Thai J. For. 16 : 1-12 (1997) วารสารวนศาสตร์ 16 : 1-12 (2540)

การศึกษาด้านนิเวศวิทยาของพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่ว ในป่าเต็งรัง
II. รูปแบบการขึ้นกระจายของชนิดพรรณไม้ในถิ่นฐาน

ECOLOGICAL STUDIES OF LEGUMINOUS TREE SPECIES IN DRY DIPTEROCARP FOREST
II. Species Abundance Distribution Pattern in the Growing Habitat

พงษ์ศักดิ์ สหุนาพุ[1] Pongsak Sahunalu

ABSTRACT

Investigations on species abundance pattern of leguminous and other tree species in 16 sub-community types of dry dipterocarp forest (DDF) were carried out by applying the goodness of fit test (χ^2-test) of the logarithmic series (LS) and/or geometric series (GS) to each stand after calculating the Fisher's index of species diversity (α). It was found that 46 stands were well fitted to the LS with 38 stands for trees with DBH $\geq$ 10 cm and 8 stands for trees with DBH $\geq$ 4.5 cm while 16 stands were clearly fitted to the GS with 13 and 3 stands for the former and latter size classes respectively showing the corresponding well to the niche pre-emption hypothesis with unseparated clear cut of habitat requirement among the leading component tree species except for stands containing trees in other family rather than the Dipterocarpaceae distributed on the relatively high altitudes. The 21 leguminous tree species growing in dry dipterocarp forest were found to distribute with low-moderate abundance classes in the LS and GS patterns for both size classes. Only two leguminous tree species; *Pterocarpus macrocarpus* and *Xylia xylocarpa* were found particularly in high abundance class for both sizes. The findings suggested that in overall, leguminous tree species in DDF are moderately rare and may require some specific habitat with moderate resource allocation.

บทคัดย่อ

การตรวจสอบรูปแบบการขึ้นกระจายของพรรณไม้ทุกชนิดและพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วในป่าเต็งรัง ทั้ง 16 สังคมย่อย โดยการใช้วิธีการทดสอบแบบ χ^2-test ว่ารูปแบบดังกล่าวนี้จะเป็นแบบอนุกรมล๊อกการิทึ่ม หรือ อนุกรมเรขาคณิต หลังจากได้คำนวณหาดัชนีความหลากชนิดของ Fisher (α) แล้วพบว่ามีหมู่ไม้ทั้งสิ้น 46 หมู่ไม้ ที่มีการขึ้นกระจายเป็นแบบอนุกรมล๊อกการิทึ่ม โดยมีพรรณไม้ที่มี D $\geq$ 10 เซนติเมตร จำนวน 38 หมู่ไม้ และที่มี D $\geq$ 4.5 เซนติเมตร จำนวน 8 หมู่ไม้ และมี 16 หมู่ไม้ เป็นแบบอนุกรมเรขาคณิต โดยมีพรรณไม้ที่มี D $\geq$ 10 เซนติเมตร จำนวน 13 หมู่ไม้ และที่มี D $\geq$ 4.5 เซนติเมตร จำนวน 3 หมู่ไม้ แสดงถึงการคล้อยตามสมมติฐานของการขึ้นอยู่กับถิ่นฐานประเภทผู้มาก่อนมีสิทธิ์ก่อน โดยไม่มีการแบ่งแยกความต้องการถิ่นฐานอย่างเด่นชัด ในระหว่างพรรณไม้เด่นที่ประกอบอยู่ในหมู่ไม้นั้นๆ ยกเว้นหมู่ไม้ที่มีพรรณไม้ตระกูลอื่นที่ไม่ใช่ตระกูลยางที่ขึ้นอยู่

[1]ภาควิชาวนวัฒนวิทยา คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ จตุจักร กรุงเทพฯ 10903

ในที่ค่อนข้างสูง พรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วที่ขึ้นอยู่ในป่าเต็งรัง จำนวน 21 ชนิดนั้น พบว่ามีการขึ้นกระจายในชั้นความหลากหลายต่ำ-ปานกลาง ทั้ง 2 ขนาดจำกัด ในอนุกรมทั้ง 2 แบบ มีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่ว 2 ชนิด คือ ประดู่ และแดง เท่านั้นที่มีการขึ้นกระจายในชั้นความหลากหลายสูงทั้ง 2 ขนาดจำกัด การศึกษานี้แสดงให้เห็นว่าพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วส่วนใหญ่ในป่าเต็งรังนั้นเกือบจะเป็นพรรณไม้ที่หายาก และค่อนข้างหายาก อาจจะต้องการถิ่นฐานจำเพาะและมีความสามารถในการจัดสรรทรัพยากรในระดับปานกลาง

คำนำ

จากการศึกษาถึงองค์ประกอบของชนิด การขึ้นกระจายและความหลากหลายของพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่ว ในป่าเต็งรัง (พงษ์ศักดิ์, 2537) พบว่าในป่าเต็งรังประเภทต่างๆ ทั้ง 16 ประเภทนั้น มีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วขึ้นอยู่รวมทั้งสิ้น 21 ชนิด ซึ่งสังกัดอยู่ใน 3 ตระกูลย่อย และมีจำนวนชนิดที่ปรากฏตลอดจนความหลากหลายต่างกันไปแล้วแต่ประเภทย่อยของป่าเต็งรังที่กระจัดกระจายอยู่ทั่วไปในประเทศไทย เมื่อเป็นเช่นนี้จึงเป็นที่น่าสนใจต่อไปว่า บรรดาพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วเหล่านั้นจะมีรูปแบบของการขึ้นกระจายในป่าเต็งรังอย่างไร โดยเฉพาะอย่างยิ่งความหลากหลายของพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วนั้นมีการขึ้นกระจายอยู่ในถิ่นฐาน (habitat) ต่างๆ อย่างไร ซึ่งลักษณะหรือรูปแบบของการขึ้นกระจายนี้อาจจะอธิบายในทางนิเวศวิทยาเชิงปริมาณได้ 2 ลักษณะ คือ การขึ้นกระจายในถิ่นฐานที่พรรณไม้ต้องการครอบครองอยู่ที่เรียกว่า นิช (niche) ซึ่งสามารถจะจัดอันดับความสำคัญได้เมื่อพิจารณาจากความหลากหลายของพรรณไม้ทั้งหมดที่ขึ้นอยู่ร่วมกันในที่ใดที่หนึ่ง และการขึ้นกระจายในที่ว่าง (spatial distribution) ซึ่งจะบอกถึงลักษณะของการขึ้นกระจายในรูปแบบใด ในบรรดารูปแบบที่สามารถจะจำแนกได้ในเชิงปริมาณ เช่น ในลักษณะของการขึ้นอยู่แบบสุ่ม (random) แบบจับกลุ่ม (contagious หรือ aggregate หรือ clump) หรือแบบสม่ำเสมอ (uniform หรือ regular) ซึ่งแสดงถึงความสามารถของพรรณไม้ชนิดนั้นๆ ที่จะใช้ที่ว่างที่มีอยู่ในธรรมชาติ ซึ่งประกอบด้วยสภาวะแวดล้อมด้านต่างๆ ทั้งทางด้านกายภาพ ชีวภาพ และชีวธรณีเคมี ให้เป็นประโยชน์ต่อการดำรงชีวิตให้อยู่รอดได้ การศึกษาในลักษณะอย่างนี้ยังมีอยู่น้อยมาก สำหรับพืชพรรณไม้ป่าของประเทศไทย จึงไม่อาจจะเข้าใจถึงพฤติกรรมตามธรรมชาติของพรรณไม้ได้ ดังนั้นการศึกษาในตอนที่ 2 นี้จึงมุ่งเน้นใน 2 ประเด็นหลักดังกล่าวแล้ว เพื่อให้มีความรู้ความเข้าใจในพฤติกรรม และความต้องการถิ่นฐานของพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วที่ขึ้นอยู่ในป่าเต็งรังมากขึ้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งการศึกษาในตอนนี้จะเน้นเฉพาะรูปแบบการขึ้นกระจายของชนิดที่จะอธิบายโดยใช้โมเดลของการแจกแจงความหลากหลายของชนิดเป็นหลัก

