

港湾空港技術研究所 資料

TECHNICAL NOTE
OF
THE PORT AND AIRPORT RESEARCH INSTITUTE

No.1361 November 2019

港湾における小型無脊椎動物の種の多様性指数
—2つのサンプリングエフォートの考え方の比較—

細川 真也
百田 恭輔

国立研究開発法人 海上・港湾・航空技術研究所

National Institute of Maritime,
Port and Aviation Technology, Japan

目 次

| | |
|-------------------------------------|----|
| 要 旨 | 3 |
| 1. まえがき | 4 |
| 1.1 港湾における小型無脊椎動物の多様性 | 4 |
| 1.2 種の多様性の評価で重要となる視点 | 4 |
| 1.3 種の多様性指数による評価 | 4 |
| 1.4 港湾の実務で直面する課題 | 7 |
| 1.5 本論文の目的と構成 | 7 |
| 2. 個体ベースのサンプリングエフォートの理論 | 8 |
| 2.1 はじめに | 8 |
| 2.2 個体ベースのサンプリングエフォートの理論 | 8 |
| 2.3 多様性指数の観測と推定 | 10 |
| 2.4 まとめ | 16 |
| 3. サンプルベースのサンプリングエフォートの理論と個体ベースとの比較 | 16 |
| 3.1 はじめに | 16 |
| 3.2 サンプルベースのサンプリングエフォートの理論 | 16 |
| 3.3 2つのサンプリングエフォートの考え方の比較 | 18 |
| 3.4 それぞれの考え方の利点と欠点 | 19 |
| 3.5 まとめ | 19 |
| 4. 港湾の小型無脊椎動物群集の多様性指数 | 21 |
| 4.1 はじめに | 21 |
| 4.2 方法 | 21 |
| 4.3 結果と考察 | 24 |
| 4.4 まとめ | 26 |
| 5. 港湾の小型無脊椎動物の多様性評価に係る指針 | 26 |
| 5.1 サンプリングエフォートの選択 | 26 |
| 5.2 調査計画の立て方 | 26 |
| 6. あとがき | 27 |
| 6.1 本研究のまとめ | 27 |
| 6.2 今後の課題 | 27 |
| 謝辞 | 27 |
| 参考文献 | 27 |
| 付録 A 種数の希薄化と種個体数分布の推定 | 29 |
| 付録 B データの記録方法に関する注意点 | 30 |

Diversity indices in marine invertebrates: Comparison of two types of sampling efforts

Shinya HOSOKAWA*, Kyosuke MOMOTA**

Synopsis

The indices that are used to assess species diversity are sensitive to sampling effort, meaning that engineers have to standardize the variability of diversity indices by determining their response to sampling effort. However, it is often difficult for engineers to decide whether individual-based or sample-based sampling effort is most suitable for their tasks. In addition, the sample size needed for reliably calculating the diversity indices based on individuals in a community of marine invertebrates remains unclear because we do not understand the extent to which sampling effort contributes to the accuracy of diversity indices.

In this study, we first showed that the meaning of the two types of sampling effort differs when the temporal and spatial distributions of species in a community are heterogeneous. We compared the diversity indices defined by using the two types of sampling effort by analyzing model communities, and our analysis indicates that there are both merits and demerits in the definitions and analytical techniques of each sampling effort. However, using indices defined by both types of sampling effort is effective for clarifying the spatial heterogeneity of species diversity, which is an important concept when attempting to identify communities that require conservation management. Second, our analysis of model communities reveals the importance of sampling dominant species completely; by analyzing the data of a real community, we determined a rule-of-thumb for setting sample size for the reliable assessment of marine invertebrate populations. Our findings should help engineers assessing species diversity in port and coastal areas to choose the most suitable sampling effort, thus increasing the reliability of observations of marine invertebrate populations.

Key words: Diversity index, Sampling effort, Spatial heterogeneity, Dominant species, Rare species

* Senior Researcher, Marine Environmental Information Group
** Postdoctoral Researcher, Marine Environmental Information Group
3-1-1, Nagase, Yokosuka, Kanagawa 239-0826, Japan Port and Airport Research Institute
Phone : +81-46-844-5107, Fax : +81-46-844-1274 E-mail: hosokawa@p.mpat.go.jp

港湾における小型無脊椎動物の種の多様性指数 —2つのサンプリングエフォートの考え方の比較—

細川 真也*, 百田 恭輔**

要 旨

種の多様性の評価で用いられる種の多様性指数の算出においては、観測に要した努力量（サンプリングエフォート）の影響の考慮が重要となる。しかし、サンプリングエフォートにはサンプリングした生物の個体数に基づく個体ベースとサンプリングに用いたサンプルの数に基づくサンプルベースの2つの考え方があり、港湾の種の多様性評価に携わる技術者にとって、どちらの考え方を実務で採用すべきか分かり難い。また、港湾で着目すべき小型無脊椎動物群集の種の多様性指数のサンプリングエフォートに対する応答の知見が少なく、信頼性のある観測のための情報が不足している。

本研究では、まず、2つのサンプリングエフォートの考え方の比較と仮想群集を題材として、サンプルを配置する時空間において群集が異質に分布している場合に2つの考え方から求まる多様性指数の性質は異なること、それぞれのサンプリングエフォートには考え方と解析技術上の利点と欠点があることを示した。また、実際の港湾の小型無脊椎動物の群集データの解析から、種の多様性の空間異質性に着目した場合、2つの考え方に基づく多様性指数を併用することでその異質性を詳細に把握できることを示した。このことは、保全する場の検討の際に重要となる。次に、仮想群集の解析を通じて、優占種をサンプリングし尽くすことが精度の良い多様性指数の推定するために重要であることを明らかにし、実際の港湾の小型無脊椎動物の群集の解析結果から、目安となる信頼性のある観測のためのサンプルサイズを示した。

港湾の種の多様性の評価に携わる技術者は、本研究の成果を参照することで、適切に解析手法を選択し、信頼性のある観測計画を立案することが可能になるものと期待される。

キーワード：種の多様性指数，サンプリングエフォート，空間分布の不均質性，優占種，希少種

* 海洋情報・津波研究領域海洋環境情報研究グループ 主任研究官

** 海洋情報・津波研究領域海洋環境情報研究グループ 専任研究員

〒 239-0826 神奈川県横須賀市長瀬 3-1-1 港湾空港技術研究所

電話：046-844-5107, Fax：046-844-1274 E-mail: hosokawa@p.mpat.go.jp

1. まえがき

1.1 港湾における小型無脊椎動物の多様性

生物多様性は、生態系、種、遺伝子の3つの多様性を通じて生態系機能の安定に寄与することが知られており^{1),2)}、これらが維持されることで生態系機能の安定が保たれる。このことから、生態系機能から多くの便益を享受している我々にとって、生物多様性の保全はその持続的な享受のための重要な課題として認識されている²⁾。

3つの多様性のうち種の多様性は、様々な機能を有した生物の集まり（生物群集）の中での生態系機能の多様化や複雑な食物網による冗長性などを通じて生態系機能の安定に寄与する^{3),4)}。港湾のような沿岸域の種の多様性もその生態系機能の安定に重要な役割を担っており、例えば、海藻や海草は草食性の小型無脊椎動物に棲み処を提供し、草食性の小型無脊椎動物は海藻や海草の葉上の付着藻類を食べることでそれらの光合成を助ける^{5),6)}。異なる季節性を有する草食性の小型無脊椎動物が複数存在することで、葉上の付着藻類の抑制の持続性が期待される⁶⁾。また、草食性の小型無脊椎動物の種が多様であれば、上位の捕食者からの捕食圧に対する緩衝効果も発揮され、その群集による海藻や海草の光合成を助ける機能の安定化にもつながる⁷⁾。このような種の多様性の効果は、水域の方が陸域よりも優れているとの報告もある³⁾。

生態系の多様性は、異なる生態系の組み合わせを通じて、種の多様性の効果を拡張させるものである。港湾のような沿岸域では、上述のような植生を中心とした生態系だけでなく、底生や港湾構造物等の他の生態系が組み合わさって相互作用することで、空間全体の生態系機能の安定が期待される。

1.2 種の多様性の評価で重要となる視点

港湾の管理者の立場からすると、種の多様性の評価とは、事業の実施による環境影響の把握、失われた生態系の復元・創出、保全すべき生態系の検討の際に深く関わる。その評価は、以下のとおり、時間的もしくは空間的な視点に基づいて、港湾内もしくは周辺の生態系を対象として実施することになる。

事業の実施による影響の把握や失われた生態系の復元・創出の効果の把握のためには、その生態系の中での種の多様性の時間変動の評価が重要となる。特に、小型無脊椎動物は、上述のとおり、生態系の機能の特徴づけるものであり、その種の多様性の時間変動を把握することで生態系機能の診断につながる。

保全すべき生態系の検討においては、種の多様性の維持もしくは向上の鍵となる生態系を見いだすことが重要となる。群集構造が異なる生態系が分布する空間においては、他の

生態系にはいない固有の種を多く含み、全体の多様性を効率的に向上させる生態系が保全の対象となり得る^{8),9)}。生態系の違いだけでなく、底質のような1つの生態系の中での局所的な環境の異質性によっても種の固有性は見られ、その保全が重要となる¹⁰⁾。また、種の多様性は、異質な環境の単純な足し合わせだけでなく、複数の生態系の空間的な配置に基づく相乗的な効果によっても維持・向上する可能性もある¹¹⁾。このような種の多様性の空間変動を観測し評価することで、港湾環境の保全の方向性が明確になる。

1.3 種の多様性指数による評価

(1) 種の多様性指数

種の多様性指数は、種の多様性を数値的に評価する際に有効となる。種の多様性の概念には種の豊富さと均等度（個体数や重量等の等しさ）があり、種の多様性指数は、これらに基づいて求められる。

種数（種の豊富さ）は種の数を計数した最も単純な多様性指数である。種の豊富さと均等度を考慮した多様性指数の代表的なものとして、シャノン指数（ H ）とシンプソン指数（ λ ：ただし、 $1-\lambda$ が多様度指数として使われる）が挙げられる。シャノン指数は、各種の平均情報量の総和として定義され、以下で示すことができる：

$$H = - \sum_{j=1}^S p_j \ln p_j \quad (1)$$

ここに、 p_j は種 j の出現確率、 S は群集を構成する種（種のプール）の数である。ここでは、後述する他の指数との関係をシンプルに示すことができる自然対数で示しているが、対数の底については2や10が用いられることもある。シンプソン指数は、生物群集の中で偶然出会う2つの個体が同一種である確率の総和として以下のように定義される：

$$\lambda = \sum_{j=1}^S p_j^2 \quad (2)$$

他にもいくつかの指数が提案されているもの^{12),13)}、種数とこれらの指数が種の多様性の評価において広く応用されている。

種数、シャノン指数、シンプソン指数は、一見、それぞれの間に関係性がなさそうに見えるが、Hill (1973)¹⁴⁾によって下式のとおり密接な関係があることが示された：

$${}^qD = \left(\sum_{j=1}^S p_j^q \right)^{1/(1-q)} \quad (3)$$

ここに、 q は指数を識別する整数のパラメータであり、右辺から読み取ることができるように、出現確率（ p_j ）への重み付けの度合いとして考えることができる。すなわち、 q が大きくなるに従って、 qD は出現確率が高い優占種（出現しやすい種）に重みを置いた指標となる。 q は、整数であればどのような

値を取ってもよいが、0 の場合は種数と一致し (${}^0D = S$)、1 と 2 の場合、それぞれ、シャノン指数とシンプソン指数の関数 (${}^1D = \exp(H)$ および ${}^2D = 1/\lambda$) となる。 1D と 2D は優占種が占める程度を反映した指標と考えることができることから、有効種数とも呼ばれている¹⁴⁾。すべて同じ出現確率で構成される群集（完全に均等な群集）では、 ${}^0D = {}^1D = {}^2D = S$ となる。

港湾の分野の小型無脊椎動物のサンプリングにおいては、通常、コドラートと呼ばれる方形枠や垂下式の採泥器が用いられ（図—1.1）、採取された小型無脊椎動物に関して、面積当りの種数、個体数、生物重量が測定される。種の多様性指数は、これらの測定値に基づいて算出され、評価の目的とする時空間スケール間で比較される。なお、種の多様性の時間変動を評価する上では、種の多様性指数の時間変化の把握のみでは十分とは言えないもの¹⁵⁾、時間変化を要約するためには重要であることにはかわりない。

(2) 種の多様性指数とサンプリングエフォート

種の多様性指数が環境変動のみに応答するのであれば、群集間での種の多様性指数の比較から、種の多様性の変動を評価することが可能となる。しかし、種の多様性指数は、サンプリングの努力量（サンプリングエフォート）に対しても敏感に応答する。サンプリングエフォートには、1つの個体を

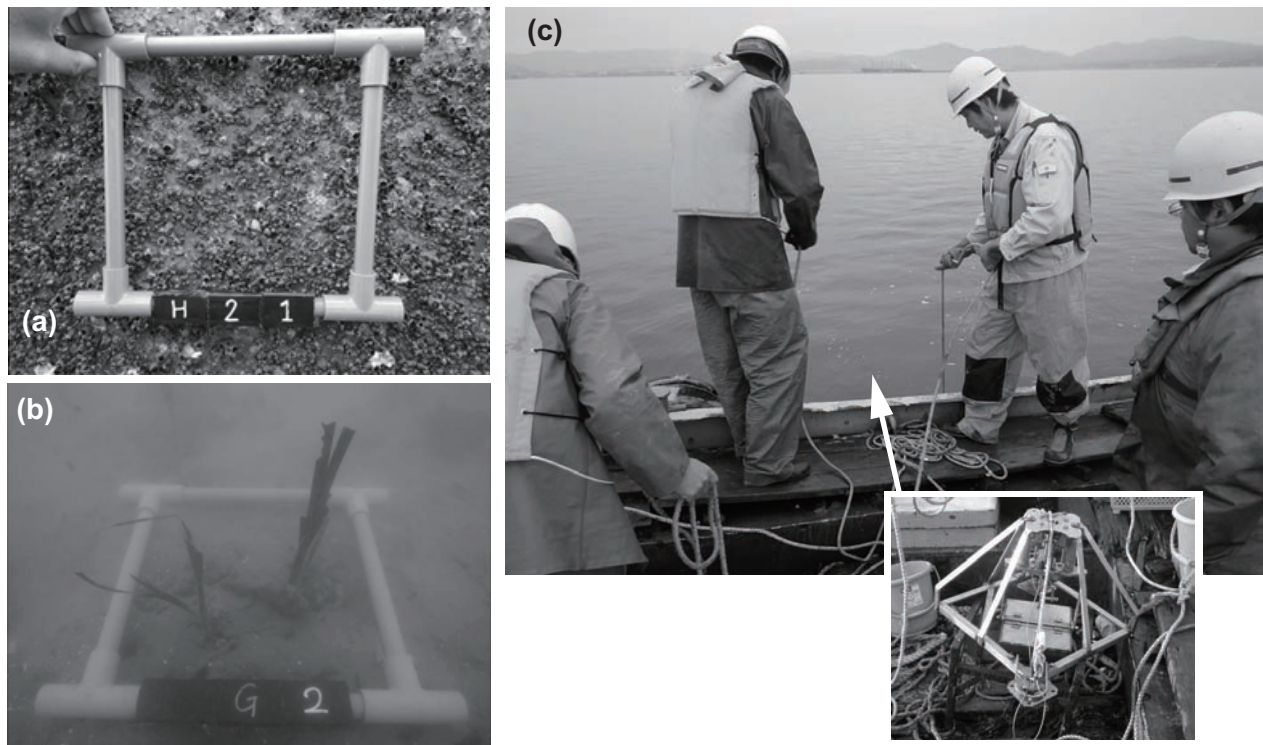
エフォートの単位として考える個体ベース（Individual-based）とコドラート等のサンプルを単位として考えるサンプルベース（Sample-based）の2つの考え方があり（図—1.2）^{16),17)}、種の多様性指数はいずれのサンプリングエフォートに対しても敏感に応答する性質を有する。

これらの影響を考慮せずに種の多様性指数を比較した場合、誤った評価に陥ってしまうことから、サンプリングエフォートの影響を考慮した標準化が必要となる。

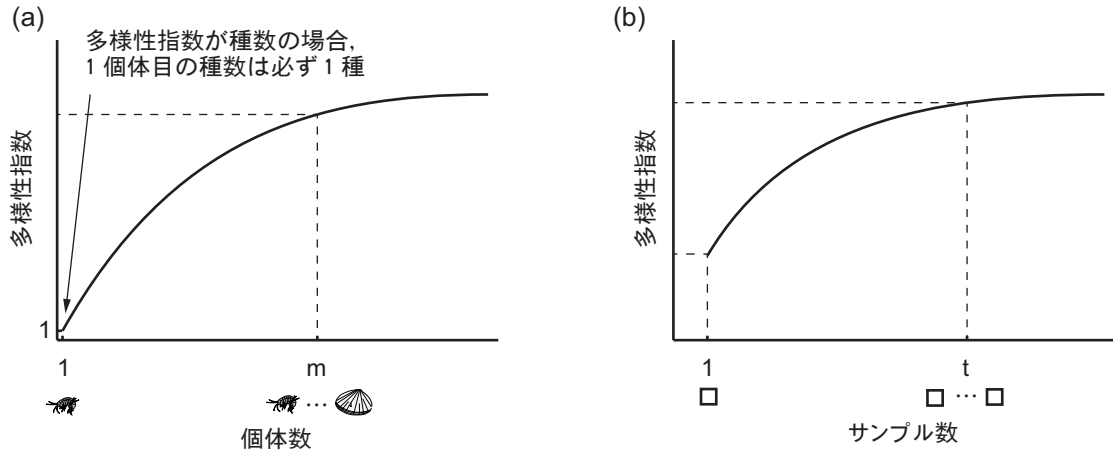
(3) 種の多様性指数を用いた評価における古典的な課題

種の多様性指数がサンプリングエフォートに対して応答することから、種の多様性指数の比較を通じた評価にはいくつかの注意点がある¹⁸⁾。例えば、2つの群集の多様性指数を比較する場合、実際にはある群集の種の多様性の方が高くても、観測結果ではもう一方の群集の方が高くなることもある（図—1.3）。これは、観測されにくい種（希少種）が低いサンプリングエフォートでは観測されにくいことに起因するものであり、特に、優占種と希少種を区別しない種数を比較する際に注意しなければならない点である。

