

どのような空間分布の個体群に対してでも 適用できる間隔法利用密度推定法*

まえがき

植物（または動物）の個体間隔、または標本点 (sample point) から個体までの距離を測定することによって、個体の分布状態その他を調べようとするいわゆる間隔法 (spacing method, distance method) は、その方法が容易で比較的労力を要しないという利点を持つ上に、従来の方角区法 (quadrat method) などの持つ欠点（特に方角区の大きさによって得られる結果が異なるという点）の一部をも補うものとして、最近にわかに生態学者の注目をひくようになった（たとえば DICE 1952, COTTAM & CURTIS 1949, 1953 など）。特に 1954 年に MOORE, 森下, HOPKINS & SKELLAM, CLARK & EVANS によって、個体がランダム分布をする場合の理論式が、それぞれ独立に見出されて以後は、これを利用した新しい理論的発展が続々と行なわれるようになった。たとえば分角法 (angle method) (MORISITA 1954, CLARK & EVANS 1954), 順位法 (order method, n -th neighbour method) (MORISITA 1954, THOMPSON 1956), または集団法 (grouping method) とでも名づけるべきもの (森下 1955, CLARK 1955 a, b) などがこれである。

しかし分布調査の中でも最も重要な問題の一つである個体群密度や 1 個体当りの平均面積の推定という点になると、間隔法の理論は個体分布が正六角形分布、正方形分布などの特殊な場合か、もしくは個体分布が at random の場合だけが考察されているにすぎない。このことは、非ランダム分布（特に集中分布）の型式としてありとあらゆる雑多な場合が考えられるため、これらを統一的に一つの型式の下で取り扱うことは極めて困難であり、見方によってはほとんど不可能に近いという感じを与えられるからでもあろう。そしてこの困難に対しては、今日に至るまで打開のいとぐちさえも見出されておらず、不規則な

非ランダム分布をする生物の密度推定の場合にも、間隔法を用いるときは単にランダム分布の理論式を強いて代用しているにすぎない現状である（たとえば COTTAM & CURTIS 1956）。

しかし私がここで述べようとする方法は、個体分布がどのような状態であっても、おそらくほとんどそのすべての場合に適用できると考えられる方法である。この方法は、完全に理論化されているとはまだいえないけれども、実用的には標本点の数を多くとることによって、かなりの正確さをもって密度推定の目的を達することができると思う。したがって、理論的には不備な点をかなり含むけれども、とりあえず一応この方法の概要をここに発表することにし、考察の不十分さや、これに伴って起こりうる推定の偏りの問題については、後日稿をあらためて補うことにしたいと思う。

本篇に記す方法の数学理論については、京都府立鴨沂高校三戸博氏の懇切な批判と一方ならぬ助力を受けた。基本的な考え方はさておき、不偏推定量の計算やその分散の計算は、同氏の援助なくしては行ないえなかったものである。その他、同氏の批判によって誤りを訂正しえた点も少なくない。ここに同氏に対して心からの感謝を捧げる。なお九大生物教室の本村貴美子、小野勇一両氏は、本篇の実例に用いた一様分布、正方六角形分布についてそれぞれ測定と計算の労をとって頂いた。ここに厚く御礼を申上げる。

基礎理論

順序としてまず平面上に個体が at random に分布している場合の諸方法を取り上げ、次いで他の分布様式の場合についての数学的な基礎理論を述べることにする。

1. ランダム分布の場合

a) 最短距離法 (Shortest distance method)¹⁾

平面上に個体が at random に分布している場合、その平面上に at random に標本点 (sample point) を設置し、各標本点とそれに最も近い個体との間の距離を測定する。いま、その距離を r とすれば、 r の確率密度は

$$f(r) = 2mre^{-mr^2} \quad (1)$$

ただし、 m は面積 π 内に入る平均個体数（すなわち単位面積当りの平均個体数

を ρ とすれば, $m = \pi\rho$ (MORISITA 1954)。

(1) より

$$E(r^2) = \frac{1}{m}. \quad (2)$$

ただし標本点数を N とした場合, m の不偏推定量を \hat{m} とすれば

$$\hat{m} = \frac{N-1}{\sum_{i=1}^N r_i^2} \quad (3)$$

(MOORE 1954)。すなわち, 各標本点で得られた r^2 の合計値の逆数に $(N-1)$ を乗ずれば m の推定値が得られる。この場合 \hat{m} の分散は

$$\sigma^2 \hat{m} = \frac{m^2}{N-2} \quad (4)$$

である (MOORE 1954, および後述順位法の項参照)。

b) 分角法 (Angle method)

もし標本点を中心として周囲をいくつかの等分角に分かち, 標本点からそれぞれの分角内での最近接個体までの距離をはかり, これを r とすれば, m の不偏推定量 \hat{m} については

$$\hat{m} = k \frac{kN-1}{\sum_{i=1}^{kN} r_i^2} \quad (\text{ただし } k = \text{分角数}) \quad (5)$$

$$\sigma^2 \hat{m} = \frac{m^2}{kN-2} \quad (6)$$

これは最短距離法での m および \hat{m} の代わりに $\frac{m}{k}$, $\frac{\hat{m}}{k}$ とおき, N の代わりに kN とおいた場合である。 m の代わりに $\frac{m}{k}$ とおく理由は, 各分角内では標本点を中心とする半径 1 の円内に入る平均個体数は $\frac{m}{k}$ となるためであり, N の代わりに kN とおくのは, r の測定数が N 個の標本点については kN となるからである。

c) 順位法 (Order method)

