

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

萩原秋男

要 旨

自己間引き個体群の競争密度効果（時間断面での現象）は、C-D効果の一般逆数式で記述される。一方、生育の進んだ個体群の自己間引き（時間方向での現象）は3/2乗則に従う。以上の2つの知見を仮定することにより、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未知関数であった実現密度—初期密度関係の係数 ε 、C-D効果の一般逆数式の係数 A_i 及び最終収量 Y を生物学的時間の関数として明確に定義することが出来た。どんな初期密度から出発した個体群の密度も、生育が進むと生物学的時間に対して指数関数減少をすることが理論的に予測され、個体数の指数関数減少を起こしている個体群こそが3/2乗則に従う個体群であった。任意の初期密度から出発した個体群の生育に伴う平均個体重と密度とが示す軌跡を、密度効果と矛盾することなく説明する理論式が導かれた。この理論式により、死亡率が高いほど密度効果は顕れにくく、一方、死亡率が低いほど密度効果は顕著になることが予測された。理論式に対する近似式の相対誤差が調べられ、実際の平均個体重—密度の軌跡を表すのに、実用面からはこの近似式で十分満足のいくものであると判断された。

キーワード：密度効果，密度依存的な枯死，C-D効果の一般逆数式，ロジスチック理論，平均個体重—密度の軌跡，自己間引きの3/2乗則

I. はじめに

密度の様々な異なった個体群での平均個体重 w と実現密度 ρ との間に、時間断面で認められる現象は密度効果（KIRA *et al.*, 1953）と呼ばれている。一方、特定の個体群での w と ρ との間に、時間方向で認められる現象は自己間引き（只木・四手井, 1959; YODA *et al.*, 1963）と呼ばれている。この2つの現象は、植物生態学の面からの関心（*e.g.*, 小川, 1980; SILVERTOWN and DOUST, 1993）のみならず、森林の密度管理の指針として応用面からも関心を集めている（安藤, 1992; PERRY, 1994）。これまでに、この2つの現象を統一して説明する様々な試みがなされてきた（篠崎, 1961; 穂積, 1973, 1977, 1980, 1983; AIKMAN and WATKINSON, 1980; 箕輪, 1982, 1983 a, b; 内藤, 1983, 1984 a, b; FIRBANK and WATKINSON, 1985; SMITH and HANN, 1986）が、理論的に十分に解明されたとは言い難いのが現状である（内藤, 1992）。

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）

前報（萩原，1996）において，自己間引きのない個体群の密度効果を扱った植物生長のロジスチック理論（SHINOZAKI and KIRA, 1956; 篠崎，1961）を，自己間引きのある個体群の密度効果をも説明出来るように整備し，自己間引き個体群の C-D 効果（競争密度効果）を説明する逆数式を導いた。本論文においては，この C-D 効果の逆数式と自己間引きの 3/2 乗則（YODA *et al.*, 1963）とを融合することにより，自己間引き個体群における平均個体重—密度の軌跡を，密度効果現象と矛盾なく説明出来得るモデルの誘導を試みる。

II. 密度効果（時間断面での現象）と 3/2 乗則（時間方向での現象）

1. 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

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，以下の仮定から構成されている（萩原，1996）。

仮定 1] 収量 y の成長は一般ロジスチック曲線に従う。

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

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

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

仮定 3] 最終収量 $Y(t)$ 一定の法則が成立する。

$$\frac{\partial Y(t)}{\partial \rho_1} = 0 \quad (3)$$

仮定 4] 初期個体重 w_0 は初期密度 ρ_1 に無関係に一定である。

$$\frac{\partial w_0}{\partial \rho_1} = 0 \quad (4)$$

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が成立する（SHINOZAKI and KIRA, 1956）。

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_1} + \varepsilon \left(\rho \Big|_{\rho_1 \rightarrow \infty} = \frac{1}{\varepsilon} \right) \quad (5)$$

$$\frac{\partial \varepsilon}{\partial \rho} = \frac{\partial \varepsilon}{\partial \rho_1} = 0 \quad (6)$$

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では，仮定 1 において収量 y ではなく平均個体重 w が一般ロジスチック曲線に従うとされていた。仮定 2，3 及び 4 は植物生長のロジスチック理論と基本的に同じ仮定である。仮定 5 は，新たに加えられた仮定である。

以上の 5 つの仮定より，以下の逆数式が誘導される。

$$\frac{1}{w} = A_t \rho + B \quad (7)$$

(7) 式の係数 A_t と B は実現密度 ρ に無関係な，時間のみに依存した係数であり，

$$A_t = e^{-\tau} \int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(\tau)} d\tau - \frac{e^{-\tau}}{w_0} \varepsilon(\tau) \quad (8)$$

$$B = \frac{e^{-\tau}}{w_0} \quad (9)$$

として与えられる。ただし、 τ は生物学的時間(篠崎, 1961, 1994)を表し、次式で定義される。

$$\tau = \int_0^t \lambda(t) dt \quad (10)$$

すなわち、任意の生物学的時間 τ で、密度の様々な異なった個体群の平均個体重 w と実現密度 ρ との間に (7) 式が成立することになる。(7) 式の成立は、自己間引き個体群においても逆数式が成立するというこれまでの経験的事実 (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) と符合する。(7) 式を、自己間引きのない((8) 式において、 $\varepsilon(\tau)=0$) 個体群での C-D 効果(競争密度効果)の逆数式(SHINOZAKI and KIRA, 1956) と区別するために、C-D 効果の一般逆数式と呼ぶことにする。

2. 自己間引きの 3/2 乗則

YODA *et al.* (1963) は、立地条件や生育段階とは無関係に、十分に密閉した植物個体群の平均個体重 w と実現密度 ρ との間に、以下の関係が成立することを発見した。

$$w = K\rho^{-\alpha} \quad (11)$$

ただし、 α と K は種に固有な定数である。係数 α は種に無関係に 3/2 に近い値をとる (WHITE, 1985) ことから、(11) 式の関係は自己間引きの 3/2 乗則と呼ばれている。

一方、只木・四手井 (1959)、安藤 (1962) 及び只木 (1963, 1964) らは、十分に密閉していない個体群においても枯死は起こっており、生育経過に伴い、この個体群の w - ρ 軌跡は 3/2 乗則に従うようになることを見出した。このことは、どんな初期密度 ρ_1 から出発した個体群でも、その w - ρ の軌跡は、生物学的時間 $\tau \rightarrow \infty$ で (11) 式に従うことになることを意味している。

