

# 個体の散布度の測定と分布様式の解析\*

## まえがき

最近の40年間、生態学者は個体群内における個体の空間分布の問題に大きな関心を払ってきた。この問題を解明するために普通は、標本抽出単位として区画 (quadrat) を用いる方法が使われている。最近いく人かの研究者によって間隔法が開発されてきてはいるが (COTTAM & CURTIS, 1949; MORISITA, 1954; 森下, 1957; CLARK & EVANS, 1954; HOPKINS, 1954; COTTAM, CURTIS & CATANA Jr., 1957; 他), やはり区画法は動植物の分布の研究にとって現在のみならず将来にわたっても重要な技術であろう。

区画法にもとづいて、個体の分布の集中度、すなわち機会分布からの偏りの程度をあらわす多くの指数が今まで提案されてきた (BLAKMAN, 1942; MCGINNIES, 1934; WHITFORD, 1949; FRACKER & BRISCHLE, 1944; 他)。しかし、いく人かの研究者によって指摘されているように、これらの指数の値は一般に、抽出単位として用いられる区画面積の大きさが増減するのに伴って変化する (CURTIS & MCINTOSH, 1950; EVANS, 1952; GREIG-SMITH, 1952; 他)。

このような区画の面積の増減によって指数値が変わるのは、次の2つの影響によるものと思われる：(1) 区画当りの平均個体数の変化による影響、(2) 区画面積の増減による集団 (clump) の併合分割の影響 (森下, 1950)。前者は単位面積当りの平均密度の影響に該当するものであり、後者は個体の空間分布構造を反映するものである。分布集中度指数を用いる主な目的は、個体群の分布様式を量的にしかも正確に表示することにあるから、理想的な指数は平均密度の影響を受けないものであるべきである。しかし今まで提案されてきた指数はどれも上記の2つの影響を分離することができなかった。したがって、これらの指数を用いて、2つあるいはそれ以上の個体群の分布を比較することも、時には無意味になってしまう。なぜなら、指数値のちがいが個体群間の分布様式

のちがいによってではなく、平均密度のちがいによって生じているのかもしれないからである。

一方、集中分布 (contagious distribution) のいろいろな数学モデルを実際の分布へあてはめる試みもなされてきた (BEALL, 1940; BARNES & STANBURY, 1951; THOMAS, 1949; ARCHIBALD, 1948; 他)。そして理論分布が実際の分布によく適合するなら、用いられた分布関数のパラメーターの値が、個体群の分布構造を理解するのに利用できるだろうと考えられた。しかしながら、ある面積の区画を使って得られたデータはある特定の数学的分布型によく合うが、ちがった面積の区画を使うと別の数学的分布型に合うということがしばしば見られる(たとえば、沼田, 1950; 沼田・鈴木, 1958)。その上、調査地域内の物理的条件が場所によって著しく不均一であるときには、実際の分布が、簡単に扱えるいかなる数学的分布型にも適合しないといった場合さえ起こるのであろう。さらに、岩田 (1954) や PIELOU (1957) が指摘したように、観察データがある理論分布に適合していても、実際の空間分布はその理論分布のパラメーターの値が示すような機構によって形成されているとは限らないのである。THOMSON (1952) も同様な見解をのべ、調査地域内のある植物の分布が実際は明瞭な塊状構造をもっているにもかかわらず、これに適用した NEYMAN 分布のパラメーターの値からみると、その植物の分布は規則的であるかのように判断されるという例を挙げている。

個体の分布様式については以上のほかに、生態学者の中でもごく少数しか気づいていない重要な問題、すなわち集団内分布の問題がある (NUMATA, 1954; COTTAM *et al.*, 1957; 森下, 1957; ABERDEEN, 1958)。植物や動物の個体は、栄養物を得るためやあるいは他の目的のために、ある大きさの空間を必要とするから、広範囲にみれば個体が集まって集団として分布する場合でも、その中の個体同士は互いにある距離を保とうとしている傾向が、少なくともいくつかの場合みられるにちがいない。したがって集団内分布の一様度は、個体間の競争関係の尺度となるかもしれないにもかかわらず、その程度を決めるのはむずかしいので、研究者はこれまでこの問題から目をそらす傾向にあった。

十分に解明されていないもう一つの問題は、区画法によって集団の大きさを検出することである。この点については、今までにも若干の努力が払われてきた (NUMATA, 1954; COTTAM *et al.*, 1957)。しかし、今まで提案されてきた方法は窮屈ないくつかの仮定を設けた上で数学的に導いたものであるから、自然個

体群における個体の複雑な分布にそのまま応用することは困難なように思われる。

以上のことから、区画当りの平均密度に影響されず、また特定の集中分布の数学モデルを仮定せず、しかもできれば集団の大きさの決定や集団内分布の解析にも適用できるような指数を見つけることが望ましい。この論文の目的は、まずそのような指数を提案することであり、次に、この指数を使って個体群の分布を解析する方法をのべることである。なおこの方法を人工個体群や自然個体群へ応用したいいくつかの例も示すつもりである。

九州大学数学教室北川敏男教授ならびに水戸博氏から数学的取り扱いについての貴重な批判を頂いたことに対して深く感謝する。また有益な助言を賜った九州大学生物学教室細川隆英教授、また図を描いて下さった三好諒子嬢と菊池泰二氏にもお礼を申し上げる。

### 新しい分布集中度指数 $I_0$

非機会的な分布を持つ個体群を取り扱うに当り、私は以前に次のような理論的考察を行なった。すなわち、個体がある地域内に非機会的に分布しているとしても、その地域はいろいろな大きさの小地域——その内部では個体は機会的かあるいは一様的に分布する——に分けられるだろうという考えである(森下, 1957)<sup>1)</sup>。それぞれの小地域内における個体の分布が機会的であるなら、抽出単位 (sampling unit) として取り出される区画内部での個体の空間分布も、区画が小地域間の境界から取り出される場合を除き、たとえ区画内の個体数が区画同士の間で有意にちがっていても、やはり機会的であると考えられる。区画面積に対する小地域面積の比が大きくなればなるほど、区画を無作為に取り出す際、それがいずれかの小地域の内部から抽出される確率は高くなるであろう。そして、もし小地域が区画面積に比較して非常に大きいならば、区画内部の個体の空間分布が機会的になる確率はほぼ 1 になるであろう。

