

DOI:10.13332/j.1000-1522.20180217

油蒿灌木荒漠光能利用效率季节动态研究

李 成^{1,2,3} 马景永^{1,2,3} 张 财^{1,2,3} 王 奔⁴ 查天山^{1,2,3} 贾 昕^{1,2,3}

(1. 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; 2. 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083;

3. 北京林业大学水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083; 4. 华中农业大学园艺林学学院,
湖北省林业信息工程技术研究中心, 湖北 武汉 430070)

摘要:【目的】光能利用效率(LUE)是表征植被通过光合作用将所吸收的能量转化为有机干物质效率的指标,也是估算生态系统生产力的重要参数,为了提高油蒿灌木荒漠生产力的估算和预测精度,本文研究了油蒿灌木荒漠 LUE 的季节动态以及环境因子对其的调节机制。【方法】本研究于 2014 年 5—10 月通过涡度协方差法观测了宁夏盐池典型油蒿灌木荒漠生态系统的净碳交换、光合有效辐射、温度和水分等因子,分析油蒿灌木荒漠生态系统 LUE 的昼夜和季节变化及与其主要环境因子的关系。【结果】在日尺度上, LUE 在 14:00 时达到最低值(0.000 8~0.002 4 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$)。LUE 的日变化主要受到冠层导度(g_s)和光合有效辐射的影响。在季节尺度上, LUE 从 5 月份开始迅速升高, 9 月份达到最大值(0.002 5 g/MJ),而后逐渐降低。LUE 月平均值介于 0.000 9~0.002 5 g/MJ 之间。LUE 的季节变化主要受土壤氮含量(N_{soil})、冠层导度(g_s)和光合有效辐射(PAR)的影响。【结论】通过以上研究,发现在季节尺度上,通过增加土壤中的氮含量可以促进生态系统总生产力(GEP),从而增大油蒿灌木荒漠的光能利用效率。研究结果可以为提高半干旱区油蒿灌木荒漠生态系统生产力提供一定的理论指导,也为区域植被恢复重建提供重要参考。

关键词: 光能利用效率; 光合有效辐射; 涡度协方差

中图分类号: S717.19⁺3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2019)09-0099-09

引文格式: 李成, 马景永, 张财, 等. 油蒿灌木荒漠光能利用效率季节动态研究 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(9):99-107.
Li Cheng, Ma Jingyong, Zhang Cai, et al. Seasonal dynamics of light-use efficiency in *Artemisia ordosica* shrubby desert [J].
Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(9): 99-107.

Seasonal dynamics of light-use efficiency in *Artemisia ordosica* shrubby desert

Li Cheng^{1,2,3} Ma Jingyong^{1,2,3} Zhang Cai^{1,2,3} Wang Ben⁴ Zha Tianshan^{1,2,3} Jia Xin^{1,2,3}

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Beijing 100083, China;

3. Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation,
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

4. College of Horticulture and Forestry Sciences, Hubei Engineering Technology Research Center for Forestry
Information, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, Hubei, China)

Abstract: [Objective] Light-use efficiency (LUE) is a key parameter to evaluation the ecosystem productivity, which shows the efficiency of vegetation photosynthesis transforming absorbed energy into organic dry matter. In order to improve the ecosystem productivity estimation and prediction accuracy of *Artemisia ordosica* shrubby desert, this paper studied the seasonal dynamics of LUE and the regulation mechanism of environmental factors for *Artemisia ordosica* shrubby desert. [Method] We used eddy covariance measurements in growing season (from May to October) in 2014 to analyze the net carbon exchange,

收稿日期: 2018-07-12 修回日期: 2018-09-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670710、31670708), 中央高校基本科研业务费专项(2015ZCQ-SB-02)。

第一作者: 李成。主要研究方向: 荒漠生态系统光能利用效率。Email: licheng2025@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学水土保持学院。

责任作者: 查天山, 教授。主要研究方向: 生态系统碳水循环过程、植物生理生态等。Email: tianshanzha@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

photosynthetically active radiation, temperature, and moisture dynamics and the relationship between influential factors and light-use efficiency at different temporal resolutions of *Artemisia ordosica* shrubby desert in northern China. [Result] At diurnal scale, LUE showed a significant trough trend, reaching the lowest ($0.000\ 8\text{--}0.002\ 4\ \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$) at 14:00. Canopy conductance (g_s) and photosynthetically active radiation were the main factors in affecting LUE at diurnal scale. At the seasonal scale, LUE began to rise rapidly in May and reached its peak ($0.002\ 5\ \text{g}/\text{MJ}$) in September, then gradually decreased. The monthly average of LUE was between $0.000\ 9$ and $0.002\ 5\ \text{g}/\text{MJ}$. Soil N content, canopy conductance and photosynthetically active radiation were the most factors in regularizing LUE at seasonal scale. [Conclusion] The light-use efficiency for *Artemisia ordosica* shrubby desert has obvious diurnal and seasonal dynamics. At seasonal scale, increasing soil N content can promote the ecosystem primary productivity (GEP), so as to increase LUE. The results can improve the accuracy of ecosystem productivity model and provide an important reference for the sustainable management of the desert ecosystem and the restoration of the sandy area.

Key words: light use efficiency; photosynthetically active radiation; eddy covariance measurements

光能利用效率(LUE)是指植被通过光合作用将吸收的单位光合有效辐射转换成干物质的效率^[1-2]。它不仅是植物光合作用的重要生态学概念,也是利用遥感参数模型在区域尺度监测植被生产力的关键参数。光能利用率的变化能够对植被有机物的积累过程产生直接影响。光能资源与水肥等资源相比,具有无限性、瞬时性、不可存储性等特点,因此,在一定时空范围内,植被对光能的截获吸收和利用能力的高低直接决定了生态系统的生产潜力^[2]。当前,LUE广泛应用于不同尺度陆地生态系统总初级生产力(GPP)或净初级生产力(NPP)模型估算,和全球碳循环的研究中^[3-6]。一些模型的比较研究表明,基于LUE的遥感模型模拟的全球净初级生产力(NPP)的平均值与其他参考模型的平均值有很大差异^[7]。模型模拟结果的不确定性主要来自植被光合作用吸收的光合有效辐射和LUE^[7]两个方面。此外,由于参数本身的观测和尺度变化带来的不确定性,以及模型的建立和运用范围的扩大,对结果的认识将有很大的不确定性。因此,了解LUE的生理生态基础,对于优化LUE模型和评价模型的可靠性具有重要的意义^[8]。目前,对光能利用效率的研究大多集中在农田、草地和森林生态系统中^[9-11],对荒漠生态系统LUE的变化特征以及影响因子的调节机理的认识非常有限^[9]。因此,不同的时间尺度上环境因子对荒漠生态系统光能利用率的作用强度还需要根据实际的观测数据进一步研究探索。

