

自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論

萩原秋男

要 旨

自己間引きのない個体群の密度効果を対象とする植物生長のロジスチック理論は、平均個体重の成長が一般ロジスチック曲線に従うこと及び最終収量一定の法則の2つの基本仮定より構成されている。植物生長のロジスチック理論を自己間引きのある個体群の密度効果に適用しようとする、この2つの基本仮定間で調和がとれなくなる。しかし、植物生長のロジスチック理論では、自己間引きのために初期密度と実現密度との関係式を準備していた。この式を考慮し、植物生長のロジスチック理論を自己間引き個体群の密度効果をも扱える理論として整備した。自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論は、収量の成長が一般ロジスチック曲線に従うとする仮定、最終収量一定の法則の仮定及び実現密度と初期密度とに関する仮定の3つの基本仮定より構成される。この理論より結論される平均個体重 w と実現密度 ρ との間に成立する C-D 効果の逆数式 ($1/w = A_i\rho + B$) は、植物生長のロジスチック理論において準備されていた初期密度と実現密度との関係式を誘導するための2つの基礎仮定の内の1つの式そのものであった。今まで、自己間引きのある個体群においても平均個体重と実現密度との間に逆数式が成立するとされてきたが、その逆数式は自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論より結論される逆数式であるとする矛盾がないことになる。

キーワード：密度依存的な枯死，密度効果，一般ロジスチック曲線，逆数式，自己間引き個体群，最終収量一定の法則

I. はじめに

日本における植物個体群の密度効果の研究は、KIRA *et al.* (1953) による、最終的な収量が植栽密度に関わらず一定となるという事実の発見に始まった。この事実は、後に、最終収量一定の法則と名付けられた (HOZUMI *et al.*, 1956; SHINOZAKI and KIRA, 1956)。この研究に端を発する吉良を中心とした大阪市立大学の研究グループの研究を促進する一つの契機は、LYSENKO (1946) がそれまで常識となっていた種内競争の存在を否定する学説を提出したことだったという (吉良ら, 1956)。しかし、吉良らの研究の結論は、LYSENKO の学説とは違った解釈に進むことになるのであるが。

名古屋大学農学部森林生態生理学研究室

Laboratory of Forest Ecology and Physiology, School of Agricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-01, Japan.

(受理：1996年12月6日)

一方、篠崎 (1953a~f, 1954) はそれまでに提案されていた数多くの成長曲線の中で、もっとも生物学的・数学的に矛盾がないものが、以下のロジスチック曲線であるという結論に達した。

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda \left(1 - \frac{w}{W} \right)$$

ここで、 w は個体乾重、 t は時間、 λ は初期成長を規定する係数、また、 W は成長の極限の w を表す係数である。さらに、篠崎はロジスチック曲線の一般化を試み、一般ロジスチック曲線という概念を打ち出す。すなわち、主として生物の内因に依存すると考えられる係数 λ 及び外因に依存すると考えられる係数 W が、成長の条件が変化すれば変化しうると考えたのである。一般ロジスチック曲線は、以下の式で与えられる。

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w}{W(t)} \right)$$

一般ロジスチック曲線の係数 $\lambda(t)$ 及び $W(t)$ はどんな関数でもよいので、適当に選ぶことにより任意の成長を表すことが原理的に可能になったわけである。穂積 (1973) の表現によれば、成長曲線としてロジスチック曲線が最適当でその拡張として一般ロジスチック曲線概念が得られていたことが、その後の密度効果の定式化に大いに役立つことになる。

最終収量一定の法則と一般ロジスチック曲線の有機的な結びつきから、植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956; 篠崎・吉良, 1958) が誕生することになる。この植物生長のロジスチック理論から多くの有用な理論的帰結が導かれ、そして、それらの帰結は多くの実験事実によって支えられることになった。この一連の研究は、植物個体群生物学における相互作用の研究の発展の契機になった (e.g., HARPER, 1977; SILVERTOWN and DOUST, 1993) のみならず、林学分野においては林分密度管理図 (安藤, 1968) に応用され実用に供されている (内藤, 1983 a)。

植物生長のロジスチック理論から結論される平均個体重 w と密度 ρ との逆数式、すなわち、

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

は自己間引きのない ($\partial\rho/\partial t = 0$) 個体群の競争密度効果 (C-D 効果) を記述する (A , B は係数)。(1) 式の密度 ρ は初期密度 ρ_1 を表しており、したがって、(1) 式は自己間引きのある個体群での C-D 効果を記述しない (箕輪, 1982; 内藤 1983 b, 1992)。しかしながら、植物生長のロジスチック理論においては、自己間引きのために実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との関係式、すなわち、

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \varepsilon(t) \quad (2)$$

を準備していた (注 1 参照)。ここで、 $\varepsilon(t)$ は時刻 t での実現密度 ρ の上限値の逆数、すなわち、

$$\rho|_{\rho_1 \rightarrow \infty} = \frac{1}{\varepsilon(t)}$$

である。本研究の目的は、(2) 式を考慮し、従来のロジスチック理論を自己間引きのある個体群の密度効果をも扱える理論として整備することである。

密度効果で扱う基本的な量は、 y (収量)、 ρ (密度) 及び w (平均個体重) である。この 3 つの変量間には、

$$w \equiv \frac{y}{\rho} \tag{3}$$

という定義式が成り立つ。この定義式より、平均個体重 w は収量 y と密度 ρ とが測定された後に初めて明らかにされる量であり、すなわち、

$$w = w(y, \rho)$$

である。更に、初期密度 ρ_i から出発し、生育時間 t を経過した個体群の密度が ρ であり、また、収量が y であるから、

$$y = y(\rho_i, t)$$

$$\rho = \rho(\rho_i, t)$$

である (図-1)。

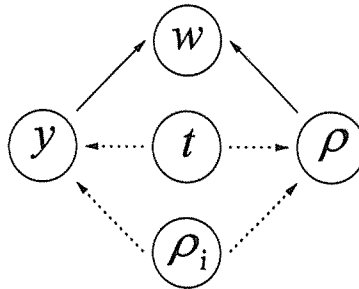


図-1. 自己間引きで考慮すべき諸量の関係 (穂積 (1973) を改変)

w , 平均個体重; y , 収量; ρ , 実現密度; ρ_i , 初期密度; t , 時間. w は, y と ρ により定義される ((1) 式). ρ_i と t は独立変数である.

