

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

梁红柱^{1,2}, 窦德泉³, 冯玉龙^{1,2*}

(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;

3. 北京农学院园林系, 北京 102206)

摘要: 于雾凉季和雨季研究了自然条件下透光率不同的 3 块雨林样地下砂仁叶片光合参数和叶绿素荧光参数的日变化。结果表明: (1) 砂仁叶片净光合速率(P_n) 与叶表光量子通量密度(PFD) 和气孔导度(G_s) 呈正相关, 与胞间 CO_2 浓度呈负相关, PFD 是影响 P_n 的主导因素。雾凉季砂仁叶片 P_n 和 G_s 及其日变幅均低于雨季, 相同光强下雾凉季 P_n 及表观光能和 CO_2 利用效率也低于雨季, 这与雾凉季的光强和温度较低有关。(2) 随日间光强的增加光系统 最大光能转换效率(F_v/F_m)、光系统 光能捕获效率(F_v/F_m) 和电子传递量子效率(Φ_{PS}) 下降, 非光化学猝灭系数(NPQ) 和电子传递速率则上升, 黄昏各参数都能恢复到黎明时的水平。表明随光强的增加, 砂仁热耗散增多, 日间光抑制加重, 这种光抑制是光合功能下调的保护性反应而非光破坏。(3) F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 与 PFD 呈负相关, NPQ 与 PFD 呈正相关。相同光强下雾凉季 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 低于、 NPQ 则高于雨季, 这与雾凉季 P_n 较低有关。(4) 随栽培时间的延长砂仁衰老和产量降低均不明显, 砂仁的产量随生长环境光强的增加而呈升高趋势。各季节不同光强下生长的砂仁在午间高光强时均未发生光合机构的破坏, 且随光强的升高其 P_n 呈上升趋势, 说明砂仁具有适应更高光强并获得高产的潜力。

关键词: 光合作用; 叶绿素荧光; 日变化; 季节变化; 产量; 砂仁

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

LIANG Hong-Zhu^{1,2}, DOU De-Quan³, FENG Yu-Long^{1,2*} (1. Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China; 3. Beijing Agricultural College, Beijing 102206, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1421~1429.

Abstract: *Amomum villosum* Lour. (Zingeraee) is a perennial herb that occurs in the understory of tropical and subtropical forests, and is an important medicinal plant. *A. villosum*, native to Guangdong province, was introduced intentionally to Xishuangbanna, Yunnan province in 1963, and was planted under tropical rainforest. Farmers often thinned out some (5% ~ 85%) canopy trees when they grew this plant for commercial purpose in the primary forests. Consequently biodiversity of these forests decreased, and *A. villosum* fruit yield was low and changed greatly among fields and years due to the crude cultivation method. To improve its yield and to protect rainforest biodiversity we should know the light regimes that are suitable to *A. villosum* growth. Furthermore, we want to know how *A. villosum* acclimates to high light environment. In this study the diurnal and seasonal changes of photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters were studied in *A. villosum* grown

基金项目: 中国科学院“西部之光”人才培养计划资助项目; 中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX1-SW-13-0X-0X)

收稿日期: 2004-02-23; 修订日期: 2004-05-20

作者简介: 梁红柱(1970~), 河北人, 硕士生, 主要从事植物生理生态学。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

Foundation item: Project of Distinguished Scientists in the West from Chinese Academy of Sciences, and Key Project of Knowledge Innovation Engineering of Chinese Academy of Sciences(No. KSCX1-SW-13-0X-0X)

Received date: 2004-02-23; **Accepted date:** 2004-05-20

Biography: LIANG Hong-Zhu, Master candidate, mainly engaged in plant ecophysiology.

under three experimental fields of tropical rainforest with different light regimes (41.8%, 28.8% and 53.3% sunlight, respectively).

The results showed that (1) in foggy and cool season most of single leaf net photosynthetic rate (P_n) diurnal changes exhibited mono-peak pattern, while in the rainy season most of them showed two-peak pattern with an obvious midday depression. The P_n , stomatal conductance (G_s), and their diurnal change extent were smaller in foggy and cool season than those in rainy season, which might be associated with low light and temperature in foggy and cool season. (2) P_n was correlated with photon flux density (PFD) and G_s significantly positively, but with intercellular CO_2 concentration negatively. While PFD was the dominant influencing factor of P_n . P_n , apparent light use efficiency and apparent CO_2 use efficiency of *A. villosum* were lower in foggy and cool season than those in rainy season. (3) With the diurnal light increase, photoinhibition of photosynthesis was intensified in *A. villosum* as indicated by the decrease of maximum efficiency of PS photochemistry (F_v/F_m), the excitation capture efficiency of PS (F_v/F_m), and quantum efficiency of PS (Φ_{PS}), whereas thermal dissipation increased as indicated by the increase of non-photochemical quenching (NPQ). This kind of photoinhibition did not result from photodamage, but was photoprotective reaction due to the down-regulation of photosynthetic function, because F_v/F_m , F_v/F_m and Φ_{PS} at dusk could be recovered to the levels at predawn. The diurnal change extent of chlorophyll fluorescence parameters were smaller in foggy and cool season than those in rainy season. (4) F_v/F_m , F_v/F_m and Φ_{PS} were correlated with light intensity negatively, whereas NPQ was correlated with light intensity positively. At the same light intensity F_v/F_m , F_v/F_m and Φ_{PS} were lower, whereas NPQ was higher in foggy and cool season than those in rainy season, which was associated with low P_n in foggy and cool season. (5) With the time increase of planting *A. villosum*, plant senescence, as indicated by the decrease of leaf chlorophyll content, was not always intensified, and fruit yield was not always decreased. The output of *A. villosum* increased with the light intensity of experimental field. Photodamage of photosynthetic apparatus was not found in *A. villosum* under different light regimes in this study. In addition, P_n increased with light intensity. All the results presented above indicated that *A. villosum* had potential capacity to grow and acquire high yield under higher light environment.