標本点から 2 または 3, 4, ..., n 番目に近い個体までの距離をはかる方法であり, 最短距離法は $n=1$ の場合に当る。順位法での r の確率密度は

$$f(r) = \frac{2}{(n-1)!} m^n r^{2n-1} e^{-m r^2} \quad (7)$$

したがって

$$E(r^2) = \frac{n}{m} \quad (8)$$

(MORISITA 1954)。

ただしこの場合、 N 個の標本点からの r^2 の平均値の逆数に n を乗じた値については、 $\sum_{i=1}^N r_i^2$ は $\Gamma(nN, m)$ に従うから、 $r^2 = x$ とおけば、

$$E\left(\frac{nN}{\sum_{i=1}^N r_i^2}\right) = nN \int_0^{\infty} \frac{m^{nN}}{(nN-1)!} \cdot \frac{1}{x} \cdot x^{nN-1} e^{-mx} dx = \frac{nN}{nN-1} m \quad (9)$$

となつて、 $\frac{nN}{\sum_{i=1}^N r_i^2}$ は m の不偏推定量とはならない。

いま

$$\hat{m} = \frac{nN-1}{\sum_{i=1}^N r_i^2} \quad (10)$$

とおけば、

$$E(\hat{m}) = E\left(\frac{nN-1}{\sum_{i=1}^N r_i^2}\right) = (nN-1)E\left(\frac{1}{\sum_{i=1}^N r_i^2}\right) = m \quad (11)$$

となり、 \hat{m} は m の不偏推定量であることがわかる。

すなわち順位法による m の推定には、最短距離法 (3) での $N-1$ の代わりに $nN-1$ とおけばよいことになる。この場合の \hat{m} の分散は、

$$\begin{aligned} E\left(\frac{1}{\left(\sum_{i=1}^N r_i^2\right)^2}\right) &= \int_0^{\infty} \frac{m^{nN}}{(nN-1)!} \cdot \frac{1}{x^2} \cdot x^{nN-1} \cdot e^{-mx} dx \\ &= \frac{m^2}{(nN-1)(nN-2)} \end{aligned} \quad (12)$$

であるから

$$E((\hat{m})^2) = E\left(\frac{(nN-1)^2}{\left(\sum_{i=1}^N r_i^2\right)^2}\right) = \frac{nN-1}{nN-2} m^2 \quad (13)$$

したがって

$$\sigma^2_{\hat{m}} = E((\hat{m})^2) - E^2(\hat{m}) = \frac{m^2}{nN-2} \quad (14)$$

d) 分角順位法 (Angle-order method)²⁾

分角法と順位法とを併用したもの。k 個の分角内でそれぞれ n 番目の個体までの距離をはかるとすれば、m の不偏推定量 \hat{m} は (5) の場合にのべたのと同様な理由で

$$\hat{m} = \frac{nkN-1}{\sum_{i=1}^{kN} r_i^2} k \quad (15)$$

$$\sigma^2_{\hat{m}} = \frac{m^2}{nkN-2} \quad (16)$$

以上、個体分布が at random の場合の密度推定法としての a)~d) までの方法のうち、最も推定の精度のよいものは、各方法での $\sigma^2_{\hat{m}}$ を相互に比較すれば直ちに判るように、最後にあげた分角順位法である³⁾。この場合には k および n を大きくすればするだけ $\sigma^2_{\hat{m}}$ は小となるから推定の精度はよくなる。しかし野外で実際の調査を行なう場合には、k=4, n=3~4 がおそらく最も能率のよい方法であろう。

2. 集中分布 (Aggregated distribution) の場合

自然状態で、ある程度以上の広さの地域をとれば、その地域内の生物個体は多かれ少なかれ集中分布の傾向を示す場合が、むしろ普通であろう。

さて集中分布とは、一般的にいえば、ある空間内の部分によって個体の分布密度が異なり、高密度の場所と低密度の場所が偶然に起こり得る範囲をこえてともに存在する状態であるといえるであろう。

さて、面積 A なる平面上に T 個の個体が不規則に部分的な集団をつくって分布しているとする。いまこの T 個の個体を多くの小個体群に分かつことを考える。この場合それぞれの小個体群の占める面積内では、個体間に分布の集中性がもはや認められない程度の小個体群にまで、全体を分かつことは理論的には可能であろう。この場合これら小個体群同士の間では、密度は必ずしも同一ではないことはもちろんである。

このように分割されてつくられた小個体群の数を δ 、それぞれの小個体群をつくる個体数を T_i ($i=1, 2, 3, \dots, \delta$)、それぞれの個体群の占める面積を A_i 、個体群の密度 (単位面積当りの個体数) を $\frac{m_i}{\pi}$ とする。すると

$$m_i = \pi \frac{T_i}{A_i}, \quad T = \sum_{i=1}^{\delta} T_i, \quad A = \sum_{i=1}^{\delta} A_i$$

等の関係が成り立つ。

A 全体を通じての平均密度を $\frac{m}{\pi}$ とすれば

$$\frac{m}{\pi} = \frac{T}{A} = \frac{1}{A} \sum_{i=1}^{\delta} \frac{m_i}{\pi} A_i \quad (17)$$

