

藜个体在高密度种群中的氮素利用效率

袁志友 李凌浩 韩兴国*

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要 氮素利用效率(*NUE*)是植物养分策略研究中的一项重要内容。该文利用 Berendse 和 Aerts 提出的氮素利用效率概念和原理研究了高密度的藜(*Chenopodium album*)种群中不同植物个体在种内竞争条件下的氮素利用效率。结果表明,由于植株的氮素吸收速率与其个体大小成非线性关系,说明不同植株个体对氮素的竞争属于非对称竞争。个体较大的植株氮素输入较高,而个体较小的植株氮素输出较高,因而较大个体植株的氮素净增加也较高。植株的氮素损失随着个体大小的增加而增加,较大植株个体的氮素浓度随着生长而下降,而较小植株个体的氮素浓度随时间的变化不大,说明个体较小的植株的生长受光照的限制比受氮素的限制更大,而对较大的植株个体而言,它们的生长受氮素的限制更大。高密度藜种群中的不同植物个体具有不同的养分策略,氮素利用效率及其组成部分氮素生产力(*NP*)和氮素滞留时间(*MRT*)均不同。植株的 *NP* 和 *MRT* 与其个体大小正相关,较大的植物个体具有较高的 *NP* 和较长的 *MRT*,因而氮素利用效率也高于个体较小的植株。在个体水平上,种内不同植株的 *NP* 与 *MRT* 不存在权衡关系(Trade-off)。因此, Berendse 和 Aerts 提出的氮素利用效率概念不仅适用于研究种间的养分策略,对于研究种内不同植株的养分策略也同样适用。

关键词 种内竞争 氮素生产力 滞留时间 氮素利用效率 植物个体大小

NITROGEN USE EFFICIENCY OF COMPETING INDIVIDUALS IN A DENSE STAND OF AN ANNUAL HERB, *CHENOPODIUM ALBUM*

YUAN Zhi-You LI Ling-Hao and HAN Xing-Guo*

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract The concept of nitrogen use efficiency (*NUE*) offers a powerful tool to study plant strategies with respect to nutrient limitation. We studied the *NUE* of an annual herb, *Chenopodium album*, in a dense monospecific stand using the concept introduced by Berendse and Aerts. Larger individuals absorbed more N in greater proportions relative to their size, suggesting that the competition for soil nitrogen was asymmetric (one-sided) among individual plants in the stand. Nitrogen loss from individuals also increased with plant size. Nitrogen influx (r_{in} , the rate of N uptake per unit aboveground N) was greater in larger individuals while nitrogen outflux (r_{out} , the rate of N loss per unit aboveground N) was the reverse. Therefore, the relative rate of nitrogen increment ($r_{in}-r_{out}$) was greater in larger individuals whereas it was around zero in the smallest plants. Larger individuals decreased their N concentration with time while smaller individuals showed little change in N concentration. These results suggested that the growth of smaller individuals was limited by light availability rather than by N availability, and N limitations were greater in larger individuals. Individual plants in this dense stand of *C. album* differed in their N economy. *NUE* and its components, i.e., *MRT* and *NP*, were different among individuals in the stand. Both *NP* and *MRT* were positively related to plant size. Larger individuals had longer *MRT* and higher *NP*, both of which contributed to higher *NUE*, than the smaller individuals. No trade-off relationship between *NP* and *MRT* was found at the intraspecific level. This study showed that the concept of *NUE* defined by Berendse and Aerts offered a powerful tool in studying plant strategies within species as well as among species.