III. 密度効果と 3/2 乗則との融合

任意の初期密度 ρ_1 から出発した個体群の平均個体重 w と実現密度 ρ は生育時間 t 、すなわち、生物学的時間 τ ((10) 式) の関数であるはずである。HOZUMI (1977) は、平均個体重 w と実現密度 ρ とが両対数グラフ上で示す w - ρ 軌跡の勾配が、

$$\frac{d \ln w}{d \ln \rho} = - \frac{\frac{1}{w} \frac{dw}{dt}}{-\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{dt}} = - \frac{\frac{1}{w} \frac{dw}{d\tau}}{-\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{d\tau}} \quad (12)$$

で与えられることを指摘した((10) 式より、 $d\tau = \lambda(t) dt$ を考慮している)。すなわち、両対数グラフ上で w - ρ 軌跡の勾配は、相対死亡率に対する、平均個体重 w に関する相対成長率の比に負号を付したものとして定義されることになる。

ある時間断面(生物学的時間)での密度効果を記述する C-D 効果の一般逆数式((7) 式)を、ある初期密度 ρ_1 から出発した個体群の平均個体重 w と実現密度 ρ との時間方向 (τ =variable)での関係、すなわち、 w - ρ 軌跡と見なすことも出来る。(12) 式を念頭に置き、(7) 式における時間方向での両対数軸グラフ上の勾配を求めると、

$$\frac{d \ln w}{d \ln \rho} = \frac{\frac{dA_t}{d\tau} - \left(-\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{d\tau}\right) A_t - \frac{B}{\rho}}{\left(A_t + \frac{B}{\rho}\right) \left(-\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{d\tau}\right)} \quad (13)$$

が得られる((9)式より, $dB/d\tau = -B$ を考慮している)。一方, (11)式より, 3/2乗則に従っている個体群における平均個体重 w と実現密度 ρ とに関する両対数軸グラフ上の勾配を求めると,

$$\frac{d \ln w}{d \ln \rho} = -\alpha \quad (14)$$

が得られる。

生物学的時間 $\tau \rightarrow \infty$ では, C-D 効果の一般逆数式((7)式)の時間方向での両対数グラフ上の勾配((13)式)と3/2乗則((11)式)における両対数グラフ上の勾配((14)式)とが等しくなる(HOZUMI, 1977)ので, 次式が成立することになる。

$$\frac{dA_t}{d\tau} = \frac{(1-am)B}{\rho} - (\alpha-1)mA_t \quad (15)$$

ここで, m は生物学的時間 τ に対する相対死亡率を表し, 次式で定義される。

$$m = -\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{d\tau} \quad (16)$$

(15)式において, 左辺が実現密度 ρ に無関係である ($\partial(dA_t/d\tau)/\partial\rho=0$) ので, 右辺も ρ に無関係であることが要請される。このことは, (15)式の右辺の, 実現密度 ρ に関する導関数がゼロ, すなわち,

$$\frac{(1-am)B}{\rho^2} \frac{d\rho_t}{d\rho} + \left[(\alpha-1)A_t + \frac{\alpha B}{\rho} \right] \frac{dm}{d\rho} = 0 \quad (17)$$

の成立を要請する((5)式より, $1/\rho^2 = (1/\rho^2)(d\rho_t/d\rho)$ を考慮している)。(17)式で, $d\rho_t/d\rho = 0$ 且つ $dm/d\rho = 0$ であるなら, (17)式の成立は保証される。言い換えるなら, あらゆる個体群の初期密度 ρ_t と相対死亡率 m が, $\tau \rightarrow \infty$ でそれぞれ一定値, すなわち,

$$\rho_t = \rho^* \quad (= \text{const.}) \quad (18)$$

$$m = -\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{d\tau} = \mu \quad (= \text{const.}) \quad (19)$$

を満足するなら, (17)式の成立は保証される。

(19)式の解として, 初期条件である(18)式を考慮すると,

$$\rho = \rho^* e^{-\mu\tau} \quad (20)$$

が得られる。すなわち, 生育が充分進んで ($\tau \rightarrow \infty$) 3/2乗則に従うようになった個体群の実現密度 ρ は, その初期密度 ρ_t とは無関係に, 生物学的時間 τ に対して指数関数減少をすることになる。このことは, ZUE *et al.* (1996) による, アカマツ林の密度試験(只木ら, 1979)の枯死過程の解析の結果と一致する。なお, ρ^* は生物学的時間 $\tau = 0$ で既に3/2乗則に従っている個体群の初期密度であると解釈され, HOZUMI (1980)はこの個体群を ρ^* -population と呼んだ。

IV. 結 果

1. 密度依存的な枯死

ρ_i^* -population の密度の減少は (20) 式に従うから、実現密度 ρ -初期密度 ρ_i 関係を与える (5) 式の係数 ε は、

$$\varepsilon = \frac{1}{\rho} - \frac{1}{\rho_i} = \frac{e^{\mu\tau}}{\rho_i^*} - \frac{1}{\rho_i^*} = \frac{1}{\rho_i^*} (e^{\mu\tau} - 1) \quad (21)$$

を満足していることになる。(21) 式により、自己間引き個体群における密度効果のロジック理論 (II-1 節) では未知関数であった、(5) 式の係数 ε を生物学的時間 τ の関数として明確に定義することが出来たことになる。篠崎 (1961) は、オオアレチノギクの自己間引きのデータの解析結果より、(5) 式の係数 ε が次式で表されると予想した。

$$\varepsilon = p(e^{\mu\tau} - 1) \quad (22)$$

これまで、(22) 式の係数 p の生物学的意味が明確でなかった (HOZUMI, 1977, 1980) が、(21) 式の誘導により、係数 p が ρ_i^* -population の初期密度 ρ_i^* の逆数を意味していることが明らかとなった。

初期密度 ρ_i から出発した個体群の実現密度 ρ の減少は、(21) 式を (5) 式に代入することにより、

$$\frac{1}{\rho} = \frac{1}{\rho_i} + \varepsilon = \frac{1}{\rho_i} + \frac{1}{\rho_i^*} (e^{\mu\tau} - 1) \quad (23)$$

で与えられる。図-1 に示すように、初期密度 ρ_i の違いにより生存曲線は 3 つのタイプに分類され、 $\rho_i < \rho_i^*$ の場合は Logistic 減少を、 $\rho_i = \rho_i^*$ の場合は Exponential 減少を、また、 $\rho_i > \rho_i^*$ の場合は Cologistic (篠崎, 1953) 減少をする。さらに、どんな初期密度 ρ_i から出発した個体群も、生育段階が進むと、実現密度 ρ は生物学的時間 τ に関して指数関数減少するようになることが分かる。

