



施奇,于强,卢杰.植物碳利用效率影响因子与测定方法研究概况[J].黑龙江农业科学,2023(4):101-107.

植物碳利用效率影响因子与测定方法研究概况

施奇¹,于强²,卢杰¹

(1. 西藏农牧学院 高原生态研究所/西藏高原森林生态教育部重点实验室/西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站/西藏自治区高寒植被生态安全重点实验室,西藏林芝 860000; 2. 北京林业大学 林学院,北京 100083)

摘要:植物碳利用效率(CUEa)是指净初级生产力与总初级生产力的比率,是植物光合作用利用分配的重要参数。它不但体现了植被生态系统将空气中CO₂转化成生物量及固碳发展潜力的能力,还反映了光合作用对植被生产力产生的影响,是植物碳源或碳汇的全过程。碳利用效率(CUEe)是比较不同生态系统物质循环差距的关键参数。掌握生态系统CUEe,可以更加明确陆地生态系统的碳源、碳汇,生态系统CUEe预测全球变化与人类影响,并且对森林碳循环产生重要影响。通过对碳利用效率影响因素相关文献的查阅、整理、归纳,总结了植物碳利用效率的研究进展,主要包括生物与非生物因素(温度、海拔、降雨量、光照、人为因素等)之间的关系,它们之间的相互作用和相互联系影响CUEa变化。还综述了目前国内外碳利用效率测量方法,探讨了每种测量方法的原理、技术、优点、缺点、适用范围,对未来CUEa研究进行了展望。

关键词:碳利用效率;影响因子;测定方法

植物的碳利用效率(CUEa)是指植物生长所利用的碳含量与生态系统吸取总碳量的比值,即 $CUEa = NPP/GPP^{[1]}$,反映了净初级生产力(NPP)与总初级生产力(GPP)与自养型生物之间的关系。植物碳利用效率(CUEa)是植物的碳循环、储存及利用的参数,其比值愈高,说明植物的碳利用效率越高,碳储量越充分^[2],这一过程不仅表明将大气中的CO₂转化为有机碳且被植物储存及利用的能力,而且可以反映出植被生产力的情况。生态系统的碳利用效率(CUEe)指生态系统净生产力(NEP)和总初级生产力之比^[3],生态系统净生产力指净初级生产力减去异养呼吸(Rh)消耗部分后的内容。生态系统净生产力可反映经大气进入生态系统的净CO₂量,其可以用于描绘生态系统的碳汇能力。生态系统碳利用效率表明生态系统中碳循环及碳储量的过程,是一个大尺度的碳循环过程,是对生态系统的碳源和碳汇的直观反映。生态系统碳利用效率不仅在全球范围内有影响,还可以预测未来生态系统中碳利用效率的变化。在小尺度下有对植物的各个器官碳利

用效率,以及不同生长阶段进行研究,但研究尚浅。本文介绍了影响植物碳利用效率的各个因子,总结了植物碳利用效率的各种测量方法的优点与不足,并对现有研究不足和有待解决的问题进行进一步阐述,以期对植物及生态系统碳利用效率相关研究提供帮助。

1 植物碳利用效率影响因子

生物与非生物因素之间的关系,就是生物与外界环境之间的关系(温度、降水量、海拔、光照、人为因素等)。CUEa对环境条件和人为影响十分敏感。CUEa是总初级生产力、净初级生产力和呼吸的函数。所以,影响上述指标的因子,同样会影响森林CUEa。同时CUEa与生态系统类型、气候类型等也存在一定的关系。

1.1 温度

CUEa与气温变化密切相关,温度对CUEa的影响广泛,Piao等^[4]研究表明林分年平均CUEa与年平均气温(MAT)呈抛物线关系,在某个临界点以内,植物的呼吸量小,CUEa随着温度的升高而增大,这可能是因为在这一阶段光合作用大于呼吸作用,使NPP增大,CUEa逐渐增大;在临界点时,CUEa为最大值,且保持不变,因为在光合作用和呼吸随着温度的变化会表现出不同的敏感性^[5],保持一个相对恒定的比值,使CUEa保持不变;过了这个临界点,CUEa的呼吸量会随着温度的升高而增大,可能是因为过了光合作用

