

DOI: 10.5846/stxb201812072685

吴建平,王思敏,蔡慕天,吴彬.植物与微生物碳利用效率及影响因子研究进展.生态学报,2019,39(20): - .

Wu J P, Wang S M, Cai M T, Wu B. Review on carbon use efficiency of plants and microbes and its influencing factors. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39 (20): - .

植物与微生物碳利用效率及影响因子研究进展

吴建平^{1,2,*}, 王思敏^{1,2}, 蔡慕天^{1,2}, 吴彬^{1,2}

1 云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650500

2 云南大学生态学与进化生物学实验室, 云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 昆明 650500

摘要: 陆地生态系统碳循环是生物地球化学循环的关键过程之一。碳利用效率(carbon use efficiency, CUE)是描述生物用于形成生物量的碳占其所吸收总碳比例的一个定量指标,反映了生物的碳同化能力和固碳潜力,是研究生态系统碳循环中碳通量和碳分配模式的重要参数,能有效预测生物与周围环境之间的碳流通和碳反馈。目前,关于 CUE 的研究还不充分,尤其是对 CUE 及其影响因子的系统性综合论述还较少。为此,本文综述了国内外有关碳利用效率(植物碳利用效率(CUE_a)和微生物碳利用效率(CUE_b))的研究方法和研究进展,分析了 CUE_a和 CUE_b的异同、内在联系及作用机理。基于分析对今后的研究提出几点展望:(1)优化测量手段和计算方法,适当地调整参数,将模型方法与实测数据结合,使 CUE 的定量描述结果更准确;(2)结合不同尺度的研究结果,探究个体、种群、群落、生态系统等不同空间尺度和时间尺度上 CUE 的联系及变化规律,为碳循环和碳流通的时空变化规律提供新证据;(3)研究 CUE 对全球变化(如高温、干旱、CO₂浓度增加等)的响应,探讨 CUE 对未来气候情景的响应和适应机制;(4)开展有关物种丰富度或生物多样性的梯度变化对 CUE 的影响研究,阐释物种多样性减少或物种灭绝等现象对碳循环过程的影响,将生态系统物种多样性与生态系统功能相联系;(5)加强对 CUE_b的研究,定量探究其与 CUE_a的异同,并将二者结合起来,更全面地解释地上-地下生态系统碳的分配特征。同时适当开展动物 CUE 的研究,目前该类研究还缺乏系统性。

关键词: 碳循环;碳利用效率;净初级生产力;土壤微生物;全球变化

Review on carbon use efficiency of plants and microbes and its influencing factors

WU Jianping^{1,2,*}, WANG Simin^{1,2}, CAI Mutian^{1,2}, WU Bin^{1,2}

1 Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaption and Evolutionary Ecology, Yunnan University, Kunming, 650500, China

2 Laboratory of Ecology and Evolutionary Biology, State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-Resources in Yunnan, Yunnan University, Kunming, 650500, China

Abstract: Terrestrial carbon cycle is one of the vital processes in biogeochemical cycle. Carbon use efficiency (CUE), which is defined as the ratio of growth over total C uptake for organisms, is one of the important parameters in studying carbon flux and carbon distribution patterns. CUE is a quantitative indicator reflecting the carbon assimilation capacity and carbon sequestration potential and can predict carbon feedbacks among the organisms and abiotic environment effectively. However, there are few studies on the CUE, especially the systematic and comprehensive discussion of CUE and its impact factors. We reviewed research methods and developments of carbon use efficiency, compared connections, similarities and differences between CUE_a (the carbon use efficiency of plant) and CUE_b (the carbon use efficiency of microbe). Then, we provided several suggestions for future research: (1) optimizing measure and calculation methods, adjusting parameters based on the local conditions, and combining model methods with the measured data to make CUE's results more accurate;

基金项目: 国家自然科学基金(31570444); 云南大学“双一流”建设项目(C176210103)

收稿日期: 2018-12-07; **修订日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jianping.wu@ynu.edu.cn

(2) combining CUEs at different scales such as individual, population, community and ecosystem, which can be used to explore the similarities and differences of CUE at different spatial and temporal scales, and provide a new idea for carbon cycle and carbon circulation; (3) studying the responses of CUE to global changes (such as high temperature, drought and CO₂ enrichment), revealing the response and adaptation mechanisms of CUE to global changes; (4) exploring influences of the biological richness and diversity gradients on CUE, explaining the impacts of species diversity reduction or extinction on carbon cycle processes, and linking species diversity with ecosystem functions; (5) strengthening CUE_h research and separating its similarities and differences from CUE_a, combining the CUE_a and CUE_h to explain the carbon distribution and flux characteristics of above- and below-ground parts. At the same time, the research of animal CUE should be carried out appropriately because of rare information of this type of CUE.