已有学者研究了不同尺度(叶片、个体、种群)碳循环过程的时间动态及其调控机理,其中LUE作为量化辐射能在群落尺度上的行为参数,已受到广泛关注。研究表明在生长季保证养分充足且没有水分胁迫的条件下,LUE是一个常数^[12],同时也有研究证

明LUE随着植被生长发育而改变^[4,9],不同植被类型的光能利用效率具有明显的时空差异^[5,9]。不同时间尺度上,影响LUE的主要环境因子也有差异在不同时间尺度上其环境影响因子也变异的各不相同。在昼夜尺度上,LUE主要受到辐射、温度等^[13-14]影响;季节时间尺度上,LUE主要受到LAI、温度、养分元素等^[15-16]影响。

由于观测尺度的不同,光能利用效率的计算方法也各不相同。包括叶片尺度上常采用叶片光合作用仪观测法^[17-18],群落尺度上常采用生物量收获法和涡度协方差方法^[3],生态系统尺度上采用遥感观测法和模型反演法等^[5,19]。叶片观测法一般用于控制实验,用于探究植物叶片光合作用光响应的机理过程,LUE用表观量子速率表示。生物量收获法破坏性大且耗费大量的人力物力,一般多用于农作物的研究,其缺点是不能反应短时期(小时或者日尺度)LUE的变化。遥感观测法和模型反演多用于长时间序列的大尺度研究。涡度协方差方法被许多科研工作者用来直接测量大面积生态系统物质和能量通量,而不扰动下垫面。同时,也为研究区域生态系统尺度的光合特征参数提供了途径,为估算GPP提供了一种方法,为提高区域尺度光能利用效率的准确度提供参考。涡度协方差法在时空尺度上可以与卫星遥感尺度转换相关联,使得从冠层尺度到景观水平估算LUE成为可能。

油蒿(*Artemisia ordosica*)广泛分布于中国西北干旱与半干旱地区,是荒漠灌木生态系统的建群种。现已有大量关于油蒿的光合作用和灌木生态系统碳水耦合的研究^[20-21],但是关于油蒿灌木荒漠LUE的季节动态变化及其对环境因子响应的研究相对较少。本文运用涡度协方差方法对宁夏盐池毛乌

素沙地油蒿灌木荒漠进行了全年的连续性监测,结合同步观测的气象因子,分析油蒿灌木荒漠光能利用效率在日尺度和季节尺度的变化特征及其对环境因子的响应,了解油蒿灌木荒漠光能资源利用机理,为荒漠生态系统的永续管理和沙区植被恢复提供科学参考依据。

1 研究区概况

该研究区于宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站(37°42'31" N、107°13'47" E,海拔1 560 m)。位于毛乌素沙地南缘,是黄土高原向鄂尔多斯台地、半干旱区向干旱区、干草原区向荒漠草原区、农区向牧区过渡的重要生态交错带,属于典型中温带大陆性季风气候^[22-23]。多年平均空气温度8.1℃(1954—2004年),全年无霜期165 d。年均降雨量287 mm,其中62%集中在7—10月之间^[20],年平均潜在蒸发散为2 024 mm。该区主要由活动沙丘、半固定沙丘和固定沙丘组成。主要土壤类型为灰钙土,土壤有机质含量在0.5%~0.8%之间,土壤pH值在7.5~8.5之间,在土壤层1 m深度范围内的土壤总氮含量为0.15 g/kg^[21]。研究区主要植被为油蒿灌木。

2 研究方法

2.1 CO₂ 通量和微气象因子观测

涡度相关观测系统以高度为4.2 m的观测塔为载体,主要观测仪器包括三维超声风速仪(WindMaster™ Pro, Gill Instruments Ltd, Lymington, England)和CO₂/H₂O 闭路红外气体分析仪(IGRA; model LI-7200, LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA)。

微气象数据测量仪器均设立在4.2 m的通量塔上,辐射数据由净辐射仪(CNR-4, Kipp and Zonen, Delft, the Netherlands)测量,空气温度由空气温湿度传感器(HMP45C, Campbell Scientific Ltd, USA)测量。土壤温度由安装在通量观测塔周围的土壤温度传感器(Campbell-109, Campbell Scientific Ltd, USA)测量,土壤热通量由分布在通量塔周围的5块10 cm深的土壤热通量板(HFP01, Campbell Scientific Ltd, USA)测量,土壤体积含水量分别用10、30、70和120 cm深的土壤温湿度探头(ECH2O-5TE, Decagon Devices, USA)测量,降雨量由翻斗式雨量筒(TE525MM, Campbell Scientific Inc., USA)测量。涡度协方差系统的数据和微气象数据用CR3000(Campbell Scientific Ltd, USA)数据采集器以10 Hz频率记录,并生成30 min的平均值。

2.2 LAI 与养分元素的测定

在通量塔贡献区内设置100 m × 100 m的样地,

沿样地东西方向和南北方向每隔20 m设置1条样线,样地内共设置12条样线。每两条样线相交点为叶面积指数测量点,共36个点。2014年4—10月,用LAI-2000冠层分析仪每隔1周对油蒿灌木荒漠的LAI进行一次测定。样地叶面积指数计算公式为 $LAI = \sum LAI_i / 36$,式中: i 为第 i 个测量点^[22]。

2014年4月,选取10个10 m × 10 m小样方,每个小样方分别选取油蒿5株,每隔一周从每株植物上取10片叶子,带回实验室,杀青并烘至恒量,将每株油蒿的取样叶子充分混合研磨,制成供试品。每隔15 d在小样方中用土钻取0~30 cm层土样,共3次重复,将每层土壤样品均匀混合并带回实验室。自然风干后,用2 mm筛过筛,制成土样进行试验。叶氮含量和土壤全氮含量均采用凯氏定氮法测定^[23]。

