

不同菌根类型木本植物叶片光合及其与叶片特性和环境因子的关联

孙亚杰^{1,2,3}, 臧娇娇^{1,2,3}, 马路平^{1,2,3}, 韦文敬^{1,2,3}, 高佳凯^{1,2,3}, 吴姗姗^{1,2,3}, 张鑫^{1,2,3}, 王双双^{1,2,3}, 石兆勇^{1,2,3*}

1 河南科技大学 农学院, 河南 洛阳

2 洛阳市共生微生物与绿色发展重点实验室, 河南 洛阳

3 河南省乡村人居环境工程中心, 河南 洛阳

孙亚杰, 臧娇娇, 马路平, 韦文敬, 高佳凯, 吴姗姗, 张鑫, 王双双, 石兆勇. 不同菌根类型木本植物叶片光合及其与叶片特性和环境因子的关联[J]. 微生物学报, 2025, 65(5): 2303-2317.

SUN Yajie, ZANG Jiaojiao, MA Luping, WEI Wenjing, GAO Jiakai, WU Shanwei, ZHANG Xin, WANG Shuangshuang, SHI Zhaoyong. Leaf photosynthesis in different mycorrhizal types of woody plants and its associations with leaf characteristics and environmental factors[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(5): 2303-2317.

摘要: 叶片光合作用构成了植物能量和物质循环的基础。菌根真菌(mycorrhizal fungi)作为植物根系共生体系的关键组成部分, 在调节植物营养吸收、水分利用以及抗逆性等方面发挥着重要作用, 是影响森林生态系统功能和稳定性的关键生态因子。目前, 对于不同菌根类型对木本植物光合能力及其对环境变化响应的认识还缺乏足够的认识。【目的】探讨不同菌根类型木本植物光合能力的差异, 及其对叶片特征和环境因子变化的响应。【方法】基于中国植物性状数据库, 并结合文献资料, 确定了木本植物的菌根类型, 共包括3种: 丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)、外生菌根(ectomycorrhiza, ECM), 以及受AM和ECM这2种菌根共侵染的双菌根(AM+ECM)。在此基础上, 建立了中国不同菌根类型木本植物性状数据库, 每个样本均包含叶片光合能力、光合生理特征、叶片结构和养分特征, 以及相关的环境因子等数据。【结果】在木本植物中, ECM植物叶片的光合能力显著高于AM植物。此外, 菌根类型显著影响着植物叶片特征与光合能力之间的关系。木本植物的光合能力主要受叶片气孔导度和蒸腾速率的影响。AM植物的光合能力还受叶面积、比叶面积和氮磷含量的影响; AM+ECM植物则受比叶面积、比叶重和碳磷含量的影响; 而ECM植物则受最大蒸汽压亏缺的影响。在环境因子方面, ECM植物的最大净光合速率和最大电子传递速率相较于AM和AM+ECM更容易受到温度和降水的影响。【结论】菌根类型对木本

资助项目: 国家自然科学基金(32171620); 中原科技创新领军人才项目(254000510006); 河南省自然科学基金(222300420146)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32171620), the Central Plains Science and Technology Innovation Leading Talents Program (254000510006), and the Henan Provincial Natural Science Foundation (222300420146).

*Corresponding author. E-mail: shizy1116@126.com

Received: 2024-12-06; Accepted: 2025-01-17; Published online: 2025-03-06

植物的光合能力具有显著影响，叶片特征主要通过调控最大电子传递速率来影响叶片的最大净光合速率。此外，环境因子对木本植物叶片形态和生理特征的影响也因菌根类型的不同而存在差异。

关键词：菌根类型；光合能力；环境因子；叶片特征；最大净光合速率

Leaf photosynthesis in different mycorrhizal types of woody plants and its associations with leaf characteristics and environmental factors

SUN Yajie^{1,2,3}, ZANG Jiaojiao^{1,2,3}, MA Luping^{1,2,3}, WEI Wenjing^{1,2,3}, GAO Jiakai^{1,2,3}, WU Shanwei^{1,2,3}, ZHANG Xin^{1,2,3}, WANG Shuangshuang^{1,2,3}, SHI Zhaoyong^{1,2,3*}

1 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan, China

2 Luoyang Key Laboratory of Symbiotic Microorganism and Green Development, Luoyang, Henan, China

3 Henan Rural Human Settlement Environment Engineering Center, Luoyang, Henan, China

Abstract: Leaf photosynthesis forms the foundation of plant energy and material cycles. Mycorrhizal fungi, as a crucial component associated with roots, play a significant role in regulating the nutrient absorption, water utilization, and stress resistance of plants and are key ecological factors affecting the function and stability of forest ecosystems. However, at present, knowledge is limited regarding the effects of different mycorrhizal types on the photosynthetic capacity of woody plants and their responses to environmental changes. **[Objective]** To explore the differences in photosynthetic capacity among woody plants with different mycorrhizal types and their responses to changes in leaf characteristics and environmental factors. **[Methods]** According to the China Plant Trait Database and available articles, we identified three mycorrhizal types of woody plants, which included arbuscular mycorrhiza (AM), ectomycorrhiza (ECM), and AM+ECM. On this foundation, a database of woody plant traits for different mycorrhizal types in China was established, with the data of each sample encompassing photosynthetic capacity, photosynthetic physiology, leaf structure, nutrient characteristics, and environmental factors. **[Results]** The woody plants with ECM had higher photosynthetic capacity than those with AM. Mycorrhizal types significantly influenced the relationship between leaf traits and photosynthetic capacity. The photosynthetic capacity of woody plants was primarily affected by the stomatal conductance and transpiration rate of leaves. In addition, the photosynthetic capacity of plants with AM were influenced by leaf area, specific leaf area (SLA), and nitrogen and phosphorous content. The photosynthetic capacity of plants with AM+ECM were affected by SLA, specific leaf weight, and carbon and phosphorous content, while that of plants with ECM was influenced by the vapor pressure deficit. The maximum net photosynthetic rate and maximum electron transport rate of plants with ECM were more susceptible to temperature and precipitation than plants with AM and

AM+ECM. **[Conclusion]** Mycorrhizal types significantly affect the maximum net photosynthetic rate of woody plants, and leaf characteristics primarily influence the maximum net photosynthetic rate by regulating the maximum electron transport rate. Moreover, the effects of environmental factors on the morphological and physiological traits of woody plant leaves depend on mycorrhizal types.

Keywords: mycorrhizal type; photosynthetic capacity; environmental factors; leaf characteristics; maximum net photosynthetic rate

光合作用是植物将太阳能转化为化学能的关键生理过程, 植物利用叶绿体类囊体膜上的光合色素捕获光能, 并在一系列相关酶的催化作用下, 将这些能量转化为支持其生长和代谢所需的化学能^[1-2]。叶片最大净光合速率($A_{\max}$)是衡量植物光合潜力的重要指标, 是指在光饱和条件下的 CO_2 同化率^[3]; 最大羧化速率($V_{C_{\max}}$)揭示了植物光合作用中羧化反应的速度; 而最大电子传递速率($J_{\max}$)则评估了叶片光合作用的效率^[4]; 这些参数均为表征叶片光合能力的关键指标^[5]。植物叶片的光合能力不仅反映了其对环境的适应性, 而且通过研究叶片光合参数的动态变化, 有助于深入理解植物对其生长环境的响应机制及生理变化。

叶片的光合作用能力受到内在生理因素和外部环境条件的共同制约, 这些限制因素主要源于植物的生长状况和外界环境的影响^[6]。研究发现, 温度、降水和光照等外界环境因素能够通过改变叶肉细胞的厚度来调节光合作用能力^[7]。温度和光照不仅影响叶片气孔的开合, 进而影响 CO_2 的吸收, 还直接作用于叶片的最大净光合速率^[8]。此外, 研究还发现比叶面积对叶片的最大羧化速率和最大电子传递速率有显著影响^[9]。植物叶片的最大羧化速率主要受 2 个关键因素的调控: Rubisco 酶的数量和表达水平, 作为光合作用的核心催化剂直接决定了羧化速率^[10]; 气孔通过调节叶片内部的 CO_2 浓度, 进而影响羧化速率^[11]。叶片的性状, 包括结构和化学计量特征, 对植物的光合作用等生理过程有着深远的影响。叶片的化学计量特征是影响

