

樹木の生長解析に対する RICHARDS 生長関数の適用性について

大隅眞一・石川善朗

SHINICHI OSUMI and YOSHIO ISHIKAWA

Applicability of the RICHARDS' growth function to analysis of growth of tree

要旨：RICHARDS 生長関数： $W = A(1 - b \cdot \exp(-kt))^{1/(1-m)}$ は、合理的な根拠に基づいて導き出されたもので、記述性、解析性、予測性の何れにおいても優れている。この関数は生長の型に関して、あらゆる領域を包含する一般関数であって、MITSCHERLICH 型の領域 ($0 \leq m < 1$) と Logistic 型の領域 ($1 < m$) に分けられる。2つの領域は GOMPertz の“壁”によって隔てられている。2つの領域は、相対生長法則に関して互いに独立である。

RICHARDS 生長関数の適用性を確かめるため、大野演習林のスギとヤブクグリスギの樹幹析解木資料及びアカマツ、クロマツの新梢並びにタケノコの伸長生長の資料に対しましてはめを行った。

スギ樹幹の生長型は MITSCHERLICH 型であったが、アカマツ、クロマツの新梢並びにタケノコの生長型は Logistic 型であった。この結果は、樹木の全体量または部分量の経年の累積過程としての生長は MITSCHERLICH 型であり、器官の一生長期間内における伸長生長は Logistic 型であることを暗示している。

大野スギとヤブクグリスギの生長特性は、RICHARDS 生長関数の母数によって明瞭に示された。

はじめに

この論文は、生長モデルとしての RICHARDS 生長関数の性質を分析するとともに、生長データへの適用を通じて、樹木の生長解析に対するその有効性を明らかにすることを目的としている。筆者らはかねてから、RICHARDS 生長関数（以下 R-生長関数と略す）の林学分野への応用について強い関心を持ち、その解説的紹介とともに、データへのあてはめの方法や、それによる樹木や林木の生長解析について研究を進めてきたところであるが、どちらかといえば適合性の検討に重点がおかれ、生長モデルとしての総合的考察にかけるところがあった。この論文では、その点を補いながら、R-生長関数の適用性について、あらためて考察を加えようとするものである。

緒論としてまず、R-生長関数の林学分野における

応用の概況を述べたのち、生長モデルとして、生長関数が具備すべき要件について論ずる。IIにおいては、R-生長関数の主要な性質を、RICHARDS²¹⁾の論文に即して分析し、生長モデルとしての有効性について論ずる。IIIにおいては、スギ樹幹の生長データ、及びアカマツ、クロマツの新梢並びにモウソウチクのタケノコの伸長生長に対するあてはめを行い、R-生長関数の適合性を検討する。最後にIVにおいて総合的考察を行う。

研究のとりまとめに当っては、本学大学院博士課程学生伊藤達夫君の協力を得た。特に共通母数を含む複数データに対する R-生長関数のあてはめの手法は、同君の開発になるものである。ここに同君の協力に対し、感謝の意を表す。

この論文における計算は、京都大学大型計算機センターを利用して行われた。

京都府立大学農学部森林経理学研究室

Laboratory of Forest Management, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University, Kyoto, Japan.

昭和58年7月20日受理

I. 緒 論

R-生長関数は、1959年 RICHARDS²¹⁾ によって、VON BERTALANFFY²⁾ の生長関数の拡張型として発表せられたもので、次式で与えられる：

$$\text{方程式 } W = A(1 - be^{-kt})^{\frac{1}{1-m}} \quad \dots(1)$$

$$0 \leq m < 1 \text{ または } 1 < m$$

$$0 \leq m < 1 \text{ なるとき } b > 0,$$

$$1 < m \text{ なるとき } b < 0$$

$$\text{生長速度 } \frac{dW}{dt} = \frac{kW\{(A/W)^{1-m} - 1\}}{1-m} \quad \dots(2)$$

