谢瑞红,姚艳丽,安东升,等.砂仁叶位叶绿素荧光特性及品种光合能力分析[J].山西农业大学学报(自然科学版),2025,45(2):20-28.
Xie R H, Yao Y L, An D S,et al.The analysis of chlorophyll fluorescence characteristics and photosynthetic capacity of *Amomum villosum* Lour at different leaf positions[J].Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2025,45(2):20-28.
doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202409015

砂仁叶位叶绿素荧光特性及品种光合能力分析

谢瑞红[1],姚艳丽[2],安东升[2],卢碧莹[1],李妍慧[1],李文秀[2],贺军军[2*]

(1.岭南师范学院 生命科学与技术学院,广东 湛江 524048;2.中国热带农业科学院南亚热带作物研究所/广东省旱作节水农业工程技术中心/农业农村部热带果树生物学重点实验室,广东 湛江 524091)

摘　要:[目的]准确评价砂仁光合能力,对砂仁不同叶位的光合特性进行研究,有利于研发砂仁优良品种高效配套栽培技术。[方法]以生长2年的'湛砂11'、'热科1'和'热科2'砂仁植株为材料,使用叶绿素荧光仪测定了砂仁不同品种不同叶位的叶绿素荧光特征;利用光合作用对光响应的机理模型,拟合了砂仁不同品种不同叶位光合电子流对光的响应曲线,以揭示其光合作用能力。[结果]砂仁同一植株上、中、下不同叶位间光合作用强度存在明显差异,其中,中上部叶片的光合作用速率明显高于中下部。不同品种间的光合电子传递速率和光响应均存在显著差异,其中'热科2'功能叶片的光合电子传递速率、光饱和点和最大电子传递速率最高分别为71 μmol/(m^2•s)、553 μmol/(m^2•s)和39.89 μmol/(m^2•s),分别比'热科1'高12.70%、21.30%和49.71%,比'湛砂11'高10.17%、28.88%和22.61%。同时,'热科2'所有叶片的叶绿素含量平均值也明显高于另外2个品种,分别比'湛砂11'和'热科1'的高2.46%和18.77%。不同砂仁品种鲜果产量以'热科1'的最高,其次是'湛砂11','热科2'的产量最低。'热科1'的挥发油含量和乙酸龙脑酯含量最高,品质最好。[结论]砂仁中上部叶片是植株的主要功能叶,可作为评价光合能力的代表叶片。砂仁不同品种间光合能力不同,'热科2'光合能力最高、'湛砂11'次之、'热科1'最低。

关键词:砂仁; 叶位; 叶绿素荧光; 光合能力
中图分类号:S567　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1671-8151(2025)02-0020-09

The analysis of chlorophyll fluorescence characteristics and photosynthetic capacity of *Amomum villosum* Lour at different leaf positions

Xie Ruihong[1], Yao Yanli[2], An Dongsheng[2], Lu Biying[1], Li Yanhui[1], Li Wenxiu[2], He Junjun[2*]

(*1. College of Life Science and Technology, Lingnan Normal University, Zhanjiang 524048, China; 2. Guangdong Dry Farming and Water-saving ricultural Engineering Technology Research Center/Key Laboratory of Tropical Fruit Biology, Ministry of Agriculture & Rural Affairs, South Subtropical Crop Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Science, Zhanjiang 524013, China*)

Abstract:[Objective]The aim of this study was to accurately assess the photosynthetic capacity of *Amomum villosum* and develop efficient cultivation techniques for high-quality *A. villosum* Varieties.[Methods]Two-year-old plants of *A. villosum* varieties 'Zhansha 11', 'Reke 1', and 'Reke 2' were used as experimental materials. Chlorophyll fluorescence characteristics at different leaf positions of the varieties were analyzed using a WALZ MINI-PAM-Ⅱ chlorophyll fluorometer. The light response curves of photosynthetic electron flow at different leaf positions were fitted using a mechanistic model of photosynthesis to reveal their photosynthetic capacity.[Results]Significant differences in photosynthetic intensity were observed among the upper,

收稿日期:2024-09-09　　**修回日期**:2024-12-02
基金项目:岭南师范学院校级科研项目2022校级人才专项(ZL22016);湛江市非资助科技攻关计划项目2024年度第一批(2024B01113);2023年省级乡村振兴战略专项种业振兴行动项目(2023-MBH-00-023)
作者简介:谢瑞红(ORCID:0000-0001-7770-3386),博士,工程师/讲师,研究方向:天然产物活性分析及细胞自通路
*通信作者:贺军军(ORCID:0009-0002-5005-6646),副研究员,研究方向:砂仁遗传育种,E-mail: hbj46@163.com

middle, and lower leaf positions of the same plant, with the photosynthetic rate of middle and upper leaves being significantly higher than that of lower leaves. Significant differences in photosynthetic electron transport rate and photosensitivity were also found among the varieties. The functional leaves of 'Reke2' exhibited the highest photosynthetic electron transport rate, light saturation point, and maximum electron transport rate, reaching 71 μmol/(m^2•s), 553 μmol/(m^2•s), and 39.89 μmol/(m^2•s), respectively. These values were 12.70%, 21.30%, and 49.71% higher than those of 'Reke1', and 10.17%, 28.88%, and 22.61% higher than those of 'Zhansha 11'. Additionally, the average chlorophyll content of all leaves in 'Reke 2' was significantly higher than that of the other two varieties, being 2.46% and 18.77% higher than that of 'Zhansha 11' and 'Reke 1', respectively. In terms of fresh fruit yield, 'Reke 1' had the highest yield, followed by 'Zhansha 11', while 'Reke 2' had the lowest yield. 'Reke 1' also exhibited the highest volatile oil content and bornyl acetate content, indicating the best quality. [Conclusion] The middle and upper leaves of *A. villosum* are the main functional leaves of the plant and can be used as representative leaves for evaluating photosynthesis ability. The photosynthetic capacity varies among different varieties, with 'Reke 2' having the highest photosynthetic capacity, followed by 'Zhansha 11', and 'Reke 1' having the lowest.

