

種間の連関度と群集類似度の測定*

はじめに

種間の連関度および群集間の類似度を求めるために、これまで区画抽出法 (quadrat sampling) にもとづいた多くの指数が考案されてきた。しかし NASH (1950) によって一部指摘されたように、それらの指数の多くは得られた値が区画あたりの平均個体数によってかなり影響を受けるという欠点がある。そのためこれらの指数を用いて種間関係の解析、抽出した標本や種のグループ分け、群集の座標づけ等を行なう場合は往々にして誤った解釈に陥る危険がある。なぜなら、これら指数値のちがいで示されるものは、場合によっては区画あたりの密度のちがいを反映しているにすぎず、2種または2標本間の真の関係を示すものではないということが起こりうるからである。

私は本論文において、完全とは言えないが、区画あたりの平均密度によってほとんど影響を受けずに種間の連関度や群集間の類似度を測ることのできる新しい指数を提案する。これらの指数は個体群生態学ならびに群集生態学の研究に役立つであろうと考えるものである。

種間の連関

種間の連関を扱う場合に二つの異なる立場がある。一つは2種のどちらも生息していない地域を除外して2種の分布の重なりあいを扱うものであり、もう一つは全調査地域を取り上げ、その中で2種の一方だけあるいは両種ともに見出される部分の割合を偶然によるその割合を考慮しながら取り扱おうとする立場である。DICE (1945) や WHITTAKER (1952) の連関度指数や BRAY (1956) による分布域の一致度指数は前者に、COLE (1949) の連関度係数や DE VRIES (1954) の四分位相関係数 (quantile correlation coefficient) は後者に属

するものである。前者の指数はいわば種間の重なりあいの絶対量を測定し、一方後者の指数は絶対的な重なりあいと兩種が生息しない地域の両方によって決定される相対量を測定する¹⁾。本論文ではこの二つの立場のそれぞれについての新しい指数を別々にのべることにする。

1. 種間の重なり度の指数

n_{xi} と n_{yi} をそれぞれ i 番目の区画 ($i=1, 2, \dots, q$) に見出される X 種と Y 種の個体数とし、 N_x と N_y を抽出された X 種と Y 種の総個体数とする。もし各々の区画が抽出された各小地域内の個体分布がランダムならば

$$\delta_x = \frac{\sum_{i=1}^q n_{xi}(n_{xi}-1)}{N_x(N_x-1)} \quad (1)$$

$$\delta_y = \frac{\sum_{i=1}^q n_{yi}(n_{yi}-1)}{N_y(N_y-1)} \quad (2)$$

は、 N_x と N_y の大きさに対して独立である (MORISITA, 1959)。

今、

$$C_\delta = \frac{2 \sum_{i=1}^q n_{xi} n_{yi}}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y}, \quad (\delta_x + \delta_y > 0) \quad (3)$$

と置き、 $N_x = N_y = N$ の場合に得られる C_δ の値を C_{δ_0} とすると

$$C_{\delta_0} = 2 \left(2 - \frac{1}{N} \right) \frac{\delta_{x+y}}{\delta_x + \delta_y} - \left(1 - \frac{1}{N} \right), \quad (4)$$

ただし

$$\delta_{x+y} = \frac{\sum_{i=1}^q (n_{xi} + n_{yi})(n_{xi} + n_{yi} - 1)}{2N(2N-1)}. \quad (5)$$

N が充分大きければ

$$C_{\delta_0} \doteq 4 \frac{\delta_{x+y}}{\delta_x + \delta_y} - 1. \quad (6)$$

δ_{x+y} もまた N の大きさに影響されないので、 $q\delta_x$ と $q\delta_y$ が 1 よりも有意に小さくない限り C_{δ_0} は重なり度指数として用いることができる (MORISITA, 1959)。この場合、もし小地域間で密度のちがいがあっても各々の小地域内で

の両種の密度が等しい場合にはその値はほぼ $1^{2)}$ となり、2種が共存する区画がない場合は0となる。

次に $N_x > N_y$ のとき C_0 が N_x および N_y の大きさに影響されるか否かが問題となる。

今、調査地全域が Z 個の小地域から成り立っており、各小地域内では2種ともにランダムに分布しているとする。もし t_l 個の区画が l 番目の小地域 ($l=1, 2, \dots, Z$)³⁾ から取り出されるとするならば

$$C_0 = \frac{2 \sum_{l=1}^Z \sum_{j=1}^{t_l} n_{xlj} n_{ylj}}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y} \quad (7)$$