II. 植物生長のロジスチック理論

植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) は、以下の4つの仮定から構成されている。

仮定1] 平均個体重 w の成長は一般ロジスチック曲線に従う。

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w}{W(t)} \right) \tag{4}$$

仮定2] 成長係数 $\lambda(t)$ は密度 ρ に無関係。

$$\frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho} = 0$$

仮定3] 最終収量 $Y(t)$ 一定の法則。

$$W(t) = \frac{Y(t)}{\rho} \tag{5}$$

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho} = 0$$

仮定4] 初期平均個体重 w_0 は密度 ρ に無関係。

$$w_0 = w |_{t=0} \tag{6}$$

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho} = 0$$

以下、SHINOZAKI and KIRA (1956) に従って理論展開を行う。微分方程式 ((4) 式) の解として、初期条件である (6) 式を考慮すると、

$$\frac{1}{w} = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{W(t)} d\tau + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (7)$$

が得られる。ただし、

$$\tau = \int_0^t \lambda(t) dt \quad (8)$$

である。(8) 式で定義される無次元の τ は、物理学的時間 t に対して生物学的時間と呼ばれる (篠崎, 1961)。

(7) 式に (5) 式を代入すると、

$$\frac{1}{w} = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau} \rho}{Y(t)} d\tau + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (9)$$

が得られる。もし自己間引きが起こらない ($\partial \rho / \partial t = 0$, すなわち, $\rho = \rho_0$) とするならば, (9) 式の右辺の積分項の ρ は積分記号の外に出て、

$$\frac{1}{w} = \left(e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau \right) \rho + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (10)$$

となる。ここで、

$$A = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau \quad (11)$$

$$B = \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (12)$$

と置き換えをすることにより, (10) 式は, 前出の (1) 式, すなわち、

$$\frac{1}{w} = A\rho + B$$

となる。仮定 2, 3 及び 4 より, 係数 A と B は密度 ρ に依存しない, 時間のみに依存した係数であるので, (1) 式は, 任意の時間における平均個体重 w と密度 ρ (初期密度 ρ_0) との関係, すなわち, 競争密度効果 (C-D 効果) を記述していることになる。(1) 式は C-D 効果の逆数式と呼ばれる。

平均個体重 w の定義式である (3) 式を考慮することにより, (1) 式を任意の時間における収量 y と密度 ρ (初期密度 ρ_0) との関係, すなわち, 収量密度効果 (Y-D 効果) の関係式に変換することが出来る。すなわち、

$$\frac{1}{y} = A + \frac{B}{\rho} \quad (13)$$

である。(13) 式は Y-D 効果の逆数式と呼ばれる。

以上のように, 平均個体重 w のロジスチック成長と最終収量一定の法則を基本仮定とする, 植物生長のロジスチック理論から導かれる逆数式 ((1) 式及び (13) 式) は, 自己間引きのない個体群 ($\rho = \rho_0$) での密度効果のみを記述する (注 2 参照)。それでは, C-D 効果の逆数式 ((1) 式) が誘導される直前の (9) 式は, 自己間引きのある個体群での C-D 効果を記述する一般式となり得るだろうか? このことを, 次章で検討する。

III. 自己間引き個体群における収量、密度及び平均個体重との相互関係

平均個体重 w の定義式である式 (3) の両辺を時間 t で微分することにより、

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} + m \quad (14)$$

を得る (穂積, 1973; HOZUMI, 1980)。ただし、

$$m = -\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{dt} \quad (15)$$

である。(14) 式により、相対死亡率 m を平均個体重 w の相対成長率 $(1/w)(dw/dt)$ と収量 y の相対成長率 $(1/y)(dy/dt)$ と対等に扱うことが可能になった。穂積 (1973) は、自己間引きのある個体群では、平均個体重 w の相対成長率は常に収量 y の相対成長率より大きくなることを基礎的事項として認識する必要性を強調している。

自己間引きのない ($m=0$) 個体群を対象とする植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) においては、平均個体重 w の成長が一般ロジスチック曲線 ((4) 式) に従うと仮定されていた。したがって、(14) 式を考慮すると、

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w}{W(t)}\right) = \lambda(t) \left(1 - \frac{w\rho}{W(t)\rho}\right)$$

となるので、収量 y の成長は、

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{y}{Y(t)}\right) \quad (16)$$

と表される (篠崎, 1979, 1980)。すなわち、収量 y の成長は成長係数 $\lambda(t)$ 及び上限値 $Y(t)$ の一般ロジスチック曲線に従うことになる。言い換えるなら、植物生長のロジスチック理論が対象とする自己間引きのない個体群においては、平均個体重 w がロジスチック成長することと、収量 y がロジスチック成長することとは同義ということになる。

それでは、自己間引きのある個体群における収量 y の成長は、どのような成長曲線に従うのであろうか？ 植物生長のロジスチック理論の仮定 1 と同様に、平均個体重 w の成長が一般ロジスチック曲線 ((4) 式) に従うとすると、(14) 式より、

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w}{W(t)}\right) - m$$

となるので、収量 y の成長は、

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = (\lambda(t) - m) \left[1 - \frac{y}{(1 - m/\lambda(t))W(t)\rho}\right] \quad (17)$$

と表される。したがって、収量 y の成長は成長係数 $\lambda(t) - m$ 及び上限値 $(1 - m/\lambda(t)) \times W(t)\rho$ の一種のロジスチック曲線に従うことになる。この上限値 $(1 - m/\lambda(t))W(t)\rho$ は、

$$\left(1 - \frac{m}{\lambda(t)}\right)W(t)\rho < W(t)\rho$$

であるため、自己間引きがある限り ($m > 0$)、植物生長のロジスチック理論の仮定 3 で規定される最終収量 $Y(t)$ ($= W(t)\rho$) に決して到達しないことになる。更に、相対死亡率 m が密度に依存するので、収量 y の上限値 $(1 - m/\lambda(t))W(t)\rho$ は密度に依存してしまう。結局、(17) 式で表される収量 y の成長曲線には最終収量一定の法則が取り込まれていないことになる。平均個体重 w の成長に他の成長曲線、例えば、Richards 曲線 (RICHARDS, 1959) を仮定した (BLEASDALE and NELDER, 1960) としても上記と同様な結論に達する。

以上のことは、自己間引きのない個体群の密度効果を対象とした植物生長のロジスチック理論を、もし自己間引きのある個体群の密度効果に適用しようとする、その理論の基礎仮定である平均個体重 w の成長に関する仮定 1 と最終収量 $Y(t)$ に関する仮定 3 との間に調和がとれなくなってしまうことを意味している。したがって、植物生長のロジスチック理論から誘導される (9) 式は、自己間引きのある個体群での C-D 効果を記述する一般式とはなり得ないことが理解される。