收稿日期:2022-12-02

基金项目:科技部国家野外科学观测站(生态系统)运行补助项目(2021-2025)。

第一作者:施奇(2000—),女,硕士研究生,从事森林生态学。E-mail:2644505578@qq.com。

通信作者:卢杰(1973—),男,博士,教授,博导,从事森林生态学的研究与教学工作。E-mail:tibetlj@163.com。

能够适应的限度,导致 NPP 减少,CUEa 逐渐下降,在这个阶段中,CUEa 与温度呈负相关关系。Zhang 等^[6]对 CUEa 空间模式及其影响因子进行研究。结果表明,年平均气温为 $-20\sim 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 范围内,林分 CUEa 将会随着温度的不断升高而逐渐下降。这可能是因为呼吸作用对温度的敏感性大于光合作用对温度的敏感性,使得呼吸作用大于光合作用,GPP 减少,而 ER 增大,从而导致 CUEa 下降。叶片呼吸的温度适应现象会导致寒带树种的 CUEa 升高,光合作用与温度呈正相关,所以 CUEa 增加,而在物种多样性丰富的森林中,如热带雨林的物种丰富度高,且气温会高于其他类型的林分,光合作用与呼吸作用都强,GPP 高,但在热带雨林湿热环境中碳源增加,且更多的 GPP 都用来维持生长,这样会使热带雨林 CUEa 小于其他生境下的林分^[7]。不同物种的 CUEa 变化不同,Street 等^[8]研究表明,欧洲亚北极区维管植物、苔藓植物虽均有维管组织,但后者的 CUEa (0.68~0.81)远超前(0.23~0.65)。最可能的原因是苔藓植物为无根植物,则没有根系微生物。因此,苔藓植物根系在地下部分将不会过多地消耗碳,不同种的苔藓植物 CUEa 的量不同,这也许与种类不同有关。Curtis 等^[9]通过对植物个体的 CUEa 进行热敏感性方面的研究发现,增温会刺激蒸散发过程,从而让大气、土壤中的可利用水量发生变化。这种湿热程度的增加,会释放更多的碳,GPP 也将随之降低。此外,增温还会对群落结构组分、植物生长(如群落组成、物候等)产生调节作用,CUEa 也会发生改变。此外,Chen 等^[10]研究表明,植物覆盖度、生物量对于多水平梯度增温响应都具有非线性变化关系。则 GPP 会受到明显抑制,被抑制的强度大于生态系统呼吸(ER),故 CUEe 会降低。

1.2 海拔

林分生产力、呼吸和 CUEa 与气候、森林类型等多方面因素相关。而气候、森林类型等则会随海拔的变化而发生改变。Enquist 等^[11]发现 CUEa 随着海拔增加而增加,在接近海平面高度的植物碳利用效率为 0.30,在海拔 1 000 m 的高地上植物的碳利用效率为 0.60。可能是因为高海拔地区,植物生长的环境较为苛刻,用于植物生长、发育、繁殖的部分较少,NPP 减少,CUEa 下降。随着海拔的升高,能够适应高海拔地区的植物会越来越少,为了维护生态平衡,一些科研工作者会人工培育一些适应高海拔地区生长的植

物来改善生态环境,因为人工种植会尽可能选择最适合植物生长的温度、湿度、光合作用、 CO_2 浓度以及立地条件。使 CUEa 高于同等条件下的自然生长的植物。舒树森^[12]研究各个海拔峨眉冷杉(*Abies fabri*)成熟林与中龄林发现,中龄林 CUEa 明显高于成熟林,这可能是因为中龄林相比于成熟林,生长、发育需要利用更多的碳,所以中龄林林分 CUEa 高于成熟林 CUEa。而随着海拔高度的增加气温逐渐降低,也表明 CUEa 与气温有直接或间接的相关关系。Marthews 等^[13]的研究表明,海拔、温度不断改变,林分 CUEa 不断接近中度值,并不会明显的变化。而这一研究结果也印证了 CUEa 变化的最终稳定性观点。

