

Richards functionに基づいた林分生長解析 (2)

最多密度曲線

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1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 10-16
発行年月	1984年1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 (II)

最多密度曲線

内 藤 健 司*

内藤健司: 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 本報の目的は, RICHARDS function に基づいて, 同齢単純林の自己間引曲線と最多密度曲線に関する理論的考察を行うことである。最初に, RICHARDS function のパラメータに対して (11)~(13) 式の仮定を設けると, その w - N trajectory によって, 最多密度曲線に対する新しい解釈が与えられることを示した。ついで, いままで明確に示されなかった RICHARDS function のパラメータ n_1 , n_2 の生態学的意味を, 最多密度曲線との関連で示した。最後に, 最多密度曲線を媒介として, 平均個体重と個体密度の変化を表わす曲線に, RICHARDS function をあてはめる新しい方法を提案した。

NAITO, Kenji: An analysis of forest stand growth based on the RICHARDS function (II) Full-density curve J. Jap. For. Soc. 66:10~16, 1984 The purpose of this paper is to provide a theoretical consideration of the self-thinning curve and the full-density curve based on the RICHARDS function. First, it is shown that a new explanation of the full-density curve is provided by the w - N trajectory. This explanation is characterized by assumptions (11)~(13) of the RICHARDS-function parameters. Second, the ecological meaning of RICHARDS-function parameters n_1 and n_2 , which has not been shown clearly, is presented through the full-density curve. Last, a new method of fitting the RICHARDS function for mean tree-weight and stand-density curves, is proposed in connection with the full-density curve.

I. は じ め に

ある個体密度で生育する群落を放置しておくと, 生育に伴って個体相互間の競争が激しくなる。その結果, 個体間に優劣を生じて, 劣勢個体から枯れ, 個体密度は低くなる。この現象は, 自然間引, あるいは自己間引とよばれている。

また, 十分な密度 (full density) をもつ林分においては, 個体密度とその密度に対して存在する最大の平均断面直径, 平均幹材積または, 平均個体重のあいだに, べき乗関係式が認められており, それぞれ, REINEKE 式(1), 最多密度曲線(14), $3/2$ 乗則(4) とよばれている。これらの式は, 個体密度に対して考えられる平均量の種類やべき乗関係式の指数部の数値に違いが認められるが(7), ある密度に対して存在する最大の林分平均量とその密度の関係式である点と, 両対数グラフ上で直線を表わすという点において共通性を有する。

只木(13)は, 自己間引の過程を最多密度曲線に至るま

での過程と, 最多密度曲線上での過程に分け, 最多密度曲線に至る過程での自己間引を表わす式として, 只木の式を提案した。しかし, その論文において, 只木の式の誘導や自己間引現象が只木の式から最多密度曲線に移る過程についての理論的説明は, 与えられていない。これに対し, 穂積(2,3), 箕輪(5,6)は, それぞれ, logistic 理論, log-MITSCHERLICH 理論に基づいて, 自己間引現象を統一的に説明する試みを行っている。

本報においては, RICHARDS function (以後 R 関数と省略) に基づいて, 自己間引現象を統一的に説明するモデルを考え, そのモデルにより, 最多密度曲線に新しい解釈を与え, さらに, 最多密度曲線を媒介として平均個体重と個体密度の変化を表わす R 関数のパラメータ間の関係について若干の考察を加える。

II. w - N trajectory と最多密度曲線

理論の展開に先立って, 前報(8) 同様, 林分平均個体重, 個体密度, 生育時間を, それぞれ, w , N , t で表わ

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

し、 w の生長曲線、 N の減少曲線が、(1)、(2) 式に示す R 関数で表現されると仮定する。また、 $t=0$ における w 、 N の値を、それぞれ w_0 、 N_0 で表わすとき、 w_0 と N_0 の間に (3) 式が成立するものと仮定する。

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

$$N = N_* (1 - B_2 e^{-k_2 t})^{n_2} \quad (2)$$

$$w_0 N_0^{r_0} = K_0 \quad (3)$$

ここで、 w_* 、 N_* は、それぞれ $t \rightarrow \infty$ としたときの w と N の極限値を表わす。また、 t は、林分において各個体が種内競争を開始してから時間の時間とする。さらに、(1) 式は、筆者ら(9, 10)の分類による I 型 ($n_1 > 0$, $B_1 > 0$) または VI 型 ($n_1 < 0$, $B_1 < 0$)、(2) 式は、II 型 ($n_2 > 0$, $B_2 < 0$) または V 型 ($n_2 < 0$, $B_2 > 0$) を仮定する。また、 w_* 、 k_1 、 n_1 、 N_* 、 k_2 、 n_2 は、初期個体密度 N_0 および生育時間 t に依存しない定数、 B_1 、 B_2 は、 N_0 によって定まる定数、 r_0 、 K_0 は正の定数とする。

