

カモメ類の巣配置パターンのモデル化

統計数理研究所 種 村 正 美
" 長 谷 川 政 美

(1980年1月 受付)

Modelling of Spatial Pattern of Gulls' Nesting

Masaharu Tanemura and Masami Hasegawa

(The Institute of Statistical Mathematics)

The paper attempts the modelling of spatial pattern of nests of gulls. Data which are treated throughout are those of nearest neighbour distances between nests for four species of gulls; the lesser black-backed gull (*Larus fuscus*), the herring gull (*Larus argentatus*), the black-headed gull (*Larus ridibundus*) and the black-tailed gull (*Larus crassirostris*). As the first step of the analysis, tests of complete spatial randomness (or tests of Poisson model) are done by means of goodness-of-fit statistics, i.e. chi-square, likelihood ratio, and Kolmogorov-Smirnov statistic (these are used throughout). The tests reject the Poisson model against all of the data.

Then, a model which is obtained from ecological consideration and includes no parameter is proposed and is compared with Bartlett's multi-parameter model for MacRoberts' data (*L. fuscus* and *L. argentatus*). Goodness-of-fit tests indicate the preference of our model over Bartlett's model.

Furthermore, an attempt is made to investigate a unified model which fits to all of the data of gulls' nesting. For this purpose, fittings of random packing model (or hard-core model) and adjustment model are made and the parameters which give best fit to each of the gulls are estimated for both models.

1. 序

動物の巣の配置や動物個体の配置, 植物個体の配置あるいはもっと微視的には原子・分子の配置, 逆にもっと巨視的には都市の配置など, さまざまな「要素」(以下総称して「個体」とよぶ)の配置に関するデータが与えられたとき, これら個体の配置パターンを定量的に特徴づけることは統計学の重要な課題である. この特徴づけをどのようにおこなうかはデータがどのような形で与えられているかに依存する. データの形式として, ふつう次のような場合がある (Greig-Smith [7]). すなわち, 平面上のランダムに選ばれた標本区画において,

- (1) 各個体の位置の座標が完全に与えられる,
- (2) 区画がさらにいくつかの小区画に分けられ, 各小区画に入る個体数が与えられる (区画法),
- (3) 個体と個体との間の距離, またはランダム点と個体との間の距離が与えられる (距離法).

距離法によるデータは通常, 最近接距離に限ることが多い. (1) の場合がもっとも多角的な解析ができることはいうまでもない.

与えられたデータにもとづいてパターンの解析をするには, 個体分布が完全にランダムな点の分布 (これは Poisson 点過程でえられる点の分布と同等なので Poisson モデルとよぶ) であるかないかを検定することが先決である. Poisson モデルが棄却された場合, 個体分布が Poisson モデルにくらべて,

- (1) 集中分布 (密度の, 場所によるバラツキが大きい場合)
 (2) 均一分布 (密度の, 場所によるバラツキが小さい場合)

のいずれのタイプに属するかが, 次に明らかにされる. データが区画法や距離法という, 情報の縮約された形で与えられている場合は, 解析をこの程度にとどめるか, または密度の推定までにとどめることが多い. しかしたとえば密度の良い推定をするには (これはここでの目的ではないが), 背景となる個体分布のモデルを考えなければならない. また考察している個体の配置パターンの形成についてその機構が知られているか, またはある程度推測できる場合はモデルを考えることが可能であると思う.

この小論では4種のカモメ (ニシセグロカモメ, セグロカモメ, ユリカモメおよびウミネコ) における最近接巣間距離の頻度分布のデータが議論の出発点である. 第2節ではまずこれらのデータを与え, 第3節ではこれらのカモメの巣配置パターンを適合度検定によって Poisson モデルと比較する. 第4節では MacRoberts のデータ (ニシセグロカモメおよびセグロカモメのデータ) に対する Bartlett の多パラメータモデルとこれを改良する, パラメータを含まない新しいモデルについて考察する. そして第5節では4種のカモメすべてのデータを統一的に記述する1パラメータモデルを2つ考察し, 各カモメのデータによくあてはまる各モデルのパラメータの推定を試みる.

2. 4種のカモメの最近接巣間距離データ

われわれが扱うのは次の4種のカモメの, 集団営巣地 (コロニー) における巣と巣の間の最近接距離の頻度分布である (第1表—第3表および第1図—第4図参照).

Table 1. Nearest neighbour nesting distances for *L. fuscus* ([A]) and *L. argentatus* ([B]) (MacRoberts' data; Bartlett [1])

第1表 *L. fuscus* ([A]) および *L. argentatus* ([B]) の最近接巣間距離分布 (MacRoberts のデータ, Bartlett [1])

r^*	[A]	[B]	r^*	[A]	[B]
~1	0	0	14	5	11
2	5	7	15	7	7
3	8	4	16	2	20
4	27	8	17	3	11
5	48	28	18	2	10
6	71	34	19	1	3
7	70	39	20	0	5
8	79	68	21	0	8
9	48	50	22	1	2
10	47	55	23		1
11	33	51	24		1
12	20	41	25		1
13	16	33	26~		1
			total	493	499

[A]: $\bar{r}=8.069$, [B]: $\bar{r}=10.248$

*) 級代表値を表わす (単位はメートル [と推測される])

*) representative value of the class (in meters [surmised])

われる. また, 最近接距離 r (頻度分布の各クラスにおける r の値は級代表値を表わす (以下同様)) の長さの単位は [1], [2] のデータでは明記されていないが, [13] に含まれている密度

[A] ニシセグロカモメ

Lesser black-backed gull

(学名 *Larus fuscus*)

標本個体数 $N=493$

[B] セグロカモメ Herring gull

(*Larus argentatus*) $N=499$

[C] ユリカモメ

Black-headed gull

(*Larus ridibundus*) $N=139$

[D] ウミネコ

Black-tailed gull

(*Larus crassirostris*) $N=315$

[A], [B] のデータは Bartlett [1], [2] にあり, MacRoberts のデータとなっているがその出典は明記されていない. これら2種のカモメについて MacRoberts-MacRoberts [13] がその生態を議論しており, コロニーは英国 Lancashire の South Walney 自然保護地となっている. データ [A], [B] はおそらくここでの測定結果であると思

Table 2. Nearest neighbour nesting distances for *L. ridibundus* ([C]) (Patterson [17])

第2表 *L. ridibundus* ([C]) の最近接巣間距離分布 (Patterson [17])

r^*	[C]	r^*	[C]
~0.2	0	2.2	3
0.4	10	2.4	6
0.6	11	2.6	2
0.8	25	2.8	4
1.0	28	3.0	1
1.2	19	3.2	1
1.4	10	3.4	0
1.6	4	3.6	1
1.8	7	3.8	1
2.0	6	4.0~	0
total		139	