1.3 降雨量

水是万物之源,对 CUEa 的影响也是不可忽视的。Zhang 等^[6]根据研究结果提出,降水量与 CUEa 呈现抛物线关系。在全球尺度上,年降水量低于 2 300 mm 的范围内,CUEa 与降水量有负相关性,即降水量不断减少,CUEa 反而会持续增加,这可能是因为降水量少时,呼吸作用会不断增加,从而用于自身生长,发育的碳会减少,CUEa 降低。而若是降水量趋于临界值时,则 CUEa 将不会降低,而是趋于稳定。这可能因为随降雨量的变化,光合作用和呼吸作用会保持一个相对恒定的比值,会使 CUEa 保持不变,趋于恒定。Metcalf^[14]研究表明,在热带雨林中,降雨量减少会使 ER 和 GPP 增加,生态系统 CUEe 降低,同时研究还发现,落叶树种苗木 CUEa 对温度增高没有明显反应。不过,降水量若是增加,则落叶树种苗木 CUEa 会增加。主要是因为降水量增加,植物光合作用降低,而在植物不同时期光合作用和呼吸作用的敏感程度不同^[3],在植物的生长初期光合作用高于呼吸作用,CUEa 也随之加大;当植物到成熟阶段时,呼吸作用明显增加,ER 增加,导致 CUEa 降低。在碳循环中,不同的水分含量条件下,对温度的敏感性是不同的。刘洋洋等^[15]研究表明,森林和农田对降雨量的敏感程度远远高于温度,而草地和灌丛对降水量的敏感程度低于温度。同时通过测量后绘图发现,森林 CUEa 和农田 CUEa 降水和温度的相关系数大于草地和灌丛降水和温度的相关系数。也就意味着在相同的降雨量中,森林 CUEa 和农田 CUEa 会更低于草地 CUEa 和灌丛 CUEa。兰焱等^[16]研究表明,当温度与降水量增加相同时,GPP 增加

量会大于 NPP 增加量,使 CUEa 降低。随着温度升高,全球变暖也会改变降水量的分配,如 Zhang 等^[17]研究发现在高寒草甸生态系统中,植物呼吸较微生物呼吸变化强烈,地上部分更易受到降水的影响,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。以上研究进一步证实了降水对 CUEa 的敏感性大于温度对 CUEa 的影响。

1.4 光照

植物的光合作用中光照是必不可少的,同时光合作用中植物对光照强度有一定耐受限度。光照强度高于植物所利用光能的最大强度时,即高于光饱和点时,植物的光合作用会受到抑制。光照强度低于光饱和点时,植物随着光照强度的增加,GPP 逐渐增加,且可以更好地将光合作用生成的碳用于自身的生长发育,即 NPP 增加,CUEa 增加。相关研究表明在植物可以正常进行光合作用的范围内,相同的植物,光照强度高的 CUEa 远远高于光照强度低的 CUEa,可能因为光照强度高,植物 GPP 会高于光照强度低时植物的 GPP,但光照强度一味地升高时,会使光合作用降低,在光饱和点前,光照强度高会将更多自养生成的碳转化为干物质,CUEa 逐渐升高。而目前对高于光饱和点 CUEa 变化机制仍有待研究。在光照强度相同的前提下,植物也分为生长阶段和成熟阶段这两种情况:在生长过程中的植物 CUEa 会小于成熟植物 CUEa,因为在生长过程中的植物与各个器官都成熟的植物相比,生长过程中的植物有生长呼吸和维持呼吸,而各个器官都成熟的植物仅有维持呼吸。所以生长过程中的植物呼吸量大于各个器官都成熟植物的呼吸量,导致生长过程中的植物 CUEa 会小于成熟植物 CUEa^[18]。由此可见,在仅有光照强度唯一变量的情况下,在低光照时,植物进行光合作用产生的 GPP 会变少,植物的呼吸作用会大于光合作用,使 NPP 变小,所以导致低光照强度下的 CUEa 降低。Nemali 等^[19]研究发现对光照、温度和 CO₂ 控制试验下植物 CO₂ 交换的观测表明,随着光照强度的减弱,维持呼吸系数增加,而 GPP 和 NPP 都降低,导致植物 CUEa 减少。

