

間隔法による個体群密度の推定*

まえがき

個体の分布様式の記述法として、また個体群密度の推定法として、個体間の間隔を直接測定する方法が今までいくつか提案されている (VICTOROV, 1947; COTTAM & CURTIS, 1949; 森下, 1950; DICE, 1952; COTTAM *et al.*, 1953)。しかし、そのほとんど¹⁾が数学的根拠にもとづいておらず、したがってその有効性や諸特性が明確にされていないため、これらの方法を実際に使用するにはかなりの問題がある。

本報においては、間隔法によって個体のランダムな分布を理論的に取り扱おうとするものである。これらの結果を個体群の野外調査に応用すれば、個体の分布様式の記載のみならず、個体群密度の推定に対しても役立つものと思われる。

最短距離法 (Shortest distance method)

標本点とこれに最も近い個体との間の距離を測定する方法を最短距離法と呼ぶことにする。

同じ大きさの小区画に分けられた一地域内に個体が機会的に分布すると仮定し、一定の半径で各区画の中央を中心として円をえがくとする。この円の中から各々の間隔が等しく、かつ重なり合う部分のない円の1組を選び出したとき、円の面積が全面積に比べて充分小さく、また総個体数が充分多ければ、0, 1, 2, …… 個体を含む円の数は POISSON 級数に少なくとも近似的に適合するはずである。次にこの時の各区画に隣接した区画内に中心をもつ円を選べば、これら新しい円同士の間には当然重なり合う部分はなく、したがってさきの場合と同じくここに第2の POISSON 級数が得られる。以下同様にして、いくつ

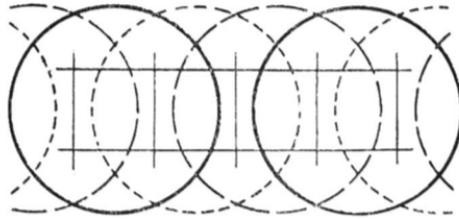


図1 最短距離法で理論的に考えられる円の組み合わせ

もの Poisson 級数を作っていくと、ついには全ての円がいずれかの級数の組に属するようになる(図1)。これらの級数のパラメータの値は互いに等しいはずであるから、すべての組を含めたものは1つの Poisson 級数をつくることになる。

さて、この地域内に標本点を機会的に配置するものとする。1つの区画内に標本点が2点以上入る確率は区画が、充分小さければほぼ0となる。この場合はまた、標本点を含む区画の中心と標本点との距離は無視できるほど短くなるので、標本点を中心とする円内に含まれる個体数は、標本点を含む区画の中央を中心とする円内の個体数とほぼ等しくなるはずである。したがって標本点を中心として個体を0, 1, 2, ……と含む円の数もまた Poisson 分布に従うことになり、標本点から単位距離以内に1個体も見出されない確率は e^{-m} となる。ただし m は面積 π 内の平均個体数である。また、標本点から単位距離以内に少なくとも1個体を見出す確率は $1 - e^{-m}$ となる。各点から距離 r 以内の平均個体数は mr^2 となるから、標本点から距離 r' 以内に個体が存在せず、かつ距離 $r' \sim r$ 間に少なくとも1個体が存在する確率は次のとおりになる。

$$P(r' - r) = (1 - e^{-mr'^2}) - (1 - e^{-mr^2}) = e^{-mr'^2} - e^{-mr^2}. \quad (1)$$

(1) 式の確率は1標本点から、距離 $r' \sim r$ 間に最近接個体を見出す確率である。

(1) 式の分布密度関数は次のようになる。

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

モーメントは

$$\mu'_1 = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{m}}, \quad (3)$$

$$\mu'_2 = \frac{1}{m}, \quad (4)^{2)}$$

$$\sigma^2 = \frac{4 - \pi}{4m}. \quad (5)$$

一方、 m の値は $N\pi/S$ に等しいので（ただし S は個体が分布する地域の全面積、 N は総個体数）、次の関係が得られる。

$$m = \frac{\pi}{\bar{M}}, \quad (6)$$

ただし、 \bar{M} は個体群内の 1 個体が占める平均面積である。したがって

$$\begin{aligned} \bar{r} = \mu'_1 &= \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi}{m}} \\ &= \frac{1}{2} \sqrt{\bar{M}}. \end{aligned} \quad (7)$$

