

烟台海防林黑松种群胸径与种实性状关系*

王光美^{1,2} 韩广轩 毛培利 刘苏静 张志东 李秋艳 薛钦昭

(中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所, 山东烟台 264003)

摘要 为明确黑松海防林种群种子生产动态,以胸径作为年龄和个体大小的度量,对烟台黑松海防林种群胸径与种实性状的关系进行了研究。根据结实黑松的胸径大小及分布比例,将黑松海防林种群分为5个径级(3.5~6.5、6.5~9.5、9.5~12.5、12.5~15.5、15.5~19 cm),并分别以5、8、11、14和17 cm作为代表值,对各径级黑松种实性状进行多重比较及回归分析。结果表明:胸径大小对黑松种子生产有显著影响,随胸径增大,其生育力逐渐升高,达到17 cm径级时开始略有下降;种子大小和百粒质量随胸径增大而有下降趋势,种翅大小则有所上升,这是黑松种子生产中的一种权衡,种子减小的同时传播能力增强;各径级黑松均以可育种鳞数为预测球果产生种子数量和质量的最有效指标,但可育种鳞数并不能由球果的其他性状(如球果长、宽、干质量以及总鳞片数等)进行很好的预测,说明黑松种子生产为多因素控制过程。

关键词 黑松;海防林;胸径;种实性状

中图分类号 Q945.79 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2009)05-0858-06

Relationships between diameter at breast height and cone/seed character of *Pinus thunbergii* population in Yantai coastal protection forest. WANG Guang-mei, HAN Guang-xuan, MAO Pei-li, LIU Su-jing, ZHANG Zhi-dong, LI Qiu-yan, XUE Qin-zhao (*Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(5): 858-863.

Abstract: To understand the seed production dynamics of *Pinus thunbergii* population in Yantai coastal protection forest, the relationships between the diameter at breast height (DBH) and cone/seed characters of the population were studied, with the DBH as the measurement of age and size. According to the DBH size and its distribution proportion, the population was divided into 5 diameter classes (3.5-6.5, 6.5-9.5, 9.5-12.5, 12.5-15.5, and 15.5-19 cm), with 5, 8, 11, 14, and 17 cm as the measurement of each diameter class, respectively. Multiple comparison and regression analysis were conducted for the cone/seed character of each diameter class. The results showed that DBH had significant influence on the fecundity of *P. thunbergii*. With increasing DBH, the fecundity increased first, but began to decrease when the DBH reached 17 cm. The seed size and 100-seed mass had a decreasing trend when the DBH increased, whereas the seed wing size was in adverse. This phenomenon might be a tradeoff in *P. thunbergii* seed production, i.e., to decrease seed size and mass to increase seed dispersal ability. For all DBH classes, the number of fertile scales was the most effective prediction variable of seed number and seed mass per cone, but could not better predict the other characters of cone, such as cone length, cone width, cone dry mass, and total number of scales, illustrating that the seed production of *P. thunbergii* was controlled by many factors.

Key words: *Pinus thunbergii*; coastal protection forest; diameter at breast height; cone/seed character

*中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所前沿领域项目(A3J0708BX)、山东省科技攻关计划项目(2007GG2QT06019)和烟台市科学技术发展计划资助项目(2008155)。

**通讯作者 E-mail: gnwang@yic.ac.cn

收稿日期: 2008-09-22 接受日期: 2008-12-20

海岸防护林具有防风固沙、过滤海盐、保持水土、涵养水源的功能,而且可以抵御海啸和风暴潮危害,对于维护沿海地区生态安全具有重要意义(胡海波等,2001;张金池等,2001)。烟台市现有防护林带约 1.67 万 hm^2 ,是中国北方地区保存最完整、功能最完备的沿海防护林带之一。然而,现有防护林大多于 20 世纪 50—60 年代营造,树木衰老退化现象严重,自然更新状态较差,导致其防护功能下降(许景伟等,2003b)。海岸防护林的生态环境脆弱,造林困难,如何使现有防护林的防护效益不间断,已成为目前海岸防护林经营的一个难点(朱教君等,2002)。研究黑松林自然更新的影响因素,对防护林的经营管理以及可持续发展,具有重要的现实意义。

