

# 多尺度碳利用效率研究进展

底阳平<sup>1,2</sup> 曾辉<sup>1,5</sup> 张扬建<sup>2,3,4\*</sup> 陈宁<sup>6</sup> 丛楠<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>北京大学深圳研究生院, 广东深圳 518055; <sup>2</sup>中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 拉萨高原生态试验站, 北京 100101; <sup>3</sup>中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101; <sup>4</sup>中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190; <sup>5</sup>北京大学城市与环境学院, 北京 100871; <sup>6</sup>中国科学院湿地生态与环境重点实验室, 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102)

**摘要** 碳利用效率(carbon use efficiency, CUE)是指机体用于生长的碳量占其吸收总碳量的比例,是研究生态系统碳循环和碳分配模式的重要参数。对CUE的研究可利用多种方法从多尺度开展,然而CUE的高尺度敏感性导致不同方法之间的结果变异性较大,难以整合并且扩展外推,成为制约CUE研究方法及应用的重要因素。本文将CUE常见的测定方法按照研究对象的应用尺度差异分为样地尺度、生态系统尺度、景观和区域尺度以及大陆和全球尺度,概述各方法的特点、优势及局限性。随后,分尺度综述CUE的研究进展,发现CUE受到包括生物和非生物等多种因素的影响,各影响因素及其交互作用在不同时空尺度上控制着CUE, CUE数值也随尺度和测定方法的不同而发生变异。建议今后对CUE的研究应该综合考量生物和环境等多要素交互影响效果,通过机理和技术研究提升数据测定的准确性,以及整合多尺度结果为模型优化提供新思路。

**关键词** 碳利用效率(CUE); 测定方法; 多尺度; 多源数据

**Research advances in carbon use efficiency at multiple scales.** DI Yang-ping<sup>1,2</sup>, ZENG Hui<sup>1,5</sup>, ZHANG Yang-jian<sup>2,3,4\*</sup>, CHEN Ning<sup>6</sup>, CONG Nan<sup>2</sup> (<sup>1</sup> Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen 518055, Guangdong, China; <sup>2</sup> Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Lhasa Station, Beijing 100101, China; <sup>3</sup> Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; <sup>4</sup> College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; <sup>5</sup> College of Urban and Environmental Science, Peking University, Beijing 100871, China; <sup>6</sup> Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China).

**Abstract:** Carbon use efficiency (CUE) is defined as the proportion of carbon (C) received from the environment that is used for growth. As one of the key indicators for the ability of biological carbon sequestration, it is widely implemented in the carbon cycle and process-based models. Research on CUE is carried out by various methods at multiple scales. However, the results of different methods vary greatly because of the scale-dependence of CUE, which makes the results difficult to integrate, becoming a vital factor restricting the research methods and application of CUE. In this review, we classified the common CUE acquisition methods into plot-scale, ecosystem-scale, landscape & regional scale and continental & global scale. We summarized the characteristics, advantages and limitations of each method. The progress of CUE application in research is reviewed at each scale. It is found that CUE is influenced by biotic and abiotic factors, which control CUE at different spatial and temporal scales. Moreover, the value of CUE varies with methods and scales applied in study. In order to deepen the understanding of CUE,

国家自然科学基金杰出青年基金(41725003)资助。

收稿日期: 2021-01-18 接受日期: 2021-03-17

\* 通讯作者 E-mail: zhangyj@igsnrr.ac.cn

future research should comprehensively consider the interactive effects of biological and environmental factors, improve the accuracy of data measurement, and promote model optimization by integrating multi-scale results.

**Key words:** carbon use efficiency (CUE); acquisition method; multi-scale; multi-source data.

碳利用效率(carbon use efficiency, CUE)表征有机体潜在的固碳能力,是影响生态系统碳储量的关键因素,多基于有机体最终用于生长发育的碳消耗量占总固定碳量的比例进行计算(Manzoni *et al.*, 2012)。根据研究对象不同,CUE可分为植物碳利用效率(CUE of plant, CUEa)、微生物碳利用效率(Microbial CUE, CUEh)和生态系统碳利用效率(CUE of ecosystem, CUEe),分别代指植物体碳同化、土壤碳固存和生态系统碳利用的效率。其中CUEa和CUEh两者通过地上和地下部分的凋落物相互联系(图1),两者之间的平衡关系依赖一种制约消减机制:植物体根系分泌和细根更替产物会被微生物利用,这部分植物的转移产物促进CUEh增长。但如果碳输入量不稳定,当生长速率无法抵消代谢成本时,CUEh会随之下落。CUEa和CUEh在全球尺度上也存在类似制约消减关系(Bradford *et al.*, 2013)。最终,CUEa与CUEh之间相互作用关系在生态系统上整体表现为CUEe(Sinsabaugh *et al.*, 2017),该指标反映出生态系统尺度上的碳固存潜力及其对气候变化产生的反馈(Xia *et al.*, 2017)。

研究初期在模型中多用定值定义CUE。基于理论推导和小容量样本整合的结果,提出全球森林生态系统的CUEa为0.47(Waring *et al.*, 1998),这一结论在构建模型中被广泛采纳,如CASA模型

(Potter *et al.*, 1993)。对于CUEh也是同样,在生物地球化学模型中也通常被设定为一个定值参数,集中在0.25~0.6,设定值随底物组成等特性的不同而不同(陈智等, 2020)。然而,随着研究的深入,越来越多的研究发现,CUE对环境变化的敏感性高,数值变异性大,并不能在模型中作为定值使用。数据计算不独立是误判CUE为定值的主要原因,基于整合的全球数据,森林生态系统CUEa在0.23~0.83(DeLucia *et al.*, 2007; Collalti *et al.*, 2019)。全球尺度上的遥感观测MODIS数据也表明,CUE随着生态系统类型、地理特征和气候要素均表现出较大的空间差异(Zhang *et al.*, 2014)。由于模型在一定程度上低估了异养呼吸量(heterotrophic respiration, Rh),模型参数预设值往往高于CUEh的实测结果(He *et al.*, 2018)。

近10年来,针对CUE开展了诸多探索,呈现出多方法和多尺度的研究特征。样地实验揭示了生物对环境因素变化的短期响应特征(Kunert *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2020),通量观测在更大范围(特定生态系统)内监测生态系统与大气圈之间的碳通量交换(陈世莘等, 2020),文献调查(DeLucia *et al.*, 2007)与遥感观测(Zhang *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2010)实现了全球和区域上的研究。在不同时空尺度上测定方法的差异影响了结果表达。目前对

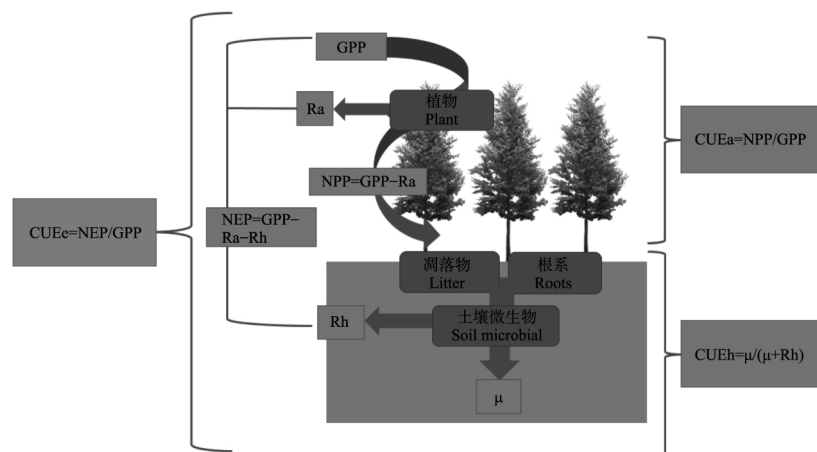


图1 CUE定义及组分流通过程概念图

Fig.1 Conceptual scheme of CUEs defined in relation to ecosystem carbon flows

CUE 的研究多使用单一数据,忽略了不同尺度和测定方法对于生态过程的侧重点存在差异,同时,已有研究发现 CUE 具有高尺度敏感性(Manzoni *et al.*, 2018),不同尺度研究之间 CUE 数值变异性较大,难以整合并且扩展外推,成为制约 CUE 发展的重要因素(Zhu, 2014)。为了更加清晰地认识尺度选择对 CUE 的影响,本文在综述 CUE 的概念定义、测定方法的基础上,基于近 10 年的研究成果,梳理不同尺度上 CUE 的变异特征及其影响因素,并指出未来的研究重点,以期为 CUE 的研究和模型的改进提供参考和借鉴。

