

# 不同人为干扰水平下的亚热带植物 叶片的生理反应

詹姆士·阿勒林格

(美国犹他大学)

克列斯托夫·费尔德

(美国华盛顿卡内基研究所)

林植芳

(中国科学院华南植物研究所)

郭俊彦\*

## 摘 要

测定了华南亚热带季雨林中受不同人为干扰程度的植被中主要种类叶片的碳同位素比及无机成分(钙、钾、镁、锰、氮和磷)。从未受干扰到受干扰的生境中,所测定的全部植物种类的叶片碳同位素比皆增高,表明叶片的细胞间 $CO_2$ 浓度降低,水分利用效率提高。受干扰的生境中植物叶片的氮及镁含量较低,但其他的无机元素浓度没有明显的规律。

## 导 言

热带生态系统的原初生产率超过其他陆地生态系统。在一种特有的生态系统中,较高的生产力通常与较大的营养可用性有关<sup>[3,6]</sup>。热带森林生态系统受破坏后,酸性土的营养水平很低。因此,有关热带生态系统的生产力及无机物质再循环的关系已受到极大的重视<sup>[14,22]</sup>。人们从热带森林中割草伐木用作燃料,即从生态系统中除去营养成分及生物量,必将加剧了生产力及无机物质再循环能力的降低。森林的砍伐如何影响叶片的营养水平、生产力及生产效率,取决于土壤的缓冲水平及已变更的小环境对叶片光合速率的影响。温带森林生态系统的资料表明,频繁地去除营养物质使生产力降低<sup>[18,24,25]</sup>。

由于几千年来受到不同程度的砍伐,广东省内仅保存少量的原始亚热带季雨林。大部份山坡已于35—70年前重新种植了从外地引种来的桉树及马尾松和不同演替系列的天然优势树种<sup>[1]</sup>。对森林的不同程度的砍伐,造成生态逆境及演替过程的变动。这种状况为我们提供了研究长期砍伐及去除营养物质与原初生产力(如叶片营养成分,营养利用效率及水分利用效率)关系的可能性。

\* 参加此项工作的尚有孙谷畴、李双顺、林桂珠、王伟。

营养利用效率是叶片中营养物质的利用与光合速率之比。光合作用能力随营养水平增高而增大，尤其与大量元素氮的水平密切相关<sup>[11]</sup>。气孔开启时，光合速率也随细胞间CO<sub>2</sub>浓度而增高<sup>[10]</sup>，但较高的细胞间CO<sub>2</sub>浓度导致较低的水分利用效率<sup>[17]</sup>和较高的氮素利用效率（光合作用/叶片含氮量）<sup>[12]</sup>。因此，只有降低叶片的水分利用效率，才能提高氮素利用效率。

华南地区多为砖红壤，植被长期受到人类活动的影响<sup>[1]</sup>。我们认为被频繁地砍伐的森林必然表现一种逆境的生态系统：叶片中较低的无机物浓度及低的氮素利用效率。

缺乏连续测定光合速率的资料是难以估量氮素利用效率的。然而，了解叶片的细胞间CO<sub>2</sub>浓度的平均值，可提供氮素利用效率高抑或水分利用效率高的比较资料。

Farquhar等<sup>[8]</sup>首先提出碳同位素比可用于估量平均的细胞间CO<sub>2</sub>浓度，其他一些人的研究也支持这种观点<sup>[2, 4, 9, 10]</sup>。因此，本研究应用叶片碳同位素比阐明森林中受到不同程度人为干扰地点植物的水分利用/氮素利用的局限性，探讨叶片的生理反应。

## 不同试验点的特征

植物材料取自广东省鼎湖山自然保护区，选择代表森林成分和生产力受不同程度人为干扰的三个地点作实验点。第一个地点是未受干扰的密闭冠层森林。第二个地点由于偶然砍割树木枝干和草本植物作燃料而受到适度的干扰，其上部冠层的发育介于未受干扰及受严重干扰地区之间，称为中间型。第三个地点被频繁地砍伐枝条、割草以及有时砍伐树木，其下层叶片及植物比其他两个地区接受较多的阳光，称为疏林型。后两个地点已于1930年种植了马尾松及非本地种的桉树。

