) the right-angle hyperbolic correction model was the best model for chlorophyll fluorescence-light response curve fitting; (2) the photochemical rate (PCR) and electron transport rate (ETR) increased at the beginning with the increased radiation (PAR) and gradually decreased at their maximum value; the actual photochemical rate of photosystem II ($PhiPS2$) and the effective photochemical rate of photosystem II (Fv'/Fm') decreased with the increased PAR ; *H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis* had the highest ETR , PCR , $PhiPS2$ and Fv'/Fm' ; (3) *H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis* had the strongest ability adapting to photosynthetic stress.

* 收稿日期: 2018-10-16

基金项目: 西藏自治区高校青年教师创新支持计划 (QC2015-40), “西藏高原林业生态工程重点实验室”建设项目。

第一作者简介: 南吉斌 (1993-), 男, 硕士研究生, 主要从事森林培育及植被恢复研究。E-mail: 1256394407@qq.com

通讯作者简介: 林玲 (1973-), 女, 教授, 硕士生导师, 主要从事林学及保护生物学研究。E-mail: xizyz@126.com

Key words: chlorophyll fluorescence; photoresponse curve; *Hippophae* spp.; photosynthetic models

绿色植物是有机化合物的重要生产者, 世界上90%–95%的光合产物来自绿色植物光合作用, 而植物叶片所吸收的光能, 一部分可被光合作用固定, 另一部分则以热能和荧光形式耗散^[1-2]。叶绿素荧光既能体现植物叶片叶绿素吸收光能和PS II电子传递速率规律, 同时也可反映出植物光合系统对光适应、光抑制及光保护的机理^[3-4], 因此, 叶绿素荧光参数的测定分析已成为当前光能利用和光合适应机理领域的重要手段之一^[5-6]。目前, 针对植物叶绿素荧光特性的研究报道较多^[7-9], 研究不同植物的叶绿素荧光参数所用光合模型也各有不同^[10]。

青藏高原由于海拔高、空气稀薄, 太阳辐射强, 极易破坏植物的组织器官, 使得净光速率下降、PSII光化学效率受到抑制等^[11]。沙棘属(*Hippophae*)植物为胡颓子科(Elaeagnaceae)的落叶灌木或小乔木^[12-13], 由于其耐寒、耐旱、耐盐碱、耐瘠薄, 繁殖^[14]和固氮能力强^[15], 是青藏高原特有优势灌木树种之一^[16], 也成为西藏困难地造林优选乡土树种^[17]。主要分布于横断山至青藏高原地区, 西藏就有4种4亚种, 柳叶沙棘(*H. salicifolia*)、云南沙棘(*H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis*)、密毛肋果沙棘(*H. neurocarpa* subsp. *stellatopilosa*)、肋果沙棘(*H. neurocarpa*)、肋果沙棘(原亚种)(*H. neurocarpa* subsp. *neurocarpa*)、江孜沙棘(*H. gyantsensis*)、西藏沙棘(*H. tibetana*)、中亚沙棘(*H. rhamnoides* subsp. *turkestanica*), 其中云南沙棘、江孜沙棘和肋果沙棘在西藏林缘、阶地及河谷滩地较为常见^[18-20]。目前, 针对青藏高原沙棘属植物的研究

主要集中在果实营养成分含量^[21]、造林技术^[22]、种子活力检测^[23]、苗木培育^[24]、抗旱生理^[25]和引种^[26]等方面, 但就青藏高原沙棘属植物光合适应性的研究未见报道。本研究以青藏高原3种沙棘一年生实生苗为材料, 利用LI-6400-40便携式光合仪荧光叶室, 通过测定3种沙棘叶片叶绿素荧光光响应曲线并选用5种模型进行拟合比较, 探讨在不同光强条件下的叶绿素荧光光响应曲线特征。以期解决: (1) 最适合拟合3种沙棘叶绿素光合荧光参数的光响应曲线模型; (2) 青藏高原3种沙棘叶绿素荧光参数是否存在差异; (3) 评价青藏高原3种沙棘光合适应能力, 为沙棘属植物光合适应性研究和青藏高原困难地造林提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况及试验材料