ここで面積 A_i 内の個体分布の状態を考えてみよう。 A_i は、その内部にもはや分布の集中性が認められなくなるまで分解された小面積であるから、 A_i 内の個体分布は at random か、もしくは多少なりとも一様的⁴⁾かのどちらかである。したがって、この2つの場合のそれぞれについて別々に考察してみよう。

a) 小個体群の占める面積 A_i 内の個体分布が at random の場合

いま、全体の面積 A の中に、at random に標本点を設置するものとする。すると標本点の1つについていえば、これが A_i 内に入る確率は $\frac{A_i}{A}$ である。ところで A_i 内の個体分布は at random であるから、 A_i 内の標本点と、これに n 番目に近い個体との間の距離 r の確率密度は、それぞれの A_i については、(7) から直ちに

$$f(r) = \frac{2}{(n-1)!} m_i^n r^{2n-1} e^{-m_i r^2} \quad (18)$$

ここで $\frac{1}{r^2}$ なる量を取り扱ってみる。すべての A_i を通じての (A 全体での) $\frac{1}{r^2}$ の平均値は

$$\begin{aligned} E\left(\frac{1}{r^2}\right) &= \int_0^{\infty} \frac{1}{r^2} \left[\sum_{i=1}^{\delta} \frac{A_i}{A} \frac{2}{(n-1)!} m_i^n r^{2n-1} \cdot e^{-m_i r^2} \right] dr \\ &= \frac{1}{A(n-1)} \sum_{i=1}^{\delta} A_i m_i = \frac{m}{n-1} \end{aligned} \quad (19)$$

$\frac{1}{r^2}$ の分散は

$$\begin{aligned} \sigma_{1/r^2}^2 &= E\left(\frac{1}{r^4}\right) - E^2\left(\frac{1}{r^2}\right) \\ &= \frac{1}{A(n-1)(n-2)} \sum_{i=1}^{\delta} A_i m_i^2 - \frac{m^2}{(n-1)^2} \end{aligned} \quad (20)$$

A 内の標本点の数を N とし、

$$\hat{m} = \frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{1}{r_j^2} \quad (21)$$

とおけば、

$$\begin{aligned} E(\hat{m}) &= E\left(\frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{1}{r_j^2}\right) = \frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^N E\left(\frac{1}{r_j^2}\right) \\ &= \frac{n-1}{N} N \frac{m}{n-1} = m \end{aligned} \quad (22)$$

となるから、 \hat{m} は m の不偏推定量である。

\hat{m} の分散は

$$\begin{aligned} \sigma^2 \hat{m} &= \frac{(n-1)^2}{N^2} \sum_{j=1}^N \sigma_{1/r_j}^2 \\ &= \frac{1}{N} \left\{ \frac{1}{A} \left(1 + \frac{1}{n-2}\right) \sum_{i=1}^{\hat{a}} A_i m_i^2 - m^2 \right\} \end{aligned} \quad (23)$$

(21) の示すところは、個体分布が全体としてどのような集中状態を示しているても、小さく分割された小面積内の個体分布がそれぞれ *at random* でありさえすれば、各部分の密度のちがいを顧慮することなく全体に *at random* に標本点を設置し、 n 番目の個体までの距離 r を測定し $\frac{1}{r^2}$ を求めた後、ただ機械的にこれを合計して $\frac{n-1}{N}$ 倍すれば、 m の推定値が得られるということである。個体分布の型は A_i と m_i の組み合わせいかんによってどのようにでも変化するであろうけれども、(21) は A_i 、 m_i のどちらをもはや含まないから、(21) による推定はどのような集中的な分布型を示す個体群に対してでも、また A_i 、 m_i がわからなくても (A_i 内の個体分布が *at random* であるという条件が満足されるかぎり) 適用可能であるということになる。すなわち分布状態が未知の個体群の密度推定には (21) ははなはだ好都合であり、また有効である。 A 全体の個体数の推定値 \hat{T} はもちろん

$$\hat{T} = \frac{\hat{m}}{\pi} A \quad (24)$$

として得られる。なお 1 個体当りの平均面積の推定値を \hat{M} とすれば

$$\hat{M} = \frac{\pi}{\hat{m}} \quad (25)$$

である。

上記の方法よりもさらに精度のよい推定法はランダム分布の場合と同様に、分角法を併用することである。この場合には次の2通りの推定法が可能である。

(i) 各分角ごとに $\frac{1}{r^2}$ を計算する方法

この方法による m の推定量を \hat{m}_1 とし、分角数を k とすれば、(21) の \hat{m} の代わりに $\frac{\hat{m}_1}{k}$ 、 N の代わりに kN とおくことによって \hat{m}_1 を求めることができる。すなわち

$$\hat{m}_1 = k \frac{n-1}{kN} \sum_{j=1}^{kN} \frac{1}{r^2_j} = \frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^{kN} \frac{1}{r^2_j} \quad (26)$$

$$\sigma^2 \hat{m}_1 = \frac{1}{kN} \left\{ \frac{1}{A} \left(1 + \frac{1}{n-2} \right) \sum_{i=1}^{\hat{\sigma}} A_i m_i^2 - m^2 \right\} \quad (27)$$

(ii) 各標本点ごとに $\sum_{j=1}^k r_j^2$ をまず求める方法

各標本点での r^2 の平均値を ω とすれば

$$\omega = \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k r_j^2 \quad (28)$$

A_i 内の個体分布が at random なら ω は $\Gamma(kn, m_i)$ に従うから

$$E\left(\frac{1}{\omega}\right) = \sum_{i=1}^{\hat{\sigma}} \frac{A_i}{A} \frac{1}{(nk-1)!} m_i^{nk} \int_0^{\infty} \omega^{nk-2} \cdot e^{-m_i \omega} d\omega = \frac{m}{nk-1} \quad (29)$$

$$\sigma^2_{1/\omega} = \frac{1}{A(nk-1)(nk-2)} \sum_{i=1}^{\hat{\sigma}} A_i m_i^2 - \frac{m^2}{(nk-1)^2} \quad (30)$$

