

生态交错带的定量判定

石培礼, 李文华

(中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘要:生态过渡性是梯度环境的特征之一, 过渡带的显著性是地理学和地植物学中长期争论的重要问题, 生态交错带位置和宽度的判定是定量研究交错带生态学过程的基础。样带法是采集非连续梯度数据和研究交错带的结构、功能和格局梯度变化的有效方法。生态交错带变化最为显著的特征是植被的变化, 包括植物种类组成和植被结构的变化, 植被生态学群落分析中的相异系数、 β 多样性、梯度分析和分类排序技术等已被证明是成熟可靠的方法。介绍两种交错带定量判定的有效方法。滑动分割窗技术是通过滑动求取样带上样点间相异系数, 通过相异系数变化曲线判定交错带的位置和宽度。分割窗技术提供了敏感地定位非连续梯度的客观且有效的方法, 它不仅可用于环境梯度上的等距离样点取样, 而且可用于非等距离梯度样带多元变量的分析。植被的特征是对生态环境连续体的综合反应, 植被在环境梯度上的排序参数提供了一种较好的交错带定量指标, 样带植被数据特征参数的变异轮廓图能够反应植被沿样带的物种组成、结构和空间变化格局, 可以反应植被沿环境梯度的 β 多样性和植物群落的梯度分化, 植被变异侧面轮廓图的间断或不连续(突变)区间就是群落边界的位置。

关键词:生态交错带, 数量判定

Quantitative Methodologies for Ecotone Determination

SHI Pei-Li, LI Wen-Hua (Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China). *Acta Ecologica Sinica*. 2002, 22(4): 586~592.

Abstract: Ecotone is one of the important features of environmental gradient. Where there is an apparent ecotone along a gradient is a controversy existed in geography and geobotany. However, quantitative determination of its location and width is the basis for studying the ecological process of the ecotone. Transect is an effective methodology to collect non-continual gradient data and to study the structure, function and pattern variation of the ecotones. The most important characteristic of the ecotone is the variation of vegetation, including species composition and community structure. Community methodologies, such as dissimilarity coefficient, β diversity, gradient analysis and vegetation classification and ordination, in vegetation ecology have been demonstrated reliable in ecotone determination. This paper introduces two new methods to quantitatively determine ecotone. Moving split-window technique is a method to calculate dissimilarity coefficients between split windows by moving sampling unit from one end to the other. And then judge the location and widths of ecotone from the curve of dissimilarity coefficients along transect. Moving split-window technique is an objective and effective method to locate non-continual gradients along transect. It is not only suitable for sampling in equidistant plot, but also for multi-variable analysis in non-equidistant plots along the transect. The characteristics of vegetation are comprehensive response of environmental continuum. Of course, the ordination parameters along environmental gradient are appropriate indicators for determining ecotone. Therefore, vegetation differential profile of ordination parameters can reflect the spatial patterns of species composition and vegetation structure along transect. It can be good

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39900024);国家基础发展研究计划资助项目(G199804800);中国科学院青藏高原研究资助项目(KZ951-A1-20A, KZ95T-06);中国科学院长白山站开放基金资助项目

收稿日期:2000-11-17, **修订日期:**2001-10-20

作者简介:石培礼(1969~), 男, 重庆市人, 博士, 副研究员。主要从事森林生态学和植物生理生态学研究工作

indicator of β diversity and gradient differentiation along the environments. The disconnected or non-continual areas of vegetation differential profile are location of ecotone.