2. C-D 効果の一般逆数式の係数 A_t 値の推移

(9) 式及び (19) 式と (20) 式を考慮すると、(15) 式は、

$$\frac{dA_t}{d\tau} + (\alpha - 1)\mu A_t = \frac{1 - \alpha\mu}{w_0\rho_i^*} e^{-(1-\mu)\tau} \quad (24)$$

と書き替えられる。(24) 式は A_t に関する 1 階線形微分方程式となっている。その解として、初期条件 ((5) 式において $t=0$, すなわち、 $\tau=0$ のとき $\varepsilon=0$ であるので、(8) 式において $\tau=0$ のとき $A_t=0$ となる) を考慮すると、

$$A_t = \frac{e^{-(\alpha-1)\mu\tau} - e^{-(1-\mu)\tau}}{w_0\rho_i^*} \quad (25)$$

を得る。(25) 式により、C-D 効果の一般逆数式 ((7) 式) の係数 A_t を、生物学的時間 τ の関数として明確に決定することが出来たわけである。なお、係数 A_t の値が正であることを考慮すると、死亡率 μ は、

$$0 < \mu < \frac{1}{\alpha} \quad (26)$$

の範囲にあることが結論される。

図-2 に示すように、係数 A_t の値は、生育初期において急激に増加して最大値に達し、その

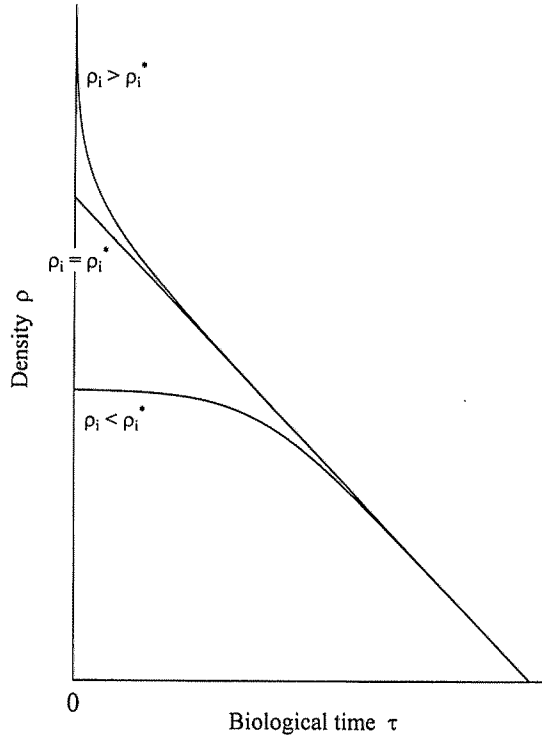


図-1. 初期密度 ρ_i に依存した生存曲線の違い
 実現密度 ρ は対数值. 曲線は(23)式により与えられる($\mu=0.6$). ρ_i^* は ρ_i^* -population(本文参照)の初期密度. $\rho_i < \rho_i^*$, Logistic 減少; $\rho_i = \rho_i^*$, Exponential 減少; $\rho_i > \rho_i^*$, Cologistic 減少.

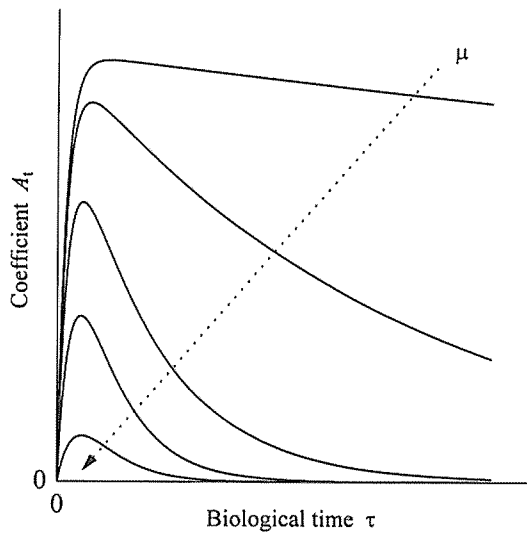


図-2. C-D 効果の一般逆数式 ((7) 式) の係数 A_t 値の推移
 死亡率 μ の増大に伴い, A_t 値は減少する. 曲線は(25)式により与えられる ($\alpha=3/2$).

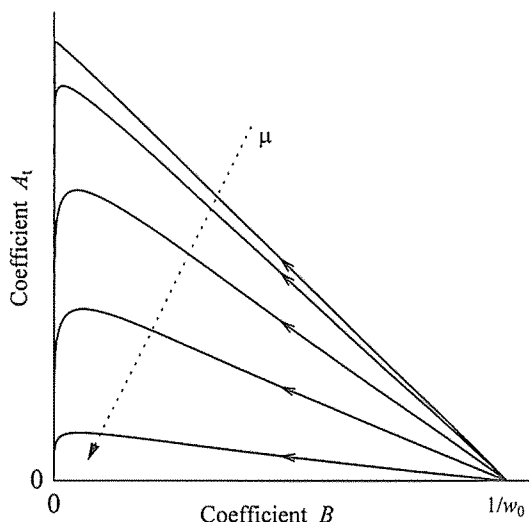


図-3. 死亡率 μ の変化に伴う A_1 - B 図の変化

w_0 は初期平均個体重. 曲線は (27) 式により与えられる ($\mu=0.6, \alpha=3/2$).