この方法による m の推定量を \hat{m}_2 とすれば

$$\hat{m}_2 = \frac{nk-1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{\omega_i} = \frac{nk-1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{k}{\sum_{j=1}^k r_{ij}^2} \quad (31)$$

$$\sigma^2 \hat{m}_2 = \frac{1}{N} \left\{ \frac{1}{A} \left(1 + \frac{1}{nk-2} \right) \sum_{i=1}^{\hat{\sigma}} A_i m_i^2 - m^2 \right\} \quad (32)$$

上記 (i), (ii) の方法のちがいは、(i) はいわば各分角ごとにその分角内の密度を別々に計算し、全標本点を通じての分角内密度の平均値によって全体の密度を推定する方法と考えられるのに対し、(ii) は、各標本点を中心とする周囲の平均密度をまず計算し、その値の全標本点を通じての平均値によって全体の密度を推定する方法であるといえる。もし標本点が集団の縁辺部に位置したり、または1分角内に入る程度の小集団が存在する場合、すなわち、1標本点の各分

角間に密度の有意な差が存在する場合は(i)の方法が適当である。一般的にどちらが精度がよいかは、 $(\sigma^2 \hat{m}_1 - \sigma^2 \hat{m}_2)$ が 0 より大であるか小であるかによってきまる。

(27), (32) より

$$\frac{1}{A} \frac{\sum_{i=1}^{\delta} A_i m_i^2}{m^2} < \frac{(n-2)(nk-2)}{n^2k - 2n(k+1) + 2}$$

の場合は $\sigma^2 \hat{m}_1 > \sigma^2 \hat{m}_2$ となり, (ii) のほうが精度がよいことになる。(ただし $n \geq 3, k \geq 2$) 個体分布が全体として全く at random であるなら, $n \geq 3, k \geq 2$ では (ii) のほうが精度がよい。

上記の方法はどのような分布の集中型に対してでも適用できると述べたが, これは A_i 内の個体分布が at random であるという条件のもとにのみいえることである。しかし生物の分布には, 集団は形成してもその集団内部では個体分布は比較的一様である場合がしばしば見られる。したがって, このような場合をも含めた一般的密度推定法としては上記 \hat{m}_1 または \hat{m}_2 だけによる方法では不十分である。この点について次に考察してみよう。

b) 小個体群 A_i 内の個体分布が一様な場合にも用い得られる方法

この場合には, いままで述べたような方法で m の不偏推定量を求めることは, いまのところ困難である。そこで比較的偏りの少ないと思われる推定量でさし当り満足しなければならない。

さて A_i 内の個体分布が at random でなく, 多少なりとも一様であるならば, 各標本点についての k 個の r の値の分散は, at random の場合に比べて小となるであろう⁵⁾。なぜなら個体分布が一様な場合は r の値のとり得る範囲は, at random の場合よりはるかに小さくなるからである。したがって, m が同じなら規則的な分布での $\sum_{j=1}^k r_j^2$ は at random な分布の $\sum_{j=1}^k r_j^2$ の値よりも小となる。同様に $\sum_{j=1}^k \frac{1}{r_j^2}$ の値も分布が規則的な場合のほうが at random の場合よりも小となる。そこで A_i 内の個体分布が一様ななら

$$\hat{m}_1 = \frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^{kN} \frac{1}{r_j^2} = \frac{n-1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^k \frac{1}{r_{ij}^2}$$

から得られる \hat{m}_1 の値は m よりも小となり, また (31) の

$$\hat{m}_2 = \frac{nk-1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{k}{\sum_{j=1}^k r_{ij}^2}$$

から得られる \hat{m}_2 の値は m より大となるであろう。すなわち A_i 内の個体分布が規則的なら

$$\hat{m}_1 < m < \hat{m}_2$$

なる関係が成立する。したがって

$$\hat{m}_0 = \frac{a\hat{m}_1 + b\hat{m}_2}{a + b} \quad (33)$$

なる \hat{m}_0 によって m を推定することが可能である。ただし、この場合問題となるのは a, b の値である。これらの値は現在のところ理論的に定めることができないが、後述の正六角形分布 ($n=3, k=4$) の実測値では $a=b=1$ とおくことによって、非常によい推定値が得られたことから、分布の規則性がさらに少ない (at random の分布に近い) 他の一般の分布の場合にこの値を用いても、 $n \geq 3, k \geq 4$ なら著しい推定の偏りはないものと考えられる。すなわち

$$\hat{m}_0 = \frac{\hat{m}_1 + \hat{m}_2}{2} \quad (34)$$

によって m を推定しても実用的には差支えないであろう。

さて (34) の \hat{m}_0 によって A_i 内の個体分布が一様な場合の推定量としたが、 \hat{m}_0 は A_i 内の個体分布が at random であってももちろんそのまま使用できるし、また m_i が i によって異なる場合にも用い得られるから、全体の分布が at random もしくは一様な場合にもそのまま利用できる。すなわち個体群の集団の状態、もしくは集団内の分布状態についての知識があらかじめ全然与えられていなくても、どのような分布に対しても機械的に適用して密度の推定を行なうことができる。ただし $\hat{m}_1 > \hat{m}_2$ の場合は、標本点は同じでも分角によって密度の差が存在する場合であるから、 \hat{m}_0 の代わりに各分角毎の $\frac{1}{r^2}$ を基にした計算法である \hat{m}_1 の値を m の推定値として用いるべきである。