Key words Intraspecific competition, Nitrogen productivity, Mean residence time, Nitrogen use efficiency, Plant size

植物对光照、水分、养分等资源的吸收和利用特性是植物生态学研究中的一项重要内容(Aerts & Chapin, 2000),而反映植物对资源吸收利用特性的

一个主要参数就是资源利用效率(Aerts & de Caluwe, 1994)。由于氮素是许多陆地生态系统中的养分限制因子(Vitousek & Howarth, 1991; Matson et

al., 2002), 因此大多数养分利用效率方面的研究侧重于对氮素利用效率(Nitrogen use efficiency, *NUE*)的研究。研究氮素利用效率首先应选择适当的衡量参数,但目前尚没有一个统一的参数(袁志友等, 2003)。Hirose(1971)和 Vitousek(1982)曾将氮素利用效率定义为植物吸收单位重量的氮素所产生的生物量,如果系统处于“稳定状态”(Frissel, 1981),则氮素利用效率等于植物体内氮素浓度的倒数。Berendse 和 Aerts(1987)在 Vitousek(1982)的养分利用效率概念的基础上,认为氮素利用效率应由两部分组成:一是氮素生产力(*N productivity*, *NP*),二是氮素的平均滞留时间(Mean residence time, *MRT*),即 $NUE = NP \cdot MRT$ 。

对植物的 *NP*、*MRT* 和 *NUE* 的研究,国外只有 Aerts、Eckstein 等人的工作(Aerts, 1990; Aerts & de Caluwe, 1994; Eckstein & Karlsson, 1997),国内目前还没有涉及到 *NP* 和 *MRT* 的报道。上述实验或是研究亚北极冻原上的湿地植物,或是木本植物,或为控制性实验,而对草原植物的野外实验研究从未开展。并且这些研究均是在生态系统水平或群落水平上进行的,而在个体水平上的养分利用效率研究十分缺乏。另外, Berendse 和 Aerts(1987)提出的氮素利用效率概念是假设系统处于稳定状态,但在个体水平上,不同的植株个体在不断地生长和死亡,而不是处于稳定状态。因此本文对 Berendse 和 Aerts(1987)提出的氮素利用效率概念进行了一定修正,以便在个体水平上来研究植物在种内竞争条件下的氮素利用策略。其基本假设是,由于个体较大的植株获取的光照较多,因而其氮素生产力应比个体较小的植株要高,如果氮素生产力与氮素滞留时间之间存在着权衡关系(Trade-off),则个体较小的植株应具有较长的氮素滞留时间。

在个体水平上研究植物对光照、水分、养分等资源的竞争利用时,应区分为两种竞争(Weiner *et al.*, 1997; Schwinning & Weiner, 1998):一是对称竞争(Symmetric competition),二是非对称竞争(Asymmetric competition)。一般认为植物对光线的竞争属于非对称竞争(Silvertown & Lovett-Doust, 1993),而对养分的竞争属于对称竞争(Casper & Jackson, 1997),但对于高密度种群中不同植物个体之间的养分竞争属于哪种竞争还不清楚,因此本文的另一个目的是在个体水平上确定植物对氮素的竞争类型。

1 研究地区自然概况

实验于 2002 年在内蒙古自治区多伦县进行。

该地区位于锡林郭勒盟南部,地处浑善达克沙地南缘,属于典型的农牧交错区。地理范围为 $115^{\circ}50' \sim 116^{\circ}55' E$ $41^{\circ}46' \sim 42^{\circ}36' N$ 。低山丘陵地貌,海拔在 1 150 ~ 1 800 m 之间。属于中温带半干旱大陆性气候,年均降水量 385.5 mm,蒸发量 1 748 mm。年均气温为 1.6 °C,最暖月(7 月)平均气温为 18.7 °C,最冷月(1 月)平均气温为 -18.3 °C,无霜期 100 d 左右, ≥ 10 °C 积温为 1 917.9 °C(白文明等, 2001)。土壤主要为栗钙土,其余依次为风沙土、草甸土和黑钙土。土地总面积约 3 899.2 km²,其中耕地、草地和未利用土地基本上各占 1/3。天然植被以典型草原为主,次生林、灌丛和沙地植被也有一定发育。农田以小麦、莜麦、荞麦等连作种植为主。农田弃耕之后,一般为一年生杂类草占据,其中藜科一年生草本植物——藜(*Chenopodium album*)是该地区贫瘠生境中最常见的先锋种类之一。取样地点位于中国科学院植物研究所多伦恢复生态学试验示范研究站于 2001 年围封的贮草站固定样地内。

