

一般说来个体平均相关强,分布均匀,且空间占据强,则格局强度低(关联维数和计盒维数较高,信息维数较低,如杜鹃-兴安落叶松林和草类-兴安落叶松林);个体空间平均相关弱,分布不均匀,且空间占据程度高,则格局强度高(关联维数低和计盒维数高,信息维数较高,如越桔-兴安落叶松林);个体空间平均相关低,分布不均匀,空间占据程度低,则格局强度亦较高(关联维数和计盒维数低,信息维数高,如杜香-兴安落叶松林)。可见3个分形维数相辅相成,互相影响,只有综合运用、整体分析才能全面揭示种群格局特征。

3.2 各森林类型兴安落叶松种群格局分形特征比较

采用单一分形维数解释种群格局的各项特征毕竟不全面,因为它们仅从不同侧面揭示了种群的格局特征。为了完整解释不同森林植被类型中兴安落叶松种群的空间整体特征,根据表2绘制了分形维数谱(图3)。两类天然林中兴安落叶松种群格局的分形维数谱的曲折度相似,但兴安落叶松林的绝对数值均高于兴安落叶松-白桦林,而人工林的分形维数谱曲折度较高,更加证实了前述分析结果。不同类型兴安落叶松种群格局具有不同形式的分形维数谱,揭示出不同森林类型中种群个体空间分布形式的差异,通过比较可以对各类型中兴安落叶松种群格局的分形特征有一个完整认识。

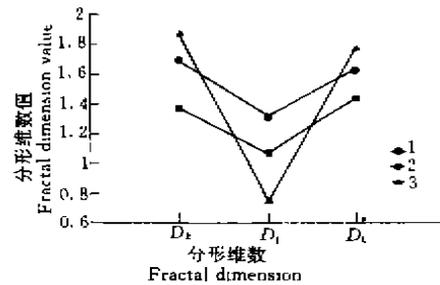


图3 各森林类型中兴安落叶松种群格局分形维数的比较

Fig. 3 Comparison of fractal dimension of *Larix* populations in different forest types

4 结论

1) 种群格局关联维数能够揭示个体空间关联的尺度变化程度。

2) 各类兴安落叶松林中,兴安落叶松种群格局具有较高的关联维数(接近2),个体空间关联程度较高,是群落的建群种和优势种。其次序为杜鹃-兴安落叶松林(1.746) > 草类-兴安落叶松林(1.740) > 越桔-兴安落叶松(1.550) > 杜香-兴安落叶松林(1.468)。

3) 兴安落叶松-白桦林中兴安落叶松种群格局的关联维数较小(<1.512, 远离2),个体间竞争较弱,呈星散分布,总体上兴安落叶松种群于此类型中处于劣势伴生地位。

4) 通过将各天然森林类型与兴安落叶松人工林的比较显示,个体空间相关程度由高至低的次序为兴安落叶松人工林(1.762) > 兴安落叶松天然林(1.626) > 兴安落叶松-白桦林(1.434),揭示出兴安落叶松种群在不同森林类型中的地位 and 作用的差异。

5) 分形维数谱将不同森林类型中兴安落叶松种群的空间结构特征明确区分开来。

参 考 文 献

- 1 Turner M G. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, 1989, **20**: 171~197
- 2 Milne B T. Lessons from applying fractal models to landscape patterns. In: Turner M G and Gardner: R H (Eds), *Quantitative Methods in Landscape Ecology*, Springer-Verlag, NY, 1991
- 3 Falconer K. 曾文曲等译. 分形几何——数学基础及其应用. 沈阳: 东北工学院出版社, 1991
- 4 高安秀树, 沈步明等译. 分数维. 北京: 地震出版社, 1989

358-364

82

第19卷第3期
1999年5月生态学 报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 19, No. 3
May, 1999

不同生境中辽东栎的构型差异*

孙书存 陈灵芝

(中国科学院植物研究所 北京 100093)

