

昆仑锦鸡儿(豆科)的遗传多样性研究

刘美华, 李忠超, 陈海山, 葛学军*

(中国科学院华南植物园, 广东广州 510650)

摘要: 采用 ISSR 方法, 对昆仑锦鸡儿及其近缘种吐鲁番锦鸡儿的遗传多样性进行检测。结果表明, 两个种多态位点百分率分别为 79.07% 和 41.86%, 昆仑锦鸡儿遗传多样性水平明显高于吐鲁番锦鸡儿; 两个种间的遗传距离为 0.394 3; 昆仑锦鸡儿居群间的遗传一致度较高(平均 0.961 4), 遗传分化很低(G_{ST} : 0.083 6)。

关键词: 昆仑锦鸡儿; 吐鲁番锦鸡儿; 遗传多样性; ISSR 标记

中图分类号: Q943 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)01-0053-05

Genetic variation of *Caragana polourensis* (Leguminosae)

LIU Mei-hua, LI Zhong-chao, CHEN Hai-shan, GE Xue-jun*

(South China Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Inter-simple sequence repeat (ISSR) marker was used to detect genetic variation of 3 *Caragana polourensis* Franch populations and 1 *C. turfanensis* (Krassn.) Kom. population from Xinjiang. 86 bands were generated by 7 ISSR primers, of which 79.07% and 41.86% bands were polymorphic in *C. polourensis* and *C. turfanensis*, respectively. Higher level of genetic variation was revealed in *C. polourensis* than that of *C. turfanensis*. The average Nei's genetic distance between these two species was 0.394 3.

Key words: *Caragana polourensis*; *C. turfanensis*; genetic diversity; ISSR

锦鸡儿属 (*Caragana*) (豆科) 是一个温带亚洲分布型属, 100 余种, 主要分布于亚洲和欧洲的干旱和半干旱地区 (张明理, 1998)。我国产 62 种 9 变种 12 变型。该属在新疆有 32 种 (牛西午, 1999)。昆仑锦鸡儿 (*Caragana polourensis* Franch.) 分布于新疆昆仑山北坡 (乌恰一旦末) 和甘肃祁连山北坡 (山丹), 生于低山、山前平原。吐鲁番锦鸡儿 (*Caragana turfanensis* Kom.) 分布于新疆喀什西部, 生于海拔 2 000 m 的山坡、河流阶地、峭壁。昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿为近缘种, 它们的形态学特征极其相似, 二者间区别仅在于吐鲁番锦鸡儿的嫩枝和子房无毛 (中国科学院中国植物志编辑委员会, 1993)。

在新疆乌恰地区, 昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿经常和我国濒危常绿灌木小沙冬青 (*Ammopiptan-*

thus nanus Cheng f.) 生长在一起。由于分布区内生态环境恶劣, 干旱少雨, 加之近年来人为破坏, 小沙冬青的分布面积不断缩减, 个体数量日益减少, 已处于濒危状态, 急需开展保护研究工作。这两种锦鸡儿和沙冬青生长在同一个生态环境中, 生活史特征相似, 但锦鸡儿却不是濒危物种。通过它们之间遗传学资料的比较, 可以探讨物种遗传多样性与濒危的关系。

简单重复序列区间扩增 ISSR (Inter-Simple Sequence Repeats), 是利用真核生物基因组内广泛存在的简单重复序列, 设计单一的简单重复序列作为引物对基因组 DNA 进行 PCR 扩增。在评价遗传多样性的各种分子标记中, ISSR 作为一种可靠的基因标记被广泛用于探讨种内的遗传变异 (Gupta 等, 1994; Zitekiewicz 等, 1994; Wolfe 等, 1998)。对野生居群的

收稿日期: 2003-11-17 修订日期: 2004-03-22

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (KSCX2-SW-104); 国家自然科学基金研究项目 (30370282)。

作者简介: 刘美华 (1978-), 女, 山东昌邑县人, 在读硕士生, 从事植物保育遗传学研究工作。* 通讯作者 E-mail: xjge@scbg.ac.cn