前報(8)で示したように、上記の仮定から w - N trajectory の式 (N_0 をパラメータとし、 t の関数として表現される $w(t)$ と $N(t)$ の関係式) と、両対数グラフ上での w - N trajectory の曲線の傾きは、それぞれ、(4)、(5) 式で表現され、 w - N trajectory は、二次導関数の符号の変化により、A 型から K 型までの 11 種類の型に分類される。

$$\left(\frac{w}{w_*}\right)^{1/n_1} = 1 - B_1 \left[\frac{1}{B_2} \left\{ 1 - \left(\frac{N}{N_*}\right)^{1/n_2} \right\} \right]^{k_1/k_2} \quad (4)$$

$$\frac{d \ln w}{d \ln N} = \frac{n_1 k_1 B_1}{n_2 k_2 B_2} \cdot \frac{(1 - B_2 e^{-k_2 t})}{(1 - B_1 e^{-k_1 t})} e^{(k_2 - k_1)t} \quad (5)$$

ところで、現実には観察される自己間引曲線 ($w(t)$ と $N(t)$ の軌跡) は、只木の式にみられるように両対数グラフ上で単調減少する凹関数の曲線形をしており、生育時間の経過に伴い、その傾きは、負のある値 (多くの場合、 $-3/2$ 前後の値) に近づくことが、経験的に知られている。一方、両対数グラフにおける w - N trajectory の傾きは (5) 式で与えられ、(5) 式において $t \rightarrow \infty$ とすると、その傾きは B_1 、 B_2 の値 (N_0 の値) に関係なく、 $k_2 > k_1$ のとき $-\infty$ 、 $k_2 < k_1$ のとき 0 となり、 $k_1 = k_2$ の場合その傾きは (6) 式で表わされる。

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{d \ln w}{d \ln N} = \frac{n_1 B_1}{n_2 B_2} \quad (6)$$

前述したように、自己間引曲線の傾きは、生育時間の経過に伴って、 $-3/2$ 前後の値に近づくので、 $k_1 = k_2$ という条件下での w - N trajectory が、自己間引曲線を表現できる可能性をもつ。

また、R 関数のパラメータの符号の組合せとそれに対応した w - N trajectory の曲線形は、表-1 に示す 11 種

表-1. パラメータ間の符号の組合せに対応した w - N trajectory の型

$n_1 n_2$	$n_1 + n_2 r_0$	n_1, n_2	$k_2 > k_1$	$k_2 = k_1$	$k_2 < k_1$
+	+	+, +	B or I	D	D
+	-	-, -	A	A	E or J
-	+	+, -	C or A	H	E
-	+	-, +	A	A	E or J
-	-	+, -	B or I	D	D
-	-	-, +	B	G	F or D
-	0	+, -	A or I	D or K	D
-	0	-, +	A	A or K	D or J

の型に分類され、 $k_1 = k_2$ という条件のもとで、 w - N trajectory は A, D, G, H, K の 5 種類の型をとることを前報(8)で示した。この 5 種の型の中で、只木の式のように単調減少する凹関数の曲線形を表現できるのは、D 型と、 $N_0 \leq N_d$ なる範囲の H 型および、 $N_0 \geq N_d$ なる範囲の G 型である。ここに、 N_d は前報(8)で示したように (7) 式で表わされ、 $N_0 = N_d$ のとき、 $B_1 = B_2$ となる。

$$N_d = \left\{ \left(\frac{K_0}{w_* N_*^{r_0}} \right)^{1/n_1} \right\}^{n_1 n_2 / (n_1 + n_2 r_0)} \cdot N_* \quad (7)$$

そこで、上記 3 種の型について、 $N_0 \rightarrow \infty$ (あるいは、 $N_0 \rightarrow N_d$)、 $t \rightarrow \infty$ としたときの w - N trajectory の傾きについて検討する。

