

砂仁叶片光破坏的防御

冯玉龙^{1,2} 冯志立¹ 曹坤芳¹

(¹中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; ²河北大学生命科学学院, 保定 071002)

摘要: 报告了生长于热带林窗向阳处砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化, 及阻止卷叶和用二硫苏糖醇 (DTT) 处理对它的影响。受强光照射, 砂仁叶片迅速卷起。在雾天上午光强还相当弱(低于 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 时, 砂仁叶片就发生光抑制, 中午最重, 下午当光强减弱时, 光抑制逐渐得到缓解。其热耗散 (q_N 、NPQ) 随光强的升高而增加, 且下午仍在缓慢增加。阻止卷叶使强光下砂仁叶片光抑制加剧, F_0 、NPQ 升高。DTT 处理也使光抑制加剧, F_0 升高, 且使 PSII 反应中心发生可逆失活。夜间 23:00 各处理的荧光参数基本恢复。卷叶、叶黄素循环和 PSII 可逆失活 3 种保护机制在同种植物中依次启动的现象尚属少见。

关键词: 叶绿素荧光, 光抑制, 叶黄素循环, 卷叶, PSII 反应中心可逆失活, 砂仁
学科分类号: Q945

砂仁 (*Amomum villosum* Lour.) 属姜科多年生草本植物, 是重要的药材。环境因子对砂仁的影响已有一些研究, 但有关光对砂仁影响的报告不多, 只涉及到光对砂仁生长和产量的影响, 且结论也不一致 (郭本森等 1980, 韩德聪和黄庆昌 1984)。在热带地区砂仁作为经济植物人工栽培于林下, 在西双版纳最适种于热带雨林下。种植时盲目地疏去部分上层乔木, 不仅影响了热带雨林的群落结构和功能的正常发挥 (苏文华等 1997), 也使得砂仁经常处于强光胁迫状态。强光下生长迅速的植物也利用不了叶片吸收光能的一半 (Björkman 和 Demmig Adams 1993), 对大多数植物来说, 一般为 10% (Demmig-Adams 等 1995)。以单位干重或单位氮计阴生植物捕光能力强, 光合作用利用光能的能力弱 (Long 等 1994), 因此对强光更敏感, 有必要从生理上进一步研究光对砂仁的影响。初步研究结果表明, 弱光 ($50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下砂仁叶片即出现光合作用光抑制, 但在不同的光强下砂仁叶片光合机构均未受到破坏 (冯志立等 2001), 表明喜阴的砂仁叶片通过某种方式耗散掉了过剩的光能。有关阴生植物防止光氧化破坏的机制尚缺乏报告。本文利用氧电极和叶绿素荧光仪进一步研究砂仁光破坏的防御机制, 发现砂仁依次通过卷叶、叶黄素循环和反应中心可逆失活三种方式耗散过剩光能使光合机构免于破坏。

1 材料与方法

1.1 自然概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园内进行。该园位于 $21^{\circ}56' \text{N}$, $101^{\circ}15' \text{E}$, 海拔约 600 m, 属北热带季风气候, 年平均降雨量为 1 557 mm, 年平均气温 21.5°C 。11 月份 (实验期间) 平均温度为 19.2°C , 月均日最高温 26.7°C , 月均日最低温 16.6°C , 月均相对湿度 89%。土层深厚, 土壤为砖红壤, 水分充足, 中午叶片相对含水量也在 90% 以上。研究期间, 上午都是阴、多雾天气, 一般 11:00 以后才能见到太阳。