此外，我们也在保护区边缘的苗圃中种植了上述三种地点的主要代表植物，使其处于充足阳光照射的同一环境中，以作比较。

密闭冠层森林点的植被已被保护了400年之久，最高的冠层达24米，主要优势种为锥栗 (*Castanopsis chinensis*)、厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 及荷树 (*Schima superba*)。下层植被由10—15米的亚冠层树种华润楠 (*Machilus velutina*) 及上层树的幼树组成，灌木层是罗伞 (*Ardisia quinqueгона*)、云南大沙叶 (*Aporosa yunnanensis*)、野锦香 (*Blastus cochinchinensis*) 和九节 (*Psychotria rubra*)。草本类较少。

中间类型是半密闭的冠层，上层树种为锥栗、大叶桉树 (*Eucalyptus robusta*)、马尾松 (*Pinus massoniana*) 及荷树，灌木层有三叉苦 (*Evodia lepta*)、九节、桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*) 及鸭脚木 (*Schefflera octophylla*)，草本层主要为芒箕 (*Dicranopteris linearis*)。

第三种类型的树种与中间型相似，但三叉苦、九节及桃金娘比中间型更多。

## 实验方法

投射于森林底层的每天的太阳光总幅射是用鱼眼投射图测定的。每个实验点设五个

随机选择点, 在生长最旺盛的季节(夏季)测定。

叶片样品 从每种植物的几个植株上采集成熟叶片, 合并成一个样品, 共重复三次。叶片分别于生长旺盛期(7月)及非活跃期(1月)采收, 烘干磨碎过40目筛。

碳同位素比以质谱仪测定<sup>[23]</sup>, 以相对于PDB标准的‰表示。用加州大学洛杉矶分校的生物医学及环境科学实验室的发射光谱仪分析钙、钾、镁、锰及磷。每个样品重复三次。叶片的凯氏氮用自动分析仪测定。

## 结 果

叶片的碳同位素比表明所有被研究的种类皆为C<sub>3</sub>植物, 同一种植物的碳同位素比值随其生境的开放度增大而增高(图1, 表1)。树木、灌木及草本植物中这种趋势相一致。罗伞、锥栗及华润楠的碳同位素比的变化值为5‰, 其他种类为2—3‰。这些资料说明细胞间CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>)有较大的变化, C<sub>i</sub>随植物生境的照光水平增大而降低。

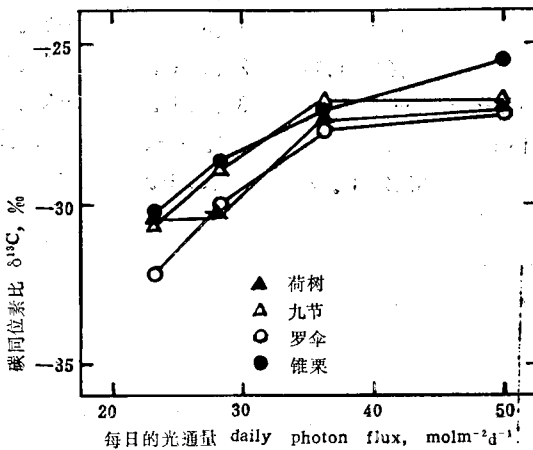


图1 鼎湖山季雨林中处于不同照光条件下的植物种类叶片的碳同位素比  
除苗圃中的植物外, 图中其他各点皆为三次测定的平均值

Fig. 1 Leaf carbon isotope values from different species along a light availability cline in a monsoonal forest habitat at Ding Hu Shan, China. Data are means of three values, except nursery plants which are single observations.