IV. 自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論

1. 自己間引きのない個体群から自己間引きのある個体群へ

自己間引きのない個体群を対象とした植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) を自己間引きのある個体群に適用することは、平均個体重 w の成長様式を収量 y の成長様式に先んじて決定することになってしまい(図-1 参照)、このことに起因して理論の基礎仮定間に調和がとれなくなってしまう。この点を克服するには、自己間引きが起こっていきようがまいが、収量 y がロジスチック成長 ((16) 式) をすると仮定することにより達成されるだろう。すなわち、枯死個体によって生ずる空間は生存個体の生育空間の増大をもたらすことになり、枯死個体による一時的な収量の減少は生存個体のさらなる成長によって補われる、と考えるわけである。このことを考慮して、植物生長のロジスチック理論を自己間引きのある個体群の密度効果にも適用出来るように、その仮定を以下のように書き替えることにする。

仮定 1] 収量 y の成長は (16) 式で与えられる一般ロジスチック曲線に従う。

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{y}{Y(t)} \right)$$

仮定 2] 成長係数 $\lambda(t)$ は初期密度 ρ_1 に無関係。

$$\frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

仮定 3] 最終収量 $Y(t)$ 一定の法則。

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

仮定 4] 初期平均個体重 w_0 は初期密度 ρ_1 に無関係。

$$y|_{t=0} = y_0 = w_0 \rho_1 \tag{18}$$

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho_1} = 0$$

微分方程式 ((16) 式) の解として、初期条件である (18) 式を考慮すると、

$$\frac{1}{y} = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau + \frac{e^{-\tau}}{w_0 \rho_1} \tag{19}$$

が誘導される。ここで、植物生長のロジスチック理論における逆数式の誘導と同様に、(11) 式と (12) 式による置き換えを行うと、(19) 式は、

$$\frac{1}{y} = A + \frac{B}{\rho_1} \tag{20}$$

となる。仮定 2, 3 及び 4 より、係数 A と B は初期密度 ρ_1 に依存しない、時間のみに依存し

た係数であるので、(20)式は、任意の時間における収量 y と初期密度 ρ_1 との関係、すなわち、Y-D効果を記述していることになる。自己間引きのない個体群においては $\rho = \rho_1$ であるので、(20)式は、植物生長のロジスチック理論より結論された(13)式に一致する。このことは、自己間引きが起こってはいようがまいが、収量 y と初期密度 ρ_1 との間には(20)式で与えられるY-D効果の逆数式が成立することを物語っている。

さて、以下のように定義される架空の平均個体重 w_1 (IKUSIMA *et al.*, 1955; KIRA *et al.*, 1956; SHINOZAKI and KIRA, 1956), すなわち、

$$w_1 \equiv \frac{y}{\rho_1} \quad (21)$$

を考えてみる。(21)式を考慮することにより、(20)式を架空の平均個体重 w_1 と初期密度 ρ_1 との間に成立するC-D効果の逆数式に変換することが出来る。すなわち、

$$\frac{1}{w_1} = A\rho_1 + B \quad (22)$$

である。自己間引きのない($\rho = \rho_1$)個体群においては $w = w_1$ であるので、(22)式は、植物生長のロジスチック理論より結論された(1)式に一致する。このことは、自己間引きが起こってはいようがまいが、架空の平均個体重 w_1 と初期密度 ρ_1 との間には(22)式で与えられるC-D効果の逆数式が成立することを物語っている。また、(22)式は、SHINOZAKI and KIRA (1956)が実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との間に成立する関係式((2)式)を導くために使用した2つの基礎仮定の内の1つ(注1のii)の成立の理論的根拠を与えている。

2. 密度依存的な枯死

図-2は、只木ら(1979)によるアカマツ天然生除伐試験の結果より、密度の減少を図示したものである。篠崎(1961)がダイズの実験個体群で認めたのと同様に、図-2より以下のことが読み取れる。i) 初期密度 ρ_1 が大きいほど実現密度 ρ の減少は急である。ii) 任意の時間で比較すると、 ρ_1 が大きいほど ρ も大きい傾向にある。iii) 時間が十分経過すると、 ρ_1 が異なっても ρ は、ある一定の値に収斂する傾向にある。

図-2のアカマツのデータを、任意の時間での実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との関係にプロットし直したものが図-3である。図より、実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との関係は、SHINOZAKI and KIRA (1956)が導いた前出の(2)式(注1参照)、すなわち、

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \varepsilon(t)$$

で良く近似されていることが分かる。安藤(1968)も、図-3で使用したと同じデータ(18年生まで)により、(2)式の成立を確認している。(2)式中の $\varepsilon(t)$ は密度に依存しない、時間のみに依存した係数であり、 $1/\varepsilon(t)$ は実現密度 ρ の上限値を与える。(2)式の関係は、草本でも認められている(SHINOZAKI and KIRA, 1956; YODA *et al.*, 1963)。また、WATKINSON(1980)も、(2)式を*Agrostemma githago*と*Raphanus sativus*の個体群に適用した結果、(2)式がそれらの密度減少を非常に良く説明したことを報告している。

3. 自己間引き個体群における密度効果の逆数式

ここで、IV-1節の4つの仮定に、以下の仮定を追加することにする。

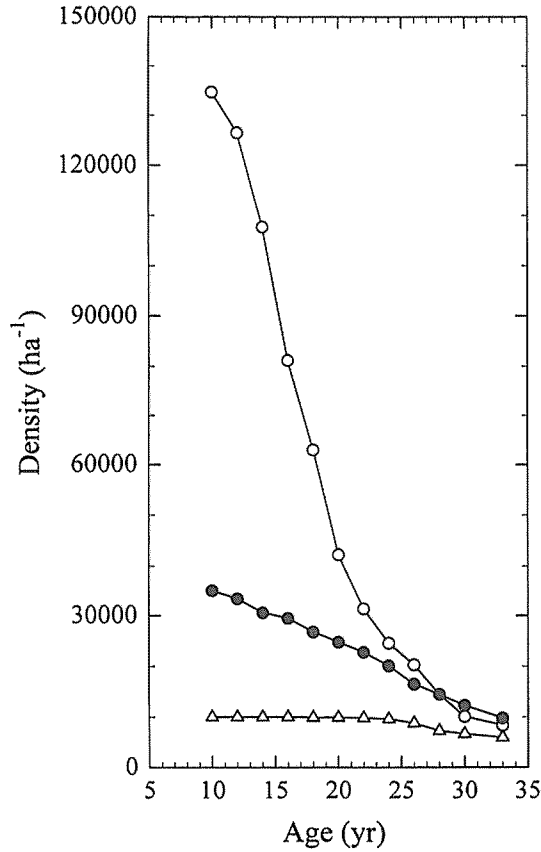


図-2. アカマツ天然生伐試験林（只木ら，1979）の初期密度 ρ_1 に依存した生存曲線

仮定5] 任意の生育段階 t で実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との間には以下の関係式 ((2) 式) が成立する (SHINOZAKI and KIRA, 1956) (注1 参照)。