Keywords: *Amomum villosum* Lour, Leaf Position, Chlorophyll Fluorescence, Photosynthetic Capacity

砂仁(*Amomum villosum* Lour)为姜科豆蔻属多年生草本植物,其果实是我国传统四大"南药"之一,具有极高的药用价值[1]。砂仁多生长于热带亚热带季雨林下,喜阴湿环境。砂仁对光照的适应能力较强,在5%～85%的荫蔽度下均能生长,而光照强度是砂仁正常生长发育和开花结实的重要影响因子,光照过强或过弱均会影响植株的生长与产量[2-5]。有研究发现,在30%和60%光照条件下,砂仁植株生长旺盛、光合作用强,15%光照强度下,PSII光化学效率显著降低,而100%强光照下,植株生长过程中会发生光抑制,抑制植株正常生长发育及结实[6]。在此过程中,叶表光量子通量密度(PFD)是影响砂仁净光合速率(Pn)的主导因素,随着日间光强的增强(减弱),PSⅡ最大光能转化效率、光能捕获效率和电子传递量子效率下降(上升),非光化学猝灭系数(NPQ)和电子传递速率则上升(下降),随着日间光强变化光合效能先降低再升高,光抑制先增强后减弱[7];光抑制在50 μmol/(m^2•s)的弱光照下即发生,光抑制条件下砂仁植株通常通过卷叶、热耗散、叶黄素循环、PSII反应中心可逆失活等防御机制保护光合系统不被破坏[8-9]。砂仁遮阳及群体交叉遮挡造成的不同叶位叶片之间获得的光照强度存在差异。李志等[10]研究发现砂仁植株不同叶位叶片的光合特征不同,最大光合速率(P_{max})、表观量子效率(AQY)和气孔导度(G_s)随着叶位的增加先升高后降低,P_{max}和G_s通常在第3片叶达到峰值,第5片叶比较稳定,AQY在第7位叶达到峰值。然而,由于对近年培育的优良砂仁新品种光合能力认识不足,极大程度的限制了优良品种高效配套栽培技术的研发。鉴于此,本研究以农家主栽品种'湛砂11'、筛选的优异新品种'热科1'和'热科2'为材料,使用叶绿素荧光仪分析砂仁植株不同叶片部位及不同品种的叶绿素荧光特征,评估优良新品种的光合能力,为砂仁光合作用研究的叶片选择和品种配套栽培技术研发提供依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

供试砂仁品种分别为'湛砂11'、'热科1'和'热科2'。大田和盆栽试验均以2年生砂仁植株为试验材料,供试大田材料取自中国热带农业科学院南亚热带作物研究所砂仁选育种基地,于2019年4月种植,小区面积40～65 m^2,每小区中心位置种植20株,株行距为1.2 m×1.5 m,随机区组设计、3次重复。将风干土和羊粪按质量比4∶1充分混匀,制成培育基质,装入30个规格为39 cm(口径)×30 cm(高)×23 cm(底径)的塑料盆中,每桶土重15 kg。每个品种种植10盆。

1.2　试验方法

选择生长健壮,长势一致,无病虫害的植株3株,用于叶绿素荧光参数测定。选择晴朗天气,分别于2021年4月30日和5月8日上午8:30-11:00进行大田和盆栽植株叶绿素荧光参数测定。盆栽试验在暗室中测定不同叶位的叶片在额定光强下(PAR=25、45、65、90、125、190、285、420、625和820 μmol/(m^2•s))的光反应参数,每个梯度控制时间为90 s。以砂仁植株顶部完全展开叶作为第1叶位,依次向下为第2叶位乃至第21叶位,分别记为L01～L21。成熟时测定其产量和品质。

叶绿素荧光参数光系统Ⅱ(PSⅡ)的实际光能转换效率(Y2)和相对电子传递速率(ETR)采用便携式叶绿素荧光仪(WALZ MINI-PAM-Ⅱ,德国)测定。

叶绿素相对含量采用叶绿素测定仪SPAD-502Plus(Konica Minolta,日本)测定,测定时避开主叶脉。

挥发油含量测定参考《中华人民共和国药典2020版》(通则2204),采用蒸馏法测定;乙酸龙脑酯含量测定参考《中华人民共和国药典2020版》(通则0521),使用气相色谱法测定[11]。

ETR与光合有效辐射(PAR)拟合参考叶子飘等[12]研究结果,采用直角双曲线修正模型,拟合初始光能利用效率(a_e)、饱和光强PAR_{sat}及最大电子传递速率(ETR_{max}),公式如下:

$$PAR_{sat}=\frac{\sqrt{(\beta e+\gamma e)/\beta e}-1}{\gamma e} \quad (1)$$

$$ETR_{max}=\alpha e\times\left(\frac{\sqrt{\beta e+\gamma e}-\sqrt{\beta e}}{\gamma e}\right)^2 \quad (2)$$

