北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

自然群体小叶杨叶绿素荧光表型变异分析

周子杨 卜琛 宋跃朋 张德强 张晓宇

Chlorophyll fluorescence phenotypic variation in natural populations of *Populus simonii*

Zhou Ziyang, Bu Chenhao, Song Yuepeng, Zhang Deqiang, Zhang Xiaoyu

引用本文:
周子杨, 卜琛, 宋跃朋, 张德强, 张晓宇. 自然群体小叶杨叶绿素荧光表型变异分析[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(4):52–62. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230030
Zhou Ziyang, Bu Chenhao, Song Yuepeng, Zhang Deqiang, Zhang Xiaoyu. Chlorophyll fluorescence phenotypic variation in natural populations of *Populus simonii*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(4):52–62. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230030

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230030

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

美洲黑杨表型和生理性状多样性及群体结构分析
Phenotypic and physiological trait diversity and population structure of *Populus deltoides*
北京林业大学学报, 2021, 43(6): 1–12. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200231

基于Logistic和Gompertz模型的小叶杨幼苗生长组合优化模型
Optimal growth model of *Populus simonii* seedling combination based on Logistic and Gompertz models
北京林业大学学报, 2020, 42(5): 59–70. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190296

吉林省天然红松居群表型变异分析及多样性研究
Phenotypic variation and diversity of natural *Pinus koraiensis* populations in Jilin Province of northern China
北京林业大学学报, 2021, 43(4): 25–34. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200250

山东大青山刺槐无性系叶性状的表型变异分析与饲用优良无性系选择
Phenotypic variation analysis on leaf traits and selection of optimal forage clones of *Robinia pseudoacacia* clones in Shandong Province of eastern China
北京林业大学学报, 2021, 43(11): 62–70. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200305

西藏光核桃果实表型性状变异分析与种质资源筛选
Analysis on phenotypic variation and germplasm resource selection of wild *Amygdalus mira* in Tibet of southwestern China
北京林业大学学报, 2020, 42(7): 48–57. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190422

蓝莓种质资源表型多样性研究
Phenotypic diversity analysis of blueberry germplasm resources
北京林业大学学报, 2020, 42(2): 124–134. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190279

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230030

自然群体小叶杨叶绿素荧光表型变异分析

周子杨[1]　卜琛皓[2]　宋跃朋[2]　张德强[2]　张晓宇[1]
（1. 北京林业大学理学院，北京 100083；2. 北京林业大学生物科学与技术学院，北京 100083）

摘要:【目的】通过对我国小叶杨叶绿素荧光表型的分析，多角度展示小叶杨叶绿素荧光表型的多样性，为相关的光合遗传机制的探究奠定基础。**【方法】**针对我国小叶杨叶绿素荧光参数的表型数据，通过聚类分析、表型可塑性和变异系数计算、动态拟合等方法来探究其变化规律。**【结果】**(1)在静态光照强度下(同一光强)对小叶杨 4 类荧光表型进行 *k* 均值聚类，最优聚类数目受光照强度影响显著。不同类别下，所研究的经过光系统 II 的电子传递速率(ETR)、PS II 实际的光量子产量(Yield)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)4 个叶绿素荧光参数具有显著差异。(2)4 个小叶杨荧光参数的表型可塑性指数和变异系数的计算结果显示：所选小叶杨群体在可变环境下具有丰富的表型可塑性，随光照强度的逐渐增强，ETR、Yield、qP 的表型可塑性呈现出先减后增再减的整体变化趋势，而 qN 的表型可塑性整体呈下降趋势，这可能与各表型内部的遗传控制有关，也反映了不同表型对梯度光强的不同响应程度；ETR、Yield、qP 的变异系数随光照强度的增加呈现出先下降后上升的趋势。qN 的变异系数随光照强度的增加而逐渐减小，当光照强度达最大值时，所有类别样本的变异系数均小于 0.1。(3)梯度光照强度下，小叶杨叶绿素荧光表型经聚类后可划分为 2 个大类，经生长方程拟合后可发现，不同类别样本的表型变异速率和最大(最小)值差别明显。**【结论】**小叶杨叶绿素荧光表型变异丰富，受光照强度的影响显著。通过聚类分析、表型可塑性及变异系数计算和生长方程拟合等方法可以有效地探究小叶杨叶绿素荧光表型的变化规律，为小叶杨遗传分析、光合作用机制挖掘奠定了基础，对小叶杨的培育提供了科学指导。

关键词：小叶杨；叶绿素荧光表型；聚类分析；表型可塑性；变异系数；生长方程；拟合分析
中图分类号：S792.11　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)04−0052−11
引文格式：周子杨，卜琛皓，宋跃朋，等. 自然群体小叶杨叶绿素荧光表型变异分析 [J]. 北京林业大学学报，2024，46(4)：52−62. Zhou Ziyang, Bu Chenhao, Song Yuepeng, et al. Chlorophyll fluorescence phenotypic variation in natural populations of *Populus simonii*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(4): 52−62.

Chlorophyll fluorescence phenotypic variation in natural populations of *Populus simonii*

Zhou Ziyang[1]　Bu Chenhao[2]　Song Yuepeng[2]　Zhang Deqiang[2]　Zhang Xiaoyu[1]
(1. School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. School of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [**Objective**] Through the analysis of chlorophyll fluorescence phenotypes of *Populus simonii* in China, we can display the diversity of chlorophyll fluorescence phenotypes in *P. simonii* from multiple angles, laying a foundation for the exploration of related photosynthetic genetic mechanism. [**Method**] According to the phenotypic data of chlorophyll fluorescence parameters of *P. simonii* in China, the variation law was explored by cluster analysis, phenotypic plasticity index and coefficient of variation calculation, dynamic fitting analysis and other methods. [**Result**] (1) At a constant light intensity (same light intensity), *k* means clustering was applied to four chlorophyll fluorescence phenotypes of *P. simonii*, the optimal number of clusters was significantly influenced by light intensity. Four types of fluorescent

收稿日期: 2023−02−09　**修回日期:** 2023−03−05
基金项目: 国家自然科学基金项目(32070601)。
第一作者: 周子杨。主要研究方向：统计学。Email：zhouziyang@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学理学院。
责任作者: 张晓宇，教授。主要研究方向：统计学。Email：xyzhang@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

phenotypes of *P. simonii*: the electron transfer rate (ETR) through photosynthetic system Ⅱ (PSⅡ), the actual light quantum yield (Yield), photochemical quenching coefficient (qP), non-photochemical quenching coefficient (qN) exhibited significant differences in different categories. (2) The calculation results of the phenotypic plasticity index and coefficient of variation of the four fluorescence parameters of *P. simonii* showed that the selected population had rich phenotypic plasticity under changeable resources, as the light intensity gradually increased, the phenotypic plasticity index of ETR, Yield and qN showed an overall trend of decreasing first, then increasing and then decreasing, while the phenotypic plasticity index of qN presented a decreasing trend in the whole process. This phenomenon might be related to the genetic control within each phenotype, and also reflected the different degree of response of different phenotypes to gradient light intensities; the coefficient of variation of ETR, Yield and qP showed a trend of decreasing initially and then rising with the increase of light intensity; the coefficient of variation of qN gradually decreased with the increase of light intensity, when the light intensity reached the maximum value, the coefficient of variation of all kinds of samples were less than 0.1. (3) Chlorophyll fluorescence phenotypes of *P. simonii* under different gradient (dynamic) light intensities can be divided into two categories after clustering. After fitting with the growth equation, it can be found that the phenotypic variation rate and the maximum (minimum) value of different categories of samples have significant differences. [**Conclusion**] Chlorophyll fluorescence phenotypes of *P. simonii* vary widely and are significantly affected by light intensity. Through methods, such as cluster analysis, phenotypic plasticity and coefficient of variation calculation and growth equation fitting, we can explore the changing rule of chlorophyll fluorescence phenotypes effectively, lay a foundation for genetic analysis and photosynthesis mechanism, and provide scientific guidance for the cultivation of *P. simonii*.