2.3 数据处理

生态系统净碳交换(NEE)被定义为公式(1)^[24]:

$$NEE = F_c + F_s + V_c \quad (1)$$

式中: F_c 是通量观测塔测得的植被上部CO₂交换量, F_s 是测得的冠层内部储存通量, V_c 是指垂直和水平平流效应的通量。该研究区域有着均匀分布的植被下垫面,因此 V_c 可忽略不计。对于低矮的冠层 F_s 接近于0,因此 F_s 可忽略不计^[20]。因此,

$$NEE = F_c \quad (2)$$

本研究所用数据从2014年1月1日至2014年12月31日,期间由于仪器故障等造成36.12%数据缺失。通过剔除异常值^[25]、旋转二次坐标轴^[26]、消除传感器延时影响^[27]、频率响应校正^[28]等方法来对10 Hz数据进行了校正和质量控制。由于在夜间稳定条件下涡流不明显,导致计算出的NEE值低于夜间实际CO₂通量值,因此夜间NEE(NEE_{night})数据应通过摩擦风速(u^*)控制和筛选,剔除掉 $u^* < 0.18$ m/s的数据^[22]。经筛选后得到47.7%的有效数据,然后用5倍标准差方法剔除掉异常值。缺失数据按照时长进行插补:不足2 h的数据间隙一般采用线性插值,对于2 h~7 d的数据间隔,使用邻近7 d相同时段的观测平均值,对于大于7 d的数据缺口,采用Michaelis-Menten(3)和Lloyd-Taylor方程(4)通过区分白天和晚上的NEE和 R_e 进行插值^[29-30],通过公式(5)计算出生态系统的NEP和GEP:

$$NEP_{\text{night}} = R_{e10} Q_{10}^{(T_s - 10)/10} \quad (3)$$

$$NEE_{\text{day}} = \frac{\alpha \text{PAR}_{\text{max}}}{\alpha \text{PAR} + A_{\text{max}}} - R_d \quad (4)$$

$$NEP = -NEE, GEP = NEP + R_e \quad (5)$$

式中: NEP_{night} 为夜间生态系统净交换量, 等于夜间生态系统的呼吸值 R_e ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), T_s 为 10 cm 深的土壤温度 ($^{\circ}\text{C}$), R_{e10} 是 $T_s = 10^{\circ}\text{C}$ 时生态系统的呼吸值 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), Q_{10} 是生态系统的呼吸敏感因子 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), NEE_{day} 是白天生态系统净交换量 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), α 是表观量子效率 ($\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$), PAR 是光合有效辐射, A_{max} 是最大光合同化速率 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), R_d 是白天生态系统平均呼吸速率 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。因为夜间测量出的 NEE 值就是生态系统夜间的呼吸值(自养呼吸和异养呼吸), 因此通过公式(3)将 R_e 与 Q_{10} 的参数确定出来, 根据白天的土壤温度计算出白天的生态系统呼吸值, 考虑到植物的光合参数会受到物候和季节变化影响, 因此在进行拟合和插补工作时应分别按月进行。 g_s 运用彭曼公式计算得到:

$$g_s = \frac{\lambda E \gamma g_a}{\Delta(R_n - G) - \lambda E(\Delta + \gamma) + \rho C_p VPD g_a} \quad (6)$$

式中: λ 为汽化潜热 (J/kg); E 为测量的 ET 值 ($\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); γ 为干湿常数 (kPa/K , 通常用 $0.0665 \text{ kPa}/^{\circ}\text{C}$ 表示); Δ 为饱和蒸气压差和温度之间的斜率关系 (kPa/K); g_a 为空气动力学导度 (mm/s); C_p 为空气的比热容 ($\text{J}/(\text{kg} \cdot \text{K})$); ρ 为干空气密度 (kg/m^3); VPD 是大气饱和水汽压差 (kPa); R_n 是净辐射 (W/m^2); G 是土壤热通量 (W/m^2)。

$$\frac{1}{g_a} = \frac{u}{u^{*2}} + 6.2u^{*-0.67} \quad (7)$$

式中: u 为冠层风度; u^* 为测量风速。

归一化植被指数(NDVI)的计算公式^[31]:

$$NDVI = \frac{R_{\text{NIR}} - R_{\text{VIS}}}{R_{\text{NIR}} + R_{\text{VIS}}} \quad (8)$$

式中: R_{NIR} 表示近红外辐射 ($700 \sim 3000 \text{ nm}$), R_{VIS} 表示可见光辐射 ($380 \sim 780 \text{ nm}$), 本文分别用太阳辐射和光合有效辐射表示 R_{NIR} 和 R_{VIS} 。 $NDVI$ 选用了每天 11:00—14:00 的辐射数据计算而得^[32]。

LUE 的估算结果很大程度上取决于 GEP 和 PAR 间的线性或非线性(例如直角双曲线方程)关系^[33-34]。目前广泛使用的光能利用效率是指太阳辐射利用 $400 \sim 700 \text{ nm}$ 波长 (PAR , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 范围内的光合有效辐射和植物通过吸收光合有效辐射将光能转化成生物量的速率。目前 LUE 的估算方法很多, 但是在生态系统尺度上 LUE 的定义为:

$$LUE = \frac{GEP}{APAR} \quad (9)$$

式中: GEP 为总生态系统生产力 ($\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$), $APAR$ 为吸收光合有效辐射 ($\text{MJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$), 本文用散射 PAR (PAR_{dif}) 来代替吸收光合有效辐射^[35-37]。

为研究生长季内(5—10月)不同时期 LUE 的主要影响因子, 本文分析了 GEP 和 LUE 与环境因子之间的相关性。数据统计与分析使用 Matlab2014 (Version 7.12.0., The Math Works, Natick, MA, USA), 作图使用 OriginPro-2015 完成。