ただし、 \bar{r} は標本点とこれに最も近い個体との間の平均距離である。距離の測定値が与えられれば、(3)、(4)、(5) あるいは (7) より、 m の値が推定され、したがってまた総個体数 N が推定されることになる。

m の値の別の推定法は (1) 式を使用する方法である。すなわち

$$P(0 \sim r) = 1 - e^{-m r^2} \quad (8)$$

であるから、

$$m = -\frac{1}{r^2} \log \frac{N_0 - n}{N_0} \quad (9)$$

を得る。ただし N_0 は距離の総測定数、 n は r より短かった測定値の数を示す。

上述の諸式は各標本点と最近接個体との間隔について求めたものであるが、各個体を標本点と考えれば、各個体とその最隣接個体 (nearest neighbour) との間隔に対しても同じ方程式を適用することができる。この方法は COTTAM *et al.* (1953) によって「最近接個体法」(closest individual method) と呼ばれている。

ランダムに個体を配置した人工個体群³⁾において、その各個体を中心とするそれぞれの円内に含まれる個体数の頻度分布を表 1 に示す。結果は Poisson 分布によく適合し、(1) 式や他の諸式が最近接個体法にも適用可能なことを示している。この方法による測定距離の頻度分布は表 2 に示されているが、この表によれば期待頻度に対する実測頻度の適合度は充分満足できるものである。なお COTTAM *et al.* (1953) がランダム分布をする人工個体群から得た個体間の平均距離と平均面積の平方根との関係を示すデータも、(7) 式から得られる期待

表1 ランダムに個体を配置した人工個体群内で、各個体から半径 1 cm 以内に存在する個体数* の頻度分布と Poisson 分布との比較。

個体数	観察頻度	期待頻度
0	197	202.2
1	399	394.2
2	384	384.4
3	249	249.8
4	129	121.8
5	41	47.5
6	17	15.4
7	4	4.3
8	1	1.1
9以上	0	0.2
計	1421	1420.9

$$\bar{x}=1.95 \quad \chi^2=1.801 \quad P=0.9\sim 0.95$$

* 1 cm の境界上の個体を除く。

値によく一致している。

表2のように距離の測定値を平方根変換すれば、(1)式の分布曲線が正規分布曲線に近づくことは注目値する。しかし、DICE (1952)が行なったように統計量 g_1 (歪度) および g_2 (尖度) を用いて分布の非機会性の程度を測るのは、この曲線が厳密には正規分布曲線ではないので適当ではない。この場合には、実測によって得られた曲線の分散 (variance) と平均値を理論値と比較する方が適切であると思われる。

表2 ランダムに個体を配置した人工個体群内での各個体* と最近接個体間の距離の頻度分布。期待頻度は(1)式に $m=(N-1)\pi/S=0.01906$ を代入して計算した。

距離階級	距離 (mm)	観察頻度**	期待頻度
1	0 ~ 0.3	0	2.5
2	0.3 ~ 1.2	44	36.9
3	1.2 ~ 2.7	158.5	149.2
4	2.7 ~ 4.8	324	328.0
5	4.8 ~ 7.5	436	439.3
6	7.5 ~ 10.8	335	340.0
7	10.8 ~ 14.7	130.5	133.6
8	14.7 ~ 19.2	22	22.3
9	19.2 ~ 24.3	3	1.3
10以上	24.3 ~ ∞	0	0.0
計		1453	1453.1

$$\chi^2=1.419 \quad P=0.90\sim 0.95$$

* 最近接個体より、図の周辺部までの距離の方が短い個体を除く。

** 測定値が階級の境界となるときは均等配分した。

対をなす個体が生じた場合、その距離を重複して記録した。

分角法 (Angle method)

