

DOI: 10.5846/stxb201408241671

仇宽彪, 张志强, 康满春, 查同刚, 牛勇, 蔡永茂, 赵广亮. 北京永定河沿河沙地杨树人工林光能利用效率. 生态学报, 2016, 36(6): - .
Qiu K B, Zhang Z Q, Kang M C, Zha T G, Niu Y, Cai Y M, Zhao G L. The dynamics of light use efficiency at a poplar plantation in Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(6): - .

北京永定河沿河沙地杨树人工林光能利用效率

仇宽彪¹, 张志强^{1,*}, 康满春¹, 查同刚¹, 牛勇¹, 蔡永茂², 赵广亮²

1 北京林业大学水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室, 北京 100083

2 北京市八达岭林场, 北京 102102

摘要: 光能利用效率 (Light use efficiency, LUE) 是影响生态系统生产力大小和质量的主要因素。本文以位于北京市大兴区永定河沿河沙地的杨树 (欧美 107/108, *Populus euramericana* cv.) 人工林生态系统作为研究对象, 依托涡度相关观测系统, 对该生态系统的 LUE 进行研究, 从而确定 LUE 在不同时间尺度上的影响因子, 并确定最大光能利用效率 (Maximum LUE, LUE_{max})。结果表明: LUE 存在明显的季节变化趋势, 4 月份生长季开始后 LUE 迅速升高, 到 7—8 月达到最大, 而后逐渐降低; 在生长季不同阶段, LUE 日动态的影响因子不同: 4 月份气温 (Air temperature, T_a)、蒸散比 (Evaporative fraction, EF) 和饱和水汽压差 (Vapor pressure deficit, VPD) 是影响 LUE 日动态的主要因子, 7、8 月份光合有效辐射 (Photosynthetically active radiation, PAR) 和冠层导度 (Canopy conductance, g_c) 是主要影响因子, 5—6 月与 9—10 月 LUE 日动态则与土壤水分 (Volume water content, VWC) 有较大关系; 而 LUE 月动态则与月蒸散比 (Monthly evaporative fraction, EF_m) 和月平均土壤温度 (Monthly soil temperature, T_{s_m}) 有关。由于该人工林各月光能利用最适宜环境条件不同, 各月 LUE_{max} 也各有差异, 该生态系统年 LUE_{max} 为 $0.44 \text{ gC MJ}^{-1} \text{ PAR}$, 7、8 月 LUE_{max} 最大, 分别为 0.66 和 $0.69 \text{ gC MJ}^{-1} \text{ PAR}$ 。研究结果表明, 在利用光能利用模型进行区域乃至全球初级生产力估算时需要根据研究的不同时间尺度确定 LUE_{max} 。

关键词: 光能利用效率; 生态系统总初级生产力; 涡度相关; 杨树人工林

The dynamics of light use efficiency at a poplar plantation in Beijing

QIU Kuanbiao¹, ZHANG Zhiqiang^{1,*}, KANG Manchun¹, ZHA Tonggang¹, NIU Yong¹, CAI Yongmao², ZHAO Guangliang²

1 Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating, Ministry of Education, College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Badaling Forest Farm, Beijing 102102, China

Abstract: Light use efficiency (LUE) is a major limiting factor of gross ecosystem productivity (GPP). Various LUE models have been established to evaluate regional GPP. The various maximum light use efficiency (LUE_{max}) values used in these models are critical variables that influence model uncertainty. Since the dynamics and influential factors affecting LUE at different temporal resolutions vary, it is unclear whether the values of LUE_{max} at these temporal resolutions differ. Therefore, we examined the dynamics of LUE and LUE_{max} using data from a poplar plantation (*Populus euramericana* cv.) in the Daxing district, Beijing. Eddy covariance measurements were taken at this study site. A multiple stepwise regression procedure and recursive partitioning methods were applied at both monthly and annual scales. The results indicate that the averaged daily LUE values from 2006 to 2009 were $(0.33 \pm 0.16) \text{ gC/MJ}$, $(0.35 \pm 0.23) \text{ gC/MJ}$, $(0.39 \pm 0.16) \text{ gC/}$

基金项目: 林业公益性行业科研专项“森林经营对生态系统碳水耦合变化的影响机理研究(201204102)”;北京市教育委员会科学研究与研究生培养共建项目

收稿日期: 2014-08-24; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhqzhang@bjfu.edu.cn

MJ, and (0.32 ± 0.19) gC/MJ, respectively. The daily LUE varied seasonally, with a rapid increase occurring in April and May, a peak from Jun to Aug, and a gradual decrease after September. The factors influencing daily LUE were different during different parts of the growing season. Air temperature (T_a), evaporative fraction (EF), and vapor pressure deficit (VPD) were the main factors in affecting LUE in April. In May, photosynthetically active radiation (PAR), volumetric water content (VWC), EF , and canopy conductance (g_c) were the factors with the greatest influence. PAR, VWC, g_c , and VPD had large impacts on LUE in June. In July and August, LUE was controlled by PAR and g_c . In September, PAR, soil temperature (T_s), VWC, and EF were the main influencing factors, while PAR, VWC, EF , g_c , and VPD influenced LUE in October. PAR was the most important factor regularizing LUE in the middle of the growing season, while moisture conditions were the main influencing factors early and late in the growing season. However, monthly PAR (PAR_m) was not a main factor affecting monthly LUE (LUE_m). In contrast, 71% of LUE_m variations were explained by the monthly evaporative fraction (EF_m) and monthly soil temperature (T_{s_m}). Because of various influential factors, LUE_{max} were not identical among temporal resolutions. Recursive partitioning analysis showed that $EF = 0.42$ was the node for LUE in April. Correspondingly, LUE_{max} in Apr was 0.22 gC/MJ, when $EF \geq 0.42$. PAR and EF were the nodes for LUE in May, LUE_{max} in May was 0.39 gC/MJ, when $17 \leq PAR < 27$ MJ and $EF \geq 0.77$. In June, LUE_{max} was 0.38 gC/MJ when $VPD < 1.2$ kPa and $PAR \geq 21$ MJ. From July to October, PAR was the main node for LUE, when LUE_{max} was 0.66 gC/MJ, 0.69 gC/MJ, 0.61 gC/MJ, and 0.44 gC/MJ, respectively. LUE_{max} in July, August, and September was slightly larger than that in other months. The average annual LUE_{max} was approximately 0.44. We concluded that iLUE models should incorporate different LUE_{max} at different temporal scales to better model GPP.

