

I_0 -指数の構造*

I. ま え が き

生物個体群の散布度を測る指数としては、森下 (MORISITA, 1959 a) が紹介しているように、今までに種々のものが多数の研究者によって開発されている。しかしながら、巖・久野 (IWAO & KUNO, 1971) が指摘したように、一般の生物における個体群の空間分布様式は、一方で地域的な生息場所の状態の不均質性による影響を受けるとともに、他方では種の特徴を反映して、複雑な様式を示すものである。後者には、個体間の干渉、分散の過程、個体群の生長や種間関係などが含まれている。したがって、そのような複雑な様式を解析するには、個体群全体の散布度を正確に測るだけでなく、全散布度と個体群を構成する部分集団内の散布度との関係が解析できるような理論的基礎をもつ指数を使用することが望ましい。いいかえれば、望ましい指数とは、もしできるなら個体群の中の各々の部分集団分布様式を反映する部分指数から構成されているものであろう。

著者は、 I_0 -指数を用いて、部分集団内と部分集団間の散布度との間の関係についていくつかの基礎的な理論を発展させ、個体群の分布様式の複雑さが少なくとも部分的にはこの指数の構造に反映されていることを示してきた。後に、巖 (IWAO, 1968, 1970)、久野 (KUNO, 1969)、巖・久野 (IWAO & KUNO, 1971) は、LLOYD (1967) によって提案された集合度の指数 '平均こみあい度' (mean crowding) を用いて、個体の分布様式を解析する回帰法を発展させた。 I_0 法と平均こみあい度法の両者は、互いに密接に関連していることがすでに認められてはいる (LLOYD, 1967; IWAO, 1968; PIELOU, 1969) が、両者の関係も含めて、これらの指数には多くの理論的な問題がなお未解決のまま残されている。

この論文では、 I_0 -指数の構造に関していくつかの理論的な考察を行ないたい。それらの考察は、かなり単純な場合に限定されてはいるが、 I_0 法や平均こみあい度法を用いる個体の分布様式の解析および標本抽出技術のための基礎として役立つであろう。

II 標本内散布度と標本間散布度

II.1. 標本散布度 I_δ と母集団全散布度 I^*_J

単位当りの個体数平均値 m と分散 σ^2 を持っている有限母集団から大きさ q の標本を無作為に取り出した時、標本内の i 番目の単位 ($i=1, 2, \dots, q$) に存在する個体数を x_i とすれば、標本散布度 I_δ は次式によって与えられる。

$$I_\delta = q\delta, \quad (1)$$

ここで

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

かつ

$$N = \sum_{i=1}^q x_i. \quad (\text{MORISITA, 1959a})$$

N 一定の場合の δ の分散は

$$\sigma^2(\delta) = \frac{4N(N-1)(N-2)\Sigma p^3 + 2N(N-1)\Sigma p^2 - 2N(N-1)(2N-3)(\Sigma p^2)^2}{N^2(N-1)^2} \quad (2)$$

となる。ただし

$$\Sigma p^3 = E\left\{\frac{\Sigma x(x-1)(x-2)}{N(N-1)(N-2)}\right\}$$

および

$$\Sigma p^2 = E\left\{\frac{\Sigma x(x-1)}{N(N-1)}\right\}, \quad (\text{SIMPSON, 1949})$$

したがって N が大きい場合の δ の不偏分散は、近似的に次式で示される。

$$s^2(\delta) = \frac{4}{N} \left\{ \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)(x_i-2)}{N(N-1)(N-2)} - \left(\frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)}{N(N-1)} \right)^2 \right\}. \quad (3)$$

(1) 式で $q \rightarrow \infty$ とおけば、 I_δ の極限值として母集団全散布度 I^*_J が得られる¹⁾。すなわち、

$$I_{\delta}^{*} = \lim_{q \rightarrow \infty} q \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)}{\left(\sum_{i=1}^q x_i\right)\left(\sum_{i=1}^q x_i-1\right)}$$

$$= \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{m^2} \tag{4}$$

ここで、 m と σ^2 はそれぞれ母平均と母分散である。

さて、一般に²⁾

$$\delta_0 = \frac{E\{\sum x(x-1)\}}{E\{N(N-1)\}}$$

$$= \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{qm^2 + \sigma^2 - m}, \tag{5}$$

$$I_{\delta_0} = q\delta_0$$

$$= \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{m^2 + (\sigma^2 - m)/q} \tag{6}$$

および

$$I_{\delta}^{*} = \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{m^2},$$

と定義すれば、大きさ q の標本が母集団からくり返し無作為に取り出される場合には次式が得られる。

$$(q-1) \frac{\delta_0}{1-\delta_0} = \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{m^2}$$

$$= I_{\delta}^{*} \tag{7}^3$$

したがって、もし δ が単純無作為抽出によって得られるなら、 I_{δ}^{*} は次式によって推定される。

$$\hat{I}_{\delta}^{*} = (q-1) \frac{\delta}{1-\delta}, (\delta \neq 1). \tag{8}$$

なお、すでに次の関係

$$\frac{s^2}{\bar{x}} = \frac{(N-1)I_{\delta} + q - N}{q-1} \tag{MORISITA, 1959 a)}$$

が導かれているから、

$$\delta = \frac{(q-1)\frac{s^2}{\bar{x}} - q + N}{(N-1)q},$$

となり、(8) 式は次式のように書き換えることができる。

$$\hat{I}^*_{\mathcal{A}} = \frac{s^2 - \bar{x}}{(\bar{x})^2 - s^2/q} + 1 \quad (9)$$

ここで、 s^2 と \bar{x} はそれぞれ単位当たり個体数の不偏分散と標本平均である。

もし、 δ の値が r 個の標本によって与えられるなら、 $I^*_{\mathcal{A}}$ は、

$$\hat{I}^*_{\mathcal{A}} = (q-1) \frac{\bar{\delta}}{1-\bar{\delta}} \quad (10)$$

によって推定される。ここに

$$\bar{\delta} = \frac{\sum_r \sum_q x(x-1)}{\sum_r N(N-1)}, \quad (11)$$

である。あるいは次式

$$\hat{I}^*_{\mathcal{A}} = (qr-1) \frac{\delta_w}{1-\delta_w} \quad (12)$$

を用いることもできる。 δ_w は $q \times r$ 個の単位についての δ であって、

$$\delta_w = \frac{\sum_r \sum_q x(x-1)}{(\sum_r N)(\sum_q N-1)}. \quad (13)$$

で与えられる。

(7) 式から

$$I^*_{\mathcal{A}} - 1 = \frac{I_{\mathcal{A}0} - 1}{1 - \delta_0}.$$

この関係は、 $\delta_0 \doteq 0$ あるいは $q \gg I_{\mathcal{A}0}$ のとき、

$$I^*_{\mathcal{A}} \doteq I_{\mathcal{A}0}$$

であることを示している。そこで、もし $I_{\mathcal{A}} \ll q$ なら、 $I^*_{\mathcal{A}}$ は $I_{\mathcal{A}}$ によって直接推定することができる。

応 用

(1) (4), (5) および (6) 式からさまざまな確率分布に対する δ_0 , $I_{\mathcal{A}0}$ や $I^*_{\mathcal{A}}$

を容易に得ることができる。たとえば、

i) ポアソン分布

この分布では $\sigma^2 = m$ だから

$$\begin{aligned} \delta_0 &= \frac{1}{q} \\ &= E\{\delta\}, \end{aligned} \tag{14} \quad (\text{SIMPSON, 1949})$$

$$\begin{aligned} I_{\delta_0} &= 1 \\ &= E\{I_{\delta}\} \end{aligned} \tag{15} \quad (\text{MORISITA, 1959a})$$

そして

$$I^*_{\mathcal{J}} = 1. \tag{16}$$

ii) 負の2項分布

$\sigma^2 = m + m^2/k$ から、

$$\begin{aligned} \delta_0 &= \frac{k+1}{qk+1} \\ &= E\{\delta\}, \end{aligned} \tag{17} \quad (\text{SIMPSON, 1949})$$

$$\begin{aligned} I_{\delta_0} &= \frac{q(k+1)}{qk+1} \\ &= E\{I_{\delta}\} \end{aligned} \tag{18} \quad (\text{MORISITA, 1962})$$

そして

$$I^*_{\mathcal{J}} = 1 + \frac{1}{k}. \tag{19}$$

iii) 正の2項分布

$\sigma^2 = k'p(1-p) = m - m^2/k'$ から

$$\begin{aligned} \delta_0 &= \frac{k'-1}{qk'-1} \\ &= E\{\delta\}, \end{aligned} \tag{20} \quad (\text{MITO, 1962})^4$$

$$\begin{aligned} I_{\delta_0} &= \frac{q(k'-1)}{qk'-1} \\ &= E\{I_{\delta}\} \end{aligned} \tag{21} \quad (\text{MITO, 1962})^5$$

そして

$$I^*_{\mathcal{J}} = 1 - \frac{1}{k'}. \tag{22}$$

少なくとも上にのべた3つの分布に対して $\delta_0 = E\{\delta\}$ および $I_{\delta_0} = E\{I_{\delta}\}$ の関係が成立つことは注目すべきことであろう⁶⁾。