Key words: *Populus simonii*; chlorophyll fluorescence phenotypephotosynthetic trait; cluster analysis; phenotypic plasticity index (PPI); coefficient of variation (CV); growth equation; fitting analysis

光合作用是绿色植物、藻类和蓝藻利用光能将水和二氧化碳转化为有机物的过程，对整个生态系统具有重大影响。近年来，光合作用的有关研究持续进行着：不同海拔、气候、物质浓度下展现出的光合有效辐射[1]、生理特性[2−4]与抗逆特性[5]逐步实现了科学量化；光合作用在时序特征下的差异被进一步探索[6]；胁迫影响等实验的进行[7]和荧光碳点调节等技术的开发为光合作用的调节提供了方向[8]；多样本甚至多物种间的光合竞争与合作的互作研究正在进行[9]；光合作用的遗传效应和遗传差异分析进入了新的发展阶段[10−12]。但由于光合作用过程及其遗传机制的复杂性，光合作用的许多方面需要进一步地探究和验证。其中，光合表型变异的变异分析是其中重要且亟待探索的一个重要部分[13]。

小叶杨(*Populus simonii*)是我国特有的杨属(*Populus*)青杨派树种，广泛分布于我国北方地区，具有耐干旱、耐瘠薄、综合抗性强等特点，是构建我国三北防护林的主要树种之一，发挥着重要的生态和环境保护作用，具有较高的环境、生态和经济价值[14−15]。

叶绿素荧光参数可表征植物光合系统Ⅱ的变化，而光合系统Ⅱ处于整个光合作用过程的最上游，研究叶绿素荧光参数的变化规律对于探索光合作用的过程意义重大。叶绿素荧光表型是一类重要的光合表型。近年来，对于小叶杨叶绿素荧光表型的测定技术日渐成熟，通过叶绿素荧光技术可以测定小叶杨光合作用过程中所有的相关表型。但目前对于小叶杨的研究主要集中在 2 方面：一是对其生理特性，特别是耐旱性、逆境胁迫等方面的分析[15−17]；二是对其遗传多样性、群体结构分化的研究[18−20]，而对于小叶杨光合表型在可变环境下多样性的深入研究较少，因此对于小叶杨光合表型变异的进一步研究意义重大。

虽然光合作用在植物体内是复杂的机制，但光合作用在自然状态下对光的反应也特别敏感，例如对太阳的高度、云层的厚度的反应都很敏感。为进一步探究小叶杨光合作用相关的叶绿素荧光表型内在关联和随梯度光照强度变化的多样性，本文针对一组小叶杨的 12 组光照条件下 4 个叶绿素荧光参数进行研究，通过聚类分析、表型可塑性及变异系数分析、拟合分析等多种数据分析方法揭示小叶杨光合相关表型的变异机制，为进一步解析光合作用机

理，优化小叶杨培育过程提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 样品收集与整理

2015 年 12 月—2016 年 1 月，本研究团队在小叶杨的自然分布区进行了枝条采集，收集范围覆盖了我国北部的北京、河北、河南、陕西、宁夏和青海（表 1）。取样后的枝条在山东聊城冠县（36°23′N，115°47′E）低温层积沙藏，第 2 年进行扦插扩繁。

表 1 小叶杨采集地地理位置分布情况

Tab. 1 Geographical distribution of collection sites for *Populus simonii*

地区 District	北京 Beijing	河北 Hebei	河南 Henan	陕西 Shaanxi	宁夏 Ningxia	青海 Qinghai
样本数目 Number of sample	2	11	19	39	6	10

1.2 研究方法

样本成活后，研究团队选择 87 株长势良好、性状优良的小叶杨利用叶绿素荧光仪（PAM-2100）进行叶绿素荧光表型相关参数的测量工作。该仪器利用强度逐渐增强的激发光照射叶片，测量每次激发光照射后激活的叶绿素荧光表型。研究团队通过预实验确定将样本群体光饱和测量过程划分为 12 组光照梯度进行。

正式测定开始前，团队对待测量叶片进行了充分的暗适应（15 min），并将仪器激发光的初始值设置为 0，仪器激发光的梯度设置为 12 组。由于仪器自身限制，不能保证激发光是严格均匀增加的，每组激发光照射全体样本后，记录每台仪器激发光的实际数值，并取全体样本该次实际受到的激发光数值的平均值作为该组光照强度值，最终得到 12 组逐渐增强的光照强度，依次记为 L1（2.72 μmol/(m^2·s)）、L2（5.14 μmol/(m^2·s)）、L3（9.71 μmol/(m^2·s)）、L4（18.34 μmol/(m^2·s)）、L5（34.66 μmol/(m^2·s)）、L6（65.48 μmol/(m^2·s)）、L7（123.74 μmol/(m^2·s)）、L8（233.82 μmol/(m^2·s)）、L9（441.82 μmol/(m^2·s)）、L10（834.87 μmol/(m^2·s)）、L11（1 577.56 μmol/(m^2·s)）、L12（2 980.96 μmol/(m^2·s)）。

光合性状的测定选择阳光充足的上午（09:00—11:00）进行，使用 PAM2100 便携式调制叶绿素荧光仪同时测量和记录本实验中 4 类叶绿素荧光参数，具体包括：经过光系统Ⅱ的电子传递速率（ETR）、光系统Ⅱ的实际光电子产量（Yield）、光化学猝灭系数（qP）、非光化学猝灭系数（qN）。为获取精确的光合相关性状数值，选取距离枝条顶端的第 6 片叶进行测量，每个叶片测量 3 次作为技术重复，对每一无性系选取长势良好且相近的 3 株样本进行测量作为生物学重复。