Key Words: carbon cycle; carbon use efficiency; net primary productivity; soil microorganisms; global change

陆地生态系统碳循环是生物地球化学循环过程的核心之一^[1-3],在这个过程中,大气中的 CO₂被生物吸收固定,其中部分固定的碳又通过生物过程、地质过程或者人为干扰过程再释放到大气圈中^[4]。在当前全球气候变化背景下,有关碳循环过程及机理的研究显得尤为迫切,具有重要的科学意义和社会价值。为了更深入地探究生态系统的碳通量变化、碳分配模式以及碳储存状态,相关研究领域的学者引入了碳利用效率(carbon use efficiency, CUE)这一定量指标,旨在探究在生物圈及周围环境之间的碳分配和转化模式,以便准确地预测碳循环对全球变化的响应,更加科学地利用和管理生态系统服务功能^[5]。

近年来,国外学者开展了较多与碳利用效率相关的研究,但国内关于碳利用效率的报道还较少,尤其是碳利用效率及影响因子的系统性综述还鲜见报道。为此,本文综述了国内外有关碳利用效率的研究成果及新进展,并对未来的研究提出了几点展望,以期对碳循环和碳利用效率的研究提供参考和借鉴。

1 碳利用效率(CUE)

CUE 是指生物用于生长发育的碳占其所吸收的总碳的比例^[5-6],反映了生物的碳同化能力和固碳潜力^[7]。较高的碳利用效率代表着生物释放更少的碳到大气圈中,有利于碳的稳定和长期固持^[6]。近年来,碳利用效率已经应用到各类预测地球生物圈、土壤圈、水圈与大气圈之间碳反馈的生物地球化学循环模型中^[8-10],是研究生态系统碳通量和碳分配模式的一个重要的定量指标^[11],与之相关的研究也逐渐成为热点,受到关注和重视^[12-13]。

根据研究对象、研究方法等的差异,碳利用效率的相关研究可细分为植物碳利用效率(CUE_a)和微生物碳利用效率(CUE_h)两个部分^[14]。目前有关动物碳利用效率的研究只有零星报道,在本文中并没有单独列出讨论。

2 植物碳利用效率(CUE_a)

2.1 定义及计算方法

植物碳利用效率是指绿色植物的净初级生产力(net primary production, NPP) 占总初级生产力(gross primary production, GPP)的比例,也有学者将它定义为绿色植物用于合成干物质的碳占其光合作用所固定的总碳的比例^[14]。常用的计算公式为: $CUE_a = NPP / GPP$ ^[15] 或 $CUE_a = NPP / (NPP + R_a)$ ^[16], 其中,净初级生产力 NPP 是指植物固定的总有机碳减去自养呼吸之后,用于自身生长、发育和繁殖的部分;总初级生产力 GPP 是指植物通过光合作用将大气中的 CO₂固定成有机碳的量;R_a是指植物自养呼吸消耗的碳^[17]。根据研究的尺度大小,植物碳利用效率 CUE_a可分为组织、个体、群落以及生态系统等不同层次。其中,组织和个体尺度上的 CUE_a可以通过直接测量的方式进行计算,测定植物的自养呼吸量和生物量再利用公式算出 CUE_a的

值;而群落和生态系统等大尺度水平的 CUE_a 则要通过涡度相关法、计量生物学法、模型估算法以及微气候法等方法在基于部分小尺度实测数据的基础上进行外延估算^[18]。目前,通过计算所得的一些 CUE_a 经验值得到了广泛的应用。例如,在生态系统尺度上,热带森林生态系统的 CUE_a 值约为 0.3^[19],温带森林生态系统的 CUE_a 值约为 0.5^[11];在景观尺度上, CUE_a 的值一般为 0.4—0.6^[11];在全球尺度上,基于卫星图像的模型中的 CUE_a 的平均值为 0.52^[20-21]。

2.2 影响 CUE_a 的主要因子

2.2.1 温度

温度能直接影响植物的光合作用和呼吸作用,从而影响 CUE_a 的大小^[22-24]。有研究发现,年平均 CUE_a 值的大小与年平均温度呈抛物线的关系^[25]。另外,也有学者报道生态系统的 CUE_a 值随温度的升高而降低^[20],呈负相关关系,这是由于植物呼吸作用对温度的敏感性要高于光合作用。在一定的温度范围内,当温度升高时,植物呼吸作用的增加量会大于光合作用的增加量,从而造成 CUE_a 值减小^[26-27]。总体而言,温度与 CUE_a 可能呈抛物线型的关系,在某个阈值临界点之前,植物呼吸量的增值小于生物量的增值, CUE_a 随温度的升高而增大;在临界点时, CUE_a 达到最大值;在阈值临界点之后,植物呼吸量的增值大于生物量的增值, CUE_a 随温度的升高而减小。

2.2.2 降水

水分能直接影响植物的各项生命活动过程,进而影响 CUE_a 。研究表明,在一定的降水量范围内, CUE_a 随着降水量的增加而减少,当降水量达到充足或过剩时, CUE_a 基本维持恒定^[11,20]。但当降水量过低(即干旱条件)时,降水量的减少会降低 CUE_a 的值,因为降水量的锐减会导致植物的总初级生产力 GPP 减少,自养呼吸 R_a 增加、净初级生产力 NPP 降低,从而导致 CUE_a 值下降^[28]。总的来说, CUE_a 与降水量可能呈近似抛物线型的关系:低于某一降水量临界值时, CUE_a 随降水量的增加而增加,高于某一降水量临界值时, CUE_a 随降水量的增加而减少,同时,当降水量到达过高或过低的某一临界值时, CUE_a 基本维持稳定。