1.2 试验材料与处理

以生长于由羯布罗香 (*Dipterocarpus tubinatus* Gaertn. f)、坡垒 (*Hopea* sp.)、印度栲 (*Castanopsis indica* (Roxb.) A. DC.)、云南樟 (*Cinnamomum glanduliferum* (Wall.) Nees)、石栎 (*Lithocarpus* sp.) 等树种组成的人工群落 (上层树高约 25 m) 中 15 年以上的砂仁 (*Amomum villosum* Lour.) 为材料。试验材料生长于直径约 25 m 的林窗北侧, 一天中大部分时间内处于散射光下, 只有约 11:30~13:30 才能得到直射光 (图 1)。用 4 根牙签轻轻夹住砂仁叶片两端阻止卷叶。早 7:00 取生长一致, 并有 10 片以上的成熟叶片的砂仁 12 株, 在水中剪去一段茎, 6 株插入蒸馏水中作对照, 另外 6 株插入 10 mmol/L 的 DTT (二硫苏糖醇, 叶黄素循环抑制剂) 溶液中作为处理, 弱光 (日光的 40%, 日光强见图 1) 下 3 h, 使叶片吸入 DTT。之后处理植株也插入蒸馏水中, 与对照株一同移到全光处。测定期间植株切口一直在水中, 以免发生水分胁迫。测定时选砂仁剑形叶中部主脉左侧为测定部位, 进行定时定位连续监测, 叶片沿主脉两侧合拢 (卷曲) 后仍以该处为测定部位。

1.3 试验方法

用 LeafLab2 叶圆片氧电极 (LD2/3 Leaf Disc Electrode Unit, 英国 Hansatech 公司) 于 9:00 和 14:00 测定离体叶片的放氧速率。为保证羧化系统充分运行, 排除气孔及光呼吸对光合放氧表观量子

2001-03-06 收到, 2001-08-13 接受。

中国科学院“百人计划”资助项目部分研究内容。

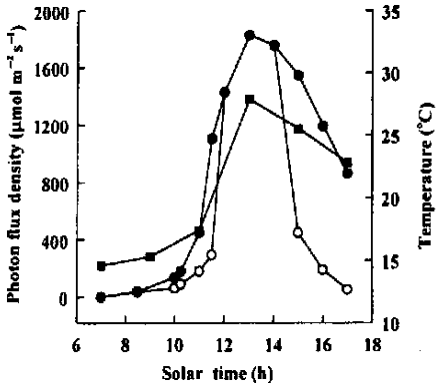


图 1 太阳光强(●)和叶片上方光强(○)及气温(■)
Fig 1 Light intensity in open site(○), and that over leaves (●) and air temperature(■) of a typical day in November

效率的影响, 氧电极叶室内 CO₂ 浓度约为 50 000 μl/L, 叶室温度为 (25 ± 1) °C。仪器自动测定系列光强下的放氧速率, 然后对低光强下的叶片放氧速率进行直线回归, 求得光合放氧表观量子效率。用脉冲调制荧光仪 FMS2(英国 Hansatech 公司)测定叶绿素荧光。叶片暗适应 15 min 后用弱测量光测定初始荧光(F_0), 随后给一个强闪光(5 000 μmol m⁻² s⁻¹, 脉冲时间 0.7 s)测得最大荧光(F_m), 当荧光产量从 F_m 快降回到 F_0 时(5 s), 打开作用光(400 μmol m⁻² s⁻¹), 当荧光恒定时(150 s), 测得

稳态荧光(F_s); 加上一个强闪光(5 000 μmol m⁻² s⁻¹, 脉冲时间 0.7 s)后荧光上升到能化类囊体最大荧光(F'_m); 关闭作用光使叶片暗适应 3 s 后, 打开远红光, 5 s 后测得能化类囊体最小荧光(F'_0)。按照以上测量步骤编程后, 测得以下参数: 可变荧光(F_v) = $F_m - F_0$ 、光系统 II(PSII) 最大光能转换效率(F_v/F_m)、PSII 有效光能转换效率(F'_v/F'_m)、光化学猝灭系数(q_p) = ($F'_m - F_s$) / ($F'_m - F_0$) (Schreiber 等 1986)、非光化学猝灭系数(q_N) = ($F_m - F'_m$) / ($F_m - F_0$) (Schreiber 等 1986) 和由 Stern Volmer 方程推算出的非光化学猝灭系数(NPQ) = ($F_m - F'_m$) / F'_m (Bilger 和 Björkman 1990)。非光化学猝灭的快组分($q_{E\text{ fast}}$)、慢组分($q_{E\text{ slow}}$) 按 Demmig 和 Winter(1988) 的方法计算。每个试验重复 3 次。测定时间在 2000 年 11 月 4 ~ 18 日 6 30~ 17: 30。

