

## 桂花植冠的枝系构型分析

林勇明<sup>1,2,3</sup>, 洪滔<sup>4</sup>, 吴承祯<sup>4</sup>, 洪伟<sup>4</sup>,  
胡喜生<sup>4</sup>, 范海兰<sup>4</sup>, 宋萍<sup>4</sup>

(1. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 2. 中国科学院山地灾害与地表过程重点实验室, 成都 610041;  
3. 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; 4. 福建农林大学森林生态研究所, 福州 350002)

**摘要:**采用 Strahler 法对福建省石峰寨风景区内的不同生长发育阶段桂花 (*Osmanthus fragrans*) 的枝系构型进行了统计分析。结果表明:桂花的分枝格局参数,除总体分枝率和逐步分枝率 SBR<sub>1,2</sub> 无显著变化外,其余参数因发育阶段的不同,均发生不同程度的变化。枝系构型的比较分析表明:成树阶段高生长不明显,以拓展上层空间为主,幼苗阶段表现出高生长,幼树阶段则表现出从高生长向横向生长过渡的趋势。通过分析叶片配置发现:在不同枝系上,叶片均集中于植冠内一级枝和二级枝上;叶片的大小从幼苗、幼树到成树阶段逐渐增大。这些说明桂花在不同生长发育阶段,枝系构型表现出一定的可塑性,反映了不同的适应对策。

**关键词:**桂花; 植冠; 分枝格局; 构型分析

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)04-0301-06

## Architectural Analysis of *Osmanthus fragrans* Crown Geometry

LIN Yong-ming<sup>1,2,3</sup>, HONG Tao<sup>4</sup>, WU Cheng-zhen<sup>4</sup>, HONG Wei<sup>4</sup>,  
HU Xi-sheng<sup>4</sup>, FAN Hai-lan<sup>4</sup>, SONG Ping<sup>4</sup>

(1. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 2. Key Laboratory of  
Mountain Hazards and Surface Process, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; 3. Institute of  
Mountain Hazards and Environment, the Chinese Academy of Sciences & Ministry of Water Conservancy, Chengdu  
610041, China; 4. Institute of Forest Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** Branching pattern was studied in *Osmanthus fragrans* grown in Shifengzai Scenery, Fujian Province, China, by the Strahler method. The architectural parameters (overall bifurcation ratio, stepwise bifurcation ratio (SBR<sub>1,2</sub> and SBR<sub>2,3</sub>), length of the first-order branch, ratio of branch diameter (RBD<sub>2,1</sub>), branch angle and leaf angle) varied with the different growth and development stages. The architectural comparison of branches showed that height growth was obvious at the seedling stage, transition from height growth to crown expansion occurred at the sapling stage, and the crown diameter increased rapidly with slow height growth at the mature stage. The analysis of leaf distribution showed that the leaves are distributed mainly at the first-order branches and the third-order branches, and the leaf size increased with the growth and development of *O. fragrans*. It is suggested that the plasticity of branching pattern is an adaptive strategy of *O. fragrans*.

**Key words:** *Osmanthus fragrans*; Crown geometry; Branching pattern; Architectural analysis

自然界绝大多数植物都是构件植物,每种植物的个体都有一个精确的并受遗传因素决定的“生长

方案”,植物在任何一个发育阶段,其内部生长方案的表达形式都可用构型来表示,因此构型是植物内

在遗传信息在一定时间表现的外部形态特征<sup>[1]</sup>。分枝格局是构型分析的重要内容,它主要由分枝率、分枝角度和枝长 3 个形态学性状决定<sup>[2]</sup>。由于分枝格局仅是对植物体整体支持骨架的描述,缺乏植物体如何捕获光照的信息,因此一些学者联合枝上分布的各构件单元(叶种群、芽种群)的配置及其动态变化特征,对植物种对空间、光等资源的利用特征进行了分析<sup>[1,3-5]</sup>。由于植物体是固着生长的,其空间位置和形态决定了植物个体的空间占有能力<sup>[6]</sup>,在变化幅度较小的环境中,植物体通过形态可塑性(构件生死变化的数量动态特征)适应环境;而当植物体突然处在不利或恶劣的环境下,首先往往表现为枝构件、叶构件、芽构件等基本组成成分的衰灭,再进一步表现为植物个体的死亡。因此,对植物构件结构的认识和深入研究,可促进对植物与环境相互作用机制的认识<sup>[7-11]</sup>,了解植物体对空间、光、温度等环境要素的适应机理。

