

毛乌素沙地油蒿光系统II多时间尺度的环境响应特征

靳川, 蒋燕, 李鑫豪, 徐铭泽, 高圣杰, 魏宁宁, 贾昕, 田赟, 查天山^{*}

(1. 北京林业大学水土保持学院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; 2. 北京林业大学水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083)

摘要:中国西北荒漠地区极端天气事件频发, 探究荒漠植物适应环境波动的调节过程和机制, 可帮助预测未来气候变化背景下荒漠生态系统群落的演替和发展。该研究选取宁夏盐池毛乌素沙地优势物种油蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象, 进行叶绿素荧光的长期原位连续观测。运用小波分析方法探究油蒿光系统II(Photosystem II, PSII)能量分配参数与光合有效辐射(Photosynthetically Active Radiation, PAR)、空气温度、饱和水汽压差(Vapor Pressure Difference, VPD)和土壤含水率(Soil Water Content, SWC)在多时间尺度上的动态格局。结果表明: 日尺度下, PSII能量分配参数滞后PAR 43 min, 分别滞后空气温度、VPD和SWC 3.3、4.6和10.72 h ($P<0.05$), 油蒿可能通过叶黄素循环等热耗散机制和改变气孔导度等途径调节PSII能量分配。在季节尺度下, PSII能量分配参数分别滞后于空气温度、VPD和PAR 7.2、8.8和14.7 d, 延后于SWC长达21.6 d ($P<0.05$), 油蒿可能通过提高PSII修复能力、增加特定蛋白数量和叶绿素浓度等方式调节PSII能量分配。油蒿PSII能量分配参数和最大光化学效率的波动符合其物候期规律, 最大光化学效率和实际光化学效率在7和8月降低, 调节性热耗散和非调节性热耗散增高。5和9月, 非调节性热耗散增高且伴随最大光化学效率低值出现。研究认为, 不同时间尺度PSII能量分配调控机制存在差异, 油蒿通过修复损伤最大光化学效率维持在0.78附近使PSII生理状态恢复正常生理水平, 对水分亏缺、极端温度和高辐射有一定适应能力。该研究可为农作物生长实时监测与保护农业生态平衡提供科学参考。

关键词:干旱区; 小波分析; 荧光监测; 季节变化

doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2021.2.018

中图分类号: Q945.11

文献标志码: A

文章编号: 1002-6819(2021)-2-0152-09

靳川, 蒋燕, 李鑫豪, 等. 毛乌素沙地油蒿光系统II多时间尺度的环境响应特征[J]. 农业工程学报, 2021, 37(2): 152-160. doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2021.2.018 <http://www.tcsae.org>

Jin Chuan, Jiang Yan, Li Xinhao, et al. Multi-time scale property of environmental responses to photosystem II of *Artemisia ordosica* in Mu Us desert[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2021, 37(2): 152-160. (in Chinese with English abstract) doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2021.2.018 <http://www.tcsae.org>

0 引言

作为维持生态系统物质代谢和能量循环的基础, 植物光合作用非常容易受到环境波动的影响, 不同强度和持续时间的环境胁迫会协同抑制光合过程^[1-2]。光系统II(Photosystem II, PSII)能量分配被认为是光合过程中最为敏感的部分, PSII天线色素分子吸收光能有3个去向: 1)进行光化学反应, 通过碳同化合成有机物^[3]; 2)通过叶黄素循环以热能形式将过剩光能耗散^[4-5]; 3)重新释放一个光子, 即产生叶绿素荧光^[6-7]。3种途径相互竞争权衡, 且受光合有效辐射(Photosynthetically Active Radiation, PAR)、空气温度(T_a)、饱和水汽压差(Vapor Pressure Difference, VPD)和土壤含水率(Soil Water Content, SWC)等环境因素影响^[5,8-9]。上述环境变量通过各自波

动周期、频率和振幅调控植物PSII能量分配^[10-11]。在分-秒时间尺度上, PAR增加激活叶黄素循环, 植物通过改变调节性热耗散(Φ_{NPQ})和非调节性热耗散(Φ_{NO})的比例耗散过剩光能^[12]; 在小时时间尺度上, VPD升高可导致蒸腾加速, 植物调节气孔减少水分损失^[13], 同时也不可避免地抑制了实际光化学效率(Φ_{PSII}); 在日尺度上, 由PAR、 T_a 和VPD的天循环驱动PSII能量分配^[14]; 在几天至数月时间周期上, 高辐射、寒潮、热浪和降水等天气事件以及植物的物候期都会导致PSII能量分配变化^[10,15]。尽管有上述认识, 但目前关于PSII能量分配的相关研究大多集中在室内短期控制试验, 难以模拟自然中真实的环境动态^[16-17]。具有高太阳辐射、极端温度和水文梯度跨度大等特点的荒漠生态系统则更加复杂^[18]。荒漠夏季光照远超植物所需, 导致光合机构产生氧化损伤^[19]; 极端温度抑制了相关酶的活性, 造成光合效率降低^[20-21]; 空气干湿循环引起植物气孔调节^[13,22], 导致荧光猝灭^[23]。另外, 荒漠植物也常因长期缺水造成PSII失活, 产生可逆的光损伤^[20-21,24]。因此, 荒漠植物PSII能量分配与各环境因子在多时间尺度上很可能具有明显关联特征。

频谱处理可检验数据序列的时间动态格局^[25], 如小波

收稿日期: 2020-10-23 修订日期: 2021-01-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071842, 31901366, 32071843); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2015ZCQ-SB-02)

作者简介: 靳川, 博士, 研究方向为植物生理生态。

Email: 376703932@qq.com

※通信作者: 查天山, 博士, 教授, 研究方向为植物生理生态、生态系统碳水循环。Email: tianshanzha@bjfu.edu.cn

分析。小波分析方法已经广泛应用于多个生态相关领域,适用于探究多组时间序列数据之间关系^[25-27]。然而,目前几乎没有研究将小波分析应用于叶绿素荧光的长期监测数据上,尤其缺乏植物对环境波动在多时间尺度下响应过程和调节机制的理解认识。因此,本研究对宁夏盐池毛乌素沙地优势荒漠物种油蒿(*Artemisia ordosica*)进行叶绿素荧光长期原位连续监测,采用小波分析方法探究油蒿PSII能量分配在多时间尺度下的环境响应特征,旨在为荒漠植物对不同环境胁迫的敏感程度、适应能力和生理可塑性提供数据支撑,同时为荒漠地区植被恢复物种选择提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏吴忠市盐池荒漠生态系统定位研究站(37°53'08"N, 107°25'46"E, 平均海拔1530 m),是半干旱区和干旱区之间的交错带,由于过度放牧等人为因素该区植被已严重退化,近20年的封育使该区植被得到了有效的恢复,这也被认为是该区荒漠化逆转的重要标志。该区属温带大陆性季风气候,平均气温为8.3 °C,昼夜温差大,全年昼夜平均温差可达25 °C以上。年平均潜在蒸散量为2024 mm,年平均降水量为287 mm,降雨稀少且不均匀,主要集中在6—9月,4—5月容易发生春季干旱。土壤以风沙土和黑垆土为主,密度为1.54 g/cm³。盛行西北风,年平均风速2.6 m/s。研究地植被群落以旱生植物为主,优势灌木物种有油蒿(*Artemisia ordosica*)、沙柳(*Salix psammophila*)和杨柴(*Hedysarum mongolicum*),观测期内相对覆盖度分别为53%、17%和12%。