3 结果与分析

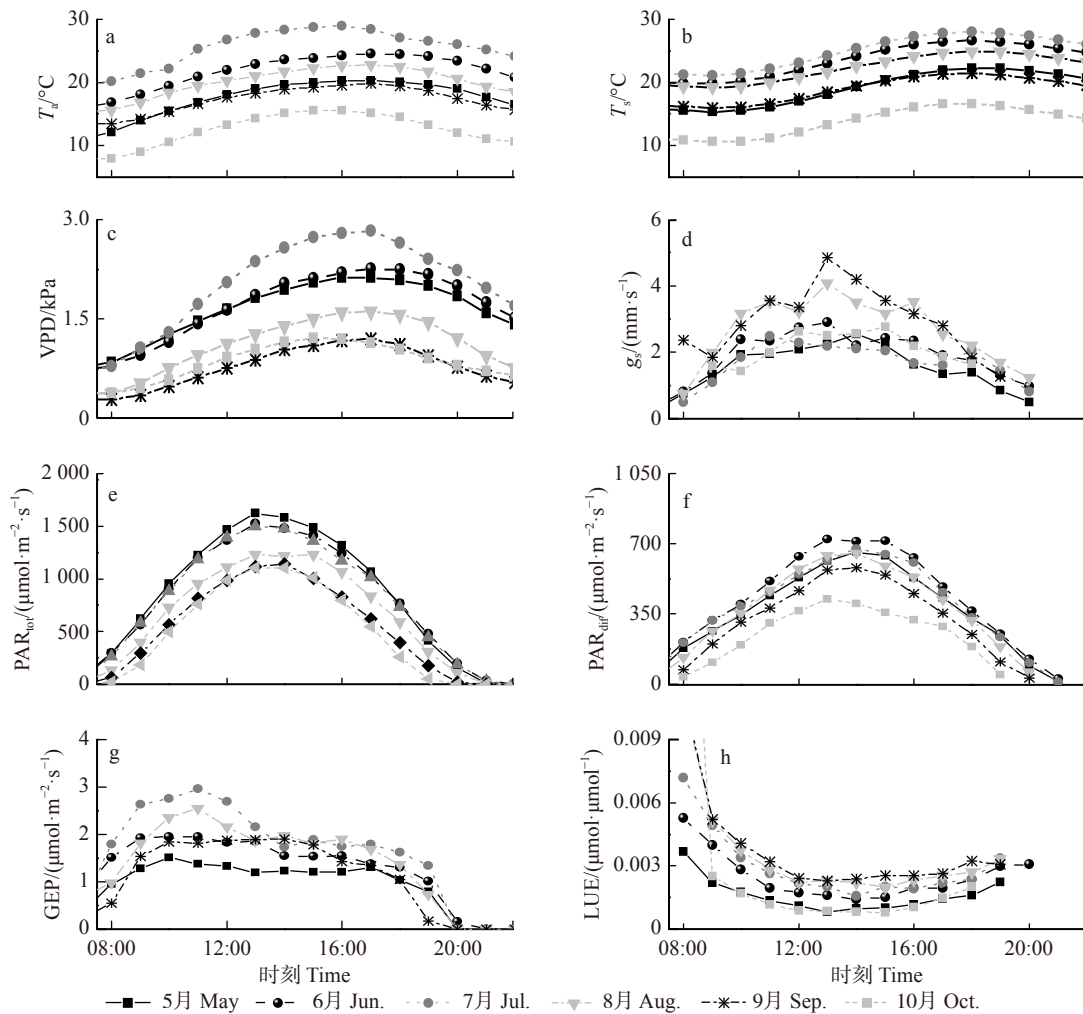
3.1 环境因子与 LUE 的日变化

环境因子与 LUE 的日变化特征如图1所示。生长季内每日平均 T_a 的变化范围为 $11.0 \sim 28.4^{\circ}\text{C}$, 每日平均 T_s 变化范围为 $8 \sim 29^{\circ}\text{C}$, VPD 变化范围为 $0.8 \sim 2.1 \text{ kPa}$ 。 VPD 和 T_a 的最低值出现在 08:00, 最高值出现在 16:00; T_s 出现明显滞后现象, 最低值出现在上午 10:00 左右, 最高值出现在下午 18:00 左右; g_s 有一个单峰, 峰值稳定在 14:00 左右, 昼夜平均变化范围为 $0 \sim 4.2 \text{ mm/s}$ 。 PAR 呈现出明显的单峰, 其中峰值稳定在 14:00 左右。 GEP 呈现出单峰趋势, 其中 7、8 月峰值在 12:00 左右稳定, 其余月份的峰值在 10:00—16:00 之间稳定, 中午 11:00 的时候达到每日最大值, 总体变化趋势表现为 7 月 > 8 月 > 6 月 > 9 月 > 10 月 > 5 月; LUE 在 06:00—14:00 逐渐减小, 14:00—19:00 逐渐增大, 在 14:00 的时候达到每日最低值 ($0.0008 \sim 0.0024 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$), 整体的变化趋势表现为 9 月 > 8 月 > 7 月 > 6 月 > 5 月 > 10 月。

3.2 环境因子与 LUE 的季节变化

图2为2014年生长季环境因子和生物因子的季节变化。油蒿灌木的日平均气温变化范围为 $3.4 \sim 27.6^{\circ}\text{C}$, 日平均土壤温度变化范围为 $8.5 \sim 28.6^{\circ}\text{C}$ 。 $NDVI$ 的变化范围为 $0.2 \sim 0.4$ 。 PAR 从春季到夏季逐渐增加, 随后降低, 峰值出现在 6 月 9 日 ($56.6 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$)。年降雨总量 341.9 mm , 观测期降雨具有明显的季节变异, 月累计降雨量 9 月 (76.2 mm) > 7 月 (74.9 mm) > 8 月 (67.1 mm) > 6 月 (43.5 mm) > 10 月 (26.8 mm) > 5 月 (5.3 mm), 在 5 月前的累计降雨量仅 36.6 mm , 降雨集中在 7、8、9 这 3 个月。 VPD 季节变化明显, 在 6 月达到最大值, 总体表现为夏季高、冬季低, 变化范围为 $0.05 \sim 2.8 \text{ kPa}$ 。

GEP 在 7 月达到最大值(图3), 此时油蒿进入完全展叶期, 叶面积指数达到最大, 光合速率增加并达到最大, 因此在 7 月生态系统总初级生产力达到最大值。 PAR 在 5 月达到最大值, 此时油蒿处于展叶期, LAI 迅速增大(图2)并随着生长季呈现递增的趋势, 由于 7 月份以后 PAR 的下降速率比 GEP 的下降速率大, 从而导致 LUE 在 9 月份达到最大值 $0.0025 \text{ g}/\text{MJ}$, 月平均 LUE 介于 $0.0009 \sim 0.0025 \text{ g}/\text{MJ}$



T_a 空气温度; T_s 10 cm 深土壤温度; VPD 饱和水汽压差; g_s 气孔导度; PAR_{tot} 总入射光合有效辐射; PAR_{dif} 散射光合有效辐射; GEP 生态系统总生产力; LUE 光能利用效率。下同。 T_a , air temperature; T_s , soil temperature of 10 cm depth; VPD, vapor pressure deficit; g_s , stomatal conductance; PAR_{tot} , total incident photosynthetically active radiation; PAR_{dif} , diffuset photosynthetically active radiation; GEP, gross ecosystem productivity; LUE, light use efficiency. The same below.