桂花(*Osmanthus fragrans*),亦称山桂、岩桂、九里香、木犀,是我国传统的十大名花之一,被列为重要的经济树种,在南方 13 省(区)大面积推广种植。在福建省长汀县石峰寨风景区保存有一片以桂花为优势种的天然次生林,面积达 5.4 hm<sup>2</sup>,实属少见<sup>[12]</sup>。前人仅对桂花次生林的群落生态学特征进行了研究<sup>[12]</sup>,未见有关于桂花野生植株植冠在不同发育阶段的枝系特征的报道。本文通过分析天然桂花种群在不同生长发育阶段的分枝特征,以期探讨桂花种群在次生林群落中的生长特征及其适应策略,为合理开发利用及保护桂花的种质资源提供理论依据。

## 1 研究区自然概况

调查地位于福建省长汀县石峰寨风景区,属武夷山脉南段低山丘陵地区。长汀县地处北纬 25°04'~26°02',东经 116°02'~116°40',气候属于中亚热带季风性气候,年均气温 18.7℃,1 月平均气温 9.8℃,7 月均温 26.5℃,极端最低气温-8.0℃,极端最高气温为 35.1℃,10℃以上年积温 5 873℃,年日照时数为 4 423 h,年降雨量 1 636 mm,相对湿度 81%,无霜期约 282 d。桂花群落林分面积 5.4 hm<sup>2</sup>,海拔 400~462.4 m,坡度 29°~35°。成土母岩为石灰岩,土壤由石灰岩发育而成,土层薄,质地粘重,呈中性至弱碱性,但土壤较为肥沃,石灰岩多裸露于

地面,裸露面达到 60%<sup>[12]</sup>。

风景区原生群落为桂花(*Osmanthus fragrans*)与枫香(*Liquidambar formosana*)占优势的常绿阔叶落叶混交林,后由于枫香遭到大肆砍伐,造成群落极度退化。2000 年当地政府将风景区规划为自然保护小区进行封山育林,现桂花多与云山青冈(*Cyclobalanopsis numbum*)、枫香、米槠(*Castanopsis carlesii*)等混生,由于封山育林时间不长,整个群落高仅 5~10 m。伴生树种主要为大叶桂樱(*Laurocerasus zippeliana*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、櫟木(*Loropetalum chinensis*)、竹叶花椒(*Zanthoxylum armatum*)等,灌木层植物有刺藤子(*Sageretia melliana*)、山牡荆(*Vitex quinata*)、白马骨(*Serissa serissoides*)等,草本层以千根草(*Euphorbia thymifolia*)、江南星蕨(*Microsorium fortunei*)、黑莎草(*Gahnia tristis*)、乌蕨(*Stenoloma chusanum*)等为主。

## 2 研究方法

将桂花的生长发育过程分为 3 个阶段:幼苗、幼树及成树阶段。通过野外调查,在桂花群落内分别选取典型的正常发育并能代表一定发育阶段的桂花个体,以植株高度 1 m 左右的幼苗 21 株、1~2.5 m 的幼树 22 株及植株高度>2.5 m 的成树 7 株作为研究对象。

在选定植株的植冠层内标记 4~8 个枝条,分别测定植冠层内标记枝条的分枝数;按 Strahler 法确定枝序<sup>[2,13-15]</sup>,即在植冠层内,由外及内确定枝序,外层的第一小枝为第一级,两个第一级相遇即为第二级,两个第二级相遇后则为第三级,依此类推,如有不同枝级相遇,相遇后则取较高的枝级作为枝级,用直尺和游标卡尺测定枝长、枝径,计算枝径比(Ratio of branch diameter, RBD): $RBD = D_{i+1}/D_i$ ,其中  $D_{i+1}$  和  $D_i$  分别是第  $i+1$  级和第  $i$  级枝条的直径。

用半圆仪和圆规测定枝条倾角(与水平方向的夹角)和叶倾角,分别计算总体分枝率(Overall bifurcation ratio, OBR)和逐步分枝率(Stepwise bifurcation ratio, SBR)<sup>[16-17]</sup>。

总体分枝率:  $OBR = (N_T - N_s) / (N_T - N_1)$ , 其中  $N_T = \sum N_i$ , 表示所有枝级中枝条总数,  $N_s$  为最高级枝条数,  $N_1$  为第一级的总枝数。