试验地位于西藏农牧学院林学苗圃基地, 地处西藏东南部(29°33'E、94°28'N, 海拔2 978m), 年均气温8.9℃, 年降水量730mm, 年日照时数2 000h, 无霜期180d。

试验材料为2017年在西藏境内采集的云南沙棘、江孜沙棘和肋果沙棘3种沙棘植物种子(采集地见表1), 按单因素完全随机区组设计(种为因素, 营养钵为区组), 于2018年3月20日, 播种在规格为21cm×21cm的营养钵, 营养基质以珍珠岩、腐殖质、黏土1:1:2配置, 上面覆盖细沙, 每钵培育3–5株实生苗, 每个种各培育10个营养钵。

表1 青藏高原沙棘属3种参试植物的材料来源

Tab. 1 Sources of 3 tested *Hippophae* spp. species from the Qinghai-Tibet Plateau

种名	地点	海拔/m	东经	北纬
云南沙棘	昌都县(CD)	3 121	96°50'31. 8082"	31°54'40. 2408"
肋果沙棘	类乌齐县(LWQ)	3 761	95°46'4. 1916"	31°10'8. 1516"
江孜沙棘	拉孜县(LZ)	4 182	89°32'48. 5196"	28°56'40. 2684"

1.2 试验设计及快速光响应测定

叶绿素荧光光响应曲线测定工作于2018年8月中旬上午9:00–11:00进行。用LI-6400-40便携式光合仪(美国Li-Cor公司生产)荧光叶室测

定叶片叶绿素荧光光响应曲线。每个种选取长势相近, 健壮无病虫害的3株一年生实生苗为试验测定苗, 每株测量3片朝向相同(朝南)且无病虫害的功能叶, 每组数据测定6个重复。在测定之前,

先使叶片在光下适应 20min, 由荧光叶室提供红蓝光源, 光合有效辐射强度梯度设定为 0、50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、1 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 流速为 300 mol/s , 叶温为 20 $^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度为 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 设置最短等待时间为 120s, 最长等待时间为 200s。通过外接缓冲瓶稳定大气中 CO_2 浓度。

测定的参数 光系统 II (PS II) 光合电子传递速率 (ETR)、光系统 II (PS II) 实际光化学速率 (Φ_{PS2})、光系统 II (PS II) 有效光化学速率 (F_v'/F_m')、光系统 II (PS II) 光化学速率 PCR ($F_v'/F_m' \times qp \times PAR$)。

1.3 模型拟合分析

对青藏高原 3 种沙棘属植物叶绿素荧光参数 (ETR 、 Φ_{PS2} 、 F_v'/F_m' 、 PCR) 整理, 采用叶子飘光合计算软件 4.1.1 来拟合其叶绿素荧光光响应曲线, 计算初始斜率 (α)、最大电子传递效率 (J_{max})、饱和光强 (PAR_{sat})、决定系数 (R^2)。拟合软件所用 5 种光合模型的数学表达式如下^[27-28]。

$$(1) \text{ 直角双曲线模型 (RH)} \quad J = \frac{\alpha J_{\text{max}}}{\alpha I + J_{\text{max}}} I,$$

式中 J 为电子传递效率, α 为快速光曲线的初始斜率, I 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)。

$$(2) \text{ 非直角双曲线模型 (NRH)} \quad I = \frac{\alpha I + J_{\text{max}} - \sqrt{(\alpha I + J_{\text{max}})^2 - 4\theta \alpha I J_m}}{2\theta},$$

式中 J 为电子传递效率, α 为快速光曲线的初始斜率, I 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$), θ 为快速光曲线的曲率。

$$(3) \text{ 单指数方程 (SEM)} \quad J = J_{\text{max}} (1 - e^{-\alpha I / J_{\text{max}}}),$$