2.2.3 光照

光照能同时影响植物的光合作用和呼吸作用,进而影响 CUE_a 值的大小^[29-30]。研究发现,在一定光照强度范围内,高光照强度下植物的 CUE_a 高于低光照强度下植物的 CUE_a ^[31]。原因可能是当光照强度比较低时,植物的总初级生产力 GPP 较低,光合作用所合成的干物质更多的分配给呼吸作用,用以维持植物的生命活动,NPP 值较低, CUE_a 值减小;当光照强度比较大时,GPP 增加,植物的光合作用产物增多,除去用以维持呼吸作用的部分,还剩下较多的碳用于植物生长发育合成干物质,NPP 的值增加,从而增加了 CUE_a 的值。但是, CUE_a 并非一直随光照强度的增加而增加,因为当光照强度过大时,植物的光合作用和呼吸作用都会受到抑制,但目前暂未见相关的研究,无法确定过强的光照对光合作用和呼吸作用抑制程度的相对大小,故对 CUE_a 值大小的影响还未有一个普适性的结论。

2.2.4 土壤养分

土壤养分也是决定 CUE_a 变化的重要环境因子之一^[32]。一般认为,具有高养分可用性的森林的 CUE_a 显著高于低等或中等养分可用性的森林^[33],因为具有高养分可用性的森林能将更多的光合产物分配于形成生物量^[32,34]。但也有一些研究表明了与之相反的结果,认为生长在营养贫瘠地区的森林具有较高的 CUE_a ,因为它们生物固碳的量(即 GPP 值)比较大,用于呼吸作用的量比较小,更多的是用于净初级生产力 NPP^[19]。

2.2.5 生物因子

除以上所说的环境因子(非生物因子)外,生物因子也是影响 CUE_a 的重要因素,如植物种类、树龄大小以及植被类型等。研究发现,不同森林和不同植被类型的 CUE_a 有一定差异^[11,21,35-36],热带森林的 CUE_a 一般低于温带森林^[11,21],因为热带森林的湿热环境会造成更多的碳释放^[37-38],这也可解释为是光照、温度和降水等环境因子的综合作用进而影响 CUE_a 。落叶林的 CUE_a 高于混交林和常绿林^[39],原因可能是常绿林的树叶四

季长青,需要将更多的光合产物用于维持机体生命活动,而混交林则可能要将部分光合产物用于形成额外能量以应对种间竞争,获取更多的生长空间和养分等,故而造成常绿林和混交林用于形成生物量更少, CUE_a 值更低。此外,在某些高纬度地区,苔藓植物比维管植物的 CUE_a 高^[40]。人工种植的作物 CUE_a 一般高于自然植被,可能是人工施肥、耕地、除草等措施让作物能将更多的光合产物用于生物量的积累,从而提高 CUE_a 。研究还发现,林龄越小的森林 CUE_a 越高^[41],因为林龄小的森林植物会倾向于将更多的碳分配给生长而不是呼吸,而成熟林则要将更多的光合产物用于维持呼吸^[42]。

3 微生物碳利用效率 (CUE_h)

3.1 定义及计算方法

微生物碳利用效率是指微生物用于形成生物量的碳占生物量碳与呼吸量碳之和的比例,常用的计算公式为 $CUE_h = B / (B + R_h)$,其中 B 表示总生物量碳, R_h 表示微生物的总呼吸量碳^[6, 12, 43]。微生物碳利用效率 CUE_h 与植物碳利用效率 CUE_a 不同之处在于,微生物群落高的 CUE_h 是为了平衡微生物的繁殖扩增,植物群落高的 CUE_a 是为了合成并存储化合物^[44]。

CUE_h 值的大小及计算方法同样也取决于研究尺度的大小^[45],基于生态系统尺度的化学计量模型将全球 CUE_h 的平均值定为 0.24–0.27^[13, 45–47],对于微生物个体或群落的 CUE_h 可直接通过测定微生物的呼吸量碳和生物量碳来进行计算。值得注意的是,微生物所吸收的总碳除了呼吸消耗和形成生物量外,还有部分用于胞外酶中,但由于当前的测量手段的技术限制,胞外酶所含的碳暂无法准确测定,并且这部分的价值理论上很小,所以当前的测定和计算中一般忽略这部分碳的作用,只计算呼吸碳和生物量碳^[43]。

3.2 影响 CUE_h 的主要因子

3.2.1 温度

温度是影响 CUE_h 的重要环境因子,研究发现 CUE_h 随温度的增加而减少,呈现负相关关系^[5–6, 48],原因是在一定范围内,呼吸作用强度随温度的增加而增加,进而造成 CUE_h 下降。但也有研究发现, CUE_h 对温度的变化的响应结果与研究的尺度大小有关,短期的小尺度研究结果通常发现 CUE_h 随温度的增加而减少,但在大的空间和时间尺度上, CUE_h 的这种变化会被弱化,因为当温度升高时,微生物群落会通过种群选择和生理适应等途径来减弱甚至消除温度对 CUE_h 的影响^[49]。此外,不同生态系统的 CUE_h 也存在一定差异,土壤 > 河岸 > 湖泊 > 海岸 > 海洋^[6, 50–51],可能是温度与其他环境因子(如养分等)共同作用的结果。

本实验室已开展的室内培养实验的初步结果也表明,温度对 CUE_h 可能存在负效应。当温度在 21.5°C–27.5°C 范围内时,微生物的呼吸量和生物量都随温度的增加而增加,但是呼吸量的增值大于生物量的增值,故通过 $CUE_h = B / (B + R_h)$ 这一公式所计算出的 CUE_h 的值呈现出随温度的增加而减少的规律(未发表论文)。