逐步分枝率:  $SBR_{i:i+1} = N_i / N_{i+1}$ ,  $N_i$  和  $N_{i+1}$  分别为

第*i* 级和第*i+1* 级的枝条总数。

统计幼苗、幼树和成树阶段各级枝条上的现存叶数、落叶数以及芽的数量和存活状态。并在每个标记的枝条上摘取3~5片叶, 测定叶片去尾尖长和最宽处宽度, 利用叶面积测定仪(Laser area meter CI-203)测叶片面积。

对调查数据进行加权算术平均处理, 得出各项数据均近似遵从正态分布, 并用SPSS软件进行单因素方差分析, 如果差异显著, 再进行Turkey HSD检验。

### 3 结果和分析

#### 3.1 不同发育阶段的枝系特征

在植物分枝式样的研究中, 分枝率被作为一个重要指标, 表示枝条的分枝能力以及各枝级间的数量配置状况<sup>[1,14]</sup>, 但仅凭分枝率尚不能准确描述和理解植物分枝格局的特征, 应对枝系结构的其它相关性状特征(枝径比、枝倾角、叶倾角等)进行更细致的研究和模拟<sup>[4,5,18]</sup>。

统计结果表明, 桂花在不同生长发育阶段的总体分枝率并未有明显的变化, 与成树阶段相比, 幼苗阶段和幼树阶段的总体分枝率相差不大, 表明随

个体生长发育, 桂花植株的总体分枝率改变不显著, 而三者的逐步分枝率SBR<sub>1:2</sub>间也未表现出显著差异, 但幼苗和幼树的逐步分枝率SBR<sub>2:3</sub>与成树间表现出显著差异( $P<0.05$ ) (表1), 这与桂花的萌枝特点有很大关系, 桂花成树阶段的植株一般占据着群落上层, 生境条件完全不同于幼苗与幼树, 光照条件不受限制, 高生长不明显, 枝系生长以拓展上层空间为主, 枝芽演化为一级枝, 而一级枝又演化为二级枝, 以此类推。且一级枝演化为二级枝的数量远多于二级枝演化为三级枝的数量, 因此表现出较高的逐步分枝率SBR<sub>2:3</sub>; 幼树和成树的一级枝长度较大, 而幼苗的一级枝长度较小, 幼苗的一级枝与幼树、成树的一级枝长度有显著差异( $P<0.05$ )。枝径比在3个阶段的差异不显著( $P>0.05$ )。幼苗阶段的枝倾角和叶倾角相对较大, 这与桂花较耐荫, 对光照的利用方式与阳性树种不同造成的, 成树阶段的枝倾角最小, 二者之间的差异显著( $P<0.05$ ), 但二者的叶倾角差异不显著( $P>0.05$ )。幼树的叶倾角最小, 枝倾角介于幼苗与成树之间, 而枝倾角随着年龄的增长不断减小, 植冠随年龄增长表现出明显向外扩展的特点。

表1 桂花在不同发育阶段的分枝式样特征

Table 1 The branching characteristics of *Osmanthus fragrans* at the different development stages

	幼苗阶段 Seedling	幼树阶段 Sapling	成树阶段 Mature
总体分枝率 Overall bifurcation ratio	3.11±0.35 <sup>a</sup>	3.35±0.42 <sup>a</sup>	3.41±0.66 <sup>a</sup>
逐步分枝率 Stepwise bifurcation ratio, SBR <sub>1:2</sub>	3.75±0.67 <sup>a</sup>	3.61±1.06 <sup>a</sup>	3.40±0.76 <sup>a</sup>
逐步分枝率 Stepwise bifurcation ratio, SBR <sub>2:3</sub>	1.88±0.19 <sup>a</sup>	1.80±0.15 <sup>a</sup>	3.44±0.45 <sup>b</sup>
一级枝的长度 Length of the first-order branch (cm)	11.64±3.14 <sup>a</sup>	12.85±3.89 <sup>b</sup>	12.02±3.65 <sup>a</sup>
枝径比 <sub>2:1</sub> Ratio of branch diameter, RBD <sub>2:1</sub>	1.93±0.07 <sup>a</sup>	1.86±0.06 <sup>a</sup>	1.97±0.09 <sup>a</sup>
枝倾角 Branch angle	61.8±17.2 <sup>a</sup>	53.1±14.1 <sup>b</sup>	44.1±12.2 <sup>c</sup>
叶倾角 Leaf angle	36.2±9.3 <sup>a</sup>	30.9±7.5 <sup>b</sup>	36.0±9.5 <sup>a</sup>

数据后字母相同者表示差异不显著( $P>0.05$ )。 Data followed by the same letter means not significantly different at 5% level.

