

Richards functionに基づいた林分生長解析 (3)

w - N曲線

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	内藤,健司
発行元	日本林學會
巻/号	66巻11号
巻号補足	
掲載ページ	p. 454-461
発行年月	1984年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (III)

 w - N 曲 線

内 藤 健 司*

内藤健司: RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (III) w - N 曲線 日林誌 66: 454~461, 1984 前報においては自然間引曲線, 最多密度曲線という観点から, RICHARDS function に基づいた林分生長モデルが検討されたが, 本報においては w - N 曲線 (競争密度効果曲線) という観点から, 同じモデルについて検討を行った。初めに, 平均個体重増加曲線と個体密度減少曲線が RICHARDS function で表現されることを仮定して, w - N 曲線の一般式を導いた。ついで, 両対数グラフにおける w - N 曲線の形とそのパラメータの値の間の関係が検討され, 前報で提案された w - N trajectory に対応する w - N 曲線の形を示した。さらに, 前報で自然間引の過程をうまく説明できた生長モデルが, 生育時間の経過に伴って w - N 曲線の傾きがだんだん急になるという経験的事実をうまく説明できないという重大な問題点を指摘した。最後にその原因についての若干の考察を加え, この研究のこれからの進め方について検討を行った。

NAITO, Kenji: An analysis of forest stand growth based on the RICHARDS function (III) w - N curve J. Jap. For. Soc. 66: 454~461, 1984 In the previous paper the properties of the stand growth model based on the RICHARDS function were discussed from the view-points of the self-thinning curve and the full density curve. In this paper, other considerations about the same model are given through the w - N curve (the competition-density effect curve). First, provided that the RICHARDS function represents the mean tree-weight growth curve and the stand-density decrease curve, the equation of the w - N curve is derived. Second, the relationship between the shape of the w - N curve on the log-log axis and the combination of its parameter values is discussed analytically, and the shape of the w - N curve corresponding to the w - N trajectory proposed in the previous paper is shown. Third, it is pointed out that the model has a serious problem, that is, the model which succeeded in an explanation of the self-thinning process in the previous paper, can not give a reasonable explanation of the empirical fact that the slope of the w - N curve becomes steeper with the lapse of time. Finally, some causes of the problem are discussed and the future course of this study is suggested.

I. は じ め に

林分の実現平均個体重, 実現個体密度, 生育時間をそれぞれ w , N , t で表わし, 林分の生長を w , N , t を軸とする 3 次元直交座標系における点の軌跡としてとらえ, この軌跡を w - N - t 曲線とよぶことにする。ここに生育時間 t は, 林木間で生長上の競争が開始されてからの時間とする。

w - N - t 曲線を w - t 平面, N - t 平面に平行投影してできる曲線は, 図-1 に示すようにそれぞれ, 平均個体重 w の増加曲線, 個体密度 N の減少曲線である。また, t

軸上の適当な位置に w - N 平面と平行な平面を考え, この平面に w - N - t 曲線を平行投影してできる曲線を w - N trajectory とよび, この平面を trajectory 平面とよぶことにする。

ところで, 異なる初期個体密度に対してそれぞれ異なった w - N - t 曲線が対応し, それらの曲線群は一つの曲面を形成するが, ある生育時間 t において t 軸と直交する平面でこの曲面を切断したときの切り口を w - N 曲線とよび, この切断面を t 断面とよぶことにする。これらの関係は, 図-1 に示すとおりである。

筆者は第 I 報(7)においてあとに示す (11)~(13) 式の

* 宇都宮大学農学部, Fac. of Agr., Utsunomiya Univ., Utsunomiya 321

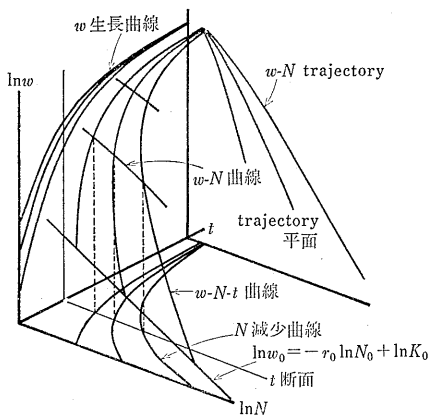


図-1. w - N - t 曲線と w 生長曲線, N 減少曲線
および w - N trajectory の相互関係

仮定, すなわち実現平均個体量はⅠまたはⅥ型, 実現個体密度はⅡまたはⅤ型の RICHARDS 関数(以後 R 関数と省略)に従い, 競争開始時の実現平均個体量と実現個体密度の間にはべき乗式が成立するという仮定から, w - N trajectory の一般式を導き, その曲線形を R 関数のパラメータの値によって 11 通りの型に分類した。さらに筆者は第Ⅱ報(8)において, w - N trajectory の曲線形と只木の式や最多密度曲線の曲線形を比較することから, あとに示す (37)~(39) 式の仮定, すなわち, 実現平均個体量と実現個体密度の変化は, それぞれⅠ型, Ⅴ型の R 関数に従い, 両者の生長係数を表わすパラメータ k_1 と k_2 が等しいこと, また, 極限個体密度と等しい初期個体密度をもつ林分の初期平均個体量は, 極限平均個体量よりも小さいことを仮定して, w - N trajectory と只木の式や最多密度曲線の関係について検討を加えた。優れた生長モデルは, 単に trajectory 平面のみならず, 同時に t 断面などのさまざまな生長現象の側面において観察される経験的知識を説明できるものである。その意味において, 本報は第Ⅱ報と同じ仮定を設けた場合の w - N 曲線について, 若干の検討を行うものである。