2 实验处理与研究方法

选取一年生草本植物藜为实验材料,该植物常出现在扰动环境中,茎直立,叶片较大,便于拟合计算植株各部分的初始含氮量。在 7 月 4 日,选择一块不含其它种类植物的高密度藜样地,建立一个 10 m × 10 m 的正方形区域,该区域的藜密度为 130 株·m⁻²,在此区域选择各种高度的个体 33 株,平均高度为 54.6 cm,每株植物都挂塑料标签进行标记,并测量高度和叶片数,测量时要尽量减少对周围植物的干扰。在该小区内再选择 33 株藜个体,齐地面剪下带回实验室。7 月 4 日标记的植株在 7 月 28 日也齐地面收获带回实验室,这时平均高度已达到 87.7 cm。在实验室内,测量每株植物的高度和叶片数,并将每株植物按叶、茎、花分开,在 70 °C 烘干至少 48 h 后称重,然后粉碎,过 40 目筛,用凯氏定氮法(Kjeldahl)测定全氮。植物的个体大小用地上生物量表示。

藜在 7 月 4 日时的地上生物量及叶、茎、花各部分的含氮量用拟合方法进行计算(Hikosaka *et al.*, 1999; Weih, 2001),其中地上生物量(*y*, 单位: g)用植株高度 × 叶片数(*x*, 单位: m × No.)进行拟合计算:

$$y = 6.198 \times 10^{-7} x^3 - 3.349 \times 10^{-4} x^2 + 7.332 \times 10^{-2} x - 0.0033 \quad (R^2 = 0.997) \quad (1)$$

叶片含氮量(*y*, 单位: mg)用植株高度 × 地上生

物量(x , 单位 : $\text{m} \times \text{g}$)进行拟合计算 :

$$y = -0.075 4x^3 + 1.094x^2 + 15.502x + 5.051 3 \quad (R^2 = 0.999) \quad (2)$$

茎的含氮量(y , 单位 : mg)用地上生物量(x , 单位 : g)进行拟合计算 :

$$y = -0.004 5x^3 - 0.170 5x^2 + 17.968x + 0.821 9 \quad (R^2 = 0.996) \quad (3)$$

花的含氮量(y , 单位 : mg)用植株高度 \times 地上生物量(x , 单位 : $\text{m} \times \text{g}$)进行拟合计算 :

$$y = 0.021 4x^3 - 0.256 9x^2 + 2.130 9x + 0.120 8 \quad (R^2 = 0.997) \quad (4)$$

由叶、茎、花各部分的含氮量可以得出整株植物在 7 月 4 日(t_1)时的含氮量。

植株在 7 月 28 日(t_2)的地上生物量及含氮量为实测值。

氮损失量(L_N , 单位 : mg)为植株枯叶中的氮含量 , 因为取样期间的降水量较低 , 可忽略通过淋洗损失的氮。这样 , 从 7 月 4 日到 28 日之间每株植物的氮吸收速率(N_{uptake})和氮损失速率(N_{loss})分别为 (Hirose , 1975) :

$$N_{\text{uptake}} = \frac{N_2 - N_1 + L_N}{t_2 - t_1}, \quad N_{\text{loss}} = \frac{L_N}{t_2 - t_1} \quad (5)$$

其中 N_i 为植株在时间 t_i 时的氮含量。

由于在本实验中 , 植株并不处于稳定状态 , 因此每株植物在 t_1 至 t_2 时段内的地上平均生物量(M)和平均含氮量(N)分别用下式表示 (Carlen *et al.* , 1999 ; Eckstein & Karlsson , 2001) :

$$M = \frac{M_2 - M_1}{\ln M_2 - \ln M_1}, \quad N = \frac{N_2 - N_1}{\ln N_2 - \ln N_1} \quad (6)$$

其中 M_i 为植株在时间 t_i 时的地上生物量。

氮的周转速率分别用氮素输入速率(r_{in})和输出速率(r_{out})来表示 (Hirose , 1971) :

$$r_{\text{in}} = \frac{N_{\text{uptake}}}{N}, \quad r_{\text{out}} = \frac{N_{\text{loss}}}{N} \quad (7)$$