*) 単位はメートル。 $\bar{r}=1.276$
in meters

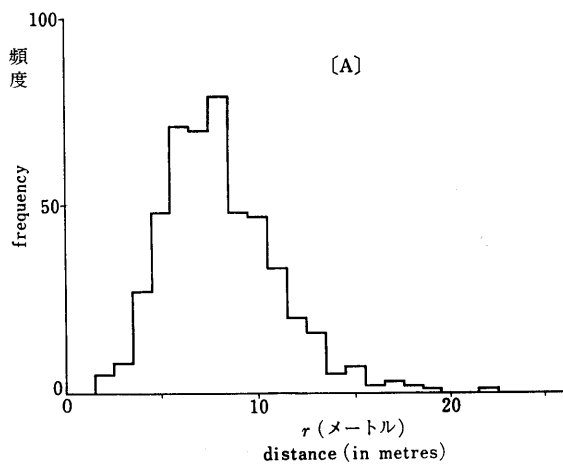


Fig. 1. Distribution of nearest neighbour nesting distances for *L. fuscus*

第1図 *L. fuscus* の最近接巣間距離分布

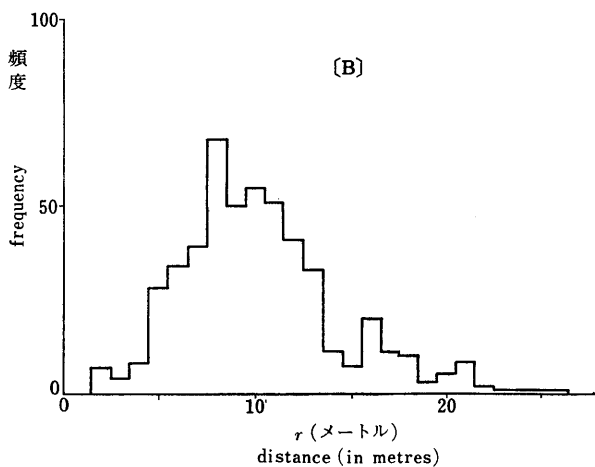


Fig. 2. Distribution of nearest neighbour nesting distances for *L. argentatus*

第2図 *L. argentatus* の最近接巣間距離分布

Table 3. Nearest neighbour nesting distances for *L. crassirostris* ([D])

第3表 *L. crassirostris* ([D]) の最近接巣間距離分布

r^*	[D]	r^*	[D]
~0.25	0	0.95	9
0.35	10	1.05	11
0.45	73	1.15	7
0.55	88	1.25	3
0.65	64	1.35	1
0.75	29	1.45~	0
0.85	20	total 315	

*) 単位はメートル。 $\bar{r}=0.621$
in meters

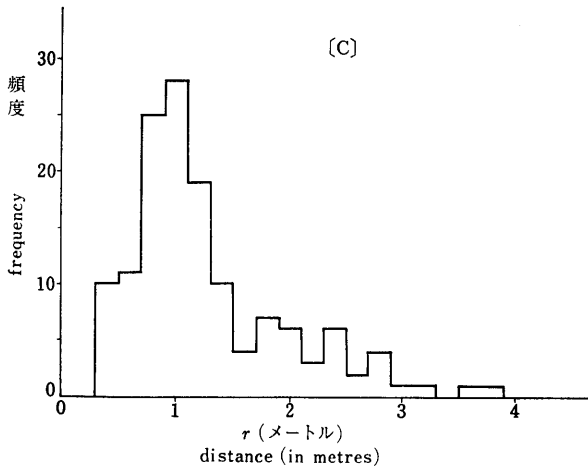


Fig. 3. Distribution of nearest neighbour nesting distances for *L. ridibundus*

第3図 *L. ridibundus* の最近接巣間距離分布

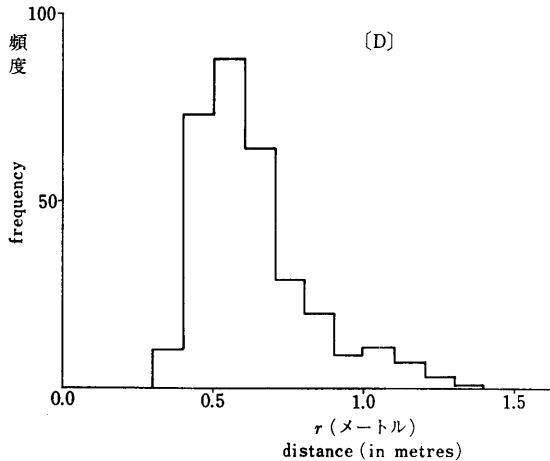


Fig. 4. Distribution of nearest neighbour nesting distances for *L. crassirostris*

第4図 *L. crassirostris* の最近接巣間距離分布

のデータから推定すると単位はメートルであると思われる（標本平均 \bar{r} は [A], [B] それぞれについて 8.067m および 10.248m である）。

データ [C] は Patterson [17] の第1図から読みとったもので長さの単位はメートルである。このユリカモメの営巣地はやはり英国で北部の Ravenglass (Cumberland) である。標本平均 $\bar{r}=1.276\text{m}$ であり、ユリカモメはニシセグロカモメおよびセグロカモメにくらべてかなり近接して営巣していることがわかる。またデータ [C] は4種のデータの中で分布の tail がもっとも長く、最も非対称な分布をしている。しかし Patterson は観察結果から巣の分布がランダム分布よりもっと均一型の分布であると述べている。

データ [D] は現在われわれが観察をすすめているウミネコのコロニー（青森県八戸市蕪島）におけるデータである。同地においていくつかの調査区画を設定し、巣の位置座標を求める研究が進行中である（長谷川・種村・樋口 [11] 参照）が、ここでは区画 A（縦×横=15m×20m）における315個の巣に関するデータを用いる。 $\bar{r}=0.621\text{m}$ であり、ウミネコが、4種のカモメの中で最も近接して営巣している。しかし巣間距離に下限があり、ウミネコ同士が巣の間隔あけをおこなっていることはデータから明白であり、観察でもたしかめられる。

3. Poisson モデルとの比較

まず、前節に与えたデータの個体分布が Poisson 点過程の点分布からの標本であるという帰無仮説 H_0 を検定しよう。最近接距離の理論分布と標本分布との比較をいくつかの適合度検定にもとづいておこなう。その後、個体分布の散布度を表わす Eberhardt の指標を求めてみる。標本個体間の最近接距離の分布関数を $F(r)$ 、ランダム点とこれに最近接な個体の間の距離の分布関数を $G(r)$ とすると、Poisson モデルでは両者は相等しく

$$(3.1) \quad F(r) = G(r) = 1 - e^{-\pi \rho r^2} \quad (r > 0, \rho > 0)$$

となる (たとえば Kendall-Moran [12])。ここで ρ は Poisson 点過程の intensity あるいは密度、すなわち単位面積あたりの平均個体数である。確率密度 $f(r)$ で表わすと

$$(3.2) \quad f(r) = 2\pi\rho r e^{-\pi\rho r^2}$$

となる。

3.1 適合度検定

与えられたデータの形が頻度分布であるので、Poisson モデルとの検定を次の適合度検定によっておこなう。

(1) χ^2 -適合度検定

検定統計量はクラス i における頻度を X_i として

$$(3.3) \quad \chi^2 = \sum (X_i - E(X_i))^2 / E(X_i)$$

(2) 尤度比検定

$$(3.4) \quad -2 \log \lambda = 2(\sum X_i \log X_i - \sum X_i \log E(X_i))$$

(3) Kolmogorov-Smirnov 検定

経験分布関数を $\hat{F}(r)$ として

$$(3.5) \quad D_1 = \sup_i |\hat{F}(r_i) - F(r_i)|$$

(1) と (2) は N が大のとき本質的に同等であるが、ここでは一応両方とも求めておく。また (3) の K-S 検定については、いまの場合データがグループ分けされた形で与えられているため、(3.5) 式の D_1 統計量から得られる確率水準は厳密なものではない。しかしグループ分けされないデータからの確率水準はグループ分けされたデータの場合の上界を与えている (Walsh [22]) ので、(3.5) による検定で棄却されるとすれば、それはグループ分けされないデータについても棄却されることになる。

