

不同生境下报春苣苔的光合作用日变化特性

梁开明^{1,2}, 林植芳^{1,3}, 刘楠, 张倩媚^{1,3}, 任海^{1,3*}

1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;

3. 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广东 广州 510650;

摘要: 国家一级濒危植物报春苣苔 *Primulina tabacum* Hance 是苦苣苔科多年生草本植物。研究不同生境下报春苣苔在干湿季的光合作用日变化动态及其对环境因子响应, 结果表明: 旷地午间时段, 光合有效辐射(PAR)增加伴随着空气湿度(RH)的显著下降, 此时报春苣苔的净光合速率(Pn)因受光抑制和气孔限制的影响而下降。岩洞生境下报春苣苔的 Pn 没有受到抑制, 但其 Pn 和光合碳水化合物(CH₂O)生成速率较低, 洞内光照缺乏是限制其光合碳同化的原因之一。3 个样地检测的 Pn、CH₂O 产生速率、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)以及 Rubisco 的 V_o/V_c 比率等在湿季均优于干季。主成分分析表明叶片 N_{area} 与 Chl 含量、比叶重(LMA)以及气孔密度对光合作用具有显著影响。Pearson 相关分析表明不同生境下影响报春苣苔 Pn 的关键生态因子有所不同, 旷地强光环境下过高的叶片水蒸气压力亏缺(VPD)和气温(t_a)直接限制净光合速率的水平, 而在岩洞弱光高湿环境中, PAR 则成为 Pn 的限制因子。同一环境因子在不同生境下对报春苣苔 Pn 的影响也有所不同: 在旷地强光生境下, 空气湿度(RH)的适度增加有利于降低过高的 VPD, 促进气孔开放而提高 Pn。而在岩洞低光条件下, 过高 RH 则会使降低 VPD 而不利于叶片的气体交换, 使光合作用受影响。这个结果启示, 在进行报春苣苔野外回归栽培时, 应该注意 PAR 和 RH 等环境因子的控制。

关键词: 报春苣苔; 净光合速率; 环境因子; 岩洞生境

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2010) 09-2097-10

报春苣苔 *Primulina tabacum* Hance 是苦苣苔科 Gesneriaceae 的多年生草本植物, 属中国特有物种, 仅分布于中国南方海拔 300 m 左右的石灰岩生境中。由于其生长环境特殊, 分布范围狭窄, 加之人为活动干扰, 其种群数量不断减少^[1]。1999 年, 报春苣苔作为一级保护植物被列入首批《国家重点保护野生植物名录》^[2]。在 2003 到 2007 年之间的野外研究中, 仅在广东和湖南交界处的 8 个地点寻找到其野生居群^[3]。作为重要的珍稀濒危种, 报春苣苔的保护和恢复对喀斯特溶洞地区的植被保护和恢复具有重要的示范作用。

目前对濒危种的保护得到了越来越多的重视, 国内外对珍稀濒危植物的保护也开展了大量的科研工作, 这些工作主要探讨濒危植物的生物学特征以及濒危原因, 但是对濒危植物的生理生态特征, 尤其是对光合生理生态特征以及光合生理生态特征如何受环境影响的研究则尚不多见^[3-4]。此外, 目前多数研究集中在光照充分的露天喀斯特生态系统, 而对喀斯特岩洞生态系统的探索仍处于初级阶段, 且仅限于动物和细菌、真菌和藻类等方面的研究^[5-8], 而对于植物, 尤其是高等植物对喀斯特岩洞环境的生理生态以及形态结构适应性方面的研

究更是鲜见报道。

同地表生态系统相比, 喀斯特洞穴生态系统具有明显的脆弱性, 洞穴内的物质能量循环近于封闭^[9-10]。大部分喀斯特洞穴地下水量大, 岩石裂隙中留出大量渗流水, 同时环境较为阴暗, 环境蒸发量小, 使洞穴内具有较高的湿度。空气流动性较弱, 与洞外大气交换比较缓慢, CO₂ 含量较高。在洞穴生态系统系统中按环境光照的强弱可将洞穴分为岩洞有光带(entrance zone)、弱光带(twilight zone)和黑暗带(dark zone), 而且各个光带都具有其独特的环境特点^[9]: 有光带是岩洞中光照较充足的地方, 也是洞穴植物分布最集中的地方, 其环境特点是光照强度和温度低于外界, 空气湿度较高, 温度波动小于外界; 而弱光带是洞穴植物分布的极限, 其环境特点是环境光线微弱, 仅存在少量外界的散射光, 温度变化波动小于有光带。在洞穴生态系统内, 受弱光、高湿和高 CO₂ 含量等环境因子的影响, 植物体常显示出高度的特化性状。任海等^[1]的研究表明, 在岩洞口有光带处报春苣苔植株密度最大, 然而从洞口向深处, 随着光线的减弱, 报春苣苔的植株密度逐渐减少, 植株体特化性状明显, 表现为植株较为纤细, 叶片变薄, 且叶片及花柱头出现明显

基金项目: 广东省科技计划项目(2008A060207017; 2007A060306011)

作者简介: 梁开明 (1979 年生), 男, 博士研究生, 主要研究方向为植物生理生态学。E-mail: Liangkm@scib.ac.cn

*通讯作者: 任海。E-mail: renhai@scib.ac.cn

收稿日期: 2010-08-07

的向阳生长等性状。目前围绕着报春苣苔已开展了分类学^[11-12]、花粉形态^[13]、遗传多样性^[14-15]等方面的研究,但是对其环境适应性,尤其是其光合作用与环境因子的定量关系研究尚则未见报道,而这些适应性评价研究是报春苣苔的保护和野外回归中急需解决的问题。

濒危植物在不同生境下的适应性体现了其对光、温、水、土等环境因子的要求以及其所能存活的环境范围,这是植物就地保护以及引种保护成功与否的关键^[16-18]。报春苣苔是耐荫植物,其主要生境为岩洞口,但在野外调查表明,部分报春苣苔也分布于旷地生境中,同岩洞生态系统相比,旷地生境中的PAR、 t_a 和RH等环境因子存在着显著差异。旷地生境中的PAR和 t_a 显著高于岩洞,而RH则较低。由于报春苣苔在喀斯特地区的旷地以及岩洞中均有分布,其生境下的微气候存在显著的时空差异,使在岩洞和旷地生长的报春苣苔将面对着截然不同的生境选择压力。因此,研究不同生境下的光强、水分等环境因子对报春苣苔光合作用的影响以及其适应生境的途径和方式,将有助于探讨环境因子对报春苣苔生长的影响,揭示其适生环境,为其迁地保护以及种群的野外回归及恢复提供有实践性意义的科学依据。为此,本研究通过对分布于喀斯特旷地、岩洞洞口以及洞内3种不同光照生境下生长的报春苣苔进行光合生理生态方面的系统研究,试图回答如下科学问题:在喀斯特不同光照生境下报春苣苔的生理生态特征如何?在喀斯特自然环境下影响报春苣苔净光合速率的关键生态因子是什么?