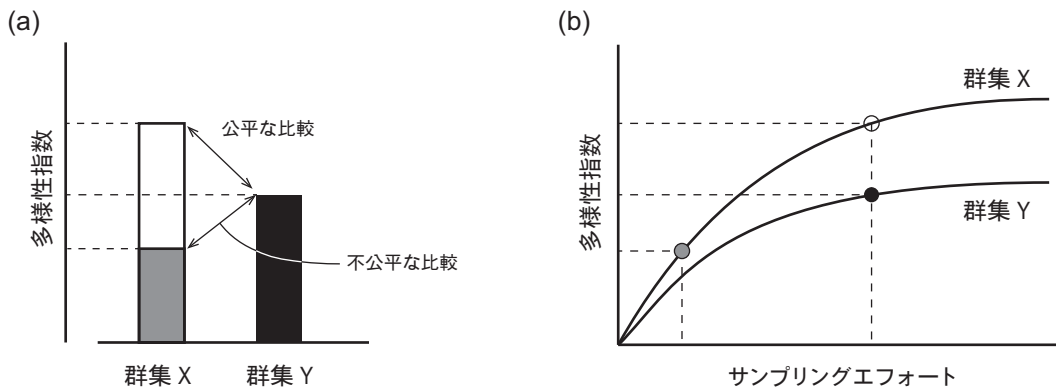
港湾分野で行われるコドラート等による小型無脊椎動物のサンプリングでは、個体を識別すれば、サンプルベースと個体ベースのどちらの考え方でサンプリングエフォートを定義することができる。個体ベースの考え方に基づいた場合、そ



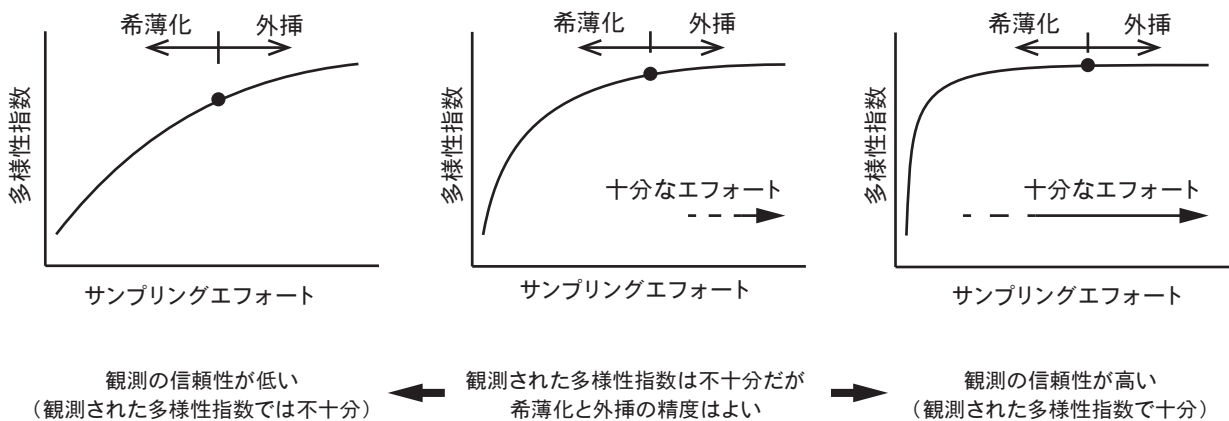
図—1.1 港湾で用いられるサンプリング手法の例。直接人の手で採取可能な (a) 港湾構造物表面の付着生物や (b) アマモ場の底生生物においてはコドラート（方形枠）を用いて枠内に存在する生物が採取され、(c) 水深が深い場所等の生物採取では採泥器が用いられる。



図—1.2 個体ベースとサンプルベースのサンプリングエフォート。(a) 個体ベースのサンプリングエフォートでは横軸に個体数，縦軸に多様性指数を取る。(b) サンプルベースのサンプリングエフォートでは横軸にサンプル数を取る。



図—1.3 多様性指数の比較における注意点の例 (細川 (2016) 付録 C から再掲)。(a) サンプリングエフォートを考慮しない場合の多様性指数の比較と (b) サンプリングエフォートを考慮した場合の比較を示している。塗りつぶしは観測結果を意味している。



図—1.4 サンプリングエフォートに対する多様性指数の応答の重要性。黒丸は観測に要したサンプリングエフォートと観測された多様性指数を示している。多様性指数の推定精度が多様性指数曲線の形状と観測に要したサンプリングエフォートとの関係に依存している様子を示している。

の中に含まれる個体数を調整することができないことから、2つのサンプル間でサンプリングエフォートが異なる可能性が高い。すなわち、コドラート等による観測結果から多様性指数を比較する場合は、上述の問題に直面しやすい。

サンプルベースの考え方に基づけば、面積等が同等になるようサンプリングすることで、比較するそれぞれの群集間でサンプリングエフォートを揃えることができる。しかし、サンプリングエフォートが同等であったとしても、群集の構造によっては誤った判断をしてしまうこともあり（細川（2016）¹⁹の付録Cを参照）、公平な比較ができない場合もある。

上述のいずれの問題も、多様性指数の観測結果のみを用いて評価する場合に直面するものである。サンプリングエフォートに対する多様性指数の応答の過程（図—1.3b）を把握できれば、多様性指数の観測結果の確からしさを判断でき、さらに、場合によっては応答過程に基づいて群集間の種の多様性を比較することもできる。

（4）古典的な課題の解決方法

サンプリングエフォートに対する多様性指数の応答の過程を把握する手法として、観測されたサンプリングエフォートよりも低い範囲における種の多様性指数の応答を推定する内挿（希薄化と呼ばれている）と高い範囲における応答を推定する外挿がある（図—1.4）。特に、種の出現確率に基づいた希薄化と外挿の考え方は、古くから研究されており、これらの課題の多くを解決することに貢献している^{16,17}。一方、サンプリングエフォートが同等であったとしても多様性指数の比較を誤ってしまう問題は、種の多様性指数の希薄化と外挿だけでは解決できず、多様性指数を標準化するための指標の必要性を示している。この問題については、被サンプル率（Sample coverage；全種数の中で既にサンプリングされた種数の割合）を使うことが提示されている²⁰。

1.4 港湾の実務で直面する課題

種の多様性指数の希薄化および外挿と被サンプル率は、種の多様性指数の公平な比較に大きく貢献してきたが、実務の中では、これらの解決方法を活かしつつ、評価の目的や対象の群集の特異性に基づいたより発展的な課題に直面することになる。

港湾における実務上の課題として、まず、個体ベースとサンプルベースの2つのサンプリングエフォートの考え方の選択に関する指針の必要性が挙げられる。上述のとおり、港湾分野で行われるコドラート等によるサンプリングで得られる群集データに対してどちらの考え方も適用できるが、どちらの考え方に基づいた多様性指数が港湾における種の多様性の評価に適しているのか明確ではない。著者らは、これまで、港湾周辺の空間内における種の多様性の相補性が重要であると考へ、サンプルベースの考え方に基づいた種の多様性の評

価技術の開発に取り組んできたもの^{19,21}、港湾分野の評価目的はこの限りではない。また、観測技術やデータの解析技術の問題が、考え方の選択に制約を与える可能性も想定される。以上のことを踏まえ、港湾分野の種の多様性の評価対象を多角的に意識した上で、サンプリングエフォートの考え方の選択に関する指針が必要となる。

次に、港湾の小型無脊椎動物の個体ベースに基づいて種の多様性を評価する場合、観測に用いるサンプルサイズに関する知見が必要となる。すなわち、観測結果から希薄化や外挿によりサンプリングエフォートに対する種の多様性指数の応答を推定できることはすでに説明したが、港湾の小型無脊椎動物群集における種の多様性指数を精度よく観測、もしくは推定するためのサンプルサイズの把握が必要となる。

1.5 本論文の目的と構成

本論文では、港湾の実務における種の多様性評価に関して、科学的根拠に基づき、かつ、港湾の小型無脊椎動物群集の特性を考慮した信頼性のある多様性指数の観測もしくは推定を実現することを目的としている。本論文では、以下のとおり、理論および経験的なアプローチに基づき、サンプリングエフォートの考え方の選択に関する指針と多様性指数のための信頼性のある観測を実現するための知見を整理した。

第2章では、サンプリングエフォートの考え方を把握するため、個体ベースの理論に基づく種の多様性指数の特性をまとめた。この章の最後では、個体ベースの多様性指数の信頼性のある観測のためのサンプリングのための要点を整理した。第3章では、サンプルベースの理論に基づく種の多様性指数を整理し、2つのサンプリングエフォートの考え方の違いを比較した。この比較から、それぞれの考え方と解析技術上の利点と欠点を抽出して、港湾分野において想定される種の多様性評価の対象とそのためのサンプリングエフォートの考え方の選択に関する方針をまとめた。この整理の中では、特に、多様性指数のサンプル間（時空間スケール）での異質性に着目した。

第4章では、港湾における小型無脊椎動物の現実の群集データを対象とした解析を行い、個体ベースの考え方に基づく多様性指数の観測に関する精度を把握した。この結果から、港湾における小型無脊椎動物の種の多様指数を高い精度で観測もしくは推定するための“ある程度”のサンプリングエフォートが得られるコドラートのサイズを示した。次に、空間スケールの異質性に着目して2つのサンプリングエフォートの考え方が導き出す結論の違いを整理した。

最後に第5章では、港湾における小型無脊椎動物の種の多様性の評価の観点から、2つのサンプリングエフォートの選択、調査計画の方法、過去のデータの解析手法に関する指針を示した。

2. 個体ベースのサンプリングエフォートの理論

2.1 はじめに

(1) 個体ベースの考え方の基本

群集に含まれるすべての生物は種のプール (Species pool) と呼ばれ、群集における種や個体の観測は、一つの袋に入る種のプールからの無作為なサンプリングとしてモデル化することができる(図—2.1a)。コドラート等を用いたサンプルであっても、その中で個体が十分にランダム性を有した状態で分布していれば、1 個体毎にサンプリングしてもサンプル毎にサンプリングしても同じことである。個体ベースとサンプルベースのサンプリングエフォートの考え方の違いは、サンプリングした後のデータ解析の考え方に違いがある。

個体ベースのサンプリングエフォートでは、観測された種の個体数を横軸とし、その個体数が観測された種数を縦軸とした種個体数分布が描かれる(図—2.1b)。すなわち、観測されにくい希少種の種数は横軸の左側に示され、複数個体観測される優占種の種数は右側に示される。この分布は、確率論に基づいた理論を展開する上で重要となる。

サンプリングされた個体数に対する累積の種数を示した種数個体数曲線(図—2.1c)は、種個体数分布を描き替えたものとして解釈できる。また、種数以外の多様性指数についても、種数個体数曲線を応用してサンプリングエフォートに対する応答を描くことができる。

(2) 2つの仮想的な群集を用いた多様性指数の考察

種個体数分布のパターンを明らかにする事は生態学の分野での研究課題の一つにもなっており²²⁾、海洋の生物群集では対数級数則²³⁾やべき分布になると言われている²⁴⁾。本研究では、このパターンの解明は主題にしているもの、注目している港湾の群集の分布がこれらに従うものと考え、主に希少な種によって構成される2つの仮想的な群集を例題として、個体ベースのサンプリングエフォートの理論について考

察する。

仮想群集の1つ目は、1 個体の種が1 種存在し、その種に対して相対個体数が最大 11 までの希少種で構成される群集である(図—2.2a；以下、群集 A と呼ぶ)。総種数は 1,024 種であり、種個体数分布は正規分布に近い形をしている。もう1つの群集は、希少種と優占種によって構成され、総種数が 747 種の群集である(図—2.2b；以下、群集 B と呼ぶ)。総種数のうちの 108 種が優占種であり、優占種によって相対個体数のおよそ 8 割を占める。それぞれの群集を構成する相対個体数の総数は 6,144 で統一している。ただし、個体数の絶対数には限りはないものとし、この群集からサンプリングする場合は復元抽出を想定できるものとする。

本章では、この2つの仮想群集を例題とし、任意のサンプリングエフォートで観測した場合の多様性指数の希薄化と外挿による曲線の推定値を求める。さらに、その結果と理論から、希薄化と外挿の推定精度に与える要因とその信頼性の向上のメカニズムを分析する。

2.2 個体ベースのサンプリングエフォートの理論

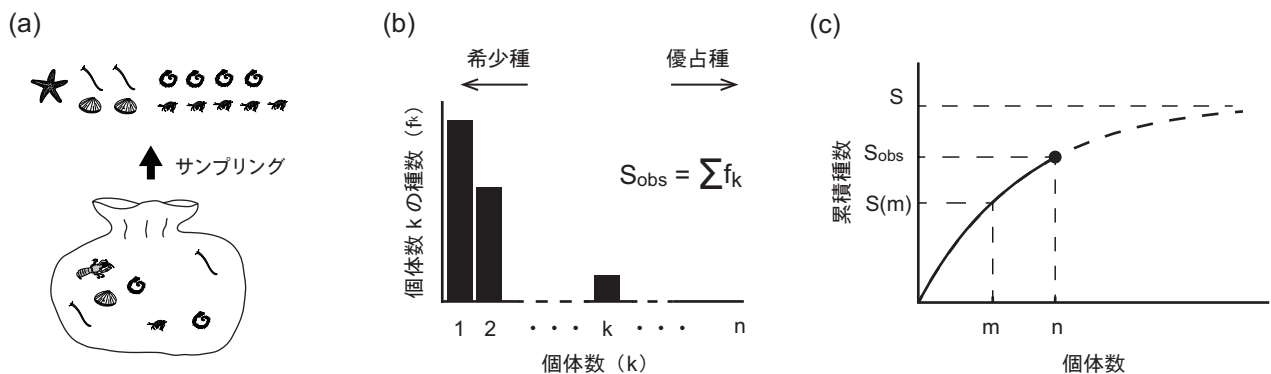
(1) 種個体数分布の理論

群集を構成する各種の全個体数の中での出現確率を定義できれば、群集の中から m 個体抽出し、その中である種が k 個体存在する確率は二項分布に従うものとして考えることができる。この場合、すべての種について、 k 個体観測される確率を足し合わせることで種数の期待値を求めることができる^{25),26)}：

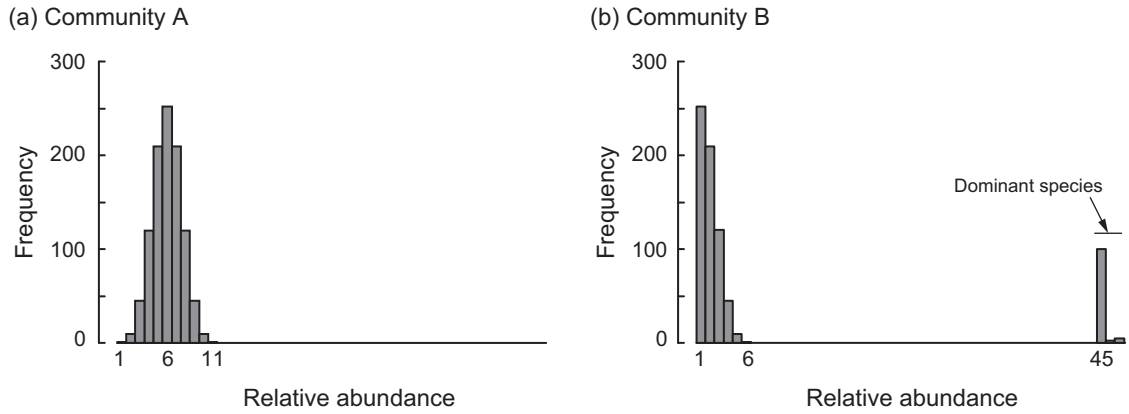
$$E[f_k(m)] = \sum_{j=1}^S \binom{m}{k} p_j^k (1 - p_j)^{m-k} \quad (4)$$

ここに、 p_j は前出の種 j の出現確率、 $f_k(m)$ は群集 m 個体の中で k 個体存在する種の数であり、上式は期待値 $E[\cdot]$ を示している。