Key Words: light use efficiency; ecosystem gross primary productivity; eddy covariance; poplar plantation

光能利用效率(Light use efficiency, LUE)是植被吸收单位光合有效辐射所生产的干物质^[1-2],是影响生态系统生产力大小与质量的主要因素^[3-4]。LUE受到温度、水分、光照辐射以及养分等因素的影响^[5-7]。基于LUE,目前已有多个光能利用效率模型被广泛应用于不同尺度陆地生态系统总初级生产力(Gross primary production, GPP)或净初级生产力(Net primary production, NPP)的估算研究^[8-10]。光能利用效率模型具有如下形式:

$$GPP = APAR \times LUE_{max} \times f(T, W, \dots) \quad (1)$$

其中, $APAR$ 为生态系统所吸收的光合有效辐射, LUE_{max} 为生态系统最大光能利用效率, $f(T, W, \dots)$ 表示影响生态系统 LUE 的环境因子, 包括温度、水分等。

早期的估算研究^[11-12]对 LUE_{max} 的取值大多基于进化论的观点而对不同陆地生态系统取某一近似值^[13-14]。但近来的研究表明 LUE_{max} 也受到诸如植物种类^[15-17]等因素的影响, 而单一的 LUE_{max} 会增加模型估算结果的不确定性^[18]。此外, 各光能利用效率模型实际估算中所使用的最大光能利用效率也不尽相同, 比如: Veroustraete 利用 C-fix 模型对欧洲森林的碳固定模拟中使用 1.1 gC MJ^{-1} ^[19]; Landsberg 在使用 3-PG 模型估算澳大利亚、新西兰森林生态系统生产力时使用的 1.8 gC MJ^{-1} ^[20]; 在 EC-LUE 模型中应用 2.14 gC MJ^{-1} ^[21]; Li 在估算中国生态系统 GPP 时采用 2.25 gC MJ^{-1} ^[22]。伍卫星等选择不同生长季半小时白天的净生态系统交换(Net Ecosystem Exchange, NEE)和光量子通量密度(Photosynthetic Photon Flux Density, PPF)数据, 采用表观量子效率作为 LUE_{max} , 其值在 $0.054\text{--}0.0248 \text{ umol CO}_2 \text{ umol photon}^{-1}$ ^[23]。对于落叶阔叶林, Xiao 采用 0.528 gC/mol 作为 LUE_{max} ^[8, 24]。 LUE_{max} 的不同导致模型估算结果具有较大差异^[25]。

不同时间分辨率下, 生态系统 LUE 的变化特征不同。短期内 LUE 波动较大, 而长期 LUE 波动则较小^[26-28]。在不同的时间尺度内, LUE 的影响因子也不同。LUE 的逐日变化与 PAR 及散射辐射比例有关^[28-32], LUE 的逐月变化则与温度、水分有关^[5, 7, 33]。因此, 在应用光能利用效率模型时还需考虑不同时间分辨率下对 LUE 有显著影响的环境因子。

目前, LUE_{max} 的确定仍依赖于模型的分析。有的研究采用光合响应曲线, 通过表观量子效率作为 LUE_{max} 的度量。但这种方法无法界定除光照外其他环境气象条件的作用。有的研究采用一定的光能利用效率模型进行 LUE_{max} 的估算 Potter^[12] 和 Zhu^[34-36], 但该方法受到模型结构的影响, 不同的光能利用效率模型中, 影响 LUE 的因子也不尽相同。Potter 和 Zhu 均采用 CASA 模型分别在全球和全国尺度进行 NPP 的估算, 因此采用 CASA 模型中有关温度和水分的标量估算 LUE_{max} 是合理的。

杨树 (*Populus L.*) 是我国主要的造林树种, 主要用于用材林、防护林等林种。目前, 全国杨树人工林面积达 700 余万公顷, 分布广泛, 具有较大的林分生产力和经济效益^[37]。目前, 对杨树的光能利用效率研究大多集中在不同品种杨树苗的光能利用效率方面^[38-39], 对杨树人工林生态系统光能利用效率不同时间尺度上动态变化研究还较少^[28], 而且, 对杨树人工林的 LUE_{max} 研究还很缺乏。由于针对不同树种进行 GPP 或 NPP 估算可提高区域生态系统生产力的估算精度^[6], 本文利用位于北京市大兴区永定河沿河沙地杨树人工林生态系统多年连续涡度相关观测数据, 研究该人工林光能利用效率不同时间尺度的变化, 确定了该人工林不同时间尺度下光能利用效率的影响因素, 比较不同时间尺度该人工林最大光能利用效率, 以期为区域杨树人工林生产力估算提供依据。

1 研究区域

本研究地点位于北京市大兴区榆垓镇大兴林场, 东经 $116^{\circ}15'07''$, 北纬 $39^{\circ}31'50''$, 西距永定河 0.8 km, 林场东西、南北长均为 44 km, 总面积 1030.6 km^2 。该地区属于暖温带半湿润气候区, 年均气温 11.5°C , 年均无霜期 209 天, 年均日照总时数 2772 小时, 多年平均降水 568.9 mm, 降水年际波动较大, 最少降水量 261.8 mm, 最大降水量 1058 mm, 降水年内分配不均, 全年降水总量的 60—70% 集中在 7、8、9 三个月份。研究地点内土壤为冲积性沙壤土, 土质疏松, 通气透水性较好, 但土壤养分含量低。研究地点植被主要为 1998—2003 年间营造的杨树人工林, 株行距 $2 \text{ m} \times 4 \text{ m}$, 2006—2009 年胸径分别为 10.8 cm、12.2 cm、13.8 cm 和 14.5 cm, 树高分别为 11.5 m、13 m、14.8 m 和 16.2 m。林下植被以草本为主, 主要包括尖头叶藜 (*Chenopodium acuminatum Willd.*) 和菊科的黄花蒿 (*Artemisia annua L.*) 以及紫苜蓿 (*Medicago sativa Linn.*) 等。

2 数据来源与研究方法

2.1 通量与微气象观测

大兴林场地形平坦, 符合涡度相关观测要求。涡度相关观测系统以高度为 22.5 m 的观测塔为载体, 主要观测仪器包括测定辐射的光量子探头 (Li190SB-L, Li-Cor, NE)、净辐射仪 (Q7.1, REBS), 测定水和气体含量的红外气体分析仪 (Li-7500, Li-Cor, NE), 测定风速的三维超声风速仪 (CSAT3, CS, USA), 气压计 (CS105, CS, USA), 自记雨量计 (TE525-L, CS, USA), 测定林内 5 m、10 m、15 m 和 20 m 温湿度的温湿度传感器 (HMP45AC prob, CS, USA), 以及安装在地下 5、10 和 20 cm 处的土壤温度传感器 (TCAV107, CS, USA)、土壤热通量板 (HFT3, Seattle, USA), 以及安装在地下 5、20 cm 处的水分观测仪 TDR (CS616, CS, USA)。2006—2009 四年中, 由于林分生长, 辐射观测仪器、红外气体分析仪及三维风速计安装高度分别为 16、18、18 和 20 m。