式中 J 为电子传递效率, α 为快速光曲线的初始斜率, I 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)。

$$(4) \text{ 双指数方程 (DEM)} \quad J = J_{\text{max}} (1 - e^{-\alpha I / J_{\text{max}}}) e^{-\beta I / J_{\text{max}}},$$

式中 J 为电子传递效率, α 为快速光曲线的初始斜率, I 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$), β 为光抑制参数。

$$(5) \text{ 双曲线修正模型 (MRH)} \quad J = \alpha \frac{1 - bI}{1 + cI},$$

式中, J 为电子传递效率, α 为快速光曲线初始斜率, I 为光合有效辐射, b 和 c 为系数 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)。

1.4 模型评价指标

为比较 5 种光响应曲线模型对沙棘属植物的拟合度, 用决定系数 (R^2) 和均方根误差 ($RMSE$) 进行综合评价, 均方根误差 ($RMSE$) 计算公式为^[29-30], $RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum (y_i - \hat{y})^2}$, 式中, y_i 代表光响应过程中电子传递效率实测值; \hat{y} 代表模型拟合值; n 为观察数; R^2 越接近 1, $RMSE$ 值越小, 拟合度越高。

1.5 数据处理与分析

数据采用 Excel 2010 进行数据整理分析, 用 Origin 9.1 绘制图形。

2 结果与分析

2.1 叶绿素荧光—光响应曲线模型拟合效果比较

利用 5 种光响应模型, 分别拟合 3 种沙棘属植物光系统—光合电子传递速率 (ETR) 的光响应曲线 (图 1)。

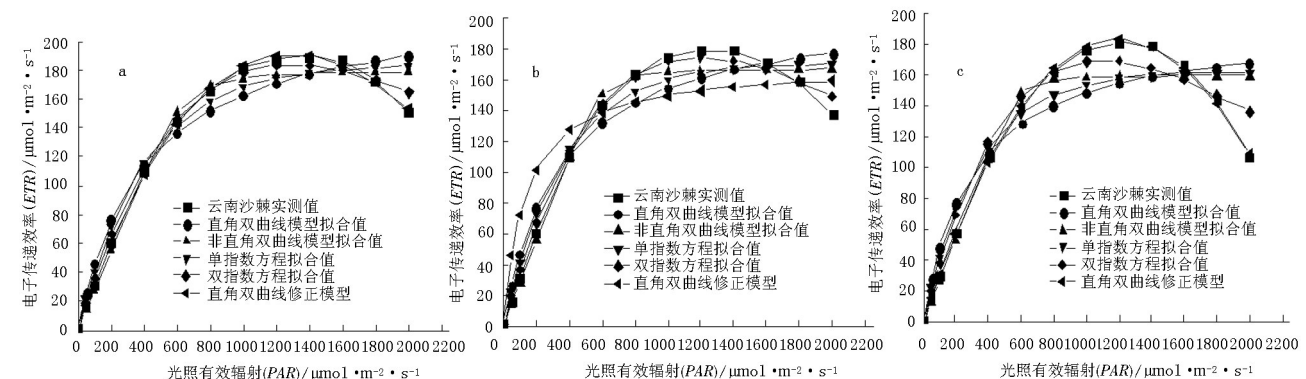


图 1 沙棘属植物荧光光响应曲线模型拟合比较

Fig. 1 Fitting comparison of fluorescence light response curve models

由图 1 可见，5 种快速光响应曲线模型拟合 3 种沙棘得到的光响应曲线中，直角双曲线修正模型拟合值与实测值重叠度最好，拟合效果最佳。

3 种沙棘的荧光光响应曲线均可分为 3 个阶段，但 3 个种随光合有效辐射 (PAR) 增加， ETR 有所差异。由图 1-a 可见，云南沙棘荧光光响应曲线： PAR 在 $0-400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时， ETR 随 PAR 的增加呈线性增大； PAR 在 $400-1300\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时， ETR 增大大幅度减缓； PAR 达到 $1300\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时， ETR 达到最大，获得最大电子传递效率， PAR 超过 $1300\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时，随着 PAR 的增大， ETR 下降。由图 1-b、c 可看出，江孜沙棘和肋果沙棘荧光光响应曲线变化较为