ISSR 研究表明该标记有很强的通用性和用于居群水平研究的巨大潜力(Ge 等,1999;Culley 等,2001)。

本实验采用 ISSR 标记来检测锦鸡儿的遗传多样性,目的在于通过对锦鸡儿遗传多样性的检测,与在相同生境中生长的濒危植物小沙冬青的遗传多样性进行比较,评价锦鸡儿遗传多样性水平,并探讨小沙冬青珍稀濒危的原因。

表 1 居群取样地点

Table 1 Population locations of *Caragana polourensis* and *C. turfanensis*

种 Species	居群 Population	居群号 Population ID	采样数(N) Sample size	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	海拔(m) Altitude
昆仑锦鸡儿 <i>C. polourensis</i>	巴音库鲁提 Bayinkuluti	KB	10	39°50'	75°35'	2 100
	阿合奇 A'heqi	KA	20	39°45'	75°30'	2 270
	乌恰-康苏 Wuqia-Kangsu	KW	17	39°42'	75°04'	2 170
吐鲁番锦鸡儿 <i>C. turfanensis</i>	肖尔布拉克 Xiao'erbulake	T1	16	39°42'	75°01'	2 200

群共 63 个个体(表 1)。

1.2 DNA 提取和 PCR 反应

用改进的 CTAB 法提取总 DNA(Dolly,1991)。20 μ L ISSR 初始反应体系为:模板 DNA 20 ng, 10mM Tris-HCl (pH8.3), 50mM KCl, 0.1% Triton X-100, 2.0mM MgCl₂, 0.1mM dNTPs, 2% formamide, 200nM primer 和 1.5 units Taq polymerase。PCR 反应在 PTC-100 96 孔热循环仪上进行。首先 94 °C 变性 5 min, 然后进行 35 个循环: 94 °C 30 s, 50~52 °C 45 s(根据不同引物确定), 72 °C 90 s; 最后, 72 °C 延伸 7 min。ISSR 引物采用加拿大 UBC 9 号引物。100 个引物中, 筛选出 7 个高多态性的引物(808, 809, 813, 834, 880, 881, 888)。PCR 产物在含 EB 的 1.5% 琼脂糖胶上电泳分离, 以鼎国生物技术有限公司生产的 100bp DNA Ladder(100~1 500 bp) 为分子标记。DNA 片段通过 UVP 凝胶成像系统(LabWorks Software Version 3.0; UVP, Upland, CA 91786, USA) 观察, 记录。

1.3 数据分析

由于 ISSR 是显性标记, 电泳带谱按照扩增带的有(1)和无(0)记录, 形成 ISSR 表型数据矩阵用于进一步分析。

用 POPGENE V. 1.31 软件(Yeh 等, 1999) 进行 Nei's 基因多样性统计(Nei, 1973) 并计算 Shannon 多样性信息指数。用 WINAMOVA 1.55 进行分子方差分析(AMOVA), 计算居群内、居群间和种间的变异方差分布(Excoffier 等, 1992)。利用 NT-SYS-pc 2.0 中的 SAHN 和 TREE 程序对从 POP-

1 材料和方法

1.1 居群取样

采用居群随机取样的方法, 根据居群大小, 每个居群至少取 10 个个体的新鲜叶片, 用硅胶迅速干燥保存。3 个昆仑锦鸡儿居群和 1 个吐鲁番锦鸡儿居

GENE 得到的遗传距离矩阵进行 UPGMA 聚类分析, 建立聚类分支图(Rohlf, 1998)。

2 结果

两个种共扩增出 86 个位点, 平均每个引物 10.8 个位点。扩增片段大小为 280~1 800 bp。在所有居群水平上, 83 个位点(96.51%) 是多态的。种水平上, 昆仑锦鸡儿有 68(79.07%) 个多态位点, 吐鲁番锦鸡儿有 36(41.86%) 个多态位点(表 2)。

2.1 昆仑锦鸡儿的遗传多样性

昆仑锦鸡儿 3 个居群多态位点率分别为 58.14%、66.28% 和 74.42%, 平均为 66.28%, 其中巴音库鲁提居群的遗传多样性最低($P: 58.14\%$, $H_E: 0.1936$, $H_o: 0.2909$), 而乌恰-康苏居群的最高($P: 74.42\%$, $H_E: 0.2400$, $H_o: 0.3629$) (表 2)。居群水平基因多样性(H_S) 为 0.2213, Shannon 指数(H_{pop}) 为 0.3335; 种的水平上, 总基因多样性(H_T) 为 0.2415, Shannon 指数(H_{sp}) 为 0.3753。