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \epsilon(t) \quad \left(\rho|_{\rho_1 \rightarrow \infty} = \frac{1}{\epsilon(t)} \right)$$

$$\frac{\partial \epsilon(t)}{\partial \rho} = \frac{\partial \epsilon(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

したがって、(2) 式を (20) 式に代入することにより、

$$\frac{1}{y} = A - B\epsilon(t) + \frac{B}{\rho} \tag{23}$$

を得る。ここで、新しい係数 A_t 、すなわち、

$$A_t = A - B\epsilon(t) \quad \left(= e^{-r} \int_0^t \frac{e^{\tau}}{Y(\tau)} d\tau - \frac{e^{-r}}{w_0} \epsilon(t) \right) \tag{24}$$

を導入することにより、(24) 式は、

$$\frac{1}{y} = A_t + \frac{B}{\rho} \tag{25}$$

となる。係数 A_t と B は実現密度 ρ に依存しない、時間のみに依存した係数である(注3 参照) ので、(25) 式は、自己間引きのある個体群における任意の時間での取量 y と実現密度 ρ との間

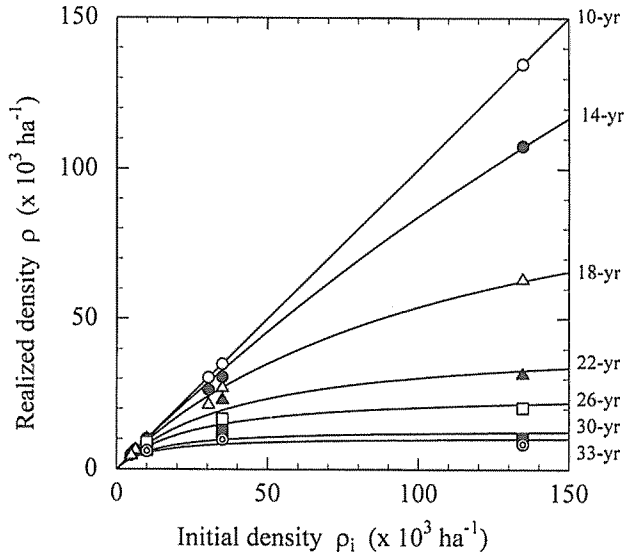


図-3. アカマツ天然生除伐試験林（只木ら，1979）の実現密度 ρ と初期密度 ρ_i との関係
 初期密度 ρ_i は実験開始時（10年生）の密度である。図中の曲線は、(2)式により与えられる。

に成立する Y-D 効果の逆数式を与える。

平均個体重 w の定義式である (3) 式を考慮することにより、(25) 式を、自己間引きのある個体群における平均個体重 w と実現密度 ρ との間に成立する C-D 効果の逆数式に変換することが出来る。すなわち、

$$\frac{1}{w} = A_t \rho + B \quad (26)$$

である。この (26) 式は、SHINOZAKI and KIRA (1956) が実現密度 ρ と初期密度 ρ_i との関係式 (2) 式を導くために使用した 2 つの基礎仮定の内の一 (注 1 の i) が、そのままの形で現れたものと考えることが出来る。自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論からの帰結である (26) 式の成立は、自己間引き個体群においても平均個体重 w と実現密度 ρ との間に逆数式が成立するというこれまでの多くの事実 (e.g., SHINOZAKI and KIRA, 1956; 安藤, 1962, 1968; YODA *et al.*, 1963; DREW and FLEWELLING, 1977; 只木ら, 1979; THORANISORN *et al.*, 1990; 只木, 1995) によって支持される。

V. 考 察

1. 自己間引き個体群における平均個体重 w の成長

自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論においては、収量 y の成長が一般ロジスチック曲線 ((16) 式)、すなわち、

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{y}{Y(t)} \right)$$

に従うと仮定された。この場合、平均個体重 w の成長は、どのような成長曲線に従うので

あろうか？

平均個体重 w の相対成長率，収量 y の相対成長率及び相対死亡率を結びつけている (14) 式に，収量 y の成長曲線である (16) 式を代入すると，

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{y}{Y(t)} \right) + m = (\lambda(t) + m) \left[1 - \frac{w}{(1 + m/\lambda(t)) (Y(t)/\rho)} \right] \quad (27)$$

が得られる。したがって，平均個体重 w の成長は成長係数 $\lambda(t) + m$ 及び上限値 $(1 + m/\lambda(t)) \times (Y(t)/\rho)$ の一種のロジスチック曲線に従うことになる。ここで明らかなのは，平均個体重 w の上限値 $W(t)$ は，自己間引きのない個体群を対象とする植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) の仮定 3 で規定される (5) 式，すなわち，

$$W(t) = \frac{Y(t)}{\rho}$$

ではなく，

$$W(t) = \left(1 + \frac{m}{\lambda(t)} \right) \frac{Y(t)}{\rho} \quad (28)$$

となることである。

平均個体重 w の成長が (27) 式に従うと仮定したとき，自己間引き個体群における平均個体重 w と実現密度 ρ との間に成立する C-D 効果の逆数式 ((26) 式) が直接導かれるであろうか？ もし，導かれるとするなら，自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論は論理的に首尾一貫していることが立証される。このことを，次節で検討する。

2. 自己間引き個体群への植物生長のロジスチック理論の拡張

前節において，収量 y の成長が一般ロジスチック曲線 ((16) 式) に従うと仮定された場合，自己間引きのある個体群の平均個体重 w の成長は (27) 式の成長曲線に従うことが結論された。このことを考慮して，植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) を自己間引きのある個体群をも対象とすることが出来るように，その仮定を以下のように書き替えることにする。

仮定 1] 平均個体重 w は (27) 式で与えられる成長曲線に従う。

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w}{Y(t)/\rho} \right) + m \quad \left(m = -\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{dt} \right)$$

仮定 2] 収量 y の成長係数 $\lambda(t)$ は初期密度 ρ_1 に無関係。

$$\frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

仮定 3] 最終収量 $Y(t)$ 一定の法則。

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

仮定 4] 初期平均個体重 w_0 ((6) 式) は初期密度 ρ_1 に無関係。

$$w_0 = w |_{t=0}$$

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho_1} = 0$$

微分方程式 ((27) 式) の解として，初期条件である (6) 式を考慮すると，

$$\frac{1}{w} = \rho e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \frac{\rho}{\rho_1} \quad (29)$$

