

樹木の空間パターンについての二・三の考察

林業試験場 西川 匡 英

樹木の空間分布について筆者らはその成果を先に発表している¹⁴⁾。しかしその後新しい研究も発表され、内容も豊かになりつつある。分布判定法と密度推定法を結びつけて考えると分布機構がより適確に把握できることを前掲書で示しておいたが、本稿でそれをさらに深めてみる。紙幅の制限のため、式および記号の説明を除いたものが多いので引用文献を参照するとよい。

1. 空間パターンの「強度」と「きめ」(grain)

E.C. Pielou によれば、「連続体内の空間パターンには「強度」と「きめ」の二つの異なる側面があるという。パターンの「強度」というのは密度が場所によって変化する程度を意味する。つまり高い「強度」のパターンでは差異は著しく、密な群がりや疎な領域とが交互に現われ、一方「強度」が低い時には密度の差は比較的少ないことになる。パターンの「きめ」は「強度」によらない。もし密度が相対的に高くなっている群がりあるいは集落の面積が大きく、しかも相互の間隔が広ければパターンの「きめ」が粗いという。反対に小さな面積のなかで異なる密度がすべて現われる場合には、パターンの「きめ」は細かいという。」ここで「強度」は集中度を示すものと理解できる。そしてコドラート法から得られる集中度の尺度として Lloyd の集落指数 $\frac{m^*}{m}$ 、Morisita の「分散指数」 I_{δ} が考えられる。この二つは密度に影響を受けない尺度であるが、密度に影響を受けるものとして分散指数、David と Moor の集合度指数 I 、Lloyd の平均群がり指数 \bar{m}^* がある。

また、ここでいう「きめ」は、いわゆる分布様式の構造を問題にするものでコドラートの大きさをいくつも使用しなければならない。

一方、間隔法としては、Clark と Evans 法¹⁴⁾、Hopkins 法¹⁴⁾、Pielou 法¹⁴⁾、Holgate 法¹⁴⁾などはすべて集中度をはかるものであろう。(もっとも、Clark と Evans 法は「強度」、その他の方法は「きめ」と「強度」の影響を受けるが)しかし、間隔法においても「きめ」を求める方法は、Cattana の wandering quarter 法¹⁴⁾においてみることができる。そこでは分布様式すなわち集団の大きさやその分布状態が追求されている。

2. 間隔法の最近の動向

先に¹⁴⁾分布判定法と密度推定法の研究が分離して発展する傾向にあることを示したが、間隔法においては特に顕著である。前述の Pielou の「きめ」は単純に規則、ランダム、集中の各分布の判別をする分布判定からさらに、とくに集中分布の様相をくわしく分類することをねらいとしたものである。

この分布様式の把握法に密度推定法が体系的に結びつく理想的なものができるが、現在間隔法にはそのようなものは少なく、wandering quarter 法にその原形をみることができる。

「強度」は集中度を表わすものであるが、この集中度を使って分布判定を行うこともできる。一般的には間隔法においては、規則、ランダム、集中の各分布を検定する index はそのまま集中度を表わす場合が多い（例えば前述のHopkins法、Pielou法など）が、コドラート法の場合、普通区別されている。（例えば分散指数と I_0 指数など）

最近の間隔法の分布判定法の研究においては、①分布判定の power を問題にするもの、②既存の分布判定法を現実林分に適用して分布型を把握するものに分けられる。一方、密度推定法に関しては密度（これはあくまでも全体の密度推定で、「きめ」すなわち集団（Clump）の大きさやその分布状態あるいはその密度を求めるものではない。）の信頼限界を求める研究が進められている。

分布判定法の power に関して、Holgate⁵⁾は Skellam, Hopkins, Pielou らの方法は欠点があるとして、normal ratio test, beta ratio test, correlation test の3つの新しい方法を提案したが、J. E. Besage¹⁾らは、これも同様に欠点（例えば、normal ratio test は複合ポアソン分布に対しては検定力がつかいが、regular lattice 状の分布に対しては弱いなど）をもってしているとして T-square normal test と二つの新しい ratio test を発表している。この T square test は規則分布から集中分布にいたるいろいろな分布に対して比較的検定力があるという。

