

太白红杉顶芽与分枝格局的适应性分析

王孝安, 赵相健

(陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062)

摘要:野外调查发现太白红杉(*Larix chinensis*)枝条顶芽死亡比例较高,顶芽死亡对分枝格局产生较大影响,可形成 3 种分枝类型:Ⅰ型、Ⅱ型和Ⅲ型。对 3 种分枝类型枝条的芽数量、计盒维数以及植冠不同部位的分枝类型比例、顶芽死亡比例、主侧枝平均枝长和主侧枝总数量分别进行了统计分析。结果显示,芽数量:Ⅱ型(115.3) < Ⅰ型(154.8) < Ⅲ型(209.9);计盒维数:Ⅱ型(1.305) < Ⅰ型(1.400) < Ⅲ型(1.537);顶芽死亡比例由树冠上层至下层逐渐提高,而冠层东南西北 4 个方向的顶芽死亡比例无显著差异;主侧枝平均枝长由树冠上层至下层逐渐增加,而主侧枝总数量则逐渐降低;由于风、光照、坡度和坡向的影响,冠层 4 个方向间的主侧枝平均枝长和总数量均存在显著差异;Ⅰ型分枝使植冠半径扩大,Ⅱ型分枝快速扩展植冠的横向空间,Ⅲ型分枝在扩展空间的基础上并实现对空间的有效占据。研究表明太白红杉枝条中一定比例的顶芽死亡增加了分枝形态的多样性,表现出顶芽和分枝格局的环境适应性,有利于提高树冠的空间占据能力。

关键词:太白红杉;计盒维数;顶芽死亡;分枝格局

Adaptive analysis of apical buds and branching pattern in a woody plant *Larix chinensis*

WANG Xiao-An, ZHAO Xiang-Jian (College of Life Science, Shannxi Normal University, Xi'an 710062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2616~2620.

Abstract: Because plants cannot move, they must be able to tolerate environmental variation, which provides a plausible explanation of why woody plants exhibit so great phenotypic plasticity in canopy growth. The growth of woody plants is a process of the accumulation of modules, and hence knowledge of module dynamics is essential to our understanding of the mechanisms of plant canopy plasticity. *Larix chinensis* is distributed in the alpine regions (altitude 2600~3600m) of Qingling Mountain in Shannxi Province, China, and it is the only upper-limit tree species at the region. As a national second-grade protected plant, it has an important function in conserving water, fixing sand or rock, and adjusting local environment. Because of longer life span and harsh growing conditions, a large number of apical buds die regularly in branches of *L. chinensis*. The death of apical buds visibly affects the branching pattern, leading to 3 types: type-I is typical of monopodial branching, type-II is very similar to false dichotomous branching, and type-III is an admixture of type-I and type-II.

To study the plasticity of apical buds and branching and its ecological significance to canopy formation, the bud number and Box-counting dimension within 3 branching types are calculated in this paper. The mortality of apical buds, the proportion of branching types, the average length of main branching and the total number of main branching in 12 parts of canopy are also statistically analyzed. The results show that the branching pattern of *L. chinensis* is a kind of fractal structure, satisfying self-similarity laws. Among the three types of branching, there are obvious differences in bud number and Box-counting dimension. The bud number shows a pattern of type-II (115.3) < type-I (154.8) < type-III (209.9), and for Box-counting dimension, type-II (1.305) < type-I (1.400) < type-III (1.537). Type-I branching extends the canopy radius, while type-II branching expands rapidly the crosswise interspaces, and type-III branching not only expands the interspaces but also takes up

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070083)

收稿日期:2004-06-18; **修订日期:**2004-09-08

作者简介:王孝安(1953~),男,陕西省潼关县人,博士,教授,主要从事植物生态学研究。E-mail: wangxa@snnu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30070083)