#### 3.2 枝系中叶片的形态特征和分布

叶片在植物的生活史中起着重要的作用, 其是植物与环境交换气体的器官, 是植物进行呼吸作用和光合作用的决定性器官, 枝条上叶片的大小及数量分布等会影响到植物对碳的获取, 并进一步影响到枝系的生长和生存, 因此, 叶片的大小和数量也

是构成植物植冠形态的重要因素<sup>[1]</sup>。桂花叶片面积在(19.27±2.78) cm<sup>2</sup>~(24.27±5.98) cm<sup>2</sup>之间, 按Raunkiear系统的叶级谱属于中型叶(表2), 幼苗的叶片长度及叶面积均较小, 而成树的最大, 差异显著, 叶片的宽度在3个阶段比较稳定, 差异不显著( $P>0.05$ ), 但叶片长宽比以成树阶段最大, 且与幼

表 2 桂花不同发育阶段的叶片特征

Table 2 The leaf characteristics of *Osmanthus fragrans* at different development stages

	幼苗阶段 Seedling	幼树阶段 Sapling	成树阶段 Mature
叶长 Leaf length (cm)	8.85±0.16 <sup>a</sup>	9.13±0.22 <sup>a</sup>	10.59±0.37 <sup>b</sup>
叶宽 Leaf width (cm)	3.25±0.13 <sup>a</sup>	3.17±0.09 <sup>a</sup>	3.09±0.06 <sup>a</sup>
长宽比 Ratio of length to width	2.87±0.03 <sup>a</sup>	2.89±0.27 <sup>a</sup>	3.29±0.36 <sup>b</sup>
叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	19.26±2.78 <sup>a</sup>	20.41±3.36 <sup>a</sup>	24.27±5.98 <sup>b</sup>

数据后相同字母的表示差异不显著 ( $P>0.05$ )。Data followed by the same letter means not significantly different at 5% level.

苗阶段和幼树阶段有显著差异 ( $P<0.05$ )，这与成树阶段叶片长度最大有关，从而造成叶片长宽比与其他两个阶段显著差异。

桂花不同发育阶段中各枝系上平均现存叶片的数量分布统计表明(图1)，在桂花成树阶段的一级枝系上，叶片数量与幼苗和幼树的相差不多，三者间的差异不显著 ( $P>0.05$ )，这与三者一级枝长度差异不显著相符；在二级枝系上，幼苗和幼树的叶片数量差异不显著 ( $P>0.05$ )，但二者与成树的差异均达显著水平 ( $P<0.05$ )，成树阶段的二级枝系上叶片相当繁茂，其叶片数量分别是幼苗和幼树的216.5%和235.5%，这与成树阶段的二级枝系由上一年发育完全的一级枝系演化而来有关，上一年的一级枝系上已着生了相当数量的叶片，而幼树和幼苗阶段的桂花主要表现出高生长特性，一级枝系向二级枝系演化率远远小于成树阶段的桂花，故成树阶段的二级枝系上有大量的叶片。在三级枝系上，3个发育阶段的叶片的数量差异显著 ( $P<0.05$ )，幼树三级枝上的叶片数量极少，平均不到1片；幼苗的达3.87片，成树、幼苗、幼树在三级及三级以上的枝上叶片凋落率甚高。野外调查统计发现，桂花无论是在幼苗、幼树还是成树阶段，其第四级枝及更高级的枝条上已无叶片存在，幼苗阶段的叶片虽然可以分布在三级枝上，但一、二级枝上的叶片数已占全部叶片数量的72.2%，幼树阶段则有95.7%的叶片在一、二级枝上，而成树阶段一、二级枝上的叶片数占全部叶片数的84.5%，表明叶片在植冠内的配置随不同发育阶段而有明显变化。随着生长发育的进行，叶片主要集中于植冠最外侧的一、二级枝条上，而植冠内侧较高级的枝系叶片数量不断减少，这不仅是因为其为一、二级枝系提供支撑和输导作用，也是因为随着植冠的不断扩展，

位于植冠内侧的枝系受光越来越少，其叶片光合作用能力减弱，叶片的存在不仅不能为树体提供光合产物，还需树体为其供应养分，故植冠脱落高级枝系上的叶片，这可能是植物自身的适应调整能力之一。