อุปกรณ์และวิธีการ

จากข้อมูลการศึกษาวิจัยในท้องที่ต่างๆ ดังกล่าวแล้วในเอกสารของ พงษ์ศักดิ์ (2537) ได้นำข้อมูลของพรรณไม้ทุกหมู่ไม้ (stand) ใน 16 สังคมย่อย คือพรรณไม้ที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอกตั้งแต่ 10 ซม.ขึ้นไป จำนวน 51 หมู่ไม้

และขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอกตั้งแต่ 4.5 ซม. ขึ้นไป จำนวน 11 หมู่ไม้ ซึ่งได้จากการสำรวจแจงนับในแปลงตัวอย่างทั้งชั่วคราวและถาวรที่มีขนาดต่างๆ กัน และมีข้อมูลที่ประกอบด้วยจำนวนชนิดและจำนวนต้นของพรรณไม้ทุกชนิดที่ขึ้นอยู่ในแปลงตัวอย่างนั้นๆ มาทำการวิเคราะห์ข้อมูลใหม่ที่เกี่ยวข้องกับรูปแบบของการขึ้นกระจายของชนิดพรรณไม้ในรูปของการขึ้นกระจายในถิ่นฐานที่พรรณไม้ต้องการครอบครองซึ่งอาศัยโมเดลที่เรียกว่า species abundance model ที่อธิบายในเชิงปริมาณได้ คือ เมื่อทราบจำนวนชนิดและจำนวนต้นของพรรณไม้แต่ละชนิดแล้ว จะดูลักษณะการขึ้นกระจายตามความหลากหลายของชนิดจากการพล็อตกราฟ โดยให้จำนวนชนิด (s) อยู่ในแกน y และจำนวนต้น/ชนิด (n) อยู่ในแกน x การขึ้นกระจายในลักษณะเช่นนี้จะเป็นลักษณะของการแจกแจงความถี่ กล่าวคือ ถ้าจำนวนชนิดของพรรณไม้ที่มีจำนวนต้นน้อยจะมีจำนวนชนิดมาก (ซึ่งส่วนใหญ่เป็นพรรณไม้หายาก หรือ rare species) และจะมีจำนวนชนิดน้อยลงลดหลั่นไปตามจำนวนต้นที่เพิ่มมากขึ้นในลักษณะของกราฟเส้นโค้ง ซึ่งจะอธิบายได้โดยการใช้ Fisher's logarithmic abundance model (Fisher และคณะ, 1943) หรือเรียกสั้นๆ ว่า log model นั่นคือ

$$S = \alpha \ln(1 + \frac{N}{\alpha})$$

ในเมื่อ S = จำนวนชนิด (number of species)

N = จำนวนต้นของพรรณไม้ทั้งหมด

α = ค่าคงที่ ซึ่งแสดงถึงสัมประสิทธิ์ของการลดลงของจำนวนชนิดตามจำนวนต้นที่เพิ่มขึ้น หรือ $\alpha = ni / x$ ในเมื่อ ni คือจำนวนต้นที่ i (เมื่อ i = 1, 2, 3.... n) และ x คือ ตัววัด (parameter) หรือค่าที่ทำให้สมการ $S/N = [(1-x)/x][-\ln (1-x)]$ เท่ากันทั้ง 2 ด้าน หรือเรียก α ว่าดัชนีความหลากชนิดของ Fisher (Fisher's index of species diversity) หรือ αx คือจำนวนชนิดพรรณไม้ที่มีจำนวนต้น 1 ต้น $\alpha x^2/2$ คือ จำนวนชนิดของพรรณไม้ที่มีจำนวนต้น 2 ต้น เป็นอนุกรมอย่างนี้ตลอดไปจนถึง $\alpha x^2/n$ คือจำนวนชนิดของพรรณไม้ที่มีจำนวน n ต้น และ $S = \alpha \ln(1+N/\alpha)$ ก็คือผลรวมของ $\alpha x + \alpha x^2/2 + ... \alpha x^n/n$ นั่นเอง ซึ่ง α นี้สามารถหาได้จาก

$$\alpha = \frac{N(1 - x)}{x}$$

แต่ในกรณีที่ข้อมูลที่มีอยู่ไม่สามารถปรับได้กับโมเดลดังกล่าว จะดูลักษณะการขึ้นกระจายได้จากกราฟแสดง % ความหลากหลาย (% abundance ซึ่ง = % ของจำนวนต้นของพรรณไม้ชนิดนั้นๆ ต่อจำนวนต้นของพรรณไม้ทั้งหมด) กับลำดับความหลากหลายของชนิดพรรณไม้ที่มีลดหลั่นกันจากมากไปหาน้อย (species rank หรือ species sequence) ซึ่งได้จากการพล็อตข้อมูลนี้ลงในกระดาษกราฟกึ่งล็อก โดยให้ % ความหลากหลายอยู่แกน y (แกนที่เป็นล็อก) และลำดับของความหลากหลายอยู่แกน x กราฟที่ได้จะมี 3 ลักษณะที่เรียกว่า dominance-diversity curve (Whittaker, 1975) คือ (1) ลักษณะที่เป็นอนุกรมเรขาคณิต (geometric series), (2) อนุกรมล็อกการิทึม (logarithmic series), (3) การแจกแจงแบบบล็อกนอร์มอล (lognormal distribution) และ (4) โมเดลที่เรียกว่า broken stick model (Whittaker, 1965; 1970; 1975; 1977) ซึ่งรูปแบบที่ (1) จะมีลักษณะเป็นเส้นตรง มีความลาดชันสูง รูปแบบที่

