

太がとれる上下の高さと、その直径から比例で丸太の末口皮付直径が求まり、これを回帰式を用いて皮内直径に換算し、括約した末口皮内直径をいれ、丸太の長さをいれ、丸太材積を計算し、丸太の数を表示し、1本の木の計算が終った段階で丸太の数と丸太の合計材積の結果を同時に求めることができるようになった。

以上はミニコンピューターの森林測定への利用のほんの一例をあげたにすぎないが今後森林測定はこのような高精能なミニコンピューターの発達と共にその有効な活用により、現場での測定および計算のシステムを一新する時代になってくるであろう。

RICHARDS の生長函数

京都府立大農 大 隅 真 一

RICHARDS の生長函数については、第87回日本林学会大会で発表したが、ここでもう少し詳しく紹介しておきたい。

1. 由 来

この函数は、F.J.RICHARDS が、彼の論文 "A Flexible Growth Function for Empirical Use", Journ Exp. Bot., Vol.10, No.29, 1959において、Von BERTALANFFY の生長函数の拡張型として発表したものである。

BERTALANFFY は、動物について、その物質代謝と体重の生長との間に次式が成立するとした：

$$dw/dt = \eta w^m - \kappa w \quad \dots\dots\dots (1)$$

ここに、 η および κ は、それぞれ同化および異化の定数であり、 w は体重、 t は時間である。この式の意味するところは、体重の生長速度が、同化量と異化量との差として与えられるということである。BERTALANFFY は同化とエネルギー代謝との間に相関があるものとし、動物のエネルギー代謝には3つの型があることを認めている。

- (1) 安静時の代謝が体の表面積に依存する場合で、 $m = 2/3$ となる。
- (2) 安静時の代謝が、体重に直接依存する場合で、 $m = 1$ となる。
- (3) 両者の中間の場合で、 $2/3 < m < 1$ となる。

すなわち、BERTALANFFY は、動物について、 m の可能な範囲を、 $2/3 \leq m \leq 1$

としたのである。 $m = 1$ の場合は生長は指数曲線型となる。

m の値がより低い場合には、式(1)から

$$W = \left[\eta/\kappa - \{ \eta/\kappa - W_0^{(1-m)} \} e^{-(1-m)\kappa t} \right]^{1/(1-m)} \dots (2)$$

ここに W_0 は $t = 0$ における W の値である。

RICHARDS はこれに対し、BERTALANFFY の考え方を評価しながらも、彼が m の範囲を、現在の代謝に関する不十分な研究に基いて、上記のように限定したことを批判し、植物の生長についての経験的応用の立場から、むしろ「 $m > 1$ なる範囲において式(2)は主たる応用の場を見出すであろう」として、 m の範囲を $0 \leq m$ に拡大し、かつ式(2)をつぎのようにかきかえたのである。

$$W^{(1-m)} = A^{(1-m)} - \beta e^{-kt}, \quad (0 \leq m) \dots (3)$$

ここに $A^{(1-m)} = \eta/\kappa$, $\beta = \eta/\kappa - W^{(1-m)}$, $k = (1-m)\kappa$

さらに $b = \beta A^{(m-1)}$ とおけば、

$$W^{(1-m)} = A^{(1-m)} (1 - b e^{-kt}) \dots (4)$$

または $W = A (1 - b e^{-kt})^{1/(1-m)} \dots (5)$

(4) または (5) が RICHARDS の生長函数である。

式(5)より生長速度を求めれば

$$dW/dt = kW \{ (A/W)^{(1-m)} - 1 \}^{(1-m)} \dots (6)$$

RICHARDS はさらに、いままで関連なく用いられてきた Mitscherlich, Logistic および Gompertz の 3 つの生長函数が、式(5)の特別の場合として包含されることを示した：

(1) $m = 0$ なる場合, Mitscherlich (Monmolecular)

$$W = A(1 - b e^{-kt}) \dots (7)$$

$$dW/dt = k(A - W) \dots (8)$$

(2) $m = 2$ なる場合, Logistic (Autocatalytic)

$$W = A(1 - b e^{-kt})^{-1} \dots (9)$$

$$dW/dt = kW(A - W)/A \dots (10)$$

ただし、正の生長関係にあつては、 $m > 1$ なるときは、 $b < 0$ でなければならない。なぜなら、 $\beta = A^{(1-m)} - W_0^{(1-m)}$ 、 $b = \beta A^{(m-1)} = (A^{(1-m)} - W_0^{(1-m)}) / A^{(1-m)} = 1 - (W_0/A)^{(1-m)}$ であり、正の生長関係にあつては、 $A > W_0$ であるからである。RICHARDS は混乱を避けるため、式(9)をつぎのようにあらわした。

$$W = A(1 + be^{-kt})^{-1}, \quad 0 < b \quad \dots\dots\dots (11)$$

式(11)は一般に用いられている Logistic 函数の形である。

(3) $m \rightarrow 1$ なる場合、Gompertz.

