

三种红豆属植物光合特性及叶片显微结构的比较研究

王锋^{1,2}, 何国华^{1,3}, 丰硕^{1,4}, 李茜^{1,4}, 卢励^{1,4}, 唐健民^{1,4}, 朱成豪^{1*}, 韦霄^{1,3,4}

(1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林, 541006; 2. 广东省德庆林场, 广东 肇庆, 526600; 3. 桂林理工大学, 广西 桂林, 541006; 4. 广西师范大学, 广西 桂林, 541006)

摘要:为探究海南红豆(*Ormosia pinnata*)、厚荚红豆(*O. elliptica*)和长脐红豆(*O. balansae*)共3种红豆属植物的光合特性及其叶片显微结构特征, 该研究对3种红豆属植物的光合-光响应曲线、光合- CO_2 响应曲线、蒸腾速率、气孔导度、叶绿素含量和叶片显微结构等指标进行了测定。结果表明:(1)海南红豆表现出较好的光合能力, 其最大净光合速率为 $5.876 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 高于厚荚红豆 ($4.58 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和长脐红豆 ($3.019 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 表明海南红豆具有更强的碳同化能力和更高的光合效率;(2)海南红豆对 CO_2 的利用更加经济高效, 长脐红豆在高 CO_2 浓度下, 则具备更大的光合增益潜力;(3)厚荚红豆的 Chla、Chlb 和 Chl(a+b) 含量均比海南红豆和长脐红豆高, 海南红豆的 Chla/Chlb 值低于厚荚红豆和长脐红豆, 表明厚荚红豆和长脐红豆比海南红豆对光的耐受性更强;(4)海南红豆和厚荚红豆的栅海比 (PT/ST) 高于长脐红豆;(5)3种红豆属植物叶片的最大净光合速率 ($P_{\max}$) 与表现量子效率 (AQY)、叶片上表皮细胞 (UET)、下表皮细胞 (LET) 和栅海比 (PT/ST) 呈正相关, 与类胡萝卜素 (Car) 含量、叶片海绵组织 (ST)、气孔长轴长度 (SL)、气孔短轴长度 (SW) 和单个气孔面积 (SA) 呈负相关, 影响3种红豆属植物叶片的 $P_{\max}$ 的关键因子为 AQY 和 PT/ST。综上, 在3种红豆属植物引种栽培或生境保护时, 应营造适宜的光照环境促进厚荚红豆生长、适当增加 CO_2 浓度有利于长脐红豆生长, 而海南红豆凭借良好的光合效益, 仍是植被恢复中先锋树种的理想选择。

关键词: 海南红豆, 厚荚红豆, 长脐红豆, 光合特性, 叶片显微结构, 叶绿素含量

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A, **文章编号:**

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFF1300703); 广西植物研究所基本科研业务费(桂植业 25009 和 25003); 广西植物功能植物化学与可持续利用重点实验室基金 (ZRJJ2024-3)。

第一作者: 王锋(1985—), 硕士, 林业高级工程师, 主要从事森林培育和保护, (E-mail) 27734975@qq.com。

***通信作者:** 朱成豪, 博士, 助理研究员, 研究方向为珍稀濒危植物保育, (E-mail) zch0522@gxib.cn。

Comparative study on the photosynthetic characteristics and leaf microstructure of three *Ormosia* species

WANG Feng^{1,2}, HE Guohua^{1,3}, FENG Shuo^{1,4}, LI Xi^{1,4}, LU Li^{1,4},

TANG Jianmin^{1,4}, ZHU Chenghao^{1*}, WEI Xiao^{1,3,4}

(1. *Guangxi Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi, 541006*; 2. *Deqing Forest Farm, Zhaoqing, Guangdong, 526600*; 3. *Guilin University of Technology, Guilin, Guangxi, 541006*; 4. *Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541006*)

Abstract: This study investigated the photosynthetic characteristics and leaf microstructural features of three *Ormosia* species-*Ormosia pinnata*, *O. elliptica*, and *O. balansae*-by measuring photosynthetic-light response curves, photosynthetic-CO₂ response curves, transpiration rate, stomatal conductance, chlorophyll content, and leaf microstructure. The results were as follows: (1) *O. pinnata* exhibited superior photosynthetic capacity, with a maximum net photosynthetic rate ($P_{\max}$) of $5.876 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, which was higher than that of *O. elliptica* ($4.58 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and *O. balansae* ($3.019 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). This suggested that *O. pinnata* possess a stronger carbon assimilation capacity and higher photosynthetic efficiency. (2) *O. pinnata* demonstrated greater economic efficiency in CO₂ utilization. In contrast, *O. balansae* exhibited greater potential for photosynthetic gain under high CO₂ concentrations. (3) *O. elliptica* showed higher contents of Chla, Chlb, and total chlorophyll (Chl a+b) compared to *O. pinnata* and *O. balansae*. Additionally, the Chla/b in *O. pinnata* was lower than that in *O. elliptica* and *O. balansae*, indicating that the latter two species had a stronger capacity to tolerate high light intensity. (4) The palisade tissue to spongy tissue ratio (PT/ST) of *O. pinnata* and *O. elliptica* was higher than that of *O. balansae*. (5) The $P_{\max}$ of the three species was positively correlated with the apparent quantum yield (AQY), upper epidermal thickness (UET), lower epidermal thickness (LET), and the PT/ST. Conversely, it was negatively correlated with carotenoid content (Car), spongy tissue thickness (ST), stomatal long axis length (SL), short axis length (SW), and individual stomatal area (SA). The key factors influencing $P_{\max}$ in the leaves of three species were AQY and PT/ST. In conclusion, when cultivating these three species or conserving their habitats, it is essential to establish an appropriate light environment to promote the growth of *O. elliptica* and moderately increase CO₂ concentration to support the development of *O. balansae*. Meanwhile, *O. pinnata*, owing to its superior photosynthetic capacity, remains an ideal candidate for pioneer tree species in vegetation restoration initiatives.

Key words: *Ormosia pinnata*, *O. elliptica*, *O. balansae*, photosynthetic characteristics, leaf microstructure, chlorophyll content

红豆属 (*Ormosia*) 植物隶属于豆科 (Fabaceae), 分布于南美东部、东亚到澳洲东北部的热带亚热带地区(Tang et al., 2023)。全属约 130 种, 中国有 37 种, 多分布于五岭以南,

以广东、广西、云南、海南为主要分布区(王小东等, 2018)。其中海南红豆 (*Ormosia pinnata*) 原产于中国海南、广东、广西地区, 越南和泰国等地也有分布, 主要生长在中、低海拔的山谷、山坡、路旁森林中(曹小林和郝清玉, 2021), 是一种固氮乔木树种, 也是华南丘陵荒坡进行植被恢复常被选用的先锋树种之一。厚荚红豆 (*Ormosia elliptica*) 为中国特有种(罗世孝等, 2004), 产福建、广东、广西, 羽状复叶, 叶片较厚。长脐红豆 (*Ormosia balansae*) 分布于中国江西、海南、广西、广东和云南等地, 越南也有分布(解亚鑫等, 2019), 常生长于海拔 300~1 000 m 的山谷溪畔阴湿的阔叶混交林中, 奇数羽状复叶, 叶革质或薄革质, 喜光, 为《世界自然保护联盟濒危物种红色名录》近危物种(王小东等, 2018)。3 种红豆属植物均为中国国家二级保护植物, 具有优良的经济、观赏、药用和生态价值。由于人为干扰及盗伐现象严重, 气候变化也随时威胁着红豆属的自然生境, 导致野生资源日渐减少, 迫切需要引种栽培和生境保护。