(2) มีความลาดชันสูง แต่เส้นกราฟจะมีลักษณะเป็นเส้นโค้งเกือบเป็นเส้นตรง รูปแบบที่ (3) จะเป็นเส้นโค้งรูป sigmoid (S-shape) และรูปแบบที่ (4) เป็นเส้นกราฟที่เกือบจะเป็นแนวราบ ซึ่งลักษณะของกราฟแบบนี้ใช้อธิบายถึงสมมติฐานด้านการครอบครองพื้นที่แบบผู้มีสิทธิ์เลือกก่อนได้ก่อน (niche preemption hypothesis) และนิยมใช้กันมากในทางนิเวศวิทยาเชิงปริมาณ

ในการศึกษานี้มีขั้นตอนการวิเคราะห์ข้อมูลคือ

1. วิเคราะห์หาค่า α ทุกหมู่ไม้ รวมทั้งสิ้น 62 หมู่ไม้

2. ลองปรับเส้นโค้งโดยใช้โมเดลทั้ง 4 รูปแบบดู ซึ่งโดยทั่วไปแล้ว ในรูปแบบที่ (1) อาจจะทดสอบความเป็นเส้นตรงได้จากความสัมพันธ์ระหว่าง % ความหลากหลายกับลำดับความหลากหลาย ในรูป log (% abundance) = a - b log (species rank) ซึ่งถ้าโมเดลนี้ใช้ได้ กราฟจะเป็นเส้นตรง ส่วนรูปแบบที่ (2), (3) และ (4) นั้น ถ้าทดสอบแล้วว่าไม่เป็นไปตามรูปแบบที่ (1) จะต้องใช้การทดสอบทางสถิติ หา goodness of fit (GOF) โดยใช้ χ^2(chi-square test) เพื่อทดสอบว่าการแจกแจงของจำนวนชนิดที่ได้จากการศึกษาสังเกต (O) กับจำนวนชนิดที่ได้จากการคาดคะเน (E) โดยใช้โมเดลที่ (2), (3) หรือ (4) ในรูป

$$\Sigma\chi^2 = (O-E)^2/E$$

ทั้งนี้โดยทำการจัดกลุ่มของจำนวนชนิด ทั้งที่ได้จากการศึกษาสังเกต (O) และที่ได้จากการคาดคะเน (E) ตามชั้นของความหลากหลาย (abundance class) ของจำนวนต้น โดยให้ชั้นที่ 1 มีจำนวนต้นตั้งแต่ 1-2.5 ชั้นที่ 2 ตั้งแต่ 2.5-4.5 ชั้นที่ 3 ตั้งแต่ 4.5-8.5 ไปเรื่อย ๆ แล้วคำนวณหาค่า χ^2 ของแต่ละชั้นขนาด และรวมกันทุกชั้นขนาดได้

$$\sum_{i=1}^{N}\chi^2 = \sum_{i=1}^{N}\left\{(O_i - E_i)^2 / E_i\right\}$$

ในเมื่อ O_i คือจำนวนชนิดที่ได้จากการศึกษาสังเกตในชั้นขนาดที่ i เมื่อ i = 1, 2, 3, ..., N

E_i คือจำนวนชนิดที่คาดคะเนได้ในชั้นขนาดที่ i ตามอนุกรมล็อกการิทึ่ม แล้วนำค่า $\sum_{i=1}^{N}\chi^2$ ไปเทียบกับ χ^2 ในตารางตามค่า DF (degree of freedom) ที่ได้จากจำนวนชั้นขนาดทั้งหมด ลบด้วย 1 (หรือลบด้วย 2 ในกรณีที่เป็น lognormal model) และที่ระดับความเป็นไปได้ (P) ระดับต่างๆ ถ้า $\sum_{i=1}^{N}\chi^2$ ที่ได้มากกว่า χ^2 ของตาราง แสดงว่าการแจกแจงนั้นไม่เป็นไปตามอนุกรมล็อกการิทึ่ม แต่ในทางตรงกันข้าม ถ้า $\sum_{i=1}^{N}\chi^2$ มีค่าน้อยกว่า χ^2 ของตาราง จะถือว่าการแจกแจงนี้ไม่แตกต่างจากอนุกรมล็อกการิทึ่ม นั่นคือ ข้อมูลที่ได้มีการคล้อยตาม (GOF) ในรูปของอนุกรมดังกล่าว

อนึ่ง การทดสอบรูปแบบการขึ้นกระจายนี้เป็นไปในทางสถิติมากกว่าจะเป็นการขึ้นกระจายจริงๆ ในแปลง ซึ่งต้องอาศัยวิธีการอย่างอื่น หรือใช้แผนผังแสดงตำแหน่งของลำต้นในแปลงตัวอย่าง ซึ่งในการศึกษาตอนนี้มีแผนผังดังกล่าวไม่ครบทุกแปลง จึงได้ใช้วิธีการทางสถิตินี้แทนและแปลงตัวอย่างของป่าเต็งรังเหล่านี้ก็กระจายอยู่เกือบทั่วทุกภูมิภาคของประเทศ จึงคาดว่าน่าจะครอบคลุมลักษณะการขึ้นกระจายของพรรณไม้ชนิดต่างๆ รวมทั้งพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วในป่าเต็งรังในประเทศไทยได้ดี

ผลและวิจารณ์

การแจกแจงของจำนวนชนิดตามจำนวนต้นต่อชนิดของป่าเต็งรัง

จากการใช้โมเดลของความหลากหลายของชนิดพรรณไม้ ซึ่งประกอบด้วยกราฟแสดงการแจกแจงความถี่ของจำนวนชนิดตามจำนวนต้น/ชนิด และกราฟแสดงการจัดลำดับของชนิดตามลำดับความหลากหลาย (% ของความหลากหลาย) และทดสอบว่าโมเดลดังกล่าวนี้จะใช้ในการอธิบายรูปแบบของการขึ้นกระจายของพรรณไม้ทุกชนิดในป่าเต็งรังทุกหมู่ไม้ ที่ศึกษาหรือไม่จำเป็นต้องหาค่า α และค่า x เสียก่อน ซึ่งพบว่าในบรรดาพรรณไม้ที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอกตั้งแต่ 10 ซม.ขึ้นไปนั้น ค่า α จะมีค่าตั้งแต่น้อยที่สุด 0.434 ถึง 13.290 ซึ่งแล้วแต่จำนวนชนิด (s) ของพรรณไม้ ซึ่งจะมีตั้งแต่ 2 ชนิด จนถึง 28 ชนิด ส่วนพรรณไม้ที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอกตั้งแต่ 4.5 ซม.ขึ้นไป จะมีค่า α ตั้งแต่ 2.343 จนถึง 10.341 ซึ่งจะขึ้นอยู่กับจำนวนชนิดและขนาดของแปลงตัวอย่าง อย่างไรก็ตาม การแจกแจงความถี่ของค่า α ของหมู่ไม้ที่มีขนาดต่างกัน 2 ขนาด แสดงไว้ใน Figure 1 ซึ่งจะพบว่าค่า α ส่วนใหญ่สำหรับพรรณไม้ทั้งหมดที่มี $D \geq 10$ ซม. จะมีการกระจายอยู่ในช่วง 1.5-3 (บางทีอาจจะสูงถึง 6) และสำหรับพรรณไม้ที่มี $D \geq 4.5$ ซม. อยู่ในช่วง 4.5-6 ซึ่งในบรรดาพรรณไม้ที่มี $D \geq 10$ ซม. นั้นจะเป็นไม้ใหญ่กว่าพรรณไม้ที่มี $D \geq 4.5$ ซม. และจะเป็นเฉพาะพรรณไม้ที่ได้ตั้งตัวจนกลายเป็นพรรณไม้ของชั้นเรือนยอด (canopy tree) แล้วทั้งสิ้น แต่พรรณไม้ที่มี $D \geq 4.5$ ซม. นั้นจะรวมพรรณไม้ที่เป็นชั้นเรือนยอด และพรรณไม้ชั้นรองลงมาด้วย ยกเว้นพืชชั้นล่าง