(1)、(2) 式において $t=0$ とおき、 B_1 、 B_2 について解くと、 w_0 、 N_0 の間には (3) 式の関係を仮定したので、 B_1 、 B_2 、 B_1/B_2 は、それぞれ、(8)、(9)、(10) 式で表わされる。

$$B_1 = 1 - \left(\frac{K_0}{w_* N_0^{r_0}} \right)^{1/n_1} \quad (8)$$

$$B_2 = 1 - \left(\frac{N_0}{N_*} \right)^{1/n_2} \quad (9)$$

$$\frac{B_1}{B_2} = \frac{(1/N_0)^{1/n_2} - (K_0/w_*)^{1/n_1} \cdot (1/N_0)^{(n_1+n_2r_0)/n_1n_2}}{(1/N_0)^{1/n_2} - (1/N_*)^{1/n_2}} \quad (10)$$

w - N trajectory が G 型 ($k_1 = k_2$, $n_1 < 0$, $n_2 > 0$, $n_1 + n_2 r_0 < 0$) となる場合、(8)、(9) 式において $N_0 \rightarrow \infty$ とすると、 B_1 、 B_2 とともに $-\infty$ となり、(10) 式より B_1/B_2 は、 $(n_1 + n_2 r_0)/n_1 n_2 > 0$ であるから 0 に近づく。したがって、 $N_0 \rightarrow \infty$ 、 $t \rightarrow \infty$ としたときの w - N trajectory の傾きは、(6) 式より 0 に近づくことがわかる。

また、 w - N trajectory が $k_1 = k_2$, $n_1 > 0$, $n_2 > 0$, $n_1 + n_2 r_0 > 0$ という条件のもとでの D 型となる場合、(8)、(9) 式において $N_0 \rightarrow \infty$ とすると $B_1 \rightarrow 1$ 、 $B_2 \rightarrow -\infty$ となり、したがって $N_0 \rightarrow \infty$ 、 $t \rightarrow \infty$ としたときの w - N trajectory の傾きは、(6) 式より 0 に近づくことがわかる。

また、 w - N trajectory が H 型 ($k_1 = k_2$, $n_1 > 0$, $n_2 < 0$,

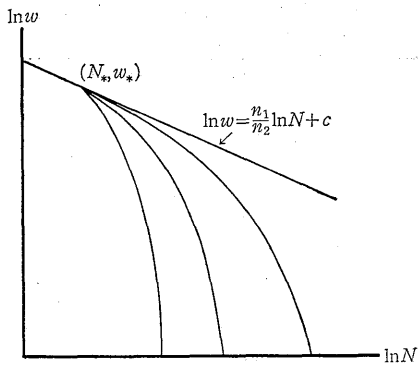


図-1. 同一地位における w - N trajectory の曲線形
c: Constant

$n_1 + n_2 r_0 > 0$) となる場合, $N_0 \rightarrow N_d$ とすると $B_1 = B_2$ となり, $t \rightarrow \infty$, $N_0 \rightarrow N_d$ としたときの w - N trajectory の傾きは, (6) 式により n_1/n_2 となる。

最後に, w - N trajectory が $k_1 = k_2$, $n_1 > 0$, $n_2 < 0$, $n_1 + n_2 r_0 \leq 0$ という条件のもとで D 型となる場合, (8), (9) 式において $N_0 \rightarrow \infty$ とすると B_1, B_2 はともに 1 となり, したがって $N_0 \rightarrow \infty$, $t \rightarrow \infty$ としたときの w - N trajectory の傾きは, (6) 式より n_1/n_2 となる。

以上, w - N trajectory の曲線形を検討した結果, 前述の自己間引曲線の性質を表現できるのは, $k_1 = k_2$, $n_1 > 0$, $n_2 < 0$ という条件下での D 型あるいは H 型 ($N_0 \leq N_d$) であり, $t \rightarrow \infty$, $N_0 \rightarrow \infty$ (または $N_0 \rightarrow N_d$) としたときの w - N trajectory の傾きは, n_1/n_2 となる。このときの w - N trajectory の曲線形を模式的に描くと, 図-1 に示すように, 終点 ($\ln N_*$, $\ln w_*$) から垂れ下がった単調減少する凹関数の曲線群となり, $N_0 \rightarrow \infty$ (または, $N_0 \rightarrow N_d$) としたとき, w - N trajectory は終点において傾き n_1/n_2 をもつ直線と接する。