(2)

i) 久野 (1968) は、次式の集中度指数を提案し、これを C_A 指数⁷⁾と名づけた。

$$C_A = (\sigma^2 - m) / m^2. \quad (23)$$

(4) と (23) 式から次の関係が得られる。

$$C_A = I^*_A - 1. \quad (24)$$

ii) LLOYD の平均こみあい度 (LLOYD, 1967) は次式のように定義される。

$$\hat{m}^* = \frac{\sigma^2 - m}{m} + m. \quad (25)$$

(4) と (25) 式から

$$\hat{m}^* = m I^*_A, \quad (26)$$

であることがわかる。また、PIELOU (1969) によって C と呼ばれた LLOYD の斑状度 (patchiness) \hat{m}^*/m は、 I^*_A と本質的に同じであることもまた明らかである。

(3) (9) 式を負の2項分布に当てはめれば、 $\frac{1}{k}$ の推定式として

$$\begin{aligned} \frac{\hat{1}}{k} &= \hat{I}^*_A - 1 \\ &= \frac{s^2 - \bar{x}}{(\bar{x})^2 - s^2/q} \end{aligned} \quad (27)$$

が得られる。これは、BLISS & OWEN (1958) によって与えられた推定式と同じである。

(4) (26) 式で m と I^*_A をそれぞれ \bar{x} と \hat{I}^*_A に置き換えると \hat{m}^* の推定式として次式が得られる。

$$\begin{aligned} \hat{x} &= \bar{x} \hat{I}^*_A \\ &= \bar{x}(q-1) \frac{\delta}{1-\delta} \\ &= \frac{s^2 - \bar{x}}{\bar{x} \{1 - s^2/q(\bar{x})^2\}} + \bar{x}. \end{aligned} \quad (28)$$

II.2. 標本の大きさ q が一定の時の標本内散布度と標本間散布度

前と同じ記号を用いて

$$\begin{aligned} A' &= \frac{\delta_0}{1-\delta_0} \\ &= \frac{1}{q-1} I^*_{J'} \end{aligned} \tag{29}$$

とおけば

$$\delta_0 = \frac{A'_0}{1+A'_0} \tag{30}$$

が得られる。

したがって、標本内平均散布度 I_{00} は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned} I_{00} &= q\delta_0 \\ &= \frac{qA'_0}{1+A'_0} \\ &= \frac{I^*_{J'}}{\frac{1}{q}(I^*_{J'}-1)+1} \end{aligned} \tag{31}$$

この結果は、森下 (MORISITA, 1964) が有限母集団の散布度として与えた次式 (記号を一部改訂) から当然期待されるものである。

$$I_{00} = \frac{I^{\circ}_{J'}}{\frac{Q-q}{Q-1} \frac{1}{q} (I^{\circ}_{J'}-1)+1} \tag{32}$$

ここで、 $I^{\circ}_{J'}$ は有限母集団の母集団散布度であり、 Q は総単位数である。 $Q \rightarrow \infty$ と置き、 $I^{\circ}_{J'}$ を $I^*_{J'}$ で置き換えれば、(32) 式から (31) 式が得られる。

さて、II章の1でのべた無限母集団から一定の大きさ q の標本をくり返し取り出したとき、それぞれの標本に含まれる総個体数が N_1, N_2, \dots (一般には N で表わす) であったとする。その時、期待される標本間の散布度 (N の散布度)⁸⁾ は

$$I^*_{J'} = \frac{N_0^2 + \sigma_{N^2} - N_0}{N_0^2}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{qm^2 + \sigma^2 - m}{qm^2} \\
 &= \frac{1}{q}(I^*_{\mathcal{A}} - 1) + 1
 \end{aligned} \tag{33}$$

で与えられる。ここで、 N_0 と σ_N^2 はそれぞれ N の平均値と分散である。

(31) と (33) 式から次式が得られる。

$$I^*_{\mathcal{A}} = I_{\delta_0} I^*_{\mathcal{A}s}. \tag{34}$$

すなわち、母集団散布度は標本内平均散布度と標本間散布度の積であることがわかる。同様の結果は森下 (MORISITA, 1964) によって有限母集団に関して得られている。

r 個の標本間平均散布度は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
 I_{\delta s_0} &= \frac{N_0^2 + \sigma_N^2 - N_0}{N_0^2 + (\sigma_N^2 - N_0)/r} \\
 &= \frac{qm^2 + \sigma^2 - m}{qm^2 + (\sigma^2 - m)/r} \\
 &= \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{m^2 + (\sigma^2 - m)/qr} \cdot \frac{m^2 + (\sigma^2 - m)/q}{m^2 + \sigma^2 - m} \\
 &= \frac{I_{\delta w_0}}{I_{\delta_0}},
 \end{aligned} \tag{35}$$

ここで $I_{\delta w_0}$ は、 r 個の標本に含まれるすべての単位の間の平均散布度である。

$I_{\delta s_0}$ は

$$\begin{aligned}
 I_{\delta s_0} &= \frac{(r-1)(\sigma^2 - m)}{qrm^2 + \sigma^2 - m} + 1 \\
 &= \frac{qr - q}{qr - 1} \cdot \frac{1}{q}(I_{\delta w_0} - 1) + 1
 \end{aligned}$$

と書くことができるから、次式が得られる。

$$I_{\delta w_0} = \frac{\left(q - \frac{n-q}{n-1}\right)\delta_0}{1 - \frac{n-q}{n-1}\delta_0}, \tag{36}$$

ただし $n = qr$ および $\delta_0 = \frac{1}{q}I_{\delta_0}$ である。

応用

(1) もし、単位当たり個体数 x が負の二項分布に従うなら、(19) 式を (33) 式に代入することによって次の標本間散布度が得られる。

$$\begin{aligned} I_{js}^* &= \frac{1}{q}(I_{j'}^* - 1) + 1 \\ &= \frac{1}{q} \left\{ \left(1 + \frac{1}{k} \right) - 1 \right\} + 1 \\ &= \frac{1}{qk} + 1 \end{aligned} \quad (37)$$

この関係はこの分布の再生性から期待される場所である。同様に、正の二項分布に対しては次式が成立する。

$$I_{js}^* = 1 - \frac{1}{qk'} \quad (38)$$

(2) (33) 式から次式が得られる。

$$\frac{\sigma_N^2}{N_0^2} = (I_{js}^* - 1) + \frac{1}{N_0} \quad (39)$$

この関係を用いて、標本平均 (\bar{x}) に対する相対的な誤差の大きさを次式によって推定できる。

$$\begin{aligned} \varepsilon &= t \frac{s_{\bar{x}}}{\bar{x}} \\ &= t \frac{s_N}{N} \\ &= t \sqrt{(I_{js}^* - 1) + \frac{1}{N}} \end{aligned} \quad (40)$$

ここで $s_{\bar{x}}$ は単位当たり標本平均 \bar{x} の標準偏差、 s_N は N の標準偏差、 t は“学生用 t ”，そして $I_{j'}^*$ は $I_{j'}^*$ の推定値である。

(40) 式から、一定の大きさの標本に対する個体群密度の推定精度は、 I_{js}^* の値が小さくなるような標本抽出法を用いれば高くなることがわかる。後の章でのべる I_{js}^* の構造の分析は、そのような標本抽出の方策に役立つだろう。

(3) 大きさの異なる L 個の部分集団からなる無限母集団から、一定の個体数 N を無作為に抽出する場合を考えてみよう。 $m = N/L$ と置き、部分集団から

抽出される個体数を x , また x の分散を σ^2 で表わすと次式が得られる。

$$\begin{aligned} I_{\theta_0} I^*_{\Delta s} &= L \frac{E\{\sum_1^L x(x-1)\}}{N(N-1)} I^*_{\Delta s} \\ &= L^2 \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{N(N-1)} I^*_{\Delta s}. \end{aligned}$$

上式中の $I^*_{\Delta s}$ (標本間散布度) は (N 一定の条件下では)

$$\begin{aligned} I^*_{\Delta s} &= \frac{N(N-1)}{N^2} \\ &= 1 - \frac{1}{N}. \end{aligned} \quad (41)$$

によって与えられるから, 次式が得られる。

$$\begin{aligned} I_{\theta_0} I^*_{\Delta s} &= \frac{m^2 + \sigma^2 - m}{m^2} \\ &= I^*_{\Delta} \end{aligned}$$

上式は, (34) 式の関係がこの場合にも保たれていることを示している。

II. 3. 標本の大きさ q が変動する場合の標本内散布度と標本間散布度

もし, 標本の大きさ q が平均値 q_0 と分散 σ_q^2 を持つ変数であるなら, II. 1 で述べた無限母集団における標本間散布度 ($I^*_{\Delta s}$) は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned} I^*_{\Delta s} &= \frac{(q_0 m)^2 + (q_0 \sigma_q^2 + m^2 \sigma_q^2) - q_0 m}{(q_0 m)^2} \\ &= \frac{1}{q_0} I^*_{\Delta} + I^*_{\Delta q} \end{aligned} \quad (42)$$

ここで $I^*_{\Delta q}$ は次式によって与えられる q の散布度である。

$$I^*_{\Delta q} = \frac{q_0^2 + \sigma_q^2 - q_0}{q_0^2}. \quad (43)$$

一方,

$$\delta'_0 = \frac{E\{\sum_1^q x(x-1)\}}{E\{N(N-1)\}}, \quad (44)$$

と置けば、標本の大きさが変動する場合の標本内平均散布度として次式が得られる。

$$\begin{aligned}
 I'_{\delta_0} &= E\{q\} \delta'_0 \\
 &= q_0 \delta'_0 \\
 &= q_0 \frac{E\{q(m^2 + \sigma^2 - m)\}}{E\{q^2 m^2 + q\sigma^2 - qm\}} \\
 &= \frac{q_0^2(m^2 + \sigma^2 - m)}{E\{q(q-1)\}m^2 + q_0(m^2 + \sigma^2 - m)} \\
 &= \frac{I^*_{\Delta}}{\frac{1}{q_0} I^*_{\Delta} + I^*_{\Delta q}}, \tag{45}
 \end{aligned}$$

