

化石の計測と統計：古生物学実習の1例

速水，格
九州大学理学部

<https://doi.org/10.15017/4706200>

出版情報：九州大学理学部研究報告．地質学．10 (2), pp.67-90, 1969-11-12. 九州大学理学部
バージョン：
権利関係：

化石の計測と統計

—古生物学実習の1例—

速 水 格

Mensuration of fossils and statistics
—An example of palaeontological exercise—

Itaru HAYAMI

Abstract

As a theme of the palaeontological exercise in the Department of Geology, Kyushu University, the students and I have been studying some basic biological concepts and various statistical techniques which seem to be useful in population palaeontology, taking some samples of ordinary bivalves as examples.

This is a brief guide for the exercises of this kind and the elementary study of fossil biometry. The following basic techniques are explained with some examples: 1) sampling, 2) mensuration, 3) histogram, 4) analysis of variation and polymorphism, 5) chi square test for the recognition of random sampling and normal distribution, 6) *t* test for the identification and discrimination of populations, 7) correlation between two variables, 8) linear regression, 9) regression on allometrical equations, 10) evaluation of taxonomic characters, 11) short-cut and other methods for taxonomic identification and discrimination.

Many branches of biology including modern taxonomy focus on the population rather than the individual. Because a population cannot be logically represented by a single type specimen, statistical methods on the basis of well quantified data are an indispensable tool for the representation of variation and growth and also for the taxonomic and evolutionary study in palaeontology as well as neontology. Biometrical studies must be founded not only on correct statistical techniques but also on sound biological concept. Among others the population concept supported by modern genetics is especially important for the biometry, because the recognition or assumption of normal distribution of characters is a necessary condition for the advanced statistical study.

In the present paper I also emphasize the importance of the study of relative growth for the evaluation of taxonomic characters. One should select the most adequate parameter for each character, especially carefully in order to represent the variation by the combination of two variables, because the relative growth of an organism is not necessarily linear. Some comments are also given on the methods of taxonomic identification and discrimination, especially STUDENT's *t* test and MAYR, LINSLEY and USINGER's 75 percent rule. The significance of the result of *t* test may be a necessary condition for the taxonomic discrimination. It may be a shortcoming for the 75 percent rule that the number of individuals is not considered.

目 次

- | | |
|-------------|-------------|
| 1. 緒 言 | 4. 実習の材料 |
| 2. 生物測定学の意義 | 5. サンプルリング |
| 3. 分類学との関連 | 6. サンプルの前処理 |

- | | |
|-----------------------------|---------------------------------|
| 7. 計 測 | 13. 相対成長の調査 I (1 次式回帰) |
| 8. ヒストグラム | 14. 相対成長の調査 II (α 次式回帰) |
| 9. 個体変異の検討 | 15. 分類学的形質の評価 |
| 10. 正規分布の認定 (χ^2 検定法) | 16. 種・低次分類単位の同定と識別 |
| 11. 平均値の差異の検定 (t 検定法) | 17. 結 語 |
| 12. 2 変数の間の相関 | 参 考 文 献 |

1. 緒 言

古生物学をこれから勉強しようとする学徒にとって、重要化石の学名や産出時代、生物の各部分の名称を覚えることは 1 つの基礎的な課題である。そのため、各大学における古生物学実習では、小型化石の検出法やプレパラートの作成とともに大型化石の観察・スケッチに多くの時間をあてるが多かったし、今後も同様に続けられることであろう。しかし、このような実習はともすれば単調に流れやすく、学生に古生物学本来の意義を理解させ、研究の興味を覚えさせることが必ずしも容易でない。このことは古生物学実習を行なった学生、担当した教官の多くが感じていることであろう。

いっぽう、最近では自然科学諸分野のいちじるしい発展、研究に有用な新しいテクニックの開発があり、古生物学自体も 1 つの大きな転換期にさしかかっていると見ることができる。すなわち、従来の観察・記載と層序学への応用を目的とする研究方法に加えて、理論的・実験的な方法が追加される。このような学問の流れと予測される将来の方向に対処して、古生物学のカリキュラムについても再検討の必要があると感じているのは筆者だけではない。

筆者の考えでは、古生物学実習はその講義と同様に、分類各論だけでなく、古生物全体に通ずるような総論的な題材をとり扱ってみるのがよいと思う。とはいえ、実習ではあくまで実際に化石を用いて具体的な形で基本が学習されなければならない、そこに実習担当者の苦心が払われる。何よりも重要なことは、実習が受身の学習ではなく、学生の自主的な研究態度によって、体験的に学問の基本と研究方法が習得されていくことである。この点では、担当者があらかじめ用意した材料を与えて観察させるよりも、学生自身の採集による資料を処理し、いろいろな見地から検討して、オリジナルな結論を導くように計画する方が優れている。

生物測定学を古生物学実習の一部に織りこもうとするのは主としてこのような理由によるものである。定量的な資料とそれにもとづく客観性の高い判断はあらゆる自然科学分野でますます強く要求されており、古

生物学としてその例外ではない。

本論は過去 2 年間試験的に九州大学理学部地質学科で行なってきた古生物学実験 (一部) の経験をもとにして、化石の計測と統計の初歩的な手段を実例をつけて解説し、私見を述べたものである。なお、方法を解説するに先立ち、生物測定の目的・意義を一応明らかにしておく必要がある。初めの部分をこれにあてた。もちろん、古生物学実験で学習すべき総論はこれだけではない。古生態学や応用古生物学についても適当な題材があると思われるし、計測・統計に関してもさらによい方法があるかも知れないので、実験指導者諸兄、学生諸氏の率直な御批判をお願いする。

本論に入るに先立って、本論をまとめておくことをすすめられ、粗稿の校閲をしていただいた九州大学理学部地質学教室の松本達郎教授、首藤次男博士、桃井斉博士、小沢智生氏に深謝する。東京大学の花井哲郎博士、岩崎泰頼博士、国立科学博物館の小島都生博士からは多くの有益な御教示を賜った。また、実習に多くの便宜をはかられた鳥山隆三教授をはじめ当教室の諸先生、協力と討議をしていただいた加藤藤司氏、松隈明彦氏ほか多くの学生諸氏にも厚く御礼申上げる。挿図の清書は和田佑子嬢のお世話になった。

2. 生物測定学の意義

生物測定学 (biometry) または生物統計学 (biostatistics) は生物の種々の形質・特性を定量的に測定・解析する学問である。生物学の 1 分科であるというよりは、生物科学の諸分野で定量的な資料と客観性の高い結論を得るための重要な手段であるといえる。すなわち、測定・統計自体に目的があるわけではなく、生物の個体変異・成長・形質の間の関係などを明らかにして、分類学・進化学・生態学・生理学・遺伝学・育種学・社会学などの研究目的に応じて資料の整理と妥当な結論を導こうとするために行なわれる。古生物学においても、個体変異の調査、多型現象の解析、種や低次分類単位の同定と識別、成長の検討と個体発生上の生態変化の推定、さらに微小な進化現象を量的にとらえて系統を明らかにするために、この方法はきわめて有効であり、最近ますます盛んになる機運にある。

ところで個体群の概念 (population concept) は生

物を取り扱おうときに最も重要かつ基本的な考え方の1つである。特に、生物測定学においては対象を単一の標本ではなく個体群に置くことが多いから、統計を進めるにあたりその意味をよく理解しておく必要がある。

生物学的な個体群 (population) とは一定の時間と空間内に生活している同種の個体の集まりをいう。広い意味では、異なった種をも含めて、同所の生物個体全部を指すこともあるが、これは一般的でない。個体群には時空的範囲のとり方によって種々の型・規模のものが考えられるが、遺伝学的には、“遺伝子プールを共有する個体からなる繁殖社会” (DOBZHANSKY, 1951) を想定するのが便利で、これをメンデル集団 (Mendelian population) と呼んでいる。メンデル集団は生物の生活・進化にない手であり、分類学的・遺伝学的に細分できる最小の単位である。古生物では、個体群をとらえるに際して、化石層の時空的広がりや原地性・異地性の問題など技術的な難関がある程度存在するが、斉一的な考え方をすれば、古生物の進化は個体群の連続的な変化にほかならないことが明白である。

生物の個体群には必ずある大きさの個体変異がある。したがって、個体群やその集合である種・亜種の特徴は単一の個体 (例えばタイプ標本) で代表させることはできないのである。しかし、1つのメンデル集団の中で交雑がまったく無作為に行なわれているとすれば、確率の法則に従って、生物の連続的な遺伝的形質は正規に近い分布をとるはずである*。事実、生物の同所の個体群につき累計してみると、正規に近い頻度分布を示すことが多い (性的そのほかの理由による多型現象がある場合は別とする)。したがって、個体群の特性を表現するには、各形質の平均値 (mean) と標準偏差 (standard deviation) が重要な意味を持つことが

理解される。生物測定学では生物の形質を測定して、まず正規分布を認定あるいは予測することが多い。統計学の常識として、正規分布を認定・予測することが、以後の推測を進める上に重要な前提となるからである。生物測定学は GALTON, PEARSON らによってすでに前世紀末から開始されたが、正規分布の原因が集団遺伝学の発展により説明されるに及び、FISHER, WRIGHT, MATHER らの遺伝学者の努力により新しい見地から多くの有用な推計学的方法が開発されることになった。遺伝学的な裏づけを得たことは生物を統計学的に取扱う考え方に重要な基盤となった。しかし、遺伝的形質と非遺伝的形質を区別することの重要性や多型現象を見分けることの必要性も同時に指摘され、既存の生物測定学にある種の警告を与えていることも事実である。

3. 分類学との関連

上記の個体群の概念は当然のことながら分類学の理論や方法にも大きな影響を及ぼした。集団解析 (population analysis) あるいは測定分類学 (taxometry) と呼ばれる分野では、個体群の概念に基礎を置き、個体群間の生殖的・地理的隔離を重視すると共に、生態・形態を調査して、種や低次分類単位の同定・識別と個体群の間の系統関係の実体を明らかにしようとする。同所の個体多数を採集して、計測・統計によってメンデル集団をよく代表していると思われるサンプル (ハイボジムという) を認定し、他所のサンプルと比較することは、いわゆる新分類学 (new systematics) の重要な手法で、次第に慣習的な類型分類学にとって代りつつある。古生物では資料に制約がある場合が多いので、新分類学的方法の実行がかなりおこなわれているが、考え方としては現生生物とまったく同じである。古生物学でも個体群を対象としなければ、妥当な分類を行ない、進化の実体を明らかにすることは困難である。

生物分類学は最も基礎的な学問として、かつては生物学の中で大きな部分を占めていた。少なくとも DARWIN 以後生物科学の多くの新しい分野が開かれるまでは、生物学者イコール分類学者であったといっても過言ではない。近年、遺伝学・生態学・分子生物学・生化学などの輝かしい発展があり、分類学は完全に生物学の片隅に追いやられてしまい、これを軽視する傾向さえある。しかし、考えてみると、分類学は現在でもまた将来でもあらゆる生物科学分野の基礎として重要な意義を持っている。それと同時に、他の部

* ある量的な形質に影響を与える遺伝的および環境的要因の数を求めることは困難であるが、それがきわめて多いことは容易に推定できる。

2項分布 $(p+q)^k$ において、 $p+q=1$, $p > \frac{1}{k}$, $q > \frac{1}{k}$ であるとするれば、この2項分布を展開して得られる頻度分布は k が大きくなるにつれて

正規分布 $m = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}$ に漸近することが証明されている (m : 階級 x の頻度, μ : 平均値, σ : 標準偏差)。実際問題として $k \geq 30$ ならば正規分布とみなして差支えないといわれている (小川, 1954; メーサー, 1955, 参照)。

門で得られた新知見を吸収して限りなく発展していく総合的な学問であると考えられる。

LINNAEUS が 2 名法を始めて用いてから約 200 年の間に、我々が通常野外で見かけるような動植物は古生物をも含めて大部分のものが記載され、学名が与えられた。そのために一部の分類学者の興味は、未記載の珍奇な種を探し求めて新名をつけたり、既存の種を細分したり、古い文献を探し出して学名の先取権を論ずることに向けられた。このような研究は分類学者にしてみれば重要な課題であって、その積み重ねによって現在の分類体系の基礎が敷かれているわけであるが、専門外の学者には、このような作業は単なる鑑別学・文献学または細分と統合の際限のない繰り返りしとか映らないのであろう。

しかし、前述したように、分類学にもいちじるしい進歩があったのである。この質的向上は必ずしも直ちに分類体系の大幅な改変を伴うものでなく、多年の歳月を要する地味な進歩であるために、慣習的な分類学のかげにかくれて一般の目に映らないのではないかと思われる。ここ数年は分類学の理論をめぐって盛んに議論が展開されている。この機会に、分類学にたづさわる者はもちろん、関連分野の研究者も現代科学としての分類学の意義を改めて認識しておく必要があると考えられる。

最も客観的な判断を得るための研究方法がプリンシプルとして確立するのが他の研究部門に比べておけていることは、確かに分類学にとって不幸なことであった。しかし、主観性の強い高次の分類単位はともかく、種および低次分類単位の同定・識別には、従来の方法に加えて、生物測定学の正しい利用がきわめて有効であろうと考えられる。また、古生物の種の認定には、飼育・交配実験のような直接的な検証手段がないから、計測・統計はことさら重要な意義があるといえる。