2.2 通量数据处理与计算

涡度相关观测系统所获得数据需要经过质量控制。涡度相关数据处理流程包括稳态测试、平面坐标拟合、WPL 校正以及大气稳定度分析、临界风速 μ^* 确定、异常点剔除、数据插补以及质量控制与分析等步骤。2006—2009 年 μ^* 分别为 0.1266、0.1174、0.1139 和 0.1312。采用能量闭合作为质量控制的衡量指标, 2006—2009 年间在 0.7—0.9 之间, 观测数据可靠^[40]。缺失数据按照时长进行数据插补: 对小于 2 小时的数据缺口采用线性内插法, 对 2 小时到 7 天的数据缺口采用邻近 7 天相同时段的观测平均值, 对大于 7 天的数据缺口, 通过区分 NEE 和 Re , 采用 Michaelis-Menten (公式(2)) 和 Lloyd-Taylor 方程 (公式(3)) 进行插补^[41-42], GPP 可按

公式(4)计算得到:

$$NEE = R_d + \frac{\alpha Q_p A_{\max}}{\alpha Q_p + A_{\max}} \quad (2)$$

$$R_d = R_{10} e^{\frac{E_a}{R} (\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{Ta})} \quad (3)$$

$$GPP = -NEE + R_e \quad (4)$$

其中, α 为表观量子效率 ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$), Q_p 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 最大光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_d 表示暗呼吸速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_{10} 为某一参考温度下的呼吸值 ($T_{ref} = 283.15, K = 10^\circ\text{C}$), E_a 为活化能 ($\text{KJ mol}^{-1} \text{K}^{-1}$), R 为气体常数 ($8.3134 \text{mol}^{-1} \text{K}^{-1}$), Ta 为气温 (K)。

逐日 LUE 与逐月 LUE 分别采用公式(5)和(6)进行计算:

$$LUE = \frac{GPP}{PAR} \quad (5)$$

$$LUE_j = \frac{\sum_{i=1}^n GPP_{ij}}{\sum_{i=1}^n PAR_{ij}} \quad (6)$$

其中, i 为每月内天数, j 表示月份, GPP 为每天总初级生产力 ($\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$), PAR 为光合有效辐射 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)。

2.3 数据分析与统计

为研究生长季内不同时期 LUE 的主要影响因子, 本文采用多重逐步回归方法, 对各月内逐日 LUE 与 PAR 、气温 (Air temperature, Ta)、土温 (Soil temperature, Ts)、蒸散比 (Evaporative Fraction, EF)、冠层导度 (Canopy conductance, gc)、饱和水汽压差 (Vapor pressure deficit, VPD) 以及土壤含水量 (Volume water content, VWC) 之间的关系进行研究。其中, VPD 、 VWC 以及 EF 作为可反映生态系统水分状况的指标。较高的 VPD 将引起气孔关闭, 空气阻力增加, 叶片光合速率降低^[5]。当出现水分胁迫时, 叶片气孔会关闭, 导致植物叶片温度升高, 表现为显热通量的增加。因此采用 EF 可表示生态系统水分条件^[43-44], 并在 EC-LUE 模型中有所应用^[21]。 g_c 及 EF 的计算方法如下^[45]:

$$g_c^{-1} = \left(\frac{\Delta R_n - G}{\gamma LE} - \frac{\Delta}{\gamma} - 1 \right) \gamma + \frac{\rho_a c_p VPD}{\gamma LE} \quad (7)$$

$$\gamma_a = \frac{\ln\left(\frac{z_m - d}{z_{om}}\right) \ln\left(\frac{z_h - d}{z_{oh}}\right)}{k^2 \mu} \quad (8)$$

$$EF = \frac{LE}{LE + Hs} \quad (9)$$

其中, Δ 为饱和水汽压与温度曲线的斜率 (kPa K^{-1}), γ 为干湿表常数 (kPa K^{-1}), R_n 为净辐射 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$), G 为土壤热通量 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$), LE 为潜热通量 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$), ρ_a 为空气密度 (kg m^{-3}), c_p 为空气定压比热 ($\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$), VPD 为饱和水汽压差 (kPa), γ_a 为空气动力学阻力 (s m^{-1}), z_m 和 z_h 分别为风速和水分测量高度 (m), d 为零平面位移 (m), z_{om} 和 z_{oh} 分别为热量和水汽粗糙度长度 (m), k 为冯卡曼常数 (0.41), u 为平均水平风速。 Hs 为显热通量 ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)。

为研究生长季 LUE 的主要影响因子, 本文采用偏相关分析与多重逐步回归方法, 研究逐月 LUE 与月光合有效辐射 (PAR_m)、月平均气温 (Ta_m)、月平均土壤温度 (Ts_m)、月蒸散比 (EF_m)、月均土壤水分 (VWC_m) 和月均饱和水汽压差 (VPD_m) 和月降水量 (P_m) 之间的关系。

根据对逐日 LUE 和逐月 LUE 有显著影响的环境因子, 采用决策树算法确定该人工林 LUE 达到最大的环

境条件组合,然后对 GPP 和 PAR 进行标准线性回归,其斜率即为 LUE_{max} 。决策树各分支通过复杂度损失修剪的进行剪枝,以确定最优组合。以上数据分析均在 R3.0.2 中进行^[46]。

3 结果与分析

3.1 杨树 LUE 日变化及其影响因素

图 1 为研究区 2006—2009 年环境因子日变化特征图。从图中可见,2006—2009 年,日平均气温变化范围为 $-14\sim 31\text{ }^{\circ}\text{C}$,年均气温为 $12.67\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。四年平均降雨量为 560 mm ,光合有效辐射 (PAR) 从冬季到夏季逐渐增加,随后逐渐降低。大气饱和水汽压差 (VPD) 在温度较低的冬季达到极小值,在高温干旱条件下达到极大值。土壤水分 (VWC) 与降雨量变化较为一致,生长季保持在 $2\%\sim 17\%$ 之间。2006—2009 年 LUE 分别为 $(0.33\pm 0.16)\text{ gC/MJ}$ 、 $(0.35\pm 0.23)\text{ gC/MJ}$ 、 $(0.39\pm 0.16)\text{ gC/MJ}$ 和 $(0.32\pm 0.19)\text{ gC/MJ}$ 。