Key words: ecotone; quantitative determination

文章编号:1000-0933(2002)04-0586-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

地理边界过渡性是用于地理分类的重要特征,关于生态交错带的过渡是否显著仍是地理学、地植物学和土壤学中争论的一个重要问题^[1]。前苏联学者对交错带的边界问题已有较多讨论,道库恰耶夫在俄罗斯欧洲部分黑钙土的分类时指出,土壤类型间的交错带是渐变型过渡带^[2],而在植被文献中也记录了高山林线有截然和渐变类型^[3]。

在植被生态学中,早在 20 世纪 30 年代 Sukachev 院士就指出植物群落间的种间竞争是产生植被明显边界的基础,进而指出,植物群落是容易通过交错带划分和识别的^[4]。这一观点得到一些植被学家和景观生态学家如 Solntsev^[5]和 Razumovsky^[6]的支持。近年来,对交错带边界的显著形态差异的描述得到了灾变理论^[7]和磁滞机制^[8]的补充。而另一些地植物学者如 Vasilebich^[9]、Aleksandrova^[10]、Mirkin 和 Rozenberg 等^[11]则坚持植被连续统(Continuum)的观点,认为植物群落间没有截然的边界,而是通过连续梯度上数量特征的逐渐变化过渡的。

Armand^[12]建议对景观的过渡性赋予定量指数并进行数量判定,20 世纪 60 年代以来,植被数量生态方法和地学插值技术(Kriging)已成为交错带判定和环境梯度数据处理的重要手段。

1 样带在生态交错带数量判定数据采集中的作用

交错带的研究需要反应交错带的结构、功能和格局的梯度变化,数据的采集应适合作梯度序列分析,样带法是交错带研究最为有效的方法之一。

样带(Transect)研究是一种沿环境梯度取样,进行跨尺度生态学过程和格局分析以及空间尺度转换的重要方法。样带研究是宏观生态学研究最为有效的途径之一,它可以作为分散站点与一定空间区域之间的桥梁以及不同尺度时空模型之间耦合与转换的媒介,并可以作为遥感信息的地面校验带^[13]。

样带研究一般采取等距离取样,样带法符合取样简单、统计合理的方法论原则,而且对环境梯度的变化较为敏感。研究表明,梯度样带(Gradsect)优于随机取样,特别在区域较大,生物多样性变化较复杂的区域更是如此^[14]。样带取样的尺度取决于研究对象,在植物群落学研究中,小尺度的样带(常称为样条)取样在格局分析中已有广泛应用^[15, 16]。

早在 20 世纪 60 年代就已开始采取样带(或样线)研究群落之间的交错带^[17],现在已运用到不同等级水平交错带的研究中^[18]。样带研究的优点在于:在适合的环境梯度上取样,能在利用较少的时间和物力的情况下获取大量的信息,样带数据的分析还能提供交错带位置、宽度和反差(对比度)的信息。但样带研究也有不具随机性的缺点,样带的布设和取样间距的确定都带有主观色彩;再者,样带通常沿垂直于观测到的边界的方向布设,取样数据容易偏向交错带而对实际的环境梯度的代表性不强。此外,样带数据不能提供有关交错带的长度的信息,把样带的结果外推到二维水平(如斑块的边界)也需要大量的样带取样或附加二维资料数据如航片和地形图等。尽管如此,样带研究的缺点还是可以通过补充随机取样和结合遥感技术及地理信息系统空间分析技术来弥补。

2 交错带的定量判定技术

2.1 关于生态交错带的定量判定

生态交错带出现在从生态区域^[19]、生物群区^[20, 21]到群落尺度^[15]甚至更小的各个尺度水平,交错带尺度的多样性就决定了量化研究技术的多元化。生态交错带位置和宽度的判定是定量研究交错带生态学过程的基础,特别是在斑块尺度格局和动态、群落尺度种群统计和种群尺度异质种群(meta-population)的行为等研究中具有重要意义。交错带的尺度属性决定了其边界的判定是尺度依赖的,在不同尺度上交错带的划分结果可能数据不同,交错带研究方法的关键在于交错带尺度的界定。因此,对交错带的取样和量化研究要与判定交错带的尺度同延。