Key words: photosynthesis; chlorophyll fluorescence; diurnal changes, seasonal changes; yield, *Amomum villosum* Lour.
文章编号: 1000-0933(2004)07-1421-09 中图分类号: Q945.79 文献标识码: A

砂仁(*Amomum villosum* Lour.) 属姜科多年生常绿草本植物,喜湿耐阴,其果实可做药用和香料,是我国重点发展的“南药”。1963 年从广东引入西双版纳,并种植于热带湿性季节雨林林下,目前砂仁已占据了西双版纳地区大部分的湿性季节雨林林下空间,砂仁种植也已成为当地少数民族的重要经济产业。然而,近年发现砂仁种植对热带雨林生物多样性、群落结构和生产力等有明显的影响^[1,2],主要表现为:物种流失、群落结构变得简单以及环境恶化。因此从长远利益来看改变传统的砂仁栽培模式十分必要^[1,3]。光是重要的生态因子,植物适应光环境变化的能力很大程度上决定着它的分布模式和物种丰度^[4]。砂仁对光强的适应幅度较宽,在阴蔽度 15%~95%的林下都能生长^[5~7],甚至能在每天有 6 h 直射光的条件下生长并获得高产^[8]。砂仁可以在相对较强的光下生长,并非一定要栽培在热带雨林林下,人工林下种砂仁也有报道^[7,9]。天然分布于热带、亚热带林下的阴性砂仁是如何适应强光环境的值得研究。迄今为止自然条件下直接对热带季雨林下砂仁生理生态特性的研究还未见有报告,其研究结果对砂仁的科学种植有指导意义。本文以自然条件下生长于不同透光率的季节雨林下砂仁群落为材料,通过对其光合和叶绿素荧光参数的日变化的研究,探讨不同环境因子对砂仁生理指标及其产量的影响,旨在为砂仁栽培模式的转换及热带雨林生物资源的保护提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 自然概况和植物材料

试验样地位于云南省西双版纳傣族自治州勐仑自然保护区内(21°56'N, 101°15'E),距研究样地 5 km 处的气象观测资料显示,该保护区年平均降雨量为 1 557 mm,年平均气温 21.5℃,最热的 5 月份均温为 25.6℃,最冷的 1 月份均温为 15.5℃,相对湿度 86%。全年干湿季分明,雨季 5~10 月份降雨 1 293 mm,占年降雨的 83%;干季 11~翌年 4 月份(习惯上分为雾凉季 11~翌年 2 月份和干热季 3~4 月份)间降雨 264 mm,占年降雨量的 17%。雾凉季气温、尤其是日最低气温明显低于雨季,降雨明显少于雨季,雾凉季每天从午夜至次日中午都有雾,因此上午光线较弱,空气湿度与雨季相差不大(图 1)。

在勐仑(小腊公路)50~55 km 处选择生境条件基本一致的季节雨林林窗下砂仁群落 3 块,分别称之为样地 1(Rainforest experimental field 1, F1)、样地 2(F2)和样地 3(F3)(下文均以简写表示),雨季上层乔木透光率分别为 41.8%、28.8%和

53.3%, 砂仁栽培时间分别为 6_a、12_a 和 20_a。在 F1、F2 和 F3 内分别设 5 m × 5 m 样方 9 个、9 个和 25 个。样地海拔 650~850 m, 雨林群落年龄 100~120 a, 群落高度 40~45 m。下层砂仁密植, 郁闭度很高。

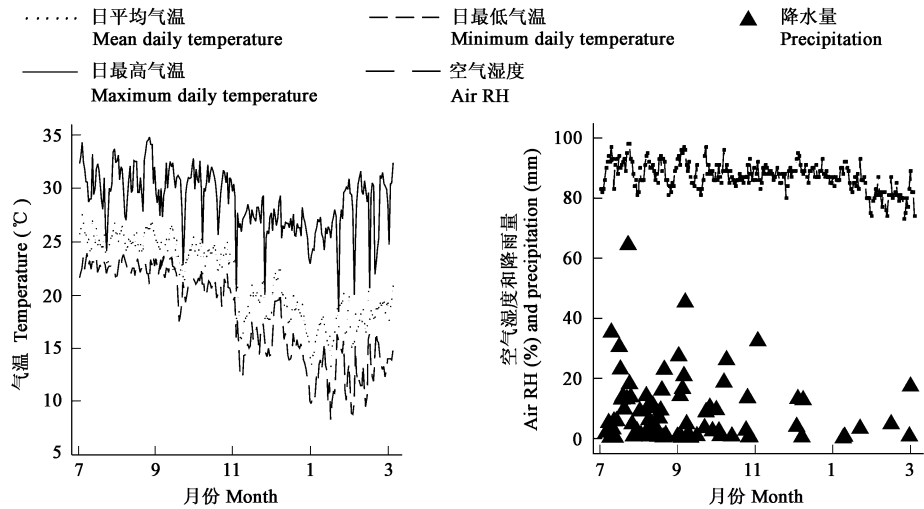


图1 空气温度、空气湿度和降雨量的季节变化

Fig. 1 The seasonal changes of air temperature, relative humidity, and precipitation

1.2 试验方法

1.2.1 光合参数测定 在雾凉季(12~翌年1月)和雨季(8~9月)分别选晴天用 Li-6400 便携式光合作用系统(LiCor, USA)测定 F3 砂仁叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶表温度(T_{leaf})和叶表光量子通量密度(PFD)等参数的日进程。测定从早上 8:00(西双版纳与北京约有 1.5 h 的时差)开始,雾凉季到 18:00 结束,雨季 19:00 结束,每隔 1~1.5 h 测定 1 次。测定时使用开放气路,空气流速为 0.5 L/min,每个点稳定 3min 后读数(5~6 个重复)。在 F3 随机选择 5 个样方,每个样方选择 2 棵植株,以每棵植株的第 4 或 5 片健康成熟的功能叶作为测试叶,分别挂牌标记,并用铅笔轻划一条线以保证叶室每次夹在同一位置,测定时保持叶片自然生长角度不变。