II. w - N 曲線に関する既往の研究

w - N 曲線に関する研究としては, 吉良ら(4), 篠崎ら(13), BLEASDALE & NELDER(2), NELDER(11), YANG & LIN(14), 箕輪(5,6) らの報告がある。

篠崎ら(13)は, 個体密度の減少が生じない静的な生長過程における平均個体量の増加が logistic 曲線で表わされることを仮定し, 植栽密度 N' と平均個体量 w' の関係式として (1) 式を誘導し, C - D 曲線とよんだ。

$$\frac{1}{w'} = A'N' + B' \quad (1)$$

ここに A' , B' は生育段階に依存する定数である。さらに篠崎らは, (1) 式の成立と同時に実現個体密度 N と実現平均個体量 w との間にも, 同じ関数形をした (2) 式が成立するためには, (3) 式の成立することが必要であると指摘した。

$$\frac{1}{w} = AN + B \quad (2)$$

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{N'} + \epsilon(t) \quad (3)$$

ここに A, B は生育段階に依存する定数であり, $\epsilon(t) = (A' - A)/B, B = B'$ である。

一方, BLEASDALE & NELDER(2) は, 論証方法においては吉良らの一連の研究と類似するが, logistic 式のかわりに R 関数を用いることにより, (4) 式に示す w - N 曲線式を導いた。

$$\frac{1}{w^\theta} = A + BN^\phi \quad (4)$$

ここに A, B は定数, θ は通常 1 より小さな定数である。(4) 式の詳細な誘導過程は省略されており不明であるが, NELDER(11) はその後 (4) 式を (5) 式のようにな式化した。

$$\frac{1}{w^\theta} = A + BN^\phi \quad (5)$$

ここで θ, ϕ, A は植栽方法に依存しない定数, B は植栽方法に依存する定数である。さらに BLEASDALE(1)によると NELDER(未公開)は, $\theta < \phi$ の場合 (5) 式において最大なる平均個体量 ($w_{\max}$) を与える個体密度 ($N_{\max}$) が存在し, $N_{\max}, w_{\max}$ はそれぞれ (6), (7) 式で与えられることを指摘した。

$$N_{\max}^\phi = \frac{A}{B\left(\frac{\phi}{\theta} - 1\right)} \quad (6)$$

$$w_{\max}^{-\theta} = \frac{A}{\left(1 - \frac{\theta}{\phi}\right)} \quad (7)$$

文献(1)においては, (6) 式右辺の分母の B が分子に記載されているが, (6), (7) 式の誘導過程は未公開とされており, ミスプリントと考えられる。その後, BLEASDALE & THOMPSON(3) は, 実際の資料へのあてはめにおいて, θ, ϕ の絶対値よりもむしろ両者の比があてはめに影響を与えたとし, (5), (6), (7) 式において $\phi = 1$ とした場合の θ の値を計算している。

一方, YANG & LIN(14) は, 個体密度のかわりに CCF₁(crown competition factor) という概念を用い, 平均幹材積 v の生長が BERTALANFFY's generalized

growth function に従うことのほかに二、三の仮定を設け、 v と CCF の関係式として (8) 式を示した。

$$v = (\alpha \cdot \text{CCF}^\gamma + \beta)^\gamma \quad (8)$$

ここに α, β は生育段階に依存する定数である。 θ, γ は報告の内容から判断すると生育段階に依存しない定数と考えられるが、実際の資料への適用では林齢によって一定値をとらず不明な点がある。CCF は葉面積指数 (LAI) と類似の概念であり、BERTALANFFY's generalized growth function は、R関数と同一のものである。さらに、YANG & LIN らの示した (8) 式は、BLEASDALE & NELDER らの示した (5) 式と比較して v と w 、CCF と N という違いがあるが、関数形という点では、本質的に同一のものである。

また箕輪(5) は、ヒルミの自己間引モデルとライネケの経験式 (または吉良らの 3/2 乗則) から log-MITSCHERLICH 式を誘導し、 w - N 曲線の式として (9) 式を誘導した。

$$w \cdot N^{a_t} = K_t \quad (9)$$

ここに a_t, K_t は生育段階に依存する定数である。(9) 式は吉良ら(4) が示した C-D 効果のべき乗式と同一の関数形をしており、両対数グラフ上で直線を表わし、 $0 \leq a_t \leq 1$ である。(9) 式は、本数密度 N が時間とともに変化しない静的な過程における w - N 曲線を表わすものであるが、その後箕輪(6) は本数密度が時間とともに変化する動的な過程における w - N 曲線式として、(10) 式を誘導した。

$$w \cdot N^{A_t} = F_t \quad (10)$$

ここに A_t, F_t は生育段階に依存する定数である。(9)、(10) 式はともに両対数グラフで直線を表わすべき乗式であるが、その誘導過程はまったく異なるものであり、(10) 式は最終収量一定則を仮定する必要がなく、 $0 \leq A_t \leq \beta$ (β は最多密度曲線の傾き) である。

以上述べてきた研究を論理の流れという観点から整理すると、篠崎らは本数密度が時間とともに変化しない静的な過程において、 w - t 平面の生長曲線式と最終収量一定則 (十分時間の経過した w - N 曲線) から、 t 断面の一般式を導いたものである。また、BLEASDALE & NELDER らは、詳細な内容は不明であるが、 w - t 平面の曲線式に R 関数を仮定し、 N - t 平面あるいは、trajectory 平面にある曲線式を仮定することから t 断面における曲線式を導いたものと考えられる。さらに箕輪の (10) 式は、log-MITSCHERLICH 理論に基づき、 w - t 平面と N - t 平面の曲線式から t 断面の関係式を誘導したものである。