5792.180-2

摘要 辽东栎具有很强的萌生能力,在东灵山地区,存在于多种林分中。对生活在落叶阔叶混交林和次生落叶阔叶灌丛中辽东栎植株(树高6~8m)的构型进行了比较统计分析,结果表明不同生境中的辽东栎构型具有较大差异,具体表现在:(1)混交林中的辽东栎个体多生活在林隙中,同灌丛中的个体相比,树冠窄小,枝倾角较大,第一枝级枝条(上层)较长,但分枝率较小,叶面积指数较低。(2)枝、叶的方位角、叶倾角(上层)在不同生境中未发生显著变化,因此,叶的空间位置主要由枝长、枝倾角等参数决定。另外,不同生境中的辽东栎个体的分枝率、枝长和枝倾角等性状都发生了显著变化,表明性状间存在着生态相关性。

关键词 辽东栎, 构型变异, 生态相关, 生境

THE ARCHITECTURAL VARIATION OF *Quercus liaotungensis* IN DIFFERENT HABITATS

SUN Shu-Cun CHEN Ling-Zhi

(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract *Quercus liaotungensis* has high potency to resprout, and can live in several kinds of forests in Dongling Mountain regions. Comparative analyses was made on the architecture of *Q. liaotungensis* in mixed deciduous broad-leaved forest and secondary deciduous broad-leaved shrubs. The result indicates that there is a great architectural variation between the individuals of the two habitats. It is shown concretely as follows. Most of the individuals in the mixed forest live in small forest gaps. They have thinner and more narrow crowns with longer branch of order 1 in upper layer, wider branch angle to horizon, lower bifurcation ratio and leaf area index (LAI), in comparison with those in scrubs. The azimuthes of branch and leaf and leaf angle to horizon are not different significantly, and it indicates that the leaf position is determined mainly by the branch length and angle. In the two different habitats, bifurcation ratio, branch length and branch angle to horizon all vary significantly. It suggests that there is an ecological correlation among them.

Key words *Quercus liaotungensis*, architectural variation, ecological correlation.

Halle 等人引入构件(法文 article 转译成英文为 module)一词来表述植物体的不同组分^[1]。在此基础上, Harper 等人将其进一步发展为种群构件理论^[2], 认为植物体是一个构件集合体。因此, 构型分析的实质

* 中国科学院重点项目(KZ 951-S1-21)资助

收稿日期:1997-01-06, 修改稿收到日期:1997-05-29.

是研究植物体不同构件在空间的排列方式。后来, Halle 等人通过对热带植物分枝格局(branching pattern)的系统研究^[5], 提出了动态性质的23种构型模型(architectural model), 可以反映不同植物在不同发育时期的构件排列方式的变化规律。自此, 构型研究进入了一个全新阶段, 它不仅是生态学研究的重要内容, 更是植物形态学、分类学的基础^[4]。

植物体构件的空间位置基本上是由生长过程中的3个形态学性状决定的, 即枝长、分枝角度和分枝率。一般所指的分枝格局也就是由这3个参数描述^[3]。但仅以分枝格局来说明构型是不够的, 已有人将叶方位角、倾角、叶面积作为辅助参数^[6]。对分枝格局和构型模型稳定性的争论一直是过去构型研究的主要内容。构型可能与生境相联系, 如 Tomlinson 模型、Leeuwenberg 模型的植物很少出现在荫蔽生境中, 而 Attim 模型的植物则多出现在红树林中^[7], 构型还与演替地位相适应^[4], 分枝格局也具有种内和个体内的稳定性^[9, 10]。同一生境中有具不同构型模型的植物, 而同一物种在不同的演替阶段或不同立地条件下, 其构型也不同^[11, 12]。植物体不同的发育阶段也可能具有不同的分枝格局^[13]。甚至一个植株内部的不同部分也存在着不同的分枝格局^[14, 15]。对栎属植物的研究结果也有截然相反的两种^[16, 16], 至今仍没有一个统一的结论。

辽东栎(*Quercus liaotungensis*)是我国暖温带落叶阔叶林的主要优势种之一, 在北京东灵山地区, 辽东栎不仅能形成纯林(幼林和成熟林)和以辽东栎为优势种的落叶阔叶混交林, 还大量存在于人工恢复的油松(*Pinus tabulaeformis*)林, 华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林中, 以及自然恢复的灌丛中。本文以次生落叶阔叶灌丛和落叶阔叶混交林中的辽东栎植株为研究对象, 试图通过对不同生境中的辽东栎构型特征和个体内部的分枝格局的比较分析, 进一步探讨构型与生境关系。