1 材料和方法

1.1 自然概况与实验材料

本文所选择的3个样地均位于湖南省宁远县。样地区域的严冬期短,夏热期长,4至7月为雨季,雨量充沛,年平均降水量约1600 mm,年均相对湿度79%。年平均气温18.4℃。3个样地均属于喀斯特岩溶地貌,样地1位于在湖南省宁远县下灌村的露天旷地(25°27'062"N, 112°02'416"E, 样地代号为OA);样地2位于宁远县紫霞岩风景区的岩洞口,处于岩洞有光带区域(N25°20'941", E 111°58'498", 样地代号为EZ);样地3位于紫霞洞内约20 m,光照微弱,处于岩洞弱光带区域(样地代号为TZ)。其中,EZ和TZ样地的报春苣苔属同一居群,而下灌村与紫霞岩相隔约20 km,因此OA样地的报春苣苔为独立的一个居群。3个样地的微环境因子日变化见图1。

选择2009年1月(干季)和2008年7月(湿季)对3样地的微环境和样地内报春苣苔的净光合速率

(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、水分利用率(WUE)、胞间CO₂浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)、叶绿素含量及光合碳水化合物生成速率和Rubisco氧化/羧化速率之比率(V_o/V_c)等生理生态指标进行测定。

1.2 研究方法

1.2.1 叶片气体交换测定

于湿季(2008年7月份)和干季(2009年1月份)两个季节的晴朗无云天气测量。测量时,在各样地选择生长一致的报春苣苔各10株,用LI-6400便携式光合作用测定系统(Licor, 美国),测定每株3片健康叶的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、胞间CO₂浓度(C_i)、叶面饱和水汽压亏缺(VPD)、空气相对湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)、空气CO₂浓度(C_a)和气温(t_a)的日进程,测定时使用自然光源(透明叶室),气流回路为开放式。测定时间为8:00—18:00,每2 h测定1次,测定时尽可能保持叶片的自然状态。每个样地连续进行3 d测试。叶片的气孔限制值(L_s)根据公式(1)进行计算^[19],叶片的水分利用效率(WUE)根据公式(2)计算^[20],方程如下:

$$L_s(\text{Stomatal limitation}) = 1 - C_i / C_a \quad (1)$$

$$\text{WUE (Water use efficiency)} = \text{Pn} / \text{Tr} \quad (2)$$

1.2.2 叶绿素含量的测定

叶绿素含量测定参照林植芳等^[21]的方法,取叶圆片用 $\phi=80\%$ 丙酮在低温暗下浸提,待叶片完全退色后用紫外分光光度计(UV-3802, Unico)测定浸出液在663, 645 nm的吸光度,计算总叶绿素含量。

1.2.3 叶片N含量测定

植物样品采集于湿季(2008年7月下旬),在3处样地中选择生长一致、株高、冠幅基本相近的成熟植株,在测定光合速率后将叶片剪下,用LI-3000型叶面积仪测定叶片的叶面积。随后叶片样品经去离子水洗净,于105℃烘箱中杀青15 min,再于75℃下烘至恒质量并用精确度0.0001的电子天平称取质量。称量后叶片经微型植物样品粉碎机粉碎过60目筛,并采用凯氏定氮法方法测定叶片全N含量。

1.2.4 净光合碳水化合物(CH₂O)生成速率

光合碳水化合物(CH₂O)生成速率通过将单位质量叶片的净光合速率乘0.68换算得出^[22]。

1.2.5 Rubisco 氧化/羧化速率之比

氧化/羧化速率之比(V_o/V_c)根据公式(3)进行计算^[23]:

$$\Phi = V_o / V_c = 2\Gamma^* / C_i \quad (3)$$

在低光强150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和较高光强600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,以及低CO₂浓度下测定叶片光合速率(Pn)与叶肉细胞胞间CO₂浓度(C_i)的关系,并根据Pn/C_i关系直线交叉点在纵和横坐标的值得出 Γ^* 值,

C_i 则为样地自然环境下叶片的胞间 CO_2 浓度。

1.2.6 叶片气孔密度测量

采用扫描电镜的方法观察叶片气孔密度, 每个样地选取生长规则、一致的8株植株, 将受光的成熟叶片避开大叶脉切取中部5 mm×5 mm的叶片立即投入 $\varphi=4\%$ 戊二醛溶液中固定12 h, 其间瓶子置冰水中保持4 °C, 用0.2 mol/L磷酸缓冲液漂洗数次, 用 φ 为30%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90%, 100%等不同体积分数的乙醇脱水各20~25 min, 然后进入乙醇, 叔丁醇按3:1, 1:1, 1:3, 纯叔丁醇各10 min, 最后将样品置于纯叔丁醇中放入4 °C冰壶保持10 min, 取出置入真空喷涂仪内(JFD-310, JEOL, Japan)进行真空干燥, 粘台后在IB-5型离子镀膜仪(JFC-1600, JEOL, Japan)上喷涂, 在T-300电子扫描电镜(JSM-6360LV, JEOL, Japan)上观察拍照, 并计算单位面积的气孔密度。

1.2.7 数据分析方法

采用SPSS统计分析软件包(SPSS 12.0 for Windows, Chicago, USA)对数据进行相关分析、通径分析、回归分析、One-Way ANOVA方差分析以及LSD多重比较。图形用sigmaplot 10.0软件绘制。

2 结果与分析

2.1 不同样地干湿季环境因子的日动态

2.1.1 光照强度和空气温度

不同样地的环境因子在干季和湿季的 PAR 存在显著差异。干湿两季 OA 处的 PAR 日均值约分别为 EZ 的 10 倍以及 EZ 的 50 倍(图 1: A, B), 其 PAR 呈单峰曲线, 最大值分别在 10:00-14:00 出现, 而岩洞 EZ 和 TZ 处 PAR 的波动较小, 全日维持在较低值。

湿季 OA 处的 t_a 随着 PAR 的增强而逐渐升高, 在 14:00 左右达到最高值, 而在 16:00 后, t_a 随着 PAR 的减小而缓慢下降。由于岩洞中受光照少, EZ 及 TZ 处的 t_a 要低于 OA。干季 3 样地的 t_a 均低于湿季, OA 的 t_a 日变化趋势与湿季大致相同, 而 EZ 及 TZ 处由于受光照少, t_a 全天较恒定, 维持在 7~12 °C 之间(图 1: C, D)。

2.1.2 空气 CO_2 浓度和相对湿度

OA 处于露天旷地, 环境开放, 其 C_a 较岩洞低, 呈早、晚较高, 中午较低的趋势。湿季 TZ 及 EZ 处所测的 C_a 日均值较高, 分别为 599 及 669.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 是正常大气(390 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)的 1.5 倍以上, 且日变化较显著(图 1: E)。这种情况在众多洞