以上述べてきたように、 w - t 平面、 N - t 平面、 t 断面

あるいは trajectory 平面上における曲線式の間には、任意の 2 者が仮定されると残りの曲線式が誘導されるという関係があり、本報は w - t 平面、 N - t 平面の曲線式に R 関数を仮定して、 t 断面の曲線式を導くものである。

III. w - N 曲線式とその傾き

w - N 曲線式を誘導するに先立って、第 I 報(7) と同様以下の仮定を設ける。

1) 実現平均個体重 w の生長は、(11) 式に示される I 型または VI 型の R 関数に従う。

$$w = w_* (1 - B_1 e^{-k_1 t})^{n_1} \quad (11)$$

2) 実現個体密度 N の減少は、(12) 式に示される II 型または V 型の R 関数に従う。

$$N = N_* (1 - B_2 e^{-k_2 t})^{n_2} \quad (12)$$

3) $t=0$ における w と N を、それぞれ w_0, N_0 で表わせば、 w_0 と N_0 の間に (13) 式に示す関係が成立する。

$$w_0 N_0^{r_0} = K_0 \quad (r_0, K_0 > 0) \quad (13)$$

ここで、 $w_*, N_*, k_1, k_2, n_1, n_2, r_0, K_0$ は初期個体密度および生育時間に依存しない定数とし、 B_1, B_2 は初期個体密度によって定まるが生育時間に独立な定数とする。また、 w_*, N_* は、 $t \rightarrow \infty$ としたときの w と N の極限値を表わすものであり、R 関数の型の分類は、文献 (9, 10) に従った。

w - N trajectory の式は、(11)、(12) 式から t を消去して求められたが(7)、 w - N 曲線の式は、(11)、(12)、(13) 式から w_0, N_0 を消去して求められる。(11)、(12) 式において $t=0$ とすると、それぞれ (14)、(15) 式を得る。

$$w_0 = w_* (1 - B_1)^{n_1} \quad (14)$$

$$N_0 = N_* (1 - B_2)^{n_2} \quad (15)$$

また、(11)、(12) 式を B_1, B_2 について解くと (16)、(17) 式を得る。

$$B_1 = \{1 - (w/w_*)^{1/n_1}\} e^{k_1 t} \quad (16)$$

$$B_2 = \{1 - (N/N_*)^{1/n_2}\} e^{k_2 t} \quad (17)$$

(14)、(15) 式を (13) 式に代入し、さらに (16)、(17) 式を用いて w_0, N_0, B_1, B_2 を消去すると、(18) 式に示される w - N 曲線の一般式が得られる。

$$\begin{aligned} & \left[1 - \left\{ 1 - \left(\frac{w}{w_*} \right)^{1/n_1} \right\} e^{k_1 t} \right]^{n_1} \\ &= \frac{K_0}{w_* N_*^{r_0}} \left[1 - \left\{ 1 - \left(\frac{N}{N_*} \right)^{1/n_2} \right\} e^{k_2 t} \right]^{-n_2 r_0} \end{aligned} \quad (18)$$

また、 w と N はそれぞれ B_1, B_2 の関数と考えられ、 B_1 と B_2 はそれぞれ w_0 と N_0 の関数として表現され、さらに w_0 と N_0 の間には (13) 式に示す関係

が仮定されているので、両対数グラフにおける w - N 曲線の傾きは、(19) 式で与えられる。

$$\frac{d \ln w}{d \ln N} = \frac{N}{w} \cdot \frac{dw}{dB_1} \cdot \frac{dB_1}{dB_2} \cdot \frac{dB_2}{dN} \quad (19)$$

ところで、(14)、(15) 式を (13) 式に代入すると、 B_1 、 B_2 の間には (20) 式に示す関係式が成立するので、 dB_1/dB_2 は (21) 式のように求められる。

$$B_1 = 1 - \left(\frac{K_0}{w_* N_*^{r_0}} \right)^{1/n_1} \cdot (1 - B_2)^{-n_2 r_0 / n_1} \quad (20)$$

$$\frac{dB_1}{dB_2} = - \frac{n_2 r_0}{n_1} \cdot \frac{(1 - B_1)}{(1 - B_2)} \quad (21)$$

また、 dw/dB_1 、 dN/dB_2 は (11)、(12) 式の両辺をそれぞれ B_1 、 B_2 で微分することにより、(22)、(23) 式のように表現される。

$$dw/dB_1 = \frac{-w n_1 e^{-k_1 t}}{(1 - B_1 e^{-k_1 t})} \quad (22)$$

$$dN/dB_2 = \frac{-N n_2 e^{-k_2 t}}{(1 - B_2 e^{-k_2 t})} \quad (23)$$

したがって (21)~(23) 式を (19) 式に代入して整理すると、(19) 式は (24) 式のように変形される。

$$\frac{d \ln w}{d \ln N} = -r_0 e^{(k_2 - k_1)t} \cdot \frac{(1 - B_1)(1 - B_2 e^{-k_2 t})}{(1 - B_2)(1 - B_1 e^{-k_1 t})}$$

$$\text{または} \quad = -r_0 e^{(k_2 - k_1)t} \cdot \left(\frac{w_0}{w} \right)^{1/n_1} \left(\frac{N}{N_0} \right)^{1/n_2} \quad (24)$$