1.2 试验材料

油蒿广泛分布于中国北部及西北部荒漠地区,因其根系发达耐沙埋、耐旱,在固定流沙和促进群落演替中发挥着重要作用^[17]。油蒿通常在4月萌发,8月积累生物量达到最大,9月末开始凋落。样地内油蒿平均密度为1.43株/m²,平均高度为34.7 cm,平均冠幅为0.64 m。选取3株长势相同且具有代表性(高度为50 cm,冠幅为0.8 m,约50分枝左右)的油蒿作为样本植株。避免监测期内人为因素的干扰,保证样本植株处于完全自然生长的状态,并进行物候的同步观测。

1.3 叶绿素荧光监测与计算

于2016年4月28日至10月3日,采用多通道连续监测荧光仪(MONITORING-PAM2000, WALZ公司,德国)对油蒿样本植株进行24 h原位连续监测,测量间隔为30 min。用荧光探头的特制叶夹固定叶片,调整探头方位使叶片充分受光,每隔7 d定期检查叶片并及时更换。测定叶绿素荧光参数包括饱和脉冲下荧光(F_m')和实时荧光(F_s)。将夜间的 F_m' 、 F_s 分别作为暗处理最大荧光(F_m)和暗处理最小荧光(F_o)。根据Kramer公式计算PSII能量分配^[28],实际光化学效率(Φ_{PSII} , %)、调节性热耗散(Φ_{NPQ} , %)和非调节性热耗散(Φ_{NO} , %)的计算方法如下:

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

$$\Phi_{NPQ} = F_s / F_m' - F_s / F_m \quad (2)$$

$$\Phi_{NO} = F_s / F_m \quad (3)$$

式中 F_m' 为饱和脉冲下荧光, F_s 为实时荧光, F_m 为暗处理最大荧光。

采用式(4)计算最大光化学效率(F_v/F_m)

$$F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m \quad (4)$$

式中 F_o 为暗处理最小荧光。

1.4 环境气象因子监测与计算

光合有效辐射由距荧光仪100 m处通量塔(高度为6 m)配有的辐射传感器(PAR-LITE, Kipp & Zonen公司,荷兰)测得。空气温度和相对湿度由塔上温湿度传感器(HMP155A, Vantaa公司,芬兰)测得,采用式(5)和式(6)^[16]计算饱和水汽压差(VPD, kPa)

$$VPD = e - e \cdot RH / 100 \quad (5)$$

$$e = \exp[17.27 \cdot T_a / (237.3 + T_a)] \quad (6)$$

式中 e 为饱和空气压力,kPa;RH为相对湿度,%; T_a 为空气温度, °C。

土壤含水率由样地内土壤温湿度传感器(ECH2O-5TE, Decagon Devices公司,美国)测得,深度为30 cm。降雨量由距样地200 m处空地内雨量筒(TE525W, Campbell公司,美国)测得。所有环境气象因子测量间隔均为30 min。

1.5 数据处理与分析

本研究使用连续小波变换(Constant Wavelet Transform, CWT)和小波相干性(Wavelet Coherence, WTC)分析荧光参数的时间序列。CWT是将时间序列数据在固定间隔的变量进行平移或伸缩等变换,用母小波来表示。CWT可以反映时间序列数据在不同时间尺度的波动^[29],数量为N的离散变量 x_n 的积分谱 $W_n^x(s)$ 定义为

$$W_n^x(s) = \sqrt{\frac{\delta_t}{s}} \sum_{n'=1}^N x_n \psi_0^* \left[\frac{(n'-n)\delta_t}{s} \right] \quad (7)$$

式中 δ_t 为时间间隔, ψ_0^* 为复共轭尺度, s 为小波变换尺度, n 为数组1至N, n' 为正整数取值。本研究选取Morlet小波作为母小波,采用式(8)计算 x_n 的小波功率谱(S_n)^[26,30],得到其贡献最大的时间周期

$$S_n(s) = |W_n^x(s)|^2 \quad (8)$$

定义2个时间序列数据之间的交叉小波功率谱(C_n),相位角谱(A_n)和WTC功率谱(R_n^2)^[26,30]

$$C_n(s) = |W_n^{xy}(s)| = |W_n^x(s)W_n^y(s)| \quad (9)$$

$$A_n(s) = \tan^{-1} \left(\frac{\text{Im}(W_n^{xy}(s))}{\text{Re}(W_n^{xy}(s))} \right) \quad (10)$$

$$R_n^2(s) = \frac{|\text{S}(s^{-1}W_n^{xy}(s))|^2}{|\text{S}(s^{-1}W_n^x(s))|^2 |\text{S}(s^{-1}W_n^y(s))|^2} \quad (11)$$

式中 x 为环境因子, y 为植物荧光参数, W_n^{xy} 为变量 x 与 y 的交叉小波变换, S 为时间尺度的平滑处理, $\text{Re}(W_n^{xy})$ 和 $\text{Im}(W_n^{xy})$ 分别为 W_n^{xy} 的实部和虚部^[31](在时频域图中, A_n 可以用箭头来绘制,若 x 与 y 正相关,向右的箭头表示 x 与 y 的相位是一致的,向左则相反。而向下的箭头表示 y 滞后于 x 90°或270°,向上的箭头表示 x 滞后于 y 90°或270°。每360°为1个时间周期)。

2 结果与分析

2.1 环境因子与油蒿 PSII 能量分配参数动态

PAR 求日最大值和平均值, T_a 求日最大值、日最小值和日平均值, VPD 和 SWC 求日平均值, 降雨量求日总值。如图 1 所示, 观测期内 PAR 和 T_a 趋势相近, 在 5—7 月呈上升趋势, 8—9 月呈下降趋势。PAR 最高达 $1963 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (6 月 8 日), 7 月和 8 月出现持续多天低值 (PAR < $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。 T_a 最高值达 32.1°C (7 月 29 日), 最低值为 2.9°C (5 月 6 日), 出现 1 次大

幅降温事件 (8 月 22 日)。VPD 在 5—7 月呈周期性波动, 8—9 月较低, 日平均值最高达 2.5 kPa (7 月 25 日)。SWC 整体呈持续下降趋势, 在 8 月 20 日降雨量达到 52.6 mm 的降水后有较大增加。如图 2 所示, Φ_{PSII} 在 7 月和 8 月有 2 处明显的下降, 日平均值最低为 0.45% (7 月 16 日)。 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 趋势大致相同, 7 月和 8 月有 2 处明显增高。 Φ_{NPQ} 日平均值最高达 23% (7 月 16 日), Φ_{NO} 日平均值最高达 36% (7 月 3 日)。 F_v/F_m 呈周期性波动, 最高 0.82 (5 月 31 日), 最低 0.68 (5 月 3 日)。观测期内, 各叶绿素荧光参数和环境因子具有明显季节波动。