### 1 基本概念及测定方法

#### 1.1 基本概念

植物碳利用效率(CUEa)是指植物用于生长的碳占从环境中获取总碳量的比例,计算公式为  $CUEa = NPP / GPP$  (Doughty *et al.*, 2018),反映了总初级生产力(GPP)在净初级生产力(NPP)和自养呼吸(Ra)之间的分配关系,该指标数值越高代表更高的营养水平(DeLucia *et al.*, 2007)。生态系统碳利用效率(CUEe)被定义为生态系统净生产力(NEP)与GPP之比(Manzoni *et al.*, 2018),计算公式为  $CUEe = NEP / GPP$ ,用于描述一个生态系统存储从大气中获取总碳量的水平,表征生态系统潜在的碳汇能力,在生态系统生产力模型中具有非常重要的作用(Sinsabaugh *et al.*, 2017)。微生物碳利用效率(CUEh)通常被定义为微生物生长量和同化量之比,公式为  $CUEh = \mu / (\mu + Rh)$ ,其中估算的同化量

为生长量( $\mu$ )和Rh之和(Sinsabaugh *et al.*, 2017)。

#### 1.2 测定方法

碳吸收和碳消耗是 CUE 测定的重要组分,数值的准确测定直接影响到 CUE 数值的可信度。按照应用的时空尺度差异,将目前常用的方法划分为样地尺度、生态系统尺度、景观和区域尺度、大陆和全球尺度(图 2),不同尺度的研究各具优势和局限性。

**1.2.1 生物计量法** 生物计量法是通过测定不同时期植物各器官的生物量或碳交换量,建立各器官的异速生长方程式,进而估测植物器官或个体的生产力变化(Zhu, 2014)。该方法能够区分并测定各器官的碳分配情况,多通过升尺度获得所在生态系统的呼吸量或NPP(Ryan *et al.*, 1997)。但是,受方法的局限,在测定呼吸组分和升尺度的过程中存在较大的不确定性(DeLucia *et al.*, 2007; Tan *et al.*, 2010)。

**1.2.2 微生物的实验测定** 室内培养分析是测定 CUEh 最常用的方法。根据测定对象及其变化量的不同,可分为微生物生长速率测定法、微生物生物量测定法、底物吸收速率测定法和底物浓度变化测定法等(陈智等, 2020)。上述方法各有优势和局限性,如基于生物量变化的实验简便且可操作,但是需要合理解决生物量转化的问题,同时该方法在短时间内难以捕捉到完整的生态过程,造成 CUE 的高估(Herron *et al.*, 2009)。又如,基于底物浓度变化的测定方式考虑到微生物生产力代谢和分泌,能够在长时间开展研究,但需要测定底物的吸附性并提供高浓度底物(Devèvre *et al.*, 2000; Manzoni *et al.*, 2012)。需要说明的是,除底物浓度变化测定外,由

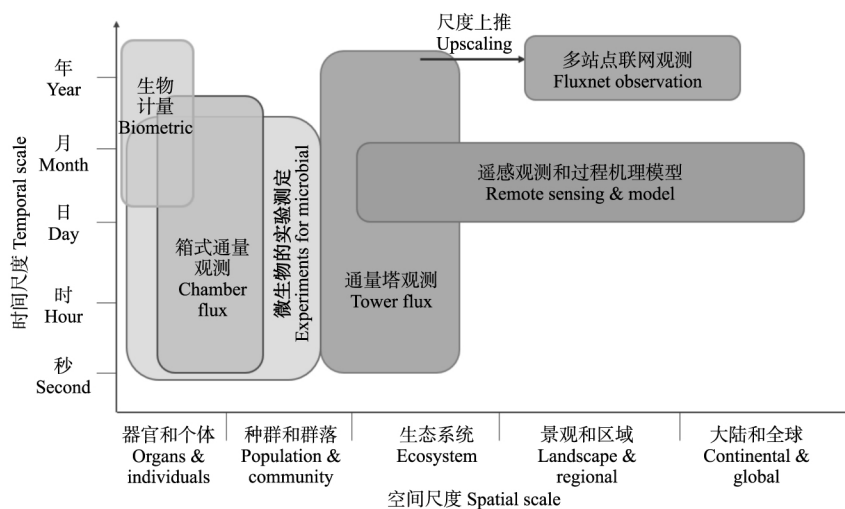


图 2 不同碳通量测定方法的时空尺度分布(Chen *et al.*, 2009)

Fig.2 Temporal and spatial scales of different carbon flux estimation approaches

于受到底物量和空间等限制,已有实验方法都只能在短时间内开展(Geyer *et al.* 2019)。然而,微生物在长时间会对环境条件变化产生适应性响应,由于技术限制,对该方面尚缺少长期有效的数据积累(陈智等 2020)。

**1.2.3 箱式通量观测法** 通量观测法能够获得实测数据,有助于加深对碳循环及其驱动机制的理解(Liu *et al.* 2020)。按照操作方法可分为箱式法(Chamber Flux)和通量塔观测法(Tower Flux),两者在测定碳通量时都基于涡度相关原理,区别在于:通量塔测定的对象是真实、开敞的大气环境,箱式法则研究封闭气室内的气体交换情况。箱式法预先在控制实验样地中心布设观测基座,使用透明交换箱与红外气体分析仪在研究时段内对净生态系统碳交换通量(NEE)进行连续测定(Chen *et al.* 2021)。

**1.2.4 通量塔观测** 基于微气象学理论的通量塔观测技术实现了对景观尺度(特定生态系统)的碳通量的直接测定。该方法实现了长时间的连续观测,提供从分、小时、日、月到年际等多时间尺度分辨率的数据。在空间上较站点尺度的测量范围也更大,对象为特定生态系统,如森林、草地和农田生态系统等,从数百平方米到几平方千米不等(陈世莘等 2020),目前已形成了覆盖全球和区域性的通量观测网络。如ChinaFLUX观测网络的生态观测站点基本涵盖了我国主要的地带性陆地生态系统类型,为评价各类陆地生态系统的碳循环提供支持(于贵瑞等 2014)。但是,目前通量站点分布不均,尤其是在恶劣环境下少有分布,在尺度上推(Up-scaling)过程中仍存在不确定性(Liu *et al.* 2020)。已有学者应用集成算法(Model Tree Ensemble, MTE)建立预测模型,将通量站点观测值上推到大陆尺度(Yao *et al.* 2018)。

**1.2.5 遥感观测** 遥感观测(Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) satellite data)(Zhao *et al.* 2010)能够对全球陆地生态系统进行长期连续观测,捕捉到不同生态系统和气候条件下GPP和NPP的时空格局变化,在探索全球CUE的时空格局和变化趋势中应用广泛(Zhang *et al.* 2010)。但是,遥感技术也存在几点不足:其一,时间序列开始较晚,生产力数据一般始于2000年以后(Heinsch *et al.* 2003);其二,MODIS提供的生产力产品基于经验模型,如GPP基于光能利用模型,在参数选择方面仍存在不确定性,此外,该方法尚不能