(24) 式右辺各項は、 $-r_0$ を除いて正であるから、両対数グラフにおける w - N 曲線は、つねに負の傾きをもつ。また、(24) 式において、 $t=0$ とすれば、右辺は $-r_0$ となり、(13) 式の条件を満足している。

IV. w - N 曲線の曲線形

第三章の考察によって、両対数グラフにおける w - N 曲線は、つねに負の傾きをもつことが明らかになったが、さらに個体密度方向の曲線の傾きの変化を調べるために、(24) 式の両辺を $\ln N$ で微分すると、(25) 式を得る。

$$\frac{d^2 \ln w}{d \ln N^2} = -R(t) \cdot N \cdot \frac{d}{dN} (f \cdot g) \quad (25)$$

ここに、

$$R(t) = r_0 e^{(k_2 - k_1)t} \quad (26)$$

$$f = (1 - B_1) / (1 - B_1 e^{-k_1 t}) \quad (27)$$

$$g = (1 - B_2 e^{-k_2 t}) / (1 - B_2) \quad (28)$$

$$\frac{d}{dN} (f \cdot g) = g \cdot \frac{df}{dN} + f \cdot \frac{dg}{dN} \quad (29)$$

である。

(27) 式の両辺を B_1 で微分すると (30) 式を得、(21)、(23)、(30) 式より df/dN は (31) 式のように求まる。

$$\frac{df}{dB_1} = \frac{-f^2(1 - e^{-k_1 t})}{(1 - B_1)^2} \quad (30)$$

$$\begin{aligned} \frac{df}{dN} &= \frac{df}{dB_1} \cdot \frac{dB_1}{dB_2} \cdot \frac{dB_2}{dN} \\ &= \frac{-r_0(1 - e^{-k_1 t})f^2 g}{n_1 N(1 - B_1)e^{-k_2 t}} \end{aligned} \quad (31)$$

同様に、(28) 式の両辺を B_2 で微分すると (32) 式を得、(23)、(32) 式より dg/dN は (33) 式のように求まる。

$$\frac{dg}{dB_2} = \frac{(1 - e^{-k_2 t})}{(1 - B_2)^2} \quad (32)$$

$$\begin{aligned} \frac{dg}{dN} &= \frac{dg}{dB_2} \cdot \frac{dB_2}{dN} \\ &= \frac{-(1 - e^{-k_2 t}) \cdot g}{n_2 N(1 - B_2)e^{-k_2 t}} \end{aligned} \quad (33)$$

(31)、(33) 式を (29) 式に代入すると (29) 式は (34) 式のように変形され、(34) 式を (25) 式に代入して整理すると (25) 式は (35) 式のように変形される。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dN} (f \cdot g) &= \frac{-f \cdot g}{N e^{-k_2 t}} \left\{ \frac{r_0(1 - e^{-k_1 t})}{n_1(1 - B_1)} \cdot f \cdot g \right. \\ &\quad \left. + \frac{(1 - e^{-k_2 t})}{n_2(1 - B_2)} \right\} \end{aligned} \quad (34)$$

$$\frac{d^2 \ln w}{d \ln N^2} = \frac{R(t) \cdot f \cdot g}{n_1 n_2 (1 - B_2) e^{-k_2 t}} \cdot D(B_1, B_2; t) \quad (35)$$

ここに $D(B_1, B_2; t)$ は (36) 式で表現されるものである。

$$\begin{aligned} D(B_1, B_2; t) &= n_1(1 - e^{-k_2 t}) \\ &\quad + n_2 r_0(1 - e^{-k_1 t}) \cdot \frac{(1 - B_2 e^{-k_2 t})}{(1 - B_1 e^{-k_1 t})} \end{aligned} \quad (36)$$

(35) 式において n_1 と n_2 が同符号の場合、 D を除く右辺各項の積の符号は正であるので、 $d^2 \ln w / d \ln N^2$ の符号は D の符号と一致する。(36) 式より n_1 、 n_2 がともに正のとき、 D の符号はつねに正となり、両対数グラフにおける w - N 曲線は、単調減少する凸関数の曲線となる。また、 n_1 、 n_2 がともに負のとき、(36) 式から D の符号はつねに負となり、 w - N 曲線は単調減少する凹関数の曲線となる。

n_1 と n_2 が異符号の場合、 D を除く (35) 式右辺各項の積の符号は負となり、 $d^2 \ln w / d \ln N^2$ の符号は D の符号と逆転する。(36) 式において、 D は k_1 と k_2 、 n_1 と $n_2 r_0$ 、 B_1 と B_2 の大小関係によってその符号を変える場合があり、そのとき両対数グラフにおける w - N 曲線は変曲点をもつ。

n_1 と n_2 が異符号である場合の w - N 曲線の曲線形について、一般的に検討するのは複雑で記述が長くなるので、第 II 報(8)と同様、(37)~(39) 式に示す仮定を設けた場合の w - N 曲線の曲線形についてさらに詳しく検

