

DOI: 10.5846/stxb202103210750

靳川, 李鑫豪, 蒋燕, 徐铭泽, 贾昕, 田赞, 刘鹏, 查天山. 利用叶片荧光参数估算油蒿灌丛群落生态系统生产力. 生态学报, 2022, 42(7): 2899-2909.  
Jin C, Li X H, Jiang Y, Xu M Z, Jia X, Tian Y, Liu P, Zha T S. Estimating ecosystem productivity from leaf chlorophyll fluorescence parameter in *Artemisia ordosica* shrub community. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2899-2909.

## 利用叶片荧光参数估算油蒿灌丛群落生态系统生产力

靳川<sup>1,2</sup>, 李鑫豪<sup>1,2</sup>, 蒋燕<sup>1,2</sup>, 徐铭泽<sup>1,2</sup>, 贾昕<sup>1,2,3</sup>, 田赞<sup>1,2,3</sup>, 刘鹏<sup>1,2,3</sup>, 查天山<sup>1,2,3,\*</sup>

1 北京林业大学水土保持学院, 北京 100089

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 100089

3 北京林业大学水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100089

**摘要:** 生态系统生产力 (GEP) 在全球碳循环中具有重要意义, 但其准确估算仍然是一个挑战。近年来, 叶绿素荧光和冠层 GEP 的关联成为生态学的研究热点, 关系尚不清楚且存在广泛争议。于 2015 年对宁夏盐池毛乌素沙地荒漠灌木油蒿 (*Artemisia ordosica*) 灌丛生态系统碳交换 (NEE) 特征进行连续观测, 使用多通道荧光监测仪对通量贡献区内油蒿叶片的实时荧光 ( $F_s$ ) 和光下荧光 ( $F_m'$ ) 进行原位连续监测, 叶面积指数 (LAI)、归一化植被指数 (NDVI) 以及环境因子同步观测。利用光合有效辐射 (PAR)、LAI 和实际光化学效率 ( $\Phi_{psII}$ ) 等参数构建基于叶绿素荧光的生态系统生产力 ( $GEP_{chlF}$ ) 模型, 探究叶片和冠层尺度不同参数对环境因子波动的响应, 比较分析  $GEP_{chlF}$  和基于涡度相关法监测生态系统生产力 ( $GEP_{ec}$ ) 相关性及其  $GEP_{chlF}$  的适用性。研究发现,  $\Phi_{psII}$  和 NEE 日变化规律一致,  $\Phi_{psII}$ 、 $GEP_{chlF}$  和  $GEP_{ec}$  由 PAR 控制, 受空气温度 ( $T_a$ ) 和饱和水汽压差 (VPD) 调控, 土壤含水量 (SWC) 和  $\Phi_{psII}$  呈显著正相关 ( $P < 0.01$ )。PAR 处于 400—800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,  $GEP_{chlF}$  与  $GEP_{ec}$  线性关系最优, 斜率为 0.627 ( $R^2 = 0.67$ ,  $P < 0.01$ ); 弱光下  $GEP_{chlF}$  的低估可能是由于冠层实际光能拦截率高造成; 强光下  $GEP_{chlF}$  显著高于  $GEP_{ec}$ , 呈非线性关系, 可能是  $GEP_{ec}$  基于夜间温度敏感性所拟合的生态系统呼吸 ( $R_e$ ) 无法预测光呼吸部分所导致。  $GEP_{chlF}$  具有荧光参数的特性, 对环境波动更加敏感, 和环境因子相关性优于  $GEP_{ec}$ 。结果表明, 高辐射、极端温度、高蒸腾和干旱是限制叶片和冠层尺度下油蒿光合过程的主要胁迫因素。本研究构建的荒漠生态系统光合过程模型  $GEP_{chlF}$  能够替代  $GEP_{ec}$  作为一个良好的冠层尺度生态参数, 所提出的空间尺度上推方法可为促进区域可持续发展提供数据支撑和决策参考。

**关键词:** 光合作用; 叶绿素荧光; 生态系统生产力; 叶面积指数

## Estimating ecosystem productivity from leaf chlorophyll fluorescence parameter in *Artemisia ordosica* shrub community

JIN Chuan<sup>1,2</sup>, LI Xinhao<sup>1,2</sup>, JIANG Yan<sup>1,2</sup>, XU Mingze<sup>1,2</sup>, JIA Xin<sup>1,2,3</sup>, TIAN Yun<sup>1,2,3</sup>, LIU Peng<sup>1,2,3</sup>, ZHA Tianshan<sup>1,2,3,\*</sup>

1 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100089, China

2 Yanchi Ecology Research Station of MU US Desert, Beijing 100089, China

3 Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100089, China

**Abstract:** Accurate estimation of gross ecosystem productivity (GEP) remains a challenge despite its importance in the global carbon cycle. Recently, the relationship between chlorophyll fluorescence and canopy GEP becomes an important scientific concern in plant ecology. However, it remains unclear how they are linked at multiple spatial scales across the growing season. In this study, continuous measurements of net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange (NEE) were made in a desert shrub

基金项目: 国家自然科学基金 (32071842, 31901366, 32071843)

收稿日期: 2021-03-21; 网络出版日期: 2021-12-15

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

(*Artemisia ordosica*) ecosystem using eddy covariance (EC) technique from May to October 2015 in Mu Us desert. The real-time fluorescence ( $F_s$ ) and fluorescence under light ( $F_m'$ ) were also measured in situ using the Monitoring-PAM multi-channel fluorometer. Leaf area index (LAI), the normalized difference vegetation index (NDVI), and environmental factors including photosynthetically active radiation (PAR), air temperature ( $T_a$ ), vapor pressure deficit (VPD), soil water content (SWC) and precipitation (PPT) were measured simultaneously within the range of carbon flux contribution. We developed a chlorophyll fluorescence-based model with input variables of photochemical efficiency ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), PAR, and LAI to estimate ecosystem productivity ( $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$ ). We then compared the applicability of  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  with EC-based GEP ( $\text{GEP}_{\text{EC}}$ ) and examined the responses of different parameters to environmental factors at leaf and canopy scales. As a result, the diurnal pattern of  $\Phi_{\text{PSII}}$  was similar to that of NEE, being mainly controlled by PAR and modified positively by  $T_a$  and VPD ( $P < 0.01$ ). The  $\Phi_{\text{PSII}}$  had a significantly positive correlation with SWC ( $P < 0.01$ ). The  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  agreed well with  $\text{GEP}_{\text{EC}}$  when PAR was 400—800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , with a slope of 0.627 ( $R^2 = 0.67$ ,  $P < 0.01$ ). The  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  was likely to be underestimated under low PAR, leading to a high light interception rate of canopy, thus resulting in a low absorbed photosynthetically active radiation (APAR) in the model. The  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  was significantly higher than  $\text{GEP}_{\text{EC}}$  under high PAR and their relationship was nonlinear, which may be due to *Artemisia ordosica* released excessive sunlight energy for photo-respiration, nitrogen metabolism, Miller reaction and other processes. It was noted that photo-respiration was difficult to predict accurately because the daytime ecosystem respiration ( $R_e$ ) was simulated on the basis of nocturnal temperature sensitivity. Compared with  $\text{GEP}_{\text{EC}}$ , chlorophyll fluorescence-derived  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  was more sensitive to environmental fluctuations and had a better relation with environmental factors. Our results confirmed that the  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  from chlorophyll fluorescence-based model could replace  $\text{GEP}_{\text{EC}}$  as a good ecological parameter at canopy scale in consideration of the plant physiological status. We found that excessive radiation, extreme temperature, high transpiration and drought were the main stress factors limiting the photosynthetic process of *Artemisia ordosica* at different spatial scales. The study provides a method for estimating ecosystem productivity under the stressed environmental conditions on the basis of monitoring chlorophyll fluorescence in relation to environmental factors. The present results may scientifically support decision-making for promoting regional sustainable development.