さて全地域から  $q$  個の区画を取り、それぞれの区画に  $n_i$  ( $i=1, 2, 3, \dots, q$ ) 個体が見出されることとする。

$$N = \sum_{i=1}^q n_i \quad (1)$$

および

$$\delta = \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \quad (2)$$

とおくと、 $\delta$  は、SIMPSON の多様度指数  $\sum \pi^2$  の不偏推定値  $\lambda$  に相当すると考えることができる。ただし、 $\pi$  は無限母集団がいくつかのグループに分けられているとき、あるグループに属する個体数の総個体数に対する割合である ( $\sum \pi = 1$ ) (SIMPSON, 1949)。 $\delta$  が  $\lambda$  に相当するというのは、それぞれの区画を取り巻く各小地域の単位面積当り個体群密度の合計値に対する各小地域密度の割合は、SIMPSON の指数の場合の総個体数に対する各グループの個体数の割合に相当するものとみなせるからである。したがって、 $\delta$  は区画数と、区画が取り出される各小地域の相対密度が変化しなければ、SIMPSON の指数と同じように  $N$  の大きさに関係なく、平均して一定の値をとるであろう。

そこで、

$$I_\delta = q\delta \quad (3)$$

とおくと、 $I_\delta$  は個体群内の個体の分布集中度の指数となるだろう。この指数は、個体はその地域内で機会分布をし、かつその個体数が非常に多いならば、少なくとも近似的に 1 となる。なぜならば、区画に含まれる個体数の分布がポアソン級数に従うとき、 $\delta$  は  $1/q$  に等しいからである (SIMPSON, 1949)。個体はその地域内で一様分布をするならば、 $I_\delta$  は 1 よりも小さな値をとるであろうし、また、個体の分布が集中的であれば、 $I_\delta$  は 1 よりも大きくなるであろう、個体が 1 つの区画でのみ見出されるときは、 $\delta$  は 1 となり、したがって  $I_\delta$  は  $q$  と等しくなる。

次の問題は、 $I_\delta$  の値が区画の大きさとその数の変化によって影響されないかどうかである。

小地域の数  $t$ 、各小地域から取り出される区画数を  $r_m$  ( $m=1, 2, 3, \dots, t$ ) とし、

$$q = \sum_{m=1}^t r_m,$$

$$T = \sum_{m=1}^t N_m,$$

とおく。ここで、 $N_m$  は  $r_m$  個の区画に存在する総個体数であり、 $T$  は総区画数  $q$  内の総個体数である。今、 $r_m$  個の各区画に存在する個体数を  $n_{mi}$  とする。各小地域の大きさが、区画の大きさに比べて非常に大きく、また、各々の小地域に存在する個体数は多く、その分布は機会的だと仮定するならば、 $n_{m1}, n_{m2}, n_{m3}, \dots, n_{mr_m}$  は、少なくとも近似的にポアソン級数に従うであろう。

そこで、1 より大きい  $N_m$  のどの値に対してでも  $\frac{\sum_{i=1}^{r_m} n_{mi}(n_{mi}-1)}{N_m(N_m-1)}$  の平均値は

$$E_{N_m} \left( \frac{\sum_{i=1}^{r_m} n_{mi}(n_{mi}-1)}{N_m(N_m-1)} \right) \doteq \frac{1}{r_m}. \quad (3)$$

となる。したがって

$$\begin{aligned} E(\delta) &= E \left( \frac{\sum_{i=1}^{r_1} n_{1i}(n_{1i}-1) + \sum_{i=1}^{r_2} n_{2i}(n_{2i}-1) + \dots + \sum_{i=1}^{r_t} n_{ti}(n_{ti}-1)}{T(T-1)} \right) \\ &= E \left( \frac{N_1(N_1-1)}{T(T-1)} E_{N_1} \left( \frac{\sum_{i=1}^{r_1} n_{1i}(n_{1i}-1)}{N_1(N_1-1)} \right) \right) \\ &\quad + E \left( \frac{N_2(N_2-1)}{T(T-1)} E_{N_2} \left( \frac{\sum_{i=1}^{r_2} n_{2i}(n_{2i}-1)}{N_2(N_2-1)} \right) \right) + \dots \\ &\quad \dots + E \left( \frac{N_t(N_t-1)}{T(T-1)} E_{N_t} \left( \frac{\sum_{i=1}^{r_t} n_{ti}(n_{ti}-1)}{N_t(N_t-1)} \right) \right) \\ &\doteq \frac{1}{r_1} E \left( \frac{N_1(N_1-1)}{T(T-1)} \right) + \frac{1}{r_2} E \left( \frac{N_2(N_2-1)}{T(T-1)} \right) + \dots + \frac{1}{r_t} E \left( \frac{N_t(N_t-1)}{T(T-1)} \right). \quad (4) \end{aligned}$$

さて、 $r_m$  個の区画のそれぞれを  $k$  個の同じ大きさの小さな区画に分割し、その各小区画に存在する個体数を  $n_{mij}$  とすると、上にのべた仮定のもとでは

$$E_{N_m} \left( \frac{\sum_{i=1}^{r_m} \sum_{j=1}^k n_{mij}(n_{mij}-1)}{N_m(N_m-1)} \right) \doteq \frac{1}{kr_m}. \quad (5)$$

したがって、大区画に対する  $\delta$  の値を  $\delta_1$ 、小区画に対するそれを  $\delta_2$  とすると、

$$\begin{aligned}
E(\delta_1) \doteq & k \cdot E\left(\frac{\sum_{i=1}^{r_1} \sum_{j=1}^k n_{1ij}(n_{1ij}-1)}{T(T-1)}\right) + k \cdot E\left(\frac{\sum_{i=1}^{r_2} \sum_{j=1}^k n_{2ij}(n_{2ij}-1)}{T(T-1)}\right) + \dots \\
& + k \cdot E\left(\frac{\sum_{i=1}^{r_t} \sum_{j=1}^k n_{tij}(n_{tij}-1)}{T(T-1)}\right) = E(k\delta_2). \quad (6)
\end{aligned}$$

これより、

$$E(kq\delta_2) \doteq E(q\delta_1). \quad (7)$$

$kq$  は小区画の数であるから、区画数と標本の  $\delta$  の値との積と定義された  $I_\delta$  は、大区画を小区画に分割することによっても、また小さな区画を大区画に統合することによっても影響を受けない。もし、 $k$  個の小区画のうちただ1つが、それぞれの大区画から抽出単位として取られたとしても、総数  $q$  のこれら小区画から得られた  $I_\delta$  の値は  $q\delta$  となるであろう。なぜなら、 $\delta$  の値は区画当りの平均個体数の変化によって変わらないからである。したがって、もし小地域内（あるいは集団内）の個体の分布が機会的であり、小地域（あるいは集団）の大きさが区画の大きさに比べて大きいならば、標本抽出に使われる区画の大きさや数が変化しても、一定の  $I_\delta$  値がその個体群に対して得られるであろう。したがって、 $I_\delta$  は個体群内の個体の分布集中度を表わす適切な指数として使えるといえよう。