由于 Berendse 和 Aerts (1987) 提出的氮素利用效率概念是假设系统处于稳定状态 , 但本实验中的植株不处于稳定状态 , 因此每株植物的氮素生产力根据 Vázquez de Aldana 和 Berendse (1997) , Carlen 等 (1999) , Eckstein 和 Karlsson (2001) 给出的公式进行计算 :

$$NP = \frac{M_2 - M_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{N_2 - N_1} = \frac{M_2 - M_1}{(t_2 - t_1)N} \quad (8)$$

如果 $N_{\text{loss}} = N_{\text{uptake}}$, 即 $N_1 = N_2$ 时 , 植株中氮素处于稳态 ; 如果 $N_{\text{loss}} \neq N_{\text{uptake}}$, 则植株中氮素不处于稳态 , 这时每株植物中的氮素平均滞留时间为 :

$$MRT = \frac{N}{N_{\text{loss}}} = \frac{1}{r_{\text{out}}} \quad (9)$$

由于氮素利用效率为氮素生产力与氮素平均滞留时间的乘积 (Berendse & Aerts , 1987) , 所以 , 每株植物的氮素利用效率为 :

$$NUE = NP \cdot MRT = \frac{M_2 - M_1}{(t_2 - t_1)N} \cdot \frac{N}{N_{\text{loss}}} = \frac{M_2 - M_1}{L_N}$$

采用 SPSS10.0 软件进行统计分析。

3 结果与分析

藜不同个体在两次收获时的氮素浓度如图 1 所示。可以看出 , 在 7 月 4 日 (图 1a) 和 28 日 (图 1b) 两次测定中 , 均表现为个体较大的植株的氮素浓度低于个体较小的植株。植株氮素浓度与植株个体大小呈负相关 , 相关关系分别为 : $y = 36.635x^{-0.143}$ ($R^2 = 0.489 8$) , $y = 32.777x^{-0.100}$ ($R^2 = 0.361 0$) 。在 7 月 4 日 , 全部植株的平均氮素浓度为 $38.41 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 而在 7 月 28 日的平均氮素浓度为 $28.53 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 说明植株氮素浓度随着生物量的积累而下降。

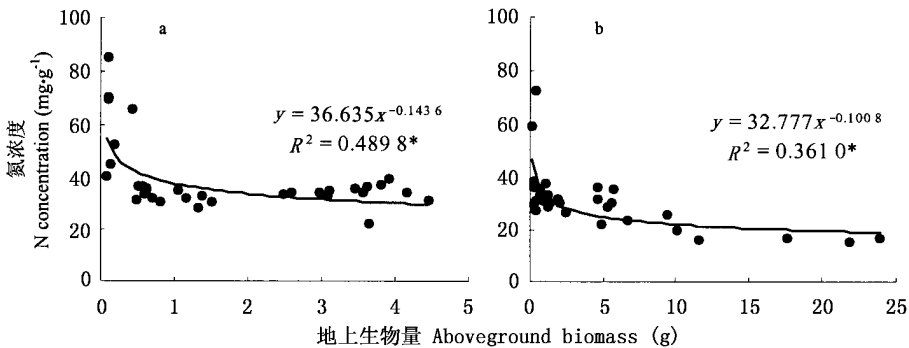


图 1 不同植株个体在不同收获时期 a : 7 月 4 日 ; b : 7 月 28 日 的氮素浓度

Fig. 1 N concentrations of individual plants at two harvesting periods (a : July 4 ; b : July 28)

植株在整个测定期间,平均含氮量、氮素吸收速率和氮素损失速率均随着植株个体大小的增长而增加(图 2)。个体较大的植株的含氮量也较高(图 2a),氮素吸收速率与其个体大小呈幂函数关系(图 2b),说明植株对氮素的竞争属于非对称竞争,同样,个体较大的植株的氮素损失速率也较高(图 2c),氮素吸收速率和氮素损失速率并不相等,说明植株中的氮素不处于稳定状态。

