付着生物調査の指数表示法

松 宮 義 晴*

(昭和 55 年 8 月 9 日受理)

An Index Representation on the Ecological Research of the Marine Sessile Organisms

Yoshiharu MATSUMIYA

Faculty of Fisheries, Nagasaki University,
Nagasaki 852

(Received August 9, 1980)

抽象的記述にとどまることなく、事象を数量化し、数理的解析を行うことは、付着生物研究においても重要であることは論義をまたない。特に、広い水域において長期間にわたり一定の方法を用いて付着生物調査を実施する場合、統一した数量化とその指数表示は不可欠のものである。付着生物研究の調査は構造物調査と試験板調査の 2 方法に大別される (梶原, 1979)。指数表示に用いられる数値は両方法ともふつう、いわゆる quadrat method (わく法) や sweeping method (すくい取り法) による単位区画 (面積) あたりの個体数である。

指数表示には次のような利点や特徴をもつ。1) 多くの事象を端的に、1 つの図表で説明できる。2) 水域間・季節間などの相対的比較ができる。共通の尺度となる。3) 数量化とは何かという基本命題をいつも熟慮する必要がある。何の目的もなく指数を計算しても意味がない。4) 指数表示そのものが終局の目的ではない。以後の研究の重要事項を導き出す端緒となるものである。5) 使用においては、より適切な指数を吟味 (考案) する必要がある。各種の指数のもつ特徴・長短所を熟知しなければならない。6) 1 つの指数を用いて、多量の計算をする場合はプログラミングできる小型卓上計算機の利用が便利である。

指数は以下のように大別できる。

1. 種個体群における空間パターン、2. 2 種の空間的関係、3. 群集 (多種個体群) の解析。このうち試験板調査では 1~3 が、構造物調査には主として 3 が使用できる。付着生物はその生物的特徴により植物に基本をおいた指数を使用できる利点がある。一方、試験板調査の場合、その板上の空間が連続的で自然の標本単位 (例え

ば葉・枝・木のような離散的な居住可能空間) ではない。従って単位区画 (面積) あたりの個体数を数える時、任意の単位 (試験板上の一區画) を定義せねばならず、当然区画の大きさや数が問題となる。ここでは各指数の特徴や使用上の注意、各指数間の差、区画の問題に重点をおき、上に述べた大別に従って一般によく使用される指数を列挙する。

なお指数の実際の使用にあたっては原著論文のほか、1 と 2 については数理生態学 (E. C. PIELOU 著, 南雲・合田・藤村訳, 産業図書), 3 については動物群集研究法 I. 多様性と種類組成 (木元新作著, 共立出版) を参考にされたい。以下の記号はなるべく同一のものを用いた。

1. 種個体群における空間パターン

いわゆる '集合度' の測定で、異なる時刻 (季節) あるいは異なる場所での単一種の集合度の比較や、同一の場所や時刻での異なった種個体群の集合度を比較することができる。離散的な単位空間における生物 (主として昆虫など) を基本的に対象としているが、試験板上に任意の単位区画を設ける '区画抽出法' や板上の個体相互の空間的距離を用いる 'プロットレス抽出法' にも応用できる。

具体的には、例えば東京湾におけるタテジマフジツボの集合度の季節変化、サンカクフジツボ集合度の浜名湖と矢野湾の差、清水港におけるヨーロッパフジツボとアメリカフジツボの差のような検討ができる。試験板そのものを一つの区画と考え、試験地ごとの単位面積あたりの個体数を用いることにより、対象種ごとの集合度も観察できる。

1) 区画抽出法

i. ポアソン散布指数

* 長崎大学水産学部

$V/m < 1$ の時 一様分布

$V/m = 1$ の時 ランダム分布

$V/m > 1$ の時 集中分布

m : 単位区画あたりの平均個体数

V : 分散 (不偏分散)

$V/m = 1$ の時を除き, m の異なる時刻や場所間の比較をできない欠点をもつ。

ii. LLOYD (1967) による平均こみ合い度 (index of mean crowdig)

$$\bar{m}^* = m + (V/m - 1)$$

集落指数 (index of patchiness)

$$C = \bar{m}^*/m$$

$\bar{m}^*$ は現存する個体数に依存し, ランダムな死亡によって密度に比例して減少する。個体の経験するこみ合い度で, 密度に依存する成長や立体構造との関係を見るのによいであろう。一方, C は密度とは無関係で, 密度の異なる2つの個体数でも同一の集落度を示す。時空間で個体数に差の大きい空間パターンの尺度として有効である。

