

呼伦贝尔沙地樟子松落种与种子库特征

王 妍¹, 卢 琦², 王玉华³, 敖文明⁴, 乔殿学⁴

(1. 西南林业大学 环境科学与工程学院, 云南 昆明 650224; 2. 中国林业科学研究院 荒漠化研究所, 北京 100091; 3. 内蒙古自治区呼伦贝尔市林业研究所, 内蒙古 海拉尔 021008; 4. 内蒙古自治区呼伦贝尔市鄂温克旗林业局, 内蒙古 海拉尔 021008)

摘要: 采用生态学方法对呼伦贝尔沙地樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* 土壤种子库和落种情况进行调查和分析。结果表明: 沙地樟子松土壤种子库中种源丰富, 种子扩散主要受风的影响, 长距离传播的沙地樟子松种子对其斑块化边缘的维护以及林-草-沙过渡带天然生态系统的恢复起到十分积极的作用。土壤种子库主要分布在凋落物层中, 平均种子密度可达 614 粒·m⁻²; 种子密度随与母树距离的增加而减少, 在距母树约 3 m 左右范围内, 存在一个明显的环状峰值区域。该区域中心位于母树北偏东方向, 在这个区域内土壤中的种子密度明显高于其他部位。从空间分布格局来看, 种子多飞落在距母树树干 0~8 m 距离内, 在东、南、西、北和主风方向, 种子密度均随与距母树距离的增加而减少; 而且东、北向落种密度明显高于西向和南向。风向在当地樟子松种子在地面的扩散中发挥了重要的作用, 形成了沙地樟子松种子在母树下呈侧环状分布的格局。图 4 表 1 参 18

关键词: 森林生态学; 种子库; 天然更新; 沙地樟子松; 空间分布

中图分类号: S719.253 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2012)06-0883-06

Seed falling and seed bank research on natural *Pinus sylvestris* var. *mongolica* individual plant in the Hulun Buir sandy land

WANG Yan¹, LU Qi², WANG Yu-hua³, AO Wen-ming⁴, QIAO Dian-xue⁴

(1. Department of Environment Sciences and Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. Desert Research Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 3. Forestry Research Institute of Hulun Buir, Hailar 021008, Inner Mongolian, China; 4. Ewenkeqi Forest Enterprise, Hailar 021008, Inner Mongolian, China)

Abstract: *Pinus sylvestris* var. *mongolica* is adaptive to cold, drought and barren environment, with prominent regeneration ability to wind erosion control and shifting sand fixed. The natural regeneration process of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in the sandy land is important to vegetation rehabilitation, degraded ecosystems reconstruction, sustainable sandy ecosystem benefit development, as well as the establishment of green ecological barriers in north of China. In order to explore seed bank and seed falling of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*, inoculators (specification: 1.0 m × 1.0 m × 0.1 m) were installed at 4, 8, 12 m in east/south/west/north direction from the mature tree and grids (specification: 1 m × 1 m) were arranged around the mature tree, and with the vectoring technology get the spatial distribution graph which X axle is north direction axle is east direction. The results showed that *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seeds disperse mainly in the litter layer with an average seed density of 614 seeds·m⁻² and in the 0~5 cm horizon with an average seed density of 469 seeds·m⁻². The amount of seeds in different direction respectively is 6.67 (east) > 6.07 (north) > 5.53 (west) > 4.63 (north). The primary dispersal concentration was up to about 3 m from the mature tree. Temperate and

收稿日期: 2011-09-15; 修回日期: 2011-10-31

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31100520); 西南林业大学重点资助项目(110910)

作者简介: 王妍, 副教授, 从事荒漠化防治和恢复生态学研究。E-mail: wycaf@126.com。通信作者: 卢琦, 研究员, 博士, 从事荒漠化防治和干旱区生态学研究。E-mail: luqi@caf.ac.cn

spatial characteristics of seed falling showed that most seeds were in a region near the mature tree, especially in the 0~8 m range. Conclusions were drawn that the seeds of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* dispersal density near the observed tree was fan-shaped and composed by winds from the south and west. The horizontal distribution characteristics of seed bank from a nature tree shaped a ring region where seed density was largest from the north to the east with seed density decreasing as the distance increased from the mature tree. [Ch, 4 fig. 1 tab. 18 ref.]