一致， PAR 在 $0-400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时， ETR 随 PAR 的增大呈快速上升趋势； PAR 在 $400-1200\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时， ETR 上升减缓； PAR 达到 $1200\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时， ETR 达到最大，获得最大电子传递效率， PAR 超过 $1200\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时，随着 PAR 的增大， ETR 下降，肋果沙棘比江孜沙棘下降幅度更显著。

2.2 光响应拟合参数比较

利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、单指数方程、双指数方程及直角双曲线修正模型拟合 3 种沙棘属植物光响应曲线得到叶绿素荧光参数与实测值 (表 2)。

表 2 5 种模型拟合值与实测值参数比较
Tab. 2 Comparison of fitting values and measured values of 5 models

沙棘属植物	模型	表观量子效率(α)	最大电子传递效率(J_{\max})/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	光饱和点(PAR_{sat})/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	决定系数(R^2)	均方根误差($RMSE$)
云南沙棘	直角双曲线模型	0.570	226.879	-	0.937	15.998
	非直角双曲线	0.279	180.242	-	0.979	10.053
	单指数方程	0.454	183.505	-	0.964	12.237
	双指数方程	0.387	183.756	1290.554	0.993	5.491
	直角双曲线修正模型	0.341	190.592	1296.724	0.999	1.748
	实测值	-	189.088	1300.000	-	-
江孜沙棘	直角双曲线模型	0.606	206.595	-	0.917	16.892
	非直角双曲线	0.280	167.406	-	0.973	10.547
	单指数方程	0.472	170.386	-	0.954	12.993
	双指数方程	0.395	174.307	1200.430	0.994	4.902
	直角双曲线修正模型	0.354	180.315	1232.223	1.000	1.432
	实测值	-	179.243	1200.000	-	-
肋果沙棘	直角双曲线模型	0.643	193.120	-	0.811	24.075
	非直角双曲线	0.266	159.913	-	0.912	18.412
	单指数方程	0.486	162.253	-	0.871	20.496
	双指数方程	0.419	169.621	1101.678	0.962	11.514
	直角双曲线修正模型	0.318	183.434	1197.096	0.999	1.708
	实测值	-	181.451	1200.000	-	-

由表 2 可见，直角双曲线模型、非直角双曲线和单指数方程拟合不出云南沙棘、江孜沙棘、肋果沙棘的饱和光强 PAR_{sat} ，其拟合值与实测结果不符合；而且直角双曲线模型拟合得出的最大电子传递效率 J_{\max} 比实测值大 (20.0%、15.3%、6.1%)。双指数方程和直角双曲线修正模型能拟合得到与实测值较为接近的 PAR_{sat} ，但双指数方程拟合 J_{\max} 比实测值偏小，直角双曲线修正模型 J_{\max} 与实测值更为接近。根据光合模型评价指标决定系数 (R^2) 和均方根误差 ($RMSE$) 来看，直角双曲线修正模型拟合的光合参数误差小于双指数方程，因而，在

5 个光合模型中利用直角双曲线修正模型来拟合沙棘属 3 种植物的叶绿素荧光光合参数效果最好。

由表 2 可知，拟合效果最好的直角双曲线修正模型中，青藏高原 3 种沙棘叶绿素荧光参数存在差异。最大电子传递速率 (J_{\max})，云南沙棘>肋果沙棘>江孜沙棘；饱和光强 (PAR_{sat})，云南沙棘>江孜沙棘>肋果沙棘；表观量子效率，江孜沙棘>云南沙棘>肋果沙棘。

由以上数据分析可知，在 3 个沙棘属植物中，云南沙棘具有最高的 J_{\max} 和 PAR_{sat} ，而江孜沙棘 J_{\max} 最低，肋果沙棘 PAR_{sat} 最低。