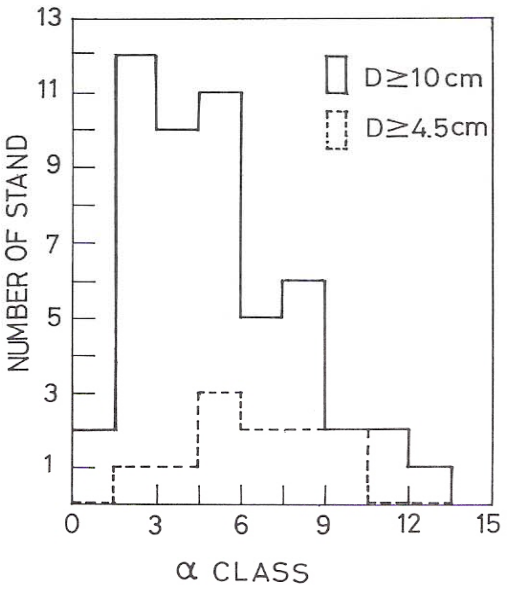

Figure 1. Frequency distribution of Fisher's index of species diversity (α) of 62 stands of dry dipterocarp forest.

ผลการทดสอบการแจกแจงจำนวนชนิดตามจำนวนต้น/ชนิด ในรูปของกราฟเส้นโค้งที่ปรับได้โดยใช้ α ตามอนุกรมล็อกการิทึม แสดงไว้ใน Figure 2 ซึ่งมีทั้งหมู่ไม้ที่ปรับได้ดีและปรับไม่ได้อยู่ด้วยทั้งในหมู่ไม้ที่มี $D \geq 10$ ซม. และมี $D \geq 4.5$ ซม. อย่างไรก็ตาม Ogawa และคณะ (1961) ได้ใช้ Fisher's logarithmic series ทดสอบความสัมพันธ์ระหว่างจำนวนชนิด และจำนวนต้นของพรรณไม้ป่าประเภทต่าง ๆ ในประเทศไทย ซึ่งรวมทั้งป่าเต็งรังในประเภทย่อยที่ 1 และ 2 (stand 1, 2; $D \geq 4.5$ ซม.) ที่นำมาศึกษาใหม่ในครั้งนี้ด้วย โดยมีข้อจำกัดที่ว่าอนุกรมล็อกการิทึมของ Fisher นี้ใช้ได้ดีกับข้อมูลที่มีตัวอย่างไม่มาก และไม่น้อยเกิน

ไป ซึ่งในกรณีนี้แปลงตัวอย่างที่ใช้มีตั้งแต่ขนาด 1,000 ม^2 ถึง 10,000 ม^2 (พงษ์ศักดิ์, 2537) จำนวนต้นไม้ในป่าเต็งรังซึ่งก็มีอยู่ค่อนข้างน้อยกว่าป่าชนิดอื่น ๆ อยู่แล้ว (Ogawa และคณะ, 1961; 1965 และ Ogino, 1976) จึงควรใช้ Fisher's logarithmic series หรือ log model ในการทดสอบและในการศึกษาเบื้องต้น ก็พบว่าป่าเต็งรังนั้นสามารถจะใช้อนุกรมเรขาคณิต (geometric series) และ log model ทดสอบได้ แต่ไม่สามารถจะใช้โมเดลการแจกแจงแบบล๊อกนอร์มอล (lognormal distribution model) ได้เพราะข้อมูลที่จำกัดขนาดของพรรณไม้ตั้งแต่ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอกตั้งแต่ 4.5 ซม. หรือ 10 ซม.ขึ้นไปนั้นไม่ว่าจะใช้แปลงตัวอย่างขนาด 10,000 ม^2 ก็ตามก็ไม่สามารถจะนำเอา lognormal model ของ Preston (1948) มาใช้ได้ และอีกประการหนึ่งก็คือ ค่า α นั้น Ogawa และคณะ (1961) ได้กล่าวไว้ว่าไม่ขึ้นอยู่กับขนาดของตัวอย่าง (sample size) และค่า α นี้จะคงที่ก็ต่อเมื่อแปลงตัวอย่างมีขนาดใหญ่พอ (เช่น ป่าเต็งรัง ควรจะมีขนาดใหญ่กว่า 0.4 เฮกแตร์) ก็ตาม ในที่นี้สำหรับพรรณไม้ที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอก ตั้งแต่ 10 ซม. ขึ้นไปได้ใช้แปลงตัวอย่างขนาด 2,000 ม^2 และแปลงตัวอย่างอื่นๆ มีขนาดเล็กกว่านี้ ยกเว้นแปลงที่สะแกราช (stand 3-6; D $\geq$ 4.5 ซม.) ซึ่งมีขนาด 10,000 ม^2 (หรือ 1 เฮคแตร์) ทั้ง 4 แปลง แต่คาดว่าค่า α นี้คงไม่เพิ่มสูงขึ้นไปกว่านี้มากนัก เมื่อใช้แปลงตัวอย่างขนาดใหญ่กว่าขนาดที่ใช้ในการศึกษาครั้งนี้ เพราะว่าในขณะที่ Ogawa และคณะ (1961) ประมาณค่า α ได้จากป่าเต็งรังประเภทย่อยที่ 1 และ 2 (stand 1, 2, D $\geq$ 4.5 ซม.) ได้ 8.6 และ 9.1 นั้น แปลงอื่น ๆ ที่มี D $\geq$ 10 ซม และมีขนาดแปลงเพียง 2,000 ม^2 ยังมีค่า α ตั้งแต่ 0.434 ถึง 13.210 และในแปลงที่มี D $\geq$ 4.5 ซม. ขนาด 1 เฮคแตร์ มีค่า α ตั้งแต่ 5.772 ถึง 7.697 (subtype 8-11; stand 3-6, ที่สะแกราช) ซึ่งก็ไม่สูงไปกว่าค่า α ที่ Ogawa และคณะ (1961) ได้คาดการณ์ไว้ อย่างไรก็ตาม พงษ์ศักดิ์ (2539) พบว่าการหา α นั้น แล้วแต่ขนาดพื้นที่ของแปลงตัวอย่าง α จะไม่คงที่เมื่อแปลงตัวอย่างเปลี่ยนไป ดังนั้นความแตกต่างของค่า α ในที่นี้จึงเชื่อว่าในป่าประเภทเดียวกัน คือ ป่าเต็งรังนั้นจะมีค่า α ผันแปรไปตามสภาพของท้องที่ ขนาดของพื้นที่ องค์ประกอบและจำนวนชนิดของพรรณไม้และปัจจัยอื่นๆ ในที่นี้การทดสอบหาค่า α นั้น มีวัตถุประสงค์เพื่อที่จะศึกษารูปแบบของการขึ้นกระจายของพรรณไม้ทั้งหมดโดยการพิสูจน์ว่า การแจกแจงของความหลากหลายของพรรณไม้ตามลำดับชนิดนั้นเป็นไปตาม log model หรือไม่ เพราะว่าความหลากชนิด (species diversity) นั้นได้ใช้ information theory หรือ Shannon-Wiener's function (Shanon และ Weaver, 1949) เปรียบเทียบระหว่างประเภทย่อยต่าง ๆ ของป่าเต็งรัง ไปแล้ว (พงษ์ศักดิ์, 2537) จึงไม่ได้เปรียบเทียบว่าในที่นี้หมู่ไม้ไหนจะมีความหลากชนิดมากน้อยกว่ากันอีก แต่จะใช้ค่า α นี้ไปสำหรับทดสอบสมมติฐานว่าการแจกแจงของจำนวนชนิดและจำนวนต้นของพรรณไม้ทั้งหมดในแต่ละหมู่ไม้ ซึ่งอาจจะมีหรือไม่มีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วขึ้นอยู่นั้นเป็นอนุกรมล๊อกการิทึ่มหรือไม่ และถ้าไม่เป็นอนุกรมล๊อกการิทึ่มแล้วจะเป็นอนุกรมเรขาคณิตหรือไม่