Received date: 2004-06-18; **Accepted date:** 2004-09-28

Biography: WANG Xiao-An, Ph.D., Professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: wangxa@snnu.edu.cn

the interspaces effectively. The death of apical buds can reduce, but sometimes may also improve the capability of a plant to take up space. Thus the death of apical buds may increase the branching morphologic diversity and the adaptability to environment, favorable to the development of plant canopy. In different parts of the plant canopy, there are obvious differences in apical buds' mortality, average length of main branching and total number of main branchings. Apical buds' mortality increases from upper layer to lower layer (upper layer $0.2897 < \text{middle layer } 0.8131 < \text{lower layer } 0.9626$), while no significant difference exists among different canopy orientations. Average length of main branching increases form upper layer to lower layer (upper layer $30.9533\text{cm} < \text{middle layer } 127.3178\text{cm} < \text{lower layer } 166.6075\text{cm}$), while the total number of main branching decreases (lower layer $480 < \text{middle layer } 676 < \text{upper layer } 688$). In different orientations of plant canopy, affected by wind, light illumination, slope gradient and slope orientation, there is significant difference in both the average length of main branching and the total number of main branching (average branching length:south part $88.2278\text{cm} < \text{west part } 92.7407\text{cm} < \text{east part } 117.0864\text{cm} < \text{north part } 134.9500\text{cm}$,total branching number:south part $356 < \text{east part } 454 < \text{north part } 472 < \text{west part } 562$). These results show that the canopy of *L. chinensis* is affected both by genetic factor and by environmental conditions.

Key words:*Larix chinensis*; Box-counting dimension; death of apical buds; branching pattern

文章编号:1000-0933(2004)11-2616-05 中图分类号:Q149 文献标识码:A

大多数植物是构件生物,个体的生长发育首先表现为构件的生死动态变化过程,构件的动态决定着植物的个体形态,反应了个体在生理、生态上对环境空间的适应性和拓展能力,以及它对光、水分、养分等的竞争能力^[1]。构件的生长主要是通过芽的活动来实现的,对于构件植物,尤其是木本植物,植株芽库的分布格局和芽的数量动态以及分化情况对于整个植株的生长活动起着决定性作用。国外在这方面的研究较多,I. Nitta 和 M. Ohsawa 研究了不同生境下顶芽的适应特征^[2],M. S. Souza, J. G. Puntieri, D. Barthélémy 和 C. Brion 等研究了芽库容量及其与枝的大小和结构的关系^[3],S. Sabatier 和 D. Barthélémy 对与枝的形态和位置相关的芽的结构进行了研究^[4];国内在这方面的研究主要有孙书存和陈灵芝对辽东栎(*Quercus liaotungensis*)芽库统计^[5],黎云祥、陈利、杜道林等对四川大头茶(*Gordonia acuminata*)的分枝率和顶芽动态的研究^[6],而有关顶芽动态对分枝格局影响的研究较少。

太白红杉(*Larix chinanese*)为松科落叶松属红杉组植物,其分布面积狭小,仅见于我国陕西省境内的秦岭山地海拔2600~3600m的高山地带,为研究地区的上限树种,对涵养水源、稳固山石等有重要意义,已被列为国家二级保护植物^[7]。由于环境严酷,太白红杉主干和分枝中均存在较多的顶芽死亡现象,顶芽死亡后树冠格局发生较大变化,反映着树冠对外界环境的适应特征。本文通过对不同分枝格局的芽数、计盒维数和不同树冠部位的太白红杉分枝类型、顶芽死亡比例、主侧枝平均长度和主侧枝总数量的统计分析,研究太白红杉枝条顶芽死亡对分枝格局占据空间能力的影响和顶芽死亡与其所处树冠位置的关系,探讨顶芽和分枝格局对环境的适应性以及在整个树冠形成中的生态学意义。

1 材料与方法

1.1 材料

太白红杉典型分枝为单轴分枝,野外调查中发现其树冠的中下层大于3年生的枝中,有许多顶芽死亡的现象。顶芽的死亡会在很大程度上影响分枝形状,顶芽死亡后分枝通常会形成两种形状。第1种是在顶芽死亡后,最为邻近的两个侧芽发育代替顶芽的作用,发育成两个主枝,但这种枝的顶芽多数仍会死亡,继续由侧芽代替。这种情况很类似假二叉分枝,但是太白红杉不具对生叶束,不可能形成真正的假二叉分枝,为了研究的方便,本文中将其称为Ⅱ型分枝结构,而将典型单轴分枝称为Ⅰ型分枝结构。第2种是Ⅱ型分枝结构继续发展,形成一种Ⅰ型和Ⅱ型混合存在的分枝结构,将其称为Ⅲ型分枝结构(见图1)。