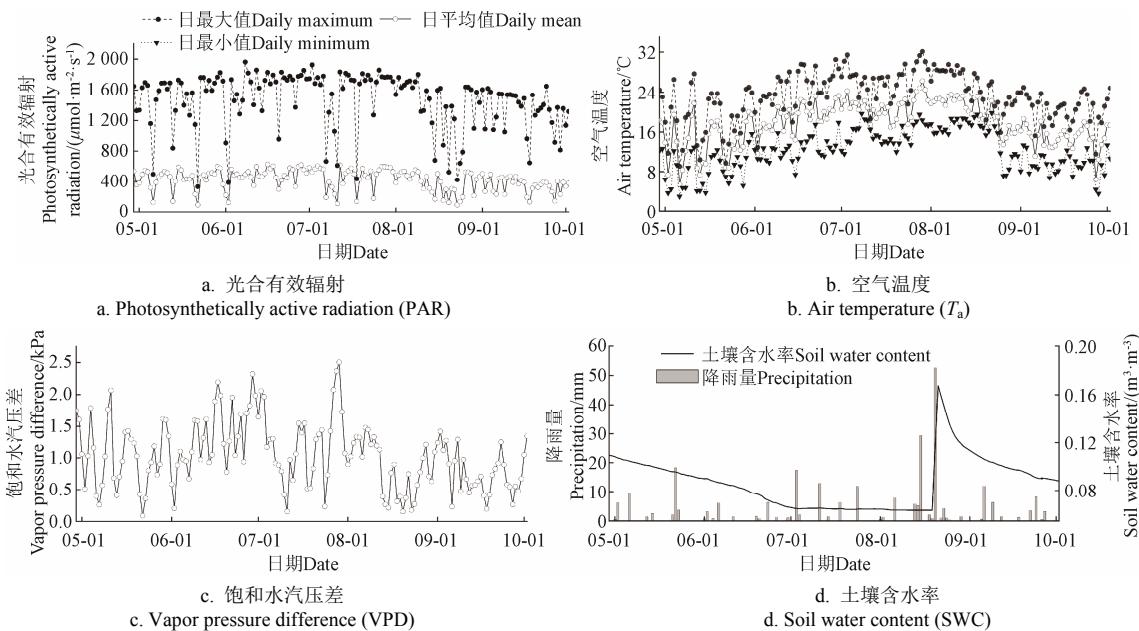


图 1 环境因子的季节动态
Fig.1 Seasonal variation of environmental factors

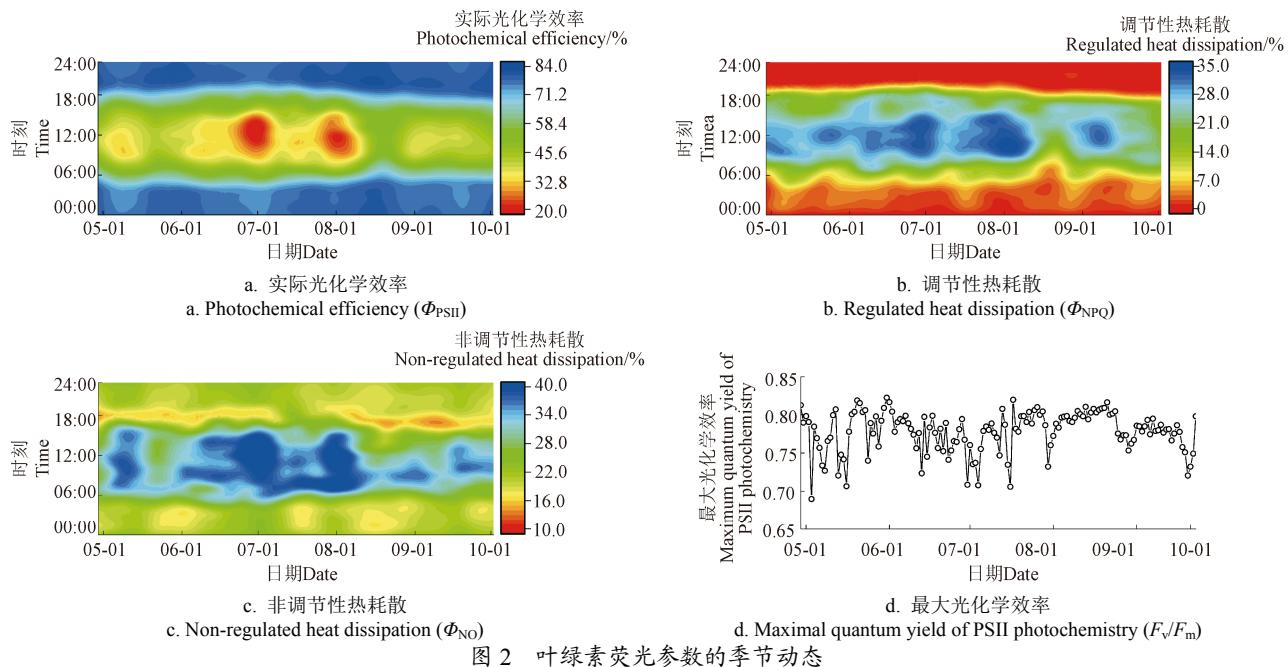


图 2 叶绿素荧光参数的季节动态
Fig.2 Seasonal variation of chlorophyll fluorescence parameters

PAR、 T_a 和 VPD 都呈现先升高后降低的日变化趋势, PAR 峰值在 13:00 左右, T_a 和 VPD 峰值约在 16:00。PAR 在 5—7 月较高, T_a 在 5 月和 9 月较低, VPD 在 6—7 月

较高。 Φ_{PSII} 呈现与 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 相反的日变化趋势, 峰值出现时间与 PAR 一致。 Φ_{PSII} 在 6—7 月较低, Φ_{NPQ} 在 5—7 月的峰值较高, Φ_{NO} 在 7 月的峰值较高 (图 3)。