ところで, $n_1 > 0$, $n_2 < 0$, $k_1 = k_2$ という条件下での D 型の w - N trajectory は, $n_1 + n_2 r_0 = 0$ かつ $w_* N_*^{r_0} = K_0$ のとき K 型となり, その曲線形は, 傾き n_1/n_2 をもつ直線となる。(3) 式において, $N_0 = N_*$ とおくと (初期密度を N_* とすると), $w_0 N_*^{r_0} = K_0$ となる。一般に極限平均個体重 w_* は, 初期平均個体重 w_0 より大きいと考えられるので, $w_* N_*^{r_0} > K_0$ と考えてよい。

以上, 現実に観察される自己間引曲線の性質と w - N trajectory の曲線形を比較検討した結果, R 関数のパラメータに関して, 新たに (11)~(13) 式の仮定を設ける。

$$k_1 = k_2 = k \quad (11)$$

$$n_1 > 0, n_2 < 0 \quad (12)$$

$$w_* N_*^{r_0} > K_0 \quad (13)$$

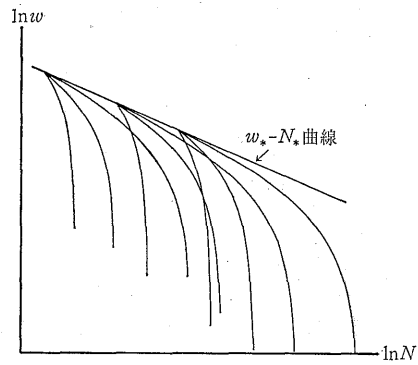


図-2. 地位をこみにした場合の w - N trajectory の曲線群と w_* - N_* 曲線

さて, ヒルミ(15)は, チューリンのマツ収穫表の資料を解析し, 「マツ林分の限界密度(本報における N_*)は, 良地位から不良地位に移るにしたがって増大する」と指摘した。本報におけるこれまでの理論展開では, 地位要因を考慮しなかったが, w_*, N_* は, 地位によって変わるものと仮定する。地位が何らかの方法で数量化でき, それが SI で表わされるとすれば, w_*, N_* は $w_*(SI)$, $N_*(SI)$ と表現でき, SI の変化に対応して $w_*(SI)$, $N_*(SI)$ は, 両対数グラフ上である軌跡を描き, この軌跡を w_* - N_* 曲線とよぶことにする。この $w_*(SI)$, $N_*(SI)$ は, 経験的に知られている最多密度曲線を満足するものと考え, w_* - N_* 曲線の式として, (14) 式を仮定する。

$$w_* N_*^{r_*} = K_* \quad (14)$$

ここに, r_*, K_* は正の定数である。(14) 式の仮定は, $w_*(SI)$, $N_*(SI)$ が両対数グラフ上で傾き $-r_*$ をもつ直線上に存在することを意味する。また, (3) 式と (14) 式は, べき乗式という点では, 同じ関数形をしているが, (3) 式は, 固定された地位のもとでの $t=0$ における w と N の関係であるのに対し, (14) 式は, 地位の異なる林分間での $t \rightarrow \infty$ としたときの w と N の関係であり, 両者は, 明確に区別される必要がある。

さて, 筆者はこの w_* - N_* 曲線が, 最多密度曲線を与えるものと考え, 初期個体密度 N_0 や地位に関係なく, すべての自己間引曲線が $t \rightarrow \infty$ としたとき最多密度曲線に接しながらすい込まれるということに関して, 現在十分な実験的裏づけが存在していない。しかし, 少なくとも十分な初期密度をもつ w - N trajectory が, $t \rightarrow \infty$ としたとき, その林分の地位に関係なく同一の最多密度曲線に接すると考えれば, そのときの w - N trajectory の傾きは, w_* - N_* 曲線の傾きに等しくなければなら

ない。 w - N trajectory の曲線形に対して、前述の D 型または H 型を仮定すると、 $N_0 \rightarrow \infty$ (または $N_0 \rightarrow N_d$)、 $t \rightarrow \infty$ としたときの w - N trajectory の傾きは、 n_1/n_2 で与えられ、 w_* - N_* 曲線の傾きは、 $-r_*$ であるので、(15) 式が成立する必要がある。

$$r_* = -\frac{n_1}{n_2} \quad (15)$$

このとき、地位の違いをこみにして考えた一群の w - N trajectory は、図-2 に示すように、 w_* - N_* 曲線の下側に垂れ下がった、単調減少する凹関数の曲線群となり、 w_* - N_* 曲線は、これらの曲線群の外側にひかれた接線として考えられる。