しかし、 $I_\delta$  を分布集中度指数として有効に用いるためには次の2つの条件が前提となることに留意すべきである。1つは、各小地域から取られる区画数は、小地域の大きさに比例しなければならないということ、もう1つは、少なくとも1つ以上の区画が各小地域から抽出されるべきだということである。全地域からの区画の無作為抽出は、少なくとも平均的には第1の前提条件を満たすであろうが、系統的あるいは規則的抽出の方が、よい結果を期待できよう。なぜなら、前者の方法より後者の方法のほうが、標本誤差が小さいと考えられるからである (NUMATA & NOBUHARA, 1952; 森下, 1957)。第2の前提条件を満たすためには、小地域の正確な数が通常わからないために、区画数はできるだけ多くすることが望まれる。しかし、等密度の小地域同士は、たとえ実際は離れて存在しても、1つの小地域の一部とみなせるから、区画抽出を必要とする所の密度の異なる小地域の数は大幅に減らすことも可能である。したがって、この場合は比較的少数の区画から  $I_\delta$  値を求めても、大きい誤差は生じないことになる。

機会性の検定

もし、公式 (2) の  $n_1, n_2, n_3, \dots, n_q$  がポアソン級数に従うならば、

$$\frac{\sum_{i=1}^q n_i^2 - N^2/q}{N/q}$$

は、近似的に自由度  $(q-1)$  の  $\chi^2$  分布をする (北川・増山, 1952)。

また一方、

$$I_0 = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \tag{8}$$

から、次の関係が得られる。

$$\sum_{i=1}^q n_i^2 = \frac{I_0}{q} N(N-1) + N. \tag{9}$$

そこで、

$$F_0 = \frac{(I_0/q)N(N-1) + N - N^2/q}{(q-1)N/q} = \frac{I_0(N-1) + q - N}{q-1} \tag{10}$$

とおくと、機会分布からの隔りの有意性は、 $F_0$  を  $F_{\alpha}^{q-1}$  と比べることによって検定できる。

計 算 例

ARCHIBALD (1948) によって研究された *Ameria maritima* の個体の頻度分布と  $I_0$  の計算手順を表 1 に示した。

この種の分布の  $I_0$  の値はほぼ 2.53 で、 $F_0$  の値は 1% の有意水準における  $F$  の値より大きい。したがって、この分布は明らかに機会分布の期待値からはずれているといえる。

$I_0$  による分布様式の解析

前にのべたように、 $I_0$  の値は個体がある地域内に機会的に分布するなら、1 となるであろうし、また、個体が集中分布をするときは、1 より大きくなり、一様に分布するときは、1 より小さくなる。

さて、個体が区画の大きさに比べて小さい集団をつくっているとすると、1

表1 *Ameria maritima* の個体数の頻度分布 (ARCHIBALD, 1948) と  $I_0$  値の計算

個体数 ( $n$ )	観察された区画数 ( $f$ )	$fn$	$n^2$	$fn^2$
0	57	0	0	0
1	6	6	1	6
2	12	24	4	48
3	5	15	9	45
4	5	20	16	80
5	5	25	25	125
6	7	42	36	252
7	1	7	49	49
8	0	0	64	0
9	1	9	81	81
10	1	10	100	100
11以上	0	0		0
計	100 (= $q$ )	158 (= $N$ )		786 (= $\sum n^2$ )

$$N(N-1)=24,806$$

$$\sum n(n-1)=\sum n^2-N=786-158=628$$

$$\hat{\sigma}=\frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}=0.025316$$

$$I_0=q\hat{\sigma}=100\times 0.025316=2.5316$$

$$F_0=\frac{I_0(N-1)+q-N}{q-1}=3.429$$

$$F_{\infty}^{99}(0.01)=1.36$$

つあるいはそれ以上の集団を含む各区画内での個体の空間分布は機会的ではなくて、集中的となる。この場合各区画を同じ大きさの小区画に分割すると、小区画単位の分布から得られる  $I_0$  値は、大区画から得られる  $I_0$  値より大きいはずである。なぜなら、少なくとも平均的には、 $n_{i1}, n_{i2}, n_{i3}, \dots, n_{ik}$  ( $k$  = 大区画に含まれる小区画の数) の分散は、平均値より大きいと考えられるからである。一般に、集団内の個体の分布が機会的であるとき、ある区画の大きさまでは、一定の  $I_0$  値が得られるけれども、区画の大きさが集団の面積にある程度以上に近づいてくると、 $I_0$  値は減少し始める。この場合、区画が大きくなればなるだけ、 $I_0$  値は 1 に近づく。これに反して、個体が各集団内で一様に分布しており各集団の大きさが大区画よりも充分大きいときは、小区画から得られる  $I_0$  値は大区画から得られる  $I_0$  値より小さくなるであろう。したがって、区画の大きさを変化させたとき  $I_0$  値がどう変化するかをみれば、個体群の分布様式を解析できるであろう。