2.3 青藏高原3种沙棘PCR和ETR比较

由图2可见,随着PAR的增加,青藏高原3种沙棘叶片ETR和PCR曲线均呈先上升,当达到

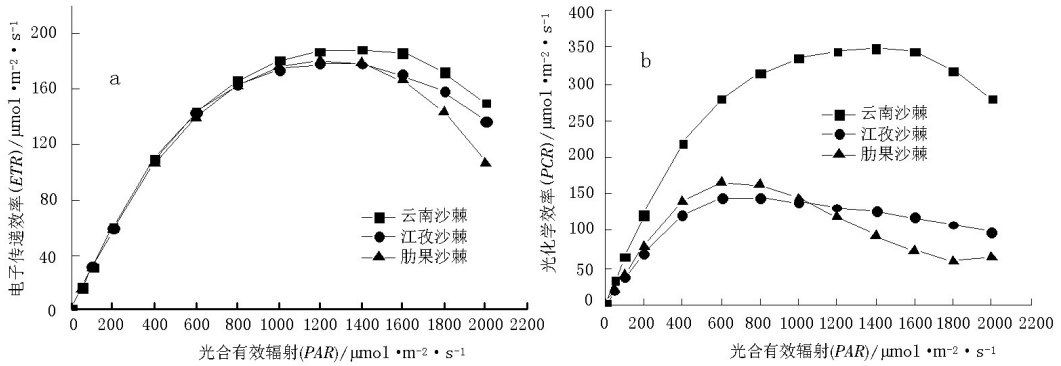


图2 沙棘属植物电子传递速率和光化学速率光响应曲线比较

Fig. 2 Photoresponse curves of phototransfer rate and photochemical rate

ETR随PAR的增加,其变化趋势见图2-a。PAR在0-1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,3种沙棘的ETR随PAR的增加呈上升趋势;PAR在1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 点3个种ETR出现差异,江孜沙棘和肋果沙棘ETR在PAR>1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 点开始呈下降趋势,肋果沙棘下降速率明显大于江孜沙棘,云南沙棘ETR在PAR 1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 点时还在随PAR的增加而增大,直到PAR>1300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 点才开始呈下降趋势。由ETR曲线分析结果,发现在3个种中云南沙棘ETR最高,江孜沙棘其次,肋果沙棘最小。

PCR随PAR的增加,其变化趋势见图2-b。PAR在0-600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,云南沙棘、江孜沙棘和肋果沙棘PCR均随PAR增加而呈上升趋势,3个种的PCR上升速率为云南沙棘>肋果沙棘

其峰值后,又出现明显的下降趋势。3种沙棘属植物ETR和PCR曲线上升和下降速率及其峰值又存在着明显的差异。

>江孜沙棘。PAR>600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,江孜沙棘和肋果沙棘PCR呈下降趋势。PAR在600-1300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,云南沙棘PCR继续呈上升趋势,上升速率放缓;PAR>1300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,云南沙棘PCR才出现下降趋势。由PCR曲线分析结果,发现云南沙棘PCR远高于江孜沙棘和肋果沙棘。从整体来看,云南沙棘的ETR明显高于江孜沙棘和肋果沙棘。

2.4 青藏高原3种沙棘PhiPS2和Fv'/Fm'比较

由图3-a可见,青藏高原3种沙棘PhiPS2随着PAR的增加而呈下降趋势,当PAR在0-200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,下降迅速;当PAR>200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,呈直线下降趋势,总体来看,云南沙棘PhiPS2高于肋果沙棘和江孜沙棘。