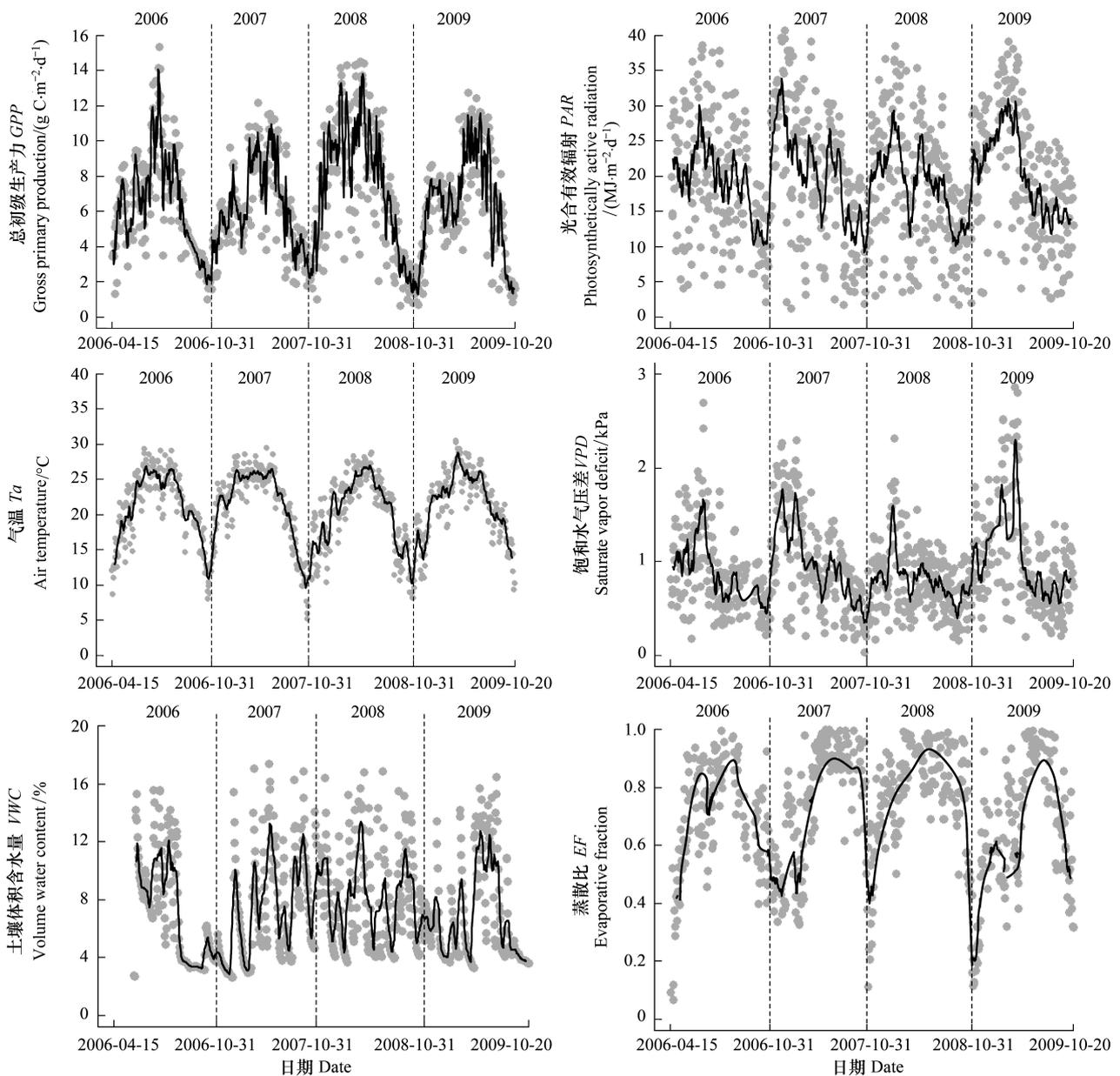


图 1 2006—2009 年环境气象因子以及 LUE 日动态变化图

Fig. 1 The daily dynamics of environmental factors and LUE from 2006 to 2009

不同月份 LUE 日动态的影响因子不同(表 1)。逐步回归结果显示,4 月份 LUE 日动态主要受 T_a 、 EF 和 VPD 影响,这三个变量可解释该月 LUE 变化的 67%;5 月份 LUE 日动态的主要受 PAR 、 VWC 、 EF 和 g_c 的影响,它们可解释 LUE 的 79%;6 月份 LUE 日动态的主要影响因子为 PAR 、 VWC 、 g_c 和 VPD ,此四个变量可解释 LUE 变化的 79%;影响 7、8 月份 LUE 日动态的主要因子为 PAR 和 g_c ,此两个变量可解释 7、8 月近 80% 的 LUE 变化。 PAR 、 T_s 、 VWC 和 EF 是影响 9 月份 LUE 日动态的主要因子,其可解释 LUE 变化的 52%。 PAR 、 VWC 、 EF 、 g_c 和 VPD 是影响 10 月份 LUE 日动态的主要因子,其可解释 LUE 变化的 92%。此外,逐月的 LUE 日动态回归模型离差(3.27)小于生长季 LUE 回归模型离差(5.38),生长季 LUE 回归估算在生长季前期和后期具有较大的误差(图 2)。因此在估算日 LUE_{max} 时需要按每月分别进行。

表 1 2006—2009 年 LUE 日动态与环境气象因子逐步回归分析表

Table 1 The relationship between daily LUE per month and the meteorological factors over the four years

月份 Month	回归方程 Regression equation	F 值 F value	决定系数 R^2	P 值 P value	样本数量 Sample size
4	$LUE = 0.01T_a + 0.34EF - 0.12VPD + 0.04$	34.08	0.67	0.000	49
5	$LUE = -0.01PAR - 0.72VWC + 0.14EF + 0.02g_c + 0.43$	68.53	0.79	0.000	73
6	$LUE = -0.01PAR + 0.67VWC + 0.02g_c - 0.05VPD + 0.61$	81.05	0.79	0.000	87
7	$LUE = -0.01PAR + 0.02g_c + 0.69$	146.4	0.80	0.000	73
8	$LUE = -0.02PAR + 0.01g_c + 0.86$	99.65	0.72	0.000	79
9	$LUE = -0.02PAR + 0.03T_s + 1.49VWC - 0.17EF + 0.22$	20.02	0.52	0.000	71
10	$LUE = -0.01PAR + 0.79VWC + 0.11EF + 0.00g_c - 0.08VPD + 0.29$	244.1	0.93	0.000	99

