

研究報告

## 群聚變異梯度長度對排序結果的影響

許皓捷<sup>1,2,3</sup> 李培芬<sup>1,2</sup>

## 摘要

排序(ordination)是探討生物群聚與環境之間關係常用的多變數統計方法。本研究以模擬數據及鳥類群聚資料，探討主成分分析(principal components analysis, PCA)、對應分析(correspondence analysis, CA)、以及降趨對應分析(detrended correspondence analysis, DCA)三種常用的排序法在不同群聚變異梯度長度下的排序表現。結果發現三種排序法適用的群聚梯度長度不同。DCA運算結果的軸長可作為群聚梯度長度判斷的參考；梯度軸長在2 SD以上，且CA因為物種沿環境梯度的非線性分布而產生明顯拱形效應(arch effect)時，以DCA的結果較佳；但若樣點在CA的空間未有明顯拱形排列時，則以使用CA較適當。軸長在2 SD以下時，以使用CA及PCA較佳，DCA則可能因為降趨(detrending)及重新刻劃(rescaling)的程序，而嚴重扭曲數據原本蘊含的生態意義。排序方法的選擇應考慮生物群聚之梯度長度，以獲得合理的結果。

關鍵詞：對應分析、降趨對應分析、梯度長度、排序、主成分分析。

許皓捷、李培芬。2003。群聚變異梯度長度對排序結果的影響。台灣林業科學 18(3):201-11。

Research paper

## Influence of Gradient Length on Community Ordinations

Hau-Jie Shiu,<sup>1,2,3</sup> Pei-Fen Lee<sup>1,2</sup>

## 【Summary】

Ordination is the collective term for multivariable techniques that elucidate the variation in communities and detect relationships between community gradients and environmental factors. We used artificial and avian communities to investigate the performance of 3 ordination techniques of principal components analysis (PCA), correspondence analysis (CA), and detrended correspondence analysis (DCA) for different gradient lengths of communities. Results suggest that applicability of ordination methods varies according to gradient length. If the lengths of the ordination axes are greater than about 2 standard deviations (SD), the results of the CA may display the arch effect, and one should consider using the DCA. However, if the configurations of site points of the CA do not display this effect, one should use the CA. If the ordination

<sup>1</sup> 國立台灣大學動物學系，106臺北市羅斯福路四段一號 Department of Zoology, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei, Taiwan 106.

<sup>2</sup> 目前地址：國立台灣大學生態學與演化生物學研究所 Present address: Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University.

<sup>3</sup> 通訊作者 Corresponding author, e-mail: jay@oikos.zo.ntu.edu.tw

2002年7月送審 2003年3月通過 Received July 2002, Accepted March 2003.

lengths are less than about 2SD, the DCA may destroy the ecologically meaningful information by detrending and rescaling, and therefore one should consider using the PCA or CA. The length of the gradient strongly influences the correctness of the ordinations; investigators should carefully choose an appropriate method according to gradient lengths.

**Key words:** correspondence analysis, detrended correspondence analysis, gradient length, ordination, principal components analysis.

**Shiu HJ, Lee PF. 2003.** Influence of gradient length on community ordinations. *Taiwan J For Sci* 18(3):201-11.

## 緒言

依據耐受法則(law of tolerance), 生物在環境梯度上有一定分布範圍, 並在其中的最適環境有最大的豐富度(abundance)。由於不同物種在環境梯度上耐受範圍的差異及豐富度的變化, 導致生物群聚(community)的結構(物種組成及豐富度)沿環境梯度而改變。排序(ordination)是依據物種組成及豐富度, 將取樣點依序排列的多變數技術之集合名詞(Austin 1985, ter Braak 1995)。排序的目標是使物種組成及豐富度類似的取樣點彼此排列位置較為接近, 而差異較大的取樣點之間則分隔較遠。利用排序方法, 可以得到生物群聚結構的主要變異梯度軸; 以之與環境因子做相關分析, 則可以找出與生物群聚變異有關的主要環境因子。

群聚生態學家最常使用的排序方法為主成分分析(principal components analysis, PCA)與其衍生之重複分析(redundancy analysis, RDA), 以及對應分析(correspondence analysis, CA; also named as reciprocal averaging, RA)及其衍生之降趨對應分析(detrended correspondence analysis, DCA)與典型對應分析(canonical correspondence analysis, CCA) (Gauch 1982, ter Braak 1986, ter Braak and Prentice 1988, ter Braak 1995)。每一種排序方法各有其適用場合與優缺點。PCA 適用於線性資料; 在豐富度沿環境梯度呈現高斯分布(Gaussian distribution)的生物群聚資料上, PCA 常產生嚴重的馬蹄形效應(horseshoe effect) (Gauch 1982, Legendre and Legendre 1998), 即樣點在前二軸的空間分布上產生馬蹄形狀排列, 並且有軸端反轉與壓縮的現象, 而扭曲真實的

群聚梯度。CA 在高斯分布特性的生物資料上, 避免了 PCA 軸端反轉的問題, 但是仍然存在軸端壓縮與多餘第二軸的拱形效應(archeffect)現象 (Gauch 1982, ter Braak 1995, Legendre and Legendre 1998)。DCA 則以非線性重新刻劃(nonlinear rescaling)及降趨(detrending)的方式修正 CA 的軸端壓縮, 以及多餘第二軸的缺點, 而使生物群聚的變異梯度能正確反映在排序軸上 (Hill and Gauch 1980)。至於 RDA 及 CCA, 則分別是 PCA 及 CA 的直接梯度分析形式, 即在分析過程中以樣點的環境因子測量值對排序分數作修正, 以使環境因子對排序結果有最佳的解釋。