分角法というのは、標本点からその周囲の各分角領域に属する最近接個体までの距離の測定値を利用する方法である。標本点の周囲の空間を四等分して、各四分円内で最近接個体までの距離を測定する方法は、四分円法 (quadrant method) と呼ばれている。四分円の中心として標本点の代わりに個体を用いたり、また円を 3, 6 その他、さまざまな数に等分割する方法 (DICE 1952, COTTAM *et al.* 1953) は、この方法の変形と見ることができる。

ランダムペア法 (random pairs method) (COTTAM & CURTIS 1949) を除けば、これらいずれの方法にも上述の諸式が適用できる。

たとえば、四分円法を用いた場合、1 単位の長さの半径の四分円内の平均個体数は $m/4$ である。ただし m は全円内の平均個体数である。したがって、標本点からその周囲の四分円内における距離 $r' \sim r$ 間での最近接個体を見出す確率は、

$$P(r' \sim r) = e^{-r'^2 m/4} - e^{-r^2 m/4} \quad (10)$$

となるはずである。分布の密度関数は次式で与えられる。

$$f(r) = \frac{1}{2} m r e^{-\frac{1}{4} m r^2}. \quad (11)$$

モーメントは

$$\begin{aligned} \mu'_1 = \bar{r} &= \sqrt{\frac{\pi}{m}} \\ &= \sqrt{\bar{M}}, \end{aligned} \quad (12)$$

$$\sigma^2 = \frac{4 - \pi}{m}. \quad (13)$$

一般に標本点を囲む分角数が k の場合、(1) 式における m の代わりに m/k を用いることができよう。

四分円法において、標本点とこれをかこむ各四分円内での最近接個体までの距離が最も短い四分円を Q_1 とし、2 番目に短い四分円を Q_2 などなどとする。同一四分円内に 2 番目、時には 4 番目までの近接個体がすべて見出されることさえあるから (COTTAM *et al.*, 1953), Q_2 , Q_3 および Q_4 のデータは必ずしも標本点とこれに対する第 2, 第 3 および第 4 番目の近接個体との距離を示

すものでないことはもちろんである。

Q_1, Q_2 などにおける測定値の理論頻度は以下のように与えられる。

1つの四分円の中で標本点から距離 r 以内に少なくとも1個体が見出される確率を p とし, $q=1-p$ とすると, 4つの四分円のうち θ 個の中に上記の少なくとも1個体が見出される確率は次式によって示される。

$$P(\theta) = {}_4C_\theta p^\theta q^{4-\theta}$$

$p=1-e^{-\frac{1}{4}mr^2}$ および $q=e^{-\frac{1}{4}mr^2}$ であるから

$$\left. \begin{aligned} P(0) &= e^{-\frac{1}{4}mr^2} \\ P(1) &= 4(e^{-\frac{3}{4}mr^2} - e^{-mr^2}) \\ P(2) &= 6(e^{-\frac{1}{2}mr^2} - 2e^{-\frac{3}{4}mr^2} + e^{-mr^2}) \\ P(3) &= 4(e^{-\frac{1}{4}mr^2} - 3e^{-\frac{3}{4}mr^2} + 3e^{-\frac{1}{2}mr^2} - e^{-mr^2}) \\ P(4) &= 1 - 4e^{-\frac{1}{4}mr^2} + 6e^{-\frac{1}{2}mr^2} - 4e^{-\frac{3}{4}mr^2} + e^{-mr^2} \end{aligned} \right\} (14)$$