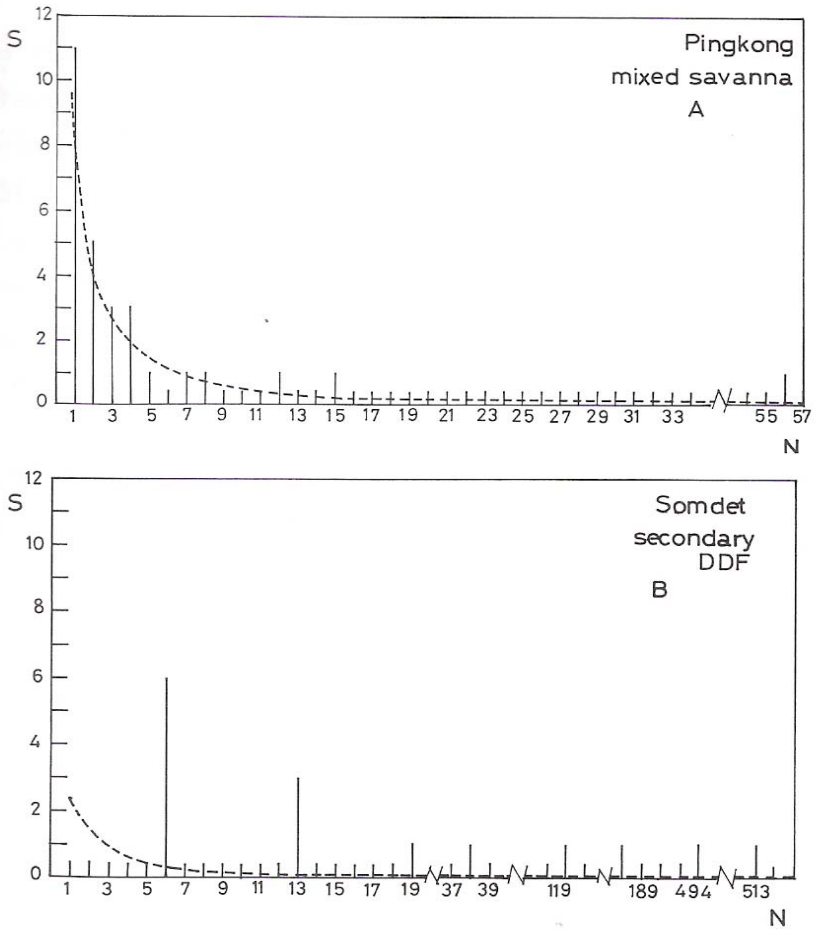

Figure 2. **An example of species abundance model. Bars show the frequency distribution of number of species (S) in each corresponding number of individual per species (N) - Dotted lines show a fit of logarithmic series (LS) to the frequency distribution (A) and unfit one (B).**

สำหรับค่า x นั้น ขึ้นอยู่กับค่า S และ N ของหมู่ไม้ ซึ่งแล้วแต่ค่า S/N ว่าจะมีค่ามากหรือน้อย ซึ่งโดยทั่วไปแล้ว ถ้า S/N มีค่าสูง x จะมีค่าต่ำ และในทางกลับกัน S/N มีค่าต่ำ x จะมีค่าสูง แต่ทั้งนี้จะไม่เกิน 1 ประโยชน์ของ x ในที่นี้ก็คือถ้าใช้ควบคู่กับค่า α จะสามารถประมาณหา S และ N ของแต่ละหมู่ไม้ได้ ไม่ว่าการแจกแจงของจำนวนชนิดและจำนวนต้นจะเป็นอนุกรมล็อกการิทึมหรือไม่ก็ตาม และพงษ์ศักดิ์ (2537) ได้รายงานไว้ว่าจำนวนชนิดและจำนวนต้นของพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วนั้น มีขึ้นกระจายอยู่ในหมู่ไม้ต่างๆ กันไป และบางหมู่ไม้ก็อาจจะไม่พบพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วอยู่เลยก็ได้แม้จะเป็นป่าเต็งรังก็ตาม เช่น ในหมู่ไม้ที่มีไม้สนเขาขึ้นปนอยู่กับไม้ในตระกูลยาง (ประเภทย่อยที่ 7) หรือในป่าเต็งรังที่มีไม้เต็งหรือไม้เต็งกับไม้เหียงเป็นไม้เด่นบางหมู่ไม้ (ประเภทย่อยที่ 4 และ 6) และไม้เต็งกับไม้พลวงเป็นไม้เด่น (ประเภทย่อยที่ 3; stand 3) เป็นต้น