となる。ただし、 n_{xlj} と n_{ylj} はそれぞれ l 番目の区画 ($j=1, 2, \dots, t_l$) に見出される X 種および Y 種の個体数である。

t_l が充分大きければ、両種が各々の小地域内においては互いに独立に分布するという前提から、 $\sum_{l=1}^Z \sum_{j=1}^{t_l} n_{xlj} n_{ylj}$ はほぼ $\sum_{l=1}^Z t_l \bar{n}_{xl} \bar{n}_{yl}$ に等しくなるであろう。

ここで X 種が合計 N_y 個体含まれるように一定の大きさの小さな区画を各区画から抽出するとする。各小区画に見出される X 種の個体数 (n'_x) と、これに対応するそれぞれの大区画に見出される Y 種の個体数 (n_y) の間の重なり度、 $N_x = k N_y$ とおいて

$$\begin{aligned} C_{0_0} &= \frac{2 \sum_{l=1}^Z \sum_{j=1}^{t_l} n'_{xlj} n_{ylj}}{(\delta_x + \delta_y) N_y^2} \doteq \frac{2 \sum_{l=1}^Z t_l \bar{n}'_{xl} \bar{n}_{yl}}{(\delta_x + \delta_y) N_y^2} \\ &= \frac{2 \sum_{l=1}^Z t_l k \bar{n}'_{xl} \bar{n}_{yl}}{(\delta_x + \delta_y) k N_y^2} = \frac{2 \sum_{l=1}^Z t_l \bar{n}_{xl} \bar{n}_{yl}}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y} \doteq C_0. \end{aligned} \quad (8)$$

となる。

したがって、少なくとも t_l が大きいとき C_0 は C_{0_0} の値にほぼ等しくなることがわかり、またこのことは C_0 が N_x および N_y の大きさにほとんど影響されないということを示している。またたとえ t_l が小さくても、 n_x , N_x , N_y が充分大きければ、 C_0 の値は C_{0_0} の値とそれほど異ならないものと考えられる。なぜなら、この場合 δ_x の値は n_x と N_x をそれぞれ n_x/k と N_x/k で置き換えてもほとんど変化しないからである。

C_0 の数値例の一つとして、各小地域内では同じ密度比をもって分布する2

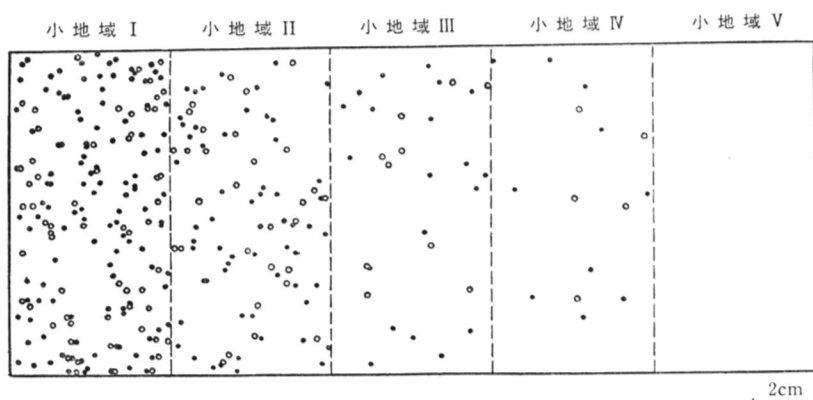


図1 人工個体群分布図 (A)

表1 図1の分布図に示した個体群から抽出した、大きさの異なる N_x, N_y に対する C_D と R_D の値

N_x	N_y	区画数	C_D	R_D	備考
210	105	125	1.081	+0.566	全地域は125個の区画に分割.
210	28	125	1.087	+0.543	上記125個の各区画からその1/4の大きさの小 区画を抽出し、その中に見出されるY種の個体 数と、もとの区画に存在するX種の個体数を比 較した.
	27	125	0.886	+0.475	
	30	125	1.285	+0.699	
平均			1.086	+0.572	
102	105	500	1.127	+0.618	全地域を500個の区画に分割し、各区画内のY 種の個体数をその1/2の大きさの小区画に見出 されるX種の個体数と比較した.
108	105	500	0.991	+0.567	
平均			1.059	+0.593	

種の個体群 (図1) から異なった大きさの N_x , N_y をもつ標本を抽出し, これら標本から C_d を計算した結果を表1に示す。また図1の各小地域から一つずつ抽出した合計わずか5個の区画からなる標本より算出した C_d のもう一つの数値例を表2に示した。これらの数値例から, C_d の値が N_x , N_y の大きさにもまた区画数にも影響されないことがわかる。

以上のことから, C_d は種間の重なり度を示すための 適当な指数であるといえることができる。その値は各小地域内での Y 種の密度に対する X 種の密度の比が地域によって異ならない場合ほぼ1となり, 2種間に重なり合いが全く認められない場合は0となる。