$m = 1$ なるときは、式(5)は解不能となるが、RICHARDS は $m \rightarrow 1$ なる極限について、式(5)は Gompertz 曲線：

$$W = Ae^{-be^{-kt}} \quad \dots\dots\dots (12)$$

$$dW/dt = kW \ln(A/W) \quad \dots\dots\dots (13)$$

に一致することを示した。すなわち一般に $\lim_{x \rightarrow 0} \left(\frac{a^x - 1}{x} \right) = \ln a$ であることを

を考慮すれば、 $m \rightarrow 1$ なるとき式(6)は式(13)となるからである。

RICHARDS はさらに、以上の関係は他の生長要素についてもなりたつが、それを正当化するものは生物現象に広く認められるところの、相対生長関係 (Allometric relationship) であるとしている。

2. 解析的性質

式(6)を微分すれば、

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{dW}{dt} \right) = \left(\frac{k}{1-m} \right)^2 \left\{ m \left(\frac{A}{W} \right)^{(1-m)} - 1 \right\} W \left\{ \left(\frac{A}{W} \right)^{(1-m)} - 1 \right\} \quad \dots\dots\dots (14)$$

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{dW}{dt} \right) = 0 \quad \text{なるためには、} \quad m \left(\frac{A}{W} \right)^{(1-m)} - 1 = 0 \quad \text{または}$$

$$\left(\frac{A}{W} \right)^{(1-m)} - 1 = 0, \quad \text{しかるに} \quad \left(\frac{A}{W} \right)^{(1-m)} - 1 = 0 \quad \text{は} \quad m = 1 \quad \text{の場合しか成}$$

立しないが、それは RICHARDS 函数の由来からしてあり得ないから、前の場合をとれば

$$W/A = m^{-1/(1-m)} \quad \dots\dots\dots (15)$$

式(15)はRICHARDSの生長曲線における変曲点の位置を示す。

$m = 0$ なら, $W/A = 0$ であって変曲点はなく, $m = 2$ なら $W/A = \frac{1}{2}$,
これはすなわち Logistic 曲線における変曲点の位置である。 $m \rightarrow 1$ なるときは

$$W/A = \lim_{m \rightarrow 1} m \left(\frac{1}{1-m} \right)$$

しかるに, $\lim_{m \rightarrow 1} (\ln m^{1/(1-m)}) = \left[\frac{1/m}{-1} \right]_{m=1} = -1$

$$\therefore \lim_{m \rightarrow 1} m^{1/(1-m)} = e^{-1}$$

すなわち Gompertz 曲線における変曲点は,

$$W/A = e^{-1} = 0.36788 \dots \dots \dots (16)$$

以上により m は変曲点における W と A との比を決定する。 m が大きい程, 変曲点はより進んだ生長段階において現われることになる。

式(5)において, $t = \infty$ なるとき, $W = A$, すなわち, A は W の最終到達量をあらわす。

定数 b について考えよう。

$m < 1$ なる場合:

$$\text{式(5)より, } b = e^{kt} \left\{ 1 - \left(\frac{W}{A} \right)^{(1-m)} \right\} \dots \dots \dots (17)$$

$t = 0$ なるときの W の値を W_0 とすれば,

$$b = 1 - \left(\frac{W_0}{A} \right)^{(1-m)} \dots \dots \dots (18)$$

したがって, $b = 1$ なるためには, $W_0 = 0$, すなわち, $m < 1$ において, 原点を通る曲線については, $b = 1$ である。

$m > 1$ なる場合:

$$b = e^{kt} \left\{ \left(\frac{W}{A} \right)^{(1-m)} - 1 \right\} \dots \dots \dots (19)$$