1.2 研究方法

1.2.1 取样方法 在秦岭光头山海拔2800~2850m选择人为干扰较小、具有代表性的地段设置40m×40m样地,在样地中随机选取20棵中龄样株,记录各样株所在地点的坡度、坡向、海拔、生境及各样株的树高和胸径等。把样株树冠分为上、中、下3层和东、西、南、北4个方位共12个部位,统计每一部位的主侧枝数目和每一部位的3个具有代表性的主侧枝(小于3个枝条的则全

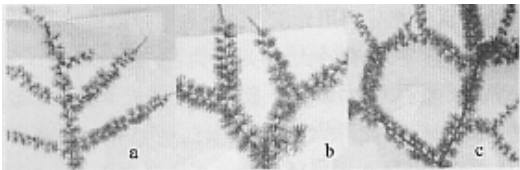


图1 太白红杉枝条的3种分枝类型

Fig. 1 Three branching types of *L. chinensis*

a Ⅰ型分枝 Branching type I; b Ⅱ型分枝 Branching type II; c Ⅲ型分枝 Branching type III

选)的枝长和顶芽的死亡比率,共统计了 642 个枝条。然后根据顶芽发育或死亡所形成的不同分枝结构,将 642 个枝条分成 3 类(I 型、Ⅱ型和Ⅲ型),并对每种类型分别随机选取 10 个枝条,共 30 个枝条作为样本,在每个枝条顶端 30cm 处做标记,用数码相机拍摄。

1.2.2 计算方法 将照片输入计算机内,在Photoshop 软件下读取 30 张照片的芽数目,并对分枝图进行栅格化处理,既对其正方形边长分别进行 2 等分,3 等分,⋯,20 等分,记录每一等分时的非空格子数,然后计算其计盒维数(Box-counting dimension),计算方法见马克明等^[8],即: $Db = -\lim_{L \rightarrow 0} \log(N(L))/\log(L)$ 式中, L 为不同等分时的边长,而 $N(L)$ 为此 L 时的非空格子数。

对各类测量和计算所得的数据进行 ANOVA 分析和 DUNCAN 法多重比较分析,并用字母标记法表示。

2 结果与分析

2.1 3 种不同类型分枝的芽数量和分枝的计盒维数

从表 1 和表 2 中可以看出,3 种类型分枝顶端 30cm×30cm 部分的芽构件数量平均值大小关系为:Ⅱ型(115.3)<Ⅰ型(154.8)<Ⅲ型(209.9),DUNCAN 多重比较分析结果显示Ⅱ型与Ⅲ型的芽构件数量差异达到极显著水平。说明在顶芽死亡后,分枝的芽构件数量发生了改变。生物的遗传特性决定了枝条上芽构件密度的稳定性,芽构件数量的改变标志着分枝率和枝长的改变,同时也反映出枝条生物量的改变。因此,枝条顶芽的死亡造成了分枝角度、分枝率和枝长的改变。芽构件为枝叶的雏形,芽构件数量的变化必然会影响到枝条的光合能力。

表 1 3 种不同类型分枝的芽数和分枝的计盒维数
Table 1 Buds number and Box-counting dimension of three branching types of *L. chinensis*

