

植被原生演替研究进展

许中旗^{1,2,3}, 李文华¹, 鲍维楷⁴, 许晴²

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 河北农业大学, 保定 071000;
3. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 4. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 对植被原生演替的国内外研究进展进行了评述。植被原生演替过程受到生物因素和非生物因素的共同影响。生物因素包括种子的传播方式、对原生环境的适应能力及物种之间的关系等, 依靠风力传播、对裸地的极端环境具有较强适应能力的物种更容易成为原生裸地的早期定居者。某些微生物在植物的定居具有非常重要的作用。非生物因素则包括裸地表面的形状(凹、凸、平)、粗糙度、与岩石的距离等, 一些特殊的微环境能够为植物的定居创造更为优越的水分、养分条件, 促进植物的定居。植被原生演替是生物驱动因素与环境阻力相互作用的结果, 二者的消长决定原生演替进行的模式。大量的研究表明, 植被原生演替过程并不完全遵循地衣-苔藓-草本植物-木本植物的顺序, 不同环境条件下的植被原生演替过程表现出明显的复杂性, 这种复杂性与原生裸地环境条件的复杂性有关。该领域的研究将侧重于以下两个方面: 早期定居种的适生特征(包括解剖的和生理的)以及各种微生物对植物定居过程的影响; 各种非生物环境因素对植物定居的影响。

关键词: 植被; 原生演替; 生物因素; 非生物因素; 定居

文章编号: 1000-0933(2005)12-3383-07 中图分类号: Q 145⁺. 2, X171. 4 文献标识码: A

A review on primary succession of vegetation

XU Zhong-Qi^{1,2,3}, LI Wen-Hua¹, BAO Wei-Kai⁴, XU Qing² (1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Beijing, 100101, China; 2. Agriculture University of Hebei, Baoding 071000, China; 3. Graduate School, CAS, Beijing 100039, China; 4. Chengdu Institute of Biology, CAS, Chengdu, 610041, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(12): 3383~ 3389

Abstract The paper reviewed the advances of researches on primary succession of vegetation. It is influenced by both biotic factors and abiotic factors. The former include the ways of seeds dispersal, the adaptation characters to exposed lands, relationships between species and so on. The species that transmit seeds by wind and adapt the environment of the primary lands more quickly can become the first colonizer of exposed lands, and some microbes play an important role in the colonization of plants. The latter include surface contour (concave, convex and plateau), coarse, distance from a rocky habitate etc. Some micro sites are easy to colonize for plants because of its better conditions of water and nutrients. Primary succession is the result of interaction between BDF (biological driving forces) and ER (environmental resistances), and the way in that the primary succession proceeds depends on the growth and decline in BDF and ER. More researches showed that the process of primary succession-lichen stage-moss stage-herbaceous plants stage-woody plants stage-is not the only way for some primary succession happened in different primary lands, and some complex characters in succession process have been found, which are related to complexity of ecological factors of primary lands. In the future, the following topics should be studied in detail. These include adaptation characters of early stage species to exposed lands, the influences of microbes and abiotic factors on colonization of plants.

Key words: vegetation; primary succession; biotic factors; abiotic factors; colonization

植被演替现象很早就为人们所注意到了。法国植物学家Buffon 在 1747 年就曾在他的著作中记载了森林植被演替的现象。

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(30230090)

收稿日期: 2004-09-08; 修订日期: 2005-01-15

作者简介: 许中旗(1971~), 男, 河北人, 博士, 主要从事森林生态学、生态系统服务功能评价研究。E-mail: xuzq@igsnr.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Key Foundation of China (No. 30230090)

Received date: 2004-09-08; Accepted date: 2005-01-15

Biography: XU Zhong-Qi, Ph. D. candidate, mainly engaged in forest ecology, valuation of ecosystem service. E-mail: xuzq@igsnr.ac.cn

1863年,美国的Thoreau对美国东北林区森林砍伐后的植被的变化情况进行了研究,之后,他提出了“森林演替”的概念。但直到19世纪末,这一早期的概念才被美国的植物学家Cowles和Clements发展成为一个正式的生态学概念——植被演替^[1],从此,有关植被演替的研究成为生态学研究中最活跃的部分之一。

根据发生环境的差异,植被演替可分为原生演替和次生演替。与次生演替相比,原生演替的速度要缓慢得多。同时,原生裸地一般都是在特殊的气候或地质条件下形成,容易获得的原生演替的事例相对较少,所以,对植被原生演替的研究也很少^[2]。但是,有些生态学家还是对原生演替的研究给了特别的关注,如Gerhard Wiegand等认为,由于原生裸地更少受到人为因素和历史因素的干扰,所以在原生演替的研究中更容易了解自然状况下植被发生发展的规律,并且由于原生演替早期阶段的生物关系较为简单,在研究特定生物之间的关系时更容易排除其他生物的影响^[3]。