植株的氮素周转速率也随着植株个体大小的变化而变化(图 3),其中,氮素的输入随着植株个体生物量的增加而增加(图 3a),但氮素输出与之相反(图 3b),由于氮素输入大于氮素输出,氮素的净增加也随着植株个体大小的增加而增加(图 3c)。

根据 Berendse 和 Aerts (1987) 提出的氮素利用效率概念,在个体水平上对藜不同个体的氮素生产力(NP)、氮素滞留时间(MRT)和氮素利用效率(NUE)进行了计算。结果表明,在种内竞争条件下植株个体具有不同的氮素利用策略(图 4)。氮素生产力随着植株个体的增加呈上升趋势(图 4a),氮素的平均滞留时间与之类似(图 4b),由于氮素利用效率为氮素生产力与氮素平均滞留时间的乘积,因而

氮素利用效率也随着植株个体大小的增加而增加(图 4c),即个体越大,氮素利用效率越高,但氮素生产力和氮素平均滞留时间之间不存在负相关性(图 4d),因而其间未表现出权衡关系。

4 讨论

利用 Berendse 和 Aerts (1987) 提出的氮素利用效率概念对高密度藜种群中不同植物个体在种内竞争条件下的氮素利用效率进行了研究,结果表明,不同的植株个体在种内竞争条件下表现出不同的氮素利用策略。植株的含氮浓度与植株个体大小呈幂函数关系(图 1),被遮荫的较小植株个体的含氮浓度较高,说明植物对氮素的吸收不仅受土壤可利用氮素的影响,还受植株自身氮素状况的影响,即植物对氮素的吸收受供求关系的双重影响。Anten 和 Werger (1996) 也发现遮荫植物的氮素浓度较高。从 7 月 4 日到 28 日,个体较大的植株氮素浓度下降得更多(图 1),说明较大植株个体的生长受氮素的限制更大,而对个体较小的植株来说,它们的氮素浓度变化不大,光对其生长的限制作用比氮素更大。个体较大的植株对氮素的吸收速率和氮素损失速率

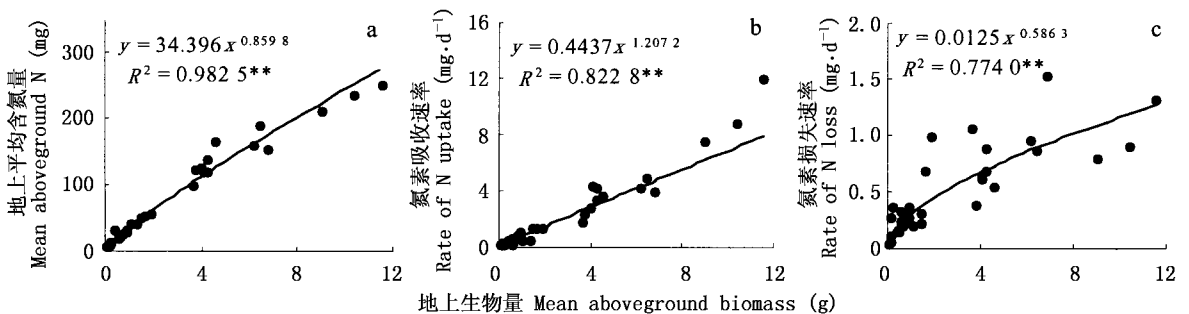


图 2 不同植株个体的地上平均含氮量(a)、氮素吸收速率(b)和氮素损失速率(c)

Fig. 2 The relationships between the mean aboveground N content (a), rate of N uptake (b), rate of N loss (c) and the mean aboveground biomass of each individual