植物光合作用是将太阳能转化为生物能的一个重要生理过程(Vass et al., 2007), 其参与全球碳平衡及生态水文循环过程, 是评价林木生产力的主要因素。而植物对外界环境的光合生理响应较为复杂, 由多种因素综合作用(胡文海等, 2015)。鲁莹莹等(2015)研究发现包括海南红豆在内的 10 个珍贵树种间的光合特性存在显著差异, 说明不同物种在长期适应环境中会形成独特的遗传特征。如研究发现海南红豆的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的变化主要依赖于光合有效辐射, 白天的变化曲线呈现“双峰型”(赵平, 2000), 即出现“光合作用午休现象”。而岩生红豆 (*Ormosia saxatilis*) 则没有“午休现象”(李晓芳等, 2015)。海南红豆作为先锋树种, 其林木生产力能保持持续发展, 可能跟其较高的光合效益有关。叶片是植物进行光合作用的主要器官(崔琳, 2004), 叶片显微结构和光合色素含量均影响植物体的光合作用, 其中叶片的显微结构会发生适应性变化, 如细胞分裂和增生速度的增加, 这有助于维持光合作用的正常进行(于海秋等, 2006)。前人研究表明, 植物光合速率与其叶片厚度、栅栏组织厚度以及叶绿素含量等参数存在较强相关性(沈立明等, 2021; 许爱祝等, 2024)。因此, 对 3 种红豆属植物的光合特性、叶片显微结构和叶绿素含量等展开研究, 可揭示不同物种的环境适应策略, 掌握影响其光合特性的主要因素, 因地制宜制定合适的保育措施。

目前海南红豆的光合特性研究已有报道, 厚荚红豆叶片较厚且叶绿素含量相对较高, 长脐红豆濒危等级高于海南红豆与厚荚红豆, 后两者的光合特性仍未明确。因此, 本研究以海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆为对象, 通过光合参数测定、叶绿素含量检测和叶片显微结构分析等方法, 拟探讨以下问题: (1) 3 种红豆属植物的光合特性有何差异; (2) 3 种红豆属

的最大净光合速率与其叶片叶绿素含量和显微结构的关系如何。以期揭示其适应环境的生理与结构策略,根据不同特性制定不同的保育策略,为其资源的可持续利用、栽培管理和生境保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆均为引种栽培(种苗移栽成活 5 年)植株,栽培基质为黄土,栽培地为广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所国家重点保护植物区(110°17'E、25°01'N,海拔 178 m),该地区郁闭度为 0.5 以上,属于中亚热带季风气候区,阳光充足,干湿季节分明,年均温 19.4 °C,年降水量 1 974 mm,相对湿度 73%~79%。每种植物分别选择 3 棵位置朝向相同、生长状况良好和长势相同的植株进行测定。

1.2 研究方法

1.2.1 光合-光响应曲线的测定

在 2024 年 8 月选择晴朗无云的上午,采用 Li-6800 便携式光合仪(LI-CORUSA)测定叶片的光合响应参数。测定时选择叶片完整且无病虫害的叶片。测量前将叶片在 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强下诱导 30 min,使其气孔充分打开。使用 CO_2 小钢瓶将 CO_2 浓度控制为 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,空气流速(Flow)设定为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 ΔP 为 0.1 kPa,打开 H_2O ,将空气相对湿度(RH-air)设定为 60%,混合扇 Mixingfanspeed 设定为 $10\ 000\ \text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 。选择光响应(Light-Response)自动测定程序,从高到低设置光强分别为 2 040、1 920、1 800、1 320、1 200、1 080、960、840、720、600、480、360、240、120、 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,每个梯度停留 120~180 s。以光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)为横轴、净光合速率(net photosynthesis rate, P_n)为纵轴绘制光合-光响应曲线,光合参数依据文献(叶子飘, 2010)的计算方法并采用直角双曲线修正模型拟合得到光合-光响应曲线。通过适合性检验,拟合效果良好,通过文献公式(彭丽辉等, 2024)计算光饱和点(light saturation point, LSP)、最大净光合速率($P_{\max}$)、和光补偿点(light compensation poin, LCP)。

1.2.2 光合- CO_2 响应曲线的测定

测量前设置 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强对待测叶片进行诱导。空气流速设为 $0.5\ \text{L}\cdot\text{min}^{-1}$,叶片温度设为 28 °C,固定光强设为 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度梯度设为 400、300、200、150、100、50、400、400、600、800、1 000、1 200、1 500、2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 实现 CO_2 -Response(陈妮等, 2025)。测定时,在每个 CO_2 下平衡 150~180 s,系统自动记录不同 CO_2 浓度下的

P_n 。每个物种测定 3 株。以胞间 CO_2 浓度 (carbon intercellular, C_i) 为横轴, P_n 为纵轴绘制 P_n - C_i 曲线图。利用叶子飘的光合计算 4.1.1 软件的直角双曲线修正模型拟合, 并计算 CO_2 响应曲线的光合参数。

1.2.3 叶绿素含量的测定

从进行光合测定的植株上采集 3 片成熟度、叶片位置和叶片大小一致的叶片, 每个样品准确称取 0.2 g 完整叶片放入 25 mL 容量瓶中, 使用 95% 的乙醇定容, 黑暗条件下浸泡 24 h, 使用紫外可见分光光度计 (Alpha 1502, 上海谱元仪器有限公司) 在 470、649 和 665 nm 下测定吸光值。依据这些测量值, 计算出叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb)、类胡萝卜素 (Car) 的含量, 以及叶绿素的总含量 (Chl), 同时还能得出叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值 (Chla/chlb)、叶绿素与类胡萝卜素的比值 (Car/Chl)。计算公式如下:

$$\text{叶绿素 a 浓度 } (C_a, \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}) : C_a = 13.95A_{665} - 6.88A_{649} \quad (1)$$

$$\text{叶绿素 b 浓度 } (C_b, \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}) : C_b = 24.96A_{649} - 7.32A_{665} \quad (2)$$

$$\text{类胡萝卜素浓度 } (C_{ar}, \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}) : C_{ar} = \frac{1000A_{470} - 2.05C_a - 114.8C_b}{245} \quad (3)$$

$$\text{叶绿体总量 Chl: } Chl = (1) + (2) = 6.63A_{665} + 18.08A_{649} \quad (4)$$

1.2.4 叶片表皮特征测定

从进行光合作用测定的植株上选取同一方位生长状态良好且成熟的叶片, 剪取叶缘至主脉的中央部分, 剪成面积约为 5 mm×5 mm 的小方块, 并立即投入 2.5% 的戊二醛固定液中固定; 带至实验室后立即使用乙醇进行逐级脱水, 脱水梯度为 30%、50%、70%、80%、90%、100% 乙醇, 每级脱水 15 min; 脱水后将叶片进行临界点干燥以及镀金, 于真空电子扫描电镜 (ZEISS EVO18) 下观察叶片上表皮、下表皮和气孔器, 每份样品随机观察 10 个视野(陈妮等, 2025)。使用 Axio Vision SE64Rel.4.8 扫描电镜配套软件观测, 气孔器短轴 (stomata width, SW)、测定气孔器长轴 (stomata length, SL)、单个气孔器面积 (stomata area, SA)、气孔密度 (stomata density, SD)。气孔密度 (SD) = 视野内气孔个数/视野面积; 单个气孔器面积 (SA) = $\pi \times$ 气孔器长轴 (SL) $\times$ 气孔器短轴 (SW) / 4, $\pi=3.14$ 。气孔面积 (SA): $SA=SL \times SW \times \pi \times 1/4$ (基础单位为 μm^2)。

1.2.5 叶片解剖结构

参考韩戴宇等(2023)的方法制作植物叶片石蜡切片。每株植株分别摘取 3 片同一方位且生长状态良好的叶片。沿中脉横切, 切块为 10 mm×10 mm, 使用 FAA 固定液 (70%乙醇:

福尔马林：冰醋酸=90:5:5)进行固定，将叶片放入脱水盒中使用乙醇和二甲苯系列脱水浸蜡，浸蜡后将植物组织进行石蜡包埋，切片后脱蜡至脱水，使用甲苯胺蓝染色，中性树胶封片。切片在光学显微镜下观测并拍照，使用 CaseViewer 软件测量各微观参数。测定指标有：下表皮细胞厚度 (lower epidermal thickness, LET)、上表皮细胞厚度 (upper epidermal thickness, UET)、海绵组织厚度 (spongy thickness, ST)、栅栏组织厚度 (palisade thickness, PT)、叶片厚度 (leaf thickness, LT)、栅栏组织和海绵组织厚度比 (PT/ST)。随机取 10 个视野测定各指标参数。