4. 実習の材料

計測・統計の対象となる化石は保存が良く個数がかかり多く集まるものであれば何でもよいわけである。ただし、小型化石・微化石は、立体のままでは、電子顕微鏡を用いない限り、正確な測定は困難である。この点では、直接ノギスを当てて測定できる二枚貝・腹足類・腕足類・サンゴ・ウニのような大型化石や、薄片で観察・計測する大型有孔虫・苔虫などが実習の題材に向いている。頭足類・三葉虫・脊椎動物は研究材料としてはきわめて興味深いのが、特別の場合を除いて、

学生実習で手軽に扱えるほど産出頻度が多くないであろう。二次的変形のある材料では計測・統計に良い結果を期待することはできないが、カウンティングによって表現できる形質（例えば放射肋数）はとり扱おうことが可能である。とはいえ、日本の中・古生層のように固化のいちじるしい地層から、短期日に多数の完全な個体をとり出すことは技術的に無理であろうから、一般には新生代（特に中新世以後）の材料が実習の題材として好適である。九州大学の実験では、福岡近郊に適当な材料がないので、主として現生の貝殻を扱おうことが多いが、材料次第ではまったく同じ研究方法が古い時代の化石にも適用できることを想定している。特に石灰岩やノジュール中の化石には中・古生代のもので生物測定学の対象となる材料が多いと考えられる。

5. サンプリング

学生に自発的な研究意欲を起こさせる意味からも、実習は採集の段階から行なった方がよいといえる。ただし、サンプリングの良し悪しは結果に重大な影響を与えるから、実習の場合にも研究の場合と同様、慎重に計画的に行なうべきである。一般には次のような注意が必要であろう。

① サンプルは同一産地の同じ化石層から得られたものであることが望ましい。異地のサンプルを混合して統計することは練習問題としては差支えないかも知れないが、結果の意味はほとんどない。

② サンプルは無作為に採集されたものでなければならぬ。大型化石の場合にはこれを現地で行なわなければならないことが多い。化石層の中で一定の区画を決めて、これに含まれる個体全部をとり出せば、いわゆるランダムサンプリングになる。幼期個体は見落としやすくこわれやすいので注意を要する。

③ 個体数は多いほど望ましいわけであるが、種々の事情で制約を受けることが多い。統計結果に信頼性を持たせるには最低 20 個程度は必要であろう。不完全な個体が多いときや多型現象・成長の解析を旨とするには、さらに大きなサンプル（多くの個体）を要することが多い。一般にサンプルの各形質の平均値の標準偏差は個体数の $\frac{1}{2}$ 乗に反比例することも考慮に入れてよいだろう。

6. サンプルの前処理

計測に入る前に、採集した標本を清掃し、選別しなければならない。採集してきたサンプルには通常いくつ

かの種が混合しているから、これをまず定性的に選別する。この作業は必ずしも容易ではなく、時には専門的知識を要する。実習指導者は、ある場合には分類について経験の深い人の意見を聞いて、計測・統計の対象となるサンプルに明らかな異種が混入していないようにチェックするべきである。同種か異種か簡単には決められないときには、もちろん計測・統計の結果が重要な意味を持つわけであるが、実験の場合にも研究の場合にも、計測する前にそれぞれの個体が示す質的な特徴（例えばある器官の有無）を十分に観察しておく必要がある。サンプルが大きすぎて、統計にあまりに時間がかかりそうな時には、その中から100~200個体程度を無作為抽出する（乱数表その他の方法を用いる）。

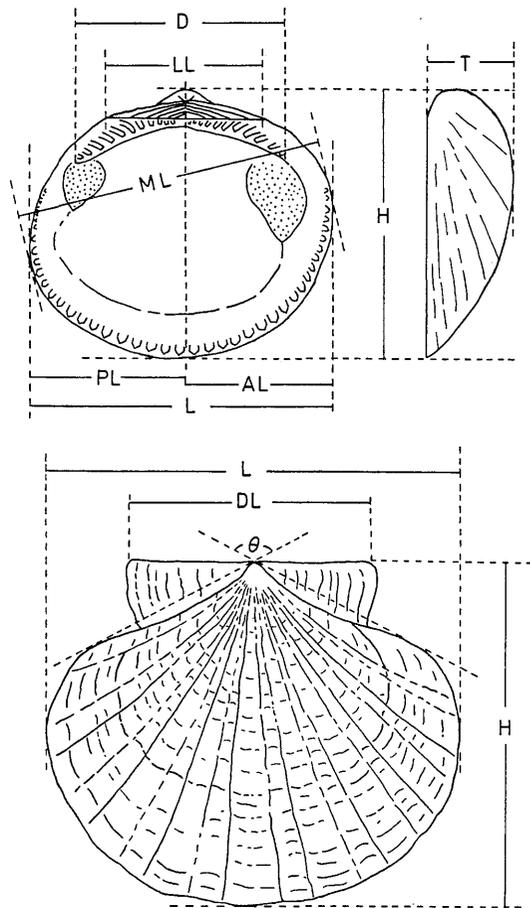
なお、二枚貝ではしばしば左右の殻が形態を異にするから、左右対称と思われるときでも、左右の殻は別個に計測・統計の方が安全である。左右を分けたのでは個体数が少なくなりすぎるとされる場合には、後に示す t 検定法を用いて形態に有意の差異がないことを確かめた上で混合するのがよい。

7. 計 測

計測を行なうにあたっては、標本に個別的に番号をつけて計測値を記録し、後で問題が生じた時には直ちに標本に戻って再検討ができるようにしておくといよい。計測器具には種々のものがある。特殊な用途には新しく開発する必要もある（速水・小島, 1966）が、学生実験では既製のものがよいだろう。20~30cmのノギス（JIS規格、精度1/20mm）があれば大型化石の大抵の部位の測定には間に合うはずである。薄片での測定にはもちろんマイクロメーターが必要である。

計測の部位は対象によりまた目的により種々のものが考えられるが、いずれの場合にも計測方法と対象を明確に定義しておく必要がある。例えば、たんに殻の長さといっても、それが殻の最大長であるのか、なんらかの基線に平行に測定した値であるのかによって差異を生じる。明確に定義されていないと後の研究者が参考資料として利用することもできない。

二枚貝や腕足類では、通常は基線をあらかじめ設定しておいて、これに平行または直交する方向で測定することが多い。一般的にいうと、殻に外接して、1面が殻の接合面に平行で、その1辺が基線に平行であるような直方体を想定し、その3辺の長さを長さ（L）、高さ（H）、厚さ（T）とするのが普通である。腕足類や鉸線・背縁が直線的な二枚貝では比較的基線を決



第1図 計測部位の例

L: 殻長, H: 殻高, T: 殻厚, D: 歯面長,
LL: 靱帯面長, DL: 背縁長, AL: 前端
からの殻頂までの長さ, ML: 殻の最大長,
 θ : 殻頂角。

めやすいが、背縁の丸い二枚貝では例えば両肉柱痕の上端を結ぶ線や殻の最大長の方向に基線をとることがある。二枚貝の他の計測部位として、歯面の長さ、靱帯面の長さ、殻頂の位置、腹縁鉸歯の数、放射肋の数、殻頂角などがあげられる（第1図）。腹足類では螺軸を基線として、これに平行に測った高さ、直角に測った長径と短径をとりあげることが多いが、螺環の高さ、螺層の数、表面彫刻（特に螺状脈）の数、殻頂角などもしばしば重要である。菊石・腹足類・紡錘虫などは多少とも規則的ならせんをなすので、正確な断面を作って、一定の回転角ごとに螺環の高さ（または中心からの距離）を測定することが多い。なお、部位によっては直接ノギスで測れないこともあり、厚さの一定の補助板を使うなどの工夫も必要になる。

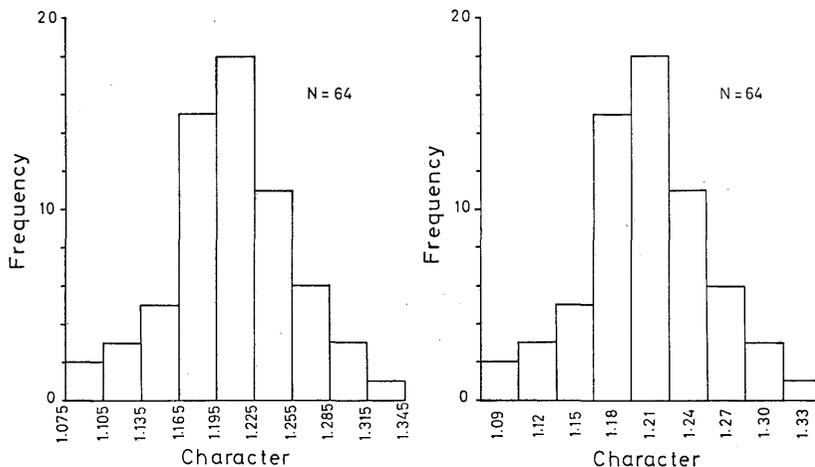
ノギスで種々の部位を測定する代りに、直交座標の上に標本をセットして、いろいろな測点(例えば殻頂、殻の前端、後端)の位置を記録する方法がある。これは座標の記録さえとってあれば、後でどのような測点間の距離でも計算で求められるという利点がある。ただし、この方法を行なうには特殊な計測器(例えば、SHUTO, 1969により紹介された計測用コンパレータのようなもの)または目的に応じた読取顕微鏡を必要とする。

8. ヒストグラム

計測値は、それが成長に応じて増大していく性質のものであれば、年齢構成を知る手がかりとはなっても、そのままでは個体変異を解析する形質とはならない。長さ・高さ・厚さなどはそれらを2つずつ組合せて相対的な比を形質とすることが多い。この場合、一般に形態をよく反映するような組合せを選ぶべきで、無用に複雑な係数を用いることは避けたい。

個体変異と個体発生との関係は後でくわしく触れるが、変異の調査では成長にともなって大きく変化しないような形質を扱かうのが有利である。例えば、放射肋数は、もし分岐や挿入によって変化しないとすれば、変異を扱かうのに適した形質である。しかし、例えば *Pecten* の殻頂角のように成長にともなって明らかに増加している形質は、成長段階を限定して集計しなければ意味が薄い(第1図)。

ヒストグラムの作成は統計を進めるのに役立つことが多く、たんなる表現法以上の重要な意義がある。



第2図 正規分布に近いヒストグラムの例

左は境界値、右は階級値を記入したもの

L/H, T/H などの比、放射肋数など変異を表わす量の形質を小刻みに分けて累計することによりヒストグラムが得られる。頻度は個体数で示しても百分率比で表わしてもよい。注意すべき事項に次の2点がある。

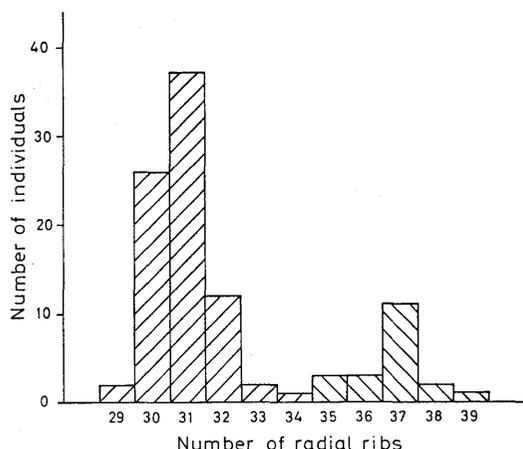
①ヒストグラムの横軸の刻みの数は、全個体数の $\frac{1}{2}$ 乗ぐらいが適当である。細かく刻み過ぎるとグラフが偶然性のためにきれいな形にならないことが多い。

②データを等間隔に分類するとき、境界値は実測値と一致しないよう工夫するべきである。例えば、データを1.08~1.10, 1.11~1.13, 1.14~1.16, 1.17~1.19……というふうに分け、境界値を1.075, 1.105, 1.135, 1.165……とする。この場合、ヒストグラムに境界値を記入してもよいし、それぞれの階級を代表する中央の値(階級値という)1.09, 1.12, 1.15, 1.18……を記入してもよい(第2図)。

9. 個体変異の検討

先に触れたように、変異(variation)の概念は自然現象を量的に解析する上に不可欠である。生物の個体変異は生物進化と不可分の関係にあり、その研究が古生物学においても本質的に重要であることは言をまたない。ところで、個体変異を規制する要因には、遺伝的なものと非遺伝的なもの(例えば環境)があると考えられる。ある形質が遺伝的であるか否かは、生物測定を行なう上に根本的に重要な問題である。しかし、この判定は古生物を扱っているだけでは明らかにし得ないことが多いので、現生生物に関する知見を参考にする必要が生ずる。

実際問題として、化石の測定で対象とするような量的形質はある程度は遺伝的に、ある程度は環境により支配されると考えられる場合が多い。その程度を正確に知るには飼育実験をも含めた現生生物の広汎な調査が必要になるだろう。ここでは、放射肋数などのような数えられる形質だけでなく、計測部位の比のような連続的な変化をする形質もある程度遺伝的に支配され