2 结果

2.1 砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化

砂仁叶片叶绿素荧光参数具有明显的日变化(图2)。黎明砂仁叶片最大荧光(F_m)、可变荧光

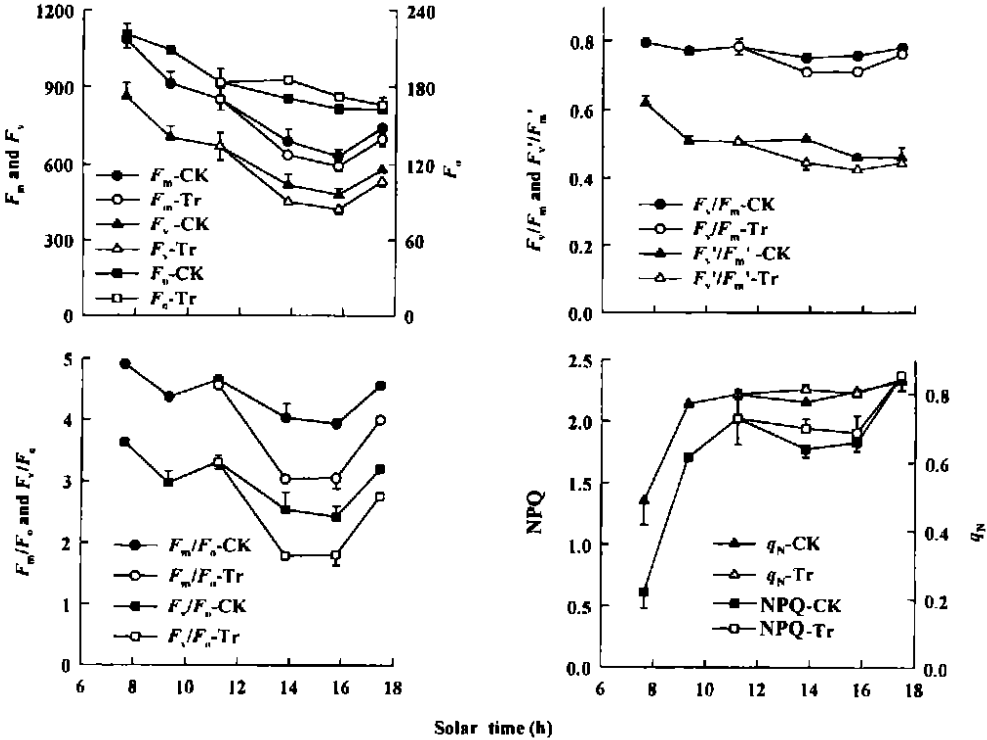


图 2 砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化及阻止卷叶对其影响
Fig. 2 Diurnal changes in value of chlorophyll fluorescence parameters and the effects of preventing rolling on them in leaves of *A momum villosum* Lour.

Each value in this and the following figures is the mean ± SE of 3 separate experiments.

(F_v)、光系统 II (PSII) 最大光能转换效率 (F_v/F_m)、PSII 有效光能转换效率 (F_v'/F_m') 及最大荧光与初始荧光之比 (F_m/F_o) 和 PSII 潜在活性 (F_v/F_o) 最高, 随光强的升高, 上述参数均降低, 下午光最强时降到最低点, 之后随光强的减弱缓慢回升, 但 17:00 光照强度较弱时仍未恢复到天亮前的水平。与上述参数不同, 随时间的推移初始荧光 (F_o) 一直在降低。黎明砂仁叶片非光化学猝灭系数 (q_N) 和由 Stern-Volmer 方程推算出的非光化学猝灭系数 (NPQ) 最低, 7:00~9:00 q_N 和 NPQ 升高较快, 之后升高速率减慢, 17:00 最高。