在密闭冠层中, 叶片碳同位素比随冠层高度而增大, 再次证明C<sub>i</sub>因照光水平而降低(图2)。但四个种类之间有差异。厚壳桂及华润楠的碳同位素比随冠层高度的变化较大, 锥栗及荷树的变化小得多。组织中碳同位素组成随高度而变动可能是可利用的C<sub>i</sub>的数量或CO<sub>2</sub>源的同位素成分的差异函数。如果低水平的CO<sub>2</sub>是由地表的腐殖质分解形成的, 则其碳同位素比值应接近-25‰。空旷处的大气中CO<sub>2</sub>同位素比为-8‰。厚壳桂及华润楠的1—2米高的叶片比同高度的锥栗及荷树叶片的碳同位素比低, 可能这些种类并没有从腐殖质中得到多少CO<sub>2</sub>, 只是因为具有较高的可利用的C<sub>i</sub>。

表 1 鼎湖山苗圃及冠层发育不同状态的三个地点植物叶片的碳同位素比

$n=3$  NP表示此地点没有这种植物,  $\delta, ^3C$  的单位为‰,  $P < 0.05$

Table 1 Carbon isotope values of different species occurring at three sites differing in canopy development and at a nursery site at Ding Hu Shan, China. Data are  $x \pm 1SE$ ,  $n=3$  unless otherwise noted. Units are parts per mil. Values within a row are significantly different from each other at the  $P < .05$  or better level if followed by different letters. NP indicates that the species is not present at that site.

种名 Species	密林 Closed	中间型 Mid	疏林 Open	苗圃 Nursery
罗伞 Ardisia quinquegona	-32.2±.18	-30.00+.15	-27.80+.03	-27.2
锥栗 Castanopsis chinensis	-30.30+.10	-28.63+.03	-27.07+.07	-25.6
芒箕 Dicranopteris linearis	NP	-28.60+.57	-26.47+.27	NP
大叶桉 Eucalyptus robusta	NP	-29.40+.33	-27.40+.49	NP
三叉苦 Evodia lepta	NP	-29.40+.07	-26.53+.28	-24.0
马尾松 Pinus massoniana	NP	-28.5	-26.40+.62	-26.5
九节 Psychotria rubra	-30.67+1.11	-28.87+.07	-26.77+.07	-26.9
桃金娘 Rhodomyrtus tomentosa	NP	-31.20+.12	-28.40+.23	-27.2
鸭脚木 Schefflera octophylla	NP	-27.93+.23	-26.59+.06	NP
荷树 Schima superba	-30.27+.12	-30.33+.09	-27.27+.14	-27.0

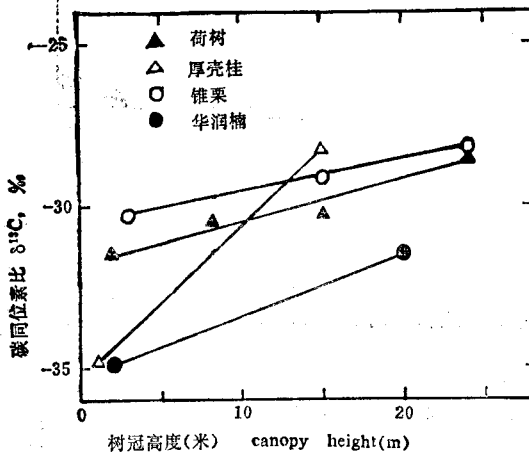


图 2 鼎湖山木本植物叶片碳同位素比与森林冠层高度的关系  
图上各点为三次测定的平均值

Fig. 2 Leaf carbon isotope values from different tree species as a function of height in a monsoonal tropical forest at Ding Hu Shan, China. Data are means of three values.

以群落表示的碳同位素比的图式也证实了从个别种类叶片所得的结果(表 2)。利用 Farquhar 等提出的碳同位素比及细胞间  $CO_2$  浓度之间的关系 [8], 并引用最近

Roeske和O'Leary<sup>19</sup>对RuBP羧化作用识别力的测定结果, 计算得到密林、中间型和疏林的植被以及苗圃植物叶片的平均细胞间CO<sub>2</sub>浓度为258、236、205及195 $\mu\text{lit}^{-1}$ 。

表2 四个不同地点植物的平均碳同位素比及凯氏氮含量

数字为 $X \pm 1 \text{SE}$ ,  $P < 0.05$ 或低些

Table 2 Average carbon isotope values and Kjeldahl nitrogen contents for plants at the four different sites. Data are  $X \pm 1 \text{SE}$ . Values within a column followed by different letters are significantly different from each other at the  $P < .05$  level or less.