就种子植物而言,其更新过程主要包括种子生产、种子运动和幼苗建成至发育成熟 3 个阶段(肖治术等,2003)。种子生产位于更新链的第一环,各种生物因素和非生物因素都有可能影响到种子产生的数量和质量,从而对整个更新过程产生影响。因此,在防护林的经营管理上,除要对其种群结构及动态有明确的了解,其更新过程的第一步,亦即种群内个体的种子生产动态也十分重要。作为针叶树繁殖系统重要组成部分的球果和种子,在选择压力下,会表现出很大的适应性。近年来,对不同针叶树种种实性状在不同地理区域的变异模式,已有较多报道(孙玉玲等,2005;毛剑丰等,2007; Ganatsas *et al.*, 2008)。然而,不仅环境和气候因素会对球果和种子性状产生影响,在同一地区的同一种群内,随年龄和个体大小的差异,植物个体也会表现出不同的生殖对策(祖元刚等,2000;王孝安等,2004),但关于针叶树特别是黑松的相关研究较为少见。

年龄结构是种群的重要特征,但是,由于实际上测得个体的年龄比较困难,用个体大小来代替年龄已在研究种群动态中得到广泛应用(Johnson, 1997; 刘峰等,2000),有时候个体大小可能是比年龄更好的繁殖产量的预测者(Haper, 1977)。基于此,本研究以胸径作为黑松个体大小的度量,研究烟台黑松防护林不同大小个体的种实性状变化,探讨球果特征与种子生产之间的关系,以期明确烟台防护林黑松种群的种子生产动态,为防护林的经营与管理提供参考依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地概况

研究区域位于山东省烟台市牟平区姜格庄镇

(121°35' E, 37°25' N),属暖温带季风气候区,年平均气温 11.5℃,年平均降水量 750 mm,相对湿度为 70%左右,日照时数为 2400~2550 h,无霜期平均为 180 d。土壤属滨海沙土,其基质多为疏松的中、粗沙组成,土壤贫瘠,有机质含量一般不超过 1%。黑松防护林栽植于 20 世纪 50 年代,以纯林为主,林下植被简单,灌木主要为紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、单叶蔓荆(*Vitex trifolia* var. *simplicifolia*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、野蔷薇(*Rosa multiflora*)等,草本层主要为羊胡子草(*Carex rigescens*)、软毛虫实(*Corispermum puberulum*)、刺沙蓬(*Salsola ruthenica* var. *ruthenica*)、白茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)、马齿苋(*Portulaca oleracea*)、肾叶打碗花(*Calyptegia soldanella*)、毛鸭嘴草(*Ischaemum antephoroides*)、茵陈蒿(*Artanisia capillaris*)、鸭跖草(*Camelina communis*)、西伯利亚滨藜(*Atriplex sibirica*)、龙葵(*Solanum nigrum*)等。

1.2 研究方法

生态学野外调查中,为调查方便,每木调查的起始径级可从 1.3 cm 开始(中国生态系统研究网络科学委员会,2007)。为确定黑松胸径大小范围及分布比例,在黑松防护林带随机布设 18 个 10 m × 10 m 样地,对胸径 > 1.3 cm 的黑松进行每木检尺,并对是否结实进行统计。共计调查黑松 385 株,最大胸径为 19 cm,胸径不足 3.5 cm 的黑松为 92 株, > 18.5 cm 的为 3 株。其中 92 株胸径低于 3.5 cm 的黑松中仅 2 株有结实现象发生,而胸径在 3.5~4.0 cm 的 19 棵黑松中有 12 株结实,因而从个体大小上来说,可近似认为胸径 3.5 cm 为黑松结实与否的临界值。对胸径 > 3.5 cm 的 293 棵黑松的径级进行划分,以 3 cm 为步长,可分为 6 个径级: 3.5~6.5 cm, 6.5~9.5 cm, 9.5~12.5 cm, 12.5~15.5 cm, 15.5~18.5 cm, > 18.5 cm。因 > 18.5 cm 径级只有 3 株,且最大值不超过 19 cm,故将其合并到 15.5~18.5 cm 径级,从而将结实黑松种群共划分为 5 个径级,各径级的株数、分布比例及平均胸径见表 1。各径级的平均胸径与组中值相差很小(表 1),为研究方便,以组中值 5、8、11、14 和 17 cm 作为各径级的代表值。