分枝类型 Dranching type		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	均值 Average
芽数量 Buds number	Ⅰ型 Type I	81	130	135	257	170	189	103	215	178	91	154.8±18.0
	Ⅱ型 Type Ⅱ	121	118	147	118	148	128	152	86	68	67	115.3±10.1
	Ⅲ型 Type Ⅲ	166	115	237	416	187	175	279	182	150	192	209.9±26.9
计盒维数 Box- counting dimension	Ⅰ型 Db	1.39	1.28	1.41	1.45	1.53	1.28	1.30	1.44	1.50	1.42	1.400±0.029
	Type I R^2	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99	0.986
	Ⅱ型 Db	1.35	1.30	1.23	1.34	1.36	1.20	1.20	1.37	1.31	1.37	1.305±0.021
	Type Ⅱ R^2	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
	Ⅲ型 Db	1.55	1.50	1.69	1.61	1.45	1.47	1.61	1.48	1.42	1.58	1.537±0.028
Type Ⅲ R^2		0.98	0.98	0.99	0.99	0.98	0.99	0.99	0.98	0.99	0.99	0.986

计盒维数表征了分形体对空间的占据程度^[8]。从表 1 中可以看出,3 种类型分枝计盒维数的直线回归中 R^2 值均大于 0.98,说明太白红杉分枝格局具有明显的分形特征。太白红杉分枝计盒维数介于 1.202 到 1.694 之间,反映了太白红杉分枝对空间的占据能力。计盒维数介于 1 和 2 之间,有其合理的生物学意义。因为从整个树冠来说,它既要保证每一个分枝结构能够获得最大光照,进行最有效的光合作用,同时又要保证其它分枝结构也能充分利用光能^[9]。由表 1 可以看出,3 种类型枝条计盒维数平均值的大小关系为:Ⅱ型(1.305)<Ⅰ型(1.400)<Ⅲ型(1.537)。表 2 多重比较显示Ⅰ型与Ⅱ型间差异显著,Ⅰ型与Ⅲ型以及Ⅱ型与Ⅲ型间的差异均达到极显著水平,显示出顶芽动态所形成的不同分枝类型的空间占据能力有明显的差异,顶芽的死亡影响了植株的分枝格局。顶芽的死亡可能导致Ⅱ型和Ⅲ型两种分枝类型,可能造成分枝对空间的占据能力下降,但也有可能使之上升。在Ⅱ型枝中,虽然有连续的顶芽死亡,但是连续的侧芽代替顶芽的生长使其它离顶芽较远的侧芽依然受到顶端优势的抑制,其余的侧芽很少能发育成枝,对空间的占据能力随着分枝的减少而降低,Ⅱ型枝的计盒维数比Ⅰ型枝有所减小。而随着Ⅱ型枝的继续发展,离死亡顶芽较远的侧芽受到的顶端抑制逐渐解除,再加上充足的营养资源和空间资源,多数侧芽发育成枝,使其对空间的占据程度增加,逐渐形成了Ⅲ型分枝,其计盒维数大于Ⅰ型枝。

2.2 树冠位置对顶芽死亡比例和分枝格局的影响

对 642 个枝条的枝长、分枝类型比例统计结果见表 3。其中顶芽死亡比例为Ⅱ型和Ⅲ型分枝比例之和。从表 4 中可以看出:在树冠的上、中、下 3 层中,分枝类型比例差异极显著,由树冠上层至下层顶芽死亡比例显著增加,Ⅰ型分枝比例逐渐下降,Ⅱ型

表 2 3 种不同类型分枝的芽量和计盒维数多重比较

Table 2 Multiple comparison within buds number and Box-counting dimension of three branching types of *L. chinensis*

		P 值 Pvalue	
		Ⅰ型 type I	Ⅱ型 type Ⅱ
芽数量	Ⅲ型 Type Ⅲ	0.057	0.002**
Buds number	Ⅱ型 Type Ⅱ	0.164	
计盒维数	Ⅲ型 Type Ⅲ	0.001**	0.000**
Box-counting dimension	Ⅱ型 Type Ⅱ	0.016*	

* 表示显著 ($p<0.05$)Correlation is significant at the 0.05 level;
** 表示极显著 ($p<0.01$)Correlation is significant at the 0.01 level,
下同 the same below