1 样地概况

本研究在中国科学院北京森林生态系统定位研究站完成。该站位于北京市门头沟区小龙门林场, 其地理坐标为115°56'E, 39°58'N, 处于小五台山支脉东灵山范围内。东灵山地区为温带半湿润季风气候, 年平均气温2~7℃, >0℃年积温2300~3600℃, 年日照2600h; 年降水500mm左右, 多集中在6~8月, 约为全年降水的75%, 无霜期160d以下。

研究样地分别设在落叶阔叶混交林(下称混交林)和处于次生演替中的落叶阔叶灌丛(下称灌丛)。落叶阔叶混交林所在山坡坡向N50°E, 坡度28°, 海拔1200m; 土壤为山地棕壤; 群落组成, 乔木层平均盖度达85%, 主要有辽东栎, 其相对密度约65%, 五角枫(*Acer mono*)、棘皮桦(*Betula dahurica*), 大叶白蜡(*Fraxinus phychophylla*)等, 平均高度达10m左右; 灌木层主要有六道木(*Abelia biflora*), 大花溲疏(*Deutzia grandiflora*)等, 平均盖度约35%; 草本层有苔草(*Carex* spp.)及其它一些中生草本植物。灌丛处于人工砍伐后的恢复阶段, 主要种类有荆条(*Vitex negundo* var *heterophylla*), 山杏(*Prunus armeniaca* var *ansu*), 北京丁香(*Syring pekingensis*), 大叶白蜡和辽东栎等, 其中辽东栎的相对密度仅15%左右。灌丛平均高度在3m以下, 其中辽东栎生长较快, 多在3m以上。草本层以蒿类(*Artemisia* spp.), 大油芒(*Spodiopogon sibiricus*), 早熟禾(*Poa* spp.)等为主。所在山坡坡向S38°W, 坡度28°, 海拔1060m。

2 材料与方 法

2.1 构型参数观测 为更好地区分辽东栎在不同生境中的构型变化, 特从两样地中分别选取生长发育正常, 高度一致(6~8m)的个体8~10株, 于全叶期, 测定每个植株的高度、胸径、枝长、枝间距等参数, 用自制的圆规结合半圆仪测定顶部枝条的叶倾角、小枝倾角等, 用罗盘测定顶部枝条的叶、小枝的方位角、随机枝取样法(randomized branch sampling method)分别测定同一植株内部上、下层(从上至下依次为0~1、3m以下)枝条的分枝数、枝长、枝间距等^[19, 20]。

2.2 叶面积指数 收获法规定将植株叶片全部摘下, 迅速称重, 用十字分割法取出500~1000g叶, 准确称重, 并用称重法测定其叶面积, 再根据叶面积多少确定总叶面积, 除以冠幅投影面积, 则为叶面积指数。

2.3 枝序的确定与分枝率计算 枝序的确定方法有多种, 鉴于信息量和应用广度, 本文选取 Strahler 法^[17], 即由外及内, 外层的第一小枝为第一级, 两个第一级相遇即为第二级, 两个第二级相遇即为第三级, 依此类推, 如有不同枝级相遇, 则汇合后仍取较高者作为枝级。分枝率采用 Whitney (1976)提出并经 steingraeber 和 Waller (1986)修改的总体分枝率(R_t):

$$R_b = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$$

其中 N_T 为所有枝级中枝条的总数, N_S 为最高枝级的枝条数, N_1 为第一级的枝条总数。

某一级枝条数与下一个高枝级的枝条数之比即为逐步分枝率($R_{i,i-1}$);

$$R_{i,i-1} = N_i / N_{i+1}$$

其中 N_i 为第 i 级的枝条总数, N_{i+1} 为第 $i+1$ 级的枝条总数。

3 结果与分析

6~8m 高的辽东栎个体,其胸径约5~9cm,尚处于幼树阶段,生活在混交林和灌丛中的这些个体,除所处的群落大环境差异外,本身的微生境也很不相同,灌丛中树木平均高不足3m,辽东栎多度低,随机分布分散其中,基本不存在林冠层的荫蔽,接受阳光充足;混交林中的6~8m 高的辽东栎植株,往往生活在林隙之中,尚未达到乔冠顶层,周围受到大植株的压迫,因此,生活在灌丛和成熟林中的辽东栎植株,既可以看成处在不同立地条件下,也可看成处于次生演替的不同演替阶段,即灌丛为演替的早期,混交林为演替后期。