これより

$$I^*_{\Delta} = I'_{\delta_0} I^*_{\Delta s}. \tag{46}$$

すなわち、標本の大きさ q が変動する場合においても、(34) 式と同じ関係が成立することがわかる。

いま

$$\Delta'' = \frac{\delta'_0}{1 - \delta'_0}, \tag{47}$$

と置けば

$$\begin{aligned}
 \Delta'' &= \frac{E\{q\}(m^2 + \sigma^2 - m)}{E\{q(q-1)\}m^2} \\
 &= \frac{1}{q_0} \cdot \frac{I^*_{\Delta}}{I^*_{\Delta q}} \tag{48}
 \end{aligned}$$

となり、したがって

$$I^*_{\Delta} = q_0 \Delta'' I^*_{\Delta q}. \tag{49}$$

の関係が得られる。

もし、標本の大きさ q が一定であれば、

$$\begin{aligned}
 I^*_{\Delta q} &= \frac{q(q-1)}{q_2} \\
 &= 1 - \frac{1}{q}. \tag{50}
 \end{aligned}$$

となり、したがって

$$\begin{aligned}
 I^*_{\Delta} &= qD'' \frac{q-1}{q} \\
 &= (q-1)D'' .
 \end{aligned} \tag{51}$$

このように q が一定のときには、 D'' は (29) 式における D' と等しいから (29) あるいは (7) 式が得られる。

応 用

(1) 巖 (IWAO, 1968) は、平均こみあい度の平均密度に対する回帰が、さまざまな条件において直線となることを見出した。すなわち、

$$\overset{*}{m} = \alpha + \beta m \tag{52}$$

の関係である。ここで α と β は定数である。後に巖・久野 (IWAO & KUNO 1971) は、個体群は個体あるいは個体の集合といった基本構成要素からなり、単位区画当りの基本構成要素数は平均 m_b を持つ確率分布に従い、一方基本構成要素当りの個体数は平均 m_c ($m_b m_c = m$) を持つ別の分布に従うと仮定して、この一般的な直線関係を理論的に導いた。

その結果は次式のように示される。

$$\overset{*}{m} = \overset{*}{m}_c + \left(\frac{\overset{*}{m}_b}{m_b} \right) m \tag{53}$$

ここで $\overset{*}{m}_c$ 、 $\overset{*}{m}_b$ はそれぞれ m_c と m_b に対する平均こみあい度であり、 $\overset{*}{m}_b / m_b$ は '基本構成要素の分布様式' を表わしている。

さて、単位区画当りの基本構成要素数は変数としての標本の大きさ q に対応し、基本構成要素当りの個体数の散布度は (42) 式における全散布度 I^*_{Δ} に対応していると考えることにより、(42) 式を上記の場合に適用すると次式が得られる。

$$I^*_{\Delta N} = \frac{1}{m_b} I^*_{\Delta} + I^*_{\Delta b} \tag{54}$$

ここで $I^*_{\Delta N}$ と $I^*_{\Delta b}$ は、それぞれ単位当りの個体数の散布度と単位当りの基本構成要素数の散布度である。

ところですでに次の関係、

$$\overset{*}{m} = m I^*_{\Delta}, \tag{〔26〕を見よ}$$

が得られているので、次式が導かれる。

$$\begin{aligned} \overset{*}{m} &= m_c I^*_{Jd} + I^*_{Jb} m \\ &= \overset{*}{m}_c + I^*_{Jb} m \end{aligned} \quad (55)$$

これは (53) 式と同じ式である。これから次の関係があることがわかる。

$$\begin{aligned} \alpha &= \overset{*}{m}_c \\ &= m_c I^*_{Jd}, \\ \beta &= \frac{\overset{*}{m}_b}{m_b} \\ &= I^*_{Jb}. \end{aligned}$$

ただし、ある母集団に対して直線的な $\overset{*}{m}-m$ 関係が得られたとしても、 α と β は常に $m_c I^*_{Jd}$ と I^*_{Jb} に対応しているわけではないことに注意すべきである。たとえば、単位当りの基本構成要素数があらゆる単位で等しいとすれば、 I^*_{Jb} は $1 - \frac{1}{m_b}$ ((50) 式を見よ) になるであろう。

この場合には (54) 式は、

$$I^*_{JN} = \frac{1}{m_b} (I^*_{Jd} - 1) + 1. \quad (56)$$

となり、したがって

$$\overset{*}{m} = m_c (I^*_{Jd} - 1) + m. \quad (57)$$

すなわち、 $\overset{*}{m}-m$ 回帰直線の切片と勾配は、

$$\alpha = m_c (I^*_{Jd} - 1)$$

および

$$\beta = 1.$$

となる。

上記の例で示されるように、 β の値は I^*_{Jq} (上の例の I^*_{Jb} に等しい) の値を常に表わしているとは限らないから、母集団内の個体の分布様式に関する正しい知識を得るためには、さらに I^*_{Jq} と I^*_{Jd} の値を推定するための方法を考える必要があるだろう。

III 不均質な母集団における散布度

III.1. 部分集団内散布度と部分集団間散布度

1つの無限母集団が、単位数は同じだけれど単位当たり平均個体数を異にする L 個の部分集団に分かれているものとする。 i 番目の部分集団における単位当たり個体数の平均値と分散をそれぞれ m_i と σ_i^2 で表わすと、部分集団内平均散布度 (I_{Jz}^*) は、

$$I_{Jz}^* = \frac{\sum_{i=1}^L (m_i^2 + \sigma_i^2 - m_i)}{\sum_{i=1}^L m_i^2} \quad (i=1, 2, \dots, L), \quad (58)$$

また、部分集団間平均散布度 (部分集団間密度散布度) は、

$$I_{JM} = L \frac{\sum_{i=1}^L m_i^2}{\left(\sum_{i=1}^L m_i\right)^2} \quad (59) \text{(表1)}$$

で与えられる。

$$m_0 = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L m_i,$$

と置くと、全散布度 I_{Jd}^* は次式のように表わされる。

$$\begin{aligned} I_{Jd}^* &= \frac{m_0^2 + \sigma_0^2 - m_0}{m_0^2} \\ &= I_{JM} I_{Jz}^*, \end{aligned} \quad (60)$$

ただし、 σ_0^2 は母集団全体における単位当たり個体数の分散である。

これより、全散布度は部分集団間密度散布度 (I_{JM}) と部分集団内散布度 (I_{Jz}^*) の積であることがわかる。

III.2. 不均質な母集団からの標本抽出

(i) III.1. でのべたような L 部分集団からなる母集団を想定し、標本として L 個の単位 (各部分集団から 1 単位) を取り出すとする。この場合の標本間散布度は

$$I_{Jd}^* = \frac{1}{L} (I_{Jz}^* - 1) I_{JM} + 1 \quad (61) \quad (\text{MORISITA, 1964})$$

となり、また標本内の部分集団間平均散布度（標本内散布度）は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
 I_{000} &= \frac{I_{\Delta}^*}{I_{\Delta S}^*} \\
 &= \frac{I_{\Delta Z}^* I_{\Delta M}}{\frac{1}{L}(I_{\Delta Z}^* - 1) I_{\Delta M} + 1}.
 \end{aligned} \tag{62}$$

(ii) 上にのべた層別抽出によってこの母集団から r 個の標本を取り出したとき、それぞれの標本に対して N_1, N_2, \dots, N_r ($\sum_{i=1}^r N_i = T$) 個体が得られたとする。もし、 r 個の標本がくり返し取り出されるなら、 r 個の標本の合計個体数の散布度 (T の散布度) は、

$$I_{\Delta S}^* = \frac{1}{r}(I_{\Delta S}^* - 1) + 1, \tag{63} \text{ \{ (33) を見よ \}}$$

また、 r 個の標本間平均散布度 (N の散布度) は

$$\begin{aligned}
 I_{000} &= \frac{I_{\Delta S}^*}{I_{\Delta S}^*} \\
 &= \frac{I_{\Delta S}^*}{\frac{1}{r}(I_{\Delta S}^* - 1) + 1}.
 \end{aligned} \tag{64}$$