表2 図1の個体群において, 各小地域から取出された5個の区画 (2.5×2.5cm) からなる標本から求めた C_d と R_d の値

N_x	N_y	区画数	1区画に見出された最大個体数		C_d	R_d
			n_x	n_y		
29	10	5	15	5	1.024	+0.453
28	13	5	18	9	1.049	+0.617
22	16	5	15	7	0.956	+0.504
30	15	5	17	7	1.015	+0.538
19	11	5	8	7	0.965	+0.522
27	13	5	14	7	1.068	+0.615
29	12	5	18	9	1.025	+0.628
26	15	5	15	10	0.908	+0.497
平 均					1.001	+0.547

2. 種間の分布相関の指数

もし2種の個体が互いに独立に分布するならば少なくとも q が充分大きいときには, 両種の分布がランダムであると集中的であるとかかわらず, 以下の関係が期待される。

$$\sum_{i=1}^q n_{xi} n_{yi} \doteq q \bar{n}_x \bar{n}_y = \frac{1}{q} N_x N_y . \quad (9)$$

この場合の C_d の値を W_d と置くと

$$W_{\delta} = \frac{2}{(\delta_x + \delta_y)q} \quad (10)$$

そこで

$$R'_{\delta} = C_{\delta} - W_{\delta} = \frac{2}{(\delta_x + \delta_y)} \left(\frac{\sum_{i=1}^q n_{xi} n_{yi}}{N_x N_y} - \frac{1}{q} \right) \quad (11)$$

と置くと、 R'_{δ} は兩種の分布に正の相関がある場合には正の値を、また負の相関がある場合には負の値をとって、種間の分布相関の程度をあらわす。もし2種が互いに独立に分布するなら R'_{δ} は 0 となる。これらの関係は次の式によって明らかに示される。

$$R'_{\delta} = \frac{2(q \sum n_x n_y - N_x N_y)}{q(\delta_x + \delta_y) N_x N_y} = \frac{2\sqrt{\sum (n_x - \bar{n}_x)^2 \sum (n_y - \bar{n}_y)^2}}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y} r \quad (12)$$

ここで r は相関係数である。

もし調査地域が兩種の分布する範囲を越えて無限に拡大されたとすれば、 q は δ_x と δ_y が一定値を保持するにもかかわらず無限大となるから、 W_{δ} は 0 に近づき、したがって R'_{δ} は C_{δ} に近づく。

2種の共存する区画が見られない場合に R'_{δ} の値は $-W_{\delta}$ となるが、これはふつう -0.5 より大きい。しかし種間の相関を測る指数としては、共存のない場合に -1 の値をとることが望ましい。そこで、種間の相関の指数として次の R_{δ} が適当であろう。

$R'_{\delta} \geq 0$ のとき

$$R_{\delta} = R'_{\delta}, \quad (13)$$

$R'_{\delta} < 0$ のとき

$$R_{\delta} = \frac{R'_{\delta}}{W_{\delta}} = \frac{q \sum_{i=1}^q n_{xi} n_{yi}}{N_x N_y} - 1. \quad (14)$$

C_{δ} と同様に R_{δ} もまた N_x や N_y の大きさによってほとんど影響を受けないことは明らかである (表 1, 2)。そして、この指数は2種の一方または両方が全地域にわたって一様に分布する場合 ($q\delta (=I_{\delta}) < 1$) を除いて、それらの分布型が正規型であると否にかかわらず2種間の相関を測定することができる。その上 R_{δ} には相関係数では測定することのできない2種の密度比の小地域間でのちがいの程度も反映される。たとえば表 3 に示される仮想的な2種の

表3 仮想的な2種混合の個体群に適用された R_0 と相関係数 (r) の値

種	個 体 数				I_{δ}^*	C_{δ}^{**}	R_{δ}^{***}	r
	区 画			合計				
	i	ii	iii					
X	50	55	45	150	0.9915	1.003	-0.006	-1.000
Y	40	36	44	120	0.9900			

$$P_{\chi^2} > 0.3$$

*, **, ***

$$\bar{a}_x = \frac{50 \times 49 + 55 \times 54 + 45 \times 44}{150 \times 149} = 0.3305$$

$$\bar{a}_y = \frac{40 \times 39 + 36 \times 35 + 44 \times 43}{120 \times 119} = 0.3300$$

$$C_{\delta} = \frac{2 \times (50 \times 40 + 55 \times 36 + 45 \times 44)}{(0.3305 + 0.3300) \times 150 \times 120} = 1.003$$

$$W_{\delta} = \frac{2}{(0.3305 + 0.3300) \times 3} = 1.009$$

$$R'_{\delta} = C_{\delta} - W_{\delta} = -0.006$$

$$R_{\delta} = \frac{-0.006}{1.009} = -0.006$$

$$I_{\delta x} = 3 \times 0.3305 = 0.9915$$

$$I_{\delta y} = 3 \times 0.3300 = 0.9900$$

個体群は、 $I_{\delta x}$ および $I_{\delta y}$ の値に示されているようにそれぞれほぼランダムに分布しており、その密度比は3個の区画間ではそれほどちがわないが ($P_{\chi^2} > 0.3$) 相関係数は -1 の値をとる。これに対して、 R_{δ} の値は2種の上記の密度比関係を正確に反映してほぼ 0 となっているのである。