$$0 \leq m < 1 \text{ または } 1 < m$$

但し、W：時間 t における生長要素の大きさ、

A, b, k, m：定数

この関数はよく知られた次の3つの生長関数を含み、さらにそれらの中間遷移型をも包括する一般関数 (General function)²¹⁾ である。

$$\text{MITSCHERLICH 式 } \begin{cases} W = A(1 - be^{-kt}) & \dots(3) \\ \frac{dW}{dt} = k(A - W) \end{cases}$$

$$= kW \left(\frac{A - W}{W} \right) \quad \dots(4)$$

$$\text{Logistic 式 } \begin{cases} W = \frac{A}{1 + be^{-kt}} & \dots(5) \\ \frac{dW}{dt} = \frac{kW(A - W)}{A} = kW \left(\frac{A - W}{A} \right) & (6) \end{cases}$$

$$\text{GOMPERTZ 式 } \begin{cases} W = Ae^{-be^{-kt}} & \dots(7) \\ \frac{dW}{dt} = kW \log_e (A/W) & \dots(8) \end{cases}$$

式(1)において順次 $m=0$, $m=2$ とおけば、直ちに式(3)及び式(5)が得られる。また、式(2)において、 $m \rightarrow 1$ なる極限の場合を考えれば、式(2)は式(8)に一致する。MITSCHERLICH, Logistic, GOMPERTZ 3式に共通する欠点として指摘されるのは、変曲点の位置が、MITSCHERLICH 式では 0 に、Logistic 式では $A/2$ に、GOMPERTZ 式では、 A/e にそれぞれ固定されていて、柔軟性にかけることである。これに対し R-生長関数では、 m は $0 \leq m < 1$, 及び $1 < m$ の範囲において連続的に任意の値をとることができるから、極めて柔軟性に富んでいることは一見して明らかである。

R-生長関数の林学分野での応用は、COOPER (1961)³⁾ がポンデローザ松の同齢林における個樹の生長に対する適用性を検討したのが最初であるとみなされる。その後今日に至るまでの林学の研究分野における R-生長関数の応用を概観すると、林分の地位指数曲線の作成に対する応用 (BECK (1971)⁴⁾, RAWAT et al. (1973)²²⁾, PAYANDEH (1974)¹⁸⁾), 林分密度との関連における林

分断面積生長の解析に対する応用 (PIENAAR et al. (1973)¹⁹⁾, VAN LAAR (1978)⁶⁾, PIENAAR (1979)²⁰⁾, VAN LAAR et al. (1979)⁹⁾, MACHADO (1981)¹⁰⁾, 伊藤・大隅 (1982)⁷⁾), 個樹の生長解析に対する応用 (境・大隅 (1979)²³⁾, 石川・大隅 (1980)⁵⁾ (1981)⁶⁾), 森林のバイオマスの検討に対する応用 (MADGWICK et al. (1977)¹¹⁾, COOPER (1982)⁴⁾), 林学的研究に対する応用性の検討 (大隅 (1976)¹⁴⁾ (1977)¹⁵⁾, 吉田 (1979)²⁹⁾, 大隅・石川 (1980)¹⁷⁾, 田中ら (1981)²⁸⁾) 等をあげることができよう。

R-生長関数が、最近に至って、このように広く応用されつつあることは、その生長関数としての優れた性質によるものであろう。

しかし、このような広範な応用にもかかわらず、一方においては、R-生長関数に対して、“パラメーターの数を増やせばあてはまりがよくなるのは当然であって適合性がよいだけではよい生長モデルとはいえない”、“R-生長関数は、VON BERTALANFFY の生長モデルにその理論的基礎をおくものであるにしても、その適用において経験的であって、真に理論式とはいえない”というような批判がある (例えば SWEDA et al.²⁷⁾)。これらの批判に答えるためには、生長関数の具備すべき要件に照らして、R-生長関数の有効性を検討してみなければならない。

生長関数として具備すべき要件は、凡そ次の4つに要約することができよう。

- (i) 生長現象の発現のメカニズムに関する生物学的認識にその理論的基礎をおくものであること。
- (ii) 生長現象を充分記述する能力を有すること (記述性)。