球果采集于 2007 年 10 月上旬,球果已经成熟但尚未开裂时候进行,采集球果的黑松林面积为 200 m × 200 m,共计 4 hm^2 。每径级选择 10 株标准株,各样株间距离不 < 20 m,胸径浮动范围为 ± 0.5 cm。

表 1 烟台黑松海防林各径级划分

Tab 1 Diameter classes of *Pinus thunbergii* coastal protection forest in Yantai

径级 (cm)	株数	比例 (%)	平均胸径 (cm)	组中值
3.5~6.5	69	23.6	4.8	5
6.5~9.5	64	21.8	7.9	8
9.5~12.5	61	20.8	10.9	11
12.5~15.5	62	21.2	14.1	14
15.5~19.0	37	12.6	17.2	17

球果采集前,以标准枝法统计各样株的球果数量(方升佐,1990)。每株母树随机采收 5~10 个形态完整的球果,按照径级混匀,然后给每个球果编号,测量球果长度和球果宽度后置于室内自然风干。

球果及种子性状测量于 2008 年 5 月进行。采用随机数字法,每径级抽取 30 枚球果,测量其干质量、种鳞数、可育种鳞数,然后将球果内所有种子全部取出,统计球果产生种子数和种子质量,并计算可育种鳞率及球果结种率。其中,可育种鳞是指位于球果中上部,含正常发育胚珠,具有结种能力的鳞片,在球果风干后可以自然张开,1 片可育种鳞理论上可以产生 2 粒种子(王晓茹和沈熙环,1989)。球果结种率是球果实际结种数与潜在结种能力的比值,用实际结种数与 2 倍可育种鳞片数量比值表示。另外,从每个球果中随机抽取 10 粒种子,测量种子的种长,种宽,种翅长,种翅宽,球果内种子数量不足 10 粒的全部测量。种子质量用百粒质量表示,6 次重复。种子形状指标均利用精度为 0.01 mm 游标卡尺测量,质量指标利用精度为 0.001 g 电子天平测量。

1.3 数据处理

利用 SPSS 16.0 对各径级黑松球果与种子性状进行单因素方差分析(one way ANOVA)、多重比较及回归分析。数据在比较前对可育种鳞率及球果结种率 2 个指标进行反正弦转换,并对所有数据进行方差正态性检验及方差齐次性检验,确定均满足方差分析的要求。

2 结果与分析

2.1 黑松胸径与球果和种子性状之间的关系及相关性

对 5 个径级 50 株标准株胸径与球果结实数进行相关分析,同时对 150 个球果做球果水平上的球果和种子性状与胸径之间的相关分析(表 2),结果

表 2 黑松球果和种子性状与胸径间相关性

Tab 2 Correlation coefficients of cone/seed characters and diameter at breast height (DBH) of *Pinus thunbergii*

种实性状	胸径	种实性状	胸径
CN	0.692**	SL	-0.239**
CL	0.343**	SW	-0.243**
CW	0.261**	SWL	0.160**
CDW	0.303**	SWW	0.045 ^{ns}
NTS	0.343**	SNC	-0.060 ^{ns}
NFS	-0.021 ^{ns}	SWC	-0.066 ^{ns}

CN 球果数; CL 球果长; CW 球果宽; CDW 球果干质量; NTS 总种鳞数; NFS 可育种鳞数; SL 种长; SW 种宽; SWL 种翅长; SWW 种翅宽; SNC 单果种子数; SWC 单果种子质量; ** $P < 0.01$; ^{ns} $P > 0.05$ 。下同。

表明,在 $P = 0.01$ 水平上,球果数、球果长、球果宽、球果干质量、总种鳞数、种翅长 6 个指标与胸径呈正相关,种子长、种子宽 2 个指标与胸径呈负相关,而可育种鳞数、种翅宽、单果种子数量与单果种子质量 4 个指标与胸径之间关系不明显($P > 0.05$)。在共计 12 个统计指标中,有 8 个与胸径之间呈显著相关,说明黑松个体的胸径对其产生的球果和种子形态特征是有影响的。