3. C_{δ} および R_{δ} と他の指数との比較

指数の信頼性を検討するために $10 \times 25 \text{ cm}^2$ の面積を5つの小地域に分け、各小地域に $2:1$ の密度比で2種の個体をあらかず2種類の点を乱数表を用いてランダムにプロットした (図1)。各小地域内に含まれる個体数は次のとおりである。

	小 地 域				
	I	II	III	IV	V
X種	120	60	20	10	0
Y種	60	30	10	5	0

次に全地域を $0.25, 1, 2, 6.25, 50 (= \text{小地域面積}) \text{ cm}^2$ の区画に分割し、これまでいく人かの人々によって考案された指数と C_{δ} , R_{δ} の値を各区画面積別に算出した。ただしこれら従来の指数の中には2種の在・不在の頻度を用いるものもあり、また区画毎の両種の個体数を用いるものもある。その結果は表4(A)

表 4 図 1 および図 2 の個体群に対する C_b , R_b その他いくつかの指数の値

	区画の 大きさ (cm^2)	区画数	区画あたり 平均個体数		種 間 の 重 な り 度			種 間 の 分 布 相 関 の 度 合						
			X 種	Y 種	DICE (1945) X/Y	WHIT- TAKER (1952) Y/X	BRAY (1956) C_b	FORBES (1907)	COLE (1949)	NASH (1950)	DE VRIES (1954)	R_b		
													Y/Y	X/X
A (図 1)	0.25	1,000	0.210	0.105	0.344	0.185	0.200	0.241	1.095	1.981	+0.204	+0.145	+0.269	+0.592
	1.00	250	0.840	0.420	0.731	0.462	0.429	0.566	0.897	1.723	+0.534	+0.372	+0.468	+0.464
	2.00	125	1.680	0.840	0.863	0.667	0.633	0.752	1.081	1.634	+0.709	+0.557	+0.703	+0.565
	6.25	40	5.250	2.625	1.000	0.839	0.833	0.912	1.069	1.290	+1.000	+0.734	+0.914	+0.566
	50.00	5	42.000	21.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.010	1.000	+1.000	+1.000	+1.000	+0.528
B (図 2)	1	192	0.568	0.406	0.210	0.169	0.126	0.187	0.296	0.384	-0.477	-0.428	-0.623	-0.651
	2	96	1.114	0.813	0.422	0.352	0.193	0.384	0.301	0.751	-0.283	-0.266	-0.405	-0.616
	4	48	2.227	1.625	0.727	0.667	0.275	0.696	0.252	0.970	-0.200	-0.124	-0.078	-0.627
	16	12	9.083	6.500	1.000	0.917	0.296	0.957	0.232	1.000	0.000	0.000	0.000	-0.609
可 能 な 値 域					0~1	0~1	0~1	0~1	0~1(±)	0~	-1~+1	-1~+1	-1~+1	-1~+1(±)

DICE (1945) の連関度指数

$$X/Y \dots\dots\dots a/(a+b)$$

$$Y/X \dots\dots\dots a/(a+c)$$

WHITTAKER (1952) の種の連関度

$$I_a = \sum \min\left(\frac{n_x}{N_x}, \frac{n_y}{N_y}\right)$$

BRAY (1956) の分布の一致度指数

$$C = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}$$

$$\text{FORBES (1907) の連関度係数} = \frac{a(a+b+c+d)}{(a+b)(a+c)}$$

COLE (1949) の種間連関度指数

$$ad \geq bc \quad C = \frac{ad-bc}{(a+b)(b+d)}$$

$$bc > ad, d \geq a \quad C = \frac{ad-bc}{(a+b)(a+c)}$$

$$a > d \quad C = \frac{ad-bc}{(b+d)(c+d)}$$

NASH (1950), PEARSON の φ 係数

$$\varphi = \frac{ad-bc}{\sqrt{(a+b)(b+c)(c+d)(d+a)}}$$

DE VRIES (1954) の四分位相関係数

$$r = -0.6 \log \frac{bc}{ad} \quad (r < 0.75)$$

あるいは $r = \sin(90^\circ \times \varphi)$.