**Key Words:** photosynthesis; chlorophyll fluorescence; gross ecosystem productivity; leaf area index

干旱和半干旱区占中国陆地的一半以上,随着极端气候事件的不断频发,该区荒漠生态系统处于急剧退化的风险中<sup>[1-2]</sup>。荒漠植被对碳收支的贡献不可忽视,在维持全球生态功能稳定方面发挥着至关重要的作用<sup>[3]</sup>。在冠层尺度上,生态系统生产力(gross ecosystem productivity, GEP)作为碳循环的驱动枢纽,代表生态系统通过光合作用将光能转化为化学能的固碳能力<sup>[4]</sup>。涡度相关法可直接监测大气中的碳水交换动态,是目前探究了解生态系统碳循环的主流技术手段之一<sup>[5]</sup>。

叶片内叶绿素分子吸收光能传输到光系统反应中心,转化为光化学能、热能(非光化学猝灭)和叶绿素荧光<sup>[6-7]</sup>。近年来,大量研究发现冠层和景观尺度上观测到的叶绿素荧光与 GEP 密切相关,利用叶绿素荧光反演 GEP 的研究越来越受到重视<sup>[8]</sup>。例如,被广泛用于计算 GEP 的 Monteith 模型,表示为吸收光合有效辐射(absorbed photosynthetically active radiation, APAR)和光能利用效率( $\varepsilon$ )的乘积函数(即  $\text{GEP} = \text{APAR} \times \varepsilon$ )<sup>[9]</sup>。该理论同样适用于叶片尺度,通过叶绿素荧光能够得到叶片尺度的光能利用率,即实际光化学效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ ),这为光合过程的尺度上推提供了技术支持<sup>[10]</sup>。但在冠层尺度上准确估计  $\varepsilon$  和 APAR 是具有挑战性的,因为这些参数可能随生物群落、生理因素和环境条件变化<sup>[11]</sup>。同时,冠层光能截获受其几何结构特征和 PAR 等环境因子影响,冠层垂直分布结构也与叶片生理状态有关<sup>[12]</sup>。然而,荒漠生态系统的植被单一且稀疏,没有复杂的冠层结构,这一问题得以很好的简化。

近年来,脉冲振幅调制(pulse amplitude modulation, PAM)荧光测量技术被大量应用于荒漠植物的原位连

续监测,可准确探测叶片的长期光合生理状态,帮助找出关键性环境胁迫因子,从而在叶片尺度上揭示荒漠植物的生理可塑性<sup>[13]</sup>。在冠层尺度上,GEP 是认识区域碳循环和碳收支的基础,气候变化影响碳循环,而碳循环过程又可反馈于气候,这一动态过程对于理解荒漠生态系统稳定性具有重要意义<sup>[14]</sup>。有研究报道指出,太阳诱导叶绿素荧光(solar induced fluorescence, SIF)和 GEP 呈线性相关<sup>[11,15]</sup>,但也有人认为 SIF 和 GEP 之间并非严格线性<sup>[16]</sup>。关于这一广泛争议,或许可以从叶片尺度叶绿素荧光和冠层尺度 GEP 的关系中找到解释。因此,建立一种基于叶片叶绿素荧光技术来估算 GEP 的方法是十分必要的,可为探究地区碳收支提供一种新方法,同时也填补了相关研究的空白<sup>[17]</sup>。

本研究采用涡度相关法对宁夏盐池毛乌素沙地荒漠灌木油蒿(*Artemisia ordosica*)群落生态系统碳交换(net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange, NEE)进行监测,在通量贡献区内使用 MONITORING-PAM 多通道荧光监测仪对油蒿叶绿素荧光进行原位连续观测,对叶面积指数(leaf area index, LAI)和环境因子同步进行定期或连续观测。选取 PAR、LAI 和  $\Phi_{\text{PSII}}$  等参数构建基于叶绿素荧光的 GEP 估算模型(GEP<sub>ChlF</sub>),比较分析 GEP<sub>ChlF</sub> 与涡度相关法监测生态系统生产力(GEP<sub>EC</sub>)之间的相关性,探究在叶片和冠层尺度下光合过程对环境变量的响应。拟解决科学问题:(1)建立基于叶片叶绿素荧光的 GEP 相关估算模型,为获取荒漠灌木生态系统能量交换过程信息提供技术手段;(2)分析油蒿  $\Phi_{\text{PSII}}$ 、GEP<sub>ChlF</sub> 和 GEP<sub>EC</sub> 的实时动态,探究叶片和冠层尺度光合过程对环境波动的响应,为找出荒漠灌木的限制环境因子提供相关理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样地概况

本研究地点位于宁夏盐池荒漠生态系统国家定位观测研究站点(37°04′—38°10′N, 106°30′—107°47′E, 海拔 1550 m),地处毛乌素沙地南缘,东临黄土高原,是半干旱区和干旱区典型的过渡生态交错带。研究区属中温带大陆性季风气候,年均气温为 8.3℃,年均昼夜温差可达 25℃。降雨分布不均,年降雨量为 284 mm,年潜在蒸散量为 2024 mm。研究区盛行西北风,年均风速为 2.6 m/s,土壤密度为 1.54 g/cm<sup>3</sup>,以黑垆土和风沙土为主。观测期内,样地植被以荒漠灌木油蒿为主,相对覆盖度达 75%,油蒿通常 4 月末开始萌发,7—8 月积累生物量达到最大,10 月初开始枯萎凋落。

### 1.2 研究方法

本试验选取荒漠灌木油蒿为研究对象,以样地涡度相关通量塔(6.2 m)为中心,设置 100 m×100 m 的通量贡献区,在该范围内的东西和南北方向,间隔 20 m 各布设 6 条样线,样线间 36 个交点作为 LAI 的测量点位。在通量贡献区内,选择地势平坦 50 m×50 m 的区域(距离通量塔向东 30 m)作为叶绿素荧光观测样地,选择 5 株长势良好有代表性(冠幅直径约为 70.6 cm,高度约为 40.4 cm)的油蒿作为样本植株,进行叶绿素荧光的长期原位连续监测。1 株油蒿样株距荧光仪主机 2 m,其余 4 株分别位于荧光仪主机东南西北 4 个方向的 20 m 处。观测期内,环境因子由通量塔上配备的微气象观测系统进行同步监测,定期拍摄照片进行物候期观测,周期为 7 d。油蒿萌芽期(4 月 15 日—5 月 5 日),展叶期(5 月 6 日—6 月 30 日),开花结实期(7 月 1 日—9 月 25 日),落叶期(9 月 26 日—10 月 20 日)。