第 5 図、第 6 図に各カモメのデータの経験分布と Poisson モデルの理論値をそれぞれ縦軸および横軸に与えた。ここで、各カモメのデータに対応する Poisson モデルの密度 ρ はデータの標本平均 \bar{r} とモデルの期待値 $E(r)$ とが等しくなるように定めた。すなわち (3.2) を用いて

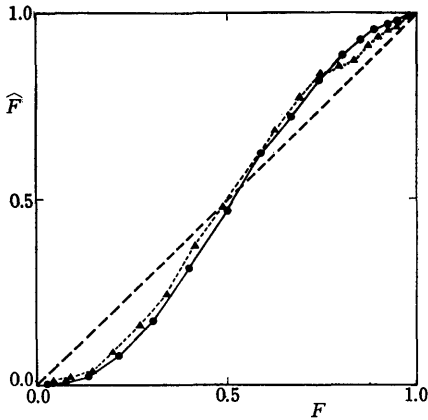
$$(3.6) \quad E(r) = 1/2 \sqrt{\rho} = \bar{r}.$$

したがって

$$(3.7) \quad \rho = 1/(2\bar{r})^2$$

となる。これは Poisson モデルにおける密度の推定値に相当する。

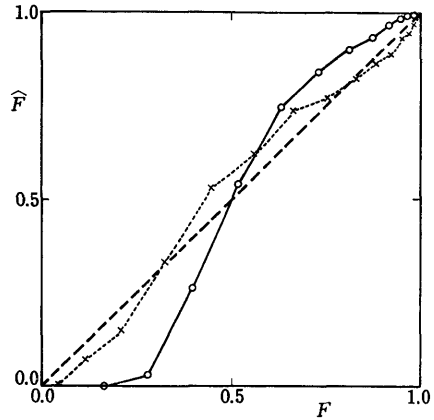
第 4 表に適合度検定の結果を示した。データ [A], [B], [D] に対しては、すべての検定にお



F : Poisson モデルの分布関数 (----)
 \hat{F} : 経験分布 (●—●; *L. fuscus*, ▲.....▲;
L. argentatus)
 F : Distribution function in the Poisson
model (----)
 \hat{F} : Empirical distribution (●—●; *L.*
fuscus, ▲.....▲; *L. argentatus*)

Fig. 5. Comparisons between gulls' data and Poisson model (1)

第5図 カモメのデータと Poisson モデルとの比較 (1)



F : Poisson モデルの分布関数 (----)
 \hat{F} : 経験分布 (×.....×; *L. ridibundus*,
○—○; *L. crassirostris*)
 F : Distribution function in the Poisson
model (----)
 \hat{F} : Empirical distribution (×.....×; *L.*
ridibundus, ○—○; *L. crassirostris*)

Fig. 6. Comparisons between gulls' data and Poisson model (2)

第6図 カモメのデータと Poisson モデルとの比較 (2)

Table 4. Goodness-of-fit tests between gulls data and Poisson model

第4表 カモメのデータと Poisson モデルとの適合度検定

<i>Larus</i>	χ^2 test χ^2 検定 (<i>d.f.</i>)	likelihood ratio test 尤度比検定 (<i>d.f.</i>)	K-S test K-S 検定
[A] <i>L. fuscus</i> N=493, $\rho=0.00384^*)$	$\chi^2=131.24$ (14) $P<0.001$	$-2 \log \lambda=152.83$ (14) $P<0.001$	$D_1=0.136$ $P<0.001$
[B] <i>L. argentatus</i> N=499, $\rho=0.00238^*)$	$\chi^2=119.11$ (16) $P<0.001$	$-2 \log \lambda=131.85$ (16) $P<0.001$	$D_1=0.106$ $P<0.001$
[C] <i>L. ridibundus</i> N=139, $\rho=0.1535^*)$	$\chi^2=28.97$ (11) $0.001<P<0.005$	$-2 \log \lambda=29.46$ (11) $0.001<P<0.005$	$D_1=0.112$ $0.05<P<0.10$
[D] <i>L. crassirostris</i> N=315, $\rho=0.6476^*)$	$\chi^2=207.05$ (8) $P<0.001$	$-2 \log \lambda=224.78$ (8) $P<0.001$	$D_1=0.246$ $P<0.001$

*) (3.7) により得た Poisson モデルの密度

*) The density for Poisson model is evaluated from (3.7).

いて明らかに H_0 は棄却される。[C] のユリカモメについては K-S 検定においては $P<0.10$ となり未定であるが、 χ^2 検定、尤度比検定では H_0 は棄却される。 χ^2 の値の 50% は $r=0.8, 1.0$ の二つのクラスからの寄与であり、頻度分布のピークでの食いちがいが大きい。したがってデータ [C] も Poisson モデルにあてはまらないといえる。

3.2 Eberhardt の指標 (分布の散布度)

上では、いま問題にしているデータはすべて Poisson モデルに適合しないことがわかった。そこで、次にこれらのカモメの巣の分布が Poisson モデルにくらべて集中分布型なのか、均一分布型なのかを調べる。データが区画法で与えられている場合は個体分布の散布度を表わす

指標として、Morisita の指標 (Morisita [15]) などがある。これに対してデータが距離法で与えられる場合には Clark-Evans の指標 (Clark-Evans [3]), Eberhardt の指標 (Eberhardt [6]) などがあるが、前者は密度があらかじめ知られている場合に適用可能で、後者は (Poisson モデルにおいて) 密度に依存しないという特徴がある。ここでは、問題にしているデータは密度が未知としているので、Eberhardt の指標 I

$$(3.8) \quad I = N(\sum X_i^2)/(\sum X_i)^2 = (\text{変動係数})^2 + 1$$

を用いる。Poisson モデルでは

$$(3.9) \quad E(r^2) = 1/\pi\rho$$

であるから、(3.6) を用いて、 I は漸近的に

$$(3.10) \quad I_p = E(r^2)/(E(r))^2 = \frac{1}{\pi\rho} / \left(\frac{1}{2\sqrt{\rho}}\right)^2 = 4/\pi \doteq 1.273$$

となる。与えられた個体分布の I が I_p より大きい場合は集中型であり、 I_p より小さい場合は均一型である。Bartlett [2] は I_p の 95% 信頼区間を M.P. Macdonald による $N=500$ のシミュレーションの結果として (1.23, 1.33) を与えている。

カモメのデータに対して Eberhardt の指標を計算し、第 5 表に与えた。ユリカモメの場合だけは I_p の 95% 信頼区間に入る。最近接距離分布からみると、ユリカモメの場合はこの指標によってもランダム分布に近い。あとは、セグロカモメ、ニシセグロカモメ、ウミネコの順に均一性がつよくなっていくことがわかる。

Table 5. Eberhardt's index

第 5 表 Eberhardt の指標

<i>Larus</i>	I	($I_p=1.2732$)
[A] <i>L. fuscus</i>	1.13	< I_p
[B] <i>L. argentatus</i>	1.16	< I_p
[C] <i>L. ridibundus</i>	1.30	~ I_p
[C] <i>L. crassirostris</i>	1.10	< I_p