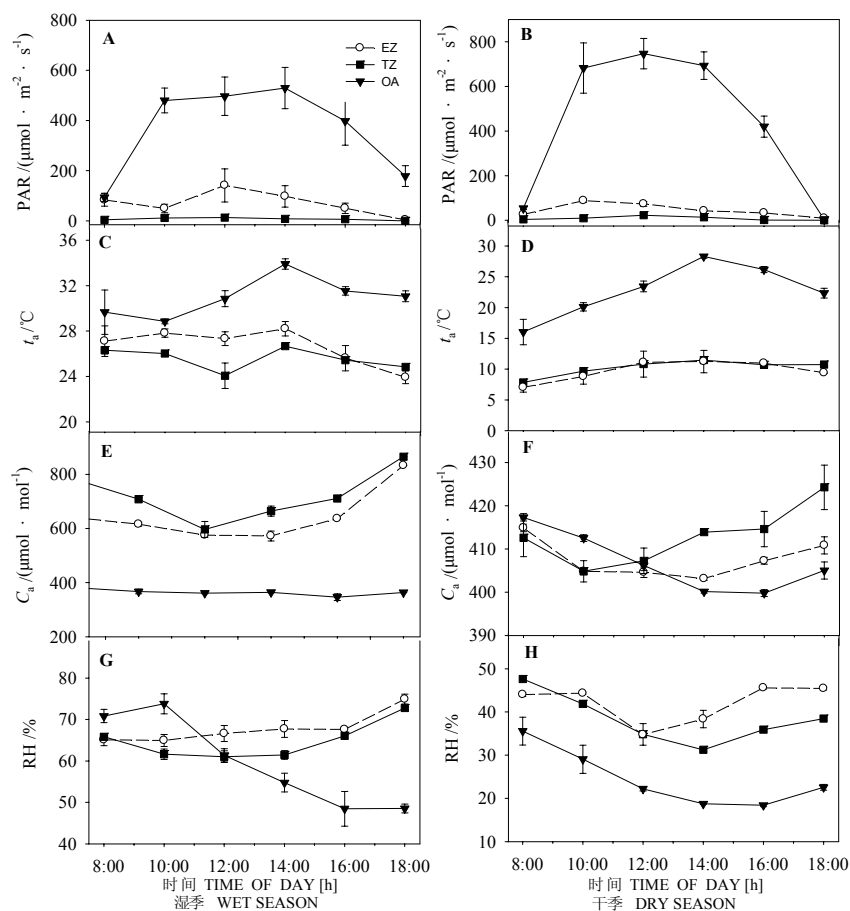


图 1 干湿季下灌村(OA)、紫霞岩洞口(EZ)及洞内(TZ)的环境因子日变化

Fig.1 Diurnal fluctuations of photosynthetically active radiation (PAR), temperature (t_a), ambient CO_2 concentration (C_a) and relative humidity (RH) in both wet (July 2008) and dry seasons (January 2009) in three sites

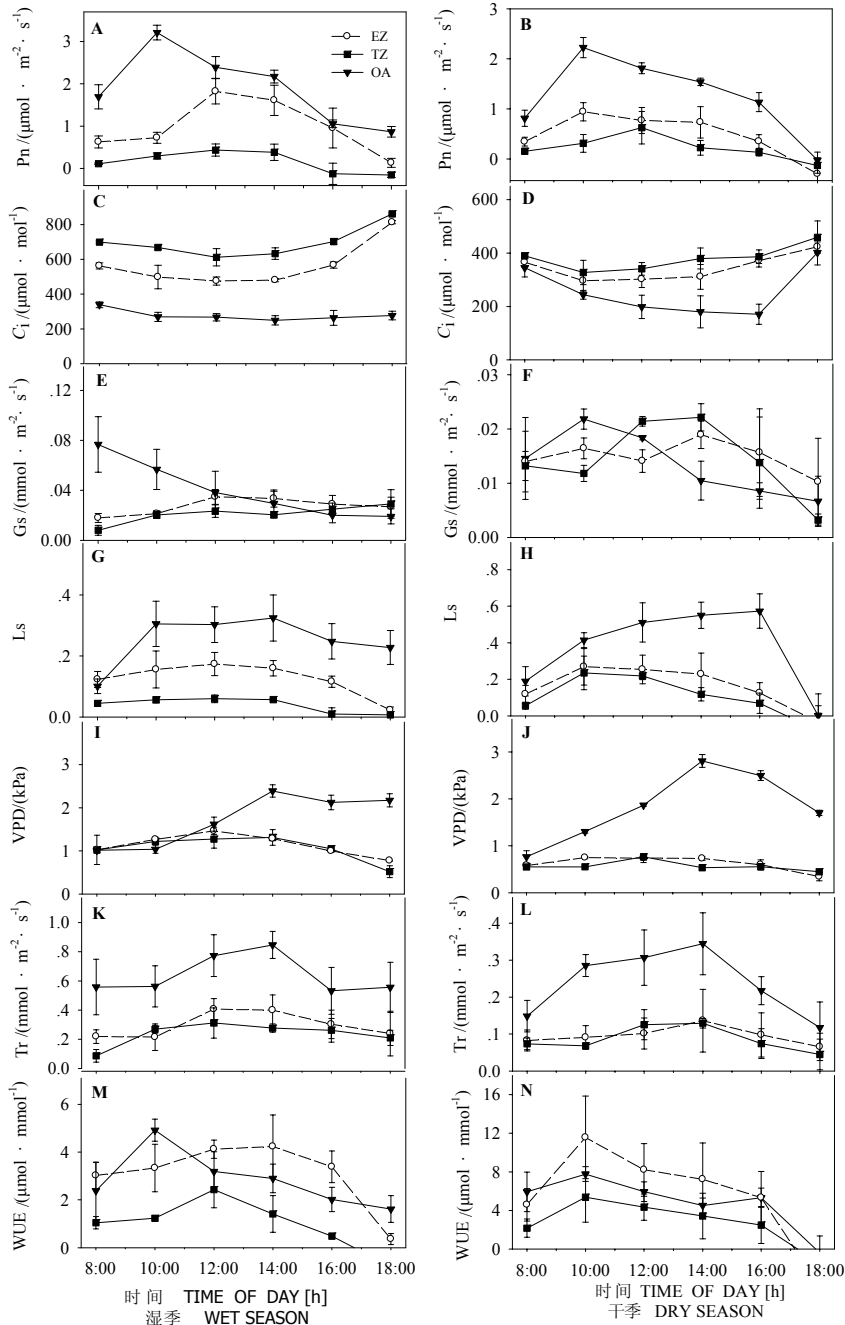
穴环境的相关研究中均有报道^[9,24-25],其原因主要是碳酸钙含量趋近饱和的渗流水从岩石裂隙中流出进入溶洞时,由于气压和温度的改变, CaCO₃ 沉淀、释放出 CO₂,致使溶洞空气中 C_a增高,而且溶洞内部空气流通较差,与洞外大气交换比较缓慢.形成较高的 CO₂特点.岩洞中 C_a值也呈现明显的季节变化,干季岩洞的 C_a显著低于湿季(图 1: F)。

湿季 OA 处 RH 早上较高,之后受 PAR 和 t_a

增高的影响而下降,至下午 16:00 达到最低,傍晚仍未恢复到早晨时的水平. EZ 及 TZ 处的 RH 高于 OA,日变化呈早、晚较高,中午较低的趋势.干季 3 样地的 RH 均低于湿季,日变化图式均为早、晚较高而中午较低(图 1:G, H)。

