

新座標づけ法による一次元群集構造の解析例*

—ノースカロライナ州の大陸棚上における深度に沿った
帯状分布構造を有するマクロベントス群集の解析—

品川 汐夫

An Application of the New Strategy to Faunal Data of One-dimensional Structure

— Analysis on Published Faunal Data of Macrobenthos having
Zonation across the Continental Shelf of North Carolina —

Sekio Shinagawa

Abstract

Shinagawa has proposed a new strategy using both the new ordination method and fuzzy cluster analysis, and shown that the new ordination is less affected by noises and gives suitable results for the subsequent cluster analysis. Though theoretical advantages of the new method have been clarified, some disadvantages such as large 'arch effect' caused by one-dimensional structure of the faunal data have also been indicated. In the present paper, published faunal data of macrobenthos having one-dimensional structure across the continental shelf of North Carolina is subjected to numerical analyses using the new strategy, correspondence analysis, and the other cluster methods. Though the configuration yielded by the new ordination method is not always suitable for the presentation of one-dimensional structure of the fauna, the groups of sites and species displayed in the ordination space have less error classifications than those yielded by correspondence analysis. As a result, the new ordination method gives more precise information about the fauna than correspondence analysis. It is also shown that the fuzzy cluster analysis based on the new ordination is capable of representing continuous changes of the fauna more precisely and very effectively.

* 本論文は、1998年12月、長崎大学に提出した学位請求論文（学術博士）の一部を要約したものである。

1. 緒言

筆者は先に、品川¹⁾の提案した新座標づけ法が、対応分析法 (CA) や主座標解析法 (PCO)²⁾ よりはノイズの影響を受け難くクラスター解析に適した結果を与えることから、採集個体数の少ない種が多く、かつ不規則な変動が大きいマクロベントスのようなデータの解析に対しては効果的であることを、数値実験³⁾ および実際の群集データへの適用例^{4)~6)} によって示すとともに、その理論的根拠を明かにした。⁷⁾ 同時に、一次元的構造 (唯一の環境傾度に沿った带状分布) が連続するデータにおいては、座標づけ結果の解釈に注意を要する問題点もあることを指摘した。⁷⁾

一方、Day *et al.*⁸⁾ は、ノースカロライナ州大陸棚上の深度に沿った一次元的構造を有する 10 地点のマクロベントス群集の個体数データを用い、群平均法によるデンドログラムを作成して数理的方法の比較を行っている。そこで、ここでは原著で公表されている同じデータを用いて、対応分析法 (CA) と新座標づけ法による座標づけと座標づけ結果のファジイクラスター解析を行い、Day *et al.*⁸⁾ の解析結果や Kobayashi⁹⁾ が提案している方法、およびその他の類似度、相違度を用いたデンドログラムによる解析結果等と比較した。

2. 材料と方法

2.1 調査地点と採集方法

調査地点と採集の方法については、Day *et al.*⁸⁾ が詳細に述べている。それによると、ノースカロライナ州の開放性砂浜の地点から等深線に垂直な定線が沖合い 40 マイル、水深 200 m の地点まで設定され、定線上に 10 の採集地点が設けられた。これらの地点の設定に際しては、水深による一次元的な環境傾度が表されるように、局所的な底質の変化を避けること等が配慮された。各地点の水深は、つぎの通りである。

地点	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
水深 (m)	0	2.5	5	10	20	40	80	120	160	200

地点 6 ~ 7 が大陸棚の外縁となっており、地点 5 ~ 6 の間は緩やかな勾配で大陸棚が形成され、地点 8 ~ 10 は急勾配で大陸棚斜面へと続いている。

採集は、1965 年の 4、7、9、11 月、および 1966 年の 1 月の計 5 回、Duke 大学の海洋実験所により行われ、それぞれについて 1 地点につき 5 箇所、各箇所について 2 回のサンプリングが行われた。しかし、地点 1 のほかは季節的な群集の変化がみられなかったことから、解析は 5 回の調査を合計したデータについて行われた。これらの詳細については原著に譲る。

2.2 Day *et al.*⁸⁾ による解析方法比較の概要

Day *et al.*⁸⁾ は、解析の目的を(1) 地点をグループ化して岸から大陸棚斜面の間の faunistic zone を見出すこと、(2) つづいて各 zone を特徴づける種を抽出することであるとしている。そこで(1)を目的とした方法を比較するための客観的基準を、a. 地点がその順序通りに配列されること、b. 隣接する地点が最も近くに配列されること、およびc. 不連続的あるいは連続的なグループ間の相違が明瞭に示されることとし、この基準に基づいて各解析方法を比較している。比較は、群集間の類似度と解析対象とするデータの選び方の各組み合わせで行われた。用いられた類似度は、Jaccard の一致係数 CC ¹⁰⁾ と Czekanowski の類似度 PS_i ¹⁰⁾ である。また、解析対象を全動物群および多毛類、端脚類、掘足類と斧足類の各動物群とし、それぞれについて希少種(出現個体数が10未満)、非希少種(同10以上)、および全種を選んだ場合について、比較を行っている。その結果、解析対象を全動物群の非希少種(167種)として PS_i を用いた場合が最も信頼できる結果であったと報告している。

CC と PS_i は次式で計算される。なお PS_i の計算では、個体数に1を加算して対数変換した値が用いられた。

$$CC = \frac{a}{a+b+c} \quad \dots (1)$$

ただし、a、2地点のどちらにも出現した種類数

b、c、いずれか一方の地点に出現し、他方には出現しなかった種類数

$$PS_i = \frac{2 \sum_{k=1}^S \min(x_{ki}, x_{kj})}{\left(\sum_{k=1}^S x_{ki} + \sum_{k=1}^S x_{kj} \right)} \quad \dots (2)$$

ただし、 $x'_{ki} = \ln(x_{ki} + 1)$, $x'_{kj} = \ln(x_{kj} + 1)$

x_{ki} , x_{kj} , それぞれ i , j 地点における第 k 種の個体数

S, 種類数; min, どちらか小さい方の意味

2.3 対応分析法 (CA) と新しい方法 (新座標づけ法) による解析

原著に公表されている非希少種の個体数データ(167種×10地点)についてCAと新座標づけ法による座標づけを行い、その結果をファジィクラスター解析して群集構造を明らかにし、それらの結果とDay *et al.*⁸⁾の結果とを比較した。また比較のために、CAと新座標づけ法の

座標づけ結果から地点間のユークリッド距離を計算し、群平均法によるデンドログラムを作成した。

2.4 その他の類似度、相違度による解析

その他の類似度、相違度として、Kimoto¹²⁾の類似度 C_k 、Horn の類似度 R_0 、¹⁰⁾ および Williams and Stephenson¹³⁾ の相違度 ED を用いて群平均法によりデンドログラムを作成し、結果を比較した。 C_k は、マクロベントスのデータのように 1 地点で 1 個体の種が多い場合、Morisita¹³⁾ の C_k では 1 を超える場合があることから、我が国のベントス群集の解析にはよく用いられている。 R_0 はシャノン関数で表される情報量に基づくもので、次式で計算される。

$$R_0 = \frac{\sum_{k=1}^S (x_{ki} + x_{kj}) \ln(x_{ki} + x_{kj}) - \sum_{k=1}^S x_{ki} \ln x_{ki} - \sum_{k=1}^S x_{kj} \ln x_{kj}}{(x_i + x_j) \ln(x_i + x_j) - x_i \ln x_i - x_j \ln x_j} \quad \dots (3)$$