* a, b, c, d の理論値は次のように与えられる。

ここで X 種, Y 種の在, 不在の区画数は次のように表わされる.*

	X種	
	+	-
Y種	+	a
	-	b
$(a+c > a+b)$		

	種 X		
	+	-	
種 Y	+	$q \sum p_i (1 - e^{-m_{xi}}) (1 - e^{-m_{yi}})$	$q(1 - \sum p_i e^{-m_{yi}})$
	-	$q \sum p_i (1 - e^{-m_{xi}}) e^{-m_{xi}}$	$q \sum p_i e^{-m_{yi}}$
合計	$q(1 - \sum p_i e^{-m_{xi}})$	$q \sum p_i e^{-m_{xi}}$	q

ここで, $p_i = i$ 番目の小地域の大きさが全体に占める割合.
 $m_{xi} = i$ 番目の小地域における X 種の区画あたり平均個体数.
 $m_{yi} = i$ 番目の小地域における Y 種の区画あたり平均個体数.
 $q =$ 総区画数.

たとえば, 正の連関があるとき COLE の指数は次のようになる.

$$C = \frac{\sum p_i e^{-m_{xi}} e^{-m_{yi}} - \sum p_i e^{-m_{xi}} \sum p_i e^{-m_{yi}}}{(1 - \sum p_i e^{-m_{yi}}) \sum p_i e^{-m_{xi}}}$$

この値は m_{xi}/m_{yi} が一定であっても m_{xi}, m_{yi} の大きさに影響されることは明らかである. たとえば図1における 0.25cm^2 の区画に対する C の理論値は $+0.194$ であるが, 2cm^2 の区画に対する値は $+0.638$ である.

に示されているが、これによってこれまで生態学研究者が普通に使用してきた指数は、区画あたりの平均密度による影響を著しく受け、高密度の場合と低密度の場合とでは全く異なる値をとるということがわかる。それに対して、 C_0 および R_0 の値は区画あたりの密度が大きく異なってもほとんど一定である。

2つの個体群が互いに棲み分け的な関係にある人工分布図を図2に示した。この2つの個体群の密度はそれぞれ図上の一方から反対側へと徐々に変化しているため、図の中の一部分だけを見れば、その中の個体分布は、その部分が極度に大きかったり小さかったりしない限り、かなりランダムであるとみなすことができる。そしてこの場合には C_0 と R_0 は、非常に大きな区画を用いない限り、標本抽出のための区画の大きさが異なってもほぼ一定の値をとることが期待される。1, 2, 4, 16 cm² の区画を用いた場合の諸指数の値を表4(B)に示してあるが、これから分かるように C_0 と R_0 については満足すべき結果が得られている。これに対して他の指数の値は区画あたりの平均個体数のちがひによる影響を受けて、区画の大きさが異なれば指数値もまたは非常に異なるという結果が、この表に示されているのである。

以上のように、 C_0 と R_0 は、種間の連関の測定に密度の測定値が利用できる場合、少なくとも現在のところ最も信頼するにたる指数であるといえよう。

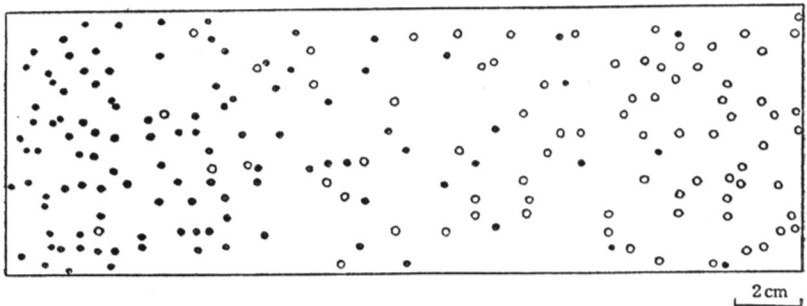


図2 人工個体群分布図(B)

群集間の類似度

各区画から見出される個体数の代わりに群集から取出された標本中に見られるそれぞれの種の個体数をとれば、 δ の代わりに次に示す SIMPSON の多様度

指数が得られる (SIMPSON, 1949)。

$$\lambda = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)} \quad (15)$$

ここに N は抽出された総個体数である。

今、2組の標本の λ の値をそれぞれ

$$\lambda_1 = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} n_{1i}(n_{1i}-1)}{N_1(N_1-1)}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} n_{2i}(n_{2i}-1)}{N_2(N_2-1)},$$

と置く。ただし λ_1 と λ_2 , N_1 と N_2 はそれぞれ標本 I, II の λ と N であり, n_{1i} と n_{2i} はそれぞれ標本 I および II の中に見出される第 i 番目の種の個体数である。これより標本間あるいは群集間の類似度の指数として

$$C_s = \frac{2 \sum_{i=1}^{\infty} n_{1i} n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2} \quad (16)$$