只木は、最多密度曲線上での自己間引を考えたが、本報における最多密度曲線の考え方では、最多密度曲線上での自己間引は考えられず、最多密度曲線は、地位ごとに定まる w_* と N_* の軌跡として解釈される。

また、穂積、箕輪らは、 N_0 の値に関係なく $t \rightarrow \infty$ としたときの w - N trajectory が、すべて最多密度曲線に接すると考えたが、本報においては、 N_0 、 $t \rightarrow \infty$ を考えたときの w - N trajectory のみが、最多密度曲線に接し、その漸近過程で、自己間引が最多密度曲線上で生じているように観察される。

さらに、(11) 式の仮定により、(4) 式は、(16) 式のように変形され、(17)~(20) 式の置き換えをすると、(16) 式は (21) 式のように変形される。

$$w^{1/n_1} = w_*^{1/n_1} - \frac{B_1}{B_2} \cdot w_*^{1/n_1} + w_*^{1/n_1} \cdot \frac{B_1}{B_2} \left(\frac{N}{N_*} \right)^{1/n_2} \quad (16)$$

$$\theta = 1/n_1 \quad (17)$$

$$\phi = -1/n_2 \quad (18)$$

$$A = \frac{B_1 w_*^{1/n_1}}{B_2 N_*^{1/n_2}} \quad (19)$$

$$B = (1 - B_1/B_2) w_*^{1/n_1} \quad (20)$$

$$w^\theta = \frac{A}{N^\phi} + B \quad (21)$$

(21) 式に示される w - N trajectory の式は、自己間引現象を最多密度曲線まで含めて、統一的に説明できるモデルの一つと考えることができる。また、従来 R 関数のパラメータ n_1 、 n_2 の生態学的意味が不明であったが、それは、 N の減少、 w の増加をそれぞれ独立に考えたためであり、両者を関連づけて考えると、 n_1/n_2 は、両対数グラフにおける最多密度曲線の傾きを与えるものと理解される。

III. 最多密度曲線と R 関数のパラメータ

最多密度曲線の両対数グラフ上での傾きについては、

従来より数多くの報告がある。

吉良ら(4) は、自然に観察される植物において、ある平均個体重に対応した個体密度に上限値が存在することを確認し、簡単な幾何学的モデルを用いてそれらの関係式を示し、その関係式が、両対数グラフで傾き $-3/2$ をもつ直線となることから、この関係を $3/2$ 乗則とよんだ。また、この直線の傾きを実際の資料から計算すると、その傾きは、樹種によって異なる値をとり、樹種の特性を表わすものと考えられる。その意味で、この直線は、林分密度の特性曲線とよばれた。

最多密度曲線の傾きは、樹種によって異なる数値をとるが、いずれも $-3/2$ 前後の値をとる(1, 13)。したがって、 $r_* = -3/2$ と仮定すると、(15) 式において n_1 と n_2 のあいだには、(22) 式が成立する。

$$\frac{n_1}{n_2} = -\frac{3}{2} \quad (22)$$

前報(8)において、筆者は、平均幹材積、個体密度を別々に考え、 n_1 、 n_2 を独立に求めていたが、(22) 式を前提とすると、 n_1 の値が決まれば、自動的に n_2 の値も決定され、異なる n_1 の値に対して、それぞれ、 w_* 、 N_* の値の組合せが求められる。しかし、この w_* と N_* の値を座標とする点が、同時に最多密度曲線上の点であると考えれば、この w_* と N_* は、(14) 式を成立させるものでなければならない。したがって、 n_1 の値を適当に変化させながら、対応する w_* と N_* の値を求め、(14) 式を満足する w_* と N_* の値を与える n_1 として n_1 の値を求めることが可能である。従来のあてはめは、推定誤差を最小にするという基準で n_1 、 n_2 の値を独立に計算していたが、本報における方法は、まったく異なる基準で n_1 、 n_2 を計算するものである。しかし、この方法では、 $k_1 = k_2$ という仮定は考慮されていない。その意味で略算である。(1)、(2) 式の R 関数のパラメータ間には、(10)、(11)、(14)、(22) 式に示す関係があり、 N_* 、 k_2 、 B_2 、 n_2 は、それぞれ、 w_* 、 k_1 、 B_1 、 n_1 の関数として表現される。したがって、(21) 式で示される w - N trajectory は 4 個のパラメータをもち、 w - N trajectory に対して直接あてはめを行ってパラメータの値を計算するのが、通常の解法である。しかし、(21) 式に示される w - N trajectory の式は複雑であり、計算上の困難が予想されたので、本報では、前述の方法で、 n_1 、 n_2 等のパラメータを求めた。