รูปแบบการขึ้นกระจายของชนิดพรรณไม้ทั้งหมดและพรรณไม้ตระกูลถั่วในถิ่นฐานต่าง ๆ

จากค่า α และ x ที่ได้นี้ ได้ทำการคาดคะเนหาจำนวนชนิดของพรรณไม้ จากอนุกรมล็อกการิทึ่มทั้งหมดทุกหมู่ไม้เปรียบเทียบกับจำนวนชนิดของพรรณไม้ที่มีอยู่ในแต่ละหมู่ไม้ แล้วทดสอบนัยสำคัญ โดยใช้ goodness of fit (χ^2-test) ตามชั้นขนาดของความหลากหลาย และในกรณีที่การแจกแจงดังกล่าวไม่เป็นไปตามอนุกรมล็อกการิทึ่ม ได้ทดสอบหาความสัมพันธ์ระหว่าง % ความหลากหลายกับลำดับของชนิดที่มีความหลากหลายต่างๆ กัน ว่าจะใช้ สมการ $y = Ax^{-b}$ ได้หรือไม่ ซึ่งถ้าข้อมูลปรับได้กับสมการดังกล่าว (โดยดูจากค่าสัมประสิทธิ์ของตัวกำหนด หรือ coefficient of determination, r^2 ซึ่งต้องมีค่าสูงมากพอที่จะยอมรับได้) แสดงว่าการแจกแจงนั้นเป็นไปตามอนุกรมเรขาคณิตแล้วพบว่าพรรณไม้ที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอก ตั้งแต่ 10 ซม. ขึ้นไปนั้น มีหมู่ไม้ที่มีพรรณไม้ขึ้นกระจายอยู่ในรูปแบบอนุกรมล็อกการิทึ่มอยู่ 38 หมู่ไม้ และขึ้นกระจายในรูปอนุกรมเรขาคณิตอยู่ 13 หมู่ไม้ ทั้งนี้โดยรวมหมู่ไม้ที่ 27 ซึ่งมีพรรณไม้อยู่เพียง 2 ชนิดเข้าไปด้วย สำหรับพรรณไม้ที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางเพียงอก ตั้งแต่ 4.5 ซม.ขึ้นไปนั้น มีรูปแบบการขึ้นกระจายแบบอนุกรมล็อกการิทึ่มอยู่ 8 หมู่ไม้ และแบบอนุกรมเรขาคณิตอยู่ 3 หมู่ไม้ (Table 1)

Table 1. Number of stand containing the leguminous tree species and belonging to logarithmic series (LS) and geometric series (GS) in each sub-community type of dry dipterocarp forest

Sub-type	Tree size	No. of stand		Total number of species	No. of leguminous tree species
		LS	GS		
Dipterocarpus savanna	D ≥ 4.5 cm.	1	-	33	3
Mixed savanna	"	1	-	25	2
Dipterocarpus tuberculatus - *Shorea obtusa*	D ≥ 10 cm.	4	-	42	5
Dipterocarpus obtusifolius - *Shorea obtusa*	"	7	1	61	9
Shorea siamensis	"	12	-	82	11
Shorea obtusa	"	5	8	42	11
Pine-Dipterocarp	"	10	4	41	1
Shorea floribunda - *Quercus kerrii*	D ≥ 4.5 cm.	1	-	33	6
Shorea obtusa - *Shorea siamensis*	"	-	1	32	6
Shorea obtusa - *Pterocarpus macrocarpus*	"	1	-	28	7
Shorea siamensis - *Shorea floribunda*	"	1	-	33	7
Shorea obtusa - *Shorea siamensis*	"	1	-	12	1
Monsoon savanna	"	1	-	28	2
Dipterocarp savanna	"	1	-	22	1
Secondary dry dipterocarp	"	-	1	15	2
Primary dry dipterocarp (Shrine forest)	"	-	1	23	4
Total		46	16		

[1] For other details see Sahunalu (1994).

รูปแบบการขึ้นกระจายของพรรณไม้ ทั้ง 2 รูปแบบ คือ ทั้งค่า α และค่า x นั้น จะแสดงให้เห็นแต่เพียงว่าในหมู่ไม้ต่าง ๆ นั้น มีความหลากหลายของชนิด และจำนวนต้นเท่าไรเท่านั้น แต่เมื่อศึกษาควบคู่ไปกับกราฟแสดงการขึ้นกระจายในรูปของ dominance-diversity curve ของ Whittaker (1975) ดังตัวอย่างที่แสดงใน Figure 3 แล้วพบว่าในป่าเต็งรังทุกหมู่ไม้ที่ศึกษาครั้งนี้นั้นมีรูปแบบของกราฟที่ประเมินได้ 2 รูปแบบ คือ แบบอนุกรมล๊อกการิทึ่ม (logarithmic series) และแบบอนุกรมเรขาคณิต (geometric series) ซึ่งรูปแบบอย่างแรก อธิบายได้ว่าลำดับของชนิดที่มีความหลากหลายต่างกันนั้นจะเปลี่ยนจากความหลากหลายจำนวนมากไปหาความหลากหลายจำนวนน้อย ในช่วงแรกของกราฟอย่างรวดเร็วจากลำดับแรกๆ เปลี่ยนแปลงอย่างช้าๆ ในลำดับกลางและค่อนข้างคงที่ในลำดับท้ายๆ ส่วนรูปแบบอย่างหลังนั้นลำดับของความหลากหลายของชนิดจะเรียงตัวไปตามสัดส่วนที่คงที่ (มีความลาดชันของกราฟเส้นโค้งเป็นค่าคงที่) ซึ่งถ้าเป็นไปตามสมมติฐานของการครอบครองถิ่นฐานที่พืชชนิดใดมีสิทธิก่อนเลือกได้ก่อน (niche preemption hypothesis) แล้วก็หมายความว่าบางหมู่ไม้นั้น พรรณไม้ชนิดที่มีความหลากหลายสูงสุดย่อมมีสิทธิก่อน และลดหลั่นกันไปตามลำดับของความหลากหลาย ซึ่งแน่นอนที่สุดในป่าเต็งรังนั้น พรรณไม้ในสกุลเต็ง สกุลรัง และสกุลยางย่อมมีสิทธิก่อน เพราะว่าเกือบทุกหมู่ไม้จะมีไม้ในสกุลเหล่านี้เป็นไม้เด่น ยกเว้นบางหมู่ไม้ที่มีไม้ในสกุลอื่นเป็นไม้เด่น เช่น ในหมู่ไม้ที่ถูกจัดอยู่ในประเภทย่อยที่ 7 (คือ pine-dipterocarp โดย Bunyavejchewin, 1983) นั้นมีพรรณไม้สกุลสนเขา (*Pinus*) เป็นไม้เด่น เพราะขึ้นอยู่ในที่ๆ มีระดับภูมิประเทศค่อนข้างสูงจากระดับน้ำทะเล และบางท้องที่อาจจะมีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วสกุลไม้ประดู่ (*Pterocarpus*) เป็นไม้เด่น เช่น ที่สะแกราช บางหมู่ไม้ (ประเภทย่อยที่ 10 stand 5) เป็นต้น แต่อย่างไรก็ตาม หมู่ไม้ทั้ง 62 หมู่ไม้ที่เลือกมาศึกษาในครั้งนี้มีอยู่ 21 หมู่ไม้ที่ไม่มีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วขึ้นอยู่ แต่มี 41 หมู่ไม้ที่มีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วขึ้นร่วมอยู่ด้วย (พงษ์-ศักดิ์, 2537) และเป็นที่น่าสังเกตว่าในบรรดาหมู่ไม้ทั้งหมด 16 หมู่ไม้ที่มีรูปแบบการขึ้นกระจายของพรรณไม้ทั้งหมดเป็นแบบอนุกรมเรขาคณิตนั้น ส่วนใหญ่ไม่มีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วขึ้นอยู่เลย ยกเว้นหมู่ไม้ที่ 11 และ 30 ($D \geq 10$ ซม.) และ 10 และ 11 ($D \geq 4.5$ ซม.) ซึ่งเป็นป่าเต็งรังที่มีไม้เต็งเป็นไม้เด่น และมีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วอยู่เพียงชนิดเดียว และมีต้นเดียวเดี่ยวๆ และเป็นป่าเต็งรังที่มีลักษณะเป็นป่ารุ่น (stand 10) และป่าเต็งรังในบริเวณดอนปู่ตา (stand 11) ที่สมเด็จ จ. กาฬสินธุ์ ตามลำดับ ซึ่งส่วนใหญ่แล้วป่าที่กำลังอยู่ในระยะทดแทนระยะแรก และในที่ๆ มีสภาพแวดล้อมที่รุนแรงจะมีจำนวนชนิดของพรรณไม้อยู่น้อย จะมีรูปแบบการขึ้นกระจายแบบอนุกรมเรขาคณิต (Bazzaz, 1975 และ Whittaker, 1975) (อย่างเช่น stand 27 ซึ่งมีเพียง 2 ชนิด) แต่ถ้ามีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วขึ้นร่วมอยู่ด้วยก็สามารถจะจำแนกได้ว่าพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วนั้นอยู่ในอันดับไหน จากการศึกษาลำดับตามตัวอย่าง ใน Figure 2 จากรูปแบบการขึ้นกระจายทั้ง 2 รูปแบบ (ทั้ง A & B) ประกอบ และกำหนดชั้นของความ