1.5 人为因素

人的行为也是影响 CUEa 的重要因素之一,如伐树、种植、施肥等都会改变 CUEa,如果人们对林木进行择伐,使老龄林不断消失,幼龄林不断

出现,会使林分 CUEa 增加,这可能是因为,老龄林除了进行呼吸作用,还需要进行种内竞争和种间竞争,使 NPP 不断减少,CUEa 减少,进行择伐以后,幼龄林不仅光合作用的能力强,而幼龄林经过光合作用生成的能量及干物质大部分都用于自身的生长。ER 减少,NPP 增加,CUEa 增加。施肥在农田生态系统中较为普遍,土壤养分含量高的植物 CUEa 高于土壤养分低的植物 CUEa,因为土壤养分高的植物根系吸收养分多,植物的更多碳用于生长。Peng 等^[20]研究发现施氮肥对农田生态系统中各个参数之间呈非线性关系。在施氮肥的农田地,温度和降水不是影响植物 CUEa 的主要因素。Ma 等^[21]研究发现总初级生产量和生态系统总呼吸量内在相互作用时,氮对植物 CUEa 的影响就不会这么大。由于人类活动向环境中排放有毒、有害物质,或人为引起自然生态环境的破坏,如:森林砍伐、开发湿地、破坏草原造成水土流失等,造成了如今全球变暖的现象^[22]。有关气候学家认为,全球变暖是人为因素造成的^[23],全球变暖使气温发生变化;温度的升高会使林木向高纬度方向移动,温度升高的幅度在一定范围内时,会使原本生长在此处的林木 CUEa 降低,若温度升高超过自身的耐受性限度,树木将会死亡^[24]。全球变暖与降水量之间相互作用,Quan 等^[25]研究提出在湿润条件中,增温会促进 NEP,即会给全球变暖产生负反馈。在干旱条件下,增温反而会抑制 NEP,会给全球气候变暖带来正反馈。而在干旱地区,降水量减少,会让植物总呼吸、GPP、叶片和根系呼吸都显著增加,NPP 则会有所下降,从而导致 CUEa 下降。全球变暖影响 CO₂ 浓度,一般情况下 CO₂ 浓度升高会引起植物的呼吸速率加快^[26],使 CUEa 降低,基于站点的模型结果显示,全球变化及 CO₂ 浓度的共同改变会使树木生长和死亡加快^[27]。

2 植物碳利用效率的测定方法

测量 CUE 的方法有很多种,通常对于 CUEa 的测量,一般需要考虑总初级生产力(GPP),净初级生产力(NPP),以及呼吸消耗的关系,呼吸消耗又包括,自养呼吸和异养呼吸,这些是测量植物 CUEa 的指标。对于不同植物在不同生长阶段,在不同尺度上,使用的方法是不同的^[28],如样地尺度上,使用的测量方法通常是生物计量法和箱式通量观测;在生态系统大尺度环境下,通常使用

通量塔观测法和涡度相关法;生物计量法在样地尺度上计算地上地下各个器官的生物量或碳交换量进而估算森林生态系统净初级生产量,在测量景观和区域中,主要用多站点联网观测,在测量大陆和全球尺度时,通常用遥感观测或者模型模拟的方法来测定。

2.1 生物计量法

生物计量法是目前测定植物 CUEa 的主流方法之一。测定不同时期植物地上、地下各器官的生物量或碳交换量,可构建各器官异速生长方程式,基于此方程式则可估测出植物器官或个体生产力变化情况,进而可估算森林生态系统净初级生产力。该方法能够区分并测定各器官的碳分配情况,以及分析森林生态系统碳组分构成,多通过升尺度获得所在生态系统的呼吸量或 NPP。但是,对于根系碳分配,以及根系生长呼吸和维持呼吸的预测具有不确定性,且受方法的局限,在测定升尺度的过程中存在较大的不确定性。Tan 等^[29]对碳汇的研究表明,用生物计量法对植物生理学进行研究的基础上,开发了基于生物特征学方法(BM)的 NEP 方法。胸径和树木生物量等形态指标之间的异速生长关系构成了基于 BM 的 NPP 和相应的 NEP 的基础。近几年对于 CUEa 的研究都是生态系统这种大尺度的研究,对于植物器官 CUEa 这种小尺度的研究较少^[30]。

2.2 箱式通量观测法

箱式通量观测法可以获得实测数据,对碳循环及其驱动机制的理解更加深入^[31]。按操作分为箱式法和通量塔观测法。两者之间的相同以及区别都是非常明显的。首先,相同点就在于这两种测量方法的原理都是涡度相关原理。其次,二者的不同点也很突出。具体表现为测量环境的不同。第一种测量方法是需要密闭环境下进行,而第二种测量方法则可以在开阔的环境下展开,而且这种测量方法是有非常具体的测量对象。箱式法需先在控制实验样地中心布设观测基座,在研究时段内对净生态系统碳交换通量(NEE)使用透明交换箱与红外气体分析仪进行连续测定。兰焱^[32]对生态系统 CO₂ 碳通量的测定中,借助美国 LI-Cor 公司开发的 EddyPro 软件,进行坐标转换、水热校正(WPL 校正)和光谱校正等的通量数据处理,从而获取生态系统净 CO₂ 交换量(NEE),并进行分析测定。