$t = 0, W = W_0$ とおけば,

$$b = \left(\frac{W_0}{A} \right)^{(1-m)} - 1 \dots \dots \dots (20)$$

$b = 1$ なるためには、 $W_0 = 2^{1/(1-m)} A$

とくに、 $m = 2$ 、すなわち Logistic 曲線の場合には、

$$W_0 = \frac{A}{2} \quad \dots\dots\dots (21)$$

すなわち、 $t = 0$ において変曲点をもつようにすれば、 $b = 1$ とすることができ
る。

$m \rightarrow 1$ なる場合 (Gompertz 曲線)

式(12)より、 $b = e^{kt} \ln(A/W) \quad \dots\dots\dots (22)$

$t = 0, W = W_0$ とおけば

$$b = \ln(A/W_0) \quad \dots\dots\dots (23)$$

$b = 1$ なるためには、 $A/W_0 = e$ なることを要する。しかるに Gompertz 曲線
の変曲線は $W/A = e^{-1}$ であるから、 $t = 0$ において変曲点をもつようにすれば
 $b = 1$ となる。

定数 k について考える。

他の定数が一定なら、 k が大きい程、カーブの立ち上りは急になるといえる。すな
わち、 k は生長速度に関係する因子であるが、生長速度は同時に m にも関係する。し
たがって k は m との関連において、生長速度を決める因子であるといえる。

式(6)は生長速度を、現在量 W の函数としてあらわすものであるから、 W の全変域 0
 $\sim A$ について積分すれば、

$$\int_{W=0}^{W=A} \frac{kW}{1-m} \left[\left(\frac{A}{W}\right)^{(1-m)} - 1 \right] dW = A^2 k / (2m+2) \quad \dots\dots (24)$$

ゆえに、

$$\text{生長速度の平均} = A k / (2m+2) \quad \dots\dots\dots (25)$$

もし、 $A = 1, W = 0 \sim 1$ としてあらわすなら、式(24)、(25) はともに $k/(2m+2)$
となる。

式(25)の解釈について RICHARDS は、それが生長の全期間を通じての、生長速度の
大きさの、重みつき平均、すなわち、

$$\int_{t=-\infty}^{t=+\infty} \frac{dW}{dt} \cdot f(t) dt / \int_{t=-\infty}^{t=+\infty} f(t) dt$$

であるとする。生長のもっとも活発なときに最大の重みを与え、以下生長量に応じて重みを与えることにし、もっとも簡単な方法として、重みを現実の生長速度自体に比例せしめれば、上式は、

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \left(\frac{dW}{dt}\right)^2 dt / \int_{-\infty}^{+\infty} \left(\frac{dW}{dt}\right) dt = \frac{1}{A} \int_{W=0}^{W=A} \left(\frac{dW}{dt}\right) dW$$

すなわち式 (25) がえられる。

生長速度 (dW/dt) の最大は、生長曲線の変曲点においておこる。すなわち式 (15) から W の大きさが、 $W = Am^{1/(1-m)}$ に達したときにおこる。そのときの生長速度の大きさは、式 (6) から、

$$\left(\frac{dW}{dt}\right)_I = Ak m^{m/(1-m)} \dots\dots\dots (26)$$

生長速度の現存量に対する比、すなわち相対生長速度 (生長率) は、式 (6) から

$$\frac{dW}{dt} / W = \frac{k}{1-m} \left\{ \left(\frac{A}{W}\right)^{(1-m)} - 1 \right\} \dots\dots\dots (27)$$

変曲点におけるそれは、

$$\left(\frac{dW}{dt} / W\right)_I = \frac{k}{1-m} \left\{ \left(\frac{A}{Am^{1/(1-m)}}\right)^{(1-m)} - 1 \right\} = \frac{k}{m} \dots\dots\dots (28)$$