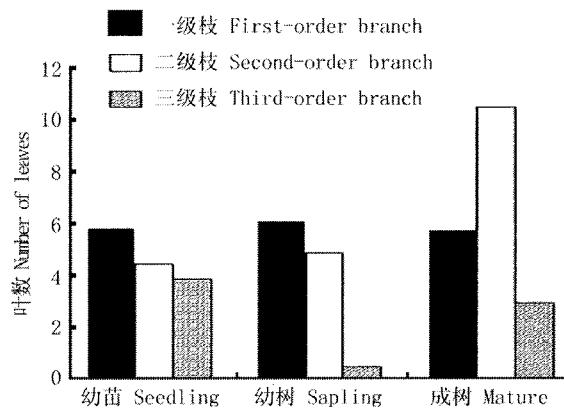


图 1 桂花不同发育阶段各级枝上的现存叶数

Fig. 1 The number of leaves on various order branches at different development stages

## 4 讨论

植物可塑性主要表现在构型变化，在无遗传因素约束下，可塑性（构型变化）特别有利于植物在不良环境下最大限度地利用环境<sup>[19]</sup>。植物体在生长发育过程中的构型变化同功能作用是紧密联系的，通过分析构型变化特征，有助于了解植物的生长对策<sup>[20]</sup>。

### 4.1 桂花构型转变特征

在长汀县石峰寨景区的桂花次生林群落中，桂花在群落中通常通过种子萌发产生实生幼苗或萌芽条开始其生命周期。桂花在生活史的不同阶段，因为所处的微生境和面临的约束条件都各不相同，

构型在不同阶段的表达也有很大差异。桂花不同阶段构型的比较分析表明: 幼苗阶段, 桂花位于群落底层且密度大, 主要受桂花成树和云山青冈、枫香等树种遮蔽, 其微生境表现出光线直照少、种内种间竞争强的特征。此阶段的主要对策是保证一定数量的叶片, 通过低分枝率( $SBR_{2,3}$ )和叶片分散分布模式(三个级别枝上较均匀分布), 增加有效光合作用面积; 枝倾角和叶倾角相对较大, 这主要是因为桂花幼苗密度大、个体生长空间小, 通过较大的枝倾角和叶倾角来避免与周围的植物发生生存空间的叠置; 此阶段表现出高生长特性。

在幼树阶段, 桂花与櫟木、盐肤木、竹叶花椒等混生, 受遮蔽程度小于幼苗阶段, 其微生境表现出具间歇性直照光、种间竞争较强的特征。此阶段的主要对策是通过增长一级枝长度以拓宽冠幅和叶片集中分布模式(主要分布在一级枝上), 减少高级枝的叶片以避免叶片在植冠内部低效率的光合作用, 降低枝倾角和叶倾角来适应间歇性直照光, 表现出高生长和横向生长并进的趋势。

桂花成树位于群落的乔木层第二亚层, 虽然还受到云山青冈、米槠等树种的局部遮蔽, 但其生境条件完全不同于林下层, 光照条件不再受到限制。此阶段的主要对策是以拓展上层空间为主, 表现出较高的分枝率和较小的枝倾角等特征; 通过高的逐步分枝率( $SBR_{2,3}$ )组织植冠的骨架(非光合组织)来支持光合组织并保证光合产物的运输, 并辅以叶片准正态分布模式(二级枝分布为主, 一、三级枝居次), 在拓展的植冠上充分利用光照, 以获得更多的能量进行繁殖作用。

## 4.2 构型性状的生态相关性

在不同生长发育阶段, 桂花个体的分枝率、枝长、枝倾角、叶倾角、叶长、叶宽、叶片长宽比、叶面积等都发生了不同程度的改变, 但在三个发育阶段显著改变的只有枝倾角。植物体是作为一个整体对外界环境产生反应, 一个性状的改变可能会引起其它性状的变化<sup>[2]</sup>。枝倾角的变化贯穿桂花整个生长发育过程, 并对不同阶段的其他构型性状产生影响, 促使性状变化间存在着一定的相关性。由于桂花在幼苗阶段时表现出高枝倾角和高生长特性, 其窄小的树冠限制叶片生长空间, 此时桂花以较小的叶片面积和较大的叶倾角来减少叶片的相互重叠; 在幼树阶段, 冠幅横向延伸, 枝倾角较幼苗阶段减