式中,β_e和γ_e代表植物天线色素分子参数。

1.3 数据处理

利用Excel 2010软件进行数据整理与分析;利用SPSS 26.0软件进行单因素方差分析,并采用LSD法进行多重比较;利用Slide Write Plus for Windows 7.0进行曲线与参数拟合。

2 结果与分析

2.1 不同叶位叶绿素荧光特性

由表1可见,叶片基部、中部和端部的Y2与ETR无明显差异,其变异系数在中上部叶位(L01~L14)较小,在下部叶位(L15~L20)较大。PAR为45 μmol/(m²·s)时,Y2和ETR从第1叶位开始依次递增,在中下部叶(约2/3)开始递减,Y2在0.41~0.63、ETR在7.80~11.90 μmol/(m²·s)。方差分析表明,中上部叶片(L01~L13)的Y2和ETR与下部叶片(L14~L20)差异显著($P<0.01$)。说明砂仁植株上中部叶均可以作为植株光合能力测定的代表叶片。

自然光照条件下,对砂仁植株不同叶位叶片内外侧(即主脉的左右侧)叶绿素荧光特性进行比较分析发现,不同叶位叶片内外侧的Y2与ETR没有明显差异,Y2变异系数为0.00~2.60,ETR变异系数为0.65~13.90(表2)。表明叶片的内外侧均可以作为光合作用测定的位置。由表2可见,L01~L04叶位叶片ETR极显著高于L05~L10叶位叶片的,且变异系数较小。这可能是由于砂仁群体植株相互遮挡,砂仁叶片从上至下获得的PAR越来越少。

2.2 不同品种不同叶位叶绿素含量分析

由图1可以看出,砂仁不同品种不同叶位的叶绿素含量变化趋势基本一致,均呈先升后降的变化趋势,但其含量存在明显差异。‘热科2’中上部叶位(L01~L12)叶绿素含量最高,SPAD值为45.6~63.9,其次是‘湛砂11’,其SPAD值为39.0~61.9。但在中下部叶位(L13~L21)‘湛砂11’的叶绿素含量高于‘热科2’的。‘热科1’不同叶位叶绿素含量明显低于另外2个品种。‘湛砂11’、‘热科1’和‘热科2’的所有叶片的SPDA值的平均值分别为55.6、46.3和57.0,‘热科2’整体叶绿素含量比‘湛砂11’和‘热科1’的分别高2.46%和18.77%,‘湛砂11’的比‘热科1’的高16.73%。

2.3 不同品种不同叶位叶绿素荧光参数分析

由图2可以看出,在自然光照条件下,砂仁植株不同叶位叶片获得的PAR不同,随着叶位的降低而降低。不同品种中上部叶位(L01~L11)叶片PAR下降幅度较小,‘热科2’的PAR最高,其次是‘热科1’,‘湛砂11’的最小。PAR在中下部叶位(L12~L21)迅速下降,其中‘湛砂11’下降幅度最大。不同品种不同叶位光合速率也不同,3个砂仁品种中上部叶位叶片的Y2基本一致,且稳定,而中下部叶位波动幅度较大。光合ETR随着叶位的下降而降低,中上部叶位叶片ETR显著高于中下部叶片的。整体来看,‘热科1’的ETR最高,其次是‘热科2’,‘湛砂11’的ETR最低。表明砂仁植株叶片在获得一定量的PAR后,中上部叶片具有同等的光合能力,是砂仁植株的最重要功能叶,底层叶片由于获得的PAR少与功能退化等因素,光合能力下降。3个砂仁品种中,‘热科2’的实际光能转换效率和相对电子传递速率最高。

2.4 叶绿素荧光响应曲线

快速光响应曲线反映了砂仁叶片ETR随

表1　不同叶位不同部位叶绿素荧光参数

Table 1　Chlorophyll fluorescence data table of different leaf positions and different parts

叶位 Leaf position	叶基部 Leaf base		叶中部 The middle of the leaf		叶端部 The tip of the leaf	
	Y2	ETR/(μmol/(m²·s))	Y2	ETR/(μmol/(m²·s))	Y2	ETR/(μmol/(m²·s))
L01	0.59±0.00a	11.20±0.12a	0.58±0.01abc	10.90±0.21abc	0.58±0.00abc	10.73±0.03abc
L02	0.62±0.01a	11.60±0.15a	0.62±0.01ab	11.63±0.22a	0.62±0.01a	11.67±0.15a
L03	0.63±0.01a	11.90±0.10a	0.62±0.00a	11.70±0.12a	0.61±0.01a	11.47±0.20a
L04	0.62±0.02a	11.60±0.36a	0.62±0.02ab	11.63±0.37a	0.60±0.02ab	11.23±0.30a
L05	0.61±0.02a	11.53±0.27a	0.61±0.02ab	11.47±0.35ab	0.61±0.01a	11.57±0.19a
L06	0.62±0.01a	11.60±0.235a	0.61±0.02ab	11.43±0.50ab	0.61±0.02a	11.57±0.44a
L07	0.60±0.02a	11.43±0.32a	0.60±0.02abc	11.37±0.38ab	0.59±0.04abc	11.07±0.64abc
L08	0.62±0.01a	11.70±0.35a	0.61±0.02ab	11.50±0.25ab	0.60±0.02ab	11.30±0.45a
L09	0.61±0.01a	11.57±0.18a	0.61±0.01ab	11.53±0.19ab	0.60±0.02ab	11.33±0.44a
L10	0.62±0.01a	11.77±0.15a	0.61±0.01ab	11.60±0.17a	0.60±0.00a	11.33±0.03a
L11	0.60±0.01a	11.20±0.15a	0.61±0.01ab	11.40±0.20ab	0.59±0.03abc	11.10±0.61ab
L12	0.60±0.03a	11.23±0.37a	0.60±0.01abc	11.33±0.22ab	0.60±0.01ab	11.23±0.22a
L13	0.60±0.02a	11.17±0.30a	0.59±0.01abc	11.13±0.13ab	0.58±0.02abc	10.90±0.31abc
L14	0.56±0.03ab	10.60±0.60ab	0.56±0.04abcd	10.50±0.70abcd	0.57±0.03abc	10.67±0.59abc
L15	0.51±0.04bc	9.60±0.64bc	0.53±0.03bcde	9.83±0.58bcde	0.54±0.05abcd	10.17±0.95abcd
L16	0.48±0.03cde	9.10±0.53cd	0.51±0.05cde	9.67±0.84cde	0.53±0.04abcd	9.87±0.68abcd
L17	0.49±0.04cd	9.20±0.70cd	0.49±0.03de	9.10±0.61de	0.49±0.0bcd	9.23±0.81cd
L18	0.47±0.03cde	8.80±0.53de	0.48±0.05de	8.93±1.07de	0.50±0.05cd	9.30±0.95bcd
L19	0.42±0.03de	8.00±0.55de	0.46±0.03e	8.63±0.59e	0.46±0.04d	8.70±0.70de
L20	0.41±0.03e	7.80±0.61e	0.45±0.04e	8.37±0.87e	0.46±0.06d	8.60±0.90e