3. n の大きさに対する制限

上記の \hat{m}_0 もしくは \hat{m}_1 による密度推定法は、(21), (26) から直ちにわかるように $n=1$ の場合には適用できない。また (23), (27) からわかるように、 $n=2$ の場合も \hat{m}, \hat{m}_1 の分散は無限大となるから、これを用いるのは不適當である。したがって、 \hat{m}_0 または \hat{m}_1 による密度推定は、 $n=3$ 、すなわち各分角内で標本点より第3番目かもしくはそれ以上離れた個体までの距離の測定によって、密度推定を行なわなければならない。

4. 標本点を規則的に設置する方法

今まで述べた方法は、すべて標本点を at random に設置するものとしての理論的考察にもとづいている。しかし、野外において標本点を全く at random に設置することは、あらかじめ何らかの方法によって（たとえば乱散表を用いて）定めた「at random の位置」を見出さなければならないため、はなはだ多くの労力を要することになる。したがって今まで行なわれた実際の野外調査では、あらかじめ位置の選定を行なうことなく、一つの調査場所からある程度の距離を歩んだ後に、あらためてその付近の任意の場所を次の調査場所として選定するという方法をとっている場合が多いであろう。このようにして行なわれた場所の選定は、at random というよりは、知らず知らずのうちに、やや規則的な場所選定になる傾向を生ずるであろう。したがって、標本点を規則的に設置した場合の密度推定の問題を考察するのは、調査実施上の便宜からいっても必要であると思われる。

さて面積 A 内に規則的に標本点を設置した場合、もし A_i 内の個体分布が at random でありさえすれば、(26), (31) によって m を推定しても著しい偏りはないであろう。なぜならば、標本点どうしの間は一定の位置関係によって結ばれているけれども、 A_i 内のどの一つの標本点をとっても、その標本点とその周囲の個体との間の位置関係はすべて偶然的なものにすぎず、その点では at random に標本点を設置した場合と同じ関係となるし、しかも N を大きくすることによって、どんな小さな正数 ϵ に対してでも

$$\text{Pr.} \left\{ \left| \frac{N_i}{N} - \frac{A_i}{A} \right| > \epsilon \right\} \rightarrow 0$$

とすることができるからである。もし $\frac{N_i}{N} = \frac{A_i}{A}$ なら、標本点配列が規則的であっても (26), (31) によって求めた \hat{m}_1, \hat{m}_2 が m の不偏推定量になることは容易に証明される。

ここで注意してよいことは、特定の A_i 内に入る標本点数 N_i の分散の問題である。もし標本点を at random に設置するとすれば、sampling をくりかえした場合の N_i の確率分布は $p = \frac{A_i}{A}$ の二項分布に従い、その分散は Npq ($q = 1 - p$) となるから、 $\frac{A_i}{A}$ が小の場合は、分散は平均値に近い値となる。これに対して規則的標本点配列の場合の N_i の確率分布は、これら標本点群に対し

て面積 A_i なる枠を使用して random sampling を行なった場合の枠内個体数の確率分布と同じであるから、その分散は平均値よりはるかに小となるであろう⁶⁾。一般の不規則な集中分布では、 $\frac{A_i}{A}$ はかなり小さい値をとる場合が多いと考えられるから、標本点設置は at random に行なうよりは規則的配列にするほうが A_i 内分散が小となり、したがって少なくとも $E\left(\frac{N_i}{N}\right) \doteq \frac{A_i}{A}$ ならば、 A 全体としても密度推定の精度はむしろよくなるのではないかと考えられる。なお、 $\frac{N_i}{N} = \frac{A_i}{A}$ の場合は明らかに規則的配列法のほうが at random 配列法よりも一般に精度がよいことが証明される。

規則的標本点配列法で最も問題になるのは、 A_i 内の個体分布が at random でなく一様な場合である。その最も極端な場合として、もし個体分布が標本点と全く同じ規則的配列をする時は、標本点と個体との間には常に同じ関係位置が保たれるであろうから、今まで述べた \hat{m}_0 による密度推定法は用いることができない。なお個体間間隔が一定の場合、これと標本点間間隔の比が整数であり、かつ両者の配列の方向が平行である場合にも、標本点と個体間の関係位置は一定となって、 \hat{m}_0 による推定法は用いることができなくなる。しかし一般の植物分布などでは、たとえ一様分布をなす場合でも、上記のような規則分布になる場合は人工林を除いては稀であり、またたとえそのような規則分布の植生を対象とする場合でも、標本点間の距離や配列の方向などが上記の条件を満足する場合は、これらを作為的にそのようにあらかじめ定めないうち、普通には起こり難いことであろうから、数学的にはいろいろ問題を含むにしても、実用的には少なくとも $n \geq 3$, $k \geq 4$ の場合、規則的標本点配列によって起こる推定の偏りは、さほど著しいものではないものとする。後に述べる事例において、集団内個体分布がかなり一様な場合に、規則的標本点配列によって行なった密度推定も、かなり満足すべき成果をあげている。

なお上記の問題点を除くための一つの方法として、調査地域をまず多くの等面積のプロットに分ち、各プロットの中で1またはそれ以上の標本点を at random に設置する方法が考えられる⁷⁾。これならば調査地域全体に at random に標本点を配置する場合に起こり得るような、1小部分にある程度多数の標本点が集合する可能性を取り除くことができ、しかも A_i 内の個体と各標本点との関係位置はたとえ個体分布が規則的でも一定にならないですむから、標本点全体の分布はかなり規則的にはなるけれども、推定の偏りを小さくすることが