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定 分别在雾凉季(12~翌年1月)和雨季(8~9月)的晴天,用便携式调制荧光仪 FMS2 (Hansatech, 英国)测定 F1、F2 和 F3 砂仁叶片叶绿素荧光参数的日进程。测定从 7:00 开始,到 18:00 结束,每隔 1~1.5 h 测定 1 次。在叶片自然生长角度不变的情况下测定稳态荧光(F_s),同时记录叶表光强和叶温,随后加一个强闪光($6\,000\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,脉冲 0.8 s)测定光下最大荧光(F_m),关闭作用光 5 s 后暗 3 s,再打开远红光 5 s 后测定光下最小荧光(F_o)。叶片暗适应 15 min 后测定初始荧光(F_o),随后加一个强闪光($6\,000\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,脉冲 0.8 s)测定最大荧光(F_m)。计算如下参数:光系统 (PS) 最大光能转换效率(F_v/F_m)= $(F_m - F_o)/F_m$, PS 光能捕获效率(F_v/F_m)= $(F_m - F_o)/F_m$, PS 电子传递量子效率 $\phi_s = (F_m - F_s)/F_m$ [10],非光化学猝灭系数 $NPQ = (F_m - F_m)/F_m$ [11]。测定时分别在 F1、F2 和 F3 随机选择 5 个样方,每个样方测试植株和叶片的选择参见 1.2.1 部分。

1.2.3 光合色素含量的测定 用一定面积的打孔器在成熟叶片上避开主叶脉打下 5 个叶圆片,按 Lichtenthaler 和 Wellburn [12] 的方法测定叶绿素和类胡萝卜素的含量。

各参数均以平均值加减标准误表示,用 Sigmaplot 8.0 软件做各参数间相关图,并确认相关显著性,用 t -test 检验样地间砂仁叶绿素含量差异显著性, $P < 0.05$ 差异显著, $P < 0.01$ 差异极显著。

2 结果

2.1 雾凉季和雨季样地 3 砂仁叶片光合速率的日变化

雾凉季砂仁叶片净光合速率(P_n)及其日变化幅度均明显低于雨季(图 2a 和 c),这与雾凉季气温(图 1)、光强(图 2a 和 c,图 3a)和气孔导度(G_s) (图 2b 和 d) 较低有关,雾凉季叶片温度及其日变幅也明显低于雨季(结果未列出)。 P_n 的日变化与叶表光量子通量密度(PFD)和 G_s 日变化相似, P_n 与 PFD 和 G_s 均呈正相关(图 3a 和 b)。 G_s 的日变化和 PFD 日变化基本一致。雾凉季 C_i 较高,日变幅较小;雨季 C_i 日变化明显,上午持续降低,下午升高(图 2B 和 D)。两个季节 P_n 与 C_i 均呈负相关(图 3c)。相同 PFD 、 G_s 和 C_i 下,雨季 P_n 高于雾凉季,表明雨季砂仁叶片表观光能利用效率(Apparent light use efficiency, LUE_{app} , 等于 P_n/PFD) [13] 和表观 CO_2 利用效率(Apparent CO_2 use efficiency, CUE_{app} , 等于 P_n/C_i) 高于雾凉季。