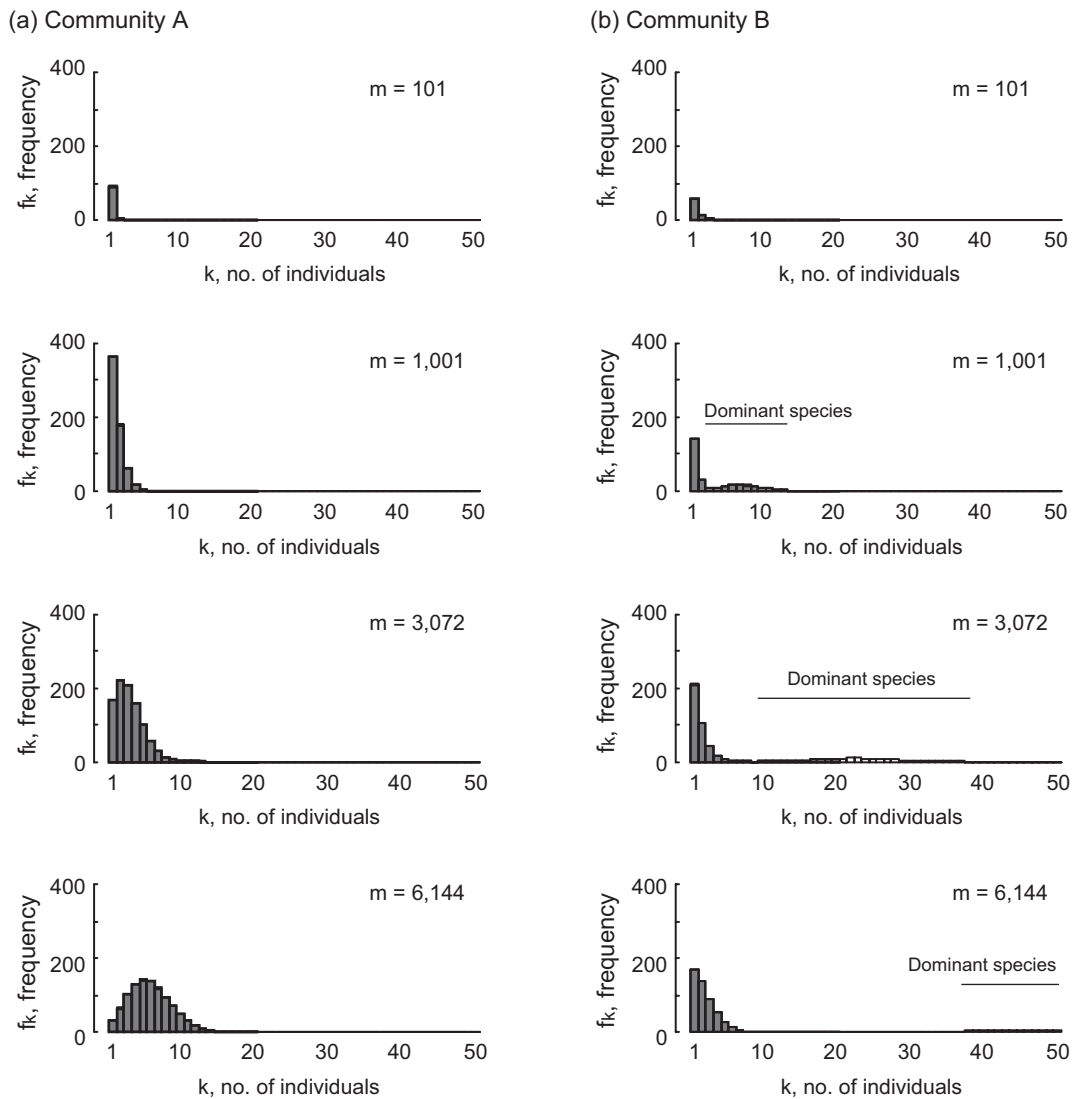
2つのそれぞれの仮想群集で考えると、種の出現確率が相



図—2.1 個体ベースのサンプリングエフォートによる(累積)種数曲線が描かれるまでの概念図。(a) 群集からのサンプリングの後(図中では非復元抽出が描かれているが理論の詳細については本文参照)、(b) 種個体数分布と(c) 種数の累積曲線が描かれる。



図—2.2 2つの仮想群集の種個体数分布. それぞれ, 最も出現頻度が低い個体数 (頻度は0よりも大きい) の出現頻度を1とした場合の総個体数が6,144個体となるよう設定している. ただし, 左の群集は1,024種, 右は747種によって構成される.



図—2.3 2つの仮想群集からのサンプリングによる種個体数分布. 群集A (1,024種)と群集B (747種)の解を示している. 黒塗りは理論値 ($k \leq 20$), 白抜きは100回のシミュレーションの平均値 ($k > 20$)を示している.

表—2.1 群集 A と B における多様性指数.

| | 群集 A | 群集 B |
|-----------|---------|-------|
| 仮想群集の設定 | | |
| 種数 | 1,024 | 747 |
| 優占種の数 | 0 | 108 |
| 多様性指数の理論値 | | |
| 0D | 1,024.0 | 747.0 |
| 1D | 987.8 | 253.2 |
| 2D | 957.5 | 169.2 |

対個体数の中でのその存在割合として定義できる。この場合、群集から抽出する個体数が少なければ、2つの群集の種個体数分布に明確な差はない。しかし、例えば、群集 B において、抽出する個体数を多くすると優占種の山が現れ、さらにその山が右側へ移動する (図—2.3)。このことから、多くの個体を抽出しなければ優占種を希少種から十分に分離できないことが分かる。なお、群集の絶対個体数を 6,144 個体として考えて非復元抽出すれば、種個体数分布と真の種個体数分布は一致するが、復元抽出においては、各種の出現確率は抽出回数に係らず一定である。この理由により、6,144 個体抽出の下でそれらは一致しない (図—2.2 と 図—2.3)。

(2) 多様性指数の理論

本研究では、多様性指数に関して、種の多様性評価において広く応用されている種数 (S)、シャノン指数 (H)、シンブソン指数 (λ) に着目し、これらを統合した qD (式 (3)) を用いて議論を進める。

2つの仮想群集に含まれる種の出現確率が相対個体数の中での存在割合によって決まるとすれば、それぞれの群集の qD の理論値は表—2.1 のとおりとなり、群集間で傾向に大きな違いが見られる。すなわち、 1D と 2D の理論値は、群集 A では種数に近い値になるが、群集 B においては q が大きくなるに従って種数から離れた優占種の数に近い値を取っている。

種 j の真の出現確率から個体数 m の下での多様性指数 ${}^qD(m)$ についても確率論に基づいた理論を展開することができ、その理論式は既に Chao et al. (2014)¹⁷⁾ によって示されている (種数については Harris (1959)²⁶⁾ によって示されている)。Chao et al. (2014)¹⁷⁾ の理論式によると、群集 A の ${}^0D(m)$ 、 ${}^1D(m)$ 、 ${}^2D(m)$ と群集 B の ${}^0D(m)$ は、個体数 6,144 までの間で理論値に漸近しつつも理論値から離れ、優占種が存在する群集 B においては、 ${}^1D(m)$ および ${}^2D(m)$ は、ある程度の個体数でほぼ理論値に近づき飽和状態に漸近している (図—2.4a, b)。すなわち、群集 B の観測では、この程度のサンプリングを行えば、有効種数については信頼性の高い把握が可能になるものと期待される。

(3) 被サンプル率

被サンプル率 (Sample coverage) は、 m 個の中に含まれる種の個体数ベースの割合である。Good (1953)²⁵⁾ はあるサンプルサイズの観測の下で未出現種が存在する確率の期待値を定式化し、その後、 m 個の中に含まれない種の確率として被サンプル率 ($C_{ind}(m)$) に拡張されている²⁶⁾：

$$C_{ind}(m) = 1 - \sum_{j=1}^S p_j (1 - p_j)^m \quad (5)$$

この右辺第 2 項は、 m 個の中に含まれない種の確率であり、個体数に対する種数曲線の勾配でもある。Chao & Jost (2012)²⁰⁾ は、2つの群集の種数を公平に比較するための標準化指標として、この被サンプル率が有用であると主張している。

被サンプル率は、群集 A では 6,144 個体のサンプリングエフォートの範囲で緩やかに増加しているのに対し、群集 B では数百個体のサンプリングの範囲でおよそ 0.8 に到達した後には緩やかに増加している (図—2.5a)。この群集 B の被サンプル率の傾向は、数百個体のサンプリングによって個体数のおよそ 8 割を占める優占種が出現した結果を反映している。このことは、1,001 個体を抽出した種個体数分布においても優占種の山が希少種の山から分離しようとしている点からも確認することができる (図—2.3b)。

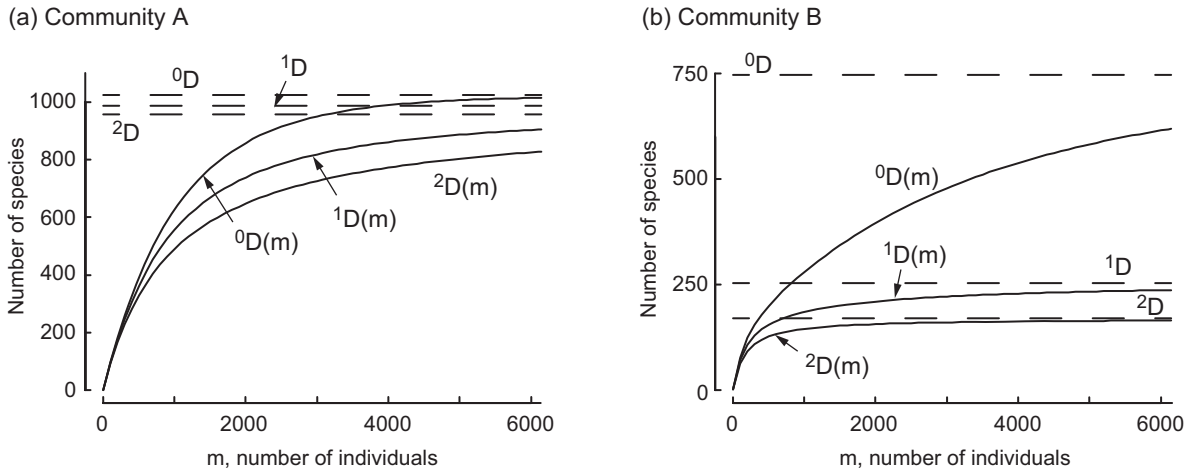
多様性指数の被サンプル率に対する変化は2つの仮想群集によって大きく異なる (図—2.5b)。群集 A の被サンプル率に対する多様性指数 ${}^qD_A(C_{ind})$ は直線的に増加しているのに対し、群集 B では ${}^1D_B(C_{ind})$ および ${}^2D_B(C_{ind})$ と ${}^0D_B(C_{ind})$ との間で異なる傾向を示している。群集 B における ${}^0D_B(C_{ind})$ は、被サンプル率が 0.8 程度までは緩やかな増加傾向であるものの、それ以上の被サンプル率では増加の勾配が急になっている。この変化は、個体数で占める割合が少ないものの種数としては多い希少種が、優占種がサンプリングされ尽くした後のサンプリングで観測されている様子を反映している。

以上のとおり、被サンプル率の1つの利点は、群集を構成する優占種の個体数の割合や種数を視覚的に把握することが可能な点にある。後述するとおり、優占種のサンプリングは、信頼性のある多様性指数の観測および推定に重要な点であり、被サンプル率はその確認に応用できるものと考えられる。

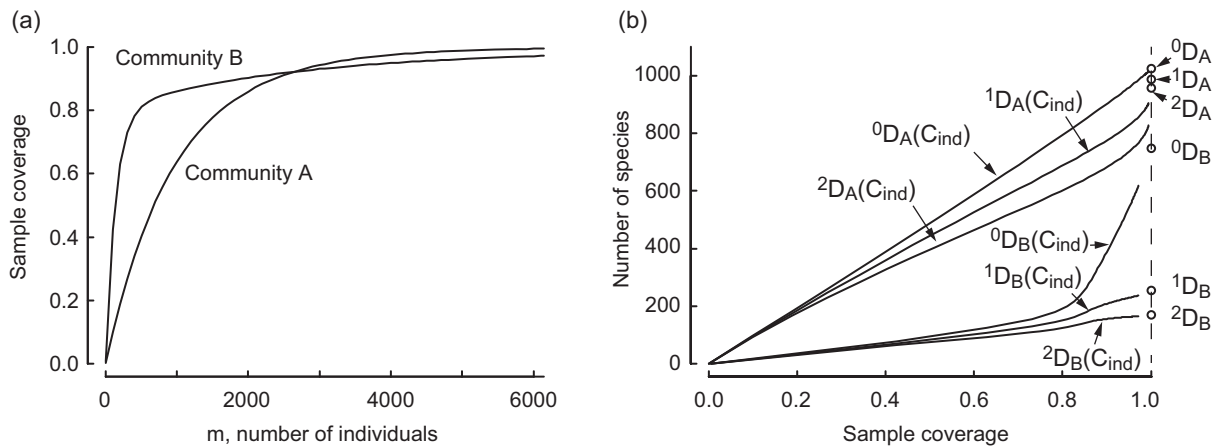
2.3 多様性指数の観測と推定

(1) 多様性指数の観測結果

現実の世界では有限のサンプリングによる観測を行い、その観測結果の下で多様性指数を算出し、必要に応じて推定する。ここで、 n 個体のサンプリングによる多様性指数の観測値を ${}^q\hat{D}(n)$ とし、時空間的に群集構造の分布が完全に均質な中から、複数の観測値が得られていた場合、個体ベースの多様性指数はサンプル間で以下の関係となる：



図—2.4 (a) 群集 A と (b) 群集 B の種の多様性指数の曲線。実線と点線は、それぞれ、 m 回のサンプリングによる多様性指数の理論曲線 ${}^qD(m)$ と理論値 qD を示している。



図—2.5 群集 A と群集 B における (a) 個体数に対する被サンプル率の変化と (b) 被サンプル率に対する種の多様性指数の変化。

$$\overline{{}^q\hat{D}(n)} \approx {}^q\hat{D}(n) \approx {}^q\hat{D}' \quad (6)$$

ここに、 ${}^q\hat{D}'$ は、すべての観測結果を統合して算出される多様性指数である。ただし、群集構造の時空間分布が不均質な中からサンプリングする場合、以下の関係になることが予想される：

$$\overline{{}^q\hat{D}(n)} < {}^q\hat{D}' \quad (7)$$

なお、この場合、群集構造のランダム性の仮定が崩れていることから、算出される ${}^q\hat{D}'$ はすべてのサンプルの多様性指数の推定値とはならないが、式 (7) の関係は、第 4 章において、サンプル間での多様性指数の異質性の評価において応用される。

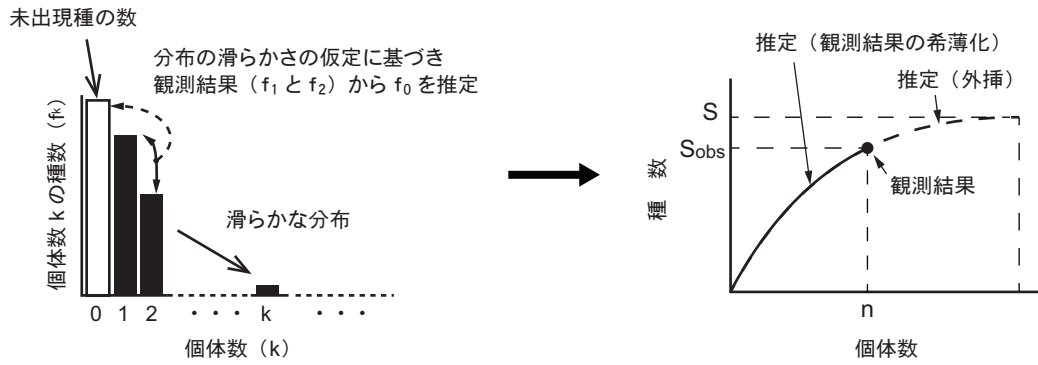
(2) 希薄化（内挿）による推定

希薄化は、多様性指数の評価における古典的な課題に対する1つの解決方法であり (1.3)，観測によるものよりも低いサンプリングエフォートにおける種の多様性指数の曲線を描くものである。

Chao et al. (2014)¹⁷⁾ は、群集から n 個体のサンプリングを行った場合、そのうちの m 個体 ($m < n$) で k 回存在する種の数の不偏推定値を $\hat{f}_k(m)$ とし、これから多様性指数 (式 (3)) の推定値 ${}^q\hat{D}(m)$ を以下のとおり導いた：

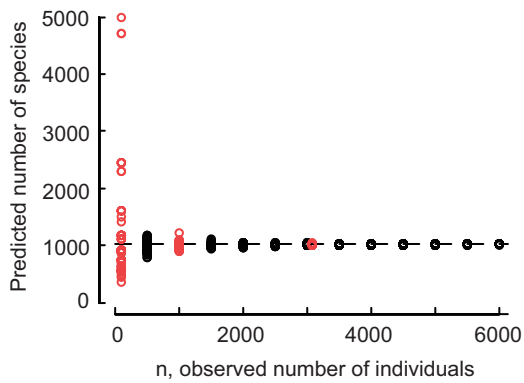
$${}^q\hat{D}(m) = \left[\sum_{k=1}^m \left(\frac{k}{m} \right)^q \times \hat{f}_k(m) \right]^{1/(1-q)} \quad (8)$$

Chao et al. (2014) は、これに基づいてそれぞれの多様性指

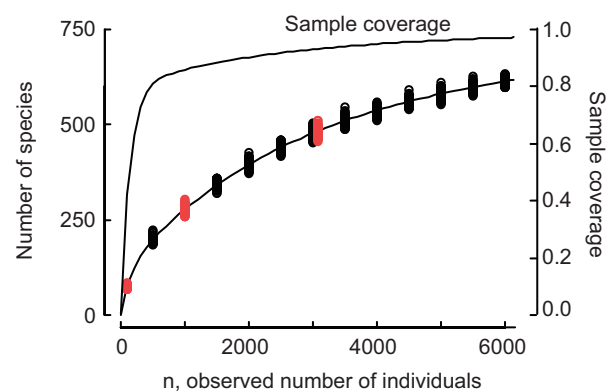
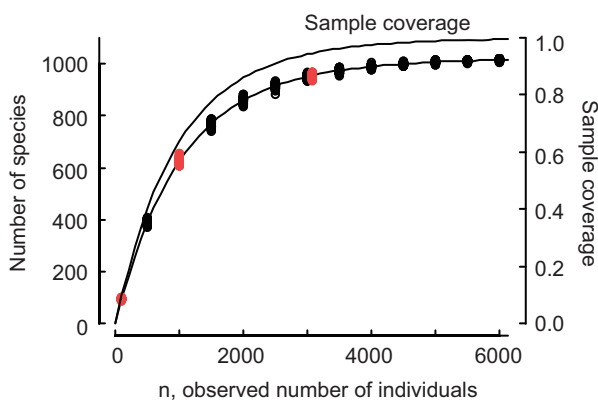
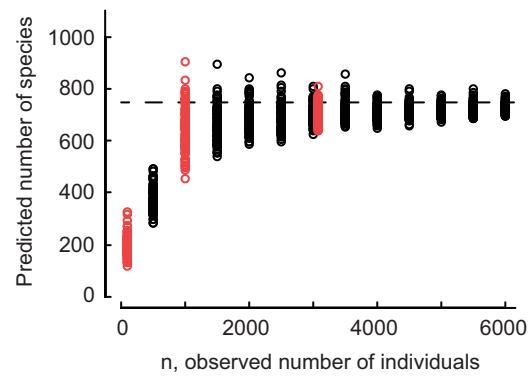


図—2.6 未出現種の数 の推定手順の概略.

