

## Growth model の生物的意味づけについて

富山県林試 阪上 俊郎

Growth model を考える場合、マクロかミクロなモデルかという点は問題となるところであるが、これは生態学においても測樹学においても同じである。しかし、同じようなモデルを用いていても、造林や生態を学ぶ者が、測樹モデルに対して良いイメージを抱かないのは、単なる数字いじりだということよりも、モデルの仮定を考慮せず、適合度を重視することに起因する。仮定条件が満たされた場合にはじめてモデルの有効性が論じられるのに、現実林分とモデル林分の差を無視して、現実林分に対する適合性を議論し、より現実になくなるように理論の展開をしている。この場合、多くは理論値とデータとの差の程度が問題とされ、理論値からのずれの原因—モデルの限界が考察されることは少ない。我々がモデルを構築する場合、種々な仮定を設定するが、この仮定は過去にわかった事実に基づくべきで、単に仮定だけの仮定であっては、モデルの信憑性にも影響する。モデルに組み入れる仮定はできるだけ一つ一つの現実と対比させ、その妥当性を調べる必要がある（藤井 1982）。なぜならば、みかけの結果が同じであっても、過程が異なっている可能性があり、適合性だけではモデルの有効性はあやふやな仮定の上では立証したことにはならないからである。

では、林木の生長を考える場合、何を規準にすれば良いのだろうか。理想的なモデルは、環境要因の変化に対応できるパラメータを組み込んだ physiological なモデルであろうが、しかし、このようなモデルは概して複雑で、現象をある程度重視する立場の人達にとっては、利用しにくい。そこで、もう少しマクロにみると、林木の生長は光合成と呼吸によって大部分決定されることから、これらに関するパラメータを含むモデルで代用できるのではなかろうか。特に森林を林業的に取扱って行くならば、間伐・枝打等によって変化する量を考慮せねばならない。同じ材の量を持つ個体でも葉の量が違えば生長量も違い、又逆に、同じ葉量を持つ個体でも、材部の大きさの違いによって生長量が違うことから考えると、葉量と個体重（材積）は必ず組み込まなければならないであろう。

Physiological なモデルを除けば、光合成と呼吸を組み込んだモデルは、マクロなものとしては、篠崎（1969）の炭素循環モデル、ミクロなものとしては、永野（1977）や Richards の生長関数（1959）等がある。これらのモデルでは、ある時点の生長量は、その時点の光合成量と呼吸量の差として、最も簡単なモデルでは、光合成速度は光合成系の量（葉量： $w_L$ ）に比例し、呼吸速度は個体重（ $w$ ）に比例するとした次のモデルである。

$$\frac{dw}{dt} = aw_L - bw \quad (a, b \text{ 定数}) \quad (1)$$

葉量は単純ロジスティック生長する（穂積、篠崎 1969）とすると、

$$\frac{dw_L}{dt} = \lambda \left( 1 - \frac{w_L}{W_L} \right) \quad (\lambda, W_L \text{ は定数}) \quad (2)$$

が得られる。(1)(2)式から個体重 $w$ の生長を描くと図-1のようにシグモイド曲線になる。

(1)式において、個体重と葉量の間に関係が成立するとすると、この式はRichardsの生長関数と同じ形になる。

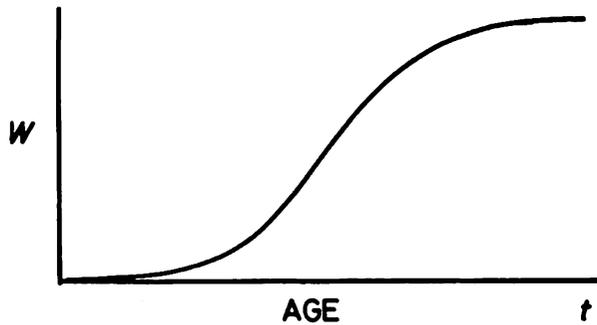


図-1 シグモイド型生長曲線

このような単純なモデルでも、環境条件が全生育期間にわたって不変であり、かつ、(1)(2)式でたてた仮定が常に成立するならば、生長モデルとしては有効であろう。そこで、仮定条件をもう少し詳細にモデルを検討することにする。

(1)(2)式とも環境条件に関するパラメータはないために、このモデルでは、環境が不変であることが前提である。これは気象の年変動からみると厳しい条件ではあるが、被圧された中下層木以外については成立するものとする。

光合成速度は環境条件が樹冠の上と下で同じならば、葉量に比例するとしてもよいが、樹冠の上と下では光条件が著しく異なり、下層ほど葉の能率が悪くなる。下層の陰樹冠では葉の光合成量と呼吸量の差（見かけの同化量）は0に近い（高橋 1954）から、(1)式の $w_L$ は陽樹冠量と等しいとする方がよいだろう。