例 1. 試験板を 9 区画に切ったシロスジフジツボの個体数

4	6	6
12	4	14
10	2	8

$m = 7.33$ $\bar{m}^* = 8.51$
 $V = 16.00$ $C = 1.16$
 $V/m = 2.18$

例 2. 個体数は例 1 の半分

1	3	3
7	2	7
6	1	3

$m = 3.67$ $\bar{m}^* = 4.24$
 $V = 5.75$ $C = 1.16$
 $V/m = 1.57$

iii. MORISITA (1959 a) による I_δ

$$I_\delta = n \frac{\sum x_i(x_i - 1)}{N(N-1)} \quad \begin{array}{l} n: \text{区画数} \\ x_i: \text{各区画の個体数} \\ N(\sum x_i): \text{総個体数} \end{array}$$

$I_\delta < 1$ の時 一様分布

$I_\delta = 1$ の時 ランダム分布

$I_\delta > 1$ の時 集中分布

$I_\delta > 1$ の時は平均値 ($m = N/n$) に影響されない。 $I_\delta < 1$ の時は m の影響を受けるが除去法があり, 付着数の増加と空間パターンの変化など多くの事象を観察することができ, 一般によく用いられている。

例 1 $I_\delta = 1.15$ 例 2 $I_\delta = 1.14$

C と I_δ は密度の異なる集落が占める相対的面積と, 異

なる密度間の比によりきまるが, V/m と m は以上のほか平均密度の絶対的大きさに依存する欠点がある。その点, C と I_δ の方が優れているといえる。

2) 区画抽出法における区画の大きさの影響

試験板調査の区画は自然な標本単位でなく, 必然的に任意なため, 対象生物ごとに十分な検討が必要である。個体群が小さく密集し, 互いに遠く離れた群れをなしており, 区画のへりが群れを切ることはほとんどない (切る回数が無視できるほど小さい) 場合は, V/m または $(V/m - 1)$ は区画の大きさに依存しない集合度の尺度となる。

分布パターンが異なる密度を示す集落のモザイクからなり, その集落内部では個体がランダムに散在し, 集落は区画の大きさに比し大きい時は C または I_δ が使用できる。この仮定の正当性は, いくつかの大きさの区画を使用して, くり返し個体群を抽出し, $C(I_\delta)$ が最も小さな区画のいくつかについて変化しないかどうか判定する必要がある。また集合度の尺度が区画の大きさによって, どのように変化するかをみて, 分布パターンについての情報を得る手法が考案されている。

3) プロットレス抽出法 (最近接法)

個体相互の空間的距離を研究するもので, 区画の大きさに影響されない利点がある。①領域全体にわたってランダムに点を取り, 各々の点と最近接個体との距離を測る方法 ②個体群から個体をランダムに選びそれと最近接個体の距離を測定する方法がある。試験板調査に有効な2指数を以下に示す。

i. HOPKINS and SKELLAM (1954) による分布集中度係数 (coefficient of aggregation)

$$A = \sum P_i^2 / \sum I_i^2$$

$A > 1$ の時 集中分布

$A = 1$ の時 ランダム分布

$A < 1$ の時 一様分布

任意に設定した標本点とそれに最も近接する個体間の距離, および任意の個体と至近個体間の距離を同数ずつ測定した時, それぞれの距離を P, I とする。ランダム分布からのずれの統計的有意性の検定方法も与えられている。なおランダムな点に最も近い個体を個体群からランダムに選ばれた個体とみなすことは許されない。

ii. CLARK and EVANS (1954) による R

$$R = 2\bar{r}\sqrt{\rho}$$

$R > 1$ の時 一様分布

$R = 1$ の時 ランダム分布

$R < 1$ の時 集中分布

ρ : 密度 (単位面積あたり個体数)

r : ランダムな個体から最近接個体までの距離 r の n 個の平均 (距離の単位は面積と同じ)

空間パターンにはいわゆる‘強度’ (密度が場所によって変化する程度) と ‘きめ’ (集落がどの位きれぎれになっているか) の 2 要素があり, R は強度のみの尺度で, A は強度ときめの尺度である。区画抽出法は強度のみの尺度できめの尺度とはならず, きめを調査するためには区画の大きさをいくつも使用しなければならない。