测定Rh值;其三,受到各种因素(如大气条件和天气、传感器精确度等)影响,观测结果存在误差(曹明奎等 2004)。

**1.2.6 模型模拟** 当前研究生态系统碳循环过程的主流模型为过程机理模型(Process-based Carbon Cycle Models, DGVM)(Sitch *et al.* 2003),通过构建多过程耦合的模型系统将陆地表面的碳循环和植被动态及其对环境变化的响应表达出来,被广泛用于模拟生理生态过程(如光合作用、呼吸作用、碳分配等)和生态系统结构(Piao *et al.* 2017),为在全球尺度研究植被CUE提供了新的方法。但是建模仍缺少长时间的地面观测样本支撑(Zhu 2014),对生态系统结构和动态过程缺乏深入认识,当前模型的准确度不高,独立开展研究存在较大的不确定性。

基于化学计量比法的生物地球化学循环模型(Stoichiometric Model)是目前研究CUEh唯一的大尺度方法(Sinsabaugh *et al.* 2017),模型基于环境特性(如化学计量比C:N:P)与CUEh之间存的较强相关性这一性质,将CUEh组分与环境变量相关联。该方法不需要直接测定,可通过参数化和模拟,在模型中多将CUEh设为定值使用(陈智等 2020)。

**1.2.7 文献调查法** 文献调查法(Literature Survey)是基于上述已有多种测定方法的结果,通过文献检索,收集整理成对应的数据集并分析,实现了在区域和全球尺度上揭示生态系统碳通量空间变异特征(DeLucia *et al.* 2007)。例如,按照预设检索规则,收集研究区(如森林生态系统)内所有站点的碳通量组分(如NEP, GPP等),利用混合线性模型和回归分析等方法构建各组分之间的关系,将模型拟合关系作为目标区域CUE的平均水平。

## 2 多尺度CUE研究进展

### 2.1 各尺度CUE的影响因素

研究的时空尺度差异(表1),如样地尺度与全球尺度,短期实验和长期观测等,均可能影响CUE对要素的响应表达,进而为解析CUE变化规律带来较大的难度和不确定性(Geyer *et al.* 2019)。

**2.1.1 样地尺度** 不同植被类型和物种的CUE存在差异。许多研究发现森林CUEa较其他植被类型低(DeLucia *et al.* 2007),在热带森林开展控制实验对这一现象进行解释,提出群落多样性水平和是否存在干扰是两个重要的影响因素,物种丰富度高的森林会将更大比例的GPP用于维持物种组分的生

表 1 CUE 测定方法及其特点

Table 1 Acquisition methods of CUE and comparison

研究尺度 Scale	测定方法 Method	基本原理 Principle	优点 Advantage	局限性 Limitation
样地 Plot	生物计量法 Biometric	测定不同时期植物各器官的生物量或碳交换, 建立异速生长方程进行估测 Measure the biomass and carbon exchange of plant organs at different stages, and build the allometric models to estimate	可分析生态系统碳组构成 Analyze the carbon compositions of ecosystem	受样本特殊性影响, 结果缺少普适性 Limited by the particularity of samples
	箱式通量观测 Chamber flux	一定时间内通过箱体的 CO <sub>2</sub> 浓度变化速率(或箱体进出口口的浓度差) 计算通量 The flux is calculated by the rate of CO <sub>2</sub> concentration in the chamber (or inlet and outlet of the chamber) within a certain time	操作方便, 可获得连续、实测数据 Operate conveniently and be able to access to continuous measured data	测量值对 CO <sub>2</sub> 浓度的依赖性和对环境条件的敏感性会导致时间漂移 The measured values are easily affected by the change of CO <sub>2</sub> concentration and environmental condition, which may lead to time drift
生态系统 Ecosystem	通量塔观测 Tower flux	测定 CO <sub>2</sub> 脉动与垂直风速脉动的协方差推算湍流通量 Eddy covariance obtain turbulence flux by calculating the covariance of fluctuations of wind velocity and fluctuations of physical quantity	实现对碳通量进行直接、精确且连续的观测 Achieve the observation of carbon flux on a direct, precise and continuous basis	站点分布不均; 在实际观测中受到硬件条件限制 Uneven site distribution; Limited by its high hardware requirement
景观和区域 Landscape and regional	多站点联网观测 Fluxnet	同一区域或全球范围内各通量观测站点组成的联网观测 A regional or global network of tower flux measurement sites	实现了将站点尺度上推至区域尺度 Upscaling tower flux measurements to the regional scale	尺度上推存在不确定性 Uncertainty in upscaling
大陆和全球 Continental and global	遥感观测 Remote sensing	基于遥感获取光合有效辐射 (FPAR) 结合 PAR 及其他气象资料估测 GPP, 呼吸组分由异速生长模型获得, GPP 与呼吸值之差是年际 NPP Combine satellite-derived FPAR with PAR and other meteorological data to get GPP, the respiration components arise from allometric model, and annual NPP is the difference between GPP and respiration	在区域和全球尺度上较为可靠的观测方法 One of the most reliable data sources at the regional and global scale	数据开始时间较晚, 且无法测定 Rh Available data since 2000 and unable to obtain Rh
	模型模拟 Model	以气候、土壤和 CO <sub>2</sub> 浓度等数据作为输入, 模拟植被的生理过程、植被动态和物质循环等过程 The data of climate, soil and CO <sub>2</sub> concentration were used as inputs to simulate the physiological processes, vegetation dynamics and other ecological process	时空连续性高, 数据类型丰富 Provide types of data with high spatiotemporal continuity	对生态过程的认识不足, 模型结构和参数设置的不确定性高 Model structure and parameter setting remain uncertain

活; 而适度干扰使得森林趋于将更多的 GPP 分配给生长 (Kunert *et al.* 2019)。此外, 寒带树种 CUE 较高可能是因为叶片呼吸具有温度适应现象, 植物基础呼吸随生长温度的增加而下降, 而呼吸的温度敏感性指标  $Q_{10}$  变化较小或者没有变化, 同时, 光合产物随温度增加而积累, 导致 CUEa 增加 (Zhu 2014)。具有相同结构的不同物种之间 CUE 的差别也可能很大。欧洲亚北极区 (European Subarctic) 维管植物和苔藓植物虽然都包含维管组织, 但是苔藓植物的 CUEa (0.68 ~ 0.81) 远高于普通的维管植物 (0.23 ~ 0.65), 原因可能是苔藓植物没有菌根和根际微生物, 因此地下碳消耗较低 (Street *et al.* 2013)。不同种类的苔藓植物 CUEa 也不同, 其原因尚不清楚, 可

能是物种功能差异, 或者受所在环境条件的影响 (Bradford *et al.* 2013)。选取沿纬度横切面分布的 4 种阔叶树种幼苗, 个体间 CUEa 在热敏感性方面存在显著的分类学变异 (Dillaway *et al.* 2014)。

增温通过对气候和生物因素的控制实现了对 CUE 及其组分的影响。增温通过刺激蒸散发过程, 改变了大气和土壤中可利用水量, 土壤水分胁迫迫使高寒草甸的优势物种返青期推迟, 造成了 GPP 下降 (Zhu *et al.* 2017)。增温还能通过调节群落结构组分和植物生长 (如群落组成、物候等) 来影响 CUE。如植物覆盖度和生物量对多水平梯度增温响应呈现非线性变化关系, 导致 GPP 受抑制的程度强于生态系统呼吸 (ER), 引起 CUEe 下降 (Chen *et al.*,