第3図 福岡県津屋崎産 *Anadara* の放射肋数のヒストグラム。明らかに2つの山が認められる(検定の結果はきわめて有意)。少肋型では左殻の肋上に果粒があるが、多肋型にはないので、この2型は種の単位で区別されそうである。この仲間は個体群間の関係が複雑であると予想されるが、いちおう少肋型を *Anadara (Scapharca) inaequalvis*, 多肋型を *A. (S.) satowi* とみなしている(学生実験における東正治氏の資料による)。

という予測のもとに考察を進めることにする。

さて、ヒストグラムによって調査したサンプルの個体変異の実体がある程度推察することができる。つまり、種々の形質についてヒストグラムが正規分布に近いときには、扱ったサンプルがおそらく単型で、単一の個体群を代表しているとみなして、統計・推測を進めることができる。

しかし、もしヒストグラムに2つ以上の山が明らかに認められるときには、その原因として次のような可能性を念頭に置いて検討を加える必要がある。

①個体数が少なすぎるための影響(階級を多くとりすぎるとこの現象が起こりやすい)。

②別種を誤って混合して計測している可能性(例. 第3図)。

③性的2型現象(sexual dimorphism)が表現されている可能性(有性生殖の場合)。

④世代交番による多型現象が現われている可能性(無性生殖の場合)(例. 第4図)。

⑤季節的・生態的多型現象が現われている可能性。

⑥変態、脱皮などによる成長の不連続が影響している可能性

⑦扱ったサンプルの年齢構成が偏っているための影

響。例えば、成長に伴って変化する形質を扱う場合に、サンプルが幼貝と老期の個体に偏っていて中間のものが少なければ、見かけ上2型現象が出るかも知れない。

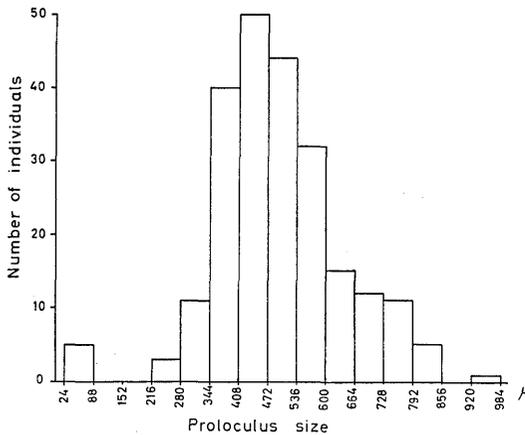
この検討は、多くの場合、かなり専門的な知識と経験を要するもので、学生自身が適切な判定を下すことはあるいは無理かも知れない。しかし、他の質的、量的形質との関連や扱う分類群での多型現象の普遍性を調査すれば、サンプルを同一種とみなしてよいかどうかの判定はある程度できるように思われる。性的2型現象が経験的に認められない生物(二枚貝など)ではこの考察は比較的容易である。また、同所のサンプルを扱う限り、季節的・生態的多型が現われる可能性も少ない。2つ以上の亜種が同所に共存することは理論的に考えられないから、サンプルがいくつかの亜種に分けられるとするのはこの場合には明らかに不合理である。

正規分布を予測(多型のときにはそれぞれの型について予測)した上で、変数 x につき、平均値 $\bar{x} = \frac{1}{N} \sum x_i$, 標準偏差* $s = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{N-1}}$ (N は個体数) を計算する。平均値と標準偏差は個体変異を表現し、以後の推測を進めるのに最も基本となる数値である。

ついでにそれぞれの形質について変異係数(Pearson's coefficient of variation) $V = \frac{100s}{\bar{x}}$ も計算しておくといよい。これは、変異の程度は標準偏差と平均値との相対的な関係によって判定される、という判断にもとづいている。変異係数は多くの形質のうちで、どれが変化しにくいかを評価して、分類学的に重要な形質を選び出すときに有用である。

ヒストグラムで左右が不相称の分布曲線が予測されるときには、歪度(skewness)を3次の積率 $\sum (x_i - \bar{x})^3$ を使って表現・検定することがある。同様に4次の積率 $\sum (x_i - \bar{x})^4$ を使うと、グラフの尖度(kurtosis)を示すことができる。しかし、いずれも生物測定学では一般的でないので、ここでは省略する。

* サンプルが十分大きいとき($N > 15$)には、 $N-1$ の代りに N を用いても差支えないとされている。標準偏差の算出は筆算ではかなり面倒であるから、ヒストグラムの階級値(x_i)と度数(f_i)から分散 $s^2 = \frac{1}{N-1} \sum (x_i - \bar{x})^2 f_i$ を求め、これに SHEPPARD の補正(分散からヒストグラムで用いた区分単位の平方の $1/12$ を減ずる)を施して s を近似的に求める方法が奨励されたことがある。しかし、高性能の計算機が普及した現在ではこの簡易法は特に意味を持たない。



第4図 関東山地二俣尾層産の紡錘虫 *Lepidolma multiseptata* の原殻の大きさを示すヒストグラム。原殻の大きさが216~984 μ の221個体が1つの山を作るのに対して、極端に原殻の小さい5個体が区別される。これは世代交番による同種内の2型現象であらうと考えられる。(小沢智生氏の未公表資料による)

10. 正規分布の認定 (χ^2 検定法)

統計学的な研究では、サンプルが正規分布を示すこと(正確にいうと、サンプルが正規分布する母集団からのランダムサンプリングによるものであること)を確認することが重要である。生物学的には、サンプルが正規分布に近いということは、それがメンデル集団を代表している可能性が高いことを意味するであろう。これは便宜的にはヒストグラムを眺めて直観的に判断することもあるが、もう少し理論的に厳密に判定する必要があろう。特に個体数が十分でない時には直

観だけでは判定が下しにくいことが多い。

方法として考えられるのは、サンプルが正規分布を示すと仮定したときの理論的な度数分布と実際の観測度数分布を比較することである。理論的な正規分布は

$$m = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}$$

と標準偏差(σ)によって規定される*。理想的な正規分布では、

$\mu \pm \sigma$ の範囲に全体の68.27%,

$\mu \pm 2\sigma$ の範囲に全体の95.45%,

$\mu \pm 3\sigma$ の範囲に全体の99.73%,

の個体が含まれることが理論的に示されている。また別の表現を借りれば、

全体の75%は $\mu \pm 1.15\sigma$ の範囲に、

全体の95%は $\mu \pm 1.96\sigma$ の範囲に、

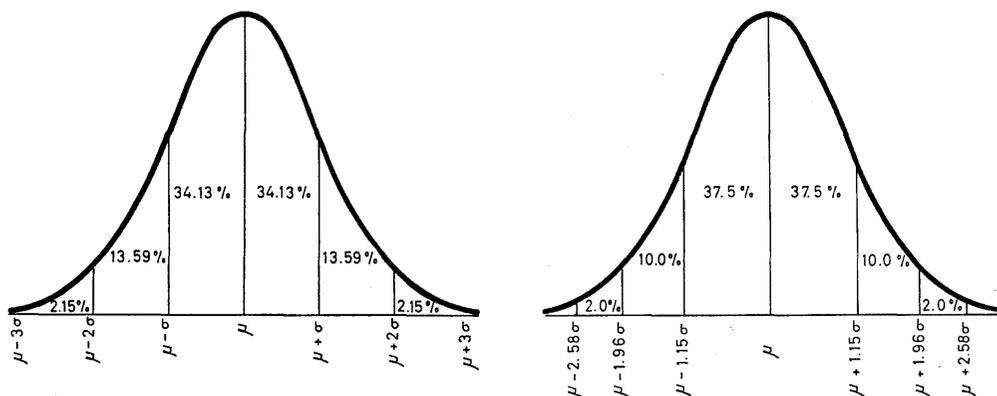
全体の99%は $\mu \pm 2.58\sigma$ の範囲に

含まれるのである(第5図)。

実際の観測度数をそれぞれの範囲($\bar{x} \pm s$, $\bar{x} \pm 2s$, $\bar{x} \pm 3s$)について累計して、正規分布の期待度数と比較する。両者の間にいちじるしい差異がなければ、いちおう正規分布とみなしてもよいだろう。

上記の資料から、もしサンプルが特に大きくなく、分布を正規とみなしてよいならば、サンプル中に \bar{x} から $3s$ 以上はずれた個体が現われる確率は非常に小さいことがわかる(平均370個に対して1個体程度)。し

* 平均値と標準偏差を論議するとき、それらが標本分布と理論分布のどちらに関するものであるか混同しないように、標本分布では \bar{x} と s という記号を用いたのに対して、理論分布の平均値・標準偏差を表わすのに μ と σ を用いる(詳しくは統計学書を参照)。



第5図 理想的な正規分布の面積。 μ は理論分布の平均値、 σ はその標準偏差。

第1表 統計資料と χ^2 値の計算例(I)

class	O_i	E_i	$O_i - E_i$	$(O_i - E_i)^2$	$\frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$
$\bar{x} - 3s \sim \bar{x} - 2s$	2	2.15	-0.15	0.02	0.01
$\bar{x} - 2s \sim \bar{x} - s$	11	13.59	-2.59	6.71	0.49
$\bar{x} - s \sim \bar{x}$	38	34.13	3.87	14.98	0.44
$\bar{x} \sim \bar{x} + s$	32	34.13	-2.13	4.54	0.13
$\bar{x} + s \sim \bar{x} + 2s$	14	13.59	0.41	0.17	0.01
$\bar{x} + 2s \sim \bar{x} + 3s$	3	2.15	0.85	0.72	0.33
total	100	99.74			1.41

$$\chi^2 = \sum \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i} = \frac{0.15^2}{2.15} + \frac{2.59^2}{13.59} + \frac{3.87^2}{34.13} + \frac{2.13^2}{34.13} + \frac{0.41^2}{13.59} + \frac{0.85^2}{2.15} = 1.41$$

$$\chi^2_{0.05(\nu=3)} = 7.81$$

$$P \gg 0.05$$

たがって、このような異常な個体ももし存在するならば、それが別型・別種であるか、またはたんなる病的な個体であるのか、改めて検討する必要がある。もし別型・別種として統計上のサンプルから除外するとすれば、平均値、標準偏差、変異係数は当然修正されなければならない。

期待度数と観測度数の比較を一そう厳密に統計学的に行なうためにカイ2乗検定法(chi-square test)を適用する。ランダムサンプリングは統計学的推察の強い条件であるので、この検定は統計学の重要な手法で、生物測定学でもしばしば利用される。

理解を容易にするために、一組の観測値を仮想してこの手法を説明することにしよう。

\bar{x} を中心として s の大きさごとに区切ったときのそれぞれの階級の観測度数(O)を理論的な正規分布の面積表(第5図参照)から直ちに得られる期待度数(E)と並記し、 χ^2 の値の計算過程を示すと第1表のようになる。この計算は $\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$ の公式によって

行なう(O_i , E_i はそれぞれ i 番目の階級の観測度数と期待度数、 k は階級の数を表わす)。第1表の場合には $k=6$ であるが、全体の個体数 N は決まっているから、そのうち1つの階級の観測度数は他の5つが決まれば自動的に決定される。通常の χ^2 検定(例えば観測度数分布がメンデルの法則にあてはまるかどうかの検定)では、自由度(degrees of freedom)として $\nu=k-1$ を用いるのであるが、この場合には N のほかに \bar{x} と s という2つの数値を常数として用いるので、 $\nu=k-3=3$ とする(理論の詳細はSIMPSON, ROE and LEWONTIN, 1960を参照されたい)。

いっぽう、統計学書の χ^2 分布表により、自由度3のときの χ^2 分布を5%だけ切りとる有意限界は7.81と同じく1%の有意限界は11.34であることがわかる*。

この場合には第1表に示したように $\chi^2=1.41$ であるから、この値は上記の有意限界値に比べていちじるしく小さい。したがって、検定結果は有意でない(not significant)ことになり、サンプルが正規分布する母集団からのランダムサンプリングによるという仮説は採択されるのである。

χ^2 検定はヒストグラムで用いた階級をそのまま用いても行なうことができる(むしろ標準偏差で区切るよりもこの方が普通である)。この場合には期待度数 E_i を正規分布の面積表から正確に計算しなければならない。例えば、 $N=86$, $\bar{x}=60.43$, $s=3.06$ のサンプルがあり、これを9階級に分けて、 O_i , E_i および χ^2 の計算の過程を示すと第2表のようになる。この場合にも $\chi^2=1.22$ は自由度 $\nu=9-3=6$ のときの5%有意限界値12.59, 1%有意限界値16.81に比べると明らかに小さいから、同様に正規分布を疑うような根拠はないことになる。ただし、期待度数が非常に小さい(1以下の)階級についてはこの比較は信頼性に乏し

* 統計学の通念として、確率(P)が0.05以下であるということは期待値からのはずれが大きすぎて仮説の正当性が疑われることを示し、確率が0.01以下であることは観測値と期待値の差異には意味があり、仮説が棄却されるべきであるとする。ただし、この有意限界は規則ではなく便宜的なものであるから、有意性の判定は第三者にまかせて、 χ^2 の値または確率そのものを示しておく方が客観的である(他の検定法でも同様)。