1.2.6 数据分析

运用 Excel 2021 对上述试验数据进行处理，借助 SPSS 26.0 进行单因素方差分析，采用 Duncan 法进行多重比较。对叶片解剖结构特征、叶绿素含量与光合特征参数进行相关性分析，使用 Origin 2024 绘制图表。利用光合计算 4.1.1 软件中的直角双曲线修正模型拟合光响应曲线和 CO₂ 响应曲线(李雪琴等, 2022)。

2 结果与分析

2.1 光合-光响应参数比较

当光量子通量密度 (PPFD) 为 0-1 320 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时 3 种红豆属植物叶片的净光合速率 (P_n) 逐渐增加，当 PPFD 为 1 320~2 040 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时趋于平衡。其中海南红豆的净光合速率 (P_n) 显著高于厚荚红豆和长脐红豆 (图 1)。海南红豆和厚荚红豆的表观量子效率 (AQY) 显著高于长脐红豆。海南红豆的最大净光合速率最高，为 5.87 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。海南红豆、厚荚红豆、长脐红豆的光饱和点分别为 1 766.249、1 580.32、2 198.718 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，三者存在显著性差异 ($P<0.05$)，光补偿点分别为 38.969、103.0264、109.1974 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，海南红豆的光补偿点显著低于厚荚红豆和长脐红豆。厚荚红豆的暗呼吸速率 (R_d) 最高，为 1.41 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，海南红豆和长脐红豆的 R_d 接近 (表 1)。

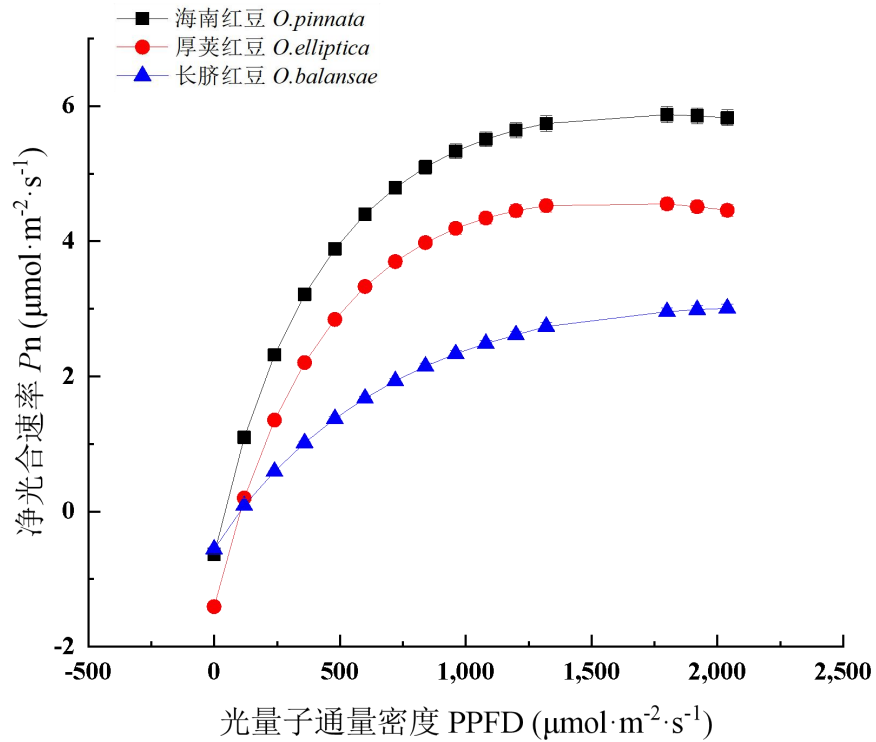


图 1 三种红豆属植物叶片的光合-光响应曲线

Fig. 1 The photosynthesis-light response curves of three *Ormosia* Species

表 1 三种红豆属植物光合-光响应参数比较

Table 1 Comparison of photosynthesis-light response parameters of three *Ormosia* Species

物种 Species	R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$P_{\max}$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	AQY ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
海南红豆 <i>O. pinnata</i>	0.63±0.02b	5.876±0.176a	1 766.249±61.818b	38.969±0.974b	0.017±0.000 3a
厚荚红豆 <i>O. elliptica</i>	1.41±0.04a	4.580±0.137b	1 580.32±55.311b	103.026±2.575a	0.015±0.000 3a
长脐红豆 <i>O. balansae</i>	0.56±0.02b	3.019±0.090c	2 198.718±76.955a	109.197±2.729a	0.000 5±0.000 1b

注：同列不同小写字母表示差异显著性， $P < 0.05$ ； R_d 为暗呼吸速率； $P_{\max}$ 为最大净光合速率；LSP为光饱和点；LCP为光补偿点；AQY为表现量子效率。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences, $P < 0.05$; R_d represents the rate of dark breathing; $P_{\max}$ is the maximum net photosynthetic rate; LSP is the light saturation point; LCP is the optical compensation point; AQY represents quantum efficiency.

2.2 光合- CO₂ 响应参数比较

3 种红豆属植物叶片的净光合速率 (P_n) 随着胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 的增加, 逐渐增加。 P_n 的大小表现为海南红豆>厚荚红豆>长脐红豆 (图 2), 海南红豆和厚荚红豆的初始羧化效率接近, 均高于长脐红豆。海南红豆的最大净光合速率 (P_{max}) 最高。海南红豆、厚荚红豆、长脐红豆的 CO₂ 饱和点 (CSP) 分别为 381.312 6、372.448 2、519.044 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, CO₂ 补偿点 (CCP) 分别为 128.578、146.388 1、141.334 2 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 海南红豆和厚荚红豆的光呼吸速率 (R_p) 接近, 均显著高于长脐红豆 (表 2)。

