

個体の散布度の指標としての I_δ -指数*

はじめに

著者はさきに一定空間内における個体の集合状態を示す指標として I_δ -指数を提唱した (MORISITA, 1959)。

この指数は次式で示される。

$$I_\delta = q \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)}{T(T-1)}. \quad (1)$$

ここで, x_i は i 番目 ($i=1, 2, 3, \dots, q$) の抽出単位内の個体数, q は抽出単位数, $T = \sum_{i=1}^q x_i$ である。もし抽出単位が, 1 つの無限母集団をそれぞれの比率で分割する q 個の部分集団の各々から無作為に取り出されるならば, この標本から求められる上記指標値は T によって影響されないということが, この指標の最も重要な特性である。この指標を用いての一地域内での個体の分布様式の解析法や形成集団の大きさの推定法も考案されている (MORISITA, 1959)。しかし, 自然個体群あるいは実験個体群に一般に適用されている数学的諸分布型のパラメーターと I_δ との関係が明らかにされることはさらに望ましいといえる。本論文はこれらの関係のいくつかについてのべようとするものである。

POISSON 分布と分散—平均比

個体分布が POISSON 級数に従うとき,

$$E(I_\delta) = 1 \quad (2)$$

が得られる。

もし分布が集中的なら $E(I_\delta) > 1$, 一様的 (規則的) なら $E(I_\delta) < 1$ となる

(MORISITA, 1959)。

分散—平均値比と I_δ との関係は次式で与えられる。

$$\frac{V}{\bar{x}} = \frac{q}{q-1} \left\{ (I_\delta - 1) \bar{x} + (1-\delta) \right\}. \quad (3)$$

ここで V は不偏分散, $\bar{x} = \frac{1}{q} \sum_{i=1}^q x_i$, $\delta = \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)}{T(T-1)}$ である。

もし $q \gg I_\delta \geq 1$ なら, 次式が得られる。

$$\frac{V}{\bar{x}} \doteq (I_\delta - 1) \bar{x} + 1. \quad (4)$$

I_δ は平均値の影響を受けないので, (3) あるいは (4) の関係から明らかのように, V/\bar{x} はたとえ母集団中の部分集団の比率が変わらないとしても, 平均値が変化するにともなって変化する。したがって, いく人かの研究者 (EVANS, 1952; MORISITA, 1959; ほか) が指摘したように, V/\bar{x} はランダム分布からの隔りが有意であるかどうかを調べるのには役立つが, 個体の分布集中度をあらわす散布度指数としては不適当である。

例:

内田ら (1952) によって行なわれたキャベツ上のモンシロチョウ (*Pieris rapae*) の卵, 幼虫, 蛹の個体数調査の結果が, 表 1 に示してある。

表 1 キャベツ上のモンシロチョウ (*Pieris rapae*) の分布 (内田ら, 1952)

発育段階	個体数調査 I $q=129$ (18/V, 1949)			個体数調査 II $q=91$ (10/VI, 1949)			個体数調査 III $q=190$ (15/VI, 1949)		
	\bar{x}	s^2/\bar{x}	I_δ^*	\bar{x}	s^2/\bar{x}	I_δ^*	\bar{x}	s^2/\bar{x}	I_δ^*
卵	1.434	3.59	2.82	12.89	9.94	1.80	11.86	4.02	1.26
1 齢幼虫	1.94	2.28	1.65	2.66	4.58	2.36	10.08	3.51	1.25
2 齢幼虫	1.40	1.52	1.38	1.34	2.77	2.34	7.74	3.41	1.31
3 齢幼虫	1.94	1.82	1.43	0.17	1.24	2.60	8.64	3.96	1.34
4 齢幼虫	2.92	1.76	1.26	0.10	2.24	15.17	3.30	3.21	1.67
5 齢幼虫	2.45	1.86	1.36	0.16	2.97	13.88	0.66	2.39	3.14
蛹	0.07	1.15	3.58	0.91	2.09	2.41	0.16	1.09	1.63

\bar{x} = キャベツ 1 株上の平均個体数。

q = キャベツの株数。

* I_δ の値は著者により計算され, 表に加えられた。

内田らは, 平方根変換によって資料を検討し, 密度依存的な死亡あるいは株間の移動が幼虫各齢期と蛹期に起こっていると結論した (内田ら, 1952)。しかし, 表の \bar{x} と s^2/\bar{x} から計算された I_δ -値からは, 調査 II の 4 齢期と 5 齢期の

大きな値を除いて、全発育段階を通じ規則的に増加あるいは減少する傾向はみられない。したがって幼虫の死亡や株間の移動は、観察された圃場ではむしろ密度独立的に起こっていると考えた方がよい。