後, 生育に伴い徐々に減少する。また, 係数 A_1 の値は, 死亡率 μ の増加に伴い減少する。

係数 B の定義式 ((9) 式) と係数 A_1 の定義式 ((25) 式) を考慮することにより, A_1 - B 関係を以下のように定義することが出来る。

$$A_1 = \frac{(w_0 B)^{(\alpha-1)\mu} - (w_0 B)^{1-\mu}}{w_0 \rho_1^*} \quad (27)$$

図-3 に示すように, 係数 A_1 の値は, 係数 B の値の減少に伴い最大値まで増加し, その後, 減少する。

3. 生育に伴う平均個体重-密度の軌跡

C-D 効果の一般逆数式 ((7) 式) の係数 A_1 と B の定義式 ((25) 式, (9) 式) に含まれる生物学的時間 τ は, 常に e^τ としてそれらの定義式中に表れる。この e^τ を, 実現密度 ρ の減少を表す理論式 ((23) 式) より,

$$e^\tau = \left(\frac{\rho_1^*}{\rho} - \frac{\rho_1^*}{\rho_0} \right)^{1/\mu} \quad (28)$$

として実現密度 ρ の関数として書き替えることが出来る。ただし,

$$\frac{1}{\rho_0} = \frac{1}{\rho_1} - \frac{1}{\rho_1^*} \quad (29)$$

である。また, w_0 と ρ_1^* は $3/2$ 乗則に従っている個体群の初期平均個体重と初期密度であるので, $3/2$ 乗則を表す (11) 式より,

$$w_0 = K \rho_1^{*-\alpha} \quad (30)$$

を満足していることになる。

したがって, C-D 効果の一般逆数式 ((7) 式) の係数 A_1 の定義式 ((25) 式) と係数 B の定義式 ((9) 式) 中の e^τ を (28) 式により書き替えて, 更に, (30) 式を考慮することにより, C-D

効果の一般逆数式 ((7) 式) を実現密度 ρ の関数として,

$$w = \frac{K\rho^{-\alpha}\left(1 - \frac{\rho}{\rho_0}\right)^{\alpha-1}}{1 + \frac{\rho_1^*}{\rho_0}\left(\frac{\rho_1^*}{\rho} - \frac{\rho_1^*}{\rho_0}\right)^{-(1/\mu+1-\alpha)}} \quad (31)$$

と変形することが出来る。(31) 式は林分の生育経過に伴う平均個体重 w と実現密度 ρ との軌跡を記述している。

図-4 に示すように、(31) 式は、初期密度 ρ_1 から出発した個体群が生育に伴い実現密度 ρ を減少させながら平均個体重 w を増加させ、ついには 3/2 乗則に従う個体群となる w - ρ 軌跡を、密度効果現象と矛盾することなく説明している。図より、死亡率 μ が高いほど密度効果は生育段階が進んでから顕れ、逆に、死亡率 μ が低いほど生育段階の初期から密度効果は顕著であることが分かる。このことは、死亡率 μ の増大が種内競争を緩和するように作用していると言える。また、図より、 ρ_1^* -population の初期密度 ρ_1^* より高い初期密度 ρ_1 から出発した個体群は、生育のごく初期に平均個体重 w を減少させることが予測される。このことは、YODA *et al.* (1963) による、種子段階から開始したソバの密度試験での、初期密度 $5 \times 10^4 \text{ m}^{-2}$ 区の第 1 回目のサンプル日 (21 日目) における、平均個体重の減少の観察結果を説明する。

(31) 式より、収量 y ($=w\rho$) と実現密度 ρ との軌跡として次式を得る。

$$y = \frac{K\rho^{-(\alpha-1)}\left(1 - \frac{\rho}{\rho_0}\right)^{\alpha-1}}{1 + \frac{\rho_1^*}{\rho_0}\left(\frac{\rho_1^*}{\rho} - \frac{\rho_1^*}{\rho_0}\right)^{-(1/\mu+1-\alpha)}} \quad (32)$$

図-5 に、死亡率 μ ごとの、収量密度効果 (Y-D 効果) と y - ρ 軌跡の変化を示す。

4. 最終収量 Y

(1) 式の一般ロジスチック曲線の係数である最終収量 Y は、ある生育段階 t で予測される、収量 y の最大値を意味している(図-6)。この最終収量 Y は、C-D 効果の一般逆数式((7) 式)においては、その係数 A_t の定義式 ((8) 式) 中に未知関数として存在する。

(8) 式の左辺の A_t 及び右辺の ε が生物学的時間 τ の関数として、それぞれ (25) 式と (21) 式として既に定義されているので、(8) 式は、

$$\int_0^{\tau} \frac{e^{\tau}}{Y(\tau)} d\tau = \frac{e^{(1-(\alpha-1)\mu)\tau} - 1}{w_0\rho_1^*} \quad (33)$$

と書き替えられる。(33) 式を $Y(\tau)$ に関して解くと、

$$Y(\tau) = Y_0 e^{(\alpha-1)\mu\tau} \quad (34)$$

となる。ただし、

$$Y_0 = \frac{w_0\rho_1^*}{1 - (\alpha-1)\mu} \quad (35)$$

である。(34) 式により、最終収量 Y を生物学的時間 τ の関数として明確に決定することが出来たことになる。(34) 式は、最終収量 Y が生物学的時間 τ に対して指数関数増加することを示している。