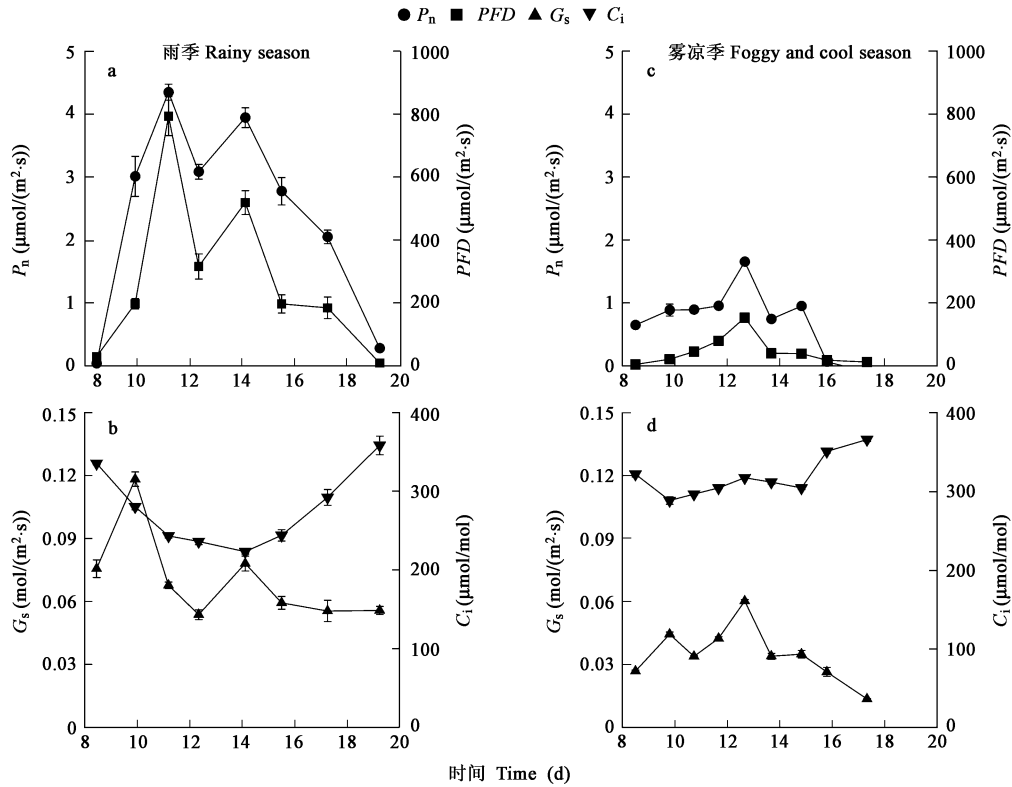


图2 雨季和雾凉季砂仁叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i) 和叶表光子通量密度(PFD) 的日变化(样地 3)
Fig.2 Diurnal changes in net photosynthetic rate(P_n), stomatal conductance(G_s), intercellular CO_2 concentration(C_i), and leaf surface photon flux density(PFD) of *A. villosum* in rainy and foggy and cool seasons (Experimental field 3)
20 个重复的平均值 \pm 标准误 Mean \pm SE of 20 independent experiments

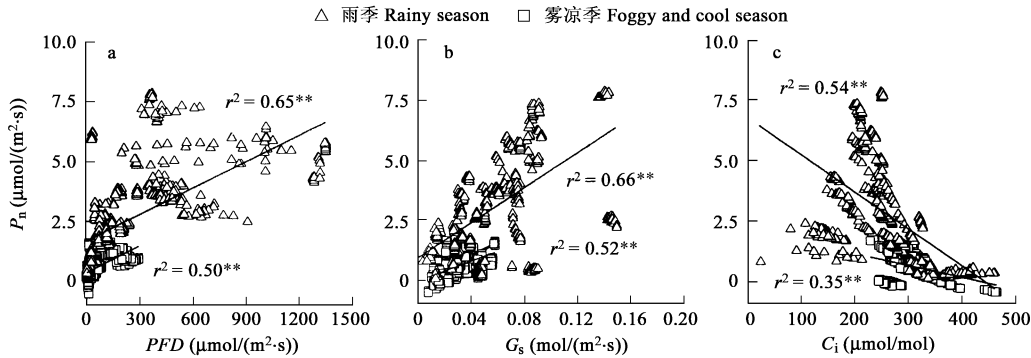


图3 砂仁叶片净光合速率(P_n)与叶表光子通量密度(PFD)、叶温(T_{leaf})、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i) 的相关性
Fig.3 The relationships between net photosynthetic rate(P_n) and leaf surface photon flux density(PFD), leaf temperature(T_{leaf}), stomatal conductance(G_s), and intercellular CO_2 concentration(C_i) in *Amomum villosum*
* 显著相关 significant correlation($P < 0.05$); * 极显著相关 highly significant correlation($P < 0.01$)

2.2 雾凉季和雨季样地 1、2 和样地 3 砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化

不同样地和同一样地不同季节砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化规律不同(图 4a~o)。黎明砂仁叶片的 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 最高,随日间光强的升高上述参数均降低,之后随日间光强的减弱回升,到黄昏(18:00~19:00)时基本都能恢复到黎明时的水平。与此相反,黎明砂仁叶片的 NPQ 和 ETR 最低,上午随日间光强升高而上升,随后又随光强减弱逐渐降低,这与一些文献报告是一致的^[4-6]。从不同样地来看,各荧光参数日变化幅度为 F3 > F1 和 F2;从不同季节来看,雨季各荧光参数的变化

幅度略大于雾凉季。这与样地间、季节间环境因子的差异有关,雨季叶表光强和温度均高于雾凉季;雾凉季、雨季 F3 的光强和温度及其日变化幅度都大于 F1 和 F2(数据未列出)。NPQ 日变化的幅度在各季节都表现为 F3 大于 F1 和 F2,说明生长在高光强下的砂仁热耗散多于低光强下,这与 Demmig-Adams 等^[17]和 Scholes 等^[14]的结果一致。