負の二項分布

もし x の分布が負の二項分布

$$p(x) = \frac{(k+x-1)!}{(k-1)!x!} \cdot \frac{m^x}{(1+m)^{k+x}} \quad (5)$$

に従うなら、次の関係が得られる (SIMPSON, 1949)。

$$E(I_\delta) = \frac{k+1}{qk+1}. \quad (6)$$

したがって、

$$\frac{1}{k} = \frac{E(I_\delta)-1}{1-E(I_\delta)}. \quad (7)$$

$q \gg I_\delta$ であれば、上式は次のようになる。

$$\frac{1}{k} \doteq E(I_\delta)-1 \quad (8)$$

もし分布が POISSON 分布に近づけば、 k は無限大に近くなり、したがって $E(I_\delta)$ は 1 に近づく。

二項分布

もし x の分布が二項分布

$$p(x) = \frac{N!}{x!(N-x)!} p^x (1-p)^{N-x} \quad (9)$$

に従うなら

$$E(I_\delta) = \frac{N-1}{N-\frac{1}{q}} \quad (\text{付記参照}) \quad (10)$$

が得られる。 $q \gg 1$ であれば、次のようになる。

$$E(I_\delta) \doteq 1 - \frac{1}{N}. \quad (11)$$

分布が機会的であるかどうかは、次式の F_0 値と $F_\infty^{q-1}(\alpha)$ 値を比較することによって検定できる。

$$F_0 = \frac{q}{q-1} \frac{N}{N-\bar{x}} \left\{ (I_b - 1) \bar{x} + (1 - \delta) \right\}. \quad (12)$$

I_B - 指 数

二項分布は、一定の確率 p で起こる事象についての、 N 回の相互に独立な試行によって得られる。しかし、事象の生起する確率が q 個の部分集団間で異なる場合、あるいはその確率が 1 つの部分集団における N 回の試行毎に異なる場合もあり得る。そこで今、 q 個の各部分集団の中でそれぞれ $p_1, p_2, p_3, \dots, p_q$ の確率で起こるある事象が、各 N 回の試行の下で何回生起したかの回数を $x_1, x_2, x_3, \dots, x_q$ とすれば、これら $x_1, x_2, x_3, \dots, x_q$ 間の散布度は次のように定義した I_B -指數によって計ることができるであろう。すなわち

$$I_B = I_b \frac{\frac{N-1}{q}}{N-1} \quad (13)$$

分布の一様性、機会性 ($p_1 = p_2 = p_3 = \dots = p_q = p$)、集中性は、それぞれ $I_B < 1$, $I_B = 1$, $I_B > 1$ で示される。最初の場合は、各々の部分集団内で、ある 1 つあるいは複数の事象生起が他の事象生起に依存（反発的関係）して起こることを示している。また最後の場合は、部分集団間で事象生起の確率が異なっているか、あるいは個々の部分集団内で、ある 1 つまたは複数の事象生起が他の事象生起に依存（誘引的関係）していることを示している。

例：

連続 6 日間に 81 個の生けどりワナによって捕えられたエゾヤチネズミ (*Chelomys rufocanarius bedfordiae*) のワナ当たり捕獲日数の頻度分布が表 2a に掲げてある。

6 日の全期間 ($N = 6$) から計算された I_B 値は 2.15 で、これはワナ間でネズミの捕獲確率に若干のちがいがあることを示している。このちがいは、後半の 3 日間 ($I_B = 2.12$) よりも前半の 3 日間 ($I_B = 3.59$) の方が大きい（表 2b）。全期間を 2 日ずつ ($N = 2$) 3 期間に分けて検討した結果（表 2c）から、ワナ間の捕獲確率のちがいは最初の 2 日間において極端に大きく、以後は小さくかつ安定していくことがわかる。これらのことから、ワナをしかけた直後の 2 日

表2 生けどりワナに捕えられたエゾヤチネズミ (*Chlethrionomys rufocanarius bedfordiae*) のワナ当り捕獲日数の頻度分布。

エゾヤチネズミ を捕えた日数	ワナ数						
	a	b		c			d
		第1期間 1日目 ～6日目	第2期間 4日目 ～6日目	第1期間 1日目 ～2日目	第2期間 3日目 ～4日目	第3期間 5日目 ～6日目	
0	39	58	45	65	54	52	41
1	17	13	23	10	19	20	20
2	9	4	6	6	8	9	11
3	8	6	7	—	—	—	5
4	6	—	—	—	—	—	4
5	0	—	—	—	—	—	—
6	2	—	—	—	—	—	—
合計 (=q)	81	81	81	81	81	81	81
T	95	39	56	22	35	38	73
I_δ	1.796	2.405	1.420	2.104	1.089	1.037	1.546
N	6	3	3	2	2	2	4
I_B	2.151	3.593	2.121	4.182	2.165	2.081	2.055

a. 6日の全期間。

b. 6日間を2つの期間に分割した。

c. 6日間を3つの期間に分割した。

d. 3日目から6日目までの資料を扱った。

この資料は、北海道でエゾヤチネズミの個体群密度と行動圏を推定するために個体数調査を行なった田中亮博士により集められた。方法の詳細については、TANAKA (1961) を参照。