となる。

各標本の中の i 番目の部分集団に属している個体数を r 個の標本について合計したものを R_i (表1) とすれば、(抽出をくり返すことによって得られる) 各 R_i 間の平均散布度として次式が得られる。

$$\begin{aligned}
 I_{\Delta Z}^* &= \frac{\sum_1^L (R_{i0}^2 + \sigma_{R_i}^2 - R_{i0})}{\sum_1^L R_{i0}^2} \\
 &= \frac{\sum_1^L (r m_i^2 + \sigma_i^2 - m_i)}{r \sum_1^L m_i^2} \\
 &= \frac{1}{r}(I_{\Delta Z}^* - 1) + 1.
 \end{aligned} \tag{65}$$

r 個の標本の和についての部分集団間全散布度 $I_{\Delta G}^*$ と標本和内部分集団間平

表1 Ⅲ.2.(i)(ii)に記載された散布度

部分集団	標 本				標本の和	標 本	母集団平均			
	1	2	j			r	r + 1
1	x_{11}	x_{12}	x_{1j}	x_{1r}	R_1 ———— $I_{\beta G_0}$	x_{1r+1}	m_1 ———— I_{DM}
2	x_{21}	x_{22}	x_{2j}	x_{2r}		R_2 ———— 	x_{2r+1}	
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
i	x_{i1}	x_{i2}	x_{ij}	x_{ir}	R_i ———— $I_{\beta G_0}$	x_{ir+1}	m_i ————
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮	
L	x_{L1}	x_{L2}	x_{Lj}	x_{Lr}	R_L ———— 	x_{Lr+1}	m_L ————
合 計	N_1	N_2	N_j	N_r	T	N_{r+1}	
	$(I_{\beta G_0})$								$(I^*_{\beta S})$	

$$\begin{aligned}
 I^*_{\beta G} &= I^*_{\beta Z} I_{DM} \\
 &= \left\{ \frac{1}{r} (I^*_{\beta Z} - 1) + 1 \right\} I_{DM} \\
 &= \frac{1}{r} I^*_{\beta} + \left(1 - \frac{1}{r} \right) I_{DM}
 \end{aligned} \tag{66}$$

および

$$\begin{aligned}
 I_{\beta G_0} &= \frac{I^*_{\beta G}}{I^*_{\beta S}} \\
 &= \frac{\left\{ \frac{1}{r} (I^*_{\beta Z} - 1) + 1 \right\} I_{DM}}{\frac{1}{r} (I^*_{\beta S} - 1) + 1} \\
 &= \left\{ \frac{1}{r} \left(\frac{I^*_{\beta Z}}{I^*_{\beta S}} - 1 \right) \frac{I^*_{\beta S}}{\frac{1}{r} (I^*_{\beta S} - 1) + 1} \right\} I_{DM}
 \end{aligned}$$

均散布度 (R_1, R_2, \dots, R_L の間の散布度) I_{D00} は, それぞれ

$$= \frac{1}{r} (I_{D00} - I_{DM}) I_{D00} + I_{DM}. \quad (67)$$

によって与えられる。

(iii) 上の場合 (III. 2. ii.) において, もし L 個の部分集団のうちの l 個が標本として無作為に取り出されるなら, 標本間散布度 ($r \times l$ 個の単位に存在する総個体数の散布度) は次式によって与えられる。

$$I_{Ds}^* = \frac{1}{rl} (I_{Ds}^* - 1) I_{DM} + \frac{L-l}{L-1} \cdot \frac{1}{l} (I_{DM} - 1) + 1. \quad (68) \quad (\text{MORISITA, 1964})$$

応 用

(1) 母集団が上記のような L 個の部分集団から構成されている場合, もし, そのすべての部分集団から r 個ずつの単位を無作為に抽出して合計 $q = r \times L$ の大きさの標本を得たとすれば, 標本間散布度は, (61) と (63) 式の関係を用い, 次式のように求められる。

$$\begin{aligned} I_{Ds}^* &= \frac{1}{rL} (I_{Ds}^* - 1) I_{DM} + 1 \\ &= \frac{1}{q} (I_{Ds}^* - I_{DM}) + 1. \end{aligned} \quad (69)$$

一方, 母集団全体から無作為抽出によって q 個の単位を取り出したとすれば,

$$I_{Ds}^* = \frac{1}{q} (I_{Ds}^* - 1) + 1. \quad \{ (33) \text{を見よ} \}$$

もし $I_{DM} > 1$ なら, 前者の標本抽出法によって得られる I_{Ds}^* の値は後者の方法によって得られる値より小さくなることは明らかである。すなわち, 一定の標本の大きさ q によって母集団全体の密度推定を行なう場合, 前者の層別抽出法を用いることによって, 後者の無作為抽出法の場合より推定精度を高くすることができるであろう。

(2) ある地域に L 本の植物が分布し, ある昆虫の雌が産卵のためにその株に飛来するとしよう。もし, 株の大きさのちがいやその地域の局所的条件のちがいが雌の行動に影響を及ぼすとすれば, 単位時間当りに雌が産む各株上の卵の平均個数は株間でちがうであろう。そのばらつきの程度は次式によって測ることができる。

$$I_{JM} = L \frac{\sum_i^L m_i^2}{(\sum_i^L m_i)^2}$$

ここで m_i は i 番目の株に雌当り単位時間当りに産まれる卵の数の期待値である。そこで、雌当り株当りの卵数の全散布度（株間および雌間散布度）を I_{JM}^* 、 r 匹の雌によって産まれる各株上の卵の総数の株間全散布度（株間および雌群間散布度）を I_{JG}^* と置き、(66) 式をこの場合に適用すれば、次式が得られる。

$$I_{JG}^* = \frac{1}{r} (I_{JM}^* - I_{JM}) + I_{JM} \quad (70)$$

もし、1 回の飛来で産みつけられる卵の平均個数 (m_c) に株間でのちがいがなければ、卵密度の株間散布度 (I_{JM}) は、飛来密度の株間散布度 (I_{JQ}) によって置き換えることができる。なぜなら、

$$\begin{aligned} I_{JM} &= L \frac{\sum_i^L m_i^2}{(\sum_i^L m_i)^2} = L \frac{\sum_i^L (q_{i0} m_c)^2}{(\sum_i^L q_{i0} m_c)^2} = L \frac{\sum_i^L (q_{i0})^2}{(\sum_i^L q_{i0})^2} \\ &= I_{JQ} \end{aligned}$$

であるからである。

ただし q_{i0} は i 番目の株への単位時間当りの飛来数の期待値である。したがって、(70) 式は次式のように書き換えられる。

$$I_{JG}^* = \frac{1}{r} (I_{JM}^* - I_{JQ}) + I_{JQ} \quad (71)$$

上の場合に $\overset{*}{m} - m$ 回帰法 (IWAO, 1968) を適用すれば、 $\overset{*}{m} - m$ 式は次式のように表わされる。

$$\begin{aligned} \overset{*}{m} &= m I_{JG}^* \\ &= m_0 (I_{JM}^* - I_{JQ}) + I_{JQ} m \end{aligned} \quad (72)$$

ここで $\overset{*}{m}$ は株当り卵数の平均こみあい度で、 m と m_0 はそれぞれ r 匹の雌と 1 匹の雌によって産みつけられた株当り卵数の平均値である。

一方、巖・久野 (IWAO & KUNO, 1971) は、(53) 式で与えられた理論的な関係と小林 (KOBAYASHI, 1965) がキャベツ畑で調査したモンシロチョウ (*Pieris*

rapae crucivora) の卵数分布のデータから計算された \bar{x}^* (株当り卵数の平均こみあいの推定値) の \bar{x} に対する回帰直線の β の値がほぼ 1 となることから、雌がランダムに個々のキャベツに飛来するのであろうと推量した。

さて、1 つの株に 1 回の飛来で産まれる卵数の散布度と平均値をそれぞれ I^*_{Jc} と m_c と置き、株当り飛来回数⁹⁾の散布度と平均をそれぞれ I^*_{Jq} と q_0 と置けば、(54) と (55) 式は

$$I^*_{JG} = \frac{1}{q_0} I^*_{Jc} + I^*_{Jq} \quad (73)$$

および

$$\bar{m}^* = m_c I^*_{Jc} + I^*_{Jq} m. \quad (74)$$

と書き直すことができる。

$\bar{m}^* - m$ 直線の傾き β は、(74) 式では、 I^*_{Jq} の値を示すが、もし $\bar{m}^* - m$ 式 (72) が適用されるとすれば、 I_{JQ} になる。前者は、棲息場所における不均質な状態ばかりでなく、種⁹⁾の特性 (たとえば、産卵習性) をも反映している (IWAO & KUNO, 1971) のに対して後者は、棲息場所における不均質性 (例えば、キャベツ株の不均質性) の程度を表わしている。このちがいは $\beta=1$ の場合に特に明らかである。この場合、もし $\beta=I^*_{Jq}$ なら、一般には⁹⁾、巖・久野 (IWAO & KUNO, 1971) が指摘したように雌が株にランダムに飛来すると考えることができる。しかし、もし $\beta=I_{JQ}$ なら、この値が 1 であるということは、棲息場所がほとんど均質であることを示している。したがって、2 つの式の間の理論的な関係を明らかにすることがこれらの式を実際の分布資料に対して正しく適用するために必要である。この関係は次のように与えられる。

もし $r=1$ なら、

$$\begin{aligned} I^*_{JG} &= I^*_{J} \\ &= \frac{LE\{\sum_{j=1}^L(x_1+x_2+\dots+x_q)^2 - \sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^q x_i^2\}}{(E\{\sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^q x_i\})^2} \\ &= \frac{LE\{\sum_{j=1}^L \sum_{i=1}^q x_i(x_i-1) + \sum_{j=1}^L q(q-1)m_c^2\}}{L^2 q_0^2 m_c^2} \\ &= \frac{E\{x(x-1)\}}{q_0 m_c^2} + \frac{E\{q(q-1)\}}{q_0^2} \\ &= \frac{1}{q_0} I^*_{Jc} + I^*_{Jq} \end{aligned} \quad (75)$$