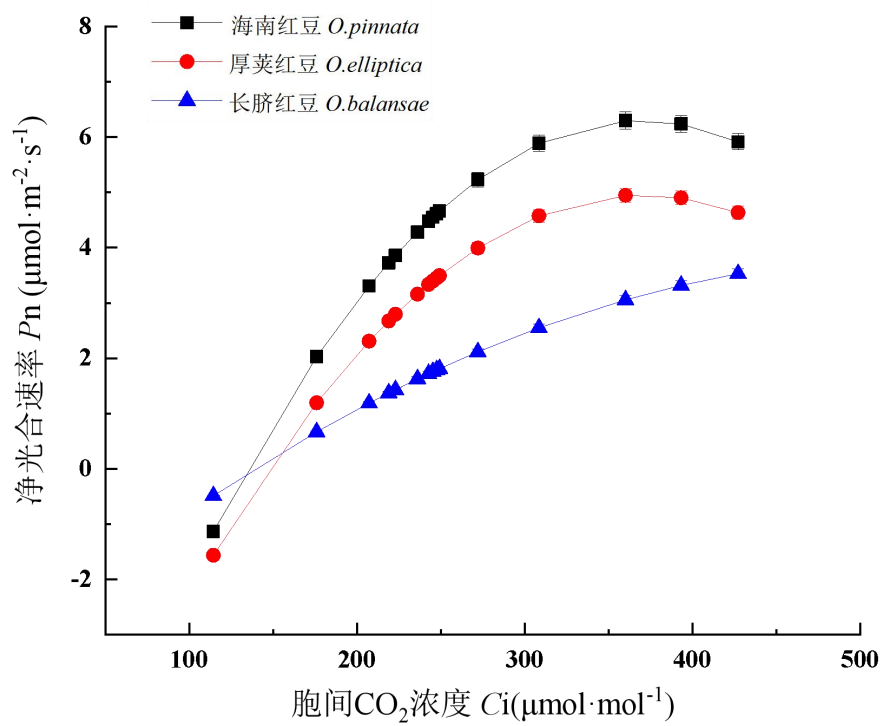


图 2 三种红豆属植物叶片的光合-CO₂ 响应曲线

Fig.2 Photosynthesis-CO₂ response curves of leaves of three *Ormosia* Species

表 2 三种红豆属植物光合-CO₂ 响应参数比较

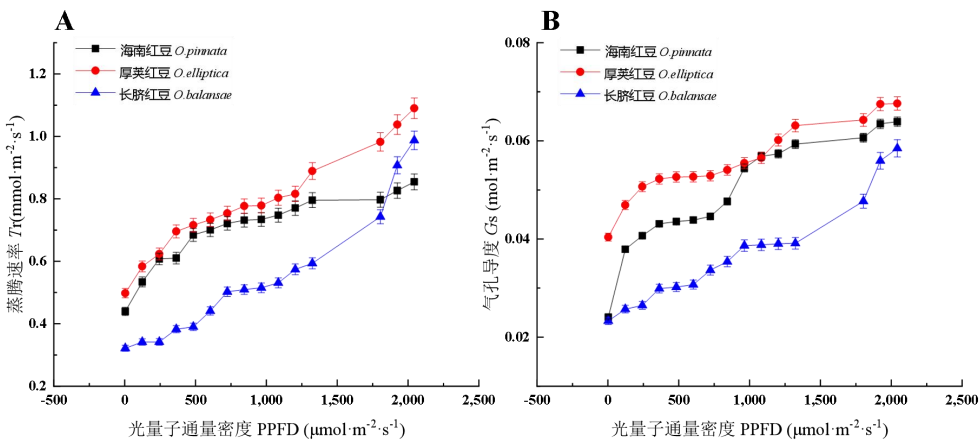
Table 1 Comparison of photosynthetic-CO₂ response parameters of three *Ormosia* species

物种 Species	初始羧化效率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO ₂ 饱和点 CSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	CO ₂ 补偿点 CCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光呼吸速率 R_p ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
海南红豆 <i>O. pinnata</i>	0.0757±0.001	6.277±0.156a	381.312±11.439b	128.578±5.143b	8.103±0.211a

厚荚红豆 <i>O. elliptica</i>	0.0722±0.001	4.954±0.123b	372.448±11.173b	146.388±5.855a	8.495±0.221a
长脐红豆 <i>O. balansae</i>	0.0275±0.0005	3.726±0.093c	519.045±15.571a	141.334±5.653a	3.363±0.087b

2.3 蒸腾速率和气孔导度比较

由图 3 可知，3 种红豆属植物的蒸腾速率与气孔导度随光强的增大，呈现逐渐增大的变化趋势。厚荚红豆的蒸腾速率和气孔导度高于海南红豆和长脐红豆，在光量子通量密度



（PPFD）为 1 920-2 040 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时，蒸腾速率表现为厚荚红豆>长脐红豆>海南红豆，在 PPFD 为 0-2 040 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时，气孔导度表现为厚荚红豆>海南红豆>长脐红豆。

图 3 三种红豆属植物叶片的蒸腾速率和气孔导度

Fig.3 Transpiration rate and Gas conductance of leaves of three *Ormosia* Species

2.4 叶片解剖结构特征

海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆均为异面叶植物，叶片两面的内部结构有明显不同，上叶面紧密排列了光效率较高的栅栏组织，下叶面为光效率较低的海绵组织，上下表皮均由单层细胞构成（图 4）。厚荚红豆栅栏组织排列较为密集，海南红豆和长脐红豆排列较为疏松，有一定间隙，3 种红豆的栅栏组织均由两层细胞组成。海南红豆海绵组织相较于厚荚红豆和长脐红豆排列较为密集。

由表 3 可知，海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆之间的叶片厚度（LT）和栅栏组织（PT）均存在显著性差异（ $P < 0.05$ ），厚荚红豆的 LT 和 PT 均高于海南红豆和长脐红豆，长脐红豆的 LT 和 PT 均高于海南红豆。海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆三者之间的上表皮细胞

（UET）无明显差异，海南红豆的下表皮细胞（LET）高于厚荚红豆和长脐红豆。海绵组织（ST）和栅海比（PT/ST）中，厚荚红豆与长脐红豆的 ST 高于海南红豆，而海南红豆和厚荚红豆 PT/ST 高于长脐红豆。

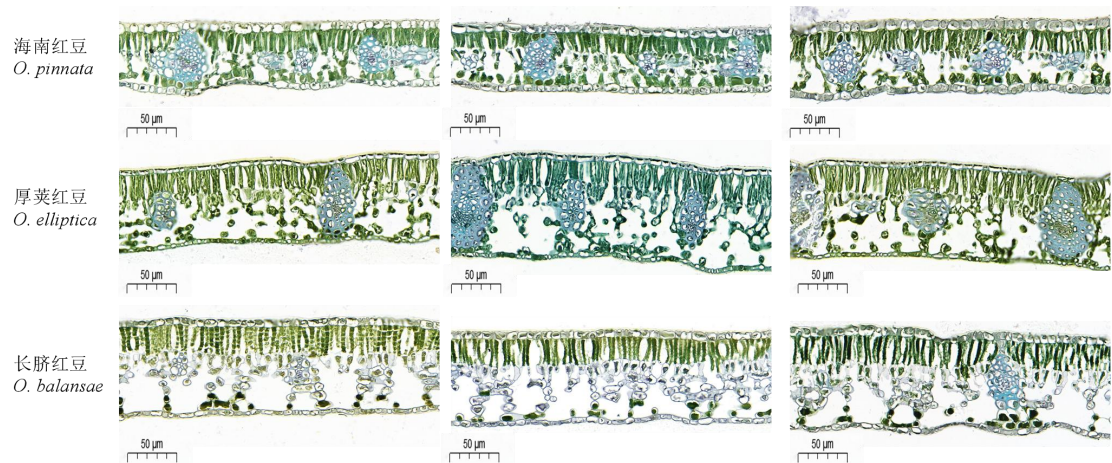


图 4 三种红豆属植物叶片解剖结构

Fig. 4 The anatomical structures of leaves of three species

表 3 三种红豆属植物叶片横切面解剖结构参数

Table 3 Anatomical structure parameters of the cross-sections of leaves of three species

物种	叶片厚度	上表皮细胞	下表皮细胞	栅栏组织	海绵组织	栅海比
Species	LT (μm)	UET (μm)	LET (μm)	PT (μm)	ST (μm)	PT/ST
海南红豆 <i>O. pinnata</i>	155.26±12.93c	22.89±1.93a	17.64±2.72a	45.99±7.17c	67.48±13.10b	0.68±0.25a
厚荚红豆 <i>O. elliptica</i>	279.26±11.43a	22.71±2.90a	13.23±1.09b	101.02±6.24a	143.17±10.28a	0.71±0.08a
长脐红豆 <i>O. balansae</i>	227.83±6.19b	22.71±1.64a	13.38±1.45b	56.52±6.63b	134.93±8.99a	0.42±0.07b

注：同列不同小写字母表示各参数间的差异显著（ $P < 0.05$ ）。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among the parameters ($P < 0.05$). The same below.