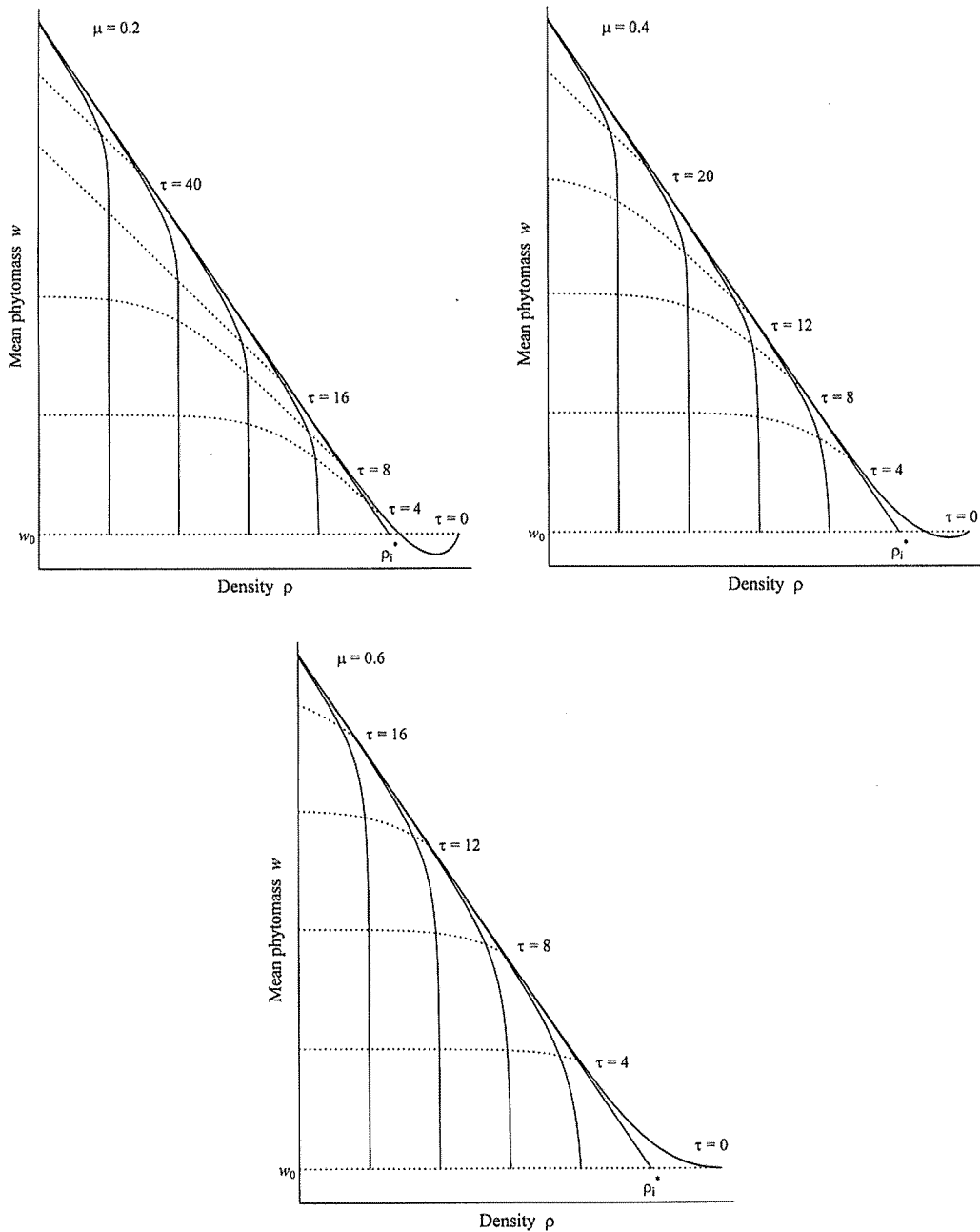


図-4. 死亡率 μ に対応した競争密度効果 (C-D 効果) と自己間引き (w - ρ 軌跡) ($\alpha=3/2$) 両対数グラフ表示. \cdots , C-D 効果 ((7) 式); $-$, w - ρ 軌跡 ((31) 式); τ , 生物学的時間 ((10) 式参照); w_0 , 初期平均個体重; ρ_i^* , ρ_i^* -population (本文参照) の初期密度.

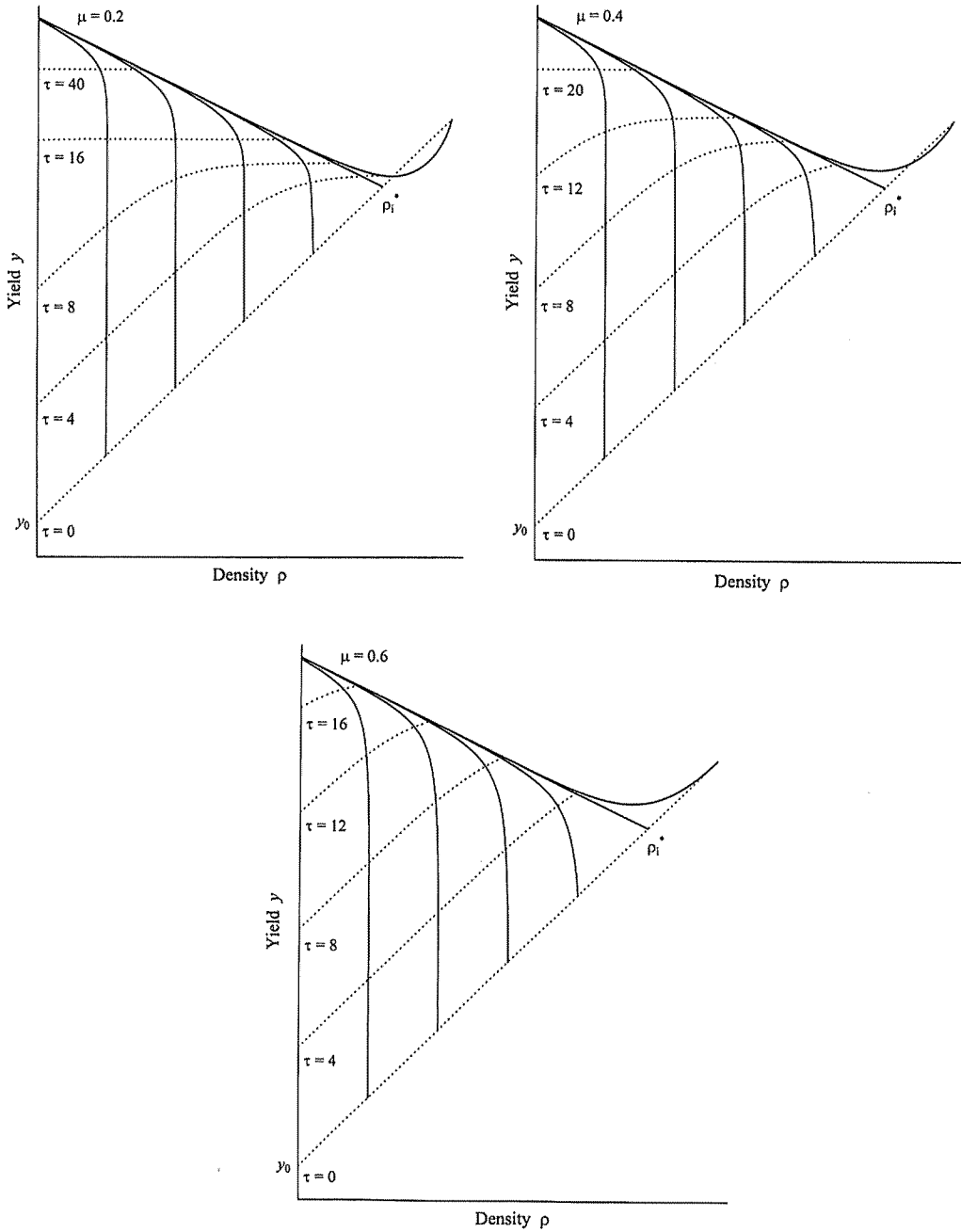


図-5. 死亡率 μ に対応した収量密度効果 (Y-D 効果) と自己間引き (y - ρ 軌跡) ($\alpha=3/2$) 両対数グラフ表示. \cdots , Y-D 効果($1/y=A_1+B/\rho$); $-$, y - ρ 軌跡((32)式); τ , 生物学的時間 ((10)式参照); y_0 ($=w_0\rho_1$), 初期収量; ρ_i^* , ρ_i^* -population (本文参照)の初期密度.