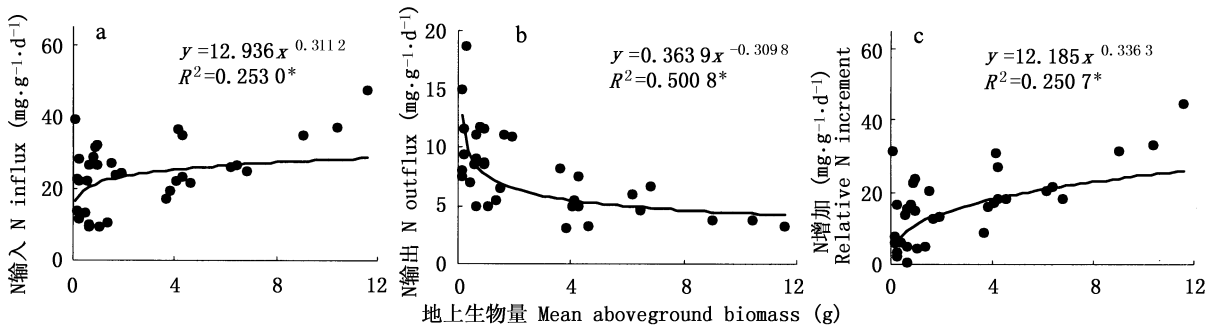


图 3 不同植株个体的(a)N输入、(b)N输出、(c)净增加

Fig. 3 The relationships between (a) the N influx (r_{in}), (b) the N outflux (r_{out}), (c) the relative rate of net N increment rate ($r_{in} - r_{out}$) and the mean aboveground biomass of each individual

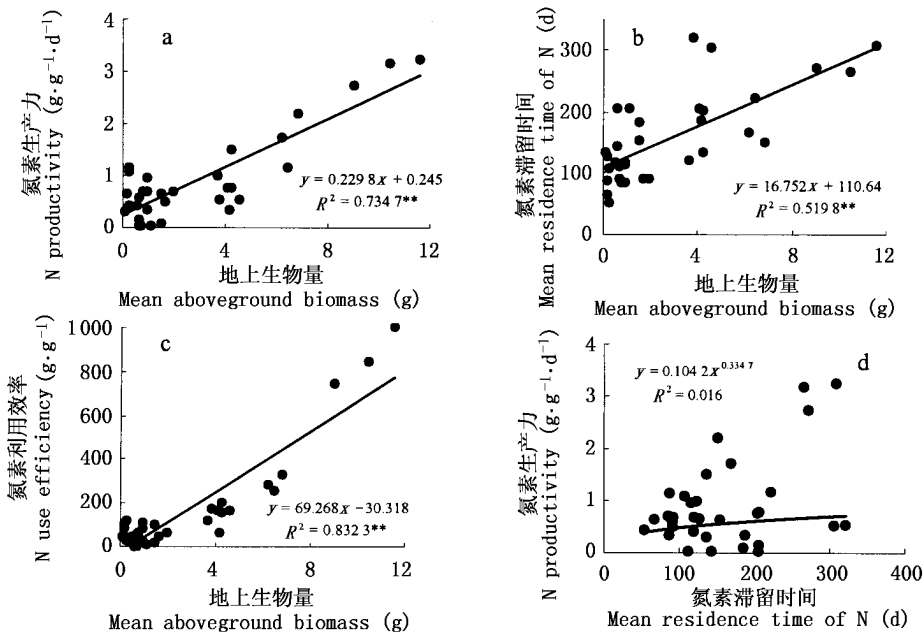


图4 不同植株个体的 (a) 氮素生产力、(b) 氮素滞留时间、(c) 氮素利用效率、(d) 氮素生产力与氮素滞留时间之间的关系
 Fig. 4 (a) the N productivity, (b) the mean residence time, (c) the N use efficiency, (d) the relationship between N productivity (NP) and mean residence time (MRT)

都高于个体较小的植株(图2),但由于个体较大的植株具有较高的氮素输入和氮素输出,因而氮素的净增加量也较高(图3),并且较大的植株个体具有较高的NP和MRT,既然NUE为NP与MRT的乘积,因而较大的植株个体也具有较高的NUE(图4)。