第 2 節でも述べたようにカモメのコロニーにおいて巣は互いにある程度の間隔あけがおこなわれていることが以上の考察からわかった。したがって、この間隔あけ (局所排除) の効果をとりに入れたモデルが必要である。

4. MacRoberts のデータに対する二つのモデル

4.1 Bartlett の多パラメータモデル

前節で述べたような局所排除効果をとりに入れるため、Bartlett は MacRoberts のデータ (ニシセグロカモメおよびセグロカモメ) に対して次のようなモデルを提案している (Bartlett [1])。

最近接巣間距離分布の lower tail における立ち上がりが MacRoberts のデータにおいてあまり急ではないことから Bartlett はいく種類かの大きさの重なり合わない円のランダム充填を考えた。ニシセグロカモメの場合には、4 種類の円をとり、円の半径 R とその確率分布 p を

$$(4.1) \quad \begin{array}{ccccc} R & 1 & 2 & 3 & 4 \\ p & 0.10 & 0.10 & 0.10 & 0.70 \end{array}$$

ととるとき、データと比較的良好に合うとしている。Bartlett の論文からは、しかし、これら 4 種類の円のランダム充填が最密充填になっているのかなどシミュレーションの詳細ははっきりしない。 $R=4$ の円の確率を大きくとっているのはニシセグロカモメのデータの標本平均が $\bar{r} \doteq 8$ であり分布のピークもその辺りであるためと推測される。また $R=1, 2, 3$ の円をわずか

に入れたのは分布の lower tail におけるゆるやかな立ち上がりを再現するためであろう。事実、長さの尺度を変えないときのシミュレーションの結果は、この立ち上がりをよく表わしている。しかし、その時、分布の upper tail にあてはまらない。そこで平均が一致するように長さの尺度を変えた結果が第7図である。第6表にはその頻度分布を示した。適合度検定は 4.3 でおこなうが、このモデルはあまりにも可変パラメータが多い。Bartlett はこれらのパラメータを観測値に最もよく合うまでモデルを検討していないのかも知れないが、たとえあてはま

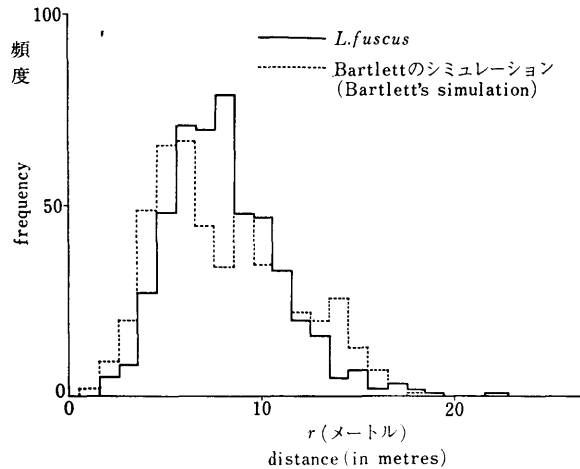


Fig. 7. Comparison between the data of *L. fuscus* and the Bartlett's model
第7図 *L. fuscus* のデータと Bartlett のモデルとの比較

Table 6. Nearest neighbour distance distributions of Bartlett's model and our model for *L. fuscus* ([A]) (scaled to $N=493$)

第6表 *L. fuscus* ([A]) に対する Bartlett のモデルとわれわれのモデルの最近接距離分布 ($N=493$ にスケール)

r	[A]	Bartlett ^{*)}	Ours ^{**)}	r	[A]	Bartlett ^{*)}	Ours ^{**)}
1	0	2.0	2.7	14	5	25.6	7.2
2	5	8.9	7.6	15	7	12.8	2.5
3	8	19.7	16.7	16	2	6.9	0.7
4	27	48.3	27.4	17	3	3.0	0.2
5	48	65.1	38.3	18	2	1.0	
6	71	66.1	51.3	19	1		
7	70	44.4	61.1	20	0		
8	79	33.5	67.9	21	0		
9	48	47.3	67.4	22	1		
10	47	34.5	56.0	23			
11	33	32.5	42.9	24			
12	20	21.7	28.1				
13	16	19.7	15.0				
				total	493	493.0	493.0

*) $N=500$ のシミュレーション (試行回数は1回であると考えられる)。

***) $N=1194$ の最密ランダム円充填の1パターンにおいて、シミュレーションの10回の試行から得た平均値

*) Simulation for $N=500$ (trial is attempted once [surmised])

***) Sample mean of ten trials of simulation for single pattern of the closest random packing of $N=1194$ circles

りが良くなるとしても、モデルとして複雑すぎると思われるし、各パラメータの生態学的意味がはっきりしない。

4.2 パラメータを含まない一つのモデル

われわれは Bartlett のモデルをきっかけに MacRoberts のデータに対して、長さのスケールリング以外はパラメータを含まないモデルを考察した (Hasegawa-Tanemura [10])。

Tinbergen はその著「セグロカモメの世界」(Tinbergen [21]) の中でセグロカモメ (ニシセグロカモメはその近縁種) の巣造り行動について次のように述べている。「新しい^{つがい}番が形成されると、番の二羽はまず適当な^{なわばり}を選ぶ。そして自分たちの^{なわばり}の中に営巣に適した場所を、いくつかの候補地のうちから、いわばデタラメに衝動的にえらぶ」と。このことから、セグロカモメ (あるいはニシセグロカモメ) の場合は、棲息地の環境条件が一樣という仮定のもとで、巣の位置は各なわばり内の一樣ランダム点として定まるというモデルを考えることができる。

ところで、われわれは動物のなわばり形成に関して、なわばりが sequential に形成される場合、理想的な環境条件の下で、棲息地が円の sequential なランダム充填にもとづくなわばりに分割されるというモデルを提出し、これがなわばり性動物のいくつかの観測結果に比較的良く合うことを示している (長谷川・種村 [9], Tanemura-Hasegawa [20])。すなわち、最密ランダム充填の円系の各円に対して Voronoi 多角形*)をつくり、棲息地がこの多角形のなわばりに分けられるとするのである。

そこで今の問題に対して、われわれは等大円の最密ランダム充填の各円の Voronoi 多角形内に一つの一様ランダム点をとりこれを巣の位置とするというモデルを考えることができる。このモデルは長さのスケールリング以外はパラメータを含んでいないことをまず注意しておきたい。このモデルについてシミュレーションをおこない、最近接距離の平均をニシセグロカモメおよびセグロカモメのデータのそれに合わせた。その頻度分布をそれぞれ第8図、第9図に示す。シミュレーションは $N=1194$ の最密ランダム円充填の一つのパターンに関して10回の試行をおこなった。図には10回の試行の envelope が示してある。第6表には結果の頻度分布の数