2.3 通量塔观测法

通量塔观测法的基本原理为测定 CO₂ 脉动与垂直风速脉动的协方差求算湍流通量,是箱式通量观测法的一种。此法能够实现长时间、可持续地观测,而且还可以将时间分配的更加精密,在空间尺度上的测量范围也有更大的多尺度分辨率数据。测量范围可达数百平方米到几平方千米^[33]。不过,这种测量方法也存在有一定的缺陷和不足。Liu 等^[34]发现,在全球范围内,通量站点的分布严重不均。具体表现为,在恶劣环境下,站点分布数量非常少。不过,已有专家通过集成算法建立得到了预测模型,从而可以将通量站点观测值上推到大陆尺度^[35]。

2.4 涡度相关法

涡度相关法是估算森林生态系统 NPP 的有效方法,是生态系统大气界面净碳通量的唯一方法,一般分为开放式涡度观测系统(OPEC)和封闭式涡度观测系统(CPEC)^[36]。我国的通量站中只有老山通量站使用的是 CPEC 系统,而日本的通量站则习惯两种系统同时使用,可以通过净生态系统碳交换(NEE),估算总 GPP、生态系统总呼吸(ER),相比于生物计量法,涡度相关法无法区分森林生态系统碳平衡的各个组分。采用不同方法估算森林生态系统 NPP 可能会出现较大的差别。因此,面对具体问题需要进行仔细、认真、全面的分析,然后再选择合适的、恰当的方法。

2.5 多站点联网观测

多站点联网观测是跨区域、跨学科联网观测的野外科技平台。其主要可以完成监测、研究、试验等一系列操作。多站点联网观测实现了将站点尺度上推至区域尺度,但是尺度上推存在不确定性。它可以对陆地生态系统进行直接观测,也可以对不同生态系统进行直观的比较,并比对相同和不同点。如 Chen 等^[37-38]研究表明,森林 CUEa 在不同生境下的差异,热带雨林 CUEa < 温带森林 CUEa; 成熟林林分 CUEa < 中龄林林分 CUEa < 幼龄林林分 CUEa; 低纬度地区 CUEa < 高纬度地区 CUEa 等。

2.6 遥感观测

遥感观测的基本原理是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。遥感观测法可以观测到

的范围是非常广的,通过应用此技术,可以对全球陆地生态系统进行长期观测^[39]。且可针对不同生态系统、不同气候条件下的 GPP、NPP 的时空格局变化进行跟踪。遥感观测法是全球这种大尺度上测量最为可靠的观测方法。不过,遥感观测技术还存在一些不足的地方:首先,此技术的应用时间并不是很长。所用生产力数据都是 2000 年之后的数据;其次,MODIS 所提供的生产力产品都是以经验模型为基础所得到的,参数选择具有不确定性;再者,遥感观测法无法测量 RH 值;最后,遥感技术会受到大气条件以及气候条件的影响。相关研究表明,当云、雾或者水汽等在信号传播路线上形成一定规模,则会导致图像的不准确或者干脆被遮盖,使观测结果存在误差^[40]。如 Gang 等^[41]基于最新版本的中分辨率成像光谱辐射仪(MODIS)产品,评估 2000—2018 年陆地 CUEa 的时空动态,并通过通径分析(PA)揭示控制不同地区植被 CUEa 的主要气候因素。研究结果表明,在此期间,由于净初级生产力(NPP)的增长速度快于总初级生产力(GPP),全球植被 CUEa 显著增加。中非和南美洲是 CUEa 明显增加的两个地区,亚马逊和印度东北部由于降水减少导致植被 CUEa 减少,北寒、干旱和南温带的 CUEa 显著增加。