IV. 実際の資料によるパラメータ計算例

前報(8) で用いたヒルミ(15)の資料より、チューリンのマツ収穫表の資料を選び、最多密度曲線を媒介として

表-2. n_1 の値に対応した w_* , N_* の計算値 (N_* 本/ha, w_* m³/本)

		$n_1=4$	6	8	10	30	-30	-15
		$n_2=-8/3$	-4	-16/3	-20/3	-20	20	10
チューリンマツ 1a	w_*	7.4704	7.0121	6.8219	6.7179	6.4717	6.2630	6.1702
	N_*	166	203	218	227	248	267	275
チューリンマツ 1	w_*	5.6365	5.2999	5.1597	5.0829	4.9008	4.7462	4.6774
	N_*	178	221	240	250	275	297	306
チューリンマツ 2	w_*	4.5022	4.2007	4.0765	4.0089	3.8495	3.7152	3.6557
	N_*	222	271	292	304	332	356	367
チューリンマツ 3	w_*	3.3303	3.0907	2.9926	2.9393	2.8143	2.7094	2.6632
	N_*	227	293	321	337	375	408	423
チューリンマツ 4	w_*	1.8802	1.7537	1.7019	1.6737	1.6072	1.5513	1.5266
	N_*	262	329	359	375	415	451	467
チューリンマツ 5	w_*	1.2147	1.0512	0.9905	0.9588	0.8879	0.8319	0.8081
	N_*	198	318	372	403	479	548	580

表-3. n_1 の値に対応した k_1 , k_2 の計算値

		$n_1=4$	6	8	10	30	-30	-15
		$n_2=-8/3$	-4	-16/3	-20/3	-20	20	10
チューリンマツ 1a	k_1	0.0154	0.0174	0.0184	0.0190	0.0206	0.0222	0.0230
	k_2	0.0101	0.0134	0.0151	0.0161	0.0188	0.0216	0.0230
チューリンマツ 1	k_1	0.0158	0.0178	0.0188	0.0195	0.0211	0.0227	0.0235
	k_2	0.0099	0.0134	0.0151	0.0162	0.0190	0.0218	0.0221
チューリンマツ 2	k_1	0.0149	0.0169	0.0179	0.0185	0.0202	0.0218	0.0226
	k_2	0.0107	0.0143	0.0161	0.0172	0.0202	0.0231	0.0246
チューリンマツ 3	k_1	0.0148	0.0170	0.0180	0.0187	0.0204	0.0221	0.0222
	k_2	0.0095	0.0131	0.0150	0.0161	0.0191	0.0222	0.0237
チューリンマツ 4	k_1	0.0155	0.0176	0.0187	0.0193	0.0210	0.0227	0.0235
	k_2	0.0083	0.0112	0.0127	0.0135	0.0159	0.0182	0.0195
チューリンマツ 5	k_1	0.0127	0.0153	0.0166	0.0174	0.0194	0.0215	0.0225
	k_2	0.0050	0.0079	0.0093	0.0102	0.0125	0.0148	0.0160

表-4. n_1 の値に対応した個体密度の計算値と実測値の比較

(資料: チューリンマツ 1a, 林齢: 年, 個体密度: 本/ha)

林 齢	実 測 値	$n_1=4$	6	8	10	30	-30	-15	-3.10
		$n_2=-8/3$	-4	-16/3	-20/3	-20	20	10	
20	3,350	3,350	3,346	3,344	3,343	3,339	3,335	3,333	3,348
30	2,050	2,059	2,069	2,074	2,077	2,085	2,093	2,097	2,064
40	1,430	1,416	1,419	1,420	1,421	1,423	1,426	1,428	1,417
50	1,055	1,051	1,048	1,046	1,045	1,043	1,041	1,040	1,050
60	820	824	818	815	814	809	805	803	821
70	670	673	667	664	662	657	653	650	670
80	562	567	562	560	558	554	550	548	565
90	483	490	487	485	484	482	479	478	489
100	423	433	431	431	430	429	428	428	432
110	384	388	389	389	390	390	391	391	389
120	350	353	356	358	359	361	363	364	355
130	331	325	330	333	334	338	342	344	327
140	317	303	310	313	315	321	326	329	306