生态交错带是生态条件和植被类型出现不连续的区间,其边界尚无很好的方法进行界定。交错带的判定要依赖于对反应变量(response variables)空间/时间序列变化的观察,当反应变量变化的峭度和变幅较大时,交错带是容易判定的,明显的交错带出现在控制变量(controlling factors)发生突变的环境梯度上或出现在反应变量生态阈(threshold)的边缘。但是,当反应变量梯度变化是渐变的;或者,即使变化值变化峭度较大但变幅较小时也是很难判定的^[22]。生态交错带的判定通常是主观设定阈值将梯度带划分为多个区间,但值得注意的是,有时各区间在统计上有显著差异的地方并不一定存在交错带。

交错带变化最为明显的特征是植被的变化,包括植物种类组成和植被结构的变化。最容易定义的交错带是空间位置上种类组成发生突然变化的地段^[15],在景观水平上,种类组成变化较为缓慢故难以判定。

20 世纪 80 年代植被科学的数量化研究热潮和生态学界对交错带研究的重新关注推动了交错带定量判定技术的发展,植被科学的定量研究技术如利用相异系数(或相似系数)的群落结构分析^[23, 24]、环境梯度上的 β 多样性研究^[25, 26]、梯度分析^[17, 27]和分类排序技术^[28]等已经被证明是成熟可靠的方法。近年来,地统计学方法^[29]、地理信息系统空间分析和景观生态学的发展^[30]为交错带的判定和数量化研究提供更为多样的手段。其中,植被科学中采用最多的是群落分类排序和多元分析技术,结合分类排序和环境因子分析将研究对象分为若干相对同质区,对植被和环境类型的研究是一种非常有效的手段^[31],但是植被排序的方法多注重交错带的内部而较难反应交错带的边界^[32]。Johnston 等^[33]对适于定量研究各种尺度交错带的方法进行了有益的探讨,Armand^[1, 34]研究了高山林线过渡的渐变性和突然性,指出了冠层乔木种类在调节种间关系和决定交错带过渡性中的作用。他们为交错带的定量研究拓展了广阔的前景,许多方法都值得作进一步的研究工作。下面介绍两种客观有效且能敏感反映交错带环境(植被)变化的定量判定方法。

2.2 游动分割窗技术

样带取样数据通过计算 β 多样性指数^[17, 26, 35]或游动分割窗(moving split-window techniques)技术来判定交错带的位置和宽度^[36, 37]。 β 多样性指数是反应环境变异的一个重要参数,在交错带环境异质性较高, β 多样性指数也通常较高,基于种类组成的一元数据^[26]和基于种类数量参数(如重要值)可计算 β 多样性指数^[38]。

2.2.1 游动分割窗技术的原理 游动分割窗技术的原理如图 1 所示,设置具有 8 个取样点的窗体平均分割为两个半窗体 a 和 b ,计算 a 和 b 之间的相异系数,然后将窗体向右移动一个取样点,再计算半窗体间的相异系数,直到右半窗端点达到最后一个取样点为止。然后将相异系数系列沿取样点坐标轴作图,根据曲线的峭度和变异定量判断交错带的类型、位置和宽度。陡峭的峰值出现区就是交错带所在的位置,峰两边明显出现起伏的端点之间的距离(即峰宽)就是交错带的宽度,峰宽的端点即交错带和相邻生态系统(或群落)的边界。距离函数的峰值越陡,峰宽越窄,交错带过渡越明显;相反,峰值较低且峰宽较大,交错带过渡是较为渐变的类型。常用的相异系数有欧氏距离^[39]、Student 氏 t -检验^[36]、相异系数^[24]、判别分析函数和 Mahalanobis 距离^[40]、Hotelling-Lawley 的 F 值^[39]、Wilk 的 λ 系数^[41]和多样性函数及相异百分率^[42]等。

游动分割窗技术对定量判定交错带的位置和宽度提供了一个特别有效和客观的方法,已有较多分析交错带边界的成功例子。Wilson 和 Mohler^[25]利用种的出现/不出现的一元数据计算物种更替速率,确定物种更替率最高的位置,他们采用了首先计算相邻取样点的更替率(β 多样性),然后加和相隔一定距离的样点的 β 多样性指数,即尺度再分的方法,以此确定梯度植被的边界组成的变化。Lange 和 Sparrow 利用种间联结性指数测度了澳大利亚石棉灌丛的 Mali 石南灌丛(Mallee-heath)取样区组系列的同质性,将由峰值分开的平缓区间确定为同质区域,划分了 4 种植物群落^[43]。