さらに、P. J. Diggle³⁾は matern が行なったように半径 r_0 の円をランダムに配置し、その半径内に林木をランダムにおくとし、そして、例えばこの半径を 0.5 から 2.0 までに変えてみると半径 0.5 では明らかに aggregate であるが半径 2.0 になると一見するとランダム分布に似たランダム heterogeneous な分布をしていることを認めた。T square normal test は aggregated な分布に対しては判別はするどいが、このランダム分布とランダム heterogeneous な分布の判別には power に欠ける。従って彼はこれを補足するため nonrandomness index を用いて規則、ランダム、集中の各分布の判別をし、続いて heterogeneity test を行ない、規則、ランダム Homogeneous, ランダム heterogeneous, aggregated の4通りの分布を判別する二段階法を採用した。彼によれば J. H. pollard¹⁹⁾の point to plant 法の分析ではこの分布判定の手法については言及していないという。

いずれにしても、これらの方法は分布判定法の power を問題にしているといつてよい。

既存の分布判定法を現実林分へ適用する試みとして、R. F. Daniels⁴⁾は Pielou の nonrandomness index を用いてアメリカ合衆国内の 5～12 年生のロブローパーの 40 個の林分の空間分布をしらべ、林齢や林分密度などに関係なく集中分布をしていることを明らかにしている。

また、B. Payandeh¹⁷⁾は、北部オンタリオの主要な森林型の樹木分布を Pielou の nonrandomness index を用いて検討を加え、天然生の針葉樹および混交林は高度の集中分布、広葉樹および

び広葉樹の多い混交林はランダム分布に近いことを認めている。またこれは林分の発展段階によっても異なるという。

一方、密度推定においては推定値の信頼限界を求める研究がある。C.L. Batcheler は点植物間隔併用法で密度を求めた場合の信頼限界を求める次のような式を求めた。

$$PLF = t \bar{A} D / \sqrt{N}$$

こゝでAは index of non randomness

Dは推定密度

Nはサンプル数

Aを求めるためBatchelerはランダムに選んだ点からの至近木に一番近い木までの距離(r_m)を用いて nonrandomness index A_1, A_2 (A_1, A_2 の式はいずれも省略)を求め、その調和平均および算術平均によりAを求めることを提案している。

3. コドラート法の最近の動向

コドラート法では分布判定法および集中度を求める方法の研究と同時に「きめ」を求める研究がとくに盛んである。

まず、分布判定法あるいは集中度の把握方法について述べると、分散指数はわくの大きさや平均値に影響を受け、異った平均値をもつ集団同志の比較はできない。これを克服するため、森下は I_δ 指数を考案した。また久野は同じく平均値に影響されない指数として C_A 示数を提案した。

$$C_A = \frac{\sigma^2 - m}{m^2}$$

C_A はランダム分布のとき0、規則分布のとき < 0 、集中分布では > 0 である。

Lloydは、 \bar{m}^* と m の標本値を \bar{x}^* と x で表わすと先に述べた I_δ との関係は $I_\delta \doteq \frac{\bar{x}^*}{x}$ であることを示した。久野によれば、 C_A との関係では $\frac{\bar{m}^*}{m} = 1 + C_A$ であるという。分布様式を表わす指数¹⁵⁾には相互の関係がある場合が多く、このような観点からの研究も行われている。(G.P. Patilら)

従来のコドラート法の欠点を指摘し、改良を加えたり、あるいは統計的検定を行う試みも行われるようになった。例えば、L. P. Lefkovitchは I_δ や $\frac{\bar{m}^*}{m}$ などの指数は x (コドラート内個体数) n (総コドラート数)の影響を受け、しかも指数の値も $-\infty$ から $+\infty$ までになるため異なる指数の比較が不可能となっているとして、新しい空間分布の指数 $\Delta = \frac{4}{\pi} \tan^{-1} \left(\frac{S^2}{n^2} \right) - 1$ を考察した。これは完全な規則分布で -1 、集中分布で $+1$ 、ランダム分布で 0 となる。