が得られる。これは C_d 同様, N_1 および N_2 のいずれか一方または両方が小さくない限り N_1 および N_2 の大きさにほとんど影響されない。 C_s の値は2組の標本が同じ群集に属している場合はほぼ1となり, それらの間に共通種が見出されない場合は0となる。

この指数の信頼性の検討のために, PRESTON 型 (対数正規型) の分布をする総種数 499 種, 総個体数 51,012 よりなる人工群集をカードを用いて作製し, 同じ大きさの2組の標本をこの群集から無作為に取出した。これらの標本の組について C_s 指数および他のいくつかの群集類似度指数を計算した結果を表5に示してある。

表5に見られるように, これまで考案されてきた指数は標本の大きさによって著しい影響を受けるが⁴⁾, C_s は N が異なってもほぼ一定値を保つ。したがって, C_s 指数は標本間や群集間の類似度の測定のための適切な指数として使用できるであろう。

表5 人工群集から取出された2組の標本に対する C_1 および他のいくつかの類似度指数の値

$N_1 : N_2$	抽出回数	平均種類数		指数の平均値*					C_1
		標本 1組あたり	両標本に 共通	JACCARD (1901)	SØRENSEN (1948)	ODUM (1950)	WHITTAKER (1952)	相関係数 (元村, 1955)	
50 : 50	3	82.0	7.0	0.086	0.158	0.153	0.153	-0.550	1.000
100 : 100	3	127.7	23.3	0.184	0.310	0.297	0.297	-0.225	0.906
500 : 500	1	316	144	0.456	0.626	0.554	0.554	+0.321	1.046
期待値				1.000	1.000	1.000	1.000	+1.000	1.000
可能な値域				0~1	0~1	0~1	0~1	-1~+1	0~1(±)

WHITTAKER (1952) の標本連関度

$$= \sum \min. \left(\frac{n_1}{N_1}, \frac{n_2}{N_2} \right).$$

ここで

- a, b = 集団 I, II に含まれる種類数.
 c = 2組の集団に共通な種類数.

JACCARD (1901) の群集係数

$$= \frac{c}{a+b-c}$$

SØRENSEN (1948) の2つの集団間の類似度指数

$$q_s = \frac{2c}{a+b}$$

ODUM (1950) の百分率類似度

$$= \frac{2 \sum \min. (n_1, n_2)}{N_1 + N_2}$$

* GLEASON (1920), KULCZYŃSKI (1927), RAABE (1952), CLAUSEN (1957) および BARKMAN (1959) の指数は、それらが頻度や被度または定在度によって重みづけられているので、この標本のデータに対する指数値は算出できない。したがってこの表では比較しなかつた。

多数の種や多数の標本の比較

$N_x = N_y = N_z = \dots = N$ の場合、種 X, Y, Z, \dots に対する C_δ と R_δ は次のようにして算出される。

$$C_\delta = \frac{\sum_{i=1}^q T_i^2 - \sum_{i=1}^q (n_{x_i}^2 + n_{y_i}^2 + n_{z_i}^2 + \dots)}{(s-1)(\delta_x + \delta_y + \delta_z + \dots) N^2} \quad (17)$$

$$R_\delta = R'_\delta \quad (R'_\delta \geq 0) \quad (18)$$

$$R_\delta = R'_\delta / W_\delta \quad (R' < 0), \quad (19)$$

ここで $R'_\delta = C_\delta - W_\delta$

$$W_\delta = s / (\delta_x + \delta_y + \delta_z + \dots) g$$

s = 比較した種数

$T_i = i$ 番目の区画に見出された総個体数

q = 区画数

N = それぞれの種の総個体数

同様に $N_1 = N_2 = N_3 = \dots = N$ の場合 C_h は次のようにして算出される。

$$C_h = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} V_i^2 - \sum_{m=1}^h \sum_{i=1}^{\infty} n_{mi}^2}{(h-1)(\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_h)}, \quad (20)$$

ここで h = 比較した標本数

$V_i = i$ 番目の種の総個体数

$n_{mi} = m$ 番目の標本中に見出された i 種の個体数

N = 各標本に含まれる総個体数

$N_x \neq N_y \neq N_z \neq \dots$ および $N_1 \neq N_2 \neq N_3 \dots$ の場合の式はまだ得られていない。

密度以外の量の利用

今までのべてきた C_δ , R_δ および C_h は、密度の測定値にもとづくものである。しかし、密度以外の量を用いる場合でも種間の連関や群集間の類似度を同様な方法で測定できることが望ましい。