3.2.2 营养物质

一般来讲,土壤微生物的 CUE_h 随养分可用性的增加而增加^[52–54]。一方面,丰富的营养物质有利于微生物的生长发育,合成更多的生物量,增加 CUE_h ;另一方面,营养物质的结构和类型会直接影响微生物的代谢分解途径。研究表明,含有更多可降解化合物(碳水化合物、蛋白质等)的营养基质会比含有更多难降解化合物营养基质的(脂肪族、芳香族化合物及木质素等) CUE_h 高^[55–57]。

3.2.3 生物因子

生物因子对 CUE_h 的影响包括两个方面:地上生物和地下生物。

地上生物的影响主要源于地上的动物和植物。植物的凋落物是微生物的重要碳源之一,能直接影响微生物对碳的吸收和利用。同时,植物的根系分泌物会直接影响土壤微生物的群落组成和群落动态,进而影响 CUE_h ^[58–59]。地上动物能通过取食部分土壤生物(如蚯蚓等)直接影响土壤的食物网结构,进而影响 CUE_h ^[60],

并且动物的排泄物也是土壤碳源输入的一部分,会对 CUE_h 产生直接的影响。此外,动物也能通过取食地上植物改变植物对土壤碳的输入量而间接影响 CUE_h [61]。

地下生物对 CUE_h 的影响也体现在两个方面:一是不同种类的微生物具有不同的 CUE_h 。因为不同种类的微生物在生态系统中生物量大小不同、对营养物质的分解利用能力也存在差异,故而 CUE_h 存在差异;二是地下生物间的相互作用会影响 CUE_h [62-66]。这种相互作用既包括微生物内部的种间相互作用,也包括微生物和其他土壤生物(线虫、蚯蚓等)的相互作用。地下生物间相互作用对 CUE_h 的影响主要通过两种途径:一是直接改变微生物个体的生理和行为 [62-63],从而引起 CUE_h 的变化;二是间接影响微生物群落的结构和功能 [64-66],进而改变 CUE_h 。Maynard 等 [43] 研究发现,真菌之间的相互作用会降低 CUE_h ,因为种间相互作用会改变微生物的呼吸速率、分解能力以及胞外酶的产量等 [67-68]。本实验室的初步研究结果也表明,土壤微生物(细菌、真菌)与土壤动物(线虫)之间的相互作用可能会降低微生物的 CUE_h 。当微生物与线虫一起在土壤中培养时,微生物呼吸量的增值大于生物量的增值,原因可能是线虫对微生物有一定的捕食性,降低微生物生物量,进而降低 CUE_h (未发表论文)。

4 CUE_a 与 CUE_h 的内在联系及作用过程

4.1 CUE_a 与 CUE_h 的异同及联系

CUE_a 与 CUE_h 的相同之处在于,二者都是表示生物用于形成自身生物量的碳占其所吸收的总碳的比例,都主要受光照、温度、水分等非生物因子及物种种类、种间关系等生物因子的影响,如图 1 所示。

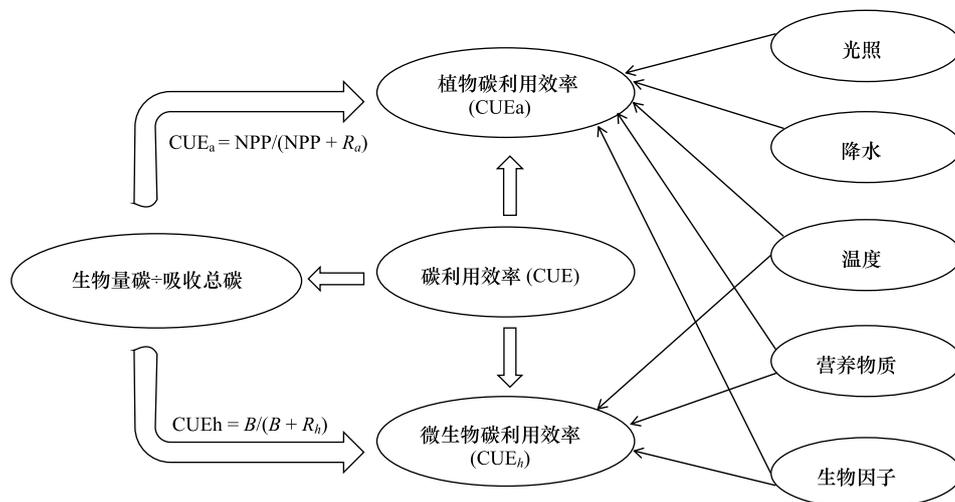


图 1 碳利用效率 CUE 、 CUE_a 、 CUE_h 关系结构及影响因子

Fig.1 The relationships of CUE , CUE_a and CUE_h and their impacting factors

CUE : 碳利用效率; CUE_a : 植物碳利用效率; CUE_h : 微生物碳利用效率; NPP : 净初级生产力; R_a : 植物呼吸量碳; B : 微生物生物量碳; R_h : 微生物呼吸量碳; 图中箭头表示生物和非生物因子影响 CUE_a 和 CUE_h

CUE_a 与 CUE_h 的差异主要如下: (1) 植物提高 CUE_a 是倾向于形成更多的能储存的有机物质,增加自身的生物量,而微生物提高 CUE_h 更多是为了平衡生长速度和状态,因为微生物更新换代的时间远远短于植物,生长占主要位置 [44]; (2) 植物对外界碳的吸收完全依赖于光合作用,而大部分微生物吸收的碳并非直接来自于光合作用,它们在无光照的环境下也能通过分解动植物残体而获取碳源; (3) 总吸收的碳虽然都主要用于形成生物量和呼吸消耗,但微生物还有胞外酶消耗这一部分未计算,且 CUE_a 和 CUE_h 中所计算的呼吸存在差异: CUE_a 中的呼吸为自养呼吸(植物体维持自身生长发育及生命活动的呼吸),不包括异养呼吸(植物土壤根际微生物等的呼吸),而 CUE_h 中微生物的呼吸属于异养呼吸; (4) 各个环境因子对 CUE_a 和 CUE_h 的影响强度不同,