图 1 环境因子、GEP 和 LUE 昼夜变化趋势

Fig. 1 Mean diurnal variation in environmental factors and gross ecosystem production (GEP) and light use efficiency

之间, 平均值为 0.002 g/MJ (图 3)。8 月份的总生态系统生产力总值达到最大 $23.19 \text{ g/(m}^2\cdot\text{d)}$ (图 4), 对应的 LUE 月总值在 9 月份达到最大值 0.179 g/MJ , 出现这种不对等增长趋势的原因主要是由于辐射的变化所导致的 (图 4)。

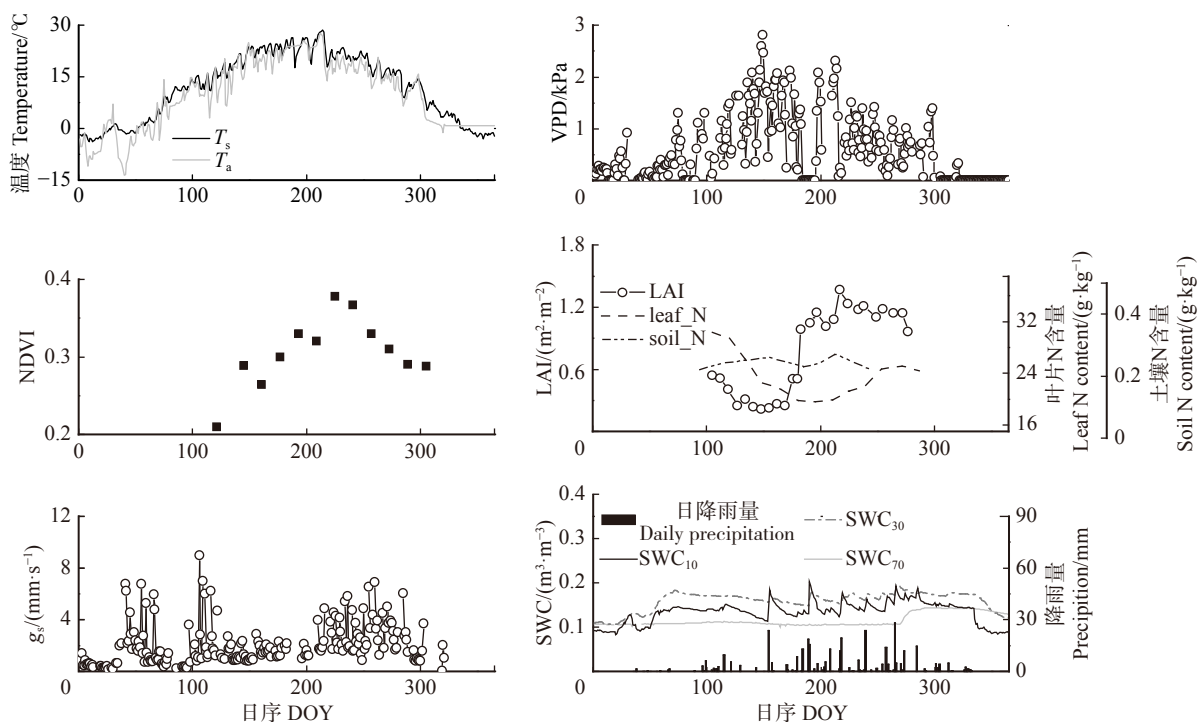
3.3 季节尺度上油蒿 GEP 和 LUE 对环境因子的响应

GEP 与 T_a 、 T_s 和降雨量之间呈现出较好的正相关关系 (图 5), 随着温度的增加, GEP 呈现明显的递增趋势, 降雨量的增加也会提高 GEP 的大小, SWC 对 GEP 的变化有着 72% 的贡献率。随着 N_{soil} 含量的增大, LUE 表现出先减小后增大的趋势, 在 N_{soil} 达到 0.24 g/kg 时达到最低, N_{soil} 对 LUE 的变化有着 90% 的贡献率, LUE 的变化还随着 g_s 的增大呈现先减小后增大的趋势, g_s 对 LUE 的变化有着 64% 的贡献率, LUE 的季节变化主要受到 N_{soil} 和 g_s 的影响。

4 讨 论

4.1 LUE 的日变化以及对环境因子的响应

生长季 (5—10 月) LUE 昼夜变化基本保持一致, 呈现出先减小后增大的趋势, 在 14:00 达到最小值, 这与呼伦贝尔贝加针茅草甸草原生态系统中的光能利用效率的昼夜变化趋势基本一致 [34]。LUE 的昼夜变化一般受 GEP 和 PAR 昼夜变化的驱动, 其中 GEP 的昼夜变化趋势为先增大后趋于稳定最后变小, 而 PAR 的昼夜变化是先增大后减小的单峰趋势, 并在 14:00 点时 PAR 达到最大值。光合作用是植物生长和物质积累的基础, 其中光是光合作用的主导因子 [38], 午后高 PAR 常常限制植物光合作用, 从而导致在昼夜尺度上 LUE 的变化与 GEP 的变化趋势正好相反。此外, 夏季 LUE 的昼夜变化也受生态系统冠层导度 (g_s) 的影响, 夏季植物在中午时遭受



NDVI. 归一化植被指数; LAI. 叶面积指数; leaf_N. 叶片 N 含量; soil_N. 土壤 N 含量; SWC₁₀、SWC₃₀、SWC₇₀ 分别表示 10、30、70 cm 土壤含水量。下同。NDVI, normalized differential vegetation index; LAI, leaf area index. leaf_N, leaf N content; soil_N, soil N content. SWC₁₀, SWC₃₀, SWC₇₀, represent 10, 30, 70 cm soil water content, respectively. The same below.