(iii) 生長現象をよく解析して説明し、理解せしめる能力を有すること (解析性)。

(iv) 母数の合理的な推定と、それによる生長予測を可能ならしめる能力を有すること (予測性)。

生長関数は、定められた目的に対して生長現象をモデル化したものである。定められた目的とは、われわれに関していえば、樹木の全体またはそれを構成する器官の生長過程、あるいは林分の総量の生長過程を理解し、予測することである。モデル化とは、このような理解や予測を助けるために、複雑な現象を、その本質を失うことなく、単純化された形で示すことである。モデルの基礎は生物学的認識または仮説を含む微分方程式の形であらわされる。それは充分単純化されたものであること、すなわちできるだけ少ない数の母数を含んでいることが必要である。この基礎が、生長現象の本質を失うことなく、充分合理的なものであれ

ば、それから導出された生長関数は十分な記述性と解析性とを有することになる。

記述性（表現性）ということは、現象としての生長過程をよく表現する能力をいうのであって、適合性といってもよい。さらにいいかえれば、種々の生長データに対して広くあてはまるという柔軟性を有することである。

解析性（説明性）というのは、生長関数に含まれる母数が、生長現象に関して明瞭な意味をもち、単独または相互に組み合わせられた形で、生長過程の特徴をよく解析し説明する能力を具えていることである。如何に適合性がよくても、母数の意味づけが曖昧であっては、生長関数とはいえない。

予測性というのは、生長関数の母数の値を合理的な根拠に基づいて推定または設定することによって、将来の生長経路や生長量を予測する能力を有することである。その場合、単に当該生長曲線の延長によるだけでなく、当該生長データとは別の情報からでも母数が推定または設定され、それによって生長予測が可能になることが望ましい。

以上述べたことは、しかし、相互に関連することである。基礎が堅固であれば、記述性も解析性も良好で、予測性能にも優れていることになろうし、また記述性や、解析性能が卓越しておれば、その基礎も堅固で、予測性能も優れているに相異なる。

これらの基準に照らして、MITSCHERLICH, Logistic, GOMPERTZ の3生長関数を検討してみると、先ずモデル化の基礎については、3生長関数共に、生長の最終到達量Aの存在を前提として、相対生長速度がMITSCHERLICH式では、 $\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = k \frac{A-W}{W}$ として、現在における生長期待率に比例するとし、Logistic式では、 $\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = k \frac{A-W}{A}$ として、現在における生長残存率または生長可能率に比例するとし、またGOMPERTZ式では最終到達量に対する現在量の比の対数に比例するとしている。生長に限界があることを認めていることは理解できるとしても、生長率に関する仮定は、3関数それぞれに異なっており、生長現象の発現のメカニズムに対する普遍的・合理的な基礎の上に立っているとはいえない。

記述性については3関数共に変曲点の相対的位置が固定されていて柔軟性に乏しいという欠点を有する。これは基礎の設定に無理があるからであろう。

それではR-生長関数は、これらの条件に照らしてみると、どのように評価されるであろうか。以下章を改めて検討してみることにする。

II. 生長モデルとしてのR-生長関数

本章では、R-生長関数の、生長モデルとしての有効性について、RICHARDSの論文²¹⁾に即して考察を試みる。以下「」はRICHARDS論文からの引用を示す。但し、式の番号は筆者らにおいて便宜上つけたものである。

1. R-生長関数の理論的基礎

R-生長関数は、1957年に発表されたVON BERTALANFFYの生長モデルを一般化したものである。「VON BERTALANFFYは、動物の代謝速度 (metabolic rate) とその体重との間に、生長期間を通じて相対生長関係 (allometric relation) が成立するということから出発した。その際、彼は allometric line の傾斜 m は、 $2/3$ (代謝の面積法則 (surface rule) に従う種類) または 1 (酸素消費量が動物の体表面積でなくその体重に比例する場合)、あるいはこれら2つの極値の中間の値をとると主張する。すなわち、彼は動物について、3つの代謝型 (metabolic type) を認めている。さらに彼は PÜTTER (1920) に従って、合成作用の速度は体重の m 乗に比例するが、分解作用の速度は体重そのものに比例すると主張する。故に体重における生長速度 (growth rate) は、これら2つの量の差、すなわち $\eta W^m - \kappa W$ となる。ここに η 及び κ は、それぞれ合成作用及び分解作用の定数である。 $m=1$ ならば、 $dW/dt = (\eta - \kappa) W$ となり、生長は指数曲線型となる。 m の値がより低い場合には積分の結果、生長方程式は次のようになる：