Key words: forest ecology; seed bank; natural regeneration; *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; spatial distribution

沙地樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* 天然林生长在呼伦贝尔沙地的海拉尔西山和红花尔基一带的沙丘上^[1-2]。该树种具有较强的耐寒、耐旱、耐贫瘠和天然更新能力，是北方干旱地区防风固沙的优良树种，也是东北地区优良的造林绿化树种^[3]。土壤种子库指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部种子的集合，它通常表征的是土壤种子种群，有人称之为潜在种群^[4-5]。在土壤种子库中，由于种子萌发、衰老、腐败或被取食等因素的影响，种子库数量和质量具有的动态特征直接影响到植物种群的组成、结构及动态变化，进而决定着种子能够成功定居的范围，在此基础上对植株一系列生态学过程产生决定性的影响^[6-7]。此外，从母株上散落的种子数量在时间和空间上的分配形式直接影响到种群格局及其分布范围^[8]，并为随后的一系列生态过程提供模板，如竞争和传粉等^[9]。因此，种子扩散过程由于在种群动态、基因多样化保存以及多样性保护方面具有重要意义而被广泛关注。在沙地樟子松自然更新过程中，种子的生产、扩散和种子库的动态变化等环节都可能成为天然更新的限制因素^[10]。目前，关于沙地樟子松土壤种子库及落种的研究还尚未见报道，而了解沙地樟子松种子存活情况及种子库数量动态是十分必要的^[11]。本研究通过调查沙地樟子松落种、种子库数量动态和空间分布特征等，探讨影响沙地樟子松种子更新的因素，以期为沙地樟子松天然更新以及人工促进下的天然更新提供理论参考，为北方天然沙地樟子松生态屏障的建立和沙地樟子松次生林的恢复提供技术支撑。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区为内蒙古自治区鄂温克旗的莫和尔图林场，48°58'~49°8'N，120°21'~120°44'E，详见参考文献[12]。

1.2 研究方法

1.2.1 落种调查 2008年4~5月，选择生长状况良好，更新特征明显，受林分和其他樟子松个体影响较小的母树作为研究对象。以母树为中心，沿正南正北方向采用间距4 m的样带法，也即在距离母树树干基部4, 8, 12, 16, 20 m处设置接种器(规格：1.0 m × 1.0 m × 0.1 m)。隔5 d进行一次落种观测，记录种子数量。本研究共调查母树落种样地3块，设置接种器20个·样地⁻¹，共设置接种器60个。

1.2.2 球果特征调查 2009年4月中旬，在沙地樟子松落种期内，选择10株母树，每株随机摘取20个球果：量测球果长、宽及球果内种子数量和质量，并在每个球果中随机选取20粒种子计算千粒质量，统计空粒率。

1.2.3 土壤种子库调查 以母树为中心设置矩形样地，样地大小根据母树冠幅和更新苗的分布而定。设置的基本原则是要将母树及更新苗全部包括在样地中。将样地的西南角设置为原点(0, 0)，自南向北为x轴，自西向东为y轴，采用相邻网格法将样地划分为n个1 m × 1 m的网格，并按照网格的顺序，对每个网格进行坐标矢量化；随机选取m个网格进行土壤种子库抽样调查，在所选定的网格内随机取0.1 m × 0.1 m大小面积的土壤并分为枯枝落叶层和0~5 cm土层进行取样，样品分装带回处理，确保取样网格的比例占所有网格总数的10%以上。采用网筛分选法将土壤样品过不同目的土壤筛，分离土壤种子库中的种子，并按照种子总数、完整种子数、腐烂种子数和空粒种子数进行数量统计。本研究共调查土壤种子库样地5块，取土壤种子库样品83个。利用美国Gamma公司的地统计学软件GS+进行空间自相关和插值分析，利用ESRI公司的ArcView GIS 3.3软件进行更新苗的空间位置分析。