2.2 不同径级黑松种实特征

各径级黑松的种实性状见表 3。其中,黑松个体的平均结果数随胸径的增大呈增加趋势,以 14 cm 径级为最高,达 155.7 个·株⁻¹,到 17 cm 径级略有下降,但二者之间差异不显著($P > 0.05$)。球果长、球果宽以及球果干质量则均以 17 cm 径级为最高,并显著高于其他各径级($P < 0.01$),在其余径级之间则无显著差异($P > 0.05$)。球果的总种鳞数以 14 和 17 cm 径级较高,可育种鳞数在各径级之间差异不显著,反而使 17 cm 径级的可育种鳞率为最低。随胸径的增大,种子长度及宽度基本呈下降趋势,均以 17 cm 径级为最低,反映在种子百粒质量上,17 cm 径级的黑松种子百粒质量也显著低于其他各径级($P < 0.01$)。相反地,种翅长及种翅宽则以 17 cm 径级为最高。在单个球果产生的种子数量及质量方面,均以 17 cm 径级黑松为最低,并显著低于其他各径级($P < 0.05$),而在其余 4 个径级之间没有显著差异($P > 0.05$)。相应地,反映在球果结种率上,也以 17 cm 径级的黑松为最低。

2.3 球果性状与产生种子数量和和质量的关系

鉴于黑松个体胸径对其所产生球果及种子特征有所影响,在控制胸径变量的条件下,对球果特征与其所产生的种子数量与质量进行偏相关分析(表 4),

表 3 各径级黑松种实性状比较

Tab 3 Cone/seed characters of Pinus thunbergii with different diameters at breast height

性状	胸 径				
	5 cm	8 cm	11 cm	14 cm	17 cm
CN	44.9 ±4.3 a	53.7 ±9.6 a	80.0 ±7.1 a	155.7 ±21.9 b	141.0 ±15.50 b
CL (cm)	5.25 ±0.13 a	5.26 ±0.16 a	5.17 ±0.10 a	5.37 ±0.14 a	5.90 ±0.15 b
CW (cm)	2.74 ±0.06 a	2.79 ±0.07 a	2.85 ±0.05 a	2.89 ±0.06 a	3.03 ±0.05 b
CDW (g)	10.23 ±0.62 a	11.02 ±0.76 a	10.74 ±0.50 a	11.41 ±0.68 a	14.13 ±0.72 b
NTS	80.93 ±1.96 a	85.47 ±2.06 a	78.93 ±2.08 a	88.03 ±2.64 b	97.33 ±3.01 c
NFS	38.93 ±3.34 a	34.60 ±2.67 a	36.10 ±2.91 a	37.43 ±3.36 a	34.00 ±2.86 a
RFS(%)	47.49 ±3.78 a	41.07 ±3.28 ab	45.16 ±3.36 a	42.48 ±3.61 b	35.37 ±2.94 bc
SL (mm)	5.72 ±0.04 a	5.50 ±0.03 b	5.35 ±0.04 c	5.38 ±0.04 b	5.33 ±0.05 c
SW (mm)	3.39 ±0.02 a	3.27 ±0.12 b	3.23 ±0.02 bc	3.18 ±0.02 cd	3.12 ±0.03 d
SWL (mm)	13.12 ±0.14 a	13.87 ±0.12 b	14.43 ±0.12 c	14.50 ±0.13 c	15.79 ±0.16 d
SWW (mm)	5.33 ±0.04 a	5.44 ±0.04 a	5.61 ±0.05 b	5.57 ±0.05 b	5.74 ±0.06 c
SNC	35.20 ±4.37 a	35.53 ±3.79 a	35.53 ±4.52 a	36.47 ±4.00 a	27.43 ±4.33 b
SWC	0.526 ±0.079 a	0.521 ±0.066 a	0.530 ±0.074 a	0.532 ±0.070 a	0.383 ±0.062 b
SP (%)	40.32 ±4.15 ab	48.02 ±3.33 a	42.77 ±3.71 ab	44.85 ±3.57 ab	36.81 ±4.06 b
100SW (g)	1.727 ±0.027 a	1.689 ±0.051 a	1.660 ±0.051 a	1.621 ±0.008 a	1.432 ±0.082 b

RFS可育种磷率, SP球果结种率, 100 SW 百粒质量, 字母相同表示差异不显著 (P > 0.05)。

结果表明, 球果长、球果宽、球果干质量、总鳞片数和可育种鳞数等球果形态特征均与产生的种子数量和种子质量呈正相关关系。由于上述球果性状之间存在明显的共线性相关 (表 4), 采用逐步回归法对所有径级的 150 个球果及各径级的 30 个球果种子数量和质量与球果性状的关系进行回归分析, 建立如下回归方程:

5 cm 径级:

$$Y_n = 9.066X_1 + 0.893X_5 - 47.128$$

$$(R^2 = 0.685, SE = 13.9, P < 0.0001) \quad (1)$$

$$Y_m = 0.059X_3 + 0.013X_5 - 0.569$$

$$(R^2 = 0.733, SE = 0.231, P < 0.0001) \quad (2)$$

8 cm 径级:

$$Y_n = 0.941X_3 + 1.148X_5 - 14.560$$

$$(R^2 = 0.828, SE = 8.92, P < 0.0001) \quad (3)$$

$$Y_m = 0.069X_3 + 0.014X_5 - 0.380X_2 + 0.330$$

$$(R^2 = 0.846, SE = 0.150, P < 0.0001) \quad (4)$$

11 cm 径级:

$$Y_n = 1.378X_5 - 14.213$$

$$(R^2 = 0.790, SE = 11.55, P < 0.0001) \quad (5)$$

$$Y_m = 0.009X_3 + 0.019X_5 - 0.878$$

$$(R^2 = 0.836, SE = 0.170, P < 0.0001) \quad (6)$$

14 cm 径级:

$$Y_n = 1.009X_5 - 1.315$$

$$(R^2 = 0.719, SE = 11.83, P < 0.0001) \quad (7)$$

$$Y_m = 0.018X_5 - 0.141$$

$$(R^2 = 0.741, SE = 0.199, P < 0.0001) \quad (8)$$

17 cm 径级:

$$Y_n = 1.141X_5 - 11.366$$

$$(R^2 = 0.568, SE = 18.86, P < 0.0001) \quad (9)$$

$$Y_m = 0.016X_5 - 0.175$$

$$(R^2 = 0.567, SE = 0.229, P < 0.0001) \quad (10)$$

所有球果:

$$Y_n = 1.147X_5 - 7.489$$

$$(R^2 = 0.680, SE = 13.1, P < 0.0001) \quad (11)$$

$$Y_m = 0.024X_3 - 0.004X_4 + 0.017X_5 - 0.094$$

$$(R^2 = 0.687, SE = 0.218, P < 0.0001) \quad (12)$$

式中, Y_n 为单果种子数, Y_m 为单果种子质量, X_1 为球果长, X_2 为球果宽, X_3 为球果干质量, X_4 为鳞片数, X_5 为可育种鳞数。

从以上回归方程可以看出, 可育种鳞数是预测产生种子质量与数量的最有效指标, 在所有回归方程中均不能剔除, 其次为球果干质量, 在 5、8 cm 以及 11 cm 径级回归方程中均有所体现。尽管球果的可育种鳞数在与球果其他性状的相关分析中呈正相关, 但通过进一步的逐步回归分析建立如下回归方程:

$$Y_{NFS} = 20.57X_2 - 22.62$$

表 4 控制胸径条件下的球果性状与其产生种子数量和质量的偏相关性

Tab 4 Partial correlations of cone characters and seed number/seed weight with DBH controlled

	CL	CW	CDM	NTS	NFS	SNC	SWC
CL	1						
CW	0.728**	1					
CDW	0.914**	0.859**	1				
NTS	0.494**	0.468**	0.502**	1			
NFS	0.398**	0.469**	0.454**	0.280**	1		
SNC	0.355**	0.402**	0.396**	0.189*	0.817**	1	
SWC	0.471**	0.511**	0.524**	0.224**	0.803**	0.926**	1

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

$$(R^2 = 0.179, SE = 15.0, P < 0.0001) \quad (13)$$

式中, Y_{NFS} 为可育鳞片数, X_2 为球果宽。

通过逐步回归, 其他性状均被舍去, 只能保留球果宽, 而且 R^2 值也仅为 0.179, 说明可育种鳞数并不能仅由这些性状进行很好的预测, 而可能与球果发育过程中的外部环境条件有关系。