表中, T_a 为日气温($^{\circ}C$), T_s 为日土温($^{\circ}C$), EF 为日蒸散比, PAR 为日光合有效辐射($MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$), VWC 为 0–20cm 深度土壤平均含水量(%), g_c 为冠层导度($mm\ s^{-1}$), VPD 为饱和水汽压差(kPa)

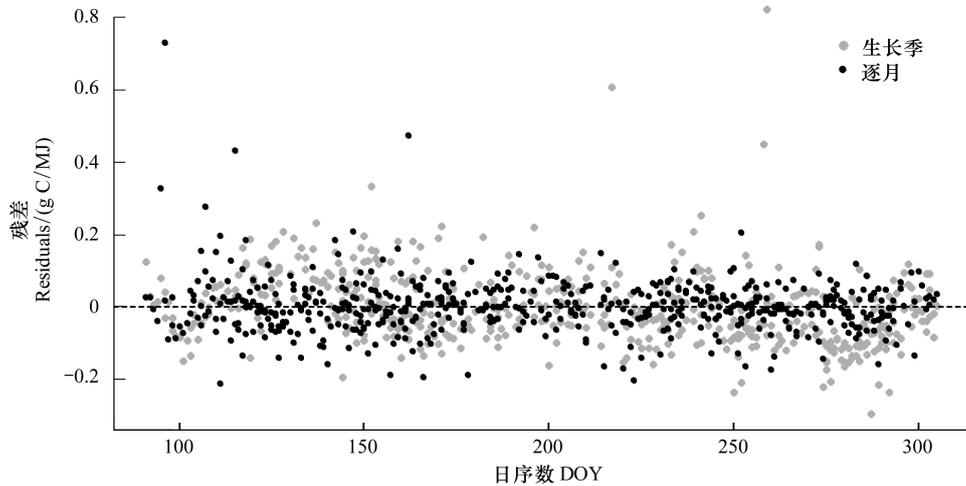


图 2 生长季与逐月 LUE 回归估算残差图

Fig. 2 The comparison between the residuals of LUE estimates for the growing season and each month

虚线表示残差为 0

3.2 杨树 LUE 月变化及其影响因素

图 3 为研究区 2006—2009 年环境因子月变化特征图。从图中可见,研究区各环境因子均具有明显的季节变化特征。2006—2009 年,月平均气温变化范围为 -3 — $26\ ^{\circ}C$,四年中降雨主要集中在 7、8 月,该两月的平均降水量达 759 mm 和 436 mm,光合有效辐射(PAR)从冬季到夏季逐渐增加,随后逐渐降低。月均 VPD 在 1 月达到极小值,在 6 月达到极大值。土壤水分(VWC)在 1 月达最小值,在 7 月达最大值,生长季保持在 7%—9% 之间。

LUE 月动态与 PAR_m 相关系数仅为 0.14,没有显著的相关关系($P=0.48$), T_{a_m} 、 EF_m 、 T_{s_m} 以及 P_m 与 LUE 月

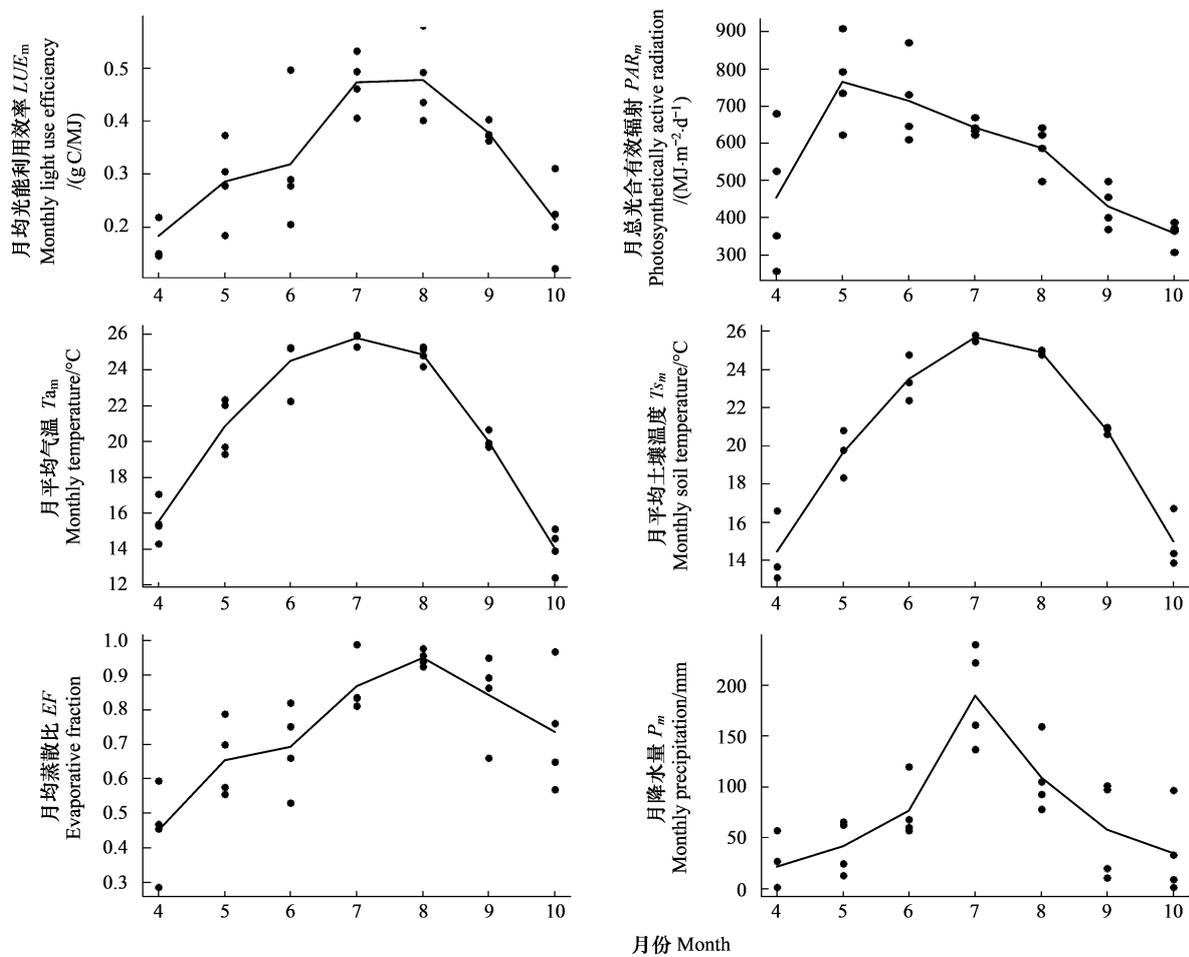


图3 2006—2009年环境气象因子及LUE月动态变化图

Fig. 3 The monthly dynamics of environmental factors and LUE from 2006 to 2009

动态相关程度较高,其相关系数分别为0.63、0.79、0.71和0.69($P < 0.01$,见表2)。多重逐步回归结果显示(见表3), T_{s_m} 和 EF_m 对LUE月动态有显著影响,两者可解释LUE月动态的71%,两者回归系数分别为0.01和0.39($T = 3.19, 4.61, P < 0.01$)。而且两者回归系数均大于0,表明随着 T_{s_m} 和 EF_m 的升高,月LUE逐渐升高。以上分析表明,月平均土壤温度和蒸散比是影响LUE月动态的主要因素。