2 结果与分析

2.1 沙地樟子松结实规律

樟子松为风媒树种, 雌雄同株, 但调查发现, 在研究区中部分个体有雌雄异株的倾向, 比如有的个体雌花开得较多, 雄花枝发育羸弱或萎缩。沙地樟子松每年抽枝结实, 丰年间隔期为 3~4 a。2009 年春季, 在莫和尔图林场实地调查发现, 郁闭度为 0.5~0.6 的沙地樟子松林母树在 25~30 年生开始结实, 30~40 年生以后正常结实; 散生木和孤立木开始结实的时间早于林分, 20 年生左右即开始结实。在光照较好地段, 生长状况良好的散生孤立木甚至在 16 年生左右即开始结实。中龄林以后的沙地樟子松母树开始大量结实, 150~200 年生的老龄木结实仍很频繁。

沙地樟子松球果卵形, 着生于新梢顶端, 熟时淡褐色。种子呈黑褐色, 卵圆形, 微扁。球果一般于春季 4 月下旬开裂, 开始落种, 形成种子雨, 落种的时间依当年春季降水和气温状况而定。据观测, 2008 年的球果于次年 4 月 10 日开裂, 种子开始飞散。飞散高峰期集中在 4 月下旬, 约 10 d, 5 月 21 日飞散结束, 种子的飞散期将近 40 d, 未开裂的成熟球果挂在树上的时间可达 6~7 个月之久。

2.2 沙地樟子松球果特征

据实地调查: 沙地樟子松成熟球果的差异很大, 个体大小不同, 种子数量也不同。球果长度为 (3.7 ± 1.9) cm, 宽度为 (2.4 ± 1.4) cm; 以 100 枚球果为统计单位, 种子数量为 2 780 粒, 种子质量为 18.4 g, 空粒率为 12.7%。长 4~5 cm 的大球果, 内含种子 30~61 粒; 长 3~4 cm 的小球果, 内含种子 6~28 粒。一般说来, 130~140 个球果的质量约 1 kg, 但若大球果仅为 60~70 个, 若小球果则需 250~280 个。观测表明: 大球果含种子多, 质量好, 优质的黑色种子占种子总数的 75%, 空粒种子所占的比例小。小球果含种子少, 空粒也多。

2.3 沙地樟子松土壤种子库分布特征

2.3.1 垂直分布特征 沙地樟子松母树土壤各层中种子分布情况如表 1 所示。从表中可以看出: 在母树土壤种子库中, 56.69% 的种子分布在枯枝落叶层中, 种子平均密度可达 $614 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$; 43.31% 的种子分布在 0~5 cm 深的土层中, 种子平均密度为 $469 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$ 。从种子品质来看, 完整种子所占的比例较大, 占种子总数的 46.17%, 空粒种子所占比例为 43.40%, 腐烂种子所占比例较小, 多分布在 0~5 cm 土壤中, 调落物层中没有发现腐烂种子。调查发现: 沙地樟子松母树冠幅下累积的枯枝落叶非常厚, 成熟母树下凋落物厚度达 15~20 cm, 而且越靠近母树枯落物层越厚, 由于凋落物对种子到达地面的阻滞作用随凋落物的厚度而增加, 因此, 种子多分布在枯枝落叶层中。加之沙地樟子松所在生境较为贫瘠, 土壤多为砂质, 地表风蚀作用强烈, 直接降落在地表的种子很容易被风吹散, 因此, 土壤层中分布的种子较少。