討する。

$$k_1 = k_2 = k \quad (37)$$

$$n_1 > 0, n_2 < 0 \quad (38)$$

$$w_* N_*^{r_0} > K_0 \quad (39)$$

(37) 式の仮定により (36) 式に示される D は (40) 式のように変形される。ここに (40) 式中の E は (41) 式で表わされるものである。

$$D = (1 - e^{-kt})(n_1 + n_2 r_0 E) \quad (40)$$

$$E = (1 - B_2 e^{-kt}) / (1 - B_1 e^{-kt}) \quad (41)$$

(40) 式において $(1 - e^{-kt}) \geq 0$ であるので、 D の符号は n_1 と $n_2 r_0$ の大小関係および E の値によって変化する。 E の値は、(41) 式において t をパラメータと考えると B_1 と B_2 の大小関係によって変化する。ところで、第 I 報(7) で示したように、 $(B_1 - B_2)$ は (42) 式のように表現され、(38), (39) 式の仮定により $n_1 + n_2 r_0 \leq 0$ の場合はつねに $B_1 \geq B_2$ が成立し、 $n_1 + n_2 r_0 > 0$ の場合は、 N_0 のとる値によって $B_1 > B_2$ ($N_* \leq N_0 < N_d$)、 $B_2 \geq B_1$ ($N_0 \geq N_d$) が成立する。ただし N_d は、(42) 式右辺、中かっこの中の値を 0 にする N_0 の値を表わし、(43) 式で表現されるものである。

$$B_1 - B_2 = (N_*/N_0)^{r_0/n_1} \{ (N_0/N_*)^{(n_1+n_2 r_0)/n_1 n_2} - (K_0/w_* N_*^{r_0})^{1/n_1} \} \quad (42)$$

$$N_d = N_* \left\{ \left(\frac{K_0}{w_* N_*^{r_0}} \right)^{1/n_1} \right\}^{n_1 n_2 / (n_1 + n_2 r_0)} \quad (43)$$

したがって $n_1 + n_2 r_0 \leq 0$ の場合、 $B_1 > B_2 \geq 0$ がつねに成立するので、(41) 式で示される E の値はつねに $E > 1$ となり、 $n_1 > 0$ 、 $n_2 r_0 < 0$ であることから、(40) 式に示される D の符号はつねに負となる。 D が負値をとるので、(35) 式に示される $d^2 \ln w / d \ln N^2$ の符号は正となり、両対数グラフにおける $w-N$ 曲線は、単調減少する凸関数の曲線となる。

また、 $n_1 + n_2 r_0 > 0$ の場合、 $N_0 \geq N_d$ なる N_0 の領域においては、 $0 < B_1 \leq B_2$ が成立し、(41) 式より $0 < E \leq 1$ がつねに成立する。 $n_1 > 0$ 、 $n_2 r_0 < 0$ であることから (40) 式に示す D の符号は正となり、(35) 式に示される $d^2 \ln w / d \ln N^2$ の符号は負となる。したがって両対数グラフにおける $w-N$ 曲線は、 $N_0 \geq N_d$ なる領域において、つねに単調減少する凹関数の曲線を表わす。

さらに、 $n_1 + n_2 r_0 > 0$ の場合、 $N_* \leq N_0 < N_d$ なる N_0 の領域においては、 $B_1 > B_2 \geq 0$ がつねに成立し、(41) 式より $E > 1$ がつねに成立する。 $n_1 > 0$ 、 $n_2 r_0 < 0$ であるから、(40) 式に示す D の符号は E と $|n_1/n_2 r_0|$ の大小関係によって、正 ($E < |n_1/n_2 r_0|$) または負 ($E > |n_1/n_2 r_0|$) となる。

(41) 式より明かなように、 t の値を指定すると E

は B_1 、 B_2 の関数と考えられ、 B_1 、 B_2 は (13)~(15) 式の関係から N_0 の関数と考えられる。そこで、 $N_* \leq N_0 < N_d$ における E の値の変化を知るために、 dE/dN_0 の符号を調べてみる。 N_0 と B_2 の間には、(15) 式に示す関係があるので、 dN_0/dB_2 は (44) 式のように求められ、また、 dB_1/dB_2 は (21) 式で与えられるので dN_0/dB_1 は (45) 式のように求められる。

$$\frac{dN_0}{dB_2} = \frac{-n_2 N_0}{1 - B_2} \quad (44)$$

$$\frac{dN_0}{dB_1} = \frac{dN_0}{dB_2} \cdot \frac{dB_2}{dB_1} = \frac{n_1 N_0}{r_0 (1 - B_1)} \quad (45)$$

したがって (41) 式両辺を N_0 で微分すると、 dE/dN_0 は (44), (45) 式を用いて (46) 式のように求められる。

$$\frac{dE}{dN_0} = \frac{(1 - B_2)(1 - B_1 e^{-kt})e^{-kt}}{n_1 n_2 N_0 (1 - B_1 e^{-kt})^2} \cdot \left\{ n_1 + n_2 r_0 \frac{(1 - B_1)/(1 - B_2)}{(1 - B_1 e^{-kt})/(1 - B_2 e^{-kt})} \right\} \quad (46)$$