2.5 叶片气孔特征

通过观察 3 种红豆属植物叶片表皮发现，3 种红豆属上表皮均没有气孔分布，气孔均分布在下表皮（图 5）。海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆上表皮蜡被呈现网状；海南红豆下表皮蜡被呈杆状，厚荚红豆和长脐红豆下表皮蜡被呈块状；3 种红豆属气孔形状均为椭圆形，外拱盖覆盖蜡质层，外拱盖内缘呈现浅波状。由表 4 可知，厚荚红豆和长脐红豆的气孔长轴

长度（SL）显著高于海南红豆，长脐红豆的气孔短轴长度（SW）和单个气孔面积（SA）最高，三者的气孔密度（SD）并无显著性差异，海南红豆 SL 低于厚荚红豆和长脐红豆，而长脐红豆 SW、SA 均高于海南红豆和厚荚红豆。

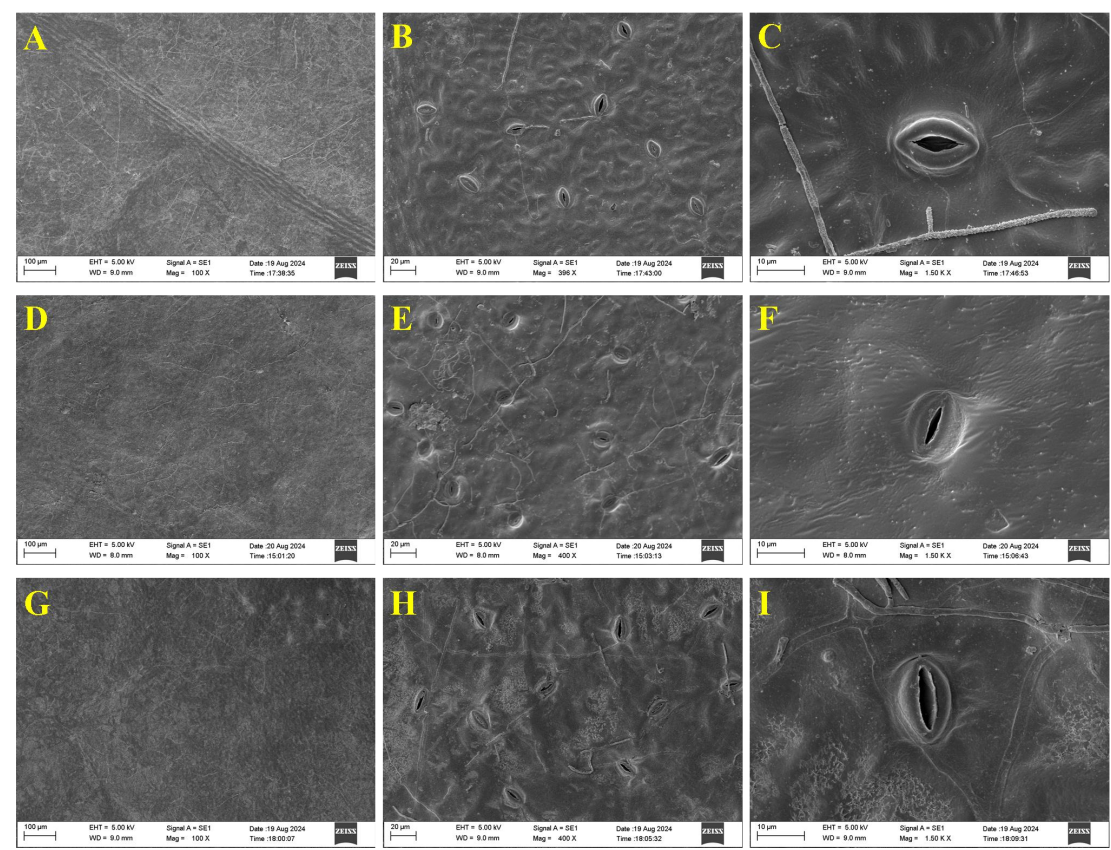


图 5 三种红豆属植物气孔特征

Fig. 5 The stomatal characteristics of three species

A-C. 为海南红豆上、下表皮及气孔；D-F. 为厚荚红豆上、下表皮及气孔；G-I. 为长脐红豆上、下表皮及气孔。

A-C. The upper and lower epidermis and stomata of *O. pinnata*; D-F. The upper and lower epidermis and stomata of *O. elliptica*; G-I. It is the upper and lower epidermis and stomata of *O. balansae*.

表 4 三种红豆属植物叶片气孔指标参数

Table 4 Stomatal index parameters of leaves of three species

物种	气孔长轴长度	气孔短轴长度	单个气孔面积 SA	气孔密度
Species	SL (μm)	SW (μm)	(μm ²)	SD (individual·mm ⁻²)

海南红豆 <i>O. pinnata</i>	17.18±1.60b	8.59±0.97b	116.47±23.01b	130.78±0.00
厚荚红豆 <i>O. elliptica</i>	20.42±2.011a	7.52±2.042b	111.29±22.94b	131.20±0.00
长脐红豆 <i>O. balansae</i>	20.10±1.19a	11.45±1.36a	180.63±23.52a	130.65±1.41

2.6 叶绿素含量比较

由表 5 可知,3 种红豆属叶绿素 a 含量(Chla)、叶绿素 b 含量(Chlb)、叶绿素 a/b(Chla/Chlb) 的比值均存在显著性差异 ($P<0.05$), 厚荚红豆 Chla、Chlb、Chl (a+b) 均高于海南红豆 和长脐红豆, 海南红豆的 Chla、Chlb、Chl (a+b) 和 Car 含量均显著低于厚荚红豆和长脐红 豆。厚荚红豆和长脐红豆之间的类胡萝卜素含量 (Car) 并无显著性差异。厚荚红豆叶绿素 与类胡萝卜素的比值 (Chl/Car) 最高, 长脐红豆次之, 海南红豆最低。

表 5 三种红豆属植物叶绿素参数

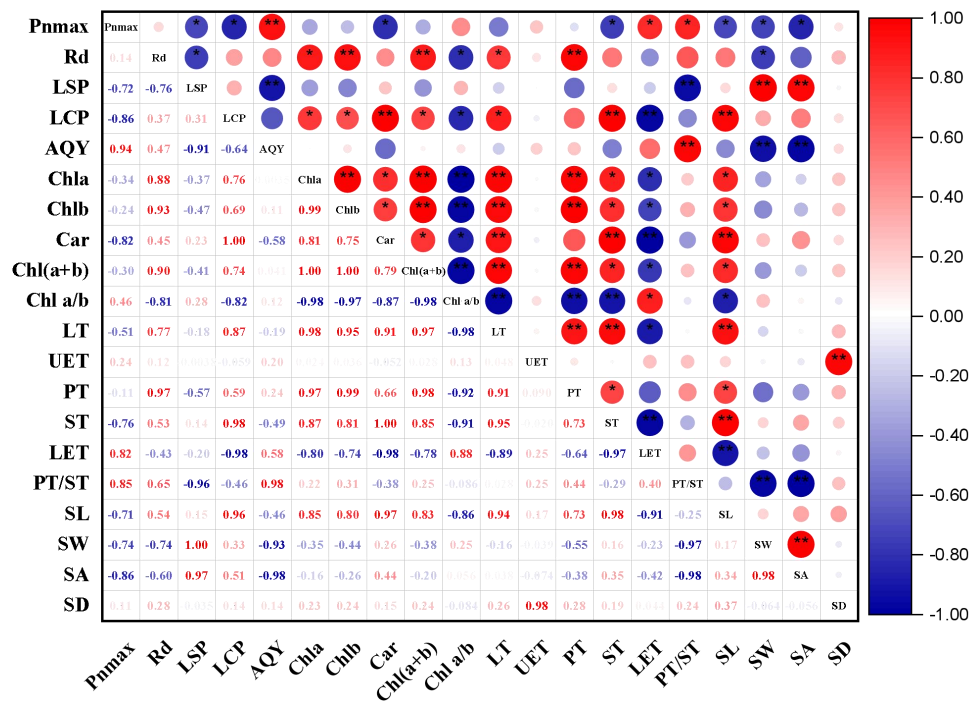
Table 5 Chlorophyll parameters of three species

物种 Species	叶绿素 a Chla (mg·L ⁻¹)	叶绿素 b Chlb (mg·L ⁻¹)	类胡萝卜素 Car (mg·L ⁻¹)	叶绿素 a/b (Chla/Chlb)	叶绿素 a+b Chl (a+b) (mg·L ⁻¹)	总叶绿素/类胡萝 卜素 Chl/Car
海南红豆 <i>O. pinnata</i>	2.67±0.00c	0.84±0.00c	0.91±0.00b	3.17±0.00a	3.52±0.00c	3.86±0.00c
厚荚红豆 <i>O. elliptica</i>	21.56±0.01a	10.97±0.02a	2.82±0.03a	1.96±0.03c	32.55±0.00a	11.54±0.04a
长脐红豆 <i>O. balansae</i>	10.40±0.01b	4.05±0.01b	2.81±0.00a	2.56±0.00b	14.44±0.01b	5.13±0.01b