昆仑锦鸡儿的遗传分化系数 G_{ST} 为 0.0836, 表明总的遗传多样性中有近 92% 的遗传变异来自居群内部。居群间遗传一致度较高, 平均为 0.9614。居群间遗传距离较低, 从 0.0358 到 0.0448, 平均为 0.0394。居群间基因流(N_m) 为 2.74(表 3)。根据 Shannon 指数计算的遗传分化系数为 0.1114, 这与 Nei 氏遗传多样性估算值近似。AMOVA 分析表明有 91.70% 的差异存在于居群内部, 和 POPGENE 分析结果完全一致。

2.2 昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿遗传多样性的比较

与昆仑锦鸡儿相比,吐鲁番锦鸡儿遗传多样性略低,其多态位点百分率为 41.86%,Nei 氏基因多样性 (H_E) 为 0.159 6。在 86 条扩增带中,36 (41.9%) 条带是两个种均有的,昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿的特有带分别为 34 (39.5%) 和 16 (18.6%),两个种间表现出较大的遗传差异。昆仑锦鸡儿 3 个居群与吐鲁番锦鸡儿 1 个居群配对间的遗传一致度较低(0.649 0~0.662 6),明显低于昆仑锦鸡儿 3 个居群间的遗传一致度(表 4)。种的水平上两个种的遗传一致度为 0.674 1,遗传距离为 0.394 3。吐鲁番锦鸡儿和昆仑锦鸡儿 3 个居群的平均遗传距离为 0.4257。AMOVA 分析也证明了两个种之间存在明显遗传差异,在总遗传变异中,56.53%来自两个种间,39.26%来自居群内,而种内

各居群间变异仅占 4.21%(表 5)。根据各居群间遗传距离利用 NTSYS-pc 2.0 软件进行不加权平均聚类分析(UPGMA),建立一个遗传距离聚类树(图 1)。

表 2 居群内的遗传多样性

Table 2 ISSR variation within populations of *C. polourensis* and *C. turfanensis*

种 Species	居群 Popu- lation	Nei 氏基 因多样性 Nei's gene diversity (H_E)	Shannon 信息指数 Shannon's information index(H_o)	多态位点 百分比(%) Percentage of polymor- phic(P)
昆仑锦鸡儿 <i>C. polourensis</i>	KB	0.193 6	0.290 9	58.14
	KA	0.230 3	0.346 6	66.28
	KW	0.240 0	0.362 9	74.42
	Mean	0.221 3	0.333 5	66.28
	SD	0.024 5	0.037 8	8.14
吐鲁番锦鸡儿 <i>C. turfanensis</i>	T1	0.159 6	0.235 0	41.86

表 3 Nei 指数估算的居群遗传多样性

Table 3 Nei's Analysis of Gene Diversity in *Caragana* Population

项目 Items	总基因多样性 Total diversity (H_T)	居群内基因多样性 Diversity within population(H_S)	遗传分化系数 Proportion of the total genetic diversity among populations(G_{ST})	基因流 Estimate of gene flow from G_{ST} (Nm)
昆仑锦鸡儿 <i>C. polourensis</i>	0.241 5	0.221 3	0.083 6	2.74
4 个锦鸡儿居群 4 <i>Caragana</i> populations	0.322 0	0.205 8	0.360 8	0.44
昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿两个种间 <i>C. polourensis</i> vs <i>C. turfanensis</i>	0.334 2	0.204 1	0.389 3	0.39

表 4 四个居群间的遗传距离(D)和遗传一致度(I)

Table 4 Nei's Original Measures of Genetic Identity and Genetic distance between populations of *C. polourensis* and *C. turfanensis*

Pop ID	T1	KB	KA	KW
T1	* * * *	0.654 5	0.649 0	0.662 6
KB	0.423 9	* * * *	0.956 2	0.963 1
KA	0.432 4	0.044 8	* * * *	0.964 9
KW	0.411 7	0.037 6	0.035 8	* * * *