1.3 数据处理与分析

以单株测定数据对在 12 组梯度光照强度下的 4 个叶绿素荧光参数进行统计分析。在统计分析前，对原始数据进行了异常值检测及剔除，运用 R 语言统计函数及散点图对各表型样本数据进行筛查，删除极端值与异常值；同时应用模型预测的方法对缺失值做填补处理。本研究应用 R 语言的 *k* 均值聚类函数对 12 组梯度光照强度下的研究数据进行聚类分析，聚类个数由剪影评分法确定。同时，为进一步量化梯度光线强度下不同类别的样本数据差异性，本文以类别作为单因素，对聚类样本数据进行了单因素方差分析，通过 R 语言中的 aov 函数计算出各表型的 *p* 值，以量化类间差异的显著程度。计算聚类后各类别样本在 12 组梯度光照强度下的表型可塑性指数（phenotypic plasticity index，PPI），其数值由公式（1）确定[21−22]，取值范围为 [0,1]；同时计算各类别样本的变异系数（coefficient of variation，CV），其数值由公式（2）确定。

$$\mathrm{PPI}=\frac{\overline{Y_{\max}}-\overline{Y_{\min}}}{\overline{Y_{\max}}} \tag{1}$$

式中：$\overline{Y_{\max}}$表示该表型在该环境下的最大均值，$\overline{Y_{\min}}$表示该表型在该环境的最小均值。PPI = 0时表示该表型没有可塑性，当PPI = 1时表明该表型具有最大的可塑性。

$$\mathrm{CV}=\frac{\sigma_{\mathrm{Y}}}{\mu_{\mathrm{Y}}}\times 100\% \tag{2}$$

式中：σ_{Y}表示该表型的标准偏差，μ_{Y}表示该表型的平均值。

基于常见的 4 类经典生长方程：Gompertz 生长方程（公式 3）、Logistic 生长方程（公式 4）、Korf 生长方程（公式 5）和 Weibull 生长方程（公式 6），本研究利用最小二乘法计算对聚类后梯度光照强度下各类别样本的拟合参数，以残差平方和函数为最优函数，采用拟牛顿算法求解各个参数的最优值。从而对不同表型的样本均值进行预测。分析得到各类别小叶杨叶绿素荧光表型在梯度光照强度下的变化规律。

$$y=K\mathrm{e}^{-a\mathrm{e}^{-bl}} \tag{3}$$

$$y=\frac{K}{1+a\mathrm{e}^{-bl}} \tag{4}$$

$$y=K\mathrm{e}^{-\frac{a}{l^b}} \tag{5}$$

$$y=K\left(1-\mathrm{e}^{-\left(\frac{l}{a}\right)^b}\right) \tag{6}$$

式中：y 表示各表型的值，l 表示实际光照强度的对数值，K 为环境容纳量，a 为最大生长速率，b 为性状参数。

2　结果与分析

2.1　小叶杨群体在梯度光照强度下的表型聚类分析

聚类结果（图 1）显示：随着光照强度的逐渐增加，小叶杨个体的聚类数目呈增加趋势。在光照强度 ≤ 123.74 μmol/(m²·s)时，最优聚类数目稳定在 2～4 类，且各类别中的样本保持相对稳定（图 1）；当光照强度 > 123.74 μmol/(m²·s)后，聚类数目显著增加；当光照强度 = 233.82 μmol/(m²·s)时，最优聚类数目达到最大值 6。

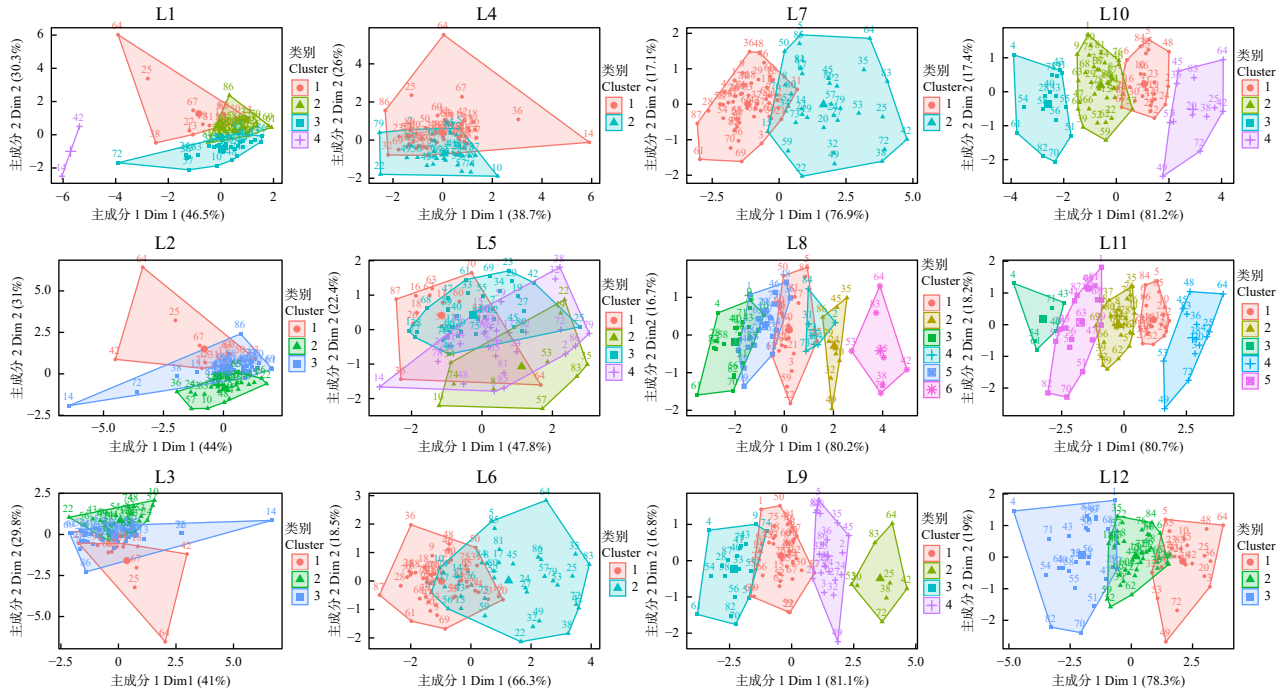
根据剪影评分法，来分析小叶杨样本数据在静态的光照强度下不同类别间的表型均值差异，以在光照强度 L1 下的分类结果为例。表 2 显示：不同类别样本 qN 均值相差很大，第 1 类样本 qN 的均值是第 4 类样本的约10^8倍，ETR 在不同类别下的均值最大相差约 3 倍。然而，Yield 和 qP 在不同类别间的均值则相对较为接近。当光照强度逐渐增加时，各类别表型均值差异呈缩小的趋势，当光照强度增至 L7 后（> 123.74 μmol/(m²·s)），不同类别间各个表型均值的波动幅度均稳定在 2 倍以内。

分组箱线图更加直观、具体地展示了梯度光照强度下不同类别样本各表型值的差别，其中矩形的上下边界分别表示该表型在特定类别表型值的上下四分位点，矩形间的黑色横线则表示该类别样本的表型均值。当表型值相对较大时，从图 2 中可以清晰地看出各类别样本在梯度光强下在表型分布范围、表型均值等方面的差异。但当表型值相对较小时，由于其与较大表型值数量级差异悬殊，图 2 难以清晰地表现在这种情况下各类别样本数据的差异。