大致而言, PCA 及其衍生法適用於線性反應模式, 當物種的豐富度隨潛在環境變數的數值線性遞增或遞減時, 即適合用 PCA 進行排序。CA 及其衍生方法則適合物種豐富度沿環境梯度呈鐘形反應模式的資料。空間尺度影響物種豐富度沿環境梯度所呈現出的反應模式。在較小的空間尺度之下, 其環境梯度亦較窄, 物種豐富度常呈線性反應模式; 在較大的空間尺度之下, 物種豐富度多呈現鐘形反應模式。因此, 隨著空間尺度不同, 所採用的排序方法亦應有所不同。過去對於 PCA 在大尺度下之馬蹄形效應已有許多討論(e.g., Gauch 1982, Pielou 1984), 但是 CA 及其相關排序法在較小梯度下的表現, 則缺乏深入探討; 同時, 空間尺度影響排序結果仍是概念性的討論, 精確的定量研究亟待發展。

綜觀國內的群聚生態學研究, 早期很少以排序為分析工具, 直到 Su (1987) 將 DCA 在國內

推廣後，以排序技術探討生物群聚與環境之間關係的研究才明顯增多。Su 在該文中介紹了 PCA、CA、DCA 及其它排序方法，並說明了 PCA 及 CA 的缺點，同時認為 DCA 修正了 CA 拱形效應之缺陷，因此「不論梯度數目之多寡及長度大小，目前以 DCA 之使用最為普遍」。其後國內的研究者在生物群聚的排序分析上，大量採用 DCA。我們整理了 1988-2001 年在「中華林學季刊」及「台灣林業科學」發表的文章，以及國內各大學相關研究所有採用排序分析的碩博士論文，共計 67 篇文獻，發現其中 73% 的研究採用 DCA，另有 16% 使用 CCA，10% 使用 PCA，而使用 CA 的只有 1%，沒有任何研究採用 RDA。我們另外檢索了 *Biological Abstracts* 資料庫的 *Ecology*, *Forest Ecology and Management*, *Plant Ecology* 三種期刊於 1988-2001 年刊登的生物群聚排序分析之文獻計 94 篇，卻發現 DCA 的使用僅有 27%，而有 40% 使用 CCA，11% 使用 PCA，13% 使用 CA，另有 9% 使用 RDA。綜合上述，國內的研究者明顯偏好使用 DCA；對國內的群聚生態學研究而言，各種排序方法的優缺點，以及其使用時機或適用條件，顯然有重新討論的必要。

本研究以模擬群聚及鳥類資料，探討 PCA、CA、DCA 在各種梯度長度下的排序表現。我們同時討論這些排序方法在不同梯度長度下的適用性，並歸納排序方法選擇之原則。

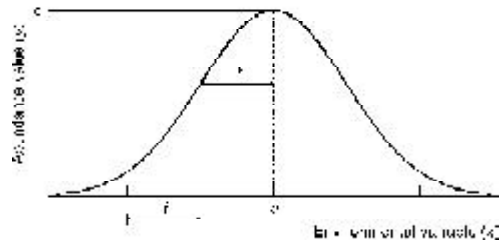
## 材料與方法

### 一、模擬群聚

假設物種  $k$  的豐富度沿環境梯度分布遵循常態分布機率密度函數，則物種  $k$  在環境梯度上任一取樣點  $i$  的豐富度估值  $Ey_{ki}$  可以下式求得 (ter Braak 1995)：

$$Ey_{ki} = c_k \exp \left[ \frac{-0.5(x_i - u_k)^2}{t_k^2} \right]$$

其中  $c_k$  是物種  $k$  的最大豐富度，出現在最適環境值  $u_k$  的位置； $x_i$  是樣點  $i$  在環境梯度軸上的分數(位置)； $u_k$  是物種  $k$  最適的環境梯度位置之分數； $t_k$  是物種  $k$  耐受力介量，亦即標準差



**Fig. 1. Gaussian response curve displaying a unimodal relation between the abundance value of a species and an environmental variable. ( $u$  = optimum;  $t$  = tolerance;  $c$  = maximum) (Redrawn from ter Braak and Prentice 1988).**

(Fig. 1).

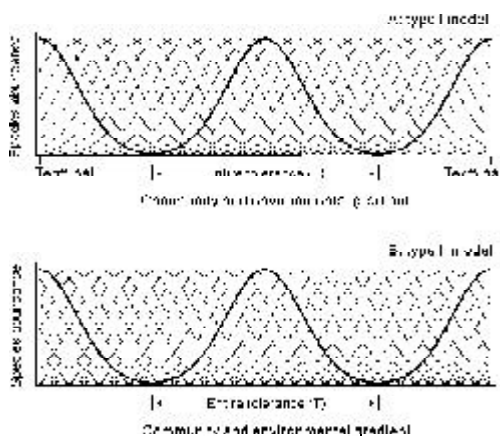
若群聚具有兩個變異梯度，且任一物種的豐富度沿任一環境梯度之分布均遵循常態分布機率密度函數，則物種  $k$  在二維環境梯度上的任一取樣點  $i$  的豐富度可以下式求得：

$$Ey_{ki} = c_k \exp \left[ \frac{-0.5[(x_{i1} - u_{k1})^2 + (x_{i2} - u_{k2})^2]}{t_k^2} \right]$$

其中  $x_{i1}$  及  $x_{i2}$  分別是樣點  $i$  在兩個環境梯度軸上的分數； $u_{k1}$  及  $u_{k2}$  是物種  $k$  分別在兩個環境梯度上的最適位置之分數。