图2 环境和生物因子季节动态变化图

Fig. 2 Seasonal dynamics of environmental factors and biological factors

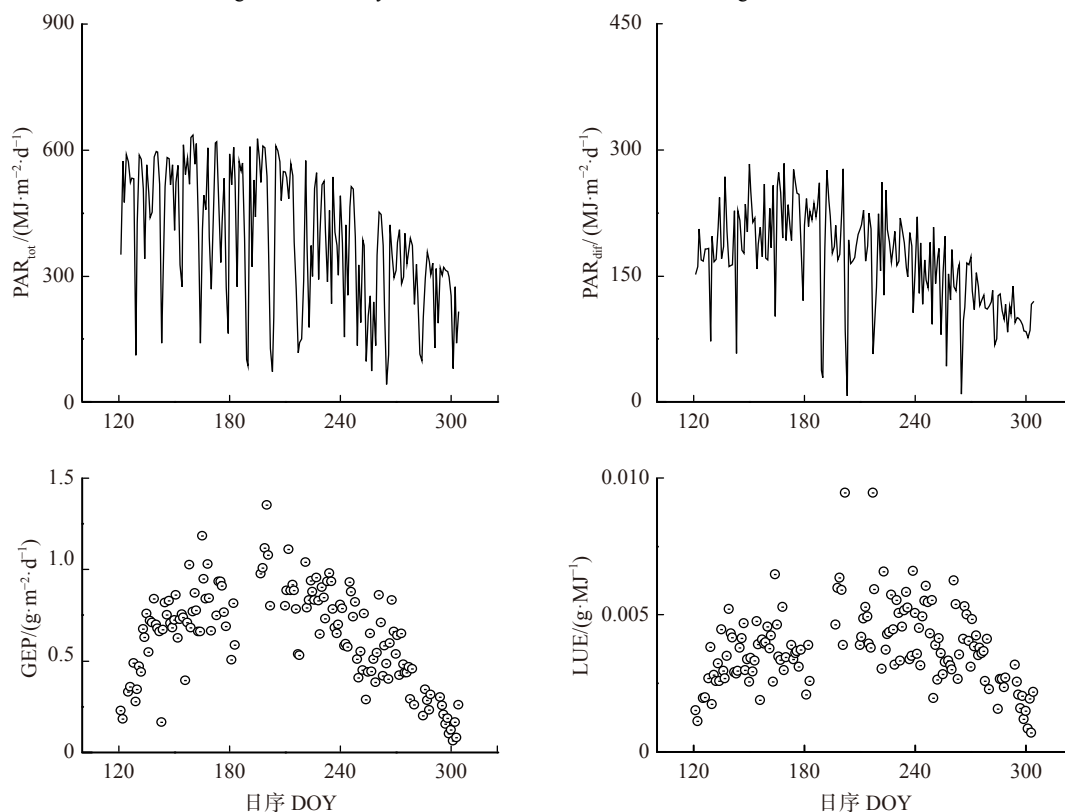


图3 光合有效辐射、GEP 和 LUE 季节动态变化图

Fig. 3 Seasonal dynamics of photosynthetically active radiation, gross ecosystem production (GEP) and light use efficiency (LUE)

高温、高辐射胁迫,此时 g_s 达到最小,引起气孔关闭,空气阻力增加,光合作用受阻导致叶片光合速率

降低^[39-40],从而降低了生态系统 LUE。

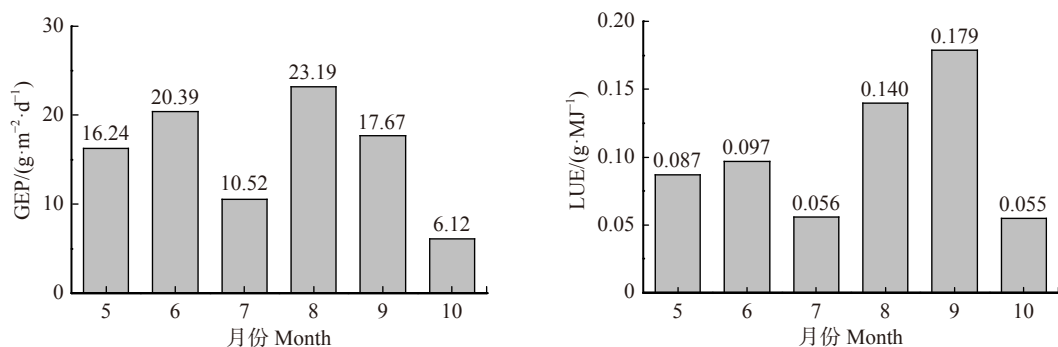


图4 GEP、LUE月变化

Fig. 4 Monthly sum dynamics of gross ecosystem production (GEP) and light use efficiency (LUE)

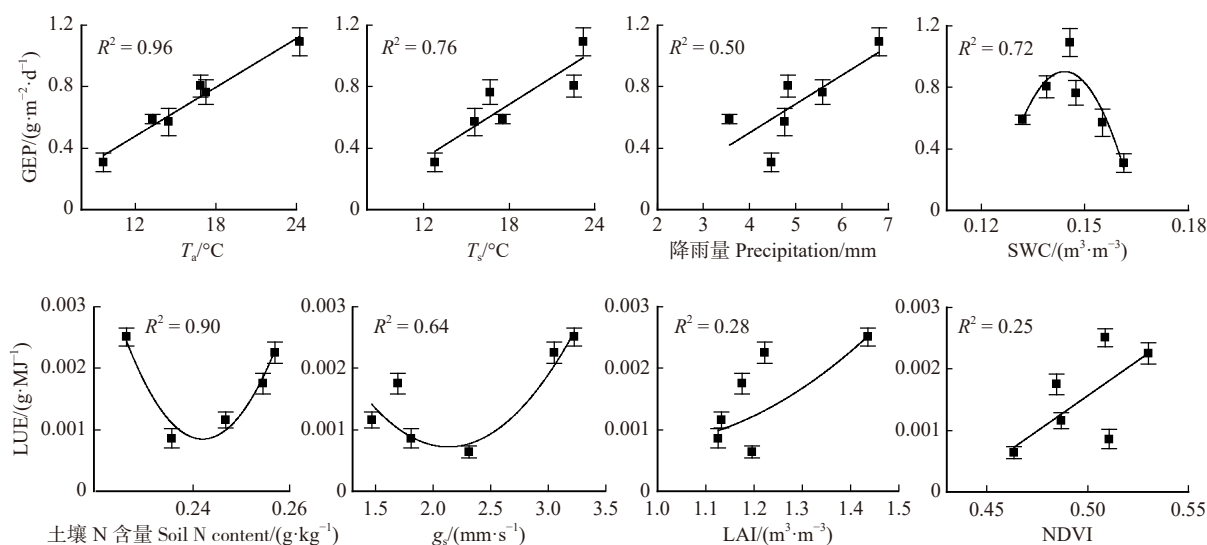


图5 环境因子对 GEP 与 LUE 的影响

Fig. 5 Relationship between light use efficiency and environmental factors at seasonal scale