第 2 表 統計資料と χ^2 値の計算例 (II) (DICE の資料から)

class	O_i	E_i	$O_i - E_i$	$(O_i - E_i)^2$	$\frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$
51.50~53.49	1	0.88	0.12	0.01	0.01
53.50~55.49	3	3.59	-0.59	0.35	0.10
55.50~57.49	11	9.87	1.13	1.28	0.13
57.50~59.49	18	18.37	-0.37	0.14	0.01
59.50~61.49	21	21.90	-0.90	0.81	0.04
61.50~63.49	20	17.59	2.41	5.81	0.33
63.50~65.49	9	9.48	-0.48	0.23	0.02
65.50~67.49	2	3.28	-1.28	1.70	0.52
67.50~69.49	1	0.77	0.23	0.05	0.06
total	86	85.73			1.22

$$\chi^2 = \sum \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i} = 1.22$$

$$\chi_{0.05}^2 (\nu=8) = 12.59$$

$$P \gg 0.05$$

いので、偶然性を除くために、このような階級の観度測数と期待度数はそれぞれ隣の階級の度数と合算する方がよいといわれている。第 2 表では 51.50~55.49 の階級をまとめて、 $O=4$ 、 $E=4.47$ とし、65.50~69.49 の階級について、 $O=3$ 、 $E=4.05$ として計算した方がよいであろう。この場合には階級の総数は 7 となるから、自由度は 4 として検定する。

11. 平均値の差異の検定 (t 検定法)

2つのサンプルのある形質の平均値には一般に多少の差異がある。もし、2つのサンプルの個体数がかなり多く、平均値の差異が両者の標準偏差とのかねあいにおいてかなり大きければ、その差異は意味があるものと理解されよう。しかし、逆にサンプルが小さかったり、平均値の差異が僅少であるならば、必ずしも2つのサンプルが独立であるとはいいい切れない。この有

意性の判定を統計学的に行なうのが t 検定 (STUDENT's t -test) である。

数式の導き方は専門書に譲るが、2つのサンプルがそれぞれ一定の標準偏差を持つ正規分布に従うと仮定すると、変数

$$t = \frac{(\bar{x}_1 - \bar{x}_2) \sqrt{\frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2}}}{\sqrt{\frac{(N_1 - 1)s_1^2 + (N_2 - 1)s_2^2}{N_1 + N_2 - 2}}}$$

は自由度 $\nu = N_1 + N_2 - 2$ の STUDENT の t 分布に従うことが証明されている (\bar{x}_1, \bar{x}_2 は 2つのサンプルの平均値、 s_1, s_2 は標準偏差、 N_1, N_2 は個体数)。この理論を使えば、2つのサンプルの平均値の差異が有意であるか否か (2つのサンプルが統計学的に識別できるかどうか) を客観的に判定することができる。

実例として、福岡市近郊津屋崎産 *Glycymeris vestita* (タマキガイ) と *Glycymeris albolineata* (ベン

第 3 表 津屋崎産 *Glycymeris* 2種の統計資料 (\bar{x} は T/H の平均値) と t 値の計算例

sample	N	\bar{x}	s
<i>Glycymeris vestita</i>	26	0.288	0.017
<i>Glycymeris albolineata</i>	113	0.305	0.015

$$t = \frac{(0.288 - 0.305) \sqrt{\frac{26 \times 113}{26 + 113}}}{\sqrt{\frac{(26-1)0.017^2 + (113-1)0.015^2}{26 + 113 - 2}}} = -5.08$$

$$t_{0.05} (\nu=137) = 1.98$$

$$t_{0.01} (\nu=137) = 2.61$$

$$P < 0.01$$

ケイガイ)の T/H に関する資料(第3表)について t 検定法を適用してみると, $t = -5.08$ となり, t の絶対値 5.08 は自由度 ($N_1 + N_2 - 2$) 137 の時の 5% 有意限界値 1.98, 1% 有意限界値 2.61 よりもはるかに大きくなる。したがって検定結果はきわめて有意 (very significant) になり, 両種がこの形質によって識別できることはほぼ明らかである。

この検定法は①多型現象の確認, ②異所の個体群を別の地理的(または時間的)集団として認定できるかどうかの判定, ③地理的(または時間的)亜種の識別のための予察などに有効である。

そのほか, この検定法を使って二枚貝の不等殻性の判定を下すことができる。個体数が少ないために左殻と右殻と合わせて統計したいとき, その妥当性の確認にも応用できる。例えば, 千葉県酒々井地方の成田層中の 1 化石層から得た *Glycymeris yessoensis* (エゾタマキガイ) を左右に分けて計測・統計して L/H, T/H に関して第4表のような資料を得ている。このデータに t 検定法を適用すると, L/H については $t = -0.35$, T/H については $t = -0.16$ となり, 共に自由度 $N_1 + N_2 - 2 = 155$ のときの 5% 有意限界値 1.97, 1% 有意限界値 2.61 よりも著しく小さい。したがって, L/H, T/H の平均値の差異は有意ではなく, これらの形質に関する限り, 左右の殻を混合して統計してもよいという判定を得る。

平均値の差異の有意性を判定するための t 検定法はサンプルの大きさに関しては完全な一般性がある。したがって, 単一の標本を他の N 個体 ($N \geq 2$) からなるサンプルと比較して有意性を判定することもできる。一方のサンプルが 1 個体からなるときには,

$$t = \frac{(\bar{x} - x) \sqrt{\frac{N}{N+1}}}{s}$$

で表わされる (\bar{x}, s は 2 個体以上からなるサンプルの平均値, 標準偏差, x は単一の個体の観測値)。ただし, この場合, 検定結果が有意となるには, N がかなり大きくなって, x の値は \bar{x} から標準偏差の約 2 倍以上異ならなければならない(第9図参照)。したがって, この場合の検定は有意性を判定するためというよりは, いくつかの形質について t 値を求めて, それぞれの確率を算出し, 総合的に判定を行なうための資料とすることが多い。

古生物においては, ある場合には多数の標本が得られても, 比較すべき標本は非常に少ないことがむしろ普通である。 t 検定の大きな長所は, 大きさの不揃いのサンプルを比較するときにも適用できることである。したがって, すでに IMBRIE (1956) が指摘したように, これは古生物学においてもきわめて有用な手法になると考えられる。

12. 2変数の間の相関

生物の2つの計測部位の間にはしばしば密接な関係が存在する。特にその2つが成長に関係の深い変数であるときには, 両者は高い相関を示すのが普通である。このような2つの変数の関連性を研究するには, まずデータを2つの変数を両軸とする平面グラフにプロットして傾向をとらえるのが便利である。これを散布図 (scatter diagram) という。散布図を見ると2つの変数の間に明らかな関連性があるかどうか, もしあればその関連性は近似的に直線関係とみなしうる

第4表 成田層産 *Glycymeris yessoensis* の左右の殻片に関する統計資料と t 値の計算例

sample	N	L/H		T/H	
		\bar{x}	s	\bar{x}	s
right valves	73	1.0956	0.0350	0.2624	0.0303
left valves	84	1.0975	0.0331	0.2632	0.0334

$$t_{L/H} = \frac{(1.0956 - 1.0975) \sqrt{\frac{73 \times 84}{73 + 84}}}{\sqrt{\frac{(73-1)0.0350^2 + (84-1)0.0331^2}{73 + 84 - 2}}} = -0.35$$

$$t_{T/H} = \frac{(0.2624 - 0.2632) \sqrt{\frac{73 \times 84}{73 + 84}}}{\sqrt{\frac{(73-1)0.0303^2 + (84-1)0.0334^2}{73 + 84 - 2}}} = -0.16$$

$$t_{0.05}(\nu=155) = 1.97$$

$$P_{L/H} \gg 0.05 \quad P_{T/H} \gg 0.05$$

かどうかをある程度判断することができる。

2つの変数が直線的に関連している度合を統計学的に示す尺度として相関係数 (correlation coefficient) が考案されている。2つの変数 x, y をとし、それらの平均値を \bar{x}, \bar{y} とすると、相関係数 r は次の式で定義される。

$$r = \frac{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sqrt{\sum(x-\bar{x})^2} \sqrt{\sum(y-\bar{y})^2}}$$

ところで、 x, y の標準偏差 s_x, s_y はそれぞれ

$$\sqrt{\frac{\sum(x-\bar{x})^2}{N-1}}, \sqrt{\frac{\sum(y-\bar{y})^2}{N-1}}$$

であるから、上記の式は次のようにも書きかえられる (N は個体数)。

$$r = \frac{\sum(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{(N-1)s_x s_y}$$

相関係数には次のような性質がある。① r の値は $-1 \leq r \leq 1$ である。直線的関連性の強さは r の絶対値によって示され、 r の正負は y の値が x と同一方向に増減するか、反対方向に増減するかを表わす。すべての点が1つの直線上にあるときのみ $r=1$ または $r=-1$ になる。② たとえ2つの変数が密接に関連していても、その関連性が直線的にならないときには、 r

の値が+1または-1に近くなるとは限らない。極端なときには $r=0$ になる。

例題として、二枚貝の L, H, T についての第5表のデータを処理してみることにする。これらの3変数の間にはかなり密接な関係が存在すると期待されるので、前記の式に従って、LとH、TとHの間の相関係数を算出してみると $r_{LH}=0.9998$, $r_{TH}=0.9843$ となり、共に高い正の相関を示していることがわかる。また、LとHの関係のほうがTとHよりも直線関係に近いことも理解される。

相関の問題は、個体数 N が少ないときや相関係数の絶対値が1に近くないときには、 r の信頼限界を計算した上で議論するべきである。 r の分布は非正規であるが、この値を

$$z = \frac{1}{2} \log_e \frac{1+r}{1-r} = 1.1513 \log_{10} \frac{1+r}{1-r}$$

によって正規分布する係数 z に変換できること、 z の標準偏差 σ_z は $\frac{1}{\sqrt{N-3}}$ で与えられることが証明されている(統計学書を参照)。例題の場合、 r_{LH}, r_{TH} に対応する z の値はそれぞれ 4.605, 2.420 で σ_z は

第5表 相関係数計算の例 資料は成田層産 *Glycymeris yessoensis* のサンプル(右殻)から7個体を無作為に抽出して用いた

specimen	L	H	T	L- \bar{L}	H- \bar{H}	T- \bar{T}
No. 1	5.3	5.0	1.3	-23.03	-20.99	-5.80
No. 2	9.6	9.1	2.3	-18.73	-16.89	-4.80
No. 3	14.0	12.7	3.1	-14.33	-13.29	-4.00
No. 4	22.1	20.2	5.0	-6.23	-5.79	-2.10
No. 5	39.1	35.3	7.8	10.77	9.31	0.70
No. 6	53.4	49.6	15.3	25.07	23.61	8.20
No. 7	54.8	50.0	14.9	26.47	24.01	7.80
mean	$\bar{L}=28.33$	$\bar{H}=25.99$	$\bar{T}=7.10$			

specimen	(L- \bar{L})(H- \bar{H})	(T- \bar{T})(H- \bar{H})	(L- \bar{L}) ²	(H- \bar{H}) ²	(T- \bar{T}) ²
No. 1	483.40	121.74	530.38	440.58	33.64
No. 2	316.35	81.07	350.81	285.27	23.04
No. 3	190.45	53.16	205.35	176.62	16.00
No. 4	36.07	12.16	38.81	33.52	4.41
No. 5	100.27	6.52	115.99	86.68	0.49
No. 6	591.90	193.60	628.50	557.43	67.24
No. 7	635.54	187.28	700.66	576.48	60.84
total	2353.98	655.53	2570.50	2156.58	205.66

$$r_{LH} = \frac{\sum(L-\bar{L})(H-\bar{H})}{\sqrt{\sum(L-\bar{L})^2} \sqrt{\sum(H-\bar{H})^2}} = \frac{2353.98}{\sqrt{2570.50 \times 2156.58}} = 0.9998$$

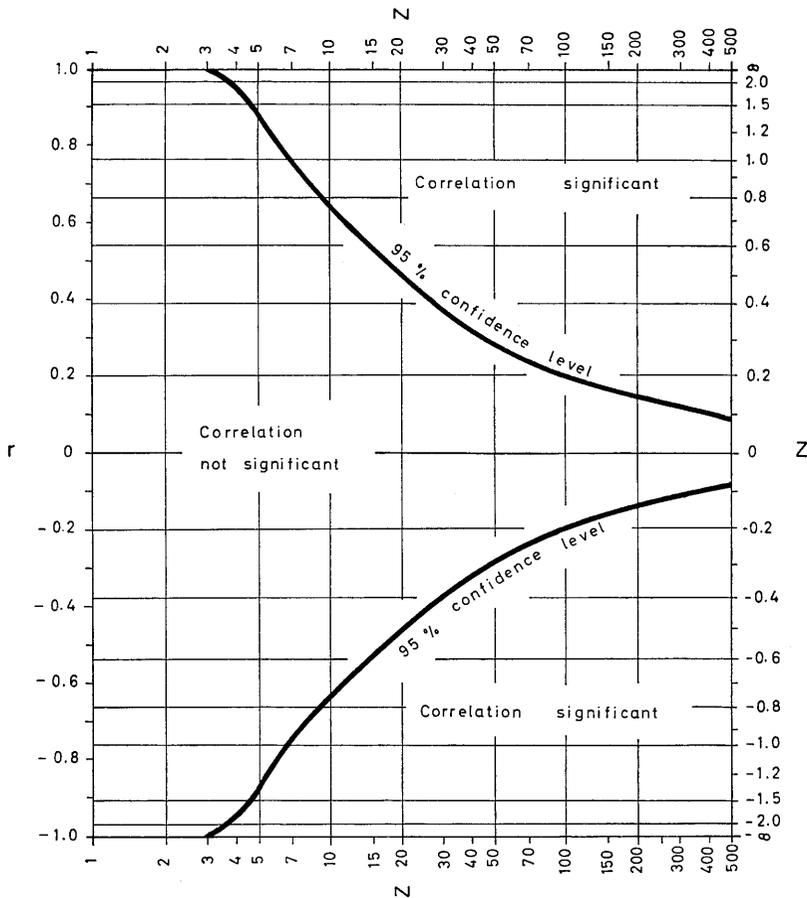
$$r_{TH} = \frac{\sum(T-\bar{T})(H-\bar{H})}{\sqrt{\sum(T-\bar{T})^2} \sqrt{\sum(H-\bar{H})^2}} = \frac{655.53}{\sqrt{205.66 \times 2156.58}} = 0.9843$$