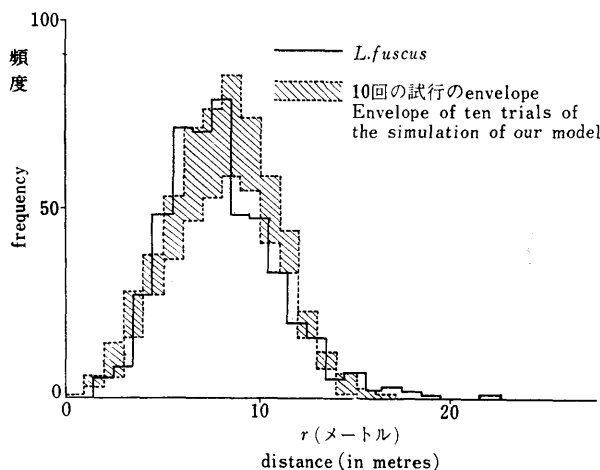
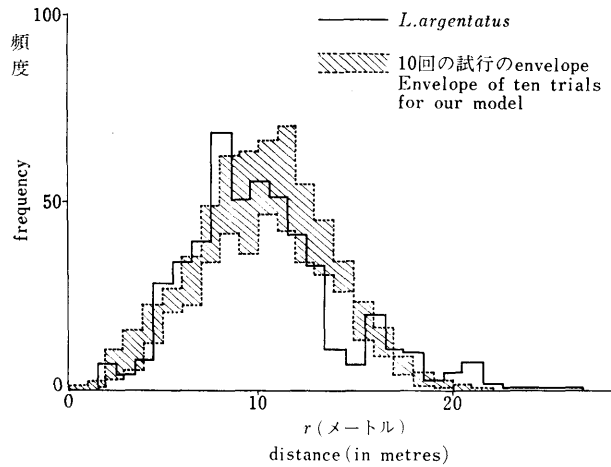


Fig. 8. Comparison between the data of *L. fuscus* and our model.

第8図 *L. fuscus* のデータとわれわれのモデルとの比較

*) 定義は [9], [20] または Rogers [19] 参照。

Fig. 9. Comparison between the data of *L. argentatus* and our model第9図 *L. argentatus* のデータとわれわれのモデルとの比較

値をニシセグロカモメへのあてはめの場合にのみ示してある。第8, 9図からは, MacRobertsのデータとわれわれのモデルとの一致は, モデルが可変パラメータを含まないことを考えればかなり良いように思える。

4.3 適合度検定

Bartlett のモデルおよびわれわれのモデルと MacRoberts のデータとの比較を第3節と同様に適合度検定によっておこなう。ただし, ここでの検定は, モデルの最近接距離の理論分布は求められないので, 観察結果の標本 X とシミュレーションから得られる標本 Y とを比較する二標本検定である。すなわち, この二つの標本が同一の母集団からのランダムサンプルであるという帰無仮説 H_0 の検定である。ここでは χ^2 -検定と K-S 検定をおこなう。いま, 標本 X および Y の大きさをそれぞれ N_1, N_2 とし, クラス i における頻度をそれぞれ X_i, Y_i とすると検定に用いる統計量はそれぞれ

$$(4.2) \quad \chi^2 = \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)^{-1} \sum (\hat{p}_i - \hat{q}_i)^2 / \hat{p}_i^{\circ},$$

$$(ただし, \hat{p}_i = X_i/N_1, \hat{q}_i = Y_i/N_2, \hat{p}_i^{\circ} = (X_i + Y_i)/(N_1 + N_2))$$

および

$$(4.3) \quad D_1 = \sup_i |\hat{F}_X(r_i) - \hat{F}_Y(r_i)|$$

$$(ただし, \hat{F}_X, \hat{F}_Y \text{ はそれぞれ標本 } X, Y \text{ の経験分布関数})$$

である。

第7表に検定の結果を与えた。われわれのモデルに対する検定の χ^2 値および D_1 値は, 10回のシミュレーション試行のおおのに対する値を示した。 χ^2 検定においてはいずれのモデルも 0.1% の水準で H_0 が棄却される。しかし, χ^2 値はニシセグロカモメのデータについて, Bartlett のモデルの方がわれわれのモデルよりかなり大きい。K-S 検定においては, 前節でも述べたように D_1 値からは確率水準 P の上限しか確定しないわけであるが, Bartlett モデルでは $P < 0.005$ であるのに対し, われわれのモデルでは D_1 値が $P < 0.005$ を与える試行は1つもなく, $P < 0.05$ となるのが10回のうち4回である。またセグロカモメとの比較では, K-S 検定の D_1 値から $P < 0.05$ となるシミュレーション試行は 3/10 である。

Table 7. Goodness-of-fit tests of two models against *L. fuscus* ([A]) and *L. argentatus* ([B])第7表 *L. fuscus* ([A]) および *L. argentatus* ([B]) に対するモデルの適合度検定

[A]	χ^2 (<i>d.f.</i> =12)	<i>P</i>	K-S (D_1)	<i>P</i>
Bartlett	58.12	$P < 0.001$	0.1134	$0.001 < P < 0.005$
Ours	(1)	$P < 0.001$	0.0690	$0.05 < P < 0.10$
	(2)		0.0619	$P > 0.10$
	(3)		0.0887	$0.005 < P < 0.01$
	(4)		0.0765	$0.025 < P < 0.05$
	(5)		0.0816	$0.01 < P < 0.025$
	(6)		0.0749	$0.025 < P < 0.05$
	(7)		0.0590	$P > 0.10$
	(8)		0.0715	$0.05 < P < 0.10$
	(9)		0.0686	$0.05 < P < 0.10$
	(10)		0.0623	$P > 0.10$

[B]	χ^2 (<i>d.f.</i> =17)	<i>P</i>	K-S (D_1)	<i>P</i>
Ours	(1)	$P < 0.001$	0.0663	$0.05 < P < 0.10$
	(2)		0.0778	$0.025 < P < 0.05$
	(3)		0.0993	$0.001 < P < 0.005$
	(4)		0.0656	$P \sim 0.10$
	(5)		0.0776	$1.025 < P < 0.05$
	(6)		0.0625	$P > 0.10$
	(7)		0.0640	$P > 0.10$
	(8)		0.0661	$0.05 < P < 0.10$
	(9)		0.0654	$P \sim 0.10$
	(10)		0.0600	$P > 0.10$

以上の点から、われわれのモデルは、MacRoberts のデータに対するあてはまりはあまり良好でないかも知れないが、Bartlett の多パラメータモデルを改善する簡単なモデルであるといえる。

5. 各種のカモメに対する統一的な1パラメータモデルとそのあてはめ

前節に示した、カモメの生態行動にもとづくわれわれのモデルを長さのスケールリングによって他のカモメにもあてはめるには少々無理がある。その理由は、このモデルの最近接距離分布が第8, 9図に示したように比較的対称な分布であるため、ユリカモメの場合のように upper tail の長い非対称な分布にあてはまらないこと、そして、ウミネコの場合のように lower tail の急激な立ち上がりを表現できないことである。

そこで、今、問題にしている各種のカモメのデータを統一的に記述するにはパラメータを含んだモデルが必要である。

5.1 1パラメータモデル

われわれは、個体間の局所排除効果を考慮に入れた、1つのパラメータを含む次の二つのモデルについて考察する。

(1) 円のランダム充填モデル

これは最密充填に至らない等大円の sequential なランダム充填のモデルで、パラメータは数密度 ρ である。このモデルは均一型分布を与える一例として、hard-core モデルの

名で Matérn [14], Paloheimo [16], Ripley [18] らが, また SSI (simple sequential inhibition) モデルの名で Bartlett [2], Diggle-Besag-Gleaves [5], Diggle [4] らが用いている.