随光强的变化, 砂仁叶片叶绿素荧光非光化学猝灭的快组分 ($q_{E\text{-}fast}$) 和慢组分 ($q_{E\text{-}slow}$) 也在变化 (图 3)。上午光较弱时 $q_{E\text{-}fast}$ 和 $q_{E\text{-}slow}$ 最低, 中午光强时升高, 下午随光强的减弱 $q_{E\text{-}fast}$ 降低, 而 $q_{E\text{-}slow}$ 继续升高。相比之下, $q_{E\text{-}slow}$ 的日变化更明显。

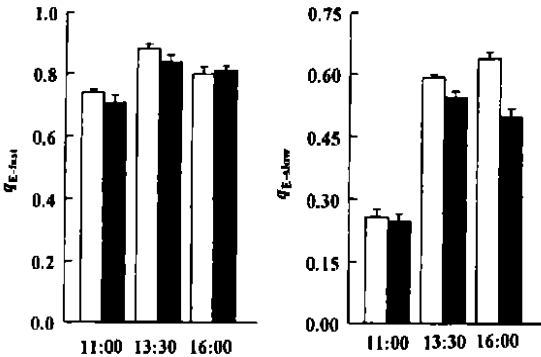


图 3 砂仁叶片 $q_{E\text{-}fast}$ 和 $q_{E\text{-}slow}$ 的日变化及 DTT 对其影响
Fig. 3 Diurnal changes in $q_{E\text{-}fast}$ and $q_{E\text{-}slow}$ and the effects of DTT on them in leaves of *Amomum villosum* Lour.
The blank bars are CK, the filled bars are DTT treatment. $q_{E\text{-}fast}$ values between CK and DTT treatment were not significantly different all the time; while $q_{E\text{-}slow}$ values were significantly different at $P < 0.05$ level except those at 11:00.

2.2 阻止卷叶对砂仁叶片叶绿素荧光参数的影响

砂仁具有在强光下卷叶的特性, 卷叶方式是叶片沿主脉合拢, 成筒状。由于上层树冠和天气的影响, 试验中砂仁叶片一般上午 11:30 后才能得到直射光, 并开始卷叶。人为阻止卷叶后砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化与卷叶对照的趋势相似 (图 2), 但阻止卷叶的叶片受强光胁迫后 F_m 、 F_v 、 F_m/F_o 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 降低, F_o 、 q_N 、NPQ 升高。另外 2 次实验的结果亦如此 (结果未列出)。

人为阻止卷叶也影响了砂仁叶片光合放氧表观量子效率。9:00 砂仁叶片的光合放氧表观量子效率为 $0.0113 \text{ mol O}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$, 14:00 卷叶对照为 $0.0087 \text{ mol O}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$, 是上午 9:00 的 77.1%; 而阻止卷叶的为 $0.0056 \text{ mol O}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$, 仅为上午 9:00 的 50.2%, 为卷叶对照的 65.1%。

2.3 DTT 对砂仁叶片叶绿素荧光参数的影响
中午强光时无论卷叶与否, DTT 处理均使砂仁叶片 F_v/F_m 降低, F_o 升高 (图 4), 非光化学猝灭系数降低, 其中快组分降低较少, 慢组分降低较多 (图 3)。

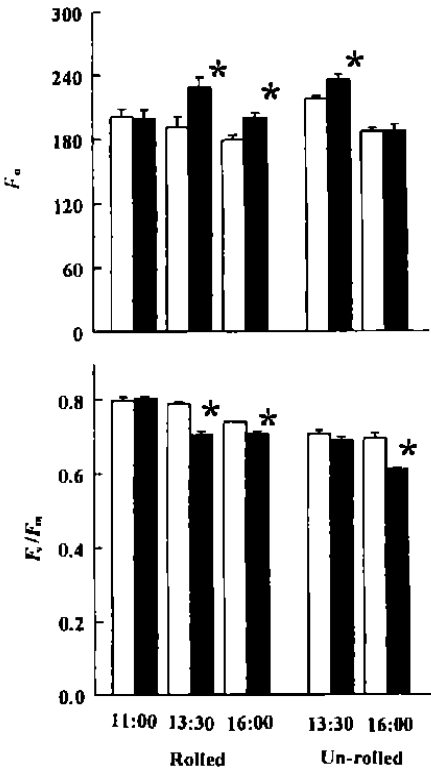


图 4 DTT 对砂仁叶片叶绿素荧光参数的影响
Fig. 4 The effects of DTT on chlorophyll fluorescence parameters in *Amomum villosum* Lour.
The blank bar is CK, the filled bar is DTT treatment. * indicating significant difference between CK and DTT treatment at the level of $P < 0.05$.