ここで、 x は1回の飛来当り卵数を、 q は株当り飛来数を表わしている。
ここで、次の関係がある。

$$\begin{aligned} I^*_{dq} &= \frac{LE\{\sum q(q-1)\}}{L^2 q_0^2} \\ &= \frac{L \sum (q_{i0}^2 + \sigma_{qi}^2 - q_{i0})}{(\sum q_{i0})^2} \\ &= L \frac{\sum q_{i0}^2}{(\sum q_{i0})^2} \cdot \frac{\sum (q_{i0}^2 + \sigma_{qi}^2 - q_{i0})}{\sum q_{i0}^2} \end{aligned}$$

q_{i0} と σ_{qi}^2 は、それぞれ i 番目の株への雌当り飛来数の平均値と分散である。

さて

$$I^*_{dqz} = \frac{\sum (q_{i0}^2 + \sigma_{qi}^2 - q_{i0})}{\sum q_{i0}^2} \quad (76)$$

と置けば、次式が得られる。

$$I^*_{dq} = I^*_{dqz} I_{dq} \quad (77)$$

I^*_{dq} は同じ株に対する飛来数の雌間平均散布度である。そこで I^*_{dq} は2つの散布度の積であることがわかる。1つは種の特長 (I^*_{dqz})、もう1つは棲息場所の不均質性 (I_{dq}) を反映している。

さて、卵が r 匹の雌によって産みつけられる場合を考えてみよう。この場合は、株当り飛来数の平均値は q_0 から rq_0 になるけれども、 I^*_{dc} と I_{dq} は雌の数によって影響されない。一方、(33) 式の関係から次式が得られる。

$$I^*_{dqz} = \frac{1}{r} (I^*_{dqz} - 1) + 1 \quad (78)$$

ここで、 I^*_{dqz} は同じ株についての r 匹の雌による総飛来数の散布度である。

そこで、この総飛来数の株間散布度、 I^*_{dv} は次式によって与えられる。

$$I^*_{dv} = I^*_{dqz} \cdot I_{dq} = \left\{ \frac{1}{r} (I^*_{dqz} - 1) + 1 \right\} I_{dq} \quad (79)$$

したがって

$$I^*_{dg} = \frac{1}{rq_0} I^*_{dc} + I^*_{dv} = \frac{1}{rq_0} I^*_{dc} + \left\{ \frac{1}{r} (I^*_{dqz} - 1) + 1 \right\} I_{dq}$$

$$= \frac{1}{r} \left\{ \frac{1}{q_0} I^*_{Jc} + I^*_{Jq} - I_{Jq} \right\} + I_{Jq}. \quad (80)$$

$\frac{1}{q_0} I^*_{Jc} + I^*_{Jq} = I^*_{J}$ ((75)式を見よ) であるから, 上の式は次式のように書くことができる。

$$I^*_{Jq} = \frac{1}{r} (I^*_{J} - I_{Jq}) + I_{Jq}.$$

これは (71) 式である。つまり, (73) 式は (71) 式において $r=1$ と置いた特殊な場合であることがわかる。

さて, j 番目の雌による i 番目の株への単位時間内飛来回数を q_{ij} と置き, q_{ij} の期待値を q_{ij0} と置けば, 次式が得られる。

$$\begin{aligned} I^*_{Jqz} &= \frac{\sum_i^L E(q_i(q_i-1))}{\sum_i^L q_{i0}^2} \\ &= \frac{\sum_i^L \sum_j^L E\{q_{ij}(q_{ij}-1)\}}{\sum_i^L q_{i0} \sum_j^L q_{ij0}} \\ &= \frac{\sum_i^L \sum_j^L q_{ij0}^2}{\sum_i^L q_{i0} \sum_j^L q_{ij0}} \cdot \frac{\sum_i^L \sum_j^L E(q_{ij}(q_{ij}-1))}{\sum_i^L \sum_j^L q_{ij0}^2} \\ &= I_{Jqz} \cdot I^*_{Jqzt}, \end{aligned} \quad (81)$$

ここに

$$I_{Jqz} = \frac{\sum_i^L \sum_j^L q_{ij0}^2}{\sum_i^L q_{i0} \sum_j^L q_{ij0}} \quad (82)$$

また

$$I^*_{Jqzt} = \frac{\sum_i^L \sum_j^L E(q_{ij}(q_{ij}-1))}{\sum_i^L \sum_j^L q_{ij0}^2} \quad (83)$$

である。

I_{Jqz} は特定の株への飛来の平均回数 (飛来密度) の雌間平均散布度を, I^*_{Jqzt}

は同じ雌による同じ株への単位時間当り飛来回数の平均散布度を表わしている。

q_0 は単位時間当り株当り雌当り飛来数であるから、雌の行動が変わらない限り、時間 t の間には株当り雌当り $q_0 t$ 回の飛来が期待される。そして、この場合は、時間 t 当り同じ雌による同じ株への飛来の平均散布度 $I^*_{\Delta qzT}$ は次式によって与えられる。

$$I^*_{\Delta qzT} = \frac{1}{t}(I^*_{\Delta qzt} - 1) + 1. \quad (84)$$

したがって、時間 t 当り同じ株への飛来の雌間平均散布度 $I^*_{\Delta qv}$ は、

$$I^*_{\Delta qu} = I^*_{\Delta qzT} I_{\Delta qz} = \left\{ \frac{1}{t}(I^*_{\Delta qzt} - 1) + 1 \right\} I_{\Delta qz}. \quad (85)$$

また、(r, t についての) 総飛来回数の株間散布度 $I^*_{\Delta v}$ は

$$\begin{aligned} I^*_{\Delta v} &= \left\{ \frac{1}{r}(I^*_{\Delta qu} - 1) + 1 \right\} I_{\Delta Q} \\ &= \left[\frac{1}{r} \left\{ \frac{1}{t}(I^*_{\Delta qzt} - 1) I_{\Delta qz} + I_{\Delta qz} - 1 \right\} + 1 \right] I_{\Delta Q}. \end{aligned} \quad (86)$$

となる。

そこで、時間 t 当り r 匹の雌によって産みつけられる卵数の株間散布度は次式のようになるであろう。

$$\begin{aligned} I^*_{\Delta G} &= \frac{1}{rq_0 t} I^*_{\Delta c} + \left[\frac{1}{r} \left\{ \frac{1}{t}(I^*_{\Delta qzt} - 1) I_{\Delta qz} + I_{\Delta qz} - 1 \right\} + 1 \right] I_{\Delta Q} \\ &= \frac{1}{rq_0 t} I^*_{\Delta c} + \frac{1}{rt} (I^*_{\Delta qzt} - 1) I_{\Delta qz} I_{\Delta Q} + \frac{1}{r} (I_{\Delta qz} - 1) I_{\Delta Q} + I_{\Delta Q}. \end{aligned} \quad (87)$$

したがって、株当り卵数の平均こみあい度として次式が得られる。

$$\begin{aligned} \overset{*}{m} &= m I^*_{\Delta G} = m_c I^*_{\Delta c} + m_0 (I^*_{\Delta qzt} - 1) I_{\Delta qz} I_{\Delta Q} \\ &\quad + m_0 t (I_{\Delta qz} - 1) I_{\Delta Q} + I_{\Delta Q} m, \end{aligned} \quad (88)$$

ここで、 $m_0 = m_c q_0 =$ 単位時間あたり株当り雌当り平均卵数である。

この式から、次のようなさまざまな場合に対する $\overset{*}{m} - m$ 関係を想定することができる。

a) $I_{\Delta qz} = 1$

これは、どの株についても、雌間に平均飛来回数のちがいがいないという場合

である。この場合には

$$\overset{*}{m} = \alpha + \beta m$$

によって表わされる直線的な $\overset{*}{m} - m$ 関係が期待され、 α と β は次式によって与えられる。

$$\alpha = m_c I_{dc}^* + m_0 (I_{dqzt}^* - 1) I_{dq},$$

$$\beta = I_{dq}.$$

b) $I_{dqz} > 1$

個々の株への平均飛来回数が雌間で異なっている場合。これは雌間で株全体についての総飛来回数にちがいがあことを必ずしも意味するわけではない。もし、何匹かの雌はその地域の片側半分の株に飛来し、他の雌は他の半分の株に飛来するとすれば、雌間で総飛来回数にちがいがなくて、特定株への平均飛来回数は大いに異なるであろう。

(b₁) $r = 1$

この場合、次式が得られる。

$$\overset{*}{m} = m_c I_{dc}^* + m_0 (I_{dqzt}^* - 1) I_{dqz} I_{dq} + I_{dqz} I_{dq} m, \quad (89)$$

したがって

$$\alpha = m_c I_{dc}^* + m_0 (I_{dqzt}^* - 1) I_{dqz} I_{dq},$$

$$\beta = I_{dqz} I_{dq}.$$

もし $t = 1$ なら、 $m_c q_0 = m_0 = m$ となるから

$$\begin{aligned} \overset{*}{m} &= m_c I_{dc}^* + I_{dqzt}^* I_{dqz} I_{dq} m_c q_0 \\ &= m_c I_{dc}^* + I_{dq}^* m. \end{aligned}$$