が得られる (注 4 参照)。ここで、IV-3 節と同様に以下の仮定を追加することにする。

仮定 5] 任意の生育段階 t で実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との間には以下の関係式 ((2) 式) が成立する (SHINOZAKI and KIRA, 1956) (注 1 参照)。

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \varepsilon(t) \quad \left(\rho \Big|_{\rho_1 \rightarrow \infty} = \frac{1}{\varepsilon(t)} \right)$$

$$\frac{\partial \varepsilon(t)}{\partial \rho} = \frac{\partial \varepsilon(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

したがって、(29) 式に (2) 式を代入すると、

$$\frac{1}{w} = \rho e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \rho \left(\frac{1}{\rho} - \varepsilon(t) \right) = \left(e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau - \frac{e^{-\tau}}{w_0} \varepsilon(t) \right) \rho + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (30)$$

が得られる。ここで、(24) 式と (12) 式、すなわち、

$$A_1 = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau - \frac{e^{-\tau}}{w_0} \varepsilon(t)$$

$$B = \frac{e^{-\tau}}{w_0}$$

による置き換えを行うと、(30) 式は前出の (26) 式、すなわち、

$$\frac{1}{w} = A_1 \rho + B$$

となる。

したがって、収量 y のロジスチック成長 ((16) 式) の仮定 (自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論) から誘導された逆数式と平均個体重 w の成長曲線 ((27) 式) の仮定 (拡張された植物生長のロジスチック理論) から誘導された逆数式とが一致することが確認される。

3. 架空の平均個体重 w_1 と植物生長のロジスチック理論

(21) 式で定義される架空の平均個体重 w_1 は、どのような成長曲線に従うのであろうか? (21) 式の両辺を時間 t で微分することにより、

$$\frac{1}{w_1} \frac{dw_1}{dt} = \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \quad (31)$$

が得られる。ここで、収量 y の成長に一般ロジスチック曲線 ((16) 式) を仮定すると、(31) 式は、

$$\frac{1}{w_1} \frac{dw_1}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{y}{Y(t)} \right) = \lambda(t) \left(1 - \frac{y/\rho_1}{Y(t)/\rho_1} \right)$$

となる。したがって、架空の平均個体重 w_1 の成長曲線は、以下の一般ロジスチック曲線と与えられることになる。

$$\frac{1}{w_1} \frac{dw_1}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w_1}{W_1(t)} \right) \quad (32)$$

ただし、 $W_1(t)$ は架空の平均個体重 w_1 の上限値であり、以下の式で与えられる。

$$W_1(t) = \frac{Y(t)}{\rho_1} \quad (33)$$

すなわち、収量 y の成長が (16) 式のロジスチック曲線に従うことと、架空の平均個体重 w_1 の成長が (32) 式のロジスチック曲線に従うことは同義ということになる (cf., IKUSIMA *et al.*,

1955)。

植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) を自己間引きのある個体群の密度効果に適用しようとする際に生じる仮定間の不調和は、平均個体重 w がロジスチック曲線 ((4) 式) に従うと仮定することに起因していた (III章参照)。そこで、平均個体重 w ((1) 式) ではなく架空の平均個体重 w_1 ((21) 式) がロジスチック曲線に従うとして、植物生長のロジスチック理論の仮定を、以下のように書き替えることにする。

仮定 1] 架空の平均個体重 w_1 の成長は (32) 式で与えられる一般ロジスチック曲線に従う。

$$\frac{1}{w_1} \frac{dw_1}{dt} = \lambda(t) \left(1 - \frac{w_1}{W_1(t)} \right)$$

仮定 2] 成長係数 $\lambda(t)$ は初期密度 ρ_1 に無関係。

$$\frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

仮定 3] 最終収量 $Y(t)$ 一定の法則。

$$W_1(t) = \frac{Y(t)}{\rho_1}$$

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho_1} = 0$$

仮定 4] 初期平均個体重 w_0 ((6) 式) は初期密度 ρ_1 に無関係。

$$w_0 = w|_{t=0}$$

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho_1} = 0$$

以上の仮定より、

$$\frac{1}{w_1} = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{W_1(t)} dt + \frac{e^{-\tau}}{w_0} = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau} \rho_1}{Y(t)} dt + \frac{e^{-\tau}}{w_0} = \left(e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} dt \right) \rho_1 + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (34)$$

を得る。ここで、植物生長のロジスチック理論における逆数式の誘導と同様に、(11) 式と (12) 式の置き換えを行うと、(34) 式は、

$$\frac{1}{w_1} = A \rho_1 + B \quad (35)$$

となる。(35) 式は、自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論より導かれた、架空の平均個体重 w_1 と初期密度 ρ_1 との間に成立する C-D 効果の逆数式 ((22) 式) そのものである。

(35) 式に、架空の平均個体重 w_1 の定義式である (21) 式を代入することにより、

$$\frac{1}{y} = A + \frac{B}{\rho_1} \quad (36)$$

が得られる。(36) 式は、自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論より導かれた、収量 y と初期密度 ρ_1 との間に成立する Y-D 効果の逆数式 ((20) 式) そのものである。

VI. おわりに

自己間引きのある個体群においては、収量 y の相対成長率 $(1/y)(dy/dt)$ 、平均個体重 w の相対成長率 $(1/w)(dw/dt)$ 及び相対死亡率 $m(= -1/\rho)(d\rho/dt)$ の 3 変量間には、

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} + m \quad (14)$$

が成立している (穂積, 1973; HOZUMI, 1980)。したがって, 自己間引きのある個体群の平均個体重 w の成長様式は, 収量 y の成長様式と密度 ρ の減少様式とによって規定される (図-1 参照)ため, 収量 y の成長を平均個体重 w の成長に先立って規定しないと, 最終収量一定の法則を y の成長曲線に取り込むことが出来なくなる。

収量 y のロジスチック成長, 最終収量一定の法則及び実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との双曲線関係を基本仮定とした自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論により, 自己間引きのある個体群においては, 収量 y , 実現密度 ρ 及び平均個体重 $w (\equiv y/\rho)$ との間に,

$$\frac{1}{w} = A_t \rho + B \quad (26)$$

$$\frac{1}{y} = A_t + \frac{B}{\rho} \quad (25)$$

の逆数関係が成立することが明らかにされた。(26) 式は, SHINOZAKI and KIRA (1956) が実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との関係式 ((2) 式) を導くために使用した 2 つの基礎仮定の内の 1 つ (注 1 の i) が, そのままの形で現れたものと考えることが出来る。自己間引き個体群においても平均個体重 w と実現密度 ρ との間に逆数式が成立するというこれまでの多くの事実 (e.g., SHINOZAKI and KIRA, 1956; 安藤, 1962, 1968; YODA *et al.*, 1963; DREW and FLEWELLING, 1977; 只木ら, 1979; THORANISORN *et al.*, 1990; 只木, 1995) が, (26) 式の成立の実験的な裏付けを与えている。