2.2 报春苣苔干湿季的气体交换日动态

从图 2 可以看出,随着一天内光照、温度以及湿度的变化,报春苣苔的净光合速率(Pn)、蒸腾速



注: A、C、E、G、I、K、M—湿季; B、D、F、H、J、L、N—干季。

图 2 不同生境及不同季节报春苣苔净光合速率(PAR)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂浓度(C_i)、蒸腾速率(Tr)、水分利用率(WUE)、气孔限制值日(L_s)以及大气水汽压亏缺(VPD)变化

Fig.2 The diurnal variations of net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), internal CO₂ concentration (C_i), transpiration rate (Tr), water use efficiency (WUE), stomatal limitation (L_s) and vapor pressure deficit (VPD) of *P. tabacum* in different sites and seasons

率(Tr)及胞间 CO_2 浓度(C_i)等生理指标也相应发生变化。

2.2.1 光合速率和胞间 CO_2 浓度

湿季 OA 处生长的报春苜蓿 P_n 日变化为单峰曲线, 峰值出现在 10:00, 此后随着 PAR 的增强而持续下降。12:00-14:00 的高光强下 P_n 降低, 表明其出现光抑制。EZ 处生长的报春苜蓿 P_n 日变化趋势呈早晚低、正午高, 峰值出现时间与 PAR 一致(12:00)。TZ 处生长的报春苜蓿 P_n 日变化与 EZ 相似, 峰值也出现于午间 12:00, 但峰值的 P_n 值仅为 $0.83 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而其它时刻 P_n 则均低于 $0.4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 午后当 PAR 低于 $6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, P_n 甚至出现负值(图 2: A)。干季 OA 和 EZ 处的报春苜蓿的 P_n 出现不同程度的下降, 而 TZ 处报春苜蓿的 P_n 与湿季相比则差异不大(图 2: B)。

胞间 CO_2 浓度(C_i)的大小取决于气孔导度、植物利用 C_i 的能力以及空气中的 CO_2 浓度。图 2: C 和图 2: D 可见, 一天内 C_i 早晚较高, 10:00-16:00 时段因进行光合作用固定 CO_2 而使 C_i 下降, C_i 的水平 and 日变化动态因生境和季节不同而有所差别, 湿季的 C_i 浓度高于干季, 这与当时环境的高 C_a 有关。

2.2.2 气孔导度和气孔限制性

湿季 3 样地生长的报春苜蓿 Gs 以 OA 最高, 其日均值(8:00-18:00)约是 EZ 及 TZ 的 1.47 倍及 2.10 倍。OA 处报春苜蓿的 Gs 以早上较高, 但随后因 PAR 增加以及 RH 下降等原因而出现显著下降。EZ 及 TZ 处的报春苜蓿因处于低光环境, 气孔开度小, Gs 较低且日变化波动较小(图 2: E)。干季 3 样地报春苜蓿 Gs 显著下降, 且全日维持在较低值, 表明报春苜蓿在干旱胁迫下降低了气孔的开度以减少蒸腾失水。3 样地中以 OA 的 Gs 降幅最大, 达 66.5%, EZ 及 Tz 的 Gs 降幅较小, 分别为 46.8% 和 25.9%(图

2: F)。湿季气孔限制值(L_s)的大小依次为 OA>EZ>TZ, 10:00-16:00 时气孔限制值明显增大, 08:00 在 TZ 处的 L_s 甚小, 到 18:00 时 L_s 趋于零值。干季时的 L_s 高于湿季, 与干季较低的 P_n 一致。干湿两季 OA 处的报春苜蓿在的 P_n 从 10:00 后降低, 与 L_s 的显著升高有关(图 2: G, H)。结果说明午间高光强和水分胁迫可提高气孔限制性而引起 P_n 下降。干季 P_n 下降时, C_i 降低, L_s 升高, 则表明干季气孔导度下降成为光合速率降低的一个主要因素。

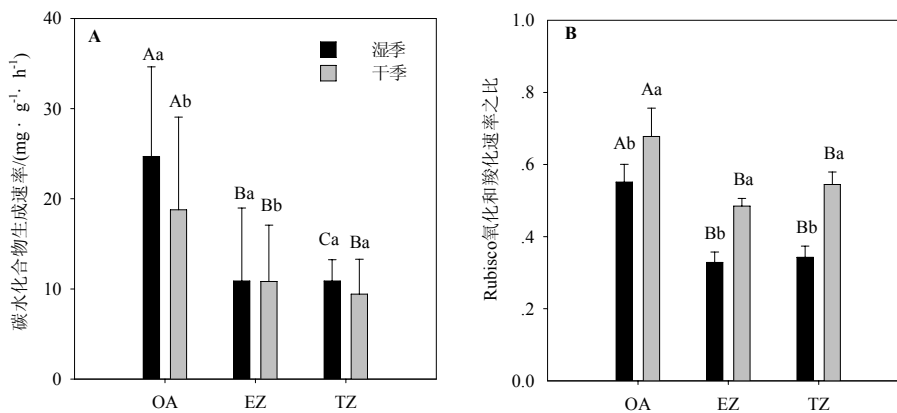
2.2.3 蒸腾速率和水分利用率

3 样地 Tr 值大小依次为 OA>EZ>TZ, 湿季 OA 处报春苜蓿的 Tr 的日进程均为单峰曲线, 随着 PAR 的增加, t_a 升高和 RH 降低, Tr 逐渐升高, 全日峰值出现在 14:00, 此后随着 PAR 和 t_a 降低, Tr 回落。EZ 处报春苜蓿的 Tr 日进程亦为单峰曲线, 日峰值出现在 12:00, 但日变化趋势比 OA 平稳。TZ 处报春苜蓿的 Tr 日进程与 EZ 大体一致(图 2: K)。与湿季相比, 干季的 Tr 显著降低, 3 样地中 OA 处的 Tr 降幅最小, 约为 55.9%, 而 EZ 处的 Tr 降幅最大, 达 68.3%(图 2: L)。

干湿两季 WUE 皆以 EZ 处最高, OA 次之, TZ 处的最低(图 2: M)。干季期间由于水分胁迫下, 气孔关闭, 气体交换速率减缓, Tr 和 P_n 都受到抑制, 但是与 P_n 相比, Tr 下降更明显, 因此 WUE 显著提高, 3 样地报春苜蓿的 WUE 约为湿季的 2 倍(图 2: N)。

2.3 光合碳水化合物(CH_2O) 生成速率和 Rubisco 氧化和羧化速率之比(V_o/V_c)

干湿两季, 叶片光合碳水化合物(CH_2O) 生成速率随着环境 PAR 降低而降低, 其中湿季 OA 处报春苜蓿的 CH_2O 生成速率最高, 分别是 EZ 处的 1.2 倍及 TZ 处的 2.9 倍左右(图 3: A), 这与 OA 处报



注: 图中柱形图上不同大写字母表示同季节、不同样地的差异显著; 不同小写字母表示同一样地、不同季节间差异显著($p=0.05$, $n=10$)。

图 3 干湿两季 3 样地报春苜蓿叶片光合碳水化合物生成速率(以 CH_2O 和干物计)和 Rubisco 氧化和羧化速率之比(V_o/V_c)