2.4 砂仁叶片叶绿素荧光参数的恢复

晚上 23:00 的测定结果表明, 砂仁叶片的叶绿素荧光参数已基本恢复到黎明时的水平, 各处理间的差异也基本消失 (表 1)。

表 1 砂仁叶片叶绿素荧光参数恢复后的数值(23:00 测定)

Table 1 The recovery values of chlorophyll fluorescence parameters as measured at 23:00 in *Alpinia villosa* Lour.

Treatment	F_o	F_m	F_v	F_v / F_m	F_v' / F_m'
CK (dawn)	175.54 ± 6.81	1072.54 ± 29.94	906.99 ± 33.23	0.8453 ± 0.0080	0.6364 ± 0.0081
Rolled	162.67 ± 7.54	1070.33 ± 37.97	907.67 ± 31.28	0.8480 ± 0.0032	0.6447 ± 0.0198
Unrolled	170.00 ± 1.53	1111.00 ± 17.10	941.00 ± 16.07	0.8470 ± 0.0015	0.6307 ± 0.0450
Rolled+ DTT	165.33 ± 5.18	1037.67 ± 34.69	872.33 ± 31.99	0.8407 ± 0.0048	0.6127 ± 0.0166
Unrolled+ DTT	174.67 ± 9.39	1064.33 ± 19.06	889.67 ± 25.46	0.8357 ± 0.0108	0.5987 ± 0.0506

Entries are means ± SE (n = 3); the same parameters between different treatments were not significantly different (P > 0.05).

3 讨论

强光下过剩光能必须耗散掉, 否则光合器官就要受到损伤 (Demmig-Adams 和 Adams 1992)。本研究表明, 砂仁叶片对光破坏的防御机制主要有: 卷起减少光能吸收、叶黄素循环、PSII 反应中心可逆失活。热耗散可以防御光抑制的破坏 (Xu 和 Shen 1997, Krause 1988), 热耗散的程度通常可用荧光的非光化学猝灭来检测 (Hartel 和 Lokstein 1995, Long 等 1994, Horton 等 1994, Demmig-Adams 和 Adams 1992, Krause 和 Weis 1991)。热耗散的增加依赖于跨类囊体膜的 ΔpH 增高和叶黄素循环 (Horton 等 1994)。NPQ 与玉米黄素的含量密切相关 (许长成等 1998, 贺继临等 1998, Eickmeier 等 1993)。清晨砂仁叶片 q_N 和 NPQ 最低, 随光强的增高, q_N 、NPQ 升高, 下午光强减弱后, 它们也不降低, 应保持在较高水平 (图 2)。表明一天当中砂仁叶片通过热耗散消耗掉的光能逐渐增加, 防止了光合机构的破坏。经叶黄素循环抑制剂 DTT (Bilger 和 Björkman 1990) 处理后, 砂仁叶片 F_v / F_m 降低 (图 4), 光抑制加剧, 这进一步证实叶黄素循环对砂仁光合机构具有保护作用。根据暗弛豫半时间长短, Demmig 和 Winter (1988) 把叶绿素荧光非光化学猝灭 q_E 分成 q_{E-fast} 和 q_{E-slow} 两个组分, 前者是依赖于 ΔpH 的非辐射能量耗散, 后者主要是依赖于叶黄素循环的非辐射能量耗散。随着光强的增高, 砂仁叶片 q_{E-fast} 和 q_{E-slow} 均升高, 前者升高较少, 并于 13:30 达最大后略有降低; 后者升高较多, 并一直在增加 (图 3), 表明砂仁叶片依赖于 ΔpH 和叶黄素循环的非辐射能量耗散均在运行, 但依赖于叶黄素循环的非辐射能量耗散起主要作用。研究表明自然条件下的光抑制是非辐射能耗散增加的结果 (Hong 和 Xu 1997, 许大全和沈允钢 1997, Xu 和 Wu 1996)。