2021)。相比于光合作用,增温对呼吸过程的影响较为复杂,不同植物呼吸对增温的响应机制差别较大。适应了高温的植物,在温度升高后呼吸速率的增加幅度低于未适应高温的植物,从而减弱了温度与呼吸之间的正反馈效应(Reich *et al.* 2016);生长在温度较低地区的树种的叶片呼吸具有温度适应现象,随着温度的升高叶片呼吸速率快速下降。对干旱半干旱草原开展夜间增温实验的结果表明,土壤呼吸对增温响应敏感,促使 CUE<sub>e</sub> 增加;而 CUE<sub>a</sub> 对环境温度变化的响应不显著(Wang *et al.* 2020)。青藏高原草甸生态系统多梯度增温实验表明,增温抑制 CUE<sub>e</sub> 且呈现非线性变化趋势,高水平增温导致 CUE<sub>e</sub> 下降幅度明显增大,CUE<sub>e</sub> 组分以及生物和非生物因子对增温响应的非线性变化,共同导致了这一结果(Chen *et al.* 2021)。

全球变暖带来水资源的改变,水分条件对 CUE 的影响效果正在逐渐凸显。高寒草甸生态系统碳通量各组分对降水的响应存在差异,植物呼吸较微生物呼吸的响应变化强烈,地上呼吸较地下呼吸更易受到降水变化影响,土壤水分含量和地上初级生产力是导致碳通量变化的直接原因(Zhang *et al.* 2019a)。相比于温度变化,植物 CUE 对降水变化可能有更高的敏感性,通过观测 5 种落叶树种苗木 CUE<sub>a</sub> 对降水量和温度变化的响应发现,落叶树种苗木 CUE<sub>a</sub> 不受温度升高的影响,但是对降水量变化较为敏感,降水量增加提高了光合作用,使 CUE<sub>a</sub> 增加;暗呼吸速率与光合速率的平均比率随降水量的增加而下降(Smith *et al.* 2012)。干旱胁迫会导致热带雨林生态系统 CUE<sub>e</sub> 降低,因为降水量减少将导致 ER 和 GPP 增加,叶片和根系呼吸增加,Rh 没有显著差异,而 NEP 降低(Metcalf *et al.* 2010)。不同水分条件下碳循环对温度的敏感性存在差异,逐渐成为陆地碳循环年际变动的关键调控因素(Piao *et al.* 2020)。近期一项研究发现:水分可利用性决定了生态系统碳收支对气候变暖的响应;在湿润条件下增温通常会促进 NEP 而对全球变暖产生负反馈,而在干旱条件下却抑制 NEP 从而产生正反馈(Quan *et al.* 2019)。

CO<sub>2</sub> 浓度变化会影响碳通量组分变化,但是对有机体碳分配的作用效果仍存有争议。CO<sub>2</sub> 具有施肥效应,即 CO<sub>2</sub> 浓度升高提升了光合作用,促进产物的积累。在针叶林开展 FACE(Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment Technology) 试验,CO<sub>2</sub> 浓度的升高促使 NPP、

GPP、Rh 和 NEP 发生不同程度的增加,而 Ra 并未受到影响(Hamilton *et al.* 2002)。但是 CO<sub>2</sub> 浓度升高对 CUE 的影响尚不明确。基于站点尺度的模型结果表明,随着 CO<sub>2</sub> 浓度上升,叶片中的氮和蛋白质含量减少,降低维持呼吸,从而促进 CUE<sub>a</sub> 上升(Dewar *et al.* 1998)。利用同位素标记法研究发现,较高浓度 CO<sub>2</sub> 会抑制 CUE<sub>a</sub>,原因在于较高浓度 CO<sub>2</sub> 促使光合、呼吸强度非同速上升,且呼吸较光合增长速率快(Gong *et al.* 2017)。此外,CO<sub>2</sub> 浓度升高可能引起非结构碳水化合物的积累,促进植物呼吸作用,导致 CUE 下降(Amthor 2000)。

在已有模型中,氮添加一直被视为 CUE 的关键驱动要素之一(Sitch *et al.* 2003)。氮磷化学计量调控植物和土壤生物的生长和代谢,从而影响许多生态系统的碳交换过程。施氮对草原地上部 NPP、GPP、ER 和 NEE 等产生非线性影响,植物氮磷(N:P) 比例在这些碳交换过程中起主导作用,相比之下,土壤温度和水分仅是氮添加梯度上生态系统碳通量变化的次要影响因子(Peng *et al.* 2017)。但位于青藏高原高寒草甸生态系统布设的多梯度氮添加实验表明,GPP 和 ER 内在互作效果导致 CUE<sub>e</sub> 对氮添加的敏感性较低,氮添加可能并不会影响 CUE<sub>e</sub> 数值大小(Ma *et al.* 2018)。

人为管理,如间苗和择伐、施肥和灌溉等措施均能够影响 CUE。对巴西亚马逊流域热带森林进行 3 年的择伐后,木材的 CUE<sub>a</sub> 显著增加。可能是大径级木材被砍伐后,林龄较小的树木具有较高的碳利用效率(Figueira *et al.* 2008)。基于站点的模型结果显示,全球变化及 CO<sub>2</sub> 浓度的共同改变会使树木生长和死亡加快。而通过间苗的方式能够减缓 CUE 的下降速度(Collalti *et al.* 2018)。灌溉和施肥引起细根生物量和细根呼吸的减少(Ryan *et al.* 1996),土壤营养利用效率的增加可能减少细根的生长,降低 GPP 分配到地下部分的比例(Giardina *et al.* 2003),促进干木材的生产,增加地上部分 CUE(Valentine *et al.* 2012)。但是,也有研究认为灌溉和施肥等管理措施对 CUE 的影响不显著。处理同时促进了林分光合作用和呼吸作用,因此对 CUE 并没有影响(Maier *et al.* 2004)。结论的不一致来源于实验设计和所选环境条件均存在较大的差异,且当前研究仅停留在植物或生态系统对处理的短期响应。

**2.1.2 生态系统尺度** 通量观测能够较为准确地揭示生态系统碳通量各组分的强度大小与变化范

围。通过分析全球 59 个站点 544 条年际碳通量数据,发现全球陆地生态系统平均 GPP、ER 和 NEP 分别为  $1294 \pm 684$ 、 $1117 \pm 578$  和  $153 \pm 289$   $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  (Baldocchi *et al.*, 2018)。由于遥感观测和模型拟合方法在生产力估算中较大的不确定性,长期通量观测数据常被用作地面验证数据 (Baldocchi, 2020)。通过对加拿大黑云杉 (*Picea mariana*) 林长达 19 年的通量观测,发现 GPP 和 ER 均显著增加,而年际 CUEe 呈现下降趋势。虽然与之前的遥感研究 (Zhang *et al.*, 2014) 一致,但导致这一趋势的原因不同:遥感研究 CUE 的减少主要是由于 NPP 减低,然而在通量观测中,CUE 减少主要是由 GPP 增加所致 (Liu *et al.*, 2019b)。收集并比较 1990—2007 年和 2008—2018 年两个时段内全球近 2000 个通量站的年值数据,发现 NEE 在两个时段之间并未发生显著变化 (Baldocchi, 2020),而通过遥感和大气  $\text{CO}_2$  浓度观测数据的反演结果均表明近几十年来全球生态系统初级生产力显著增加,出现了明显的“变绿”趋势 (Park *et al.*, 2016)。