$\frac{1}{\sqrt{7-3}}=0.500$ であるから、95%の信頼区間に相当する z の範囲はそれぞれ、 $4.605 \pm 0.500 \times 1.960 = 3.625 \sim 5.585$ 、 $2.420 \pm 0.500 \times 1.960 = 1.440 \sim 3.400$ である。これを前記の公式により逆に r に変換すると、 r_{LH} 、 r_{TH} の95%信頼区間はそれぞれ、0.9986~1.0000、0.8936~0.9978 であることがわかる。したがって、LH 間の関係が TH 間の関係よりも密接であることはこれだけの資料からでもいえるのである。

このようにして r の算出によって2つの変数の間の高い相関を確かめることは、後述する直線回帰(1次式回帰)の最も有力な根拠となる。ただし、相関が強いといっても、これは純粋に数学的な表現であって、現象を示す以上のものではない。したがって、相関の調査から2つの変数の間の因果関係を直ちに結論するわけにはいかない。生物の形質は種々の遺伝的・環境

的要因に複雑な支配を受けているはずであり、2つの変数の一方が他方に直接影響を与えているかどうかの検証はこの手法には含まれていないのである。

計測部位間だけでなく、2つの形質の間にもある程度の相関関係がみられることが少なくない。例えば、二枚貝の L/H と T/H の間にはある種の関係が見られることがある。このような形質間の関係を究明することは個体群の特性を明らかにして分類や進化の研究を行なうときや、形質の意義を評価するときに、きわめて重要な意味を持つと考えられる。ただし、この場合には散布図上のばらつきがかなり大きくなるのが普通であるので、相関係数を求めて直線回帰を行なうよりも、棄却楕円の公式を用いて散布図中の点群をまとめる表現法が行なわれることが多い。その好例は KOTAKA(1953) が *Anadara granosa* の種群について詳しく論じている。



第 6 図 相関の有意性と個体数の関係

N は個体数、 r は相関係数、 z は r を変換した係数。not significant のフィールドでは回帰を論じても統計学的に無意味である。

形質間の相関関係は一般には成長に関する変数間の関係ほどは強くないので、直線関係が予測されるときでも、たんに r の値を算出するだけでなく、前述の z 変換を行なって、 r の信頼区間を計算したり、相関の有意性そのものを検定する必要が生ずることが多い。この吟味を欠くと誤った結論を導くおそれがある。

例えば、第5表に示した7個体のサンプルにつきL/H比と腹縁鋸歯数の間には相関係数 $r=0.230$ が得られた。これは $z=0.234$ に相当し、一見2つの形質の間に弱い正の相関があるかのようである。しかし、全く相関関係がない場合($r=0, z=0$)の z の95%信頼区間は $\pm 1.960\sigma_z = -0.980 \sim 0.980$ であるから、この相関は明らかに有意ではない。つまり、この資料から両形質の間に相関関係が存在すると速断してはいけないのである。 r および z の有意性と個体数の関係を第6図に示す。

なお、形質間の相関を求める場合に、ある形質についてはパラメーターのとり方に工夫を要することがある。つまり、ディメンジョンの問題である。1例をあげるならば、*Pecten* 類の殻頂のなす角度 θ と殻長・殻高の比L/H(いわゆるform ratio)の間にはかなり強い相関関係があると予測される。しかし、殻形が均質に横方向に伸びる場合を考えると、 θ とL/Hは決して比例して増加するものではない。したがって、もしこの2つの形質の間に直線的な関係を予測して相関係数を算出するとすれば、殻頂角 θ を直接用いるのではなく、その半角の正接($\tan \frac{\theta}{2}$)を算出し、これをL/Hと比較するのが妥当である(第1図参照)。以前にこの点を考慮していない研究例があるので、特に指摘しておく。

13. 相対成長の調査I(1次式回帰)

成長に関係の深い2つの変数の間の関連性を調査すること——すなわち相対成長(relative growth)の研究はたんに個体あるいは個体群の成長の傾向を知るだけでなく、分類学的、進化学的、生態学的にも重要な意義がある(清水, 1959; 小島, 1961, 1966, 1967)。しかし、対象が生物であるがために、数理的な解析を行なうのと平行して、いろいろな生物学的な吟味も必要になる。相対成長の研究法には大別して、①単一の個体の成長線を調べて成長の傾向を知る方法(個成長の研究)、②いろいろの成長段階を示す多くの個体から平均的な成長傾向を帰納する方法(平均成長の研究)とがある。すでに別稿(速水ほか, 1968)で指摘した

ように、この2つの方法にはそれぞれ長所と短所があるが、いずれの方法が適用できるかは材料の条件によっても異なる。つまり、菊石や紡錘虫のように幼期の殻が成員の中に包みこまれて保存され、断面を作ることによって幼期の殻の形態を正確に知ることができる場合には、①の方法が可能である。また、紡錘虫や腹虫類(およびある種の菊石)のように多数の個体を同一化石層から得ることができれば、①②の方法を組み合わせることもできる。いっぽう、単一の個体では幼期の形態を十分に知ることが難かしいが、しばしば多数の個体が同一化石層から得られる二枚貝や腕足類、ウニなどではむしろ②の方法が適するであろう。ここでは個体群を扱かうという立場から主として③の研究法を解説しておこう(①については小島, 1967に詳しく解説されている)。

平均成長の研究を行なうとすれば、取扱かうサンプルが同一種に属することはもちろん、単一の個体群を代表するという前提が必要であることは明らかである。その意味では、平均成長研究の材料はこれまでに述べたいろいろな解析・検定を経て正規分布の確認されたサンプルであることが望ましいわけである。ここでは理解を容易にするために、第5表に示したものと同じデータを用いて、直線回帰の例を示すことにする。

ところで回帰を行なうに先立ち、実際に回帰直線が存在するとみてよいかどうかの検討も必要になる。つまり、①直線回帰を行なっても十分意味があるという理論的な裏づけ、または、②経験的な裏づけ(例えば相関係数が高い)を確かめておいた方がよいわけである。生物の成長に関係の深い2つの変数が直線的に関連するという理論的根拠はまったくないが、第5表に示したようにLとHの間の相関係数は非常に高いから、この場合には直線回帰はいちおう妥当であるといえる。また、TとHの関係を示す回帰直線はLとHの場合に比べるとやや意味が薄いことになる。

回帰直線の方程式は散布図に見当をつけて直線を引き、これから計算することもできるが、厳密には最小2乗法(method of least squares)を用いて数学的に求めるべきである。最小2乗法はそれぞれの点からの距離の平方の和が最小になる直線を決める方法で、あらゆる分野で盛んに使われている*。当然のことながら、この直線は2つの変数それぞれの平均値である座標 (\bar{x}, \bar{y}) を通るから、直線 $y = \bar{y} + a(x - \bar{x})$ の勾配 a を決定すればよい。証明はここでは省略するが、 y 偏差を距離にとるとすれば a の値は次の式で計算され

第 6 表 直線回帰の例 (資料は第 5 表と同じ)

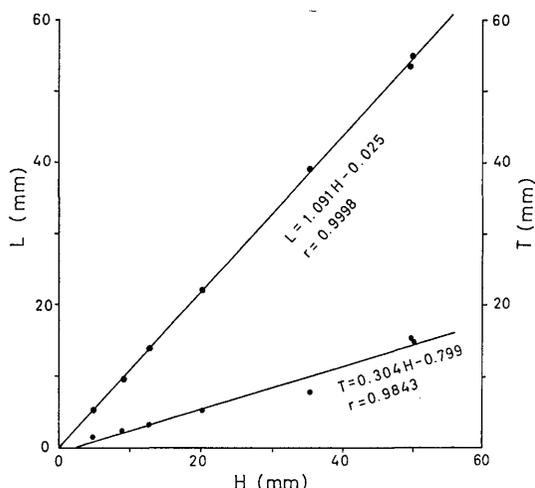
specimen	L	H	T	H- \bar{H}	(H- \bar{H}) ²	(H- \bar{H})L	(H- \bar{H})T
No. 1	5.3	5.0	1.3	-20.99	440.58	-111.25	-27.29
No. 2	9.6	9.1	2.3	-16.89	285.27	-162.14	-38.85
No. 3	14.0	12.7	3.1	-13.29	176.62	-186.06	-41.20
No. 4	22.1	20.2	5.0	-5.79	33.52	-127.96	-28.95
No. 5	39.1	35.7	7.8	9.31	86.68	364.02	72.62
No. 6	53.4	49.6	15.3	23.61	557.43	1260.77	361.23
No. 7	54.8	50.0	14.9	24.01	576.48	1315.75	357.75
total					2156.58	2353.13	655.31

$$a_1 = \frac{\sum (H-\bar{H})L}{\sum (H-\bar{H})^2} = \frac{2353.13}{2156.58} = 1.091$$

$$L = \bar{L} + a_1(H-\bar{H}) = 28.33 + 1.091(H-25.99) = 1.091H - 0.025$$

$$a_2 = \frac{\sum (H-\bar{H})T}{\sum (H-\bar{H})^2} = \frac{655.31}{2156.58} = 0.304$$

$$T = \bar{T} + a_2(H-\bar{H}) = 7.10 + 0.304(H-25.99) = 0.304H - 0.799$$



第 7 図 散布図と回帰直線。第 5 表の資料に関する殻長(L)と殻高(H)および殻厚(T)と殻高(H)の関係。直線は 7 個の個体から最小 2 乗法で回帰。L と H, T と H の相関係数の 95% 信頼区間はそれぞれ 0.9986~1.0000, 0.8936~0.9978 である。

る。

$$a = \frac{\sum (x-\bar{x})y}{\sum (x-\bar{x})^2}$$

求めた a の値および変数の平均値 \bar{x} , \bar{y} を $y = \bar{y} + a(x - \bar{x})$ に代入すれば、1 次式 $y = ax + b$ が簡単に決定される。第 5 表の資料につき最小 2 乗法によって回帰式を求めると、 $L = 1.091H - 0.025$, $T = 0.304H - 0.799$ となる (第 6 表・第 7 図)。

さらに、2 変数の関係を多項式 $y = \bar{y} + a_1(x - \bar{x}) + a_2(x - \bar{x})^2 + a_3(x - \bar{x})^3 + \dots$ に回帰する方法や、2 つのサンプルから計算された回帰係数 (a) の差異を t 値を使って検定する方法もあるがここでは省く。

二枚貝のようにいちじるしい変態が成長のごく初期に限って起こる動物では、個体の成長は散布図の原点に近いところから連続的に始まるはずである。したがって、2 つの変数の相関がきわめて高いとすれば、回帰直線の y 軸切片は一般に小さくなるはずである。もしこれが大きな値になったときには個体発生上の形態変化 (特に幼期) を再検討してみる必要が生ずる。

相関係数と回帰式の計算はかなり手間がかかり誤りを起こしやすい。大量の資料を処理するには、少なくとも加算機と精度のよい計算尺 (または平方・開平方が簡単にできる電子式卓上計算機) を必要とする。九州大学の実習では、まず手法を習得する意味で、サンプルの中から 20~30 の個体を無作為抽出して (研究の場合にはむしろ全サンプルを用いる方がよいが)、これについて計算し、得られた回帰直線を散布図に記入して、回帰式の妥当性を確かめている。なお、初歩的な誤りを防ぐために、①数値の表は桁をそろえてきれいに書く、②計算過程で正負の符号をとりちがえないよ

* 最小 2 乗法を適用するとき、①回帰しようとする直線から各点までの y 偏差の平方和、②同じく x 偏差の平方和、③各点から回帰直線に下した垂線の平方和、④各点から x , y 軸に平行に引いた直線と回帰直線でかこまれる三角形の面積和、のいずれを最小にするかによって、求める回帰直線式がいくらか異なる (IMBRIE, 1956)。④の方法は①②③よりも合理的であろう。しかし、2 変数間の直線関係が非常に強いとき (相関係数が高いとき) にはどの方法をとっても結果に大きな影響はないと考えられる。

うにする, ③平均値の僅かな差異が集積されて結果にかなり大きな影響を与えることがあるから, 平均値は計測値よりも1桁詳しく算出して, それからの差を用いる方がよい(第5表, 第6表参照), などにつき注意を与えている。

14. 相対成長の調査Ⅱ(α次式回帰)

成長に関係の深い2つの変数の相関があまり高くなく, 散布図に曲線の関係が予測されるとき, また回帰した直線のy軸切片が異常に大きいときには, 直線回帰そのものに問題があるといえる。生物の個体発生をみると, それぞれの器官は必ずしも同じ比率で増大していない。このことは人間の頭長と身長之比を見ても明らかである。