これは (74) 式に他ならない。この場合、 m の変化は、 q_0 (= 1 雌の単位時間当たり株当たり平均飛来回数) の変化によって生じるものと思われる。

(b₂) $r = A > 1$, $A = \text{定数}$

この場合は次式が得られる。

$$\alpha = m_c I_{dc}^* + m_0 (I_{dqzt}^* - 1) I_{dqz} I_{dq},$$

$$\beta = \frac{1}{A} (I_{dqz} - 1) I_{dq} + I_{dq}.$$

もし、上の2つの場合に、 q_0 が定数で卵死亡率の効果が無視できる程度であるとすれば、 m は t の増大に比例して増加する。ただしこの増加は m が次の値に達した時に停止する。

$$m = m_0 H \quad (r=1)$$

または

$$m = m_0 A H \quad (r > 1).$$

ここに H は卵期間である。

(b3) $t = H$, $r =$ 変数

この場合、次式によって表わされる直線的な $\dot{m} - m$ 関係が得られる。

$$\alpha = m_c I_{dc}^* + m_0 (I_{dqz}^* - 1) I_{dqz} I_Q + m_0 H (I_{dqz} - 1) I_{dqz},$$

$$\beta = I_{dqz}.$$

(b4) (b1) と (b3) の組み合わせ

現実性の高い一つのケースとして、非常に低い m の範囲は主に1匹の雌の

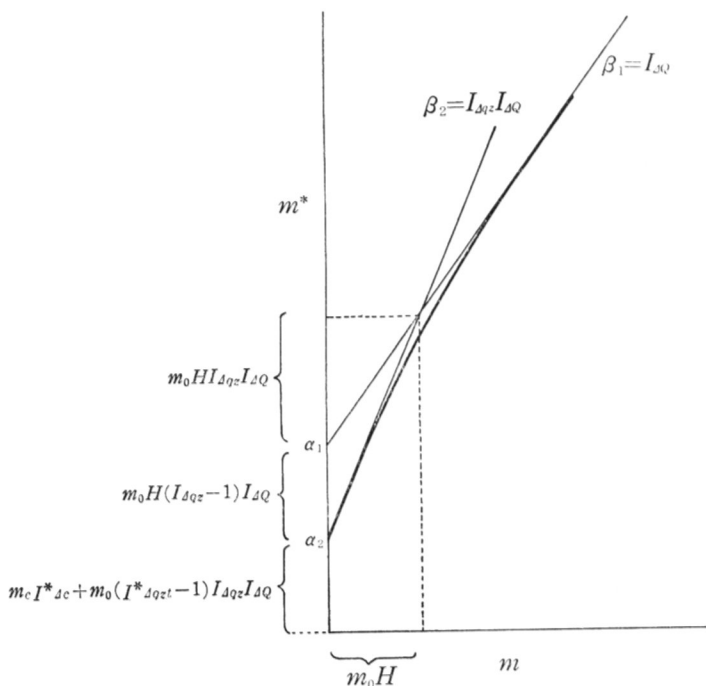


図1 (b1) と (b3) の結合した効果のもとでの曲線的な $\dot{m} - m$ 関係
 α_2 , β_2 : m は1匹の雌の飛来回数の増加とともに増加する (b1).
 α_1 , β_1 : m は雌の数の増加とともに増加する (b3).

産卵によるものであり、より高い m の範囲は多数の雌によるものであるという場合が考えられる。前者においては、 m の変化は主に t の変化により、後者の場合は r の変化による。この場合、図 1 に見られるような曲線の $\bar{m}^* - m$ 関係が期待されよう。

上記の関係から、もし直線的な $\bar{x}^* - \bar{x}$ 関係が得られるなら、 $\bar{x}^* - \bar{x}$ 回帰直線の勾配は大いの場合 I_{JQ} あるいは $I_{JQz} I_{JQ}$ の値を示すことがわかる。もし、 \bar{x} に対する \bar{x}^* の回帰が比較的高い \bar{x} 値の範囲について求められるならば、その勾配は多くの場合生息場所の不均質性の尺度である I_{JQ} の値を表わす。他方、小さい値 \bar{x} の範囲について回帰直線をひけば、その勾配は $I_{JQz} I_{JQ}$ 、すなわち生息場所の不均質性と同一株への雌間の飛来回数のちがいと結合した効果を表わすであろう。後者は、活動域のくいちがいか雌間の活動性のちがいによって生じると考えられる。このように個体群における $\bar{m}^* - m$ 関係を正しく理解するためには、一般に分布構造に関する知識が必須であるといえよう。

III.3. 大きさと密度の異なる部分集団からなる母集団における散布度

(i) 1つの無限母集団が、異なる相対サイズ p ($p = p_1, p_2, \dots; \sum p = 1$) と異なる単位当たり平均個体数 m ($m = m_1, m_2, \dots$) とをもつ無限個の部分集団に分けられているとする。今部分集団の各々から r 単位 (r は変数) をくり返し取り出す場合を考える。もし、各々の部分集団から取り出される単位数の平均値が各部分集団の大きさに比例するとすれば、部分集団の大きさの散布度は次式によって表わされる。

$$I_{JQ} = \frac{\sum_i r_{i0}^2}{\sum_i r_0 r_{i0}} \quad (90)$$

ここで r_{i0} は i 番目の部分集団から取り出される単位の平均個数であり、 $r_0 = E\{r\}$ である。

この場合、単位数の部分集団内平均散布度は次式のように得られる。

$$I_{Jr2}^* = \frac{\sum_i \{r_{i0}^2 + \sigma_{ri}^2 - r_{i0}\}}{\sum_i \{r_{i0}^2\}} \quad (91)$$

ここで σ_{ri}^2 は i 番目の部分集団から取り出される単位数の分散である。

単位数の部分集団間全散布度は次式によって与えられる。

$$I_{Jr}^* = \frac{E\{r(r-1)\}}{r_0^2}$$

表2 Ⅲ. 3に記載された散布度

標本	部分集団	単 位					合 計	単位	母 集 団 平 均				
		1	2	j		r	$r+1$...	密度	大きさ		
I	1	x_{11}	x_{12}	x_{1j}	x_{1r}	R_1	—	m_1	—	r_{10}
	2	x_{21}	x_{22}	x_{2j}	x_{2r}	R_2	—	m_2	—	r_{20}

	i	x_{i1}	x_{i2}	x_{ij}	x_{ir}	R_i	—	m_i	—	r_{i0}
	l	x_{l1}	x_{l2}	x_{lj}	x_{lr}	R_l	—	m_l	—	r_{l0}
	合 計						T_1	—		—		
II	$l+1$						—		—		
						—		—		
	$2l$						—		—		
	合 計						T_2	—		—		
.....	$2l+1$						—		—		
.....							—		—		

$$(I^*_{\Delta rz})$$

$$= I_{\Delta Q} I^*_{\Delta rz} \tag{92}$$

p と m が互いに独立であると仮定し、

$$m_0 = \sum p_i m_i$$

$$= E\{m\},$$

と置くと、部分集団密度散布度は次式のように、

$$I_{\Delta M} = \frac{E\{m^2\}}{m_0^2}$$

また、部分集団内全散布度は次式で与えられる。

$$I^*_{\Delta z} = \frac{\sum p_i (m_i^2 + \sigma_i^2 - m_i)}{\sum p_i m_i^2}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{E(m^2 + \sigma^2 - m)}{E(m^2)} \\
 &= \frac{I_{JM}^*}{I_{JM}} \tag{93}
 \end{aligned}$$

ここで I_{JM}^* は母集団全体の散布度（母集団内のすべての単位についての散布度）である。

部分集団当り抽出された個体の総数を R とし、 R の平均値と分散をそれぞれ R_0 と σ_R^2 で表わせば、 R の散布度（部分集団散布度）は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
 I_{JG}^* &= \frac{R_0^2 + \sigma_R^2 - R_0}{R_0^2} \\
 &= \frac{I_{Jz}^* E(rm^2) + E(r(r-1)m^2)}{(E(rm))^2}
 \end{aligned}$$

ここで、前にのべた仮定より

$$E\{r(r-1)m^2\} = E\{r(r-1)\} E\{m^2\}$$

および

$$E\{rm\} = r_0 m_0.$$

となるから、したがって次式が得られる。

$$I_{JG}^* = \frac{1}{r_0} I_{Jz}^* I_{JM} + I_{Jr}^* I_{JM} = \frac{1}{r_0} I_{Jz}^* + I_{Jr}^* I_{JM}. \tag{94}$$

(ii) この母集団から l 個の部分集団を無作為に取り出し、 i 番目の部分集団から r_i 個の単位を取り出すことにする。もし、 r_i が平均値 r_{i0} と分散 $\sigma_{r_i}^2$ を持つ変数であり、 r_{i0} の大きさが (i) でのべたように i 番目の部分集団の大きさに比例しているとすれば、 $\sum_i^l r_i$ 単位内に存在する総個体数の散布度 I_{Jz}^* は次式によって表わされる。

$$I_{Jz}^* = \frac{1}{l} \left\{ \left(\frac{1}{r_0} I_{Jz}^* + I_{Jr}^* \right) I_{JM} - 1 \right\} + 1. \tag{95} \quad (\text{表 2})$$

IV 重なり度指数への適用

IV.1. C_0 と C_1

森下 (MORISITA, 1959 b) は、2 種間の空間分布の重なり度指数と 2 つの群

集間の種構成の重なり度合とを測るために、それぞれの重なり度指数 C_δ と C_λ を提唱した。

C_δ 指数は次式によって表わされる。

$$C_\delta = \frac{2 \sum_i^l x_{1i} x_{2i}}{(\delta_1 + \delta_2) N_1 N_2} \quad (96)$$