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note:Different lowercase letters show significant difference at the 0.05 level in the same column.

PAR强度改变的变化规律(图3)。不同品种叶绿素荧光响应曲线变化规律基本一致,均表现为ETR随PAR增大先快速升高、随之减慢、达到最大值后缓慢下降。不同品种间电子传递速率不同,'湛砂11'ETR在PAR为0~190 μmol/(m²·s)时快速升高,190~420 μmol/(m²·s)增长速度减慢,420 μmol/(m²·s)时达到最大,随光强增加而降低;'热科1'ETR在PAR为0~125 μmol/(m²·s)时快速升高,125~285 μmol/(m²·s)时增长速度减慢,285 μmol/(m²·s)时最大,后随光强增加而降低;'热科2'ETR在PAR为0~190 μmol/(m²·s)时快速升高,190~420 μmol/(m²·s)增长速度减慢,420~820 μmol/(m²·s)时趋于稳定,后随着光强的增加而降低。

由表3可见,砂仁不同品种a_e在33.9%~34.2%,品种间差异小;不同品种光饱和点不同,'热科2'光饱和点最高为553 μmol/(m²·s),分别比'热科1'和'湛砂11'高21.30%和28.88%,'湛砂11'比'热科1'高9.63%;不同品种ETR_{max}不同,'热科2'ETR_{max}最高为39.89 μmol/(m²·s),'热科1'ETR_{max}最小为20.06 μmol/(m²·s),'热科2'比'热科1'和'湛砂11'分别高49.71%和22.61%,'湛砂11'比'热科1'高35.02%。说明,3个不同品种PSⅡ的电子传递速率、光饱和点和光

表2 不同叶位内外侧叶绿素荧光参数

Table 2 Chlorophyll fluorescence data inside and outside different leaf positions

叶位 Leaf position	叶片内侧 The inner side of the leaf				叶片外侧 The outer side of the leaf.				PAR	
	Y2	变异系数 CV/%	ETR/(μmol/(m²·s))	变异系数 CV/%	Y2	变异系数 CV/%	ETR/(μmol/(m²·s))	变异系数 CV/%	ETR/(μmol/(m²·s))	变异系数 CV/%
L01	0.68±0.01f	1.88	33.5±0.34b	2.05	0.68±0.01e	2.20	31.6±0.10 b	0.65	114±0.65ab	1.14
L02	0.72±0.00e	0.98	32.3±0.14c	0.94	0.72±0.00d	0.98	35.1±0.21a	1.36	112±0.37b	0.75
L03	0.72±0.00e	0.00	35.5±0.34a	2.13	0.72±0.01d	1.70	33.4±0.45ab	3.02	114±0.86a	1.68
L04	0.74±0.00d	0.61	31.8±0.31c	2.20	0.73±0.00c	1.22	30.4±0.15c	1.12	101±0.73c	1.63
L05	0.74±0.00bcd	0.60	27.6±0.15d	1.22	0.74±0.00c	0.61	29.4±1.83c	13.90	89±0.37d	0.94
L06	0.75±0.00bc	1.19	24.2±0.50e	4.63	0.75±0.00b	0.60	24.3±0.22d	1.99	77±0.97e	2.81
L07	0.75±0.00cd	1.12	18.0±0.73f	8.99	0.76±0.00ba	0.59	14.5±0.13e	2.03	52±1.16f	5.00
L08	0.77±0.01ab	2.60	11.2±0.27g	5.36	0.77±0.01a	1.73	9.0±0.10f	2.61	32±0.89g	2.83
L09	0.78±0.00a	1.15	6.2±0.03h	1.14	0.77±0.00a	0.71	5.3±0.07g	3.09	18±0.00h	0.00
L10	0.76±0.00b	1.10	3.7±0.07i	4.42	0.77±0.00a	0.72	3.1±0.07h	5.34	11±0.20i	4.14

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters show significant difference at the 0.05 level in the same column.