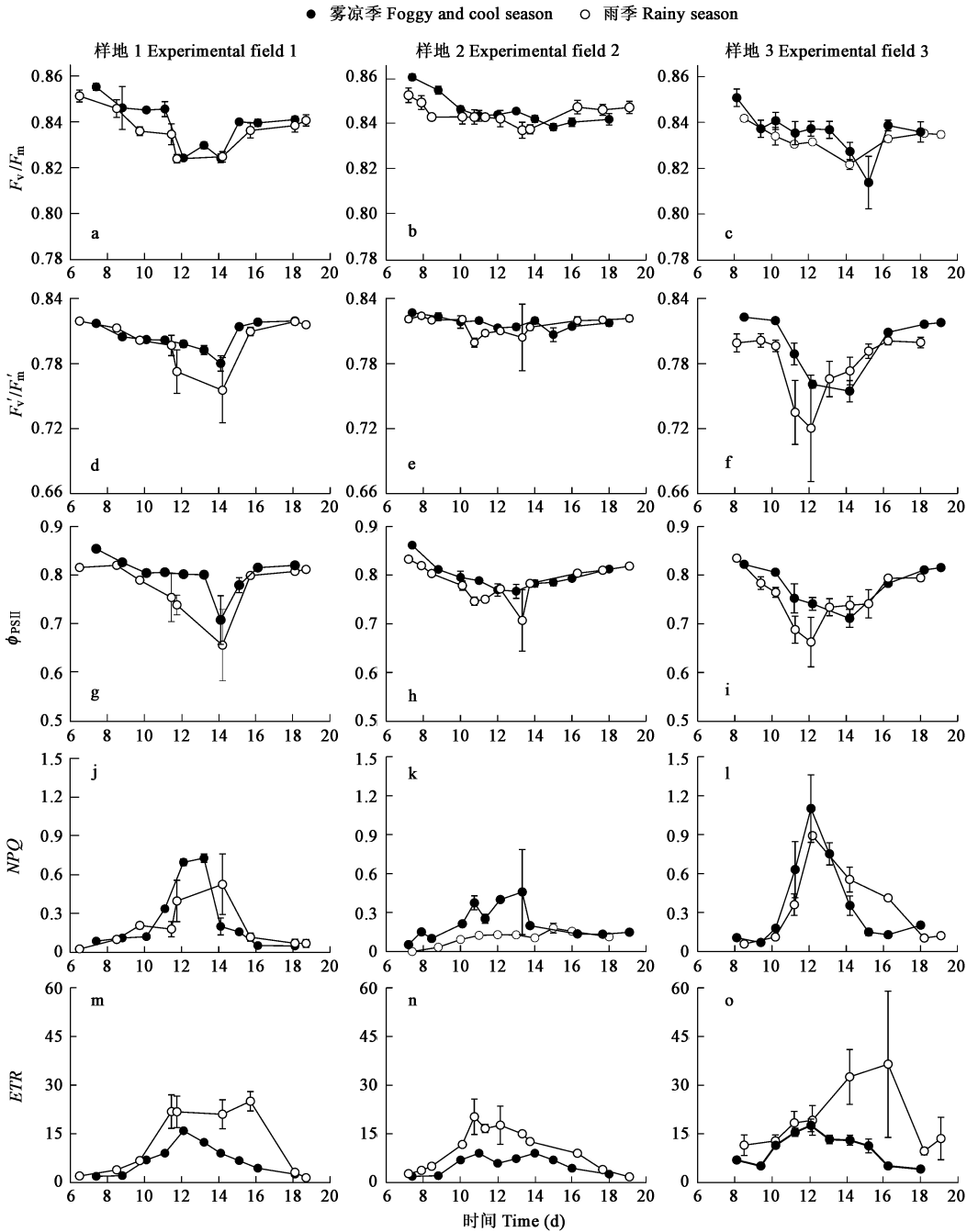


图 4 雨季和雾凉季砂仁叶片叶绿素荧光参数的日变化

Fig. 4 Diurnal changes of chlorophyll fluorescence parameters of leaves of *A. villosum* in rainy and foggy and cool seasons
20 个重复的平均值 \pm 标准误 Mean \pm SE of 20 independent experiments; F_v/F_m 光系统 II 最大光能转换效率 maximum efficiency of PSII photochemistry; F_v'/F_m' 光系统 II 光能捕获效率 the excitation capture efficiency of PSII; Φ_{PSII} 光系统 II 量子效率 Quantum efficiency of PSII; NPQ 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching efficiency; ETR 电子传递速率 Electron transport rate ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)

为进一步说明叶表光强和叶温对砂仁叶片叶绿素荧光参数的影响,对 F3 砂仁叶片叶绿素荧光参数与光强、叶温进行相关性分析,结果表明,雾凉季和雨季 NPQ 均与光强呈极显著正相关, NPQ 与叶温呈正相关,雨季相关极显著,雾凉季相关不显著