植物光合作用和生产性能的关键因素, 研究表明植物叶片的磷含量与蒸腾速率呈负相关, 而叶片中的碳和氮含量均是影响光合作用的关键因子^[12]。氮与光合能力的紧密联系得到了进一步证实^[13], 杜英东等^[14]的研究表明, 对杨树施加氮处理能够显著提升其净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和实际光化学量子效率等多项生理指标。

菌根是一种普遍存在的土壤真菌, 与陆地植物根系形成共生关系, 可以协助宿主植物获取养分, 并从植物中获取碳水化合物等作为回报^[15]。木本植物和真菌之间形成的菌根关联类型主要有 2 类: 外生菌根(ectomycorrhizas, ECM)和丛枝菌根(arbuscular mycorrhizas, AM), 它们在形态、生理学和土壤养分吸收过程上存在差异^[16-17]。外生菌根真菌在植物根尖周围形成菌丝外套膜, 通过菌丝外套膜与宿主进行营养物质交换; 丛枝菌根真菌则是内生真菌, 在植物宿主细根的内皮层细胞内进行养分交换^[18]。此外, 还存在双菌根状态, 同时或有时依次形成丛枝菌根和外生菌根^[19]。丛枝菌根真菌能够增加植物的光合作用效率和蒸腾速率, 提高光能的利用效率和二氧化碳的固定效率^[20]。接种外生菌根的板栗幼苗拥有更发达的根系及菌丝网络, 有利于对土壤中矿质元素的吸收, 接种的幼苗光合作用速率显著增加^[21]。

当前研究已证实, 菌根接种对植物的光合作用具有显著影响^[22], 且不同菌根类型能够影响植物叶片的形态、生理等特征及其对环境变化的响应^[23]。然而, 就目前所知, 关于菌根类

型对本本植物叶片光合特性影响的研究,多集中于较小区域内针对少数植物物种的探讨^[24-25],或在大尺度生态系统水平上的研究^[26],而缺乏针对植物物种菌根类型精确划分,且覆盖较大区域尺度的研究。鉴于此,本研究以中国本本植物为研究对象,采用精确到植物种水平的菌根类型分类方法,探究了不同菌根类型本本植物光合特性的差异,并从叶片形态、养分含量等特性和环境因子的变异性等方面,深入分析了菌根类型影响本本植物光合差异的可能机制,为预测和评估不同菌根类型植物光合作用对未来气候变化的响应提供切实的数据和理论支持。

1 数据与方法

1.1 数据的获取与整理

本研究中,本本植物的叶片性状和气候数据均来自 Wang 等^[27]建立的中国植物性状数据库第 2 版(数据库来源: <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01884-4>),收录了代表中国 140 个站点、1 529 种植物的形态、化学和光合特性数据,以及每个站点的气候信息。以本本植物作为筛选条件,并参考文献^[26,28]的方法确定其菌根类型,最终确定数据库中 402 个本本植物的数据,并将其划分为 AM、AM+ECM 和 ECM 这 3 种菌根类型的植物数据,分别是 AM 植物 179 组、AM+ECM 植物 162 组、ECM 植物 61 组。每组本本植物的数据包含 15 项内容,涵盖叶片光合能力(最大净光合速率、最大羧化速率和最大电子传递速率)、叶片特征(气孔导度、蒸腾速率、最大蒸汽压亏缺、叶面积、比叶面积、比叶重和碳氮磷含量),以及植物生长的气温、降水量和生长季光合有效辐射总量等环境因素的数据。在此基础上,分析 3 种菌根类型 AM、ECM 和 AM+ECM 本本植物叶片光合能力及其与叶片特性和环境变化响应的差异。

1.2 数据处理

为了确定不同菌根类型之间光合能力(最大

净光合速率、最大羧化速率和最大电子传递速率)的差异,采用 SPSS 27.0 软件进行单因素(one-way ANOVA)方差分析,并用 R 4.3.3 软件作图。为了进一步明确不同菌根类型本本植物光合能力与叶片特性(气孔导度、蒸腾速率、最大蒸汽压亏缺、叶面积、比叶面积、比叶重和碳氮磷含量)和环境因素(气温、降水量和生长季光合有效辐射总量)的关系,利用 Origin 2024 软件进行回归分析。通过双变量相关分析方法分别构建 3 种菌根类型下气候、叶片特征与光合能力的结构方程模型,并借助 Microsoft Office 2021 PowerPoint 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 不同菌根类型本本植物光合能力的差异

对不同菌根类型本本植物光合能力的单因素方差分析结果表明,AM、ECM 和 AM+ECM 植物的光合能力存在差异(图 1)。ECM 植物叶片的最大净光合速率($A_{\max}$)、最大羧化速率($V_{c\max}$)、最大电子传递速率($J_{\max}$)[20.17、40.62、93.41 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]显著高于 AM 植物[14.45、31.35、67.87 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]。此外,AM+ECM 植物的 $A_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 显著高于 AM 植物,而 AM+ECM 与 AM 植物的 $V_{c\max}$ 无显著关系。

2.2 不同菌根类型本本植物光合能力与叶片光合生理特性的关联

在本本植物中,随着气孔导度(stomatal conductance, G_s)的变化,AM、AM+ECM 和 ECM 植物的 $A_{\max}$ 均呈现出先增加后显著降低的趋势(图 2A),但 $A_{\max}$ 达到最大值时的气孔导度各不相同,分别为 0.64、0.45 和 0.66 $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时达到最大值。不同菌根类型植物的叶片 $A_{\max}$ 随蒸腾速率(transpiration rate, T_r)增加而显著上升(图 2B)。随着叶片最大蒸汽压亏缺(vapor pressure deficit, VPD)的增加,AM 植物叶片的 $A_{\max}$ 呈下降趋势,而 ECM 植物的 $A_{\max}$ 则呈上升

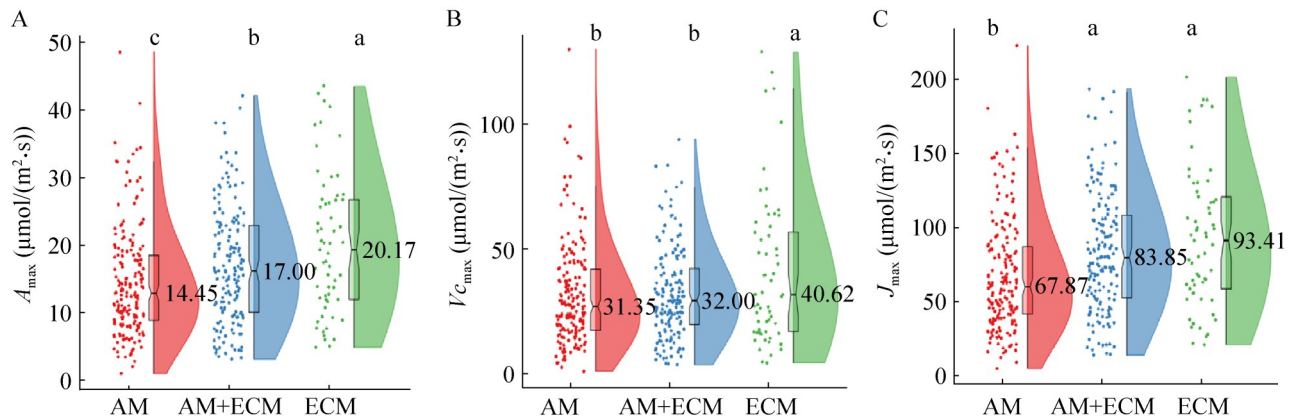


图1 不同菌根类型木本植物光合能力的差异

Figure 1 Differences in photosynthetic capacity of woody plants with different mycorrhizal types. A: The maximum net photosynthetic rate, $A_{\max}$; B: The maximum carboxylation rate, $V_{c\max}$; C: The maximum electron transport rate, $J_{\max}$. The same below. The left side of the graph shows the distribution of data points, and the middle of the box is the average value. Different lowercase letters meant significant difference at 0.05 level.