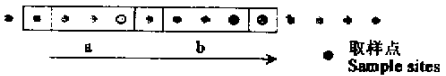


图 1 游动分割窗分析原理示意图

Fig. 1 Schematic diagram for the principle of moving-split window technique

不同的方法数据游动分割窗技术目的是:① 寻求一个变量沿一维的样带梯度上的反应格局,如谱分析、特征向量、周期向量(periodogram)和相关向量(correlogram)^[44];② 用于变量在二维栅格数据的预测、平滑和

插值;③ 分类样带梯度上的植物群落的数据,如聚类、排序和联结性分析^[45]。

总之,分割窗技术提供了敏感地定位非连续梯度的方法,不仅可以用于梯度上的等距离样点取样,而且可以用于非等距离梯度样带多元变量的分析。只要取样点在样带梯度上的位置已知,就可以计算分割窗距离,然后将距离系数沿梯度位置绘图就可以确定非连续体(discontinuities),如排序法的特征向量可以用于确定植被边界的位置。而且,这一技术可以用于二维栅格网上的样点,距离系数的峰值可以揭示二维空间的不连续性。

2.2.2 游动分割窗技术的计算程序 如果植被调查是沿样带陡峭的环境梯度按一定距离取样,取样单位(样地、样方、样线)穿过不同的生态区间,反应出环境(土壤或地形)的不连续性。如果获得的数据是多变量的,就可以用来确定和划分不同生态区的交错带的位置^[37]。

简单而且有效的方法是采用 Whittaker^[46]的游动分割窗距离(moving split-window distance),它能客观地反应样带上植被分布的不连续性,他首次将此技术用于 Siskiyou 山的植被样带数据分析。分析计算的过程是:

- ① 通过样带取样获得样带上的多元变量;
- ② 确定用于计算游动平均值的分割窗的宽度(即包括两个以上相邻的取样点数);
- ③ 将分割窗平分分为两等份半窗;
- ④ 计算两半窗之间每一个变量的平均值;
- ⑤ 计算两等分之间的相异系数或距离;
- ⑥ 将分割窗向前滑动一个取样单位距离,计算另一个窗体的两等分间的距离;
- ⑦ 将分割窗从取样的一个端点向另一个端点滑动,计算每一个窗体中点的距离系数;
- ⑧ 将所得的距离系数沿样带序列作图,陡峭的峰值区间就是交错带边界的位置,对于样带就可以划分成不同的植被类型区间。

游动分割窗窗体的宽度通常依据主观确定,窗体太小距离系数分布图会出现大小不同的波峰噪音的干扰,影响交错带的判断;窗体太大,波峰不明显,也会影响判断。因此,分割窗窗体宽度的确定需根据研究的实际情况而决定。Ludwing 等分析分割窗的宽度在 6~10 个取样单位时通常不影响解释交错带的位置^[37]。明显的交错带通常具有较高的峰值和狭窄的区间,而渐变式的过渡带通常峰值较低,区间也较宽。

2.3 植被变异的侧面轮廓图(vegetation differential profile)

植被的特征是对生态环境连续体(continuum)的综合反应,植被在环境梯度上的排序参数提供了一个较好的交错带定量研究方法,样带植被数据特征参数的变异轮廓图(differential profiles)能够反应植被沿样带的物种组成、结构和空间变化格局^[32, 47]。在地植物学中有大量参数是反应样方间相异(或相似)程度的系数,地植物学家们采用这种方法比较样地间植被的相似程度^[24, 48, 49]和判定小尺度植物群落的边界^[35, 37, 47, 50~54]。这些参数在样带排序轴上呈现曲线的形状和变化峭度直观地反应了物种组成更替的变化速率,可以反应植被沿环境梯度的 β 多样性和植物群落在小地形上的分化^[55]。植被变异的侧面轮廓图的间断或不连续(突变)的区间就是植被边界的位置,用于侧面图的系数在植被生态学上可以分为 3 类:基于物种出现/不出现的一元数据的相似系数、基于物种多度或重要值的相似系数和基于植被多元分析得分的排序技术。