が得られる。

Q_1, Q_2 などの四分円中で標本点から距離 r 以内に最近接個体が見出される確率は次のとおりとなる。

$$\left. \begin{aligned} P_{Q_1}(0 \sim r) &= 1 - P(0) \\ P_{Q_2}(0 \sim r) &= 1 - \{P(0) + P(1)\} \\ P_{Q_3}(0 \sim r) &= 1 - \{P(0) + P(1) + P(2)\} \\ P_{Q_4}(0 \sim r) &= P(4) \end{aligned} \right\} (15)$$

したがって, 距離 $r' \sim r$ 間に最近接個体が見出される確率は以下によって与えられる。

$$\left. \begin{aligned} P_{Q_1}(r' \sim r) &= e^{-mr'^2} - e^{-mr^2} \\ P_{Q_2}(r' \sim r) &= 4(e^{-\frac{3}{4}mr'^2} - e^{-\frac{3}{4}mr^2}) - 3(e^{-mr'^2} - e^{-mr^2}) \\ P_{Q_3}(r' \sim r) &= 6(e^{-\frac{1}{2}mr'^2} - e^{-\frac{1}{2}mr^2}) - 8(e^{-\frac{3}{4}mr'^2} - e^{-\frac{3}{4}mr^2}) \\ &\quad + 3(e^{-mr'^2} - e^{-mr^2}) \\ P_{Q_4}(r' \sim r) &= 4(e^{-\frac{1}{4}mr'^2} - e^{-\frac{1}{4}mr^2}) - 6(e^{-\frac{1}{2}mr'^2} - e^{-\frac{1}{2}mr^2}) \\ &\quad + 4(e^{-\frac{3}{4}mr'^2} - e^{-\frac{3}{4}mr^2}) - (e^{-mr'^2} - e^{-mr^2}) \end{aligned} \right\} (16)$$

分布の密度関数は次のようになる。

表3 各四分円内の距離測定値* 頻度分布

距離 (mm)	Q ₁		Q ₂		Q ₃		Q ₄		全 体	
	観察値	期待値	観察値	期待値	観察値	期待値	観察値	期待値	観察値	期待値
0~2	14.5	12.2	1	0.3	0	0.0	0	0.0	15.5	12.5
2~4	33	31.5	4	4.5	0	0.2	0	0.0	37	36.2
4~6	34	38.9	15	14.8	1	2.3	0	0.0	50	55.9
6~8	42	34.5	30	27.5	10.5	7.2	1	0.8	83.5	69.9
8~10	20	24.3	39.5	34.0	20.5	16.2	5	2.6	85	77.2
10~12	12.5	14.0	28	32.2	22.5	25.1	5.5	7.0	68.5	78.3
12~14	7	6.7	18	24.3	33.5	29.9	13.5	12.0	72	73.0
14~16	2.5	2.7	11	15.1	18	28.7	21	18.5	52.5	65.0
16~18	0.5	0.9	10.5	7.9	25.5	22.9	26	22.6	62.5	54.3
18~20	0	0.3	4.5	3.5	16	15.6	20.5	23.7	41	43.1
20~22	0	0.1	3.5	1.3	12	9.3	28	22.0	43.5	32.6
22~24	0	0.0	1	0.4	4.5	4.9	19	18.2	24.5	23.5
24~26	0	0.0	0	0.1	1	2.3	8.5	13.8	9.5	16.2
26~28	0	0.0	0	0.0	0	1.0	7	9.7	7	10.7
28~30	0	0.0	0	0.0	1	0.4	3	6.2	4	6.7
30~32	0	0.0	0	0.0	0	0.1	3	3.9	3	4.1
32~34	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	2.3	1	2.4
34~36	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2.5	1.3	2.5	1.3
36~38	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.5	0.7	1.5	0.7
38~40	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.4	0	0.4
40~∞	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.3	0	0.3
計	166	166.1	166	165.9	166	166.1	166	166.0	664	664.3

$\chi^2=3.720$ $\chi^2=5.805$ $\chi^2=6.499$ $\chi^2=7.193$ $\chi^2=18.463$
 $P=0.5\sim 0.75$ $P=0.25\sim 0.5$ $P=0.25\sim 0.5$ $P=0.5\sim 0.75$ $P=0.1\sim 0.25$