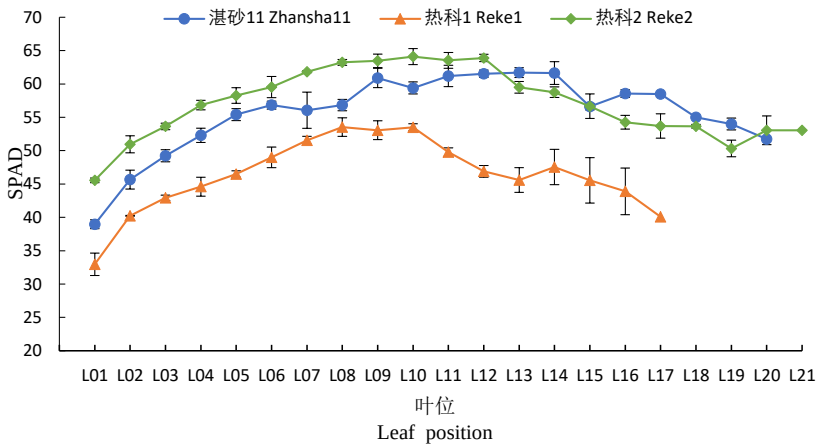

图1 砂仁不同品种不同叶位叶绿素相对含量

Fig.1 Relative content of chlorophyll in different varieties and leaves of *A. villosum* Lour

利用效率不同:'热科2'光合潜能最大、'湛砂11'次之、'热科1'最小;'热科2'对光合有效辐射的需求最多,生育需要的荫蔽度较低;'湛砂11'次之,生育需要的隐蔽度较高;'热科1'对光合有效辐射的需求最少,需要在荫蔽度高的环境中生长。

2.5 不同砂仁品种产量和品质比较分析

由表4可见,'湛砂11'与'热科1'的产量相差不大,与'热科2'存在显著差异。鲜果产量最高的为'热科1',分别比'湛砂11'和'热科2'高2.25%和84.42%。干果产量最高的为'湛砂11',分别比'热科1'和'热科2'高0.25%和118.13%。鲜果、干果产量最高的品种不同,与不同品种砂仁果实中的水分含量不同有关。3个品种的挥发油含量相差不大,'湛砂11'、'热科1'和'热科2'的挥发油含量分别为2.85%、3.25%和3.15%。而乙酸龙脑酯含量在不同品种间存在显著差异,'热科1'的含量最高为1.51%,显著高于'热科2'中的乙酸龙脑酯含量,与'湛砂11'中的含量差异不显著。

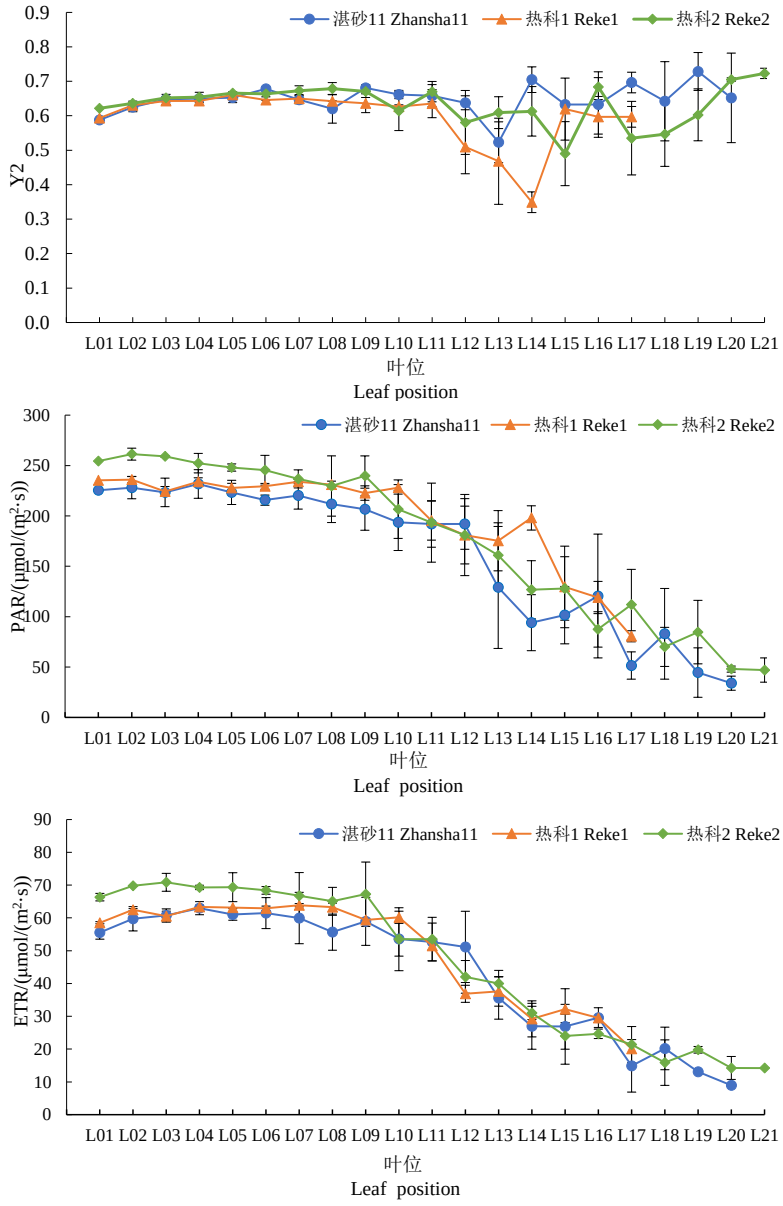

图2　砂仁不同品种不同叶位叶绿素荧光参数变化

Fig.2　Changes of chlorophyll fluorescence parameters at different leaf positions in different varieties of *A. villosum* Lour

表3　砂仁品种的光合特征参数

Table 3　Photosynthetic characteristics in different varieties of *Amomum villosum* Lour.