以上の考察から、いくつかの分布様式に対応する区画面積- $I_0$  曲線の型を理論的に想定して示したものが図 1 である。



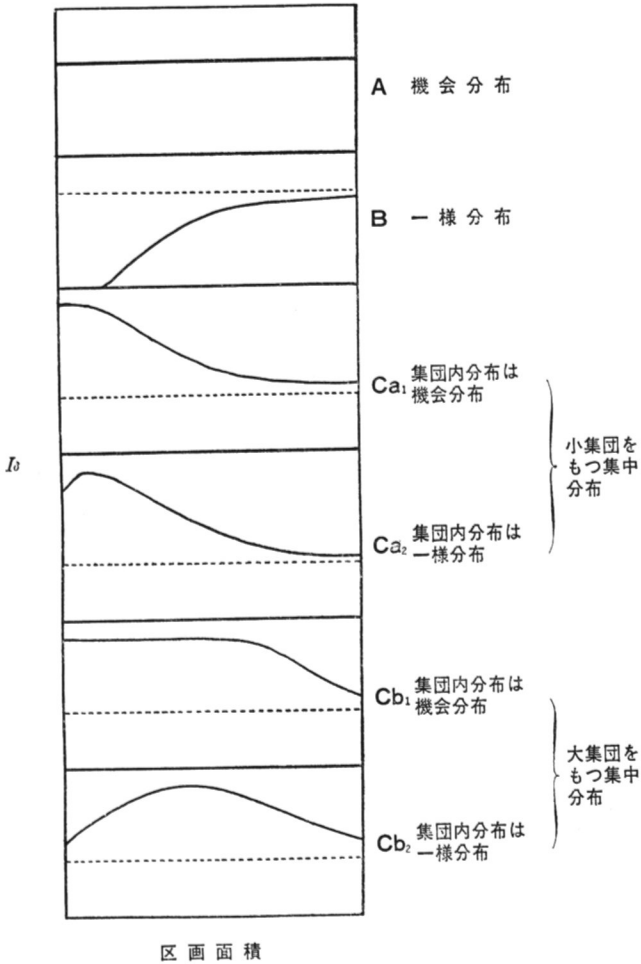


図1 さまざまな個体群分布様式に対する区画面積- $I_0$  曲線の模式図  
点線は1の値を示す。

### $I_0$ 指数による分布解析の人工個体群への適用

理論的に考えられた区画面積- $I_0$  曲線の諸型を個体群の実際の分布様式と比較するために、120点(図2a, b, c, d)および1942点(図2e)を16×12cm(図2a, b)と16×24cm(図2c, d, e)の紙上にプロットすることによって、種々の人工個体群の分布図を作製した。分布図は、1/4, 1/2, 1, 2, 4, 8, 16, 64cm<sup>2</sup>の区画を用いて区分し、各区画面積ごとに区画当りに存在する点の数の頻度分布を求めた。これらの頻度分布から得られた $I_0$ 値は、図2a', b', c', d', e'に示してある。図1と2から明らかかなように、区画面積- $I_0$ 曲線によって解析された分布様式と、分布図上に実際に見られる個体群の分布様式とはよく一致している。

表2には、図2dの人工個体群について区画面積を変えて得られた各 $I_0$ 値を、今までに提案されたほかの指数の値と比較して示してある。この人工個体群は1つの大集団をつくり、その集団内では個体はかなり機会的に分布しているから、最も大きい区画を除けば、 $I_0$ 値は区画面積が変化してもほとんど変化しない。これに反して、他の指数では、区画の大きさが変わると指数値も大きく

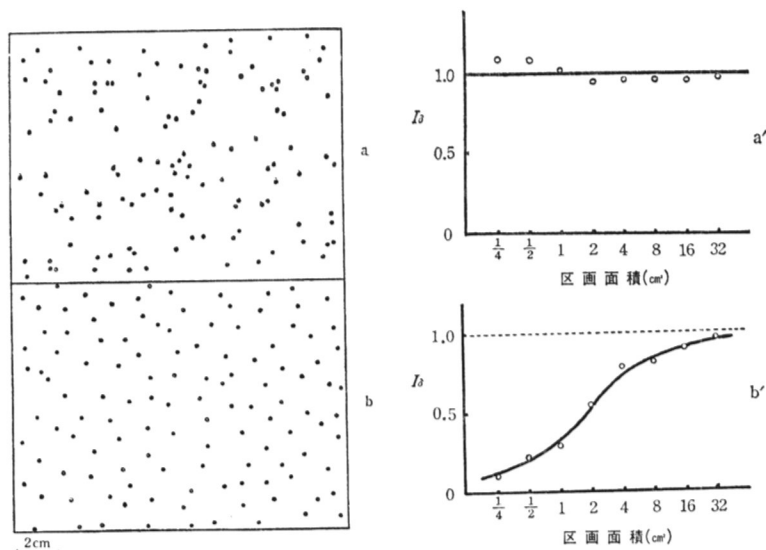


図 2 人工個体群とそれに対する区画面積- $I_0$  曲線  
a, a'...機会的分布      b, b'...一様分布.

変化しており、これらの指数は、区画当りの平均個体数の影響を受けていることを示している。

一様度指数と集団内分布の解析

前章において  $I_0$  値が区画当りの平均密度に影響されないとのべたのは、各小地域内では個体が機会分布をしている場合のことである。もし、各集団内、もしくは全地域にわたって個体が一様に分布するならば、 $I_0$  値は区画面積の増加にともなって大きくなり、図 1 B に示すように、区画当りの平均密度の増大による影響を受けるであろう。したがって、平均密度の影響を受けずに分布の一様度をあらわすには、 $I_0$  値の修正が必要となる。

全地域にわたって個体の分布が完全に一様であるとする、その地域から機会的に取り出される各区画内に見出される個体数は、少なくとも近似的にはどれも等しいことになる。そして、

もし総計  $q_1$  個の区画の各々が  $k$  個の小等区画に分割されても、これら小区画内に見出される個体数は、少なくとも近似的には互いに等しく、大区画の個体数の  $1/k$  であろう。大区画に存在する個体数を  $n$ 、それに対する  $\delta$  を  $\delta_1$ 、小区画の  $\delta$  を  $\delta_2$  とすると、近似的に、

$$\delta_1 = \frac{q_1 n (n-1)}{N(N-1)} = \frac{n-1}{N-1} \tag{11}$$

$$\delta_2 = \frac{k q_1 \frac{n}{k} \left( \frac{n}{k} - 1 \right)}{N(N-1)} = \frac{\frac{n}{k} - 1}{N-1} \tag{12}$$

よって、

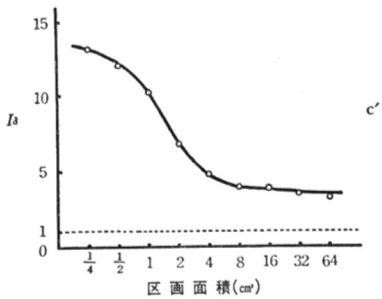
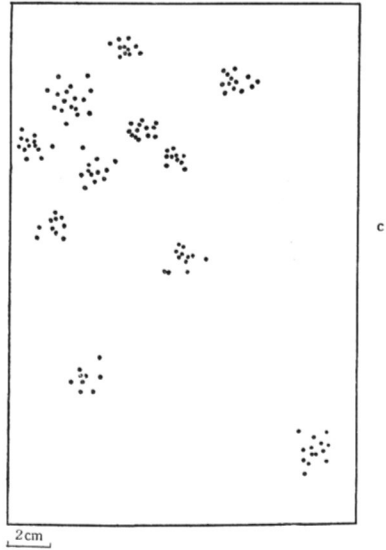