高斯曲線兩端為趨近但不相交於 0 的漸近線，因此取用  $u_k \pm 3 t_k$  為模擬物種在環境梯度上的耐受範圍，其豐富度合計約佔全部的 99.74%。為量化梯度長度，將此耐受範圍定義為一個  $T (= 6 t_k)$ ，以  $T$  值度量梯度的長度。

我們將群聚梯度模型分為 type I 和 type II 兩種，type I model 包含梯度的兩個軸端 (Fig. 2a)，亦即物種在環境梯度上的最適值  $u$  均位於模擬的梯度長度範圍內。Type I model 存在於海岸到山頂、島嶼南北兩端之間或草原到成熟林等，因地理或環境限制的梯度中。Type II model 則不包含梯度的兩個軸端 (Fig. 2b)，亦即物種最適值  $u$  允許位於模擬的梯度長度範圍之外。Type II model 存在於一個長的環境梯度中，任意截取一段不包含軸端的梯度段落，例如玉山地區某一海拔 2,000-2,500 m 的成熟林(在 2,000 m 以下及 2,500 m 以上仍為成熟林)。



**Fig. 2. Community gradient models. (a) Type I model, including both terminals of the gradient; (b) type II model, excluding the terminals of the gradient. The curves shown have equally spaced optima, equal tolerances, and equal maximums. A Gaussian response curve is defined as 1 T. Gradient length of an artificial community is measured by the number of Ts. Both communities have a length of 2 T.**

一維群聚梯度模型設定2, 1.5, 1, 0.75, 0.625, 0.5, and 0.25 T 七種梯度長度。在模擬的環境梯度上，每一物種的最大豐富度 $c$ 相等；每一物種在環境梯度上的最適值 $u$ 成等距排列；每一物種的耐受力 $t$ 相等。

二維群聚梯度模型的第一軸長度設定為第二軸的兩倍，以模擬包含一個主要變異梯度軸及一個次要變異梯度軸的生物群聚。物種在兩環境梯度軸上的最大豐富度 $c$ 相等，耐受力 $t$ 亦相等；在任一環境梯度上，物種的最適值 $u$ 成等距排列；物種之間排列的順序，在兩個環境梯度軸上分別以隨機方式產生。共建立四組資料矩陣，包括(1) type I model，梯度長度2及1 T；(2) type II model，梯度長度2及1 T；(3) type II model，梯度長度1及0.5 T；(4) type II model，梯度長度0.5及0.25 T。

## 二、真實群聚

本研究以鳥類調查資料，進行排序方法適用性之探討。由於海拔是影響台灣山區鳥類群

聚變異的主要環境因子(Lee 1995, Shiu 1995)，因此以海拔高度差作為選擇群聚梯度長度之主要依據。我們選取數個不同梯度長度的鳥類群聚，包括：(1)海拔400-3,700 m鳥類群聚，共170個鳥類取樣點，廣泛分布於台灣北中南山區，棲地類型包括草地、灌叢、先鋒闊葉林、成熟闊葉林、針闊葉混生林及針葉林；(2)大武山鳥類群聚，位於北大武山海拔1,600-2,600 m，包括闊葉林、針闊葉混生林及針葉林；(3)玉山鳥類群聚，位於玉山沙里仙溪溪谷及楠梓仙溪溪谷，海拔1,800-2,500 m，包括闊葉林、針闊葉混生林及針葉林；(4)拉拉山鳥類群聚，海拔800-1,200 m，棲地類型包括天然闊葉林及林下小徑木經擇伐處理之天然林；(5)丹大山鳥類群聚，海拔2,900-3,000 m，二葉松林及冷杉林。其中拉拉山鳥類群聚資料取自 Fang (1996) 之野外調查數據，其餘鳥類資料均來自 Shiu (1995) 及 Shiu 1998-2000 未發表之資料。

上述野外調查均於鳥類繁殖季以定點計數法(point count)進行。排序以PC-ORD ver. 4.20 (McCune and Mefford 1999)進行。為避免優勢種過度主導排序結果，分析前，鳥類密度資料先以平方根做數值轉換。不同排序方法之間的結果以相關性檢測比較之，方法是先將每一排序軸的最小值訂為0，前兩軸之中數值最大者訂為1，將所有樣點排序分數轉換為0與1之間的相對值，再以 Bray-Curtis measure (Krebs 1999) 計算各樣點在前二軸排序分數的相異度矩陣，然後用 Mantel test 進行矩陣間之相關性檢測 (Douglas and Endler 1982)。

## 結果

### 一、模擬群聚

在模擬梯度的探討中，排序的正確性採用樣點在排序軸的分數與其環境梯度值之相關係數評估之；須注意的是，樣點彼此之間的關係，係表現在排序軸上的相對位置與距離，相關係數的正負值對排序正確性並沒有影響，因此在本研究的結果及討論中均予以省略。在模擬的維度上，相關係數愈高，表示排序愈正

確；相對的，在非模擬的次維度上，相關係數則應該愈低愈好。另外，PCA 及 CA 的特徵值 (eigenvalue) 及解釋變異量，以及以標準偏差 (standard deviation, SD) 度量的 DCA 軸長，亦為評估排序表現的指標之一。模擬維度與非模擬的次維度之間的解釋變異量或軸長的差距愈大，表示排序結果愈理想，亦即數據結構變異大部分反映在正確的維度上；相對的，如果差距很小，則顯示數學運算過程造成一定量的數據結構變異反映在不正確的維度上。值得注意的是，DCA 在運算過程中的降趨步驟，使第一軸以後的特徵值不能作為解釋該軸變異量的指標。我們依據：(1) 樣點在排序軸的分數與其環境梯度值之相關係數在 0.995 以上；(2) 沒有軸端反轉現象；(3) 正確梯度軸之特徵值或軸長至少是多餘的次一軸的兩倍以上，整理了 PCA、CA、DCA 在不同梯度長度下的適用性，詳如 Table 1。