近年来,人类活动(如采矿、修路等)的加剧导致了大量人工原生裸地的产生,这些人工裸地一方面破坏了原有的自然景观,另一方面也产生了许多环境问题,所以对人工原生裸地进行植被恢复的问题日益受到人们的关注。植被原生演替理论是原生裸地植被恢复的理论基础,所以,近年来对植被原生演替过程和规律的研究有逐渐增加的趋势^[4,5]。本文就目前植被原生演替的研究进展进行了综合评述。

1 植被原生演替的类型

目前,有关原生演替的研究主要集中于以下几种类型的原生裸地上:冰川消退后所形成的原生裸地,火山爆发形成的原生裸地,因风或水流的作用形成的沙丘,因采矿或其他的工业活动形成的原生裸地。极地或高山冰川消退所形成的冰川裸地是研究植被原生演替的理想场所,对于这类裸地的研究在原生演替的研究中占有重要位置^[2,6,7]。由于不同地段冰川裸地裸露的时间呈有规律的变化,所以,生态学家在一个地点就可以观察到一个完整的植被演替系列。最著名的研究是Crocker和Major在Alaska所做的工作,他们发现在冰川裸地上植被发展非常迅速,在Glacier Bay冰川消退不到100a的时间里,形成了与周围植被非常相似的混交针叶林,同时,土壤条件也发生了明显的变化,土壤容重由 1.5 g/cm^3 降低到 0.7 g/cm^3 ,土壤氮含量也由 100 kg/hm^2 提高到 1200 kg/hm^2 ^[8]。火山爆发时喷出的岩浆和火山灰将火山周围地区的一切埋于地下,从而形成原生裸地。对于这类裸地上开始的原生演替的研究也较常见^[9-12]。Whittaker对在1883年发生过火山爆发的Karakatoa岛上的植被进行研究时发现,经过100a的演替,原来被火山灰覆盖的地区已有大面积的森林形成^[9]。滨海地区由海浪冲击所形成的沙丘也是一种原生裸地^[13],在沙丘与丘间湿地上发育起来的植被是一些稀有和濒危植物的栖息地^[14],所以,沙丘植被的特征及其动态变化规律也受到了人们的关注^[15,16]。在进行露天采矿的地区,地表往往会遭到彻底的破坏而形成大面积的原生裸地。人们环境保护意识的增强使得对这类地区进行生态恢复的呼声日益高涨,生态学家希望通过对原生演替过程的研究,了解制约植被发生的因素,然后通过对这些因素的调控来促进演替过程的发展以使植被尽快得到恢复。正如Anthony Bradshaw^[8]所指出的那样:“最有效和最经济的方法应该是对一些关键因素进行有限的调控,其他的事情由自然过程来完成”。对这类裸地植被恢复的研究正在逐渐增加^[3,17]。

2 植被原生演替过程的影响因素

2.1 生物因素

生物的生物学和生态学特征对于生物的入侵和定居有明显影响^[12-20]。Poschold等人^[21]指出,物种的传播能力是影响原生演替过程的“瓶颈”,具有长途迁移能力的种子更容易在裸地的占领中占据优势,它们一般都具有适合长途迁移的特化特征,或者借助于鸟类或其他动物的取食转移到较远的地方。在原生演替的开始阶段,借助风力传播的物种可能更为普遍,借助动物传播的物种只占少数^[22],这可能与裸地阶段动物较少光顾有关。但是,也有生态学家指出,在原生裸地的侵入方面,植物迁移能力的作用并不象以前人们想象的那样大。他们认为,只有极少数的种子具有长距离的传播能力,比如Salix和Populus,绝大部分的种子的散播范围一般不会超过20m,而有些种子虽然传播距离很短,但却在自然演替中占有重要地位^[8]。

侵入裸地只是第1步,定居成功与否还要看植物能否适应原生裸地极端的环境条件。能够成功定居的物种一般都有适应陆地恶劣环境条件的生物学或生态学特征,他们对于干旱的水分条件和贫瘠的养分条件都有较强的适应能力,如地衣和某些藻类等。

种间关系对植物的定居至关重要。在环境条件恶劣的原生裸地上,生物之间的互助关系比竞争关系对演替进程的影响更大^[23-25]。Sohlberg和Bliss^[26]通过研究证明,维管植物的定居常常需要借助于苔藓类植物的帮助,苔藓的存在可以改善土壤的水分和养分状况,提高土壤的有机质含量,降低pH值,这些变化对维管植物的生长至关重要。一些高等植物在演替的早期能够定居成功得益于它们和一些具有特殊功能的微生物存在共生关系^[27,28],如固氮细菌、菌根真菌。高等植物与微生物之间的互利关系在植物定居中的作用是目前该领域研究的热点之一^[13,29,30]。