Gompertz 曲線においては、生長速度の最大は、 $W = A/e$ においておこるから、その大きさは、式 (13) から、

$$\left(\frac{dW}{dt}\right)_I = Ak/e \dots\dots\dots (29)$$

相対生長速度は、

$$\frac{dW}{dt} / W = k \ln (A/W) \dots\dots\dots (30)$$

変曲点におけるそれは

$$\left(\frac{dW}{dt} / W\right)_I = k \dots\dots\dots (31)$$

これは式 (28) において、 $m \rightarrow 1$ なる場合に相当する。

m による生長の型の類別：

m の値をかえることによって、Richards 函数は、Mitscherlich, Logistic,

Gompertz の 3 つの型を示しうことは前述のとおりであるが、RICHARDS はこれら 3 つの場合をも含めて、 m の値による生長の型の類別と比較を与えている。彼は比較のため、 $A = 1$ として、 W をそれに対する相対量であらわし、生長速度の重みつき平均を一定にした場合、生長速度の W に対する関係が、 m によりどのようにかわるかを示している。すなわち式(6)において、 $W = W/A$ 、 $A = 1$ とおけば、

$$dW/dt = \frac{kW}{1-m} \left\{ \left(\frac{1}{W} \right)^{(1-m)} - 1 \right\} \dots\dots\dots (6)'$$

生長速度の重みつき平均 $k/(2m+2) = \text{一定}$ としたとき、 dW/dt と W の関係と比較したのが〔図 1〕である。これより明らかなように、 m によって生長の型が分けられることがわかる。その特徴はつぎの 2 点である。

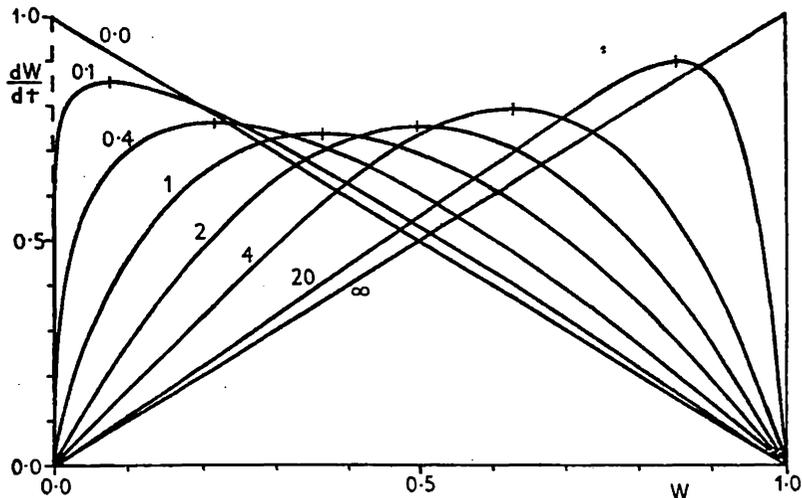


図 1 $k/(2m+2)$ を一定にしながら m の値をかえたときの、 dW/dt と W との関係 (RICHARDS, 1959)

- (1) 生長速度の最大（生長曲線の変曲点）は、 m が小さい程、早い生長段階において現れる。
- (2) 連年生長量の量大値は、 $m < 1$ の範囲にあっては、 m が大きくなるにつれて減少し、 $m \rightarrow 1$ において最低となり、 $1 < m$ において再び m とともに大きくなっていく。

3. 林木生長への応用について

林木の生長法則の解明は、林学にとって本質的な命題であって、古くから数多くの研究がなされてきたが、その中にあって最近では Mitscherlich 曲線、Logistic 曲線がしばしば用いられ、これと後者は森林生態学の分野を中心に広く用いられてきた。この2つの函数は、生長現象の生理生態学的機作により深く立脚しているという点で、たしかにそれまでの生長函数より勝れたものではあったが、なお林木の生長を完全に説明するには不十分であった。しかもそれらは相互の関連なしに、別個のものとして用いられてきたのである。

Mitscherlich 函数は変曲点をもたないという点において、Logistic 函数は変曲点に関して対称であり、かつ原点をとおらないという点において特異性をもっており、林木の多様な生長過程を説明するには硬直的であった。それにもかかわらず、Logistic 函数は、植物生態学者の根強い支持のもとに、森林生態学者の間で広く用いられてきた。そして、上述の変曲点についての特異性をとり除くために、一般化 Logistic 函数の理論がもち込まれ、それまでのいわゆる単純 Logistic 函数に含まれていたパラメーターをも、時間の函数とみなすことになった。これは、みかたによっては、生長の法則性を否定することにつながる。また Logistic 論者は、曲線が原点を通らないということについて、「無から有は生じない」として、原点を通る Mitscherlich 式等をむしろ非難しているが、これはいささか強引な主張のように思える。たとえば樹木の生長を考えると、生長の始原は種子であり、全体重の生長を考えるならば、それはたしかに種子の重量から出発するものであって、初期値は0ではない。しかしそれはほとんど0に近い値であろう。かりに幹の重量の生長を考えるとすれば、幹は種子の段階では未分化の状態であり、したがって幹の重量の初期値は0とみなされてよいのではなかろうか。一般に生長要素のなかには、胸高直径のように、明らかに原点をとおらないものもあるが、原点をとおるとみなすべきもの、みなしてもよいものもまた多い。したがって原点をとおるからといって、そのことによってその生長函数を否定することは正しくないと思われる。