呼吸速度は、葉ではその量に比例するが、材部では単純でない。単位呼吸量は節部・形成層で大きく、木部では内側の年をとった部分で大きくなる（佐藤 1973）ことから、材部では太くなるにつれて個体重よりも表面積に比例する傾向が強くなる。呼吸速度が個体重に比例とした(1)式は、せいぜい幼齢期の個体にしか適用できない。そこで、(1)式を次のように修正する。

$$\frac{dw}{dt} = aw_L - bw^c \quad \dots\dots\dots (a, b, c \text{ 定数}) \quad (3)$$

この式は呼吸速度と個体重が乗関係にあることを意味し、Bertalanffyの初期のモデル  $\frac{dw}{dt} = \eta w^m - \kappa w^m$ （1968）と同じ形である。彼は、数学的な考察により、指数 $m$ が1に近ければ、 $m=1$ としても、得られる曲線の形はそれほど変らないし、動物では生理学的にも妥当であるとしている。しかし、林木では、この変形が妥当ではないであろう。

(3)式のパラメータ  $b$  ,  $c$  は時間  $t$  とともに変化する。  $t$  の増加につれて、節部・形成層より木部の割合が増加するために、呼吸速度は体積よりも表面積に比例する傾向が強くなる。すなわち、パラメータ  $c$  は 1 から  $2/3$  に変化する。この  $b$  ,  $c$  の変化は今のところ定かではないが、ここでは  $b$  が一定で、  $c$  が 1 から  $2/3$  に徐々に近づくとして、(2)(3)式を数値積分すると図-2の曲線が得られた。この曲線は、ウェーブを描いており、複合シグモイド曲線の形を示しているが、実際の Growth curve を表わしているのだろうか。

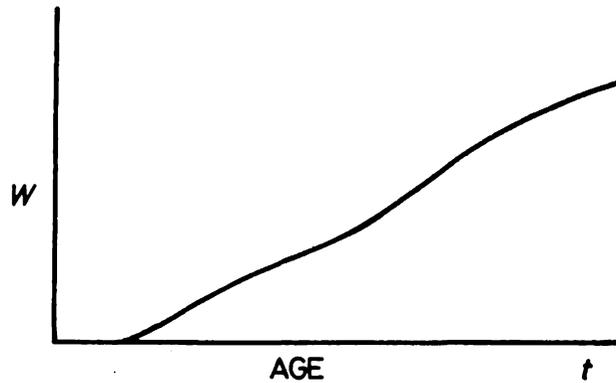


図-2 複合シグモイド型生長曲線

実際のデータを理論的な生長曲線にあてはめた場合を思い出してみよう。いずれの曲線も全体としてシグモイドを描いているが、データは曲線の上か下に傾向的にはずれている。

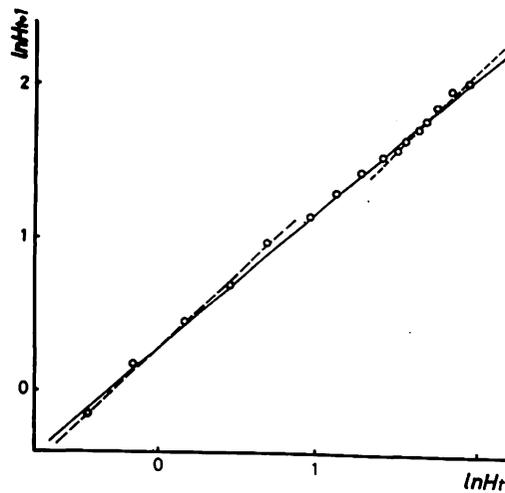


図-3  $\ln H_t$  と  $\ln H_{t+1}$  の定差図

- 全データ
- 初期のデータ
- ..... 最近のデータ

例として、スギの樹高生長を Gompertz 式にあてはめた場合について考察してみよう。時間  $t$  における樹高を  $H_t$  とすると、 $\ln H_t$  と  $\ln H_{t+1}$  との定差図は 図-3 で表わされ、全体では直線で回帰できる（実線）。しかし、詳細にみると図の点線や破線のように異なった傾向が存在する。これを誤差とみるか、実察の曲線がシグモイドを描いていないとみるかは議論の余地はあるが、データのとる範囲によっては、違った曲線になる可能性があり、予測に使用するには危険がある。このように、生長曲線が単純なシグモイドをとらないのは、外因による年変動だけでなく、生物の内因の変化が影響していると考えべきではなからうか。生物の生長を考える場合、環境に対応するパラメータだけでなく、篠崎の general logistic curve の  $\lambda(t)$  のような生物の内因に関するパラメータが必要なのではないだろうか。

これは、生物は生長するにつれて、量的変化だけでなく、質的变化も伴うということに起因する。

造林学と経理学とは森林の見方が違うということをよく耳にするが、対象も目的も同じであるのに、この差は大きい。これはモデルに対しても同じである。我々、造林学的立場のものは、個々の事象にとらわれがちであり、一方、経理学的立場では、結果に至る過程を軽視しがちである。この点に関しては、もっと両者の歩み寄りが必要ではなからうか。ここでは、造林を学ぶ者の立場からモデルに対する考え方や疑問を述べたが、これらの問題について、会員各位から、それぞれの立場で御意見を賜われれば幸いである。