表 1 沙地樟子松母树冠幅下土壤种子库组成

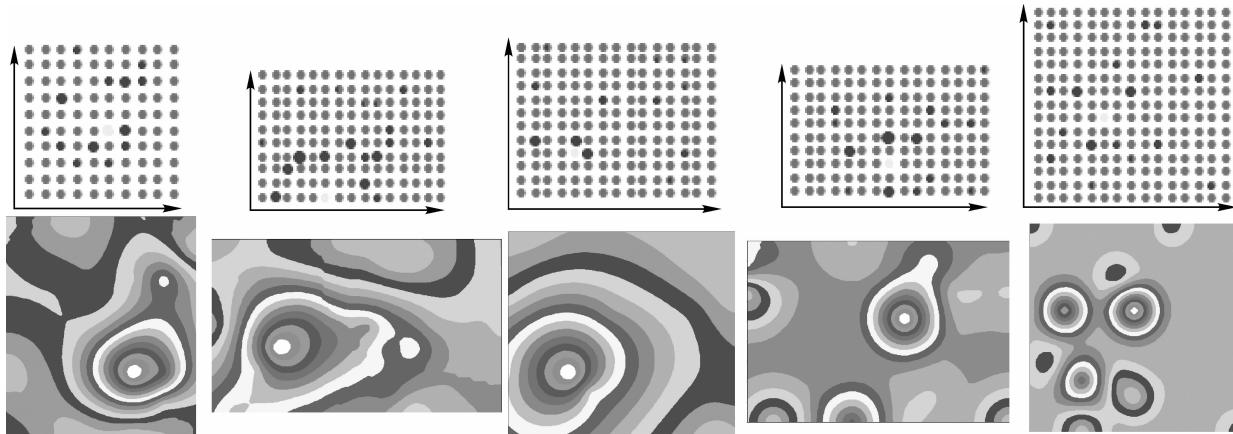
Table 1 Composition characteristics of soil bank under *Pinus sylvestris* var. *mongolica* individual plant

种子类型	凋落物层		0~5 cm 土层		合计	
	粒数/(粒·m ⁻²)	百分比/%	粒数/(粒·m ⁻²)	百分比/%	粒数/(粒·m ⁻²)	百分比/%
完整种子	335	30.93	165	15.24	500	46.17
腐烂种子	0	0.00	113	10.43	113	10.43
空粒种子	279	25.76	191	17.64	470	43.40
合计	614	56.69	469	43.31	1 083	100.00

说明: 表中数据取自所调查 5 个样地共 83 个土壤种子库样方的平均值。

2.3.2 空间分布特征 采用 Arcview GIS 3.3 中的矢量图层显示方法, 将 5 个样地凋落物层完整种子的密度用散点分布形式表示, 结果如图 1。图中坐标原点为样地西南角, 圆点表示 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 网格中心, 圆点大小代表完整种子的密度, 点越大表示种子密度越高。从图 1 看出: 距母树树干 3 m 以内的区域, 由于多年的累积和萌发率较低, 导致土壤种子库密度非常大。随着与母树距离的增加, 土壤种子库中完整种子粒数逐渐减少。采用 GS+5.5 软件, 以 2 点间最大距离的 80% 作为跃进距离, 以 1 m 为步长, 对样地中其他部位种子分布进行克里格插值, 结果见图 1。可以看出: 土壤种子库在样地中存在一个明显

的环状峰值区域，这个区域内沙地樟子松完整种子的密度明显高于其他部位，随着峰值向四周扩展，沙地樟子松种子的密度也逐渐减少。这个峰值的中心不是恰好位于母树的位置，而是处于母树稍北偏东的位置。从理论上，在年风向频率相等的情况下，沙地樟子松种子在地面的分布应该成环状，其峰值也应以母树为中心呈递减扩散的分布形式；虽然峰值偏离母树的距离不太远，但是偏离的趋势很明显。分析发现这个峰值距离母树的方向垂直于当地主风方向，因此可以初步断定，风向对沙地樟子松种子在地面的扩散影响很大，形成了沙地樟子松种子在母树冠幅下呈侧环状分布的格局。

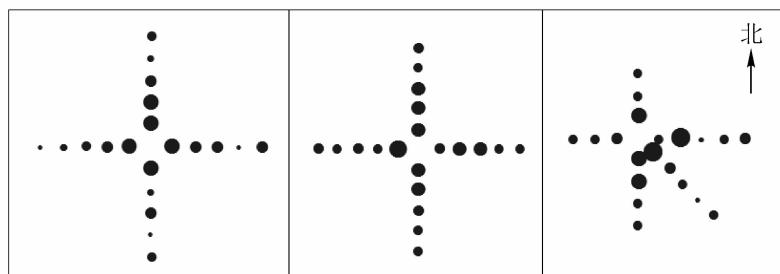


上图中浅色空缺表示单株母树的位置，●所在位置代表调查网格的中心，点大小表示种子数量的多少；下图的差值图为采用网格法调查种子密度后的克里格插值结果，圆圈中心的空白表示母树的位置，灰度值的大小表示种子的密度，灰度值越大表示种子的密度越大。