2.6 光合参数、叶片解剖结构特征与叶绿素含量相关性分析

对全文数据进行相关性分析发现 (图 6), 3 种红豆属植物叶片的最大净光合速率 ($P_{\max}$) 与表现量子效率 (AQY) 呈极显著正相关关系 ($P<0.001$), 与下表皮细胞 (LET) 和栅海 比 (PT/ST) 呈正相关 ($P<0.05$), 与类胡萝卜素 (Car)、光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、 叶片海绵组织 (ST)、气孔长轴长度 (SL)、气孔短轴长度 (SW) 和单个气孔面积 (SA) 呈负相关 ($P<0.05$)。海南红豆的 $P_{\max}$ 与暗呼吸速率 (R_d) 呈显著负相关 ($P<0.05$), 而厚 荚红豆与长脐红豆的 $P_{\max}$ 与暗呼吸速率 (R_d) 呈显著正相关 ($P<0.05$)。长脐红豆的 $P_{\max}$ 与光合色素 (Chla、Chlb、Car 和 Chla/Chlb) 含量呈显著负相关, 而海南红豆的 $P_{\max}$ 与 Chla 呈负相关关系, 厚荚红豆的 $P_{\max}$ 与 Chla/Chlb 呈负相关。此外, 3 种红豆属植物的光饱和点 (LSP) 与气孔短轴长度 (SW) 呈显著正相关 ($P<0.05$), 与单个气孔面积 (SA) 呈正相

关，与表现量子效率（AQY）呈负相关。光补偿点（LCP）与叶绿素 a 含量（Chla）、叶绿素 b 含量（Chlb）、类胡萝卜素（Car）含量、叶片厚度（LT）、叶片海绵组织（ST）和气孔长轴长度（SL）呈正相关，与表现量子效率（AQY）、上表皮细胞（UET）和下表皮细胞（LET）呈负相关。



* $P < 0.05$, ** $P < 0.001$

图 6 三种红豆属植物光合参数、叶片解剖结构特征、叶绿素含量等相关性分析

Fig.6 Correlation analysis of photosynthetic parameters, leaf anatomical structure characteristics and chlorophyll content of three red bean plants

3 讨论

3.1 光合特性比较分析

植物的光合参数能够揭示其对不同光环境的响应方式，进而反映植物适应环境的能力 (Yokoya et al., 2007)。净光合速率是植物生命活动的关键因素，直接影响有机质的积累和碳的固定能力(Vona et al., 2018)。本研究首先比较了海南红豆、厚荚红豆和长脐红豆的光合特性指标，结果发现海南红豆表现出较好的光合能力，其最大净光合速率为 $5.876 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，高于厚荚红豆 ($4.58 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和长脐红豆 ($3.019 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，表明海南红豆具有更强的碳同化能力和更高的光合效率，是植被恢复中先锋树种的理想选择，厚荚红豆次之。光补

补偿点和光饱和点是衡量植物对不同光强度适应能力的重要指标。光补偿点体现植物对低光环境的适应性，光饱和点则代表植物对强光环境的适应性(尹婷辉等, 2019)。正常情况下，阳性树种光补偿点 $50\sim 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光饱和点大于 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (刘欣欣等, 2012)。海南红豆的光补偿点和光饱和点分别为 $38.969\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $1\ 766.249\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，表现出阳性树种的特征，这与梁文彪等(2007)的研究结果一致，也符合海南红豆作为先锋群落的组成物种特性(赵平等, 2000)。厚荚红豆和长脐红豆也均是偏阳性物种，均具有较高的光饱和点和光补偿点，在高光照环境下不易发生光抑制，厚荚红豆对强光的利用能力和耐受性更强，在外界环境中应营造适宜的光照环境来促进其生长。表观量子效率(AQY)是评估植物光合作用效率的另一个关键指标，海南红豆和厚荚红豆的量子效率较高，明显高于长脐红豆，说明长脐红豆的光合作用效率较弱。

植物在黑暗环境下的有机质消耗的能力(R_d)同样是评价植物生长特性的重要参数(许爱祝等, 2024)。厚荚红豆的 R_d 值最高，海南红豆次之。海南红豆、厚荚红豆、长脐红豆的 CO_2 饱和点(CSP)分别为 $381.312\ 6$ 、 $372.448\ 2$ 、 $519.044\ 5\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ， CO_2 补偿点(CCP)分别为 128.578 、 $146.388\ 1$ 、 $141.334\ 2\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，该结果说明海南红豆对 CO_2 的利用更加经济高效(CCP 较低)，而长脐红豆在较高的 CO_2 浓度下，其光合速率仍能随 CO_2 浓度的增加而提升(CSP 较高)，在未来 CO_2 浓度升高的环境中，可能具备更大的光合增益潜力，在栽培管理过程中适当增加 CO_2 浓度有利于长脐红豆生长。此外，在同等条件下，厚荚红豆的蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)高于海南红豆和长脐红豆，表明厚荚红豆可能采取了一种“高投入、高产出”的水分利用策略，即通过开放气孔、增加蒸腾来驱动 CO_2 的高效吸收，从而获得更高的光合产物。

3.2 叶绿素含量比较分析

植物光合作用主要是通过光合色素吸收、转移和转换太阳光能，光合色素有 3 种类型，叶绿素、类胡萝卜素和藻胆素，其中叶绿素对植物的光合作用至关重要。海南红豆叶绿素 a(Chla)含量为 $2.67\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ，厚荚红豆和长脐红豆分别为 21.56 、 $10.40\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ，说明厚荚红豆和长脐红豆比海南红豆对光的耐受性更强。厚荚红豆 Chla、Chlb、Chl(a+b)均比海南红豆和长脐红豆高，说明厚荚红豆可能具有更好的光照利用率。类胡萝卜素也有吸收光能的作用，并将吸收的光能传递给少数具有质荷分离功能的 Chla 分子，此外还有防止叶绿素光氧化的作用。海南红豆中类胡萝卜素含量低于厚荚红豆和长脐红豆，表明海南红豆的抵抗光损伤作用较弱。韦立秀等(2002)研究发现卷荚相思(*Acacia cincinnata*)和黑木相思(*Acacia*

melanoxylon) 的 Chla/Chlb 均比马占相思 (*Acacia mangium*) 和厚荚相思 (*Acacia crassicarpa*) 低, 卷荚相思和黑木相思具有较高的光合能力和光合活性, 说明当 Chla/Chlb 值降低时, 能提高叶片光合活性, 但本研究中发现海南红豆的 Chla/Chlb 低于厚荚红豆和长脐红豆, 而海南红豆的净光合速率却高于厚荚红豆和长脐红豆。上述结果说明 3 种红豆属植物叶片的叶绿素含量高, 净光合速率不一定高, 这表明光能捕获 (由叶绿素含量代表) 并非 3 种红豆属植物叶片光合作用的主要限制因子, 海南红豆的最高净光合速率并未伴随更高的叶绿素含量, 表明其高光合性能主要得益于高效的碳同化生化途径与 CO₂ 传输效率。

3.3 叶片显微结构和气孔特征

植物的叶片形态与其生长发育关系密切, 其分化程度可直接反映其对光环境的适应能力 (王坤等, 2019; 董梦宇等, 2022)。栅栏组织 (PT) 与海绵组织 (ST) 对光合速率有显著影响, 研究发现栅海比 (PT/ST) 与光合效率呈显著正相关, 随 PT/ST 增大, 连香树 (*Cercidiphyllum japonicum*) 幼苗光合速率 (P_n) 也随之增大 (李冬林等, 2019), 这与本研究中 3 种红豆属植物叶片的最大净光合速率 (P_{max}) 与 PT/ST 呈正相关相一致。海南红豆和厚荚红豆的 PT/ST 高于长脐红豆, 同时海南红豆和厚荚红豆的光合效率高于长脐红豆, 该结果说明 PT/ST 与光合作用有很强的相关性。气孔是大气中的 CO₂ 进入植物叶片内部的主要门户, 气孔特征不仅包括动态的气孔导度 (G_s), 还包括静态的气孔密度 (SD) 和气孔大小, 一个具有高气孔密度的叶片通常具有更高的最大气孔导度和光合潜力 (刘雯雯等, 2024)。但本研究发现 3 种红豆属植物叶片的气孔密度并无显著性差异, 而净光合速率与气孔大小 (气孔长轴长度 (SL)、气孔短轴长度 (SW) 和单个气孔面积 (SA)) 呈现负相关, 海南红豆的气孔大小小于长脐红豆 (表 4), 气孔导度低于厚荚红豆 (图 3: A), 而海南红豆的净光合速率却高于长脐红豆和厚荚红豆, 说明这 3 种红豆的光合产出可能源于非气孔限制的其他因素, 包括叶绿体活性与核酮糖二磷酸羧化酶 (Rubisco 酶) 活性降低、1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 羧化酶再生能力降低等 (高冠龙等, 2016), 有待进一步研究。