一方, 収量 y , 初期密度 ρ_1 及び架空の平均個体重 $w_1 (\equiv y/\rho_1)$ との間にも,

$$\frac{1}{w_1} = A \rho_1 + B \quad (22)$$

$$\frac{1}{y} = A + \frac{B}{\rho_1} \quad (20)$$

の逆数関係が成立することが明らかにされた。(22) 式は, SHINOZAKI and KIRA (1956) が実現密度 ρ と初期密度 ρ_1 との関係式 ((2) 式) を導くために使用した 2 つの基礎仮定の内の 1 つ (注 2 の ii) と見なすことが出来, その仮定の成立の理論的根拠を与えている。自己間引きのある個体群での密度効果において, 収量 y , 実現密度 ρ , 平均個体重 w , 初期密度 ρ_1 及び架空の平均個体重 w_1 の間に認められる逆数関係をまとめると, 図-4 のようになる。

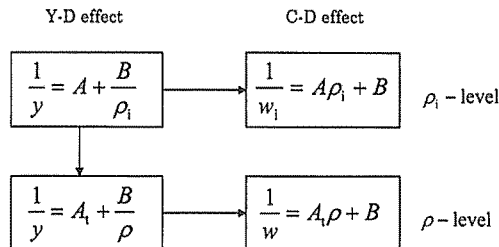


図-4. 自己間引き個体群における初期密度 ρ_1 レベルと実現密度 ρ レベルとで成立する Y-D 効果と C-D 効果の逆数式

w , 平均個体重; y , 収量; w_1 , 架空の平均個体重 ($\equiv y/\rho_1$). 係数 A, B, A_t はそれぞれ (11) 式, (12) 式, (24) 式で与えられる。

自己間引きのない($\rho = \rho_0$)個体群においては $w = w_0$ であるので, (22) 式は, 自己間引きのない個体群を対象とした植物生長のロジスチック理論 (SHINOZAKI and KIRA, 1956) より結論される (1) 式, すなわち,

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

に, また, (20) 式は (13) 式, すなわち,

$$\frac{1}{y} = A + \frac{B}{\rho} \quad (13)$$

に一致する。自己間引きのない個体群で成立する逆数式 ((1) 式あるいは (13) 式) と自己間引きのある個体群で成立する逆数式 ((26) 式あるいは (25) 式) は同一形式であるので, データから係数値を求める (SHINOZAKI and KIRA, 1961) などの実用面では相違はないが, それらの式中の係数 A と係数 A_t は, それぞれ,

$$A = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} dt \quad (11)$$

$$A_t = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} dt - \frac{e^{-\tau}}{w_0} \varepsilon(t) \quad (24)$$

を意味している。

自己間引きのない個体群を対象とした植物生長のロジスチック理論で, 任意の時間断面での $w - \rho$ 関係 (密度効果現象) と時間方向での $w - \rho$ 関係 (自己間引き現象) とを統一的に扱うには解決すべき問題点があったが, 自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論により, 密度効果現象と自己間引き現象とを矛盾することなく統一的に扱える基礎が出来たことになる (cf., 萩原, 1996)。

本論文をとりまとめるにあたり, 名古屋大学農学部のみ木良也教授, 穂積和夫名誉教授, 梅村武夫教授, 帝塚山大学教養学部の篠崎吉郎元教授及び大阪市立大学理学部の山倉拓夫教授から貴重なご教示を賜りました。ここに厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 安藤 貴 (1962) アカマツ天然生除伐試験林の解析 (第 2 報). 本数密度を中心とした解析. 林試研報 147 : 45-77.
- 安藤 貴 (1968) 同齡単純林の密度管理に関する生態学的研究. 林試研報 210 : 1-153.
- BLEASDALE, J. K. A. and NELDER, J. A. (1960) Plant population and crop yield. Nature 188 : 342.
- DREW, T. J. and FLEWELLING, J. W. (1977) Some recent Japanese theories of yield-density relationships and their application to Monterey pine plantations. For. Sci. 23 : 518-534.
- FARAZDAGHI, H. and HARRIS, P. K. (1968) Plant competition and crop yield. Nature 217 : 289-290.
- 萩原秋男 (1996) 自己間引き個体群における平均個体重 - 密度の軌跡に関する理論的研究. 名大演報 15 : 51-67.

- HARPER, J. L. (1977) Population biology of plants. Academic Press, London.
- 穂積和夫 (1973) 植物の相互作用. 共立出版, 東京.
- HOZUMI, K. (1980) Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. II. Growth analysis of self-thinning. Bot. Mag. Tokyo **93** : 149-166.
- HOZUMI, K., ASAHIRA, T. and KIRA, T. (1956) Intraspecific competition among higher plants. VI. Effect of some growth factors on the process of competition. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. **D7** : 15-34.
- IKUSIMA, I., SHINOZAKI, K. and KIRA, T. (1955) Intraspecific competition among higher plants. III. Growth of duckweed, with a theoretical consideration on the C-D effect. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. **D6** : 107-119.
- 吉良龍夫・穂積和夫・小川房人・小山博史・生島 功・依田恭二・篠崎吉郎 (1956) 同種植物個体群の競争現象. 生物科学 **8** : 2-10.
- KIRA, T., OGAWA, H., HOZUMI, K., KOYAMA, H. and YODA, K. (1956) Intraspecific competition among higher plants. V. Supplementary notes on the C-D effect. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. **D7** : 1-14.
- KIRA, T., OGAWA, H. and SAKAZAKI, N. (1953) Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-yield-density interrelationship in regular dispersed populations. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. **D7** : 1-16.
- LYSENKO, T. D. (1946) Natural selection and intraspecific competition. *In* Agrobiolgy (LYSENKO, 1954), Moscow. (SHINOZAKI and KIRA (1956) より再引用)
- 箕輪光博 (1982) 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.
- 内藤健司 (1983 a) ロジスチック理論と密度管理. その展開過程. 林統研誌 **8** : 1-13.
- 内藤健司 (1983 b) RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (I). $w-N$ trajectory. 日林誌 **65** : 399-407.
- 内藤健司 (1992) 林分成長モデルに関する理論的研究. 宇大演報 **28** : 1-95.
- RICHARDS, F. J. (1959) A flexible growth function for empirical use. J. Exp. Bot. **10** : 290-300.
- 篠崎吉郎 (1953 a) Logistic curve の一般化について I. 一般論. 阪市医大誌 **2** : 143-147.
- 篠崎吉郎 (1953 b) Logistic curve の一般化について II. 日本内地人口. 阪市医大誌 **2** : 259-261.
- 篠崎吉郎 (1953 c) Logistic curve の一般化について III. 日本人口曲線及び $s \sim n$ 表示補遺. 阪市医大誌 **2** : 265-272.
- 篠崎吉郎 (1953 d) Logistic curve の一般化について IV. Population curve の一般的性質. 阪市医大誌 **3** : 12-14.
- 篠崎吉郎 (1953 e) Logistic curve の一般化について V. Pearl の population curves. 阪市医大誌 **3** : 15-20.
- 篠崎吉郎 (1953 f) Logistic curve の一般化について VI. 様々な population curves. 阪市医大誌 **3** : 21-29.