直射光下砂仁叶片快速卷起, 这是避免强光直射, 减少光能吸收的避光性运动 (paraheliotropic

movement), 亦是对光合机构的保护机制之一 (Björkman 和 Demmig-Adams 1993)。卷叶被阻止时强光下砂仁叶片 F_m 、 F_v 、 F_v / F_m 、 F_v' / F_m' 降低 (图 2 和 4), 光抑制加剧。不卷叶时尽管有非辐射能量耗散的增加 (图 2), 但还是耗散不掉强光直射时叶片所吸收的过剩光能, 光合机构不可避免地受到更大的影响, F_m / F_o 和 F_v / F_o 降低及 F_o 升高即是证据。Kao 和 Forseth (1992) 报告阻止叶片运动可加剧水分胁迫时大豆叶片光合作用的光抑制。He 等 (1996)、Ishida 等 (1999) 亦证明叶片运动可缓解热带植物光抑制。但对叶片运动的功能也有不同的解释 (Gamon 和 Pearcy 1989)。

F_o 的变化受多种因素的影响, 叶黄素循环使其降低 (Krause 1988, Rintamäki 等 1994), PSII 反应中心的可逆失活或破坏使其升高 (Chow 1994, Demmig-Adams 和 Adams 1992, Kirilovsky 等 1990)。一些学者用 PSII 反应中心的可逆失活解释 F_o 的增加 (Xu 和 Wu 1996, Krause 和 Weis 1991, Kirilovsky 等 1990)。Xu 和 Wu (1996) 认为当影响 F_o 的多种因素同时存在时, F_o 的变化方向取决于占优势的因素。图 2 表明砂仁叶片接受阳光直射之前 (11:10) F_o 为 183.5, 阳光直射约 2.7 h 后 (13:50) 卷叶对照叶片的 F_o 降低, 这是叶黄素循环运行的结果; 阻止卷叶处理叶片的 F_o 略升高, 但明显高于卷叶对照。强光下阻止卷叶叶片的热耗散并没有受到影响, 反而有所增加 (q_N 、NPQ 升高)。如无其它过程影响, F_o 的变化应与卷叶对照相似, 低于阳光直射前的值。 F_o 不降低反而升高表明阳光直射条件下砂仁叶片发生了 PSII 反应中心可逆失活或破坏。不论卷叶与否 DTT 处理抑制叶黄素循环均使强光下 (13:50) 砂仁叶片光抑制加剧, F_o 明显升高 (图 4), PSII 反应中心可逆失活或破坏更明显。不同光强下砂仁叶片均未发生光破坏 (冯志立等 2001), 阻止卷叶或 DTT 处理也没有引起 PSII 反应中心的破坏。强光下 (13:50) q_P 并未降低 (结果未列出) 证明了这一点。16:00 砂

仁叶片光抑制便有缓解(图 1 和 4), 23:00 光抑制已基本恢复(表 1)亦是一个佐证。在不卷叶和 DTT 复合作用下, PSII 反应中心可逆失活现象更明显, 光抑制的恢复也更慢(图 4), 但 23:00 也能基本恢复。进一步证明叶黄素循环和卷叶确是砂仁防御光破坏的机制。可见, 阻止卷叶或 DTT 处理时 F_0 的升高是 PSII 反应中心可逆失活造成的。失活而未被破坏的 PSII 反应中心可作为激发能的猝灭器而耗散掉多余的光能(Critchley 和 Russell 1994), 从而保护相邻而又相连接的反应中心免遭光破坏, 可能是 PSII 功能“下调”以避免反应中心过度破坏的结果(Chow 1994, Krause 和 Weis 1991)。正常生长的叶片有 20% ~ 30% 失活的 PSII 反应中心。Anderson 和 Aro(1994)认为失活的反应中心滞留于类囊体的垛叠区是阴生植物主要的保护机制。关于失活的或功能下调的 PSII 反应中心的性质及其将激发能变成热能耗散掉的机理还有待阐明。