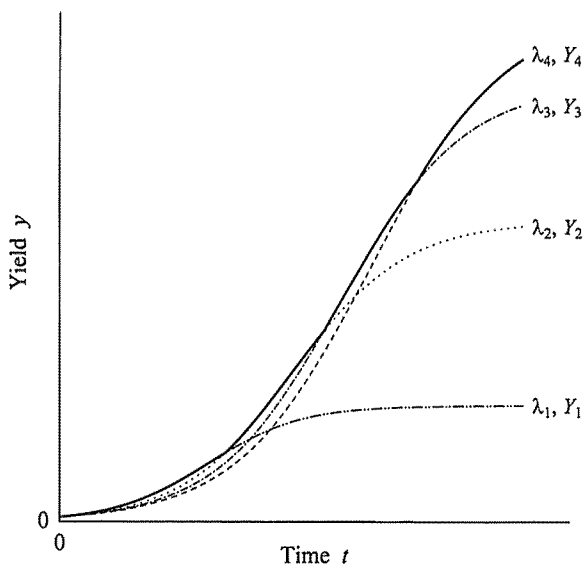


図-6. 収量 y の一般ロジスチック成長を表す模式図
 生育段階 t 毎の成長係数 λ と最終収量 Y により規定される単純ロジスチック曲線をつなぎ合わせた成長曲線が、一般ロジスチック曲線 (1) 式として理解される (cf., 穂積・篠崎, 1960).

V. 考 察

1. H-model との関連

任意の初期密度 ρ_0 から出発した個体群の成長に伴う自己間引きの経過を説明する (31) 式は、HOZUMI (1977) の H-model に一致する。H-model の誘導には、自己間引きのない個体群での C-D 効果の逆数式 (SHINOZAKI and KIRA, 1956), 3/2 乗則 ((11) 式) 及び密度の減少様式 (篠崎, 1961) の 3 つが仮定されていた。

一方、本研究における (31) 式の誘導には、自己間引き個体群での C-D 効果の一般逆数式 ((7) 式) 及び 3/2 乗則 ((11) 式) の 2 つが仮定されている (図-7)。その結果、H-model において仮定された密度の減少式と同一の (23) 式が理論的帰結として導き出され、密度に依存した枯死様式の生物学的意味がより明確になった。さらに、H-model においては最終収量 Y が未知関数のままであったが、本研究においては生物学的時間 τ の関数 ((34) 式) として明確に決定することが出来た。

2. w - ρ 軌跡の近似式

死亡率 μ の値は、(26) 式で与えられる範囲にある。 w - ρ 軌跡を表す (31) 式は、死亡率 $\mu \rightarrow 0$ につれて、

$$w = K\rho^{-\alpha} \left(1 - \frac{\rho}{\rho_0}\right)^{\alpha-1} \quad (36)$$

に限りなく近づく。一方、 $\mu \rightarrow 1/\alpha$ につれて、

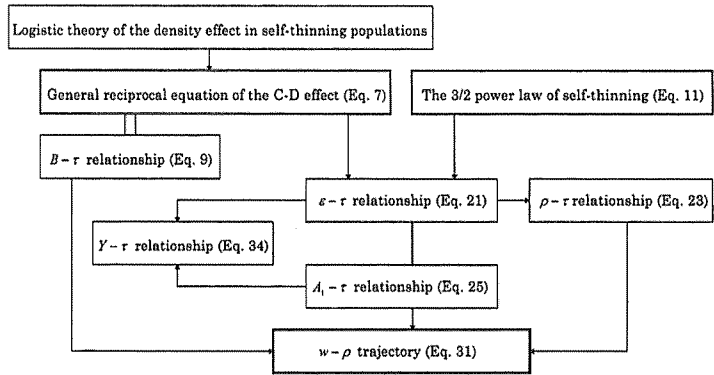


図-7. 理論展開の流れを示す模式図

w , 平均個体重; ρ , 実現密度; Y , 最終収量; τ , 生物学的時間((10)式参照); A_1 , B , C-D 効果の一般逆数式 ((7)式) の係数; ε , 実現密度 ρ -初期密度 ρ_0 関係 ((5)式) の係数.

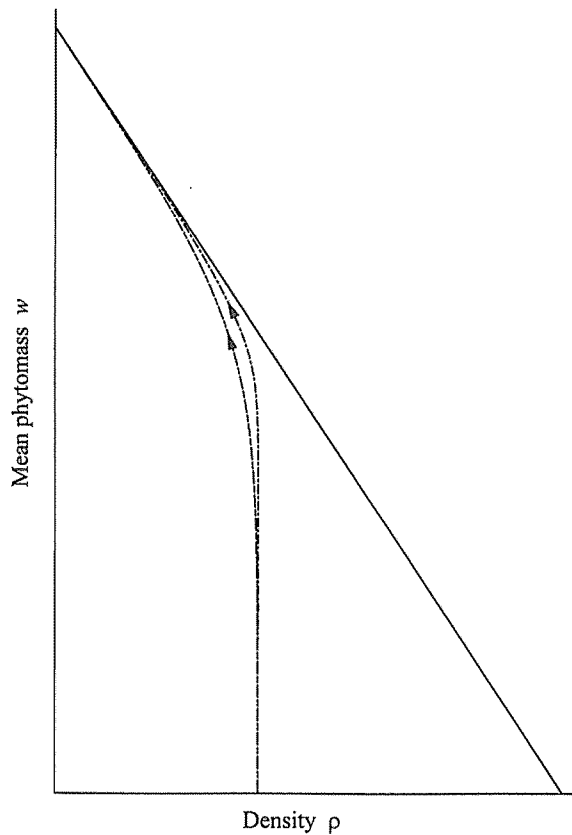


図-8. 近似式の w - ρ 軌跡 ($\alpha=3/2$)

—•—, (36)式; —••—; (37)式; —, (11)式.