根据控制论和相对论的观点, Van Leeuwen 预测了交错带植被与空间格局和过程有关的重要特征^[56],他根据交错带植被对环境梯度的反应将交错带分为收敛型(lime convergence)和离散型(lime divergence),收敛型交错带(即发生突变的狭窄交错带)出现在不稳定的环境梯度上,如湿度或养分条件从一个极端到另一个极端的变化,这种变化过程物种丰富度低,空间格局是粗纹理的。离散型交错带是渐变型交错带(gradual transition)或称为生态渐变群(ecocline),有较高的物种多样性和细的纹理,发育于较为稳定的环境中。

Van der 万方数据 上述的两类是假定的交错带连续统的两种极端类型,在此基础上,他提出了 5 种理论类型(图 2)。类型 A(narrow limes converges)和 B(broader limes converges)为收敛型,格局程度和物

种多样性都较低,边界区环境不稳定,侧面轮廓图呈现陡峭的边缘线,这种边界类型将同质的环境分开。A 的狭窄收敛区代表了一个宽度较窄的边界,这可能是较强的干扰而产生的类型,基本上没有边缘种类。B 类过渡区也较窄但可以划分交错带,交错带的特征表现为波动的环境条件,邻近的生态系统有少数种类在此过渡区生存。

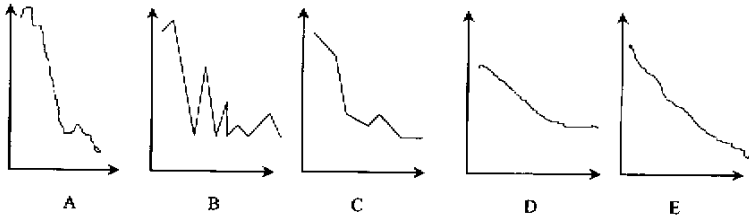


图 2 植被分异侧面图的理论类型(据 Var der Marrel^[47])

Fig. 2 Theoretical vegetation differential profiles of Var der Marrel^[47]

另外 3 类与异质性的环境有关,具有一定的点与点之间的变异。当邻近生态系统(斑块)相遇时,它们之间生态条件的差异可能在此发生混合,产生较宽和渐变的过渡区。C 类为收敛性离散型(Convergent limes diverges),植被类型可能发生较为急剧的差异,但比收敛型具有更高的环境异质性,在此边缘区具有环境的不稳定性,超越了环境梯度效应的影响,否则就会产生相邻区梯度条件的融合。D 型为不稳定的收敛型(Instable limes diverges),相邻植被型表现为最小的反差,环境梯度的异质性在某种程度上被过渡区环境的波动性所抵消。E 型是在稳定的环境上的稳定离散型(stable limes diverges),存在的异质性由地形梯度上的物质流(土壤基质、有机质)的流动来维持,产生较为稳定环境和渐变的交错带。

参考文献

[1] Armand AD. Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction. In: Hansen A J and di Castri F, eds. *Landscape Boundary-Consequence for Biotic Diversity and Ecological Flow*. New York:Spring-Verlag Press Inc., 1992. 361~378.

[2] Dokuchaev V V. The Russian Chernozem. In: Dokuchaev V V. *Sochinenija* (Vol. 3). Academy of Sciences of the USSR. Moscow-Leningrad, 1949.

[3] Vysotsky C N. On the Natural Conditions under which Forests Growth in the Samara Administrative Region. Part 2. *Tipografiya Spb Gradonachalstva*. Sankt Peterburg, Russia, 1909.