2.7 模型模拟

现阶段,针对生态系统碳循环过程进行研究、分析时,最常用也是最为主流的一种模型便是过程机理模型。该模型也为全球尺度研究 CUEa 提供了新的方法。利用多过程耦合模型系统,可以很好地表述陆地表面碳循环、植被动态,也可以表达其对于环境变化所带来的影响。过程机理模型可以用于模拟生理生态过程,如光合作用、碳分配等^[42]。此外,该模型还用来模拟生态系统结构。不过,由于缺乏长期地面观测样本,因此,所建立得到的模型是不够健全、完善的。而且目前为止,对于生态系统结构、动态过程还没有全面、深刻的认知,所以,现有模型的准确度并不高^[43]。单独利用此模式进行研究、探索,仍然存在一些问题。Mathias^[44]在研究气候变化对 CUEa 的影响实验中,利用植物生理模型与全球 CUE 观测和激光雷达植被冠层高度数据进行验证,了解树木 CUEa 和森林程度对生态系统 CO₂ 和气候变化的敏感性。

3 结语

碳利用效率(CUEa)是一个复杂的生物和物理过程,植物的碳利用效率实际上就是净初级生产量(NPP)、总初级生产量(GPP)以及呼吸消耗(自养呼吸,异养呼吸)之间的关系,它受许多控制因素的影响,包括生物与非生物因素^[45](温度、海拔高度、降雨量、光照、人为因素等)之间相互作用,以及 CUEa 的测量方法。碳利用循环在全球碳循环中都具有非常重大的影响。此外,碳利用循环还将给全球气候变化带来一定影响。

现阶段,针对碳利用效率所进行的研究工作大多都是大尺度下的,比如生态系统,景观和区域,甚至全球尺度下。对于大尺度下的 CUEa 的影响因子及测量方法研究广泛。虽然说大尺度下研究的较多,但介于生态系统中不同种的层次研究较少。目前来看,主要的研究工作是比较不同区域主要森林生态系统优势种、阐释不同群落 CUEa 形成机理、物种与物种之间的关系,以及物种多样性对 CUEa 的影响等。而在时间尺度上,如某种植物在不同时间(日、月、年,不同季节或不同生长阶段)下 CUEa 的变化情况,在空间尺度上,如在不同纬度的影响下,NPP、GPP、ER 以及 CUEa 的变化规律。在生物与非生物因素之间的关系影响 CUEa 变化,如生物因素中影响 CUEa 变化的主要是林龄以及植物覆盖率(EVI)^[46]。在非生物因素的影响下,除了本文中提到的温度、海拔高度、降雨量、光照、人为因素外,还有一些自然灾害对 CUEa 影响情况,都有待研究。从测量 CUEa 的角度看,虽然测量 CUEa 的方法很多,但是最大的弊端在于用不同方法测量 CUEa,所得到的结果是不同的^[47],各种方法各有利弊,目前缺少一种最优的测量方法,使 CUEa 数值准确,且不同层次下都可以适用。而测量生态系统以及大尺度研究中,虽然测量方法广泛,但测量内容考虑方面还是过于单一,会忽略生物与环境之间的相互对立又相互依存的情况。因此,这些与植物及生态系统 CUEa 有关的问题是未来研究的重点。

参考文献:

- [1] DOUGHTY C E, GOLDSMITH G R, RAAB N, et al. What controls variation in carbon use efficiency among Amazonian tropical forests? [J]. *Biotropica*, 2017, 50(1): 16-25.
- [2] 朱万泽. 森林碳利用效率研究进展[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(11): 1043-1058.