ここに δ_1 は第1の種の δ で、 δ_2 は第2の種の δ である。また、 $N_1 = \sum_i^l x_{1i}$ 、 $N_2 = \sum_i^l x_{2i}$ であり、 l は抽出された単位数、 x_1 と x_2 はそれぞれ同じ単位内に存在する第1種、第2種の個体数である。

一方、 C_λ 指数は次のように書かれる。

$$C_\lambda = \frac{2 \sum_i^\infty x_{1i} x_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2} \quad (97)$$

ここで

$$\lambda_1 = \frac{\sum_i^\infty x_{1i}(x_{1i}-1)}{N_1(N_1-1)}, \quad N_1 = \sum_i^\infty x_{1i},$$

$$\lambda_2 = \frac{\sum_i^\infty x_{2i}(x_{2i}-1)}{N_2(N_2-1)}, \quad N_2 = \sum_i^\infty x_{2i},$$

x_1 は標本1に見出された個々の構成種の個体数、 x_2 は標本2のそれである。

IV.2. $C'_\delta : C_\delta$ の修正式

$(\delta_1 + \delta_2)/2$ の代わりに

$$\bar{\delta}_g = \frac{\sum_i^l x_{1i}(x_{1i}-1) + \sum_i^l x_{2i}(x_{2i}-1)}{N_1(N_1-1) + N_2(N_2-1)} \quad (i=1, 2, \dots, l),$$

を用いると、 C_δ の修正式として次式が得られる。

$$C'_\delta = \frac{\sum_i^l x_{1i} x_{2i}}{\bar{\delta}_g N_1 N_2} \quad (98)$$

修正の理由は、 δ_g の単純平均の代わりに $\bar{\delta}_g$ を用いれば、重なり度指数と前節までに記述したさまざまな式との間の正確な関係を見出すことがはるかに容易だからである。 C_δ と C'_δ の相違は、 N と δ の両方が種間で大きくちが

わなければ、多くの場合無視できる程度であろう。

もし、 r ($r \geq 2$) 種相互間の比較が必要であれば、

$$\bar{\delta}_q = \frac{\sum_j^r \sum_i^l x_{ji}(x_{ji}-1)}{\sum_j^r N_j(N_j-1)} \quad (j=1, 2, \dots, r)$$

を用いて、 r 種の中の 2 種のすべての可能な組み合わせについての 2 種間の平均重なり度を次式によって測ることができる。

$$\begin{aligned} C'_\delta &= \frac{1}{\bar{\delta}_q} \cdot \frac{\sum_{j \neq h}^l \sum_i^l x_{ji}x_{hi}}{\sum_{j \neq h} N_j N_h} \\ &= \frac{1}{1-\bar{\delta}_N} \left(\frac{\bar{\delta}_G}{\bar{\delta}_q} - \bar{\delta}_N \right) \\ &= \frac{\bar{\delta}_N}{1-\bar{\delta}_N} \cdot \frac{1-\bar{\delta}_z}{\bar{\delta}_z} \end{aligned} \tag{99}$$

ここに

$$\begin{aligned} \bar{\delta}_N &= \frac{\sum_j^r N_j(N_j-1)}{T(T-1)}, \quad T = \sum_j^r N_j, \\ \bar{\delta}_z &= \frac{\sum_i^l \sum_j^r x_{ij}(x_{ij}-1)}{\sum_i^l R_i(R_i-1)} = \frac{\bar{\delta}_w}{\bar{\delta}_G}, \quad R_i = \sum_j^r x_{ij}, \\ \bar{\delta}_w &= \frac{\sum_i^l \sum_j^r x_{ij}(x_{ij}-1)}{T(T-1)}, \quad \bar{\delta}_G = \frac{\sum_i^l R_i(R_i-1)}{T(T-1)} \end{aligned}$$

であり、 $\sum_{j \neq h}$ は N_j と N_h ($j \neq h; j, h=1, 2, \dots, r$) のすべての可能な組み合わせについての総和である。

C'_δ の値は、それぞれの種の同一単位内への出現確率にちがいがなければ、ほぼ 1 となり、種間の分布が全く重なり合わないときには 0 となる。

どの 2 種の間にも分布様式に関して何らの相関もみられないとすれば、次式の関係が期待される。

$$I_{\delta G} = (I_{\delta q} - 1)\bar{\delta}_N + 1 \tag{100}^{10)}$$

ただし $I_{\delta G} = l\bar{\delta}_G$ および $\bar{I}_{\delta q} = l\bar{\delta}_q$ である。

(100) 式を (99) 式に代入すると、互いに無関係に分布している種の間的重要性度として次式が得られる。

$$C'_d = 1/\bar{I}_{dg} \quad (101)$$

そこで

$$W'_d = 1/\bar{I}_{dg},$$

と置き、さきに森下 (MORISITA, 1959 b) が提案した相関の指数 R'_d において用いられた W_d ($W_d = 2/(I_{d1} + I_{d2})$) を W'_d に置き換えることによって R'_d を修正できる。その修正式は、正の相関がある場合には

$$R''_d = C'_d - W'_d$$

負の相関がある場合には

$$R''_d = (C'_d - W'_d) / W'_d$$

となる。

IV. 3. $C'_i : C_i$ の修正式

C_i も C_d と同じように次のように修正される。すなわち、

$$\bar{\lambda}_g = \frac{\sum_j^r \sum_i^\infty x_{ji}(x_{ji} - 1)}{\sum_j N_j(N_j - 1)},$$

$$\bar{\delta}_z = \frac{\sum_i^r \sum_j x_{ij}(x_{ij} - 1)}{\sum_i R_i(R_i - 1)} = \frac{\lambda_w}{\lambda_G}, \quad R_i = \sum_j^r x_{ij},$$

$$\lambda_w = \frac{\sum_i^r \sum_j x_{ij}(x_{ij} - 1)}{T(T - 1)},$$

$$\lambda_G = \frac{\sum_i R_i(R_i - 1)}{T(T - 1)}, \quad T = \sum_i^\infty R_i,$$

また

$$\delta_s = \frac{\sum_j^r N_j(N_j - 1)}{T(T - 1)},$$

これより C_i の修正式 C'_i ¹¹⁾ は次のように得られる。

$$\begin{aligned}
 C'_i &= \frac{1}{1-\bar{\delta}_s} \left(\frac{\lambda_G}{\lambda_{G0}} - \bar{\delta}_s \right) \\
 &= \frac{\bar{\delta}_s}{1-\bar{\delta}_s} \cdot \frac{1-\bar{\delta}_z}{\bar{\delta}_z} \quad (102)
 \end{aligned}$$

同じ群集からいくつかの標本を取り出し、標本間の重なり度を C'_i によって示すとすれば、 C'_i の期待値 C_A は次式のように与えられる。

$$\begin{aligned}
 C_A &= \frac{1}{1-\bar{\delta}_{s0}} \left(\frac{\lambda_{G0}}{\lambda_{G0}} - \bar{\delta}_{s0} \right) \\
 &= \frac{\bar{\delta}_{s0}}{1-\bar{\delta}_{s0}} \cdot \frac{1-\bar{\delta}_{z0}}{\bar{\delta}_{z0}} \\
 &= \frac{I^*_{Jz}}{I^*_{Jz}} \quad (\text{表 3}) \quad (103)
 \end{aligned}$$

上の場合、 I^*_{Jz} は、

$$I^*_{Jz} = (I^*_{Jz} - 1)A_M + 1 \quad (104)$$

と表わすことができる [(61)式を見よ]。ただし、 A_M は群集の種類多様度を示し、次式で与えられる。

$$A_M = \frac{\sum m_i^2}{(\sum m_i)^2} \quad (105)$$

表 3 IV. 3 に記載された散布度と多様度

構成種	標 本				標本の和	標 本	母集団平均			
	1	2	j			r	r + 1
1	x_{11}	x_{12}	x_{1j}	x_{1r}	R_1 ——— R_2 ——— λ_{G0}	x_{1r+1}	m_1 ——— m_2 ——— A_M
2	x_{21}	x_{22}	x_{2j}	x_{2r}		x_{2r+1}	
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
i	x_{i1}	x_{i2}	x_{ij}	x_{ir}	R_i ——— λ_{G0}	x_{ir+1}	m_i ——— A_M
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮	
合計	N_1	N_2	N_j	N_r	T	N_{r+1}	
	$(I\bar{\delta}_{s0})$				$(I\bar{\delta}_s^*)$					

この式の m_i は i 番目の構成種の標本当り平均密度である。したがって、 C_A は次のように書くことができる。

$$\begin{aligned} C_A &= \frac{(I_{dz}^* - 1)A_M + 1}{I_{dz}^*} \\ &= 1 - (1 - A_M) \left(1 - \frac{1}{I_{dz}^*}\right). \end{aligned} \quad (106)$$

(106) 式より、 C_A の値は、群集内における各構成種の個体数の (空間的・時間的) 分布がランダムの場合には 1 であるが、 $I_{dz}^* > 1$ の場合には 1 より小さいことが分る。後者は、各構成種の群集内における (空間的・時間的) 分布が集的であることを示し、この場合には、真の群集間重なり度はみかけの群集間重なり度の群集内重なり度に対する比によって測ることができよう。その詳細は別の論文で報告する予定である。

(103) 式から次式が得られる。

$$\lambda_{G0} = (\lambda_{g0} - C_A \lambda_{g0}) \delta_{s0} + C_A \lambda_{g0}. \quad (107)$$