品种 Variety	a_e	PAR_{sat}/(μmol/(m²•s))	ETR_{max}/(μmol/(m²•s))
'湛砂11' 'Zhansha 11'	0.340	436	30.87
'热科1' 'Reke 1'	0.339	394	20.06
'热科2' 'Reke 2'	0.342	553	39.89

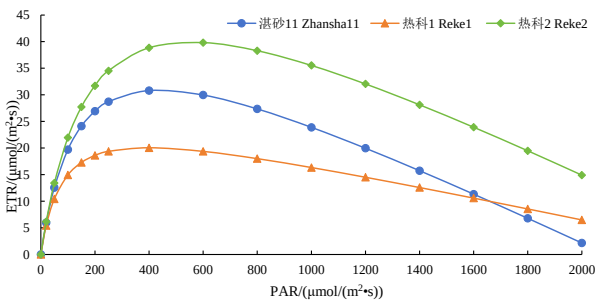

图3　砂仁品种PARA-J响应曲线

Fig.3　Response curve of PARA-J in different varieties of *A. villosum* Lour

表4 砂仁品种的产量和品质

Table 4 Yield and quality of *A. villosum* Lour varieties

品种 Variety	鲜果产量/(kg/m²) Fruit yield	干果产量/(kg/m²) Dried fruit yield	挥发油含量/% Volatile oil content	乙酸龙脑酯含量/% Bornyl acetate content
'湛砂11''Zhansha 11'	0.16±0.05a	0.04±0.01a	2.85±0.35a	1.33±0.14ab
'热科1''Reke 1'	0.16±0.01a	0.04±0.00a	3.25±0.05a	1.51±0.01a
'热科2''Reke 2'	0.09±0.01b	0.02±0.00b	3.15±0.05a	1.00±0.06b

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters show significant difference at the 0.05 level in the same column.

3 讨论

光是植物光合生理和生长发育的重要影响因子,叶片是光合作用的主要器官。诸多研究发现,不同叶位叶片的光合强度存在差异。玉米基部叶片的光合强度最低,随着叶位升高而逐渐增强,至果穗叶最高,再向上又下降。这也是玉米下部叶片对籽粒产量的效应最低,上部叶片次之,中部叶片最高的原因之一[13-14]。向日葵现蕾期植株叶片的净光合速率从顶部到基部呈现先升后降的趋势,最大光合功能叶在中上位[15]。同样,中药材黄精不同叶位间的净光合速率随叶位升高表现出"低-高-低"的规律,中位叶净光合速率显著高于上位叶,上位叶显著高于下位,明确了非气孔因素为影响不同叶位叶片光合作用的主要限制因子[16]。红花上、中位叶较下位叶片具有更强的光合能力,为红花现蕾期功能叶片[17]。砂仁植株叶片在自然光照条件下,最大光合速率、表观量子效率和气孔导度随着叶位从上到下(16片叶)增加表现为先升高后降低,最大光合速率和气孔导度在第3片叶达到最大,第5片叶相对稳定,表观量子效率在第7位叶达到最大[18]。本研究结果表明,砂仁植株在45 μmol/(m²·s)人工光源下,中上部叶片Y2和ETR显著高于下部叶片,说明中上部叶片的光合能力显著高于下部叶片,且叶位间差异不显著,意味着中上部叶片光合能力相近,可作为植株光合能力评价的代表性叶片。而在自然光照条件下,植株从上部到下部叶片的ETR先升高后快速降低,在第3片叶达到最大值,极显著高于其它叶位叶片的ETR。主要原因是植株从上部到下部叶片获得的光合有效辐射越来越少,前三片叶获得的PAR显著高于其它叶位叶片,而第1和2叶位叶片由于成熟度不足,光合能力较弱。这说明在砂仁中上部叶位叶片是植株的主要功能叶片,获得的PAR是决定光合效率的主要因子。因此,评价砂仁光合能力可选择稳定的中上部叶片进行,若在自然光照条件下,还需结合有效光辐射选择有代表性的叶位。

叶绿素荧光现象是植物光合作用过程中的一个重要现象,涉及到光能的转化和利用。在光合作用中,叶绿素分子吸收光能后,部分吸收的光能以荧光的形式释放出来,可提供关于光合作用效率和植物健康状态的信息,常被作为光合作用与生理和环境适应性的检测信号[19-21]。安东升等[22-23]通过叶绿素荧光特性分析,对甘蔗品种的耐旱性和光合效率进行了快速鉴定。周锦业等[24]对不同相思树种荧光特性的季相变化进行研究时发现,夏季和冬季极端天气下相思树光合效率显著降低,但不同树种间荧光特性存在显著差异。赵美婷等[18]研究发现砂仁不同光照条件下,叶片光合效率存在差异,在黎明时PSⅡ最大光能转换效率(Fv/Fm)、光化学淬灭系数(qp)和PSⅡ量子效率(ΦPSⅡ)最大,随着日间光强增加均降低,随着光强的减弱再缓慢升高到黎明时光合效率最大。表明叶绿素荧光技术在植物环境胁迫响应、生长发育和光合作用等方面得到广泛应用[25-27]。本研究通过对砂仁叶绿素荧光参数进行分析,发现砂仁不同品种光合特性存在差异,'热科2'功能叶片的光合电子传递速率、光饱和点和最大电子传递速率分别比'热科1'高12.70%、21.30%和49.71%,比'湛砂11'高10.17%、28.88%和22.61%,说明'热科2'光合能力最强、'湛砂11'次之、'热科1'最低。