- 篠崎吉郎 (1954) Logistic curve の一般化について VII. 新しい population curves. 阪市医大誌 3 : 243-246.
- 篠崎吉郎 (1961) 植物生長の Logistic 理論. 京大博論.
- 篠崎吉郎 (1979) 植物の密度効果 (3). 収量の生長. 化学と生物 17 : 536-538.
- 篠崎吉郎 (1980) 擬線形要因. 化学と生物 18 : 41-43.
- 篠崎吉郎・穂積和夫 (1962) 逆数式の係数 A の近似. 生理生態 11 : 78-83.
- SHINOZAKI, K. and KIRA, T. (1956) Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7 : 35-72.
- 篠崎吉郎・吉良龍夫 (1958) 生長曲線論. 発生と増殖. pp.1-24. 共立出版, 東京.
- SHINOZAKI, K. and KIRA, T. (1961) The C-D rule, its theory and practical uses. (Intraspecific competition among higher plants. X.). J. Biol. Osaka City Univ. 12 : 69-82.
- SILVERTOWN, J. W. and DOUST, J. L. (1993) Introduction to plant population biology. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- 只木良也・竹内郁雄・河原輝彦・佐藤 明・蜂屋欣二 (1979) アカマツ天然生除伐試験林の解析 (第 3 報). 試験の経過と結果. 林試研報 305 : 125-144.
- 只木良也 (1995) 立木密度の違うコジイ幼齢林の構造と物質生産. 名大演報 14 : 1-24.
- THORANISORN, S., SAHUNALU, P. and YODA, K. (1990) Density effects and self-thinning in even-aged pure stands of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. Bot. Mag. Tokyo 103 : 283-295.
- WATKINSON, A. R. (1980) Density-dependence in single-species populations of plants. J. Theor. Biol. 83 : 345-357.
- WILLEY, R. W. and HEATH, S. B. (1969) The quantitative relationships between plant population and crop yield. Adv. Agron. 21 : 281-321.
- YODA, K., KIRA, T., OGAWA, H. and HOZUMI, K. (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants. XI.). J. Biol. Osaka City Univ. 14 : 107-129.

【注 1】

SHINOZAKI and KIRA (1956) は, 以下の 2 つの経験的事実を基礎仮定として (2) 式を導いている。

- i) 平均個体重 w ($\equiv y/\rho$) と実現密度 ρ との間には, 自己間引きが起こっていても逆数式が成立する。

$$\frac{1}{w} = A\rho + B$$

- ii) 架空の平均個体重 w_1 ($\equiv y/\rho_1$) と初期密度 ρ_1 との間にも逆数式が成立する。

$$\frac{1}{w_1} = A'\rho_1 + B'$$

$w - \rho$ の逆数式で $\rho \rightarrow 0$, また, $w_1 - \rho_1$ の逆数式で $\rho_1 \rightarrow 0$ の状態は低密度の極限であり, 過密による自己間引きは起こらない。したがって,

$$w|_{\rho=0} = w_1|_{\rho_1=0}$$

が成立する。このことは、上の2つの逆数式において、

$$B = B'$$

であることを意味する。更に、

$$\frac{1}{y} = \frac{1}{w\rho} = \frac{1}{w_1\rho_1}$$

であることを考慮すると、

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \frac{A' - A}{B}$$

が成立する。ここで、

$$\frac{A' - A}{B} = \varepsilon(t)$$

と置き換えると、以下の式 ((2) 式) を得る。

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \varepsilon(t)$$

上の仮定から明らかなように、 $\varepsilon(t)$ は実現密度 ρ 及び初期密度 ρ_1 に無関係な、時間 t のみの関数である。

ただし、本論の議論 (V-3 節) に従うと、前述の $w - \rho_1$ の逆数式の係数 A' は、(11) 式、すなわち、

$$A = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau$$

で定義される係数 A に相当することになる。一方、前述の $w - \rho$ の逆数式の係数 A は、(24) 式、すなわち、

$$A_t = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau - \frac{e^{-\tau}}{w_0} \varepsilon(t)$$

で定義される係数 A_t に相当することになる。

【注2】

植物生長のロジスチック理論の仮定1において、平均個体重 w が単純ロジスチック曲線、すなわち、

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \lambda \left(1 - \frac{w}{W} \right)$$

に従うとすると、(7) 式の代わりに、

$$\frac{1}{w} = \frac{1 - e^{-\lambda t}}{W} + \frac{e^{-\lambda t}}{w_0}$$

が得られる。この式に、仮定3の(5)式に対応する、

$$W = \frac{Y}{\rho}$$

を代入すると、

$$\frac{1}{w} = \frac{1 - e^{-\lambda t}}{Y} \rho + \frac{e^{-\lambda t}}{w_0}$$

となる。ここで、(11) 式と (12) 式にそれぞれ対応する、

$$A = \frac{1 - e^{-\lambda t}}{Y}$$

$$B = \frac{e^{-\lambda t}}{w_0}$$

で置き換えをすることにより、C-D 効果の逆数式、

$$\frac{1}{w} = A\rho + B$$

が得られる (SHINOZAKI and KIRA, 1956)。

平均個体重 w の成長に λ 型ロジスチック曲線 ($\lambda = \lambda(t)$, $W = \text{const.}$) (篠崎, 1953 a) を仮定しても同様な結論に達する (篠崎・穂積, 1962; FARAZDAGHI and HARRIS, 1968)。この場合、逆数式中の係数 A と B は、生物学的時間 τ ((8) 式) の関数として、それぞれ、

$$A = \frac{1 - e^{-\tau}}{Y}$$

$$B = \frac{e^{-\tau}}{w_0}$$

と表される。

平均個体重 w の成長に単純ロジスチック曲線または λ 型ロジスチック曲線を仮定した逆数式の誘導過程においては、一見、密度 ρ が初期密度 ρ_1 でなければならない必然性が生じていないように思える。しかしながら、本論の III 章あるいは V 章の論議から分かるように、自己間引きのない ($\rho = \rho_1$) 個体群においてのみ平均個体重 w の最大値 W は Y/ρ に等しくなる。したがって、 $W = Y/\rho$ を仮定して導かれた C-D 効果の逆数式中の ρ は、あくまでも初期密度 ρ_1 を意味している。