Nei's genetic identity (above diagonal) and genetic distance (below diagonal)

3 讨论

3.1 昆仑锦鸡儿与吐鲁番锦鸡儿遗传差异的比较

7 个引物扩增出的 86 个位点中,50 (58.14%) 个位点不是两个种共有的,表明两个种的分化。Gemmill 等(1998)认为如果一个种从另一个种中分离出来,产生一个祖先-衍生种,那么,衍生种的大多数甚至全部等位基因都来自祖先种,衍生种很少或根本没有新等位基因。虽然昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿外部形态特征很接近,不易区分,但昆仑锦鸡

儿和吐鲁番锦鸡儿的特有位点分别为 34 和 16,因此这两个种可能没有祖先-衍生的关系。Gottlieb (1977)根据等位酶实验分析结果,提出同种种内居

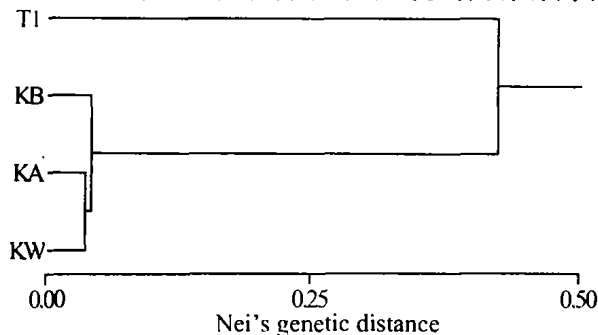


图 1 昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿四个居群的遗传距离聚类图

Fig. 1 Phenogram of UPGMA cluster analysis based on Nei's genetic distance between the four populations of *C. turfanensis* and *C. polourensis*

群间遗传距离通常小于 0.05,同属不同种种间的平均遗传一致度通常为 0.67。本实验结果昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿种间的遗传一致度 I 为 0.674 1,显著小于昆仑锦鸡儿 3 个居群间的遗传一致度 (0.956 2~0.964 9);种间遗传距离(0.394 3)明显

大于昆仑锦鸡儿的任意两个居群间的距离,说明两个种间的遗传分化非常明显。同时也表明 ISSR 标记可以有效鉴定近缘物种。

3.2 昆仑锦鸡儿和小沙冬青的遗传多样性的比较

昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿遗传多样性都比较高,与锦鸡儿属其它植物,如柠条(*Caragana* spp.)的研究结果一致($P: 0.796 \sim 0.994$, $H_T: 0.301$, $H_S: 0.248$) (魏伟等, 1999), 符合 Hamrick 和 Godt (1990) 提出的多年生、远交的植物应该具有较高水

平遗传多样性的统计分析。新分化的年轻种具有较高的遗传多样性 (Aradhya 等, 1991; Batista 等, 2002)。锦鸡儿属植物起源和分化较晚(第三纪中新世末至上新世初), 青藏高原隆起、内陆旱化导致本属植物主要沿适应高寒旱化和干旱两个方向发生剧烈分化(周道玮, 1996)。昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿都可能是新分化形成的种, 可能它们继承的祖先的遗传多样性就较高。

与上述两种锦鸡儿相比, 同生境的珍稀濒危植

表 5 昆仑锦鸡儿和吐鲁番锦鸡儿的 AMOVA 分析

Table 5 Analysis of molecular variance (AMOVA) for *C. polourensis* and *C. turfanensis* using ISSR

变异来源 Source of variance	自由度 d. f.	方差和 SSD	均方 MSD	变异组分 Variance component	总变异百分率 Percentage total (%)	显著值 P-value ¹⁾
<i>C. polourensis</i>						
Among populations	2	53.386 2	26.693	1.020 5	8.30	<0.001
Within populations	44	496.188 2	11.277	11.277 0	91.70	<0.001
<i>C. turfanensis</i> vs <i>C. polourensis</i>						
Among populations/species	1	377.895 8	377.896	14.661 2	56.53	<0.001
Among populations	2	53.386 2	26.693	1.092 9	4.21	<0.001
Within populations	59	600.813 2	10.183	10.183 3	39.26	<0.001
Among populations	3	431.282 0	143.761	8.634 1	45.88	<0.001
Within populations	59	600.813 2	10.183	10.183 3	54.12	<0.001
Among species	1	377.895 8	377.896	15.380 2	58.92	<0.001
Within species	61	654.199 5	10.725	10.724 6	41.08	<0.001