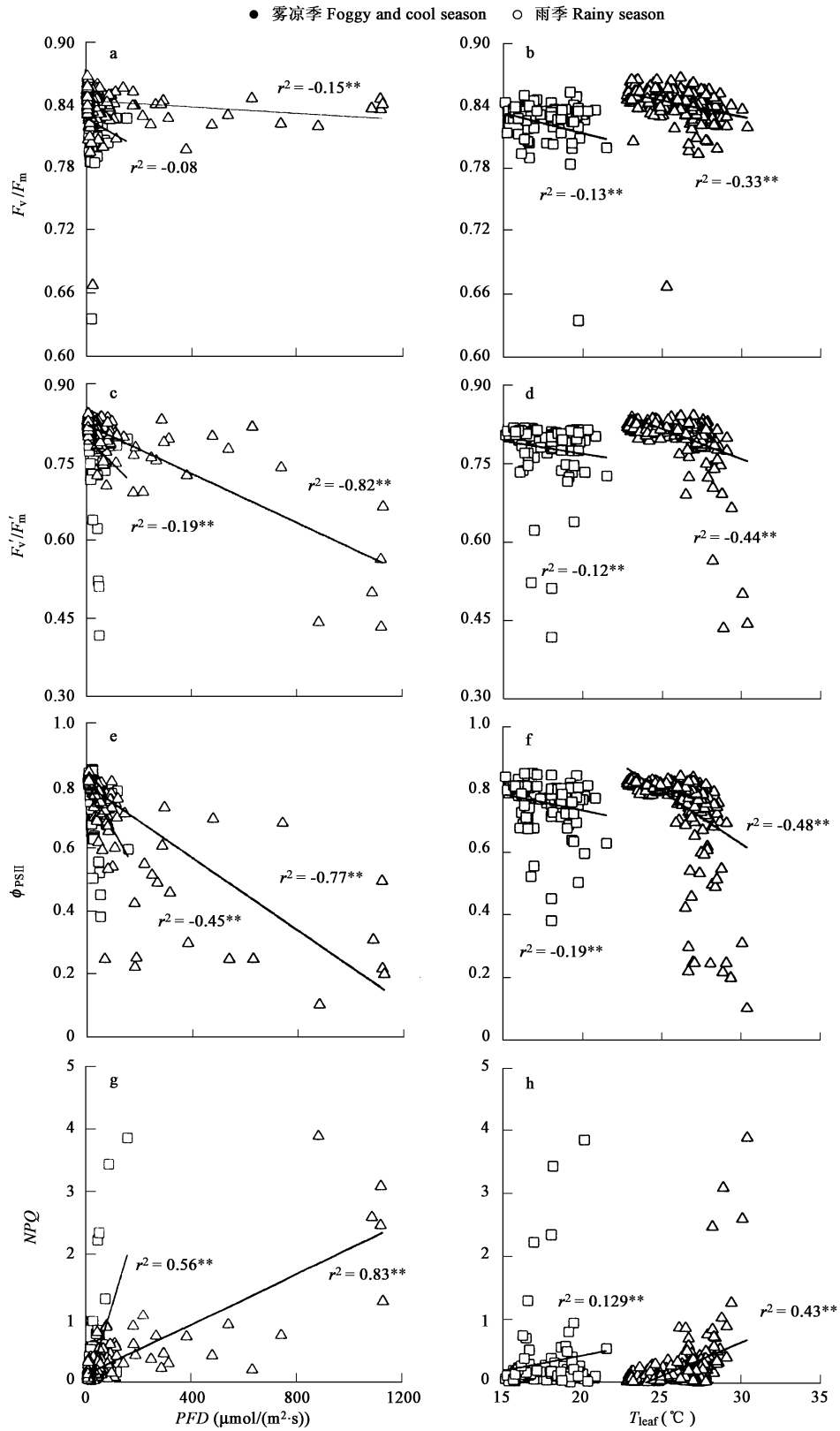


图 5 砂仁叶片叶绿素荧光参数与叶表光子通量密度(PFD)和叶温(T_{leaf})的相关性(样地 3)

Fig. 5 The relationships between chlorophyll fluorescence parameters and leaf surface photon flux density(PFD), and leaf temperture (T_{leaf}) in leaves of *A. villosum* (Experimental field 3)

(图 5g 和 h)。雾凉季和雨季 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 均与光强和叶温呈负相关(图 5a~f)。表明随光强和叶温提高, 砂仁叶片热耗散增多, P_S 电子传递量子效率、 P_S 最大光能转换效率和 P_S 有效光能转换效率降低。雨季各荧光参数与光、温的相关程度高于雾凉季(图 5a~h)。相同光强下, 雨季砂仁叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 均高于雾凉季, 而 NPQ 则相反, 雨季小于雾凉季, 表明相同光强下雾凉季砂仁叶片的光能利用效率低于雨季, 热耗散则高于雨季。

2.3 雾凉季和雨季 F1、F2 和 F3 砂仁叶片叶绿素含量

雨季砂仁叶片叶绿素含量高于雾凉季; 雨季 F1 砂仁叶片叶绿素含量显著高于 F2, 雾凉季 3 块样地差异不显著(图 6)。雨季较高的光合色素含量可能与较高的 P_n 有关, 雾凉季叶绿素含量降低可能是对低温环境的一种适应。

3 讨论

砂仁叶片 P_n 、 G_s 和 PFD 的日变化趋势基本一致(图 2), P_n 与 PFD 和 G_s 呈正相关(图 3a 和 b)。尽管 P_n 与 G_s 的相关性大于与 PFD 的相关性(图 3b 和 a), 但由于 G_s 受光的诱导^[18, 19], 可以认为光强是影响热带雨林下砂仁叶片光合作用的主导因子。低光强下随光强的升高 G_s ^[19]、光合作用暗反应的酶活性升高^[18], 光合传递的电子增多(图 4m~o), 光合作用加快(图 2a 和 c, 图 3a)。 P_n 与 C_i 呈负相关, 表明光合碳固定随光强升高而增加的速度大于 G_s 随光强增加的速度, 导致 C_i 随光强的升高而降低(图 2b 和 d), 即强光下 C_i 降低是由于光合作用利用 CO_2 增加的结果, 也说明不是 G_s 而是光强是影响光合作用的主导因子。

随着日间光强的升高, 砂仁叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 降低(图 4a~i), 表明发生了光抑制^[20, 21], 光越强光抑制越严重, 下午随日间光强的降低, 光抑制得到缓解, 黄昏时 3 块样地砂仁的 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 均在 0.8 左右, 表明光抑制基本消失。说明雨林下砂仁叶片日间光抑制并非光合机构被破坏所致, 而是避免光破坏的保护性的功能下调。随着光强的升高, 砂仁叶片 NPQ 升高(图 4j~l), 表明热耗散增多^[22], 这是植物叶片防止光破坏的重要机制之一^[20, 23]。强光下砂仁叶片热耗散增多的同时, 叶片卷曲(沿主脉合拢)避免强光直射, 减少光能截获, 这也是砂仁光保护策略之一^[23]。F3 透光率较高, 砂仁日间光抑制严重(图 4c), 热耗散多(图 4l), 叶片卷曲也比 F1 和 F2 明显。两个季节午间强光时 F3 砂仁叶片都出现卷叶现象, 但雨季卷叶程度明显大于雾凉季, F1 和 F2 砂仁只在雨季中午前后高光强时发生短时卷叶。

相同光强下雾凉季砂仁叶片的 F_v/F_m 、 F_v/F_m 和 Φ_{PS} 均低于雨季(图 5a, c 和 e), 而 NPQ 高于雨季(图 5g), 表明雾凉季砂仁光抑制严重, 光能利用效率低。这与相同光强下雾凉季砂仁 P_n 比雨季低有关(图 3a), 雾凉季砂仁叶片 LUe_{app} 低, 利用的光能少, 过剩光能增多, 为避免光破坏需要光合机构功能下调。中午强光时两个季节砂仁光抑制均加剧, 但 P_S 传递的电子(ETR)并没有减少, 反而增多(图 4m~o), 表明光抑制不是 P_n 降低的原因, 相反, P_n 降低可以导致光抑制加剧。研究表明, 通过光合电子传递利用光能可以保护光合机构免受光破坏^[4, 14, 24~26]。相同光强下雾凉季砂仁 P_n 低于雨季可能与雾凉季的低温环境有关, 砂仁是喜温植物, 正常年份西双版纳地区的最低温 6 左右, 而 6~10 低温就可以使有些热带植物遭受寒害, 甚至死亡^[27]。研究发现低温能使光合酶的活性降低^[28], 气孔导度降低^[28, 29], P_n 降低^[28~30]。本研究也发现雾凉季砂仁 G_s 和 P_n 明显低于雨季(图 2); 相同 G_s 和 C_i 时雾凉季砂仁 P_n 低于雨季(图 3c 和 d), 即雾凉季 CUe_{app} 低于雨季, 表明雾凉季砂仁叶肉细胞利用胞间 CO_2 的能力差, 可能光合暗反应酶量少或活性低。