Fig.3 The carbohydrates production rate and Rubisco oxygenation/carboxylation ratio in leaves of *P. tabacum* grown at three sites (OA, EZ, and TZ) in two seasons

春苣苔在日间所接受的高光合有效辐射总量有关。OA 处的 PAR 日均值为 EZ 及 TZ 处的 10~50 倍, 因此 EZ 和 TZ 处叶片 CH_2O 生成速率下降反映岩洞内光照缺乏限制了报春苣苔的光合碳同化。岩洞高 CO_2 和低光照生境下中的报春苣苔的 V_o/V_c 显著低于 OA 处, 湿季 3 个样地的 V_o/V_c 均显著低于干季(图 3: B)。结果表明, 生境的变化影响 Rubisco 的氧化和羧化比率, 强光和干旱提高了其氧化速率, 降低羧化速率, 岩洞内的高 CO_2 浓度有利于降低氧化速率的比例。

2.4 主成分分析

以 3 样地为整体, 利用主成分分析(PCA)方法对影响报春苣苔叶片光合生理指标动态变化的各类因子进行分析(表 1)。结果表明(第 1 主分量)PC1, (第 2 主分量)PC2 和(第 3 主分量)PC3 的贡献率分别为 51.45%, 21.41% 和 12.27%, 前三者之和达到 85.13%。其中气孔密度(STDE)、叶片比叶质量(LMA)、叶绿素含量 Chl (a+b) 和单位面积 N 含量 (N_{area}) 对 PC1 的载荷较高(表 1), 因此可把 PC1 看作为叶片结构和生理特征的代表, 同时拟合结果表明, Pn 与 PC1 呈良好的线性相关($R^2=0.662, p<0.01$) (图 4: A), 即随着 Chl 含量、 N_{area} 和 LMA、STDE 的增加, Pn 逐渐增大。对 PC2 影响最大的因子是 VPD 和 PAR 载荷量分别是 0.938 和 0.737。表明环境 PAR 和 VPD 作为光合作用能量来源以及气体交换的驱动力, 对叶片 Pn 有较大的

影响。Pn 与 PC2 的关系则呈先增加后降低的抛物线状变化趋势($R^2=0.725, p<0.01$) (图 4: B), 这是由于 PAR 和 VPD 过高会导致叶片的光抑制。

2.5 不同生境下净光合速率与环境因子的相关分析及通径分析

为定量了解生态因子对报春苣苔光合作用的影响, 对各样地的测定结果分别进行了相关分析与通径分析(表 2)。从相关系数的大小看来, OA 处环境因子对报春苣苔 Pn 影响的大小顺序为 $\text{RH} > \text{Gs} > \text{VPD} > \text{PAR} > t_a > \text{Tr} > C_i > C_a$ 。其中 Pn 与 PAR, RH 和 Gs 正相关, 而与 VPD 和 t_a 负相关($p<0.01$, 表 2)。EZ 处对 Pn 影响较大的因子依次为 $\text{Tr} > \text{PAR} > \text{VPD} > \text{Gs} > C_a > t_a > C_i > \text{RH}$, Pn 与 PAR, t_a , Tr, Gs 和 VPD 正相关, 与 C_i , RH 和 C_a 负相关。TZ 处对 Pn 影响较大的因子则依次为 $\text{VPD} > \text{RH} > \text{PAR} > C_i > \text{Gs} > \text{Tr} > t_a > C_a$, Pn 与 PAR, t_a , Tr, Gs 和 VPD 正相关, 与 C_i , RH 和 C_a 负相关。

通径系数的大小能够在一定程度上反映出因果变量之间的作用强度, 据通径系数分析结果可知, 在 OA 处各因子对报春苣苔 Pn 影响的大小顺序为: $\text{VPD} > t_a > \text{PAR} > C_i > \text{Tr} > \text{Gs} > \text{RH} > C_a$ (直接通径绝对值大小顺序), 说明在旷地强光生境下, VPD 对 Pn 的日变化的直接主导作用最大。EZ 处报春苣苔的 Pn 与各环境因子的通径分析表明: 环境因子对报春苣苔叶片光合速率影响的大小顺序为:

表 1 影响 3 样地报春苣苔叶片光合作用的各因素主成分分析

Table 1 Results of principal component analysis (PCA) for morphological, physiological and environmental variables of *P. tabacum* over 3 sites

Parameters	Gs	C_i	VPD	t_a	PAR	RH	N_{area}	LMA	Chl(a+b)	STDEN
PC1	0.453	-0.565	0.183	0.180	0.414	-0.160	0.827	0.860	0.844	0.907
PC2	0.029	-0.244	0.938	0.658	0.737	-0.005	0.503	0.457	0.004	0.317
PC3	0.692	0.575	-0.058	0.597	-0.203	0.906	-0.127	-0.118	0.286	-0.041

各变量为包括气孔导度(Gs), 胞间 CO_2 浓度(C_i), 叶片水汽压亏缺(VPD), 气温(t_a), 光合有效辐射(PAR), 空气湿度(RH), 叶片单位面积 N 含量(N_{area}), 叶片单位面积 Chl 含量以及气孔密度(STDEN)。

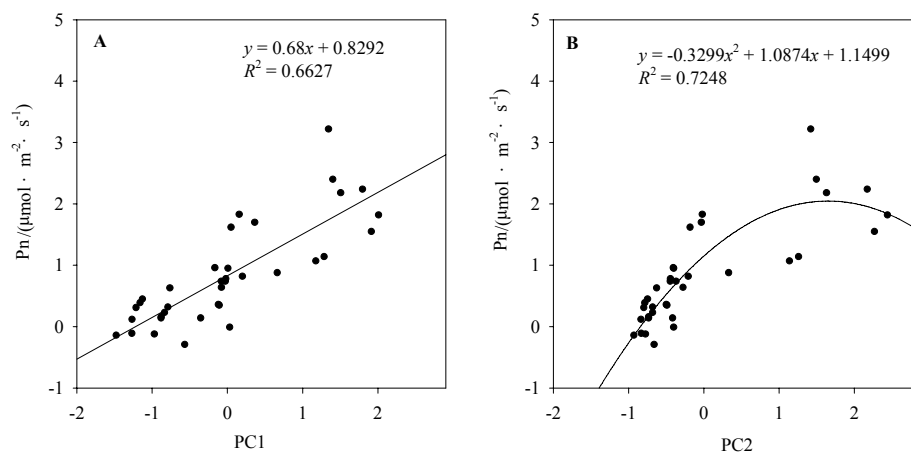


图 4 第 1 主分量(PC1)和第 2 主分量(PC2)与 Pn 的回归关系

Fig.4 Regressive relationship between Pn and the principal component of 1(a) or 2(b) over all sites

表 2 旷地样地(OA)主要因子对报春苣苔 Pn 的相关分析及通径分析. X1(PAR), X2(Tr), X3(Gs), X4(VPD), X5(C_i), X6(RH), X7(t_a) and X8(C_a)
Table 2 The correlation and path coefficient analysis between Pn of *P. tabacum* and environmental factors at OA site