表 3 显示：不同类别间每个样本的小叶杨表型值差异明显的比例较高，在所实行的 48 组单因素方差分析中，有 28 组单因素方差分析的 p 值小于 0.1，说明所对应表型的类间差别显著。这个结果一方面印证了上述聚类分析的合理性，另一方面，梯度光强下样本的不同分类结果和不同的差异程度也说明了光照强度对于所研究的 4 类表型具有较大的影响，可以推测内部的遗传调控机制可能受光照强度影响，与小叶杨个体的基因表达有着密切关联，且在个体表型差异中发挥重要作用，这为进一步挖掘小叶杨光合遗传网络提供了分析基础。

2.2　小叶杨叶绿素荧光参数的表型可塑性和变异系数分析

为近一步量化小叶杨光合表型的变异情况，本研究在聚类分析的基础上计算了梯度光照强度下各组小叶杨的表型可塑性指数和变异系数。表型可塑性，是指一个基因型对不同环境条件产生不同表型的现象和能力，也被认为是一个基因型在环境作用



L1. 2.72 μmol/(m²·s)；L2. 5.14 μmol/(m²·s)；L3. 9.71 μmol/(m²·s)；L4. 18.34 μmol/(m²·s)；L5. 34.66 μmol/(m²·s)；L6. 65.48 μmol/(m²·s)；L7. 123.74 μmol/(m²·s)；L8. 233.82 μmol/(m²·s)；L9. 441.82 μmol/(m²·s)；L10. 834.87 μmol/(m²·s)；L11. 1 577.56 μmol/(m²·s)；L12. 2 980.96 μmol/(m²·s)。下同。The same below.

图 1　梯度光照强度下小叶杨样本的表型聚类结果

Fig. 1　Phenotypic clustering results of *Populus simonii* samples under different light intensities

表 2 梯度光照强度下聚类均值统计表

Tab. 2 Statistical table of mean value in cluster results under gradient light intensities

光照强度组 Group of light intensity	类别 Cluster	ETR	Yield	qP	qN
L1	CL1	0.61	0.75	0.95	3.13×10^{-4}
	CL2	0.45	0.72	0.91	3.99×10^{-5}
	CL3	0.29	0.76	0.94	1.40×10^{-5}
	CL4	0.68	1.04	1.06	2.80×10^{-12}
L2	CL1	1.23	0.73	0.93	3.20×10^{-3}
	CL2	0.64	0.73	0.92	3.50×10^{-4}
	CL3	0.91	0.72	0.91	5.70×10^{-4}
L3	CL1	2.35	0.70	0.91	1.50×10^{-2}
	CL2	1.38	0.70	0.90	4.70×10^{-3}
	CL3	1.85	0.69	0.90	5.00×10^{-3}
L4	CL1	3.91	0.66	0.88	3.10×10^{-2}
	CL2	3.04	0.66	0.88	3.70×10^{-2}
L5	CL1	8.32	0.63	0.87	0.12
	CL2	5.76	0.61	0.84	0.13
	CL3	7.51	0.62	0.85	9.40×10^{-2}
	CL4	6.78	0.62	0.84	0.12
L6	CL1	14.80	0.58	0.82	0.21
	CL2	12.94	0.55	0.78	0.29
L7	CL1	27.36	0.53	0.77	0.35
	CL2	23.54	0.46	0.71	0.46
L8	CL1	42.76	0.42	0.66	0.54
	CL2	37.80	0.37	0.59	0.57
	CL3	49.15	0.47	0.71	0.43
	CL4	40.24	0.40	0.63	0.58
	CL5	45.70	0.44	0.69	0.51
	CL6	32.60	0.33	0.54	0.63
L9	CL1	67.10	0.35	0.57	0.61
	CL2	46.17	0.25	0.43	0.70
	CL3	77.32	0.39	0.61	0.53
	CL4	57.72	0.30	0.51	0.67
L10	CL1	77.10	0.23	0.40	0.73
	CL2	91.23	0.26	0.45	0.68
	CL3	107.70	0.31	0.50	0.60
	CL4	60.17	0.18	0.33	0.73
L11	CL1	88.39	0.14	0.26	0.76
	CL2	105.05	0.17	0.30	0.72
	CL3	142.01	0.23	0.38	0.67
	CL4	68.25	0.11	0.21	0.76
	CL5	122.47	0.20	0.34	0.69
L12	CL1	80.09	6.30×10^{-2}	0.12	0.79
	CL2	111.01	8.90×10^{-2}	0.16	0.76
	CL3	142.36	0.12	0.21	0.72

注：ETR. 电子传递效率；Yield. 光电子传递效率；qP. 光化学猝灭系数；qN. 非光化学猝灭系数。下同。Notes: ETR, electron transfer rate; Yield, the actual light quantum yield; qP, photochemical quenching coefficient; qN, non-photochemical quenching coefficient. The same below.

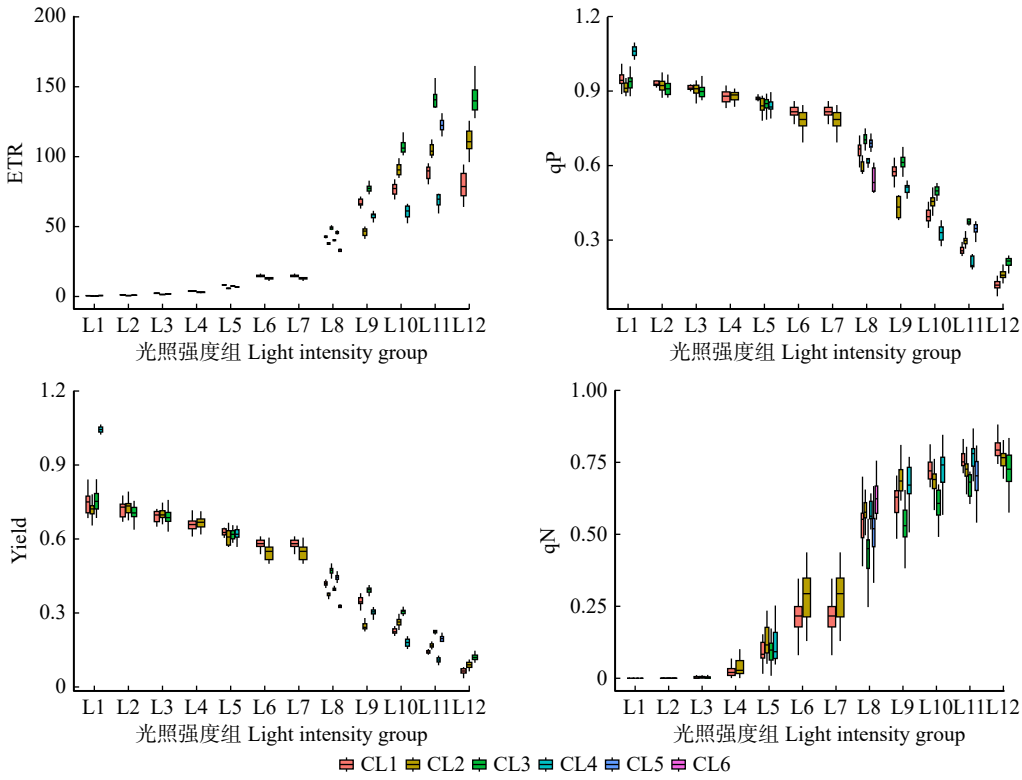


图 2　梯度光照强度下不同表型值的分组箱线图

Fig. 2　The group boxplot of the value with different phenotypes under gradient light intensities