一般认为随着栽培时间的延长, 砂仁逐渐衰退, 产量逐渐降低^[31], 但本研究发现这种趋势并不明显, 砂仁栽培时间与植株衰退和产量降低之间不存在必然的联系。雾凉季栽培不同时间的 3 块样地砂仁叶片叶绿素含量差异不显著, 雨季栽培 6a 的样地砂仁叶片叶绿素含量最高, 但 12a 样地砂仁叶绿素含量却低于 20a 样地(图 6)。2003 年 F1、F2 和 F3 砂仁干果产量分别为 7.12 kg/666.7m²、5.47kg/666.7m²和 11.26 kg/666.7m², 栽培 6a 的砂仁样地产量高于 12a 样地, 但却低于 20a 样地, 事实上近几年来 F2 的砂仁产量一直较低, F3 一直较高(数据未列出)。砂仁产量和果实生物量比(约 1%)很低, 植株密度和总生物量却很高^[1, 3], 雨季光合速率并不低(图 2a), 也表明 20a 样地砂仁并未衰退, 衰退与产量降低也未必有关。砂仁产量降低很可能是由于其生殖过程出现了问题, 1981 年西双版纳地区砂仁果实密度为 41~64 个/m², 1995 年仅为 14 个/m²^[32], 人工授粉可以明显提高砂仁结实率^[33]。本研究发现砂仁产量与样地上层乔木透光率高低一致, 二者由高到低的顺序均为 F3、F1 和 F2。雨林下 3

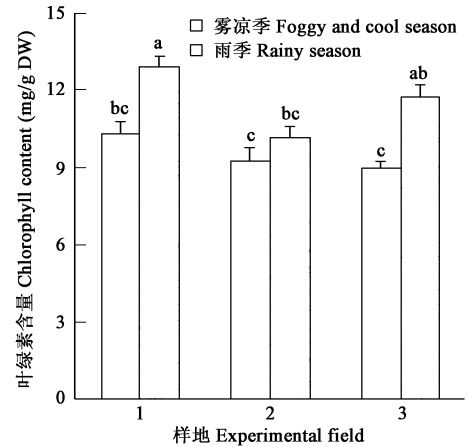


图 6 不同季节砂仁叶片叶绿素含量

Fig. 6 Chlorophyll content in leaves of *A. villosum* in rainy, and foggy and cool seasons

5 个重复的平均值 ± 标准误差 mean ± SE of 5 independent experiments, 不同字母表示差异显著 Different letters indicate significant difference

样地砂仁的光合机构均未受到光的破坏。表明砂仁可以种植在光线较强的林下,如能改雨林下种砂仁为人工林或次生林下种砂仁将对西双版纳地区热带雨林的保护有重要的意义。

References:

- [1] Feng Z L, Gan J M, Zheng Z, *et al.* Comparative study of *Amomum villosum* Lour. cultivation in tropical wet seasonal rainforest and secondary forest at Xishuangbanna. *Chinese Journal Applied Ecology*, 2004.
- [2] Zheng Z, Feng Z L, Gan J M. Impact of disturbance of planting *Amomum villosum* in tropical seasonal rainforest on forest net primary productivity in Xishuangbanna. *Acta Phytocol Sin.*, 2003, **27**(1): 103 ~ 110.
- [3] Feng Z L, Gan J M, Zheng Z, *et al.* Comparative study of two kinds of *Amomum villosum* Lour. cultivation model in Xishuangbanna. *Acta Phytocol. Sin.*, 2004, **28**: accepted.
- [4] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, *et al.* Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to grown light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(6): 901 ~ 910.
- [5] Gong D C. Research on influence of some environmental factors to *Amomum villosum* yield. *Res. Trop. Plant*, 1986, **28**: 60 ~ 64.
- [6] Zou S Q. Cultivation of *Amomum villosum* under tropical rainforest. *Chinese Journal of Ecology*, 1991, **19**(1): 37 ~ 39.
- [7] Zhou Z Z, Zheng H S, Yang Z J, *et al.* Research on biological cycle of nutrient elements in plantation of rubber intercropped with *Amomum Longiligulare*. *Forest Res.*, **10**(5): 464 ~ 471.
- [8] He Z X. Investigation on *Amomum villosum* high yield habit. *China Journal of Chinese material medica*, 1991, **16**(7): 405 ~ 406.
- [9] Yang Z J, Zheng H S, Yin G T, *et al.* Influence of rubber plantation intercropping with *Amomum villosum* or coffee on soil fertility. *Forest Res.*, 1995, **8**(4): 466 ~ 470.
- [10] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, **990**: 87 ~ 92.
- [11] Bilger W, Bjrkman O. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosynth Res.*, 1990, **25**: 173 ~ 185.
- [12] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem. So. Tc.*, 1983, **603**: 591 ~ 592.
- [13] Long S P, Baker N R, Raines C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. *Vegetatio*, 1993, **104/105**: 33 ~ 45.
- [14] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, 1997, **109**: 41 ~ 48.
- [15] Ishida A, Toma T, Marjenah. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga confiera*. *Tree Physiol.*, 1999, **19**: 117 ~ 124.
- [16] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L. Effect of growth light intensity on the photosynthetic apparatus in four tropical rainforest tree species seedlings. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 2002, **28**(2): 153 ~ 160.
- [17] Demmig-Adams B, Adams W W, Logan B, *et al.* Xanthophyll cycle dependant energy dissipation and flexible photosystem efficiency in plants acclimated to light stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1995, **22**: 249 ~ 260.
- [18] Weng X Y, Jiang D A, Lu Q. Influence of enzymes and relative factors on diurnal variation of photosynthetic rate in rice. *J. Biomath.*, 1999, **14**(4): 495 ~ 500.
- [19] Zhao P, Zeng X P, Peng S L, *et al.* Daily variation of gas exchange, stomatal conductance and water use efficiency in summer leaves of *Ormosia Pinnata*. *Journal of Tropical and Subtropical Botony*, 2000, **8**(1): 35 ~ 42.
- [20] Demmig-Adams B & Adams W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1992, **43**: 599 ~ 626.
- [21] Long S P, Humphries, Folkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Review Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1994, **45**: 633 ~ 662.
- [22] Hartel H, Lokstein H. Relationship between quenching of maximum and dark-level chlorophyll fluorescence in vivo: dependence on photosystem antenna size. *Biochemica et Biophysica Acta*, 1995, **1228**: 91 ~ 94.
- [23] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L. Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centers in *Amomum villosum* in diurnal course. *J. Trop. Ecol.*, 2002, **18**: 865 ~ 876.
- [24] Park Y II, Chow W S, Anderson J M, *et al.* Differential susceptibility of photosystem to light stress in light-acclimated pea leaves depends on the capacity for photochemical and non-radiative dissipation of light. *Plant Sci.*, 1996, **115**: 137 ~ 149.