图1 沙地樟子松母树冠幅下土壤种子库的空间分布特征

Figure 1 Spatial distribution characteristics of soil bank under the *Pinus sylvestris* var. *mongolica* individual plant

2.3.3 母树落种密度 2008年4月，在莫和尔图林场附近选择3株生长状况良好，更新受外界干扰小的沙地樟子松母树，在母树冠幅下布设接种器收集种子。统计所收集到的种子数量图2中圆点代表所布设的接种器所在位置，点大小表示所收集种子密度的多少。统计结果表明：在3个样地中，每个接种器(0.1 m^3)平均收集到5.68粒种子，样地不同所收集的种子密度也不同，以样地1的密度最小，样地3的密度最大。从图2可以看出：距母树8 m范围内种子的密度非常大，收集到的种子数量非常多。随距母树距离的增加，所收集到的种子数量越来越少。



图中正中心表示母树的位置，点大小表示每个接种器(0.1 m^3)内种子密度的多少，●表示种子粒数大于10粒，●表示6~10粒，●表示3~5粒，●表示1~3粒，●表示0粒。

图2 接种器设置及种子收集情况

Figure 2 Inoculators distribution and seeds collection

2.3.4 种子扩散的空间格局 树冠下种子向外扩散的曲线呈单峰状递减态势(图3)。随距母树距离的增加种子密度降低，峰值出现在距离母树最近的接种器中。调查结果表明：在接种器中最多能收集到26粒种子，最少也有9粒之多；而随着与母树距离的增加，落种强度降低，种子密度也逐渐较少。这一趋势在东、南、西、北和主风方向上一致。从图3还可以看出：不同方向的落种强度均表现出随距母树距离的增加种子密度减少的趋势，但不同方向上落种数量又存在一些差异。计算种子在各个方向上的平均值进行比较后发现，东向和北向上降落的种子数量多于南向和西向，平均为东(6.67粒)>北(6.07粒)>

西(5.53 粒) > 南(4.63 粒)。对 4 个方向上的观测值进行方差分析发现东向与南向和西向差异显著, 与北向差异不显著; 北向与西向和南向差异显著($F=12.34$, $P<0.01$), 因此可以认为落种在方向上存在差异, 东向和北向的落种密度显著高于西向和南向。采用 GS⁺ 5.5 软件, 以 2 点间最大距离的 80% 作为跃进距离, 以 1 m 为步长, 对沙地樟子松种子落种数量分布进行克里格插值, 插值结果如图 4 所示。

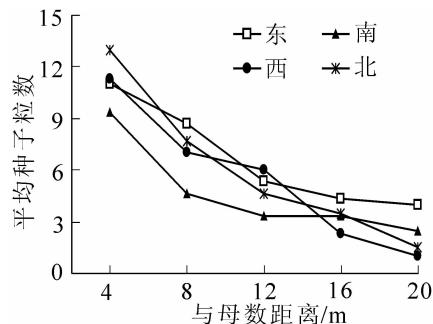
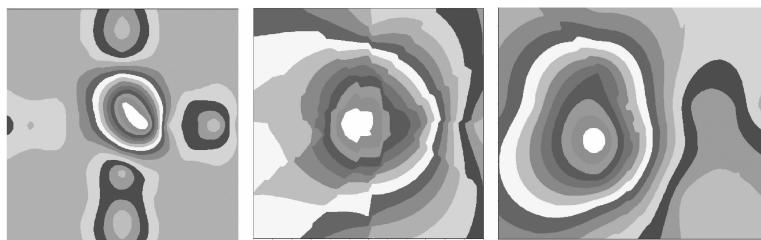