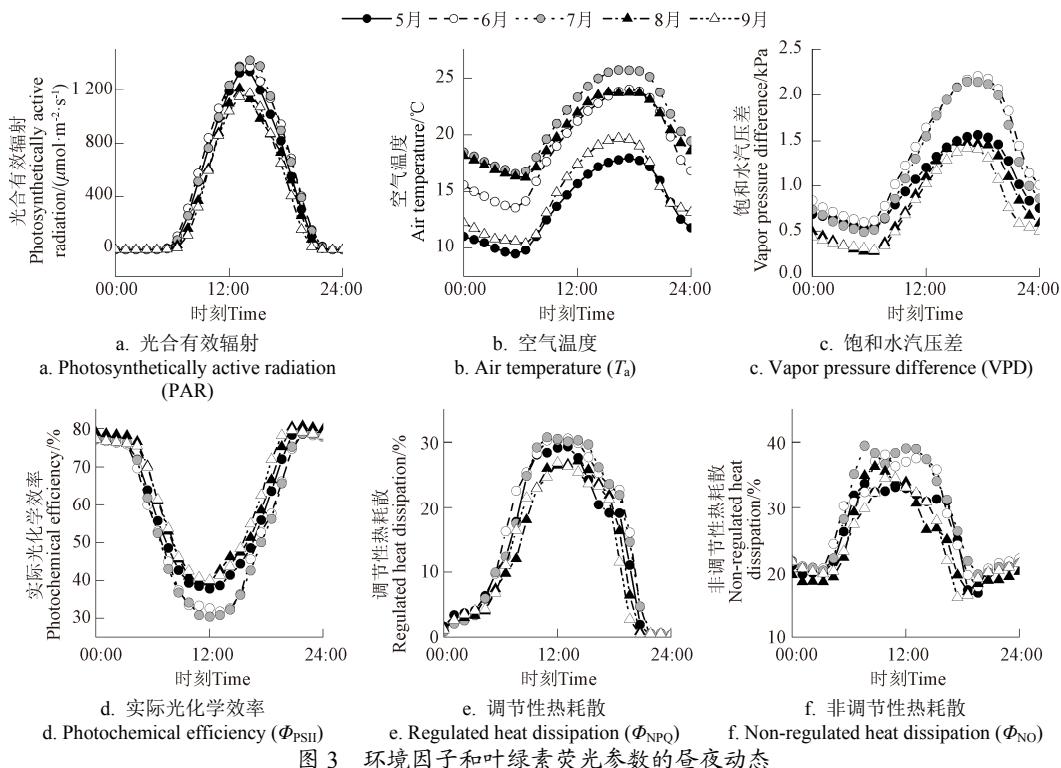


Fig.3 Diurnal variations in environmental factors and chlorophyll fluorescence parameters

2.2 环境因子与油蒿 PSII 能量分配参数在各时间周期内变化

除 SWC 以外,所有变量全局小波功率谱在 1 d 时间周期均出现强峰值,并且在 4~40 d 时间周期内分别出现多次振荡。叶绿素荧光参数 (Φ_{PSII} 、 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO}) 峰值相对环境因子 (PAR、 T_a 、VPD 和 SWC) 较小。SWC 既无日尺度谱峰,也无季节尺度谱峰。变量 PAR、 Φ_{PSII} 、 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 在小于 1 d 的时间周期内出现多次峰值,但其功率远低于 1 d 时间周期处(图 4)。

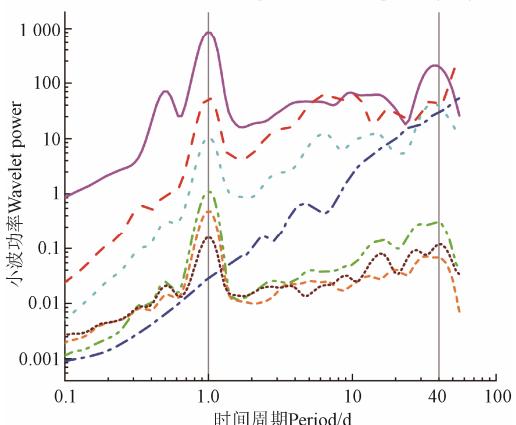
小波功率谱可以清楚地显示各变量在观测期内的时频域局部特征。在 0.5 d 时间周期处,PAR 出现显著小波功率区域。在 1 d 时间周期处,PAR、 T_a 和 VPD 均出现显著小波功率区域,区域非连续且强烈震荡。 T_a 在 4~32 d 周期内、VPD 在 8~32 d 周期以及 SWC 在 1~32 d 周期内均出现小波功率值的升高(图 5)。在 1 d 时间周期处, Φ_{PSII} 、 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 均出现强烈震荡的显著区域。 Φ_{PSII} 在 8~32 d 周期内、 Φ_{NPQ} 在 4~32 d 周期以及 Φ_{NO} 在 16~32 d 周期内也呈现小波功率值的升高(图 6)。

2.3 油蒿 PSII 能量分配参数与环境因子的小波相关性

油蒿 PSII 能量分配参数与环境因子在多个时间尺度上存在显著小波相关区域,分布不均且波动明显。在日尺度上, Φ_{PSII} 与 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 小波相关区域相位角分别为 $(12.32 \pm 3.56)^\circ$ 、 $(47.88 \pm 21.20)^\circ$ 、 $(73.25 \pm 13.01)^\circ$ 和 $(183.69 \pm 96.81)^\circ$,即 Φ_{PSII} 滞后于 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 分别为 (0.82 ± 0.24) 、 (3.19 ± 1.41) 、 (4.88 ± 0.87) 和 (12.25 ± 6.45) h(图 7; 表 1)。 Φ_{NPQ} 滞后于 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 分别为 (0.62 ± 0.27) 、 (3.45 ± 1.57) 、 (4.94 ± 2.64) 和 (11.87 ± 4.98) h(图 8; 表 1)。 Φ_{NO} 滞后于 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 分别为 (0.72 ± 0.32) 、 (3.27 ± 1.43) 、 (3.83 ± 1.69) 和 (8.07 ± 6.97) h(图 9;

表 1)。油蒿 PSII 能量分配参数 (Φ_{PSII} 、 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO}) 滞后于 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 分别平均为 43 min、3.3、4.6 和 10.72 h。

— 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (PAR)
— 空气温度 Air temperature (T_a)
--- 饱和水汽压差 Vapor pressure difference (VPD)
- - 土壤含水率 Soil water content (SWC)
- - - 实际光化学效率 Photochemical efficiency (Φ_{PSII})
- - - - 调节性热耗散 Regulated heat dissipation (Φ_{NPQ})
- - - - - 非调节性热耗散 Non-regulated heat dissipation (Φ_{NO})



注:垂直直线表示时间周期等于 1 和 40 d。

Notes: The vertical lines indicate that the time period is equal to 1 or 40 d.

图 4 环境因子和叶绿素荧光参数的全局小波功率谱

Fig.4 Global wavelet power spectrum for environmental factors and chlorophyll fluorescence parameters

在季节尺度上, Φ_{PSII} 滞后于 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 分别为 (13.64 ± 5.54) 、 (9.87 ± 3.47) 、 (7.68 ± 1.99) 和 (23.47 ± 12.46) d(图 7; 表 2)。 Φ_{NPQ} 滞后于 PAR、 T_a 、VPD 和 SWC 分别为 (16.05 ± 7.65) 、 (3.52 ± 2.73) 、 (9.90 ± 5.64) 和 (17.89 ± 14.80) d(图 8; 表 2)。 Φ_{NO} 滞后于 PAR、 T_a 、

VPD 和 SWC 分别为 (14.44 ± 6.12) 、 (8.23 ± 4.47) 、 (8.73 ± 5.05) 和 (23.73 ± 10.97) d (图 9; 表 2)。油蒿 PSII 能量分配参