できよう。しかし各小集団内個体分布の規則性が比較的小さければ、標本点設置の容易さの点からみて、規則的標本点配列法の方がより実用に適するのではないかと思われる。

密度推定の実施方法

今まで述べたとおり、 \hat{m}_0 ($\hat{m}_1 < \hat{m}_2$ の場合)、または \hat{m}_1 ($\hat{m}_1 > \hat{m}_2$ の場合) による密度推定法は、対象とする生物個体の空間分布が、at random、集中的または一様ないずれの場合についても適用できる。すなわち個体の分布状態いかにかわらず、同一方法によって密度推定を行ないうる。したがって、個体分布の状態が全然未知の個体群に対してでも、一定の順序で機械的に調査計算を行なうことによって平均密度の推定値を求め得るわけである。その順序は次に述べるとおりである。

1. 調査地域全体にわたって、at random または規則的に、 N 個の地点を標本点としてきめる。あるいは全地域を多くの等しい大きさのプロットに分ち、標本点を各プロットに等分し、各プロット内での標本点の位置は at random にきめる。

2. 各標本点を中心として、周囲を k 個の等分角に分かつ。実際的には $k=4$ とし、標本点を中心に綱または棒を直角に交叉させるのが、最も実施容易な方法であらう。

3. 各分角内で、標本点に最も近い個体から数えて第 n 番目の個体を見出し、その個体と標本点との間の距離 (r) を測定する。ただし、 $n \geq 3$ でなければならない。 $k=4$ なら、 $n=3 \sim 4$ が作業の容易さから見て適当であらう。もちろん n はできれば大きくとるにこしたことはない。

4. 各標本点から得た k 個の r の測定値より、それぞれ $\frac{1}{r^2}$ を計算し、各標本点ごとに $\frac{1}{r^2}$ を合計し、さらにこれを全標本点について合計する。

5. 4 で得た全標本点の $\frac{1}{r^2}$ の合計値に $\frac{n-1}{N}$ を乗じ、その値を \hat{m}_1 とする。

6. 標本点ごとに、 k 個の r^2 の値をまず合計し、その合計値の逆数を求め、これを全標本点について合計する。

7. 6 で得た全標本点の合計値に $\frac{k(nk-1)}{N}$ を乗じ、その値を \hat{m}_2 とする。

8. 5で求めた \hat{m}_1 と7で求めた \hat{m}_2 を比較し、 $\hat{m}_1 < \hat{m}_2$ の時は

$$\hat{m}_0 = \frac{\hat{m}_1 + \hat{m}_2}{2}$$

を求め、次に $\frac{\hat{m}_0}{\pi}$ を計算すれば、 $\frac{\hat{m}_0}{\pi}$ は単位面積当りの平均個体数の推定値である。調査地域の全個体数はこれに調査地域の面積を乗ずればよい。

なお $\hat{m}_1 > \hat{m}_2$ の場合は、 $\frac{\hat{m}_0}{\pi}$ の代わりに $\frac{\hat{m}_1}{\pi}$ が単位面積当りの平均個体数の推定値となる。

種々の人工的分布に対する適用例

1. 全く規則的な分布

全く規則的な分布として、各個体が正六角形の各頂点と中心に位置する分布をあげることができる。このような正六角形分布をする個体のうち、隣接4個体（個体間間隔4cm）によってつくられる菱形の中に96の標本点をほぼ一様に設置し、 $k=4$ とし、各標本点について4個の分角を区切る2本の軸を 0° 、 15° 、 30° 、 45° 、 60° 、 75° と回転させ、それぞれの場合について各分角内の $n=3$ の距離を測定した結果は、表1のAに示すとおりである。この結果では \hat{m}_0 (m の推定値) と m の差は m の 0.1% より小である。

2. かなり一様な分布

$50 \times 70 \text{ cm}^2$ の方眼紙上に1602個の個体を示す点をかなり一様に分布するように打った。どの程度に一様かを知るため、慣用にしがって、全面積を 1 cm^2 および 4 cm^2 の区画に分ち、各区画内の個体数出現頻度をポアソン分布と比較した結果を表2に示す。

この分布の(分散)/(平均値)は、 1 cm^2 区画では0.594、 4 cm^2 区画では0.401。すなわち、かなり一様な分布であることがわかる。

さて、この分布図の上に乱数表を使用して at random に標本点を設置し、 $n=3$ 、 $k=4$ として測定を行なったが、標本点のうち、方眼紙の縁辺までの距離がその分角の第3番目の個体までの距離よりも近い分角を持つ標本点を除き、残りの188標本点についての測定結果を表1, Bに示した。これによれば、実際の密度と推定密度の差は、実際の密度の1.8%にすぎない。

表1 間隔法利用による密度推定の結果 ($n=3, k=4$)
 m =面積 π 当り平均個体数. $\hat{m}_0=m$ の推定値

分 布	標本点数	\hat{m}_1	\hat{m}_2	推 定 値 \hat{m}_0 総個体数	実 測 値 m 総個体数		
A 規則的正六角形分布	96*	0.19924	0.25408	0.22666 —	0.22672 —		
B 一 様 分 布	188	0.01271	0.01553	0.01412 1,573	0.01438 1,602		
C 集中分布 (図1)	C ₁ **	I	36	0.14695	0.16923	0.15909 1,701	} 0.16406 1,755
		II	36	0.16031	0.17493	0.16762 1,793	
		III	56	0.15065	0.17122	0.16094 1,721	
	I + II + III		128	0.15214	0.17153	0.16184 1,731	
	C ₂ ***	I'	21	0.15361	0.17634	0.16499 1,765	} 0.16406 1,755
		II'	21	0.16477	0.18055	0.17266 1,847	
I' + II' + III		98	0.15432	0.17418	0.16425 1,757		