(46) 式右辺において、中かっこの中を除く各項の積の符号は負であり、 dE/dN_0 の符号は、中かっこの中の符号と逆転する。 $N_* \leq N_0 < N_d$ なる領域においては、前述したように $B_1 > B_2 \geq 0$ がつねに成立しており、 $(1 - B_1)/(1 - B_2)$ と $(1 - B_1 e^{-kt})/(1 - B_2 e^{-kt})$ は、ともに 1 より小さな正の値をとるが、 $t \geq 0$ において $0 < e^{-kt} \leq 1$ であることから、両者の間にはつねに $(1 - B_1)/(1 - B_2) \leq (1 - B_1 e^{-kt})/(1 - B_2 e^{-kt})$ という関係が成立する。したがって (46) 式右辺、中かっこの中は、 $n_1 > 0$ 、 $n_2 r_0 < 0$ 、 $n_1 + n_2 r_0 > 0$ であることからつねに正の値をとり dE/dN_0 の符号は $N_* \leq N_0 < N_d$ においてつねに負となり、 E は N_0 の増加に伴って単調に減少し、 $N_0 = N_*$ において最大値をとる。 $N_0 = N_*$ としたときの B_1 、 B_2 の値は、(13)~(15) 式よりそれぞれ (47), (48) 式のように求まり、そのときの E の値を $E_{\max}$ で表わすと $E_{\max}$ は (49) 式で表わされる。

$$\lim_{N_0 \rightarrow N_*} B_1 = 1 - \left(\frac{K_0}{w_* N_*^{r_0}} \right)^{1/n_1} \quad (47)$$

$$\lim_{N_0 \rightarrow N_*} B_2 = 0 \quad (48)$$

$$E_{\max} = E_{\max}(t) = \left[1 - \left\{ 1 - \left(\frac{K_0}{w_* N_*^{r_0}} \right)^{1/n_1} \right\} e^{-kt} \right]^{-1} \quad (49)$$

これまでの議論において、生育時間 t はパラメータとして考えられてきたが、生育時間の経過に伴った各 t 断面での $E_{\max}$ の値を考えると、(49) 式に示すように $E_{\max}$ は t の関数と考えられる。 e^{-kt} は、 t の増加に伴ってその値を単調に減少させるので、 $E_{\max}(t)$ は $t=0$ で (50) 式に示す最大値をとり、 t の増加に伴って単調にその値

を減少する。

$$E_{\max}(0) = \left(\frac{w_* N_* r_0}{K_0} \right)^{1/n_1} \quad (50)$$

したがって、(50) 式に示す $E_{\max}(0)$ の値が $|n_1/n_2 r_0|$ より小さければ、つねに $E < |n_1/n_2 r_0|$ が成立し、前述した理由により両対数グラフにおける w - N 曲線は、 $N_* \leq N_0 < N_d$ において単調減少する凹関数の曲線を表わす。また、 $E_{\max}(0)$ が $|n_1/n_2 r_0|$ より大きければ、 $E_{\max}(t) > |n_1/n_2 r_0|$ が成立する生育時間の t 断面において、 $E > |n_1/n_2 r_0|$ を成立させる $N_0 (N_* \leq N_0 < N_d)$ が存在し、両対数グラフにおける w - N 曲線は、 N_0 の増加 ($N_* \leq N_0 < N_d$) に伴って、単調減少する凸関数の曲線から単調減少する凹関数の曲線へと変化する。ところで、 $E_{\max}(t) > |n_1/n_2 r_0|$ が成立するためには、(50) 式に示される $E_{\max}(0)$ が (51) 式の不等式を満足し、かつ (52) 式を満足させる $t (t \geq 0)$ が存在する必要がある。

$$E_{\max}(0) > \left| \frac{n_1}{n_2 r_0} \right| \quad (51)$$

$$E_{\max}(t) > \left| \frac{n_1}{n_2 r_0} \right| \quad (52)$$

(50) 式を用いて、(51) 式は (53) 式のように変形され、(49)、(52) 式より t は (54) 式に示す不等式を満足しなければならない。

$$\left(\frac{w_* N_* r_0}{K_0} \right)^{1/n_1} > \left| \frac{n_1}{n_2 r_0} \right| \quad (53)$$

$$t < \frac{1}{k} \cdot \ln \left\{ \frac{1 - (K_0/w_* N_* r_0)^{1/n_1}}{1 - |n_2 r_0/n_1|} \right\} \quad (54)$$

以上、(37)~(39) 式の仮定を満足する w - N 曲線の曲線形について詳しく検討してきたが、その結果を要約すれば、以下のとおりである。 $n_1 + n_2 r_0 \leq 0$ の場合、両対数グラフにおける w - N 曲線は、単調減少する凸関数の曲線を表わす。また、 $n_1 + n_2 r_0 > 0$ の場合、 R 関数のパラメータが (53) 式の不等式を満たせば、(54) 式に示す生育時間において w - N 曲線は変曲点をもつ曲線を表わし、 N_0 の増加に伴って単調減少する凸関数の曲線から単調減少する凹関数の曲線へと変化する。また、 R 関数のパラメータが、(53) 式の不等式を満たさない場合や、(53) 式を満足していても (54) 式を満足しない t 断面の場合では、 w - N 曲線は単調減少する凹関数の曲線を表わす。

V. 生育時間の経過に伴った w - N 曲線の傾きの変化

第三、第四章においては、ある t 断面における w - N 曲線の傾きとその曲線形について検討を行ったが、本章においては、生育時間の経過に伴った w - N 曲線の傾き

の変化について、若干の考察を行う。

(13) 式において初期個体密度 N_0 の値を指定すると、初期平均個体重 w_0 の値も一意的に定まり、(14)、(15) 式の関係から B_1 、 B_2 の値も決定される。したがって、ある初期個体密度をもった林分の、任意の t 断面における w - N 曲線上での傾きを $F(t)$ で表現すれば、(24)、(37) 式から $F(t)$ は (55) 式のように表現され、 $t \rightarrow \infty$ としたときの $F(t)$ は (56) 式で表わされる。

$$F(t) = -r_0 \cdot \frac{(1-B_1)}{(1-B_2)} \cdot \frac{(1-B_2 e^{-kt})}{(1-B_1 e^{-kt})} \quad (55)$$

$$F(\infty) = -r_0 \cdot \frac{(1-B_1)}{(1-B_2)} \quad (56)$$

さらに生育時間 t の増加に伴った $F(t)$ の変化を調べるために (55) 式を t で微分すると、(57) 式を得る。

$$\frac{dF(t)}{dt} = -r_0 \cdot \frac{(1-B_1)}{(1-B_2)} \cdot \frac{ke^{-kt}(B_2-B_1)}{(1-B_1 e^{-kt})^2} \quad (57)$$