数分别滞后于 T_a 、VPD、PAR 和 SWC 7.2、8.8、14.7 和 21.6 d。

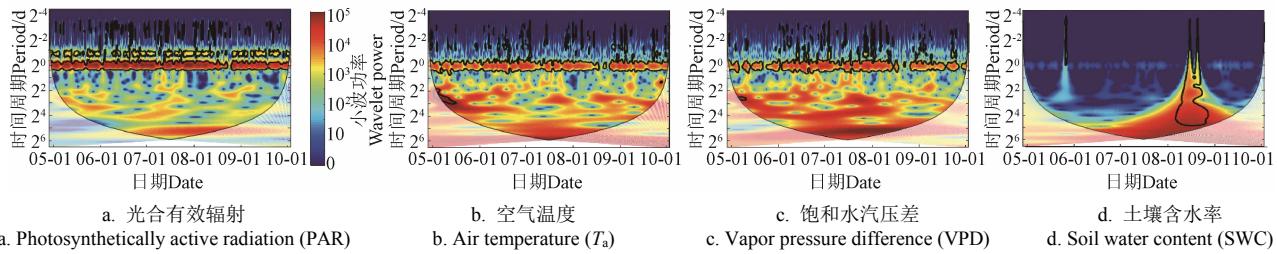


Fig.5 Wavelet power spectrum for environmental factors

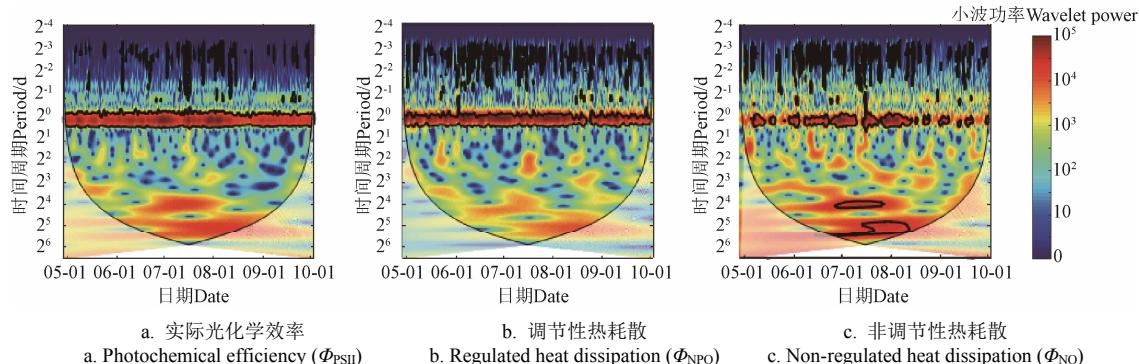


图 6 叶绿素荧光参数的小波功率谱

Fig.6 Wavelet power spectrum for chlorophyll fluorescence parameters

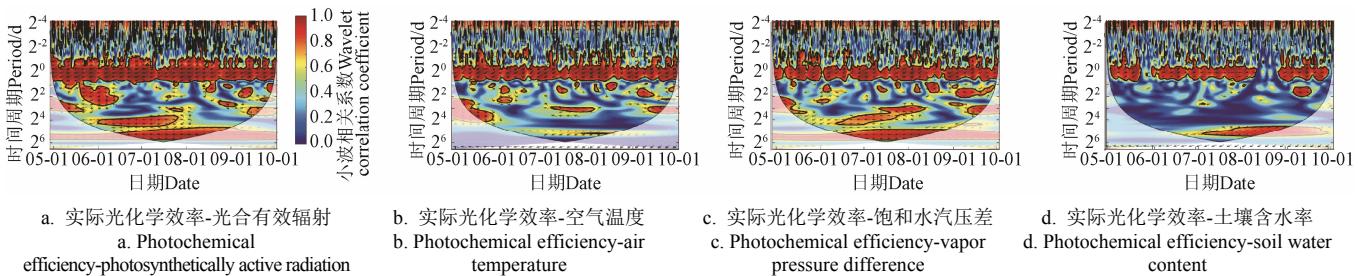


图 7 实际光化学效率与环境因子的小波相关性

Fig.7 Wavelet coherence between photochemical efficiency and environmental factors

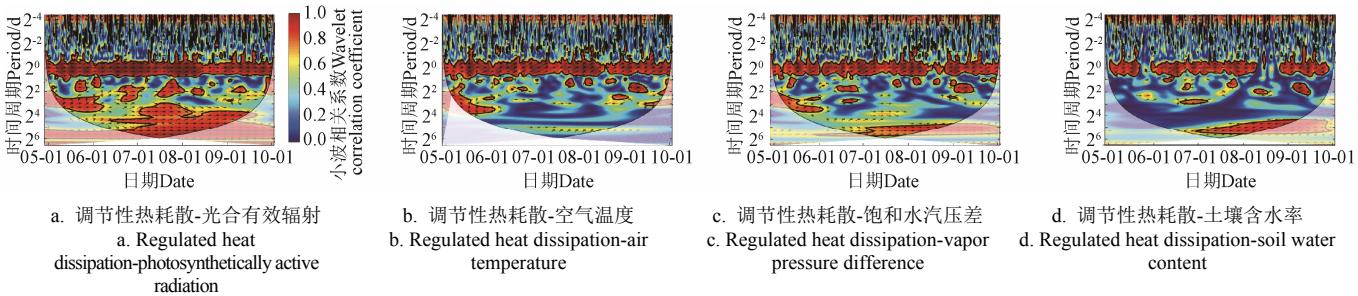


图 8 调节性热耗散与环境因子的小波相关性

Fig.8 Wavelet coherence between regulated heat dissipation and environmental factors

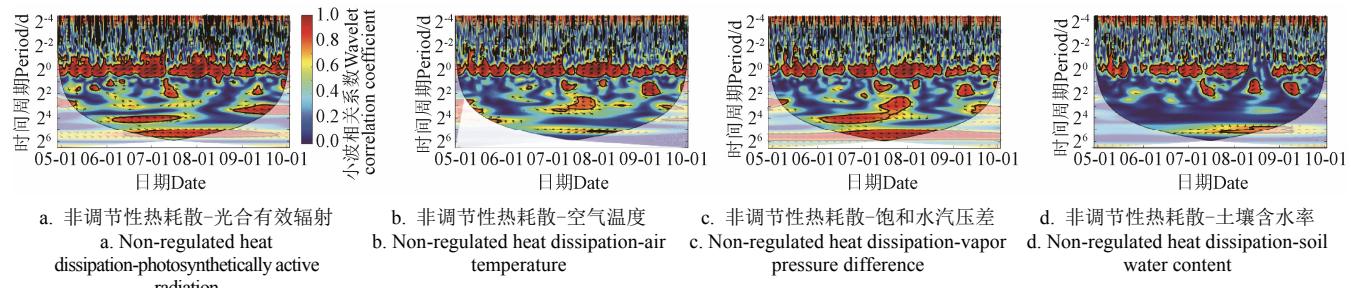


图 9 非调节性热耗散与环境因子的小波相关性

Fig.9 Wavelet coherence between non-regulated heat dissipation and environmental factors

表1 PSII能量分配参数在日尺度上滞后环境因子的时间

Table 1 Lag time of PSII energy partitioning parameters relative to environmental factors on daily scale

能量分配参数 PSII energy partitioning parameters	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (PAR)	空气温度 Air temperature (T_a)	饱和水汽压差 Vapor pressure difference (VPD)	土壤含水率 Soil water content (SWC)	h
实际光化学效率 Photochemical efficiency	0.82±0.24	3.19±1.41	4.88±0.87	12.25±6.45	
调节性热耗散效率 Regulated heat dissipation	0.62±0.27	3.45±1.57	4.94±2.64	11.87±4.98	
非调节性热耗散效率 Non-regulated heat dissipation	0.72±0.32	3.27±1.43	3.83±1.69	8.07±6.97	

表2 PSII能量分配参数在季节尺度上滞后环境因子的时间

Table 2 Lag time of PSII energy partitioning parameters relative to environmental factors on seasonal scale