图 3 沙地樟子松(母树)母树落种粒数随与其距离的变化

Figure 3 Seed dispersal distance in individual plant sample plots



差值图为采用网格法调查种子密度后的克里格插值结果, 圆圈中心的空白表示母树的位置, 灰度值的大小表示种子的密度, 灰度值越大表示种子的密度越大。

图 4 沙地樟子松母树落种密度插值图

Figure 4 Kriging spatial interposition map for seed dispersal

3 结论与讨论

沙地樟子松土壤种子库中种子的垂直分布非常明显, 大多数分布深度为 0~5 cm 土层和土壤表面的枯枝落叶层中, 且分布在枯枝落叶层中的种子占所调查种子总数的 56.69% 以上, 种子平均密度可达 614 粒·m⁻²。从种子的水平分布来看, 在母树北偏东方向存在一个明显的环状峰值区域, 这个区域内沙地樟子松完整种子的密度明显高于其他部位。随着峰值向四周扩展, 沙地樟子松种子的密度也逐渐减少, 峰值区域的宽度约为距母树 3 m 左右; 而从落种调查结果来看, 种子多散布在母树周围, 在距母树树干 0~8 m 距离内落种数量最多, 且在东、南、西、北和主风方向, 种子密度均随距母树树干距离的增加而减少, 但东、北向种子密度明显高于西向和南向。

前人^[14]研究表明, 在风、动物、流水及由地形产生的环境异质性等因素中, 风与种子传播的关系最为密切。通过研究风力对种子扩散的关系表明, 种子大量扩散时风力条件的适宜有利于种子向远处传播, 风力条件适宜性很有可能是种子时空分布异质性以及种子向更远距离传播的控制机制^[15]。“逃逸定居”假说认为: 大多数种子会散落在母树的附近, 这些种子的存活和萌发会受到强烈的竞争性抑制作用的影响, 这种影响有可能来自于母树, 也有可能来自于其他种子或幼苗^[16]。本研究发现: 虽然不同方向上种子的传播距离存在差异, 但绝大多数种子都集中在母树周围, 这与“逃逸定居”推断一致。研究表明: 虽然只有很小比例的一部分种子传播到 2 倍树高以外的距离, 但由于种子总量很大, 因此这种较长距离传播的种子决定着沙地樟子松分布的最终范围。近年来, 由于环境压力和人为干扰的加剧, 莫和尔图地区的沙地樟子松种群分布呈现出斑块破碎化趋势, 这种破碎化导致沙地樟子松种源斑块间的距离增大, 而种子传播距离的延长可以增加种子存活以及在新生境成功定居的概率, 因此种子长距离传播成为影响沙地樟子松斑块化种群维持的重要因素^[17-18]。进行较长距离传播的沙地樟子松种子如果能在新生境定居成功, 将会对沙地樟子松林分的稳定, 林-草-沙过渡带天然生态系统的恢复起到十分积极的作用。

参考文献:

- [1] 赵兴梁, 李万英. 樟子松[M]. 北京: 农业出版社, 1963: 79~84.
- [2] ZHU Jiaojun, FAN Zhiping, ZENG Dehui, et al. Comparison of stand structure and growth between artificial and natural forests of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on sandy land [J]. *J For*, 2003, **14**(2): 103~111.
- [3] 康宏樟, 朱教君, 李智辉, 等. 沙地樟子松天然分布与引种栽培[J]. 生态学杂志, 2004, **23**(5): 134~139.
KANG Hongzhang, ZHU Jiaojun, LI Zhihui, et al. Natural distribution of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on sandy