[25] Baroli I, Melis A. Photoinhibitory damage is modulated by the rate of photosynthesis and by the photosystem light-harvesting chlorophyll antenna size. *Planta*, 1998, **205**: 288 ~ 296.

[26] Kitao M, Lei T T, Koike T, *et al.* Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ.*, 2000, **23**: 81 ~ 89.

[27] Crawford R M M. Studies in plant survival, ecological case histories of plant adaptation to adversity. Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 1989.

[28] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, *et al.* Effect of nocturnal chilling temperature on photosynthesis in seedlings of two tropical tree species grown under different light intensities. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 2002, **28**(6): 433 ~ 440.

[29] Nir G, Ratner K, Gussakovsky E, *et al.* Photoinhibition of photosynthesis in mango leaves: effect of chilly night. *Acta Hortic.*, 1997, **45**: 288 ~ 235.

[30] Allen D J, Ratner K, Giller Y E, *et al.* An overnight chill induces a delayed inhibition of photosynthesis at midday in mango (*Mangifera indica* L.). *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**: 1893 ~ 1902.

[31] Peng J M, Li Y C, Xu C Y, *et al.* Another report to rebirth experiment of *Amomum villosum* senescent plant on Jinuo mountain. *Journal of Yunnan Tropical Crops Science & Technology*, 1996, **19**(1): 19 ~ 20.

[32] Li R Y, Li X L, Li E, *et al.* Investigative report on caducity of *Amomum villosum* in Jinghong. *Journal of Yunnan Tropical Crops Science & Technology*, 2002, **25**(3): 18 ~ 19.

[33] Lu S D. Some important method for high yield of *Amomum villosum*. *China Journal of Chinese Material Medica*, 1995, **20**(6): 335 ~ 337.

参考文献:

[1] 冯志立, 甘建民, 郑征, 等. 西双版纳热带湿性季节雨林和次生林林下砂仁种植的比较研究. 应用生态学报, 2004.

[2] 郑征, 冯志立, 甘建民. 西双版纳热带季节雨林下种植砂仁干扰对雨林净初级生产力影响. 植物生态学报, 2003, **27**(1): 103 ~ 110.

[3] 冯志立, 甘建民, 郑征, 等. 西双版纳砂仁栽两种培模式的比较研究. 植物生态学报, 2004.

[4] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 四种热带雨林树种幼苗叶片厚度, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. 生态学报, 2002, **22**(6): 901 ~ 910.

[5] 龚德程. 某些环境因子对砂仁产量影响的初步调查研究. 热带植物研究, 1986, **28**: 60 ~ 64.

[6] 邹寿青. 热带林下的砂仁栽培. 生态学杂志, 1991, **19**(1): 37 ~ 39.

[7] 周再知, 郑海水, 杨曾奖, 等. 橡胶与砂仁间作复合生态系统营养元素循环的研究. 林业科学研究, 1997, **10**(5): 464 ~ 471.

[8] 何振兴. 砂仁高产环境的调查. 中国中药杂志, 1991, **16**(7): 405 ~ 406.

[9] 杨曾奖, 郑海水, 尹光天, 等. 橡胶间种砂仁、咖啡对土壤肥力的影响. 林业科学研究, 1995, **8**(4): 466 ~ 470.

[16] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立. 生长光强对热带雨林四种树苗光合机构的影响. 植物生理和分子生物学学报, 2002, **28**(2): 153 ~ 160.

[18] 翁晓燕, 蒋德安, 陆庆. 影响水稻光合日变化的酶和相关因素的分析. 生物数学学报, 1999, **14**(4): 495 ~ 500.

[19] 赵平, 曾小平, 彭少麟, 等. 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. 热带亚热带植物学报, 2000, **8**(1): 35 ~ 42.

[28] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 夜间低温对不同光强下生长的两种热带树苗光合作用的影响. 植物生理和分子生物学学报, 2002, **28**(6): 433 ~ 440.

[31] 彭建明, 李阳春, 许朝元, 等. 基诺山阳春砂仁衰老株群的更新试验再报. 云南热作科技, 1996, **19**(1): 19 ~ 20.

[32] 李荣英, 李学兰, 里二, 等. 景洪市砂仁现状调查(一) 阳春砂仁衰老现象初报. 云南热作科技, 2002, **25**(3): 18 ~ 19.

[33] 陆善旦. 砂仁高产的几项重要措施. 中国中药杂志, 1995, **20**(6): 335 ~ 337.