表2 2006—2009年LUE月动态与环境气象因子相关分析表

Table 2 The correlation coefficients between monthly LUE and environmental factors

项目 Terms	月总光合有效辐射 Monthly sum PAR (PAR_m , MJ)	月平均气温 Monthly average T_a (T_{a_m} , °C)	月蒸散比 Evaporative fraction (EF)	月平均土壤温度 Monthly average T_s (T_{s_m} , °C)	月均土壤体积含水量 Monthly average VWC (%)	降水量 Precipitation (P_m , mm)
相关系数 Correlation coefficient	0.14	0.63	0.79	0.71	0.52	0.69
显著度 Significance	0.48	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00

gcm: 0.41(0.03), vpdm: -0.35(0.07)

3.3 LUE_{max}估算

各月LUE_{max}估算结果见表4。从标准回归系数来看,LUE_{max}也与LUE有相似的月动态变化趋势,4—5月份LUE_{max}迅速升高,7—8月份达到最大值,随后逐渐降低。4月份时, $EF \geq 0.42$ 和 $EF < 0.42$ 时逐日LUE差别最大,4月份LUE_{max}为0.22 gC/MJ;5月份 $17 \leq PAR < 27$ 且 $EF \geq 0.77$ 时逐日LUE最高,月LUE_{max}为0.39 gC/

MJ; 6 月份 VPD<1.2 kPa 且 PAR \geq 21 MJ 时逐日 LUE 高于其他条件, 月 LUE_{max} 为 0.38 gC/MJ; 7 月以后 PAR 成为逐日 LUE 差异的分支点, 但不同月份 PAR 的临界点不同, 自 7 月份到 10 月份, 这一临界值逐渐降低。7、8、9 三个月 LUE_{max} 没有显著差异 ($P>0.05$)。

表 3 2006—2009 年 LUE 月动态与环境气象因子逐步回归系数

Table 3 The stepwise regression coefficients for monthly LUE and environmental factors

项目 Terms	回归系数 Regression coefficient	T 检验值 Ttest	P 值 P value
截距 Intercept	-0.19	-2.87	<0.01
蒸散比 Evaporative fraction (EF)	0.39	4.61	<0.01
月平均土壤温度 Monthly average Ts	0.01	3.19	<0.01
R ²	0.71		
P	0.00		

表 4 每月 LUE_{max} 估算表

Table 4 Estimates of monthly LUE_{max}

月份 Month	最适环境变量及其阈值 Interval	LUE _{max} Standard regression coefficient	决定系数 R ²	P 值 P value
4	EF \geq 0.42	0.22 \pm 0.02 ^a	0.85	0.000
5	17 \leq PAR<27; EF \geq 0.77	0.39 \pm 0.02 ^{a,b}	0.95	0.000
6	VPD<1.2; PAR \geq 21	0.38 \pm 0.03 ^{a,b}	0.92	0.000
7	PAR<16	0.66 \pm 0.02 ^b	0.99	0.000
8	PAR<13	0.69 \pm 0.06 ^b	0.94	0.000
9	PAR<11	0.61 \pm 0.05 ^b	0.88	0.000
10	PAR<6.5	0.44 \pm 0.09 ^{a,b}	0.73	0.002

生长季内逐月 LUE 主要与 EF_m 有关。EF_m=0.77 可作为 LUE 月动态显著差异的分支点。EF_m \geq 0.77 时, 生长季内 LUE_{max} 为 0.44 gC/MJ。

4 讨论

从叶片光合速率的变化来看, 在叶片伸展完毕到叶片面积达到最大这段时间内, 其光合速率增加较迅速, 随着叶面积停止生长, 叶龄继续增长时, 净光合速率则有所下降^[28]。由于春季降水较少, 叶面积迅速增大的杨树林对水分需求量增加, 水分成为制约杨树林 LUE 的主导因子, 这种状况一直持续到雨季来临。8 月后, LUE 则持续下降, 这与降水减少导致的 VWC 减少以及温度降低有关^[47], 还有的研究也指出这也与叶片养分含量下降、叶片年龄等因素相关^[31]。2006 和 2009 年 5 月份 LUE 较 4 月份的增幅大于 2007 和 2008 年, 在 2009 年 5 月份 LUE 甚至高于 6 月份 LUE。这是因为在 2006 年和 2009 年 5 月份实验地对林地进行了灌溉。水分条件的改善提高了生态系统的 LUE。

尽管在生长季前期和后期, 水分因子对 LUE 的影响较显著 (表 1), 但在决策树分析中水分不再是影响后期月 LUE 的主要节点 (表 4), 这表明生长季前期降水对杨树人工林生态系统 GPP 的影响更为显著。

相比于土壤温度, 气温对 LUE 的影响更为显著。在 4 月份, 气温与 LUE 呈正相关, 表明气温对生长季杨树人工林生长季开始的重要意义, 这与 Chen 的研究类似^[48]。但在北方针叶林、落叶阔叶林生态系统, 土壤温度却是生态系统生长期开始的主要影响因子^[49-50]。

光能利用效率模型中使用的 LUE_{max} 多根据植物所吸收的 PAR (PAR * fPAR, fPAR 为植物吸收的光合有效

辐射比例, *fraction of absorbed PAR*) 进行计算。而本文之所以直接使用 *PAR* 是因为本文的研究目的在于估算站点尺度的 LUE_{max} , 而关于 *fPAR* 的遥感数据产品空间分辨率较大, 易引起混合像元问题。但为了与已有植被类型的 LUE_{max} 进行比较, 本文根据 MOD15A2 数据产品, 选取通量塔所在像元, 提取 *fPAR* 并粗略计算 LUE_{max} , 结果见表 5。由于 *fPAR* 与叶面积有关, 因此呈现明显的季节变化趋势。4—5 月间 *fPAR* 迅速升高, 5—6 月间 *fPAR* 变化不大, 6—8 月间 *fPAR* 增加并达到生长季内最大值, 9 月后逐渐降低。为便于比较各月 LUE_{max} , 通过 *fPAR* 进行修正。推算出年 LUE_{max} 在 1.09 gC/MJ。根据研究, 不同生态系统具有不同的光能利用效率均值和范围^[31]。作物的 LUE 集中在 1.1—1.4 gC/MJ, 但对于自然生态生态系统, LUE 的变化范围更大^[51]。在哈佛森林, GPP 的光能利用效率大约在 1.1 gC MJ⁻¹^[52]。我国落叶阔叶林 NPP 合成 LUE_{max} 为 0.692 gC MJ⁻¹^[34], 根据 $GPP-LUE$ 与 $NPP-LUE$ 大体为 2:1 推算, 我国落叶阔叶林 LUE_{max} 当在 1.38 gC/MJ。但各月的 LUE_{max} 有所差异, 在对生长季内月度 GPP 进行估算时需要考虑各月 LUE_{max} 。