#### 1.2.1 叶绿素荧光观测与计算

于 2015 年 5 月 20 日至 10 月 4 日,使用多通道荧光监测仪(MONITORING-PAM2000, Walz, Effeltrich, Germany)对 5 株油蒿样株进行 24 h 连续监测,测量间隔时间为 30 min。使用荧光探头(MONI-head)的特制叶夹固定 2 到 3 簇叶片,调整叶夹方位使其能在白天光照下不受探头阴影影响,每天检查叶片状态,及时调整更换。监测荧光参数包括实时荧光( $F_s$ )和光下荧光( $F_m'$ ),使用 WinControl-3 对原始数据进行批量处理,采用极限检查筛选法将低于 100 的  $F_m'$  和  $F_s$  的删除,并采用线性内插法插补缺失数据。根据 Kramer 公式计算  $\Phi_{\text{PSII}}$ <sup>[18]</sup>:

$$\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m' \quad (1)$$

### 1.2.2 生态系统碳交换观测与计算

NEE 由通量塔的三维超声风速仪 (CSAT-3, Campbell Scientific, USA) 和闭路式红外气体分析仪 (LI-7200, LI-COR, USA) 测量, 湍流脉动信号采样频率为 10 Hz。原始数据通过 EddyPro 软件 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) 计算出 30 min 的 NEE, 主要处理过程包括剔除异常峰值<sup>[19]</sup>、旋转二维坐标轴<sup>[20]</sup>、校正延迟和频率损耗<sup>[21]</sup>、去除趋势等步骤<sup>[22]</sup>。采用中位数算法进行数据筛选和异常值的去除。对由于仪器故障、数据采集和数据剔除等原因造成的缺失数据 (占比 4.92%) 进行插补, 对短时间内的 (<2 h) 缺失采用线性内插法<sup>[23]</sup>, 对长时间缺失采用昼夜平均法<sup>[24]</sup>。生态系统呼吸 ( $R_e$ ) 和温度的时间变化关系采用如下模型<sup>[25]</sup>:

$$R_e = R_{ref} \times \exp \left[ E_0 \left( \frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_a - T_0} \right) \right] \quad (2)$$

式中,  $T_0$  为在  $-46.02$  °C 的回归常数,  $T_{ref}$  为 15 °C,  $R_{ref}$  为温度在  $T_{ref}$  时  $R_e$  的速率,  $E_0$  为  $R_e$  的温度敏感性。连续 15 天时间窗下的夜间数据将产生一个  $E_0$  的单序列估计, 用于计算全天  $R_e$ 。

### 1.2.3 叶面积指数和植被指数的测定与计算

使用冠层分析仪 (LAI-2000, LI-COR, USA) 在 36 个测量点位进行 LAI 的观测, 观测周期为 7 d 左右。为保证观测条件稳定一致, 观测时间需在日出或日落前后, 此时无阳光直射。测量时选用冠层分析仪的单系统模式, 首先在冠层上方 2 m 处进行标零, 在冠层下方重复测量 4 次后得到 LAI。每个测量点重复 2 次, 样地内 LAI 为 72 个测量值的平均值。本文使用太阳辐射、入射光合有效辐射和反射光合有效辐射计算归一化植被指数 (normalized difference vegetation index, NDVI)<sup>[26-27]</sup>。红外波段的反射率 ( $R_{VIS}$ ) 为:

$$R_{VIS} = \frac{PAR_{out}}{PAR_{in}} \quad (3)$$

式中,  $PAR_{in}$ 、 $PAR_{out}$  分别表示入射和反射光合有效辐射, 红外波段和近红外波段入射部分可表示为:

$$VIS_{in} = 0.45Rg \quad (4)$$

$$NIR_{in} = 0.55Rg \quad (5)$$

式中,  $VIS_{in}$ 、 $NIR_{in}$  分别表示红外波段入射和近红外波段入射,  $Rg$  为太阳辐射。反射部分可表示为:

$$VIS_{out} = R_{VIS} VIS_{in} \quad (6)$$

$$NIR_{out} = Rg_{out} - VIS_{out} \quad (7)$$

式中,  $VIS_{out}$ 、 $NIR_{out}$  分别表示红外波段反射和近红外波段反射,  $Rg_{out}$  为太阳辐射反射。计算近红外波段反射率 ( $R_{NIR}$ ) 和 NDVI<sup>[26-27]</sup>:

$$R_{NIR} = \frac{NIR_{out}}{NIR_{in}} \quad (8)$$

$$NDVI = \frac{R_{NIR} - R_{VIS}}{R_{NIR} + R_{VIS}} \quad (9)$$

使用 9:00—16:00 的辐射平均值计算 NDVI, 采用线性内插法计算得出每天的 LAI。

### 1.2.4 环境因子的观测与计算

PAR 由荧光仪测量, 空气温度 ( $T_a$ ) 和相对湿度 (relative humidity, RH) 由通量塔上安装的温湿度传感器 (HMP155A, Vaisala, Vantaa, Finland) 测得, 采用式 (10) 和式 (11) 计算饱和水汽压差 (vapor pressure deficit, VPD)<sup>[28]</sup>:

$$VPD = e - e \times RH / 100 \quad (10)$$

$$e = \exp(17.27 \times T_a / 237.3 + T_a) \quad (11)$$

式中,  $e$  为饱和空气压力。土壤含水量 (soil water content, SWC) 由样地内的土壤温湿度传感器 (ECH2O-5TE, Decagon Devices, Pullman, WA, USA) 测定, 布设深度为 30 cm。降雨量 (precipitation, PPT) 由样地空旷地处的翻斗式雨量筒 (TE525W, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) 测定, 所有环境因子观测间隔为

30 min。

### 1.2.5 叶绿素荧光推演冠层光合的计算

叶片光合可表示为 APAR 与  $\varepsilon$  的乘积<sup>[9]</sup>,同时假设固定 1 mol 的  $\text{CO}_2$  需要传递 4 mol 电子<sup>[29]</sup>,在叶片尺度下有:

$$P_l = 4\text{ETR} = 4\text{PAR} \times f \times \alpha_1 \times \Phi_{\text{PSII}} = \text{APAR} \times \varepsilon_1 \quad (12)$$

式中,  $P_l$  为叶片固碳速率, ETR 为表观电子传递速率,  $\varepsilon_1$  为叶片尺度的光能转换效率, PAR 为光合有效辐射,  $f$  为植物光系统 II 吸收光子的比例,  $\Phi_{\text{PSII}}$  为实际光化学效率。假设植物吸收的光能被两个光系统均分 ( $f$  为 0.5),  $\alpha_1$  为植物的经验性吸光系数, 通常为 0.84。同样的, 在冠层尺度下有<sup>[9,25]</sup>:

$$\text{GEP} = \text{NEP} + R_e = -\text{NEE} + R_e = \text{APAR} \times \varepsilon_c \quad (13)$$

$\text{GEP}_{\text{EC}}$  由式(13)计算, 式中 GEP 为冠层尺度生态系统生产力,  $\varepsilon_c$  为冠层尺度的光能转换效率, NEP 为生态系统净生产力, NEE 为生态系统净碳交换,  $R_e$  为生态系统呼吸。样地内物种单一且冠层结构简单, 假设叶片和冠层尺度的 APAR 不变, 光能转换效率  $\varepsilon_1$  和  $\varepsilon_c$  相等<sup>[4]</sup>。由于光系统 II 光化学反应过程是 GEP 的唯一能量来源, 构建油蒿叶片-冠层尺度光合过程关系式:

$$\frac{P_l}{\text{GEP}} = \text{LAI} \times c \quad (14)$$

式中, LAI 为叶面积指数, 由于其数值是相对的, 不能用来直接将两个尺度进行比较。因此, 需要叶片和冠层尺度之间的校正系数 ( $c$ )<sup>[4]</sup>, 由式(15)计算得出:

$$c = \frac{4\text{PAR} \times f \times \alpha_l \times \Phi_{\text{PSII}}}{(R_e - \text{NEE}) \times \text{LAI}} \quad (15)$$