[4] Sukachev V N. Vegetation communities; Introduction into Phytosociology. In: Sukachev V N. *Izbrannyje Trudy*, (Vol. 3). Nauka, Leningrad, 1975. 42~93.

[5] Solntsev N A. On the morphology of the natural geographical landscape. *Voprosy Geografii*, 1949, **16**: 61~85.

[6] Razumovsky S M. *Regularities in Biocoenoses Dynamics*. Nauka, Moscow, 1981.

[7] Poston T and Stewart J, eds. *Catastrophe Theory and Its Applications*. San Francisco:Pitman, 1978.

[8] Armand A D and Vidiushkin. *Trigger Geosystems*. Geographical Institute AS USSR. Moscow. 1989.

[9] Vasilebich V I. Towards the methodology of the phytocoenosis borders analysis. *Bulleten Moskovskogo Obschestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologii*, 1967, **72**(3): 85~93.

[10] Aleksandrova V D. *The Classification of Vegetaion*. Nauka, Leningrad, 1969.

[11] Mirkin B M and Rozenberg G S. *Phytocoenology*. Nauka, Moscow, 1978.

[12] Armand A D. The generation and types of the natural borders. *Izvestiya Vsesojuznogo Geograficheskogo Obschestva*, 1955, **87**(3): 266~278.

[13] Zhang 万方数据. Terrestrial ecosystem research in global change program. In: *Annual Report of Quantitative Vegetation Ecological Lab, Institute of Botany, Academia Sinica*. 1994, 41~54.

- [14] Gillison A N and Brewer K R W. The use of gradient directed transects or gradsects on natural resource surveys. *Journal of Environmental Management*, 1985, **20**: 103~127.
- [15] Greig-Smith P. *Quantitative Plant Ecology*. Butterworth Scientific Publications, London, 1957.
- [16] Kershaw K A and Looney J H H. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. 3rd, ed. Edward Arnold, London, 1985.
- [17] Whittaker R H. Vegetation of Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of south slope. *Ecology*, 1965, **46**: 429~452.
- [18] Forman R T T and Gordron M. *Landscape Ecology*. New York: John Wiley and Sons, USA, 1986.
- [19] Gosz J R. Ecological functions in a Biome transition zone: translating local response to broad-scale dynamics. In: Hansen A J and di Castri F eds. *Landscape Boundary-Consequence for biotic diversity and ecological flow*. New York: Springer-Verlag, 1992. 55~75.
- [20] Odum E P. *Fundamentals of Ecology*, 3rd ed. W. B. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, 1971.
- [21] Walter H. *Vegetation of the Earth-Ecological Systems of the Geo-biosphere*. New York: Springer-Verlag Press, Inc. 1979.
- [22] Hansen-Bristow K J and Ives J D. Changes in the forest-tundra ecotone: Colorado Front Range. *Physical Geography*, 1984, **5**(2): 186~197.
- [23] Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplified in plant sociology based on similarity of species contents. *Det. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, 1948, **5**: 1~34.
- [24] Beal E W. Vegetation change along altitude gradients. *Science*, 1969, **165**: 981~985.
- [25] Wilson M V and Mohler C L. Measuring composition al change along gradients. *Vegetatio*, 1983, **54**: 129~141.
- [26] Wilson M V and Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 1984, **72**: 1055~1064.
- [27] Stohlgren T J and Bachand R R. Lodgepole pine (*Pinus contorta*) ecotones in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Ecology*, 1997, **78**(2): 632~641.
- [28] Hill M O and Gauch Jr H G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 1980, **42**: 47~58.
- [29] Clark I. *Practical geostatistics*. Lincoln, Nebraska: Applied Science Publ. Ltd., Co., 1979.
- [30] Li H B(李哈滨), Wu Y G(伍业钢). Quantitative methodology in landscape ecology. In: Liu J G(刘建国)ed. *Advance in modern ecology*(in Chinese). Beijing: China Science and Technology Press, 1992. 209~233.
- [31] Zhang J T(张金屯). Advance of Vegetation quantitative analysis methodology. In: Liu J G(刘建国)ed. *Advance in modern ecology*(in Chinese). Beijing: China Science and Technology Press, 1992. 249~265.
- [32] Hobbs E R. Characterizing the boundary between California annual grassland and costal sage scrub with differential profiles. *Vegetatio*, 1986, **65**: 115~126.
- [33] Johnston C A, Pastor J and Pinay G. Quantitative methods for studying landscape boundaries. In: Hansen A J and di Castri F eds. *Landscape Boundary-Consequence for Biotic Diversity and Ecological Flow*. New York: Springer-Verlag Press Inc., 1992.
- [34] Armand A D. The Change of Vegetation Near the timberline. *Inter-Nord*. 1985, **17**: 59~62.
- [35] Whittaker R H, Niering W A and Crisp M D. Structure, Pattern and diversity of a mallee community in New South Wales. *Vegetatio*, 1979, **39**: 65~76.
- [36] Webster R and Wong I F T. A numerical procedure for testing soil boundaries interpreted from air photographs. *Photogrammetria*, 1969, **24**: 59~72.
- [37] Ludwig J A and Corneius J M. Locating discontinuities along ecological gradients. *Ecology*, 1987, **68**(2): 448~450.
- [38] Gao X M(高贤明), Ma K P(马克平), Huang J H(黄建辉). Study on the plant community diversity of Dongling Mountain. I. Diversity of montane meadow. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 1998, **18**(1): 24~32.