ただし、 x_i 、 x_j 、それぞれ i 、 j 地点における合計個体数

ED は、分散分析と同様の考えにより、時間×種×地点のデータを解析するために提案された指数で、地点における各種の個体数の変動を、その地点における全種個体数の平均からの偏差で表し、地点 i 、 j 間の相違を、各偏差ベクトル間のユークリッド距離の二乗を用いて表すものである。

なお、個体数は PS_j と同じく対数変換した値を用いる (式 (2))。

$$ED = \frac{\sum_{k=1}^S \{(x_{ki} - x_{kj})/S - (x_{ij} - x_{ji})/S\}^2}{S-1} \quad \dots (4)$$

松宮、和田¹⁰⁾ らはこの方法を志々伎湾の底生魚類群集に適用した結果から、クラスターの動態や種の寄与などの数量的表示が可能なことなどを利点として挙げるとともに、採集効率が悪く不安定なデータの解析には不適當で、採集個体数が少ない種の選択には十分な留意が必要であることを述べている。

2.5 Kobayashi⁹⁾ の群内不均質度を用いたクラスタリング

Kobayashi⁹⁾ は、類似度を用いた群平均法によるクラスタリングの問題点として、サンプルサイズやグループサイズ (クラスターに含まれる地点数) の影響を挙げ、クラスターの形成は各地点間類似度の平均ではなく、群内の不均質度に基づくべきであると指摘している。その方法として、複数地点間類似度である Morisita¹⁵⁾ の C_k を用いることが優れていることを数値

実験によって示すとともに、 C_{jk} の問題点を、群集の α 多様性と β 多様性¹⁹⁾が区別されないことであるとして、 β 多様性の尺度である不均質比 HR を新たに提案している。ここでは、 C_{jk} と HR を用いて、群内の不均質度が最小となる地点の組み合わせによりクラスターを形成するという、小林が提案する方法でデンドログラムを作成して他の方法と比較した。 HR は、クラスター内の地点が同じ群集からのサンプルであるとして、対数級数則によって個体数から期待される種類数と、観測された種類数の比によって不均質度を測るものである。したがって希少種を除いたデータに適用することには理論的な問題がある。他の方法との比較にはそのことを考慮しておく必要がある。

L 個の地点からなる地点群の C_{jk} と HR はそれぞれ次式で計算される。

$$C_{jk} = \frac{1}{\lambda_k} \frac{\sum_{i=1}^{L-1} \sum_{j=i+1}^L \sum_{k=1}^S x_{ij} x_{ik}}{\sum_{i=1}^{L-1} \sum_{j=i+1}^L x_i x_j}, \quad \frac{1}{\lambda_j} = \frac{\sum_{i=1}^L \sum_{k=1}^S x_{ik} (x_{ik} - 1)}{\sum_{i=1}^L x_i (x_i - 1)} \quad \dots (5)$$

$$HR = ST / E(ST), \quad E(ST) = \alpha \ln(1 + x_{..} / \alpha) \quad \dots (6)$$

ただし、 $x_{..}$ 、 L 地点の総合計個体数

ST 、群内の種類数； α 、つぎの方程式を解いて得られる値

$$\frac{1}{L} \sum_{j=1}^L S_j = \alpha \ln \left\{ 1 + \left(\prod_{j=1}^L x_j \right)^{1/L} / \alpha \right\} \quad \dots (7)$$

S_j 、地点 j に出現した種類数； L 、群内の地点数

3. 結果

3-1 対応分析法 (CA) と新しい方法 (新座標づけ法) による座標づけ

3-1-1 対応分析法 (CA) による座標づけ

CAにより地点と種を第 I × II 軸および第 II × III 軸平面に布置した結果を Fig. 1 に示す。図中の記号は、後述するファジイクラスタリング結果から、4つの地点群と3つの種群を示している。また、右図に略号で示した種名については後述する。固有値の第 I ~ III 成分までの累積率は、それぞれ23.3%、43.2%、58.8%であった。

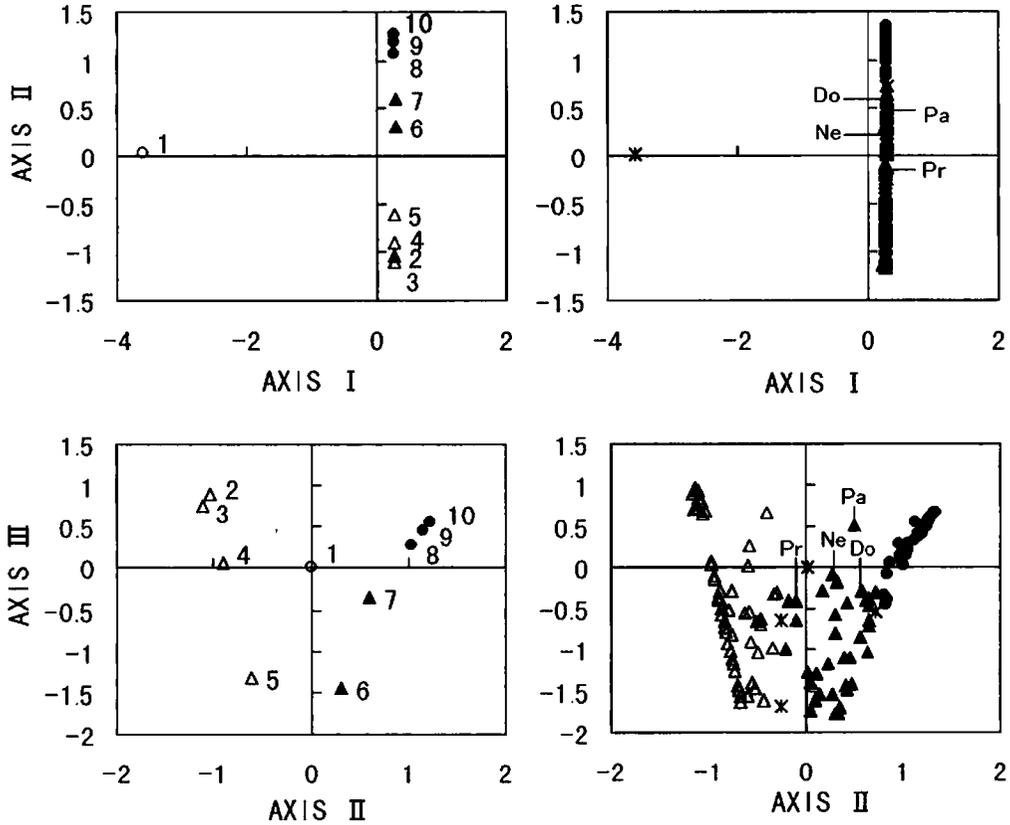


Fig. 1. CA ordination of 10 stations (left) and 167 species (right) onto the axis I \times II and II \times III planes, based on the data published in Day *et al.*⁸⁾.

The labeled numbers in the left graphs denote the station numbers. Symbols represent the station (left) and the species (right) with high membership function more than 0.5 of the group derived from fuzzy *k*-means method, as follows.

Left: ○, A; △, B; ▲, C; ●, D.

Right: △, SP-B; ▲, SP-C; ●, SP-D.

Star marks represent the species with low membership functions below 0.5.

Abbreviations in the right graphs are as follows.

Do, *Dorvillea rudolphi*; Ne, *Nephtys ficta*;

Pa, *Paraphoxus* sp. 2; Pr, *Protodorvillea biarticulate*.