2. 2 種の空間的関係

これは 1 と同様に離散分布に基本をおくものであるが, 試験板上のような連続体の区画抽出法にも有効である。例えばタテジマフジツボとヨーロッパフジツボの空間的関係, フサコケムシとナギサコケムシの空間的関係, これらの季節 (経年) 変化や水域による差をみることができる。また試験地を 1 つの区画と考えれば, ある 2 生物種の地理的分布の重複度も考察できる。

① 2 種とも存在, いずれか 1 種存在, 2 種とも不在の各区画数を両種が全く無関係に分布している場合の期待値を基準として取扱い, 相対的分布を示す ‘分布関数の指数’ ② 両種とも生息していない区画は除外して, 2 種の絶対的分布の重なり度を問題とする ‘分布の重なり度指数’ に大別できる。

1) 分布関数 (index of interspecific correlation)

次のような四分表による。存在・不在のかわりに個体数の多・少でもよい (この場合, 境界値の問題は残るが)。

		種 B		
		存在	不在	計
種 A	存在	a	b	$m=a+b$
	不在	c	d	$n=c+d$
	計	$r=a+c$	$s=b+d$	$N=m+n=r+s$

(区画数)

i. YULE (1912)

$$Q = \frac{ad-bc}{ad+bc} \quad V = \frac{ad-bc}{\sqrt{mnrs}}$$

ii. COLE (1949)

$$ad \geq bc \text{ の時} \quad C = \frac{ad-bc}{ms}$$

$$ad < bc, a \leq d \text{ の時} \quad C = \frac{ad-bc}{mr}$$

$$ad < bc, a > d \text{ の時} \quad C = \frac{ad-bc}{ns}$$

分布型のいかんにかかわらず, そのまま統計的検定が可

能であるという長所がある。一方, b か c どちらかが 0 の時を完全な関連性, $b=c=0$ の時を絶対的な関連性とするとき Q および C は両者の区別がつかない欠点がある。

分布が独立の時 0

正の相関の時 正

負の相関の時 負

(範囲は $-1 \sim 1$, 相関係数と類似)

前述の PIELOU の著書に関連性の生物学的意味が詳細に述べられている。なお最近接法による PIELOU (1961) の隔離度指数も提案されている。

例 3.

		ヨーロッパフジツボ		
		存在	不在	計
アメリカフジツボ	存在	6	4	10
	不在	3	7	10
	計	9	11	20

(区画数)

$$Q=0.56 \quad V=0.30 \quad C=0.27$$

2) 分布の重なり度指数 (index of overlapping)

C_d を除き範囲は $0 \sim 1$ で, 完全に重複すると 1 となる。

i. DICE (1945)

$$A/B = \frac{a}{a+c} \quad (B \text{ に対する } A \text{ の重なり度})$$

$$B/A = \frac{a}{a+b} \quad (A \text{ に対する } B \text{ の重なり度})$$

ii. BRAY (1956) の振幅対応係数 (coefficient of amplitudinal correspondence)

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

上の 2 指数は四分表の両種とも生息していない区画 (d) を除外して考えたものである。

$$\text{例 3. } A/B=0.67 \quad B/A=0.60 \quad \frac{2a}{2a+b+c}=0.63$$

iii. 久野 (1968)

$$r_0 = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^2 \sum y_i^2}}$$

x, y : 任意の単位区画に見い出される両種の個体数, 平均密度が小さい時 (一般に 10 以下), 平均値の影響を受ける欠点をもつ。

iv. MORISITA (1959 b)

$$C_d = \frac{2 \sum n_{xi} n_{yi}}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y}$$

n_{xi}, n_{yi} : 種 x, y の区画 i における個体数

N_x, N_y : 種 x, y の全個体数

$$\delta_x = \frac{\sum n_{xi}(n_{xi}-1)}{N_x(N_x-1)}$$

$$\delta_y = \frac{\sum n_{yi}(n_{yi}-1)}{N_y(N_y-1)}$$

上限が正確に1ではなく不確定であり、特に分布集中度が低い時には過大評価を導きやすい短所をもつ。

例 4. 個体数 (1 cm² あたり)