3.4 相关性分析

本研究发现 3 种红豆属植物叶片的最大净光合速率 (P_{max}) 与表现量子效率 (AQY) 呈极显著正相关关系 ($P < 0.001$), 与栅海比 (PT/ST) 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与类胡萝卜素 (Car)、光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、叶片海绵组织 (ST)、气孔长轴长度 (SL)、气孔短轴长度 (SW) 和单个气孔面积 (SA) 呈负相关 ($P < 0.05$)。AQY 和 PT/ST 是影响 3 种红豆属植物叶片 P_{max} 的关键因子, AQY 反映了光系统在弱光下利用光能的效率, 是光合

结构健康与高效的重要指标。较高的 AQY 通常意味着光反应中心具有更高的能量转换效率，能够为碳反应提供更充足的同化力（ATP 和 NADPH），从而支持更高的 $P_{\max}$ 。这一正相关关系在众多物种中得到验证(Long, et al., 2003)，本研究结果同样符合这一规律。较高的栅海比意味着单位叶面积内有更多的光合“工厂”和更短的 CO_2 扩散路径(Terashima et al., 2006)，从而显著提高光合速率，PT/ST 的增加往往由干旱胁迫导致(宗建伟等, 2025)，所以 3 种红豆属植物可以适当抵御干旱，以实现更高的光合收益。长脐红豆的 $P_{\max}$ 与光合色素（Chla、Chlb、Car 和 Chla/Chlb）含量呈显著负相关，而海南红豆的 $P_{\max}$ 与 Chla 呈负相关，厚荚红豆的 $P_{\max}$ 与 Chla/Chlb 呈负相关。海南红豆的光合色素（Chl a、Chl b、Car）含量、叶片结构、气孔限制等均低于厚荚红豆和长脐红豆，但是净光合速率却高于后者，说明海南红豆拥有更高的资源利用效率来实现更高的产出，而这种“低投入、高产出”现象可能跟其较高的 Rubisco 酶活性或者利用氮的能力有关，有待深入研究。此外本研究发现 3 种红豆属植物的 $P_{\max}$ 与上下表皮细胞厚度（UET 和 LET）呈正相关，这一结果可能说明了红豆属植物的特殊适应性。较厚的表皮细胞可能通过更高效的聚光效应，提高叶肉组织的光能利用效率，也可能为叶片提供更好的机械支撑，维持叶片伸展以捕获更多光能，是叶片整体增厚、细胞增大的一个协同表现，这一结果可能是区分红豆属不同物种间环境适应策略的关键。3 种红豆属植物的 $P_{\max}$ 与 AQY、PT/ST、气孔大小、类胡萝卜素含量等的相关关系与现代植物生理生态学的前沿观点（如气孔动力学权衡、资源分配权衡）相吻合。特别值得注意的是， $P_{\max}$ 与表皮细胞厚度的正相关是一个颇具特色的发现。这些异同点表明，高光效的红豆属植物可能进化出了一种“协同优化”的策略，即通过构建更密集的小气孔来实现快速的气体交换，通过更高的栅海比来优化内部 CO_2 传输和光合作用，通过增厚的表皮来增强机械支撑和光捕获，同时投资类胡萝卜素含量以保护其高效的光合机构免受强光破坏。

4 结论

海南红豆相较厚荚红豆和长脐红豆具有更强的碳同化能力和更高的光合效率，且“低投入、高产出”的特质使其适应环境的能力更强。此外，海南红豆对 CO_2 的利用更加经济高效，长脐红豆更能适应高 CO_2 浓度环境，厚荚红豆和长脐红豆比海南红豆对光的耐受性更强，厚荚红豆更能适应高光照环境，3 种红豆属植物的 $P_{\max}$ 与表观量子效率（AQY）和叶片的栅海比（PT/ST）呈显著正相关，且均具有较强的阳生性。综上所述，3 种红豆属植物引种栽培或生境保护时，应营造适宜的光照环境促进厚荚红豆生长、适当增加 CO_2 浓度有利于长脐红豆生长，而海南红豆凭借良好的光合效益，仍是植被恢复中先锋树种的理想选择。

参考文献

- CAO X L, HAO Q Y, 2021. Effects of different treatment methods on seed germination and seedling growth of *Ormosia pinnata* [J]. *Seeds*, 40(8):95-99+105. [曹小林, 郝清玉, 2021. 不同处理方法对海南红豆种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *种子*, 40(8): 95-99+105.]
- CHEN N, PENG L H, JIANG H D, et al., 2025. Comparative study on photosynthetic characteristics and leaf microstructure of four rare and endangered *Dendrobium* plants [J]. *Guihaia*, 45(1):1-14. [陈妮, 彭丽辉, 江海都, 等, 2025. 四种珍稀濒危石斛属植物光合特性及叶片显微结构的比较研究 [J]. *广西植物*, 45(1): 1-14.]
- CUI L, ZHANG P, CANG J, et al., 2004. Comparison of photosynthetic structures between soybean leaves and pods [J]. *Journal of Electron Microscopy*, 12(4): 353. [崔琳, 张鹏, 苍晶, 等, 2004. 大豆叶片与豆荚光合作用结构的比较 [J]. *电子显微学报*, 12(4): 353.]
- DONG M Y, WANG J X, WU M, et al., 2022. Study on leaf structure and photosynthetic characteristics of two species of the *canola* genus [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 31(7):172-184. [董梦宇, 王金鑫, 吴萌, 等, 2022. 两种香花芥属植物叶片结构及光合特性研究 [J]. *草业学报*, 31(7): 172-184.]
- GAO G L, ZHANG X Y, YU T F, et al., 2016. Simulation of stomatal conductance of *Populus euphratica* leaves under extreme drought conditions [J]. *Arid Land Geography*, 39(3):607-612. [高冠龙, 张小由, 鱼腾飞, 等, 2016. 极端干旱条件下胡杨叶片气孔导度模拟 [J]. *干旱区地理*, 39(3): 607-612.]
- HAN D Y, LI Y B, JU Z X, et al., 2023. Mechanical properties and microstructure of leaves of 6 *Carex* species [J]. *Grassland Science*, 40(8):2082-2090. [韩戴宇, 李英博, 鞠志新, 等, 2023. 6种苔草属植物叶片的力学特性及微观结构 [J]. *草业科学*, 40(8): 2082-2090.]
- HU W H, ZHANG S S, XIAO Y A, et al., 2015. Physiological responses of two *Rhododendron* species to full light environment after long-term shading and their light protection mechanisms [J]. *Journal of Plant Ecology*, 39(11): 1093-1100. [胡文海, 张斯斯, 肖宜安, 等, 2015. 两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制 [J]. *植物生态学报*, 39(11): 1093-1100.]
- LI D L, JIN Y Q, CUI M F, et al., 2019. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Cercidiphyllum japonicum* seedlings [J]. *Acta Botanica Sinica*