地点の布置をみると、まず第I軸成分によって地点1が大きく他から分離され、第II軸成分によって地点2～10が直線状に配列されるとともに、岸側の地点2～5と沖側の地点6～10が隔てられている。さらに、沖側の地点は、大陸棚外縁の地点6、7と斜面の地点8～10がそれぞれ群となっており、結果として4つの地点群を明瞭に見分けることができる。地点の順序は2と3が逆転しているほかは水深の順に一致する。第II \times III軸平面では、地点5、6が他から分離され、CA特有のアーチ効果を示している。地点の配列順序はアーチに沿って定線上の順序に完全に一致している。

種の布置では、地点1にだけ出現した4種が第I軸によって分離され、他は第II軸に沿って

連続的に配列されている。このために群の識別は難しいが、注意してみると、地点群の区分にほぼ対応する位置に不連続な箇所があり、3つの種群が区分される。

3.1.2 新しい方法（新座標づけ法）による座標づけ

新座標づけ法による地点と種の座標づけ結果を Fig. 2 に示す。図に示すように、第IV軸成分によって地点1が分離され、有意な布置となっているので、第I×II、第I×III、第I×IV

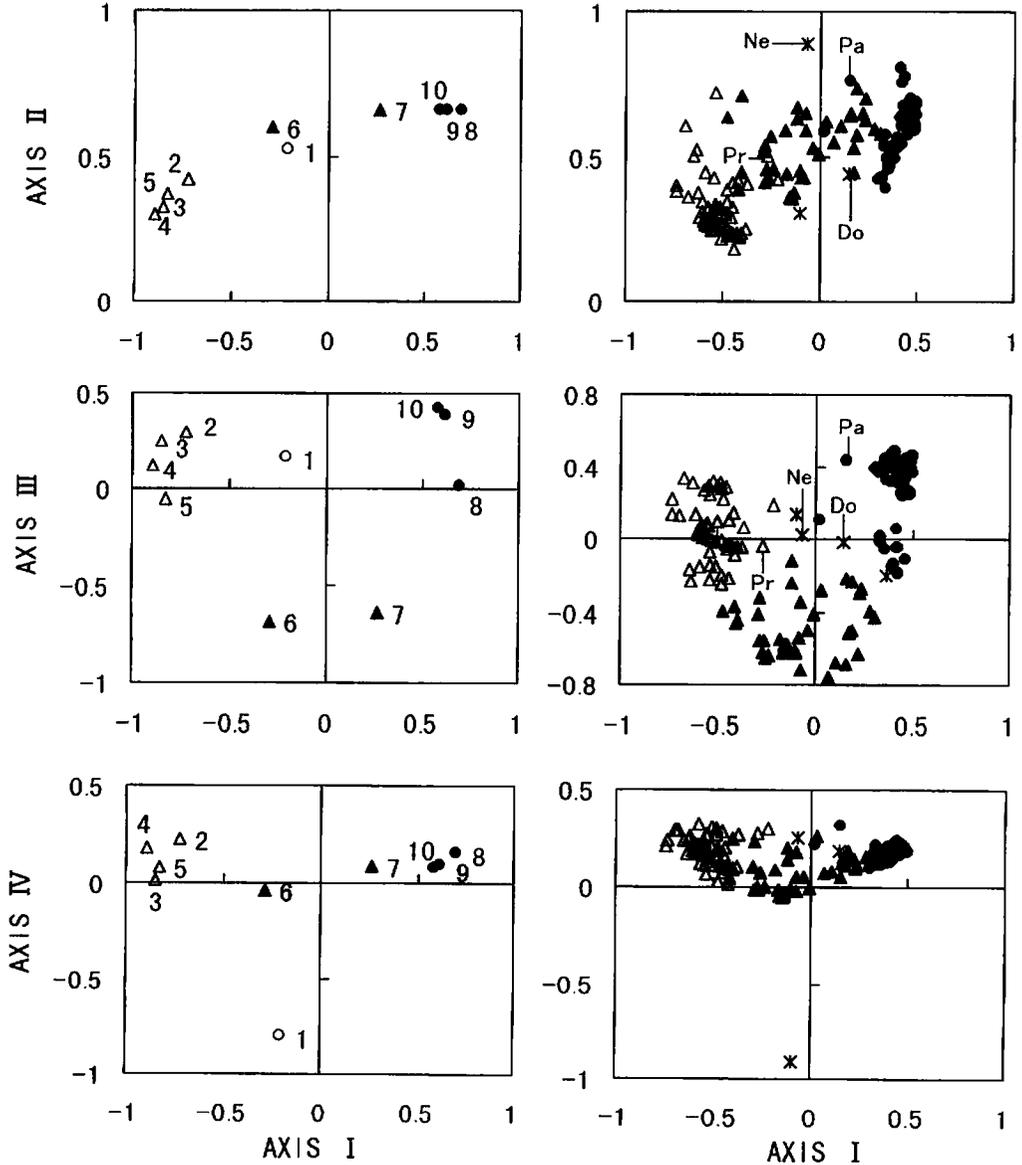


Fig. 2. Rsn ordination (new method) of 10 stations (left) and 167 species (right) onto the axis I × II, I × III, and I × IV planes, based on the data published in Day *et al.*³¹ Numbers, symbols, and abbreviations are the same as shown in Fig. 1.

軸平面への布置をそれぞれ示した。図中の記号と略号の意味は Fig. 1 と同様である。固有値の第 I ~ IV 成分までの累積率は、それぞれ 41.5%, 70.1%, 83.9%, 91.9% で、CA の場合に比べるとかなり高く、不規則成分が少ないことを示している。

地点の布置では第 II 軸成分が共通成分となっており、理論的考察⁷⁾ で述べたことから、この成分の解釈には注意を要する。第 I × III 軸平面上の布置をみると、地点 1 のほかは数値実験³⁾ の Case 1 の布置に類似している。また、Table 1 に示す地点間相関指数行列 R_s では、非対角成分の多くが -1 に近い値になっており、一次元的な構造を示している。したがって、この場合の共通成分はそのため生じたもので、意味のない成分と考えられる。⁷⁾ 第 I × III 軸平面上の地点の配列順序は、円周に沿って地点 2 から 10 まで定線上の順に完全に一致している。またそれらは大陸棚内側の地点 2 ~ 5、外縁の地点 6 ~ 7、斜面の地点 8 ~ 10 がそれぞれ群となっている。地点 1 はこの平面では原点の近くに布置され、第 IV 軸成分によって他の地点とは垂直な位置へ布置される。これらの地点群は、CA による結果と一致する。

種の布置では、地点の場合ほど明瞭ではないが、大きくみると、地点 1 にだけ出現した 4 種を除いて、上に述べた 3 つの地点群に対応する群を見分けることができる。大陸棚内側と斜面の地点群に対応する群はよくまとまっており、外縁の地点群に対応する群はちらばりが大きい。

Table 1. The matrix of correlation index R_s between stations

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1.000									
-0.989	1.000								
-0.764	0.127	1.000							
-0.965	0.206	0.117	1.000						
-0.998	-0.340	0.054	0.265	1.000					
-0.998	-0.709	-0.811	-0.355	-0.201	1.000				
-0.997	-0.621	-0.738	-0.838	-0.745	0.367	1.000			
-0.999	-0.796	-0.989	-0.956	-0.956	-0.828	0.643	1.000		
-0.996	-0.742	-0.986	-0.941	-0.963	-0.841	-0.539	0.448	1.000	
-0.998	-0.745	-0.992	-0.928	-0.985	-0.866	-0.725	0.436	0.741	1.000