図 2 c, c'...小集団をもつ集中分布

小等区画に分割されても、これら小区画内に見出される個体数は、少なくとも近似的には互いに等しく、大区画の個体数の  $1/k$  であろう。大区画に存在する個体数を  $n$ 、それに対する  $\delta$  を  $\delta_1$ 、小区画の  $\delta$  を  $\delta_2$  とすると、近似的に、

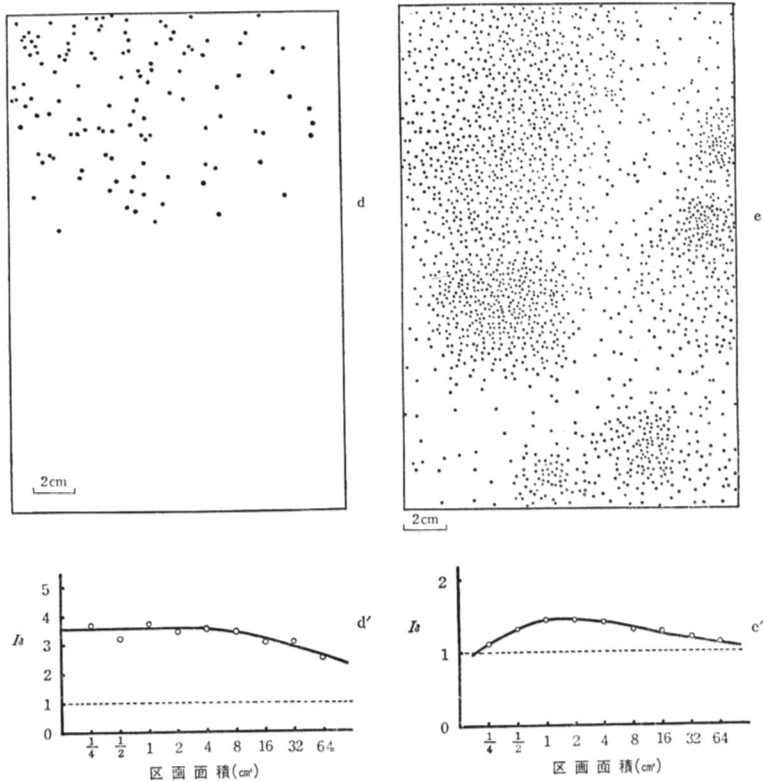


図2 d, d'... 1つの大集団をなす集中分布 (集団内分布は機会分布)

図2 e, e'... いくつかの大集団をもつ集中分布 (集団内分布は一様分布)

$$I_{d_1} = \frac{q_1(n-1)}{N-1} = \frac{N-q_1}{N-1} \quad (13)$$

$$I_{d_2} = \frac{kq_1\left(\frac{n}{k}-1\right)}{N-1} = \frac{N-q_2}{N-1} \quad (14)$$

ここで、 $q_2 = kq_1$  であり、また  $I_{d_1}$  は大区画に対する  $I_d$ 、 $I_{d_2}$  は小区画に対する  $I_d$  である。

したがって、個体の分布が完全に一様で、 $N \geq q$  ( $q$  は抽出される区画数) のとき、 $I_d$  指数の値は近似的に  $\frac{N-q}{N-1}$  となる。

ここで、

$$I_{d_0} = \frac{N-q}{N-1} \quad (15)$$

表2 散布指数に対する区画面積の影響. 図2dの人工個体群についての計算

区画面積	区画数	MCGIN-NIES (1934) $D/d$	BLACK-MAN (1942) $V/D$	FRACK-ER & BRISCH-LE (1944) $\frac{(D-d)}{d^2}$	WHIT-FORD (1949) $\frac{100}{D}$ $\frac{D}{F^2}$	沼田 (1949) $\frac{\tau\sqrt{V}}{D\sqrt{q}}$	加藤 (1952) $\frac{n_0}{n'_0}$	MOORE (1953) $\frac{2n_0n_2}{n_1^2}$	DAVID MOORE (1954) $\frac{V}{D}-1$	$I_\delta$
0.25	1536	1.100	1.206	1.389	0.1672	0.197	1.009	3.938	0.206	3.656
0.5	768	1.184	1.345	1.378	0.1025	0.208	1.025	3.589	0.345	3.232
1	384	1.481	1.842	2.269	0.0865	0.243	1.106	5.205	0.842	3.672
2	192	1.703	2.505	1.913	0.0662	0.274	1.295	5.377	1.505	3.415
4	96	2.660	4.025	3.531	0.0889	0.358	2.178	14.815	3.025	3.550
8	48	4.348	7.229	5.823	0.1306	0.495	6.128	4.320	6.229	3.460
16	24	7.215	11.757	6.213	0.2000	0.645	74.18	6.000	10.757	3.078
32	12	14.430	23.527	19.379	0.4000	0.967	1101.3	$\infty$	22.527	3.082
64	6	28.860	37.380	40.204	0.8000	1.367	—	$\infty$	36.380	2.528

$V$  = 不偏分散

$F$  = 頻度

$D$  = 区画当りの実測平均密度

$d$  = 区画当りの期待平均密度

$n_1, n_2, n_3 = 0, 1, 2$  の個体数を含む区画数

$n'_0$  = 個体を含まない区画数の期待値

$\tau$  = 有意水準が  $\alpha$  のときの  $t$  の値 (この例では  $\alpha = 0.05$ )

$I_\delta = q\hat{v}$ , ただし

$$\hat{v} = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$$

$n$  = 各区画内の個体数

$N = \sum n$  = 抽出された総個体数

$$H_\delta = \frac{I_\delta - I_{\delta_0}}{1 - I_{\delta_0}} \tag{16}$$

とおくと、 $H_\delta$  は  $I_\delta$  が 1 より小さいときの一様度指数 (uniformity index) として使用できよう。

しかし、ここで問題になるのは、完全一様分布の場合でも、各区画内の個体数が常に正確に等しいとはかぎらないということである。たとえば、 $N$  が  $nq$  より大きくて  $(n+1)q$  より小さいときは、たとえ個体の分布が完全に一様であっても、少なくとも 2 つのグループの区画、すなわち  $n$  個体を含んでいる区画と、 $(n+1)$  個体を含んでいる区画が抽出されるであろう。これら 2 つのグループの区画が存在する場合には、 $I_{\delta_0}$  の修正値は次のように得られる。

$$I'_{\delta_0} = \frac{2nq}{N(N-1)} \left\{ N - \frac{1}{2}(n+1)q \right\}. \tag{17}$$