如果NP与MRT之间存在权衡关系(Eckstein *et al.*, 1999),则植物要提高NUE,有两种途径:或者提高NP,或者提高MRT。个体较小的植株由于NP较低(图4a),因此要提高NUE,就必须提高其MRT。但在本实验中,个体较小的植株的MRT却较小(图4b),说明在种内,NP与MRT之间并不存在权衡关系。而在种间,NP与MRT之间存在权衡关系(Aerts, 1990; Eckstein *et al.*, 1999)。NP和MRT之间在种内和种间表现为不同的关系可能有以下原因(袁志友等 2003): 1) NP、MRT及相关特性在种内的变化比在种间的变化要小(Aerts & de Caluwe, 1994; Eckstein *et al.*, 1999),从而造成数据中的干扰“噪声”过高; 2) NP和MRT的关系可能还受其它相关因素调控(Aerts, 1990; Garnier & Aronson, 1998; Eckstein *et al.*, 1999); 3) 由于氮库的计算是用NP作分母、MRT作分子来衡量的,因而存在自相关性问题。

植物对光照、水分、养分等资源的对称竞争指竞争能力与植株个体大小成正比,而非对称竞争指植株获取的资源与其个体大小不成线性关系(Schwinnig & Weiner, 1998)。一般认为植物对光照的竞争属于非对称竞争(Weiner, 1990; Anten & Hirose,

1998; Hikosaka *et al.*, 1999),而对养分的竞争属于对称竞争(Weiner *et al.*, 1997)。但在该研究中,植株的氮素吸收速率与其个体大小成非线性关系(图2b),说明在种内竞争条件下,高密度种群中的植物个体对氮素的吸收属于非对称竞争,这可能与植株个体对光照的非对称竞争有关,因为较小的植株个体处于下层,对氮素的需求会较低。

本研究没有测定根系对氮素的吸收利用,虽然Aerts(1990)曾发现瑞典北部多年生植物彩萼石楠(*Calluna vulgaris*)、酸沼草(*Molinia caerulea*)的根系对氮素的吸收利用有较大的影响,但本实验中的藜属于一年生草本植物,它不象多年生植物那样有具有贮藏功能的根系,根系对NUE及其组成部分的影响可能相对要小,因而可以忽略不计。

氮素利用效率是植物利用限制性养分策略研究中的一个重要概念,可应用于从叶片到生态系统等各种尺度。人们对叶片(Field & Mooney, 1986; Evans, 1989)、植株(Hirose, 1975; Berendse & Aerts, 1987)和群落(Bridgham *et al.*, 1995; Hiremath & Ewel, 2001)尺度上的NUE作了大量研究,但涉及到氮素生产力和氮素滞留时间的研究很少,并且还有许多问题有待解决,如氮素利用效率在不同尺度之间的联系、水分、光线等资源互作对氮素利用效率的影响,以及各种养分之间的吸收和耦合关系等。虽然大多数情况下,氮素利用效率高的物种具有更强的竞争优势,但也存在例外的情况(Chapin, 1980),

对于生长于肥沃土壤上的杂草和具有贮藏养分功能的植物来说, 如果用植物吸收单位养分所产生的生物量来计算氮素利用效率, 则这些植物的氮素利用效率都较低, 因此应进一步确定合适的参数来准确计算氮素利用效率。目前涉及氮素生产力和氮素滞留时间的氮素利用效率研究还很少, 国内尚没有这方面的报道, 特别是在叶片、植株和群落等各种尺度上的有关研究有待加强。