和Ⅲ型分枝比例逐渐增加。上层枝龄一般不超过4a,顶芽活力较强,死亡比例很低;在中层随着主侧枝年龄的逐渐增加,顶芽活力下降,死亡比例显著增加;下层主侧枝年龄已经达到数十年,顶芽死亡比例更高,从枝的分枝角度和生长方向的改变推测个别枝已经历过多次的顶芽死亡,而且在这些主侧枝的下一级分枝上也存在较高的顶芽死亡比例。说明顶芽死亡比例和主侧枝的年龄密切相关,随着枝条年龄的增加顶芽死亡比例明显增加。而在树冠的东、南、西、北4个方向上分枝类型的比例均无显著差异,说明顶芽死亡比例和主侧枝在树冠中的生长方向没有明显的联系,同时反映出坡向及与坡向有关的光照、风等因素对顶芽死亡比例没有明显的影响。

表3 太白红杉树冠不同部位主侧枝统计结果

Table 3 Statistics results of the main branching within different parts of *L. chinensis*

植冠部位 Canopy parts	统计枝数 Branch number	分枝类型比例 Branching type ratio			平均长度 Average branch length	总枝数 Total branch number
		I型 type I	II型 type II	III型 type III		
上层 Up layer	214	0.7009	0.0093	0.2897	30.9533±17.1747	688
中层 Middle layer	214	0.1869	0.1122	0.7009	127.3178±50.8233	676
下层 Low layer	214	0.0370	0.1589	0.8037	166.6075±58.3527	480
东 East	162	0.3210	0.1235	0.5556	117.0864±71.5152	454
西 West	162	0.3827	0.0494	0.5679	92.7407±58.0799	562
南 South	158	0.2532	0.1013	0.6456	88.2278±59.3155	356
北 North	160	0.3375	0.1000	0.5625	134.9500±90.0526	472

表4 太白红杉树冠不同部位主侧枝的多重比较

Table 4 Multiple comparison within 12 crowns parts of *L. chinensis*

	冠层 Canopy layer	上层 Up layer	中层 Middle layer	方位 Orientation	东 East	西 West	南 South
分枝类型比例 Branching type ratio	下层 Low layer	0.000**	0.003**	北 North	0.673	0.623	0.369
	中层 Middle layer	0.000**		南 South	0.631	0.165	
				西 West	0.360		
平均枝长 Average branch length	下层 Low layer	0.000**	0.000**	北 North	0.111	0.000**	0.000**
	中层 Middle layer	0.000**		南 South	0.011*	0.688	
				西 West	0.03*		
主侧枝数量 Main branch number	下层 Low layer	0.000**	0.000**	北 North	0.678	0.040*	0.008**
	中层 Middle layer	0.810		南 South	0.025*	0.000**	
				西 West	0.014*		

在树冠的上、中、下3层中,主侧枝的平均枝长差异极显著,由树冠上层至下层主侧枝的平均枝长显著增加,这和随着侧枝年龄的增加枝条长度不断增加相吻合。在树冠的东、南、西、北4个方向上主侧枝的平均枝长差异极显著,其顺序为南<西<东<北。这与样地的地形密切相关,样地坡向S8°W,坡度35°。南面树冠主要受到风的影响,由于海拔高、风力大,南面的侧枝生长缓慢,平均枝长较短,尤其是中上层的侧枝枝长更小,而下层的侧枝受风影响减少,枝长有所增加;在高海拔地区,强紫外线照射会抑制枝条的生长^[10,11],西面树冠可能受到是较强紫外线的照射,主侧枝平均枝长显著低于东面;北面树冠主要受到生长空间的影响,中上层枝具有充分的生长空间,而由于坡面的影响,下层枝则明显受到生长空间的抑制,为了寻求更多的生长空间,北面下层枝发生上转,个别枝上转后和主干平行生长,形成类似第2个甚至第3个主干的现象,因此在4个生长方向上,北面的主侧枝平均枝长最大。