3.2 座標づけ結果のファジイクラスタリング

3.2.1 地点のファジイクラスタリング

地点の座標づけにファジイ k -means 法を適用した結果を、CA と新座標づけ法について Table 2 に示す。ここでは、座標づけ結果を参考にしてクラスター数を 4 とし、各地点群を大陸棚内側から順に A, B, C, D とした。また、有意な成分を CA では第 II および III 軸成分までとした場合について、新座標づけ法では第 III, IV, V 軸成分までとした場合についてそれぞれ計算を行った。その結果、各場合のクラスタリングのあいまい度⁷⁾ は、CA の第 II, III 軸成

Table 2. Fuzzy clustering of stations

Based on CA ordination			
Station no. of A	Membership function	Station no. of B	Membership function
1	1.000	4	0.999
		2	0.991
		3	0.979
		5	0.883
		7	0.859
		6	0.832
Station no. of D	Membership function		
9	0.999		
10	0.985		
8	0.965		

Based on Rsn ordination (new method)			
Station no. of A	Membership function	Station no. of B	Membership function
1	1.000	4	0.980
		3	0.957
		2	0.917
		5	0.914
		6	0.963
		7	0.918
Station no. of D	Membership function		
9	0.986		
10	0.966		
8	0.851		

Stations having the large membership function of each station group, A, B, C, D are listed.

分までが、それぞれ0.249と0.307、新座標づけ法の第Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ軸成分までがそれぞれ0.315、0.290、0.359となった。そこで、CAでは第Ⅱ軸成分まで、新座標づけ法では第Ⅳ軸成分までを有意な成分として以下の解析に用いた。各地点群の重複度行列²⁾をTable 3に示す。クラ

Table 3. The overlap matrices between station groups
Based on CA ordination

	A	B	C	D
A	0.100	0.001	0.000	0.000
B	0.001	0.372	0.011	0.004
C	0.000	0.011	0.178	0.013
D	0.000	0.004	0.013	0.291

Based on Rsn ordination (new method)

	A	B	C	D
A	0.101	0.009	0.009	0.006
B	0.009	0.356	0.017	0.009
C	0.009	0.017	0.144	0.018
D	0.006	0.009	0.018	0.264

スタリングの結果はCAと新座標づけ法で殆ど差がないが、地点群CではCAの場合、所属率が新座標づけ法の場合に比べて低く、クラスターのまとまりが悪い。しかし、重複度行列では逆にCAの方がクラスター間の重複が小さく、分割係数と分割度²⁾は、CAでは0.940と0.920で、新座標づけ法の0.864と0.819に比べて大きい値であった。これは、この場合CAの方が空間の次元数が低く、地点が一次的な配列になっていることによるものと考えられる。クラス

タリングのあいまい度がCAの方が小さいことも同じ理由によると考えられる。いずれの場合もあいまい度が小さいことは、地点のクラスタリングと種の分布が平均的によく一致していることを示す。

3.2.2 種のファジクラスタリング

地点の場合と同様に座標づけ結果を参考にして、種をSP-B, C, Dの3群に分割するファジクラスタリングを行った。ここでは、SP-Cについての結果を、CAと新座標づけ法についてそれぞれTable 4と5に示す。表では、SP-Cへの所属率が0.6以上の種と所属率のほか、平均地点群所属率 (Averaged membership) ²²⁾も併せて示した。Table 6に種群間の重複度行列を示す。CAによる種群の方が、新座標づけ法に比べて群間の重複が小さいことは、地点群の場合と同様である。これらの種群と地点群の平均的関係と分布のあいまい度²³⁾をTable 7に示す。この表から、CA、新座標づけ法ともに、SP-B, C, Dはそれぞれ地点群B, C, Dに多数出現し、地点群Aではどの種群も少数であることが分かる。

各種群の構成は、CAと新座標づけ法ではほぼ一致し、とくにSP-Bでは、他方の表中に含まれていない種はCAと新座標づけ法合わせて5種だけで、それらもすべてSP-Bへの所属率が0.6以上であった。SP-Dについてもよく一致していたが、新座標づけ法ではSP-Dに区分された *Paraphoxus* sp. 2が、CAではSP-Cに区分されていること、およびCAではSP-Dに区分された *Portunus spinicarpus* が、新座標づけ法ではSP-CとDの中間の種 (所属率0.413と0.443) になっていることが異なった。*P. spinicarpus*は、地点7と8にそれぞれ5と12個体出現するのみであり、新座標づけ法の方が妥当と考えられる。*Paraphoxus* sp. 2については後述する。

一方、SP-Cについては、CAの表中で新座標づけ法の表中にない種が6種、新座標づけ法の表中でCAの表にないものが9種と、やや相違が目立つ。その中から、前者の4種と後者の4種の出現個体数をそれぞれFigs. 3, 4に示した。また前者の4種については、座標づけ平面上の位置をFigs. 1, 2の右図内に示した。CAと新座標づけ法の相違を示す上で注目されるのは、*Nephtys picta*と*Dorvillea rudolphi*である。図に示すように、*N. picta*が全地点で出現しているのに対して、*D. rudolphi*はFig. 1の第II軸に沿って反する位置にある地点5と8で出現するのみである。CAは、地点間の相違が最大となるように種を座標づけするので、このような地点の分割に寄与しない種の重みは小さくなり、したがっていずれも原点寄りに布置される。一方、新座標づけ法では、共通成分軸により広範囲に出現する種は原点から離れた位置に布置され、散発的に出現する種とは区別される。その結果、新座標づけ法の*N. picta*は、原点から離れた特異な種として示され、*D. rudolphi*は原点寄りに、SP-CとDの中間の位置に布置された (Fig. 2)。*Paraphoxus* sp. 2と*Protodorvillea biarticulata*が、CAではSP-Cの所属率が大きくなったことも、*N. picta*, *D. rudolphi*と同様の理由が考えられる。*Paraphoxus*

Table 4. Fuzzy clustering of species based on CA ordination

Species name of SP-C	Membership function	Averaged membership of station groups			
		A	B	C	D
<i>Nephtys picta</i>	0.993	0.007	0.341	0.254	0.398
<i>Ervilia concentrica</i>	0.988	0.003	0.320	0.339	0.339
<i>Aspidosiphon spinalis</i>	0.988	0.001	0.304	0.317	0.378
<i>Pomatoceros</i> n.sp.	0.988	0.001	0.040	0.935	0.024
<i>Venericardia tridentata</i>	0.987	0.001	0.309	0.307	0.383
<i>Photis</i> cf. <i>longicaudata</i>	0.987	0.001	0.020	0.954	0.024
<i>Aspidosiphon misakiensis</i>	0.987	0.002	0.116	0.797	0.084
<i>Encope emarginata</i>	0.986	0.001	0.011	0.963	0.024
<i>Elasmopus</i> sp. 1	0.986	0.001	0.011	0.963	0.024
<i>Goniada maculata</i>	0.986	0.001	0.011	0.963	0.024
<i>Mysidopsis furca</i>	0.986	0.001	0.011	0.963	0.024
<i>Astropecten</i> cf. <i>articulatus</i>	0.983	0.001	0.011	0.961	0.026
<i>Phyllodoce longipes</i>	0.976	0.003	0.271	0.508	0.218
<i>Prionospio pinnata</i>	0.967	0.001	0.106	0.736	0.156
<i>Glottidia pyramidalis</i>	0.959	0.001	0.043	0.823	0.133
<i>Synchelidium</i> sp.	0.954	0.001	0.307	0.380	0.311
<i>Cadulus carolinensis</i>	0.950	0.001	0.011	0.877	0.112
<i>Abra aequalis</i>	0.949	0.003	0.364	0.068	0.566
<i>Leuconaria incerta</i>	0.941	0.002	0.196	0.774	0.029
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.927	0.002	0.118	0.562	0.318
<i>Corbula</i> sp. A	0.918	0.003	0.301	0.615	0.081
<i>Gastrosuccus mexicanus</i>	0.911	0.001	0.010	0.806	0.184
<i>Ampelisca</i> sp.	0.899	0.002	0.249	0.719	0.030
<i>Paraphoxus</i> sp. 2	0.886	0.001	0.305	0.089	0.606
<i>Spio filicornis</i> var. nov	0.862	0.002	0.228	0.742	0.028
<i>Pecten gibbosa</i>	0.859	0.003	0.263	0.709	0.025
<i>Glycera americana</i>	0.834	0.003	0.412	0.410	0.175
<i>Nassarina glypta</i>	0.806	0.001	0.010	0.882	0.107
<i>Dorvillea rudolphi</i>	0.776	0.002	0.274	0.047	0.677
<i>Chone</i> n.sp.	0.697	0.002	0.093	0.637	0.268
<i>Crassinella lunulana</i>	0.686	0.003	0.520	0.337	0.140
<i>Siphonocetes</i> cf. <i>maculicornis</i>	0.677	0.001	0.008	0.661	0.330
<i>Protodorvillea biarticulata</i>	0.673	0.002	0.581	0.106	0.311
<i>Promysis atlantica</i>	0.665	0.001	0.009	0.795	0.195
<i>Ampharete acutifrons</i>	0.658	0.001	0.032	0.691	0.275
<i>Onuphis nebulosa</i>	0.656	0.002	0.093	0.599	0.307
<i>Nucula proxima</i>	0.647	0.002	0.151	0.309	0.538