PCA 在較小的梯度下有較理想的排序結果

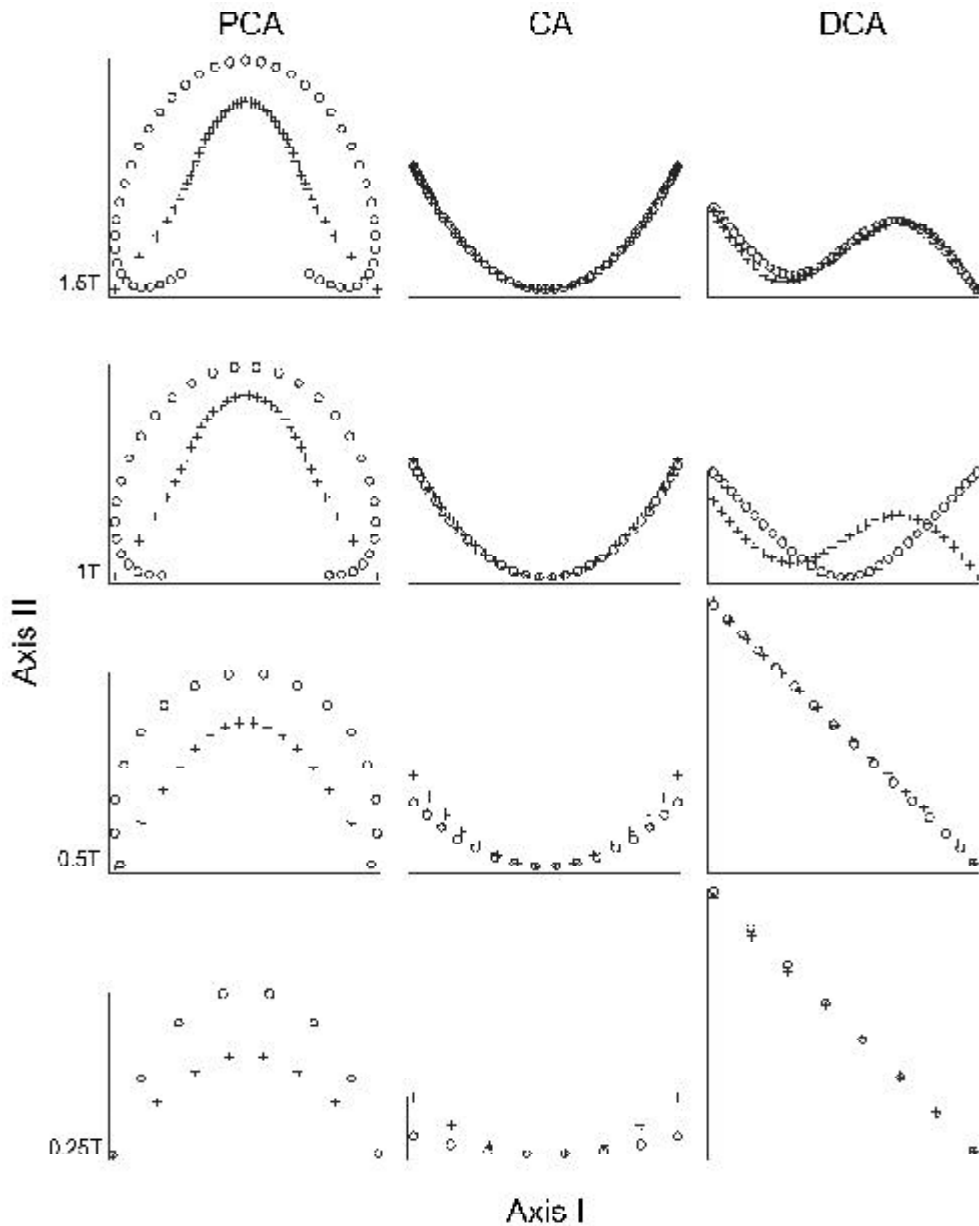
(Fig. 3)。在 type I model 較大梯度長度下，排序結果會有軸端樣點反轉及壓縮的畸變現象。於梯度長度 0.5 T (含) 以上時，在第一軸靠近梯度兩端樣點的排列順序與模擬的順序相反，同時樣點間的排列位置相對於中間樣點亦較為緊密；由特徵值及解釋變異量，亦可發現其產生一個多餘的第二軸。PCA 第一軸的樣點排序分數與其在環境梯度軸上的分數之相關係數，大致隨梯度長度減小而增加，軸端反轉及壓縮的畸變現象也隨之減緩，顯示梯度愈小，排序結果愈理想。Type II model 的 PCA 排序結果與 type I model 有極大差異。大致而言，不論梯度長度為何，均無軸端反轉現象，但梯度較長時，有明顯中間樣點壓縮及軸端樣點疏離的情形，並且產生多餘的第二軸。但隨梯度減小，排序結果愈趨於理想。