辽东栎是落叶乔木,性喜光,在东灵山地区多分布于海拔800~1700m 的阳坡或干燥的阴坡和半阴坡。4月下旬爆芽展叶,花期4~5月,果期9~10月。每年形成具有芽鳞的冬芽,在第二年的春天才进入活动状态,因此,从形态上看属迟滞型的(proleptic)合轴分枝^[21]。这种分枝方式使树冠顶部呈开展状态,即提高了支持和承受能力,又使枝叶繁茂,通风透光,有效地扩大了光合作用面积。

3.1 分枝率 最早是借用地理学上研究河流分支的名词^[2],在构型描述中表示枝条产生分枝的能力,在温带落叶植物中,因为叶全部着生于新枝,逐步分枝率,特别是 $R_{1,2}$ 实际上是带叶枝与支持枝的数目比,能直接反映植物体的生存活力。灌丛中的辽东栎处于林冠上层,接受阳光充分,生长活力旺盛。而混交林中6~8m 的辽东栎植株,往往生活在林隙中,树冠窄小,周围受到大树的荫蔽,且又超过了幼树的耐荫阶段。因此植株四周和下部枝条的活力明显下降,甚至出现死亡,致使总体分枝率和逐步分枝率 $R_{1,2}$, $R_{2,3}$ 都有显著下降(表1),只是逐步分枝率随枝级的增加,至 $R_{3,4}$ 时,因为反映的可能是前期生长状况,差别已不显著。

同一植株不同层次的枝条,总体分枝率和逐步分枝率各不相同(表1)。灌丛中的个体,上层或下层枝条,总体分枝率和逐步分枝率都显著高于混交林,说明其生长活力的强大,下部枝条,受到上部枝条的荫蔽和顶端优势的影响,使不同生境的个体,总体分枝率和逐步分枝率,从上至下,随层次降低,呈下降趋势。

表1 不同生境中辽东栎植株分枝率的比较

Table 1 Bifurcation ratios of individuals in two different habitats

项目 Item	混交林 Forest	灌丛 Scrubs	t 检验 t-test
总体分枝率(R_b)	3.16±0.18	3.48±0.13	**
个体水平 At individual level			
逐步分枝率($R_{i,i-1}$)			
$R_{1,2}$	3.56±0.17	3.18±0.16	**
$R_{2,3}$	3.34±0.20	3.61±0.29	**
$R_{3,4}$	4.21±0.31	4.15±0.28	n. s.
枝条水平 At shoot level			
总体分枝率(R_b)			
上层 Upper layer	3.39±0.15	3.76±0.24	**
下层 Lower layer	2.77±0.17	3.19±0.16	**
逐步分枝率($R_{1,2}$)			
上层 Upper layer	3.84±0.30	4.17±0.21	**
下层 Lower layer	3.14±0.17	3.52±0.11	**

显著水平 Significant level; **, $P < 0.05$; *, $0.10 < P < 1.05$; n. s., 不显著 Not significant.

总体上看,混交林中植株因为受到光线的制约作用,在个体水平和枝条水平上,总体分枝率和逐步分枝率都明显低于灌丛,特别是下部枝条,因为受压迫最为严重,分枝率最低,差异也最为显著。

3.2 其它构型参数 枝长,特别是当年生枝条的长度可以间接表示年生长量,同样可以反映生长活力的强弱。枝长和分枝角度基本上就决定了叶的空间位置。

灌丛中的辽东栎个体多处于林冠上层,枝条向四周辐射生长,冠幅较大,顶端优势减弱,而混交林中,

一方面由于林隙中枝条伸展的向光性,另一方面,由于分枝率的降低,致使两年甚至多年生长的枝条都成为同一枝级的枝条,因此混交林中的植株顶部枝条的枝长远大于灌丛(表2),说明植株在投资选择上,高生长处优先地位,旨在迅速脱离受胁迫环境。

表2 不同生境中辽东栎植株顶部分枝角度、枝长的比较

Table 2 Branch angles and length in upper layer of individuals in two different habitats