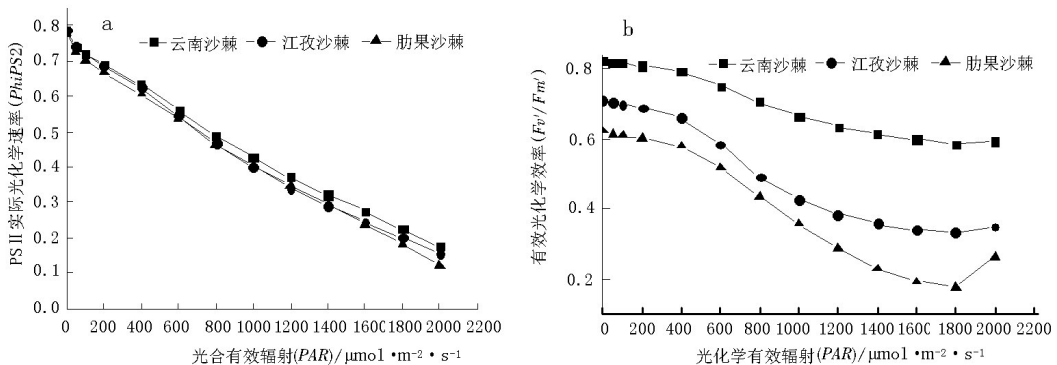


图3 沙棘属植物的有效光化学速率与实际光化学速率光响应曲线比较

Fig. 3 Comparison of effective photochemical rate of PS II and actual photochemical rate of PS II

由图3-b可见, 青藏高原3种沙棘 F_v'/F_m' 随着 PAR 的增加而也呈下降趋势, 下降趋势变化总体可分为3个阶段。当 PAR F_v'/F_m' 在 $0-400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, F_v'/F_m' 随 PAR 的增加缓慢下降; 当 PAR 在 $400-1600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, F_v'/F_m' 下降迅速, 云南沙棘下降缓慢, 肋果沙棘下降迅速; 当 $PAR > 1600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, F_v'/F_m' 随 PAR 的增加缓慢下降到最小值, 后出现上升趋势, 肋果沙棘上升幅度较大。总体来看, F_v'/F_m' 大小顺序为云南沙棘 > 江孜沙棘 > 肋果沙棘。

3 讨论与结论

植物光响应曲线的确定, 对于了解植物光反应过程、光合效率及抗性研究具有重要的意义^[31]。目前, 国内外学者以植物的生理生态特性, 建立了多种模型, 但在结果和应用上存在差异^[32-33]。在所有模型研究中, 以直角双曲线修正模型和双指数方程的应用最为广泛, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型和单指数方程存在一定的缺陷, 在黄山栎树 (*Koelreuteria paniculata*)^[34] 的研究中得到了验证。在本研究中, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型和单指数方程无法拟合出沙棘属植物 PAR_{sat} , 双指数方程和直角双曲线修正模型可以拟合出表观量子效率 α 、 PAR_{sat} 和 J_{max} 等荧光参数, 其中双指数方程得出的 J_{max} 拟合值小于实测值, 而直角双曲线修正模型的拟合值与实测值非常接近, 无论是最大电子传递速率、饱和光强, 还是决定系数, 均优于双指数方程, 所以直角双曲线修正模型可作为沙棘属植物叶绿素荧光参数最佳光曲线拟合模型。

表观量子效率反映植物光合作用中光能利用效率, 值越高, 说明植物光能转化效率越高^[35]。本研究用直角双曲线修正模型测得江孜沙棘表观量子效率最大 (为 0.354), 云南沙棘其次 (为 0.341), 肋果沙棘最小 (为 0.318), 相比较, 江孜沙棘和云南沙棘利用弱光的能力强于肋果沙棘。 PAR_{sat} 云南沙棘 [$1296.724 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] > 江孜沙棘 [$1232.223 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] > 肋果沙棘 [$1197.096 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 所以就云南沙棘较小的表观量子效率使其具有较高的光饱和点才能获得最大电子传递效率, 这与本研究中云南沙棘光饱和点最高相吻合。