趋势, AM+ECM 植物的 $A_{\max}$ 与最大蒸汽压亏缺之间的关系并不显著(图 2C)。

在气孔导度和蒸腾速率对 $V_{c\max}$ 的影响方面, AM、AM+ECM 和 ECM 植物表现出相似性(图 2D、2E)。AM、AM+ECM 和 ECM 植物的 $V_{c\max}$ 在气孔导度为 0.44、0.34 和 0.51 mol/(m²·s) 时达到最大值。与 AM 和 AM+ECM 植物相比, ECM 植物的叶片 $V_{c\max}$ 对蒸腾速率的反应更为敏感。随着叶片最大蒸汽压亏缺的增加, ECM 植物的 $V_{c\max}$ 呈上升趋势, 而对 AM 和 AM+ECM 植物则无显著影响(图 2F)。

在木本植物中, AM、AM+ECM 和 ECM 植物的 $J_{\max}$ 随叶片气孔导度的变化, 均呈现先升高后降低的趋势, 分别在气孔导度为 0.60、0.45 和 0.64 mol/(m²·s) 时达到最大值(图 2G)。不同菌根类型植物的叶片 $J_{\max}$ 随蒸腾速率的增加呈显著上升趋势(图 2H)。对于 AM 和 ECM 植物而言, 其 $J_{\max}$ 随最大蒸汽压亏缺的增加先明显降低, 在最大蒸汽压亏缺为 1.59 kPa 和 0.88 kPa 时达到最小值后又明显升高(图 2I)。

2.3 不同菌根类型木本植物光合能力与叶片结构特征的关联

在木本植物中, AM 植物的 $A_{\max}$ 随着叶片叶面积(leaf area, LA)的增加呈现出显著的降低趋势(图 3A), AM 和 AM+ECM 植物的 $A_{\max}$ 随比叶面积(specific leaf area, SLA)和比叶重(leaf mass per area, LMA)的变化表现出显著的变化(图 3B、3C), 而对于 ECM 植物, 叶片结构特征对其 $A_{\max}$ 无显著影响。AM 和 AM+ECM 植物的 $A_{\max}$ 随比叶面积的增加呈先降低后增加, 在比叶面积为 30.41 m²/kg 和 41.72 m²/kg 时达到最小值。叶片比叶重对 AM 植物 $A_{\max}$ 的影响大于 AM+ECM 植物, 随着比叶重的增加, AM 植物 $A_{\max}$ 的增长率是 AM+ECM 植物的 2 倍。

ECM 植物的叶片 $V_{c\max}$ 与叶面积呈显著负相关, AM 植物的 $V_{c\max}$ 随比叶面积和比叶重有显著变化, 而在 AM+ECM 植物中, 叶片结构特征对 $V_{c\max}$ 无显著影响(图 3D–3F)。

AM 植物的 $J_{\max}$ 随叶面积的增加有显著降低趋势(图 3G), 在 AM 和 AM+ECM 植物中, 叶片 $J_{\max}$ 随比叶面积和比叶重的变化较为一致(图 3H、3I), 均随比叶面积的增加而降

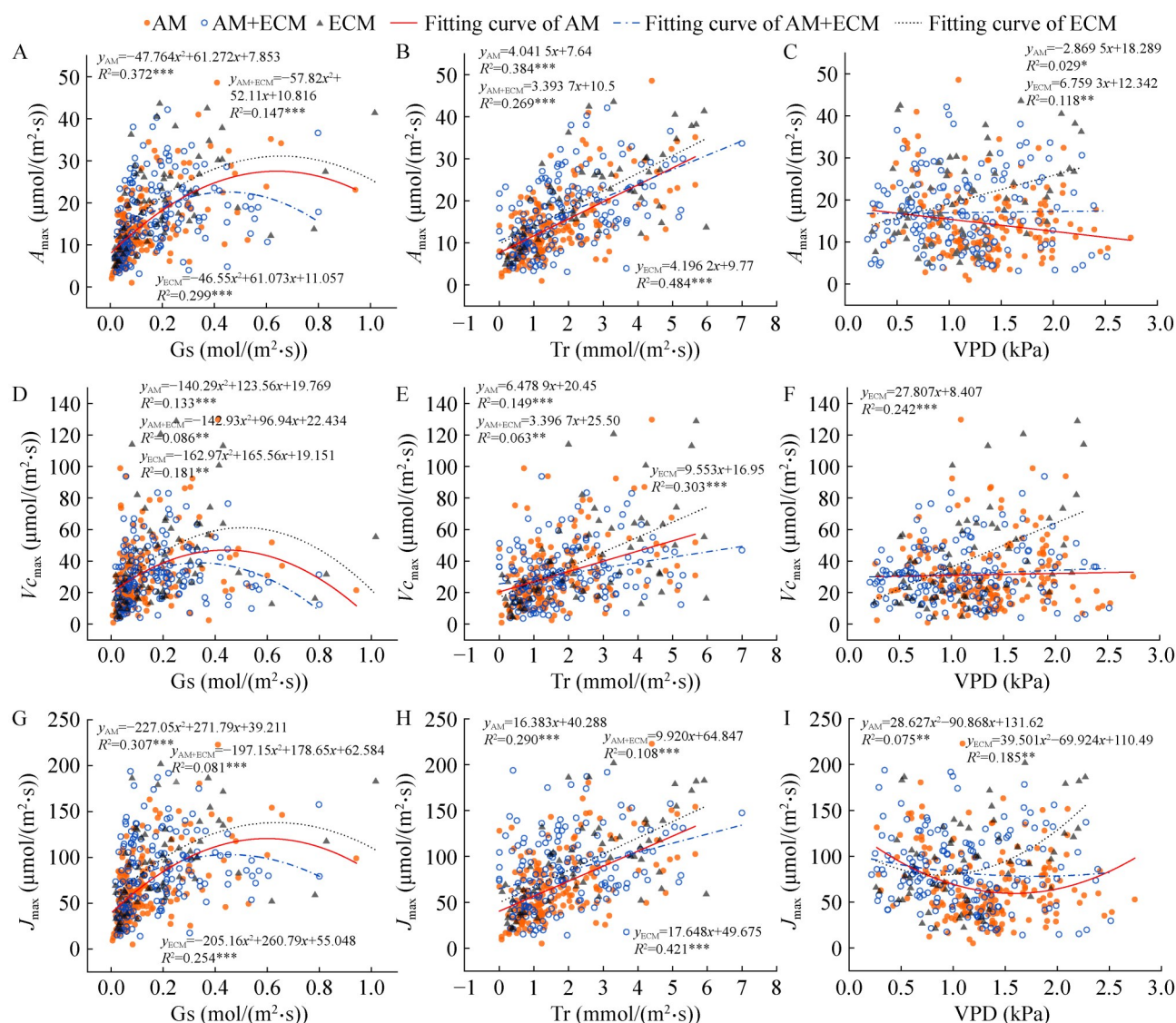


图2 不同菌根类型木本植物叶片光合生理特性对光合能力的影响

Figure 2 Effects of photosynthetic physiological characteristics of woody leaves with different mycorrhizal types on photosynthetic capacity. A, D, G: Stomatal conductance, Gs; B, E, H: Transpiration rate, Tr; C, F, I: Vapor pressure deficit, VPD. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. The same as below.

低，随比叶重的增加而显著升高，且 AM 植物的 $J_{\max}$ 对比叶重变化的敏感性高于 AM+ECM 植物。

2.4 不同菌根类型木本植物光合能力与叶片养分含量的关联

在木本植物中，AM 植物叶片 $A_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 均随叶片碳含量(leaf carbon content, C_{mass})的增加

呈现出显著的增长趋势，而 AM+ECM 和 ECM 植物则不受碳含量的显著影响(图 4A、4G)。随着叶片氮含量(leaf nitrogen content, N_{mass})的增加，AM+ECM 植物的 $A_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 均呈现出显著增加的趋势(图 4B、4H)。