Species having the large membership function of species group SPC are listed with averaged membership function²⁾ of each station group, A, B, C, D.

sp. 2 は地点 9, 10 に多数出現しているため、新座標づけ法では SP-D に近い種 (所属率 0.777) となり、*P. biarticulata* は地点 4, 5 で多数出現しているため SP-B に近い種 (同 0.643) となった。CA の SP-C の表 (Table 4) においても、平均地点群所属率をみると、*N. picta* は B ~ D に広く分布し、*Paraphoxus* sp. 2 と *D. rudolphi* は地点群 D が 0.6 以上、*P. biarticulata* は地

Table 5. Fuzzy clustering of species based on Rsn ordination (new method)

Species name of SP-C	Membership function	Averaged membership of staion groups			
		A	B	C	D
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.993	0.050	0.163	0.497	0.291
<i>Gastrosuccus mexicanus</i>	0.968	0.052	0.061	0.700	0.187
<i>Siphonoecetes cf. maculicornis</i>	0.960	0.043	0.050	0.573	0.334
<i>Glottidia pyramidalis</i>	0.951	0.052	0.093	0.718	0.137
<i>Cadulus carolinensis</i>	0.939	0.055	0.063	0.766	0.115
<i>Phyllodoce longipes</i>	0.934	0.045	0.311	0.445	0.199
<i>Aspidosiphon misakiensis</i>	0.927	0.053	0.167	0.691	0.089
<i>Astropecten cf. articulatus</i>	0.908	0.057	0.068	0.833	0.042
<i>Mysidopsis furca</i>	0.901	0.058	0.069	0.832	0.041
<i>Photis cf. longicaudata</i>	0.899	0.057	0.078	0.824	0.041
<i>Encope emarginata</i>	0.899	0.058	0.069	0.832	0.041
<i>Elasmopus sp. 1</i>	0.899	0.058	0.069	0.832	0.041
<i>Goniada maculata</i>	0.899	0.058	0.069	0.832	0.041
<i>Pomatoceros n.sp.</i>	0.899	0.057	0.097	0.806	0.040
<i>Prionospio pinnata</i>	0.896	0.048	0.148	0.655	0.150
<i>Leuconaria incerta</i>	0.884	0.050	0.243	0.669	0.038
<i>Spio filicornis var. nov</i>	0.869	0.049	0.271	0.639	0.040
<i>Corbula sp. A</i>	0.868	0.044	0.341	0.537	0.078
<i>Promysis atlantica</i>	0.867	0.041	0.042	0.722	0.195
<i>Ampelisca sp.</i>	0.865	0.049	0.296	0.617	0.037
<i>Nassarina glypta</i>	0.859	0.046	0.047	0.803	0.104
<i>Paraphoxus sp. 3</i>	0.848	0.038	0.032	0.754	0.176
<i>Pecten gibbosa</i>	0.844	0.050	0.313	0.603	0.034
<i>Chone n.sp.</i>	0.842	0.039	0.119	0.602	0.240
<i>Ampharete acutifrons</i>	0.816	0.044	0.066	0.637	0.253
<i>Onuphis nebulosa</i>	0.814	0.038	0.119	0.564	0.279
<i>Ervilia concentrica</i>	0.808	0.038	0.350	0.305	0.307
<i>Glycera americana</i>	0.798	0.042	0.450	0.351	0.157
<i>Dentalium eboreum</i>	0.788	0.045	0.042	0.591	0.321
<i>Notomastus n.sp.</i>	0.678	0.037	0.030	0.547	0.386
<i>Amphicteis gunneri</i>	0.677	0.045	0.041	0.422	0.492
<i>Venericardia tridentata</i>	0.677	0.033	0.326	0.300	0.341
<i>Eulalia sanguinea</i>	0.664	0.036	0.462	0.475	0.028
<i>Synchelidium sp.</i>	0.654	0.040	0.316	0.346	0.297
<i>Crassinella lunulana</i>	0.621	0.030	0.537	0.309	0.124
<i>Lumbrineris sp.</i>	0.619	0.037	0.037	0.436	0.490
<i>Onuphis eremita</i>	0.614	0.038	0.466	0.403	0.093
<i>Diopatra cuprea spiribranchis</i>	0.613	0.041	0.040	0.365	0.554
<i>Terebellides stroemi</i>	0.607	0.033	0.036	0.435	0.495

Species having the large membership function of species group SPC are listed with averaged membership function² of each station group, A, B, C, D.

点群 B が 0.5 以上になっており、CA の種群の所属率とも一致しない。

つぎに、Fig. 4 により新座標づけ法の SP-C の種についてみると、どの種も地点 6-8 で多数出現している。このことは、新座標づけ法で、これらの種が地点群 6, 7 を特徴づける種群

Table 6. Overlap matrices between species groups

	Based on CA ordination			Based on Rsn ordination (new method)		
	SP-B	SP-C	SP-D	SP-B	SP-C	SP-D
SP-B	0.314	0.031	0.011	0.289	0.051	0.030
SP-C	0.031	0.193	0.033	0.051	0.182	0.038
SP-D	0.011	0.033	0.344	0.030	0.038	0.291

Table 7. Relationship between groups of species and groups of stations with fuzziness of the distribution of each species group based on CA and Rsn ordinations (new method)

Based on CA ordination					
	A	B	C	D	Fz
SP-B	0.013	0.866	0.094	0.026	0.199
SP-C	0.021	0.180	0.605	0.194	0.407
SP-D	0.009	0.011	0.104	0.877	0.150

Based on Rsn ordination (new method)					
	A	B	C	D	Fz
SP-B	0.037	0.853	0.073	0.037	0.208
SP-C	0.065	0.173	0.580	0.182	0.461
SP-D	0.028	0.032	0.068	0.872	0.162

A, B, C, D, station groups ; SP-A, SP-C, species groups ; Fz, fuzziness of distribution⁷⁾.