したがって、修正された  $H_\delta$  は、

$$H'_d = \frac{I_d - I'_{d_0}}{1 - I'_{d_0}}, \quad (18)$$

$N$  が大きいときは、 $I'_{d_0}$  と  $H'_d$  はそれぞれ  $I_{d_0}$  と  $H_d$  にほとんど等しくなる。 $N=nq$  のときには、 $I'_{d_0}$  は  $I_{d_0}$  に等しく、したがって  $H'_d$  は  $H_d$  に等しい。

### 集団内分布の解析

もし、個体の分布が集中的であるが、集団内の分布が一様であるならば、図 1 の Ca<sub>2</sub> と Cb<sub>2</sub> に示されるように、 $I_d$  値は 1 より大きく、区画面積の増大にもなってある程度まで増加する。もし集団内の分布が完全に一様ならば、前出の記号を用いて近似的に次の関係が得られる。

$$\bar{d}_2 = \frac{k \sum_{i=1}^{q_1} \frac{n_i}{k} \left( \frac{n_i}{k} - 1 \right)}{N(N-1)} = \frac{1}{k} \bar{d}_1 - \frac{k-1}{(N-1)k} \quad (19)$$

よって、

$$I_{d_2} = kq_1 \bar{d}_2 = I_{d_1} - \frac{q_2(k-1)}{(N-1)k} \quad (20)$$

これより、

$$I_{d_1} - I_{d_2} = \frac{q_2(k-1)}{(N-1)k} \quad (21)$$

したがって、今

$$h_d = 1 - (I_{d_1} - I_{d_2}) \frac{(N-1)k}{q_2(k-1)}, \quad (N \geq q_2), \quad (22)$$

とおくと、 $h_d$  は集団内分布の一様度を表わす指数となるであろう。 $h_d$  の値は、集団内分布が機会的であるとき 1 となり、完全に一様であるとき 0 となる。もし個体が集団をつくらずに、全地域にわたって一様に分布するならば、 $h_d$  の値はほぼ  $H_d$  の値と等しくなるであろう。この場合、全調査地域を 1 つの区画とみなすならば、 $h_d = H_d$  の関係は容易に証明される。

表 3 は、図 2 b の人工個体群から得られた  $H_d$  の値と  $h_d$  の値を比較したものである。 $I_{d_1}$  値は最も大きい区画 (32 cm<sup>2</sup>) から、また  $I_{d_2}$  値はそれ以外の各面積の区画から算出した。期待どおり、この表では  $h_d$  の値は対応する  $H_d$  の値とほとんど等しい。また、8 cm<sup>2</sup> および 16 cm<sup>2</sup> の区画から得られた値が、2 cm<sup>2</sup> および 4 cm<sup>2</sup> から得られた値よりかなり小さいことは、この個体群で

表3 図2bの一様分布の個体群に対する  $H_\delta$ ,  $H'_\delta$ ,  $h_\delta$  の値の比較

区画面積 ( $\text{cm}^2$ )	区画数 ( $=q_2$ )	$k$	$I_{\delta 0}$	$I_{\delta 1}$	$I_{\delta 2}$	$H_\delta$	$H'_\delta$	$h_\delta$
2	96	16	0.2017	0.9634	0.5513	0.438	0.289	0.454
4	48	8	0.6050	"	0.7800	0.443	0.341	0.480
8	24	4	0.8067	"	0.8368	0.156	0.156	0.163
16	12	2	0.9076	"	0.9174	0.106	0.106	0.088
32	6	1	0.9580	"	0.9634	0.129	0.129	—

表4  $I_{\delta 2}$  を  $2\text{cm}^2$  の区画から,  $I_{\delta 1}$  をいろいろな大きさの区画から取ったときの  $h_\delta$  の値 (表3と同じ個体群について示す)

$I_{\delta 1}$ 算出のために 用いた区画 ( $\text{cm}^2$ )	区画数 ( $=q_2$ )	$k$	$I_{\delta 1}$	$I_{\delta 2}$	$h_\delta$
4	96	2	0.7800	0.5513	0.433
8	"	4	0.8368	"	0.528
16	"	8	0.9174	"	0.481
32	"	16	0.9634	"	0.454
192 (=全地域)	"	96	1.0000	"	0.438

は大区画間 (あるいは小地域間) の分布が大区画内 (あるいは小地域内) の分布より, ずっと一様であることを示している。

次に  $2\text{cm}^2$  の区画から計算された  $I_\delta$  を  $I_{\delta 2}$  とし, ほかのいろいろな大きさの区画から算出した  $I_\delta$  を  $I_{\delta 1}$  としたときの  $h_\delta$  値を表4に示した。

$I_{\delta 1}$  算出のために用いた区画面積のいかにかわからず,  $h_\delta$  値がほとんど一定であることから, 区画内の分布の構造は区画面積の増大によって変化しないことがわかる。このことは, 表3の解析が示すように, 全地域にわたって個体が非常に一様性の高い分布をもつことを示している。

$h_\delta$  指数を用いた集団内分布の解析を, 図2eの人工個体群に適用してみよう。ここでは  $1/4\text{cm}^2$  の最も小さい区画から得られた  $I_\delta$  を  $I_{\delta 2}$  とし,  $1/2, 1, 2\text{cm}^2$  の各区画から得られた  $I_\delta$  をそれぞれ  $I_{\delta 1}$  として用いた。結果は表5に示してある。

$I_{\delta 1}$  として  $1\text{cm}^2$  区画の  $I_\delta$  を,  $I_{\delta 2}$  として  $1/2\text{cm}^2$  区画の  $I_\delta$  を用いたときの  $h_\delta$  は  $0.490$  で, 表5の  $1/4\text{cm}^2$  の区画の  $I_\delta$  を  $I_{\delta 2}$  として用いた場合の  $h_\delta$  とほとんど等しい。これらの結果から, この個体群の集団内分布の一様度は約  $0.5$  で, この値は分布がかなり一様であることを示している。

表5 図2eの人工個体群に対する集団内分布の解析

$I_{\delta_1}$ 算出のために用いた区画 ( $\text{cm}^2$ )	区画数 ( $q_2$ )	$k$	$I_{\delta_1}$	$I_{\delta_2}^*$	$h_{\delta}$
0.5	1536	2	1.328	1.133	0.507
1	"	4	1.429	"	0.501
2	"	8	1.450	"	0.542