项目 Item	混交林 Forest	灌丛 Scrubs	z 检验 z-test
上层第一枝级枝条长度 Branch length of order 1(cm)	7.99±1.98	6.95±1.85	> *
上层当年生枝条长度 Branch length of 1-year old(cm)	7.34±2.05	5.84±2.64	*
枝倾角(°)Branch angle to horizon	71±19	56±16	> *
枝方位角(°)Branch azimuth	随机 Random	随机 Random	
叶倾角(°)Leaf angle to horizon	64±17	59±14	n. s.
叶方位角(°)Leaf azimuth	随机 Random	随机 Random	
叶面积指数 Leaf area index	3.17±0.61	4.22±0.86	> *

显著水平 Significant level: > *, $P < 0.05$; *, $0.10 < P < 1.05$; n. s., 不显著 Not significant

比较当年生枝条的长度,仍与上述情况类似,说明上层枝长的巨大差异主要由向光性生长引起。

辽东栎的主干一般不明显,所以本研究仅测定了枝、叶倾角,方位角(表2)。可以看到,枝、叶的方位角都是各向随机分布,叶的倾角都在 $55 \sim 65^\circ$ 之间,无明显差异。但枝倾角,混交林中植株因受光线影响,大部分枝条向上生长,平均角度为 71° ,几近于垂直,从而使所附着的叶能更好地接受阳光;而灌丛中个体的枝条多向四周辐射生长,平均角度较小,显著低于混交林。

对分枝率、枝长和枝倾角的比较表明,由于生境的差异,辽东栎个体分枝格局产生了巨大差异。混交林中个体顶部枝条枝长没有像分枝率一样降低,而是显著高于灌丛。灌丛中的个体分枝率高,扩大其冠幅,以获得较大的叶面积;混交林中的个体高生长显著,以尽早达到林冠上层。

叶面积指数是一个综合参数,是植物体本身属性同外部光、水热条件相互作用后的表征。一般而言,在野外自然条件下,叶面积指数越大,光合潜力就越大。灌丛中的辽东栎植株,接受光线充足,分枝稠密,叶面积指数显著高于混交林。这也从总体上说明了灌丛是辽东栎幼树较为优越的生境。

4 讨论

4.1 分枝格局的稳定性 在自然界中,没有两个植株的形态,解剖学特征完全相同,一方面,可能是由于遗传基础不同,另一方面可能是由个体发育中的随机变异和环境差异引起的,表型可塑性(phenotypic-plasticity)专指由环境差异引起的变异^[1-3]。Halle 将构型变异分成和性别相关的种内差异,生态差异,突变三类,辽东栎雌雄同株,而且本研究是对不同立地植株的统计比较,排除了随机差异的干扰,因此,本研究所描述的构型变异主要属第二类。同一植株内部不同层次枝条分枝格局的差异也直接证明这一点。

植物体不仅是一个构件集合体,还是一个生理整合单位(IPU)的集合体^[4-5]。植物在生长过程中,这些亚单位的生长易受环境的影响,不同植株生长条件不同,亚单位的数量动态不可能完全一致,最终可能会引起构型的变异。因此构型变异是经常的,也是可以预料的。

分枝格局一直是构型研究的重点,有人认为,分枝格局具有种内、个体内、枝内3个层次的稳定性,因此,一个枝条能够代表整个植株。但大部分研究结果与之相反^[11,12,14,15],本研究的辽东栎,无论是在不同生境中,还是在同一个体的不同层次,分枝率、枝长和枝倾角等分枝格局的基本参数都发生了显著变化。再次证明了分枝格局的变异性。一些辅助说明构型的参数,如叶倾角,叶面积指数也有不同程度的变化。

如果因构型变异的普遍性而否认构型研究的意义也是错误的。事实上,每一种植物都有一个独特的构型形成机制,构型的变异只能建立在此基础上。因此分类学家往往根据树冠的形状就能判定树种。植物的分枝方式一般是不变的,被认为是物种生物学、分类学的一个重要特征。动态构型模型的改变也不常见,Halle 等所描述的23种构型中,一个物种一般也只适合其中的一个,而且一定的构型模型还同特定的生境,演替地位相吻合,Halle 还认为构型是一个较为稳定的性状,并致力于遗传学途径的研究。有的研究还表明