没有其它胁迫因子存在的自然条件下, 砂仁叶片光合作用的光抑制普遍发生, 并且在很低的光强($100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下即可发生, 这种光抑制是砂仁避免强光损伤的保护性机制, 而非光破坏的结果。弱光下砂仁叶片通过依赖于叶黄素循环和跨类囊体膜的 ΔpH 的热耗散消耗掉过剩光能, 保护光合机构免于光破坏; 强光下在热耗散继续加强的同时, 砂仁叶片主动卷曲(叶片相对含水量仍在 90% 以上)减少光能的吸收; 如仍有过剩光能(阻止卷叶、DTT 处理), PSII 反应中心可逆失活进一步耗散过剩光能。这些机制有效地耗散了过剩光能, 保证了光合机构不被破坏。

参 考 文 献

- Anderson JM, Aro EM(1994). Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: a hypothesis. *Photosyn Res*, **41**: 315 ~ 326
- Bilger W, Björkman O(1990). Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosyn Res*, **25**: 173 ~ 185
- Björkman O, Demmig-Adams B(1993). Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze ED, Caldwell MM (eds). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer Verlag, 17 ~ 47
- Chow WS(1994). Photoprotection and photoinhibitory damage. *Adv Mol Cell Biol*, **10**: 315 ~ 326
- Critchley C, Russell AW(1994). Photoinhibition of photosynthesis *in vivo*: The role of protein turnover in photosystem II. *Physiol Plant*, **92**: 188 ~ 196
- Demmig B, Winter K(1988). Characterization of three components of non-photochemical fluorescence quenching and their response to photoinhibition. *Aust J Plant Physiol*, **15**: 163 ~ 177
- Demmig-Adams B, Adams WW III(1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **43**: 599 ~ 626
- Demmig-Adams B, Adams WW III, Logan BA, Verhoeven AS(1995). Xanthophyll cycle dependent energy dissipation and flexible PSII efficiency in plants acclimated to light stress. *Aust J Physiol*, **22**: 261 ~ 276
- Eickmeier WG, Casper C, Osmond CB(1993). Chlorophyll fluorescence in the resurrection plants *Selaginella lepidophylla*(Hook & Grev) spring during high light and desiccation stress, and evidence for zeaxanthin associated photoprotection. *Planta*, **189**: 30 ~ 38
- Feng ZL(冯志立), Feng YL(冯玉龙), Cao KF(曹坤芳)(2001). Effects of light on photoinhibition of photosynthesis and thermal dissipation in *Amomum villosum* Lour. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), 已接受(in Chinese)
- Gamon JA, Pearcy RW(1989). Leaf movements, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia*, **79**: 475 ~ 481
- Guo BS(郭本森), Chen YW(陈耀武), Wang WF(汪婉芳)(1980). Preliminary studies on the flowering habit and fruit setting of *Amomum villosum* var. *xanthioides* and *A. villosum*. *Acta Bot Yunnanica* (云南植物研究), **2**: 459 ~ 467(in Chinese)
- Han DC(韩德聪), Huang QC(黄庆昌)(1984). The effect of different shading environments on water status and yield in *Amomum villosum* Lour. *J Zhongshan Univ* (中山大学学报), (3): 10 ~ 15(in Chinese)
- Hartel H, Lokstein H(1995). Relationship between quenching of maximum and dark level chlorophyll fluorescence *in vivo*: dependence on photosystem II antenna size. *Biochim Biophys Acta*, **1228**: 91 ~ 94
- He J, Chee CW, Goh CJ(1996). 'Photoinhibition' of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. *Plant Cell Environ*, **19**: 1238 ~ 1248
- He JL(贺继临), Sun GC(孙谷畴), Liu HX(刘鸿先)(1998). The reaction to excess direct light of winter wheat cultivars with different drought resistant characteristics. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **34**: 356 ~ 359(in Chinese)
- Hong SS(洪双松), Xu DQ(许大全)(1997). Difference in response of chlorophyll fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves. *Chin Sci Bull* (科学通报), **42**(8): 684 ~ 688(in Chinese)
- Horton P, Ruban AV, Walters RG(1994). Regulation of light harvesting in green plants: indication by nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol*, **106**: 415 ~ 420
- Ishida A, Toma T, Marjenah(1999). Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. *Tree Physiol*, **19**: 117 ~ 124