4.2 LUE 的季节变化以及对环境因子的响应

研究区油蒿灌木荒漠光能利用效率动态随着环境变化和植被本身的生理特征的变化而变得复杂,但是 LUE 有着显著的季节动态特征。LUE 的季节变化呈现出先增加后下降的单峰趋势,在 9 月份达到最大值 0.0025 g/MJ , 10 月份达到最低值 0.0009 g/MJ 。这与内蒙古荒漠草原的光能利用效率的变化趋势一致,在 8 月份达到最大值 0.355 g/MJ , 同时最低值出现在 4 月份 0.219 g/MJ ^[41]。卫亚星等^[42]对青海省稀疏灌木的研究发现 LUE 介于 $0.026 \sim 0.049 \text{ g/MJ}$ 之间,最大值出现在 7 月份。由于 7、8 月份是植被的生长旺季,水热条件充足,植被覆盖率最大,此时植被的累积光物质质量也较多,吸收光合有效辐射量最大, LUE 达到最大值。

植物冠层光合作用主要受冠层吸收的太阳辐射控制,植被叶片在截获入射太阳光合有效辐射进行光合作用时也具有光保护机制。植被在环境胁迫条件下(如极端高温、水分或养分亏缺、高光强等)通过降低光合作用效率^[43]实现光保护过程。氮元素不仅参与植物光合作用而且是维持植物生长的重要元

素,与生物圈的演替和发展紧密相关^[37], Green 等^[15]证实了冠层总氮含量与光能利用效率之间存在显著正相关性。在低覆盖率的地表,降雨会增加土壤含水量,改变 T_s , 通过影响 PAR^[24,41]从而改变 LUE 的大小。VPD 会通过影响植被叶片的伸展、改变叶片气孔导度从而改变光合速率来影响 LUE 的变化。在本研究区域内已经被证实 VPD 会通过影响该生态系统的碳交换过程^[44], 同时土壤水分的补给不足会限制半干旱草原和灌木生态系统的生产力^[44-45], 从而导致 LUE 降低。苏培玺等^[46]对荒漠植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)的光合作用过程研究发现,在水分条件好时光合速率明显增大, LUE 明显提高。

朱文泉等^[39]结合遥感数据、气象数据和实测 NPP 数据,系统的模拟了中国典型植被的最大光能利用效率 $LUE_{\max}$, 得到中国灌木类型的最大光能利用效率为 0.429 g/MJ 。本文估算出的光能利用效率值远低于前人的研究,可能与荒漠生态系统较小的生产力、较大的辐射值紧密相关。实际光能利用效率与环境条件的关系非常复杂,植被类型、地理位置、

气候条件、植被营养状况(叶氮含量)和植被生长阶段都会影响光能利用效率的变化。

5 结 论

本文通过研究油蒿灌木荒漠光能利用效率的昼夜和季节动态变化,明确了在不同时间尺度上 LUE 的主要影响因子。

(1) 在日尺度上, LUE 呈现出先降低后增加的趋势,在 14:00 时达到最低值; LUE 的日变化主要受 g_s 和 PAR 的影响。

(2) 在季节尺度上, LUE 呈现出先增加后降低的趋势,在 9 月份达到最大值, LUE 的季节变化主要受土壤 N 含量和 g_s 的影响。

研究还发现, LUE 的大小主要取决于 GEP 与 PAR 的比值关系,在长时间尺度上通过增加土壤的养分元素,可以提高植被的光合生产能力,从而提高光能利用效率。此外,本研究主要集中在季节和生态系统尺度上,对于毛乌素沙地油蒿灌木荒漠的最大光能利用效率的定量研究还应结合卫星遥感数据与当地多年的地面实测数据相结合进行多时空多尺度的研究。

参 考 文 献

- [1] Prince S D. A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 1991, 12(6): 1313–1330.
- [2] Goetz S J, Prince S D. Modelling terrestrial carbon exchange and storage: evidence and implications of functional convergence in light-use efficiency[J]. *Advances in Ecological Research*, 1999, 28: 57–92.
- [3] Ahl D E, Gower S T, Mackay D S, et al. Heterogeneity of light use efficiency in a northern Wisconsin forest: Implications for modeling net primary production with remote sensing[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2004, 93(1–2): 168–178.
- [4] Campbell C S, Heilman J L, Mc Innes K J, et al. Seasonal variation in radiation use efficiency of irrigated rice[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 110(1): 45–54.
- [5] Prince S D, Goward S N. Evaluation of the NOAA/NASA pathfinder AVHRR land data set for global primary production modelling[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 1996, 17(1): 217–221.
- [6] Yuan W, Liu S, Zhou G, et al. Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 143(3): 189–207.
- [7] Ruimy A, Bondeau L K. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): analysis of differences in light absorption and light-use efficiency[J]. *Global Change Biology*, 1999, 5(Suppl. 1): 56–64.
- [8] Plummer S E. Perspectives on combining ecological process models and remotely sensed data[J]. *Ecological Modelling*, 2000, 129(2–3): 169–186.
- [9] Turner D P, Urbanski S, Bremer D, et al. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production[J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(3): 383–395.
- [10] Suyker A E, Verma S B, Burba G G, et al. Gross primary production and ecosystem respiration of irrigated maize and irrigated soybean during a growing season[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 131(3–4): 180–190.
- [11] Sims D A, Rahman A F, Cordova V D, et al. Midday values of gross CO₂ flux and light use efficiency during satellite overpasses can be used to directly estimate eight-day mean flux[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 131(1): 1–12.
- [12] Sinclair T R, Muchow R C. Radiation use efficiency[J]. *Advances in Agronomy*, 1999, 65: 215–265.
- [13] Roupheal Y, Colla G. Radiation and water use efficiencies of greenhouse zucchini squash in relation to different climate parameters[J]. *European Journal of Agronomy*, 2005, 23(2): 183–194.
- [14] Kiniry J R, Landivar J A, Witt M, et al. Radiation-use efficiency response to vapor pressure deficit for maize and sorghum[J]. *Field Crops Research*, 1998, 56(3): 265–270.
- [15] Green D S, Erickson J E, Kruger E L. Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 115(3): 163–171.
- [16] Sinclair T R, Horie T. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review[J]. *Crop Science*, 1989, 29(1): 90–98.
- [17] Farquhar G D, Caemmerer S V, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species[J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78–81.
- [18] 叶子飘, 康华靖, 杨小龙. 不同 CO₂ 浓度下番茄幼苗叶片的光能利用效率 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2543–2550.
- [18] Ye Z P, Kang H J, Yang X L. Light-use efficiency of tomato seedling leaves at different CO₂ concentrations. [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(8): 2543–2550.
- [19] Running S W, Nemani R R, Heinsch F A, et al. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production[J]. *Bioscience*, 2004, 54(6): 547–560.
- [20] Jia X, Zha T S, Wu B, et al. Biophysical controls on net ecosystem CO₂ exchange over a semiarid shrubland in northwest China[J]. *Biogeosciences*, 2014, 11(17): 4679–4693.
- [21] Xie J, Zha T, Jia X, et al. Irregular precipitation events in control of seasonal variations in CO₂ exchange in a cold desert-shrub ecosystem in northwest China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2015, 120: 33–41.
- [22] 唐思凌, 贾昕, 郭建斌, 等. 沙蒿 (*Artemisia ordosica*) 叶面积指数的测定及模拟 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(2): 547–554.
- [22] Tang S L, Jia X, Guo J B, et al. Measuring and modeling leaf area index for *Artemisia ordosica* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(2): 547–554.
- [23] 陈志豪, 郭建斌, 查天山, 等. 三种沙生灌木叶片含氮量的季节变化及其水分响应 [J]. 干旱区资源与环境, 2014, 28(6): 63–67.
- [23] Chen Z H, Guo J B, Zha T S, et al. Seasonal variation and water