**2.1.3 景观和区域尺度** 多站点联网观测实现了站点数据的尺度上推,为研究陆地生态系统碳通量的生物地理生态学机制提供了直接的观测数据,多用来比较不同区域生态系统类型之间的差异。中国典型森林 CUEe 受植被生物量量级水平的影响,亚热带和温带森林较热带和北方森林高,中纬度地区的 CUEe 最高;年均温变化是导致森林碳通量和 CUEe 变动的主要因素;受到林龄的影响,CUEe 表现出从幼龄林到老龄林逐渐降低的变化规律 (Chen *et al.*, 2019a, b)。东亚地区森林 CUEe 变化的主要因素是林龄;草地 CUEe 的主要影响因素是年均降水量,两者呈线性负相关关系 (安相等, 2017)。土壤的营养含量变化影响 CUE,高 GPP 的森林只有在养分充足的条件下同时表现高 NEP,而养分贫瘠的森林将更大比例 GPP 分配给生态系统呼吸 ER (Vicca *et al.*, 2012)。氮沉降对 CUEe 具有调控作用,在中国陆地生态系统中,湿润条件下,低氮沉降促进 CUEe 增加,在干旱胁迫下则会产生抑制作用;氮沉降也会调节气候对 CUEe 的作用效果 (Fernández-Martínez *et al.*, 2014),CUEe 随温度的升高而增大只发生在湿润、低氮沉降的区域,且植被类型差异对 CUEe 产生的影响会被气候的影响所抵消。

**2.1.4 大陆和全球尺度** 遥感观测是目前在大尺度开展连续、定量观测较为准确的手段 (曹明奎等,

2004)。在全球尺度上,CUEa 的分布与纬度、海拔、气候、植被类型、土壤养分等因素密切相关。北半球  $10^\circ\text{N}$ — $30^\circ\text{N}$ ,CUEa 随纬度的增加而减小,随海拔的升高而增加;基于气候变化要素的研究表明,CUEa 主要受到温度和降水控制,与温度变化呈负相关,与降水变化呈正相关 (Zhang *et al.*, 2014);此外,密集植被 CUEa 较稀疏植被低,森林 CUEa 较灌丛和草本低 (Zhang *et al.*, 2010)。随着空间尺度细化,地区之间的空间异质性特征逐渐凸显。中国陆地生态系统 CUEa 对于气候变化的响应特征与全球尺度较为一致 (Chen *et al.*, 2019a, b),但不同植被类型 CUEa 的生态控制因子存在差异,例如草地 CUEa 的主要控制因子是降水,而森林和农田 CUEa 主要受可利用水分的控制 (Chuai *et al.*, 2020)。不同地区由于植被类型、气候特点和微环境等方面的差异,CUEa 的生态控制因子不同。以中国为例,不同地理区域 CUEa 的生态控制因子不同。青藏高原地区的植被以高寒草原和高寒草甸为主,CUEa 在空间上随温度和水汽压差增加而增加,随实际水汽压和相对湿度增加而减小;水气压差对空间平均 CUEa 影响较大,空气湿度控制 CUEa 的年际变动 (Fu *et al.*, 2016)。松嫩平原的植被类型包括草地、草甸和森林,CUEa 与温度、降水均呈正相关关系,地表物候对 CUEa 具有较强的调控作用;在季节尺度上,区域平均 CUEa 呈现从秋季、夏季、春季逐渐递减的趋势 (Li *et al.*, 2019)。长江流域位于典型东亚季风区,对气候变化响应敏感,尤其是流域的东南部,植被  $R_a$  对增温的变化响应大于 GPP,CUEa 呈现下降的趋势,对未来气候变暖的响应更敏感 (Zhang *et al.*, 2013)。

大多数模型的结构都基于特定假设,特别是模拟光合和呼吸过程,简化过程和参数会对结果造成较大影响 (He *et al.*, 2018),因此在研究时仍需要利用地面实测数据对其约束 (He *et al.*, 2020)。为弄清模型不确定性的主要来源,提升估测精度,有学者比较了模型 (DGVM)、遥感观测 (MODIS) 及通量观测数据 (表 2),从 CUE 组分方面 (NPP 和 GPP 等) 探究差异来源,为模型优化提供了方向 (Xia *et al.*, 2017)。在估测全球 CUEa 时发现, $R_a$  估测的不确定性是造成模型 (DGVM) 和遥感观测 (MODIS) 结果差异的主要原因;同时,模型 GPP 通常较遥感观测偏大,原因在于遥感观测使用的光合有效辐射考虑到人为干扰对植被生长的影响,而模型模拟潜在的

表2 碳利用效率数值的变异性

Table 2 Variations of carbon use efficiency

研究对象 Object	指标 Index	方法 Method	CUEs 数值 Value of CUEs	来源 Reference
植物器官(如叶片) Organ (leaves)	CUEa	研究数据整合 Data Integration	0.8	Manzoni <i>et al.</i> 2018
植物个体 Whole plant			0.6	
植物群落(维管植物) Community (vascular plant)			0.5	
陆地生态系统 Terrestrial ecosystem			0.15	
全球陆地生态系统 Global terrestrial ecosystems	CUEa	遥感观测 Remote Sensing	0.52	Zhang <i>et al.</i> 2010; Bloom <i>et al.</i> 2016
		模型模拟 Model	0.38~0.52	He <i>et al.</i> 2018
	CUEe	通量观测 FLUXNET	-0.8~0.45	Law <i>et al.</i> 2002
		通量观测 FLUXNET	0.18	Baldocchi <i>et al.</i> 2018
		研究数据整合 Data Integration	0.15	Manzoni <i>et al.</i> 2018
全球森林 Global forests	CUEa	研究数据整合 Data Integration	0.22~0.79	Collalti <i>et al.</i> 2019
			0.03~0.24	Luyssaert <i>et al.</i> 2007
全球草原 Global grasslands		遥感观测 Remote Sensing	0.45~0.56	Liu <i>et al.</i> 2019b
北极冻土地区 Northern permafrost region	CUEa	遥感观测 Remote Sensing	0.29~0.58	Xia <i>et al.</i> 2017
		通量观测 FLUXNET	0.45±0.04	
全球已有研究 Global	CUEh	模型模拟 Model	0.27±0.11	Sinsabaugh <i>et al.</i> 2016
		Meta 分析法 Meta Analysis	0.27	Xu <i>et al.</i> 2017
		独立底物同位素示踪法 Isotopic Tracer Method	0.24±0.08	Spohn <i>et al.</i> 2016

叶面积指数(LAI),并未考虑干扰影响(He *et al.*, 2018)。此外,在北极冻土地区,模型较遥感观测和通量数据对CUEa高估,可能是模型对每月最大GPP( $GPP_{max}$ )的估测不准确,因此优化模型对 $GPP_{max}$ 指标的估测可提升预测准确度(Xia *et al.*, 2017)。为了提升模型模拟的准确性,需要地面实测数据支持,使用合理的方式对两者进行整合。通量观测数据可以用来约束模型的表现。利用紧急限制(Emergent Constrain)方法,用整合的地面站实测数据集来约束模型(DGVM)的结果,校正了模型对CUE高估这一偏差(He *et al.*, 2020)。

在CUEh的模型研究方面,由于微生物生长率和呼吸速率在土壤中难以直接测定,当前也没有足够的实测数据用于完善模型(Sinsabaugh *et al.*, 2016)。在部分模型中CUEh被设置为定值,数值跨度在0.25~0.6(陈智等,2020)。实际上,CUEh随可利用底物和生物量组分的变化而变化,这一假设会为模型模拟结果带来较大的不确定性(Bradford *et al.* 2013)。化学计量模型和代谢模型的集成为土壤微生物群落功能特性提供了定量描述,CUEh通过有机质和微生物生物量的元素化学计量比以及碳与必需元素(E)的吸收速率比间接估算,提高了CUEh在微生物过程和生态系统模拟模型中表达的准确性(Sinsabaugh *et al.* 2016)。