	Indirect path coefficient								直接通径系数	Pearson 相关系数
	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8		
X1		0.068	-0.029	0.271	0.218	-0.005	-0.564	0.007	0.559	0.524**
X2	0.188		-0.058	-0.245	0.034	0.001	0.267	0.005	0.202	0.395
X3	0.118	0.086		1.560	-0.119	-0.020	-0.927	-0.001	-0.135	0.561**
X4	-0.059	0.019	0.083		0.029	0.026	1.907	0.002	-2.554	-0.547**
X5	-0.286	-0.016	-0.038	0.179		-0.007	0.322	-0.002	-0.424	-0.273
X6	-0.103	-0.007	-0.094	2.301	-0.098		-1.579	-0.002	-0.029	0.596**
X7	-0.154	0.026	0.062	-2.393	-0.067	0.023		-0.002	2.035	-0.471**
X8	-0.133	-0.038	-0.004	0.135	-0.024	-0.002	0.114		-0.027	0.023

“**”and“***”indicate a significant difference at the 0.05 and 0.01 levels, respectively

Tr>PAR>VPD>Gs>C_i> t_a>RH> C_a, 表明在 EZ 处, Tr、PAR 和 VPD 对 Pn 的日变化起着主导作用。TZ 处的环境因子对报春苣苔 Pn 影响的大小顺序为: PAR>RH>Gs>VPD> t_a>C_i> C_a>Tr, 表明在 TZ 处的弱光环境下, PAR 是对 Pn 日变化起最大主导作用的因子。此外, 通径分析表明 RH 在不同生境下对报春苣苔 Pn 起着截然相反的效应: 在旷地生境下, RH 通过 VPD 对 Pn 起较大的正效应, 而在岩洞低光条件下, Pn 与 RH 呈显著负相关, RH 对 Pn 则起直接的负效应, 同时 RH 通过 VPD 对 Pn 起较大的

间接负效应。

3 讨论与结论

3 样地报春苣苔的 Pn 日均值较低, 约为 1.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而最高值低于 3.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 表明报春苣苔的光合能力不高。3 样地代表了 3 个光梯度环境, 即阳光直射的空旷地、岩洞口的弱光和洞内极端弱光的条件, 各样地的微环境存在显著差异, 因此生长于此 3 种生境下的报春苣苔的光合气体交换特性也产生了相应变化。在岩洞中生长的报春苣苔由于受低 PAR 和高 RH 的影响, 其 Pn 和 Tr

表 3 紫霞岩岩洞有光带样地(EZ)主要因子与报春苣苔 Pn 的相关分析及通径分析

Table 3 The correlation and path coefficient analysis between Pn of *P. tabacum* and environmental factors at EZ site

	Indirect path coefficient								直接通径系数	Pearson 相关系数
	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8		
X1		0.331	0.109	0.155	0.102	-0.005	-0.081	-0.002	0.253	0.864*
X2	0.183		0.129	0.135	0.059	-0.041	-0.062	0.002	0.456	0.896**
X3	0.166	0.354		0.120	0.062	-0.004	-0.057	0.001	0.167	0.807**
X4	0.206	0.323	0.106		0.077	-0.006	-0.086	-0.002	0.190	0.809**
X5	-0.159	-0.167	-0.064	-0.090		0.0052	0.076	0.001	-0.162	-0.560*
X6	-0.146	-0.209	-0.071	-0.131	-0.094		0.083	0.001	-0.009	-0.557*
X7	0.190	0.262	0.089	0.153	0.116	-0.007		-0.002	-0.107	0.695**
X8	-0.183	-0.329	-0.107	-0.147	-0.110	-0.006	0.089		0.002	-0.781**

“**”and“***”indicate a significant difference at the 0.05 and 0.01 levels, respectively

表 4 紫霞岩岩洞弱光带样地(EZ)主要因子与报春苣苔 Pn 的相关分析及通径分析

Table 4 The correlation and path coefficient analysis between Pn of *P. tabacum* and environmental factors at TZ site

	Indirect path coefficient								直接通径系数	Pearson 相关系数
	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8		
X1		0.020	0.096	0.106	0.082	0.243	0.075	-0.043	0.321	0.890**
X2	0.239		0.086	0.093	-0.071	0.208	0.047	-0.041	0.026	0.729**
X3	0.225	0.017		0.102	-0.078	0.242	0.059	-0.047	0.133	0.809**
X4	0.270	0.019	0.112		0.092	0.277	0.088	-0.053	0.122	0.929**
X5	-0.236	-0.017	-0.096	-0.104		-0.248	-0.074	0.062	-0.108	-0.821**
X6	-0.266	-0.019	-0.114	-0.119	-0.095		-0.079	0.053	-0.283	-0.923**
X7	0.193	0.010	0.066	0.089	0.067	0.188		-0.043	0.120	0.691**
X8	-0.186	-0.015	-0.087	-0.091	-0.094	-0.209	-0.073		0.071	-0.684**

“***”indicate a significant difference at the 0.01 levels, respectively

日间均维持在较低值。在空旷地入射在报春苣苔叶面的 PAR 较强,为其光合作用提供较多的可利用光能,并诱导气孔开放,因此其叶片具有较高的 Pn 和 Tr。然而旷地午间时段,PAR 增加伴随着 RH 的显著减小,此时报春苣苔叶片的 Pn 因受强光以及水分亏缺的影响而显著下降,表明这一物种并不适宜在强光直照的环境下生长。随着干湿季交替报春苣苔的光合生理生态特征出现显著变化,干季其 Pn、Tr 和 Gs 均显著低于湿季,表明干季环境水分的匮乏对报春苣苔造成了一定的胁迫,因此在野外引种恢复的过程中,干季期间必须保持充足的水分供给。

主成分分析表明叶片 N_{area} 与 Chl 含量、LMA 以及气孔密度对光合作用的具有显著影响。叶绿素是叶片进行光合作用的最重要色素,它是光能吸收和传递的载体,其含量的多少直接影响植物光合效率的高低^[26]。此外叶片光合能力也受叶含 N 量影响,Rubisco 含量取决于叶含 N 量,在任何光强下,分配于 Rubisco 的氮量随叶片含氮量提高而增加^[27]。因此,叶氮含量决定着叶片光合能力的高低,植物叶氮含量及其在各光合机构组分中的分配可以反映植物对光环境的适应^[28]。 N_{area} 增加提高了叶片内部光合作用酶的数量和活性,有利于提高叶片的光合速率^[29-30]。而 LMA 是一个衡量叶片光合能力的重要参数^[31],LMA 较大的叶片在单位面积内容纳更多的叶绿体从而提高叶片光合能力^[32-33]。气孔密度与光合作用也密切相关,强光下高密度的气孔具有较高的灵活性,有利于植物保持体内水分和有效地进行呼吸及光合气体交换^[34]。报春苣苔的光合作用不仅与叶片结构和生理特征有关,而且对环境因子敏感,其 Pn 变化主要取决于环境 PAR、 t_a 、 C_a 和 RH 等环境因子的综合作用,这些生态因子不仅直接影响植物光合作用,而且各因子之间有着错综复杂的关系。