能量分配参数 PSII energy partitioning parameters	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (PAR)	空气温度 Air temperature (T_a)	饱和水汽压差 Vapor pressure difference (VPD)	土壤含水率 Soil water content (SWC)	d
实际光化学效率 Photochemical efficiency	13.64±5.54	9.87±3.47	7.68±1.99	23.47±12.46	
调节性热耗散效率 Regulated heat dissipation	16.05±7.65	3.52±2.73	9.90±5.64	17.89±14.80	
非调节性热耗散效率 Non-regulated heat dissipation	14.44±6.12	8.23±4.47	8.73±5.05	23.73±10.97	

3 讨论

植物通过热耗散机制消耗光合过程中的过剩光能，减少活性氧以避免产生光损伤^[23]。将热耗散分为 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 可获得更精准的定量信息， Φ_{NPQ} 表征热耗散等光保护调节机制的强弱^[28]， Φ_{NO} 则指示光抑制或光损伤的程度^[10,28]。日尺度上，油蒿PSII能量分配参数与各环境因子均有很强相关性（图7~图9），对PAR变化最敏感且受其主导。PAR增加导致更多过剩光能需要耗散，因此 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 与PAR正相关，同时不可避免抑制了 Φ_{PSII} ，这一系列过程是瞬间发生的^[5,16]。油蒿 Φ_{PSII} 在12:00左右发生明显降低，在夜晚恢复（图3）。表明在高辐射下，虽然油蒿光化学反应过程受到了限制，但其PSII反应中心实际并没有产生损害^[32-33]。这与同地区不同物种相关研究结果不一致，研究发现沙柳和杨柴因高辐射表现出严重光抑制，并造成永久性光损伤。这可能与植物形态学有关，沙柳叶呈叶线形，杨柴为互生扁平小叶，而具有针形叶的油蒿则有利于避免过量太阳辐射。油蒿PSII能量分配分别滞后 T_a 和VPD 3.3和4.6 h（表1）。研究表明 T_a 降低抑制叶绿体捕光蛋白酶活性，从而影响植物光合生理状态^[20-21]。清晨 Φ_{PSII} 下降（图3），此时 T_a 处

于全天最低，油蒿PSII光反应相关酶活性受到抑制，导致 Φ_{PSII} 早于PAR开始降低^[21,34]。VPD增加导致气孔调节，蒸腾速率降低^[13,22]，抑制了水的裂解^[24]，也提高了跨类囊体质子梯度^[35]，最终造成 Φ_{PSII} 降低， Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 增加。油蒿PSII能量分配在1 d时间周期内滞后SWC约10.72 h，远高于其他环境因子（表1）。这说明短时间内油蒿对于土壤水的敏感程度较低^[10,34]。

荒漠植物需要应对干旱、高辐射和极端温度等多种环境胁迫^[5,18,36]，PSII长期适应机制的形成需要几天甚至几周时间^[10,17]，主要通过调整光合色素浓度、叶绿素a/b比例或PSII特定蛋白质含量等途径实现^[10,37]。 F_v/F_m 是表征植物PSII受胁迫程度的关键指标，通常情况下在0.75~0.85之间，发生下降则表示PSII受损失活^[34]。油蒿 F_v/F_m 和PSII能量分配季节波动明显，但始终维持在一个整体水平上（ F_v/F_m 约为0.78）（图2）。研究认为油蒿可以通过自身修复调节，使其PSII恢复到正常状态^[16,28]。研究发现，油蒿PSII能量分配受物候影响，5月初处于萌芽期，叶绿素含量及活性低，对外界抵抗力较差，易产生光抑制^[10,23]。7—8月受高温高辐射影响，产生光抑制造成PSII损伤，此时油蒿处于长势最旺盛的花果期，其生物量和叶片功能性状达到最佳，PSII处于不断受损和修复的过程^[32-34]。9月末油蒿叶片老化进入枯萎期，叶绿素含量、各种酶活性伴随光合单元机构衰退降低，低温胁迫导致 F_v/F_m 低值出现^[10,38]。

在季节尺度上，油蒿PSII能量分配滞后 T_a 和VPD相对PAR和SWC较短。说明在长时间尺度，油蒿PSII对 T_a 和VPD更为敏感。植物在高VPD下会调节气孔关闭^[13,22]，增强叶黄素循环等持续性热耗散^[23]，同时对PSII反应中心造成可逆损害^[32-34]。极端温度或高太阳辐射则会打破PSII能量输入和利用的平衡，造成PSII捕光蛋白损伤^[39]。与其他研究比较，油蒿对极端温度的适应能力要高于荒漠物种沙柳和红砂（*Reaumuria soongorica*）^[8,36]。荒漠地区昼夜温差大，油蒿可通过提高细胞内渗透压，增加原生质抗凝结性，减缓代谢速率来适应极端温度^[39]。油蒿PSII能量分配滞后PAR约14.7 d（表2），油蒿对于高辐射具有一定的耐受能力^[16,34]。干旱是影响植物生长生存的重要环境胁迫，水分限制着细胞内一系列的生理生化反应^[13,24]。油蒿具有粗长发达的主根和茂密的侧根^[17,40]，PSII能量分配滞后SWC时间最长，约21.6 d（表2），可见其对干旱有着极强的耐受性，因此也经常用作干旱区植被恢复的先锋物种。

4 结论

1) 日尺度上，油蒿可能通过叶黄素循环等热耗散机制和气孔导度调节PSII能量分配，主要受光合有效辐射（Photosynthetically Active Radiation, PAR）控制，同时受空气温度(T_a)和饱和水汽压差(Vapor Pressure Difference, VPD)的调控，对土壤含水率(Soil Water Content, SWC)敏感性较差。PSII能量分配参数滞后于PAR 43 min，且分别滞后于 T_a 、VPD和SWC 3.3、4.6和10.72 h。

2) 季节尺度上, 油蒿可能通过提高 PSII 修复能力、增加特定蛋白数量和色素浓度等方式调节 PSII 能量分配, 对 T_a 和 VPD 变化较敏感, 并且受物候期的影响。PSII 能量分配参数分别滞后于 T_a 、VPD、PAR 和 SWC 7.2、8.8、14.7 和 21.6 d。

3) 在荒漠恶劣环境下, 油蒿可以通过自身调节不断修复受损 PSII (F_v/F_m 维持在 0.78 附近), 对干旱和高辐射表现出耐受性, 具有一定的适应能力和生理可塑性。

[参 考 文 献]