パラメータの値を計算する。

本報では, $n_1 > 0$ を仮定しているが, 計算に際して, n_1 に 4, 6, 8, 10, 30, -30, -15 の 7 通りの値を仮定し, デミングの最小二乗法プログラム(12)を用いて, 3 個のパラメータによる R 関数のあてはめを行った。BERTALANFFY は, パラメータ n_1 のかわりに m を用いており, n_1 と m の間には, $n_1 = 1/(1-m)$ という関係がある(9) ので, 上記の n_1 の値の変化は, m に変換すると, 3/4, 5/6, 7/8, 9/10, 29/30, 31/30, 16/15 という増加傾向に対応する。最多密度曲線の式が具体的に示されると, Ⅲ章で述べた方法によりおおまかな n_1 の

値の範囲を試算できるが, 今回の計算では, 具体的な最多密度曲線の式が不明であり, すべての地位の資料においてパラメータの収束値が得られた n_1 の値の中から, 適当な間隔で上記の値が選ばれた。また, w の値としては, 前報(8) 同様, 平均幹材積を用いた。

n_1 の値に対応する w_* , N_* の計算値は, 表-2, k_1 , k_2 の値は, 表-3 に示すとおりである。また, n_1 , n_2 にあらかじめ条件をつけない場合の計算値が, それぞれの表の最後に示してある。また, これらのパラメータを用いて推定した値と実測値とを比較したところ, 表-4 にその一例を示すように大きな違いは認められない。

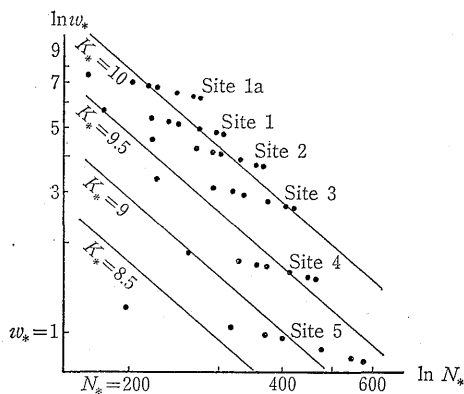


図-3. n_1 の値に対応した w_* , N_* の計算値と最多密度曲線

図中●印は、地位ごとに左から $n_1=4, 6, 8, 10, 30, -30, -15$ のときの計算値を表わす。

n_1 の値に対応した N_* , w_* の計算値を、地位別に $\ln N_* - \ln w_*$ グラフ上に打点すると、図-3 のとおりである。

ある地位の n_1, n_2 は、Ⅲ章で説明したように図-3 の (N_*, w_*) を座標とする点を結ぶ曲線と最多密度曲線との交点により決定されるが、チューリンのマツの最多密度曲線のパラメータは不明である。そこで、最多密度曲線の傾きは $-3/2$ と仮定してあるので、 y 切片 $\ln K_*$ の値に対して、いくつもの値を仮定した。図-3 では、 $K_*=10, 9.5, 9, 8.5$ の最多密度曲線が仮定されているが、 K_* の値として前述の値を仮定した特別な理由は無い。

図-3 において、ある K_* の値の最多密度曲線に着目すると、地位の低下につれ (N_*, w_*) を結ぶ曲線と最多密度曲線の交点を与える n_1 の値は、仮定した値の右のほうへ移る傾向が認められる。この傾向が、今回用いた資料より、より劣悪な地位に対しても認められることを仮定したり、最多密度曲線の y 切片が、今回仮定した値より大きいと仮定すれば、Ⅲ章で述べた方法によって得られる n_1 の値が負値となることが想像される。このことは、 $n_1 > 0$ という仮定と矛盾し、 $n_1 < 0, n_2 > 0$ という条件下での $w-N$ trajectory は、只木の式とは反対に単調減少する凸関数の曲線となる。この問題については、今後、理論的、実験的に検討の余地がある。

また、本報の計算結果では、地位の違いに応じて n_1 の値が変化し、このことは、平均幹材積の生長関数に対して特定の関数を仮定 (n_1 の値を固定) できないことを意味する。しかし、本報における計算では、(10), (11), (14) 式に示されるパラメータ間の関係が考慮されておらず、これらの条件を考慮した場合の地位と n_1