表 3　梯度光照强度下基于聚类结果的 *p* 值统计表

Tab. 3　Statistical table of *p*-value based on cluster results under different light intensities

表型 Phenotype	ETR	Yield	qP	qN
L1	5.81×10^{-12}	2.09×10^{-4}	6.57×10^{-2}	2.36×10^{-2}
L2	7.67×10^{-2}	1.76×10^{-1}	5.50×10^{-2}	5.10×10^{-2}
L3	1.93×10^{-1}	4.78×10^{-1}	1.44×10^{-1}	7.97×10^{-2}
L4	$<2.00\times10^{-16}$	5.38×10^{-1}	8.89×10^{-1}	4.16×10^{-1}
L5	1.21×10^{-4}	6.38×10^{-1}	6.32×10^{-3}	9.68×10^{-1}
L6	$<2.00\times10^{-16}$	1.59×10^{-8}	7.30×10^{-6}	7.08×10^{-5}
L7	$<2.00\times10^{-16}$	$<2.00\times10^{-16}$	2.32×10^{-11}	2.33×10^{-7}
L8	3.68×10^{-1}	3.36×10^{-1}	4.04×10^{-1}	5.32×10^{-1}
L9	1.23×10^{-1}	8.38×10^{-2}	4.70×10^{-2}	3.50×10^{-1}
L10	7.33×10^{-1}	6.35×10^{-1}	2.67×10^{-1}	2.22×10^{-2}
L11	3.39×10^{-3}	3.57×10^{-3}	4.37×10^{-3}	1.14×10^{-2}
L12	$<2.00\times10^{-16}$	$<2.00\times10^{-16}$	$<2.00\times10^{-16}$	1.56×10^{-5}

下能表达的表型范围，是生物变异和进化的重要特性[21−23]。表型可塑性的评估方式有很多[22−23]，本文选用 2 种分别基于最大和最小均值的表型可塑性指标的表型可塑性指数，其计算方法如式(1)所示。本文中，12 组梯度光照强度可以被视为 12 种不同的环境条件，表型可塑性指数在梯度光强下的变化趋势可以在一定程度上反映其内在调控机制受光照强度变化的影响。图 3 显示：4 类表型在第 1 组光照强度下的表型可塑性指数均相对较高，这可能与小叶杨由暗环境进入光环境的瞬时变化有关，在该过程中小叶杨自身调节功能较强，呈现出了较高的表型可塑性；当光照强度继续增加时，小叶杨逐渐适应光环境，各表型的表型可塑性指数逐渐降低，并逐渐达到最小值；此后，随着光照强度的进一步增加，ETR、qP、qN 的表型可塑性指数开始提升，其内部调控机制可能在较高光照强度下效应明显，且该机制对于较高光强的敏感度也较高；与其他 3 类表型不同，qN 在光照强度较低时具有更高的表型可塑性指数，然而随光照强度的增加，其表型可塑性指数整体呈下降趋势。

变异系数是评估数据变异程度的相对统计量，可以用于评估表型的差异性和异质性。图 4 所示的

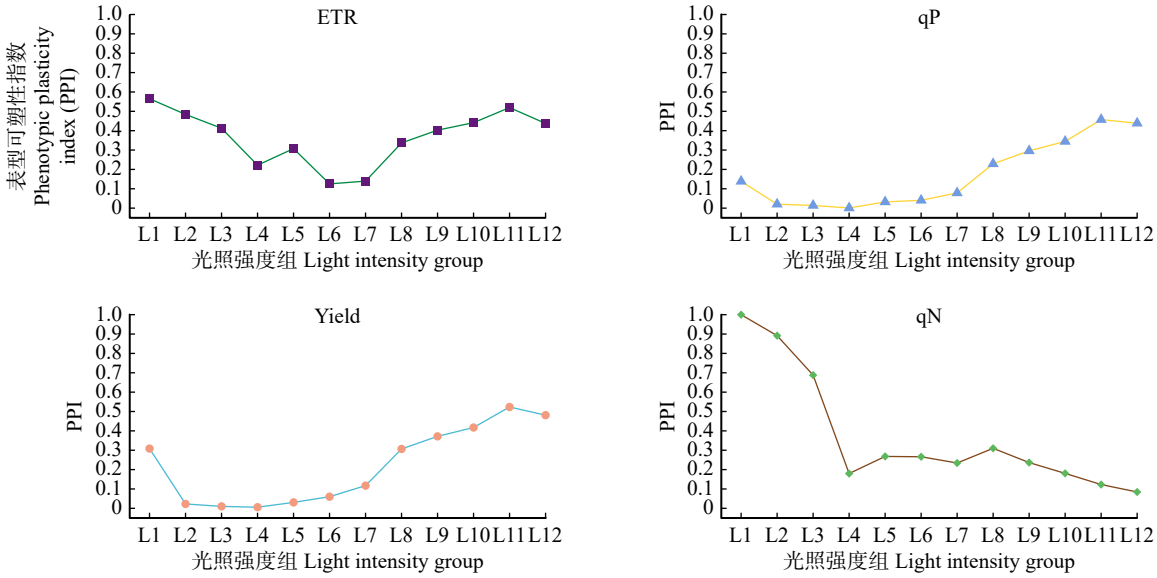


图 3 梯度光照强度下小叶杨样本表型可塑性指数折线图

Fig. 3 Line chart of phenotypic plasticity index of *P. simonii* samples under different light intensities