CA 在較小梯度下，有較佳的排序表現 (Fig. 3)。兩種梯度模型的結果類似，梯度愈長，樣點之間的拱形狀排列與軸端壓縮現象愈明顯；同

**Table 1. Applicability of ordination techniques with different gradient lengths of communities**

Artificial community	Gradient length		Applicability of ordination technique		
	T <sup>1)</sup>	DCA axes (SD)	PCA	CA	DCA
One dimension					
Type I model	2	11.3	-	-	Yes
	1.5	8.2	-	-	Yes
	1	5.2	-	-	Yes
	0.75	3.6	-	Yes	Yes
	0.625	2.8	-	Yes	-
	0.5	2.1	-	Yes	-
	0.25	0.6	Yes	Yes	-
Type II model	2	12.1	-	-	Yes
	1.5	9.0	-	-	Yes
	1	6.1	-	-	Yes
	0.75	4.5	-	Yes	Yes
	0.625	3.7	-	Yes	Yes
	0.5	2.9	Yes	Yes	-
	0.25	1.4	Yes	Yes	-
Two dimensions					
Type I model	2, 1	12.3, 6.5	-	-	Yes
Type II model	2, 1	11.9, 6.4	-	-	Yes
	1, 0.5	5.7, 2.9	-	-	Yes
	0.5, 0.25	3.2, 1.5	Yes	Yes	-

<sup>1)</sup> The definition of T is illustrated in Fig. 2.



**Fig. 3.** Behavior of the 3 ordination techniques, PCA, CA, and DCA, with different gradient lengths of 1-dimensional artificial communities. The circles are data of the type I model, and the crosses are data of the type II model. Note that the second axes are superfluous.

時，第二軸與第一軸的特徵值及解釋變異量的差距亦愈小。整體而言，第一軸的樣點排序分數與其在環境梯度值之相關係數大致隨梯度減小而增加，而第二軸的解釋變異量則隨梯度減小而減小，顯示在較小的梯度長度下，CA排序

結果較為理想。

DCA 在梯度較長時，有較佳的排序表現 (Fig. 3)。兩種梯度模型的結果類似，在較長梯度下，DCA 排序第一軸與環境梯度之相關係數較高，且軸長明顯高於第二軸。較小梯度長度

下，則會產生類似 CA 的拱形效應；梯度更小時，第一軸與第二軸軸長的差異減小，且樣點在第二軸的排序分數與環境值之相關係數增加，顯示在較小的梯度下，DCA 運算結果產生了多餘的第二軸。DCA 產生多餘第二軸的臨界軸長，以 DCA 第一軸度量，約為 3 SD。

二維梯度模擬結果與一維梯度類似，DCA 在較長的梯度有較佳的表現，CA 及 PCA 則在較小的梯度下較為理想。在 2 與 1 T，以及 1 與 0.5 T 的梯度長度下，DCA 在前二軸的相關係數均甚高，第三軸的相關係數則較低，且第二軸的軸長約為第一軸的一半，顯示排序結果非常理想。PCA 及 CA 則只有在第一軸有較佳的表現，次要變異梯度則表現在第三軸，CA 並呈現嚴重的拱形效應。但當梯度長度減小到 0.5 與 0.25 T 時，PCA 及 CA 不論在相關係數或排序軸的解釋變異量上，均有理想的表現；DCA 雖在前二軸有理想的排序結果，但是第三軸與次要環境梯度亦有高度相關，同時其軸長與第二軸亦類似，顯示在較小梯度下，DCA 產生了多餘的第三軸。CA 將次要梯度表現在正確第二軸的梯度長度，以 DCA 第二軸軸長度量，約在 2 SD 以下。

二、鳥類群聚資料

海拔 400-3,700 m 取樣點鳥類資料的排序分析，DCA 第一軸軸長為 6.1 SD，第二軸為 2.5 SD。PCA 及 CA 表現出與模擬梯度類似的馬蹄形及拱形效應；相對的，DCA 則有較理想的排序結果。

北大武山海拔 1,600-2,600 m 成熟林鳥類群聚，DCA 前二軸軸長分別為 2.1 及 1.2 SD。三種排序方法對群聚變異趨勢的分析結果大致類似(Fig. 4)，惟 PCA 前二軸的樣點分布略呈倒鐘形趨勢，但未有軸端反轉的現象，顯示這是一個符合 type II model 的群聚梯度，但對 PCA 而言，梯度稍長。

玉山海拔 1,800-2,500 m 成熟林鳥類群聚，DCA 前二軸軸長亦分別為 2.1 及 1.2 SD。樣點在 PCA 及 CA 前兩軸的空間分布均呈現拱形狀(Fig. 5a, b)；沿第二軸，海拔梯度兩側的闊葉林與針

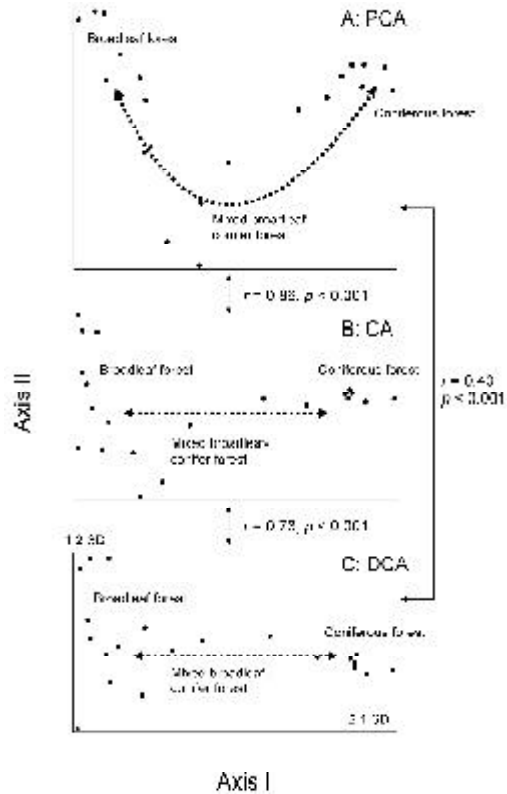
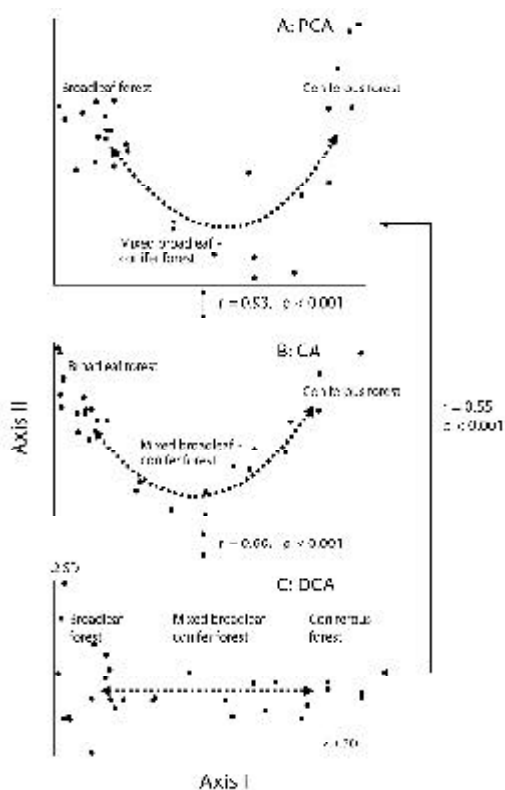