根据生长季半小时数据求得的  $c$  值, 在 PAR 处于  $550\text{--}650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  的离散程度最低 ( $c=0.04$ ), 此处光强接近白天平均值(图 1), 本研究将  $c$  值定为 0.04。因此  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  关系式由式(16)得出:

$$\text{GEP}_{\text{ChIF}} = \frac{P_l}{\text{LAI} \times c} = \frac{4\text{PAR} \times f \times \alpha_l \times \Phi_{\text{PSII}}}{0.04\text{LAI}} \quad (16)$$

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子的季节动态

PPT 计算日总值, 其他环境因子计算日均值。PAR 日均值最高  $618.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (6 月 11 日), 最低  $46.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (9 月 28 日)。  $T_a$  和 VPD 趋势相近, 呈先升高后降低趋势,  $T_a$  日均值最高  $27.2 \text{ }^\circ\text{C}$  (7 月 28 日), 最低  $6.5 \text{ }^\circ\text{C}$  (10 月 1 日), VPD 日均值最高  $2.56 \text{ kPa}$  (7 月 27 日), 最低  $0.04 \text{ kPa}$  (9 月 28 日)。观测前期 SWC 持续下降, 在 3 次 PPT 达到  $20 \text{ mm}$  降雨事件后明显升高, 日均值最低  $0.06 \text{ m}^3/\text{m}^3$  (7 月 23 日), 最高  $0.16 \text{ m}^3/\text{m}^3$  (9 月 9 日), 观测期内 PPT 总计  $185.7 \text{ mm}$ 。

### 2.2 参数的动态及 $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$ 和 $\text{GEP}_{\text{EC}}$ 的相关性

从日间动态来看,  $\Phi_{\text{PSII}}$  和 NEE 趋势基本一致,  $\Phi_{\text{PSII}}$  谷值在 11:00—14:00 附近, NEE 谷值在 10:00—16:00 附近。在 6 月和 9 月出现的连续阴天时间内,  $\Phi_{\text{PSII}}$  和 NEE 均无明显日间低值。从季节动态来看,  $\text{GEP}_{\text{ChIF}}$  和  $\text{GEP}_{\text{EC}}$  在生长季前期和末期趋势基本一致。在生长旺

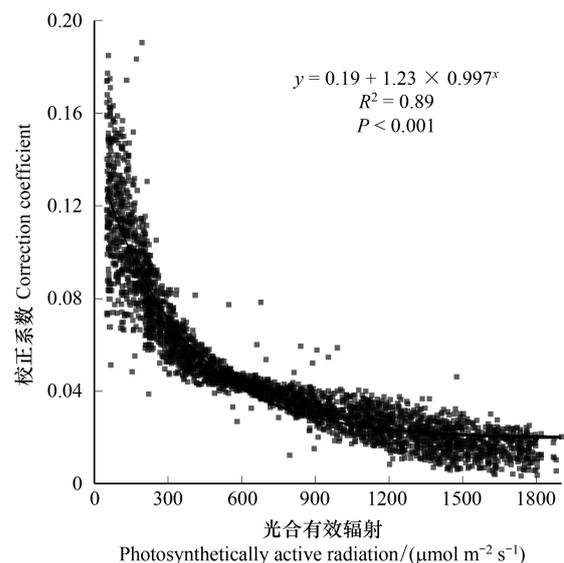


图 1 校正系数与光合有效辐射的关系

Fig.1 The correlation between correction coefficient and photosynthetically active radiation

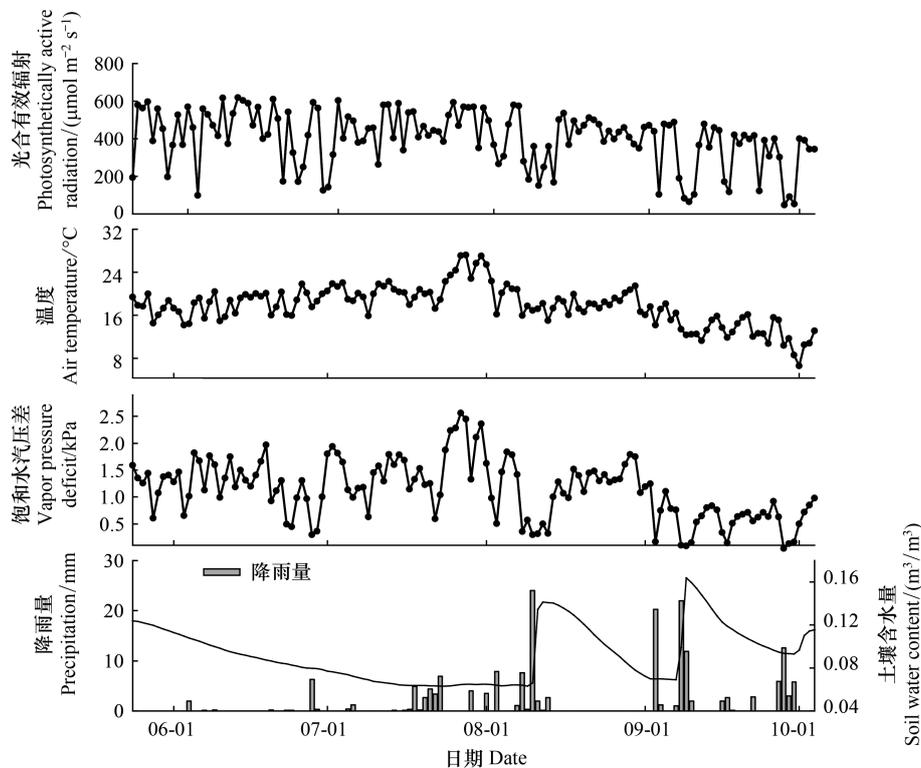


图2 样地环境因子的季节动态

Fig.2 Dynamics in environmental factors from May 20 to October 4 in the sample plot of *Artemisia ordosica* in Mu Us desert

盛的7月,  $GEP_{ChIF}$  明显高于  $GEP_{EC}$ 。  $GEP_{ChIF}$  最高  $4.11 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (6月11日), 最低  $0.37 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (9月30日)。  $GEP_{EC}$  最高  $4.18 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (8月20日), 最低  $0.30 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (9月29日)。 LAI 和 NDVI 趋势相似, 均呈现先增高后降低的趋势。 LAI 最高  $1.57 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (8月18日), 最低  $0.78 \text{ m}^2/\text{m}^2$  (10月4日)。 NDVI 最高  $0.36$  (9月5日), 最低  $0.25$  (5月23日)。

PAR <  $400 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  时,  $GEP_{ChIF}$  和  $GEP_{EC}$  的拟合斜率为 2.31,  $R^2 = 0.39$ ; PAR 在  $400\text{--}800 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  时, 拟合斜率为 0.627,  $R^2 = 0.67$ ; PAR >  $800 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  时,  $GEP_{ChIF}$  和  $GEP_{EC}$  呈非线性关系,  $R^2 = 0.08$ , 离散程度大(图4)。