1. 重量と基底面積

その総量が個体数の変化に対応して変化するような量，例えば重量や基底面積 (basal area) を使用する場合には，群集間の類似度は次のように与えられる。

$$C_{i(w)} = \frac{2 \sum_{i=1}^{\infty} \omega_i^2 n_{1i} n_{2i}}{(\lambda_{(w)1} + \lambda_{(w)2}) W_1 W_2} \quad (21)$$

$$\lambda_{(w)1} = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} \omega_i^2 n_{1i} (n_{1i} - 1)}{W_1^2 - \sum_{i=1}^{\infty} \omega_i^2 n_{1i}}, \quad \lambda_{(w)2} = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} \omega_i^2 n_{2i} (n_{2i} - 1)}{W_2^2 - \sum_{i=1}^{\infty} \omega_i^2 n_{2i}}$$

ここで $\omega_i = i$ 種の 1 個体あたり平均重量 (または平均基底面積)

$W_1 =$ 標本 I の総重量 (または総基底面積)

$W_2 =$ 標本 II の総重量 (または総基底面積)

$n_{1i} =$ 標本 I の中に見出される i 種の個体数

$n_{2i} =$ 標本 II の中に見出される i 種の個体数

もしすべての個体の重量が非常に小さく，個体数が非常に大きければ， w をそれぞれの種の総重量とし，

$$\lambda_{(w)1} = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} w_{1i}^2}{W_1^2}, \quad \lambda_{(w)2} = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} w_{2i}^2}{W_2^2},$$

と置いて

$$C_{i(w)} = \frac{2 \sum_{i=1}^{\infty} w_{1i} w_{2i}}{(\lambda_{(w)1} + \lambda_{(w)2}) W_1 W_2}. \quad (22)$$

が得られる。

2. 被 度

比較される量が被度ならば，種間の連関度 $C_{\delta(p)}$ および $R'_{\delta(p)}$ は次のように与えられる。

$$C_{\delta(p)} = \frac{2 \sum_{i=1}^a p_{xi} p_{yi}}{(\delta_{(p)x} + \delta_{(p)y}) q^2 \bar{p}_x \bar{p}_y} \quad (23)$$

$$R'_{\delta(p)} = C_{\delta(p)} - \frac{2}{(\delta_{(p)x} + \delta_{(p)y})q} \quad (24)$$

ただし

$$\delta_{(p)x} = \frac{\sum_{i=1}^q p_{xi}^2}{q^2(\bar{p}_x)^2}, \quad \delta_{(p)y} = \frac{\sum_{i=1}^q p_{yi}^2}{q^2(\bar{p}_y)^2}$$

$p_{xi}, p_{yi} = i$ 番目の区画における X 種, Y 種の被度 (%)

$\bar{p}_x, \bar{p}_y = X$ 種, Y 種の平均被度

$q =$ 区画数

群集間の類似度 $C_{\lambda(p)}$ は

$$C_{\lambda(p)} = \frac{2 \sum_{i=1}^{\infty} p_{1i} p_{2i}}{(\lambda_{1(p)} + \lambda_{2(p)}) \sum_{i=1}^{\infty} p_{1i} \sum_{i=1}^{\infty} p_{2i}} \quad (25)$$

ただし

$$\lambda_{1(p)} = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} p_{1i}^2}{\left(\sum_{i=1}^{\infty} p_{1i}\right)^2}, \quad \lambda_{2(p)} = \frac{\sum_{i=1}^{\infty} p_{2i}^2}{\left(\sum_{i=1}^{\infty} p_{2i}\right)^2}$$

$p_{1i}, p_{2i} =$ 標本 I, II 中における i 種の被度 (%)。

結論と要旨

種間の連関度や群集間の類似度の測定のために標本の大きさや区画あたりの平均密度の影響を受けない指数を見つけることは、生態学においてこれまで未解決の問題であったといえる。本論文において記述した C_s, R_s および C_k は少なくともある程度この問題を解決するものであろう。これらの指数は区画あたりの平均個体数によっても、また区画数によってもほとんど影響されることがなく、しかも個体の集中分布のいかなる型にも適用できるので、これらの指数を用いれば異なる大きさの区画を用いての環境要因と種間連関度の関係の解析 (GREIG-SMITH, 1957, p. 96) も誤まることなく行ない得るし、また群集の座標づけの研究 (BRAY & CURTIS, 1957) における相対的な位置を正しく決定することもできるであろう。

これらの指数は密度の測定値利用を基本として案出されたものであるが、重量、基底面積、被度などのような密度以外の量を用いることもできる。しかし、在・不在の頻度測定値を用いて指数値を求めることにはいくつかの難点がある。頻度測定値を扱うための適当な方法や総個体数の異なる多種間あるいは多数の標本間の比較のための方法の案出は将来の研究にまたなければならない。