表 5 站点像元每月 *fPAR* 平均值Table 5 The average values of *fPAR* for the cell the site located

时间 Month	4 Apr	5 May	6 Jun	7 Jul	8 Aug	9 Sep	10 Oct	生长季 The growing season
<i>fPAR</i>	0.21	0.30	0.37	0.53	0.59	0.50	0.32	0.40
$LUE_{max}/fPAR$	1.04	1.28	1.04	1.24	1.16	1.23	1.36	1.09

表中 *fPAR* 和 LUE_{max} 分别表示植物吸收的光合有效辐射比例 (*fraction of absorbed PAR*) 和最大光能利用效率 (*Light use efficiency*)

5 结论

通过研究沙地杨树人工林不同时段 LUE 的变化, 确定不同时间分辨率下 LUE 的主导影响因子, 并估算沙地杨树人工林的 LUE_{max} 。研究发现: (1) 生长季开始后 LUE 迅速升高, 到 7 月中旬时达到最大值, 随后 GPP 逐渐降低, 十一月开始进入休眠期。生长季早期的灌溉可提高杨树人工林逐月 LUE ; 在生长季不同阶段, 逐日 LUE 的影响因子不同, 4—5 月与 9—10 月逐日 LUE 则与土壤水分 (VWC) 有较大关系; 而逐月 LUE 则与月蒸散比 (EF_m) 和月平均土壤温度 (T_{s_m}) 有关; 沙地杨树人工林年 LUE_{max} 为 0.44 gC/MJPAR, 由于各月对沙地杨树人工林 LUE 最适宜的环境条件不同, 据此估算的 LUE_{max} 也各异, 各月中以 7、8 月 LUE_{max} 最高, 分别为 0.66 和 0.69 gC/MJPAR。研究结果表明, 在利用光能利用模型进行区域乃至全球初级生产力估算时需要根据研究的不同时间尺度确定 LUE_{max} 。

参考文献 (References):

- [1] Prince S D. A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data. *International Journal of Remote Sensing*, 1991, 12 (6): 1313-1330.
- [2] Running S W, Nemani R R, Heinsch F A, Zhao M, Reeves M, Hashimoto H. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience*, 2004, 54(6): 547-560.
- [3] 吴俊铭. 贵州光能资源的基本特征、时空分布规律及其合理利用. *贵州气象*, 2001, 25(4): 13-18.
- [4] 同小娟, 李俊, 王玲. 农田光能利用效率研究进展. *生态学杂志*, 2008, 27(6): 1021-1028.
- [5] 同小娟, 李俊, 于强. 农田生态系统光能利用效率及其影响因素分析. *自然资源学报*, 2009, 24(8): 1393-1401.
- [6] 张秀娟, 韩海荣, 王军邦. 亚热带人工针叶林光能利用效率的差异. *东北林业大学学报*, 2010, 38(12): 12-14.
- [7] 隋雪梅, 辛晓平, 张宏斌, 海全胜, 包刚, 闫瑞瑞, 包玉海. 呼伦贝尔贝加尔针茅草甸草原光能利用率变化规律分析. *中国农业资源与区划*, 2013, 34(5): 27-35.
- [8] Xiao X M, Zhang Q Y, Braswell B, Urbanski S, Boles S, Wofsy S, Moore B III, Ojima D. Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment*, 2004, 91(2): 256-270.
- [9] Potter C S, Davidson E A, Klooster S A, Nepstad D C, De Negreiros G H, Brooks V. Regional application of an ecosystem production model for studies of biogeochemistry in Brazilian Amazonia. *Global Change Biology*, 1998, 4(3): 315-333.
- [10] Goetz S J, Prince S D, Goward S N, Thawley M M, Small J, Johnston A. Mapping net primary production and related biophysical variables with