(2) 調節モデル

上のモデルは個体を順次平面上に置いて行く過程で, 一たん個体がある場所に置かれるとそこに固定され, 後は動かないモデルであった. これに対し, 調節モデルは N 個の個体が平面区画内に, 最初にたとえば完全にランダムに置かれたとき, 互いに近すぎる個体同士は遠ざかり合うように位置を調節するというモデルで動物のなわばり形成の一つのモデルとしてわれわれが導入した ([8], [9]). われわれが与えた調節のメカニズムは次の通りである. 時刻 t での個体 i ($i=1, \dots, N$) の位置を $\mathbf{x}_i^{(t)}$ とし, 個体 i の Voronoi 多角形を $\Pi_i^{(t)}$ とするとき, 近接する個体から遠ざかるために個体 i は次の瞬間, 多角形 $\Pi_i^{(t)}$ の重心 $\mathbf{g}_i^{(t)}$ の方に向かい, 時刻 $t+1$ における位置 $\mathbf{x}_i^{(t+1)}$ は

$$(5.1) \quad \mathbf{x}_i^{(t+1)} = \mathbf{x}_i^{(t)} + (\mathbf{g}_i^{(t)} - \mathbf{x}_i^{(t)})/M, \quad (M \geq 1)$$

によって定められる. これを $i=1, \dots, N$ についておこなって各時刻における個体配置のパターンを求めるのである ([20]). M は個体の動きをスムーズにするための定数であり, [8], [9] では $M=1$ となっていた. このモデルのパラメータは M, t の二つであるが以下の議論では $M=20$ に固定し, t のみを可変パラメータと考える.

5.2 モデルのあてはめの方法

上に示した二つの 1 パラメータモデルが 4 種のカモメのデータに統一的にどこまであてはまるかをみるため, まずあてはめの測度を導入する. われわれは, 観測データ X をモデルのパラメータ θ に対するシミュレーションデータ Y^θ (今の場合は, モデルの理論分布が求められないので Monte Carlo シミュレーションに依拠する) との食い違いを測る量として対数尤度比統計量

$$(5.2) \quad -2 \log \lambda(\theta) = \sum (X_i + Y_i^\theta) \log (X_i + Y_i^\theta) - \sum X_i \log X_i \\ - \sum Y_i^\theta \log Y_i^\theta - (N_1 + N_2) \log (N_1 + N_2) + N_1 \log N_1 + N_2 \log N_2$$

(ここで N_1, N_2 はそれぞれ標本 X, Y^θ の大きさ, そして X_i, Y_i^θ はクラス i の各標本の頻度)

および Kolmogorov-Smirnov 統計量

$$(5.3) \quad D_1(\theta) = \sup_i |\hat{F}_X(r_i) - \hat{F}_{Y^\theta}(r_i)|$$

($\hat{F}_X, \hat{F}_{Y^\theta}$ は標本 X, Y^θ の経験分布)

を考える. モデルに対するシミュレーションの試行を k 回おこなう場合は, Y^θ, F_{Y^θ} としてその平均をとり,

$$(5.4) \quad Y_i^\theta = \sum_{l=1}^k Y_{i,l}^\theta / k$$

$$(5.5) \quad F_{Y^\theta} = \sum_{l=1}^k F_{Y,l}^\theta / k \quad (Y_{i,l}^\theta, F_{Y,l}^\theta \text{ はそれぞれ試行 } l \text{ の結果})$$

とする ([4]). そして $-2 \log \lambda(\theta)$ および $D_1(\theta)$ が最小となる $\theta = \theta^*$ によって, データにあてはまるモデルのパラメータ値 θ^* を推定する. 一般には二つの測度から得られる θ^* は一致しないが, その際はどちらを採用するかを適宜定めることとする (ただし本論文では, θ^* を精度よく求めることが目的なのではなく, また θ の値をあまり細かくきざんでいない).

5.3 モデルのシミュレーションとカモメのデータへのあてはめ

5.1 に示した二つのモデルに対するシミュレーションは次のようにおこなった。

(1) ランダム充填モデル

$N=500$, 試行回数 $k=10$, 正方形の区画, 周期境界条件を用いる, $0.005 \leq \rho \leq 0.20$.

(2) 調節モデル

$N=500$, 初期配置は完全ランダム点分布, 試行回数 $k=1$, 正方形の区画, 周期境界条件を用いる, $0 \leq t \leq 500$, $M=20$.

これらのシミュレーションの結果を各種のカモメのデータに対して, 5.2 に与えた測度を求めた。一例としてニセグロカモメのデータに対する結果を第 8 表に示す。そして, 各カモメに対し, 二つのモデルについてそれぞれ二つの測度から得られた $\theta = \theta^*$ 値をまとめたのが第 9 表である。この表の中で θ_1^* (すなわち ρ_1^* , t_1^*) は $-2 \log \lambda(\theta)$ から求めた値, そして θ_2^* (ρ_2^* , t_2^*) は $D_1(\theta)$ から求めた値である。また θ^* 値の次に括弧内に示した数値は $\theta = \theta^*$ における $-2 \log \lambda(\theta)$ (自由度も) および $D_1(\theta)$ の値である。ニセグロカモメおよびセグロカモメの調節モデルへのあてはめの際, $t_2^* > 9$ となっており t_1^* 値とかなり食いちがうように見えるが, その一つの理由は, 分布の tail へのあてはまりに対する感受性が二つの測度において異なるためである。すなわち, $D_1(\theta)$ 値は tail に対して鈍感な量であり, 逆に $-2 \log \lambda(\theta)$ は敏感である。セグロカモメのランダム充填モデルへのあてはめについても同様である。これらの例以外

Table 8. Fitting of two models to the date of *L. fuscus*
第 8 表 *L. fuscus* のデータに対する二つのモデルのあてはめ

(1) ランダム充填モデル ($N_2=500$)		
(1) Random packing model ($N_2=500$)		
ρ	$-2 \log \lambda (d.f. = 13)$	D_1
0.06	25.55	0.0609
0.08	12.46*)	0.0393*)
0.10	26.70	0.0527
(2) 調節モデル ($N_2=500$)		
(2) Adjustment model ($N_2=500$)		
t	$-2 \log \lambda (d.f. = 13)$	D_1
5	21.63	0.0589
6	16.86	0.0509
7	12.56*)	0.0494
8	14.49	0.0455
9	15.86	0.0355

*) 最小値を示す *) minimum value

Table 9. θ^* values estimated by the fitting of two models to the data of gulls

第 9 表 カモメのデータに対する二つのモデルのあてはめから得られた θ^* 値

<i>Larus</i>	Random packing model ランダム充填モデル		Adjustment model 調節モデル	
	[A] <i>L. fuscus</i>	ρ_1^* ρ_2^*	0.08 (12.46, $d.f. = 13$) 0.08 (0.0393)	t_1^* t_2^*
[B] <i>L. argentatus</i>	ρ_1^* ρ_2^*	0.04 (23.48, $d.f. = 15$) >0.06	t_1^* t_2^*	8 (39.76, $d.f. = 15$) >9
[C] <i>L. ridibundus</i>	ρ_1^* ρ_2^*	0.01 (19.99, $d.f. = 11$) 0.02 (0.0977)	t_1^* t_2^*	2 (21.72, $d.f. = 11$) 2 (0.1031)
[D] <i>L. crassirostris</i>	ρ_1^* ρ_2^*	0.14 (14.97, $d.f. = 9$) 0.14 (0.0445)	t_1^* t_2^*	18 (28.94, $d.f. = 9$) 18 (0.0680)

注: θ_1^* ($=\rho_1^*$ および t_1^*) は統計量 (5.2) から得られた値を表わし, θ_2^* ($=\rho_2^*$ および t_2^*) は統計量 (5.3) から得られた値を表わす。括弧内の値は θ^* における各統計量の値を表わしている。

Note: θ_1^* ($=\rho_1^*$ and t_1^*) indicates the value obtained from the statistics (5.2) and θ_2^* ($=\rho_2^*$ and t_2^*) is the value obtained from (5.3). The values in parentheses represent the values of respective statistics at θ^* .