Fig. 4. Ordination diagrams of Mt. Dawu bird data. (a) PCA shows an arch shape; and both (b) CA and (c) DCA show relatively ideal configurations.

葉林樣點在軸上端，而海拔梯度中段的針闊葉混生林樣點在下端，樣點排列並沒有任何生態意義，顯示這是由於排序方法造成的拱形現象，而非數據結構本身造成。相對的，DCA 的樣點分布主要沿第一軸開展(Fig. 5c)，其排序結果較為合理。DCA 前兩軸與 CA 前兩軸樣點分布的相關係數僅 0.60，但 DCA 前兩軸與 CA 第一軸及第三軸的空間分布相關係數則高達 0.95 (Fig. 6)，顯示 CA 的鳥類群聚次要變異梯度表現在第三軸，此結果與二維梯度模擬時，在較長梯度下的結果類似。

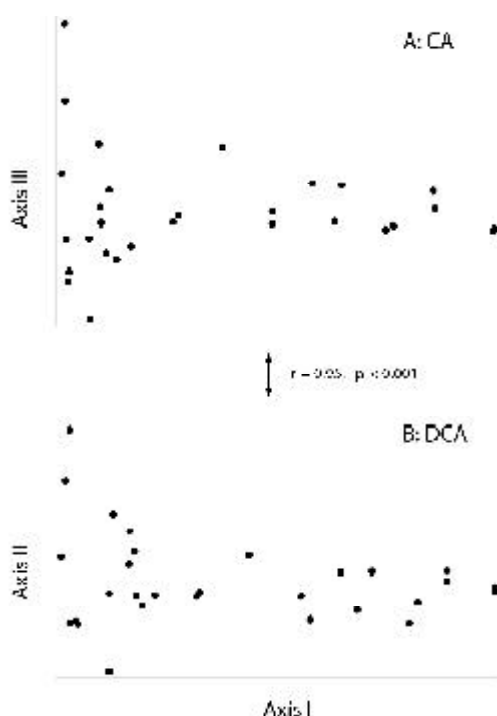
拉拉山海拔 800-1,200 m 成熟林鳥類群聚，DCA 前二軸軸長分別為 1.14 及 1.06 SD。樣點在前二軸的空間分布以 CA 與 DCA 較為類似( $r = 0.92, p < 0.001$ )，PCA 與前兩者的相似性較低，



**Fig. 5.** Ordination diagrams of Mt. Jade bird data. Both (a) PCA and (b) CA show arch shapes, and (c) DCA shows a relatively ideal configuration.

但均無拱形狀等畸變的現象。丹大山海拔2,900-3,000 m 針葉林鳥類群聚，DCA 前二軸軸長分別為1.0及0.6 SD。三種方法排序結果均無畸變現象；樣點在前二軸的空間分布亦以 CA 與 DCA 較為類似( $r = 0.84, p < 0.001$ )。

整體而言，群聚梯度愈長，PCA 及 CA 的馬蹄形或拱形效應愈明顯，樣點在 DCA 第一軸上則相對有較理想的排列。PCA 及 CA 變形的臨界梯度長度並不一定，須視資料結構而定，例如大武山鳥類群聚 DCA 第一軸軸長2.1 SD，CA 沒有拱形排列現象，但玉山鳥類群聚軸長亦為2.1 SD，卻產生明顯拱形效應；無論如何，就台灣山區鳥類群聚的排序分析而言，此一臨界梯度大致在2 SD 左右。當梯度小於2 SD，則樣點在三種排序的空間分布均沒有拱形或軸



**Fig. 6.** Ordination diagrams of Mt. Jade bird data. (a) Configuration of site points in the first and third axes of CA and (b) in the first two axes of DCA. The diagrams are very similar.