¹⁾ Significance tests after 1 000 permutations

物小沙冬青的遗传多样性较低 ($H_T = 0.0638$, $P = 25.89\%$)。遗传多样性的降低和丧失将使居群对环境变化的反应潜力减小, 导致居群易于趋于灭绝 (Frankham 等, 2002)。汪小全等 (1996) 用 RAPD 标记对我国特有植物银杉 (*Cathaya argyophylla*) 的遗传多样性研究认为, 较低的遗传多样性可能是使其濒危的原因之一。由于小沙冬青和这两个锦鸡儿的生境相同, 而锦鸡儿生长良好, 因此我们推测不同的遗传多样性水平可能是造成它们生长状态不同的主要原因之一, 即锦鸡儿较高的遗传多样性水平使其能具有更宽的遗传选择基础, 从而能够适应不断恶化的环境; 较低的遗传多样性水平可能是导致小沙冬青处于濒危状态的重要原因之一。

本实验得到郝刚博士、余艳和张林斌的热情帮助, 谨致谢意!

参考文献:

中国科学院中国植物志编辑委员会. 1993. 中国植物志(第四十二卷, 第一分册)[M]. 北京: 科学出版社, 62—65.
Aradhya KM, Mueller-Dombois D, Ranker TA. 1991. Genetic evidence for recent and incipient speciation in the evolution of *Hawaiian metrosideros* (Myrtaceae)[J]. *Heredity*, **67**: 129—138.

Batista F, Sosa PA. 2002. Allozyme diversity in natural populations of *Viola pamensis* Webb & Berth (Violaceae) from La Palma (Canary Island): implication for conservation genetics [J]. *Ann Bot*, **90**: 725—733.
Culley TM, Wolfe AD. 2001. Population genetic structure of the cleistogamous plant species *Viola pubescens* Aiton (Violaceae), as indicated by allozyme and ISSR molecular markers [J]. *Heredity*, **86**: 545—556.
Dolly J. 1991. DNA protocols for plants—CTAB total DNA isolation [A]. In: Hewitt GM, Johnston A (eds). *Molecular Techniques in Taxonomy* [C]. Berlin: Springer, 283—193.
Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondria DNA restriction sites [J]. *Genetics*, **131**: 479—491.
Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. 2002. *Introduction to Conservation Genetics* [M]. UK: Cambridge Univ Press, 16—44.
Ge XJ, Sun M. 1999. Reproductive biology and genetic diversity of *Aegiceris corniculatum* (Myrsinaceae) using allozyme and intersimple sequence repeat (ISSR) analysis [J]. *Mol Ecol*, **8**: 2 061—2 069.
Gemmill CE, Ranker TA, Ragone D, et al. 1998. Conservation genetics of the endangered endemic Hawaiian genus *Brighamia* (Campanulaceae) [J]. *Am J Bot*, **85**: 528—539.
Gottlieb LD. 1977. Electrophoretic evidence and plant populations [J]. *Ann Mo Bot Gard*, **64**: 162—180.
Gupta M, Chyi YS, Romero-Severson J, et al. 1994. Amplifi-