- [3] MANZONI S, ČAPEK P, PORADA P, et al. Reviews and syntheses: carbon use efficiency from organisms to ecosystems—definitions, theories, and empirical evidence[J]. *Biogeosciences*, 2018, 15(19): 5929-5949.
- [4] PIAO S L, LUYSSAERT S, CIAIS P, et al. Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration[J]. *Ecology*, 2010, 91(3): 652-661.
- [5] 全先奎, 王传宽. 兴安落叶松叶碳利用效率对环境变化的适应[J]. *生态学报*, 2016, 36(11): 3381-3390.
- [6] ZHANG Y J, XU M, CHEN H, et al. Global pattern of NPP to GPP ratio derived from MODIS data: effects of ecosystem type, geographical location and climate[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(3): 280-290.
- [7] KORNER C. Paradigm shift in plant growth control[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 25: 107-114.
- [8] STREET L E, SUBKE J A, SOMMERKORN M, et al. The role of mosses in carbon uptake and partitioning in arctic vegetation[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 163-175.
- [9] CURTIS P S, VOGEL C S, GOUGH C M, et al. Respiratory carbon losses and the carbon-use efficiency of a northern hardwood forest, 1999-2003[J]. *New Phytologist*, 2005, 167(2): 437-456.
- [10] CHEN N, ZHANG Y, ZHU J, et al. Multiple - scale negative impacts of warming on ecosystem carbon use efficiency across the Tibetan Plateau grasslands[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 30(2): 398-413.
- [11] ENQUIST B J, KERKHOFF A J, STARK S C, et al. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux and functional trait spectra[J]. *Nature*, 2007, 449(7159): 218-222.
- [12] 舒树森. 川西亚高山暗针叶成熟林碳利用效率时空动态及其影响因子[D]. 成都: 中国科学院大学(中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所), 2020.
- [13] MARTHEWS T R, MALHI Y, GIRARDIN C A J, et al. Simulating forest productivity along a neotropical elevational transect: temperature variation and carbon use efficiency[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(9): 2882-2898.
- [14] METCALFE D B, MEIR P, ARAGAO L E O C, et al. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon[J]. *New Phytologist*, 2010, 187(3): 608-621.
- [15] 刘洋洋, 王倩, 杨悦, 等. 2000-2013年中国植被碳利用效率(CUE)时空变化及其与气象因素的关系[J]. *水土保持研究*, 2019, 26(5): 278-286.
- [16] 兰垚, 曹生奎, 曹广超, 等. 青海湖流域植被碳利用效率时空动态研究[J]. *生态科学*, 2020, 39(4): 156-166.
- [17] ZHANG F, QUAN Q, MA F, et al. Differential responses of ecosystem carbon flux components to experimental precipitation gradient in an alpine meadow[J]. *Functional Ecology*, 2019, 33(5): 889-900.
- [18] 吴建平, 王思敏, 蔡慕天, 等. 植物与微生物碳利用效率及影响因子研究进展[J]. *生态学报*, 2019, 39(20): 7771-7779.
- [19] NEMALI K S, van IERSEL M W. Light effects on wax begonia: photosynthesis, growth respiration, maintenance respiration, and carbon use efficiency[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2004, 129: 416-424.
- [20] PENG Y, LI F, ZHOU G, et al. Linkages of plant stoichiometry to ecosystem production and carbon fluxes with increasing nitrogen inputs in an alpine steppe[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5249-5259.
- [21] MA F, SONG B, ZHANG F, et al. Ecosystem carbon use efficiency is insensitive to nitrogen addition in an alpine meadow[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2018, 123: 2388-2398.
- [22] 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2007: 66-92.
- [23] 牟砚堂, 柯遵科. 全球变暖的科学共识与美国公众的误解探析[J]. *自然辩证法研究*, 2022, 38(11): 64-70.
- [24] 吴立素, 陈杰, 宋飞, 等. 全球变暖对森林生态系统的影响[J]. *安徽农业科学*, 2016, 44(8): 174-176, 213.
- [25] QUAN Q, TIAN D, LUO Y, et al. Water scaling of ecosystem carbon cycle feedback to climate warming[J]. *Science Advances*, 2019, 5(8): eaav1131.
- [26] GONG X Y, SCHÄUFELE R, LEHMEIER C A, et al. Atmospheric CO₂ mole fraction affects stand-scale carbon use efficiency of sunflower by stimulating respiration in light[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2017, 40(3): 401-412.
- [27] COLLALTI A, TROTTA C, KEENAN T F, et al. Thinning can reduce losses in carbon use efficiency and carbon stocks in managed forests under warmer climate[J]. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2018, 10: 2427-2452.
- [28] 底阳平, 曾辉, 张扬建, 等. 多尺度碳利用效率研究进展[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(6): 1849-1860.
- [29] TAN Z H, ZHANG Y P, YU G R, et al. Carbon balance of a primary tropical seasonal rain forest[J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2010, 115: D00H26.
- [30] BRADFORD M A, CROWTHER T W. Carbon use efficiency and storage in terrestrial ecosystems[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 7-9.
- [31] 魏杰, 陈昌华, 王晶苑, 等. 箱式通量观测技术和方法的理论假设及其应用进展[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 318-329.
- [32] 兰垚. 基于VPRM模型的青海湖流域植被碳利用效率模拟研究[D]. 西宁: 青海师范大学, 2020.
- [33] 陈世苹, 游翠海, 胡中民, 等. 涡度相关技术及其在陆地生态系统通量研究中的应用[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 291-304.
- [34] LIU Z, KIMBALL J S, PARAZOO N C, et al. Increased high-latitude photosynthetic carbon gain offset by respiration carbon loss during an anomalous warm winter to spring transition[J]. *Global Change Biology*, 2019, 26: 682-689.
- [35] YAO Y, LI Z, WANG T, et al. A new estimation of China's net ecosystem productivity based on eddy covariance