AM 植物的 $A_{\max}$ 随叶片磷含量(leaf phosphorus content, P_{mass})的增加呈降低趋势(图 4C)，而

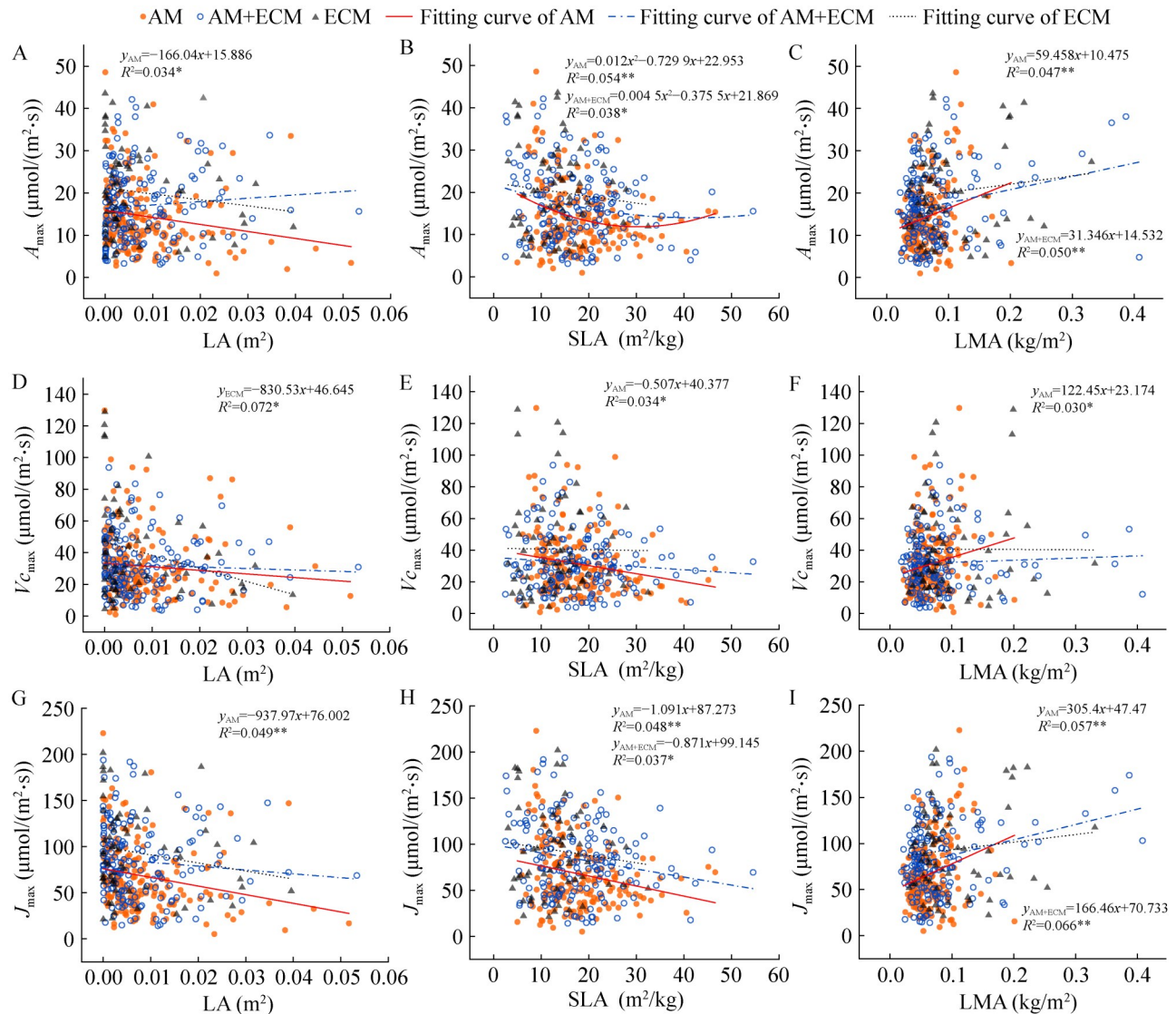


图3 不同菌根类型木本植物叶片结构特征对光合能力的影响

Figure 3 Effects of leaf structure characteristics on photosynthetic capacity of woody plants with different mycorrhizal types. A, D, G: Leaf area, LA; B, E, H: Specific leaf area, SLA; C, F, I: Leaf mass per area, LMA.

叶片磷含量对 AM+ECM 和 ECM 植物的 A_{max} 无显著影响。AM 和 AM+ECM 植物的 J_{max} 随叶片磷含量的变化具有相同的响应趋势，但 AM+ECM 植物叶片的 J_{max} 对磷含量的变化比 AM 植物更敏感，AM+ECM 植物的斜率是 AM 植物的 1.5 倍(图 4I)。叶片的碳、氮、磷含量对不同菌根类型植物的 $V_{c_{max}}$ 均无显著影响(图 4D–4F)。

2.5 不同菌根类型木本植物光合能力与气候因子的关联

如图 5 所示，不同菌根类型木本植物的 A_{max} 均随年均温(mean annual temperature, MAT)、年降水(mean annual precipitation, MAP)以及生长季光合有效辐射总量(total annual photosynthetically active radiation during the growing season when mean daily temperatures are $>0^{\circ}\text{C}$, PAR0)的增加

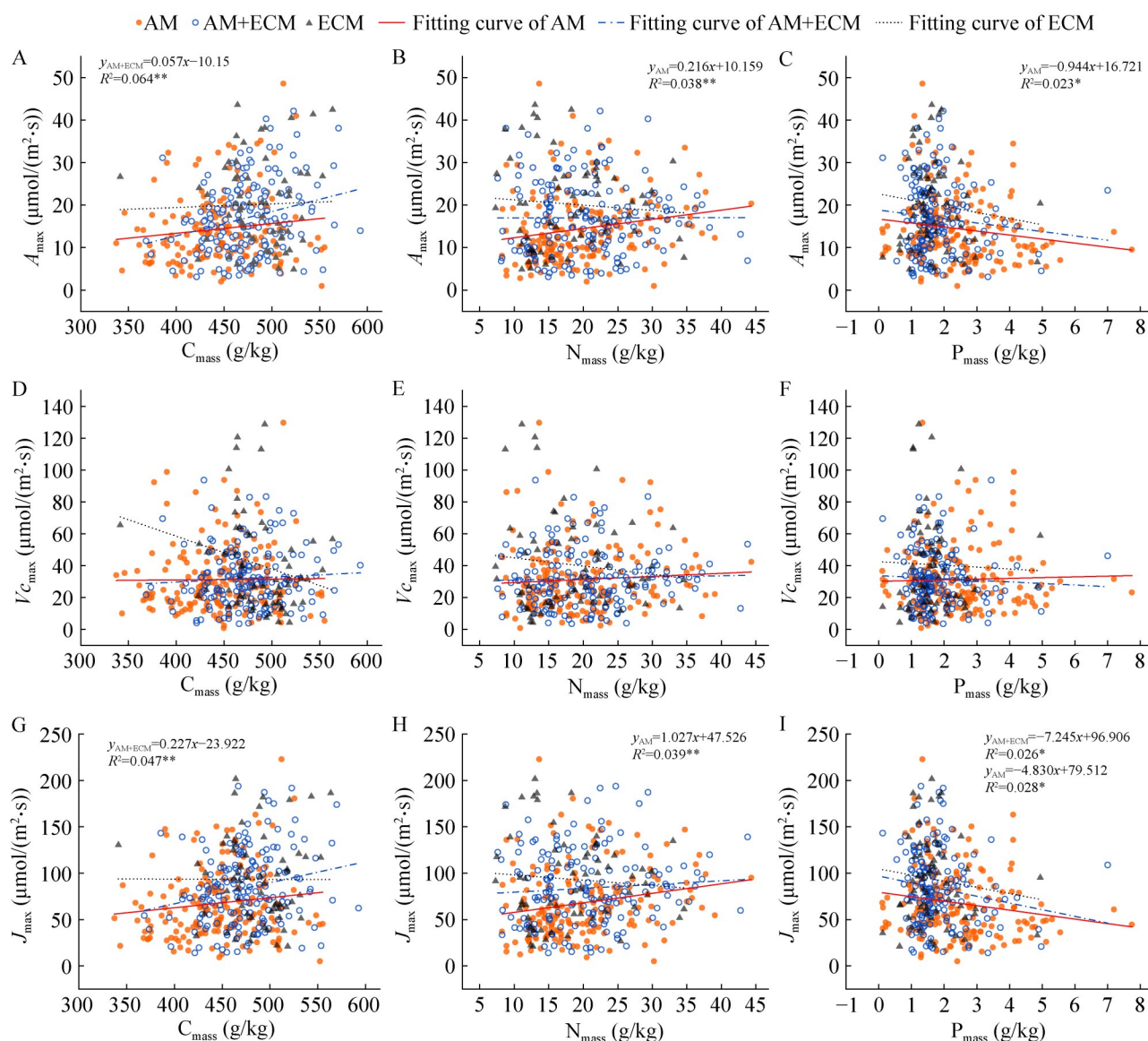


图4 不同菌根类型木本植物叶片养分含量对光合能力的影响

Figure 4 Effects of leaf nutrient content on photosynthetic capacity of woody plants with different mycorrhizal types. A, D, G: Leaf carbon content, C_{mass} ; B, E, H: Leaf nitrogen content, N_{mass} ; C, F, I: Leaf phosphorus content, P_{mass} .