* 測定は、各標本点に関して6方向にくりかえした。

** 標本点群、I、II、IIIならびにI + II + III (図2) のそれぞれを用いての計算。

*** 調査域の縁辺部に位置する標本点 (図2) は除外してある。

表2 50×70cm² (表1, B) の面積に一様的に分布する人工個体群の個体数分布
 とポアソン分布との比較

区画当りの個体数	1 cm ² 区画		4 cm ² 区画	
	実測区画数	理論区画数	実測区画数	理論区画数
0	1,939	2,214	33	140
1	1,520	1,014	281	257
2	41	232	389	235
3	0	35	146	143
4	0	4	25	66
5	0	0	1	24
6以上	0	0	0	10
計	3,500	3,499	875	875
$P\{\chi^2\}$	<0.01		<0.01	
分散 平均値	0.594		0.401	

3. 集 中 分 布

集中分布の1例として、図1に示す点の分布図を人工的に作製した。図の作製に当っては、密度を異にする大小の集団をつくるという点だけに留意して、集団内の点の分布には特別な注意を払わなかったが、でき上りは全体としては顕著な集中分布であるが各集団内の点の分布は at random ではなく、かなり一

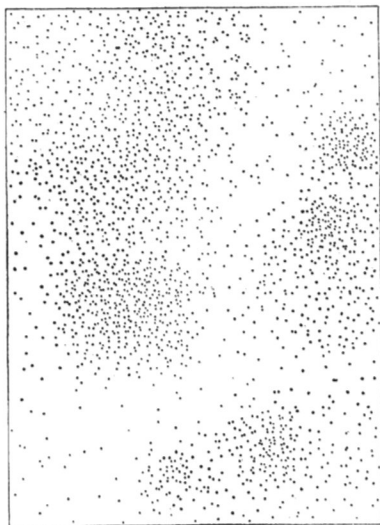
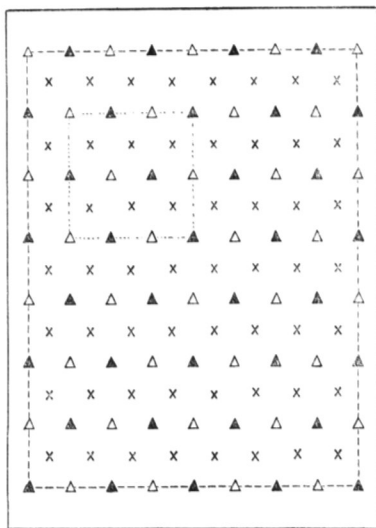


図1 人工個体群分布図



△-I ▲-II x-II

図2 図1に示した人工個体群の密度推定のための、標本点群の配列

様な配列になった(表3)。この集団内に3通りの標本点群をそれぞれ規則的に設置し(図2)、最も外側に位置する標本点をつらねる矩形内(図2)だけについて、 $k=4$ 、 $n=3$ として密度の推定を行なった。この場合、第Iおよび第IIの標本点群の中、矩形の縁辺に位置する標本点については、矩形内に位置する分角だけの測定値を用いた。このような取り扱いをすると、標本点の4つの分角のうち、1または2しか使用されない標本点ができるので、密度の推定には次の方法を用いた。

いま、標本点全部を通じて使用した分角数を K 、各標本点での使用分角数を k' とすれば

$$\hat{m}_1 = \frac{k(n-1)}{K} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{k'} \frac{1}{r^2_{ij}} \quad (35)$$

また各標本点での \hat{m}_2 の値(すなわち $N=1$ とした時の \hat{m}_2)を $\hat{m}_{2,i}$ とすれば

$$\hat{m}_{2,i} = k(k'n-1) \frac{1}{\sum_{j=1}^{k'} r^2_{ij}} \quad (36)$$

表3 図1に示した人工個体群の個体数分布とポアソン分布との比較

区画 (1 cm ²) 当りの個体数	(a) 全 個 体 群*		(b) 1つの集団**	
	実測区画数	理論区画数	実測区画数	理論区画数
0	29	1.8	0	} 14.8
1	45	9.5	0	
2	37	24.8	0	
3	26	43.1	0	
4	40	56.2	3	
5	22	58.7	0	
6	19	51.0	2	} 9.6
7	21	38.1	4	
8	24	24.8	9	} 11.6
9	23	14.4	9	
10	13	7.5	6	
11	9	3.6	2	} 11.6
12	7	1.5	1	
13以上	21	0.9	0	
計	336	335.9	36	36.0
$P\{\chi^2\}$ 分散 平均値	<0.01 3.28		<0.01 0.41	

* 図2において、破線で囲まれた区域内の個体群.