(57) 式右辺において、 (B_2-B_1) を除く各項の積の符号は負であるから、 dF/dt の符号は、 (B_2-B_1) の符号と逆転する。前章でも述べたように、 $n_1 > 0$ 、 $n_2 < 0$ としたときの B_1 と B_2 の大小関係は、 $(n_1+n_2 r_0)$ の符号によって定まり、 $n_1+n_2 r_0 \leq 0$ の場合は $B_1 \geq B_2$ がつねに成立し、 $n_1+n_2 r_0 > 0$ の場合は、 N_0 の値によって $B_1 > B_2 (N_* \leq N_0 < N_d)$ 、 $B_2 > B_1 (N_0 \geq N_d)$ が成立する。したがって、 $n_1+n_2 r_0 \leq 0$ の場合や、 $n_1+n_2 r_0 > 0$ で $N_* \leq N_0 < N_d$ の場合は、(57) 式より $F(t)$ の値は生育時間の経過に伴って増加するが、第三章で指摘したように $F(t) < 0$ であるので $|F(t)|$ の値は減少し曲線の傾きはゆるくなる。また、 $n_1+n_2 r_0 > 0$ で $N_0 \geq N_d$ の場合、 $F(t)$ の値は生育時間の経過に伴って減少し、 $|F(t)|$ の値は増加するので曲線の傾きは急になる。

VI. 考 察

これまでの検討により (11)~(13) 式の仮定を設けた場合の w - N 曲線式は、一般に (18) 式で表現され、その曲線の傾きは (24) 式で表わされることが明らかとなった。また、 w - N 曲線の形は、 n_1 、 n_2 がともに正の場合単調減少する凸関数の曲線となり、 n_1 、 n_2 がともに負の場合単調減少する凹関数の曲線となることが示された。さらに n_1 と n_2 が異符号の場合、(37)~(39) 式に示す条件を追加すると、 w - N 曲線は単調減少する凸関数、または単調減少する凹関数、もしくは、両者が結合された曲線となることが示された。

篠崎ら(13)の示した C - D 効果の逆数式は、つねに両対数グラフ上で単調減少する凹関数の曲線を表わし、箕輪の示した (10) 式の曲線は、両対数グラフ上で直線を表

わす。現実の資料において、 $w-N$ 曲線は一般に単調減少する凹関数の曲線または直線となる例が多く報告されており、単調減少する凸関数の形をした $w-N$ 曲線は、現実的ではないと考えられる。しかし、佐藤ら(12)は若いアカマツ林の資料をもとに、いろいろな部分重の $C-D$ 効果を調べ、いずれの場合にもべき乗関係式がよくあてはまると報告しているが、そのグラフをよく観察すると、打点された4個の資料は、単調減少する凸関数の曲線上にのっているとも考えられ、宇都宮大船生演習林に設定されている密度効果の試験林(林齢17年スギ)の資料(井出 靖:宇都宮大学附属船生演習林における17年生スギ林分の密度効果に関する研究。宇大修論, 1982)には、明らかに単調減少する凸関数の曲線形を示すものもある。これらのことは、 $w-N$ 曲線が必ずしも篠崎らの逆数式や箕輪のべき乗式で表現されるとは限らないことを意味し、本報におけるような研究の妥当性を裏づけるものと考えられる。

一方、生育時間の経過に伴った $w-N$ 曲線の傾きは、だんだん急になってゆくことが経験的に知られており、篠崎ら(13)や箕輪(6)のモデルの場合、 $t \rightarrow \infty$ としたときの $w-N$ 曲線の傾きは、それぞれ -1 , $-3/2$ となる。本報におけるモデルの場合、 $t \rightarrow \infty$ としたときの $w-N$ 曲線の傾きは、条件により増加あるいは減少して(56)式で表わされる値に近づく。

本報は(11)~(13)式および(37)~(39)式に示される仮定のもとに、 $w-N$ 曲線に関する考察を行ったものであるが、第I報(7)、第II報(8)と密接な関係をもっている。第I報は、(11)~(13)式の仮定のもとに一般的 $w-N$ trajectory (自然間引曲線)の曲線形を論じたものであり、第II報は、只木の実験式や最多密度曲線との関連において、R関数のパラメータに対して、(37)~(39)式に示す制約条件を導いたものである。その結果、 $w-N$ trajectory が只木の実験式に見られるように、単調減少する凹関数の曲線を現わすためには、 $n_1 + n_2 r_0 \leq 0$ であるD型、あるいは、 $n_1 + n_2 r_0 > 0$ かつ $N_* \leq N_0 \leq N_d$ であるH型であることが要求されたが、この型の $w-N$ trajectory に対応する $w-N$ 曲線の形は、単調減少する凸関数、または凹関数あるいは、両者が結合された曲線形となり、 $t \rightarrow \infty$ としたとき、いずれの場合も $w-N$ 曲線の傾きは増加して、だんだんゆるやかになることが明らかとなった。