- response of leaf nitrogen content for three psammophytic shrub species[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2014, 28(6): 63–67.
- [24] Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, et al. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: the EUROFLUX methodology[J]. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 113–175.
- [25] Vickers D, Mahrt L. Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data[J]. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 1997, 14(3): 512–526.
- [26] Nakai M, Kashiwazaki N, Takizawa A, et al. Morphologic changes in boar sperm nuclei with reduced disulfide bonds in electrostimulated porcine oocytes[J]. *Reproduction*, 2006, 131(3): 603–611.
- [27] Fan S M, Wofsy S C, Bakwin P S, et al. Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the central Amazon forest[J]. *Journal of Geophysical Research*, 1990, 95(16): 851–864.
- [28] Moncrieff J B, Massheder J M, De Bruin H, et al. A system to measure surface fluxes of momentum, sensible heat, water vapour and carbon dioxide[J]. *Journal of Hydrology*, 1997, 188: 589–611.
- [29] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration[J]. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315–323.
- [30] Noormets A, Chen J Q, Crow T R. Age-dependent changes in ecosystem carbon flux in managed forests in northern Wisconsin, USA[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(2): 187–203.
- [31] Wilson T B, Meyers T P. Determining vegetation indices from solar and photosynthetically active radiation fluxes[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 144(3–4): 160–179.
- [32] Krishnan P, Meyers T P, Scott R L, et al. Energy exchange and evapotranspiration over two temperate semi-arid grasslands in North America[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 153: 31–44.
- [33] Xiao X, Zhang Q, Saleska S, et al. Satellite-based modeling of gross primary production in a seasonally moist tropical evergreen forest[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2005, 94(1): 105–122.
- [34] 赵育民, 牛树奎, 王军邦, 等. 植被光能利用率研究进展 [J]. 生态学杂志, 2007, 26(9): 1471–1477.
- Zhao Y M, Niu S K, Wang J B, et al. Light use efficiency of vegetation: a review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(9): 1471–1477.
- [35] Alton P B, North P R, Los S O. The impact of diffuse sunlight on canopy light-use efficiency, gross photosynthetic product and net ecosystem exchange in three forest biomes[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(4): 776–787.
- [36] Mercado L M, Bellouin N, Sitch S, et al. Impact of changes in diffuse radiation on the global land carbon sink[J]. *Nature*, 2009, 458: 1014–1017.
- [37] Nakaji T, Ide R, Takagi K, et al. Utility of spectral vegetation indices for estimation of light conversion efficiency in coniferous forests in Japan[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(5): 776–787.
- [38] 蒋冬月, 钱永强, 刘俊祥, 等. 基于光合: 光响应特性的柳树优良无性系光能利用效率的评价 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(5): 49–61.
- Jiang D Y, Qian Y Q, Liu J X, et al. Evaluation of radiation use efficiency of superior clones of *Salix* based on photosynthetic light-response characteristics[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(5): 49–61.
- [39] 朱文泉, 潘耀忠, 何浩, 等. 中国典型植被最大光利用率模拟 [J]. 科学通报, 2006, 51(6): 700–706.
- Zhu W Q, Pan Y Z, He H, et al. Simulation of maximum light use efficiency of typical vegetation in China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(6): 700–706.
- [40] 同小娟, 张劲松, 孟平, 等. 华北低丘山地人工林生态系统净碳交换与气象因子的关系 [J]. 生态学报, 2009, 29(12): 679–686.
- Tong X J, Zhang J S, Meng P, et al. Relationship between net ecosystem carbon exchange and meteorological factors in a plantation in the hilly area of the North China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(12): 679–686.
- [41] 包刚, 辛晓平, 包玉海, 等. 内蒙古草原植被最大光能利用率取值优化研究 [J]. 光谱学与光谱分析, 2016, 36(10): 3280–3286.
- Bao G, Xin X P, Bao Y H, et al. Optimization of maximum light use efficiency in inner mongolian steppe[J]. *Spectroscopy & Spectral Analysis*, 2016, 36(10): 3280–3286.
- [42] 卫亚星, 王莉雯. 青海省植被光能利用率模拟研究 [J]. 生态学报, 2010, 30(19): 5209–5216.
- Wei Y X, Wang L W. The study on simulating light use efficiency of vegetation in Qinghai Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5209–5216.
- [43] Demmigadams B, Iii W W A. Photosynthesis: harvesting sunlight safely[J]. *Nature*, 2000, 403: 371–374.
- [44] Jia X, Zha T, Gong J, et al. Carbon and water exchange over a temperate semi-arid shrubland during three years of contrasting precipitation and soil moisture patterns[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 228: 120–129.
- [45] Liu R, Cieraad E, Li Y, et al. Precipitation pattern determines the inter-annual variation of herbaceous layer and carbon fluxes in a phreatophyte-dominated desert ecosystem[J]. *Ecosystems*, 2016, 19(4): 601–614.
- [46] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新, 等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用, 蒸腾作用及水分利用效率特征 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(1): 11–17.
- Su P X, Zhao A F, Zhang L X, et al. Characteristic in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* of desert species[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(1): 11–17.

(责任编辑 范娟
责任编辑 杨晓晖)