### 2.3 不同尺度光合参数与环境因子和植被参数的关系

$\Phi_{PSII}$  和 PAR、 $T_a$ 、VPD 负相关 ( $R^2 = 0.23$ ;  $R^2 = 0.08$ ;  $R^2 = 0.13$ ,  $P < 0.01$ ), 和 SWC 正相关 ( $R^2 = 0.08$ ,  $P < 0.01$ );  $GEP_{EC}$  和 PAR、VPD 正相关 ( $R^2 = 0.25$ ;  $R^2 = 0.07$ ,  $P < 0.01$ );  $GEP_{ChIF}$  和 PAR、 $T_a$ 、VPD 正相关 ( $R^2 = 0.91$ ;  $R^2 = 0.20$ ;  $R^2 = 0.47$ ,  $P < 0.01$ ), 相比  $\Phi_{PSII}$  和  $GEP_{EC}$ ,  $GEP_{ChIF}$  对环境波动响应的变化幅度更大(图5)。  $GEP_{EC}$  和 NDVI 正相关 ( $R^2 = 0.41$ ,  $P < 0.01$ ),  $GEP_{ChIF}$  和 LAI、NDVI 正相关 ( $R^2 = 0.19$ ;  $R^2 = 0.34$ ,  $P < 0.01$ ) (图6)。

## 3 讨论

### 3.1 叶片和冠层尺度光合过程的关联性

目前, 已有大量研究证明通过 SIF 方法得到的 GEP 与涡度相关法的误差极小, 线性拟合斜率接近 1 且截距在 0 附近<sup>[4]</sup>。另外, 研究指出  $\Phi_{PSII}$  与冠层尺度 SIF 的一致性要远优于其他荧光参数<sup>[30]</sup>, 说明  $\Phi_{PSII}$  可作为衡量叶片尺度光能转换效率的合适参数, 为估算冠层 GEP 提供可行性。研究发现, 油蒿叶片和冠层尺度光合过程存在显著关系, 其关系强弱随物候期和环境条件而变化, 在日间和季节尺度上分别体现(图3、4)。

本研究没有涉及阳光、遮阴和半遮阴等不同冠层方位的叶片样本, 即使荒漠灌木冠层结构单一, 但其光能

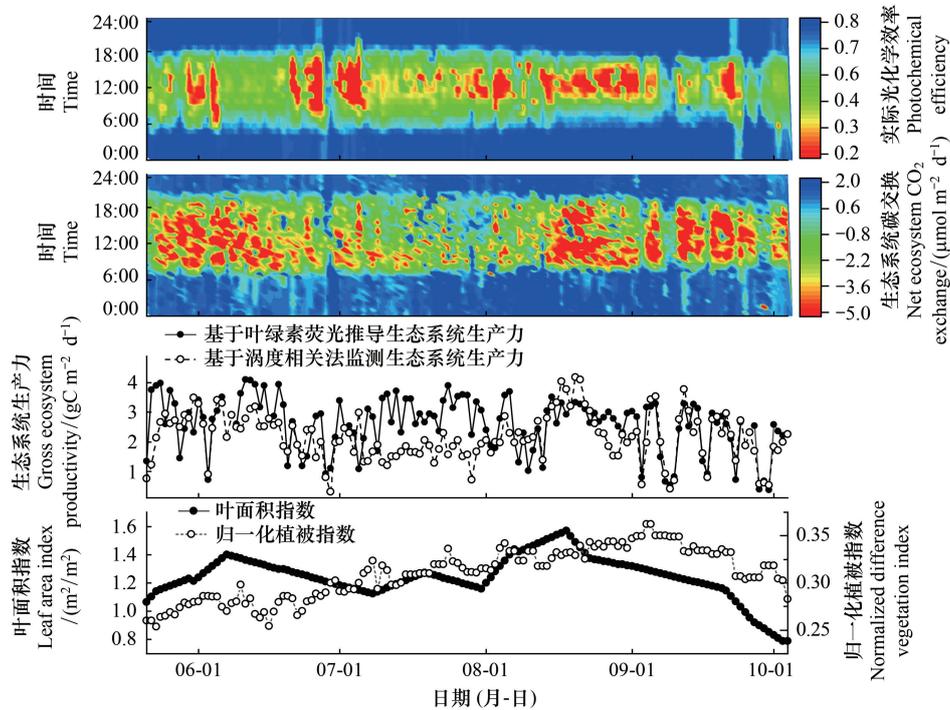


图3 光合参数和植被参数的季节动态

Fig.3 Dynamics in photosynthetic and vegetation parameters from May 20 to October 4 in the sample plot of *Artemisia ordosica* in Mu Us desert

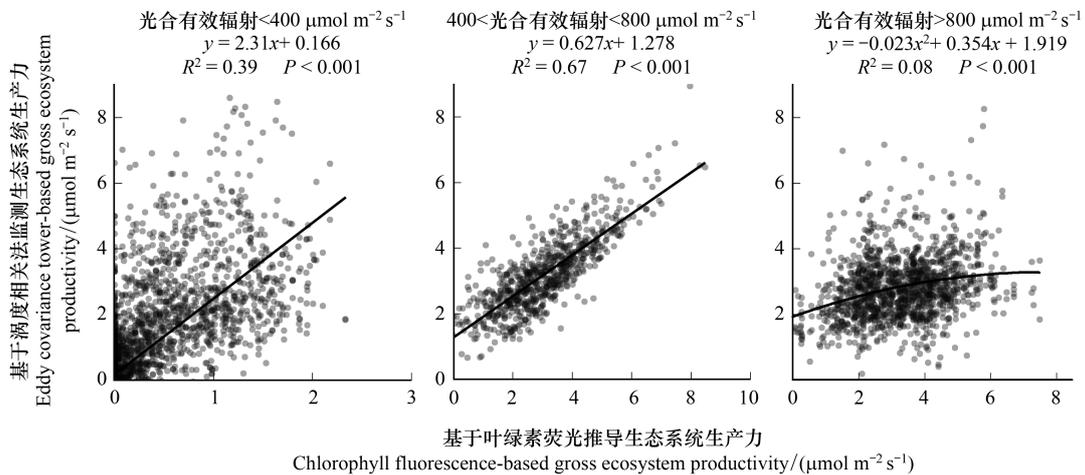


图4 基于叶绿素荧光推导和涡度相关监测生态系统生产力的相关关系

Fig.4 The correlation between chlorophyll fluorescence-based and eddy covariance-based gross ecosystem productivity

传输分配在弱光下依然存在一定的空间异质性<sup>[12]</sup>。另外,叶绿素荧光方法实际上仅能反映叶片表皮层下有限的区域面积,然而气体交换法反映的是整个叶片横截面积的总和,无论光线能否抵达叶片内部。就叶片尺度而言,吸光系数  $\alpha_1$  并不是常数,事实上会随着光强降低而增加<sup>[31]</sup>。因此,模型中 APAR 则低于实际值,最终导致弱光下  $GEP_{ChlF}$  的低估(图4)。高光强条件下,  $GEP_{ChlF}$  明显高于  $GEP_{EC}$ (图4),可能是由于油蒿出现了光抑制现象,导致模型中  $\epsilon$  高于实际值。另外,植物光系统 II 除了增加热耗散等调节机制,过剩光能还可用于光呼吸、氮代谢和米勒反应等过程,避免植物光合器官灼伤<sup>[32-34]</sup>。 $GEP_{EC}$  是由基于夜间 NEE 温度敏感性得出