これに対して Mitscherlich 式は、林木生長論の立場では比較的によく用いられてきたといえるが、変曲点をもたないということにおいて、生長法則を充分説明しうるものではなかった。この点を改良する意味で、 $y = A(1 - e^{-cx})^n$ なる形の、いわ

ば Mitscherlich 拡張型ともいえる生長函数が、M. PRODAN の “Forstliche Biometrie” に記されているが、これは日本では用いられていない。

この Mitscherlich 拡張型は変曲点を含み、Mitscherlich 単純型よりもよりよく生長過程をあらわすことができるが、 n の範囲が限られていて、一般的な法則性までには発展することができなかつたと思われる。

Gompertz 曲線は林木生長の面でもしばしば用いられており、収穫表の調製にも応用せられたが、これもやはり Logistic と同様な特異性をもっており、一般性にかけるために、広い応用は見出さなかつたのであつた。

このようななかにあつて RICHARDS の生長函数は、Mitscherlich、同拡張型、Logistic および Gompertz のすべてが、その特別の場合にすぎないとして統一的に説明するとともに、それらの中間の生長型をもあらわし得るものとして登場してきただのであつて、まさに画期的な生長函数といつてよい。Logistic 曲線をめぐつての生長法則に関する議論は、Richards 函数の出現によってすべて消滅することにならうが、どうしてこの函数がいままで林学の分野で知られなかつたかは不明である。外国では最近になつて収穫表の調製や、地位指数のガイドカーブの作成などに用いられているようであるが、林木の生長法則の研究や、収穫予測の面において、Richards 函数が今後果すべき役割は非常に大きいものと期待される。

さて、Richards 函数の林木生長への適用にあつては、まずパラメーター推定のための一般的方法に関して、解決しなければならない若干の技術的問題がある。これは主として m の推定をめぐつた問題である。Asymptotic Regression に関する STEVENS の方法は、すぐれた方法であるが、これを Richards 函数の定数推定に応用するためには、 m の推定が前提となる。STEVENS の方法では、 A 、 b 、 k の調整はできるが、 m の調整はできない。 m の値を順次支えながら、STEVENS 法の適用を繰り返すのがさし当つての解決法であらう。

Richards 函数における生長の型は、 m によつて決まるが、林木の生長は、 m のどのような範囲をとるかを一般的にみておこう。それには Richards 函数における生長率の変化に着目するのがよい。

式(8)を簡単のため規準化し、かつ生長率を p であらわせば、

$$p = \frac{k}{1-m} \{ w^{(m-1)} - 1 \} \dots\dots\dots (32)$$

ただし、 $A = 1$ 、 $w = W/A$ 、 $0 \leq W \leq 1$

(1) $0 \leq m < 1$ および $m \rightarrow 1$ なる場合

$$w = 0 \quad \text{なるとき} \quad p = \infty$$

$$w = 1 \quad \text{なるとき} \quad p = 0$$

単調減少，上方に凹

(2) $1 < m < 2$ なる場合

$$w = 0 \quad \text{なるとき} \quad p = k / (m-1)$$

$$w = 1 \quad \text{なるとき} \quad p = 0$$

単調減少，上方に凹

(3) $m = 2$ なる場合

$$w = 0 \quad \text{なるとき} \quad p = k$$

$$w = 1 \quad \text{なるとき} \quad p = 0$$

単調，直線的減少

(4) $2 < m$ なる場合

$$w = 0 \quad \text{なるとき} \quad p = k / (m-1)$$

$$w = 1 \quad \text{なるとき} \quad p = 0$$

単調減少，上方に凸

林木の生長にあつては、生長率の型は、一般に第1のタイプに属することが経験上知られている。すなわち一般には、 $0 \leq m < 1$ と考えるよいであろう。ただし、与えられた生育環境によっては、 $1 < m$ なる場合があるかも知れないし、また樹木の各器官の短期的な生長の中にも、同様の場合があるかも知れない。