2.2 非生物因素

在原生演替的早期阶段,生物的种类较少,并且它们的生产力及其对环境因素的影响也都比较微弱,这时非生物因素对植

被演替过程的影响更大^[35]。所以,非生物因素在植被原生演替过程的重要性一直受到生态学家的重视^[20,31~33]。

原生裸地没有土壤、有机质及N、P等营养元素的积累,温度、水分条件变化剧烈,这些特征都不利于生物的进入和定居。但是,大部分原生裸地的环境条件都有很高的异质性,其中某些地段的环境条件与其他地段相比可能更为优越,有利于生物的定居。Harper将这种有利于生物进入和定居的地段称为“安全岛(safe sites)”^[34]。Ari Jumpponen^[35]通过研究也发现,在原生演替的早期阶段,最先定居植物的分布与裸地的微地形特征有非常明显的相关关系,植物只有在“安全岛”才能定居成功。他认为安全岛应具备以下3个条件:有利于种子的着落;有利于种子的萌发;有利于植物的存活。他在Lym an Glacier冰川研究微地形特征对植物定居的影响时发现,凹面地形比凸面和平面地形更有利于植物的着落和萌发,使得这里的植物呈明显的聚集分布。他指出,凹面地形为植物的种子或其他的繁殖体提供了一个“避风区(wind shadow)”,这里的风速更低,水流速度也较慢,甚至会在这里积聚,为种子的集聚和萌发创造了条件。Reichman^[36]和Malack^[37]等人的研究也曾表明过类似的观点。同时,Ari Jumpponen还发现,距离突出岩石的远近(Distance from a rock)及表面的粗糙度(以直径为0.2~10mm的沙砾覆盖的地表所占的百分数来表示)对植物的定居也有明显的影响,植物在靠近岩石的地方出现的几率更高^[35]。Jonathan H. Titus^[38]和Livingston^[39]在他们的研究中也发现了类似的现象。但是,他们给出的解释却各不相同。Livingston认为植物在岩石附近出现几率较高是因为喜欢在岩石上休息的一些鸟类(如Robin)的排泄物种中含有大量的种子以及岩石的“集水区效应(micro watershed effect)”所致;Fowler则认为这是由于岩石的存在减少了水分的蒸发量所致。Ari Jumpponen则认为突出的岩石为水汽的凝结创造了条件,对提高岩石周围的水分条件有利;靠近岩石的积雪的融化要早于其他的地段,这使得这里植物的生长期得到了延长;同时,突出的岩石有利于植物繁殖体的积聚。在解释粗糙度对植物定居的影响时,Ari Jumpponen指出,沙砾之间形成的空隙更有利于种子的聚集,并且沙砾对种子的覆盖有利于种子周围水分条件的维持,也有利于种子生命力的保持;另外,沙砾的覆盖还可减少动物对植物种子的取食。Masahiro Haruki等^[10]在对Moutusu火山森林恢复过程进行研究时发现,砾石覆盖地段的林木的密度要明显高于细沙覆盖的地段。他认为,裸地的微地形特征对植物定居的影响最大,其次才是裸地的营养状况。以上这些研究都说明了原生裸地小生境特征在演替过程早期对植物定居的重要性。

除裸地的微地形特征外,裸地基质的特征对植物的定居也有很大的影响,如在火山灰上植物的定居要比在凝固的岩浆上的定居更加容易,同时植被演替的速度也更快^[40]。在易风化岩石上,土壤形成的速率更快,植物更容易从中获取所需的养分,植物的定居也更容易^[1]。但是目前对于岩石风化特性对植被演替影响的研究还不多见。基质的理化特征对植物的定居也有较大的影响,Pietsch等^[41]认为,基质的理化性质在演替的早期阶段对侵入的物种有某种“过滤作用(sorting effect)”。Laura Gough等^[42]对Aaskan极地苔原的物种丰富度进行研究时也发现,土壤的pH值与物种丰富度(species richness)和物种密度(species density)有显著的正相关关系。