- of Northwest China, 39(6):1053-1063. [李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等, 2019. 遮光对连香树幼苗光合特性及其叶片解剖结构的影响 [J]. 西北植物学报, 39(6): 1053-1063.]
- LI X F, YANG R, AN M T, et al., 2015. Preliminary study on photosynthetic characteristics of *Ormosia saxatilis* seedlings [J]. Anhui Agricultural Sciences, 43(27): 158-160. [李晓芳, 杨瑞, 安明态, 等, 2015. 岩生红豆苗木光合特性初步研究 [J]. 安徽农业科学, 43(27): 158-160.]
- LI X Q, LU Y M, HUANG A M, et al., 2022. Study on light response model fitting and photosynthetic characteristics of 10 *Ferns* species in subtropical regions [J]. Acta Ecologica Sinica, 42(8): 3333-3344. [李雪琴, 卢艺苗, 黄爱梅, 等, 2022. 亚热带 10 种蕨类植物光响应模型拟合及光合特性研究 [J]. 生态学报, 42(8): 3333-3344.]
- LIANG W B, DUAN Z J, 2007. Characteristics of *Ormosia pinnata* and their application in gardens [J]. Tropical Forestry, 12(3):37-38+36. [梁文彪, 段左俊, 2007. 海南红豆的特性及其园林应用 [J]. 热带林业, 12(3): 37-38+36.]
- LIU W W, RAO D D, WU E H, et al., 2024. Effects of shading on leaf traits and photosynthetic characteristics of *Alsophila spinulosa* seedlings [J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 44(2): 52-62. [刘雯雯, 饶丹丹, 吴二焕, 等, 2024. 遮阴对桫欏幼苗的叶片性状及光合特性的影响 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 44(2): 52-62.]
- LIU X X, ZHANG M R, WEN G S, et al., 2012. Photosynthetic characteristics of 15 common tree species in Zhejiang Province [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 29(2): 173-179. [刘欣欣, 张明如, 温国胜, 等, 2012. 浙江省常见 15 个树种的光合特性 [J]. 浙江农林大学学报, 29(2): 173-179.]
- LONG S P, BERNACCHI C J, 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? [J]. Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany, 54(392): 2393-2401.
- LU Y Y, TAN C Q, ZHU J Y, et al., 2015. Diurgenic variation characteristics of photosynthesis in 10 precious tree species [J]. Guangxi Forestry Sciences, 44(2): 120-125. [鲁莹莹, 谭长强, 朱积余, 等, 2015. 10 个珍贵树种光合日变化特性 [J]. 广西林业科学, 44(2): 120-125.]

- LUO S X, ZHANG D X, 2004. Leaf epidermal morphology of *Ormosia* plants in China [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 12(4):298-308. [罗世孝, 张奠湘, 2004. 中国红豆属植物的叶表皮形态学 [J]. 热带亚热带植物学报, 12(4): 298-308.]
- PENG L H, CHEN N, YANG Z, et al., 2024. Comparative study on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structures of three rare and endangered *Dendrobium* plants [J]. Chinese Medicinal Materials, 47(12): 2966-2973. [彭丽辉, 陈妮, 杨哲, 等, 2024. 三种珍稀濒危石斛属植物光合特性及叶片解剖结构的比较研究 [J]. 中药材, 47(12): 2966-2973.]
- SHEN L M, DAI Z W, ZHONG H, et al., 2021. Photosynthetic characteristics of three species of *Amaryllis* [J]. Journal of Tropical Crops, 42(5): 1355-1360. [沈立明, 戴中武, 钟惠, 等, 2021. 3种独蒜兰属植物的光合特性 [J]. 热带作物学报, 42(5): 1355-1360.]
- TANG J M, ZOU R, WEI X, et al., 2023. Complete chloroplast genome sequences of five *Ormosia* species: molecular structure, comparative analysis, and phylogenetic analysis [J]. Horticulturae, 9(7): 9070796.
- TERASHIMA I, HANBA Y T, TAZOE Y, et al., 2006. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion [J]. Journal of Experimental Botany, 57(2): 343-354.
- VASS I, CSER K, CHEREGI O, 2007. Molecular mechanisms of light stress of photosynthesis[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 1113:114-122.
- VONA V, RIGANO V D, ANDREOLI C, et al., 2018. Comparative analysis of photosynthetic and respiratory parameters in the psychrophilic unicellular green alga *Koliella antarctica*, cultured in indoor and outdoor photo-bioreactors[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 24(6): 1139-1146.
- WANG K, WEI X J, LIU K, et al., 2019. Photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure adaptation to light environment of *Camellia multiflorum* from Vietnam [J]. Forestry Research, 32(4): 105-113. [王坤, 韦晓娟, 刘凯, 等, 2019. 越南多毛金花茶的光合特性和叶解剖结构对光照环境的适应 [J]. 林业科学研究, 32(4): 105-113.]
- WANG X D, LIU P, LIU M J, et al., 2018. Research status of biological and ecological characteristics of *Ormosia* plants in China [J]. Acta Botanica Sinica, 36(3): 440-451. [王小东,

刘鹏, 刘美娟, 等, 2018. 中国红豆属植物生物与生态学特征研究现状 [J]. 植物科学学报, 36(3): 440-451.]

WEI L X, WANG L H, YANG Z D, et al., 2002. Comparative study on chlorophyll content of several acacia tree species [J]. Guangxi Forestry Sciences, 12(4):206-207. [韦立秀, 王凌晖, 杨振德, 等, 2002. 几种相思树种叶绿素含量的比较研究 [J]. 广西林业科学, 12(4): 206-207.]

XIE Y X, LIN M X, XU H, et al., 2019. Responses of *Ormosia balansae* seedlings to nitrogen and phosphorus addition in different soils and their feedback on soil nutrients [J]. Ecological Science, 38(2): 56-66. [解亚鑫, 林明献, 许涵, 等, 2019. 长脐红豆幼苗生长对不同土壤氮磷添加的响应及其对土壤养分的反馈 [J]. 生态科学, 38(2): 56-66.]

XU A Z, JIANG H D, PU Q K, et al., 2024. Comparative study on the leaf anatomical structure and photosynthetic characteristics of three species of plants of the genus *Geodorum* [J]. Guihaia, 44(1): 113-125. [许爱祝, 江海都, 浦乾琨, 等, 2024. 三种地宝兰属植物叶片解剖结构及光合特性的比较研究 [J]. 广西植物, 44(1): 113-125.]

YE Z P, 2010. Research progress on the response model of photosynthesis to light and CO₂ [J]. Journal of Plant Ecology, 34(6): 727-740. [叶子飘, 2010. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展 [J]. 植物生态学报, 34(6): 727-740.]

YIN T H, DAI Y L, HE G Q, et al., 2019. Light response characteristics of 16 types of ground cover plants and their garden applications [J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science Edition), 45(4): 355-361. [尹婷辉, 戴耀良, 何国强, 等, 2019. 16 种地被植物的光响应特性及园林应用 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 45(4): 355-361.]

YOKOYA N S, NECCHI O, MARTINS A P, et al., 2007. Growth responses and photosynthetic characteristics of wild and phycoerythrin-deficient strains of *Hypnea musciformis* (Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 19(3): 197-205.

YU H Q, PENG X X, YAN X L, et al., 2006. Effects of phosphorus deficiency on the microstructure and photosynthesis of soybean leaves [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 12(2): 127-132. [于海秋, 彭新湘, 严小龙, 等, 2006. 缺磷对大豆叶片显微结构及光合作用的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 12(2): 127-132.]

ZHAO P, ZENG X P, PENG S L, et al., 2000. Diurnal variations of gas exchange, stomatal

conductance and water use efficiency in summer leaves of *Ormosia pinnata* [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 12(1):35-42. [赵平, 曾小平, 彭少麟, 等, 2000. 海南红豆(*Ormosia pinnata*)夏季叶片气体交换、气孔导度和水分利用效率的日变化 [J]. 热带亚热带植物学报, 12(1): 35-42.]

ZONG J W, DENG H F, CAI R Y, et al., 2025. The effect of AM fungi on the coupling of *Xanthoceras sorbifolium* Bunge root morphology and leaf structure under drought stress [J]. Biotechnology Bulletin, 41(6):167-178. [宗建伟, 邓海芳, 蔡沅原, 等, 2025. AM 真菌对干旱胁迫下文冠果根系形态和叶片结构耦合的影响 [J]. 生物技术通报, 41(6): 167-178.]