(SP-C) の縁辺部 (所属率0.619~0.788) に布置されていることとよく一致する。ところが、CA では *D. eboreum* は SP-C と D の中間 (所属率0.498と0.461) に布置され、他は SP-D の縁辺部 (所属率0.699~0.740) に布置されている。これらのことは、CA では、地点群 C がクラスターとしてよくまとまっていないことに起因すると考えられる。

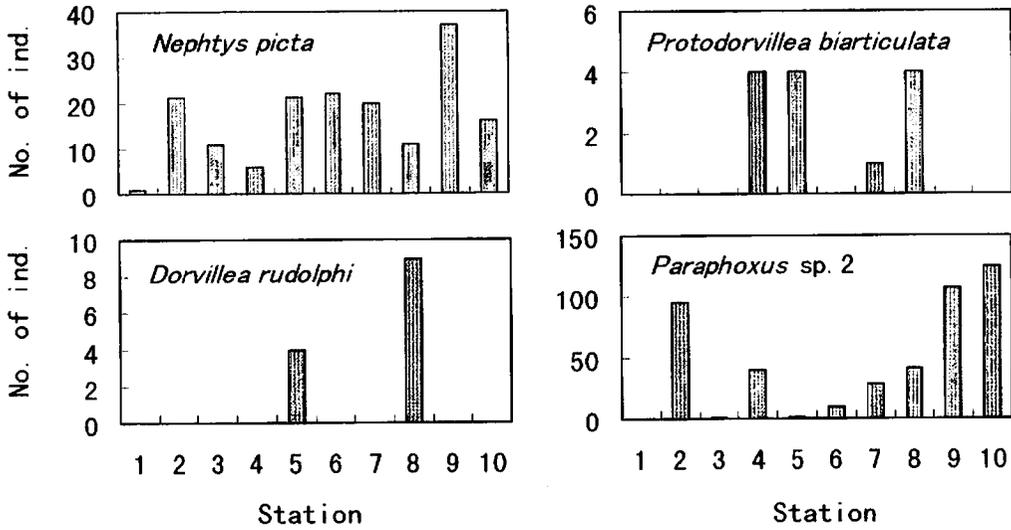


Fig. 3. The numerical distribution of individuals of the species having the large membership function of SP-C in case of CA ordination but not so in case of Rsn ordination (new method).

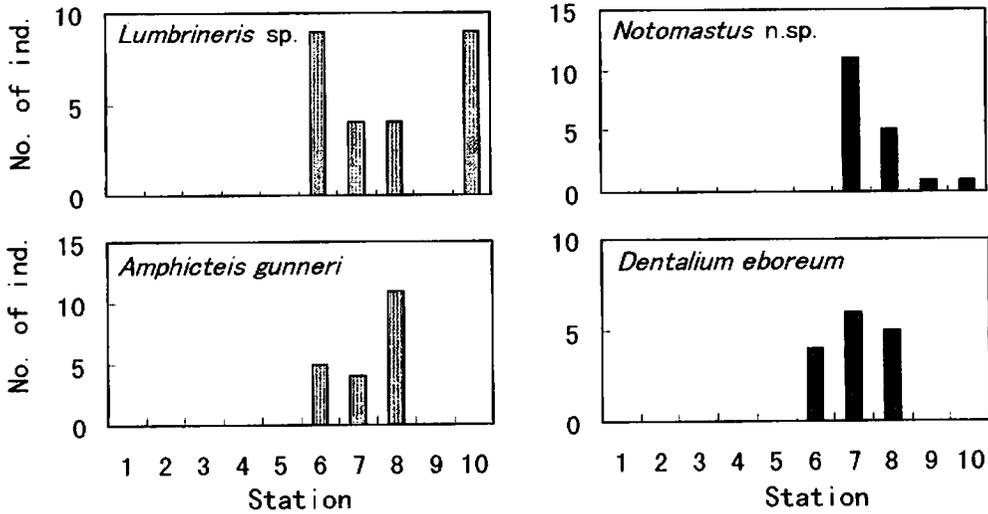


Fig. 4. The numerical distribution of individuals of the species having the large membership function of SP-C in case of Rsn ordination (new method) but not so in case of CA ordination.

3-2-3 種群の個体数と種類数およびそれらの特化係数

新座標づけ法の結果を用いて、各種群の個体数と種類数およびそれらの特化係数²⁷⁾を計算した。結果を Figs. 5, 6 に示す。CA の結果を用いても殆ど同じであった。図から、すでに述べた4つの地点群が確認される。個体数とその特化係数の分布は、各地点群の特徴を明瞭に示しており、一方、種類数とその特化係数の分布は群集が連続的に変化している様子を示している。種類数の分布から、大陸棚内側の群集が最も発達しているのは地点4で、斜面のそれは地

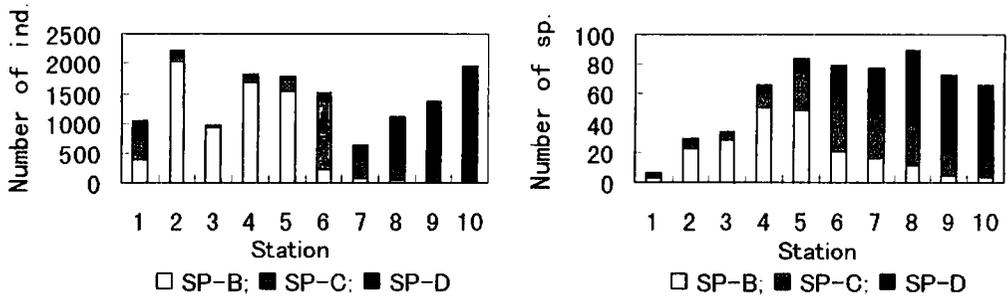


Fig. 5. The number of individuals (left) and the number of species (right) in each species group at each station.

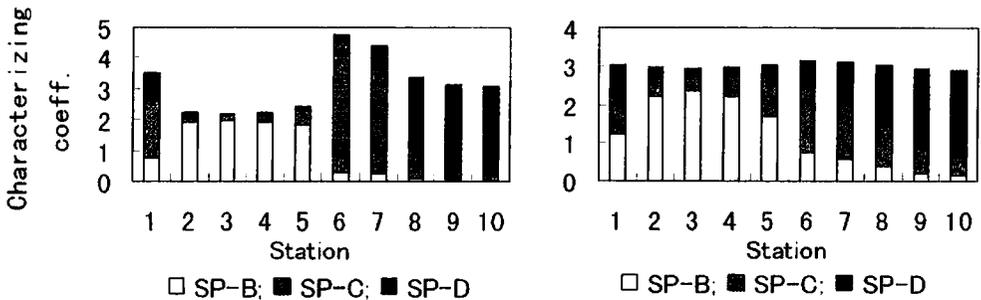


Fig. 6. Characterizing coefficient of the number of individuals (left) and the number of species (right) in each species group at each station.