3 原生演替过程中的植被类型的变化

植被演替的过程是一种植被为另一种植被取代的过程。一般来讲,旱生原生演替要经过地衣、苔藓、草本植物和木本植物4个阶段^[1]。近年来,一些生态学家提出了不同的看法。Hodkinson^[7]在经过长期地对极地冰川地区植被原生演替过程的研究及总结他人研究成果的基础上提出,在由自养生物(autotrophs)组成的群落出现之前曾存在一个长期为人们所忽视的异养生物阶段,这一阶段对后来的绿色植物的定居和群落的发展有非常重要的意义。他认为,尽管绿色植物可以通过光合作用来合成它本身所需的营养和能量,但是植物的生长需要一定量的基本营养物质,如氮和磷的“预储备(prerequisite for growth)”,而这些营养物质往往来源于一些异养生物(主要是借助风而扩散的一些无脊椎动物)的残留物或它们的遗体,这些营养物质的沉积可能是高纬度地区一些贫养的生态系统的最主要的养分来源,而且这种沉积物的大量养分元素,如氮、磷、微量元素,如铜、锌的含量都是植物体的几倍。他给出的另外一个有力的证据是,在他自己调查以及搜集的材料中,在原生裸地上出现的无脊椎动物全部为肉食者,没有发现草食者,这说明在绿色植物出现之前确实存在过一个由异养生物组成的一个生物群落。同时,他将人们对于这一过程的忽略归咎于演替理论主要是由植物生态学家提出来的缘故。虽然,Hodkinson举出了许多支持他观点的实例和证据,但是,他所描述的是一种特殊的情况,还是一种普遍的规律,还需要更深入的观察和更多的研究来加以验证。

另外的一些研究也表明,原生演替过程中植被的变化过程并不完全遵循地衣、苔藓、草本植物、木本植物的过程。例如,在不列颠哥伦比亚海岸带,在含氮量很低的立地上,草本植物往往难以正常生长或发育异常,而具有固氮根瘤的红桉木能迅速占领该地段,形成茂密的红桉木群落;在肥沃的地段,红桉木的侵入要经过一段由草本和灌丛占有时的阶段之后才发生^[1]。由此可以看出,原生演替的演替系列与原生裸地的环境特征以及植物的生物学和生态学特性有关。

原生演替过程中植被变化的复杂性在Gerhard Wiegler等人^[3]的工作中也有详尽的描述。Gerhard Wiegler等在对Lusatian采矿迹地的植被原生演替过程进行研究时发现,并不存在一个确定的原生演替系列,采矿迹地的不同地段分别以4种不同的植被类型开始它们的演替过程,而且,一些原来被认为是处于不同阶段的群落类型有时能在年龄相同的地段上同时被发现。Pietsch^[4]和Thomasius等人^[43]分别对Lusatian采矿迹地的植被原生演替过程进行过研究,他们的结果却大相径庭。在同

一地点却得出了不同的结论, 毋庸置疑可能与调查、分析方法以及尺度的不同有关, 但也确实说明了植被原生演替过程的复杂性, 这种复杂性可能与原生裸地的高度的异质性以及演替的早期植物的定居受非生物因素影响较大有关。

关于演替过程的争论, 自从 Clements 在 1907 提出演替理论之后就没有停息过。Clements 认为演替是一个有严格顺序的、有固定方向的、确定的过程, 在经过一系列的植物群落的替代过程之后, 最后到达顶级群落阶段。他的观点受到了许多生态学家的批评。后来, 以 Gleason^[44]等人的思想为基础, 产生出一种更为人们所接受的新的群落演替理论, 该理论认为, “演替”是一种为植物繁殖体的侵入和物种之间竞争所驱动的“可能”过程, 该过程没有一个确定的终点或顶级^[45]。该理论主张用“群落组合 (community assembly)”来代替老的群落演替的概念, 因为它的“确定性”的含义更弱一些, 现在“群落组合”的概念已经得到了许多生态学家的认可^[7]。

4 植被原生演替过程中的微生物的变化及其作用

早期的植被演替研究对植物的关注更多一些, 而对其他的生物类群, 如微生物、动物的研究则较少。近年来, 随着研究手段和技术的发展, 对其他类群在植被演替过程中的变化和作用的研究开始受到人们的重视, 特别是微生物种类和数量的变化以及它们在原生演替过程中的作用受到人们越来越多的关注^[13, 27, 29, 30, 46~49]。

原生裸地没有土壤的积累, 所以养分状况较差, 一些矿质养分数量的不足往往会成为影响植物定居、生长的限制因子^[50], 其中以氮元素的影响最为突出。在演替的早期阶段, 原生裸地不能给定居者提供足够氮元素, 植物所需的氮主要来自大气, 氮素从大气向裸地转移主要是通过微生物的固氮作用来完成的, 主要是具有固氮功能的细菌和真菌, 它们或是独立存在于土壤中, 或是与寄主植物形成共生关系。大量研究表明, 原生裸地的早期定居者或者本身就是具有固氮功能的微生物, 如 cyanobacterial^[51~54], 或者是能够借助于真菌或细菌来获取它们所需氮元素的维管植物^[27, 28, 64, 55, 56]。具有固氮功能的早期定居者可以使土壤中的氮元素的含量逐渐增加, 为后来者的进入和定居创造条件^[25]。并且, 固氮植物还能促进周围非固植物对氮元素的吸收^[57]。