整体分枝率和枝径比率在同物种内变化很小,即使在不同生境中亦是如此^[17]。

总体上看,描述构型的不同参数,稳定性是不同的,愈能反映物种属性的就愈稳定。如分枝方式和构型模型要较分枝格局稳定。

4.2 构型变异的含义 构型也是植物体同环境相互作用的结果。同一植物体在不同的生境中可能会出现不同的构型特征,构型的这种表型可塑性已被大量研究所证明,它在进化上的意义受到了广泛重视。因为植物体是相对静止的,而周围资源的丰度,质量却是异质的,在时间,空间上的分布也是不均匀的,植物体只能通过形态上的可塑性来完成对这种资源异质性的反应。近年来,有人把植物的表型可塑性同动物的觅食行为相比较,用植物行为(plant behavior)作为表型可塑性的替换词^[25,26]。

一般认为在特定生境中,植物体可以通过性状的可塑性表达,形成与环境相适应的有利特征。可以假设,不同生境中的分枝格局最终应使所有的叶处于最有利的位,以保证最高的光合效率。因为并不是所有的表型可塑性都是有利的,因而这种假设易陷入循环解释,遭到了批评。但不同生境中的构型比较是有意义的,一定程度上可以反映植物体不同适应对策^[27]。Horn 认为生活在强光下的个体活力旺盛,具有长的枝条高的分枝率和较小的枝倾角,叶呈多层排列,叶面积指数较高,主要的生存对策是以最小的机械支持代价获得最大的叶面积指数。生活在荫蔽生境中的个体则相反,主要对策是尽可能减少叶的相互重叠,因而叶呈单层排列,叶面积指数较小。而计算机模拟则显示,大的树冠具有较多的枝条较大的叶面积,小的树冠具有较高的支持效率和叶面积指数^[11]。本研究中,混交林中的辽东栎个体生活在林隙中,周围受大树的荫蔽,具有窄小的树冠,分枝率减小,枝倾角增大,这同 Pichet 和 Kempf 研究结果一致。但顶部枝长却较灌丛为长,叶面积指数又小于灌丛。这同上述的两种预测都有矛盾。可能的原因是 Horn 所指的是处于全荫蔽生境中个体,而 Borchet 和 Tomlinson 等模拟时能考虑到窄小树冠中下层所受到的荫蔽条件。

需特别指出的是构型的可塑性表达中性状间的生态相关性(ecological correlation)^[23,22]。在不同生境中,辽东栎个体的分枝率、枝长、枝倾角和方位角、叶倾角和方位角、叶面积指数等都发生了不同程度的改变,但显著改变的只有分枝率、枝长、枝倾角和叶面积指数等。说明了这几个性状对环境有着协同的反应,性状间存在着一定的相关性。植物体是作为一个整体对外界环境产生反应的,一个性状的变化可能会引起其它性状的变化。辽东栎的枝长和分枝率间可能存在着一定的交换(tradeoff),生活在混交林林隙中的个体,以牺牲分枝率为代价,将投资用于高生长,使其能迅速达到林冠上层,以摆脱受胁迫的环境。种群的年龄结构分析也表明,混交林中6~8m高的个体(25年生左右)死亡率较高,个体存活数下降迅速。该阶段是种群生活史中的关键时期之一^[28]。

5 结论

在东灵山地区,辽东栎由于具有较强的萌生能力,存在于多种林分中。生活在不同生境中的个体,受到环境因子的影响不同,往往形成不同的树冠形态和构型特征。本文对落叶阔叶混交林和次生落叶阔叶灌丛中辽东栎植株(树高6~8m)的构型参数进行了比较统计分析,结果表明:①两种不同生境中的个体分枝格局不同,混交林中的辽东栎个体多生活在林隙中,同灌丛中的个体相比,树冠窄小,枝倾角较大,第一枝级枝条(上层)较长,但分枝率较小,叶面积指数较低;②枝、叶的方位角,叶倾角(上层)在不同生境中未发生显著变化。因此,叶的空间位置主要由枝长、枝倾角等参数决定;③不同生境中的辽东栎个体,其分枝率,枝长,枝倾角等性状都有显著差异,表明性状间存在着生态相关性。