- remote sensing: Application to the BOREAS region. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 1999, 104(D22): 27719-27734.
- [11] Monteith J L. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 1972, 9(3): 747-766.
- [12] Potter C S, Randerson J T, Field C B, Matson P A, Vitousek P M, Mooney H A, Klooster S A. Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, 7(4): 811-841.
- [13] Field C B. Ecological scaling of carbon gain to stress and resource availability // Winner W E, Pell E J, Roy J eds. *Response of Plants to Multiple Stresses*. San Diego: Academic Press, 1991: 35-65.
- [14] Goetz S J, Prince S D. Modelling terrestrial carbon exchange and storage: evidence and implications of functional convergence in light-use efficiency. *Advances in Ecological Research*, 1999, 28: 57-92.
- [15] Xiao X M, Hollinger D, Aber J, Goltz M, Davidson E A, Zhang Q Y, Moore B III. Satellite-based modeling of gross primary production in an evergreen needleleaf forest. *Remote Sensing of Environment*, 2004, 89(4): 519-534.
- [16] Li A N, Bian J H, Lei G B, Huang C Q. Estimating the maximal light use efficiency for different vegetation through the CASA model combined with time-series remote sensing data and ground measurements. *Remote Sensing*, 2012, 4(12): 3857-3876.
- [17] Prince S D, Goward S N. Global primary production: a remote sensing approach. *Journal of Biogeography*, 1995, 22(4/5): 815-835.
- [18] Goerner A, Reichstein M, Tomelleri E, Hanan N, Rambal S, Papale D, Dragoni D, Schimullius C. Remote sensing of ecosystem light use efficiency with MODIS-based PRI. *Biogeosciences*, 2011, 8(1): 189-202.
- [19] Veroustraete F, Sabbe H, Eerens H. Estimation of carbon mass fluxes over Europe using the C-Fix model and Euroflux data. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 83(3): 376-399.
- [20] Landsberg J J, Waring R H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*, 1997, 95(3): 209-228.
- [21] Yuan W P, Liu S G, Zhou G S, Zhou G Y, Tieszen L L, Baldocchi D, Bernhofer C, Gholz H, Goldstein A H, Goulden M L, Hollinger D Y, Hu Y M, Law B E, Stoy P C, Vesala T, Wofsy S C. Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 143(3/4): 189-207.
- [22] Li X L, Liang S L, Yu G R, Yuan W P, Cheng X, Xia J Z, Zhao T B, Feng J M, Ma Z G, Ma M G, Liu S M, Chen J Q, Shao C L, Li S G, Zhang X D, Zhang Z Q, Chen S P, Ohta T, Varlagin A, Miyata A, Takagi K, Saiyusa N, Kato T. Estimation of gross primary production over the terrestrial ecosystems in China. *Ecological Modelling*, 2013, 261-262: 80-92.
- [23] 伍卫星, 王绍强, 肖向明, 于贵瑞, 伏玉玲, 郝彦宾. 利用 MODIS 影像和气候数据模拟中国内蒙古温带草原生态系统总初级生产力. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2008, 38(8): 993-1004.
- [24] 张丽景, 葛宏立. 利用 MODIS 数据估测毛竹林总初级生产力. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(2): 178-184.
- [25] Ruimy A, Kergoat L, Bondeau A, Intercomparison T P O F T P N M. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): analysis of differences in light absorption and light-use efficiency. *Global Change Biology*, 1999, 5(S1): 56-64.
- [26] Norman J M, Arkebauer T J. Predicting canopy light-use efficiency from leaf characteristics // Handks J, Ritchie J T eds. *Modeling Plant and Soil Systems*. Madison: American Society of Agronomy, Inc., 1991: 125-143.
- [27] 牛铮, 王长耀. *碳循环遥感基础与应用*. 北京: 科学出版社, 2008: 206-210.
- [28] 李泽晖, 王云龙, 魏远, 马悦, 陈润芝. 湖南岳阳杨树人工林光能利用率动态特征分析. *资源科学*, 2012, 34(10): 1832-1838.
- [29] Sims D A, Rahman A F, Cordova V D, Baldocchi D D, Flanagan L B, Goldstein A H, Hollinger D Y, Misson L, Monson R K, Schmid H P, Wofsy S C, Xu L K. Midday values of gross CO₂ flux and light use efficiency during satellite overpasses can be used to directly estimate eight-day mean flux. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 131(1/2): 1-12.
- [30] 魏远, 张旭东, 江泽平, 周金星, 汤玉喜, 吴立勋, 黄玲玲, 高升华. 湖南岳阳地区杨树人工林生态系统净碳交换季节动态研究. *林业科学研究*, 2010, 23(5): 656-665.
- [31] Turner D P, Urbanski S, Bremer D, Wofsy S C, Meyers T, Gower S T, Gregory M. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology*, 2003, 9(3): 383-395.
- [32] Jenkins J P, Richardson A D, Braswell B H, Ollinger S V, Hollinger D Y, Smith M L. Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 143(1/2): 64-79.
- [33] Runyon J, Waring R H, Goward S N, Welles J M. Environmental limits on net primary production and light-use efficiency across the Oregon transect. *Ecological Applications*, 1994, 4(2): 226-237.
- [34] Zhu W Q, Pan Y Z, He H, Yu D Y, Hu H B. Simulation of maximum light use efficiency for some typical vegetation types in China. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(4): 457-463.
- [35] 康婷婷, 高苹, 居为民, 黄金龙. 江苏省农作物最大光能利用率时空特征及影响因子. *生态学报*, 2014, 34(2): 410-420.

- [36] 陈静清, 闫慧敏, 王绍强, 高艳妮, 黄玫, 王军邦, 肖向明. 中国陆地生态系统总初级生产力 VPM 遥感模型估算. 第四纪研究, 2014, 34(4): 732-742.
- [37] 刘文国, 张旭东, 黄玲玲, 刘玲, 张鹏. 我国杨树生理生态研究进展. 世界林业研究, 2010, 23(1): 50-55
- [38] 刘磊, 庞洪影, 杨峰, 黄凤兰, 孟凡娟. 3 种引种杨树和 3 种乡土杨树苗叶的光合特性比较. 西部林业科学, 2010, 39(3): 14-19.
- [39] 周永斌, 马学文, 姚鹏, 崔建国. 不同生长速度杨树品种的光合生理特性研究. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(3): 336-339.
- [40] 方显瑞. 杨树人工林生态系统碳交换及其环境响应. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [41] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. Functional Ecology, 1994, 8(3): 315-323.
- [42] Noormets A, Chen J Q, Crow T R. Age-dependent changes in ecosystem carbon fluxes in managed forests in northern wisconsin, USA. Ecosystems, 2007, 10(2): 187-203.
- [43] Suleiman A, Crago R. Hourly and daytime evapotranspiration from grassland using radiometric surface temperatures. Agronomy Journal, 2004, 96(2): 384-390.
- [44] 付刚, 沈振西, 张宪洲, 石培礼, 何永涛, 孙维, 武建双, 周宇庭. 利用蒸散比和气温模拟藏北高寒草甸的光能利用效率. 自然资源学报, 2012, 27(3): 450-459.
- [45] Monteith J L. Evaporation and environment. Proceedings of the 19th Symposia of the Society for Experimental Biology. Cambridge: University Press, 1965, 205-234.
- [46] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing; R Foundation for Statistical Computing, 2013.
- [47] 陈效速, 周萌, 郑婷, 张荣菊. 呼伦贝尔草原羊草 (*Leymus chinensis*) 光合速率的季节变化——以鄂温克旗牧业气象试验站为例. 生态学报, 2008, 28(5): 2003-2012.
- [48] Chen X Q, Hu B, Yu R. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. Global Change Biology, 2005, 11(7): 1118-1130.
- [49] Jarvis P, Linder S. Constraints to growth of boreal forests. Nature, 2000, 405(6789): 904-905.
- [50] Baldocchi D D, Xu L K, Kiang N. How plant functional-type, weather, seasonal drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak-grass savanna and an annual grassland. Agricultural and Forest Meteorology, 2004, 123(1/2): 13-39.
- [51] Russell G P, Jarvis P G, Monteith J L. Absorption of radiation by canopies and stand growth// Russell G, Marshall B, Jarvis P G eds. Plant Canopies: Their Growth, Form and Function. Cambridge: Cambridge University Press, 1989, doi: 10.1017/CBO9780511752308.003.
- [52] Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W, Fan S M, Bakwin P S, Daube B C, Bassow S L, Bazzaz F A. Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. Science, 2007, 260(5112): 1314-1317.