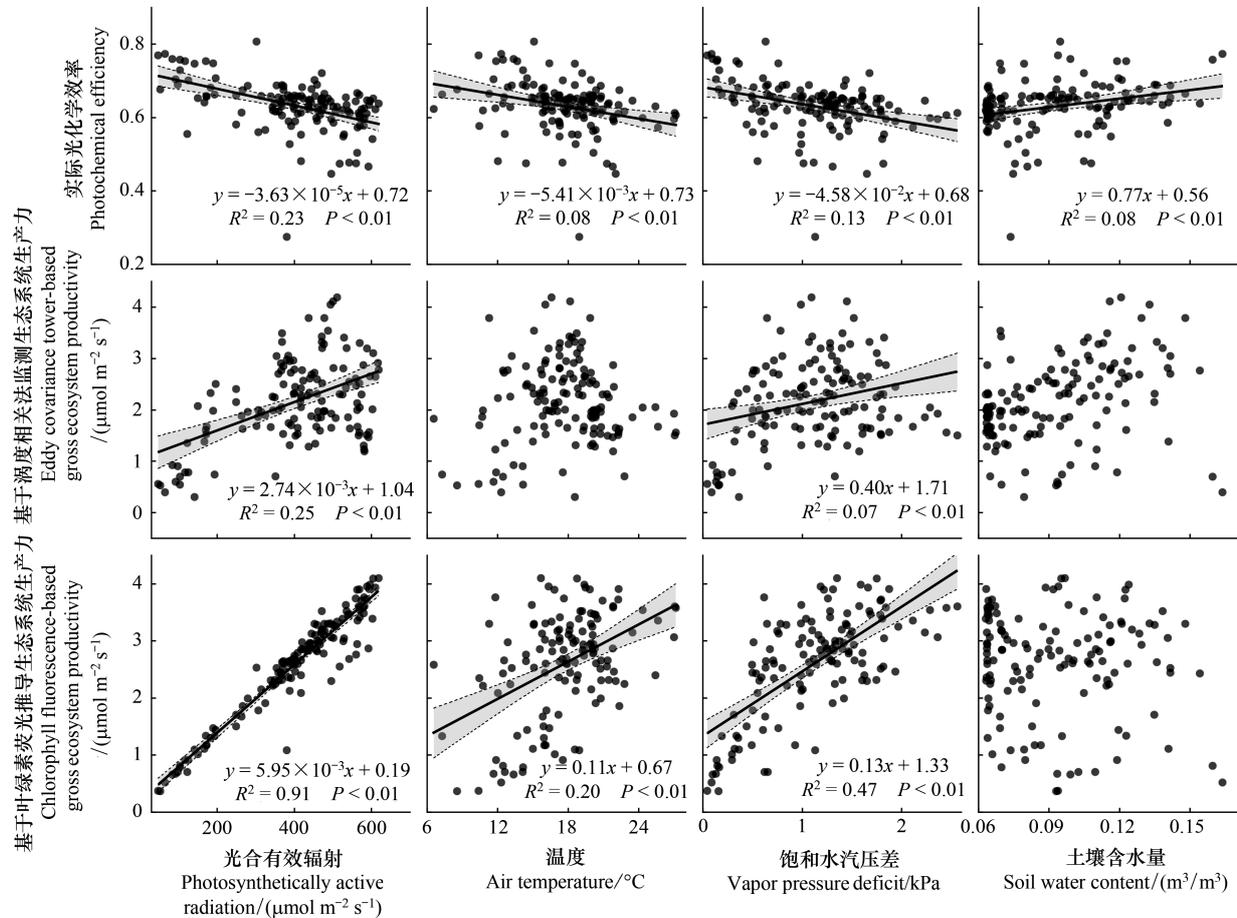


图5 油蒿光合参数与环境因子的关系

Fig.5 Relationship between environmental factors and photosynthetic parameters in *Artemisia ordosica* during the whole growing season

$R_e$ 的基础上计算的,无法将上述能量分配组分估算在内,然而本研究模型  $GEP_{ChIF}$  却可以。 $GEP_{ChIF}$  和  $GEP_{EC}$  之间表现出明显季节差异,7月  $GEP_{ChIF}$  高于  $GEP_{EC}$  (图3)。从物候考虑,此时油蒿处于长势旺盛的繁殖期,叶绿素含量以及叶功能性状处于最佳状态,对过剩光能的耗散能力增强且不易产生光抑制<sup>[6]</sup>,流入油蒿光化学过程的能量相当一部分进行了耗散。更有研究指出,此时期油蒿  $\Phi_{PSII}$  随 PAR 日变化斜率的绝对值也呈现大幅下降趋势<sup>[35]</sup>。

本研究模型  $GEP_{ChIF}$  和环境因子的相关性更优,对环境波动更加敏感(图6),有助于全面了解荒漠生态系统的丰富特性<sup>[36-37]</sup>。同时, $GEP_{ChIF}$  和  $GEP_{EC}$  与 LAI 和 NDVI 的相关性也表明了植物物候对于生态系统碳循环的重要影响<sup>[38]</sup>。有关研究利用 NDVI 日变化估算 APAR,但由于观测存在误差和噪声,且观测区域的覆盖面积也在一定程度上受到限制,都会导致 APAR 偏离实际值<sup>[39]</sup>。本研究选取 LAI 作为冠层结构参数,采集样点数量充足且分布区域范围合理,因此能够充分代表实际情况。

### 3.2 叶片和冠层尺度光合过程对环境波动的响应

$\Phi_{PSII}$  表征光系统 II 反应中心光能转换的效率,对叶片自身生理和外界环境状态变化非常敏感<sup>[40]</sup>。在日尺度上,PAR 较高时  $\Phi_{PSII}$  呈现非光化学猝灭现象(图3),反映了油蒿的光保护机制,大量过剩光能通过热能形式耗散以避免叶绿体类囊体薄膜过分激发<sup>[33]</sup>。夜间  $\Phi_{PSII}$  逐渐增加,黑暗条件下油蒿可进行充分暗适应。因此,可将夜晚  $F_m'$  和  $F_s$  分别视为暗适应最大荧光( $F_m$ ) 和暗适应最小荧光( $F_0$ ),此时  $\Phi_{PSII}$  就可看作最大光化学效率( $F_v/F_m$ )<sup>[35]</sup>。 $F_v/F_m$  反映植物光系统的潜在光合能力,是表征光合单元机构健康状况的重要指标且不