生境 Habitat	碳同位素比(‰) Carbon isotope value(‰)	凯氏氮(mg g <sup>-1</sup> ) Kjeldahl nitrogen(mg g <sup>-1</sup> )	
		1月 Jan.	7月 July
密闭冠层 Closed canopy	-30.85+0.45	16.1+1.2	19.6+3.0
中间型冠层 Mid-canopy	-29.29+0.31	11.6+0.8	14.4+1.1
疏林型冠层 Open-canopy	-27.07+0.21	12.6+1.2	14.0+1.5

为了证实叶片碳同位素成分与C<sub>i</sub>变化的关系, 测定了四个优势种的C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>, 作为入射光通量的函数(图3), C<sub>a</sub>代表外界CO<sub>2</sub>浓度。C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>值随辐射增大而急剧地变化, 光通量低于0.5 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , 其变化更为显著。不同种类的C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>的绝对值的顺序与表1及图1的碳同位素比的顺序相一致。

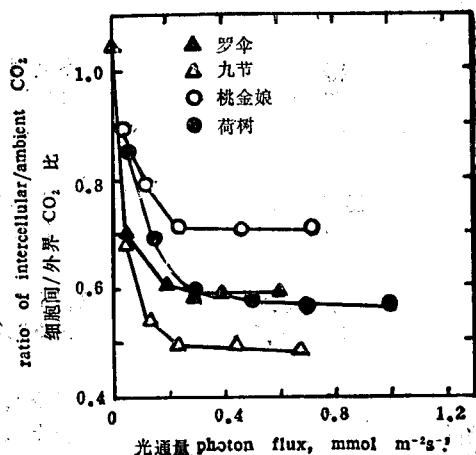


图3 鼎湖山四种植物的细胞间/外界CO<sub>2</sub>浓度与入射光通量的关系

图中各点为三次测定的平均值。测定条件: 叶温25°C, 外界CO<sub>2</sub>浓度35 $\mu\text{lit}^{-1}$ , 叶片与空气的水蒸汽浓度差为15 $\text{mbar bar}^{-1}$

Fig. 3 Ratio of intercellular to ambient carbon dioxide concentrations in four species from Ding Hu Shan as a function of incident photon flux. These response curves were measured at a leaf temperature of 25°C, ambient carbon dioxide concentration of 350  $\mu\text{mol l}^{-1}$ , and a leaf to air water vapor concentration gradient of 15 mbar  $\text{bar}^{-1}$ . Data are averages of three leaves per species.

假定各个地点的叶片与空气的水蒸汽梯度 $\Delta W$ 或多或少保持相等，根据叶片的碳同位素比，按以下的公式计算叶片的水分利用效率，可以看出各实验点的植物有不同的水分利用效率。 $WUE = (C_a - C_i) / 1.6\Delta W$ ， $C_a$ 按 $340\mu\text{mol l}^{-1}$ 计算，7月分的 $\Delta W$ 为 $12\text{mbar bar}^{-1}$  (Field和Lin)的水分关系文章，待发表)，碳同位素比的平均值取自表2，则水分利用效率为 $4.3\text{mmol mol}^{-1}$  (密林)及 $7.0\text{mmol mol}^{-1}$  (疏林)。

经常性的砍伐柴草可能影响流动性大的必需矿质元素。表3说明7月份各个试验点取物叶片的含氮量通常比1月份高。未受干扰地点的四种植物的生长期叶片含氮量高于受干扰地点的同类叶片，而两个受不同干扰地点的各两个时期采样的叶片含氮量之间没有规律性的差异。