呈降低趋势(图 5A–5C)。年均温和生长季光合有效辐射总量的变化对 ECM 植物叶片 A_{max} 的影响尤为显著, 且其解释率 R^2 均高于 AM 和 AM+ECM 植物。

AM 和 ECM 植物的 $V_{\text{c}_{\text{max}}}$ 随年均温、年降水和生长季光合有效辐射总量有显著的变化, 而在 AM+ECM 植物中, 年均温和生长季光合有

效辐射总量对 $V_{\text{c}_{\text{max}}}$ 的影响并不显著(图 5D–5F)。AM 和 ECM 植物的 $V_{\text{c}_{\text{max}}}$ 均随气候因子的变化先降低后升高。

三种菌根类型木本植物的 J_{max} 与年均温、年降水和生长季光合有效辐射总量之间存在显著线性关系(图 5G–5I), 变化趋势较为一致, 均随气候因子的变化而降低, 此外, 气候变化对 ECM

植物叶片 $J_{\max}$ 的影响大于 AM 和 AM+ECM 植物。

2.6 气候和叶片特征对不同菌根类型木本植物光合能力影响的路径分析

通过双变量相关分析, 选取了与叶片特征和光合能力有显著相关性的路径, 分别构建了 3 种菌根类型的结构方程模型(图 6)。研究表明, 气候因素对不同菌根类型木本植物叶片特征的影响, 以及这些叶片特征对光合能力的影

响路径在不同菌根类型之间存在显著差异。年均温、年降水和生长季光合有效辐射总量与叶片气孔导度、蒸腾速率和比叶面积均呈显著负相关, 与叶片叶面积和磷含量呈显著正相关。在 AM 植物中, 叶片的比叶面积和氮含量对 $J_{\max}$ 有显著影响; 在 AM+ECM 植物中, 比叶重和碳含量与 $J_{\max}$ 有显著相关性; 而在 ECM 植物中, 气候因子可以通过最大蒸气压亏缺对光合能力

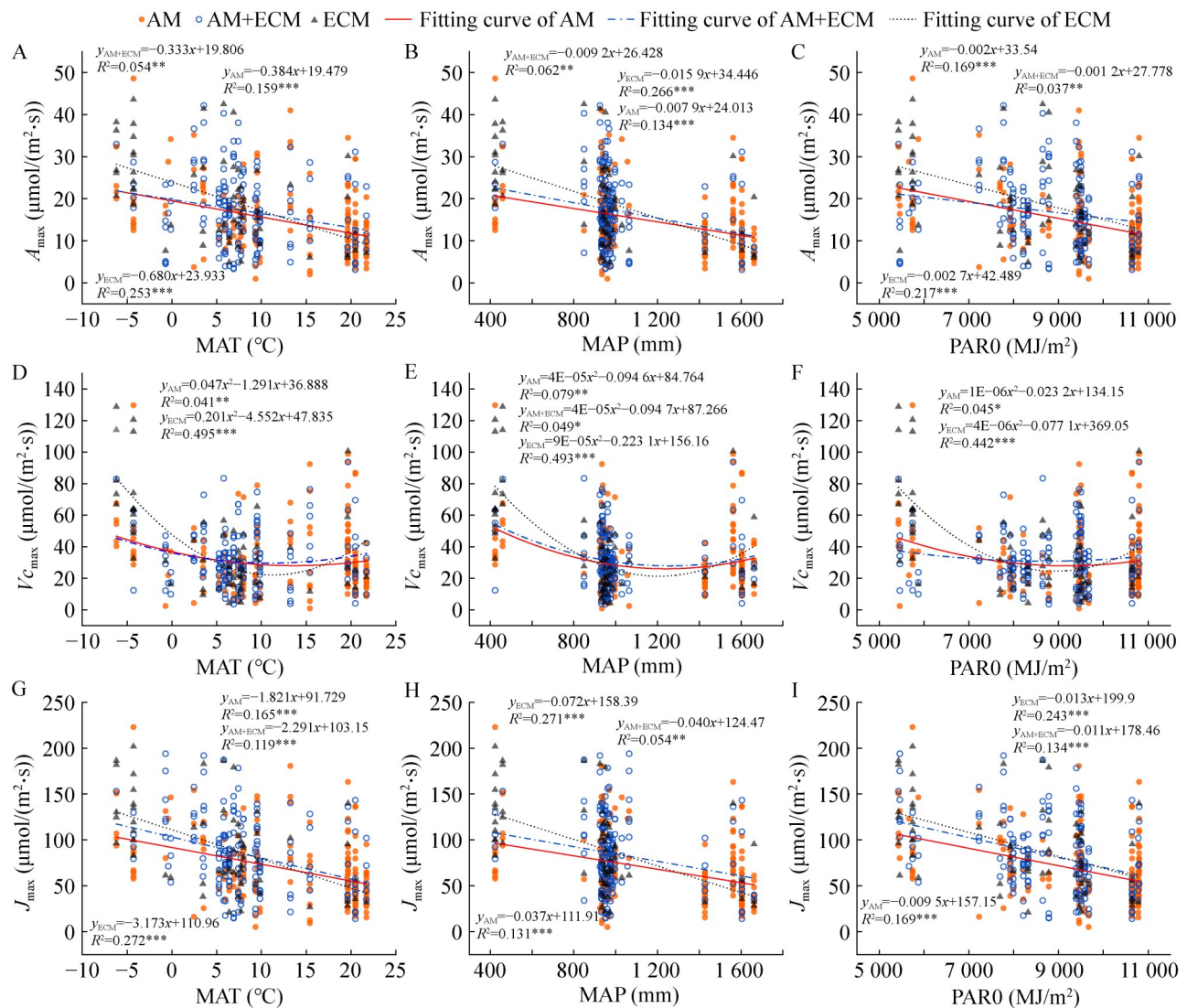


图5 气候对不同菌根类型木本植物光合能力的影响

Figure 5 Effects of climate on the photosynthetic capacity of woody plants of different mycorrhizal types. A, D, G: Mean annual temperature, MAT; B, E, H: Mean annual precipitation, MAP; C, F, I: Total annual photosynthetically active radiation during the growing season when mean daily temperatures are $>0^{\circ}\text{C}$, PAR0.