\*  $1/4\text{cm}^2$ の区画を用いた。

集団内分布の一樣度を知るため、上記の方法が使用できるのは、 $N \geq q_2$ の場合に限られる。 $N < q_2$ のときは、現在のところ正確に一樣度を測ることはむずかしい。しかし、 $I_{\delta_2}$ が1より大きいとき、最小の $I_{\delta}$ の値を $I_{\delta_2}$ として用い、それに対応する区画より面積の大きい区画から得られた $I_{\delta}$ のうち最大のものを $I_{\delta_1}$ とするならば、 $I_{\delta_2}/I_{\delta_1}$ の値は集団内分布の一樣性についてのおおまかな示唆を与えるだろう。

図2eの個体群についての $I_{\delta_2}/I_{\delta_1}^2$ の最小値は、 $1.133/1.450=0.774$ 。この値は、 $h_{\delta}$ の値0.5よりもかなり大きいけれども、個体群の集団内分布が一樣的であることを表わすには充分であろう。

### 集団の大きさの解析

図1に示されているように、区画面積— $I_{\delta}$ 曲線は、集団の大きさが小さいほど、小さな区画から下降し始める。 $I_{\delta}$ 値の減少率の変化は、集団の大きさと分布に関係があることは明らかである。

図2c, d, eの集中分布のデータから、 $I_{\delta(s)}/I_{\delta(2s)}$ の値——ここで、 $I_{\delta(s)}$ は区画面積が $s$ であるときの $I_{\delta}$ 値で、 $I_{\delta(2s)}$ は区画面積が $2s$ であるときの $I_{\delta}$ 値である——を計算し、 $2s$ として用いた各区画面積に対してプロットしたのが図3a, b, cである。図3aで、区画面積が $2 \sim 4 \text{ cm}^2$ のとき、 $I_{\delta(s)}/I_{\delta(2s)}$ 曲線のピークが見られ、 $64 \text{ cm}^2$ 以上の区画面積においてももう1つのピークがあると想像される。図2cに示された実際の分布は、平均の大きさが $2 \sim 4 \text{ cm}^2$ のいくつかの集団から成り立っており、またこれらの集団は約 $150 \text{ cm}^2$ の地域に集中する傾向を持っているが、 $I_{\delta(s)}/I_{\delta(2s)}$ 曲線のピークにおける区画面積は、集団の大きさ、あるいは集団の集まりの大きさによく一致している。同様な関係が図3bにも見られる。図3bから、 $64 \text{ cm}^2$ 以上の大きな集団が存在するこ



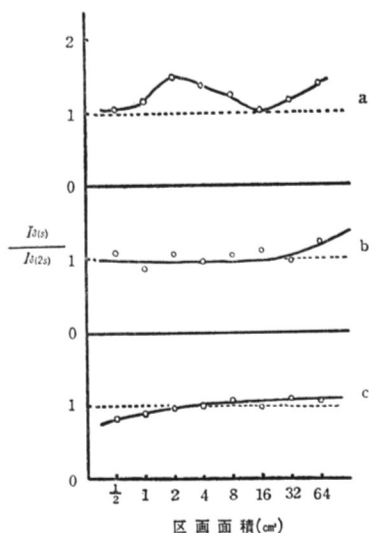


図3 図2の人工個体群に対する  $I_{b(s)}/I_{b(2s)}$  曲線  
 a ..... 図2 cの個体群  
 b ..... 図2 dの個体群  
 c ..... 図2 eの個体群

とが示唆されるが、実際に図2 dにこれが見られる。図2 eの個体群では、集団の大きさはさまざまであるが、この分布に対応する  $I_{b(s)}/I_{b(2s)}$  曲線は区画面積の増大とともに徐々に上昇する(図3 C)。

このように、集団の大きさは、区画面積— $I_{b(s)}/I_{b(2s)}$  曲線を用いて解析することができる。ただし、それを正確に推定するためには、なお今後の研究が必要であろう。

### $I_b$ 指数による分布解析の自然個体群への適用

$I_b$  指数を使った分布解析の方法を、CAINとEVANS (1952) およびEVANS (1952) によって研究された3種の植物の自然個体群に適用した結果を図4と図5に示してある。

この図からこれら植物の分布構造の特徴として以下のことが示唆される。

(1) 3種のうちで *Solidago* は、他の2種に比べて分布の集中性がかなり低い。このことは、EVANS (1952) と THOMSON (1952) もいくつかの指数を使って解析している。

(2) 3種とも小さな集団を持っている。 $I_{b(s)}/I_{b(2s)}$  曲線(図5)のピークからみると、これらは  $1/4 \sim 1/2 \text{ m}^2$  の大きさの小集団であり、これらの各集団はおそらく数個体から成るものであろう。これらの小集団のほかにも、*Solidago* と *Liatris* は  $2 \sim 4 \text{ m}^2$  のやや大きな集団を持っているように思われる。なお、*Lespedeza* と *Liatris* の個体群においては、小集団に対応する  $I_{b(s)}/I_{b(2s)}$  曲線のピークが明瞭でないため、これら2種では個体群全体の中での小集団を構成する個体の割合は小さいと思われる。

3種すべてにおいて、 $16 \text{ m}^2$  以上の大きな集団が存在することが、 $I_{b(s)}/I_{b(2s)}$  曲線の上昇から推定される。

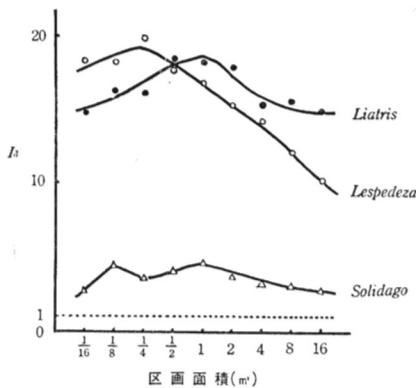


図4 EVANS (1952) によって研究された3種の植物の個体群における区画面積- $I_0$  曲線

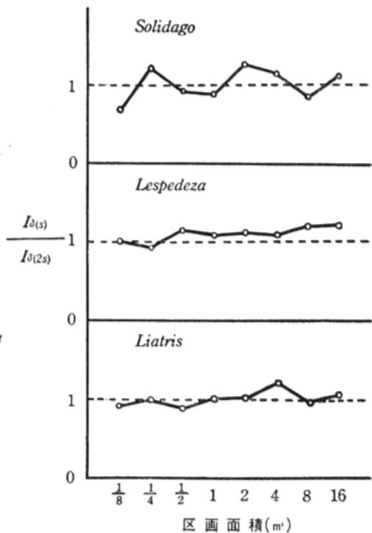


図5 EVANS (1952) によって研究された3種の植物に対する  $I_{0(1)}/I_{0(2)}$  曲線

(3) 3種の集団内分布は、だいたい一様であることがわかる(図4)。このことは、集団内の個体が互いにある距離を保とうとする傾向があることを示している。 $I_{02}/I_{01}$  の最小値によって測られた集団内分布の一様度は、*Lespedeza*, *Solidago*, *Liatris* でそれぞれ、0.914, 0.628, 0.814である。小さな区画面積では、区画面積が個体数より相当多いため、 $h_0$  の値は得られなかったが、上記の数値からすれば、*Solidago* の集団内分布は明らかに一様であり、*Liatris* と *Lespedeza* の集団でも集団内分布は軽微ではあるが一様であると判断される。