表3 人为砍伐造成冠层发育不同的三个地点植物叶片的凯氏氮含量 ( $\text{mg g}^{-1}$ )  
叶片各于1月及7月采集一次，数据为三个样品的平均值。P < 0.05或高些

Table 3 Kjeldahl nitrogen contents of leaves from sites differencing in canopy development due to fuel harvesting at Ding Hu Shan. Plants were sampled twice, once during the relatively inactive time of year (January) and active during the active rainy season (July). Data are means of three lumped samples unless otherwise noted. Units are  $\text{mg g}^{-1}$ . Values within a row are significantly different from each other at the  $P < .05$  or better level if followed by different letters. NP indicates the species is not present at the site.

种名 Species	密林 Closed	中间型 Mid	疏林 Open
罗伞 <i>Ardisia quinquegona</i>			
Jan.	13.6+0.5	11.4+0.1	13.6+0.7
July	17.6+0.1	14.5+0.5	---
锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>			
Jan.	11.7+0.2	12.9+0.3	10.7+0.7
July	12.6+0.2	14.4+0.2	15.3+0.3
芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>			
Jan.	NP	10.0+0.7	10.4+0.2
July	NP	13.2+1.1	9.8+0.4
大叶桉 <i>Eucalyptus robusta</i>			
Jan.	NP	11.5+3.8	9.1+1.5
July	NP	---	13.0+0.3
三叉苦 <i>Evodia lepta</i>			
Jan.	NP	16.3+0.5	21.5+0.8
July	NP	23.0+1.7	23.4+0.6

马尾松	Pinus massoniana			
	Jan.	NP	11.3	10.1+1.0
	July	NP	---	10.6+0.3
九节	Psychotria rubra			
	Jan.	14.5+0.3	10.8+0.4	14.5+0.2
	July	17.2+0.6	13.9+0.2	15.2+0.2
桃金娘	Rhodomyrtus tomentosa			
	Jan.	NP	8.7+0.3	10.0+0.5
	July	NP	11.1+0.4	12.6+0.5
鸭脚木	Schefflera octophylla			
	Jan.	NP	15.2+0.1	15.9+1.7
	July	NP	16.9+0.7	15.5+0.7
荷 树	Schima superba			
	Jan.	11.9+1.4	10.1+0.2	10.1+0.7
	July	20.1+1.4	14.3+.05	15.0+0.3

表4是不同地点之间叶片中大量元素镁、钙、锰、磷、及钾的含量。受人为干扰的中间型及疏林点中植物叶片含镁量较低，但钙、锰、磷、钾的含量没有一定的规律性。

表4 鼎湖山热带季雨林不同冠层发育地点植物叶片的磷、钾、镁、钙和锰的含量 ( $\mu\text{g g}^{-1}$ —Mn、P,  $\text{mg g}^{-1}$ —Ca、K、Mg)

Table 4. Phosphorus, potassium, magnesium, manganese and calcium contents of leaves from different sites differing in canopy development for a monsoonal tropical forest site at Ding Hu Shan. Unites are  $\mu\text{g g}^{-1}$  for Mn and P and  $\text{mg g}^{-1}$  for Ca, K, and Mg. Data are means  $\pm 1$  SE, except as noted. Values within a row are significantly different from each other at the  $P < .05$  or better level if followed by different letters.

名称 Species	密林 Closed	中间型 Mid	疏林 Open	
罗 伞 <i>Ardisia quinquegona</i>	Ca	7.9+1.6	8.9+0.4	2.0+0.3
	P	867+116	779+76	1580+19
	K	17.1+0.9	15.8+2.8	15.5+0.5
	Mg	9.7+1.0	3.4+0.4	2.0+0.1
	Mn	396+4	1008+196	363+29
锥 栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	Ca	0.4+0.1	1.2+0.1	0.7+0.1
	P	1084+33	1462+111	1186+56
	K	7.9+0.8	10.8+0.0	11.5+0.5
	Mg	1.4+0.1	1.2+0.0	1.2+0.0
	Mn	129+21	650+79	131+5
芒 箕 <i>Dicranopteris Linearis</i>	Ca	NP	0.8+0.2	0.2+0.0
	P	NP	326+134	634+66
	K	NP	10.5+0.3	5.4+0.3
	Mg	NP	1.3+0.2	0.8+0.1
	Mn	NP	545+161	54+5