หลากหลายขึ้นใหม่ดังนี้คือ (1) มีความหลากหลายมาก (10-100%) (2) มีความหลากหลายปานกลาง (1-10%) และ (3) มีความหลากหลายน้อยที่สุด (0.1-1%) แล้วจะพบว่าพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วแต่ละชนิดนั้น ขึ้นกระจายอยู่ในชั้นของความหลากหลายต่างๆ ดังแสดงใน Table 2 ซึ่งจะเห็นว่าไม้ประดู่ ไม้แดง และไม้กระพี้เขาควาย เป็นพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วที่ประสบความสำเร็จอย่างสูง ในการครอบครองพื้นที่ในถิ่นฐานเดียวกับพรรณไม้ของป่าเต็งรังทั่วไป คือ จัดอยู่ในชั้นความหลากหลายสูงสุดในบางท้องที่ แต่ส่วนใหญ่แล้วพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วจะมีความสำเร็จในการขึ้นครอบครองพื้นที่ในถิ่นฐานต่าง ๆ ในระดับปานกลางถึงระดับต่ำ และเป็นองค์ประกอบหนึ่งของพรรณไม้ทุกชนิดที่มีลักษณะการขึ้นกระจายแบบอนุกรมล็อกการิทึ่ม ดังนั้นจึงอาจกล่าวได้ว่าพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วนั้นจะได้รับส่วนแบ่งสรรทรัพยากรสิ่งแวดล้อมในถิ่นฐานนั้นค่อนข้างจะใกล้เคียงกับพรรณไม้ชนิดอื่นๆ ในระดับปานกลาง เมื่อป่าทั้งป่าอยู่ในสภาพสมบูรณ์และถูกรบกวนน้อย แต่ถ้าเป็นป่าเต็งรังที่ผ่านการรบกวนอย่างรุนแรงและกำลังเข้าสู่ระยะการทดแทนก็จะมีพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วที่มีความสามารถในการครอบครองพื้นที่ได้สูงขึ้นมาทดแทนได้ดี เช่น ไม้ประดู่ และไม้แดง เป็นต้น

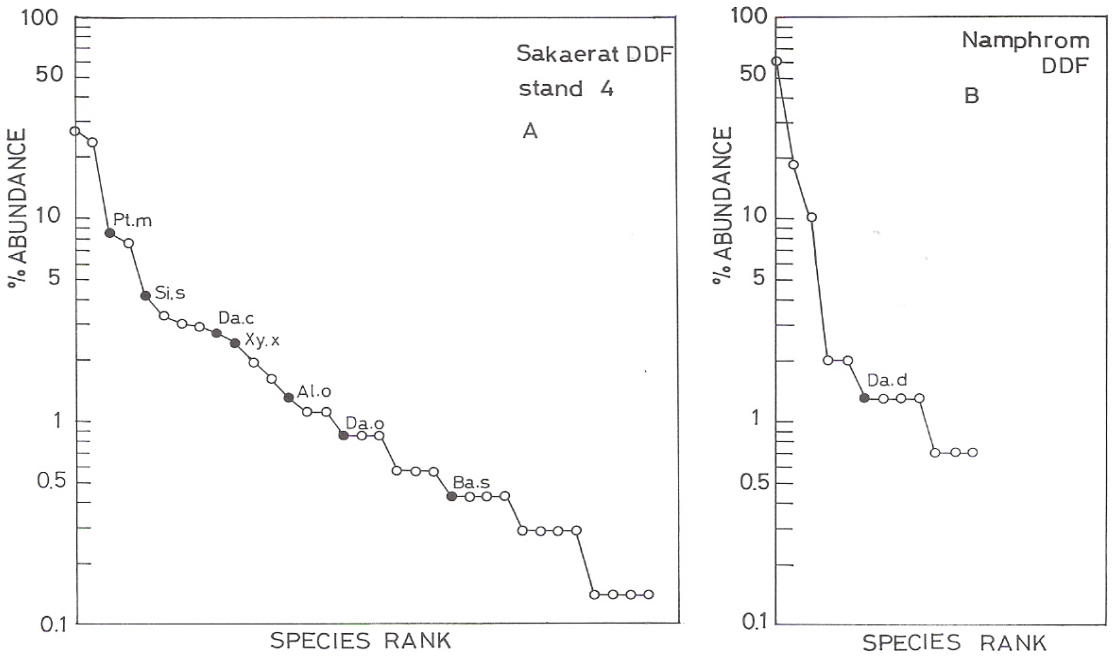

Figure 3. **An example of species dominance-diversity curves showing a fit of logarithmic series (LS) to the curve A and a fit of geometric series (GS) to the curve B. Black dots are the leguminous tree species, open dots; other tree species. Pt.m = *Pterocarpus macrocarpus*, Si.s = *Sindora siamensis*, Da.c = *Dalbergia cultrata*, Da.o = *Dalbergia oliveri*, Da.d = *Dalbergia dongaiensis*, Al.o = *Albizia odoratissima*, Ba.s = *Bauhinia* sp.**