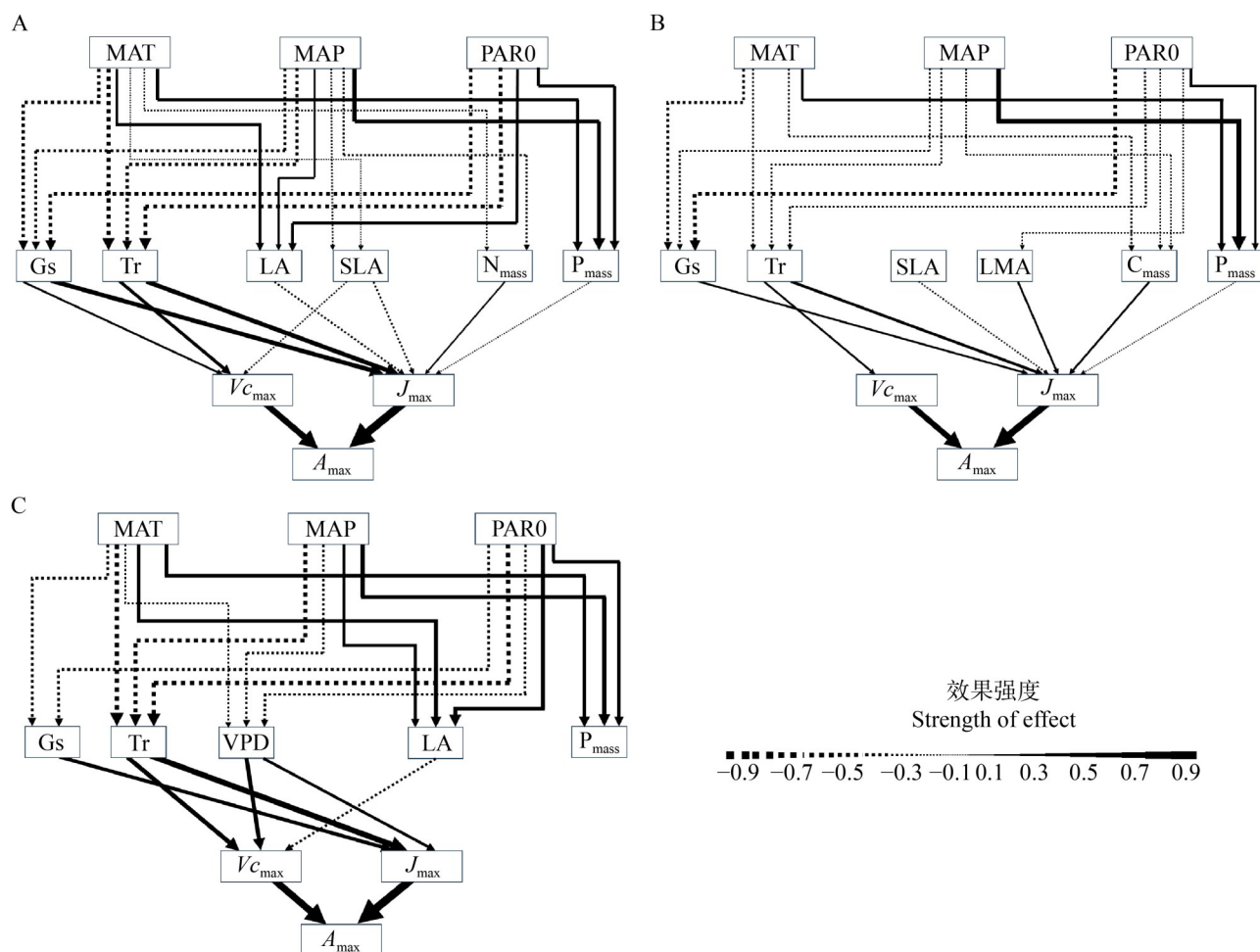


图6 气候和叶片特征对AM (A)、AM+ECM (B)和ECM (C)木本植物光合能力的影响路径

Figure 6 Influence pathways of climate and leaf characteristics on photosynthetic capacity of AM (A), AM+ECM (B) and ECM (C) woody plants. All paths in the figure were significantly correlated with their counterparts.

产生影响, 但叶片养分含量与光合能力之间并未发现显著的相关关系。

3 讨论

AM 和 ECM 在生态系统中的功能和作用是多方面的^[29-30], 本研究聚焦于中国木本植物的叶片光合能力, 旨在探究不同菌根类型在功能上的差异。通过利用 Wang 等^[27]所提供的中国植物性状数据库, 本研究结果显示, 在木本植物中, 不同菌根类型植物的光合能力存在显著差异, 其中 ECM 植物叶片的 A_{max} 、 $V_{c_{max}}$ 和 J_{max}

显著高于 AM 植物。

3.1 不同菌根类型木本植物光合能力与叶片光合生理特征的关系

叶片是植物光合作用的核心器官, 其光合能力与叶片的光合生理特征之间存在着密切的协同或权衡关系。深入探究两者之间的关联性, 有助于揭示影响植物光合能力的内在因素。叶片的气孔导度和蒸腾速率是影响其光合能力的 2 个主要内部生理因素。本研究中, 不同菌根类型植物的光合能力随气孔导度呈先升高后降低的趋势, 产生这一现象的原因可能是: 在一定

范围内, 气孔导度的增加会导致细胞内 CO_2 浓度上升, 从而促进羧化作用; 然而, 当 CO_2 浓度超过一定阈值后, 继续上升不仅会导致叶片最大羧化速率下降, 还会抑制 Rubisco 酶的活性^[31]。此外, Zhu 等^[32]研究表明接种菌根可以增加植物叶片的气孔导度, 从而增强与外界的气体交换。Slot 等^[33]在热带森林光合作用的研究中发现, 随着最大蒸汽压亏缺的增加, 叶片的气孔导度和光合作用持续下降。在本研究中, 相较于 AM 和 AM+ECM 植物, ECM 植物的 $A_{\max}$ 和 $V_{c\max}$ 随最大蒸汽压亏缺的变化显著增加。这可能是因为菌根类型影响着木本植物的水分吸收和利用^[34]。赵敏等^[35]在干旱加剧条件下发现, 与 AM 植物相比, ECM 植物展现出更强的抗旱能力和更高的水分利用效率。

3.2 不同菌根类型木本植物光合能力与叶片结构特征和养分含量的关系

冯大兰等^[36]研究比较了几种木本植物的生长状况及光合特征, 发现桑树和山桐子的光合生产能力较强, 这可能与它们较大的叶面积有关。然而, 在本研究中, AM 植物的 $A_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 随叶面积的增加而降低, 可能是因为叶片大小与水分运输能力有关, 而水分运输能力又会影响光合作用^[37]。叶片比叶重与光合能力的显著正相关可能源于比叶重较大的植物通常含有较高的叶绿体色素, 这有助于提升光合效率和光能捕获能力^[38]。充足的养分供应会导致叶片加厚和比叶面积的减小^[39], 具有较大比叶重的植物叶片较厚, 叶面积相对较小, 这使得它们在自然环境中具有更强的抗逆性。不同菌根类型影响着植物光合能力对叶片养分含量的响应, ECM 植物的叶凋落物分解速率较慢, 导致碳在叶片中的积累更多^[40]。相比之下, 菌根能够参与碳循环, 影响森林生态系统对气候变化的响应^[41]。氮是光合作用中的关键营养元素, 光合能力与叶片氮含量之间的关系已被广泛认可^[42],

氮的供应直接影响植物的光合作用。大多数研究表明, AM 植物对氮的吸收具有显著性, 叶片中的氮素按照一定的比例分配给光合系统和非光合系统。Shiklomanov 等^[42]和 Wyka 等^[43]的研究表明, 氮磷含量与最大电子传递速率、最大羧化速率之间存在协同关系。

3.3 不同菌根类型木本植物光合能力与气候因子的关系

气候变化对叶片特征的影响会改变植物的光合作用, 进而影响植物的整体适应性^[44]。绝大多数植物(97%)能够与菌根真菌形成共生关系, 并在多种生态环境中广泛分布^[45]。这种共生关系增强了植物对水分和养分的吸收能力, 并保护它们免受逆境胁迫, 作为回报, 植物提供光合作用产物给菌根真菌^[46]。温度通过调节参与光合作用的酶活性来影响光合作用。Zhang 等^[23]的研究比较了 AM 和 ECM 植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 发现 AM 植物对温度变化的敏感性高于 ECM 植物。多年生植物接种丛枝菌根真菌可以提高叶片 PSII 的光合电子传递效率^[47]。石兆勇等^[48]的研究显示, 不同类型菌根会影响森林净初级生产力对降水的响应。在本研究中, ECM 植物的 $A_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 更容易受到温度和降水的影响, 这可能与不同菌根类型植物的养分和水分吸收策略有关^[49]。Zhong 等^[50]表明 AM 植物倾向于适应湿润和温暖的环境, 而 ECM 植物更适应干燥和寒冷的环境。ECM 植物比 AM 植物更依赖于水分供应, 石兆勇等^[48]的研究表明, ECM 型森林的净初级生产力对降水变化的响应更为敏感。在未来探讨木本植物光合能力的影响机制时, 应加强土壤理化性质方面的研究, 多方面评估不同菌根类型对植物光合的影响。本研究的发现有助于阐明不同菌根类型植物光合能力的差异, 以及环境因子对木本植物光合作用的不同影响, 为理解菌根类型的生态功能提供了科学依据。

4 结论

本研究依托中国植物性状数据库,整合了不同菌根类型木本植物的最大净光合速率、最大羧化速率和最大电子传递速率数据,并结合叶片的光合生理特征、结构特征、养分含量以及气候因子,深入探讨了这些因素如何影响不同菌根类型木本植物的光合能力。研究发现,在木本植物中,ECM植物叶片的光合能力显著高于AM植物。菌根类型显著影响植物叶片特征与光合能力之间的关系。木本植物的光合能力主要受到叶片气孔导度和蒸腾速率的影响。此外,AM植物的光合能力还受叶面积、比叶面积和氮磷含量的影响;AM+ECM植物受比叶面积、比叶重和碳磷含量的影响;ECM植物受最大蒸汽压亏缺的影响。ECM植物的 $A_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 比AM和AM+ECM植物更容易受到温度和降水的影响。本研究初步揭示了不同菌根类型木本植物叶片光合能力与叶片特征之间的联系,为植物叶片光合生理研究提供了参考。