大叶桉 <i>Eucalyptus robusta</i>	Ca	NP	12.5+3.2	6.1+0.3
	P	NP	1842+375	1222+38
	K	NP	10.7+1.3	9.8+0.4
	Mg	NP	1.7+0.1	1.9+0.2
	Mn	NP	423+66	2.3+15
	三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	Ca	NP	5.1+0.2
P		NP	992+44	1647+76
K		NP	17.1+0.2	15.3+0.5
Mg		NP	2.2+0.1	1.5+0.1
Mn		NP	1103+45	140+4
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>		Ca	NP	0.7
	P	NP	1643	1106+357
	K	NP	12.6	7.2+1.2
	Mg	NP	0.5	0.5+0.0
	Mn	NP	309	119+69
	九节 <i>Psychotria rubra</i>	Ca	3.8+0.5	7.1+0.2
P		1210+5	1423+85	1506+84
K		8.7+0.5	18.0+0.5	15.4+1.5
Mg		4.6+0.2	3.3+0.1	2.8+0.4
Mn		505+25	1592+81	203+32
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>		Ca	NP	1.0+0.4
	P	NP	881+130	1032+102
	K	NP	5.8+1.3	10.6+0.1
	Mg	NP	0.5+0.1	0.7+0.1
	Mn	NP	227+63	80+9
	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	Ca	NP	4.4+0.7
P		NP	1445+128	1253+35
K		NP	23.6+0.6	12.9+0.4
Mg		NP	2.5+0.0	2.0+0.1
Mn		NP	1034+61	122+5
荷 树 <i>Schima superba</i>		Ca	1.6+0.5	2.3+0.9
	P	1074+203	952+150	548+237
	K	8.3+1.1	11.2+3.4	11.4+2.4
	Mg	1.8+0.3	1.1+0.1	1.4+0.2
	Mn	288+58	492+48	275+87

根据表 2 的碳同位素资料, 认为如果各个代表地点的叶片含氮量保持恒定, 则(1) 阴蔽度高的植被的光合速率最高, 且因  $C_i$  的变化使光合速率随受人为干扰程度增大而降低。(2) 从开放到阴蔽冠层地点, 叶片氮素利用效率应有所改善。然而, 未受干扰地点植物叶片的含氮量较高, 虽然其光合速率也较高, 氮素利用效率(光合作用/单位氮)并不因减少砍伐而有所裨益。



## 讨 论

我们的结果说明,一种植物叶片的碳同位素比的变化,取决于叶片在冠层的位置及上部冠层发育的程度。光的水平是这些变化中最重要的环境参数。实验室的研究进一步证实细胞间 $\text{CO}_2$ 浓度与光辐射的关系。近期的一些研究也已指出,叶片碳同位素成分可因冠层位置而改变<sup>[13, 15, 20, 26]</sup>。我们的结果及其他人研究表明,树木叶片的同位素比从受光少到阴生而变得更呈负值。

对叶片同位素比随冠层位置改变的图式,有两种可能的解释。第一种认为这些变化反映了细胞间 $\text{CO}_2$ 水平的差异<sup>[8]</sup>,第二种认为由于 $\text{CO}_2$ 源同位素成分的变化<sup>[15, 20, 26]</sup>,就是说,冠层上部的 $\text{CO}_2$ 源应与空旷处大气的碳同位素成分一样(约 $-7.8\%$ ),而冠层底部的 $\text{CO}_2$ 源同位素比接近于分解中的腐植质层(约 $-25\%$ )。后一种可能性假定不同冠层叶片的 $C_i$ 保持恒定。Francey等<sup>[13]</sup>测定不同冠层的 $\text{CO}_2$ 源的同位素成分,发现与空旷处大气中 $\text{CO}_2$ 的同位素比的差异低于 $0.8\%$ ,说明叶片同位素比的不同是与 $C_i$ 有关。我们的结果也认为冠层中不存在碳源同位素成分的差别,因为密林的最下层中,毗邻生长的不同种类的叶片碳同位素成分仍有较大的区别(图2)。