参 考 文 献

- 1 Halle F, Oldeman R A A. Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux. Paris: Masson, 1970
- 2 Harper J L. Population biology of plants. London: Academic, 1977
- 3 Halle F, Oldeman R A A, Tomlinson P B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin: Springer Verlag, 1978
- 4 Tomlinson P B. Architectural of tropical plants. *Ann. rev. ecol. syst.* **18**: 1~21

- 5 Fisher J B. Branching pattern and angles in trees. In: givnish, J. T. ed. *On the economy of plant form and function*. Cambridge univ. press, Cambridge. 1986
- 6 Barkman J J. some reflections on plant architecture and its ecological implications, a personal view demonstrated on two species of *Quercus*. In: Werger, M. J. A., Van der Aart, P. J. M., During, H. J. et al eds. *Plant form and vegetation structure, adaptation, plasticity, and relation to herbivory*. SPA Academic Publishing bv, the Hague. 1~8. 1988
- 7 Ashton P S. Croen characteristics of tropical trees. In: Tomlinson, P. B., Zimmermann, M. H. eds. *Tropical trees as living systems*. 1978, 591~615.
- 8 Shukla R P, Ramakishnan P S. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to succesional status. *J. Ecol.* 1986, **74**: 33~16
- 9 Whitney G G. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species. *Bull. Torrey bot. club.* 1976, **103**: 67~72
- 10 Lynda A C, Ford E D. Growth of a sitka spruce plantation: analysis and stochastic description of the development of the branching structure. *J. Appl. Ecol.* 1978, **15**: 227~244
- 11 Borchert R, Slade N A. Bifurcation ratios and the adaptive gemetry of trees. *Bot. Gaz.* 1981, **142**: 294~401
- 12 Steingraeber D A, Kascht L J, Franck D H. Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (*Acer saccharum*) saplings. *Amer. J. Bot.* 1979, **66**: 441~445
- 13 Borchert B, Tomlinson P B. Architecture and crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *Amer. J. Bot.* 1984, **71**: 958~969
- 14 Steingraeber D A. Phenotypic plasticity of branching pattern in Sugar maple (*Acer Saccharum*). *Amer. J. Bot.* 1982, **69**: 638~640
- 15 Steingraeber D A, Waller D M. Non-stationary of tree branching pattern and bifurcation ratios. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1986, **228**: 187~194
- 16 Oohata S, Shudei T. Studies on the branching structure of trees 1 Bifurcation ratio of trees in Horton's law. *Jap. J. Ecol.* 1971, **21**: 7~14
- 17 McMahon T A, Kronauer R E. Tree structures, Deducing the principle of Mechanical design. *J. Theor. Biol.* 1976, **59**: 443~466
- 18 Pickett S T A, Kempf J S. Branching Pattern in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phyto.* 1980, **86**: 219~228
- 19 Maillette L. Structure dynamics of silver birch 1. the fate of bud. *J. Appl. Ecol.* 1982, **19**: 203~218
- 20 Gregoire T G, Valentine H T, Furnival G M. Sampling methods to estimate foliage and other characteristics of individual trees. *Ecology*, 1995, **76**: 1181~1194
- 21 Tomlinson P B. Branching and axis differentiation in tropical trees. In: tomlinson, P. B., Zimmerman, M. H. eds. *Tropical trees as living systems*. London; Cambridge univ. Press. 1978. 187~208
- 22 Schlichting C D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1986, **17**: 667~693
- 23 Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees. In: Tomlinson, P. B., Zimmerman, M. H. eds. *Tropical trees as living systems*. London; Cambridge univ. Press. 1978. 209~222
- 24 Watson M M, Casper R W. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1984, **15**: 233~258
- 25 Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants; the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. ecol. res.* 1994, **25**: 159~238
- 26 董 鸣. 资源异质性生境中的植物克隆生长; 觅食行为. *植物学报*, 1996, **38**: 828~835
- 27 Horn J S. Adaptation from the perspective of optimality. In: Solbrig, O. T. et al eds. *Topics in plant population biology*. Columbia univ. Press, New York. 1979. 48~61
- 28 Jiang Hong, Cheng Lingzhi, Yang Xiaoqiu. The Population Structure of Secondary Vegetation in North China. In: Jiang Hong eds. *Vegetation—Structure, Function, and Dynamics*. Beijing; Science Press. 1992. 17~24