(a) Community A



(b) Community B



図—2.7 観測種数および被サンプル率の推定結果. (a) 群集 A と (b) 群集 B における結果を示している. 観測によるサンプリング個体数 n において 100 回のシミュレーションを実施した結果. 丸はシミュレーションによる結果を示しており, 破線は真の種のプールを示している. 赤色は, 図—2.3 に対応した $m = 101, 1,001, 3,072$ における結果.

表—2.2 種のプールの推定結果 (1,000 回のシミュレーションによる統計値). 群集 A, 群集 B, 群集 A に群集 B の優占種を加えた群集 (Community A + dominant species) と群集 B から優占種を除外した群集 (Community B – dominant species) について示している.

| | Observed | | Predicted number of species pool | |
|---------------------------------------|----------------------------|-------------------|----------------------------------|--------|
| | sample coverage | number of species | Mean ± S.D. | Median |
| | Mean ± S.D. | Mean ± S.D. | | |
| Community A | | | | |
| Species pool: 1,024 | Relative abundance: 6,144 | | | |
| $n = 101$ | 0.100 ± 0.041 | 95.9 ± 2.1 | 1,234.8 ± 869.1 | 924 |
| $n = 1,001$ | 0.638 ± 0.015 | 625.9 ± 10.0 | 998.4 ± 44.5 | 998 |
| $n = 3,072$ | 0.946 ± 0.003 | 954.7 ± 7.4 | 1,018.7 ± 9.9 | 1,018 |
| $n = 6,144$ | 0.995 ± 0.001 | 1,015.7 ± 2.9 | 1,023.2 ± 2.8 | 1,023 |
| Community B | | | | |
| Species pool: 747 | Relative abundance: 6,144 | | | |
| $n = 101$ | 0.427 ± 0.060 | 77.0 ± 3.6 | 203.3 ± 50.8 | 190 |
| $n = 1,001$ | 0.860 ± 0.010 | 278.9 ± 10.2 | 642.8 ± 90.9 | 631 |
| $n = 3,072$ | 0.932 ± 0.004 | 483.1 ± 11.5 | 695.9 ± 34.8 | 693 |
| $n = 6,144$ | 0.972 ± 0.002 | 618.8 ± 9.2 | 727.0 ± 19.0 | 726 |
| Community A + dominant species | | | | |
| Species pool: 1,132 | Relative abundance: 11,017 | | | |
| $n = 101$ | 0.180 ± 0.051 | 91.5 ± 2.8 | 632.7 ± 359.2 | 543 |
| $n = 1,001$ | 0.679 ± 0.014 | 530.3 ± 11.7 | 1,036.1 ± 72.6 | 1,031 |
| $n = 3,072$ | 0.898 ± 0.005 | 920.6 ± 11.3 | 1,116.9 ± 24.6 | 1,116 |
| $n = 6,144$ | 0.978 ± 0.002 | 1,078.8 ± 6.9 | 1,127.4 ± 8.3 | 1,126 |
| Community B – dominant species | | | | |
| Species pool: 639 | Relative abundance: 1,271 | | | |
| $n = 101$ | 0.179 ± 0.051 | 91.7 ± 2.8 | 594.3 ± 275.1 | 543 |
| $n = 1,001$ | 0.808 ± 0.011 | 467.8 ± 8.3 | 609.2 ± 22.6 | 608 |
| $n = 3,072$ | 0.980 ± 0.002 | 614.7 ± 4.5 | 637.9 ± 6.2 | 637 |
| $n = 6,144$ | 0.998 ± 0.000 | 637.0 ± 1.4 | 639.2 ± 1.5 | 639 |

数の希薄化による推定手法を提示している. ここに, 希薄化による種数の推定手法と $\hat{f}_k(m)$ の推定の意味については付録 A で説明する. Chao et al. (2014) は, 同様に, 希薄化に対応した被サンプル率の推定手法も示している.

(3) 未出現種数の推定

未出現種の数 を推定でき, 種の多様性指数のサンプリングエフォートへの応答を外挿できるようになれば, 出現確率の低い種に対して多くのサンプリングエフォートを重ねる努力を省くことが可能となり, 観測の非効率さが改善される.

未出現種の数 は, 各種の出現確率さえ分かれば, 式 (4) の考え方から $E[f_0]$ として求めることができる. Chao^{(27),(28),(29)} は, このことに着目して観測結果 f_k から未出現の種の数 を推定する手法を提示した. この推定手法は, 1 個体と 2 個体観測される種数 (それぞれ, f_1 と f_2) から未出現種数を推定するものであり (図—2.6), 以下のとおりシンプルに記述される:

$$\hat{f}_0^{\text{Chao1}} = f_1^2 / (2f_2) \quad (9)$$

なお, 論文によっては正確性を期すため不偏推定値として記述しているものもあるが, 通常は最大サンプル数 n が大きくなるため, この式で問題になることはない.

この推定手法を群集 A と群集 B に適用すると, 観測によるサンプリング個体数 n が大きければ, それぞれの種のプールを推定できている (図—2.7). 特に, 群集 A においては, 平均値が種のプールの数 1,024 に近い値を示しており (図—2.7a および表—2.2), この推定手法の群集 A への適用の妥当性が理解できる. しかし, 群集 B においてはサンプリング個体数が少なければ, 種のプールの推定値は真値よりも低く (図—2.7b および表—2.2), その妥当性が疑われる.

この原因として, 未出現種の数 の推定手法 (式 (9)) より, 群集 B のサンプリング個体数が少ない場合の f_1 と f_2 が未出現種の数 の推定に適した観測値ではないことが推測される. 前述したとおり, 群集 B のサンプリング個体数が少ない場合, 優占種を希少種から分離できず (2.2 (1)), 本来, 未出現種 の推定に影響しない優占種が f_1 と f_2 として観測されているこ

表—2.3 群集 A の多様性指数の理論値 (Theoretical) と外挿による推定値 (Simulated). 推定値 (平均値 ± 標準偏差) は, n 個体のサンプリングのシミュレーションを 100 回実施し, $2n$, $3n$, $4n$ について外挿した結果を示している (ただし, $n = 3,072$ については $2n$ まで). カッコ内の数値は変動係数の百分率 (= $100 \times$ 標準偏差 / 平均値) を示している.

| | n , observed | | $2n$ | | $3n$ | | $4n$ | |
|---------------------------|----------------|-----------|----------------|--------------|----------------|--------------|----------------|--------------|
| | No. of species | | No. of species | | No. of species | | No. of species | |
| $n = 101$ | | | | | | | | |
| 0D (Theoretical) | 95.9 | | 181.5 | | 258.6 | | 328.2 | |
| ${}^0\hat{D}$ (Simulated) | 96.3 ± | 2.0 (2.1) | 183.3 ± | 8.7 (4.7) | 262.1 ± | 20.1 (7.7) | 334.0 ± | 33.5 (10.0) |
| 1D (Theoretical) | 94.1 | | 175.0 | | 245.6 | | 307.6 | |
| ${}^1\hat{D}$ (Simulated) | 94.6 ± | 2.6 (2.7) | 349.3 ± | 120.3 (34.4) | 551.0 ± | 259.4 (47.1) | 694.9 ± | 373.8 (53.8) |
| 2D (Theoretical) | 91.4 | | 166.3 | | 229.2 | | 282.8 | |
| ${}^2\hat{D}$ (Simulated) | 92.3 ± | 3.6 (3.9) | 170.2 ± | 12.1 (7.1) | 237.2 ± | 23.6 (9.9) | 295.7 ± | 36.9 (12.5) |
| $n = 1,001$ | | | | | | | | |
| 0D (Theoretical) | 625.9 | | 858.6 | | 950.7 | | 989.4 | |
| ${}^0\hat{D}$ (Simulated) | 625.7 ± | 8.7 (1.4) | 857.1 ± | 22.6 (2.6) | 944.5 ± | 34.6 (3.7) | 977.8 ± | 41.8 (4.3) |
| 1D (Theoretical) | 555.2 | | 738.7 | | 818.8 | | 861.2 | |
| ${}^1\hat{D}$ (Simulated) | 555.0 ± | 8.9 (1.6) | 737.9 ± | 17.9 (2.4) | 811.4 ± | 22.4 (2.8) | 850.9 ± | 24.9 (2.9) |
| 2D (Theoretical) | 489.6 | | 647.8 | | 726.1 | | 772.8 | |
| ${}^2\hat{D}$ (Simulated) | 489.7 ± | 9.7 (2.0) | 648.1 ± | 17.0 (2.6) | 726.5 ± | 21.3 (2.9) | 773.2 ± | 24.2 (3.1) |
| $n = 3,072$ | | | | | | | | |
| 0D (Theoretical) | 954.6 | | 1,015.6 | | | | | |
| ${}^0\hat{D}$ (Simulated) | 954.9 ± | 6.9 (0.7) | 1,013.6 ± | 11.7 (1.2) | | | | |
| 1D (Theoretical) | 822.7 | | 905.7 | | | | | |
| ${}^1\hat{D}$ (Simulated) | 822.7 ± | 7.6 (0.9) | 901.1 ± | 8.6 (1.0) | | | | |
| 2D (Theoretical) | 730.2 | | 828.5 | | | | | |
| ${}^2\hat{D}$ (Simulated) | 729.8 ± | 9.1 (1.2) | 828.1 ± | 11.7 (1.4) | | | | |

とが推定に悪影響を及ぼしている可能性が考えられる.

この影響を把握するため, 群集 A に群集 B の優占種を加えた群集 (優占種の種個体数分布が同じで, 種のプールの数と相対個体数は, それぞれ, 1,132 と 11,017) と群集 B から優占種を除外した群集 (種のプールの数と相対個体数は, それぞれ, 639 と 1,271) を新たに想定し, この推定手法を適用した (表—2.2). この結果, 新たに想定したどちらの群集においてもサンプリング個体数が多ければ推定値は真値に近づいている. しかし, 群集 B から優占種を除外した群集では, サンプリング個体数が少なくとも種のプールの推定値は真値に近い値を取ったものの, 群集 A に優占種を加えた群集においては, サンプリング個体数が少なければ ($n = 101$), 種のプールの推定値は過小推定となった. これらの検討をまとめると, Chao による未出現種の推定手法^{27),28),29)} は, 十分な個体数をサンプルできていれば, 精度の高い結果を与えるものの, 優占種が混在する群集を少ないサンプル個体数で観測すれば信頼性が低くなると言える. このことは, 観測で優占種を十分にサンプリングできたかどうか, 未出

現種の数の推定の信頼性を確保するための重要な鍵となることを示している.

(4) 外挿による推定

多様性指数曲線の外挿は, 未出現種の数の推定に加えて, 未出現種の出現確率を推定することで可能となる¹⁷⁾ (推定手法の導出については Chao & Jost (2012)²⁰⁾, Appendix E を参照). しかし, 前述のとおり未出現種の数の推定の精度が担保される状況には限度がある中で, さらに未出現種の出現確率を推定することから, 外挿の推定精度には限界がある.

外挿による推定手法の精度は, まず, 観測精度に強く依存する. 群集 A と B に適用した場合, 多様性指数の観測結果はある程度のばらつき (変動係数) を有し, また, その平均値は理論値からずれる (表—2.3 および表—2.4). また, この観測結果のずれとばらつきは, サンプリング個体数 n への依存性を示している. 群集 A と B の両方の被サンプル率は $n = 101$ では低く (表—2.2 参照), この影響により多様性指数の観測結果がばらついているものと考えられる. この観測結果のずれとばらつきは, 外挿の推定結果にも影響し, 外

表—2.4 群集 B の多様性指数の理論値 (Theoretical) と外挿による推定値 (Simulated). 表の説明については表—2.3 を参照.

| | n , observed | | $2n$ | | $3n$ | | $4n$ | |
|---------------------------|----------------|-----------|----------------|-------------|----------------|-------------|----------------|-------------|
| | No. of species | | No. of species | | No. of species | | No. of species | |
| $n = 101$ | | | | | | | | |
| 0D (Theoretical) | 77.2 | | 123.4 | | 154.9 | | 179.0 | |
| ${}^0\hat{D}$ (Simulated) | 77.5 ± | 3.9 (5.0) | 124.1 ± | 11.2 (9.0) | 153.1 ± | 19.2 (12.5) | 171.6 ± | 26.6 (15.5) |
| 1D (Theoretical) | 70.7 | | 107.1 | | 129.0 | | 143.8 | |
| ${}^1\hat{D}$ (Simulated) | 71.2 ± | 4.6 (6.5) | 117.7 ± | 15.9 (13.5) | 139.4 ± | 22.6 (16.2) | 151.7 ± | 26.7 (17.6) |
| 2D (Theoretical) | 63.5 | | 92.1 | | 108.6 | | 119.2 | |
| ${}^2\hat{D}$ (Simulated) | 64.3 ± | 5.3 (8.2) | 94.4 ± | 11.5 (12.2) | 112.1 ± | 16.1 (14.4) | 123.7 ± | 19.6 (15.8) |
| $n = 1,001$ | | | | | | | | |
| 0D (Theoretical) | 278.8 | | 395.7 | | 478.1 | | 537.7 | |
| ${}^0\hat{D}$ (Simulated) | 277.5 ± | 9.6 (3.5) | 393.1 ± | 18.7 (4.8) | 471.3 ± | 30.0 (6.4) | 524.7 ± | 41.9 (8.0) |
| 1D (Theoretical) | 184.6 | | 209.6 | | 221.4 | | 228.5 | |
| ${}^1\hat{D}$ (Simulated) | 183.8 ± | 6.2 (3.4) | 213.7 ± | 8.7 (4.1) | 224.7 ± | 9.8 (4.4) | 230.4 ± | 10.5 (4.6) |
| 2D (Theoretical) | 144.9 | | 156.1 | | 160.2 | | 162.4 | |
| ${}^2\hat{D}$ (Simulated) | 144.5 ± | 4.4 (3.0) | 155.7 ± | 5.1 (3.3) | 159.8 ± | 5.4 (3.4) | 162.0 ± | 5.5 (3.4) |
| $n = 3,072$ | | | | | | | | |
| 0D (Theoretical) | 483.0 | | 619.0 | | | | | |
| ${}^0\hat{D}$ (Simulated) | 483.1 ± | 9.9 (2.0) | 616.5 ± | 18.3 (3.0) | | | | |
| 1D (Theoretical) | 222.1 | | 236.7 | | | | | |
| ${}^1\hat{D}$ (Simulated) | 221.7 ± | 4.9 (2.2) | 236.2 ± | 5.4 (2.3) | | | | |
| 2D (Theoretical) | 160.4 | | 164.7 | | | | | |
| ${}^2\hat{D}$ (Simulated) | 160.1 ± | 2.7 (1.7) | 164.4 ± | 2.9 (1.8) | | | | |

挿の範囲が広くなるに従って増幅している (表—2.3 および表—2.4).

多様性指数の違いによる外挿の推定精度に着目すると、特に、群集 A の $n = 101$ おける 1D の推定精度の悪さが目立つ (表—2.3). 1D の推定精度では、他の多様性指数 (0D と 2D) の推定では用いないパラメータを用いることになるが (Chao et al. (2014)¹⁷) を参照), 被サンプル率が低い場合、このパラメータの推定精度が悪くなり 1D の推定精度も悪くなったものと考えられる.

多様性指数の違いによるもう1つの着目点として、群集 B における $n = 101$ では 0D よりも 2D の外挿による推定結果の方がばらついている (変動係数が大きい) もの、 2D の推定結果のずれとばらつきは、 n が大きくなるに従って小さくなっていることが挙げられる (表—2.4). 多様性指数の推定式 (式 (8)) から、 2D の推定精度は優占種の出現頻度の推定値 $\hat{f}_k(m)$ に強く依存することが理解できる. 相対個体数のおよそ 8 割を占める優占種によって構成される群集 B では、被サンプル率の期待値は、 $n = 101$ では 0.427 ± 0.060 であるものの、

$n = 1,001$ では 0.860 ± 0.010 が得られることから (表—2.2), 優占種は十分にサンプリングされている可能性が高い. 優占種が十分にサンプリングされていれば、その出現頻度の推定精度も高くなり、その結果として、外挿の範囲を拡大しても 2D の外挿による推定精度は大きく低下しないものと考えられる. これに対し、 0D の推定は、優占種と同等に希少種の出現頻度の推定精度の影響を強く受けることから、外挿による推定精度の低下は避けられない.

種数の外挿による推定精度に関して、Chao & Jost (2012)²⁰ は、評価の目標が群集間での順位付けであれば、外挿の範囲は観測にかけたサンプリングエフォートに対して数倍程度まで拡大できるが、群集間での種数の差を定量的に評価したい場合は、観測にかけたサンプリングエフォートの 2 倍 ($2n$) 程度が限界であるとしている. 必要とされる精度の程度はそれぞれの評価対象や目的によって異なるものと考えられるが、この範囲は外挿による推定の際の1つの目安になるものと考えられる.