3 讨论

植株的生殖能力通常与个体大小密切相关 (Haaper, 1977; 祖元刚等, 2000; 陈波等, 2004)。生育力是衡量裸子植物生殖能力的一个有效指标, 用平均单株结果数和单果结种数的乘积, 亦即单株产生种子的总数来表示 (王孝安等, 2004)。烟台黑松种群球果数随个体胸径增大逐渐增加, 在 17 cm 径级开始则略有下降; 在单果结种数上, 从 5 ~ 14 cm 4 个径级之间差异不大, 而到 17 cm 径级时球果结种数显著降低, 说明黑松的生育力随个体的增大, 开始呈增加趋势, 在到达一定程度后会有所下降。这与陕西太白山太白红杉种群的结实规律类似 (王孝安等, 2004)。林木胸径的大小可近似反映同化能力强弱与光合积累物质多少 (刘恩海等, 1995b), 胸径越大, 光合积累物质越多, 可投入生殖构件的能量分配也会越多, 从而使生育力上升。个体增大到一定程度后生育力的下降, 则可能与个体衰老有关。在当地立地条件下, 黑松防护林 57 年左右即会达到防护过熟, 需要进行人工更新 (许景伟等, 2003a)。烟台黑松防护林营造于 20 世纪 50—60 年代, 年龄最大的黑松个体在 50 ~ 60 龄, 根据胸径的分布比例, 17 cm 径级的黑松属于年龄最大的一批, 已经进入衰老阶段。在本次调查中也证实了这一点, 17 cm 径级的黑松长势开始衰退, 部分枝条开始死亡, 同化能力也随之减弱, 从而导致生育力下降。

黑松个体大小不仅影响其生育力, 产生种子的性状也有所变化。随胸径增大, 单粒种子平均大小

下降, 百粒质量也有所降低。在对樟子松种子的研究中也发现类似现象, 幼龄树产生的种子千粒质量明显高于成熟林种子千粒质量 (刘恩海等, 1995a)。植物种群内个体间种子大小的变异, 既受遗传控制, 又受环境影响, 温度、水分、光周期以及资源的获取等都会影响到种子的大小 (张世挺等, 2003)。另外, 种子大小会对植物生长发育的早期阶段产生影响, 表现在萌发率、幼苗出土、幼苗大小、幼苗竞争能力和相对生长速率等方面 (张世挺等, 2003)。质量大的种子通常出苗率高, 具有较强的幼苗活力 (宋松泉等, 2005), 但对樟子松的研究表明, 千粒质量大的后代生长量不一定好, 千粒质量小的后代生长量也不一定差 (刘录等, 1996)。因此, 对黑松不同大小个体产生的种子大小变异以及其对幼苗生长和更新的可能影响, 仍需要进一步研究。值得注意的是, 随胸径的增大, 在种子变小, 百粒质量降低的同时, 种翅长和种翅宽却有增加的趋势, 其中 17 cm 径级的种子的种翅长、宽均显著高于其他径级。推测可能是黑松种子生产中的一种权衡, 尽管种子大小和质量降低, 却通过增加种翅的大小提高了其传播能力。

球果性状与产生种子数量与质量的关系, 在不同的树种之间表现各不相同。对加拿大马尼托巴湖区域的红松而言, 球果宽度是预测种子产量的最有效指标 (Sutton *et al*, 2002); 黑云杉产生的种子数量与球果质量及长度显著正相关 (Caron & Powell, 1989), 而樟子松球果大小与其产生种子的数量和千粒质量之间相关不显著 (刘录等, 1996)。对烟台黑松林球果性状与产生种子数量和质量的关系的分析表明, 尽管球果长、球果宽、球果干质量、鳞片总数和可育鳞片数都与产生种子数量和质量呈正相关, 但逐步回归分析的结果说明, 可育种鳞数才是预测种子生产的最有效指标, 而可育种鳞数并不能由球果的其他性状进行很好的预测。这说明, 尽管大的

球果可能意味着在其发育过程中有较好的传粉和受精 (Fenner, 1985), 但并不能保证其一定产生更多的种子, 17 cm 径级的黑松产生球果最大, 球果结种率反而最低, 也印证了这个推论。种子生产是一个多因素控制的过程, 立地条件以及授粉时的天气条件等都会对其产生显著影响 (Bamers *et al*, 1998), 需要对黑松种子生产的影响因素进行进一步研究。