* 同一四分円内で、最近接個体までより図の周辺部までの距離の方が短い点は測定から除外した。

$$\left. \begin{aligned} f_{Q_1}(r) &= 2mre^{-mr^2} \\ f_{Q_2}(r) &= 6mr(e^{-\frac{3}{4}mr^2} - e^{-mr^2}) \\ f_{Q_3}(r) &= 2mr(e^{-\frac{9}{4}mr^2} - 2e^{-\frac{3}{4}mr^2} + e^{-mr^2}) \\ f_{Q_4}(r) &= 2mr(e^{-\frac{1}{4}mr^2} - 3e^{-\frac{9}{4}mr^2} + 3e^{-\frac{3}{4}mr^2} - e^{-mr^2}), \end{aligned} \right\} (17)$$

モーメントは

$$\left. \begin{aligned} Q_1 \cdots \mu'_1 &= 0.5000\sqrt{\frac{\pi}{m}} & \mu'_2 &= \frac{1}{m} & \sigma^2 &= 0.21460\frac{1}{m} \\ Q_2 \cdots \mu'_1 &= 0.8095\sqrt{\frac{\pi}{m}} & \mu'_2 &= \frac{7}{3m} & \sigma^2 &= 0.27468\frac{1}{m} \end{aligned} \right\} (18)$$

表4 順位法における分布の密度関数、モーメントおよび $(\sigma/F)^2$ の値

順位	密度関数 $f(r)$	$\mu'_1(=r)$	μ'_2	σ^2	$(\sigma/r)^2$
第1近接個体	$2mre^{-mr^2}$	$\frac{1}{2}\sqrt{\frac{\pi}{m}}$	$\frac{1}{m}$	$0.21460\frac{1}{m}$	$0.8584\frac{1}{\pi}$
第2近接個体	$2m^2r^3e^{-mr^2}$	$3\left(\frac{1}{2}\right)^2\sqrt{\frac{\pi}{m}}$	$\frac{2}{m}$	$0.23285\frac{1}{m}$	$0.4139\frac{1}{\pi}$
第3近接個体	$\frac{2}{2!}m^3r^5e^{-mr^2}$	$\frac{3\cdot5}{2!}\left(\frac{1}{2}\right)^3\sqrt{\frac{\pi}{m}}$	$\frac{3}{m}$	$0.23883\frac{1}{m}$	$0.2717\frac{1}{\pi}$
第4近接個体	$\frac{2}{3!}m^4r^7e^{-mr^2}$	$\frac{3\cdot5\cdot7}{3!}\left(\frac{1}{2}\right)^4\sqrt{\frac{\pi}{m}}$	$\frac{4}{m}$	$0.24170\frac{1}{m}$	$0.2020\frac{1}{\pi}$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

同様のことは四分円法の場合にもあてはまり、 $(\sigma/\bar{r})^2$ の値は Q_1 の $0.8584/\pi$ から Q_4 の $0.2526/\pi$ へと減少している。したがって、個体群密度の推定には分角法と順位法を組み合わせることによって、好結果が得られるであろう。

結論と要約

間隔法は区画法よりも一定の労力に対してもっと大きな成果を生み出す可能性がある (COTTAM *et al.*, 1953) が、後者に比べると前者はこれまであまり研究の対象とされていなかった。その主な理由は、間隔法における数学的根拠の欠如であったと思われる。本報に示した結果は今後の研究に対しそうした根拠を与えるものとなるであろう。