いっぽう, 相対成長の理論によれば, 成長に関係の深い2つの変数 x, y の間には近似的に $y = \beta x^\alpha$ の関係が存在すると思われるのが妥当である。これは次のように説明される(以下, 小島, 1967より引用)。

2つの変数を x, y とし, 時間を t とする。微小な

時間における y と x の増加の比はその時に得られている y と x の大きさの比に比例すると考えるのが妥当であるから,

$$\frac{dy}{dt} \Big/ \frac{dx}{dt} = \alpha \frac{y}{x} \quad (\alpha \text{ は常数})$$

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = \alpha \frac{1}{x} \cdot \frac{dx}{dt}$$

である。これを t について積分すると,

$$\log y = \alpha \log x + \log \beta \quad (\beta \text{ は常数})$$

$$\therefore y = \beta x^\alpha$$

となる。

前章で例示した高い相関の例は, むしろ α がきわめて1に近い特別のケースであると考えたほうがよいのである。成長に関係の深い2つの変数の間に $y = \beta x^\alpha$ の関係が成立することは, 実際に多くの生物で確かめられている。したがって, 散布図から原点を通る α 次函数を想定してこれに回帰することは, 直線回帰や多項式回帰よりも理論的にいっても意味が深いといえるのである。

この回帰函数は両対数グラフ用紙に散布図を書けば

第7表 α次函数回帰の例 資料は第5表に同じ

specimen	L	H	T	L' = logL	H' = logH	T' = logT
No. 1	5.3	5.0	1.3	0.724	0.699	0.114
No. 2	9.6	9.1	2.3	0.982	0.959	0.362
No. 3	14.0	12.7	3.1	1.146	1.104	0.491
No. 4	22.1	20.2	5.0	1.344	1.305	0.699
No. 5	39.1	35.3	7.8	1.592	1.548	0.892
No. 6	53.4	49.6	15.3	1.728	1.695	1.185
No. 7	54.8	50.0	14.9	1.739	1.699	1.173
mean				$\bar{L}' = 1.3221$	$\bar{H}' = 1.2870$	$\bar{T}' = 0.7023$

specimen	H' - \bar{H}'	(H' - \bar{H}') ²	(H' - \bar{H}')L'	(H' - \bar{H}')T'
No. 1	-0.5880	0.3457	-0.4257	-0.0670
No. 2	-0.3280	0.1076	-0.3221	-0.1187
No. 3	-0.1830	0.0335	-0.2097	-0.0899
No. 4	0.0180	0.0003	0.0242	0.0126
No. 5	0.2610	0.0681	0.4155	0.2328
No. 6	0.4080	0.1665	0.7050	0.4835
No. 7	0.4120	0.1697	0.7165	0.4833
total		0.8914	0.9037	0.9366

$$\alpha_1 = \frac{\sum (H' - \bar{H}') L'}{\sum (H' - \bar{H}')^2} = 1.014 \quad \alpha_2 = \frac{\sum (H' - \bar{H}') T'}{\sum (H' - \bar{H}')^2} = 1.051$$

$$L' = \bar{L}' + \alpha_1 (H' - \bar{H}') = 1.322 + 1.014 (H' - 1.287) = 1.014 H' + 0.017$$

$$T' = \bar{T}' + \alpha_2 (H' - \bar{H}') = 0.702 + 1.051 (H' - 1.287) = 1.051 H' - 0.651$$

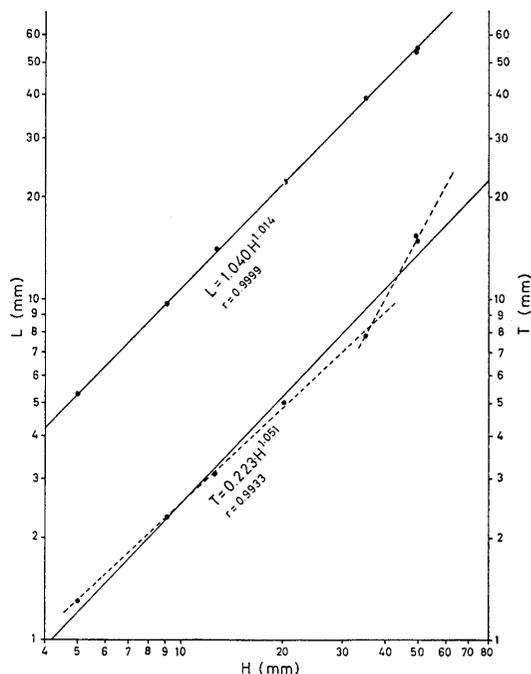
$$L = 1.040 H^{1.014} \quad T = 0.223 H^{1.051}$$

およその見当がつけられるが、厳密には各計測値の常用対数を取り、これを最小2乗法にかけて、1次式 $\log y = \alpha \log x + \log \beta$ として求めるのがよい。第5表の計測資料についてこの方法を適用すると、第7表の計算過程を経て、函数 $L = 1.040H^{1.014}$, $T = 0.223H^{1.051}$ が回帰される*。これらの α 次函数は両対数グラフでは直線で表わされるから、散布図に記入して、直線回帰の場合と同様に妥当性を確認することができる(第8図)。

相対成長の用語で、 $y = \beta x^\alpha$ に従う成長をアロメトリー (allometry) (狭義) という。さらに $\alpha = 1$ の場合を等成長 (isometry), $\alpha \gg 1$ を優成長 (positive allometry), $\alpha \ll 1$ を劣成長 (negative allometry) と呼んでいる。例題の資料では L は H に対してほぼ等成長, T は H に対して明らかに優成長であろうと結論される。一般に個体発生のある期間にはアロメトリーの関係が成り立っても、全体が単一の函数で表現されるとは限らない。成長の過程にはしばしば α の値が急激に変化する変移点 (critical point) が認められる。このような場合には複相または多相アロメトリーといい、変移点を境として2つ以上の異なった函数に解析される。両対数グラフでは当然この状態は折線(勾配の異なった直線群)として表現される。

ところで、個体群から平均成長を論ずるときには、個体変異のために、何箇のアロメトリー函数に解析されるか、またどの成長段階に変移点があるのか、正確に知ることは難しい。しかし、明らかに変移点らしいものが予測されるときには、便宜的にその付近でサンプルを分割して、別々のアロメトリー函数に回帰して、数学的に変移点の位置(両函数グラフの交点の座標として求める)を推定することができる(速水、ほか、1968、にその例を示してある)。さらに個成長も

* この例題の資料では、 $r_{LH} = 0.9998$, $r_{TH} = 0.9843$ であるのに対して、 $\log L$ と $\log H$, $\log T$ と $\log H$ の間の相関係数はそれぞれ0.9999, 0.9933である。したがって、両変数の関係は1次式よりも α 次函数に回帰する方がよさそうである。また、これとは別に、同産地から得られた *Glycymeris yessoensis* の右殻全サンプル ($N=84$) につき回帰を行なった結果では、 $L = 1.028H^{1.019}$, $T = 0.144H^{1.117}$ であった、 T と H の間の関係は例題の場合とかなり異なるが、これは実際には2相アロメトリーとみられる成長様式をとる個体群を単相とみなして計算したことと、例題の材料にたまたま老期個体が少数しか含まれていないことに影響されたものである。

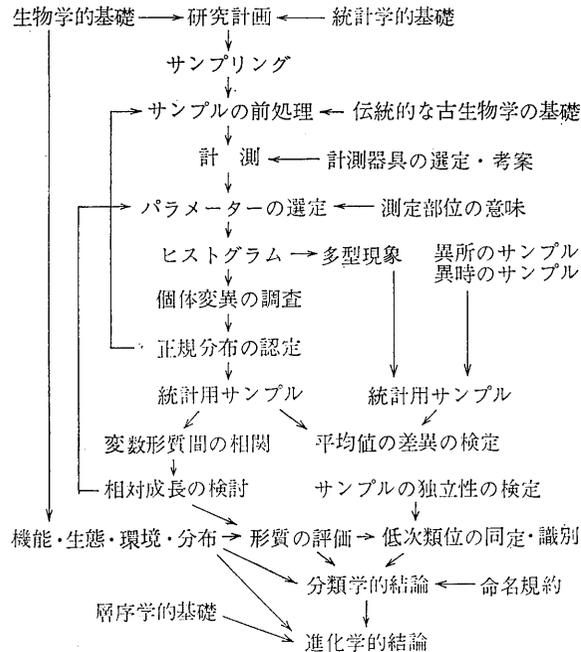


第8図 両対数グラフ用紙に記入した散布図と回帰 α 次函数。資料は第5表と同じ成田層産 *Glycymeris yessoensis* の右殻サンプルで、殻長(L)と殻高(H)の関係、殻厚(T)と殻高(H)との関係を示す。この図からでも T と H との関係が複相アロメトリーになる可能性があることがうかがわれる(点線は予測される関係)。

検討できれば、変移点の存否はさらに明確にとらえることができるであろう。ここで例題としたサンプルは、説明の都合上、個体数を少なくしてある($N=7$)ので、立入った考察には適さないが、同じ化石層の *Glycymeris yessoensis* の個体全部 ($N=84$) を用いた結果では、 L と H は単相アロメトリー、 T と H は複相アロメトリーであることがほぼ明らかになっている。

二枚貝では変移点は一般に老期の始まりや生態に大きな変化を起こす時期に見られると思われるので、相対成長の研究はこのような問題を解析するにも有効な手段であると思われる。相対成長の解析が各個古生態の推定に直接有効であると予測される1例として、“浮遊性二枚貝”の殻の厚さの問題をあげることができる。中生代には *Bositra*, *Daonella* のように遊泳浮遊性の生活を営んだのではないかと推定される薄殻の

第 8 表 統計的な古生物研究の進め方の 1 例



二枚貝がある。しかし、これは化石層における産状や殻の形態からいわれていることであって、直接的な証拠は今のところない。いっぽう、殻の厚さ（ T ではなく殻そのものの厚さ）が殻の大きさに比例して増大していく（底生二枚貝ではこれが普通）のであれば、沈降速度は成長ともなって大きくなるはずである。二枚貝の殻のような扁平な物体の沈降は左右にゆれ動くので、その速度は *impact* の法則にも *STOKES* の法則にもあてはまらない複雑な値をとるであろうが、相似形の殻であれば、大きい方が速く沈降することは間違いない。個体発生の全期間を通じて遊泳浮遊性の生活を保つには殻の沈降速度が次第に大きくなっては都合が悪いであろう。つまり、殻の厚さが殻の長さに対して劣成長の傾向をとるならば、遊泳浮遊性の二枚貝にとってこの問題は解決されるであろう。この仮説が正しいかどうかは、実際に多くの浮遊性生物の殻の相対成長を調査してみないと何ともいえない。しかし、*Bositra* のある種については不十分ではあるが、上記の劣成長の可能性を暗示するような計測値がある (*JEFFERIES and MINTON, 1965*)*。

また、系統発生の考察に相対成長を利用することは、進化学的な古生物学を進めていく上に最も興味深

い問題の一つである (小島, 1966, 1967参照)。ただし、このような問題の解明には計測・統計以外にも多方面の知識を必要とし (第 8 表参照)、地方的な個体群を対象とする学生実習や初歩的な研究では到底妥当な結論を望むことができないので、ここでは論じない。

相対成長の研究では、頭長と身長のように全体とその一部の大きさを比較することがある。この場合には、頭長は身長の一部であって、両者は独立の変数ではないとして、批判を受ける可能性がある (頭長を身長-頭長と比較するのであれば問題はない)。しかし、部分の大きさが全体に対して非常に小さければ、相対成長の理論を適用しても大きな誤りはないだろう。

なお、相対成長の考え方は、長さと重量、巻き数 (回転角) と螺環の高さのようにディメンションが異なった変数の間にも適用される。ただし、この場合に

* この資料では個体数が少ないので、アロメトリの回帰式は出せるが、2変数の間の相関は有意でなく、回帰式に統計学的な意味はない。しかし、このような調査が多く個体または個体の多くの成長段階について行なわれるならば、“浮遊性”二枚貝、菊石、有孔虫などの各個体生態についてある程度の推定ができると考えられる。

は表現に多少の工夫を要することが多い。例えば、体重と身長との関係を調べるとすると、前者は体積にほぼ比例するから、後者に対しては数値の上ではいちじるしい優成長 ($\alpha = 3$ 前後) になるに相違ない。この場合には体重を身長の3乗と比較するのが妥当である。

紡錘虫・菊石・腹足類のようなものでは、巻き数と中心からの螺環の高さを問題にすることが多いであろうが、この関係は一般に極座標の式 $r = ae^{k\theta}$ (r : 中心からの螺環の高さ, θ は回転角, a, k は常数, e は自然対数の底) で表現される。この場合、 r と θ の関係を示す散布図には片対数グラフ用紙を用いて、 θ の目盛は等間隔にとるのが正しい。このグラフのy軸切片は a で、その大きさは巻きの始まった時の大きさ (つまり胎殻の大きさ) に関係が深いと考えられる。