挥发性组分是砂仁的特征性组分,也是《中国药典》规定的检出组分。砂仁果实挥发油的主要有效组分是乙酸龙脑酯和樟脑,且不同产地砂仁果实挥发性组分存在差异,阳春砂仁果实中的乙

酸龙脑酯和樟脑含量最高[28]。本研究结果表明,同一产地不同品种间挥发油含量和乙酸龙脑酯含量也存在明显差异,3个砂仁品种中'热科1'的挥发油和乙酸龙脑酯含量均最高,而'湛砂11'的挥发油含量虽低于'热科2'的,但乙酸龙脑酯的含量高于'热科2'。

4　结论

砂仁叶片不同部位光合能力无明显差异,植株中上部叶片光合能力相近(除未成熟的顶部叶片),是植株主要功能叶片;自然条件下从上到下叶位叶片获得有效光辐射递减,以及下部叶片老化,成熟的上部叶片(L3叶位叶片)的光合效率最高,极显著高于其它叶位叶片的。因此,在研究砂仁植株光合特性时可选择中上部叶片,自然光下还需结合叶位获得的有效光辐射确定测定叶位。

砂仁叶片电子传递速率随光合有效辐射增大先快速升高,随之减慢,达到最大值后稳定或下降。砂仁不同品种 a_c 在33.9%~34.2%之间,品种间差异小;'热科2'光合潜能最大、'湛砂11'次之、'热科1'最小;'热科2'对光合有效辐射的需求最多,其生长需要的荫蔽度较低;'湛砂11'次之,其生长需要的隐蔽度较高;'热科1'对光合有效辐射的需求最少,其生长需要荫蔽度高的环境。

参　考　文　献

[1]杨建宇,刘桂香,张举昌,等.中华中医药道地药材系列汇讲(21)道地药材阳春砂的研究近况[J].现代医学与健康研究电子杂志,2020,4(21):117-119.
Yang J Y, Liu G X, Zhang J C, et al. Series of authentic Chinese medicine (21) recent research stiuation of authentic Chinese medicine *Amomum villosum*[J]. Modern Medicine and Health Research Electronic Journal, 2020, 4(21): 117-119.

[2]冯志立,冯玉龙,曹坤芳.光强对砂仁叶片光合作用光抑制及热耗散的影响[J].植物生态学报,2002,26(1):77-82.
Feng Z L, Feng Y L, Cao K F. Effects of light intensity on photoinhibition of photosynthesis and thermal dissipation in *Amomum villosum Lour*[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26(1): 77-82.

[3]Feng Y L, Li X. The combined effects of soil moisture and irradiance on growth, biomass allocation, morphology and photosynthesis in *Amomum villosum* [J]. Agroforestry Systems, 2007, 71(2): 89-98.

[4]冯志立,甘建民,郑征,等.西双版纳阳春砂仁栽培的两种模式的比较研究[J].植物生态学报,2005,29(1):137-143.
Feng Z L, Gan J M, Zheng Z, et al. Comparative study of two kinds of *Amomum villosum* cultivation models in Xishuangbanna [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 29(1): 137-143.

[5]Guo Y H, Yuan C, Tang L, et al. Responses of clonal growth and photosynthesis in *Amomum villosum* to different light environments[J]. Photosynthetica, 2016, 54(3): 396-404.

[6]梁红柱,窦德泉,冯玉龙.热带雨林下砂仁叶片光合作用和叶绿素荧光参数在雾凉季和雨季的日变化[J].生态学报,2004,24(7):1421-1429.
Liang H Z, Dou D Q, Feng Y L. Diurnal changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Amomum villosum* Lour grown under tropical rainforest in rainy, and foggy and cool seasons at Xishuangbanna[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(7): 1421-1429.

[7]冯玉龙,冯志立,曹坤芳.砂仁叶片光破坏的防御[J].植物生理学报,2001,27(6):483-488.
Feng Y L, Feng Z L, Cao K F. The protection against photodamage in *Amomum villosum* Lour [J]. Acta Photophysiologica Sinica, 2001, 27(6): 483-488.

[8]Feng Y L, Cao K F, Feng Z L. Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centres in *Amomum villosum* [J]. Journal of Tropical Ecology, 2002, 18(6): 865-876.

[9]郑元超,冯玉龙.西双版纳两种生态特性不同的外来草本植物对生长环境光强的适应策略[J].生态学报,2005,25(4):727-732.
Zheng Y C, Feng Y L. The strategies of acclimation to growth light intensity in two exotic herbaceous species with different ecological traits in Xishuangbanna, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(4): 727-732.

[10]李志,冯玉龙.砂仁不同叶位叶片的光合作用和氧化胁迫[J].植物生理与分子生物学学报,2004,30(5):546-552.
Li Z, Feng Y L. Photosynthesis and oxidative stress of leaves at different positions in *Amomum villosum* lour[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2004, 30(5): 546-552.