叶片的碳同位素比以及 $C_i/C_a$ 与光通量的关系的一致性,表明碳同位素比可以用作光合作用活跃期的平均辐射指标。Smith等<sup>[21]</sup>的早期研究已指出辐射影响碳同位素成份,但当时尚不明白这种影响的根据。目前已证明,叶片碳同素的分析是生态学中研究辐射及其他环境因子的有效的累积信息器。

尽管割草砍柴使森林的生物量减少,但叶片的无机元素并非全都减少。在不同地点中,受人为干扰地点的叶片含氮及含镁量较低。这与前人对其他人工生态系统的研究结果相符<sup>[18, 24]</sup>。Rapp<sup>[18]</sup>及Vitousek<sup>[24]</sup>的研究指出,移动性大、难以缓冲的离子在人为干扰情况下可能流失。本研究中其他的无机元素(钙、锰、钾、磷)含量与人为干扰之间的趋势不一。在一些植物中,这些元素因人为干扰而增高,另一些植物中却降低或不变。目前对引起这些不同变化图式的因子尚不了解。钾在土壤中是移动性的,也容易从叶片中被淋洗出来。因而设想其在叶片中的浓度保持恒定,但所分析的10种植物中只有4种的钾含量相对不变。

Field等<sup>[12]</sup>发现同一群落的chaparris种之间有不同的氮素利用效率与水分利用效率。我们的结果支持这一结论。单个点内及受不同程度人为干扰的各点之间的碳同位素比(及WUE)有明显的差异。虽然 $\Delta W$ 对于说明水分利用效率是重要的,且本文中并没有进行直接的测定,但Field和Lin的文章(待发表)中已测定了这三个地点植物的 $\Delta W$ 值。他们的资料指出不同地点间的 $\Delta W$ 值只有很小的变化。因此,我们的碳同位素比资料实际上可以说明水分利用效率的不同。

若将叶片的无机营养资料归纳一起加以分析,本研究表明由未受干扰到受干扰的季雨林中,受干扰大的地区内,植物叶片的水分利用效率较高,氮素利用效率较低。至于受干扰后绝对的原初生产率是否也下降,则尚不清楚。

(本文从Oecologia, 1986, 再版)