参考文献

- 陈波, 宋永昌, 达良俊. 2004. 天童常绿阔叶树种栲树生殖个体大小及其生殖构件特征. *植物研究*, **24**(1): 80-86.
- 方升佐. 1990. 林木结实量测定及预测方法的评述. *林业科技通讯*, (9): 3-5.
- 胡海波, 张金池, 鲁小珍. 2001. 我国沿海防护林体系环境效应的研究. *世界林业研究*, **14**(5): 37-43.
- 刘峰, 陈伟烈, 贺金生. 2000. 神农架地区锐齿槲栎种群结构与更新的研究. *植物生态学报*, **24**(4): 396-401.
- 刘录, 毛玉琪, 张景林, 等. 1996. 樟子松种子园种子播种品质研究. *吉林林业科技*, (1): 22-24.
- 刘恩海, 陈志娟, 张增福, 等. 1995a. 樟子松种子变异与种子品质的研究. *林业科技*, **20**(5): 5-7.
- 刘恩海, 李太烈, 张万荣, 等. 1995b. 樟子松母树林单株结实力的评价方法. *林业科技*, **20**(1): 12-16.
- 毛剑丰, 李悦, 刘玉军, 等. 2007. 高山松种实性状与生殖适应性. *植物生态学报*, **31**(2): 291-299.
- 宋松泉, 程红焱, 龙春林, 等. 2005. 种子生物学研究指南. 北京: 科学出版社.
- 孙玉玲, 李庆梅, 杨敬元, 等. 2005. 秦岭冷杉球果与种子的形态变异. *生态学报*, **25**(1): 176-182.
- 王晓茹, 沈熙环. 1989. 对由胚珠败育和空粒引起油松种子园减产的分析. *北京林业大学学报*, **11**(3): 60-65.
- 王孝安, 王志高, 肖娅萍. 2004. 太白红杉种群生殖对策研究. 生育力和种子质量. *兰州大学学报(自然科学版)*, **40**(4): 72-75.
- 肖治术, 张知彬, 王玉山. 2003. 以种子为繁殖体的植物更新模型研究. *生态学杂志*, **22**(4): 70-75.
- 许景伟, 李琪, 王卫东, 等. 2003a. 沙岸黑松海防林防护成熟期及更新年龄的研究. *林业科学*, **39**(2): 91-97.
- 许景伟, 王卫东, 王月海, 等. 2003b. 沿海黑松防护林低产、低质、低效成因的调查报告. *东北林业大学学报*, **31**(5): 96-98.
- 张金池, 臧廷亮, 曾锋. 2001. 岩质海岸防护林树木根系对土壤抗冲性的强化效应. *南京林业大学学报*, **25**(1): 9-12.
- 张世挺, 杜国祯, 陈家宽. 2003. 种子大小变异的进化生态学研究现状与展望. *生态学报*, **23**(2): 353-364.
- 中国生态系统研究网络科学委员会. 2007. 陆地生态系统生物观测规范. 北京: 中国环境科学出版社.
- 朱教君, 李凤芹, 松崎健. 2002. 间伐对日本黑松海岸林更新的影响. *应用生态学报*, **13**(11): 1361-1367.
- 祖元刚, 毛子军, 袁晓颖, 等. 2000. 白桦的开花时间及生殖构件的数量与树龄和树冠层次的关系. *生态学报*, **20**(4): 673-677.
- Bamers BV, Zak DR, Denton SR, *et al* 1998. *Forest Ecology*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Caron GE, Powell GR. 1989. Cone size and seed yield in young *Picea mariana* trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**: 351-358.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. London: Chapman and Hall.
- Ganatsas P, Tsakalidini M, Thanos C. 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia Site of the Natura 2000 Network. *Biodiversity and Conservation*, **17**: 2427-2439.
- Haper JL. 1977. *Population Biology of Plants*. New York: Academic Press.
- Johnson JB. 1997. Stand structure and vegetation dynamics of a subalpine treed fen in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 337-342.
- Sutton A, Richard J, Staniforth RJ, *et al* 2002. Reproductive ecology and allometry of red pine (*Pinus resinosa*) at the northwestern limit of its distribution range in Manitoba, Canada. *Canadian Journal of Botany*, **80**: 482-493.

作者简介 王光美,男,1979年生,博士,助理研究员。主要从事植物生态学研究。E-mail: gmwang@yic.ac.cn
责任编辑 王伟