地点10であるといえる。その中間に地点6を中心とした群集があるが、これを特徴づける種は分布が広く、その種類数は他に比べて少ない。地点8では、中間と斜面の群集が交わった推移帯の群集 (ecotone) になっており、そのために種類数が最も多い。地点1と2は種類数の割に個体数が多く、特定の種が多数出現していることを示している。逆に地点7では1種当たりの個体数が最小で、地点1、2とは対照的である。

3.2.4 類似度、相違度を用いた群平均法によるデンドログラムの比較

Czekanowskiの類似度 PS_1^{10} 、Kimoto¹¹⁾の類似度 C_+ 、Hornの類似度 R_0^{10} 、および Williams and Stephenson¹²⁾の相違度 ED を用い、群平均法により作成したデンドログラムを Fig. 7に示す。また、比較のために、CAと新座標づけ法の座標づけの地点間のユークリッド距離を用いて作成したデンドログラムを Fig. 8に示した。 PS_1 によるデンドログラムは、Day *et al.*⁸⁾が示しているものと同じである。Day *et al.*⁸⁾は、情報量に基づく統計量 $2 \Delta I^{16}$ を用いて各2地点間および地点群間の種組成の相違の有意性を検定し、水準1%で有意差無しと判定された対を実線で、他は点線で連結して示している (PS_1 のデンドログラム)。これによると、地点2と3、地点7と8、および地点9と10が有意差のない群とされ、また地点6~10間の隣接する各2地点間も有意差無しと判定されている。これらのことは、地点6と7が連結されて

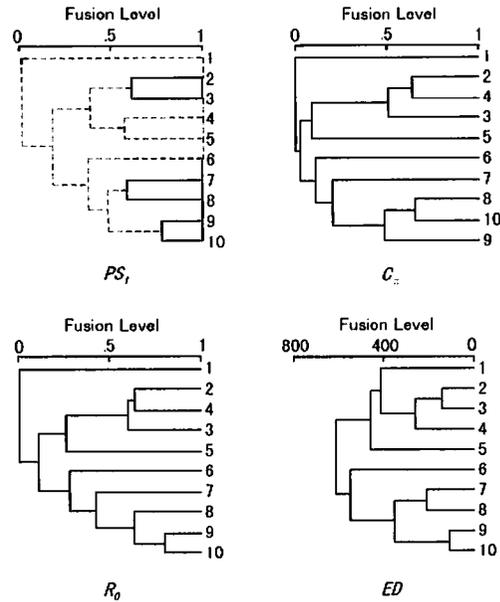


Fig. 7. Dendrograms by group averaging method with three similarity and one distance indices. Abbreviations are as follows.

PS_1 , Czekanowski's similarity; C_n , Kimoto's similarity; R_0 , Horn's similarity; ED , Williams and Stephenson's squared distance.

In case of PS_1 , stations or groups of stations joined by broken lines differ significantly and those by solid lines do not differ at the 1% level, tested by Day et al.⁸⁾ using the information statistic $2\Delta I$.

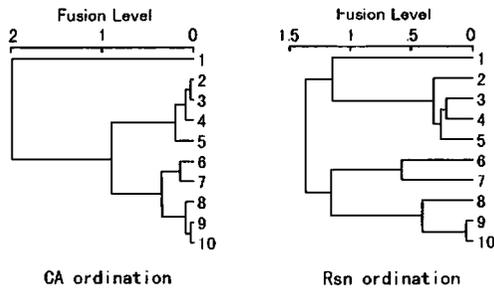


Fig. 8. Dendrograms by group averaging method with Euclidean distance in the space of the CA ordination (left) and the Rsn ordination (new method, right).

いるCA. 新座標づけ法との相違を、また地点3と4が連結されている新座標づけ法との相違を印象づける。CAと新座標づけ法の地点群はよく類似し、地点6と7が連結されていることは、CA、新座標づけ法と他の全てのデンドログラムとの目立った相違点にもなっている。

C_n のデンドログラムでは地点2、4と8、10が、また R_0 のそれでは地点2、4が、中間の地点を飛び越えて群になっており、Day et al.⁸⁾が設定した評価の基準に反している。他はすべてこの基準を満たしている。 ED のデンドログラムは、地点1が地点2～5の群とみなせる

点で他とは異なっている。

3-2-5 Kobayashi⁹⁾の方法によるデンドログラムの比較

Kobayashi⁹⁾の不均質比 HR と Morisita¹⁵⁾の複数地点間類似度 $C_{s'}$ を用いて、Kobayashi⁹⁾が提案する方法で作成したデンドログラムを Fig. 9 に示す。いずれも地点が大きく2分され

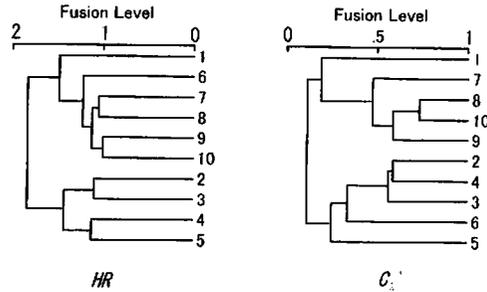


Fig. 9. Dendrograms by Kobayashi's method with Kobayashi's heterogeneity ratio HR ⁹⁾ and Morisita's similarity $C_{s'}$ ¹⁵⁾ among stations.

ることと、地点1が大陸棚外縁～斜面の群に連結される点共通しており、また、地点6と7が一つの群として示されないことは、Fig. 7のデンドログラムと同じである。 HR はその値が1に等しいかそれ以下の場合には同じ群集とみなせるから、 HR によるデンドログラムでは、地点2と3、地点4と5、地点7と8、地点9と10がそれぞれ同じ群集とみなせる。 $C_{s'}$ によるデンドログラムにおける地点の連結順序は C_s のそれと類似点が多いが、地点1と6について相違がみられる。

4. 考 察

4-1 Day et al.⁸⁾と対応分析法 (CA) および新しい方法 (新座標づけ法) の解析結果の相違について

PS_i によるデンドログラムとCAおよび新座標づけ法による解析結果の大きな相違は、地点6、7の群集の評価である。Day et al.⁸⁾は、デンドログラムと統計的検定の結果から、地点7と8の群集を均質としている。その一方で、もとの生データを詳細に検討することにより、地点6を中心とした大陸棚外縁の群集の存在をみとめ、地点7と8が均質である理由として、外縁と斜面の群集が交わっていることを挙げている。CAおよび新座標づけ法による解析結果においても、地点7と8がそのような推移帯の群集 (ecotone) であることはFig. 5をみれば理解されるが、地点7と8が均質であるとは到底いえない。デンドログラムと統計的検定に基づいたことが反って誤った判断をもたらしたといえる。生データに基づいて外縁の群集を認め

る Day *et al.*⁸⁾ の解釈は、むしろ CA および新座標づけ法の解析結果とよく一致し、CA と新座標づけ法以外のテンドログラムや、統計的検定の結果とは一致しない。2Δ I は種の在・不在に基づく統計量であり、個体数の情報は含まれていないから、その使用には限界があるといえる。また、Fig. 5 に示すように群集は連続的に変化しているから、クラスター内が均質であることを仮説としたクラスターの統計的検定には本来適していない。

また、Day *et al.*⁸⁾ の行った検定では地点 2 と 3 も均質と評価され、他の方法においても地点 2 がやや異質であると評価できるのは新座標づけ法だけである。Fig. 5 が示すように、地点 2 は地点 1 について種類数が少なく、逆に個体数は最大である。解析に用いた 167 種で計算した Margalef の多様度 D_m^{17} の値も、地点 1 と 2 が 1.30 と 1.84、地点 3 が 2.18、他は全て 3 以上であった。このことは、地点 2 が 1 について厳しい環境（波浪による底質の攪乱など）にあり、大陸棚内側の群集でもやや異質であることを示唆している。

さらに、Day *et al.*⁸⁾ は大陸棚内側の群集が最も発達しているのは地点 4 と 5 と述べているが、Fig. 5 では、地点 5 にはすでに外縁の群集の影響がみられるから、最も発達しているのは地点 4 であると判断できる。