の値の関係は、再検討されなければならない。

V. おわりに

本報では、R 関数のパラメータの値に応じてさまざまな曲線形となる $w-N$ trajectory の型の中から、条件 (11)~(13) 式を満足する型を選び出し、自己間引現象を統一的に説明するとともに、最多密度曲線に対して新しい解釈を与えた。

また、最多密度曲線の存在を前提とすれば、 w の増加と N の減少を表わす R 関数のパラメータ間に関数関係のあることを指摘し、最多密度曲線を媒介として、 n_1 と n_2 を同時に計算する方法を提示した。

$w-N$ trajectory が K 型となる場合、その曲線形は最多密度曲線に重なる直線となる。これを K 型モデルとよべば、それは、最多密度曲線上での自己間引を表わすもので、最多密度曲線の解釈も本報における解釈とは、異なってくる。

また、本報で自己間引曲線を表現するものの一つとして考えた H 型の $w-N$ trajectory は、 $N_0 \leq N_d$ という条件がついた。実際問題として、初期密度を無限に大きくすることは、不可能であり、 N_0 には、何らかの上限が存在するものと考えられるが、その上限値と N_d の関係は、今後さらに検討する必要がある。

$N_0 \rightarrow N_d, t \rightarrow \infty$ としたときの H 型の $w-N$ trajectory は、 n_1/n_2 という傾きをもったが、 $N_0 \rightarrow \infty, t \rightarrow \infty$ としても、(8), (9), (12) 式から、 B_1, B_2 ともに 1 となり、(6) 式から、やはり n_1/n_2 という傾きをもつことがわかる。しかし、 $N_0 \geq N_d$ なるときの $w-N$ trajectory は、最多密度曲線の外側に現われ、単調減少する凸関数の曲線となる。このことは、現実に観察される自己間引曲線の性質と矛盾し、具体的な N_d の数値とあわせて、今後、実験的に検討される必要がある。

本報で考察した $w-N$ trajectory は、初期密度 N_0 をパラメータとした単個林分の time course を表わすものであるが、生育時間を等しくする、初期密度の異なる林分間の $w(N_0)$ と $N(N_0)$ の関係も検討する必要がある。これらの問題は、今後、順次検討していく予定である。

最後に、本報を作成するにあたり、東京大学農学部教授平田種男博士、同助教授南雲秀次郎博士には、貴重な助言と指導をいただいた。また、三重大学農学部助教授箕輪光博博士には、論理の展開上貴重な助言と指導をいただき、東京大学大学院白石則彦氏には、数値計算上多大な協力を得た。ここに厚くお礼申しあげる。なお、本報

における数値計算は、パーソナルコンピュータ PC 8801 を用いて行われた。

引用文献

- (1) 安藤 貴: 同齢単純林の密度管理に関する生態学的研究. 林試研報 210: 153, 1968
- (2) Hozumi, K.: Ecological and mathematical consideration on self-thinning in even-aged pure stands (I) Mean plant-weight density trajectory during the course of self-thinning. Bot. Mag. Tokyo 90: 165~179, 1977
- (3) ———: Ecological and mathematical consideration on self-thinning in even-aged pure stands (II) Growth analysis of self-thinning. Bot. Mag. Tokyo 93: 149~166, 1980
- (4) 吉良竜夫編: 密度・競争・生産(I). 大阪営林局局報 67, みやま (8): 13~24, 1957
- (5) 箕輪光博: 林木の生長に関する理論的考察 (I) log-MITSCHERLICH 式の理論. 日林誌 64: 461~467, 1982
- (6) ———: 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: ロジスティック理論と密度管理—その展開過程—. 林統研誌 8: 1~13, 1983
- (8) 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
- (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) REINEKE, L.H.: Perfecting a stand-density index for even-aged forest. Agr. Res. 46: 627~638, 1933
- (12) 白石則彦: BASIC による RICHARDS 関数あてはめのプログラム. 林統研誌 8: 50~57, 1983
- (13) 只木良也: 競争密度効果を基にした幹材積収獲予測. 林試研報 154: 1~19, 1963
- (14) ———・四手井綱英: 林木の競争に関する研究 (III) アカマツ幼樹を用いた小型林分での機械的な間伐試験. 日林誌 44: 129~139, 1962
- (15) Хильми, Г. Ф. (太田邦昌監訳): 物理生態学序説. 237 pp, 築地書館, 東京, 1974

(1982 年 12 月 20 日受理)