15. 分類学的形質の評価

以上、化石の計測と統計につき初歩的な手法のいくつかを解説してきた。専門的な研究においても、個体群を対象とするかぎり、ほぼこのような順序で考察が進められることが多いだろう (第8表)。しかし、ある場合には、統計や検定の結果からもとに戻って資料を再吟味する必要も生ずる。前述のヒストグラムと χ^2 検定 (正規分布の確認) との関係や、ここで追記する個体変異と相対成長の関係がその好例である。

古生物はもちろん現生生物においても、各個体の年齢は正確にはわからないことが多い。変異の調査の対象となる個体群には老若さまぎまの成長段階の個体が含まれているのがむしろ普通である。前述した個体変異の調査では、調査する形質が成長にともなってほとんど変化しないということを暗黙の前提としていたのである。しかし、相対成長の解析を行なってみると、ある2つの変数はほとんど比例して増加しているが、他の変数の組合せについては必ずしもそうならないことがわかる。つまり厳密にいうと、個体変異の調査の対象となる形質は、分岐・挿入のない放射肋数のような形質とか、単相アロメトリーに従いが等成長的な傾向を示す2変数の比であることが望ましいわけである。とにかく、成長の吟味なしに個体変異や個体群間の比較を論ずるのはかなり危険であることを指摘しておきたい。もし、等成長的でない2変数を分類学的形質に利用するとすれば、変異を表現するためのより適当なパラメーターを考案する必要がある。変異係数 (V) が小さくなるようなパラメーターが望ましいはずである。

例示した *Glycymeris yessoensis* の資料では、L

とHの関係は単相・等成長とみなしてよいから、L/Hのヒストグラムを作って変異を論ずることは妥当であるといえる。いっぽう、TはHに対して優成長で、おそらく複相になるから、T/Hは分類学的形質としてはそれほど価値が高くないと思われる。事実、*Glycymeris* のいくつかの種のサンプルにつき解析した結果では、T/Hは一般に成長にともなって変化しやすく、同程度の大きさの個体だけを統計しても、かなり変異係数 (V) が大きいことがわかった。したがって、前に t 検定の例題とした *Glycymeris vestita* と *Glycymeris albolineata* にかんする T/H の平均値の差異についても、別の見地から検討が必要になる (この場合には、歯面の長さDとLが単相アロメトリー、等成長になり、D/Lの平均値の差異がきわめて有意になったので、両種のサンプルが独立であることに問題はない)。

分類学的形質の評価は成長のほか、生態学および系統発生の見地からも行なわれるべきであるが、小論の目的からはずれるので、ここではとりあげない。

16. 種と低次分類単位の同定と識別

研究材料が十分であれば、古生物でも計測値の統計によって種の同定・識別を客観的に行ないうると考える向きがあるかも知れない。しかし、生物測定学はこの問題に対して万能ではない。その理由は生物学的な種が形態によって規定されるのではなく、“他から生殖的に隔離され、相互の間に現実に (または機能的に) 交雑が可能な自然の個体群の集まり” (MAYR, 1942) と定義されるからである。すでに多くの分類群が認められているように、形態的には識別が困難であるが、生殖的には完全に隔離されている同胞種 (sibling species) や、形態的にはかなり異なるいくつかの亜種から構成される多型種 (polytypic species) が現実に存在する。交配実験を行なわない限り、実際にどれだけ計測・統計を行なっても、異所の個体群が同種に属するか否かを客観的に判定することはできない。それにもかかわらず、計測・統計が種や低次分類単位の同定・識別に重要であるといわれるのは主として次の2つの理由による。

①種は個体群の集まりであるから、個体群として識別できなければ、別種とすることはできない。したがって、同所に生活している群集内での種の同定・識別には統計の結果いかに強い説得力をもつはずである。もちろん、この場合に同種内の多型現象については十分に考慮が払われなければならない。

②低次分類単位として広く認められている亜種は、

生殖的隔離の程度とは関係なく、地理的（または生態的）に隔離され、分類学的（主として形態的）に異なることで認定される。したがって異所の個体群の間で亜種の同定・識別を行なう時には、計測・統計が直接的に有効である。

このような分類学上の判定を行なうためにいくつかの方法が考案されている。しかし、どの方法をとるにしても、とり扱かう形質は技術的にも時間的にも限られているので、その結果は識別の理由とはなっても、同定の根拠としてはただその可能性を示すに止まることを銘記しておかなければならない。

前述の t 検定法は個体群が独立であるかどうかを確認するには非常によい方法である。特に個体数が少ないときにはきわめて利用価値が高いといえる。ただ、この検定結果が有意になったからといって直ちに種や亜種を分けるのは行き過ぎであろう。もしこのような考えでこの方法を適用すると個体数の多い時にはいちじるしく細分することになる。筆者は t 検定の結果の有意性は、同所の群集について種を区別するときおよび異所の個体群を亜種以上の単位で識別するときの必要条件とはなるが、十分条件ではないと考えている。

一部の分類学者 (MAYR, LINSLEY and USINGER, 1953) によって提唱された 75パーセント法 (75% rule) は亜種の識別に一定の規準を与えようとするものである。これは同種内の個体群の間の形態の差異にはいろいろな程度があり、しかも連続的であるから、75%に便宜的な基準を設けようという意味の提案である。すでに提案者によってもいわれているように、これには3つの解釈がある。

① A 個体群の75%が B 個体群の99%以上の個体から識別される時に別亜種とする。

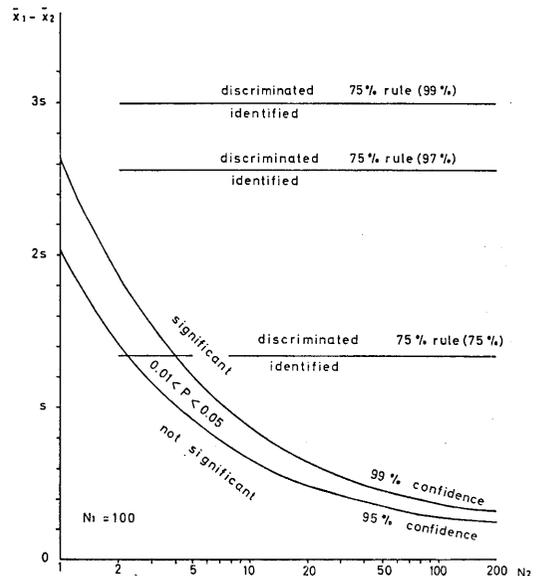
② A 個体群の75%が B 個体群の97%以上の個体から識別される時に別亜種とする。この規準が最も一般的で、これは実質的には A 個体群の90%が B 個体群の90%以上から識別されることを意味する (今泉, 1966, 参照)

③ A 個体群の75%が B 個体群の75%以上の個体から識別される時に別亜種とする。

今かりに2つの個体群のある形質が共に標準偏差の等しい正規分布を示すと仮定すると、①の規準では標準偏差の3.00倍、最も一般的な②の規準では2.56倍、③の規準でも1.34倍以上平均値に差異がないと亜種として区別できないことになる (正規分布の面積表から直ちに計算できる)。筆者の経験 (主として二枚貝) では、実際問題として、同種内の場合はもちろん、近

似種の間においても、これだけの差異のある形質が見出されることはむしろ稀である。

75パーセント法のもう一つの問題はサンプルの大きさ (個体数) をまったく考慮に入れていないことである。 t 検定の場合で明らかのように、2つのサンプルが独立であるか否かは、平均値と標準偏差のほかにも両サンプルの個体数の大小が強く影響を与える。例えば、標準偏差が等しく正規分布する2つのサンプルがあり、一方のサンプルの個体数 $N_1 = 100$ であったと仮定すると、 t 検定によって95%の信頼度をもってサンプルが識別されるには、 $N_2 = 1$ のときに標準偏差の2.00倍、 $N_2 = 10$ ならば0.66倍、 $N_2 = 100$ であれば0.28倍以上平均値に差異があればよい (第9図)。この限界は個体数が極端に少ないときを別とすれば、75パーセントの規準よりも著しく低い。このように75パ



第9図 75パーセント法による識別規準と t 検定法による有意限界との関係 (一方のサンプルの個体数 N_1 を 100 と仮定した場合)。75パーセント法には本文に示したように3つの解釈があるが、どの場合にも識別規準は両個体群の大きさ (N_1, N_2) に関係しない。いっぽう、 t 検定法による有意限界は N_2 の大きさによりいちじるしく変る。 N_1, N_2 の大きさが特に小さくない限り、 t 検定の有意限界のほうが75パーセント法の識別規準よりも平均値の差異 ($\bar{x}_1 - \bar{x}_2$) が明らかに小さくなる。なお、ここでは2つの個体が標準偏差の等しい正規分布に従うと仮定している。

第 9 表 short-cut 法による χ^2 値の計算例。資料は越智下新田と上岩橋における成田層の *Glycymeris yessoensis*。(a, b, c, d は観測出現度数, a', b', c', d' は期待出現度数)

sample	Type I L/H < 1.0995	Type II L/H > 1.0995	total
Sample A (Ochishimoshinden)	a=33 (a'=34.99)	b=36 (b'=34.01)	69
Sample B (Kamiiwahashi)	c=39 (c'=37.01)	d=34 (d'=35.99)	73
total	72	70	N=142

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i} = \frac{(a-a')^2}{a'} + \frac{(b-b')^2}{b'} + \frac{(c-c')^2}{c'} + \frac{(d-d')^2}{d'} = \frac{1.99^2}{34.99} + \frac{1.99^2}{34.01} + \frac{1.99^2}{37.01} + \frac{1.99^2}{35.99} = 0.45$$

$$\chi^2 = \frac{(ad-bc)^2(a+b+c+d)}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} = \frac{(33 \times 34 - 36 \times 39)^2 \times 142}{(33+36)(39+34)(33+39)(36+34)} = 0.44$$

$$\chi^2_{0.05(v=1)} = 3.84$$

$$P \gg 0.05$$

ーセント法は、2つのサンプルの個体数についても基準をきめておかなければ、統計学的には無意味である。筆者は亜種の識別に基準を設けた方がよいという考え方には賛成であるが、75パーセント法は、現行のままでは、理論的にも実用面においても難点があると考えざるをえない*。

調査の対象となる2つの個体群が共に多型である場合、それぞれの個体群における型の出現頻度を期待頻度と比較し、 χ^2 検定にかけて、両個体群が独立であるかどうかを調査する方法がある。これはshort-cut法と呼ばれる方法で、現生生物の対立遺伝子の表現型(例えば眼の色)について適用されることが多いが、連続した量的な形質についても、ある境界値を便宜的に定めて、それぞれの個体群を2つ以上の型("morphotype" ということがある)に人為的に分けて行なうこともできる(MAYR, LINSLEY and USINGER, 1953; SYLVESTER-BRADLEY, 1958; SIMPSON, ROE and LEWONTIN, 1960)。

例えば、*Glycymeris yessoensis* と考えられる種について、同じ成田層群でも瀬又層(産地: 越智下新田)のサンプルと成田層(産地: 上岩橋)のサンプルでは形態がわずかに異なるように思われたので、両サンプルをL/Hの境界値1.0995で便宜的に2型に分けると第9表のようになった。

いっぽう、両サンプルが同一母集団からのランダムサンプリングによると仮定した場合、両サンプル中での2型の出現頻度比は等しくなることが期待される。

* 以前に別稿(速水, 1966)で論じた75パーセント法に対する評価は今から考えると妥当でない点がある。

いいかえると、サンプルAでは総個体数69を第1型の合計と第2型の合計との比(この場合は72:70)に振り分けた値が2型の期待値になる。(サンプルAに含まれている第1型、第2型の観測頻度をそれぞれa, bとし、サンプルBについて同様にc, dとする。これらに対応する期待頻度をa', b', c', d'とし、第9表の括弧内に示す)。この資料から χ^2 の値を計算すると $\chi^2=0.45$ となる。この値は χ^2 分布の5%有意限界3.84, 1%有意限界6.63(いずれも自由度*は1)よりもはるかに小さい。ということはこの2つのサンプルがL/Hによっては区別されないことを意味する。

2型の場合にはshort-cut法の χ^2 の値は、期待値をいちいち計算しなくても、観測頻度から直接計算することができる。それには次の計算式を用いる。

$$\chi^2 = \frac{(ad-bc)^2(a+b+c+d)}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

この検定法は平均値や標準偏差の算出を必要とせず、しかも統計学的に意味が深いので、きわめて便利な方法であるといえる。ただ、種や亜種の同定・識別には必ずしもここにあげた方法だけでなく、種々の条件や経験的事実をも考慮して総合的に判定するべきであろう。

17. 結 語

化石の計測・統計には現生生物と理論的にはまったく同様の手法を適用することができる。古生物の資料には種々の制約があるので、実際にどれだけの範囲に

* short-cut法で2つのサンプルを比較する場合、型の数をnとすると、自由度 $\nu=n-1$ で表わされる。

適用できるかを疑問視する人もあるが、限られた資料から最も客観性の高い結論を導き出す上にも統計は重要な役割を果たすはずである。古生物研究者にとっては、多くの場合、計測・統計そのものは目的ではないから、条件や研究目的に応じて種々の手法を取捨選択し、あるいはみずから進んで開発する努力が重要であろう。事実、生物測定学で最初に考案された手法が重要な統計方法として一般化された例は決して少なくないのである。FISHER らの努力によって基礎作りが行なわれた近年の生物測定学はたんなる統計というよりは、いちじるしく専門化して、むしろ推計学的色彩が強い。数学的あるいは統計学的知識が必ずしも十分でない古生物学者にとってこれは非常に難解である。小論はもちろんこのような高度の生物測定学への序論ではなく、これから古生物を統計的に研究してみようとする学徒のために、統計を古生物学に導入することの意義といくつかの初歩的な手法を解説したに過ぎない。また、ささやかではあるが、この方向に沿ったより完全な教材が出版されるまでのつなぎの役目を果たしたいとも考えている。