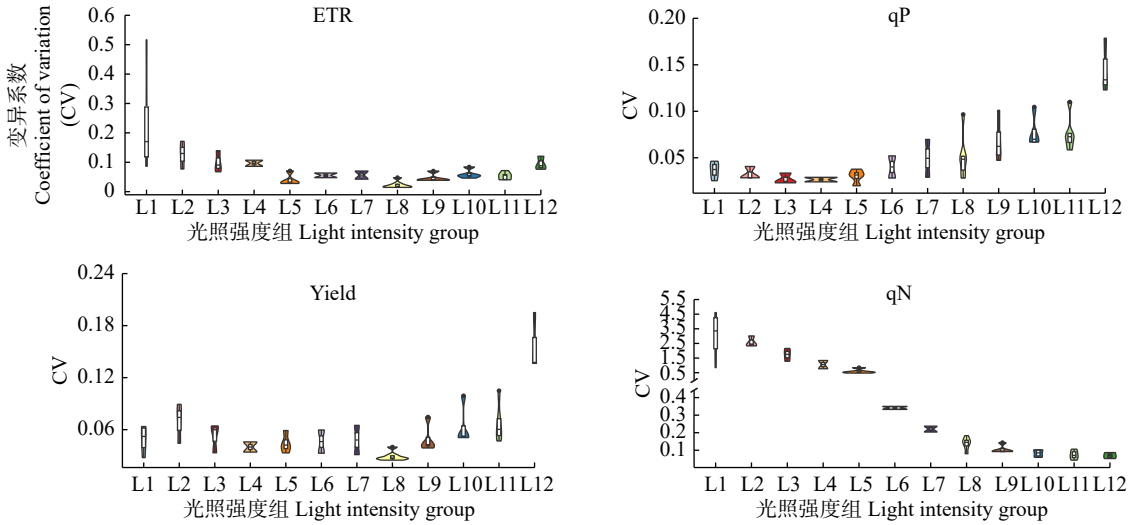


图 4 梯度光照强度下小叶杨样本变异系数小提琴图

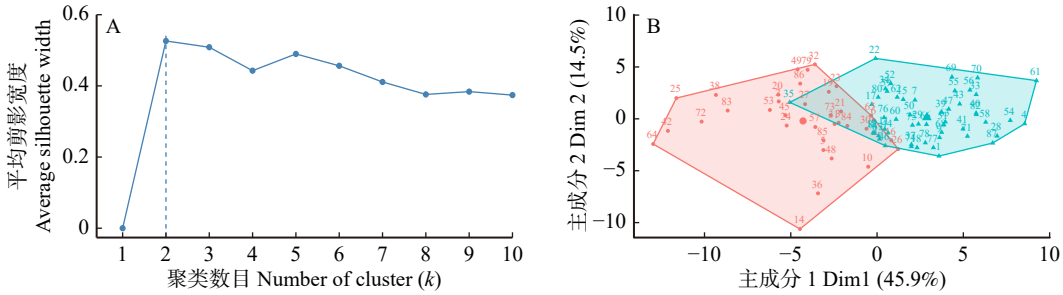
Fig. 4 Histogram of coefficient of variation of *P. simonii* samples under different light intensities

小提琴图不仅直观地展示了 4 类叶绿素荧光表型变异系数随光照强度变化的趋势，还能反映特定光照强度下各类别间变异系数的差别。ETR、Yield、qP 表型变异系数遵循先降低后增加的总体规律，ETR 的变异系数最大值在第 1 组光照强度下取得，而 Yield 和 qP 变异系数的最大值在最大光强处取得。qN 的变异系数变化范围最大，几乎是其他 3 类表型变异系数变化幅度的 10 倍。与其他表型的变化趋势不同，qN 的变异系数随光照强度的增加而逐渐降低。

2.3 梯度光照强度下小叶杨叶绿素荧光参数的聚类及动态拟合

本研究对静态光照强度下 ETR、Yield、qP、qN 的表型变异情况与变异规律进行了探索（图 3，图 4）。小叶杨的各类叶绿素荧光表型随着光照强度的变化呈现出了“S 型”变化的规律，而新陈代谢和系统生物学等领域的理论已经印证了生物生长发育过程中表型异速生长的普适性，Gompertz、Logistic 等多种经典方程已被证明能够良好地拟合不同物种、不同表型“S 型”增长的情况[24−26]。

为充分研究小叶杨叶绿素荧光表型的异速生长情况，本研究对 12 组光照强度下的全表型数据进行 k 均值聚类，最优聚类数目采用剪影评分法确定，最优聚类数目为 2（图 5A）。2 类样本在主成分 1 的投影区别明显（图 5B）。应用 4 类生长方程依次对不同类别样本的各个表型进行拟合，根据表 4 和表 5 的对比分析可知，在第 1 类和第 2 类样本的动态拟合过程中，Logistic 方程对 ETR 随光照强度变化的拟合效果都是最好的，而 Gompertz 方程对其他 3 类表型的拟合效果最佳。该结果说明经典拟合方程可以被用于叶绿素荧光参数的趋势分析和预测中。



A. 最优聚类数目图；B. 梯度光强下的聚类图。A, optimal number of clusters; B, cluster plot under gradient light intensities.

图 5　梯度光照强度下叶绿素荧光参数聚类图

Fig. 5　Clustering of chlorophyll fluorescence parameters under different gradient light intensities

表 4　第 1 类样本的 4 类经典方程拟合评价表

Tab. 4　Evaluation table for fitting four classical equations of the first type samples

方程类型 Equation type	ETR		Yield		qP		qN	
	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
Gompertz	11.230	22.139	−152.260	−143.350	−147.468	−138.559	−139.616	−130.706
Logistic	−57.393	−48.484	−99.485	−90.576	−95.112	−86.203	−94.849	−85.940
Korf	20.651	29.561	−86.782	−77.873	−70.232	−61.322	−103.145	−94.235
Weibull	−11.408	−2.500	−72.629	−63.719	−69.696	−60.787	−96.515	−87.605

注：AIC. 赤池信息量准则；BIC. 贝叶斯信息准则。下同。Notes: AIC, Akaike information criterion; BIC, Bayesian information criterion. The same below.

表 5　第 2 类样本的 4 类经典方程拟合评价表

Tab. 5　Evaluation table for four classical equations of samples in the second class

方程类型 Equation type	ETR		Yield		qP		qN	
	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
Gompertz	20.327	29.237	−165.119	−156.210	−149.943	−141.034	−171.855	−162.946
Logistic	−73.983	−65.074	−104.029	−95.120	−100.093	−91.184	−91.861	−82.951
Korf	26.970	35.878	−84.594	−75.684	−65.927	−57.018	−113.872	−104.962
Weibull	−3.340	5.570	−77.202	−38.292	−74.579	−65.670	−96.875	−88.065

图 6 展示了不同类别样本的叶绿素荧光表型随光照强度的变化情况，ETR 在前 7 组光照强度下的增长曲线几乎完全重合，但当光照强度继续增加时，ETR 第 2 类样本的表型增长迅速，第 1 类样本的表型的增长则相对缓慢，qN 则与之相反；Yield 的情况则有所不同，在初始光照强度下第 1 类样本的表型均值稍高于第 2 类样本的表型均值，但其随光照强度增加而降低的速度也更快，在第 4 组光照强度下两类样本的 Yield 均值几乎相等，当光照强度进一步增加时，第 2 类样本的表型均值逐渐超过第 1 类，qP 与之相似。

3　讨论与结论

光合作用是植物生长和发育的过程中最重要的反应之一[27]。叶片作为光合作用的主要场所，充当着植物体内太阳能板和食物工厂的重要作用[28]。叶绿素荧光表型是衡量光合作用性能的有效指标，被广泛应用于植物生理学和生态生理学的研究当中[29]。目前，对于叶绿素荧光表型在特定杂交种群和不同多倍体植株中的变化规律已被深入探索[30]，用于指导优势种培育以及森林工程建设。与人工群体相比，自然群体内具有更丰富的内源性变异，然而目前对于自然群体植株的叶绿素荧光表型变异的探索仍然较少。本研究对一组自然群体小叶杨的叶绿素荧光表型变异规律进行了多角度的研究。