- [1] 周娜娜, 冯素萍, 高新生, 等. 植物光合作用的光抑制研究进展[J]. 中国农学通报, 2019, 35(15): 116-123.
Zhou Nana, Feng Suping, Gao Xinsheng, et al. Photoinhibition of plants photosynthesis: Research progress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(15): 116-123. (in Chinese with English abstract)
- [2] 周慧敏, 李品, 高峰, 等. 臭氧和干旱交互作用对杨树叶片抗氧化酶活性的影响[J]. 环境科学, 2018, 39(9): 4359-4365.
Zhou Huimin, Li Pin, Gao Feng, et al. Interactive effects of ozone and drought on antioxidant enzyme activities of poplar leaves[J]. Environmental Science, 2018, 39(9): 4359-4365. (in Chinese with English abstract)
- [3] Haldrup A, Jensen P E, Lunde C, et al. Balance of power: A view of the mechanism of photosynthetic state transitions[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(7): 301-305.
- [4] Ruban A V, Johnson M P, Duffy C D P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, 2012, 1817(1): 167-181.
- [5] 吴雅娟, 查天山, 贾昕, 等. 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[J]. 生态学杂志, 2015, 34(2): 319-325.
Wu Yajuan, Zha Tianshan, Jia Xin, et al. Temporal variation and controlling factors of photochemical efficiency and non-photochemical quenching in *Artemisia ordosica*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(2): 319-325. (in Chinese with English abstract)
- [6] Porcar-Castell A, Pfundel E, Korhonen J F J, et al. A new monitoring PAM fluorometer (MONI-PAM) to study the short-and long-term acclimation of photosystem II in field conditions[J]. Photosynthesis Research, 2008, 96(2): 173-179.
- [7] Murchie E H, Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(13): 3983-3998.
- [8] 种培芳, 李毅, 苏世平. 荒漠植物红砂叶绿素荧光参数日变化及其与环境因子的关系[J]. 中国沙漠, 2010, 30(3): 539-545.
Zhong Peifang, Li Yi, Su Shiping, et al. Diurnal change in chlorophyll fluorescence parameters of desert plant *Reaumuria soongorica* and its relationship with environmental factors[J]. Journal of Desert Research, 2010, 30(3): 539-545. (in Chinese with English abstract)
- [9] 张景波, 张金鑫, 卢琦, 等. 乌兰布和沙漠油蒿叶片 PSII 叶绿素荧光动力学参数及其光响应曲线动态[J]. 草业科学, 2019, 36(3): 713-719.
Zhang Jingbo, Zhang Jinxin, Lu Qi, et al. Dynamic changes of leaf parameters of PS II fluorescence kinetics and fast photosynthetic response curves in *Artemisia ordosica*[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(3): 713-719. (in Chinese with English abstract)
- [10] Ren C, Wu Y J, Zha T S, et al. Seasonal changes in photosynthetic energy utilization in a desert shrub (*Artemisia ordosica* Krasch.) during its different phenophases[J]. Forests, 2018, 9(4): 176.
- [11] 孙安安, 智颖飘, 姜平平, 等. 西鄂尔多斯 4 种荒漠植物光合作用特征与差异性[J]. 生态学报, 2019, 39(13): 4944-4952.
Sun An'an, Zhi Yingbiao, Jiang Pingping, et al. Characteristics of and differences in photosynthesis in four desert plants in Western Ordos[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): 4944-4952. (in Chinese with English abstract)
- [12] Bakján S, Várkonyi Z, Lehoczki E. Comparative study on energy partitioning in photosystem II of two *Arabidopsis thaliana* mutants with reduced non-photochemical quenching capacity[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(3): 1027-1034.
- [13] 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 植物应对干旱胁迫的气孔调节[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4333-4343.
Luo Dandan, Wang Chuankuan, Jin Ying. Stomatal regulation of plants in response to drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(12): 4333-4343. (in Chinese with English abstract)
- [14] 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.
- [15] Wu Y J, Ren C, Tian Y, et al. Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*)[J]. Ecological Indicators, 2018, 94: 130-138.
- [16] Zha T S, Wu, Y J, Jia X, et al. 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[J]. Ecological Indicators, 2017, 74: 191-197.
- [17] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 等. 油蒿对半干旱区沙地生境的适应及其生态作用[J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2004, 40(5): 681-690.
Yang Hongxiao, Zhang Jintun, Wu Bo, et al. Adaptation of *Artemisia ordosica* to temperate arid sandy land and its roles in habitat shift[J]. Journal of Beijing Normal University: Natural Science, 2004, 40(5): 681-690. (in Chinese with English abstract)
- [18] 林年丰, 汤洁. 中国干旱半干旱区的环境演变与荒漠化的成因[J]. 地理科学, 2001, 21(1): 24-29.
Lin Nianfeng, Tang Jie. Study on the environmental evolution and the causes of desertification in arid and semiarid regions in China[J]. Scientia Geographica Sinica, 2001, 21(1): 24-29. (in Chinese with English abstract)

- [19] Chen J W, Kuang S B, Long G Q, et al. Photosynthesis, light energy partitioning, and photoprotection in the shade-demanding species *Panax notoginseng* under high and low level of growth irradiance[J]. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(6): 479-491.
- [20] 任才, 贾昕, 吴雅娟, 等. 油蒿光系统II光化学参数在生长季早期对降雪事件的响应[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(12): 119-127.
Ren Cai, Jia Xin, Wu Yajuan, et al. Responses of PSII photochemical parameter to a snowfall event in early growing season in *Artemisia ordosica*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(12): 119-127. (in Chinese with English abstract)
- [21] Li X, Gong B, Xu K. Interaction of nitric oxide and polyamines involves antioxidants and physiological strategies against chilling-induced oxidative damage in *Zingiber officinale* Roscoe[J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, 170: 237-248.
- [22] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘气孔导度及其影响因子[J]. 西北植物学报, 2001, 21(6): 30-36.
Ruan Chengjiang, Li Daiqiong. Stomatal conductance and influence factors of seabuckthorn in Loess Hilly Region[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2001, 21(6): 30-36. (in Chinese with English abstract)
- [23] Bajkán S, Várkonyi Z, Lehoczki E. Comparative study on energy partitioning in photosystem II of two *Arabidopsis thaliana* mutants with reduced non-photochemical quenching capacity[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(3): 1027-1034.
- [24] 王飞, 刘世增, 康才周, 等. 干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2017, 31(1): 142-147.
Wang Fei, Liu Shizeng, Kang Caizhou, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Picea mongolica*[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017, 31(1): 142-147. (in Chinese with English abstract)
- [25] Baldocchi D, Falge E, Wilson K. A spectral analysis of biosphere-atmosphere trace gas flux densities and meteorological variables across hour to multi-year time scales[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 107(1): 1-27.
- [26] Ouyang Z, Chen J, Becker R, et al. Disentangling the confounding effects of PAR and air temperature on net ecosystem exchange at multiple time scales[J]. *Ecological Complexity*, 2014, 19: 46-58.
- [27] 晏德莉, 李双双, 延军平, 等. 汉江流域降水非均匀性变化特征分析[J]. 武汉大学学报: 理学版, 2020, 66(4): 377-385.
Yan Deli, Li Shuangshuang, Yan Junping, et al. Analysis of variation characteristics of precipitation heterogeneity in the Hanjiang River Basin[J]. *Journal of Wuhan University: Natural Science Edition*, 2020, 66(4): 377-385. (in Chinese with English abstract)
- [28] Kramer D M, Johnson G, Kuirats O, et al. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79(2): 209-218.
- [29] Jia X, Zha T S, Gong J N, et al. Multi-scale dynamics and environmental controls on net ecosystem CO₂ exchange over a temperate semiarid shrubland[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 259: 250-259.
- [30] Vargas R, Collins S L, Thomey M L, et al. Precipitation variability and fire influence the temporal dynamics of soil CO₂ efflux in an arid grassland[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(4): 1401-1411.
- [31] Grinsted A, Moore J C, Jevrejeva S. Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series[J]. *Nonlinear Processes in Geophysics*, 2004, 11: 561-566.
- [32] Kudoh H, Sonoike K. Irreversible damage to photosystem I by chilling in the light: Cause of the degradation of chlorophyll after returning to normal growth temperature[J]. *Planta*, 2002, 215(4): 541-548.
- [33] 靳川, 查天山, 贾昕, 等. 干旱环境3种荒漠灌木叶绿素荧光参数动态[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(8): 72-80.
Jin Chuan, Zha Tianshan, Jia Xin, et al. Dynamics of chlorophyll fluorescence parameters under drought condition for three typical desert shrubs[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, 42(8): 72-80. (in Chinese with English abstract)
- [34] 张明艳, 贾昕, 查天山, 等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)光系统II光化学效率对去除降雨的响应[J]. 中国沙漠, 2017, 37(3): 475-482.
Zhang Mingyan, Jia Xin, Zha Tianshan, et al. PSII photochemical efficiency of *Artemisia ordosica* in response to rainfall exclusion[J]. *Journal of Desert Research*, 2017, 37(3): 475-482. (in Chinese with English abstract)
- [35] 杨程, 李鹏民, 张子山, 等. 叶绿素延迟荧光的发生及其在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理学报, 2013, 49(12): 1277-1285.
Yang Cheng, Li Pengmin, Zhang Zishan, et al. Arising of chlorophyll delayed fluorescence and its application in photosynthesis research[J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(12): 1277-1285. (in Chinese with English abstract)
- [36] 靳川, 查天山, 贾昕, 等. 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[J]. 林业科学, 2020, 56(10): 34-44.
Jin Chuan, Zha Tianshan, Jia Xin, et al. Photosystem II light energy partitioning and photoprotection in an exotic species (*Salix Psammophila*) in Mu Us desert[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2020, 56(10): 34-44. (in Chinese with English abstract)
- [37] 丁俊祥, 邹杰, 唐立松, 等. 克里雅河流域荒漠-绿洲交错带3种不同生活型植物的光合特性[J]. 生态学报, 2015, 35(3): 733-741.
Ding Junxiang, Zou Jie, Tang Lisong, et al. Photosynthetic characteristics of three different life-form plants in the desert-oasis ecotone of Keriya River Basin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(3): 733-741. (in Chinese with English abstract)
- [38] 姜籽竹, 朱恒光, 张倩, 等. 低温胁迫下植物光合作用的研究进展[J]. 作物杂志, 2015, 31(3): 23-28.