2.4 まとめ

本章では、仮想群集を用いて個体ベースのサンプリングエフォートに関する理論を解説し、さらに、多様性指数の観測と推定の特徴を整理した。この結果、種数と有効種数（多様性指数）の観測と推定では、優占種のサンプリングが大きな鍵となることが明らかとなった。その要点は以下のとおりである。

- ・ 優占種がサンプリングし尽くされれば、有効種数（出現確率に重みを付けた多様性指数）のサンプリングエフォートに対する応答は飽和状態に近づく (2.2)。このことから、有効種数の観測による信頼性の確保においては、観測で優占種を十分にサンプリングすることが重要となる (2.3)。
- ・ 多様性指数の外挿による推定の信頼性の確保のために重要となる Chao^{27),28),29)} による未出現種の数の推定においても、観測で優占種を十分にサンプリングし尽くしておくことが重要である (2.3)。
- ・ 優占種のサンプリングの状況の把握においては、被サンプル率が有用である (図—2.8)。

ここで、観測で優占種を十分にサンプリングできたとしても未出現種の数の推定精度には限界がある。このことから、種数を外挿により定量的に推定したい場合、現状として、観測に要したサンプリングエフォートの倍程度の範囲までに留めておくことが目安となる²⁰⁾。

本章で示した個体ベースのサンプリングエフォートに関する

理論の解説と多様性指数の観測および推定に関する特徴の整理は、調査計画の立案および解析の実施とその結果の解釈の際の参考となる。本章のまとめは、多様性指数を用いた評価に係る技術者にとって実務を的確に遂行する上で活用されることが期待される。

3. サンプルベースのサンプリングエフォートの理論と個体ベースとの比較

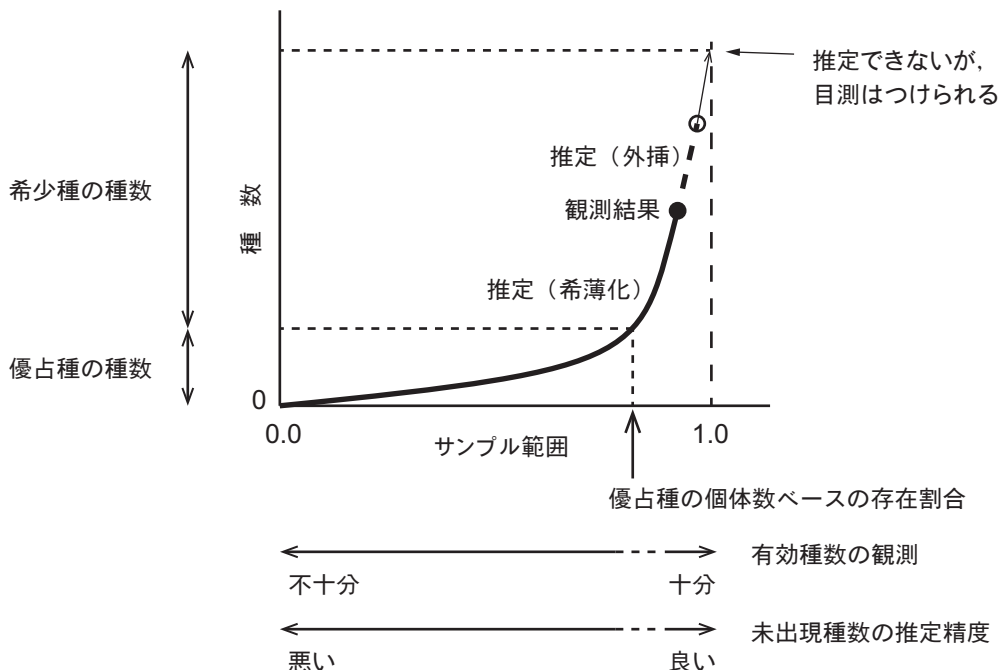
3.1 はじめに

群集の中から複数のサンプルを採取する場合、サンプルベースのサンプリングエフォートに基づいた多様性指数を定義することができる。しかし、同じサンプルを使って個体ベースのサンプリングエフォートの考えに基づいた多様性指数を算出し、多様性を評価することも可能である。本章では、サンプルベースのサンプリングエフォートの理論を整理し、個体ベースとの考え方の違いを抽出する。

3.2 サンプルベースのサンプリングエフォートの理論

(1) 理論と推定

サンプルベースの理論は、個体ベースで採用した確率論とほとんど同じ考えに基づいているが、種の出現確率がそれぞれの種の時空間での出現確率で定義されている点において個体ベースと異なる (図—3.1)。すなわち、個体ベースの



図—2.8 被サンプル率と種数の関係から見た有効種数の観測結果の信頼性の把握と未出現種の推定精度。

考え方では、評価しようとしている時空間内で種がランダムに分布していることが前提であることにに対し、サンプルベースの考え方では、種の分布が局所的に偏っていたとしても、評価しようとしている時空間にサンプルをランダムに配置することにさえ気を付ければ多様性指数の算出が可能となっている。ここにサンプルベースの考え方の大きな特徴がある³⁰⁾。

サンプルベースのサンプリングエフォートは t 個で定義され、 t 個のサンプルの中で k 回出現する種数 $Q_k(t)$ の期待値は以下で求められる：

$$E[Q_k(t)] = \sum_{j=1}^S \binom{t}{k} \pi_j^k (1 - \pi_j)^{t-k} \quad (10)$$

ここに、 π_j は種 j がサンプルの中で出現する確率であり、ある面積もしくは体積当たりのサンプルの下での条件付きで定義される。なお、この条件付きの定義は、サンプルベースの考え方の1つの欠点であるが、このことについては3.4で考察する。

個体ベースと同様に、Chao et al. (2014)¹⁷⁾ は π_j に基づいたサンプルベースの多様性指数を qD として以下のとおり定義している：

$${}^qD = \left[\sum_{i=1}^S \left(\frac{\pi_i}{\sum_{j=1}^S \pi_j} \right)^q \right]^{1/(1-q)} \quad (11)$$

q が 0 の場合、この指数 (0D) は qD と同様に種数 S となり、 q が 1 および 2 の場合、指数 (1D および 2D) は時空間的な出現確率で定義される有効種数となる。それぞれの 1D および 2D との違いについては後述する。

サンプルベースの被サンプル率は、個体ベースと同様に種

数曲線の勾配として定義され、以下で求められる¹⁷⁾：

$$C_{sample}(t) = 1 - \frac{\sum_{j=1}^S \pi_j (1 - \pi_j)^t}{\sum_{i=1}^S \pi_i} \quad (12)$$

ここに、右辺第2項は、種 j が t 個のサンプルの中に含まれない確率をすべての種で足し合わせたものであり、サンプル数に対する種数曲線の勾配となる。

サンプルベースにおいても、やはり希薄化（内挿）と外挿による推定手法が提示されている。サンプルベースの未出現種数は、個体ベースと同じ考え方で以下のとおり推定される。ただし、個体ベースの場合と異なり、通常、サンプルの数は少ないことから、不偏推定の補正項が付け加えられている^{16),17)}：

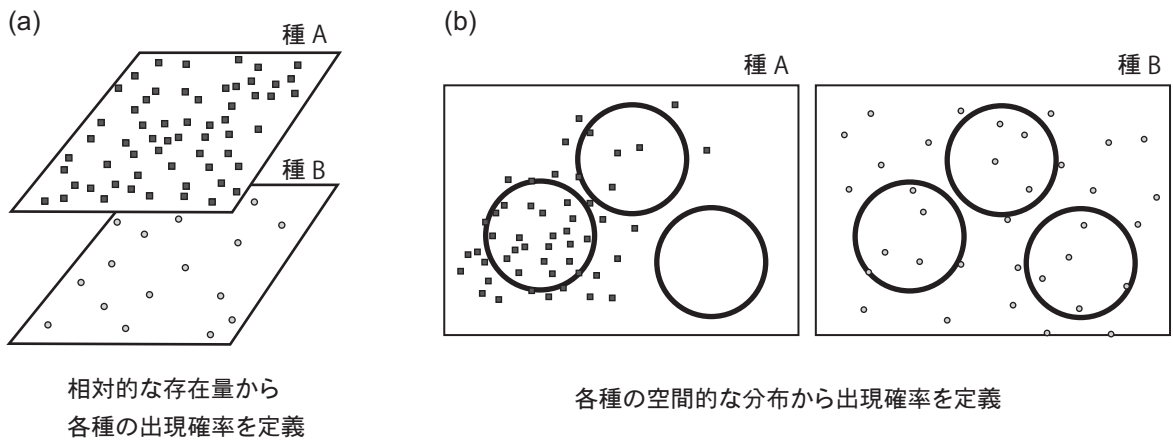
$$\hat{Q}_0 \text{Chao2} = \frac{T-1}{T} \frac{Q_1^2}{2Q_2} \quad (13)$$

ここに、 Q_1 と Q_2 は、それぞれ、1つのサンプルおよび2つのサンプルに出現した種数である。 T は全サンプル数である。

個体ベースと同様、サンプルベースの希薄化と外挿による多様性指数の推定手法はChao et al. (2014)¹⁷⁾ によってまとめられている。また、個体ベースの考え方との共通性から、サンプルベースに基づく多様性指数の観測と推定の信頼性においても、優占種のサンプリングが鍵となる。ただし、サンプルベースの優占種の定義については、個体数として優占する種（個体ベースによる定義）ではなく、時空間的に優先する種となる。

(2) 多様性指数の観測結果の特徴

サンプルベースの考え方に基づく多様性指数のうち種数 ($q = 0$) については、種の時空間分布が異質な場合に以下の



図—3.1 空間分布を例とした個体ベースとサンプルベースによる種の出現確率の定義の違い。(a) 個体ベースでは種の出現確率は他の種の個体数との相対的な存在量で定義され、(b) サンプルベースでは、種の出現確率はその種の空間分布で定義される。

表—3.1 サンプルベースと個体ベースにおける希少種の取り扱い方.

| 種の全サンプルの中での出現頻度 | 説明 |
|-----------------------------------|--|
| 1 個体が出現 | f_1 および Q_1 としてカウントされる. |
| 2 個体が出現 | f_2 としてカウントされる. 種が空間的に均質に分布していれば Q_2 としてカウントされる可能性が高い. |
| 1 サンプルのみに 2 個体が出現する種 | f_2 および Q_1 としてカウントされる. |
| 1 サンプルもしくは 2 サンプルのみに 3 個体以上が出現する種 | それぞれ, Q_1 と Q_2 としてカウントされるが, f_1 と f_2 としてはカウントされない. |

特徴が現れる:

$${}^0\hat{\Delta}(t=1) < {}^0\hat{\Delta}(t=T) . \quad (14)$$

ここに, ${}^0\hat{\Delta}(t=1)$ と ${}^0\hat{\Delta}(t=T)$ は, それぞれ, 1つのサンプルと全サンプルにおける種数の推定値である.

3.3 2つのサンプリングエフォートの考え方の比較

(1) それぞれの考え方に基づく多様性指数の比較

種数に関して, サンプルベースの考え方に基づく観測結果は, 個体ベースの観測結果と以下のとおり一致する:

$${}^0\hat{\Delta}(t=1) = \overline{{}^0\hat{D}(n)} , \quad (15)$$

$${}^0\hat{\Delta}(t=T) = {}^0\hat{D}' . \quad (16)$$

これらの関係から, 式 (7) のうちの種数 (0D) と式 (14) が同じことを示していることが理解できる.

それぞれの種が時空間的に均等に分布し, 観測される群集構造がサンプル間で完全に同じであり, さらに, 全サンプル数 T が十分に大きい場合, サンプルベースと個体ベースの有効種数 ($q > 0$) は近似関係になる. しかし, コドラート等によるサンプリングは, 通常, 1 回当たりの時間的コストが大きいことから, 全サンプル数 T の大きさは限られ, サンプルベースの有効種数 (${}^1\hat{D}$ と ${}^2\hat{D}$) と個体ベースの有効種数 (1D と 2D) は, 実質的に別の概念として捉える必要がある.

$${}^q\hat{\Delta}(T) \neq {}^q\hat{D}' \quad (q > 0) . \quad (17)$$

(2) 希少種の取り扱い方の比較

いずれのサンプリングエフォートの考え方においても, 希少種は未出現種の数をも推定する上で重要となる. サンプルベースの考え方を採用した場合と全サンプルを統合したものに個体ベースの考え方を適用した場合との間でいくつかの共通点および類似点が見られる.

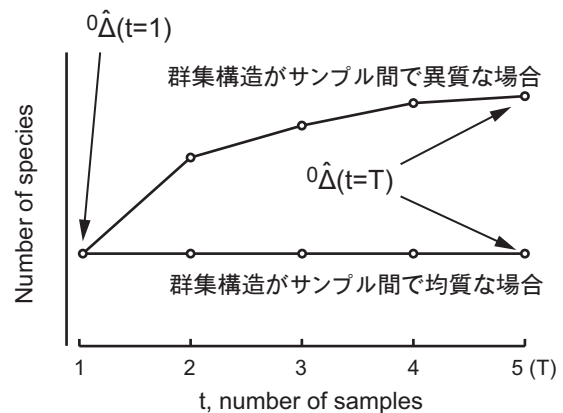
上述の2つの考え方の一致する点として, f_1 としてカウントされる種は, サンプルベースでも必ず Q_1 としてカウントされることが挙げられる (表—3.1). ただし, Q_1 としてカウントされる

種は, 必ずしも f_1 としてカウントされるとは限らない.

それぞれの種の時空間分布が均等であれば, サンプルをプールした個体ベースの f_2 の種はサンプルベースの Q_2 とカウントされる可能性が高くなる. すなわち, 個体の時空間分布が均等であれば, 未出現種の数も推定値もサンプルベースと個体ベースとの間で近い値を取る可能性が高くなる.

それぞれの種が時空間的に不均質に分布していれば, 全サンプルで統合した後に複数個体 (f_2 も含む) 存在したとしても, サンプルベースでは Q_1 もしくは Q_2 (f_2 の種は Q_1) としてカウントされる可能性がある (表—3.1). すなわち, 必ず $f_1 \leq Q_1$ となる. f_1 に対して Q_1 が大きい場合, 時空間的に偏在する種が多いことが示されている.

以上のとおり, 希少種のサンプルベースと個体ベースとの間での取り扱い方は, その時空間分布が均質である場合に類似するが, その時空間分布が不均質である場合, 大きく異なる可能性がある. すなわち, 希少種の時空間分布が不均質な場合, 未出現種の数も推定値もサンプルベースと個体ベースとの間での異なることが予想される.



図—3.2 サンプルベースのサンプリングエフォートに対する種数の変化. 群集構造がサンプル間で均質な場合と不均質な場合の比較.

3.4 それぞれの考え方の利点と欠点

(1) サンプルベースの考え方の利点

サンプルベースの最大の利点は、種の出現確率が時空間分布に基づいて定義されていることから、サンプルの間の異質性を評価できる点にある(3.2 (1)). サンプル間の異質性は、サンプリングエフォートの増加に対する種数の増加として反映され(3.2 (2)), 種数曲線を描いた場合に視覚的に異質性を容易に表現できる(図—3.2). 異質性は種の多様性の効率的な保全に重要となり¹¹⁾, この表現力はその評価に大きく貢献するものと考えられる¹⁸⁾. さらに、サンプルベースの希少種の取り扱いにおいては、個体数としては希少ではなくても時空間的な希少性も評価されることから(3.3 (2)), 希少な場所の保全を目的とした評価に馴染みやすい. また、この種数曲線は、事業実施後のモニタリングにおける群集構造の安定もしくは変動の把握にも応用できる可能性がある.

ただし、以上のサンプルベースの考え方の利点は、多様性指数のうち種数に限ったものであり、後述するとおり、サンプルベースの有効種数の利点とはならない.

(2) 個体ベースの考え方の利点と応用

個体ベースの考え方では、サンプル毎に多様性指数を算出することができ、この自由度の高さが個体ベースの最大の利点となる. その他の利点として、Gotelli & Colwell (2001)¹⁸⁾は個体情報を扱うことから群集モデルの検証や予測の評価に適していることを挙げている.

個体ベースの多様性指数は、サンプル間で平均したものよりもサンプルを統合して算出されたものの方が大きくなる予測(式(7))に着目することで、サンプル間の異質性を評価できる可能性がある. 例えば、希少種と優占種の異質性として式(18)と式(19)で評価できる可能性がある:

$$R_{rare} = \frac{{}^0\hat{D}' - 1\hat{D}'}{{}^0\hat{D}(n) - 1\hat{D}(n)}, \quad (18)$$

$$R_{dominant} = 2\hat{D}' / 2\hat{D}(n). \quad (19)$$

ここに、それぞれの値は、種の空間分布が均質であれば1.0に近い値を取り、不均質さが強くなれば大きな値を取ることが期待される. この評価手法が機能すれば、サンプルベースの考え方によるサンプル間の異質性の評価と組み合わせることで、異質性の構造をより詳しく検討できる可能性があり、これについては第4章で確認する.

(3) サンプルベースの考え方と技術上の欠点

個体ベースの考え方の利点はサンプル毎に多様性指数を算出できる点であったが、サンプルベースの考え方は、サンプルが1つの場合に適用できず、サンプル数を増やすことにコストをかけられない場合は適用が難しい.

サンプルベースの考え方の2つ目の欠点として、有効種数

($1A$ と $2A$)の応用方法が不明な点が挙げられる. サンプルベースの有効種数は、Chao et al. (2014)¹⁷⁾によって近年提示されたものの、実質的には個体ベースの有効種数とは別の概念となる(3.3 (1)). 個体ベースの有効種数(シャノン指数とシン普森指数)がすでに広く応用されていることに比べて、これはサンプルベースが劣る点である.

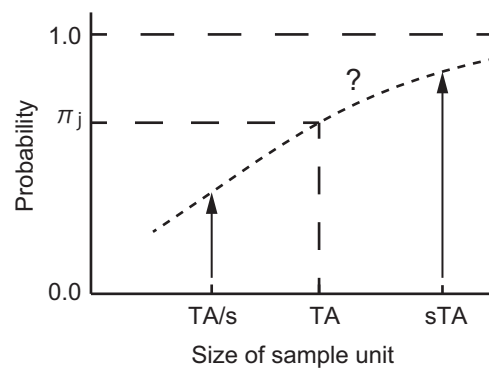
最後に、複数のサンプルが得られていたとしても、サンプルベースの考え方を適用できない技術上の欠点も挙げられる. サンプルベースの考え方に基づく出現確率は、ある面積もしくは体積当たりのサンプルの下での条件付きで定義されており、この条件が満たされていなければ出現確率の推定は容易ではない(図—3.3). このことは、サンプルサイズが同じ、もしくは同じと考えて差し支えない程度で調査が計画されていれば問題となることはないが、異なる手法で得られた過去のデータを扱う場合等においては問題となる可能性がある.