- measurements and a model tree ensemble approach[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018 (253-254): 84-93.
- [36] 安相, 陈云明, 唐亚坤. 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[J]. *水土保持研究*, 2017, 24(5): 79-87, 92.
- [37] CHEN Z, YU G. Spatial variations and controls of carbon use efficiency in China's terrestrial ecosystems[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 19516.
- [38] CHEN Z, YU G, WANG Q. Magnitude, pattern and controls of carbon flux and carbon use efficiency in China's typical forests[J]. *Global and Planetary Change*, 2018, 172: 464-473.
- [39] ZHAO M, RUNNING S W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009[J]. *Science*, 2010, 329(5994): 940-943.
- [40] 曹明奎, 于贵瑞, 刘纪远, 等. 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[J]. *中国科学(D辑: 地球科学)*, 2004(S2): 1-14.
- [41] GANG C C, WANG Z N, YOU Y F, et al. Divergent responses of terrestrial carbon use efficiency to climate variation from 2000 to 2018[J]. *Global and Planetary Change*, 2022, 208: 103709.
- [42] PIAO S, LIU Z, WANG T, et al. Weakening temperature control on the interannual variations of spring carbon uptake across northern lands[J]. *Nature Climate Change*, 2017, 7(5): 359-363.
- [43] BALDOCCHI D D. How eddy covariance flux measurements have contributed to our understanding of *Global Change Biology*[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 242-260.
- [44] MATHIAS J M, TRUGMAN A T. Climate change impacts plant carbon balance, increasing mean future carbon use efficiency but decreasing total forest extent at dry range edges [J]. *Ecology Letters*, 2021, 25(2): 498-508.
- [45] 张萌, 卢杰, 任毅华. 土壤呼吸影响因素及测定方法的研究进展[J]. *山东林业科技*, 2021, 51(2): 100-106, 92.
- [46] 杨怡, 吴世新, 庄庆威, 等. 2000—2018年古尔班通古特沙漠 EVI 时空变化特征[J]. *干旱区研究*, 2019, 36(6): 1512-1520.
- [47] XIA J, Mc GUIRE A D, LAWRENCE D, et al. Terrestrial ecosystem model performance in simulating productivity and its vulnerability to climate change in the northern permafrost region[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(2): 430-446.

Overview of the Influencing Factors and Measurement Methods of Plant Carbon Use Efficiency

SHI Qi¹, YU Qiang², LU Jie¹

(1. Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agricultural & Animal Husbandry University/Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau, Ministry of Education/Nyingchi National Forest Ecosystem Observation & Research Station of Tibet/Key Laboratory of Alpine Vegetation Ecological Security in Tibet, Nyingchi 860000, China; 2. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Plant carbon use efficiency (CUEa) refers to the ratio of net primary productivity to total primary productivity, which is an important parameter for the allocation of plant photosynthetic utilization. It not only reflects the ability of vegetation ecosystems to convert air CO₂ into biomass and carbon sequestration development potential, but also reflects the impact of photosynthesis on vegetation productivity, and is the whole process of plant carbon source or carbon sink. Carbon use efficiency (CUEe) is a key parameter for comparing material cycle gaps in different ecosystems. Understanding the ecosystem CUEe can better understand the carbon sources and sinks of terrestrial ecosystems, and the ecosystem CUEe predicts global change and human impacts, and has an important impact on the forest carbon cycle. In this paper, the research progress of plant carbon use efficiency was summarized by reviewing, sorting and summarizing the relevant literature on the influencing factors of carbon use efficiency, mainly including: the relationship between biological and abiotic factors (temperature, altitude, rainfall, light, human factors, etc.), and their interaction and interconnection affect the change of CUEa. This paper also reviewed the current carbon utilization efficiency measurement methods at home and abroad, discussed the principles, technologies, advantages, disadvantages and scope of application of each measurement method, and looked forward to the future of CUEa research.

Keywords: carbon use efficiency; impact factor; measurement method