在树冠的上、中、下3层中,主侧枝总数量差异极显著,由树冠上层至下层主侧枝的总数量逐渐减少,尤其是下层侧枝数量显著减少,这与树冠下层枝条自疏现象吻合。在树冠的东、南、西、北4个方向上主侧枝的总数量差异极显著,其顺序为南<东≈北<西。与主侧枝的平均枝长类似,这些差异也可能是因为受到地形的影响。强风的影响使南面树冠侧枝死亡,总数量明显减少;东面也受到风的影响,但影响较小,侧枝总数量变化不大;北面主要是下层侧枝受到生长空间的抑制,虽然有少数枝上转去寻求生长空间,但下层多数主侧枝死亡,从而降低了北面侧枝总数量;而西面的侧枝数量最大,说明较强的紫外线影响了侧枝的长度,但对侧枝的数量影响不大。

3 讨论

太白红杉分枝顶芽死亡后,有一部分形成Ⅱ型分枝。在这种分枝中,其对空间的占据能力降低,但是对使用较小的资源快速扩展较大的空间有利。对于30cm×30cm的空间,由于分枝角度的改变,Ⅱ型分枝用小于Ⅰ型分枝的资源实现了空间扩展,这种现象符合生物总是最有效地利用资源的规律^[12]。在图2中,要从A点到达B、C两点实现空间的扩展,当沿着AO、OB、OC的路径时其总长度最短^[12]。因此,顶芽的死亡改变了下一级分枝的角度,为更有效的扩展空间提供了条件。Ⅰ型分枝顶端生长快速扩大了树冠的半径,从而使树冠占据空间的范围迅速增加。要实现对树冠新增加空间的快速扩展,Ⅰ型分枝需要较大的生物量资源,而Ⅱ型分枝可以在使用较小资源的情况下实现对新空间的扩展,但其对空间的填充能力较差,要对扩展的空间实现有效的

占据,需要更多的分枝来填充。由于顶芽的死亡解除了顶端效应,为更多的侧枝进行发育提供了空间和能量资源,使侧枝数量增加,Ⅱ型发展为Ⅲ型分枝,对空间的填充更加有效。因此,Ⅰ型分枝的生长使树冠半径快速扩大,Ⅱ型分枝实现了快速扩展新的空间,而当营养资源充足时,Ⅱ型继续发展为Ⅲ型分枝,在扩展了空间的同时实现了对空间的有效占据。在树冠的发展来看,一定比例的顶芽死亡所造成的Ⅱ型和Ⅲ型分枝的出现增加了分枝形态的多样性,提高了树冠的形态可塑性。另外,树冠上下、内外的位置对顶芽死亡和分枝类型比例的影响明显高于坡向、光照、风等外界环境因素的影响,说明顶芽死亡比例和分枝类型的改变主要受到植株个体内部因素的影响;而对于主侧枝的长度和数量来说,树冠上下、内外的位置和坡向、光照、风等外界环境因素对其均有显著影响,反映出太白红杉树冠构型受到遗传因素和外界环境的双重作用。

植株通过芽在树冠中的空间分布、数量动态和萌展格局,并最终以萌展成的枝的特定分枝格局在环境中的可塑性表达,形成了其特有的冠形,顶芽的作用更为重要^[6]。不同的分枝结构不仅影响到其对空间的占据能力,还影响到能量的传输、繁殖器官的分配等方面。McMahon 指出每一株树木在生长过程中都持续的感应外界环境及植株的结构特征,并不断的通过分枝来调节其树冠使之达到最佳的空间利用效果^[13]。研究顶芽动态对分枝格局的影响,不仅可以揭示树冠对外界环境的适应性调整的机理,还有利于揭示构件种群的生态生物学意义,对于分枝方式的演化也具有一定的意义。本研究表明太白红杉顶芽和分枝格局均表现出对环境的适应性变化,揭示了太白红杉树冠构型对环境适应的机理。树木的树冠是遗传因素和外界环境影响的综合结果,以后的研究应该侧重于对植物分枝结构的遗传因素和对外界环境可塑性的综合分析,进而探讨植物对环境的长期适应方式和植物的演化机理。

References:

- [1] Li Y X, Liu Y C, Zhong Z C. Modular theory in plant population ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 1995, **14**(6): 35~41.
- [2] Ikuko Nitta, Masahiko Ohsawa. Bud Structure and Shoot Architecture of Canopy and Understorey Evergreen Broad-leaved Trees at their Northern Limit in East Asia. *Annals of Botany*, 1998, **81**: 115~129.
- [3] Souza M S, Puntieri J G, Barthélémy D, et al. Bud Content and its Relation to Shoot Size and Structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Annals of Botany*, 2000, **85**: 547~555.
- [4] Sabatier S, Barthélémy D. Bud Structure in Relation to Shoot Morphology and Position on the Vegetative Annual Shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Annals of Botany*, 2001, **87**: 117~123.
- [5] Sun S C, Chen L Z. Bud demography of *Quercus liaotungensis*; the fates of buds. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(3): 385~390.
- [6] Li Y X, Chen L, Du D L, et al. The bifurcation ratios and leader-bud dynamics of *Gordonia acuminata*. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(3): 309~314.
- [7] Instituto Botanico Boreali-Occidentali Academiae Sinicae eds. *Flora Tsinlingensis Tomus I*, Part 1. Beijing: Science Press, 1976. 33~34.
- [8] Ma K M, Zu Y G. Fractal properties of the spatial pattern of *Larix gmelini* population; Box-counting dimension. *Bulletin of Botanical Research*, 2000, **20**(1): 104~111.
- [9] Ma K M, Zu Y G. Fractal characteristics of the branching pattern of *Larix gmelini*. *Bulletin of Botanical Research*, 2000, **20**(2): 235~241.
- [10] Yan J Y, Yang Zh M, Zheng Y F. Biological response of soybean to ultraviolet radiation. *Agro-environmental Protection*, 1995, **14**(4): 154~157, 177.
- [11] Deckmyn G, Impens I. Effects of solar UV-B irradiation on vegetative and generative growth of *Bromus catharticus*. *Environmental and Experimental Botany* 1998, **40**: 179~185.
- [12] Wang Zh, Li X R, Wang Y, et al. Model of plant bifurcation. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1999, **17**(1): 41~45.
- [13] McMahon T. A. Kronauer. Tree Structures: deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology*, 1976, **59**: 443~466.

参考文献:

- [1] 黎云祥, 刘玉成, 钟章成. 植物种群生态学中的构件理论. *生态学杂志*, 1995, **14**(6): 35~41.
- [5] 孙书存, 陈灵芝. 辽东栋芽库统计: 芽的命运. *生态学报*, 2001, **21**(3): 385~390.
- [6] 黎云祥, 陈利, 杜道林, 等. 四川大头茶的分枝率和顶芽动态. *生态学报*, 1998, **18**(3): 309~314.
- [7] 中国科学院西北植物研究所编著. 秦岭植物志. 第一卷. 种子植物志(第一册). 北京: 科学出版社, 1976. 33~34.
- [8] 马克明, 祖元刚. 兴安落叶松种群格局的分形特征: 计盒维数. *植物研究*, 2000, **20**(1): 104~111.
- [9] 马克明, 祖元刚. 兴安落叶松分枝格局的分形特征. *植物研究*, 2000, **20**(2): 235~241.
- [10] 颜景义, 杨志敏, 郑有飞. 大豆对紫外辐射的生物学效应研究. *农业环境保护*, 1995, **14**(4): 154~157, 177.
- [12] 王治, 李向群, 伍毅, 等. 植物分枝模型. *武汉植物学研究*, 1999, **17**(1): 41~45.

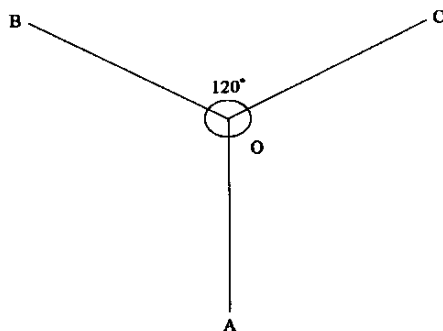


图2 3点间连线最短路线图

Fig. 2 The minima lpath connecting three points

$$\angle AOB = \angle AOC = \angle BOC$$