温度、降水、光照对 CUE_a 都有较大的影响,但 CUE_h 主要受温度的影响,其他因子的影响相对较弱。

此外, CUE_a 和 CUE_h 在某些特定情况下存在着一定的等量关系。例如,当生态系统处于净生态系统生产力(NEP)为零的稳定状态下时,只用 CUE_a 就可以描述该生态系统的碳流通和碳储存状态^[14]。因为当 NEP 等于 0 时, $NEP = NPP - R_h$, $GPP = NPP + R_a = R_h + R_a$ (NPP 表示净初级生产力, NEP 表示生态系统净初级生产力, R_a 表示植物呼吸, R_h 表示微生物呼吸)。此时, $CUE_a = NPP / GPP = R_h / (R_h + R_a)$, 整个生态系统的总初级生产力 GPP 的值等于植物呼吸自养呼吸 R_a 和微生物异养呼吸 R_h 之和,净初级生产力 NPP 的值等于微生物异养呼吸 R_h 的值,整个生态系统中的碳以植物呼吸和微生物呼吸两种形式流通, CUE_a 可以表示整个生态系统的碳流通和储存状态^[14]。

4.2 CUE_a 与 CUE_h 的相互影响及作用过程

CUE_a 与 CUE_h 存在相互影响的过程。一、 CUE_a 改变 CUE_h 。微生物所吸收的总碳主要来自两部分:(1)部分光合微生物自身光合作用所固定的碳;(2)地上部分输入的碳源(植物凋落物和动植物残体等)。 CUE_a 的变化会改变地上植物对微生物的碳源输入量,进而改变 CUE_h 的大小。当 CUE_a 值增大时,植物净初级生产力 NPP 增加,植物通过叶片根系的凋落物和根系分泌物输送到土壤中的碳源总量增加,进而造成微生物的生物量增加^[58]。但同时,微生物生物量的增加会造成微生物呼吸 R_h 增大。此时, CUE_h 值的变化取决于生物量和呼吸量增加值的相对大小,当生物量增值大于呼吸量时, CUE_h 增加,反之则减小。二、 CUE_h 影响 CUE_a 。微生物通过与植物根系发生直接的相互作用(如豆科植物与根瘤菌共生、兰科植物与真菌共生、致病真菌侵染植物根系组织等),影响植物对养分的吸收能力^[59],进而影响植物的生物量和呼吸量,最终体现为 CUE_a 值的改变。当微生物与植物之间的作用对植物有利时, CUE_h 值增加可能对植物的生长活动表现出促进作用,能一定程度增加植物的净初级生产力 NPP ,进而可能增加 CUE_a 的值;反之,当这种相互作用对植物不利时,会对植物的生命活动及净初级生产力产生负影响,此时 CUE_h 值增加可能降低 CUE_a 的值。

5 研究展望

目前,关于碳利用效率 CUE 的研究主要集中在植物碳利用效率 CUE_a ,且以国外的研究为主,国内这方面的研究还较少,仅有少量几篇相关文章^[12, 20, 69-73]。国内外有关 CUE_a 的研究主要以植被、群落、生态系统等大尺度为主^[12, 14-15, 28],在植物个体或组织的实测数据基础上,运用涡度相关法或生物计量法外推到群落或生态系统^[27, 78],或者利用模型方法计算不同森林、不同气候类型、不同植被等的碳利用效率^[22, 25-26, 28, 75]。但是,不同的计算方法和模型方法得出的结果可能会存在较大的差异^[18, 20, 76]。有关微生物碳利用效率 CUE_h 的研究相对较少,也主要以国外报道居多,国内当前还鲜见报道。 CUE_h 的研究有的基于小尺度的室内培养实验,对呼吸量和生物量进行定量测定,再利用公式计算出碳利用效率^[5, 43-44],也有基于大尺度上的研究,如通过化学计量模型计算全球 CUE_h ^[13, 45-47],并将这些模型结果再应用于有关碳循环研究的生物地球化学模型中。

鉴于上述分析,在将来的研究中建议从以下几个方面开展碳利用效率 CUE 的研究。(1)对各个研究尺度的计算和测定方法进行优化及关联。具体为:在组织、个体等小尺度上,优化 CUE 的测定方法和计算方法(如微生物的胞外酶部分如何测量计算),提高有关碳分配和碳通量的计算准确性。在群落、生态系统等大尺度上,将不同尺度上的 CUE 估算方法或模型方法与小尺度上的实测数据相结合,因地制宜,优化参数,提高估算的一致性和准确性;(2)将不同尺度的 CUE 研究结果关联起来,研究个体、种群、群落、生态系统等不同空间尺度和时间尺度上 CUE 之间的联系及变化规律,为碳循环和碳流通的时空变化规律提供新证据;(3)研究 CUE 对高温、干旱、 CO_2 浓度增加以及几者之间交互作用等全球变化因子的响应,探讨 CUE 对未来气候情景的响应和适应机制;(4)开展有关物种丰富度或生物多样性的梯度变化对 CUE 的影响,用以解释物种多样性减少或灭绝等对碳循环过程的影响,将生态系统的物种多样性与生态系统功能相联系;(5)加强对 CUE_h 的研究,定量探究其与 CUE_a 的异同,并将 CUE_a 和 CUE_h 结合起来,探究碳在生物圈、土壤圈、水圈、大气圈几个圈层中的分配、流通和储存规律,让 CUE 在大尺度上更完整的解释碳循环过程,同时可适当开展动物 CUE 的研究,该