本論文を校閲し適切な助言を与えられた九州大学数学教室の北川敏男教授に厚くお礼申し上げる。また、人工群集の作製と抽出を手つだって頂いた木村貴美子嬢にも感謝する。

引用文献

- BARKMAN, J.J. 1958. On the ecology of cryptogamic epiphytes. Leiden.
- BRAY, J.R. 1956. A study of mutual occurrence of plant species. *Ecol.*, 37: 21—28.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325—349.
- CLAUSEN, J.J. 1957. A phytosociological ordination of the conifer swamps of Wisconsin. *Ecol.*, 38: 638—645.
- COLE, LAMONT C. 1949. The measurement of interspecific association. *Ecol.*, 30: 411—424.
- DE VRIES, D.M. 1954. Constellation of frequent herbage plants based on their correlation in occurrence. *Vegetatio*, 5: 105—111.
- DICE, L.R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecol.*, 26: 297—302.
- FORBES, S.A. 1907. On the local distribution of certain Illinois fishes: an essay in statistical ecology. *Bull. Ill. Lab. Nat. Hist.*, 2: 273—303.
- GLEASON, H.A. 1920. Some applications of the quadrat method. *Torry Bot. Club Bull.*, 47: 21—33.
- GREIG-SMITH, P. 1957. Quantitative plant ecology. London.
- JACCARD, P. 1901. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bull. Soc. Vaudoise des Sc. Nat.*, 37: 547—579.
- KULCZYŃSKI, S. 1927. Zespoły roślin w Pieninach. *Internat. Acad. Polon. Sci. Letter. Bull., Classe Sci. Math. et Nat., Suppl.*, 2: 1927: 57—203.
- MORISITA, M. 1959. 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」].
- 元村 勲 1935. 群衆の統計法に於ける相関係数の利用. 生態学研究, 1: 339—342.
- NASH C.B. 1950. Associations between fish species in tributaries and shore waters of western Lake Erie. *Ecol.*, 31: 561—566.
- ODUM, E.P. 1950. Bird populations of the highlands (North Carolina) plateau in

- relation to plant succession and avian invasion. *Ecol.*, 31: 587—605.
- RAABE, E. W. 1952. Über den "Affinitätswert" in der Pflanzensoziologie. *Vegetatio*, 4: 53—68.
- SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- SØRENSEN, Th. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *D. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, 5: 1—34.
- WHITTAKER, R. H. 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 22: 1—44.
- WILLIAMS, C. B. 1947. The logarithmic series and the comparison of island floras. *Proc. Linn. Soc. London, Session*, 158 (1945—46), Pt. 2: 104—110.

註

- 1) [460頁] この分類は BRAY (1956) の分類, すなわち 種間の連関度と分布の一致度は相互に全く独立であって, 前者は直接的な種間関係の反映であるのに対して, 後者は2種の生態的な分布の一致の程度を示すとした分類とは若干異なっている. しかし種間連関度の値はたとえ1つの調査地から得られたものであっても, 直接的な種間関係ばかりでなくその場所内の微細な生息場所条件の影響をも反映するであろうし, 一方数ヶ所から得られる分布一致度の指数でも往々にして直接的な種間関係をも反映することがあると考えられるから, BRAY の意見は必ずしも全面的に合理的とはいえないであろう.
- 2) [461頁] 各小地区の密度の割合を π とすれば ($\sum \pi = 1$), $\bar{\delta}$ の分散は近似的に $4\{\sum \pi^3 - (\sum \pi^2)^2/N\}$ に等しく, その値は N が無限大に近づけば 0 に近づく. したがって TCHEBY-CHEFF の定理を適用すると, N が充分に大きくなれば $\bar{\delta}_x$, $\bar{\delta}_y$ および $\bar{\delta}_{x+y}$ が共通の区間 (m , M) 内に存在する確率は, ε を任意の正数としたとき (ε がどんなに小さくても) $1-\varepsilon$ より大きくなるといえる. m , M 間の間隔はいくらでも小さく取り得るから, N が大きい場合に C_{90} が 1 より著しく大きくまたは著しく小さい値をとる確率は非常に小さいであろう (この註は北川教授の御教示による).
- 3) [461頁] もし区画の大きさが各小地域大きさに比較して非常に小さければ, 全地域から無作為に抽出された区画が小地域間の境界に位置し, 2個またはそれ以上の小地域の部分を含むという確率は非常に小さくなるであろう (MORISITA, 1959).
- 4) [469頁] 標本の大きさの影響を受けない確一の指数は WILLIAMS (1947) の指数であろう. しかし彼の指数が使用できるのは, 両標本の個体数の分布が同じパラメータ値を持つ対数級数分布に従う場合に限定される.

* 原論文, Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, 3: 65—80 (1959).