- Jiang Zizhu, Zhu Hengguang, Zhang Qian, et al. Progress of influence of low temperature on plant photosynthesis[J]. *Crops*, 2015, 31(3): 23-28. (in Chinese with English abstract)
- [39] 蒋高明, 朱桂杰. 高温强光环境条件下 3 种沙地灌木的光合生理特点[J]. 植物生态学报, 2001, 25(5): 525-531.
- Jiang Gaoming, Zhu Guijie. Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(5): 525-531. (in Chinese with English abstract)
- [40] 康博文, 刘建军, 孙建华, 等. 陕北毛乌素沙漠黑沙蒿根系分布特征研究[J]. 水土保持研究, 2010, 17(4): 120-123.
- Kang Bowen, Liu Jianjun, Sun Jianhua, et al. Study on root distribution of *Artemisia Ordosica* in Mu Us sandy land[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2010, 17(4): 120-123. (in Chinese with English abstract)

Multi-time scale property of environmental responses to photosystem II of *Artemisia ordosica* in Mu Us desert

Jin Chuan, Jiang Yan, Li Xinhao, Xu Mingze, Gao Shengjie, Wei Ningning, Jia Xin, Tian Yun, Zha Tianshan^{*}

(1. *Yanchi Research Station, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*; 2. *Key Laboratory of Soil and Water Conservation of State Forestry Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*)

Abstract: Extreme weather events occur frequently in the desert region of northwest China, such as drought, high temperature, and strong radiation. Desert vegetation is often exposed to multiple environmental stresses. Plants in deserts are at risk of rapid degradation, particularly that those are sensitive to climate change. Therefore, it is necessary to explore the response of vegetation to environmental fluctuations in this region, aiming to clarify the regulatory mechanisms of desert plants to the environments, and thereby predict the succession and development of desert ecosystem communities under future climate change. Chlorophyll fluorescence technology can rapidly collect detailed information of photosystem II (PSII) energy distribution without damage, which is widely used for *in situ* monitoring environmental stress in plants. However, there are some lags of covariance between chlorophyll fluorescence parameters and related environmental factors by just visually examining their time series, particularly on timescales. Wavelet analysis can be selected to analyze transient dynamics between two-time series, providing valuable insights into the temporal dynamics of ecological time series and their environmental controls. Unfortunately, few studies were applied wavelet techniques to chlorophyll fluorescence measurements in desert ecosystems. In this study, an *in-situ* field measurement of chlorophyll fluorescence was conducted for *Artemisia ordosica* in the Mu Us desert, and then the Continuous Wavelet Transform (CWT) and Wavelet Coherence (WTC) analysis were selected to investigate how the Photosynthetically Active Radiation (PAR), air temperature, Vapor Pressure difference (VPD), and Soil Water Content (SWC) modulated the variability of PSII energy partitioning in the time-frequency domain. The results showed that: The CWT revealed that there were clear daily periodicities on the PSII energy partitioning parameters, such as the photochemical efficiency, regulated heat dissipation, and non-regulated heat dissipation, indicating a strong oscillation at intermediate scales (days to weeks). On the diurnal scale, the continuous areas of significant WTC were observed between PSII energy partitioning parameters and environmental factors during growing seasons, 43 min, 3.3, 4.6 and 10.72 h lagged behind PAR, air temperature, VPD and SWC, respectively ($P < 0.05$). This can imply that the heat dissipation in the lutein cycle and the change of stomatal conductance can be the underlying mechanisms regulating the energy partitioning of PSII on a short timescale. On the seasonal scale, non-continuous areas of significant WTC were observed between PSII energy partitioning parameters and environmental factors, 7.2, 8.8, 14.7, and 21.6 days lagged behind air temperature, VPD, PAR, and SWC, respectively ($P < 0.05$). It infers that the repairing capacity of PSII, the amount of specific protein, and chlorophyll concentration can be the underlying mechanisms regulating the energy partitioning of PSII on a long timescale. The fluctuations of the maximal quantum yield of PSII photochemistry and PSII energy partitioning parameters of *Artemisia ordosica* were basically consistent with the vegetation phenological period. In July and August, maximal quantum yield of PSII photochemistry and Φ_{PSII} decreased, whereas, regulated heat dissipation and non-regulated heat dissipation increased. In May and September, non-regulated heat dissipation increased, while maximal quantum yield of PSII photochemistry decreased. This demonstrated that the mechanisms of *Artemisia ordosica* regulating PSII energy partitioning depended mainly on different time scales. It was also found that *Artemisia ordosica* can repair the damaged PSII by itself in the harsh environment, especially in a desert, returning to normal physiological level in which the maximal quantum yield of PSII photochemistry remained around 0.78, indicating that a strong tolerance to drought and high radiation. This study can provide a scientific reference to real-time monitor the crop growth, and thereby protect the agricultural ecology system in the desert.

Keywords: arid regions; wavelet analysis; fluorescence monitoring; seasonal fluctuations