类研究目前几乎处于空白状态。

参考文献 (References):

- [1] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Höglberg P, Linder S, Mackenzie F T, Moore III B, Pedersen T, Rosenthal Y, Seitzinger S, Smetacek V, Steffen W. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 2000, 290(5490): 291-296.
- [2] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-187.
- [3] Cole J J, Prairie Y T, Caraco N F, McDowell W H, Tranvik L J, Striegl R G, Duarte C M, Kortelainen P, Downing J A, Middelburg J J, Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 2007, 10(1): 172-185.
- [4] 耿元波, 董云社, 孟维奇. 陆地碳循环研究进展. *地理科学进展*, 2000, 19(4): 297-306.
- [5] Tucker C L, Bell J, Pendall E, Ogle K. Does declining carbon-use efficiency explain thermal acclimation of soil respiration with warming? *Global Change Biology*, 2013, 19(1): 252-263.
- [6] Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren G I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [7] Dillaway D N, Kruger E L. Trends in seedling growth and carbon-use efficiency vary among broadleaf tree species along a latitudinal transect in eastern North America. *Global Change Biology*, 2014, 20(3): 908-922.
- [8] Mileu A, Lukac M, Subke J A, Manning P, Heinemeyer A, Wildman D, Anderson R, Ineson P. Biotic carbon feedbacks in a materially closed soil-vegetation-atmosphere system. *Nature Climate Change*, 2012, 2(4): 281-284.
- [9] Davidson E A, Savage K E, Finzi A C. A big-microsite framework for soil carbon modeling. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3610-3620.
- [10] Crowther T W, Todd-Brown K E O, Rowe C W, Wieder W R, Carey J C, Machmuller M B, Snoek B L, Fang S, Zhou G, Allison S D, Blair J M, Bridgman S D, Burton A J, Carrillo Y, Reich P B, Clark J S, Classen A T, Dijkstra F A, Elberling B, Emmett B A, Estiarte M, Frey S D, Guo J, Harte J, Jiang L, Johnson B R, Kröel-Dulay G, Larsen K S, Laudon H, Lavallee J M, Luo Y, Lupascu M, Ma L N, Marhan S, Michelsen A, Mohan J, Niu S, Pendall E, Peñuelas J, Pfeifer-Meister L, Poll C, Reinsch S, Reynolds L L, Schmidt I K, Sistla S, Sokol N W, Templer P H, Treseder K K, Welker J M, Bradford M A. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 2016, 540(7631): 104-108.
- [11] Delucia E H, Drake J E, Thomas R B, Gonzalez-Meler M. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology*, 2007, 13(6): 1157-1167.
- [12] Sinsabaugh R L, Manzoni S, Moorhead D L, Richter A. Carbon use efficiency of microbial communities: stoichiometry, methodology and modelling. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 930-939.
- [13] Geyer K M, Kyker-Snowman E, Grandy A S, Frey S D. Microbial carbon use efficiency: accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, 2016, 127(2/3): 173-188.
- [14] Sinsabaugh R L, Moorhead D L, Xu X F, Litvak M E. Plant, microbial and ecosystem carbon use efficiencies interact to stabilize microbial growth as a fraction of gross primary production. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1518-1526.
- [15] Doughty C E, Goldsmith G R, Raab N, Girardin C A, Farfan-Amezquita F, Huaraca-Huasco W, Silva-Espejo J E, Araujo-Murakami A, da Costa A C L, Rocha W, Galbraith D, Meir P, Metcalfe D B, Malhi Y. What controls variation in carbon use efficiency among Amazonian tropical forests? *Biotropica*, 2018, 50(1): 16-25.
- [16] van Iersel M W. Carbon use efficiency depends on growth respiration, maintenance respiration, and relative growth rate. A case study with lettuce. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(9): 1441-1449.
- [17] Chapin III F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2002.
- [18] 朱万泽. 森林碳利用效率研究进展. *植物生态学报*, 2013, 37(11): 1043-1058.
- [19] Chambers J Q, Tribuzy E S, Toledo L C, Crispim B F, Higuchi N, Santos J D, Araújo A C, Kruijt B, Nobre A D, Trumbore S E. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications*, 2004, 14(4): S72-S88.
- [20] Zhang Y J, Xu M, Chen H, Adams J. Global pattern of NPP to GPP ratio derived from MODIS data: effects of ecosystem type, geographical location and climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(3): 280-290.
- [21] Bloom A A, Exbrayat J F, van der Velde I R, Feng L, Williams M. 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*, 2016, 113(5): 1285-1290.
- [22] Giardina C P, Ryan M G, Binkley D, Fownes J H. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. *Global Change Biology*, 2003, 9(10): 1438-1450.
- [23] Huntingford C, Harris P P, Gedney N, Cox P M, Betts R A, Marengo J A, Gash J H C. Using a GCM analogue model to investigate the potential for Amazonian forest dieback. *Theoretical and Applied Climatology*, 2004, 78(1/3): 177-185.
- [24] Marthews T R, Malhi Y, Girardin C A J, Silva Espejo J E, Aragão L E O C, Metcalfe D B, Rapp J M, Mercado L M, Fisher R A, Galbraith D