個体が機会的に分布する場合、ここで示した理論式を用いて、標本点あるいは原点とした個体からの距離 $r' \sim r$ 間に最近接個体を発見する確率は容易に計算できる。この式は四分円、六分円法等に適用でき、また本論文で新たに提案した「順位法」すなわち標本点、あるいは原点とした個体から第1, 第2, 第3, ……近接個体までの距離を測定する方法にも適用できる。上記のどの方法によっても、本報に記載した諸式を用いて個体群密度は容易に推定できる。なお、最短距離法による平均距離の理論値は平均面積の平方根の半分となり、また四分円法の場合は等しくなることが明らかにされたが、この関係は COTTAM *et al.* (1953) によって示唆されていたものである。

間隔法による理論曲線はたとえ距離の測定値を平方根変換しても、厳密には

決して正規分布曲線とはならないので、非機会分布の場合に、機会分布からのはずれを測定するためには、DICE (1952) が行なったように統計量 g_1 および g_2 を用いるよりは、むしろ実測の平均値および分散を理論値と比較することによって、その目的を達することができるであろう。

本報に記載した諸式は非機会分布には直接適用できないが、しかしこれらを適当に変形させれば、個体群密度の推定はおそらく可能であろうと思われる。間隔法で得られる個体群密度の推定値の精度の問題を含めて、これらの問題の解決は今後の研究に待たねばならない。

本稿を校閲され、種々の御教示を賜った九州大学数学研究室の北川敏男教授に心から御礼申し上げる。また本文中で使用したランダム点図面の作成に当り、御援助頂いた小野勇一氏および三好諒子氏に深く感謝の意を表する。

引用文献

- COTTAM, G. & 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 & W. HALE., 1953. Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecol.*, 34 : 741-757.
- DICE, L. R., 1952. Measure of the spacing between individuals within a population. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 55 : 1-23.
- GOODALL, D. W., 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.*, 27 : 194-245.
- 北川敏男・増山元三郎, 1952. 新編統計数値表. 東京.
- 森下正明, 1950. ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大理学部生理生態学業績第65号 : 1-149. [本論集第一巻131-242頁に収録].
- VIKTOROV, S. V., 1947. A study of the distribution and dispersion of plants by aerial photographs. *Bull. Soc. Nat. Moscou. (Sec. Biol.)*, 52 : 71-78 (GOODALL, 1952 による).

註

- 1) [95頁] 筆者はさき之間隔法によって個体の機会分布を表わす理論式を提唱した。しかし、その式は個体群密度の推定とは関連がない(森下 1950)。
- 2) [96頁] 式(2)と(4)より $\int_0^{\infty} f(r)dr = \int_0^{\infty} \frac{2}{\sigma r^2} r e^{-\frac{r^2}{\sigma r^2}} dr = 4 \int_0^{\infty} \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{1}{\pi \sigma r^2} e^{-\frac{r^2}{\sigma r^2}} r d\theta dr = 4 \int_0^{\infty} \int_0^{\infty} \frac{1}{\pi \sigma r^2} e^{-\frac{x^2+y^2}{\sigma r^2}} dx dy$,
ただし、 $\sigma r^2 = \mu^2$ 。この結果標本点からの最近接個体までの距離分布は、標本点を原点として、平均値 $m_x = m_y = 0$, 分散 $\sigma_x^2 = \sigma_y^2 = \frac{1}{2} \sigma r^2$ の双変正規分布となることが分る。
- 3) [97頁] 個体群の分布図は個体をあらわす 1517 の点を 50cm×50cm の面積に北川の乱数表(北川・増山, 1952)を用いランダムに配置して構成した。図上の個体分布のランダム性の検討は、面積を 625 の区画に分割して POISSON 分布と比較するとともに、いわゆる geogra-

phical test によっても行なった。後者の場合、図を縦に5および25、横に5および25にそれぞれ分割し、縦横線によってかこまれた各区域の面積が全図面積の1/25に相当するようにした。各区域に存在する個体数はカイ2乗テストによって期待値と比較し、均質性の検討を行なった。これらの検定から得られた結果は、個体の分布がランダムなものであるとみなしてよいことを示した。

- * 原論文, Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)*, 1: 187—197 (1954).