4.2 対応分析法 (CA) と新しい方法 (新座標づけ法) の解析結果の相違

テンドログラムで比較すると、CA と新座標づけ法による結果は類似していた。ファジイクラスタリングによる種群の個体数の分布も殆ど同様であった。しかし、地点と種の座標づけや、いくつかの種のクラスタリングでは相違がみられ、新座標づけ法に基づく種群のクラスタリングの方が妥当な結果であった。

CA では、地点 2～10 が直線状に布置され、データの構造が一次的であることをよく表現している。これに対して、新座標づけ法では円周状の布置となる。これは、一次的な構造の表現には相応しくないが、数値実験⁹⁾ においても述べたように、クラスター解析を行う上で不都合はない。新座標づけ法の特徴として、地点や種の群が塊状になることは、クラスター解析にはむしろ適している。

CA では、第 III 軸成分で大きなアーチ効果を生じたため、有意な成分数（座標づけ空間の次元数）を 2 とした場合と 3 とした場合は、クラスター解析の結果が異なった。これに対して新座標づけ法では、有意な成分の数を 3 としても 4 としてもクラスター解析の結果に大きな相違はなかった。

新座標づけ法が CA と異なるもう一つの点は、共通成分が示されることである。地点の相違を示す上では、これは無意味な成分であるが、広範囲に出現する種と不特定地点に散発的に出現する種を区別する効果など、その利点については、すでに Noy-Meir¹⁰⁾ も指摘している。出現傾向が一定しない種でも、広域出現種と散発的出現種の生態学的な意味は異なると考えられ

ることから、これらは区別されるべきであるが、CAでは区別されず、このようなあいまいな種がクラスターの境界を不鮮明にするため、CAでは誤分類の原因となる。

以上に述べたCAと新座標づけ法の相違は、すでに数値実験⁹⁾によって指摘されたことであり、数値実験結果が実際のデータで確認されたといえる。

4.3 その他の類似度、相違度、群内不均質度を用いたデンドログラム

その他の類似度、相違度を用いた群平均法によるデンドログラム (Fig. 7) を、Day *et al.*⁸⁾ の設定した評価基準で評価すると、Kimoto¹¹⁾ の C_* と Horn の R_0 ¹⁰⁾ による結果には、地点2と4が連結されるなど、地点の連結順序に問題がみられる。上述のように、地点2と4は多様度が大きく異なるが、 C_* と R_0 による結果にはこの相違が反映されていない。

Williams and Stephenson¹²⁾ の ED による結果では、地点1が特異な地点として表されていないことが他とは異なる。ユークリッド距離では、種組成比率の相違が十分反映されないためと考えられる。

Morisita¹³⁾ の $C_{s'}$ を用いた結果 (Fig. 9 右) は、 C_* を用いた結果 (Fig. 7) とよく類似し、同じ問題を生じている。

Kobayashi⁹⁾ の HR を用いた結果 (Fig. 9 左) からは、地点2～5と6～10で種類数-個体数の関係が相違するを読み取ることができるが、それ以上に他の結果と比較して優れた点は見出せない。

総じて、CAと新座標づけ法以外のデンドログラムによる結果は、地点1の群集を別として、群集を大陸棚内側と斜面に二分する点では類似しており、中間の外縁の群集を識別できないことが問題である。

4.4 ファジイクラスタリングの利点

ファジイクラスタリングの結果を用いた種群の個体数と種類数、およびそれらの特化係数の分布や、地点群との平均的關係を表す指数、分布のあいまい度等の指数⁷⁾ は、各地点群と種群の特徴をよく表し、さらに推移帯の群集 (ecotone) の存在など、群集の連続的変化を表す上でも効果的であることが示された。計算上、座標づけ空間の次元数、すなわち有意な成分数の定め方が問題となるが、種の平均地点群所属率⁷⁾ を用いて定義した地点のクラスタリングのあいまい度⁷⁾ を参考にするものの有効性を実証することができた。

5. 謝 辞

本研究論文の作成に際して、懇切丁寧なご指導とご助言を賜り、論文を御校閲いただいた、長崎大学教授 多部田修博士、および御高閲いただいた長崎大学教授 崎山毅博士、同教授

夏刈豊博士、同教授 松野健博士、同助教授 玉置昭夫博士、同助教授 山内淳博士に、深甚なる感謝の意を表す。また、水産大学校名誉教授 網尾勝博士には、本研究の動機と方向性を与えていただくとともに、数多くの貴重なデータを研究材料として提供していただいた。ここに深い感謝の意を表す。さらにまた、論文の構成等に関して多くのご助言をいただいた、水産大学校教授 林 健一博士、文献の検索等の便宜をいただいた同助教授 浜野龍夫博士に対して厚く御礼申し上げる。

文 献

- 1) 品川洸夫：底生動物相による海域環境解析の一方、日本ベントス研究会誌, **26**, 49~65 (1984).
- 2) Pielou, E.C.: The Interpretation of Ecological Data. 1st ed., John Wiley & Sons, New York, 1984. pp. 133~201.
- 3) 品川洸夫, 多部田修：数値実験の比較による Rsn 法の利点, 日水誌, **64**, 56~64 (1998).
- 4) 品川洸夫：動物の種-個体数組成の類似度にもとづく多変量解析法とその適用例, 下関女子短期大学紀要, No.10/11, 1~18 (1992).
- 5) 品川洸夫, 多部田修：マクロベントスの調査データによる対応分析法と Rsn 法の比較, 日水誌, **64**, 418~426 (1998).
- 6) 品川洸夫, 多部田修：河口域干潟における底生動物群集の経年変化についての Rsn 法による解析, 日水誌, **64**, 796~806 (1998).
- 7) 品川洸夫：ファジイクラスター解析を用いた生物群集解析法についての理論的考察, 下関女子短期大学紀要, No.17, 1~18 (1998).
- 8) Day, J.H., J.G. Field, and M.P. Montgomery: The use of numerical methods to determine the distribution of the benthic fauna across the continental shelf of North Carolina, *J. Anim. Ecol.*, **40**, 93~126 (1971).
- 9) Kobayashi, S.: Heterogeneity ratio: a measure of beta-diversity and its use in community classification, *Ecol. Res.*, **2**, 101~111 (1987).
- 10) 小林四郎：生物群集の多変量解析, 第1版, 蒼樹書房, 東京, 1995, pp. 71~147.
- 11) Kimoto, S.: Some quantitative analysis on Chrysomelid fauna of the Ryukyu Archipelago, *Esakia*, **5**, 1~20 (1967).
- 12) Williams, W.T. and W. Stephenson: The analysis of three-dimensional data (Sites \times Species \times Times) in marine ecology, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 207~227 (1973).
- 13) Morisita, M.: Measuring of interspecific association and similarity between communities, *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. (Biol.)*, **3**, 65~80 (1959).
- 14) 松宮義晴, 和田恵子：時期 \times 場所 \times 種の採集データによる群集解析に関する一考察, 西海区ブロック浅海開発会議魚類研究会報, **5**, 33~38 (1987).
- 15) Morisita, M.: Composition of the I_{α} -index, *Res. Popul. Ecol.*, **13**, 1~27, (1971).
- 16) Field, J.G.: The use of the information statistic in the numerical classification of heterogeneous systems, *J. Ecol.*, **57**, 565~569 (1969).
- 17) 木元新作：動物群集研究法 I, 初版, 共立出版, 東京, 1976, pp. 54~94, pp. 131~166.
- 18) Noy-Meir, I.: Data transformations in ecological ordination I. Some advantages of non-centering, *J. Ecol.*, **61**, 329~342 (1973).