$r = \infty$ の場合、 λ_{G0} は $C_A \lambda_{g0}$ に等しい。一方、 $r = \infty$ では、 λ_{G0} が A_M に等しいことは明らかである。そこで

$$C_A = \frac{A_M}{\lambda_{g0}}. \quad (108)$$

したがって

$$\lambda_{g0} = \frac{I_{dz}^*}{I_{dz}^*} A_M. \quad (109)$$

(108) 式を (107) 式に代入すると次式が得られる。

$$\lambda_{G0} = \frac{1}{r} (\lambda_{g0} - A_M) I_{ds0} + A_M. \quad (110)$$

応 用

(1) ある種に属する個体群が、 L 個の生息場所から成る地域にまたがって分布している場合、各生息場所から 1 単位ずつ合計 L 単位区画よりなる標本をこの個体群からくり返し取り出したとすれば、それは III. 2. と表 1 に示したのと同様の状況である。この種の標本間の C_0 の平均を示す C_A は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
 C_d &= \frac{1}{1-\delta_{s0}} \left(\frac{\delta_{G0}}{\delta_{g0}} - \delta_{s0} \right) \\
 &= \frac{\delta_{s0}}{1-\delta_{s0}} \cdot \frac{1-\delta_{z0}}{\delta_{z0}} \\
 &= \frac{I_{ds}^*}{I_{dz}^*} \\
 &= \frac{\frac{1}{L}(I_{dz}^* - 1) I_{dM} + 1}{I_{dz}^*} \tag{111}
 \end{aligned}$$

ここに、 $I_{dM} = L \Sigma m_i^2 / (\Sigma m_i)^2$ 、また m_i は i 番目の生息場所における平均密度である。

(111) 式から明らかなように、 C_d は個体数の生息場所内分布がポアソン級数に従う場合 1 であり、分布が集中的である場合は 1 より小さい。

なお、

$$\begin{aligned}
 I_{\delta g0} &= I_{dM} I_{dz}^* / I_{ds}^* \\
 &= I_{dM} / C_d, \tag{112}
 \end{aligned}$$

であるから、(112) 式を (111) 式に代入すれば、(62) 式が得られる。

V 結 論

森下 (MORISITA, 1964) は、 I_{δ} -法をいくつかの層からなる母集団に適用する際の、標本間および標本内散布度あるいは層間および層内散布度を取り扱ういくつかの一般的な式を記述した。それらの式は主に有限母集団に基づいたものであるが、その結果は無限母集団にも応用できる。しかしながら、この方法を使って母集団の構造の複雑な様相を解析するには、まだ多くの解決すべき問題が残されている。本篇に記述した諸式は、いわば初歩的なものであるが、それでもこの分野にいくばくかの新知見を加えたことになるであろう。そしてこれらは将来の研究の基礎として役立つものと考えられる。それらの式の示すもっとも基本的な関係は次のとおりである。

1. 標本間散布度 (I_{ds}^*) と標本内散布度 ($I_{\delta 0}$) の積は全散布度 (I_d^*) である。
2. 母集団がいくつかの部分集団からなり立っているときには、部分集団間密度散布度 (I_{dM}) と部分集団内平均散布度 (I_{dz}^*) の積は全散布度 (I_d^*) である。

ある。

3. 生息場所の不均質性に帰因する散布度と種の特性に帰因する散布度との間の関係を解析し(Ⅲ章, 応用2), さらにさまざまな標本抽出法に対応した標本間散布度, あるいは1標本内やいく組かの標本の和の中での部分集団間散布度の構成について記述した。

母集団の構造を解析する上で, 巖(IWAO, 1968)が提案した $\bar{m}-m$ 回帰法が重要かつ有効な方法であることには疑問の余地はない。しかしながら, もし α と β の内容や意味が分っていなければ, \bar{x} の \bar{x} に対する回帰直線の正確な説明は困難であろう。なぜなら, 種々の異なった条件から同じタイプの $\bar{m}-m$ 直線が得られたり, また場合によっては $\bar{m}-m$ 関係が曲線的となることも起こり得るからである。 \bar{m} は I_{*j} と平均密度(m)の積として得られるから, $\bar{m}-m$ 関係を有効に利用するためには, 母集団の分布様式に対応する I_{*j} の構造を知ることが必要である。

なお本篇では, 重なり度の修正指数 C'_1 と C'_2 を新たに提案した。これらを用いれば, 多種間あるいは多標本間の比較の計算も容易に行ない得る。また, この修正により, 散布度の構造と C'_1 あるいは C'_2 との間のいくつかの関係が明らかとなった。その結果, 将来の研究において重なり度指数は個体群の分布様式を解析するのに, より広汎に利用できるものと思われる。

引用文献

- BLISS, C. I. & A. R. G. OWEN (1958) Negative binomial distributions with a common k. *Biometrika*, 45: 37-58.
- CASSIE, R. M. (1962) Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.*, 31: 65-92.
- HORN, H. S. (1966) Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Amer. Nat.*, 100: 419-424.
- IWAO, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popul. Ecol.*, 10: 1-20.
- IWAO, S. (1970) Analysis of contagiousness in the action of mortality factors on the western tent caterpillar population by using the $\bar{m}-m$ relationship. *Res. Popul. Ecol.*, 12: 100-110.
- IWAO, S., & E. KUNO (1971) An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. *Statistical Ecology*, vol. 1: 461-512. Penn. State Univ. Press.
- KOBAYASHI, S. (1965) Influence of parental density on the distribution pattern of eggs in the common cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *Res. Popul. Ecol.*, 7:

109-117.

- 久野英二 (1968) 圃場におけるウンカの個体群動態の研究. 農林省九州農業試験場報告 14(131-246)
- KUNO, E. (1969) A new method of sequential sampling to obtain the population estimates with a fixed level of precision. *Res. Popul. Ecol.*, 11: 127-136.
- LLOYD, M. (1967) 'Mean crowding'. *J. Anim. Ecol.*, 36: 1-30.
- MORISITA, M. (1959a) Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, 2: 215-235. [本書147-167頁に収録, 「個体の散布度の測定と分布様式の解析」].
- MORISITA, M. (1959b) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, 3: 65-80. [本書459-475頁に収録, 「種間の関連度と群集類似度の測定」].
- MORISITA, M. (1962) I_B-index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Popul. Ecol.*, 4: 1-7. [本書169-175頁に収録, 「個体の散布度の指標としての I_B-指数」].
- MORISITA, M. (1964) Application of I_B-index to sampling techniques. *Res. Popul. Ecol.*, 6: 43-53. [本書177-189頁に収録, 「I_B-指数のサンプリングへの応用」].
- PIELOU, E. C. (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley & Sons. New York.
- SIMPSON, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.

註

- [232頁] 母集団全散布度, あるいは単に全散布度は, 母集団中に含まれるすべての単位にわたっての散布度を意味する.
- [233頁] 一般に, I_B 法における散布度の母集団値は添字 J によって, また標本値は添字 $\hat{\theta}$ によって示すことにする. 母集団の単位の中から q 個を取り出す時の単位間のすべての可能な組み合わせについて, 重み $N(N-1)$ (ただし $N = \sum x$) を用いて求めた $\hat{\theta}$ あるいは I_B の加重平均は, この論文では添字 0 によって示される.
- [233頁] 一般的な記号 I*_J によって表わされる散布度は, 無限母集団の不連続変数の散布度である. 連続変数の取り扱いについては, 一般的な記号 I_J が母集団散布度を示すために使用されている (後の節を見よ).
- [235頁] MORISITA (1962) の付記 [本書174-175頁].
- [236頁] もし分布が再生性を持つなら, 与えられた q に対する $\hat{\theta}$ は N と独立である (水戸, 私信). そのような分布については, $\hat{\theta}_0 = E\{\hat{\theta}\}$ という関係が見出される.
- [236頁] 負の二項分布については, $C_A = C$. C は CASSIE の指数 (CASSIE, 1962) で, $C = 1/k$ である.
- [237頁] 一般に, 標本間散布度は添字 s によって示す.
- [249頁] 例外を II. 3. 応用 (1) に示した.
- [259頁] MORISITA (1964) と (61) 式を見よ.
- [260頁] HORN (1966) は, $\lambda = \sum x(x-1)/N(N-1)$ の代わりに

$$\hat{\lambda} = \frac{\sum x^2}{N^2}$$

を用いた C_λ の修正形を提案し, この修正指数を用いれば上限が正確に 1 となるので, もとの C_λ よりも経験的な尺度としては利点を持つとのべた.

HORN の C_λ と同じ式は, 個体数の代わりに現存量を用いた標本に基づいて C_θ あるいは C_λ を得るための式として既に森下 (1959 b) によって与えられている. しかし, 個体数に基づいて重なり度を測定する場合に HORN の $\hat{\lambda}$ を用いるのは, HORN 自身もものべているように, 厳密には x_i と y_i (標本 X と Y の項目 i に属する個体数) が非常に大きい時だけしか確率論的な見地からの正確さを期待できない.

〔補註〕 原論文では (81), (82) 式の中で $\sum_j^L E\{qij(qij-1)\}$ において E が脱落していたので訂正する (森下)。また (90), (91) 式は原論文の E 記号の代りに Σ 記号を用いる形式に訂正した。

* 原論文, Composition of the I_δ -index. *Res. Popul. Ecol.*, 8:1—27 (1971).