- R, Fisher J B, Salinas-Revilla N, Friend A D, Restrepo-Coupe N, Williams R J. Simulating forest productivity along a neotropical elevational transect: temperature variation and carbon use efficiency. *Global Change Biology*, 2012, 18(9): 2882-2898.
- [25] Piao S L, Luysaert S, Ciais P, Janssens I A, Chen A P, Cao C, Fang J Y, Friedlingstein P, Luo Y Q, Wang S P. Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology*, 2010, 91(3): 652-661.
- [26] Curtis P S, Vogel C S, Gough C M, Schmid H P, Su H B, Bovard B D. Respiratory carbon losses and the carbon-use efficiency of a northern hardwood forest, 1999-2003. *New Phytologist*, 2005, 167(2): 437-456.
- [27] Maseyk K, Grünzweig J M, Rotenberg E, Yakir D. Respiration acclimation contributes to high carbon-use efficiency in a seasonally dry pine forest. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1553-1567.
- [28] Metcalfe D B, Meir P, Aragão L E O C, Lobo-do-Vale R, Galbraith D, Fisher R A, Chaves M M, Maroco J P, da Costa A C L, de Almeida S S, Braga A P, Gonçalves P H L, de Athaydes J, da Costa M, Portela T T B, de Oliveira A A R, Malhi Y, Williams M. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist*, 2010, 187(3): 608-621.
- [29] Atkin O K, Evans J R, Ball M C, Lambers H, Pons T L. Leaf respiration of snow gum in the light and dark. Interactions between temperature and irradiance. *Plant Physiology*, 2000, 122(3): 915-924.
- [30] Frantz J M, Bugbee B. Acclimation of plant populations to shade: photosynthesis, respiration, and carbon use efficiency. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2005, 130(6): 918-927.
- [31] Sainath Krishna M N, van Iersel M W. Light effects on wax begonia: photosynthesis, growth respiration, and maintenance respiration. *Acta Horticulturae*, 2003, 624: 541-547.
- [32] Vicca S, Luysaert S, Peñuelas J, Campioli M, Chapin III F S, Ciais P, Heinemeyer A, Höglberg P, Kutsch W L, Law B E, Malhi Y, Papale D, Piao S L, Reichstein M, Schulze E D, Janssens I A. Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters*, 2012, 15(6): 520-526.
- [33] Lambers H, Raven J A, Shaver G R, Smith S E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(2): 95-103.
- [34] Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens I A, Sardans J, Luysaert S, Campioli M, Chapin III F S, Ciais P, Malhi Y, Obersteiner M, Papale D, Piao S L, Reichstein M, Rodà F, Peñuelas J. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 471-476.
- [35] Cannell M G R, Thornley J H M. Modelling the components of plant respiration: some guiding principles. *Annals of Botany*, 2000, 85(1): 45-54.
- [36] Drake J E, Gallet-Budynek A, Hofmöckel K S, Bernhardt E S, Billings S A, Jackson R B, Johnsen K S, Lichter J, McCarthy H R, McCormack M L, Moore D J, Oren R, Palmroth S, Phillips R P, Pippin J S, Pritchard S G, Treseder K K, Schlesinger W H, DeLucia E H, Finzi A C. Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂. *Ecology Letters*, 2011, 14(4): 349-357.
- [37] Körner C. Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 25: 107-114.
- [38] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11-24.
- [39] Kwon Y, Larsen C P S. Effects of forest type and environmental factors on forest carbon use efficiency assessed using MODIS and FIA data across the eastern USA. *International Journal of Remote Sensing*, 2013, 34(23): 8425-8448.
- [40] Street L E, Subke J A, Sommerkorn M, Sloan V, Ducrotot H, Phoenix G K, Williams M. The role of mosses in carbon uptake and partitioning in arctic vegetation. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 163-175.
- [41] 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. *水土保持研究*, 2017, 24(5): 79-87, 92-92.
- [42] Goulden M L, Memillan A M S, Winston G C, Rocha A V, Manies K L, Harden J W, Bond-Lamberty B P. Patterns of NPP, GPP, respiration, and NEP during boreal forest succession. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 855-871.
- [43] Maynard D S, Crowther T W, Bradford M A. Fungal interactions reduce carbon use efficiency. *Ecology Letters*, 2017, 20(8): 1034-1042.
- [44] Dijkstra P, Salpas E, Fairbanks D, Miller E B, Hagerty S B, van Groenigen K J, Hungate B A, Marks J C, Koch G W, Schwartz E. High carbon use efficiency in soil microbial communities is related to balanced growth, not storage compound synthesis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 35-43.
- [45] Spohn M, Klaus K, Wanek W, Richter A. Microbial carbon use efficiency and biomass turnover times depending on soil depth-implications for carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 74-81.
- [46] Xu X F, Schimel J P, Janssens I A, Song X, Song C C, Yu G R, Sinsabaugh R L, Tang D D, Zhang X C, Thornton P E. Global pattern and controls of soil microbial metabolic quotient. *Ecological Monographs*, 2017, 87(3): 429-441.
- [47] Sinsabaugh R L, Turner B L, Talbot J M, Waring B G, Powers J S, Kuske C R, Moorhead D L, Follstad Shah J J. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 172-189.
- [48] Craine J M, Morrow C, Fierer N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*, 2007, 88(8): 2105-2113.
- [49] Bradford M A, Watts B W, Davies C A. Thermal adaptation of heterotrophic soil respiration in laboratory microcosms. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1576-1588.
- [50] Rivkin R B, Legendre L. Biogenic carbon cycling in the upper ocean: effects of microbial respiration. *Science*, 2001, 291(5512): 2398-2400.
- [51] Jansson M, Bergström A K, Lymer D, Vrede K, Karlsson J. Bacterioplankton growth and nutrient use efficiencies under variable organic carbon and inorganic phosphorus ratios. *Microbial Ecology*, 2006, 52(2): 358-364.