• 本研究得到美国—中国科学合作计划的拨款资助。

## 参 考 文 献

- [1] 王铸豪、何道泉等, 1982: 鼎湖山自然保护区的植被。热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 77—141页。
- [2] Bradford, K.J., T.D. Sharkey, G. D. Farguar, 1983: Gas exchange, stomatal behavior and  $\delta^{13}\text{C}$  values of the flacca tomato mutant in relation to abscisic acid. *Plant Physiol.*, 72: 245—250.
- [3] Chapin, F. S., 1980: The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 233—260.
- [4] Downton, W. J.S., W.J.R. Grant, S.P. Robinson, 1985: Photosynthetic and stomatal responses of spinach leaves to salt stress. *Plant Physiol.*, 77: 85—88.
- [5] Ehleringer, J.R., E.D. Schulze, et al., 1985: Xylem—tapping mistletoes: Water or nutrient parasites? *Science*, 227: 1479—1481.
- [6] Epstein, E., 1972: Mineral nutrition of plant: Principles and Perspectives. John Wiley (ed.), pp412, New York.
- [7] Farquhar, G. D., M.C. Ball, et al., 1982: Effect of salinity and humidity on  $\delta^{13}\text{C}$  value of halophytes—evidence for diffusional isotope fractionation determined by the ratio of intercellular/atmospheric partial pressure of  $\text{CO}_2$  under different environmental conditions. *Oecologia*, 52: 121—124.
- [8] Farquhar, G.D., M.H. O'Leary, J.A. Berry, 1982: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.*, 9: 121—137.
- [9] Farquhar, G.D., R.A. Richards, 1984: Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.*, 11: 536—552.
- [10] Farquhar, G.D., T.D. Sharkey, 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33: 317—345.
- [11] Field, C.B., H.A. Mooney, 1985: Harvard Symposium.
- [12] Field, C.B., J. Merino, H.A. Mooney, 1983: Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 60: 384—389.
- [13] Francey, R.J., R.M. Gifford, et al., 1985: Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). *Oecologia*, 66: 211—218.
- [14] Golley, F.B., J.F. McGibbis, et al., 1975: Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. University of Georgia Press, PP248.
- [15] Medina, E., P. Minchin, 1980: Stratification of  $\delta^{13}\text{C}$  values of leaves in Amazonian rain forests. *Oecologia*, 45: 377—378.
- [16] O'Leary, M.H., 1981: Carbon dioxide fractionation by plants. *Phytochemistry*, 20: 553—567.
- [17] Pearcy, R.W., J.R. Ehleringer, 1984: Ecophysiology of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  Plants. *Plant Cell Environ.*, 7: 1—13.
- [18] Rapp, M., 1983: Some Problems of disturbance on the nutrient cycling in ecosy-

- stems. In: *Disturbance and Ecosystems*. H.A.Mooney, M.Godron, (eds.), Ecological Study Series 44. Springer-Verlag, Heidelberg. pp117—128.
- [19] Roeske, C.A., M.H., O'Leary, 1984: Carbon isotope effects on the enzyme-catalyzed carboxylation of ribulose bisphosphate. *Biochem.*, 23: 6275—6284.
- [20] Sehleser, G.H., R. JayaSekera, 1985:  $\delta^{13}\text{C}$ -variations of leaves in forests as an indication of reassimilated  $\text{CO}_2$  from the soil. *Oecologia*, 65: 536—542.
- [21] Smith, B. N., J.Oliver, C.Mcmillan, 1976: Influence of carbon source, oxygen concentration, light intensity and temperature on  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Bot. Gaz.*, 137: 99—104.
- [22] Stark, N.M., C.F. Jordan, 1978: Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology*, 59: 434—437.
- [23] Tieszen, L.T., D.Hein, et al.,1979: Use of  $\delta^{13}\text{C}$  values to determine vegetation selectivity in East African herbivores. *Oecologia*, 37: 351—359.
- [24] Vitousek, P.M., 1983: Mechanisms of ion leaching in natural and managed ecosystems. In: *Disturbance and Ecosystems*. H.A.Mooney, M.Godron (eds.). Ecological Study Series 44. Springer-Verlag, Heidelberg. pp128—144.
- [25] Vitousek, P.M. J.R.Gosz, et al.,1979: Nitrate losses from disturbed ecosystems. *Science*, 204: 469—474.
- [26] Vogel, J.C., 1978: Recycling of carbon in a forest environment. *Oecol. Plant*, 13: 89—94.

PHYSIOLOGICAL RESPONSES IN SUBTROPICAL PLANTS SUBJECT TO  
DIFFERENT DISTURBANCE LEVELS

James R. Ehleringer  
(University of Utah, U.S.A.)

Christopher B. Field  
(Carnegie Institution of Washington, U.S.A.)

Lin Zhi-fang      Kuo Chun-yen  
(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

Leaf carbon isotope ratios and leaf mineral composition (Ca, K, Mg, Mn, N, and P) were measured on the dominant species along a disturbance gradient in the subtropical monsoonal vegetation of southern China. Leaf carbon isotope ratios increased from undisturbed to disturbed sites for all species, indicating that leaf intercellular  $CO_2$  concentrations decreased and leaf water use efficiencies increased along this cline. Leaf nitrogen and magnesium levels were lower in species on the disturbed sites, but there were no clear patterns for the other leaf mineral concentrations.