但是, 在有些地区, 当演替进行到一定阶段以后, 土壤氮的含量有下降的趋势^[29, 58], 氮元素供应不足的情况会越来越突出。这可能与具有固氮作用的植物数量随着演替的进行逐渐减少有关, 也有人将其归因于淋溶、水蚀的增加^[59]。E. B. Rastetter 等人^[58]通过研究发现, 微生物和高等植物的共生固氮作用只局限于原生演替的早期阶段。他从资源分配的角度给出了解释, 他认为, 生物对固氮过程 (N-fixation) 和吸氮过程 (N-uptake) 的选择与两种过程对碳的消耗有关, 在演替的早期, 固氮过程要比吸收氮的过程消耗的碳要少, 所以这一时期生物通过固氮作用来从外界获取它所需要的氮元素。虽然生态学家给出的原因各不相同, 但是, 演替的后期土壤氮元素含量有逐渐降低的趋势这一结论正在得到越来越多的研究的支持。也有研究表明, 土壤氮元素含量只是会有轻微的下降或能够基本保持在某一浓度水平上^[60]。

微生物的固氮作用在氮元素的生物地球化学循环中的意义早已为人们所了解, 但是, 其对原生演替过程的影响却是近年来才为人们所认识和重视。对于微生物作用的研究, 使人们对于原生演替过程中养分的积累过程以及植被替代机制有了崭新的认识。

在原生演替过程中, 微生物群落的种类组成及其特征也是在不断变化的。在演替的早期阶段, 细菌在微生物群落中占有优势, 随着演替的进行, 细菌的优势地位逐渐让位于真菌^[47, 61]。首先出现的是一些非专寄主类 (non-host-specific) 真菌, 它们主要浸染植物的幼苗和新生根周围的区域, 之后, 专寄主类 (host-specific) 真菌才开始侵入进来, 它们主要出现在根系的老的区域^[62]。真菌不同种类的这种替代方式被成为“早期”和“后期”模式 (“early-” and “late-stage”) ^[23, 63, 64]。不同种类真菌的出现顺序与土壤环境条件及 C 源的数量和质量的变化密切相关^[62, 63]。

在原生演替过程中, 微生物群落的代谢特征也有明显的变化。随着演替的进行, 对 C 的利用效率逐渐提高, 在演替的早期阶段, 微生物将大部分的 C 用于呼吸消耗, 只将少量的 C 用于生物量的积累; 而在演替的后期, 情况则相反, 微生物群落将更多的 C 用于生物量的积累^[64], Rauni Ohtonen^[47]将演替后期微生物群落 C 的这种代谢状态称之为“能量节约状态 (energy-saving state)”。微生物群落 C 代谢的这种变化趋势与其自身的种类组成的变化是相一致的, 与细菌相比, 真菌对 C 和能量的利用效率更高。

5 植被原生演替的模式

为了描述演替过程中植被类型的变化过程, 许多生态学家提出了各种不同的植被演替模式^[65~67], 其中以 Connell 和 Slatyer^[67]提出的 3 途模式影响最大, 他们把演替过程中植被替代的途径分为 3 种, 即促进途径、忍耐途径和抑制途径。这些模型都比较注重早期物种和晚期物种之间的关系, 即对生物因素在演替过程中的作用关注较多, 而对环境因素的影响关注较少, 即使提到环境因素的作用, 也只是强调偶然事件的影响, 如火烧、采伐、病虫害等。对于原生演替来说, 原生裸地的环境条件极为恶劣, 在这种条件下, 环境因素对演替过程的影响可能更为重要。在对极地冰川裸地原生演替过程进行研究后, Svoboda 和 Henry^[20]提出了极地地区的演替模型, 他们把演替过程看作是生物驱动因素 BDF (biological driving forces) 和环境阻力 ER

(environmental resistances) 相互作用的结果, 植被的演替包括 3 种模式: 当 $BDF > ER$ 时, 为伴随物种替代过程的定向演替 (directional succession), 与其他地区, 如温带地区的演替过程类似; 当 $BDF = ER$, 为没有物种取代的定向演替, 某些物种定居成功并保持着他们的种群数量, 但是种群数量会随着环境条件的变化出现波动, 它们的盖度可能会随时间的变化逐渐增加, 但植被的物种组成不会发生明显的改变; 当 $BDF < ER$ 时, 为没有物种取代的非定向演替, 环境条件优越时, 植物能成功定居, 环境条件恶化时, 种群数量大幅下降, 甚至完全灭绝。另外的一些生态学家也提出了与此类似的一些模型^[23, 59]。Matthews^[59]扩展了 Svoboda 和 Henry 的模型, 提出了“环境驱动力 (environmental driving forces)”的概念, 其含义是环境因素并不总是阻碍演替的发展, 有时会促进演替的进行。尽管 Matthews 以及 Svoboda 和 Henry 的模型是针对极地地区的情况提出来的, 但是各种原生裸地在环境条件恶劣, 其对演替过程的影响巨大这一点上是相同的, 所以这一模型对于其他地区的原生演替的研究仍具有一定的适用性。