区画 No.	シロボヤ	フタスジボヤ	
1	6	5	$r_0=0.91$
2	7	4	$C_s=1.07$
3	3	4	$(\delta_x=0.21)$
4	1	2	$(\delta_y=0.20)$
5	5	8	
計	22	23	

r_0 と C_s は種を季節や年などと置きかえれば、ある 1 生物種における季節 (年, 時刻) 間の重なり度も測定できる。

3) 区画の大きさの影響

分布関数の指数については、広い区画の間隔をおかないとみせかけの正の関連性を得ることがある。また $Q \cdot V \cdot C$ のような関連性の係数は対象内の、兩種にとって不都合な土地の広さ (d) の影響を受ける。

小さな区画で負、大きな区画で正の関連性を示すことがある。この場合、区画の大きさのほか生物学的な面 (環境要素に対する許容範囲など) も考察する必要がある。関連性と区画の大きさの関係から、生物学的知見を深めることも可能である。MORISITA (1959 b) は各指数の比較を行い、これらの区画の大きさによる変化を示している。

3. 群集 (多種個体群) の解析

1) 多様度指数 (index of diversity)

構造物調査を行った水域、観測点や試験板上の群集の多様度を示すもので、同一場所の季節変化や、異なる場所間の比較を行える。一般に値が大きい程、多様度が大きい。

多様度を構成する要素は①種類に関する豊富さ (species richness) を示す '平均多様度 (種多様度)' ②個体数の相対的量についての均衡性 (equitability) や均等性・平坦さ (evenness) を示す '相対多様度' がある。一般に多様度というと①を示す。②についての記述は省略する。

平均多様度には、構造的規則性による指数や情報量による指数もあるが、ここでは種数と個体数を用いる指数

を列記する。

i. SIMPSON (1949) の単純度指数 (index of concentrating)

$$\lambda = \frac{\sum_i n_i(n_i-1)}{N(N-1)}$$

N : 総個体数

S : 総種類数

n_i : i 番目の種に属する個体数

多様度指数としては $D=1/\lambda$ として用いる。分布型について、どのような関数関係でもよいという利点がある。

ii. 森下 (1967)

$$\beta = 1/\lambda = \frac{N(N-1)}{\sum_i n_i(n_i-1)}$$

$N\beta$ を繁栄指数という。

iii. HURLBERT (1971)

$$D_1 = \frac{\sum_i \left(\frac{n_i}{N}\right) \left(\frac{N-n_i}{N-1}\right)}{N-1} \left\{ 1 - \frac{\sum_i \left(\frac{n_i}{N}\right)^2}{N-1} \right\}$$

N が十分に大きいと $D_1 \approx 1/\lambda$ である。

iv. McINTOSH (1967)

$$M = \frac{N - \sqrt{\sum_i (n_i)^2}}{N - \sqrt{N}}$$

例 5. 種 No. 個体数

1	10	
2	8	$\lambda=0.26$
3	5	$\beta=3.87$
4	2	$D_1=0.74$
5	1	$M=0.58$
計	26	

2) 類似度指数

構造物調査を行った 2 つの水域や試験板間の群集の類似度を示す。1 つの調査地の季節 (年, 時刻) 間の類似度も観察できる。

◎ 共通種数による指数。一般に範囲は 0~1 で値の大きいほどよく類似していることを示す。

i. JACCARD (1902) による共通係数 (coefficient of community)

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

a, b : 両水域の種類数

c: 共通に出現した種類数

ii. 野村 (1940)

$$NSC = \frac{c}{b} \quad \text{しかし } a \geq b$$

比較する2群集の種数の差に影響されない長所がある。他の指数は差の増加につれ、数値が小さくなる傾向をもつ。

iii. 正宗 (1934) による相関率 (percentage of affinity)

$$PA = \frac{1}{2} \left(\frac{c}{a} + \frac{c}{b} \right)$$

iv. OTUKA (1936) による親和係数 (coefficient of closeness)

$$CC' = \frac{c}{\sqrt{ab}}$$

v. SØRENSEN (1948) による類似係数 (quotient of similarity)

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

vi. KULEZYŃSKI (1927)

$$K = \frac{c}{a+b-2c}$$

以上の共通種数係数は、まれに出現する種が優勢な種に比較して過大に評価されやすいという共通の欠点がある。

例 6. $a=18, b=15, c=10$ の時

$CC=0.43, NSC=0.67, PA=0.61, CC'=0.61$

$QS=0.61, K=0.77$

◎重複度による指数

i. MORISITA (1959 b)

$$C_\lambda = \frac{2 \sum n_{1i} n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2} \quad 0 \leq C_\lambda \leq 1$$