作者贡献声明

孙亚杰:数据处理、图表制作和稿件写作;臧娇娇:数据处理方法和稿件修改;马路平:图表制作和稿件修改;韦文敬:图表制作和稿件修改;高佳凯:数据处理和稿件修改;吴姗姗:数据处理和稿件修改;张鑫:稿件修改和图表制作;王双双:稿件修改;石兆勇:稿件选题、研究思路和稿件修改。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 薛娴,许会敏,吴鸿洋,沈应柏,肖建伟,万迎朗.植物光合作用循环电子传递的研究进展[J].植物生理学报,2017,53(2): 145-158.
 - [2] JAFARIKOUHINI N, KAZEMEINI SA, SINCLAIR TR. Sweet corn nitrogen accumulation, leaf photosynthesis rate, and radiation use efficiency under variable nitrogen fertility and irrigation[J]. *Field Crops Research*, 2020, 257: 107913.
 - [3] 赵洪贤,张洋军,徐铭泽,卫腾宙,毛军,雒宇,贾昕,查天山.油蒿叶片氮分配对其最大净光合速率季节变异的影响[J].生态学报,2022,42(17): 7156-7166.
 - [4] CROFT H, CHEN JM, LUO XZ, BARTLETT P, CHEN B, STAEBLER RM. Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(9): 3513-3524.
 - [5] 赵燕红,侯鹏,蒋金豹,姜赞,张兵,白君君,徐海涛.植被生态遥感参数定量反演研究方法进展[J].遥感学报,2021,25(11): 2173-2197.
 - [6] Dos SANTOS JA, CAMPOE OC, ASPINWALL MJ, de SOUZA CR, STAPE JL, ALVARES CA, GUILLEMOT J, le MAIRE G, LACLAU JP, NOUVELLON Y, CHRISTINA M, BATTIE-LACLAU P, MARRICHI AHC, CARNEIRO RL, MUNHOZ JSB, de PAULA RC, ARAÚJO MJ, DELIBERALI I, BARBOSA LO, MIGUEL EP. Climatic variables influence the photosynthetic capacity of forest plantations in Brazil[J]. *New Forests*, 2024, 55(6): 1939-1960.
 - [7] 张海宁,张俊,张栋甲,李璐瑶,田瑞萍,王传宽,全奎.兴安落叶松叶片解剖结构对气候暖化的响应及种源差异[J].应用生态学报,2024,35(8): 2073-2081.
 - [8] 李鑫豪,闫慧娟,卫腾宙,周文君,贾昕,查天山.油蒿资源利用效率在生长季的相对变化及对环境因子的响应[J].植物生态学报,2019,43(10): 889-898.
- LI XH, YAN HJ, WEI TZ, ZHOU WJ, JIA X, ZHA TS. Relative changes of resource use efficiencies and their responses to environmental factors in *Artemisia ordosica*

- during growing season[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(10): 889-898 (in Chinese).
- [9] 王子奇, 查天山, 贾昕, 吴雅娟, 张明艳, 穆家伟. 油蒿光合参数季节动态及其与叶氮含量和比叶面积的关系[J]. 生态学报, 2017, 36(4): 916-924.
- WANG ZQ, ZHA TS, JIA X, WU YJ, ZHANG MY, MU JW. Seasonal variation in photosynthetic parameters of *Artemisia ordosica* in relation to leaf nitrogen and specific leaf area[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(4): 916-924 (in Chinese).
- [10] 闫霜, 张黎, 景元书, 何洪林, 于贵瑞. 植物叶片最大羧化速率与叶氮含量关系的变异性[J]. 植物生态学报, 2014, 38(6): 640-652.
- YAN S, ZHANG L, JING YS, HE HL, YU GR. Variations in the relationship between maximum leaf carboxylation rate and leaf nitrogen concentration[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(6): 640-652 (in Chinese).
- [11] 张彦敏, 周广胜. 植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展[J]. 生态学报, 2012, 32(18): 5907-5917.
- ZHANG YM, ZHOU GS. Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5907-5917 (in Chinese).
- [12] 童永尚, 张春平, 董全民, 于泽航, 杨增增, 张小芳, 曹铨, 俞畅, 张正社. 氮素形态对高寒人工草地植物群落生物量分配及优势种叶片光合特性的影响[J]. 生态学杂志, 2024, 43(6): 1655-1663.
- TONG YS, ZHANG CP, DONG QM, YU ZH, YANG ZZ, ZHANG XF, CAO Q, YU Y, ZHANG ZS. The effects of nitrogen forms on biomass allocation and photosynthetic characteristics of dominant species in alpine artificial grasslands[J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(6): 1655-1663 (in Chinese).
- [13] 焦雪辉, 乔雨轩, 秦玉文, 史喜兵. 施氮模式和施氮量对细叶青冈幼苗生长的影响[J]. 东北农业大学学报, 2024, 55(5): 35-45.
- JIAO XH, QIAO YX, QIN YW, SHI XB. Effects of nitrogen application mode and amount on growth of *Cyclobalanopsis gracilis* seedlings[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2024, 55(5): 35-45 (in Chinese).
- [14] 杜英东, 袁相洋, 冯兆忠. 不同形态氮对杨树光合特性及生长的影响[J]. 植物生态学报, 2023, 47(3): 348-360.
- DU YD, YUAN XY, FENG ZZ. Effects of different nitrogen forms on photosynthesis characteristics and growth of poplar[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(3): 348-360 (in Chinese).
- [15] BOWLES TM, JACKSON LE, CAVAGNARO TR. Mycorrhizal fungi enhance plant nutrient acquisition and modulate nitrogen loss with variable water regimes[J]. Global Change Biology, 2018, 24(1): e171-e182.
- [16] PHILLIPS RP, BRZOSTEK E, MIDGLEY MG. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests[J]. New Phytologist, 2013, 199(1): 41-51.
- [17] TEDERSOO L, BAHRAM M. Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes[J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2019, 94(5): 1857-1880.
- [18] PETERSON RL, MASSICOTTE HB. Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces[J]. Canadian Journal of Botany, 2004, 82(8): 1074-1088.
- [19] TESTE FP, JONES MD, DICKIE IA. Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance[J]. New Phytologist, 2020, 225(5): 1835-1851.
- [20] GAVITO ME, JAKOBSEN I, MIKKELSEN TN, MORA F. Direct evidence for modulation of photosynthesis by an arbuscular mycorrhiza-induced carbon sink strength[J]. New Phytologist, 2019, 223(2): 896-907.
- [21] 戴伟红, 邹锋, 江盈, 左荣花, 田诗义, 殷慧敏, 熊欢. 接种4种外生菌根真菌对‘檀桥’板栗幼苗生长、光合及养分含量的影响[J]. 江西农业大学学报, 2023, 45(2): 311-321.
- DAI WH, ZOU F, JIANG Y, ZUO RH, TIAN SY, YIN HM, XIONG H. Effect of four ectomycorrhizal fungi inoculation on growth, photosynthesis, and nutrient content of *Castanea mollissima* ‘tanqiao’ seedlings[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2023, 45(2): 311-321 (in Chinese).
- [22] YE QH, WANG H, LI H. Arbuscular mycorrhizal fungi improve growth, photosynthetic activity, and chlorophyll fluorescence of *Vitis vinifera* L. cv. Ecolly under drought stress[J]. Agronomy, 2022, 12(7): 1563.
- [23] ZHANG S, YUAN ML, SHI ZY, YANG S, ZHANG MG, SUN LR, GAO JK, WANG XG. The variations of leaf $\delta^{13}\text{C}$ and its response to environmental changes of arbuscular and ectomycorrhizal plants depend on life forms[J]. Plants, 2022, 11(23): 3236.
- [24] SHI L, WANG J, LIU BH, NARA K, LIAN CL, SHEN ZG, XIA Y, CHEN YH. Ectomycorrhizal fungi reduce the light compensation point and promote carbon fixation of *Pinus thunbergii* seedlings to adapt to shade environments[J]. Mycorrhiza, 2017, 27(8): 823-830.
- [25] ZHANG TZ, MENG FJ, YIN DC. Promotion of biomass, photosynthesis, and root growth of seedling biomass, photosynthesis, and root growth of *Populus davidiana* × *P. bolleana* by two species of ectomycorrhizal fungi[J]. Journal of Forestry Research, 2024, 35(1): 101.
- [26] VARGAS R, BALDOCCHI DD, QUEREJETA JI, CURTIS PS, HASSELQUIST NJ, JANSSENS IA,