(4) 個体ベースにおける技術上の欠点

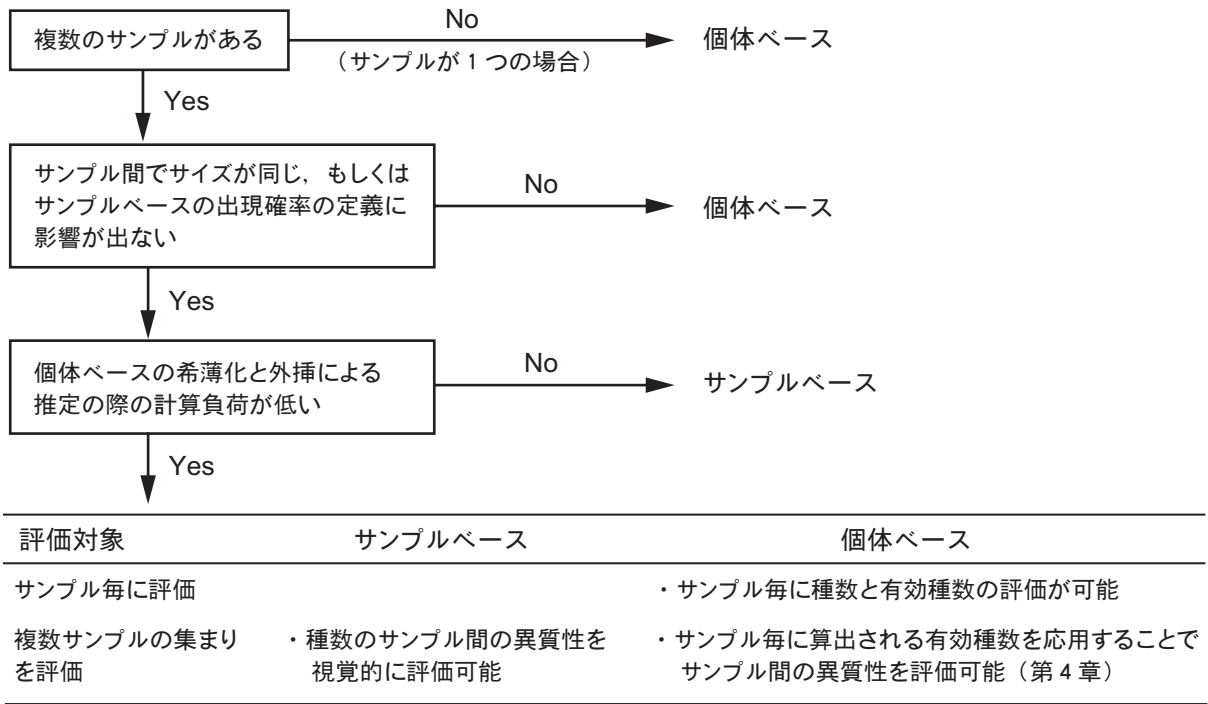
サンプルベースに比べて、個体ベースで扱うサンプリングエフォート(個体数)が大きくなり、これが組み合わせ数の計算時間を膨大にすることがある. この場合、特に、 $1D$ の希薄化と外挿の推定において解析技術上の問題となる. なお、サンプリング個体数が小さい場合においても、 $1D$ の外挿による推定の精度が悪くなることから(2.3 (4)), $1D$ の推定においては注意しなければならない点が多い.

3.5 まとめ

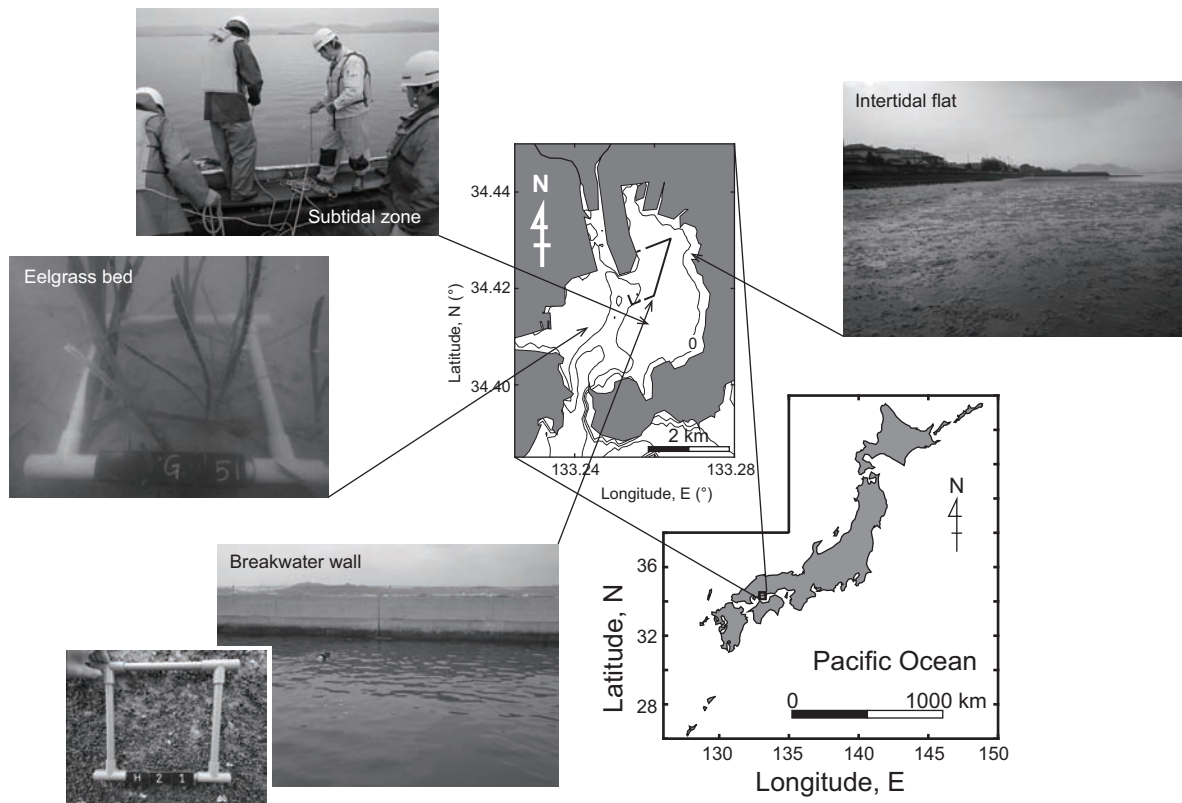
本章ではサンプルベースと個体ベースの考え方を比較し、それぞれの考え方の利点・欠点を整理した. この結果、サンプリングエフォートの選択はサンプル間の異質性の見せ方に強く依存するものと考えられる. ただし、その選択に至るまで、それぞれの考え方の欠点は解析上の制約となり、選択する考え方が必然的に決まる場合もある. サンプリングエフォートの選択においては、まず、解析上の制約から応用可



図—3.3 サンプルベースで定義される出現確率の非線形性. あるサイズ A で T 個のサンプルを得た場合の種 j の出現確率 π_j と倍率 s における出現確率の関係を示している.



図—3.4 サンプリングエフォートの考え方の選択の流れ。個体ベースの考え方を適用できる個体数等の情報が付加されている場合の流れ。



図—4.1 松永湾における小型無脊椎動物群集のサンプリング。小型無脊椎動物群集は、面積が約 0.15 m² のサンプラーを用いて、潮下帯 (Subtidal zone)、干潟 (Intertidal flat)、アマモ場 (Eelgrass bed)、港湾構造物壁面 (Breakwater wall) から採取された。中央の図は松永湾を示し、等深線は 0、5、10 m を示している。

能な考え方を整理し、2つの考え方が選択可能であった場合、サンプル間の異質性を見せ方から適した考え方を検討することとなる(図—3.4)。

4. 港湾の小型無脊椎動物群集の多様性指数

4.1 はじめに

本章では、港湾の小型無脊椎動物群集の現実データを対象として、まず、個体ベースの多様性指数に関して、信頼性の高い観測結果を得るのためのサンプリングエフォートを検討する。次に、種数に着目し、前章で検討したサンプリングエフォートの考え方の違いによる異質性見え方の違いを検証する。

4.2 方法

(1) 現地データ

港湾の小型無脊椎動物群集の現実データについては、松永湾で調査された5つの群集データを用いた。

松永湾は瀬戸内海に位置する内湾であり、港湾構造物に囲まれた国内有数の木材港がある(図—4.1)。湾内には泥質の干潟があり、不安定ではあるがアマモ場も存在する。夏季(2016年9月)および冬季(2017年1月)に潮下帯(Subtidal zone)、干潟(Intertidal flat)、アマモ場の底生の小型無脊椎動物(Eelgrass bed, sediment)、アマモ場の葉上小型無脊椎動物(Eelgrass bed, leaf)、垂直構造である防波堤(港湾構造物: Breakwater wall)の壁面に付着する小型無脊椎動物の異なる5つの群集を対象として、各群集から5つのサンプルを採取した。

潮下帯と干潟においては、船上からスミスマッキンタイヤ型採泥器(採泥面積: 22.5 cm × 22.5 cm)を用いて底泥と共に底生小型無脊椎動物を採取した。アマモ場においてはSCUBAによって底生と葉上の小型無脊椎動物を採取した。この採取においては、まず、口径が45 cm(口面積: 約0.15 m²)のメッシュバッグ(目合い: 0.5 mm, 長さ: 100 cm)を用いて草体を刈り取って、アマモ葉上小型無脊椎動物を採取した。その後、同じ場所でハンドマッキン(スミスマッキンタイヤ型採泥器のバケット部; 採泥面積: 22.5 cm × 22.5 cm)を用いて底泥と共にアマモ場の底生小型無脊椎動物を採取した。これらの群集における5つのサンプルは、それぞれの代表性を保持するために十分な距離(数メートル~十数メートル)をとって採取した。

港湾構造物上の付着小型無脊椎動物は、水深約2 mの地点においてSCUBAによって採取した。サンプリングには、コドラート(面積: 22.5 cm × 22.5 cm)およびメッシュバッグを用いた。採取対象には固着生物が多く含まれていたため、剥ぎ落として採取するためにスクレイパーを用いた。海底付

近から0.5 m間隔で1層ずつの採取地点を設けて、計5つのサンプルを採取した。最上層は大潮の干潮時に干出し、それ以外の層は潮下帯に位置する。

アマモ葉上小型無脊椎動物の採取に用いたメッシュバッグの口面積に揃えるため、潮下帯、干潟、アマモ場の底生、港湾構造物上の付着小型無脊椎動物のサンプルは、3回採取した試料を1つのサンプルとして統合することでサンプルサイズ(面積: 約0.15 m²)を同等に揃えた。港湾構造物の付着小型無脊椎動物群集は、各層で水平方向に3回採取したものを1つのサンプルとした。

すべてのサンプルは、1 mmメッシュの篩にかけた後に10%ホルマリンに保存し、実験室に持ち帰った。保存された生物については、専門の技術者により可能な限りのレベルまで同定および個体数の計数を行った。また、同定された底生生物の分類についてはWorld Register of Marine Species (WoRMS)³¹⁾によって照会した。

(2) 解析

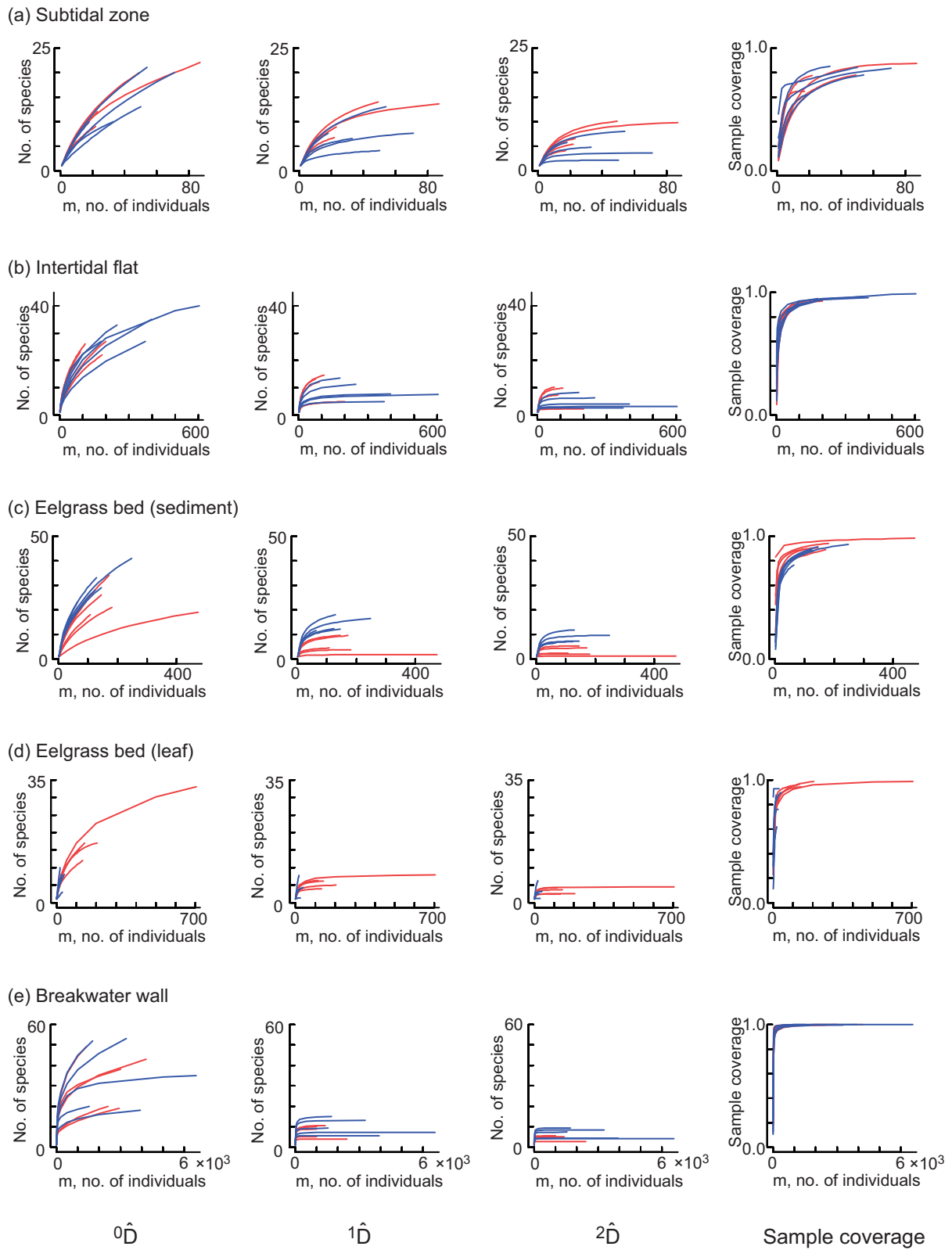
観測による個体ベースの多様性指数の信頼性と群集内のサンプル間における種構成の異質性の把握に着目し、現地データを解析した。

解析では、まず、Chao et al. (2014)¹⁷⁾によってまとめられた希薄化による推定手法を用い、個体ベースのサンプリングエフォートに対する種数(⁰D)、有効種数(¹D, ²D)および被サンプル率の曲線を描いた。観測から算出されるこれら多様性指数の信頼性については、観測結果周辺の希薄化曲線の形状から多様性指数の曲線が飽和状態にあるかどうか確認し、かつ、観測結果(^q $\hat{D}(n)$)と外挿による推定結果(^q $\hat{D}(2n)$)を比較することで評価した。

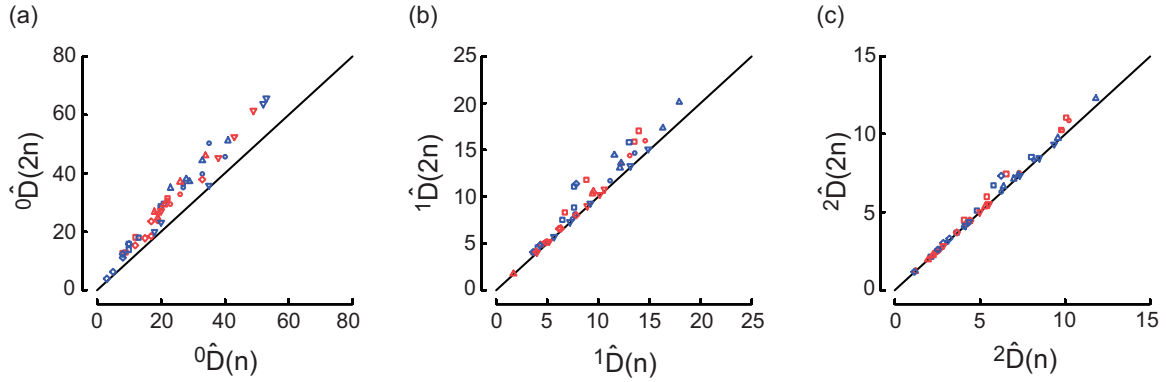
群集内におけるサンプル間の種構成の異質性の把握については、第2章と第3章で整理した関係に着目した。まず、視覚的な利便性を確認するため、サンプルベースの種数曲線から異質性を評価し(図—3.2参照)、さらに個体ベースの種数曲線との見え方の違いを比較した。個体ベースについては5つのサンプルを統合したデータを対象として解析した。それぞれの種数曲線については、Chao et al. (2014)¹⁷⁾による希薄化と外挿の手法に基づいて推定した。外挿では個体ベースでは $< 2n$ 、サンプルベースでは $< 2T$ (すなわち9サンプル)の範囲について推定した。