参 考 文 献

- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreens and species from heathlands. *Oecologia*, **84**: 391 ~ 397.
- Aerts, R. & F.S. Chapin. III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**: 1 ~ 67.
- Aerts, R. & H. de Caluwe. 1994. Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology*, **75**: 2362 ~ 2372.
- Anten, N.P.R. & T. Hirose. 1998. Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Annals of Botany*, **82**: 665 ~ 673.
- Anten, N.P.R. & M.J.A. Werger. 1996. Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinate plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* L. with a size hierarchy of individuals. *Oecologia*, **105**: 30 ~ 37.
- Bai, W.M. (白文明), L.H. Li (李凌浩) & S.H. Song (宋世环). 2001. Analyses on the status quo of resources utilization in Duolun County of Inner Mongolia. *Journal of Arid Land Resources and Environment (干旱区资源与环境)*, **15**: 63 ~ 67. (in Chinese with English abstract)
- Berendse, F. & R. Aerts. 1987. Nitrogen-use-efficiency: a biological meaningful definition? *Functional Ecology*, **1**: 293 ~ 296.
- Bridgham, S.D., J. Pastor, C.A. McLaugherty & C.J. Richardson. 1995. Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient availability gradient in North Carolina peatlands. *American Naturalist*, **145**: 1 ~ 21.
- Carlen, C., R. Kölliker & J. Nösberger. 1999. Dry matter allocation and nitrogen productivity explain growth responses to photoperiod and temperature in forage grasses. *Oecologia*, **121**: 441 ~ 446.
- Casper, B.B. & R.B. Jackson. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 545 ~ 570.
- Chapin, III. F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 233 ~ 260.
- Eckstein, R.L. & P.S. Karlsson. 1997. Above-ground growth and nutrient use by plants in a subarctic environment: effects of habitat, life-form and species. *Oikos*, **79**: 311 ~ 324.
- Eckstein, R.L. & P.S. Karlsson. 2001. Variation in nitrogen-use efficiency among and within subarctic graminoids and herbs. *New Phytologist*, **150**: 641 ~ 651.
- Eckstein, R.L., P.S. Karlsson & M. Weih. 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytologist*, **143**: 177 ~ 189.
- Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, **78**: 9 ~ 19.
- Field, C.B. & H.A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givinish, T.J. ed. *On the economy of plant form and function*. Cambridge: Cambridge University Press. 25 ~ 56.
- Frissel, M.J. 1981. The definition of residence times in ecological models. *Ecological Bulletins*, **33**: 117 ~ 122.
- Garnier, E. & J. Aronson. 1998. Nitrogen-use efficiency from leaf to stand level: clarifying the concept. In: Lambers, H., H. Poorter & M.M.U. van Vuuren eds. *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden (The Netherlands): Backhuys Publishers. 515 ~ 538.
- Hikosaka, K., S. Sudoh & T. Hirose. 1999. Light acquisition and use of individuals competing in a dense stand of an annual herb *Xanthium canadense*. *Oecologia*, **118**: 388 ~ 396.
- Hiremath, A.J. & J.J. Ewel. 2001. Ecosystem nutrient use efficiency, productivity, and nutrient accrual in model tropical communities. *Ecosystems*, **4**: 669 ~ 682.
- Hirose, T. 1971. Nitrogen turnover and dry matter production of a *Solidago altissima* population. *Japanese Journal of Ecology*, **21**: 18 ~ 32.
- Hirose, T. 1975. Relations between turnover rate, resource utility and structure of some plant populations: a study in the matter budgets. *Journal of the Faculty of Science, The University of Tokyo*, **11**: 335 ~ 407.
- Matson, P.A., K. Lohse & S. Hall. 2002. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, **31**: 113 ~ 119.
- Schwinning, S. & J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size-asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**: 447 ~ 455.
- Silvertown, J.W. & J. Lovett-Doust. 1993. *Introduction to plant population biology*. 3rd ed. London: Blackwell Scientific. 210.
- Vázquez de Aldana, B.R. & F. Berendse. 1997. Nitrogen-use-efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, **11**: 619 ~ 626.
- Vitousek, P.M. 1982. Nutrient cycling and nitrogen use efficiency. *American Naturalist*, **119**: 553 ~ 572.
- Vitousek, P.M. & R.W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, **13**: 87 ~ 115.
- Weih, M. 2001. Evidence for increased sensitivity to nutrient and water stress in a fast-growing hybrid willow compared with a natural willow clone. *Tree Physiology*, **21**: 1141 ~ 1148.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**: 360 ~ 364.
- Weiner, J., D.B. Wright & S. Castro. 1997. Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals. *Oikos*, **79**: 85 ~ 91.
- Yuan, Z.Y. (袁志友), L.H. Li (李凌浩) & J.H. Huang (黄建辉). 2003. On plant nutrient use efficiency (1) some aspects in reassessing plant nutrient use efficiency. In: Li, C.S. (李承森) ed. *Advances in plant sciences*. Beijing: China Higher Education Press. 187 ~ 200. (in Chinese)