Smith-Gill²⁰⁾は、Morisitaの I_δ 指数は、その信頼限界がコドラートの数や、個体の密度に応じて変化するとして、95%信頼限界からの距離を基準化した新しい指数 I_p をつくったが、これは最大 $+1$ 、最小 -1 で、95%信頼限界はつねに $I_p = \pm 0.5$ におかれている。コドラートサイズごとに I_p をプロットすると、空間パターンの様相がより正確に把握できる。

次に「きめ」を求める研究の動向について述べよう。

contiguous quadrat method としては Greig Smith が始めて明らかにしたが、種々の欠点をもっている。¹⁸⁾これは生態学の分野でよく使われる方法で対象地に完全に被う正方形の格子状プロットを設定し、隣接するプロットを2倍になるようにつぎつぎに結合して区画の大きさに応じて「きめ」の分析を行うものである。R. Mead¹³⁾はこれに統計的措置を加えたが power についての情報は何も得られていない。

わく組あるいはプロットの大きさを変えた場合（プロット内の平均値も変わるが）の集中度を調べることによって、「きめ」に関する何らかの情報が得られることはすでに述べた。例えばコドラート法では $\frac{\bar{m}^*}{m}$ とプロットサイズ、あるいは I_{δ} とプロットサイズの関係を求めることにより「きめ」に関する情報が得られる。 \bar{m}^*-m 法にしても、 \bar{m}^* が m （プロットの大きさにも比例する）に応じてどのように変化するか（例えば直線関係になるなど）を調べて「きめ」に関する情報を得ているにすぎない。

「きめ」に関する把握についても注意すべき点はある。 \bar{m}^* と m の直線関係 $\bar{m}^* = \alpha + \beta m$ において α と β は標本より求めるため variance が生じ、 β の偏りによって生じる α のわずかなちがいは、これが0であるか、-1あるいは+1であるかによって分布形を判定する場合重要な影響を与える。⁸⁾

コドラート法を現実林分に適用してその林分構造の解析を行う研究も行われるようになった。⁷⁾

一方、密度推定法に関しては、D. Macleod¹²⁾は人工的に発生させた更新樹のマップ 10 ha および 40 ha の面積を対象に $2m \times 2m$ プロットをプロット間隔やプロットの形を変えてシステムティックに配置し、ストックングパーセントの一定の精度を得るためのサンプリングプロットの数との関係をシミュレーションで求めている。

以上のように分布様式の解析手法の開発やその統計的検定などの研究とともに、分布パターンの形成過程やその時間変化に関する研究も進められている。⁶⁾例えば巖佐らは生物個体群の分布様式形成の数学的モデルに枝分拡散過程と集合度指数 C_A を用いて理論的な検計を行っている。

林業部門では、小林ら⁹⁾は規則、ランダム、集中の3種類の林分構造のモデル（ 50×50 m プロット内に100本の樹木を植栽する）を用いて樹木をランダムに枯死減少させ、その時間的経過を5段階に分け、各時期の分布構造をシミュレーションにより調べている。分布判定法としては間隔法のほかに平均群がり指数、集落指数、 I_{δ} 指数を用いている。ランダム分布以外、林分のもつ規則性や集中性はかなりの年月がともなわないとぬぐいきれないという。

総じてコドラート法では、分布判定と同時にさらに「きめ」を求める方法が求められているが、この「きめ」に応じた各分布様式ごとの密度推定は bias も多く、確立された方法とは言いがたいようだ。