6 小结

综观已有的原生演替研究, 虽然仍是以自然条件产生的原生裸地为主, 但人工裸地植被演替的研究正在日益增加。随着人类经济活动和社会活动的加剧, 各种人工裸地的面积将会大幅度增加, 由此导致的一系列生态环境问题将使得这些裸地的植被恢复问题更加引人关注, 这无疑将促进不同类型人工裸地植被原生演替过程与机制的研究。

原生演替过程中最关键的阶段是早期生物的定居阶段, 该阶段影响植物定居的生物因素和非生物因素仍将是植被原生演替的研究的重点。这些生物因素包括生物的生物学特性和生态学特征, 生物学特性包括植物的解剖特征、种子的传播方式、种粒的大小、植物能量物质代谢方式和途径等, 生态学特征包括生物对水分和养分的需求特征、定居植物和其他生物的种间关系等。其中, 早期定居植物对原生裸地恶劣的养分和水分条件的适生特征以及低等生物, 如细菌、真菌类对植物定居的影响仍将是最新活跃的研究领域, 非生物因素的研究仍将侧重于微地形特征对植物定居的影响机制的研究。这些研究将为针对各种裸地的人工植被恢复技术提供理论指导。

References

- [1] Kimmins J P. *Forest Ecology*. New York: Macmillan, 1987.
- [2] Glenda A Jones, Dreg H R Henry. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *Journal of Biogeography*, 2003, **30**: 277~ 296
- [3] Gerhard Wiegand, Birgit Felinks. Primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia—chance or necessity. *Ecological Engineering*, 2001, **17**: 199~ 217.
- [4] Pietsch W. Naturschutzgebiete zum Studium der Sukzession der Vegetation in der Bergbaufolgelandschaft. In: Pflug, W. Ed. *Braunkohlentagebau und Pekultivierung. Landschaftsökologie-Folgenutzung-Naturschutz*. Berlin: Springer, 1998. 677~ 686
- [5] Durka M H, Altmann M, Henle K. Naturschutz in Bergbaufolgelandschaften des Sudraumes Leipzig unter besonderer Berücksichtigung der spontanen Sukzession. *UFZ-Bericht*, 1997. **22/97**, 175
- [6] Crocher R L, Major J. Soil development in relation to vegetation and surfaces age at Glacier Bay, Alaska. *J. Ecol.*, 1955, **43**: 427~ 448
- [7] Ian D Hodkinson, Nigel P Webb, et al. Primary community assembly on land—the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? *Journal of Ecology*, 2002, **90**: 569~ 577.
- [8] Ari Jumpponen, James M Trappe, Efrén Cazares. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. *Mycorrhiza*, 2002, **12**: 43~ 49.
- [9] Whittaker R J, Bush M B, Richards K. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatoa Islands, Indonesia. *Ecological Monographs*, 1989. **59**: 59~ 123
- [10] Matthews J A. *The ecology of recently deglaciated terrain: a geoecological approach to glacier forelands and primary succession*. Cambridge: University Press, 1992
- [11] Tsuyuzaki S. Origin of plants recovering on the volcano Utsunomiya, Northern Japan, Since the eruptions of 1977 and 1978. *Vegetatio* 1987, **73**: 53~ 58
- [12] Del Moral R, Bliss L C. Mechanisms of primary succession: insights resulting from the eruption of Mount St. Helens. *Advances in Ecological Research*, 1993, **24**: 1~ 66
- [13] Song Y T. *Vegetation Ecology*. Shanghai: East China Normal University, 2001.
- [14] Grootjans A P, Ernst W H O, Stuyfzand P J. European dune slack: strong interactions of biology, pedogenesis and hydrology. *Tree*, 1998, **13**(3): 96~ 100
- [15] Boorman L A, Londo G, VanderMarrel E. In: VanderMarrel, E., ed. *Communities of dune slacks in dry Coastal Ecosystems, Part C*. Elsevier, 1997. 275~ 293
- [16] De Raeve F, Van der Meulen F, Jungerius P D, et al. eds. *Sand dune vegetation and management dynamics, in Coastal Dune*