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_{1i}(n_{1i}-1)}{N_1(N_1-1)} \quad \lambda_2 = \frac{\sum n_{2i}(n_{2i}-1)}{N_2(N_2-1)}$$

n_{1i}, n_{2i} : 1組, 2組の種 i の個体数

N_1, N_2 : 1組, 2組の総個体数

ii. KIMOTO (1967)

$$C_H = \frac{2 \sum n_{1i} n_{2i}}{(\sum \Pi_1^2 + \sum \Pi_2^2) N_1 N_2} \quad 0 \leq C_H \leq 1$$

$$\sum \Pi_1^2 = \frac{\sum n_{1i}^2}{N_1^2} \quad \sum \Pi_2^2 = \frac{\sum n_{2i}^2}{N_2^2}$$

C_λ と近似しているが、 C_H は上限が常に1となる。また C_λ は数値に個体数しか用いることができないが、 C_H はパーセントなどどのような尺度でも使用可能である。

例 7. 個体数 (10 cm² あたり)

	アカフ ジツボ	サンカ ク	シロス ジ	タテジ マ	アメリ カ	計
油壺湾	6	7	3	2	0	18
野母湾	4	7	0	3	2	16

フジツボ群集の類似度 $C_\lambda=1.05, C_H=0.90$ (なお測定尺度を 1 cm² あたりに変更すると $C_\lambda=-0.39, C_H=0.90$ となり、 C_H は変化がない。)

百分率や情報量・構造的規則性による類似度指数もあるが、あまり一般的でない。群集の解析の場合、全生物種について種の同定まで可能ならば理想的である。しかし、ふつう一部については属 (あるいは科・目・綱・門) までの分類にとどめざるを得ない。この場合、多様度・類似度のそれぞれのもっている意味や概要の程度を認識することが重要である。

文 献

BRAY, J. R. (1956). A study of mutual occurrence of plant species. *Ecol.*, **37**, 21-28.

CLARK, P. J. and F. C. EVANS (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ibid.* **35**, 445-453.

COLE, L. C. (1949). The measurement of inter-specific association. *Ibid.* **30**, 411-424.

DICE, L. R. (1945). Measures of the amount of ecologic association between species. *Ibid.* **26**, 297-302.

HOPKINS, B. and J. G. SKELLAM (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot. Lond. N. S.*, **18**, 213-227.

HURLBERT, S. H. (1971). The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecol.*, **52**, 577-586.

JACCARD, P. (1902). Gezette der Pflanzenvertheilung in der Alpenen Region. *Flora*, **90**, 349-377.

梶原 武 (1979). 付着動物の調査法. 付着生物研究, **1** (1), 21-27.

KIMOTO, S. (1967). Some quantitative analysis on the Chrysomelid fauna of the Ryukyu Archipelago. *Esakia*, **6**, 27-54.

KULEZYŃSKI, S. (1927). Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. *Bull. int. Acad. Pol. Sci. Lett., B. Suppl.* **2**, 57-203.

久野英二 (1968). 水田における稲ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九州農試彙報, **14** (2), 131-246.

LOYD, M. (1967). Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 1-30.

正宗巖敬 (1934). 琉球列島の植物地理学的研究. 日

- 本生物地理学会会報, 1, 29-86.
- McINTOSH, R. P. (1967). An index of diversity and relation of certain concepts to diversity. *Ecol.*, 48, 392-404.
- MORISITA, M. (1959a). Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. (Biol.)*, 2, 215-235.
- MORISITA, M. (1959b). Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Ibid.*, 3, 65-80.
- 森下正明 (1967). 京都近郊における蝶の季節分布. 「自然 生態学的研究, 森下正明・吉良竜夫編, 497 + vi. 中央公論社, 東京」95-132.
- 野村健一 (1940). 昆虫相比較の方法 特に相關法の提唱について, 九帝大農学芸雑誌, 9, 235-262.
- OTSUKA, Y. (1936). The faunal character of the Japanese Pleistocene marine Mollusca, as evidence of climate having become colder during the Pleistocene in Japan. *Biogeograph. Soc. Japan*, 6, 165-170.
- PIELOV, E. C. (1961). Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbor relations. *J. Ecol.*, 49, 255-269.
- SIMPSON, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- SØRENSEN, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skar.*, 5, 1-34.
- YULE, G. U. (1912). On the methods of measuring association between two attributes. *J. Roy. Statist. Soc.*, 75, 579-642.