さらに、本研究では、式(18)と式(19)を用い、個体ベースの考え方に基づいた希少種と優占種のサンプル間の異質性の把握も試みた。また、それぞれの群集の中で f_1 および Q_1 と f_2 および Q_2 を比較し、種の偏在性(表—3.1)を確かめた。これらから推定される未出現種の数も比較した。

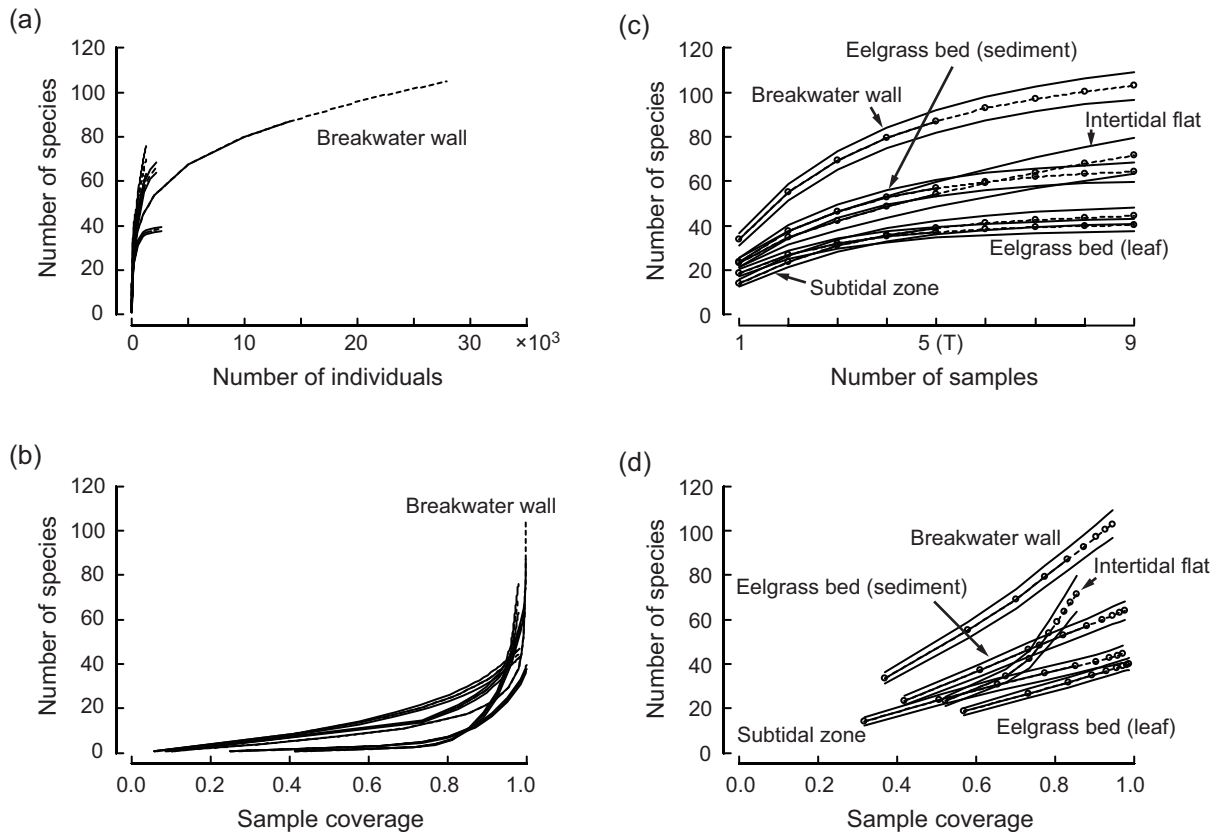
解析においては種を対象とし、種の特定に至らなかったものについても1種として計数した。



図—4.2 個体ベースによる多様性指数と被サンプル率の希薄化曲線。それぞれの群集においてサンプルサイズ約 0.15 m² のサンプラーで得られた観測結果に基づき、希薄化曲線が描かれている。赤色と青色は、それぞれ夏季（2016年9月）と冬季（2017年1月）における調査結果である。



図—4.3 個体ベースに基づく多様性指数の観測結果 (n) と外挿による推定結果の比較 ($2n$)。直線は1対1の関係を示している。赤色と青色は、それぞれ夏季(2016年9月)と冬季(2017年1月)における調査結果である。



図—4.4 個体ベースとサンプルベースの種数曲線の比較(夏季)。個体ベースの(a)サンプリングエフォートと(b)被サンプル率に対する種数とサンプルベースの(c)サンプリングエフォートと(d)被サンプル率に対する種数を示している。種数曲線についてはそれぞれの群集を示し、実線は希薄化、点線は外挿による曲線を示している。港湾構造物における個体ベースの種数曲線の推定幅については計算負荷が高いことから計算していない。

4.3 結果と考察

(1) 観測による個体ベースの多様性指数の信頼性

サンプリング個体数に対する種数曲線 (0D) は、どの群集においても観測結果まで増加傾向にあった (図—4.2). 被サンプル率について見ると、港湾構造物では少ないサンプリング個体数で 1.0 に到達しており (図—4.2e), 優占種が群集を占めていることが理解できる. 対照的に、潮下帯の被サンプル率は緩やかに増加し、観測された個体数でも 0.8 程度にまでしか到達しておらず (図—4.2a), 他の群集と比べて優占種の割合が低いものと判断される.

有効種数のうち 2D については、潮下帯や冬季のアマモ葉上の群集を除き、サンプリング個体数に対して飽和し、観測結果と外挿による推定結果の比較においてもやはり 2D の観測結果は、推定結果とほぼ 1 対 1 の関係にあった (図—4.3c). すなわち、 2D については、本研究で採用したサンプルサイズ (面積: 約 0.15 m²) による観測で十分な精度が得られたものと判断できる. 群集の被サンプル率が 1.0 近く到達していることから、観測で優占種のサンプリングが十分に行えた結果であると考えられる. 一般的に、河口や潮間帯のような環境変動が大きい環境や空間構造の均一性が高い環境では

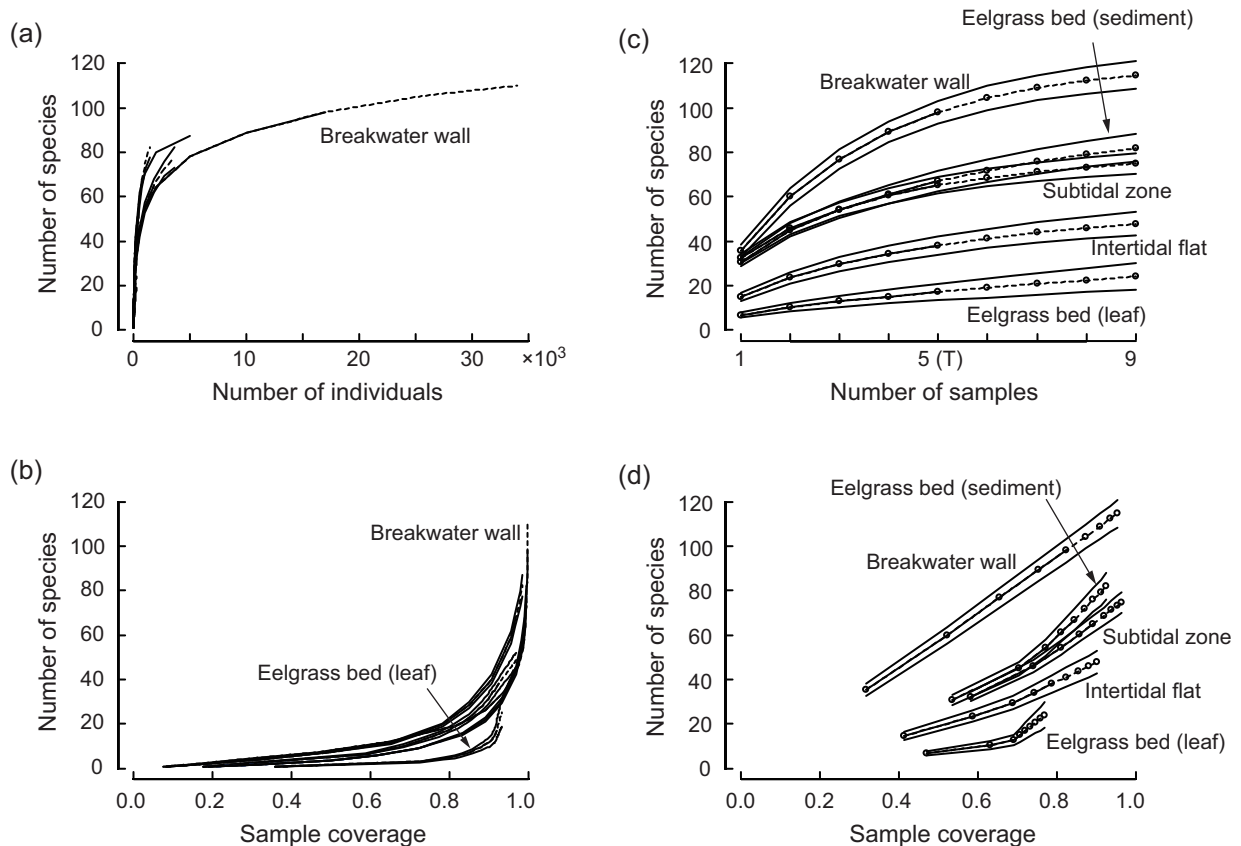
優占種が多くなる傾向にあり、このような場所でも有効種数を目的とした調査を行う場合、サンプルサイズは相対的に小さくできる可能性がある.

種数 (0D) と 1D は、外挿による推定結果の方が観測結果よりも大きく (図—4.3), 観測結果で十分な精度を得られているかどうかの判断は、評価対象によって求められる精度に依存する.

(2) サンプル間の異質性の把握

群集内のサンプル間の異質性に関して、サンプルベースのサンプリングエフォートに対する種数曲線から視覚的に読み解くことができる (図—4.4 および図—4.5). 例えば、冬季において、潮下帯、アマモ場底生、港湾構造物の間では平均種数 ($t=1$) に大きな差は見られないものの、サンプル数が増えるに従って港湾構造物の種数が多くなっている (図—4.5c). これは、港湾構造物における種の空間分布の異質性によるものである (3.2 (2)).

本研究で提示した個体ベースに基づいた異質性評価の指数については、希少種ではどの群集においても 1.0 よりも高い (表—4.1). しかし、優占種の指数は、夏季と冬季の両方で港湾構造物の群集において他の群集のものよりも高い



図—4.5 個体ベースとサンプルベースの種数曲線の比較 (冬季). 説明については図—4.4 を参照.

表—4.1 個体ベースの有効種数を用いた希少種の異質性の評価. R_{rare} が 2.0 を超えたもの (異質性が高いと判断されるもの) は太字で示している.

| | Subtidal zone (sediment) | Intertidal flat (sediment) | Eelgrass bed (sediment) | Eelgrass bed (leaf) | Breakwater (wall) |
|--|-----------------------------|-------------------------------|----------------------------|------------------------|----------------------|
| Summer | | | | | |
| $\overline{{}^0\hat{D}(n)} - {}^1\hat{D}(n)$ | 4.5 ± 2.7 | 13.5 ± 3.9 | 17.8 ± 2.7 | 12.9 ± 0.9 | 26.0 ± 10.8 |
| ${}^0\hat{D}' - {}^1\hat{D}'$ | 15.3 | 36.3 | 51.6 | 29.4 | 68.9 |
| R_{rare} | 3.4 | 2.7 | 2.9 | 2.3 | 2.6 |
| Winter | | | | | |
| $\overline{{}^0\hat{D}(n)} - {}^1\hat{D}(n)$ | 7.0 ± 4.1 | 23.4 ± 7.1 | 16.8 ± 4.9 | 2.6 ± 1.3 | 25.6 ± 13.6 |
| ${}^0\hat{D}' - {}^1\hat{D}'$ | 25.5 | 53.1 | 46.0 | 12.2 | 76.2 |
| R_{rare} | 3.6 | 2.3 | 2.7 | 4.6 | 3.0 |

表—4.2 個体ベースの有効種数を用いた優占種の異質性の評価. $R_{dominant}$ が 2.0 を超えたもの (異質性が高いと判断されるもの) は太字で示している.

| | Subtidal zone (sediment) | Intertidal flat (sediment) | Eelgrass bed (sediment) | Eelgrass bed (leaf) | Breakwater (wall) |
|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------|----------------------------|------------------------|----------------------|
| Summer | | | | | |
| $\overline{{}^2\hat{D}(n)}$ | 7.2 ± 2.7 | 6.4 ± 3.9 | 3.0 ± 2.7 | 3.5 ± 0.9 | 4.6 ± 1.1 |
| ${}^2\hat{D}'$ | 16.2 | 9.8 | 2.4 | 4.0 | 11.8 |
| $R_{dominant}$ | 2.3 | 1.5 | 0.8 | 1.2 | 2.5 |
| Winter | | | | | |
| $\overline{{}^2\hat{D}(n)}$ | 4.9 ± 2.2 | 4.8 ± 2.3 | 8.4 ± 2.3 | 3.2 ± 1.9 | 6.7 ± 2.4 |
| ${}^2\hat{D}'$ | 5.6 | 5.3 | 11.9 | 2.8 | 13.5 |
| $R_{dominant}$ | 1.1 | 1.1 | 1.4 | 0.9 | 2.0 |

表—4.3 種の偏在性の比較. f_k と Q_k (ただし, $k = 1, 2$) が同じもしくは同等であれば, その群集の種は空間的に均質に分布し未出現種の数 (f_0 と Q_0) も同等に推定されるが, Q_k が f_k ($k = 1, 2$) に対して極端に大きい場合, その群集では種の偏在性が強いと判断される. また, 未出現種の数も大きく異なる.

| | Subtidal zone (sediment) | | | Intertidal flat (sediment) | | | Eelgrass bed (sediment) | | | Eelgrass bed (leaf) | | | Breakwater (wall) | | |
|-------------------------|-----------------------------|-------|-------|-------------------------------|-------|-------|----------------------------|-------|-------|------------------------|-------|-------|----------------------|-------|-------|
| | $k=1$ | $k=2$ | $k=0$ | $k=1$ | $k=2$ | $k=0$ | $k=1$ | $k=2$ | $k=0$ | $k=1$ | $k=2$ | $k=0$ | $k=1$ | $k=2$ | $k=0$ |
| Summer | | | | | | | | | | | | | | | |
| Individual-based, f_k | 11 | 7 | 9 | 21 | 5 | 45 | 17 | 13 | 12 | 3 | 4 | 2 | 22 | 5 | 49 |
| Sample-based, Q_k | 16 | 17 | 7 | 28 | 6 | 53 | 21 | 21 | 9 | 10 | 11 | 4 | 38 | 25 | 24 |
| Winter | | | | | | | | | | | | | | | |
| Individual-based, f_k | 17 | 8 | 19 | 18 | 7 | 24 | 23 | 10 | 27 | 10 | 1 | 50 | 18 | 8 | 21 |
| Sample-based, Q_k | 19 | 8 | 19 | 23 | 15 | 15 | 29 | 12 | 29 | 10 | 1 | 40 | 44 | 35 | 23 |

(表—4.2). これらの指数が 1.0 よりも大きな値を取れば、種の空間分布が不均質であると判断され、港湾構造物においては、希少種と優占種の両方がサンプル間で異質に分布している可能性がある。サンプル数の増加に伴った種数の増加(図—4.4 および図—4.5)は、このことを反映していると考えられる。

被サンプル率に対する種数は、個体ベースでは群集間の違いが読み取りにくいものの(図—4.4b および図—4.5b)、サンプルベースでは群集間の違いが明確に現れている(図—4.4d および図—4.5d)。この比較から、港湾構造物の群集の種数は、夏季と冬季のどちらの季節においても他の群集に対して多く、逆に、アマモ葉上の群集の種数は少ない。なお、夏季の潮下帯の 1 つ目のサンプルの被サンプル率の低さは $t = 1$ における種数勾配の高さを反映しており(表—4.2)、これは優占種のサンプル間の異質性によるものである。

被サンプル率に対する種数から、夏季の潮間帯と冬季のアマモ葉上において、高い被サンプル率で種数が急激に増加していることが読み取れる(図—4.4d)。これは、未出現種の推定数が多いこと由来しており、希少種の多さによるものである(表—4.3)。ただし、それらの希少種の数はいずれも個体ベースの希少種と大きな差はないことから、空間的な偏在によるものではないものと判断できる。

一方、港湾構造物については、個体ベースの希少種に対してサンプルベースの希少種が 2 倍程度多く、種が局所的に偏在している(表—4.3)。港湾構造物のような垂直構造物では、一般的に水位に対応した帯状構造を形成し、偏在性の結果もこの帯状構造に起因したものである。

4.4 まとめ

本章では、港湾における小型無脊椎動物の現実データを対象として、まず、個体ベースの多様性指数は $22.5 \text{ cm} \times 22.5 \text{ cm}$ のコドラートによる 3 回の採取で得られたサンプルもしくは同等の底面積のサンプルで 2D (シンプソン指数) を精度よく観測できることを示した。次に、サンプル間の異質性の把握においては、個体ベースに基づいた種数曲線ではそれを把握することは困難であるのに対して、サンプルベースを用いた種数曲線では異質性の把握が視覚的に容易であることを示した。また、個体ベースに基づいた多様性指数を工夫することで、サンプル間の異質性を把握できる可能性も示した。

5. 港湾の小型無脊椎動物の多様性評価に係る指針

5.1 サンプルングエフォートの選択

本研究では、2つのサンプルングエフォートの考え方の違いによって有効種数(種数以外の多様性指数)の性質が異なる

ことを示した(3.3)。このことは、評価の目的に応じたサンプルングエフォートの使い分けの重要性を意味している。生物多様性はその解釈自体が多様であることから³²⁾、評価目的をあらかじめ明確にしておかなければ、サンプルングエフォートの考え方および評価する指数の選択を誤る可能性がある。以下では、港湾の実務の中で直面することが想定される評価対象を抽出し、本研究で得られた成果を考慮して、サンプルングエフォートの選択の要点を整理する。