古生物の統計的研究の究極の目的の1つはおそらく進化現象の解明であろう。長大な時間というファクターを含むところにこの研究の意義と特殊性がある。しかし、小論では統計結果をどのように進化学的結論に結びつけていくかについてはほとんど解れることができなかった。それは筆者にそのような実績がないことにもよるが、進化現象の実体は、生物測定学の作業以外に、層序、環境要因、生態、生物地理などきわめて多方面の知見の総合としてとらえられなければならないからである。研究の進め方の1例を第8表に示したが、むしろ目的によっていろいろな考え方があると思う。

古生物学に初めて統計学的考えがいくらかでも導入されたのは今世紀初頭で特に新しいことではない。古典的な業績として、CARRUTHERS (1910) による下部石炭紀のサンゴ *Zaphrentites*, TRUEMAN (1922) による下部ジュラ紀の二枚貝 *Gryphaea* の化石層序学を兼ねた進化学的な研究が著名である。しかし、集団遺伝学の発展や新分類学の提唱 (1940年ごろ) 以前の多くの古生物学者にはまだ個体群の概念が十分にはぐくまれていなかったために、誤った前提に立って行なわれた統計もあった。CARRUTHERS, TRUEMAN の研究、および上部白亜紀チョークのウニ化石に関する ROWE (1899) の重要な研究が、近年になってそれぞれ SYLVESTER-BRADLEY (1951), HALLAM (1968),

KERMACK (1954) ら同じく英国の学者によってさらに生物測定学的な立場から再検討され、ある場合にはいくらか異なった結論が導かれていることは興味深い。記載的な研究においても以前には無目的に計測・統計が行なわれたり、計測値多数を出しながら手をこまねいているような場合が多かったようである。後の研究者が利用することを考えて計測値を示しておくことは確かに重要なことであるが、よほど注意深く行なわれていないと厳密な考察には適さない。

現在のように生物測定学が古生物研究の上に重視されるに至ったのは、遺伝学に裏づけられた個体群概念の確立と、SIMPSON ら (1939, 1960, 1961), BURMA (1948), NEWELL (1948, 1956), SYLVESTER-BRADLEY (1951, 1958), IMBRIE (1956, 1957) らの啓蒙的な著作に負うところが大きい。二枚貝の研究だけを見ても、このような統計的手法をとり入れた業績は伝統的な記載作業に比べて次第に比率を増しつつあることがわかる。日本では MAKIYAMA (1930, 1952) の *Glycymeris* に関する先駆的な業績があるほか、ŌINOMIKADO (1936) の貝殻測定学的研究、KOTAKA (1953) の棄却楕円を用いた *Anadara granosa* 種群の解析、OBATA (1959, 1960, 1965) の菊石を材料とした相対成長の研究、UJIIÉ (1966, ほか) の有孔虫の進化学的研究などに生物測定学の積極的な導入を見ることができる。とはいえ、本格的な“古生物測定学”は世界的に見てもようやく出発したばかりである。その進歩は伝統的な古生物学の知識に加えて健全な生物学的概念と統計法の正しい適用という3つの基盤に立つときのみ可能である。このうちのどれが欠けていても満足な結果は望めないし、まして化石の形質をなんでも定量化しさえすればよいということでは絶対にならない。

この古生物学実験はできるだけ自主的な形で行なうよう心掛けたが、提出されたレポートを見ると、課題や手法の解説はもちろん、筆者自身の研究方法についても反省させられる点が多かった。特に、古生物学における計測・統計の意義を限られた時間内に正しく理解し、種々の目的・条件に応じて手法を取捨選択する能力を養うのはかなり困難なことであると感じられた。しかし、個体群、変異性、相対成長など古生物学全体に通ずるような重要な概念と、古生物学以外の分野にも応用できそうな研究方法が、実験にとり組むことによって、ある程度体験的に学習されるように思う。それにも増して学問がたんに他から与えられる知識の記憶ではなく、その発展が各人の自主的な研究と

創意・工夫にゆだねられていることを、一同が強く感じたことはきわめて有意義であった。

なお、小論では紙数と筆者の能力の関係で考察の過程や数式の証明を大幅に省略してある。興味あるいは疑問を持たれる向きには、初等統計学書で統計法の基礎的知識を習得し、さらに、定評ある生物測定学のテキスト（例えば、メーサー1955; SIMPSON, ROE and LEWONTIN, 1960）で研究の意義と個々の手法を学ばれるのがよいと思う。

統計記号

小論で用いた統計用の記号（イタリックおよびギリシャ文字）はできるだけ一般的な用法に従ったが、学者によって必ずしも一致していないことがあるので、ここに再定義する。

- a 回帰直線の勾配.
- α 相対成長の理論式の指数 (growth ratio)
- b 回帰直線の切片.
- β 相対成長の理論式の係数 (一般には b という記号も用いられるが、ここでは区別した).
(initial growth index)
- E 頻度分布のある区間に対する期待度数.
- e 自然対数の底. 2.71828…….
- f 頻度.
- i 任意数. 例えば x_i は i 番目の階級 (または個体) の x の値を示す.
- μ ポピュレーションの理論分布の平均値.
- N 個体数.
- ν 自由度 (d. f. と書くことがある).
- O 頻度分布のある区間に対する観測度数.
- P 確率.
- π 円周率. 3.14159…….
- r サンプルの相関係数.
- ρ ポピュレーションの理論的な相関係数.
- s サンプルの標準偏差.
- Σ 合計の記号.
- σ ポピュレーションの理論的な標準偏差.
- t 1) STUDENT の考案した統計学上の数値. 平均値の差異の検定に用いる.
2) 成長の研究における時間を表す変数.
- V PEARSON の考案した変異係数. $(V = \frac{100s}{\bar{x}})$
- \bar{x} 変数 x のサンプルに関する平均値.
- χ^2 統計学上の数値. 正規分布の認定, サンプルの独立性の検定に用いる.

z 統計学的に使いやすいように r を変換した相関を表わす数値. $(z = \frac{1}{2} \log_e \frac{1+r}{1-r})$

参考文献

- ここには小論に直接引用した文献だけでなく、古生物の統計的研究に参考となる啓蒙書・論文もいくつかあげてある。初等統計学の教科書はきわめて多数あるが、筆者はそのごく一部しか目を通していないので、その中から利用しやすいと思われるものを2・3あげるに止める。(*はこの方面の研究者にとくによい参考となると思われる書)
- BISHOP, O. N. (1966): *Statistics for biology*. 182pp. Longmans.
- BURMA, B. H. (1948): *Studies in quantitative paleontology: I. Some aspects of the theory and practice of quantitative in vertebrate paleontology*. *Jour. Paleont.*, 22, (6), 725~761.
- CARRUTHERS, R. G. (1910): *On the evolution of Zaphrentis delanouei in Lower Carboniferous times*. *Quart. Jour. Geol. Soc. London*, 66, 523~538.
- DOBZHANSKY, T. (1951): *Genetics and the origin of species*. 364 pp. Columbia Univ. Press.
- *フィッシャー, R. A. (1950): 研究者のための統計的方法 [遠藤健児・編谷清治訳]. 354 pp. 荘文社.
- HALLAM, A. (1968): *Morphology, palaeoecology and evolution of the genus Gryphaea in the British Lias*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, [B], 254, (792), 91~128, pls. 10~12.
- 速水格 (1966): 古生物分類の理論と方法—二枚貝化石を例として. その1. 化石, (12), 56~65.
- 昭和42年度九州大学地質学科三年生 (1968): 二枚貝貝殻の変異と相対成長 I. ヴイナス, 27, (3), 95~110, pl. 5.
- 小島郁生 (1966): 大型化石研究のテクニク (1), (2). 自然科学と博物館, 33, (7~8), 118~134; 33, (9~10), 151~163.
- *ホーエル, P. G. (1960): 初等統計学 [浅井晃・村上正康訳]. 264 pp. 培風館.
- 今泉吉典 (1966): 動物の分類. 362 pp. 第一法規.
- *IMBRIE, J. (1956): *Biometrical methods in the study of invertebrate fossils*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 108, (2), 217~252.
- (1957): *The species problem with fossil animals*. in MAYR, E. (ed.): *The species problem*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. No. 50, 125~153.
- JEFFERIES, R. P. S. and MINTON, P. (1965): *The mode of life of two Jurassic species of 'Posidonia' (Bivalvia)*. *Palaeontology*, 8, (1), 156~185.
- 北川敏男 (1958): 推測統計学 I. 239 pp. 岩波書店.
- 駒井卓 (1963): 遺伝学に基づく生物の進化. 526 pp. 培風館.
- 近藤次郎 (1963): 統計学のための数学入門. 259 pp. 東洋経済新報社.
- 近藤秀一 (1964): *Allometry の方法論について—2, 3の試み*. 成長, 3, (4), 1~14.
- KOTAKA, T. (1953): *Variation of Japanese*

- Anadara granosa*. *Trans. Proc. Pal. Soc. Japan*, [N. S.], (10), 31~36, pl. 4.
- MAKIYAMA, J. (1930): On the variation of the fossil *Glycymeris yessoensis*. *ヴィナス*, 2, (3), 102~116.
- (1952): On the mutation of the fossil *Glycymeris rotunda*. *Trans. Proc. Pal. Soc. Japan*, [N. S.], (5), 131~138.
- *メーサー, K. (1955): 生物統計学 [小川潤次郎・山本紙恭訳]. 325 pp. 朝倉書店.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. 334pp. Columbia Univ. Press.
- , LINSLEY, E. G. and USINGER, R. L. (1953): *Methods and principles of systematic zoology*. 336 pp. McGraw-Hill.
- NEWELL, N. D. (1948): Intraspecific categories in invertebrate paleontology. *Jour. Paleont.*, 22, (2), 225~232.
- (1956): Fossil populations. in SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (ed.): *The species concept in palaeontology*. Systematics Assoc. Publ. 2, 63~82.
- OBATA, I. (1959): Croissance relative sur quelques espèces des Desmoceratidae. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ.*, [D], 9, (1), 33~45, pls. 4~5.
- (1960): Spirale de quelques ammonites. *Ibid.*, [D], 9, (3), 151~163, pl. 15.
- 小島郁生 (1961): 古生物学における成長解析手段. *地球科学*, (55), 23~28.
- OBATA, I. (1965): Allometry of *Reesidites minimus*, a Cretaceous ammonite species. *Trans. Proc. Pal. Soc. Japan*, [N. S.], (58), 39~63, pls. 4~5.
- 小島郁生 (1966): 古生物学と相対成長. *生物科学*, 18, (1), 23~32.
- *——— (1967): 古生物学における相対成長の研究. *化石*, (14), 20~39.
- 小川潤次郎 (1954): 近代数理統計学序説. 惠文堂.
- ŌINOMIKADO, T. (1936): Conchometrical research on the fossil *Anadara granosa* (LINNÉ). *The Venus*, 6, (3), 135~146.
- ROWE, A. W. (1899): An analysis of the genus *Micraster* as determined by rigid zonal collecting from the Zone of *Rhynchonella cuvieri* to that of *Micraster coranguinum*. *Quart. Jour Geol. Soc. London*, 55, 494~547.
- SESTINI, N. F. (1966): Studio biometrico di *Myophoria kefersteini* (MÜNSTER). *Riv. Ital. Paleont.*, 72, (4), 1023~1082, pls. 74~80.
- 清水三雄 (1959): 相対成長 287 pp. 協同医書出版社.
- SHUTO, T. (1969): Neogene gastropods from Panay Island, the Philippines. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ.*, [D], 19, (1), 1~250, pls. 1~24.
- SIMPSON, G. G. (1961): *Principles of animal taxonomy*. 247 pp. Columbia Univ. Press.
- *———, ROE, A. and LEWONTIN, R. C. (1960): *Quantitative zoology*. revised ed. 440 pp. Harcourt, Brace.
- SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (1951): The subspecies in palaeontology. *Geol. Mag.*, 88, (2), 88~102.
- (1958): The description of fossil populations. *Jour. Paleont.*, 32, (1), 214~235.
- THOMPSON, d'Arcy (1966): *On growth and form*. (abridged ed.) 346 pp. Cambridge Univ. Press.
- TRUEMAN, A. H. (1922): The use of *Gryphaea* in the correlation of the Lower Lias. *Geol. Mag.*, 59, 256~268.
- UJIIÉ, H. (1966): "Evolutionary line" of Miocene miogypsinid populations. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 9, (3), 413~430, pls. 1~6.
- WOOLF, C. M. (1968): *Principles of biometry*. 359 pp. van Nostrand.

後 記

小論の粗稿完成後に、本実験に参加され粗稿を閲読された当教室の学生松隈明彦氏から2変数の比を個体変異のパラメーターとする慣習的な方法に関して根本的な問題の指摘があった。これは小論の内容にも関係が深いので、その詳細は共同で別途に発表する予定である。