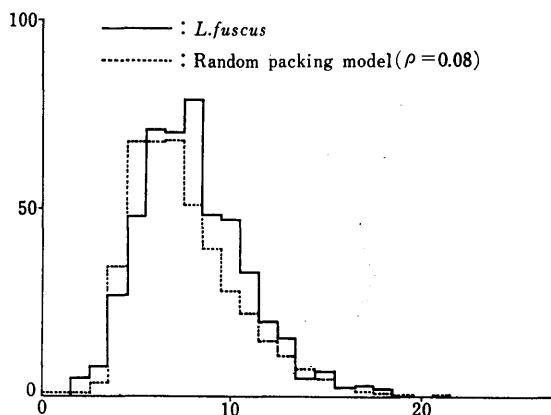


Fig. 10. Data for *L. fuscus* and the random packing model ($\rho^*=0.08$)
第10図 *L. fuscus* のデータとランダム充填モデル ($\rho^*=0.08$)

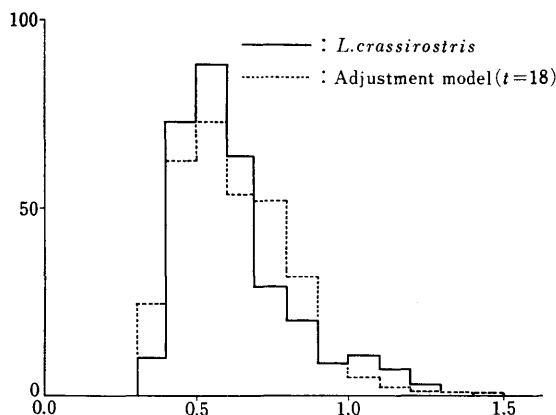


Fig. 11. Data for *L. crassirostris* and the adjustment model ($t=18$)
第11図 *L. crassirostris* のデータと調節モデル ($t=18$)

においては、 θ_1^* と θ_2^* はほぼ一致している。モデルのあてはまりが頻度分布で見て、実際どれほどのものであるか第10, 11図に例として示した。第10図はニンセグロカモメのデータにランダム充填モデル ($\rho=0.08$) をあてはめたもので、第11図はウミネコのデータに調節モデル ($t=18$) をあてはめた結果である。第12図には、 $\rho=0.08$ のランダム充填による円の配置パターンの例を示す。また第13, 14図には調節モデルの $t=0$ (完全ランダム点分布) および $t=18$ の個体配置パターンをそれぞれ与えた。第2節で述べたようにウミネコの巣配置パターンについて、巣の位置座標を現在求めている ([11]) が、コロニーでの観察の印象からは、第14図は割合よく、現実のパターンを表わしていると思われる。ただし、この点については巣の位置座標が求まった時点で、多角的にモデルと比較してみる必要がある。

以上のようにカモメのデータに対する統一的なモデルとしてランダム充填モデルと調節モデルの二つをあてはめてきたが、いずれが良いモデルといえるだろうか。一般にタイプの異なる二つのモデルを比較するのはむずかしいと思うが、ここでは第9表から判断してみる。すなわちこの表からは、全体的に見て θ^* 値を与える $-2 \log \lambda(\theta)$ および $D_1(\theta)$ 値が小さいのはランダム充填モデルの方であるのでこのモデルの方がよりあてはまりが良いといえそうである。しかし、この点はあくまで最近接距離分布のみからいえることに注意しておく必要がある。

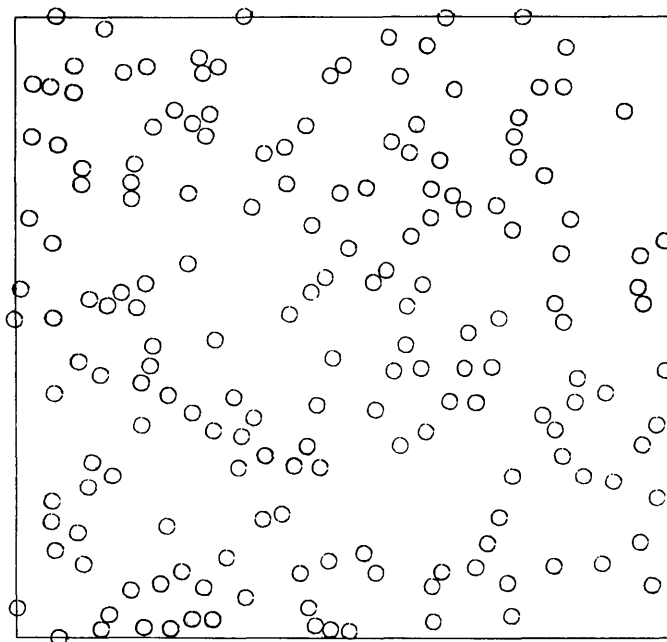


Fig. 12. An illustrative pattern of circles in the random packing model ($\rho=0.08$)

第12図 ランダム充填モデルにおける円配置パターン ($\rho=0.08$)

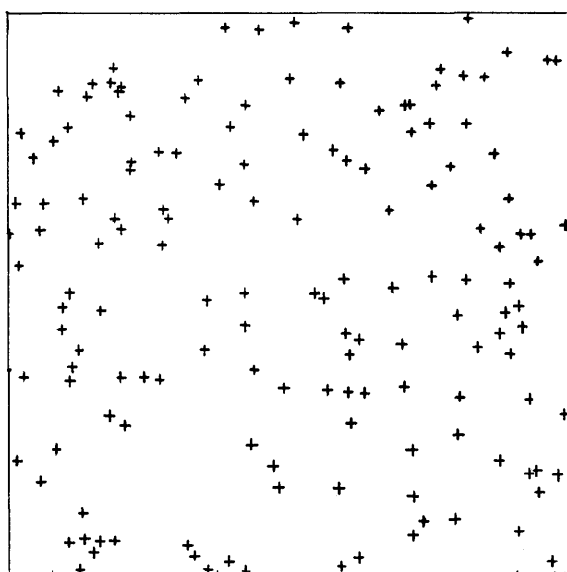
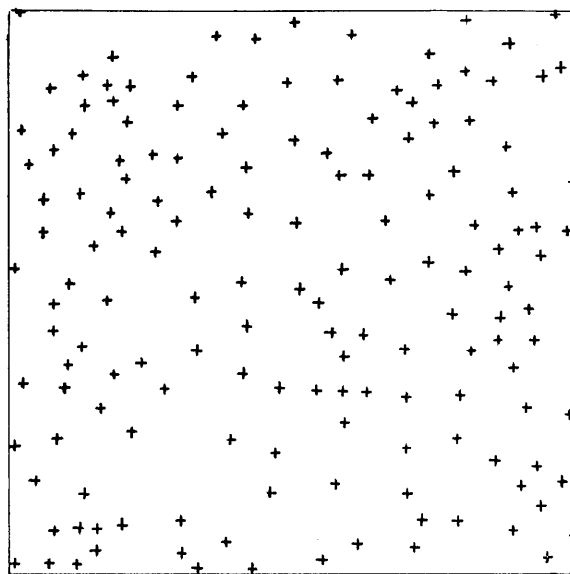


Fig. 13. A pattern of completely random points (the initial ($t=0$) pattern used in the adjustment model)

第13図 完全ランダム点分布 (調節モデルにおける初期 ($t=0$) 配置パターン)



- *) このパターンは第13図のパターンを初期配置として得られたもの
 *) This pattern is obtained in the adjustment model using the pattern of Fig.13 as the initial configuration of individuals.