保全する場の検討においては、種の多様性の空間的異質性が鍵となる^{2),8),9),11)}。サンプルベースの考え方に基づけば、サンプル間の種数の異質性を視覚的に評価できることから、この場合はサンプルベースの考え方の方に優位性がある。ただし、本研究では、個体ベースでも異質性を評価できることを示しており(第 4 章)、2つの考え方を併用することで種の多様性の空間的異質性の構造を詳細に検討できる可能性がある。なお、種数の定量的な推定は、希少種が多く存在する群集ほど難しくなる。このことから、評価目的が、種数の順位付けなのか定量比較なのか明確に定め、外挿による推定手法の適用範囲を把握した上で調査計画を立てる必要がある。

事業の実施による種の多様性の劣化や回復等の時間的変動の評価が求められる場合、種数よりも群集の機能を支配すると考えられる優占種の抽出が重要となる³³⁾。有効種数(優占種に重みを置いた多様性指数)は、優占種の抽出に応用できる。この場合、個体数等の量に基づいた優占種を抽出したいのであれば個体ベースの考え方に基づいた有効種数を把握する必要がある。

サンプルベースの考え方に基づけばサンプル間で優占する種の抽出が可能となる。近年注目されている環境 DNA による化学分析を通じた生物相の把握においては、その分析結果の信頼性の把握が重要であり³⁴⁾、サンプルベースの有効種数は、その分析の信頼性の評価手法として応用できる可能性がある。

過去のデータセットを解析する必要に迫られた場合、データセットの性質は既に決まっていることから、それぞれの考え方の解析上の制約から、自動的に選択できるサンプルングエフォートが決まる場合もある。選択できるサンプルングエフォートの考え方と評価対象は直結することから、過去のデータセットを解析する場合は、その評価対象の選択にも制約が生まれる。

5.2 調査計画の立て方

評価対象を明確に定めることができれば、それに応じたサンプルングエフォートの考え方を選択することになる。これから調査を実施する場合、分類精度を事前に把握し(付録 B)、評価目的に適したサンプルングエフォートを事前に検討した上

で調査計画を立案することで、精度の高い多様性指数の推定が可能となる。精度の高い多様性指数の推定のための注意点を以下に示す。

個体ベースの多様性指数を用いた評価を行う場合、その観測と推定の精度を考慮して、サンプルサイズを決定する必要がある。本研究では、22.5 cm × 22.5 cm のコドラートによる3回の採取により、シンブソン指数の逆数 (2D) を精度よく観測できる群集が多くあることを示した (第4章)。個体ベースの有効種数に重視して多様性指数を算出することを目的としてサンプルサイズを決定する場合、この結果を参考とすることができる。

サンプルベースの考え方に基づいた解析のために調査計画を立てる場合、可能な限り、異なるサンプルサイズが混在しないよう努める必要がある。基質によっては同じ手法でサンプリングできないこともあるが、その場合においても、出現確率の推定に影響が出ないと考えられるサンプリング手法を採用することを考えなければならない。

サンプルベースのみの考え方に基づく場合、調査時のコスト低減等の明確な理由の下で個体数データを取得しないことも戦略として考えられる。しかし、個体数の情報が付加されたデータは個体ベースとサンプルベースの両方の考え方で応用可能であり自由度が高いことから (3.4 (2))、明確な理由がない限り、自由度の高さを考慮して個体数データは取得することが望ましい。

6. あとがき

6.1 本研究のまとめ

本研究では、個体ベースとサンプルベースの2つのサンプリングエフォートに関する特徴を比較した結果、それぞれの考えから算出される有効種数は、異なる性質を有していることが明らかとなった。また、それぞれの考え方は、考え方と解析技術上の利点と欠点を有し、サンプリングエフォートの選択の必要が生じた場合、まず、技術上の欠点に由来する制約から検討し、どちらの考え方も選択可能な場合、評価目的とサンプル間の異質性を見せ方を考慮して、サンプリングエフォートを定める必要がある。

また、本研究では、個体ベースの考え方に基づいた有効種数を精度よく推定するためには、優占種を十分に採取することが重要であること、港湾の小型無脊椎動物群集のシンブソン指数の逆数 (2D) は、22.5 cm × 22.5 cm のコドラートによる3回の採取で精度よく観測できることを示した。

6.2 今後の課題

港湾事業における生物多様性の評価は、我が国の生物多様性国家戦略²⁾や持続可能な開発目標 (Sustainable

Development Goals : SDGs)³⁵⁾ への社会的な貢献を目的とした環境への配慮だけでなく、生物の生息場を構築することを考慮に入れた生物共生型港湾構造物³⁶⁾の効果を把握する上でも、今後の重要な課題となる。小型無脊椎動物の過去のデータの解析や新たなモニタリングの計画立案、もしくは、環境DNAのような新たな技術を用いた生物相把握のための調査手法の開発において、本研究で示したサンプリングエフォートの考え方の整理が活かされ、科学的な知見が積み重ねられていくことが期待される。

(2019年8月9日受付)

謝辞：本研究は、国土交通省中国地方整備局広島港湾空港技術調査事務所からの受託研究 (平成27年度から平成29年度まで) の一部として実施した。本受託研究の関係者には多大なる支援を頂いた。現地調査に関しては、松永湾の共同漁業権を有する漁業協同組合のみなさまに本研究の重要性をご理解いただいた。また、現地調査の実施にあたっては、復建調査設計の三戸勇吾氏にご尽力いただいた。本論文を査読していただいた宮井真一郎特別研究主幹から有益なコメントを頂いた。最後に、本研究は、オーストラリア連邦科学産業研究機構の Chariton AA 氏 (現マッコーリー大学) との議論を通じて着想したことをここに記す。みなさまに対して、ここに感謝の意を表す。

参考文献

- 1) 宮下直, 井鷲裕司, 千葉聡: 生物多様性と生態学—遺伝子・種・生態系—, 朝倉書店, 176p, 2012.
- 2) 環境省: 生物多様性国家戦略2012-2020—豊かな自然共生社会の実現に向けたロードマップ—, 平成24年9月. URL <http://www.env.go.jp/press/files/jp/20763.pdf>
- 3) Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJS, Hector A, Cardinale BJ, Duffy JE: Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications* 6: 6936, 2015.
- 4) Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thébault E, Loreau M: The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecol Lett* 10: 522–538, 2007.
- 5) Duffy JE: Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 311: 233–250, 2006.
- 6) Duffy JE, Macdonald KS, Rhode JM, Parker JD: Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology* 82: 2417–2434, 2001.
- 7) Duffy JE, Richardson JP, France KE: Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecol Lett* 8: 301–309, 2005.
- 8) 独立行政法人国立環境研究所: 生物多様性の減少機構の解明と保全プロジェクト (最終報告), SR-72-2006,

- 2006.
- 9) Colwell RK, Coddington JA: Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B: Biological sciences* 345: 101–118, 1994.
 - 10) Hewitt JE, Thrush SF, Halliday J, Duffy C: The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86:1619–1626, 2005.
 - 11) 吉原佑：草原における生態系機能，生物多様性，空間的異質性，攪乱の関係を俯瞰する，*日本生態学会誌*，第 69 巻：1–7，2019.
 - 12) 森下正明：種多様性指数値に対するサンプルの大きさの影響，*日本生態学会誌*，第 46 巻，269–289，1996.
 - 13) Ricotta C, Pavoine S, Bacaro G, Acosta ATR: Functional rarefaction for species abundance data. *Methods Ecol Evol* 3: 519–525, 2012.
 - 14) Hill MO: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427–432, 1973.
 - 15) Hillebrand H, Blasius B, Borer ET, Chase JM, Downing JA, Eriksson BK, Filstrup CT, Harpole WS, Hodapp D, Larsen S, Lewandowska AM, Seabloom EW, Van de Waal DB, Ryabov AB: Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *J Appl Ecol* 55: 169–184, 2018.
 - 16) Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT: Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J Plant Ecol* 5: 3–21, 2012.
 - 17) Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM: Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84: 45–67, 2014.
 - 18) Gotelli NJ, Colwell RK: Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* 4: 379–391, 2001.
 - 19) 細川真也：群集の補完性の解析手法の開発と既存の底生生物データへの適用，*港湾空港技術研究所資料*，No.1330，pp25，2016。URL https://www.pari.go.jp/report_search/detail.php?id=20170417154841
 - 20) Chao A, Jost L: Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533–2547, 2012.
 - 21) 三戸勇吾，細川真也，菅野孝則，井上徹教，池田高則，箕作幸治：松永湾における底生生物の種の豊富さと相補性の評価，*土木学会論文集 B2 (海岸工学)*，第 73 巻，第 2 号：ppI_1351-I_1356，2017.
 - 22) McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He F, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP: Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett* 10: 995–1015, 2007.
 - 23) Ulrich W, Ollik M, Ugland KI: A meta-analysis of species-abundance distributions. *Oikos* 119:1149–1155, 2010.
 - 24) 入江治行，時田恵一郎，羽原浩史：ベントスの種個体数分布と種数面積関係，*数理解析研究所講究録*，第 1432 巻，116–120，2005.
 - 25) Good IJ: The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40: 237–264, 1953.
 - 26) Harris B: Determining bounds on integrals with applications to cataloging problems. *The Annals of Mathematical Statistics* 30: 521–548, 1959.
 - 27) Chao A: Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265–270, 1984.
 - 28) Chao A: Estimating the population size for capture - Recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783–791, 1987.
 - 29) Chao A: Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics* 45: 427–438, 1989.
 - 30) Chao A, Colwell RK, Lin CW, Gotelli NJ: Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology* 90: 1125–1133, 2009.
 - 31) World Register of Marine Species. URL <http://www.marinespecies.org/>
 - 32) 森章：生物多様性の多様性，共立出版，209p，2018.
 - 33) Piló D, Ben-Hamadou R, Pereira F, Carriço A, Pereira P, Corzo A, Gaspar MB, Carvalho S: How functional traits of estuarine macrobenthic assemblages respond to metal contamination? *Ecological Indicators* 71: 645–659, 2016.
 - 34) Cantera I, Cilleros K, Valentini A, Cerdan A, Dejean T, Iribar A, Taberlet P, Vigouroux R, Brosse S: Optimizing environmental DNA sampling effort for fish inventories in tropical streams and rivers. *Scientific Reports* 9, 3085, 2019.
 - 35) Sustainable Development Goals. URL. <https://sustainabledevelopment.un.org/>
 - 36) 公益社団法人日本港湾協会：港湾の施設の技術上の基準・同解説，国土交通省港湾局監修，2018.

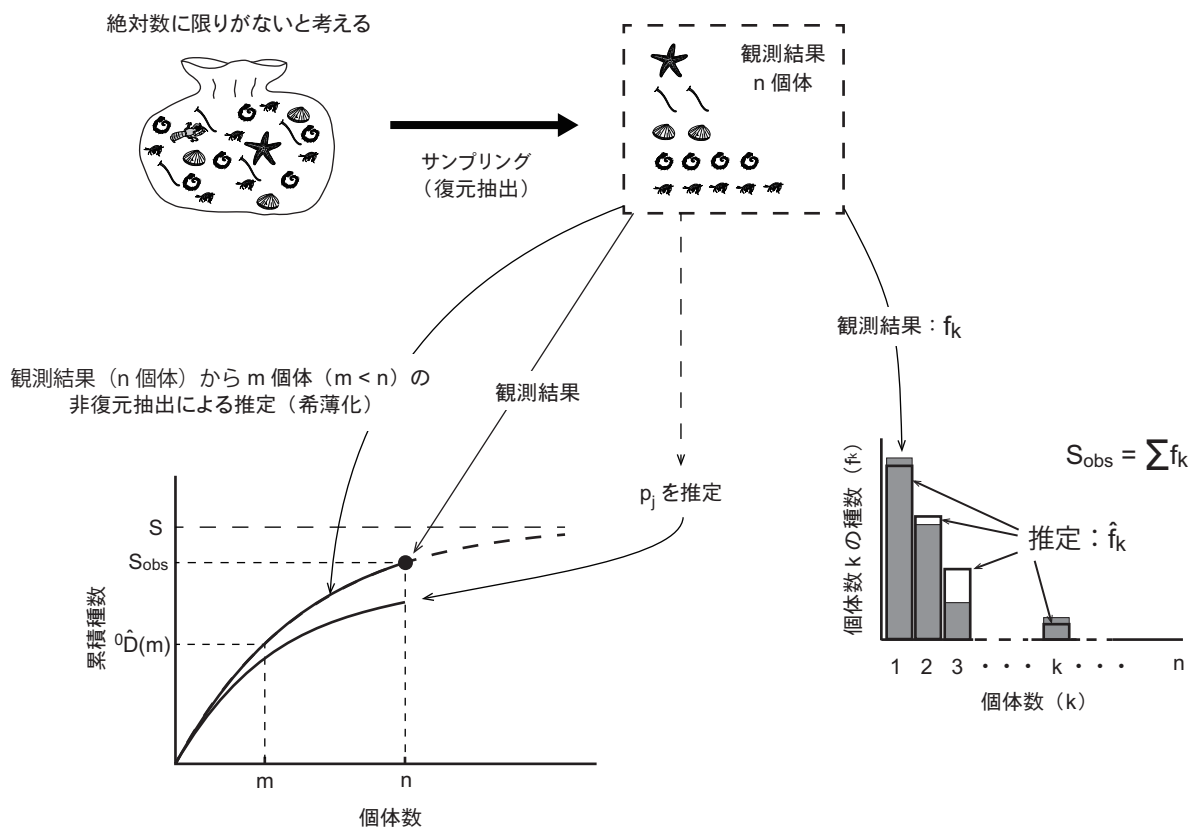
付録 A 種数の希薄化と種個体数分布の推定

個体ベースとサンプルベースのいずれのサンプリングエフォートの考え方においても、群集からのサンプリングは復元抽出として仮定されている。港湾の小型無脊椎動物群集は、無数の個体によって構成すると考えられることから、妥当な仮定である。また、復元抽出では、各種の出現確率がサンプリングの影響を受けないことから、その出現確率の推定のし易さにメリットがある。

しかし、観測結果から内挿により種数曲線を推定する場合、観測結果からの非復元抽出の考え方が採用される (Smith & Grassle (1977)¹⁾) :

$${}^0\hat{D}(m) = S_{\text{obs}} - \sum_{X_i \geq 1} \frac{\binom{n - X_i}{m}}{\binom{n}{m}} \quad (\text{A.1})$$

この推定手法は希薄化と呼ばれ、復元抽出の考え方と矛盾しているように見える。しかし、復元抽出の考え方に基づいて、観測結果から各種の出現確率を推定すると観測結果を過少推定してしまう (図—A.1)。これに対し、希薄化ではサンプリングエフォートを減らす方向へ観測結果から種数が減少する過程を推定できる。



図—A.1 観測結果に基づいた種数の希薄化と種個体数分布の推定手法のイメージ。個体ベースのサンプリングエフォートを例とした場合。

種個体数分布の推定については、Chao et al. (2014)²⁾ は下式を導いている :

$$\hat{f}_k(m) = \sum_{j \geq k} \frac{\binom{j}{k} \binom{n-j}{m-k}}{\binom{n}{m}} f_j \quad (\text{A.2})$$

観測された種個体数分布は確率的に得られる期待値に対してゆらぎを含んだ結果であることから、真の分布の推定が必要となる³⁾。この推定は、種数の推定には影響しないが、その他の多様性指数の推定において重要となる²⁾。

参考文献

- 1) Smith W, Grassle F: Sampling properties of a family of diversity measures. *Biometrics* 33: 283–292, 1977.
- 2) Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM: Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84: 45–67, 2014.
- 3) Good IJ: The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40: 237–264, 1953.

付録 B データの記録方法に関する注意点

(1) 個体数の記録方法

過去の群集データを分析すると、単位面積当たりの個体数しか記録されていないことが多い。この記録方法では情報が失われること（サンプル面積と生の計数データの2つが密度データの1つに集約されてしまうこと）によるいくつかの弊害がある。1つ目の弊害は、サンプルサイズが分からないことから、サンプルベースに基づいた解析に供することが可能なデータか判断できなくなることである。この理由については既に示した。2つ目の弊害は解析自由度の低下であり、得られデータの情報量を保持されていなければ、将来に再解析の必要が生じた際の解析手法に制約が生まれてしまう¹⁾。以上のことから、得られた生のデータの記録を心がけることが重要である。

(2) 分類精度

分類精度に関する注意点があり、その内容は2つある。1つ目の注意点は記載の一貫性である。例えば、過去の群集データを分析すると同定者によって同じ種であっても異なった記載がされる場合がある。この問題を避けるためには、WoRMS²⁾のような世界的なコミュニティによる分類に従うか、同定者の記載に併記する方法が挙げられる。

もう1つの注意点は、精度に関する課題であり、同定できる分類レベルのことである。これは、同定者の能力に強く依存することから、同定者の能力向上に依存せざるを得ない。群集データを取り扱う技術者はこの点を十分に考慮して解析に取り組む必要がある。

参考文献

- 1) 久保拓弥：データ解析のための統計モデリング入門—一般化線形モデル・階層ベイズモデル・MCMC—, 岩波書店, 2012.
- 2) World Register of Marine Species. URL <http://www.marinespecies.org/>

港湾空港技術研究所資料 No.1361

2019. 11

編集兼発行人 国立研究開発法人海上・港湾・航空技術研究所

発行所 港湾空港技術研究所
横須賀市長瀬3丁目1番1号
TEL. 046(844)5040 URL. <http://www.pari.go.jp/>

印刷所 株式会社シーケン

Copyright © (2019) by MPAT

All rights reserved. No part of this book must be reproduced by any means without the written permission of the President of MPAT

この資料は、海上・港湾・航空技術研究所理事長の承認を得て刊行したものである。したがって、本報告書の全部または一部の転載、複写は海上・港湾・航空技術研究所理事長の文書による承認を得ずしてこれを行ってはならない。



古紙配合率70%再生紙を使用しています