- ALLEN MF, MONTAGNANI L. Ecosystem CO₂ fluxes of arbuscular and ectomycorrhizal dominated vegetation types are differentially influenced by precipitation and temperature[J]. *New Phytologist*, 2010, 185(1): 226-236.
- [27] WANG H, HARRISON SP, LI M, COLIN PRENTICE I, QIAO SC, WANG RX, XU HY, MENGOLI G, PENG YK, YANG YZ. The China plant trait database version 2[J]. *Scientific Data*, 2022, 9(1): 769.
- [28] CORNELISSEN J, AERTS R, CERABOLINI B, WERGER M, van der HEIJDEN M. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy[J]. *Oecologia*, 2001, 129(4): 611-619.
- [29] 石兆勇, 张晓龙, 肖莉, 徐晓峰, 李亚娟, 刘晨洲, 陈双臣. 菌根组合类型对森林总初级生产力应对温度和降水变化的影响[J]. *生态环境学报*, 2017, 26(3): 379-385.
- SHI ZY, ZHANG XL, XIAO L, XU XF, LI YJ, LIU CZ, CHEN SC. Responses of gross primary production to changes of temperature and precipitation in different forests dominated by different mycorrhizal strategies[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2017, 26(3): 379-385 (in Chinese).
- [30] AVERILL C, TURNER BL, FINZI AC. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage[J]. *Nature*, 2014, 505(7484): 543-545.
- [31] ANCÍN M, GÁMEZ AL, JAUREGUI I, GALMES J, SHARWOOD RE, ERICE G, AINSWORTH EA, TISSUE DT, SANZ-SÁEZ A, ARANJUELO I. Does the response of Rubisco and photosynthesis to elevated [CO₂] change with unfavourable environmental conditions? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(22): 7351-7364.
- [32] ZHU XC, CAO QJ, SUN LY, YANG XQ, YANG WY, ZHANG H. Stomatal conductance and morphology of arbuscular mycorrhizal wheat plants response to elevated CO₂ and NaCl stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1363.
- [33] SLOT M, RIFAI WS, EZE EC, WINTER K. The stomatal response to vapor pressure deficit drives the apparent temperature response of photosynthesis in tropical forests[J]. *New Phytologist*, 2024, 244(4): 1238-1249.
- [34] LIU HY, WANG H, LI N, SHAO JJ, ZHOU XH, van GROENIGEN KJ, THAKUR MP. Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming[J]. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 97-102.
- [35] 赵敏, 练琚愉, 刘小容, 刘慧, 叶清. 南亚热带森林2种菌根类型树木水分传导和养分利用策略的对比研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(6): 589-596.
- ZHAO M, LIAN JY, LIU XR, LIU H, YE Q. Comparison studies on water transport and nutrient acquisition of trees with different mycorrhiza types in subtropical forest[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2021, 29(6): 589-596 (in Chinese).
- [36] 冯大兰, 黄小辉, 刘芸, 朱恒星, 向仲怀. 4种木本植物在石漠化地区的生长状况及光合特性[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(5): 62-69.
- FENG DL, HUANG XH, LIU Y, ZHU HX, XIANG ZH. Growth and photosynthetic characteristics of four woody plants in the rocky and desertified area[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(5): 62-69 (in Chinese).
- [37] XU HY, WANG H, COLIN PRENTICE I, HARRISON SP, WRIGHT IJ. Coordination of plant hydraulic and photosynthetic traits: confronting optimality theory with field measurements[J]. *New Phytologist*, 2021, 232(3): 1286-1296.
- [38] 程建峰, 陈根云, 沈允钢. 植物叶片特征与光合性能的关系[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(4): 466-473.
- CHENG JF, CHEN GY, SHEN YG. Relational analysis of leaf characteristics and photosynthetic capacities of plants[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(4): 466-473 (in Chinese).
- [39] 张书娜, 王庆成, 郝龙飞, 李雯, 王昌亮. 光照和施肥对白桦林冠下水曲柳、胡桃楸苗木生长的影响[J]. *森林工程*, 2015, 31(2): 51-56.
- ZHANG SN, WANG QC, HAO LF, LI W, WANG CL. Effects of light and fertilization on the growth of *Fraxinus mandshurica* and *Juglans mandshurica* seedlings under the canopy of *Betula platyphylla* secondary forest[J]. *Forest Engineering*, 2015, 31(2): 51-56 (in Chinese).
- [40] XU JW, LIN GG, LIU B, MAO R. Linking leaf nutrient resorption and litter decomposition to plant mycorrhizal associations in boreal peatlands[J]. *Plant and Soil*, 2020, 448(1): 413-424.
- [41] 石兆勇, 刘德鸿, 王发园, 丁效东. 菌根类型对森林树木净初级生产力的影响[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(3): 404-408.
- SHI ZY, LIU DH, WANG FY, DING XD. Effect of mycorrhizal strategy on net primary productivity of trees in global forest ecosystem[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2012, 21(3): 404-408 (in Chinese).
- [42] SHIKLOMANOV AN, COWDERY EM, BAHN M, BYUN C, JANSEN S, KRAMER K, MINDEN V, NIINEMETS Ü, ONODA Y, SOUDZILOVSKAIA NA, DIETZE MC. Does the leaf economic spectrum hold within plant functional types? A Bayesian multivariate trait meta-analysis[J]. *Ecological Applications*, 2020, 30(3): e02064.
- [43] WYKA TP, OLEKSYN J, ZYTKOWIAK R, KAROLEWSKI P, JAGODZIŃSKI AM, REICH PB.

- Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species[J]. *Oecologia*, 2012, 170(1): 11-24.
- [44] LEÓN-SÁNCHEZ L, NICOLÁS E, PRIETO I, NORTES P, MAESTRE FT, QUEREJETA JI. Altered leaf elemental composition with climate change is linked to reductions in photosynthesis, growth and survival in a semi-arid shrubland[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108(1): 47-60.
- [45] SMITH SE, READ DJ. *Mycorrhizal Symbiosis*[M]. 3rd. San Diego, CA: Academic Press, 2008.
- [46] TEDERSOO L, BAHRAM M, ZOBEL M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology[J]. *Science*, 2020, 367(6480): eaba1223.
- [47] ZHANG HH, XU N, LI X, LONG JH, SUI X, WU YN, LI JB, WANG JF, ZHONG HX, SUN GY. Arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus mosseae*) improves growth, photosynthesis and protects photosystem II in leaves of *Lolium perenne* L. in cadmium contaminated soil[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1156.
- [48] 石兆勇, 张凯, 苗艳芳, 王发园. 不同菌根类型森林净初级生产力对降水的响应[J]. *水土保持通报*, 2014, 34(1): 14-19.
- SHI ZY, ZHANG K, MIAO YF, WANG FY. Responses of net primary productivity to precipitation in forests dominated by different mycorrhizal types[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2014, 34(1): 14-19 (in Chinese).
- [49] CRAINE JM, ELMORE AJ, AIDAR MPM, BUSTAMANTE M, DAWSON TE, HOBBI EA, KAHMEN A, MACK MC, MCLAUCHLAN KK, MICHELSEN A, NARDOTO GB, PARDO LH, PEÑUELAS J, REICH PB, SCHUUR EAG, STOCK WD, TEMPLER PH, VIRGINIA RA, WELKER JM, WRIGHT IJ. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability[J]. *New Phytologist*, 2009, 183(4): 980-992.
- [50] ZHONG YL, CHU CJ, MYERS JA, GILBERT GS, LUTZ JA, STILLHARD J, ZHU K, THOMPSON J, BALTZER JL, HE FL, LAMANNA JA, DAVIES SJ, ADERSON-TEIXEIRA KJ, BURSLEM DFRP, ALONSO A, CHAO KJ, WANG XG, GAO LM, ORWIG DA, YIN X, et al. Arbuscular mycorrhizal trees influence the latitudinal beta-diversity gradient of tree communities in forests worldwide[J]. *Nature Communications*, 2021, 12: 3137.