[11]国家药典委员会.中华人民共和国药典2020版一部.[M/OL].(2001-12-19)[2002-04-15]. https://db.ouryao.com/yd2020/index.php? k=2204
National Pharmacopoeia Committee. Pharmacopoeia of the people's republic of China 2020 Edition 1[M/OL].(2001-12-19)[2002-04-15].https://db.ouryao.com/yd2020/index.php?k=2204

[12]叶子飘,胡文海,肖宜安,等.光合电子流对光响应的机理模型及其应用[J].植物生态学报,2014,38(11):1241-1249.
Ye Z P, Hu W H, Xiao Y A, et al. A mechanistic model of light-response of photosynthetic electron flow and its application [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(11): 1241-1249.

[13]王群瑛,胡昌浩.玉米不同叶位叶片的初步研究[J].作物学报,1986,12(4):273-278,291-292.
Wang Q Y, Hu C H. Study on the structure and photosynthetic properties of leaf blades on different levels in maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 1986, 12(4): 273-278,291-292.

[14]赵可夫.玉米抽雄后不同叶位叶对籽粒产量的影响及其光合性能[J].作物学报,1981,7(4):259-266.
Zhao K F. Effect of the leaves of different positions in maize on the corn yield and the photosynthetic properties of those leaves after the growing out of the female flowers [J]. Acta Agronomica Sinica, 1981, 7(4): 259-266.

[15]董睿潇,王永庆,王鑫博,等.盐胁迫对食用型向日葵现蕾期叶片光合性能与冠层结构的影响[J].中国生态农业学报(中英文),2024,32(1):141-152.
Dong R X, Wang Y Q, Wang X B, et al. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and canopy structure of edible sunflower leaves at budding stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2024, 32(1): 141-152.

[16]徐晓蓝,徐世浩,梁宗锁,等.不同叶位黄精叶片的光合日变化及其影响因子[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(2):119-128.
Xu X L, Xu S H, Liang Z S, et al. Photosynthetic physiological characteristics and its influencing factors of *Polygonatum sibiricum* Red. leaves in different positions[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(2): 119-128.

[17]张兆萍,魏廷邦,毋玲玲,等.不同株型红花品种(系)光合特性及产量研究[J].中药材,2020,43(9):2103-2107.
Zhang Z P, Wei T B, Wu L L, et al. Study on photosynthetic characteristics and yield of safflower varieties (lines) with different plant types [J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2020, 43(9): 2103-2107.

[18]赵美婷,魏滢,安东升,等.砂仁'湛砂11'苗期光合与叶绿素荧光特征[J].热带作物学报,2022,43(3):565-571.
Zhao M T, Wei Y, An D S, et al. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics at seedling stage of *Amomum villosum* Lour 'Zhansha11'[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(3): 565-571.

[19]Kalaji H M, Schansker G, Ladle R J, et al. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues[J]. Photosynthesis Research, 2014, 122(2): 121-158.

[20]Guo Y, Tan J L. Recent advances in the application of chlorophyll a fluorescence from photosystem II [J]. Photochemistry and Photobiology, 2015, 91(1): 1-14.

[21]Porcar-Castell A, Malenovský Z, Magney T, et al. Chlorophyll a fluorescence illuminates a path connecting plant molecular biology to Earth-system science[J]. Nature Plants, 2021, 7(8): 998-1009.

[22]安东升,卢李威,黄文甫,等.利用叶绿素荧光技术早期快速鉴定甘蔗品种的耐旱性[J].甘蔗糖业,2023,52(4):7-14.
An D S, Lu L W, Huang W F, et al. Early and rapid drought tolerance identification of sugarcane varieties based on the chlorophyll fluorescence analysis [J]. Sugarcane and Canesugar, 2023, 52(4): 7-14.

[23]安东升,聂虎子,刘洋,等.甘蔗高光效新品种筛选与光合潜力分析[J].热带作物学报,2024,45(3):495-502.
An D S, Nie H Z, Liu Y, et al. Screening of new sugarcane varieties with high light efficiency and photosynthetic potential analysis[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2024, 45(3): 495-502.

[24]周锦业,官国栋,林宇,等. 东南沿海不同相思树种叶绿素荧光特性的季相变化[J].西南林业大学学报,2014,34(1):21-26.
Zhou J Y, Guan G D, Lin Y, et al. Seasonal variation of chlorophyll fluorescence parameters of different species from genus *Acacia* in southeast coastal area [J]. Journal of Southwest Forestry University, 2014,34(1): 21-26.

[25]Bolhàr-Nordenkampf H R, Öquist G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research[M]//Photosynthesis and Production in a Changing Environment. Dordrecht: Springer Netherlands, 1993: 193-206.

[26]Friedl C, Fedorov D G, Renger T. Towards a quantitative description of excitonic couplings in photosynthetic pigment-protein complexes: quantum chemistry driven multiscale approaches[J]. Physical Chemistry Chemical Physics, 2022, 24(8): 5014-5038.

[27]Arief M A A, Kim H, Kurniawan H, et al. Chlorophyll fluorescence imaging for early detection of drought and heat stress in strawberry plants[J]. Plants, 2023, 12(6): 1387.

[28]万绵洁.砂仁叶油化学成分分析及初步药理研究[D].广州:广州中医药大学,2017.
Wan M J. Preliminary study on the pharmacological activities of *Amomum villosum* leaf oil [D]. Guangzhou: Guangzhou University of Chinese Medicine, 2017.

(编辑:郭玥微)