植物生長のロジスチック理論を紹介した殆どの論文が、平均個体重 w の成長を一般ロジスチック曲線ではなく、単純ロジスチック曲線 (WILLEY and HEATH, 1969; DREW and FLEWELLING, 1977) あるいは λ 型ロジスチック曲線 (FARAZDAGHI and HARRIS, 1968) に従うと仮定して、C-D 効果の逆数式を導いている。このことが、C-D 効果の逆数式 ((1) 式) が自己間引きのある個体群においても成立すると錯覚される遠因になっているかもしれない。

【注 3】

(2) 式、すなわち、

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \epsilon(t)$$

の両辺を初期密度 ρ_1 で微分することにより、

$$\frac{\partial \rho}{\partial \rho_1} = \frac{\rho^2}{\rho_1^2}$$

を得る。この式を考慮すると、自己間引き個体群における密度効果のロジスチック理論の仮定 2, 3 及び 4 において、それぞれ、

$$\frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho_1} = \frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho} \frac{\partial \rho}{\partial \rho_1} = \frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho} \frac{\rho^2}{\rho_1^2} = 0$$

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho_1} = \frac{\partial Y(t)}{\partial \rho} \frac{\partial \rho}{\partial \rho_1} = \frac{\partial Y(t)}{\partial \rho} \frac{\rho^2}{\rho_1^2} = 0$$

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho_1} = \frac{\partial w_0}{\partial \rho} \frac{\partial \rho}{\partial \rho_1} = \frac{\partial w_0}{\partial \rho} \frac{\rho^2}{\rho_1^2} = 0$$

となる。ここで、 $\rho^2/\rho_1^2 \neq 0$ であるから、

$$\frac{\partial \lambda(t)}{\partial \rho} = 0$$

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho} = 0$$

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho} = 0$$

が結論され、成長係数 $\lambda(t)$ 、最終収量 $Y(t)$ 及び初期平均個体重 w_0 は実現密度 ρ に依存しないことが証明される。

一方、係数 A_1 と B はそれぞれ (24) 式と (12) 式により、以下のように定義される。

$$A_1 = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} dt - \frac{e^{-\tau}}{w_0} \varepsilon(t)$$

$$B = \frac{e^{-\tau}}{w_0}$$

ただし、

$$\tau = \int_0^t \lambda(t) dt$$

である ((8) 式)。係数 A_1 と B それぞれの定義式中に含まれる τ 、 $Y(t)$ 及び w_0 は前述の通り実現密度 ρ とは独立であり、また、 $\varepsilon(t)$ も仮定 5 より ρ とは独立であるので、係数 A_1 と B は ρ とは無関係な係数であることが結論される。

【注 4】

(27) 式において、 $1/w = x$ と変数変換し、 $dw = -dx/x^2$ に注意すると、(27) 式は、

$$\frac{dx}{dt} + (\lambda(t) + m)x = \frac{\rho}{Y(t)} \lambda(t)$$

と書き換えられる。これは、一階線型微分方程式であるから、その解は、

$$x = \frac{1}{w} = e^{-\int_0^t (\lambda(t) + m) dt} \left[\int_0^t \frac{\rho}{Y(t)} \lambda(t) e^{\int_0^t (\lambda(t) + m) dt} dt + k \right]$$

となる (k は積分定数)。ここで、(8) 式で定義される生物学的時間 τ 、すなわち、

$$\tau = \int_0^t \lambda(t) dt \quad \text{or} \quad d\tau = \lambda(t) dt$$

を考慮し、更に、

$$\int_0^t m dt = \int_0^t -\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{dt} dt = \int_{\rho_1}^{\rho} -\frac{1}{\rho} d\rho = \ln(\rho_1/\rho)$$

であるので、

$$e^{\int_0^t m dt} = e^{\ln(\rho_1/\rho)} = \frac{\rho_1}{\rho}$$

となることに注意すると、

$$\frac{1}{w} = e^{-\tau} \frac{\rho}{\rho_1} \left[\int_0^{\tau} \frac{\rho}{Y(t)} e^{\tau} \frac{\rho_1}{\rho} d\tau + k \right] = e^{-\tau} \rho \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau + e^{-\tau} \frac{\rho}{\rho_1} k$$

を得る。また、初期条件 $t=0$ 、すなわち、 $\tau=0$ のとき、 $w=w_0$ 及び $\rho=\rho_1$ であることを考慮すると、

$$\frac{1}{w_0} = k$$

となるので、(27)式の解として、以下の式((29)式)を得る。

$$\frac{1}{w} = \rho e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(t)} d\tau + \frac{e^{-\tau}}{w_0} \frac{\rho}{\rho_1}$$

Logistic theory of the density effect in self-thinning populations

Akio HAGIHARA

The logistic theory of plant growth, which deals with the density effect in nonself-thinning populations, consists of the following two basic assumptions: the growth of mean plant weight w follows a general logistic equation (Eq. (4)); and the final yield $Y(t) (= W(t)\rho)$ becomes constant independent of density ρ . It was concluded that these two assumptions are in conflict with each other, in case the logistic theory of plant growth is applied to the density effect in self-thinning populations. However, a functional relationship between realized density and initial density is provided for self-thinning in the logistic theory of plant growth. Considering the functional relationship, the logistic theory of plant growth was reconstructed to be applicable for the density effect in self-thinning populations. The present theory consists of the following three basic assumptions: the yield y follows a general logistic equation (Eq. (16)); the law of constant final yield holds; and there exists a functional relationship between realized density ρ and initial density ρ_1 (Eq. (2), Fig. 3). The resultant reciprocal equation of the C-D effect (Eq. (26)) was consistent with one of the two assumptions from which the functional relationship of realized density to initial density is derived. Although the reciprocal equation in self-thinning populations was the same in form as that (Eq. (1)) in nonself-thinning populations, the coefficient A_1 (Eq. (24)) in self-thinning populations was quite different in implication from the coefficient A (Eq. (11)) in nonself-thinning populations. The present conclusion is supported by the empirical fact that the reciprocal equation is discernible in not only nonself-thinning but also self-thinning populations. It is reasonable to think that the reciprocal equation is in reality one derived from the logistic theory of the density effect in self-thinning populations.

Keywords: density-dependent mortality, density effect, general logistic equation, reciprocal equation, self-thinning population, the law of constant final yield