端反轉現象，但 DCA 可能在高次維產生多餘的軸。

## 討論

群聚變異梯度長度對排序正確性有決定性影響，依據梯度長度選擇適當的方法，才能得到理想的排序結果。依本研究的結果，PCA 及 CA 適合在較短的梯度下使用，DCA 則適用於長梯度。

PCA 可視為直線與平面的最小平方迴歸 (least-squares regression) 之延伸 (Pielou 1984, Digby and Kempton 1987, ter Braak 1995, Lynn and McCulloch 2000)。因為 PCA 建立在物種豐富度沿環境梯度呈線性反應的模式，故只有在極短的空間尺度或群聚變異梯度下，PCA 才適

用。值得注意的是，過去對於PCA在生物群聚排序之應用，多只討論長梯度下的馬蹄形效應(e.g., Gauch and Whittaker 1972, Gauch 1982, Pielou 1984)；本研究將梯度模型分為包含環境梯度軸端的type I model與不含軸端的type II model，結果發現馬蹄形效應只出現在type I model。在比較長的梯度之下，type II model的軸端並不會反轉，而是向兩側延展，形成鐘形分布，此乃梯度兩端的分布中心位於梯度範圍外之物種導引的結果；也就是說在任一連續環境梯度中截取一段不包含梯度端點(如山頂、林緣)的範圍進行分析時，PCA可以容許較長的梯度。另外，本研究在分析過程中，雖將type I model的梯度模擬至0.25 T，但在真實狀況下，比較小的梯度應多屬於type II model；而根據模擬梯度的結果，任一梯度長度下，type II model的PCA排序結果均較type I model理想。亦即PCA在生物群聚排序的適用性，應比過去受限於type I model馬蹄形效應的印象來得廣。

在比較長的群聚變異梯度之下，CA避免了嚴重的馬蹄形效應，但仍有拱形效應的問題。CA的拱形效應導因於數學運算過程中，豐富度沿梯度的非線性分布模式(ter Braak 1985)，不過有些學者認為此一問題與PCA的馬蹄形效應相比，並不特別嚴重，因為CA的軸端並不反轉(e.g., Gauch 1982)。CA比較特別的問題是資料結構的第二梯度可能延遲到較高的軸才顯現出來，一如本研究在二維梯度模擬及玉山成熟林鳥類群聚資料中所見。Gauch(1982)指出這是因為當第二梯度的軸長小於第一梯度的一半時，導致拱形效應的二次方畸變之特徵值大於資料結構本身第二梯度的特徵值所致。儘管CA可能有上述的問題，然而在較小的梯度下，CA的排序效果是非常理想的(Lynn and McCulloch 2000)。

DCA由CA修改而來，它的目的在修正CA的軸端壓縮以及多餘第二軸(Gauch 1982, ter Braak 1995)兩項主要缺點。DCA以降趨技術修正拱形效應投影在第二軸上的值，而拱形效應導致第一軸軸端壓縮的問題則以非線性重新刻劃的方式修正(Hill and Gauch 1980)。經過這兩

種程序，在比較長的模擬梯度之下，DCA表現的排序結果甚為理想。一些學者支持DCA的方法，例如Peet et al. (1988)認為降趨及非線性重新刻劃有助於生態意義的詮釋。但很多學者卻不贊同DCA修正的方式。例如Pielou (1984)即主張DCA針對CA缺點的修正，有矯枉過正的嫌疑，可能在不知不覺中破壞了資料訊息蘊含的生態意義。Wartenberg et al. (1987)認為拱形是樣點之間存在的距離，而非數學的人工結果，因此無須對此進行修正。Kenkel and Orlóci (1986)發現DCA在多重梯度下的表現並不好。Minchin (1987)則認為DCA會因為降趨或非線性重新刻劃，或兩者同時的影響，而造成與梯度有關的資料訊息之減損。Jackson and Somers (1991)亦發現DCA的樣點排列會受到非線性重新刻劃時任意決定的段落數(number of segments)的影響，而其結果在生態詮釋上也有很大的差異。Ter Braak (1995)認為軸端壓縮不是太嚴重的問題，因此建議避免習慣性的使用非線性重新刻劃。Legendre and Legendre (1998)則主張除了估計群聚梯度長度的特殊目的之外，根本應該避免使用DCA。

本研究的結果則發現，在比較短的模擬梯度下，DCA會在次一維上產生多餘的梯度。我們認為在比較長的梯度下，DCA理想的排序結果不容置疑，然而在較小的梯度下，因為CA的拱形效應甚為輕微，並不需要進行降趨與非線性重新刻劃的修正工作；在比較小的梯度下使用DCA，反而會嚴重扭曲資料原有的生態訊息。

在DCA的非線性重新刻劃過程中，會將變數予以標準化(standardization)，而以標準偏差取代物種高斯曲線的範圍；以此物種轉換(species turnover)的平均標準偏差作為軸的尺度(Legendre and Legendre 1998)。一個高斯曲線的起落約跨越4 SD (Fig. 1)，而因為標準化的關係，大部分物種具有此一耐受範圍。因此兩個樣點間在梯度軸上的分布若差距4 SD以上，則可預期這兩個樣點之間沒有共同種的存在(ter Braak 1995, Legendre and Legendre 1998)；若物種轉換一半則約跨越1到1.4 SD (Legendre and Legendre 1998)。Ter Braak (1995)建議以SD值作為排序

方法選擇的依據；若軸長小於2 SD，則大部分的物種豐富度反應曲線屬於線性，可以考慮使用PCA或由其衍生之RDA；若大於4 SD，則應使用CA, DCA，或由CA衍生之排序法CCA；若排序軸長約3 SD時，則PCA與DCA的樣點排序結果類似。然而需注意的是，ter Braak的建議大抵屬於理論推衍性質，而非實證結果。