**2.1.5 整合的多源数据** 多尺度数据源研究是针对

对同一研究对象,利用可获取的多种尺度数据源,分别从各自的研究特点出发,对CUE的时空分布及变化、驱动机制等内容展开全面地研究,比较同一要素在不同尺度上对CUE作用的异同点,旨在获得更具普适性和准确性的结果和规律。已有学者针对这一方法展开诸多实践。例如,选取遥感观测(MODIS)和多模型(DGVMs)数据分别测算全球CUEa,并比较两数据源的表现,两者一致得出CUEa随纬度增加而增大的变化规律;但是模型对全局的估算值较遥感观测略低,北半球温带地区两者之间差异明显,这主要来源于对Ra测定的系统性差异(He *et al.*, 2018)。针对土壤养分含量对CUE的影响,全球尺度上的遥感观测(MODIS)和文献调查的站点数据相互验证所得结果均表明,CUE随养分含量增加而增加(Zhang *et al.* 2019b)。对于增温的影响,整合青藏高原高寒草甸的站点、景观和区域尺度等多数据源,结果表明,增温对CUEe的抑制作用在多层次水平表现出一致性;遥感观测和模型模拟展示出空间分布特性,控制实验更深刻地展示出CUEe对增温变化响应的非线性变化趋势(Chen *et al.* 2021)。

## 2.2 CUE数值变异情况

受到自然环境和测定手段的影响,CUE的数值变异性存在以下特征:

(1) 随着研究尺度的不断扩大和机体复杂程度的增强,CUE数值逐渐减小,展示出如下规律:生态



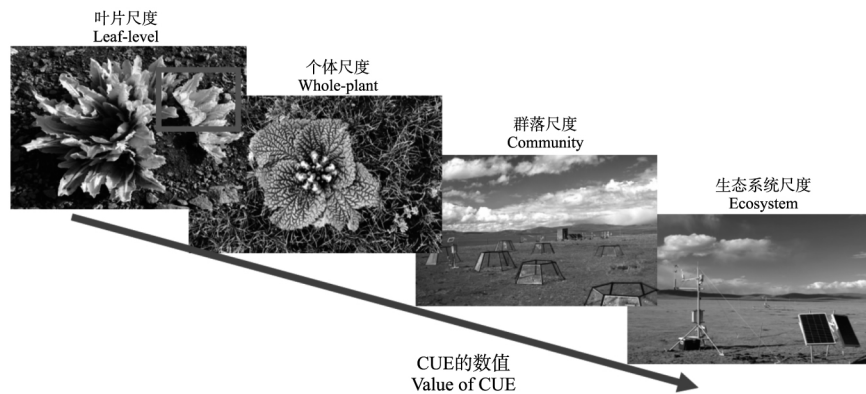


图3 CUE 数值随尺度变化趋势示意图

Fig.3 Diagram showing the change trend of CUE values with scale

系统  $CUE < \text{群落} CUE < \text{植物个体} CUE < \text{叶片} CUE$  (图3)。因为叶片只需要维持自身代谢的能量,而植物个体需要维持更多的功能,包括营养吸收、运输和使用、调节离子平衡等,复杂过程消耗的能量导致 CUE 降低。类似地,从单细胞向多细胞异养生物迁移需要额外的碳消耗来维持日益复杂的机体结构,导致 CUE 进一步下降 (Manzoni *et al.*, 2018)。

(2) 同一尺度不同测定方法也会影响 CUE。例如遥感观测 (MODIS) 与模型 (DGVM) 测定  $CUE_a$  的差异主要来源于对  $R_a$  的估测 (He *et al.*, 2018)。在北极冻土地区,大多数过程机理模型如 UW-VIC ( $CUE_a = 0.68$ ) 和 ISBA ( $CUE_a = 0.63$ ) 明显高估了  $CUE_a$ ,原因是各模型估测的  $GPP_{max}$  不准确 (Xia *et al.*, 2017)。

### 3 问题与展望

本文通过对比分析多尺度下 CUE 的研究进展发现,CUE 受到包括生物自身和非生物等多种因素的影响,各因子及其交互作用在不同时空尺度上控制着 CUE。在数值水平上,CUE 随尺度和方法的不同而发生变异。但是,目前对于 CUE 的认识仍处于初期,继续深入理解其变异规律并提升建模的预测性仍然困难。

#### 3.1 存在问题

##### (1) CUE 数值难以准确测定

目前仍然无法实现对 CUE 的准确测定。通量观测站点的空间分布不均匀,以中国为例,站点多分布在东部,西部因为自然条件恶劣而少有分布 (Yao *et al.*, 2018)。生物计量可以准确测定 NPP 但局限在小尺度内,GPP 尚无直接准确的测定方法 (Bradford *et al.*, 2013)。大、中尺度多基于经验模型对

NPP 和 GPP 等碳通量组分进行估测,由于对生态过程机理机制的认知不足,结果仍存在较大的不确定性。如遥感观测 (MODIS) 直接利用 GPP 与维持呼吸 (Maintaining Respiration, MR) 之差乘 0.8 来定义 NPP (Heinsch *et al.*, 2003)。模型 (DGVM) 尚处于优化机理参数、改进结构的阶段。难以独立开展研究。

##### (2) CUE 对要素响应的不确定性

CUE 代表了陆地生态系统与大气圈等外部环境的相互作用,其中涉及到复杂的大气-植物-土壤-微生物的交互作用。然而,目前大多数研究仅着眼于单一要素的影响,忽略了生物和环境等多要素的交互作用。比如,水分可利用效率调节了 CUE 对温度的响应,氮添加可能影响温度和水分对 CUE 的作用效果等。

### 3.2 展望

##### (1) 改进测定方法,提升数据精度

雷达和无人机技术的发展为小尺度生态学研究提供了便利,既提升了生物量的估测精度,又能够将样地实测与林冠遥感数据相结合建模 (Wang *et al.*, 2020),实现样地更大、精度更高、时间间隔更小的生物量或 NPP 估测。通量观测为研究生态系统与大气之间的碳交换提供了宝贵的实测数据,下一步应继续扩大通量网络布局,提升通量塔在全球陆地生态系统分布的广度和密度,随着时间的积累,长时间的通量实测数据将是未来生态学研究宝贵的财富 (Baldocchi, 2020)。同时,也要善于利用通量观测数据,探索尺度上推的合理方式。在大尺度研究的数据选择方面,应选择独立测定的 CUE 组分数据,如日光诱导叶绿素荧光 (SIF) 遥感所模拟的 GPP 数据集 (Zhang *et al.*, 2020),基于站点数据建模 (Xiao *et al.*, 2008) 生成的 NEP 和 ER 等。基于上述方法

能够极大地提升 CUE 估测的准确性。

## (2) 优化研究方法 深化机理认知

生态系统是生物和环境等多要素交互影响和作用的结果。为了能够抓住复杂多变的生态机理机制,未来对 CUE 的实验研究必须要建立环境和生物多要素交互影响的综合研究视角,不仅能够加深对生态过程机理的认识,也为模型优化提供了理论基础。此外,针对 CUE 的尺度依赖特点,建议在研究时选择不同尺度的多源数据,比较 CUE 对要素变化的响应与反馈在不同时空尺度的规律特征,加深认识和理解。同时,在模型的建模过程中,重点考虑特定要素对 CUE 的尺度影响差异,为生态学机理和探索提供新的思路。