植物叶绿素荧光光响应曲线 ETR 与 PCR 随

PAR 的变化规律, 可以反映植物叶片对光强变化的适应机理, 在 PAR 相同的情况下, ETR 和 PCR 越高, 植物碳同化过程中形成的电子传递载体就越高^[36-39]。在本研究中, 云南沙棘的 ETR 与 PCR 最高, 说明在环境相同的情况下, 云南沙棘对光的响应能力最强; 肋果沙棘最小, 说明肋果沙棘叶片在相同的光照下, 用于非光化学反应的耗散能量比例大, 对光的响应能力最弱。

F_v'/F_m' 即实际原初光能捕获效率, 可反映 PS II 系统反应中心的实际有效光化学反应效率, Φ_{PS2} 为实际光化学效率^[40-41]。本研究中, 青藏高原3种沙棘 F_v'/F_m' 和 Φ_{PS2} 随着光有效辐射的增加而呈下降趋势, 其中云南沙棘在各光强下 Φ_{PS2} 和 F_v'/F_m' 最高, 这表明云南沙棘叶片光化学效率明显高于江孜沙棘和肋果沙棘, 在光逆境环境中具有较强的适应能力。

综上所述, 在5个光合模型中, 直角双曲线修正模型为沙棘属植物最佳拟合叶绿素荧光光响应的曲线模型。对青藏高原3种沙棘属植物叶绿素荧光参数的比较结果发现, 云南沙棘叶片光响应能力最强、光化学效率最高, 江孜沙棘次之, 肋果沙棘最弱, 所以云南沙棘具有最强的光适应能力, 因此, 沙棘属植物在青藏高原困难地造林中, 云南沙棘可作为其首选树种。

参考文献:

- [1] 郑顺林, 杨世民, 李世林, 等. 氮肥水平对马铃薯光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013, 35(1): 1-9.
- [2] 李磊, 李向义, 徐新文, 等. 策勒绿洲21种豆科牧草叶绿素荧光参数比较[J]. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1363-1370.
- [3] Ralph J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity[J]. Aquatic Botany, 2005, 82(3): 222-237.
- [4] 王春萍, 雷开荣, 李正国, 等. 低温胁迫对水稻幼苗不同叶龄叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2012, 21(3): 38-43.
- [5] 尤鑫, 龚吉蕊. 叶绿素荧光动力学参数的意义及实例辨析[J]. 西部林业科学, 2012, 41(5): 90-94.
- [6] 张国盛, 郝蕾, 闫子娟, 等. 6种树种叶片叶绿素荧光动力学参数对土壤水分变化的响应[J]. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3079-3085.
- [7] 姚春娟, 郭圣茂, 马英超, 等. 干旱胁迫对4种决明属植物光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 草业科学,

2017,34(9):1880-1888.

[8] 邓沛怡,周杰良,陶抵辉,等. 干旱胁迫对6种藤本植物光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版),2015,41(3):263-270.

[9] 刘晶,刘文清,赵南京,等. 浮游植物在不同光质和光强激发下的叶绿素荧光特性[J]. 光学学报,2013,33(9):290-297.

[10] 朱弘,温国胜. 3种模型对毛竹快速生长期冠层叶片叶绿素荧光—快速光响应曲线(RLC_S)拟合的比较[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2017,46(6):659-664.

[11] 蔡金桓,薛立. 高山植物的光合生理特性研究进展[J]. 生态学杂志,2018,37(1):245-254.

[12] 侯冬岩,回瑞华,李铁纯. 沙棘的研究进展[J]. 鞍山师范学院学报,2002,4(1):49-53.

[13] 李霓,蒋严妃,苏雪,等. 肋果沙棘北缘居群的遗传多样性与遗传结构[J]. 广西植物,2016,36(5):557-563.

[14] 孙妙,杨周婷,张存莉,等. 中国沙棘种子的水引发技术及其抗性生理效应[J]. 林业科学,2014,50(12):32-39.

[15] 张吉科,林纬. 沙棘根瘤的形成与固氮能力[J]. 沙棘,1995(3):3-9.