4. コドラート法と間隔法の関連性について

こゝで間隔法とコドラート法の関係について述べる必要がある。Batcheler はN個のサンプルポイントから至近木までの距離がR以下のポイントが n 個とすると、密度 d は

$$d = -\log_e \left((N-n)/N \right) / \pi R^2$$

の関係がなりたつ(Morisita)ことを利用して点植物間隔法を開発した。すなわち、 $n/N = f$ を0.5にすると、集中分布に対してよい推定値を与えることを示した。

一方、F. Cox¹¹⁾はランダムな点から至近木までの距離を円の半径として円をえがくと個体を含まない可変円形プロットを得る。これをもとにプロットサイズごとの平均個体数とゼロプロット(個体を含まないプロット)との関係から、Coxの集中度係数(I_c)を求めている。

上記の論文はいずれもコドラート法と間隔法の関係に及んでおり、これをさらに発展させるとコドラート法で行っているような「きめ」すなわち分布様式についての何かの情報が得られることは想像にかたくない。

間隔法とコドラート法の精度の比較も進められている。J. F. Paloheimo¹⁶⁾らは集落指数、分散指数、平均混み合い度、至近距離法、point to plant法がランダムから集中分布へのモデル化(Cluster in process, doubly stochastic process)を通じてその集中度係数がどのように変化するかを調べている。

引用文献

1. Besag J. E. and J. T. Gleaves: on the detection of spatial pattern in plant communities, Bull. Inst. Statist. Inst 45 (1), 153 - 158, 1973.
2. Batcheler C. L.: Probable limit of error of the point distance-neighbour distance estimate of density, proceedings of the New Zealand Ecological Society, 22, 28 - 33, 1975.
3. Diggle P. J.: The detection of random heterogeneity in plant populations, Biometrics, June 390 - 393, 1977.
4. Daniels R. F.: Spatial patterns and distance distributions in young seeded Loblolly pine stands, For. Sci. Vol 24, No. 2, 260 - 266, 1978.
5. Holgate. E.: Some new tests of randomness. J. Ecol. 53, 261 ~ 266, 1965.
6. 巖佐 庸, 寺本 英: 分布様式形成のモデルと集合度指数, 日生態合誌 27, 117 ~ 124, 1977.

7. 紙谷智彦：丸山幸平： 苗場山におけるオオシラビソ天然林の構造について（1），新大農学部演習林報告，第11号， 37～49， 1978.
8. 伊藤嘉昭，村井 実： 動物生態学研究法（上巻），63，古今書院，1978.
9. 小林美江，高田和彦： シミュレーションによる林分空間分布の検討，日林会関東支講集 30，31，1978.
10. Lefkovitch L. P.： An index of spatial distribution, Res. Popul. Ecol. VIII, 89 - 92, 1966.
11. Loetsch-Zohrer - Haller : Forest inventory, vol I, 375 ~ 379, BLV 1973.
12. Macleod D. : Accuracy of regeneration stocking estimates: Tests with simulated data, The Forestry Chronicle, April 77 - 81, 1977.
13. Mead R. : A test for spatial pattern at several scales using data from a grid of contiguous quadrats, Biometrics 30, 295-307 1974.
14. 西川匡英・西沢正久： 天然林の更新樹調査法に関する研究，林試研報 289, 1 - 41, 1977.
15. Patil G. P. and W. M. Stiteler: Concepts of aggregation and their quantification : A critical review with some new results and applications, Res. Popul. Ecol, 15, 238 - 254, 1974.
16. Paloheims. J. E. and A. M. Yukov: On measures of aggregation and indices of contagion, mathematical biosciences 30, 69 - 97, 1976.
17. Payandeh B. : Spatial pattern of trees in the major forest types of Northern Ontario, Canadian Journal of Forest Research Vol. 4, 8 - 14, 1974.
18. E. C. ピール，南雲仁一 監訳： 数理生態学，1～315，産業図書，1974.
19. Pollard J. H. : On distance estimators of density in randomly distribution forests, Biometrics 27, 991 - 1002, 1971.
20. Smjth Gill, S. : Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog, *Rana pipiens*, I. Cell - specific patterning J. Marph. 1975.