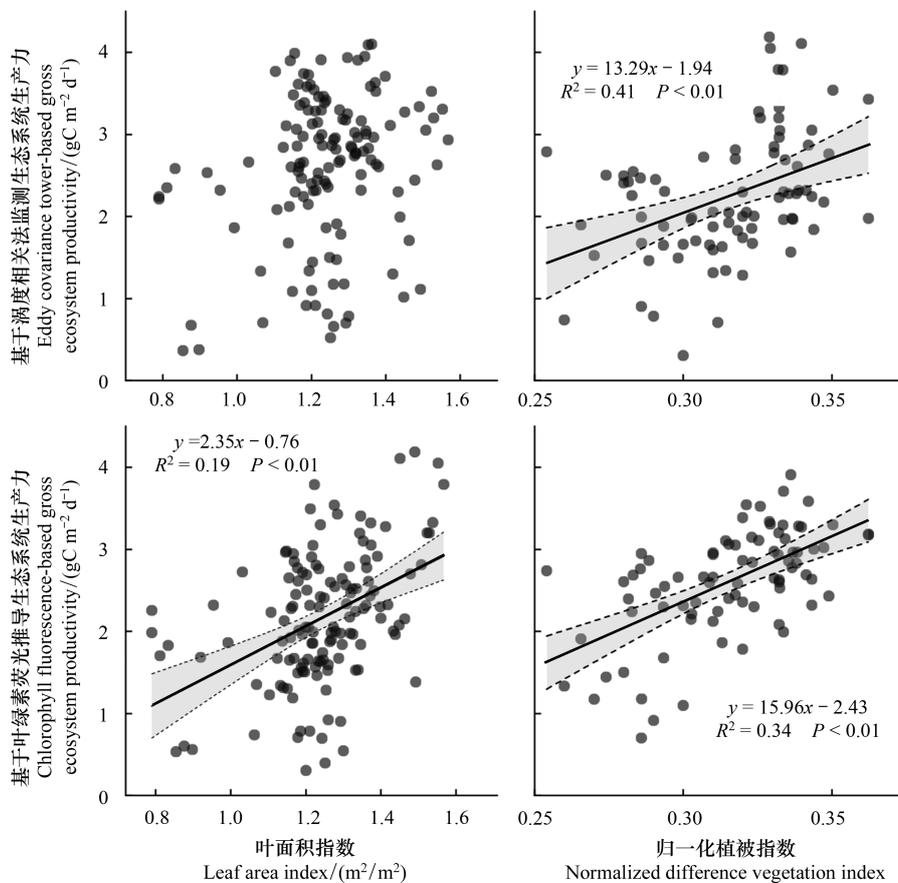


图 6 生态系统生产力与植被参数的关系

Fig. 6 Relationship between vegetation parameters and gross ecosystem productivity during the whole growing season

受物种影响<sup>[7]</sup>。健康状态植物的  $F_v/F_m$  通常处于 0.70 以上, 研究指出 0.44 可作为植物是否受到严重抑制的临界参考值<sup>[41]</sup>。在季节尺度上, 油蒿  $F_v/F_m$  在 0.65—0.85 之间波动, 除了在生长季末期伴随气温骤降出现的短期低值情况(图 3)。因此, 本研究认为处于生长旺盛期的油蒿能够通过光系统 II 的不断调整和自我修复保持叶片光合生理的健康状态, 具有一定的适应和恢复力, 从而维持油蒿灌丛生态系统固碳过程的稳定。

荒漠生态系统气候条件恶劣, 光照往往远超植物光合所需, 高辐射是该区常见的环境胁迫<sup>[1]</sup>。 $\Phi_{PSII}$  随 PAR 增加而降低, 过低  $\Phi_{PSII}$  不易维持光能转换和暗反应过程, 长时间易产生光抑制现象并造成光系统损伤<sup>[40]</sup>。然而随 PAR 增加,  $GEP_{ChlF}$  和  $GEP_{EC}$  并没有出现抑制现象, 证明油蒿光系统 II 对高辐射具有一定耐受能力, 其针形叶片在形态学上为抵抗高辐射提供了可能<sup>[42]</sup>。荒漠地区昼夜温差大, 极端温度能够通过抑制叶绿体天线蛋白酶的活性影响植物的光合生理状态<sup>[43]</sup>。低温条件下,  $GEP_{ChlF}$  和  $GEP_{EC}$  的低值出现, 表明低温对油蒿光合过程产生抑制(图 3)。研究指出, 油蒿可利用原生质层的抗凝结性增加胞内渗透压, 从而延缓代谢速率应对低温胁迫<sup>[13, 44]</sup>。水分是保证植物生长发育的关键, 荒漠地区水资源匮乏, 干旱经常发生。在高 VPD 和低 SWC 条件下, 油蒿调节气孔导度控制蒸腾速率以延缓水分流失, 同时不可避免增加了跨类囊体质子梯度<sup>[45—46]</sup>, 最终导致  $\Phi_{PSII}$  降低(图 5)。然而  $GEP_{ChlF}$  和  $GEP_{EC}$  却没有受到 VPD 和 SWC 的限制, 认为油蒿调整其光合资源利用策略, 提高水分利用效率以保证光合速率维持稳定, 同时也证明具备发达茂密根系的油蒿对土壤干旱和空气干燥有着较高的耐受性<sup>[42—43]</sup>。综上所述, 高辐射、极端温度和水分亏缺是限制油蒿叶片和冠层尺度光合过程的主要环境胁迫, 油蒿能够通过光系统 II 调整和修复、资源利用策略的优化等维持光合生理状态和光合固碳能力的长期稳定, 油蒿可作为荒漠地区植被恢复的先锋物种。

## 4 结论

本研究将叶片荧光和冠层光合相结合,提出一种光合过程尺度上推的新方法,今后可为促进区域可持续发展提供数据支撑和决策参考。选用 PAR、LAI 和  $\Phi_{PSII}$  等参数构建的  $GEP_{ChIF}$  能够替代  $GEP_{EC}$ , 作为一个冠层尺度的生态参数,主要结论如下:

(1) 作为冠层尺度生态系统碳循环的指标,  $GEP_{ChIF}$  具有叶绿素荧光参数的特性,对环境波动更加敏感,和环境因子相关性优于  $GEP_{EC}$ 。

(2) PAR 处于 400—800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,  $GEP_{ChIF}$  与  $GEP_{EC}$  线性关系最好;弱光条件下,冠层的高光能拦截率可能导致  $GEP_{ChIF}$  低估;强光条件下,  $GEP_{ChIF}$  显著高于  $GEP_{EC}$  且呈非线性关系,可能是  $GEP_{EC}$  基于夜间温度敏感性所拟合出的  $R_e$  偏低,无法预测光呼吸等过程所导致。

(3) 高辐射、极端温度和水分亏缺是限制油蒿叶片和冠层尺度光合过程的主要环境胁迫,在荒漠波动环境状态下,处于生长旺盛期的油蒿能够通过光系统 II 的不断调整和自我修复保持叶片光合生理的健康状态,维持生态系统固碳过程的稳定。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] 张煜星. 中国荒漠化气候类型的分布. 干旱区研究, 1998, 15(2): 46-50.
- [ 2 ] Huang J P, Yu H P, Dai A G, Wei Y, Kang L T. Drylands face potential threat under 2°C global warming target. *Nature Climate Change*, 2017, 7(6): 417-422.
- [ 3 ] 何学敏, 吕光辉, 秦璐, 李岩, 杨晓东, 杨建军, 于恩涛. 荒漠杜加依林冠层水热变化及  $\text{CO}_2$  交换特征. *生态学报*, 2019, 39(3): 1052-1062.
- [ 4 ] Yang H L, Yang X, Zhang Y G, Heskell M A, Lu X L, Munger J W, Sun S C, Tang J W. Chlorophyll fluorescence tracks seasonal variations of photosynthesis from leaf to canopy in a temperate forest. *Global Change Biology*, 2017, 23(7): 2874-2886.
- [ 5 ] 宋涛, 修天阳, 孙扬, 王跃思. 城市复杂环境下涡度相关通量观测的适用性分析. *环境科学学报*, 2014, 34(5): 1089-1098.
- [ 6 ] Ruban A V. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiology*, 2016, 170(4): 1903-1916.
- [ 7 ] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444-448.
- [ 8 ] 纪梦豪, 唐伯惠, 李召良. 太阳诱导叶绿素荧光的卫星遥感反演方法研究进展. *遥感技术与应用*, 2019, 34(3): 455-466.
- [ 9 ] Monteith J L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, 1977, 281(980): 277-294.
- [ 10 ] 赵会杰, 邹琦, 于振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用. *河南农业大学学报*, 2000, 34(3): 248-251.
- [ 11 ] Frankenberg C, Fisher J B, Worden J, Badgley G, Saatchi S S, Lee J E, Toon G C, Butz A, Jung M, Kuze A, Yokota T. New global observations of the terrestrial carbon cycle from GOSAT: patterns of plant fluorescence with gross primary productivity. *Geophysical Research Letters*, 2011, 38(17): L17706.
- [ 12 ] 姚文秀, 赵成章, 陈静, 王建良, 李群, 张伟涛. 张掖湿地旱柳冠层内垂直层次光截获与叶片光合生理特性的关系. *生态学杂志*, 2018, 37(5): 1334-1340.
- [ 13 ] 靳川, 蒋燕, 李鑫豪, 徐铭泽, 高圣杰, 魏宁宁, 贾昕, 田赞, 查天山. 毛乌素沙地油蒿光系统 II 多时间尺度的环境响应特征. *农业工程学报*, 2021, 37(2): 152-160.
- [ 14 ] Jia X, Zha T S, Gong J N, Wang B, Zhang Y Q, Wu B, Qin S G, Peltola H. Carbon and water exchange over a temperate semi-arid shrubland during three years of contrasting precipitation and soil moisture patterns. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 228-229: 120-129.
- [ 15 ] Yang X, Tang J W, Mustard J F, Lee J E, Rossini M, Joiner J, Munger J W, Kornfeld A, Richardson A D. Solar-induced chlorophyll fluorescence that correlates with canopy photosynthesis on diurnal and seasonal scales in a temperate deciduous forest. *Geophysical Research Letters*, 2015, 42(8): 2977-2987.
- [ 16 ] Lee J E, Berry J A, Van Der Tol C, Yang X, Guanter L, Damm A, Baker I, Frankenberg C. Simulations of chlorophyll fluorescence incorporated into the Community Land Model version 4. *Global Change Biology*, 2015, 21(9): 3469-3477.
- [ 17 ] 刘俊杰. 围封对祁连山高寒草甸优势物种和植物群落光合特性的影响及生产力模拟研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [ 18 ] Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, Edwards G E. New fluorescence parameters for the determination of  $Q_A$  redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, 79(2): 209.
- [ 19 ] Vickers D, Mahrt L. Quality control and flux sampling problems for tower and aircraft data. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 1997, 14(3): 512-526.