报春苣苔主要分布于喀斯特生态系统,这是受岩溶环境制约的脆弱生态系统,从自然生态角度分析,其脆弱性体现在岩溶区土层一般较薄,地表保水性差。由于喀斯特地区广泛分布地下排水系统,上层薄,岩石裸露,地表蒸发强烈,降雨时地表水常沿溶蚀裂隙、落水洞等很快向地下漏失,只有少量的水保存在生态系统中。因此,即使在雨量较丰富的地区,也会出现“岩溶干旱”现象^[35-36]。本研究结果表明:在 OA 旷地生境下,午间强光将导致高温,地表蒸腾加剧以及空气湿度的显著下降,因此旷地生境下的报春苣苔将受到一定程度的干旱胁迫。相关分析表明在 OA 旷地生境下 Pn 与 RH 呈极显著正相关,而与 VPD 和 t_a 呈极显著负相关。此外,午间 Pn 下降伴随着 L_s 的上升以及 C_i 的下降,这表明

午间当旷地光强高于 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时报春苣苔的净光合速率会受光抑制和气孔限制的影响而下降。与旷地相比,岩洞内的报春苣苔 Pn 没有受到强光抑制,但岩洞中的报春苣苔净光合速率和 CH_2O 生成速率较低,洞内光照缺乏是限制其光合碳同化的原因,因为植物在弱光下明显降低 Rubisco 的羧化速率和碳酸酐酶(CA)活性^[37]。因此,在旷地进行报春苣苔的引种恢复时须要为其提供适当遮荫措施,光强不应超过 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而在岩洞中进行引种恢复时则必须选取光照相对充足的生境。

此外,本研究结果表明:即使同一环境因子,其在不同生境下对报春苣苔的 Pn 影响也有所不同。如在 OA 旷地强光生境下,报春苣苔的 RH 与 Pn 呈显著正相关,且 RH 通过 VPD 对 Pn 起较大的正效应,这表明在强光环境下,空气湿度的适度增加有利于降低过高的 VPD,促进气孔开放而提高 Pn。而在岩洞低光条件下, Pn 与 RH 呈显著负相关,RH 对 Pn 则起直接的负效应,同时 RH 通过 VPD 对 Pn 起较大的间接负效应。这表明岩洞环境早晚时段过高的 RH 则会使降低 VPD 而不利于叶片的气体交换,使光合作用受影响。因此在报春苣苔的野外回归的栽培时,应该注意 RH 的控制,在栽种过程中要区别不同生境而予以合适的 RH 以提高 Pn,加速生长速率和生态恢复的进程。

已有研究表明:高浓度 CO_2 会与 O_2 竞争而降低 Rubisco 的加氧酶活性,导致氧化/羧化速率之比 (V_o/V_c) 以及光呼吸的下降^[38-40]。本研究结果显示:岩洞有光带和弱光带处的空气 CO_2 浓度较高,与此同时生长在该处的报春苣苔叶片 Rubisco 氧化和羧化速率之比也显著低于旷地,这表明岩洞生境下高浓度的 CO_2 可能有助于减少叶片因光呼吸的碳消耗而利于维持光合产物的净积累。空旷地报春苣苔叶片较高的 V_o/V_c 值与林植芳等^[41]报道强光和高温提高植物光合电子向光呼吸途径的传递比率的结果相一致,可能也是报春苣苔的一种保护性调节机制。

报春苣苔多数生长于石壁生境,不同于具备发达根系的乔木或灌木,其根系分布十分受限,加之石壁土层薄,岩石裸露,土壤水分含量少,依靠根系所能吸收的水源十分有限,因此受强光以及强地表水分蒸发流失的影响,旷地中生长的报春苣苔在午间强光及旱季时段将受到较大程度的干旱胁迫。而与旷地相比,岩洞口有光带的生境维持了较低的光照,并且在午间时分以及干季时期均能维持较高的湿度,为报春苣苔生长提供了防止强光伤害及干旱胁迫的重要生境。因此,加强对岩洞生境的保护,避免人类活动的破坏和干扰是濒危植物报春苣苔就地保护的重要前提。

参考文献:

- [1] 任海, 彭少麟, 张奠湘, 等. 报春苣苔的生态生物学特征[J]. 生态学报, 2003, 5: 1012-1017.
REN Hai, PENG Shaolin, ZHANG Qianmei, et al. The ecological and biological characteristics of an endangered plant, *Primulina tabacum* Hance[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23: 1012-1017.
- [2] 彭少麟, 陈万成. 广东珍稀濒危植物[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
PENG Shaolin, CHENG Wancheng. Rare and Endangered Plants in Guangdong[M]. Beijing: Science Press, 2002.
- [3] REN H, ZHANG Q M, WANG Z F, et al. Conservation and possible reintroduction of an endangered plant based on analysis of community ecology: a case study of *Primulina tabacum* Hance in China[J]. Plant Species Biology, 2010a, 25: 43-50.
- [4] MATOS F S, WOLFGRAMM R, GONCALVES F V, et al. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67: 421-427.
- [5] CULVER D C, MASTER L L, CHRISTMAN M C, et al. Obligate cave fauna of the 48 contiguous United States[J]. Conservation Biology, 2000, 14: 386-401.
- [6] NORTHUP D E, LAVOIE K H. Geomicrobiology of caves: a review[J]. Geomicrobiology Journal, 2001, 18: 199-222.
- [7] CUEZVA S, SANCHEZ-MORAL S, SAIZ-JIMENEZ C, et al. Microbial communities and associated mineral fabrics in Altamira cave, Spain[J]. International Journal of Speleology, 2009, 38: 83-92.
- [8] BISWAS J. Kotumsar cave biodiversity: a review of cavernicoles and their troglobiotic traits[J]. Biodiversity Conservation, 2010, 19: 275-289.
- [9] HOWARTH F G. Ecology of cave arthropods[J]. Annual Review of Entomology, 1983, 28: 365-389.
- [10] WYNNE J J, PLEYTEZ W. Sensitive ecological areas and species inventory of Actun Chapat Cave, Vaca Plateau, Belize[J]. Journal of Cave and Karst Studies, 2005, 67: 148-157.
- [11] HANCE D. *Primulina tabacum*. Hance[J]. Journal of Botany, 1883, 21: 169.
- [12] Flora of China Editorial Committee. Flora of China [M]. Beijing: Science Press, 1990.
- [13] 曹明, 李世晋, 曹利民, 等. 中国苦苣苔科三特有属花粉形态研究[J]. 广西植物, 2007, 27: 669-672.
CAO Ming, LI Shijin, CAO Limin, et al. Pollen morphology of three Chinese endemic genera in Gesneriaceae[J]. Guihaia, 2007, 27: 669-672.
- [14] NI X W, HUANG Y L, WU L, et al. Genetic diversity of the endangered Chinese endemic herb *Primulina tabacum* (Gesneriaceae) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP)[J]. Genetica, 2006, 127: 177-183.
- [15] WANG Z F, REN H, ZHANG Q M, et al. Isolation and characterization of microsatellite markers for *Primulina tabacum*, a critically endangered perennial herb[J]. Conservation Genetics, 2009, 10: 1433-1435.
- [16] ARMSTRONG D P, SEDDON P J. Directions in reintroduction biology[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2007, 23: 20-25.
- [17] MA G H, HE C X, REN H, et al. Direct somatic embryogenesis and shoot organogenesis from leaf explants of *Primulina tabacum*[J]. Biologia Plantarum, 2010, 54: 361-365.
- [18] REN H, MA G H, ZHANG Q M, et al. Moss is a key nurse plant for reintroduction of the endangered herb, *Primulina tabacum* Hance[J]. Plant Ecology, 2010b, 209: 313-320.
- [19] PENUELAS J, FILELLA I, LLUSIA J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49: 229-238.
- [20] DEWAR R C. A simple model of light and water use evaluated for *Pinus radiata*[J]. Tree Physiology, 1997, 17: 259-265.
- [21] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系[J]. 植物学报, 1984, 26: 605-615.
LIN Zhifang, LI Shuangsun, LIN Guizhu, et al. Superoxide dismutase activity and lipid peroxidation in relation to senescence of rice leaves[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1984, 6: 605-615.
- [22] MULLEN J A, KOLLER H R. Trends in carbohydrate depletion, respiratory carbon loss, and assimilate export from soybean leaves at night[J]. Plant Physiology, 1988, 86: 517-521.
- [23] BROOKS A, FARQUHAR G D. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1, 5 - bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light[J]. Planta, 1985, 165: 397-406.
- [24] BALDINI J U L, BALDINI L M, MCDERMOTT F, et al. Carbon dioxide sources, sinks, and spatial variability in shallow temperate zone caves[J]. Journal of Cave and Karst Studies, 2006, 68: 4-11.
- [25] WHITE W B. Cave sediments and paleoclimate[J]. Journal of Cave and Karst Studies, 2007, 69: 76-93.
- [26] PLUS M, AUBY I, VERLAQUE M, et al. Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon[J]. Aquatic Botany, 2005, 81: 157-173.
- [27] HIKOSAKA K, TESASHIMA I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use[J]. Plant, Cell and Environment, 1995, 18: 605-618.
- [28] LE ROUX X, WALCROFT A S, DAUDET F A, et al. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning[J]. Tree Physiology, 2001, 21: 377-386.
- [29] FIELD C B, MOONEY H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants[C]//GIVNISH T J, ed. On the Economy of Plant Form and Function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [30] HOLLINGER D Y. Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy[J]. Tree Physiology, 1996, 16: 627-634.
- [31] BOLTZ B A, BONGATEN B C, TESKEY R O. Seasonal patterns of net photosynthesis of loblolly pine from diverse origins[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1986, 16: 1063-1068.
- [32] JURIK T W. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood trees species[J]. American Journal of Botany, 1986, 73: 1083-1092.
- [33] TERASHIMA I, MIYAZAWA S I, HANBA Y T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf[J]. Journal of Plant Research, 2001, 114: 93-105.
- [34] BOSABALIDIS A M, KOFIDIS G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars[J]. Plant Science, 2002, 163: 375-379.
- [35] 张冬青, 林昌虎, 何腾兵. 贵州喀斯特环境特征与石漠化的形成[J]. 水土保持研究, 2006, 13: 220-223.

- ZHANG Dongqing, LIN Changhu, HE Tengbing. Environmental characteristic of Karst in Guizhou and forming of rock desertification[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2006, 13: 220-223.
- [36] 李阳兵, 邵景安, 王世杰, 等. 岩溶生态系统脆弱性研究[J]. 地理科学进展, 2006, 25: 2-9.
- LI Yangbing, SHAO Jingan, WANG Shijie, et al. A conceptual analysis of Karst ecosystem fragility[J]. Progress in Geography, 2006, 25: 2-9.
- [37] 孙谷畴, 林植芳, 林桂株. 不同光强下生长的几种亚热带森林树木的 Rubisco 羧化速率和碳酸酐酶的活性[J]. 武汉植物学研究, 2001, 19: 304-310.
- SUN, Guchou, LIN Zhifang, LIN Guizhu. The carboxylation rate of Rubisco and activity of carbonic anhydrase in plants from a subtropical forest grown at different light intensity[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2001, 19: 304-310.
- [38] FARQUHAR G D, CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species[J]. Planta, 1980, 149: 79-90.
- [39] SHARKEY T D: Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants, physics, physiology, and rate limitations[J]. Botanical Review, 1985, 51: 53-105.
- [40] LUO Y, SIMS D A, THOMAS R B, et al. Sensitivity of leaf photosynthesis to CO₂ concentration is an invariant function for C₃ plants: A test with experimental data and global applications[J]. Global Biogeochemical Cycles, 1996, 10: 209-222.
- [41] LIN Z F, PENG C L, SUN Z J, et al. Effect of light intensity on partitioning of photosynthetic electron transport to photorespiration in four subtropical forest plants[J]. Science in China :Series C, 2000, 43: 347-354.

Diurnal photosynthetic performances of *Primulina tabacum* Hance grown in different Karst habitats

LIANG Kaiming^{1,2}, LIN Zhifang^{1,3}, LIU Nan^{1,3}, ZHANG Qianmei^{1,3}, REN Hai^{1,3*}

1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, Guangzhou 510650, China

Abstract: *Primulina tabacum* Hance is a critically endangered perennial herb belonging to the family Gesneriaceae. It has a very restricted distribution in limestone area from shaded caves to open area in Karst habitat in south China. This study investigated the relationships between the net photosynthesis rates (P_n) of this species and environmental factors. In open area (OA) site, excess radiation energy was accompanied with low air relative temperature (RH), thus water and CO₂ deficit in leaves were the major factor to cause midday depression of photosynthesis in this field. By providing a shade and humid shield, cave is a suitable habitat to protect *P. tabacum* against photoinhibition. In twilight zone (TZ) of cave, the lack of sunlight significantly decreased plant carbon assimilation (P_n and CH₂O production rate) by affecting the diurnal pattern of gas exchange in both dry and wet seasons. The tested parameters of P_n, CH₂O production rate, stomatal conductance (G_s), transpiration rate (Tr) and oxidation/carboxylation (V_o/V_c) ratio of Rubisco in three sites all showed better performances in wet season as compared with that in dry season. Principle analysis suggested that P_n was significantly affected by the leaf mass per unit area (LMA), N content on a leaf area basis (N_{area}), total Chl (a+b) content and stomatal density. Correlation analysis between P_n and environmental factors revealed that the primary influencing factors for P_n in OA were vapor pressure deficit (VPD, $p < 0.01$) and air temperature (t_a , $p < 0.01$), whereas in EZ and TZ, PAR is the most primary influencing factor for P_n. Moreover, our study revealed that same environmental factor can, in fact, had contrary effect on P_n in different habitats. In OA site, the higher RH in the morning can maintain lower level of VPD, thus benefit the performance of photosynthesis of leaf, and while in cave habitats, the increase in RH caused a decrease of P_n with a significant low VPD. Our results indicated that the PAR and RH should be carefully considered in the reintroduction of *P. tabacum* in Karst region.

Key words: *Primulina tabacum* Hance; net photosynthesis rates; environmental factors; cave habitats