- [52] Ågren G I, Bosatta E, Magill A H. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia*, 2001, 128(3): 464-464.
- [53] Spohn M, Pötsch E M, Eichorst S A, Woebken D, Wanek W, Richter A. Soil microbial carbon use efficiency and biomass turnover in a long-term fertilization experiment in a temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 168-175.
- [54] Keiblinger K M, Hall E K, Wanek W, Szukics U, Hämmerle I, Ellersdorfer G, Böck S, Strauss J, Sterflinger K, Richter A, Zechmeister-Boltenstern S. The effect of resource quantity and resource stoichiometry on microbial carbon-use-efficiency. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 73(3): 430-440.
- [55] Orwin K H, Wardle D A, Greenfield L G. Ecological consequences of carbon substrate identity and diversity in a laboratory study. *Ecology*, 2006, 87(3): 580-593.
- [56] van Hees P A W, Jones D L, Finlay R, Godbold D L, Lundström U S. The carbon we do not see—the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(1): 1-13.
- [57] Cepáková Š, Frouz J. Changes in chemical composition of litter during decomposition: a review of published ¹³C NMR spectra. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2015, 15(3): 805-815.
- [58] 王茹华, 张启发, 周宝利, 廉华, 马光恕. 浅析植物根分泌物与根际微生物的相互作用关系. *土壤通报*, 2007, 38(1): 167-172.
- [59] 周文杰, 吕德国, 秦嗣军. 植物与根际微生物相互作用关系研究进展. *吉林农业大学学报*, 2016, 38(3): 253-260.
- [60] 邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 王晓丽, 傅声雷. 土壤动物多样性及其生态功能. *生态学报*, 2015, 35(20): 6614-6625.
- [61] 王梦军, 宛新荣, 钟文勤. 食草动物与植物的相互关系. *生态学杂志*, 2001, 20(5): 39-43.
- [62] Crowther T W, Jones T H, Boddy L, Baldrian P. Invertebrate grazing determines enzyme production by basidiomycete fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2060-2068.
- [63] Hiscox J, Baldrian P, Rogers H J, Boddy L. Changes in oxidative enzyme activity during interspecific mycelial interactions involving the white-rot fungus *Trametes versicolor*. *Fungal Genetics and Biology*, 2010, 47(6): 562-571.
- [64] Wardle D A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 2006, 9(7): 870-886.
- [65] Crowther T W, Sokol N W, Oldfield E E, Maynard D S, Thomas S M, Bradford M A. Environmental stress response limits microbial necromass contributions to soil organic carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 85: 153-161.
- [66] Crowther T W, Thomas S M, Maynard D S, Baldrian P, Covey K, Frey S D, van Diepen L T A, Bradford M A. Biotic interactions mediate soil microbial feedbacks to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(22): 7033-7038.
- [67] Hiscox J, Savoury M, Vaughan I P, Müller C T, Boddy L. Antagonistic fungal interactions influence carbon dioxide evolution from decomposing wood. *Fungal Ecology*, 2015, 14: 24-32.
- [68] Song Z W, Vail A, Sadowsky M J, Schilling J S. Competition between two wood-degrading fungi with distinct influences on residues. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 79(1): 109-117.
- [69] 陈光水, 杨玉盛, 高人, 谢锦升, 杨智杰, 毛艳玲. 杉木林年龄序列地下碳分配变化. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1285-1293.
- [70] Chen G S, Yang Y S, Guo J F, Xie J S, Yang Z J. Relationships between carbon allocation and partitioning of soil respiration across world mature forests. *Plant Ecology*, 2011, 212(2): 195-206.
- [71] Tan Z H, Zhang Y P, Yu G R, Sha L Q, Tang J W, Deng X B, Song Q H. Carbon balance of a primary tropical seasonal rain forest. *Journal of Geophysical Research*, 2010, 115(D4): D00H26.
- [72] 袁旻舒, 李明旭, 程红岩, 丁菊花, 李函微, 彭长辉, 朱求安. 基于 CMIP5 模型结果的中国陆地生态系统未来碳利用效率变化趋势分析. *中国科学院大学学报*, 2017, 34(4): 452-461.
- [73] 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. *生态学报*, 2016, 36(11): 3381-3390.
- [74] Kerckhoff A J, Enquist B J, Elser J J, Fagan W F. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [75] Lal R. Carbon sequestration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2008, 363(1492): 815-830.
- [76] Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, Bernhofer C, Burba G, Clement R, Davis K J, Elbers J A, Goldstein A H, Grelle A, Granier A, Guðmundsson J, Hollinger D, Kowalski A S, Katul G, Wofsy S. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113(1/4): 53-74.