間とその後の期間とでは、ネズミのワナに対する行動が変わったのではないかと思われる。

表2cの第2期間と第3期間から得られた I_B -値が、表2dの値とほぼ等しいことは注目すべきである。後者の値は、前2者のために用いられた資料をまとめて計算した値である。この結果は、 I_B -指数がNのちがいにかかわりなく散布度相互間の比較に充分有効であることを示している。

結論と要約

I_δ -指数は、一様分布の場合を除いて抽出単位当たりの平均密度に影響されないし、また特定の集中分布の型を仮定しているわけでもないので、空間内における個体の散布度（集中度）を示す指標として、今まで考案してきたものの

中では最も応用範囲の広いものである。本論文でのべた I_δ と V/\bar{x} との関係、 I_δ と負の二項分布の k との関係、 I_δ と二項分布の N との関係や、また新しい散布度指数 I_B は、生態学的研究の資料の解析に役立つであろう。

謝 辞

数学的処理に際し有益な批判と助力を与えられた水戸博氏、またエゾヤチネズミの捕獲資料の使用を快く許可して下さった高知女子大学の田中亮教授に対し、深く感謝する。

参 考 文 献

- EVANS, F. C. (1952) The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. *Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 54 : 1-15.
- 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」〕.
- SIMPSON, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- TANAKA, R. (1961) A field study of effect of trap spacing upon estimates of ranges and populations in small mammals by means of a latin square arrangement of quadrats. *Bull. Kochi Women's Univ., Ser. Nat. Sci.*, 5 : 8-16.
- 内田俊郎、河野達郎、渡辺昭二、吉田敏治 (1952) モンシロチョウの畠の中における分布様式. 昆虫の分布様式に関する研究 I, 『個体群生態学の研究』 1 : 49-63.

水戸博による付記

二項分布(9)において、次式が成立する。

$$E(I_\delta) = \frac{N-1}{N-\frac{1}{q}}$$

証明

$$\begin{aligned} E(I_\delta) &= q \sum_{x_1, x_2, \dots, x_q=0}^N \frac{\sum_{i=0}^q x_i(x_i-1)}{T(T-1)} \binom{N}{x_1} p^{x_1} (1-p)^{N-x_1} \dots \binom{N}{x_q} p^{x_q} (1-p)^{N-x_q} \\ &= q \sum_{T=0}^{N_q} \frac{1}{T(T-1)} \sum_{i=1}^q \sum_{T=x_1+\dots+x_q} x_i(x_i-1) \binom{N}{x_1} p^{x_1} (1-p)^{N-x_1} \times \dots \\ &\quad \dots \times \binom{N}{x_q} p^{x_q} (1-p)^{N-x_q}. \end{aligned}$$

ここで次の関係が成り立つ。

$$x_i(x_i-1)\binom{N}{x_i}p^{x_i}(1-p)^{x_i} = N(N-1)p^2 \cdot \binom{N-2}{x_i-2}p^{x_i-2}(1-p)^{N-x_i}, i=1, 2, \dots, q.$$

したがって

$$\begin{aligned} E(I_\delta) &= q \sum_{T=0}^{N_q} \frac{N(N-1)p^2}{T(T-1)} \sum_{i=1}^q \sum_{T=x_1+\dots+x_q} \binom{N}{x_1} p^{x_1}(1-p)^{N-x_1} \dots \binom{N}{x_{i-1}} p^{x_{i-1}}(1-p)^{N-x_{i-1}} \\ &\quad \times \binom{N-2}{x_i-2} p^{x_i-2}(1-p)^{N-x_i} \binom{N}{x_{i+1}} p^{x_{i+1}}(1-p)^{N-x_{i+1}} \dots \times \binom{N}{x_q} p^{x_q}(1-p)^{N-x_q}. \end{aligned}$$

となる。ところで二項分布の再生性 (reproductive property) により

$$\sum_{T=x_1+\dots+x_q} = \binom{N_q-2}{T-2} p^{T-2}(1-p)^{N_q-T}$$

となるから、次式が得られる。

$$E(I_\delta) = q \sum_{T=0}^{N_q} \frac{N(N-1)p^2}{T(T-1)} q \binom{N_q-2}{T-2} p^{T-2}(1-p)^{N_q-T}.$$

ここで次の関係が成り立つ。

$$\frac{1}{T(T-1)} \binom{N_q-2}{T-2} = \frac{1}{N_q(N_q-1)} \binom{N_q}{T}.$$

したがって

$$\begin{aligned} E(I_\delta) &= \frac{q^2 N(N-1)}{N_q(N_q-1)} \sum_{T=0}^{N_q} \binom{N_q}{T} p^T (1-p)^{N_q-T} \\ &= \frac{N-1}{N-\frac{1}{q}}. \end{aligned}$$

* 原論文, I_δ -index, a measure of dispersion of individuals, *Res. Popul. Ecol.*, 4 : 1-7 (1962).

N_q は \bar{x} で N^2 は σ^2