[39] Wierga P I, Henfickx J M H and Nash M H, *et al.* Variation of soil and vegetation with distance along a transect in the Chihuahua Desert. *Journal of Arid Environment*, 1987, **12**: 234~238.

[40] Webster R. Automatic soil boundary location from transect data. *Mathematical Geology*, 1973, **5**: 27~37.

[41] Nwadialo B E and Hole F D. A statistical procedure for partitioning soil transects. *Soil Science*, 1988, **145**: 58~62.

[42] Bratton S P. A comparison of the beta diversity functions of overstory and herbaceous understory of a deciduous forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, **102**: 55~60.

[43] Lange R T and Sparrow A D. Moving analysis of interspecific associations. *Australian Journal of Botany*, 1985, **33**: 639~644.

[44] Ludwig J A and Goodall D W. A comparison of paired-with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. *Vegetatio*, 1978, **38**: 49~59.

[45] Legendre L and Legendre P. *Numerical Ecology*. New York: Elsevier Scientific Press, 1983.

[46] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, **30**: 279~338.

[47] Van der Marrel E. On the establishment of plant community boundaries. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd.*, 1976, **89**: 415~443.

[48] Bray J R and Curtis J T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monograph*, 1957, **27**: 325~349.

[49] Schmid W D. Distribution of aquatic vegetation as measured by line intercept with scuba. *Ecology*, 1965, **46**: 816~823.

[50] Fresco L F M. A direct quantitative analysis of vegetational boundaries and gradients. In: Van der Marrel E and Tuxen R eds. *Grundfragen und Methoden in der Pflanzen-soziologie*, Berlin: Intern. Symp. Rinteln. Den Haag., 1972. 99~111.

[51] Van der Marrel E. Small-scale vegetation boundaries: on their analysis and typology. In: Sommer W H and Tuxen R eds. *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, Ber. Symp. Intern. Ver. Vegetationskde, Rinteln, 1974. 75~80.

[52] Proctor M C F. Ordination, classification and vegetational boundaries. In: Sommer W H and Tuxen R eds. *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, Berlin: Symp. Intern. Ver. Vegetationskde, Rinteln, 1974. 1~16.

[53] Whittaker R H, Gilbert L D and Connell J H. Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland, Texas. *Journal of Ecology*, 1979, **67**: 935~952.

[54] Shimida A and Whittaker R H. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, southern California. *Ecology*, 1981, **62**: 234~251.

[55] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, **21**: 213~251.

[56] Van Leeuwen C G. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia*, 1966, **15**: 25~46.