- cation of DNA markers from evolutionary diverse genomes using single primers of simple-sequence repeats[J]. *Theor Appl Genet*, **89**: 998—1 006.
- Hamrick JL, Godt MJW. 1990. Allozyme diversity in plant species[A]. In: Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL, et al. (eds). *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*[C]. MA: Sinauer Associates Sunderland, 43—63.
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **70**: 3 321—3 323.
- Niou XW(牛西午). 1999. The distribution and description of *Caragana* Fabr in China (中国锦鸡儿属植物资源研究——分布及分种描述)[J]. *Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin* (西北植物学报), **19**(5): 107—133.
- Rohlf FJ. 1998. NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.0[M]. New York: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Wang XQ(汪小全), Zou YP(邹喻莘), Zhang DM(张大明), et al. 1996. Analysis on genetic diversity of *Cathaya argyrophylla* with RAPD markers(银杉遗传多样性的 RAPD 分析)[J]. *Sci in China (Series C)*(中国科学(C辑)), **26**(5): 436—441.
- Wei W(魏伟), Wang HX(王洪新), Hu ZA(胡志昂), et al. 1999. Primary studies on molecular ecology of *Caragana* spp. populaztions distiributed over Maowusu sandy grassland: From RAPD data(毛乌素沙地柠条群体分子生态学初步研究: RAPD 证据)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **19**(1): 16—22.
- Wolfe AD, Liston A. 1998. Contributions of PCR-based methods to plant systematics and evolutionary biology. *Plant Molecular Sys II*[M]. Boston: Kluwer, 43—86.
- Yeh FC, Yang RC, Boyle T. 1999. POPGENE Microsoft windows-Based Freeware for Population Genetic Analysis Release 1.31[M]. Edmonton: University of Alberta.
- Zhang ML(张明理). 1998. A preliminary analytic biogeography in *Caragana*(Fabaceae)(锦鸡儿属分析生物地理学的研究)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), **20**(1): 1—11.
- Zhou DW(周道玮). 1996. Study on distribution of the genus *Caragana* Fabr(锦鸡儿属植物分布研究)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **16**(4): 428—435.
- Zietkiewicz E, Rafalsiki A, Labuda D. 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeats(SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification[J]. *Genomics*, **20**: 176—183.

(上接第 21 页 Continue from page 21)

- Bell AD. 1985. Dynamics morphology; a contribution to plant population ecology[A]. In: Dirzo R(eds). *Perspectives on plant population ecology*[C]. Massachusettes: Sinauer Associates Inc, 48—65.
- Bicknell SH. 1982. Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods[J]. *For Ecol Manage*, **4**: 41—51.
- Boojh R, Ramakrishnan PS. 1982. Growth strategy of trees related to successional status. I. Architecture and extension growth[J]. *For Ecol Manage*, **4**: 359—374.
- Borchert R, Slade NA. 1981. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees[J]. *Bot Gaz*, **142**: 394—401.
- Chen B(陈波), Song YC(宋永昌), Da LJ(达良俊). 2002. Woody plant architecture and its research in ecology(木本植物的构型及其在植物生态学的研究进展)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **21**(3): 52—56.
- Doust LL. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial(*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats[J]. *J Ecology*, **69**: 743—755.
- De Kroon H, Schieving F. 1991. Resource allocation pattern as a function of clonal morphology; a general model applied to foraging clonal plant[J]. *J Ecology*, **79**: 519—530.
- Enquist BJ. 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry; toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems[J]. *Tree Physiology*, **22**: 1 045—1 064.
- Farnsworth KD, Niklas KJ. 1995. Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants[J]. *Funct Ecol*, **9**: 355—363.
- Liang SC(梁士楚), Wang BS(王伯荪). 2002. Fractal characteristics of the height structure of *Bruguiera gymnorhiza* population(红树植物木榄种群高度结构的分形特征)[J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **26**(4): 408—412.
- Liang SC(梁士楚), Wang BS(王伯荪). 2002. Fractal characteristics of population canopy structure of the mangrove species *Bruguiera gymnorhiza*(红树植物木榄种群冠层结构的分形特征)[J]. *Marine Sci Bull*(海洋通报), **21**(5): 26—31.
- Li GQ(李根前). 2000. Advances in the research of clonal plant population ecology(无性系植物种群生态学研究进展)[J]. *J Southwest For Coll*(西南林学院学报), **20**(4): 243—249.
- Mandelbrot BB. 1977. *The fractal geometry of nature*[M]. New York: W H Freeman, 468.
- Morse DR, Lawton JH, Dodson JH, et al. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths[J]. *Nature*, **314**: 731—733.
- Ma KM(马克明), Zu YG(祖元刚). 2000. Fractal characteristics of the branching pattern of *Larix gmelini*(兴安落叶松分枝格局的分形特征)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **20**(2): 235—241.
- Steingraeber DA, Waller DM. 1986. Non-stationarity of tree branching patterns and bifurcation ratios[J]. *Proc R Soc Lond*, **228**: 187—194.