** 図2において、点線で囲まれた区域内の個体群.

各 $\hat{m}_{2,i}$ を使用分角数の重みをつけて平均すれば

$$\hat{m}_2 = \frac{\sum_{i=1}^N k' \hat{m}_{2,i}}{K} \tag{37}$$

として \hat{m}_2 が得られる。このようにして求めた \hat{m}_1 , \hat{m}_2 およびこれより計算した \hat{m}_0 は、表1, C₁に示されている。これによれば、第I, 第II, 第IIIの各標本点群, および全標本から計算されたそれぞれの \hat{m}_0 の値は、実測値とかなりよく近似していることがわかる。

ただし、以上のように1または2だけの分角を使用する標本点が混入すると、もし分布が一様な場合は \hat{m}_0 の値は小になりすぎるおそれがある。上記の集中分布の例では、表3(b)に示したように(また $\hat{m}_1 < \hat{m}_2$ であることからますますわかるように)、集団内分布はかなり規則的であるから、上記 \hat{m}_0 の値についても同じことがいえる。このような問題点をなくすためには、縁辺部の標本点は使用しないにこしたことはない。いま、矩形縁辺の標本点をすべて除き、の

こりの標本点だけで計算した結果は、表 1, C₂ に示すとおりである。すなわち標本点数は減少しているにもかかわらず、(I'+II'+III)の結果は C₁ の (I+II+III) にくらべて、さらに実測値に近い値を得ている。なお、I', II' 等では、わずかに 21 の標本点からの推定値であるのにもかかわらず、II' で約 5%、I' では 1%以内の誤差内に止まっていることは注意してよいだろう。なお表 3 (b) の面積だけについて密度推定を行なってみると、この面積内の標本点 8 個からの測定では

$$\hat{m}_1 = 0.23132$$

$$\hat{m}_2 = 0.29366$$

$$\hat{m}_0 = 0.26249$$

となり、 \hat{m}_0 から計算される推定個体数は 301 となる。実測ではこの面積内に 299 個が見出されるから、両者の一致の程度は極めてよいといえる。

上記のように、図 1 の集中分布は、集団内分布がかなり一様であるのにもかかわらず、規則的標本点配列によって、かなり満足すべき密度推定の成果を挙げている。すなわち、集団内個体分布が完全に規則的でさえなければ、規則的標本点配列法は充分実用に耐えるものと思われる。

あ と が き

以上の密度推定法は、前にも記したように、個体分布の型のいかんにとらわれないで行ない得るといふ長所をもつ。しかも、もし k および n を大にすれば、各標本点ごとに $N=1$ として \hat{m}_0 (または \hat{m}_1) を求めることにより、その周囲の密度をかなり正確に示すことができるであろう。したがって、規則的に配列した各標本点ごとの密度推定値をもととして、等密度曲線をえがいて、調査地域内の個体分布の様相を具体的に示すことも困難ではない。あるいはもっと大づかみに個体分布の状態を知る方法としては、

$$\hat{m}_3 = k \frac{knN-1}{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^k r^2_{ij}}$$

を求めて \hat{m}_3 が \hat{m}_0 より大か小かあるいは等しいかによって、全体としての分布が集中的か、at random か、あるいは一様かを知ることができる。さらにくわしい個体分布の分析としては、 $\hat{m}_1 - \hat{m}_2$ および $\hat{m}_2 - \hat{m}_3$ の値を調べること

によって、それぞれ集団内および集団間の分布関係を知ることもできよう。これらの状態を指示する指数を求める式についても、すでに適当と思われるものを得ることができ、これらの指数の組み合わせにより種々の分布の型がすでかなりの程度まで分析可能になっているけれども、これらの詳細は改めて別稿で述べることにしたい。

引用文献

- CLARK, P. J. & F. C. EVANS, 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35 : 445~453.
- CLARK, P. J. & F. C. EVANS, 1955. On some aspects of spatial pattern in biological populations. *Science*, 121 : 397~398.
- CLARK, P. J., 1956. Grouping in spatial distributions. *Science*, 123 : 373~374.
- COTTAM, G. & J. T. CURTIS, 1949. A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs randomly selected trees. *Ecology*, 30 : 101~104.
- COTTAM, G., J. T. CURTIS & B. W. HALE, 1953. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecology*, 34 : 741~757.
- COTTAM, G. & J. T. CURTIS, 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37 : 451~460.
- DICE, L. R., 1952. Measure of the spacing between individuals within a population. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, no. 55.
- HOPKINS, B., 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individual. *Ann. Bot. N. S.*, 18 : 213~227.
- MOORE, P. G., 1954. Spacing in plant populations. *Ecology*, 35 : 222~227.
- MORISITA, M., 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ. Ser. E*, 1 : 187~197. [本書95—105頁に収録。「間隔法による個体群密度の推定」].
- 森下正明, 1955. 属数と種数の関係について. 生理生態, 6 : 118~126. [本書441—457頁に収録].
- THOMPSON, H. R., 1956. Distribution of distance to n -th neighbour in a population of randomly distributed individuals. *Ecology*, 37 : 391~394.
- 鳥居西蔵, 1952. 昆虫集団の推計法. 八木・野村編『生態学概説』 : 202~286.

註

- 1) [128頁] MORISITA (1954) による名称.
- 2) [131頁] この名称はここで新しく与えるものである.
- 3) [131頁] このことは MORISITA (1954) でも述べた.
- 4) [132頁] 鳥居 (1952) による排列分布 (self-spacing arrangement). 一般に under dispersion と呼ばれるもの.
- 5) [135頁] この点は後述の正六角形分布や、人工的一様分布の実測値からも確かめられた.
- 6) [138頁] 試みに点間間隔 2.5cm として多くの点を正方形配列にした図をつくり、半径 6 cm の円をその上に at random において円内に入る点数を調べた結果では、円内点数平均計

算値18.096に対して、120回測定の実測平均値18.025、その分散は1.758となった。(分散)/(平均値)は0.1以下である。

7) [138頁] この方法は、方形区を用いる密度調査においても推奨されている(たとえば鳥居1952参照)。

* 生理生態, 第7巻:134~144頁(1957)掲載。