- Kao W Y, Forseth IN(1992). Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. *Plant Cell Environ*, **15**: 703 ~ 710
- Kirilovsky D, Vernotte C, Etienne AL(1990). Protection from photoinhibition by low temperature in *Synechocystis* 6714 and in *Chlamydomonas reinhardtii*: Detection of an intermediary state. *Biochemistry*, **29**: 8100 ~ 8106
- Krause GH(1988). Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol Plant*, **74**: 566 ~ 574
- Krause GH, Weis E(1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **42**: 313 ~ 349
- Long SP, Humphries S, Folkowski PG(1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **45**: 633 ~ 662
- Rintamäki E, Salo R, Aro EM(1994). Rapid turnover of the D1 reaction center protein of photosystem II as a protection mechanism against photoinhibition in a moss. *Ceratodon purpureus* (He dw) Brid. *Planta*, **193**: 520 ~ 529
- Schreiber U, Schliwa U, Bilger W(1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosyn Res*, **10**: 51 ~ 62
- Su WH(苏文华), Wang BR(王宝荣), Yan HZ(闫海忠) (1997). Influence of planting amomum on tropical ravine rain forest community. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **8**: 71 ~ 74(in Chinese)
- Xu CC(许长城), Zhao SJ(赵世杰), Fan JL(樊继莲), Meng QW(孟庆伟), Zou Q(邹琦) (1998). Protection against photodamage in soybean and maize leaves subjected to soil drought stress. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **24**: 17 ~ 23 (in Chinese)
- Xu DQ, Wu S(1996). Three phases of dark recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. *Photosynthetica*, **32**: 417 ~ 423
- Xu DQ, Shen YG(1997). Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **23**: 410 ~ 416

The Protection Against Photodamage in *Amomum villosum* Lour.

FENG Yurong^{1,2} FENG Zhi Li¹ CAO Kun Fang¹

(¹ Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223; ² College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002)

Abstract: *Amomum villosum* Lour. (Zingeraaceae) is a perennial herb that occurs in the understory of tropical and subtropical forests, and is an important medical plant. Its leaves naturally roll up upon exposure to bright sun. Its diurnal changes in fluorescence parameters were measured with a Hansatech Modulated Fluorometer (FMS2) under natural, preventing leaves from rolling and DTT (an inhibitor of xanthophyll cycle) treatment conditions in order to explore the protective strategy against photodamage. During the study period, it was foggy or overcast from midnight till 11:30 am of next day and clear later; the plants were subject to sufficient moisture. The results showed that photoinhibition of *A. villosum* leaves occurred already in the foggy morning when the light intensity was lower than the photosynthetic light saturation point. The photoinhibition was accelerated with increase of incident light intensity, and recovery from it was in process gradually in the afternoon when

light intensity decreased (Figs. 1, 2). In accordance, the non-photochemical quenching rate was increased with an increase of incident light intensity. Preventing leaves from rolling accelerated photoinhibition (Figs. 1, 4). DTT treatment resulted in severer photoinhibition and reversible inactivation of photosystem two's (PSII) reaction center (Fig. 4). Inactivated PSII may quench additional excessive absorbed light energy and down regulated its function so as to prevent it from photodamage. The fluorescence parameters under all above experimental conditions recovered nearly to the predawn levels at 23:00 (Table 1). This study reveals that leaf rolling, xanthophyll cycle and reversible inactivation of PSII are effective mechanisms for the protection against photodamage of photosynthetic apparatus of *A. villosum*. The three mechanisms start to function in sequence with increase of light stress.

Key words: chlorophyll fluorescence, photoinhibition of photosynthesis, xanthophyll cycle, leaf rolling, reversible inactivation of PSII reaction center, *Amomum villosum* Lour.