## 参考文献

- 安相, 陈云明, 唐亚坤. 2017. 东亚森林、草地碳利用效率及碳通量空间变化的影响因素分析. *水土保持研究*, **24**(5): 79–87. [An X, Chen Y, Tang Y, et al. 2017. Factors affecting the spatial variation of carbon use efficiency and carbon fluxes in East Asian forest and grassland. *Research of Soil and Water Conservation*, **24**(5): 79–87.]
- 曹明奎, 于贵瑞, 刘纪远, 等. 2004. 陆地生态系统碳循环的多尺度试验观测和跨尺度机理模拟. *中国科学(D辑: 地球科学)*, **34**(增刊 II): 1–14. [Cao MK, Yu GR, Liu JY, et al. 2004. Multi-scale experimental observation and cross-scale mechanism simulation of terrestrial ecosystem. *Science in China Series D-Earth Sciences (in Chinese)*, **34**(II): 1–14.]
- 陈世莘, 游翠海, 胡中民, 等. 2020. 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*, **44**(4): 291–304. [Chen SP, You CH, Hu ZM, et al. 2020. Eddy covariance technique and its applications in flux observations of terrestrial ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **44**(4): 291–304.]
- 陈智, 于贵瑞. 2020. 土壤微生物碳素利用效率研究进展. *生态学报*, **40**(3): 756–767. [Chen Z, Yu GR. 2020. Advances in the soil microbial carbon use efficiency. *Acta Ecologica Sinica*, **40**(3): 756–767.]
- 于贵瑞, 张雷明, 孙晓敏. 2014. 中国陆地生态系统通量观测研究网络(ChinaFLUX)的主要进展及发展展望. *地理科学进展*, **33**(7): 903–917. [Yu GR, Zhang LM, Sun XM. 2014. Progresses and prospects of Chinese terrestrial ecosystem flux observation and research network (China-FLUX). *Progress in Geography*, **33**(7): 903–917.]
- Amthor J. 2000. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany*, **86**: 1–20.
- Baldocchi D. 2020. How eddy covariance flux measurements have contributed to our understanding of global change biology. *Global Change Biology*, **26**: 242–260.
- Baldocchi D, Chu H, Reichstein M. 2018. Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: A review. *Agricultural and Forest Meteorology*, **249**: 520–533.
- Baldocchi D, Penuelas J. 2018. The physics and ecology of mining carbon dioxide from the atmosphere by ecosystems. *Global Change Biology*, **25**: 1191–1197.
- Bloom AA, Exbrayat JF, Velde IR, et al. 2016. The decadal state of the terrestrial carbon cycle: Global retrievals of terrestrial carbon allocation, pools, and residence times. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**: 1285–1290.
- Bradford MA, Crowther TW. 2013. Carbon use efficiency and storage in terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, **199**: 7–9.
- Chen B, Coops NC. 2009. Understanding of coupled terrestrial carbon, nitrogen and water dynamics: An overview. *Sensors*, **9**: 8624–8657.
- Chen N, Zhang YJ, Zhu JT, et al. 2021. Multiple-scale negative impacts of warming on ecosystem carbon use efficiency across the Tibetan Plateau grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, **30**: 398–413.
- Chen Z, Yu G. 2019a. Spatial variations and controls of carbon use efficiency in China's terrestrial ecosystems. *Scientific Reports*, **9**: 19516.
- Chen Z, Yu G, Wang Q. 2019b. Magnitude, pattern and controls of carbon flux and carbon use efficiency in China's typical forests. *Global and Planetary Change*, **172**: 464–473.
- Chuai X, Guo X, Zhang M, et al. 2020. Vegetation and climate zones based carbon use efficiency variation and the main determinants analysis in China. *Ecological Indicators*, **111**: 105967.
- Collalti A, Prentice IC. 2019. Is NPP proportional to GPP? Waring's hypothesis 20 years on. *Tree Physiology*, **39**: 1473–1483.
- Collalti A, Trotta C, Keenan TF, et al. 2018. Thinning can reduce losses in carbon use efficiency and carbon stocks in managed forests under warmer climate. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, **10**: 2427–2452.
- DeLucia EH, Drake JE, Thomas RB, et al. 2007. Forest carbon use efficiency: Is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, **13**: 1157–1167.
- Devèvre OC, Horwath WR. 2000. Decomposition of rice straw and microbial carbon use efficiency under different soil temperatures and moistures. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 1773–1785.
- Dewar RC, Medlyn BE, McMurtrie RE. 1998. A mechanistic analysis of light and carbon use efficiencies. *Plant, Cell and Environment*, **21**: 573–588.
- Dillaway DN, Kruger EL. 2014. Trends in seedling growth and carbon-use efficiency vary among broadleaf tree species along a latitudinal transect in eastern North America. *Global Change Biology*, **20**: 908–922.
- Doughty CE, Goldsmith GR, Raab N, et al. 2018. What controls variation in carbon use efficiency among Amazonian tropical forests? *Biotropica*, **50**: 16–25.
- Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens IA, et al. 2014. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change*, **4**: 471–476.
- Figueira AMeS, Miller SD, de Sousa CAD, et al. 2008. Effects of selective logging on tropical forest tree growth. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **113**: G00B05.
- Fu G, Li SW, Sun W, et al. 2016. Relationships between vegetation carbon use efficiency and climatic factors on the Tibetan Plateau. *Canadian Journal of Remote Sensing*, **42**:

- 16–26.
- Geyer KM , Dijkstra P , Sinsabaugh R , *et al.* 2019. Clarifying the interpretation of carbon use efficiency in soil through methods comparison. *Soil Biology and Biochemistry* , **128**: 79–88.
- Giardina CP , Ryan MG , Binkley D , *et al.* 2003. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Global Change Biology* , **9**: 1438–1450.
- Gong XY , Schauffele R , Lehmeier CA , *et al.* 2017. Atmospheric CO<sub>2</sub> mole fraction affects stand-scale carbon use efficiency of sunflower by stimulating respiration in light. *Plant , Cell and Environment* , **40**: 401–412.
- Hamilton JG , DeLucia EH , George K , *et al.* 2002. Forest carbon balance under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* , **131**: 250–260.
- He Y , Peng S , Liu Y , *et al.* 2020. Global vegetation biomass production efficiency constrained by models and observations. *Global Change Biology* , **26**: 1474–1484.
- He Y , Piao S , Li X , *et al.* 2018. Global patterns of vegetation carbon use efficiency and their climate drivers deduced from MODIS satellite data and process-based models. *Agricultural and Forest Meteorology* , **256–257**: 150–158.
- Heinsch FA , Reeves M , Votata P , *et al.* 2003. User's guide. GPP and NPP (MOD17A2/A3) products. NASA MODIS land algorithm. Version 2.0.
- Herron PM , Stark JM , Holt C , *et al.* 2009. Microbial growth efficiencies across a soil moisture gradient assessed using <sup>13</sup>C-acetic acid vapor and <sup>15</sup>N-ammonia gas. *Soil Biology & Biochemistry* , **41**: 1262–1269.
- Kunert N , El-Madany TS , Aparecido LMT , *et al.* 2019. Understanding the controls over forest carbon use efficiency on small spatial scales: Effects of forest disturbance and tree diversity. *Agricultural and Forest Meteorology* , **269–270**: 136–144.
- Law BE , Falge E , Gu L , *et al.* 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* , **113**: 97–120.
- Li B , Huang F , Qin L , *et al.* 2019. Spatio-temporal variations of carbon use efficiency in natural terrestrial ecosystems and the relationship with climatic factors in the Songnen Plain , China. *Remote Sensing* , **11**: 2513.
- Liu P , Black TA , Jassal RS , *et al.* 2019a. Divergent long-term trends and interannual variation in ecosystem resource use efficiencies of a southern boreal old black spruce forest 1999–2017. *Global Change Biology* , **25**: 3056–3069.
- Liu Y , Yang Y , Wang Q , *et al.* 2019b. Evaluating the responses of net primary productivity and carbon use efficiency of global grassland to climate variability along an aridity gradient. *Science of the Total Environment* , **652**: 671–682.
- Liu Z , Kimball JS , Parazoo NC , *et al.* 2020. Increased high-latitude photosynthetic carbon gain offset by respiration carbon loss during an anomalous warm winter to spring transition. *Global Change Biology* , **26**: 682–696.
- Luyssaert S , Inglima I , Jung M , *et al.* 2007. CO<sub>2</sub> balance of boreal , temperate , and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* , **13**: 2509–2537.
- Ma F , Song B , Zhang F , *et al.* 2018. Ecosystem carbon use efficiency is insensitive to nitrogen addition in an alpine meadow. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* , **123**: 2388–2398.
- Maier CA , Albaugh TJ , Allen HL , *et al.* 2004. Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: The effect of site resources on the stand carbon balance. *Global Change Biology* , **10**: 1335–1350.
- Manzoni S , Capek P , Porada P , *et al.* 2018. Reviews and syntheses: Carbon use efficiency from organisms to ecosystems – Definitions , theories , and empirical evidence. *Biogeosciences* , **15**: 5929–5949.
- Manzoni S , Taylor P , Richter A , *et al.* 2012. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist* , **196**: 79–91.
- Metcalfe DB , Meir P , Aragao LE , *et al.* 2010. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist* , **187**: 608–621.
- Park T , Ganguly S , Tømmervik H , *et al.* 2016. Changes in growing season duration and productivity of northern vegetation inferred from long-term remote sensing data. *Environmental Research Letters* , **11**: 084001.
- Peng Y , Li F , Zhou G , *et al.* 2017. Linkages of plant stoichiometry to ecosystem production and carbon fluxes with increasing nitrogen inputs in an alpine steppe. *Global Change Biology* , **23**: 5249–5259.
- Piao S , Liu Z , Wang T , *et al.* 2017. Weakening temperature control on the interannual variations of spring carbon uptake across northern lands. *Nature Climate Change* , **7**: 359–363.
- Piao S , Wang X , Wang K , *et al.* 2020. Interannual variation of terrestrial carbon cycle: Issues and perspectives. *Global Change Biology* , **26**: 300–318.
- Potter CS , Randerson JT , Field CB , *et al.* 1993. Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles* , **7**: 811–841.
- Quan Q , Tian D , Luo Y , *et al.* 2019. Water scaling of ecosystem carbon cycle feedback to climate warming. *Science Advances* , **5**: eaav1131.
- Reich PB , Sendall KM , Stefanski A , *et al.* 2016. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming. *Nature* , **531**: 633–636.
- Ryan MG , Hubbard RM , Pongracic S , *et al.* 1996. Foliage , fine-root , woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology* , **16**: 333–343.
- Ryan MG , Lavigne MB , Gower ST. 1997. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* , **102**: 28871–28883.
- Sinsabaugh RL , Moorhead DL , Xu X , *et al.* 2017. Plant , microbial and ecosystem carbon use efficiencies interact to stabilize microbial growth as a fraction of gross primary production. *New Phytologist* , **214**: 1518–1526.
- Sinsabaugh RL , Turner BL , Talbot JM , *et al.* 2016. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs* , **86**: 172–189.
- Sitch S , Smith B , Prentice IC , *et al.* 2003. Evaluation of ecosystem dynamics , plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* , **9**: 161–185.

- Smith NG, Dukes JS. 2012. The carbon use efficiency of five deciduous tree seedlings in response to warming and altered precipitation in a northeastern old-field ecosystem. In: Meeting of the Ecological Society of America.
- Spohn M, Klaus K, Wanek W, et al. 2016. Microbial carbon use efficiency and biomass turnover times depending on soil depth - Implications for carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, **96**: 74-81.
- Street LE, Subke JA, Sommerkorn M, et al. 2013. The role of mosses in carbon uptake and partitioning in arctic vegetation. *New Phytologist*, **199**: 163-175.
- Tan ZH, Zhang YP, Yu GR, et al. 2010. Carbon balance of a primary tropical seasonal rain forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **115**: D00H26.
- Valentine HT, Makela A. 2012. Modeling forest stand dynamics from optimal balances of carbon and nitrogen. *New Phytologist*, **194**: 961-971.
- Vicca S, Luysaert S, Penuelas J, et al. 2012. Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters*, **15**: 520-526.
- Wang D, Wan B, Liu J, et al. 2020. Estimating aboveground biomass of the mangrove forests on northeast Hainan Island in China using an upscaling method from field plots, UAV-LiDAR data and Sentinel-2 imagery. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, **85**: 101986.
- Wang J, Zhang Q, Song J, et al. 2020. Nighttime warming enhances ecosystem carbon-use efficiency in a temperate steppe. *Functional Ecology*, **34**: 1721-1730.
- Waring RH, Landsberg JJ, Williams M. 1998. Net primary production of forests: A constant fraction of gross primary production. *Tree Physiology*, **18**: 129-134.
- Xia J, McGuire AD, Lawrence D, et al. 2017. Terrestrial ecosystem model performance in simulating productivity and its vulnerability to climate change in the northern permafrost region. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **122**: 430-446.
- Xiao J, Zhuang Q, Baldocchi D, et al. 2008. Estimation of net ecosystem carbon exchange for the conterminous United States by combining MODIS and AmeriFlux data. *Agricultural and Forest Meteorology*, **148**: 1827-1847.
- Xu XF, Schimel JP, Janssens IA, et al. 2017. Global pattern and controls of soil microbial metabolic quotient. *Ecological Monographs*, **87**: 429-441.
- Yao Y, Li Z, Wang T, et al. 2018. A new estimation of China's net ecosystem productivity based on eddy covariance measurements and a model tree ensemble approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, **253-254**: 84-93.
- Zhang F, Quan Q, Ma F, et al. 2019a. Differential responses of ecosystem carbon flux components to experimental precipitation gradient in an alpine meadow. *Functional Ecology*, **33**: 889-900.
- Zhang Y, Huang K, Zhang T, et al. 2019b. Soil nutrient availability regulated global carbon use efficiency. *Global and Planetary Change*, **173**: 47-52.
- Zhang Y, Song C, Zhang K, et al. 2013. Spatial-temporal variability of terrestrial vegetation productivity in the Yangtze River Basin during 2000-2009. *Journal of Plant Ecology*, **7**: 10-23.
- Zhang Y, Xu M, Chen H, et al. 2010. Global pattern of NPP to GPP ratio derived from MODIS data: Effects of ecosystem type, geographical location and climate. *Global Ecology & Biogeography*, **18**: 280-290.
- Zhang Y, Yu G, Yang J, et al. 2014. Climate-driven global changes in carbon use efficiency. *Global Ecology and Biogeography*, **23**: 144-155.
- Zhang ZY, Zhang YG, Porcar-Castell A, et al. 2020. Reduction of structural impacts and distinction of photosynthetic pathways in a global estimation of GPP from space-borne solar-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, **240**: 111722.
- Zhao M, Running SW. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, **329**: 940-943.
- Zhu J, Zhang Y, Jiang L. 2017. Experimental warming drives a seasonal shift of ecosystem carbon exchange in Tibetan alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, **233**: 242-249.
- Zhu W. 2014. Advances in the carbon use efficiency of forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **37**: 1043-1058.

作者简介 底阳平,女,1996年生,硕士研究生,主要研究方向为全球变化生态学。E-mail: 1801213199@pku.edu.cn  
责任编辑 魏中青

底阳平,曾辉,张扬建,陈宁,丛楠. 2021. 多尺度碳利用效率研究进展. *生态学杂志*, **40**(6): 1849-1860.

Di YP, Zeng H, Zhang YJ, Chen N, Cong N. 2021. Research advances in carbon use efficiency at multiple scales. *Chinese Journal of Ecology*, **40**(6): 1849-1860.