光照强度是影响叶绿素荧光表型的关键因素之一，本文通过静态光照强度下的聚类方法，分析了光照强度对小叶杨叶绿素荧光表型分类的显著影响；同时借助表型可塑性指数、表型变异系数等多个标准明确了可变环境下不同类别小叶杨样本叶绿素荧光表型的变异程度：ETR、Yield、qP 表型可塑性指数和变异系数总体遵循先降低后增加的总体规律，而 qN 的变异系数随光照强度的增加而逐渐降低。这说明非光化学猝灭系数在由暗环境进入光环境的初始

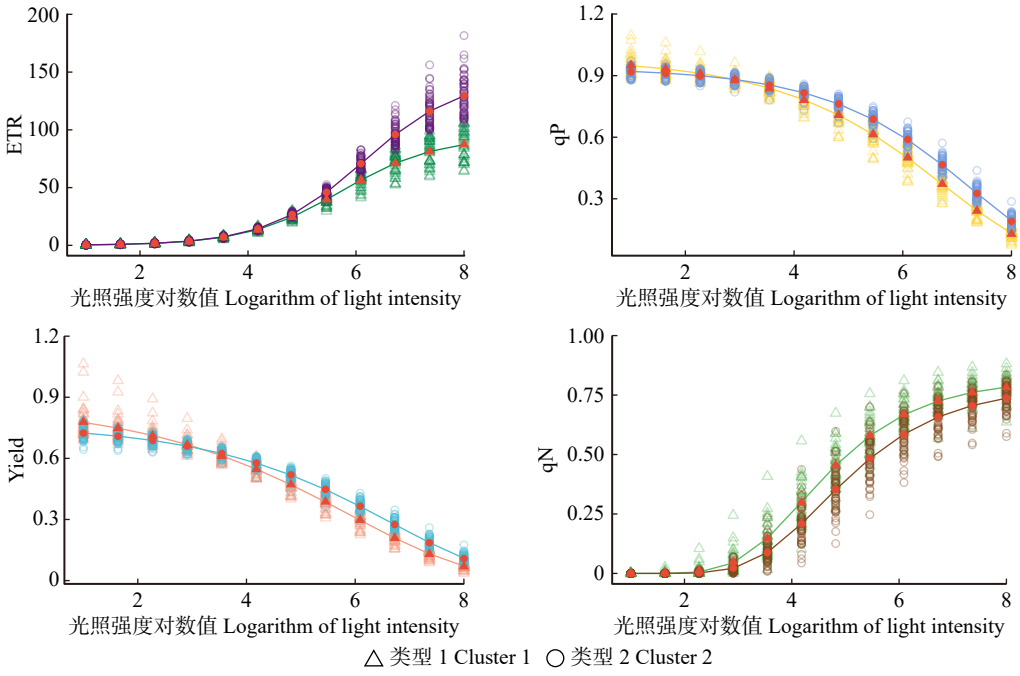


图 6 梯度光照强度下叶绿素荧光参数聚类各类别拟合图

Fig. 6 Fitting diagram of each category under different gradient light intensities

阶段响应积极，而在光强增加的过程中逐渐趋向稳定，在一定程度上反映了光保护能力的调节机制，与 Jovanić等[31]发现的“叶绿素荧光表型反映出光合作用的相对变化可以降低对植物的有害影响”的结论相一致。相关结论不仅揭示了所选小叶杨群体光合表型的潜在变化规律，也为后续的全基因组关联分析等研究过程提供了新的模型构建思路，如建立基于表型聚类和群体结构的综合协变量，用以校正表型与基因型的混合线性关联模型等。

此外，本研究应用系统生物学理论，将动态拟合由常规表型拟合领域扩展到叶绿素荧光表型的拟合过程中，使用经典生长方程拟合了在不同光照强度下小叶杨叶绿素荧光表型的动态变化趋势，明确了不同类别的样本在动态变化过程中最大生长速率、环境容纳量等方面的差异；动态地剖析了可变环境（梯度光强）下表型变异的规律性和多样性，探索了所研究的小叶杨群体叶绿素荧光参数与光照强度间的内在联系。根据数据分析的结果，Logistic 方程对 ETR 随光照强度变化的拟合效果最好，而 Gompertz 方程对 Yield、qP、qN 表型的拟合效果最佳。这为叶绿素荧光参数的研究提供了新角度，也为光合作用机制的解析贡献了一定的理论依据，有利于在生产生活中更好地利用动态模型来预测叶绿素荧光表型的变异规律，从而提高经济效益、提升环境绿化程度等。

综上所述，本研究方法对于林木相关表型和非生物影响因子的综合研究具有普适性，具有很强的综合性，为光合表型的综合研究利用提供了新思路和理论依据。下一步研究拟建立样本梯度光照强度下的表型值与基因型的关联，挖掘动态表型背后的遗传规律，在遗传层面上定位数量性状位点，通过候选基因功能注释解释叶绿素荧光表型在基因型–环境综合调控下的遗传机制，进一步配合多组学分析探索相关调控的具体过程和生物学意义。

参 考 文 献

[1] 朱婷, 康辉星, 柯心然, 等. 水稻冠层不同高度光合有效辐射动态与叶片光合作用特性研究 [J]. 北京大学学报 (自然科学版), 2021, 57(4): 723−732.
Zhu T, Kang H X, Ke X R, et al. Dynamics of photosynthetic active radiation and photosynthetic characteristics of rice leaves at two canopy heights[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2021, 57(4): 723−732.

[2] 陈美倩, 夏令, 罗睿. 不同半夏属植物光合作用相关生理特征研究 [J]. 贵州大学学报 (自然科学版), 2021, 38(5): 20−24, 39.
Chen M Q, Xia L, Luo R. Researches of characteristics related to photosynthesis for different species in penellia tenore[J]. Journal of Guizhou University (Natural Sciences), 2021, 38(5): 20−24, 39.

[3] 齐振宇, 王婷, 桑康琪, 等. 设施番茄不同叶位补光对植株形态、光合及激素合成的影响 [J]. 园艺学报, 2021, 48(8): 1504−1516.
Qi Z Y, Wang T, Sang K Q, et al. Effects of supplemental lighting at different positions on tomato plant morphology, photosynthesis and endogenous hormone biosynthesis under low-light environment[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(8): 1504−1516.

[4] Byeon S Y, Song W Y, Park M J, et al. Down-regulation of

photosynthesis and its relationship with changes in leaf N allocation and N availability after long-term exposure to elevated CO_2 concentration[J]. Journal of Plant Physiology, 2021, 265: 153489.

[5] 窦沛彤, 刘方炎, 高成杰, 等. 红河干热河谷不同植物光合作用及抗逆生理特性 [J]. 东北林业大学学报, 2021, 49(7): 56−65.
Dou P T, Liu F Y, Gao C J, et al. Photosynthetic physiological characteristics and adaptation to dry and hot environment of different plants in the dry-hot valley of honghe[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2021, 49(7): 56−65.