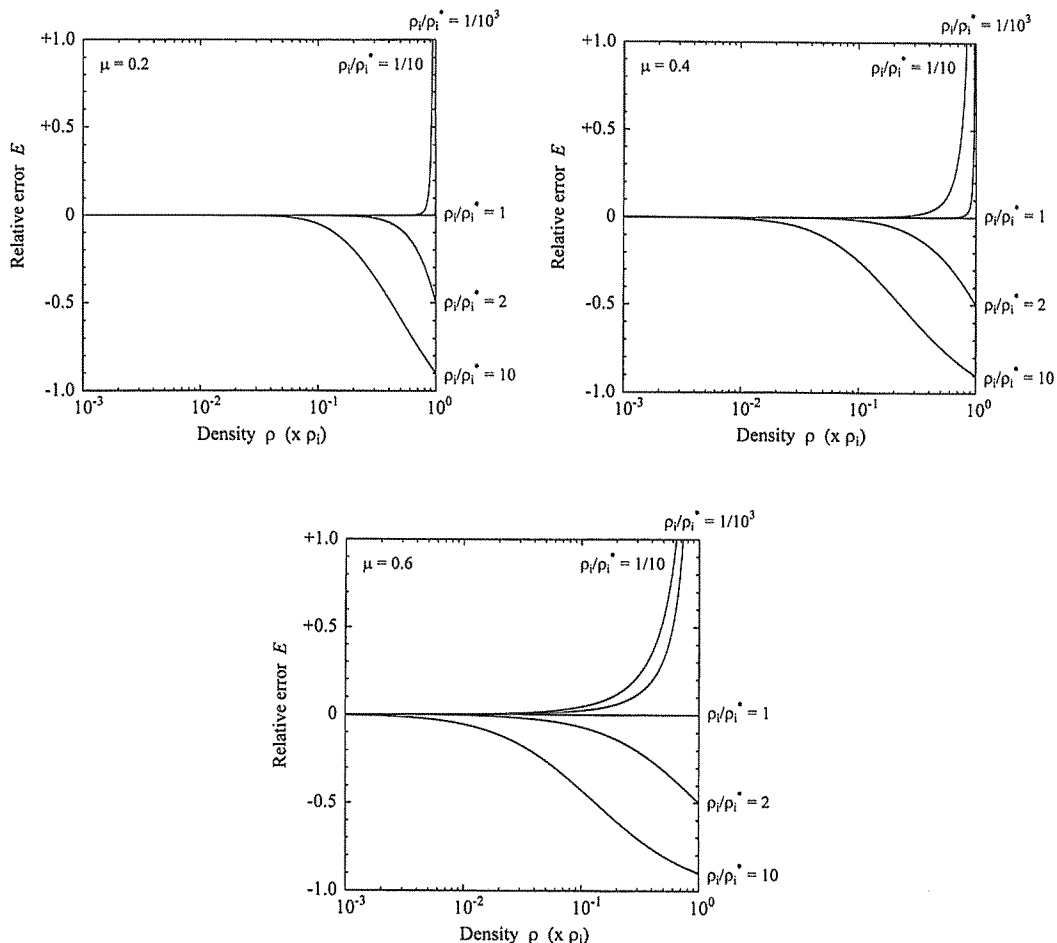


図-9. 死亡率 μ に対応した w - ρ 軌跡の理論式 ((31) 式) に対する近似式 ((36) 式) の近似度 ρ_i , 初期密度; ρ_i^* , ρ_i^* -population(本文参照) の初期密度. 曲線は (39) 式により与えられる ($\alpha=3/2$).

$$w = K\rho^{-\alpha} \left(1 - \frac{\rho}{\rho_0}\right)^\alpha \tag{37}$$

に限りなく近づく。したがって、図-8 に示すように、理論式 ((31) 式) が示す w - ρ 軌跡は、死亡率 μ の変化に応じて、(36) 式と (37) 式で表される w - ρ 軌跡の間を移動することになる。(36) 式と (37) 式を考慮すると、 w - ρ 軌跡を表す理論式 ((31) 式) は、

$$w \cong K\rho^{-\alpha} \left(1 - \frac{\rho}{\rho_0}\right)^\beta \quad (\alpha-1 < \beta < \alpha) \tag{38}$$

でほぼ近似されるだろうことが予想される。

萩原 (1995) は、 w - ρ 軌跡を表す式として (36) 式を提案した。 w - ρ 軌跡を表す理論式 ((31) 式) から推定される平均個体重 w (Eq. 31) に対する、近似式 ((36) 式) から推定される平均個体重 w (Eq. 36) の相対誤差 E は、以下のように与えられる。

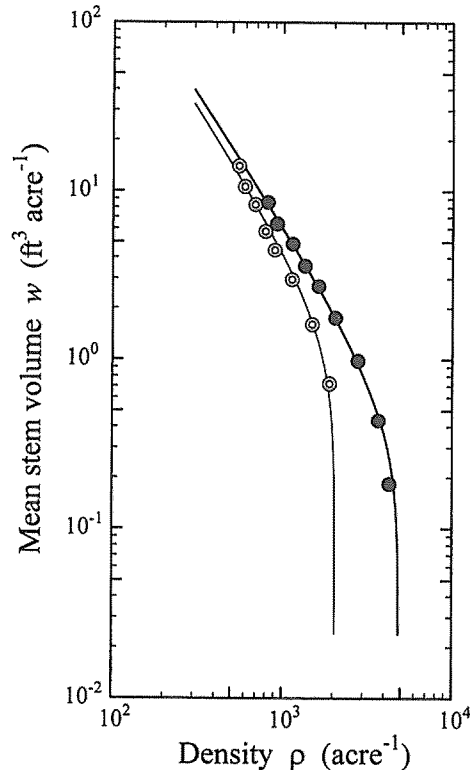


図-10. *Pinus strobus* (SPURR *et al.*, 1957) の平均幹材積 w と実現密度 ρ との軌跡への近似式 ((36) 式) の当てはめ

●, $w = 211571\rho^{-3/2}(1 - \rho/4840)^{1/2}$, $r^2 = 0.990$

○, $w = 183117\rho^{-3/2}(1 - \rho/2043)^{1/2}$, $r^2 = 0.956$

$$E = \frac{w(\text{Eq.36}) - w(\text{Eq.31})}{w(\text{Eq.31})} = \frac{\rho_1^*}{\rho_0} \left(\frac{\rho_1^*}{\rho} - \frac{\rho_1^*}{\rho_0} \right)^{-(1/\mu + 1 - \alpha)} \quad (39)$$

相対誤差 E への死亡率 μ 及び初期密度 ρ_1 の影響を調べたものが、図-9である。近似式((36)式)は、初期密度 ρ_1 が ρ_1^* -population の初期密度 ρ_1^* より小さい場合には、理論式 ((31) 式) より過大推定値を、一方、 ρ_1 が ρ_1^* より大きい場合には、理論式より過小推定値を与える。また、死亡率 μ が大きい程、相対誤差 E は大きくなることが分かる。しかし、生育が進むにつれて相対誤差 E はほぼゼロになるので、死亡率 μ が $1/\alpha$ に限りなく近い値を除き、近似式 ((36) 式) の理論式 ((31) 式) に対する近似度はかなり高いことが理解される。