[16] Zoya O, Pavel P, Natalia B. Frost hardiness of introduced sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) genotypes in Central Russia[J]. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences, 2016, 70(2):88-95.

[17] Eva V, Kateřina S, Martina M, et al. Comparison of selected aroma compounds in cultivars of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) [J]. Chemical Paper, 2015, 69(6):881-888.

[18] 陈维. 青藏高原沙棘属植物资源与品质评价[D]. 成都:四川大学,2007.

[19] 肖蔚. 青藏高原产沙棘属植物生药学研究及亲缘关系分析[D]. 成都:四川大学,2007.

[20] 陈学林,马瑞君,孙坤,等. 中国沙棘属种质资源及其生境类型的研究[J]. 西北植物学报,2003(3):451-455.

[21] 谭亮,赵静,马家麟,等. 青海玉树沙棘不同部位营养成分分析与营养价值评价[J]. 天然产物研究与开发,2018,30(5):807-816,899.

[22] 梁帆,王明珠,张志栋. 沙棘造林技术[J]. 中国林业,2012(14):50.

[23] 张虎平,樊新民,王华. 聚乙烯醇渗透对沙棘种子活力和出苗的影响[J]. 西北农业学报,2008,18(1):226-228.

[24] 刘杜玲. 黄土高原半干旱地区大果沙棘苗木平衡施肥技术[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2006.

[25] 李丽霞. 缺水条件下沙棘苗木萌芽及抗旱生理机

制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2001.

[26] 李代琼,黄瑾,白岗栓,等. 半干旱黄土丘陵区沙棘优良品种引种选育试验研究[J]. 西北植物学报,1999(5):18-26.

[27] 叶子飘,于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报,2008,32(6):1356-1361.

[28] 叶子飘,王建林. 植物光合—光响应模型的比较分析[J]. 井冈山学院学报(自然科学版),2009,30(4):9-13.

[29] Akaike H. A new look at the statistical model identification[J]. IEEE Transactions on Automatic Control, 1974, 19(6):716-723.

[30] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等. 不同淹水时间下中华蚊母树光响应特征及其模型比较[J]. 应用生态学报,2015,26(4):1083-1090.

[31] 钱莲文,张新时,杨智杰,等. 几种光合作用光响应典型模型的比较研究[J]. 武汉植物学研究,2009,27(2):197-203.

[32] 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.

[33] Somporn T, Kohei O, Hiroshi O, et al. Substrate specificity of alkaline serine proteinase isolated from photosynthetic bacterium, *Rubrivivax gelatinosus* KDD51 [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2003, 309(3):547-551.

[34] 叶子飘,康华靖,陶月良,等. 不同模型对黄山栎快速光曲线拟合效果的比较[J]. 生态学杂志,2011,30(8):1662-1667.

[35] 熊彩云,曾伟,肖复明,等. 木荷种源间光合作用参数分析[J]. 生态学报,2012,32(11):3628-3634.

[36] Julie B, Raphael A A, Maria M, et al. Biochemical characterization of prephenate dehydrogenase from the hyperthermophilic bacterium *Aquifex aeolicus* [J]. Protein Science, 2006, 15(6):1417-1432.

[37] 康琅,汪良驹. ALA对西瓜叶片叶绿素荧光光响应曲线的影响[J]. 南京农业大学学报,2008,26(1):31-36.

[38] 康琅. 5-氨基乙酰丙酸对西瓜幼苗光合作用、叶绿素荧光特性及抗氧化酶活性的影响[D]. 南京:南京农业大学,2006.

[39] 钱永强,周晓星,韩蕾,等. 3种柳树叶片PS II叶绿素荧光参数对Cd²⁺胁迫的光响应[J]. 北京林业大学学报,2011,33(6):8-14.

[40] 郭春芳,孙云. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理研究中的应用[J]. 福建教育学院学报,2006(7):120-123.

[41] Kumud B M, Rina I, Angelo P, et al. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission[J]. Plant Science, 2011, 182:79-86.

(编辑:胡光辉)