[6] 黄雅茹, 马迎宾, 迟悦春, 等. 不同栽植年限小叶杨与胡杨杂交种 (小 × 胡杨) 光合响应特性比较 [J]. 西北林学院学报, 2021, 36(4): 34−40.
Huang Y R, Ma Y B, Chi Y C, et al. Comparsion of photosynthetic response characteristics of *Populus simonii* × *P. euphratica* with different planting years[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(4): 34−40.

[7] 郑钢, 顾翠花, 王杰, 等. 干旱胁迫对黄薇光合特性和若干生理生化指标的影响 [J]. 浙江农业学报, 2021, 33(9): 1650−1659.
Zheng G, Gu C H, Wang J, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and several physiological and biochemical indexes of *Heimia myrtifolia* Cham. et Schlechtend[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2021, 33(9): 1650−1659.

[8] 李亚东, 许晓凯, 李唯, 等. 荧光碳点调控植物光合作用研究进展 [J]. 发光学报, 2021, 42(8): 1172−1181.
Li Y D, Xu X K, Li W, et al. Progress of carbon dots regulating plant photosynthesis[J]. Chinese Journal of Luminescence, 2021, 42(8): 1172−1181.

[9] 于佳, 匡鲁璐, 王巧晗, 等. 漂浮型铜藻与养殖裙带菜的光合作用、生长和物质积累的差异及其在两种藻竞争中的作用 [J]. 中国海洋大学学报 (自然科学版), 2021, 51(8): 1−10.
Yu J, Kuang L L, Wang Q H, et al. Differences in photosynthesis, growth and resource accumulation between drifting alga *Sargassum horneri* and cultured alga *Undaria pinnatifida* and their roles in interspecies competition[J]. Periodical of Ocean University of China, 2021, 51(8): 1−10.

[10] 白彩虹, 何蓓如, 胡银岗, 等. 19 种山羊草细胞质对普通小麦 F94-111 光合性状的遗传效应研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2009, 37(1): 98−104.
Bai C H, He B R, Hu Y G, et al. Comparative study on genetic effects of allocytoplasm on photosynthetic characterstics of *Triticum aestivum*[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2009, 37(1): 98−104.

[11] 许国春, 罗文彬, 李华伟, 等. 马铃薯叶片光合效率遗传变异分析及高光效种质筛选 [J]. 园艺学, 2021, 48(11): 2239−2250.
Xu G C, Luo W B, Li H W, et al. Screening for genetic variation in photosynthesis and high photosynthetic efficiency germplasm in potato[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(11): 2239−2250.

[12] 李纯佳, 覃伟, 徐超华, 等. 国外引进甘蔗栽培品种的光合气体交换参数遗传差异与聚类分析 [J]. 中国农业科学, 2018, 51(12): 2288−2299.
Li C J, Qin W, Xu C H, et al. Genetic variations and cluster analysis of photosynthetic gas exchange parameters in exotic sugarcane cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(12): 2288−2299.

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

[14] 次东. 逆境胁迫下小叶杨基因组 DNA 甲基化变异及其表观基因型效应 [D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
Ci D. DNA methylation variation and epigenotype effect of *Populus simonii* under abiotic stress[D]. Beijing : Beijing Forestry University, 2020.

[15] Wei Z, Du Q, Zhang J, et al. Genetic diversity and population structure in Chinese indigenous poplar (*Populus simonii*) populations using microsatellite markers[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2013, 31: 620−632.

[16] Chen J H, Song Y P, Zhang H, et al. Genome-wide analysis of gene expression in response to drought stress in *Populus simonii*[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2013, 31(4): 946−962.

[17] Liu Z H, Jia G D, Yu X X, et al. Morphological trait as a determining factor for *Populus simonii* Carr. to survive from drought in semi-arid region[J]. Agricultural Water Management, 2021, 253: 106943.

[18] Du Q Z, Wei Z Z, Zhao X, et al. Dissection of additive, dominant, epistatic roles of allelic variation within heat shock factor genes in Chinese indigenous poplar (*Populus simonii*)[J]. Tree Genetics & Genomes, 2016, 12: 1−15.

[19] Xu J H, Du R Y, Meng X X, et al. Third-generation sequencing indicated that LncRNA could regulate eIF2D to enhance protein translation under heat stress in *Populus simonii*[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2021, 39: 240−250.

[20] Zhu L L, Wen W, Thorpe M R, et al. Combining heat stress with pre-existing drought exacerbated the effects on chlorophyll fluorescence rise kinetics in four contrasting plant species[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(19): 10682.

[21] 杨贺雨, 卫海燕, 桑满杰, 等. 华中五味子叶表型可塑性及环境因子对叶表型的影响 [J]. 植物学报, 2016, 51(3): 322−334.
Yang H Y, Wei H Y, Sang M J, et al. Phenotypic plasticity of *Schisandra sphenanthera* leaf and the effect of environmental factors on leaf phenotype[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2016, 51(3): 322−334.

[22] 王姝, 周道玮. 植物表型可塑性研究进展 [J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8161−8169.
Wang S, Zhou D W. Research on phenotypic plasticity in plants:

an overview of history, current status, and development trends[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(24): 8161−8169.

[23] Holloway G J. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture[J]. Nature Publishing Group, 2002(6): 410.

[24] Jiang L, He X, Jin Y, et al. A mapping framework of competition–cooperation QTLs that drive community dynamics [J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 1−12.

[25] Fu L, Sun L, Hao H, et al. How trees allocate carbon for optimal growth: insight from a game-theoretic model[J]. Briefings in Bioinformatics, 2018, 19(4): 593−602.

[26] Pau C. Metabolism as a screenwriter in the female–male coevolutionary play[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2022, 119(39): e2213208119.

[27] Pan J, Lin S, Woodbury N W. Bacteriochlorophyll excited-state quenching pathways in bacterial reaction centers with the primary donor oxidized[J]. Journal of Physical Chemistry B, 2012, 116(6): 2014.

[28] Ci D, Song Y, Du Q, et al. Variation in genomic methylation in natural populations of *Populus simonii* is associated with leaf shape and photosynthetic traits[J]. Journal of Experimental Botany, 2016(3): 723−737.

[29] You X, Gong J R, Ge Z W, et al. Light energy utilization and chlorophyll fluorescence in two crossbreed poplars[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(6): 1148−1155.

[30] Zhao X, Li Y, Zheng M, et al. Comparative analysis of growth and photosynthetic characteristics of (*Populus simonii* × *P. nigra*) × (*P. nigra* × *P. simonii*) hybrid clones of different ploidides[J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0119259.

[31] Jovanić B R, Radenković B, Despotović-Zrakić M, et al. Effect of UV-B radiation on chlorophyll fluorescence, photosynthetic activity and relative chlorophyll content of five different corn hybrids[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology, 2022, 10: 100115.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 康向阳）