小, 此时, 桂花通过增大枝长和改变叶片分布方式来同时满足横向生长和纵向生长的要求; 在成树阶段, 冠幅迅速扩展, 枝倾角变小, 植株已生长至一定高度, 养分运输距离增大, 桂花以增大逐步分枝率( $SBR_{2,3}$ )形成支撑骨架来支持光合组织, 植株产生大量的较大面积叶片, 同时支撑骨架的发育阻止了高生长的进一步扩大。

由于本文仅对桂花在不同生长发育阶段的形态学特征进行分析, 未涉及桂花不同发育阶段的解剖学特征及遗传学特征, 因此还需进行形态学与解剖学、遗传学的整合研究, 以进一步了解桂花在整个生活史中对微生境变化的适应机制。

## 参考文献

- [1] Chen B(陈波), Da L J(达良俊). Branching patterns of *Castanopsis fargesii* as affected by growth and developmental phases [J]. *J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究)*, 2003, 21(3):226–231.(in Chinese)
- [2] Sun S C(孙书存), Chen L Z(陈灵芝). Architectural analysis of crown geometry in *Quercus liaotungensis* [J]. *Acta Phytocen Sin(植物生态学报)*, 1999, 25(3):433–440.(in Chinese)
- [3] Zhong Z C(钟章成), Zeng B(曾波). Trends and advances in researches on plant population ecology [J]. *J Southwest China Norm Univ(Nat Sci)(西南师范大学学报: 自然科学版)*, 2001, 26(2):230–236.(in Chinese)
- [4] Halle F, Oldeman R A A, Tomlinson P B. Tropical Trees and Forests, an Architecture Analysis [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1978:441–445.
- [5] Chen B(陈波), Song Y C(宋永昌), Da L J(达良俊). Woody plant architecture and its research in plant ecology [J]. *Chin J Ecol(生态学杂志)*, 2002, 21(3):52–56.(in Chinese)
- [6] Ford E D, Sorrensen K A. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments [J]. *Funct Ecol*, 1992, 6:423–435.
- [7] Steingraeber D A. Phenotypic plasticity of branching pattern in sugar maple (*Acer saccharum*) [J]. *Amer J Bot*, 1982, 69:638–640.
- [8] Bazzaz F A, Harper J L. Demographic analysis of the growth of *Linum usitassimum* [J]. *New Phytol*, 1977, 78:29–52.
- [9] Hunt R, Bazzaz F A. The biology of *Ambrosia trifida* L. V. Response to fertilizer with growth analysis at organismal and sub-organismal levels [J]. *New Phytol*, 1980, 84:113–121.
- [10] Fisher J B. Branching pattern and angles in trees [M] // Givnish J T. On the Economy of Plant Form and Function. London: Cambridge University Press, 1986:493–518.
- [11] Horn J S. Adaptation from the perspective of optimality [M] // Solbrig O T, Jain S, Johnson G R, et al. Topics in Plant Population Biology. New York: Columbia University Press, 1979:48–61.

- [12] Dong J W(董建文), Fan X M(范小明), Wu D L(吴东来), et al. Quantitative characteristics of species in secondary forest community of *Osmanthus fragrans* in Shifengzai of Changting County, Fujian Province [J]. *J Plant Resour Environ(植物资源与环境学报)*, 2002, 11(4):40–44.(in Chinese)
- [13] Maillette L. Structural dynamics of *Silver birch*. I. The fates of buds [J]. *J Appl Ecol*, 1982, 19:203–218.
- [14] Borchert B, Slade N A. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees [J]. *Bot Gaz*, 1981, 142:394–401.
- [15] MaMahon T A, Coutts M P. Tree structures: deducing the principle of mechanical design [J]. *J Theor Biol*, 1976, 59:443–466.
- [16] Whitney G G. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species [J]. *Bull Tor Bot Club*, 1976, 103: 67–72.
- [17] Steingraeber D A, Waller D M. Non-stationary of tree branching pattern and bifurcation ratios [J]. *Proc Roy Soc London B*, 1986, 228:187–194.
- [18] Honda H, Tomlinson P B, Fisher J B. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees [J]. *Amer J Bot*, 1981, 68:569–585.
- [19] Lee D W, Richards J H. Heteroblastic development in vines [M] // Putz F E, Mooney H A. *On the Economy of Plant Form and Function*. London: Cambridge University Press, 1991:205–243.
- [20] Zhu N(祝宁), Chen L(陈力). Study on architecture of *Acanthopanax senticosus* [M] // Zhu N(祝宁). *The Current Situation and Development of Plant Population Ecology*. Harbin: Heilongjiang Science and Technology Press, 1994:69–73. (in Chinese)