図-10に、*Pinus strobus* (SPURR *et al.*, 1957) の平均幹材積 w と実現密度 ρ との軌跡に近似式 ((36) 式) を当てはめた結果を示す。実際のデータに近似式が良く当てはまっていることが分かる。データへの近似式 ((36) 式) の適合性及び理論式 ((31) 式) の複雑性を考慮するなら、実際の w - ρ 軌跡を表すのに、実用面からはこの近似式で十分であると判断される。

本論文をとりまとめるにあたり、名古屋大学農学部の高橋和夫名誉教授、只木良也教授、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) 単純同齢林の密度管理に関する生態学的研究. 林試研報 210 : 1-153.
- 安藤 貴 (1992) 間伐後の保育. 造林学. pp.137-159. 朝倉書店, 東京.
- AIKMANN, D. P. and WATKINSON, A. R. (1980) A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. Ann. Bot. 45 : 419-427.
- 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.
- FIRBANK, L. G. and WATKINSON, A. R. (1985) A model of interference within plant monocultures. J. Theor. Biol. 116 : 291-311.
- 萩原秋男 (1995) 自然間引きにおける平均個体重—密度の軌跡. 日林論 106 : 245-246.
- 萩原秋男 (1996) 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. 名大演報 15 : 31-50.
- 穂積和夫 (1973) 植物の相互作用. 共立出版, 東京.
- HOZUMI, K. (1977) Ecological and mathematical considerations 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.
- 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. (1983) Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. III. Effect of the linear growth factor on self-thinning and its model. Bot. Mag. Tokyo 96 : 171-191.
- 穂積和夫・篠崎吉郎 (1960) 生長の法則性と生長解析. 植物生態学 [2]. 第1部 生態系と植物共同体の機能. pp.273-304. 吉良龍夫編, 古今書院, 東京.
- KIRA, T., OGAWA, H. and SAKAZAKI, Y. (1953) Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density-yield interrelationship in regularly dispersed populations. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D4 : 1-16.
- 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.
- 箕輪光博 (1983 a) 林木の生長に関する理論的考察 (II). 自己間引きモデルの検討. 日林誌 65 : 135-142.
- 箕輪光博 (1983 b) 林木の生長に関する理論的考察 (III). 三次元の log-MITSCHERLICH 式系. 日林誌 65 : 417-426.
- 内藤健司 (1983) RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (I). w - ρ trajectory. 日林誌

- 65 : 399-407.
- 内藤健司 (1984 a) 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.
- 内藤健司 (1984 b) RICHARDS function に基づいた林分生長解析 (III). $w-N$ 曲線. 日林誌 66 : 454- 461.
- 内藤健司 (1992) 林分成長モデルに関する理論的考察. 宇大演報 28 : 1-95.
- 小川房人 (1980) 個体群の構造と機能. 朝倉書店, 東京.
- PERRY, D. A. (1994) Forest ecosystems. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- 篠崎吉郎 (1953) 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 (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) 疑線形要因. 化学と生物 18 : 41-43.
- 篠崎吉郎 (1994) 生長の理論. 別冊 数理科学. pp.19-27. ダイヤモンド社, 東京.
- 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.
- SILVERTOWN, J. W. and DOUST, J. L. (1993) Introduction to plant population biology. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- SMITH, N. J. and HANN, D. W. (1986) A growth model based on the self-thinning rule. Can. J. For. Res. 16 : 330-334.
- SPURR, S. H., YOUNG, L. J., BARNES, B. V. and HUGHES, E. L. (1957) Nine successive thinnings in a Michigan white pine plantation. J. For. 55 : 7-13.
- 只木良也 (1963) 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.
- 只木良也 (1964) 競争密度効果を用いて検討した間伐と幹材積収獲との関係. アカマツ林の場合. 林試研報 166 : 1-22.
- 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.
- 只木良也・四手井綱英 (1959) 林木の競争に関する研究. I. スギ苗で仕立てた模型林分での間伐実験. 日林誌 41 : 341-349.
- 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.
- 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.
- WHITE, J. (1985) The thinning rule and its application to mixtures of plant populations. In Studies on plant demography (WHITE, J., ed.), 291-309. Academic Press, London.
- YODA, K., KIRA, T., OGAWA, H. and HOZUMI, K. (1963) Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants. XI.). J. Biol. Osaka City Univ. 14 : 107-129.
- ZUE, L., HAGIHARA, A. and TADAKI, Y. (1996) Analysis of the density effect in self-thinning stands of *Pinus densiflora*. 第 45 回日本林学会中部支部大会講演要旨集, p. 33.

Theoretical studies on the time-trajectory of mean plant weight and density in self-thinning populations

Akio HAGIHARA

The competition-density effect in self-thinning populations can be described by the general reciprocal equation of the C-D effect (Eq. (7)), which is derived from the logistic theory of the density effect in self-thinning populations. On the other hand, any populations starting with different initial densities tend to follow the 3/2 power law of self-thinning (Eq. (11)) with time. Based on the assumption of the two phenomena, unknown functions in the logistic theory, such as the coefficient ε (Eq. (21)) of the relationship between realized density ρ and initial density ρ_i (Eq. (5)), the coefficient A_i (Eq. (25), Fig. 2) of the general reciprocal equation and the final yield Y (Eq. (34)) could be defined as explicit functions of biological time τ (Eq. 9). A theoretical conclusion with respect to density-dependent mortality (Eq. (23)) was that any population is supposed to exponentially decrease its constituents after a sufficient lapse of τ (Fig. 1), and it was just the populations decreasing exponentially in number that follow the 3/2 power law of self-thinning. A theoretical equation (Eq. (31)), which was derived by unifying the density effect and the 3/2 power law of self-thinning (Fig. 7), well mimicked the trajectory of mean plant weight w and density ρ during the course of self-thinning (Fig. 4). The theoretical equation states that higher values of mortality μ play an important role in relieving intraspecific competition. The relative error of estimates from a proposed approximation equation (Eq. 6367) to those from the theoretical equation was examined (Fig. 9). As a result, it was concluded from a practical viewpoint that the approximation equation is satisfactorily applicable to actual w - ρ trajectories (Fig. 10).

Keywords : density-dependent mortality, density effect, general reciprocal equation of the C-D effect, logistic theory, mean plant weight-density trajectory, the 3/2 power law of self-thinning