由本研究的結果，我們則認為當軸長2 SD以上時，應優先使用CA；尤其若CA的結果沒有拱形時，應該避免使用DCA。而當CA有明顯拱形排列時，為判斷此為資料結構本身，或只是數學運算造成的拱形效應，應該檢視軸與相關的環境因子之間是否合理或具有生態意義，並測試及比較CA及DCA的排序結果；只有在判斷CA的拱形是數學造成的人工結果下，才使用DCA。另一方面，當軸長在2 SD以下時，CA及PCA較沒有拱形或馬蹄形效應的顧慮，因此均可使用。CA與PCA各有其優缺點，CA同時對物種及樣點排序，而PCA則僅能對樣點作排序；但是PCA在樣點與環境的雙疊圖(biplot)上提供比CA更多的定量資訊(ter Braak and Prentice 1988, ter Braak 1995)，並且PCA類似線性迴歸，排序軸蘊含的訊息容易被了解。至於CCA及RDA，由於其分別為CA及PCA的直接梯度分析形式，選用原則可遵循上述之準據。

在國內，研究者在生物群聚梯度分析上，明顯過於偏好使用DCA，這可能是對群聚變異梯度長度在排序方法上的限制了解不夠所致。很多研究者並未注意梯度長度與排序方法適用性之間的關係；在使用DCA的文獻中，有許多分析結果，或第一軸軸長即已小於2 SD，或選用多個軸，然其選用的高次維軸長過小(e.g., Huang 1994, Chung 1997)，可能係多餘的梯度。建議往後的研究者應該視群聚變異梯度長度與資料結構，選擇適當的排序方法；切勿習慣性的使用單一排序法，以避免不適用時產生錯誤的結果。

## 結論

每一排序方法均有其適用的梯度長度，排序方法的選擇應該視群聚變異梯度長度與資料結構而定。PCA及CA適合在較短的梯度長度下使用，DCA則適用於較長的梯度。DCA運算結果的軸長可作為群聚梯度長度判斷的參考。當梯度軸長在2 SD以上，且CA的樣點分布因數學運算而有明顯拱形排列時，可以考慮使用DCA；但若CA沒有拱形效應產生時，則以使用CA較適當。軸長在2 SD以下時，DCA的運算結果可能在高次維產生多餘的梯度軸，相對的，在此較短的梯度長度下，CA及PCA則沒有拱形或馬蹄形效應的顧慮，因此以使用CA及PCA較佳。群聚變異梯度長度影響排序的正確性，排序方法的選擇應考慮生物群聚之梯度長度，切忌習慣性的使用單一排序法於所有尺度的群聚生態學研究。

## 謝誌

本研究感謝方韻如小姐允用其野外資料，陳一菁小姐在內容上提供許多寶貴意見。我們同時感謝兩位審查委員之寶貴意見。

## 引用文獻

- Austin MP. 1985.** Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Ann Rev Ecol Syst* 16:39-61.
- Chung CC. 1997.** The variation of foliage-height profiles in the succession of *Machilus-Castanopsis* natural forest of north western Taiwan [master's dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 40 p. [in Chinese with English summary].
- Digby PGN, Kempton RA. 1987.** Multivariate analysis of ecological communities. New York: Chapman & Hall. 206 p.
- Douglas ME, Endler JA. 1982.** Quantitative matrix comparisons in ecological and evolutionary investigations. *J Theor Biol* 99:777-95.
- Fang YJ. 1996.** The relationship between forest structure and bird community: a case study on

the influence of the timber stand improvement program in mid-elevation area, northern Taiwan [master's dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 70 p. [in Chinese with English summary].

**Gauch HG, Whittaker RH. 1972.** Comparison of ordination techniques. *Ecology* 53:868-75.

**Gauch HG. 1982.** Multivariate analysis in community ecology. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. 298 p.

**Hill MO, Gauch HG. 1980.** Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.

**Huang CS. 1994.** Studies on the forest dynamics and population structure of the *Kawakamii* fir forest in the northern slope of Hsueh-Shan [master's dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 89 p. [in Chinese with English summary].

**Jackson DA, Somers KM. 1991.** Putting things in order: the ups and downs of detrended correspondence analysis. *AmNat* 137:704-12.

**Kenkel NC, Orlóci L. 1986.** Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results. *Ecology* 67: 919-28.

**Krebs CJ. 1999.** Ecological methodology. Menlo Park, CA: Addison-Wesley Educational Publishers. 620 p.

**Lee CK. 1995.** A comparison of bird communities between conifer plantation and natural broadleaf forest [master's dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 68 p. [in Chinese with English summary].

**Legendre P, Legendre L. 1998.** Numerical ecology. 2<sup>nd</sup> English ed. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science BV. 853 p.

**Lynn HS, McCulloch CE. 2000.** Using principal component analysis and correspondence analysis for estimation in latent variable models. *J Am Stat Assoc* 95:561-72.

**McCune B, Mefford MJ. 1999.** PC-ORD. multi-

variate analysis of ecological data, version 4. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design. 237 p.

**Minchin PR. 1987.** An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69:89-107.

**Peet PK, Knox RG, Cas e JS, Allen RB. 1988.** Putting things in order: the advantages of detrended correspondence analysis. *Am Nat* 131:924-34.

**Pielou EC. 1984.** The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. New York: Wiley. 263 p.

**Shiu HJ. 1995.** The relationships between avian community structure and environmental factors in mature forests of mid-elevation mountain areas in Taiwan [master's dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 98 p. [in Chinese with English summary].

**Su HJ. 1987.** Studies on the multivariate analysis in vegetation ecology III: detrended correspondence analysis and related ordination techniques. *Q J Chin For* 20(3):45-68. [in Chinese with English summary].

**ter Braak CJF. 1985.** Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41:859-73.

**ter Braak CJF. 1986.** Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-79.

**ter Braak CJF. 1995.** Ordination. In: Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR, editors. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. p 91-173.

**ter Braak CJF, Prentice IC. 1988.** A theory of gradient analysis. *Adv Ecol Res* 18:271-317.

**Wartenberg D, Ferson S, Rohlf FJ. 1987.** Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *AmNat* 129:434-48.