このことは、本報を含め一連の研究における生長モデルの限界を意味するものであり、その原因は以下に述べるように、いくつか考えられる。

篠崎ら(13)は、logistic 理論の展開において、極限

平均個体重や生長係数を表わすパラメータが、生育時間 t の関数で表現されるかという観点から、logistic 曲線を単純、 λ 型、 N 型および λN 型(一般)logistic 曲線に分類した。また、最終収量一定則を仮定し、植栽密度に対応した極限平均個体重と極限個体密度をそれぞれの座標値とする点は、trajectory 平面において傾き -1 となる直線上に並ぶと考えた。

本報における生長モデルにおいては、R関数のパラメータ k_1 , k_2 , w_* , N_* は、モデルを単純化するために生育時間 t 、初期個体密度 N_0 と無関係に定数と仮定されており、その意味においては、篠崎らの単純 logistic 曲線と対比されよう。しかし、実際には、前述のパラメータが、 t または N_0 の関数として表現されるべきものであるかもしれない。

また、(37)~(39)式に示す仮定は、 $w-N$ trajectory と只木の実験式および最多密度曲線との比較検討の結果導かれたものであるが、現実の自然間引曲線が、両対数グラフにおいて単調減少する凹関数の曲線だつねに表現されるかということも、再検討する必要があるだろう。さらに、R関数のパラメータ N_* , w_* と関連して、最多密度曲線の解釈についてもさらに検討する必要があると考える。最多密度曲線は、初期個体密度を増加させた場合の、 $w-N$ 曲線の存在限界を示す境界条件 (boundary condition) を表わすという理解のほかに、林分が満度な状態 (full density) になったときの林分生長軌道 ($w-N$ trajectory, time course) を表わすとも理解される。初期個体密度が異なるほかは、まったく同一の生育条件で放置された林分が、同一の極限平均個体重 w_* と極限個体密度 N_* に到達できるかという点について、われわれは確たる実験的裏づけを手にすることができない。篠崎らの静的な生長モデルにおけると同様に、極限個体密度が、初期個体密度の関数と考えると、また、別の生長モデルが考えられる。

さらに、(13)式に示した初期条件 (initial condition) に関する仮定であるが、初期個体密度 N_0 が極限個体密度 N_* と同じ値をもつ林分においても、生長上の競争が生じている生育段階というのは、かなり時間の経過した段階であり、現実には林業の営まれる生育時間において(13)式の仮定が妥当であるかについても再検討が必要と考えられる。

これらの問題点については、たとえば林木の個体分布の経時的变化というような、さまざまな生長現象の断面からの検討が必要と考えられる。

R関数に基づいた林分生長に関する一連の研究の大部

分は、筆者が東京大学農学部林学科森林経理学研究室に内地留学している間になされたものであり、平田種男博士、南雲秀次郎博士、箕輪光博博士（現三重大学農学部）には、貴重な助言と指導をいただいた。とくに箕輪光博博士には、論理の展開上重要な指導をいただいた。また、筆者が内地留学をしている間、宇都宮大学農学部林学科の教職員の方には、多大なる援助をいただいた。ここに厚く感謝する次第である。

引用文献

- (1) BLEASDALE, J.K.A.: The effects of plant spacing on the yield of bulb onions (*Allium cepa* L.) grown from seed. J. Hort. Sci. 41: 145~153, 1966
- (2) ——— & NELDER, J.A.: Plant population and crop yield. Nature 188: 342, 1960
- (3) ——— & THOMPSON, R.: The effects of plant density and the pattern of plant arrangement on the yield of parsnips. J. Hort. Sci. 41: 371~378, 1966
- (4) KIRA, T., OSAWA, H. & SAKAZAKI, N.: Intraspecific competition among higher plants (I) Competition-yield-density inter-relationship in regularly dispersed populations. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. D4: 1~16, 1953
- (5) 箕輪光博: 林木の生長に関する理論的考察 (I) log-MIT-SCHERLICH 式の理論. 日林誌 64: 461~467, 1982
- (6) 箕輪光博: 林木の生長に関する理論的考察 (II) 自己間引モデルの検討. 日林誌 65: 135~142, 1983
- (7) 内藤健司: RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (I) $w-N$ trajectory. 日林誌 65: 399~407, 1983
- (8) ———: RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (II) 最多密度曲線. 日林誌 66: 10~16, 1984
- (9) ———・白石則彦: RICHARDS function の分類と林分生長曲線への応用 (I) 増加型関数について. 日林誌 65: 248~252, 1983 a
- (10) ———・———: RICHARDS function の分類と林分生長曲線への応用 (II) 減少型関数について. 日林誌 65: 294~298, 1983 b
- (11) NELDER, J.A.: New kinds of systematic designs for spacing experiments. Biometrics 18: 283~307, 1962
- (12) 佐藤大七郎・中村賢太郎・扇田正二: 林分生長資料 (I) 立木密度のちがう若いアカマツ林. 東大演報 48: 65~90, 1955
- (13) SHINOZAKI, K. & KIRA, T.: Intraspecific competition among higher plants (VII) Logistic theory of the $C-D$ effect. J. Inst. Polytech., Osaka City Univ. D7: 35~72, 1956
- (14) Yang, Y.C. & Lin, F.P.: BERTALANFFY's generalized growth function applied to stands of varying CCF. J. Jap. For. Soc. 63: 294~297, 1981

(1983 年 10 月 25 日受理)