- Management* SPB Academic Publishing, 1989. 99~ 109.
- [17] Manfred Wanner, Wolfram Dunger. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany. *European Journal of Soil Biology*, 2003, **38**: 137~ 143.
- [18] Noble IR, Slatyer R O. The use of vital attributes to predict successional change in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 1980, **43**: 5~ 21.
- [19] Walker L R, Chapin F S III. Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, 1986, **67**: 1508~ 1523.
- [20] Svoboda, Henry G H R. Succession in marginal arctic environments. *Arctic and Alpine Research*, 1987, **19**: 373~ 384.
- [21] Poschlöd P, Bakker J Bonn S, et al. Dispersal of plants in fragmented landscapes—changes of dispersal processes in the actual and historical man-made landscape. In: settele, J., Margules, C., Poschlöd, P., Henle, K. Eds. *Species Survival in Fragmented Landscapes*. Kluwer, Dordrecht, 1996. 123~ 127.
- [22] Wulf M, Schminke B, Weber E. Entwicklung der Bodenvegetation in Kiefernforsten. In: Hüttl, R., Weber, E., Klem, D. Eds. *Ökologisches Entwicklungspotential von Bergbaufolgelandschaften*. Berlin: De Gruyter, 1999. 89~ 100.
- [23] Bliss L C & Peterson K M. Plant succession, competition and the physiological constraints of species in the Arctic. *Arctic ecosystems in a changing climate, an ecological perspective*. In: F. S. Chapin III, R. I. Jefferies, J. F. Reynolds, G. R. Shaver and J. Svoboda eds. San Diego, CA: Academic Press, 1992. 111~ 136.
- [24] Walker L R & Chapin F S III. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos*, 1987, **50**: 131~ 155.
- [25] Chapin F S III, Walker L R, Fastie C L, et al. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, 1994, **64**: 149~ 175.
- [26] Sohlberg E, Bliss L C. Microscale patterns of vascular plant distribution in two high-arctic communities. *Canadian Journal of Botany*, 1984, **62**: 2033~ 2042.
- [27] Ari Jumppone, James M Trappe, Efrén Cazares. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. *Mycorrhiza*, 2002, **12**: 43~ 49.
- [28] Titus J, Moral R D. The role of mycorrhizal fungi and microsites in primary succession on Mount St. Helens. *American Journal of Botany*, 1998, **85**: 370~ 375.
- [29] Sami Aikiö, Henry, Henry Väre, Rauni Strommer. Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, **32**: 623~ 632.
- [30] Päivi Merilä, Rauni Strommer, Hannu Fritze. Soil microbial activity and community structure along a primary succession transect on the land-uplift coast in western Finland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, **34**: 1647~ 1654.
- [31] Matthews J A, Whittaker R J. Vegetation succession on the Storbreen glacier foreland. *Arctic and Alpine Research*, 1987, **19**: 385~ 395.
- [32] Whittaker R J. The vegetation of the Storbreen gletchenvor field, Jotunheimen, Norway. IV. Short-term vegetation change. *Journal of Biogeography*, 1991, **18**: 41~ 52.
- [33] Frenot Y, Gloaguen J C, Cannavacciuolo, et al. Primary succession on glacier forelands in the subantarctic Kerguelen Islands. *Journal of Vegetation Science*, 1998, **9**: 75~ 84.
- [34] Harper J L, Clatworthy J N, McNaughton I H. et al. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution*, 1961, **15**: 451~ 457.
- [35] Ari Jumppone, Henry Väre, Kim G Mattson, et al. Characterization of "safe sites" for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. *Journal of Ecology*. 1998, **87**(1): 98.
- [36] Reichman O J. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran desert shrub. *Journal of Biogeography*, 1984, **11**: 1~ 11.
- [37] Matlack G R. Secondary dispersal of seed across snow in betula lenta, a gap-colonizing tree species. *Journal of Ecology*, 1989, **77**: 853~ 869.
- [38] Jonathan H Titus, Shiro Tsuyuzaki. Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 2003, **18**: 91~ 98.
- [39] Livingston R B. Influence of birds, stones, and soil on the establishment of juniper, Juniperus communis, and red cedar, J. virginiana, in New England pastures. *Ecology*, 1972, **53**: 1141~ 1147.
- [40] Li J W. *Forestry Ecology*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1994.
- [41] Pietsch W, Schötz A. Vegetationsentwicklung auf Kiefernoböden der Offenlandschaft—Rolle für die Biodiversität. In: Hüttl, R., Weber, E., Klem, D. Eds. *Ökologisches Entwicklungspotential von Bergbaufolgelandschaften*. Berlin: De Gruyter, 1999. 101~ 118.
- [42] Laura Gough, Darius Sgaver, Jenny Carroll, et al. Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: the importance of soil pH. *Journal of Ecology*, 2000, **88**: 54.
- [43] Thomasius H, Häfker U. forstwirtschaftliche Rekultivierung. In: pflug, W. Ed. *Braunkohlentagebau und Rekultivierung. Landschaftsökologie Folgenutzung Naturschutz*. Berlin: Springer, 1998. 839~ 872.