Table 2. Number of stand composing of leguminous tree species in each abundance class

Species	Abundance class			Total number of stand
	1 (0.1-1.0%)	2 (1.0-10.0%)	3 (10.0-100.0%)	
(DBH ≥ 10 cm)				
Albizia odoratissima	-	3	-	3
Bauhinia variegata	1	2	-	3
Cassia garettiana	-	5	-	5
Dalbergia cana	1	1	-	2
Dalbergia cultrata	2	7	1	10
Dalbergia dongaiensis	4	1	-	5
Dalbergia glomeriflora	-	1	-	1
Dalbergia nigrescens	1	1	-	2
Dalbergia oliveri	3	9	-	12
Millettia sp.	-	2	-	2
Millettia brandisiana	1	3	-	4
Pterocarpus macrocarpus	3	7	1	11
Sindora siamensis	-	2	-	2
Xylia xylocarpa	2	9	-	11
Total number of species	9	14	2	
(DBH ≥ 4.5 cm)				
Albizia odoratissima	1	3	-	4
Bauhinia sp.	2	1	-	3
Bauhinia pottsii	-	1	-	1
Dalbergia assamica	1	-	-	1
Dalbergia cultrata	2	2	-	4
Dalbergia dongaiensis	1	2	-	3
Dalbergia fusca	1	-	-	1
Dalbergia oliveri	2	-	-	2
Erythrophleum succirubrum	1	-	-	1
Millettia kangensis	1	-	-	1
Pterocarpus macrocarpus	-	2	3	5
Sindora siamensis	2	3	-	5
Sindora maritima	-	1	-	1
Xylia xylocarpa	-	7	2	9
Total number of species	10	9	2	

สรุป

1. รูปแบบการขึ้นกระจายของจำนวนชนิดตามจำนวนต้นต่อชนิดและตามลำดับความหลากหลายของหมู่ไม้ต่าง ๆ ของป่าเต็งรัง ทั้ง 16 สังคมย่อย จำนวน 62 หมู่ไม้ จัดว่าเป็นอนุกรมล็อกการิทึ่ม จำนวนทั้งสิ้น 46 หมู่ไม้ เป็นหมู่ไม้ที่มี DBH ≥ 10 ซม. จำนวน 38 หมู่ไม้ หมู่ไม้ที่มี DBH ≥ 4.5 ซม. จำนวน 8 หมู่ไม้ และเป็นอนุกรมเรขาคณิต จำนวน 16 หมู่ไม้ เป็นหมู่ไม้ที่มี DBH ≥ 10 ซม. 13 หมู่ไม้ และหมู่ไม้ที่มี DBH ≥ 4.5 ซม. 3 หมู่ไม้ จากผลของการทดสอบโดยใช้ χ^2-test แสดงถึงการขึ้นกระจายของชนิดพรรณไม้ทั้งหมด เป็นไปอย่างลดหลั่นกันตามลำดับ ความหลากหลายของชนิดโดยไม่จำแนกถิ่นฐานกันอย่างชัดเจน ในระหว่างพรรณไม้แต่ละชนิด ยกเว้นหมู่ไม้ที่มีพรรณไม้ตระกูลอื่นที่ไม่ใช่ตระกูลยางเป็นไม้เด่นและขึ้นอยู่ที่สูง ซึ่งรูปแบบการขึ้นกระจายของชนิดพรรณไม้เหล่านั้นจะเป็นไปในลักษณะการลดลงอย่างมีสัดส่วนที่คงที่ตามลำดับของชนิด

2. พรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่ว จำนวน 21 ชนิดที่ขึ้นอยู่ในป่าเต็งรังนั้น ส่วนใหญ่จะขึ้นกระจายโดยมีความหลากหลายต่ำ และปานกลาง

อยู่ในอนุกรมล๊อกการิทึ่ม และเรขาคณิต ทั้งพรรณไม้ที่มีขนาด DBH ≥ 10 ซม. และ 4.5 ซม. โดยมีเพียง 2 ชนิด คือไม้ประดู่และไม้แดงเท่านั้นที่มีความหลากหลายสูง ทั้งที่มีขนาดจำกัดทั้ง 2 ขนาด แสดงถึงว่าส่วนใหญ่แล้ว พรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วถือได้ว่าเป็นพรรณไม้หายาก และค่อนข้างหายากในป่าเต็งรัง และอาจจะมีความต้องการถิ่นฐานจำเพาะ มีความสามารถในการแบ่งสรรทรัพยากรอยู่ในระดับปานกลาง

เอกสารอ้างอิง

พงษ์ศักดิ์ สหุนาพุ. 2537. การศึกษาด้านนิเวศวิทยาของพรรณไม้ยืนต้นตระกูลถั่วในป่าเต็งรัง. I. องค์ประกอบของชนิด การขึ้นกระจายและความหลากหลาย. วารสารวนศาสตร์ 13: 10-21.

พงษ์ศักดิ์ สหุนาพุ. 2539. ความสัมพันธ์ระหว่างจำนวนชนิดและขนาดของพื้นที่ของพืชพรรณไม้ในป่าเต็งรัง. วารสารวนศาสตร์ 15 (1):26-36.

Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. Ecology 56 (2) : 485-488.

Fisher, R.A., A. Corbet and C.B. Williams. 1943. The relation between the numbr of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. J. Anim. Ecol. 12 : 42-58.

Mc Naughton, S.J. and L.L. Wolf. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. Science. 167 : 131-139.

Ogawa, H., K. Yoda and T. Kira. 1961. A preliminary survey on the vegetation of Thailand. Nature and Life in SE Asia. 1 : 22-157.

Ogawa, H., K. Yoda, T. Kira, K. Ogino, T. Shidei, D. Ratanawongse and C. Apasutaya. 1965. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. I. Structure and floristic composition. Nature and Life in SE Asia. 4 : 13-48.

Ogino, K. 1976. Human influences on the occurrence of deciduous forest vegetation in Thailand. Memmoirs of the College of Agriculture, Kyoto University No. 108. (Forestry Series 4) : 55-74.

Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. Ecology. 29 : 254-283.

Shannon, C.E. and W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communication. University Illinois Press, Urbana, IL

Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant commmunities. Science. 147 : 250-260.

Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42 : 207-264.

Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21 : 213-251.

Whittaker, R.H. 1975. Communities and Ecosystems. 2nd ed. Macmillan Publ.Co. 385 pp.

Whittaker, R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *In*: M.K. Hecht, W.C. Steere and B. Wallace (eds.), Evolutionary Biology, Vol. 10, pp. 1-67. Plenum, New York.