(1) を除いてこれらの特徴は、今まで使われてきた指数によっては解析されていなかった。ただし、(2) の特徴の多くは野外観察によって知られていたものである (EVANS, 1952)。

以上のように、区画面積- $I_0$  曲線を使った分布解析の方法は、個体群の分布様式について、今までに提案された指数よりも多くの正確な情報を与えるといえるであろう。

## 要 約

1. 新しく、個体の分布集中度指数を提案した。この指数は、区画当りの平均個体数にも、また区画数（非常に少数の場合を除き）にも影響されない。

2. この指数  $I_0$  を使って、いくつかの人工個体群と自然個体群の分布様式を検討した。個体群のいろいろな分布様式に対して理論的に想定される区画面積— $I_0$  曲線は、人工個体群を用いて得た実際の区画面積— $I_0$  曲線とよく一致した。この方法とそれをさらに発展させた方法とを用いることによって、個体群の分布集中度の量的表規だけでなく、個体の集団内分布の解析や集団の大きさの推定も可能であることを明らかにした。

## 引用文献

- ABERDEEN, J. E. C. 1958. The effect of quadrat size, plant size, and plant distribution on frequency estimates in plant ecology. *Aust. Jour. Bot.*, 6 : 47~58.
- ARCHIBALD, E. A. A. 1948. Plant population. 1. A new application of Neyman's contagious distributions. *Ann. Bot., Lond., N. S.*, 12 : 221~235.
- BARNES, H. & F. A. STANBURY 1951. A statistical study of plant distribution during the colonization and early development of vegetation on China Clay residues. *J. Ecol.*, 39 : 171~181.
- BEALL, G. 1940. The fit and significance of contagious distributions when applied to observations on larval insects. *Ecol.*, 21 : 460~474.
- BLACKMAN, G. E. 1942. Statistical and ecological studies on the distribution of species in plant communities. *Ann. Bot., London., N. S.*, 6 : 351~366.
- CAIN, S. A. & F. C. EVANS 1952. The distribution patterns of three plant species in an old-field community in southeastern Michigan. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 52.
- CLARK, P. J. & F. C. EVANS 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecol.*, 35 : 445~453.
- COTTAM, P. J. & J. T. CURTIS 1949. A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. *Ecol.*, 30 : 101~104.
- COTTAM, G., J. T. CURTIS & A. J. CATANA JR. 1957. Some sampling characteristics of a series of aggregated populations. *Ecol.*, 38 : 610~622.
- CURTIS, J. T. & R. P. MCINTOSH 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecol.*, 31 : 434~455.
- DAVID, F. N. & MOORE, P. G. 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot. Lond., N. S.*, 18 : 47~53.
- EVANS, D. E. 1953. Experimental evidence concerning contagious distributions in ecology. *Biometrika*, 40 : 186~211.

- EVANS, F. C. 1952. The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 54.
- FRACKER, S. B. & H. A. BRISCHLE 1944. Measuring the local distribution of ribes. *Ecol.*, 25 : 283~303.
- GREIG-SMITH, P. 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot. Lond., N. S.*, 16 : 293~316.
- HOPKINS, B. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot. Lond., N. S.*, 18 : 213~227.
- 岩田俊一 1954. 生物集団の分布型研究の発展とその問題点. 生物科学 6 : 110~116.
- 加藤陸奥雄 1952. ツマグロヨコバイおよびサンカメイチュウの水田内における分布様式. 生態学研究 13 : 75~79.
- 北川敏男・増山元三郎 1952. 統計数値表.
- MCGINNIES, W. G. 1934. A study of phytosociological relationships by means of aggregations of colored cards. *Ecol.*, 26 : 38~57.
- MOORE, P. G. 1953. A test for non-randomness in plant populations. *Ann. Bot. Lond., N. S.*, 17 : 57~62.
- MOORE, P. G. 1954. Spacing in plant populations. *Ecol.*, 35 : 222~227.
- 森下正明 1950. ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大生理生態学研究業績 65. [本論集第一巻131—242頁に収録].
- MORISITA, M. 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sc., 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 1957. 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. 生理生態 7 : 134~144. [本書127—146頁に収録].
- 沼田 真 1949. 植物群落統計における標本抽出論の基礎——植物群落の構造に関する研究 III. 植物学雑誌 62 : 35~38.
- 沼田 真 1950. 確率集団としての植物群落. 生物科学 2 : 108~116.
- NUMATA, M. 1954. Some aspects of the structural analysis of plant communities. *J. Coll. Arts Sci. Chiba Univ.*, 1. 194~202.
- NUMATA, M. and H. NOBUHARA, 1952. Studies on the coastal vegetation at Nijigahama (Report 1). *Bot. Mag. (Tokyo)*, 65 : 149~157.
- 沼田 真・鈴木啓祐 1958. 植物群落の形成過程に関する実験 I ——二次遷移の初期段階の解析 III. 日本生態学会誌 8 : 68~75.
- PIELOU, E. C. 1957. The effect of quadrat size on the estimation of the parameters of Neyman's and Thomas's distributions. *J. Ecol.*, 45 : 31~47.
- SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- THOMAS, M. 1949. A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology. *Biometrika*, 36 : 18~25.
- THOMSON, G. W. 1952. Measures of plant aggregation based on contagious distribution. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 53.
- WHITFORD, P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth. *Ecol.*, 30 : 199~208.

註

<sup>1)</sup> [149頁] この考察は、個体の集合状態の異なるいくつかの不連続な小地域が存在する場合だけでなく、密度が漸次増大あるいは減少するような場合における移行部分にも適用できる。なぜなら、小面積の区画を密度の移行部分から取り出すならば、その小地域内での個体の分布は少なくとも近似的には、機会的あるいは一様的であると考えられるからである。

\* 原論文, Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol)*, 2 : 215~235 (1959).