- [44] Gleason H A. The individualistic concept of the plant association. *Amer. Midl Nat*, 1939, **21**: 92~ 110
- [45] Colinvaux P. *Ecology*. London: Wiley International, 1993
- [46] Loni J Rossow, John P Bryant, Knut Kielland. Effects of above-ground browsing by mammals on mycorrhizal infection in an early successional taiga ecosystem. *Oecologia*, 1997, **110**: 94~ 98
- [47] Rauni Ohtonen, Hannu Fritze, Taina Pennanen, *et al*. Ecosystem properties and microbial community changes in primary succession on a glacier forefront. *Oecologia*, 1999, **119**: 239~ 246
- [48] Schipper L A, Degens B P, Sparling G P, *et al*. Changes in microbial heterotrophic diversity along five plant successional sequences. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, **33**: 2093~ 2103
- [49] Daniel J Zarin, Arthur H Johnson. Base saturation, nutrient cation, and organic matter increases during early pedogenesis on landslide scars in the Luquillo Experimental forest, Puerto Rico. *Geoderma*, 1995, **65**(3~ 4): 317~ 330
- [50] Erik A Hobbie, Stephen A Macko, Heman H Shugart. Patterns in dynamics and isotopes during primary succession in Glacier Bay, Alaska. *Chemical Geology*, 1998, **152**: 3~ 11
- [51] Liengen T & Olen R A. Seasonal and site-specific variations in nitrogen fixation in a high arctic area, Ny Ålesund, Spitsbergen. *Canadian Journal of Microbiology*, 1997, **43**: 759~ 769
- [52] Bliss L C, Gold W G. Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptogamic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, N.W.T. Canada. *Canadian Journal of Botany*, 1999, **77**: 623~ 636
- [53] Liengen T. Environmental factors influencing the nitrogen fixation activity of free-living terrestrial cyanobacteria from a high arctic area, Spitsbergen. *Canadian Journal of Microbiology*, 1999, **45**: 573~ 581
- [54] Dickson L G. Constraints to nitrogen fixation by cryptogamic crusts in a polar desert ecosystem, Devon Island, N.W.T., Canada. *Arctic and Alpine Research*, 2000, **32**: 40~ 45
- [55] Miller O K, Laurensen G A. Ecto- and endomycorrhizae of Arctic plants at Barrow, Alaska. *Vegetation and Production Ecology of an Arctian Tundra*. In: L. L. Tieszen ed. New York: Springer Verlag, 1978. 343~ 358
- [56] Kohn L M, Stasovski E. The mycorrhizal status of plants at Alexandra fjord, Ellesmere Island, Canada, a high Arctic site. *Mycologia*, 1990, **82**: 23~ 35
- [57] Steven J Kohls, Chris van Kessel, Dwight D Baker, *et al*. Assessment of N₂ fixation and N cycling by Dryas along a chronosequence within the forelands of the Athabasca glacier, Canada. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, **26**(5): 623~ 632
- [58] Rastetter E B, Vitousek P M, Field C, *et al*. Resource Optimization and Symbiotic Nitrogen Fixation. *Ecosystems*, 2001, **4**: 369~ 388
- [59] Matthews J A. *The ecology of recently deglaciated terrain: a geoecological approach to glacier forelands and primary succession*. Cambridge: University Press, 1992
- [60] Jumpponen A, Mattson K, Trappe J M, *et al*. Effects of established willows on primary succession on Lyman Glacier forefront, north Cascade Range, Washington, USA: evidence for simultaneous canopy inhibition and soil facilitation. *Arctic Alp Res*, 1998, **30**: 31~ 39
- [61] Bardgett R D, Kandeler E, Tschirko D, *et al*. Belowground microbial community development in a high temperature world. *Oikos*, 1999, **85**: 193~ 203
- [62] Deacon J W, Fleming L V. Interaction of ectomycorrhizal fungi. In: Allen M F eds. *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. New York: Chapman and Hall, 1992. 249~ 300
- [63] Helm D J, Allen E B, Trappe J M. Mycorrhizal chronosequence near Exit Glacier, Alaska. *Can J Bot*, 1996, **74**: 1496~ 1506
- [64] Jasen A E. The mycorrhizal status of Douglas fir in the Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agric Ecosyst Environ*, 1991, **35**: 191~ 208
- [65] Read D J, Haselwandter K. Observation on the mycorrhizal arrays of some alpine communities. *New Phytologist*, 1981, **88**: 341~ 352
- [66] Egler F E. Vegetation science concept I. Initial floristic composition—a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 1954, **4**: 412~ 418
- [67] Connell J H, Slatyer R O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat*, 1979, **111**: 1119~ 1144

参考文献:

- [13] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [40] 李景文. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社, 1994.