Fig. 14. The pattern of individuals at $t=18$ in the adjustment model*)

第14図 調節モデルにおける $t=18$ の個体配置パターン*)

6. 議 論

われわれは4種のカモメの最近接巣間距離分布のグループ分けされたデータのみから、Poissonモデルとの検定にはじまって、Bartlettの複雑なモデルをきっかけにこれを改良するモデルの追求、さらには統一的なモデルの追求、そのあてはめへと進んだ。この中で、カモメの巣の間にある程度の間隔あけがおこなわれており、この局所排除効果が巣の分布を均一型分布にむかわせていることが、データから明らかになった。

カモメ類は一般に、繁殖期に莫大な個体数よりなるコロニーを形成し、成鳥の番は内部に営巣のためのなわばりをもつ。そしてなわばりの中に巣を造って産卵・育雛をおこなう。このなわばりはきびしく守られており、一つの番のなわばりに他者が侵入すると、侵入者はただちに攻撃を受け、追い払われる(ウミネコの生態については[11]に詳しく述べられる)。したがって、巣間の距離データから明らかになった巣同士の間隔あけは、カモメのこのような行動を通じておこなわれているのである。

なわばりによる棲息地の分割を通じてこのようにできる巣の配置パターンに対して、良いモデルをつくるには、したがってなわばりの形成そのものに対するモデルが背景に必要である。この意味で、4.2に与えたような生態学的考察を含んだわれわれのモデルは望ましい方向にあるといえる。

カモメのデータすべてを記述するために第5節に与えたモデルは、第7表と第9表とを比べると明らかなように、4.2に与えたモデルよりもあてはまりがよい。しかし、ランダム充填モデルや調節モデルは、それぞれカモメの巣同士の局所排除や位置の調節というメカニズムを含んではいるもののなわばりに対する考察が不十分である。さらにまた、巣の位置がなわばりの

中心であると仮定すると、パラメータの最適値は、ランダム充填モデルにおいては低すぎる密度を与えるし、調節モデルにおいては位置の調節が不十分である（調節モデルにおいて安定分布に達するのは $t \sim 500$ ([20] 参照)). それでも、これらがデータによくあてはまる一つの理由は、現実中存在する環境の不均一性が陰に、これらのモデルに入りこんでいるためであろう。

今後の方向として、このような環境の不均一性をとりこんだ、しかし、パラメータ数の少ない生態学的モデルをつくっていくことを研究課題としたい。

謝 辞

本研究をすすめるに際し、樋口伊佐夫第二研究部部長から終始、励ましと有益な御助言、御助力をいただき、ここに感謝致します。青森県八戸市教育委員会には燕島におけるウミネコの生態観察の許可といろいろな御便宜をいただき、ここにお礼申し上げます。小山田和枝嬢にはウミネコのデータ収集と計算処理を手伝っていただき、坂本淑子嬢には一部の計算プログラムの作成と計算処理に御助力いただきました。ここに感謝の意を表します。なお、この研究は文部省科学研究費奨励研究 A「ウミネコのなわばり形成過程の研究」の一部としておこなわれたものです。

参 考 文 献

- [1] Bartlett, M.S. (1974). The statistical analysis of spatial pattern, *Adv. Appl. Prob.*, **6**, 336-358.
- [2] Bartlett, M.S. (1975). *The Statistical Analysis of Spatial Pattern*, Chapman & Hall, London.
- [3] Clark, P.J. and Evans, F.C. (1954). Distance to nearest-neighbor as a measure of spatial relationships in populations, *Ecology*, **35**, 445-453.
- [4] Diggle, P.J. (1979). On parameter estimation and goodness-of-fit testing for spatial point patterns, *Biometrics*, **35**, 87-101.
- [5] Diggle, P.J., Besag, J. and Gleaves, J.T. (1976). Statistical analysis of spatial point patterns by means of distance methods, *Biometrics*, **32**, 659-667.
- [6] Eberhardt, L.L. (1967). Some developments in 'distance sampling', *Biometrics*, **23**, 207-216.
- [7] Greig-Smith, P. (1957). *Quantitative Plant Ecology*, Butterworths, London.
- [8] Hasegawa, M. and Tanemura, M. (1976). On the pattern of space division by territories, *Ann. Inst. Statist. Math.*, **28**, B, 509-519.
- [9] 長谷川政美, 種村正美 (1977). なわばりによる空間分割のパターンについて——なわばり形成の幾何学的統計モデル——, *応用統計学*, **5**, 47-61.
- [10] Hasegawa, M. and Tanemura, M. (1980). Spatial pattern of territories, *Recent Developments in Statistical Inference and Data Analysis* (ed. K. Matusita), North Holland, 73-78.
- [11] 長谷川政美, 種村正美, 樋口伊佐夫 (1981). ウミネコの生態調査 I, *統計数理研究所集報*, **28**, 79-97.
- [12] Kendall, M.G. and Moran, P.A.P. (1963). *Geometrical Probability*, Charles Griffin, London.
- [13] MacRoberts, B.R. and MacRoberts, M.H. (1972). Social stimulation of reproduction in herring and lesser black-backed gulls, *Ibis*, **114**, 495-506.
- [14] Matérn, B. (1960). Spatial variation, *Medd. Skogsforskn. Inst.*, **49**, 1-144.
- [15] Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distributional patterns, *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, Ser. E (Biol), **2**, 215-235.
- [16] Paloheimo, J.E. (1971). On a theory of search, *Biometrika*, **58**, 61-75.
- [17] Patterson, I.J. (1965). Timing and spacing of broods in the black-headed gull *Larus ridibundus*, *Ibis*, **107**, 433-459.
- [18] Ripley, B.D. (1977). Modelling spatial patterns, *J.R. Statist. Soc.*, B, **39**, 172-212.
- [19] Rogers, C.A. (1964). *Packing and Covering*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- [20] Tanemura, M. and Hasegawa, M. (1980). Geometrical models of territory I — Models for

- synchronous and asynchronous settlement of territories —, *J. Theor. Biol.*, **82**, 477–496.
- [21] Tinbergen, N. (1953). *The Herring Gulls' World*, Collins, London.
- [22] Walsh, J. E. (1963). Bounded probability properties of Kolmogorov-Smirnov and similar statistics for discrete data, *Ann. Inst. Statist. Math.*, **15**, 153–158.
- [23] 樋口伊佐夫, 種村正美, 小山田和枝, 長谷川政美 (1981). ウミネコの生態調査 II, 統計数理研究所集報, **28**, 99–115.