- land and its cultivation as an exotic species [J]. *Chin J Ecol*, 2004, **23** (5): 134 – 139.
- [4] 赵成章, 张起鹏. 祁连山退化草地狼毒群落土壤种子库的空间格局[J]. 中国草地学报, 2010, **32** (1): 79 – 85.
ZHAO Chengzhang, ZHANG Qipeng. The spatial pattern of soil seed bank of *Stellera chamaejasme* community in degraded grassland of the Qilian Mountains [J]. *Chin J Grassland*, 2010, **32** (1): 79 – 85.
- [5] 董小刚, 赵成章, 张起鹏, 等. 石羊河上游干旱草原阴山扁蓿豆群落土壤种子库[J]. 水土保持通报, 2009, **29** (6): 41 – 45, 63.
DONG Xiaogang, ZHAO Chengzhang, ZHANG Qipeng, et al. Soil seed bank of *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* community on the arid grassland in the upstream area of Shiyang River [J]. *Bull Soil Water Conserv*, 2009, **29** (6): 41 – 45, 63.
- [6] 龙翠玲, 余世孝. 茂兰喀斯特森林林隙种子雨、种子库空间变异[J]. 云南植物研究, 2007, **29** (3): 327 – 332.
LONG Cuiling, YU Shixiao. Space variation of seed rain and seed bank in gaps of karst forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2007, **29** (3): 327 – 332.
- [7] OHKUBO T, KAJI M, HAYAMA T. Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim) forests in the Chichibu mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes [J]. *Ecol Res*, 1988 (3): 101 – 116.
- [8] 袁莉, 周自宗, 王震洪. 土壤种子库的研究现状与进展综述[J]. 生态科学, 2008, **27** (3): 186 – 192.
YUAN Li, ZHOU Zizong, WANG Zhenhong. Review on study progress of soil seed bank [J]. *Ecol Sci*, 2008, **27** (3): 186 – 192.
- [9] 孙洪志, 石丽艳. 沙地樟子松的空间分布格局[J]. 东北林业大学学报, 2005, **33** (1): 93 – 94.
SUN Hongzhi, SHI Liyan. Spatial distribution pattern of scotch pine in sandy area [J]. *J Northeast For Univ*, 2005, **33** (1): 93 – 94.
- [10] GRACIA M, MONTANE F, PIQUE J, et al. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees [J]. *For Ecol Manage*, 2007, **242** (2): 391 – 397.
- [11] 曾德慧, 尤文忠. 樟子松人工固沙林天然更新障碍因子分析[J]. 应用生态学报, 2002, **13** (3): 257 – 261.
ZENG Dehui, YOU Wenzhong. Analysis of natural regeneration barriers of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation on sandy land [J], *Chin J Appl Ecol*, 2002, **13** (3): 257 – 261.
- [12] 王妍, 卢琦, 吴波. 呼伦贝尔沙地樟子松更新苗分布特征研究[J]. 水土保持研究, 2010, **17** (5): 1 – 6.
WANG Yan, LU Qi, WU Bo. Seedling dispersal pattern research of the natural Mongol Scotch pine individual plant in Hulun Buir Sandland [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2010, **17** (5): 1 – 6.
- [13] 闫德仁, 杜敏, 王玉华, 等. 沙地樟子松天然林自然落种和土壤种子库的特征[J]. 东北林业大学学报, 2009, **37** (11): 11 – 12, 16.
YAN Deren, DU Min, WANG Yuhua, et al. Characteristics of natural seed dispersal and soil seed bank for natural *Pinus sylvestris* var. *mongolica* forests in sandy land [J]. *J Northeast For Univ*, 2009, **37** (11): 11 – 12, 16.
- [14] 周先叶. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替不同阶段土壤种子库的研究[J]. 植物生态学, 2008, **24** (2): 222 – 230.
ZHOU Xianye. Soil seed banks in a series of successional secondary forest communities in heishiding nature reserve in Guangdong Province [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2008, **24** (2): 222 – 230.
- [15] WHELAN C J, WILLSONM F, TUMA C A, et al. Spatial and temporal patterns of post-dispersal seed predation [J]. *Canadian J Bot*, 1991, **69**: 428 – 436.
- [16] 张玲, 方精云. 太白山土壤种子库储量与物种多样性的垂直格局[J]. 地理学报, 2004, **59** (6): 880 – 888.
ZHANG Ling, FANG Jingyun. Changes in soil seed banks and biodiversity along an altitude gradient in Taibai Mountain [J]. *Acta Geogr Sin*, 2004, **59** (6): 880 – 888.
- [17] 李彦娇, 包维楷, 吴福忠. 岷江干旱河谷灌丛土壤种子库及其自然更新潜力评估[J]. 生态学报, 2010, **30** (2): 399 – 407.
LI Yanjiao, BAO Weikai, WU Fuzhong. Soil seed bank and natural regeneration potential of shrubland in dry valleys of Minjiang River [J], *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (2): 399 – 407.
- [18] CANCINO J. Modeling the edge effect in even-aged Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don) stands [J]. *For Ecol Manage*, 2005, **210**: 159 – 172.