Richards 函数は単に全体の重量や体重のみならず、部分量，部分体積あるいは高さ，直径，断面積等の量に対しても当てはまる。これは全体量と部分量との間に相対生長法則が働くからであり、また各要素の間に相乗的函数関係が成立するからである。

特別の場合として、林木の本数曲線に対しても、Richards函数は適用の可能性をもつ。

平均断面積 g_M の生長が, Richards 函数であらわされるものとすれば,

$$g_M = A_g (1 - b_g e^{-k_g t})^{\left(\frac{1}{1-m_g}\right)}$$

いま g と占有面積 f との関係を $f = \alpha g^\beta$ とすれば, $f_M = \alpha g_M^\beta$, 単位面積内に含まれ得る本数は,

$$\begin{aligned} N &= \frac{1}{\alpha g_M^\beta} = Q g_M^{-\beta} \\ &= A_N (1 - b_g e^{-k_g t})^{\left(\frac{1}{1-m_N}\right)} \end{aligned}$$

ただし, $A_N = Q A_g^{-\beta}$, $m_N = \frac{1}{\beta} - \frac{m_g}{\beta} + 1 > 1$

$b_g = 1$ とすれば, 本数は一般につきのような形であらわされるであろう:

$$N = A (1 - e^{-kt})^{\left(\frac{1}{1-m}\right)} \dots\dots\dots (34)$$

ただし, $m > 1$

これは, $t = 0$ において $N = \infty$, $t = \infty$ において $N = A$ となるような, 上方に凹なる単調減少の曲線である。

最後に Richards 函数は, 生長現象のメカニズムの解明にも手がかりを与えるものと期待される。BERTALANFFY の生長函数では, $\frac{2}{3} \leq m \leq 1$ とされたが, RICHARDS はそれを経験的応用の立場から, $0 \leq m$ としたのであり, かつ $1 \leq m$ なる場合の実例を示している。植物は動物と異なり, 自ら移動することはできないから, 与えられた環境の下での生長にあつては, 同一種であっても環境条件によって m の値を異にするかも知れない。また生長要素により m の値を異にすることもあろう。Richards 函数は経験的に m の範囲を拡大したのではあるにしても, 現実にその拡大された範囲の m の値が存在するということは, 逆にいえばそれに対応する生理作用が営なまれているということであろう。このように考えてくれば, 現象としての生長の型を調べることによって, 生理作用としての生長のメカニズムを探る手がかりをつかむことができよう。

式 (6) をかきなおせば,

$$dW/dt = \frac{k}{1-m} A^{(1-m)} W^m - \frac{k}{1-m} W \dots\dots\dots (35)$$

規準化すれば

$$dw/dt = \frac{k}{1-m} w^m - \frac{k}{1-m} w \quad \dots\dots\dots (36)$$

植物の生長量は同化量と呼吸量との差として与えられるから、 $0 \leq m < 1$ なるときは式 (35), (36) は、右辺第 1 項が同化量を、第 2 項が呼吸量をあらわしているとみなされる。この場合は、同化量は現在量の m 乗に比例し、呼吸量は現在量そのものに比例することになる。 $1 < m$ の場合は、第 1 項と第 2 項とが入れかわる。すなわち同化量は現在量の m 乗に比例することになる。植物の種類により、生育環境により、生長要素により、両者それぞれの場合があり得るということではなかろうか。

文 献

- (1) Von BERTALANFFY : General system theory. 1968
(長野敬, 太田邦昌 訳, 一般システム理論, 166-180. みすず書房, 1973)
- (2) PRODAN, M.: Forstliche Biometric, 355-362. BLV, Munchen. 1961.
- (3) RAWAT, A. S. & FRANZ, F.: Detailed Non Linear Asymptotic Regression Studies on Tree and Stand Growth with Particular Reference to Forest Yield Research in Bavaria (Federal Republic of Germany) and India. Proc. of Meetings, IUFRO S4.01-4, 180-221. 1973.
- (4) RICHARDS, F. J.: A Flexible Growth Function for Empirical Use. Journ. Exp. Bot., 10: 290-300. 1959.
- (5) STEVENS, W. L.: Asymptotic regression. Biometrics, 7: 247-267. 1951.
- (6) 大隅真一: RICHARDS の生長函数とその林木生長への応用について. 第 87 回日林講. 1976.