- [20] 邵绪强, 刘艺林, 杨艳, 林丽娜. 流体的旋涡特征提取方法综述. 图学学报, 2020, 41(5): 687-701.
- [21] Fan S M, Wofsy S C, Bakwin P S, Jacob D J, Fitzjarrald D R. Atmosphere-biosphere exchange of CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> in the central Amazon forest. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 1990, 95(D10): 16851-16864.
- [22] 陈世苹, 游翠海, 胡中民, 陈智, 张雷明, 王秋风. 涡度相关技术及其在陆地生态系统通量研究中的应用. 植物生态学报, 2020, 44(4): 291-304.
- [23] Papale D, Reichstein M, Aubinet M, Canfora E, Bernhofer C, Kutsch W, Longdoz B, Rambal S, Valentini R, Vesala T, Yakir D. Towards a standardized processing of net ecosystem exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. Biogeosciences, 2006, 3(4): 571-583.
- [24] 徐自为, 刘绍民, 徐同仁, 王介民. 涡动相关仪观测蒸散量的插补方法比较. 地球科学进展, 2009, 24(4): 372-382.
- [25] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. Functional Ecology, 1994, 8(3): 315-323.
- [26] Huemmrich K F, Black T A, Jarvis P G, McCaughey J H, Hall F G. High temporal resolution NDVI phenology from micrometeorological radiation sensors. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 1999, 104(D22): 27935-27944.
- [27] Wilson T B, Meyers T P. Determining vegetation indices from solar and photosynthetically active radiation fluxes. Agricultural and Forest Meteorology, 2007, 144(3/4): 160-179.
- [28] Wilhelm E, Battino R, Wilcock R J. Low-pressure solubility of gases in liquid water. Chemical Reviews, 1977, 77(2): 219-262.
- [29] 张超, 占东霞, 张鹏鹏, 张亚黎, 罗宏海, 张旺锋. 棉花苞叶光呼吸和 PSII 热耗散对土壤水分的响应. 植物生态学报, 2014, 38(4): 387-395.
- [30] Rossini M, Meroni M, Migliavacca M, Manca G, Cogliati S, Busetto L, Picchi V, Cescatti A, Seufert G, Colombo R. High resolution field spectroscopy measurements for estimating gross ecosystem production in a rice field. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150(9): 1283-1296.
- [31] 田春燕, 黄春燕, 郭晓飞, 刘馨月, 王登伟. 基于植被指数的棉花冠层光合有效辐射截获量和叶片净光合速率估算研究. 新疆农业科学, 2017, 54(6): 981-987.
- [32] 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 蒋高明, 李凌浩. 叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制. 生态学报, 2005, 25(2): 319-325.
- [33] Marris J K, Jones T S, Allen D W, Hutrya L R. Instrumentation sensitivities for tower-based solar-induced fluorescence measurements. Remote Sensing of Environment, 2021, 259: 112413.
- [34] Hao D L, Asrar G R, Zeng Y L, Yang X, Li X, Xiao J F, Guan K Y, Wen J G, Xiao Q, Berry J A, Chen M. Potential of hotspot solar-induced chlorophyll fluorescence for better tracking terrestrial photosynthesis. Global Change Biology, 2021, 27(10): 2144-2158.
- [35] 何炎红, 白玉娥, 王海燕, 林涛, 田有亮. 光胁迫对沙冬青叶绿素荧光特征和光呼吸的影响. 西北农业学报, 2015, 24(10): 124-130.
- [36] 张景波, 张金鑫, 卢琦, 辛智鸣, 李新乐, 刘庆新, 李宏亮. 乌兰布和沙漠油蒿叶片 PS II 叶绿素荧光动力学参数及其光响应曲线动态. 草业科学, 2019, 36(3): 713-719.
- [37] Zha T S, Wu Y J, Jia X, Zhang M Y, Bai Y J, Liu P, Ma J Y, Bourque C P A, Peltola H. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. Ecological Indicators, 2017, 74: 191-197.
- [38] 代武君, 金慧颖, 张玉红, 周志强, 刘彤. 植物物候学研究进展. 生态学报, 2020, 40(19): 6705-6719.
- [39] 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, 2006, 143(3/4): 189-207.
- [40] 吴雅娟, 查天山, 贾昕, 秦树高, 李媛, 王奔. 油蒿(*Artemisia ordosica*)光化学量子效率和非光化学淬灭的动态及其影响因子. 生态学杂志, 2015, 34(2): 319-325.
- [41] Schansker G, Van Rensen J J S. Performance of active photosystem II centers in photoinhibited pea leaves. Photosynthesis Research, 1999, 62(2): 175-184.
- [42] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 王妍, 李晓松, 许彬. 油蒿(*Artemisia ordosica*)对半干旱区沙地生境的适应及其生态作用. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2004, 40(5): 684-690.
- [43] 靳川, 查天山, 贾昕, 田赞, 周文君, 卫腾宙. 毛乌素沙地沙柳光系统 II 光保护机制和能量分配动态及其影响因子. 林业科学, 2020, 56(10): 34-44.
- [44] 姜籽竹, 朱恒光, 张倩, 宋北光, 孟丽君, 杨德光. 低温胁迫下植物光合作用的研究进展. 作物杂志, 2015, (3): 23-28.
- [45] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘气孔导度及其影响因子. 西北植物学报, 2001, 21(6): 1078-1084.
- [46] 王飞, 刘世增, 康才周, 李得禄, 陈政融, 李雪洮. 干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响. 干旱区资源与环境, 2017, 31(1): 142-147.