$$W = \{ \eta / \kappa - [\eta / \kappa - W_0^{1-m}] e^{-(1-m)\kappa t} \}^{1/(1-m)} \dots (9)$$

ここに W_0 は、 $t=0$ における重量である。この関数のグラフは $(\eta/\kappa)^{1/(1-m)}$ に漸近するところのシグモイド曲線となる。」

「以上は興味ある考え方であるが、生長速度の導き方が、ともすればその理論的妥当性に重大な疑問を投げかけさせるような仮定や近似を含んでいる。さらに m の値が1以上になる場合は除外されているが、それは単に、そういう値に出会わなかったというような表面上の理由からではなくて、恐らくは、 η 及び κ を、合成作用及び分解作用の比例定数として矛盾を来さないような値の範囲に閉じ込めておくという理論的な必要からであろうと思われる。事実、限界をもった生長の下で、 $m > 1$ ならば、 η 及び κ は負でなければならず、これは以上の解釈と相容れないことは容易にわかる。もし m が不完全な現在の代謝に関する研究から決められるのではなくて、データ自身から経験的に決められるということになれば、VON BERTALANFFY

の生長関数は $m > 1$ なる範囲においてこそ、より広く用いられるにちがいない。」

「VON BERTALANFFY の生長関数は次のように短縮される：

$$W^{1-m} = A^{1-m} - \beta e^{-kt} \quad \dots(10)$$

ここに、 A^{1-m} 、 β 及び k は定数である： $A^{1-m} = \eta/\kappa$ 、 $\beta = \eta/\kappa - W_0^{1-m}$ 、 $k = (1-m)\kappa$ 、 β は $m > 1$ なるときは負になる。何故ならそれは $A^{1-m} - W_0^{1-m}$ に等しいからである。負の値は線形の関数では混乱を生ぜしめることになるから、方程式は次のように書く方がよい：

$m < 1$ なるとき、

$$W^{1-m} = A^{1-m}(1 - be^{-kt}) \quad \dots(11)$$

$m > 1$ なるとき、

$$W^{1-m} = A^{1-m}(1 + be^{-kt}) \quad \dots(12)$$

ここに、 $b = \pm \beta A^{m-1}$

$m=0$ とおけば、1 番目の式 (式(11)) は直ちに単分子反応曲線 (monomolecular) になるし、 $m=2$ なる場合は、2 番目の式 (式(12)) は $W = A(1 + be^{-kt})^{-1}$ すなわち自動反応関数 (autocatalytic) となる。それ故に上記の一般関数 (general function) が、巾広い経験的な応用範囲を得るためには、 m の値は 1 を大きく上回ることが必要である。」

「 $m=1$ なる場合の可能性は、何も指数曲線だけというわけではない。この場合もまた限界をもつ生長としての一つの解が存在する。それが GOMPERTZ 関数である。」
「方程式 $W^{1-m} = A^{1-m} - \beta e^{-kt}$ (式(10)) は、 $m=1$ なるときは解不能となるけれども、それにもかかわらず、GOMPERTZ 曲線は、若し m の値として 0.999 あるいは 1.001 というような値が選ばれるときは、著しい正確さをもってあてはめられるのである。」

「1 と 2 の間の範囲にある m の値は、GOMPERTZ から自動反応曲線に至るまでの間の種々の型の曲線をあらわすことになる。 $m > 2$ とすれば、変曲点の位置は $W = A/2$ を超えて、好きなだけ遠くへもっていくことができる。他方において、もし m が 0 と 1 の間にあるときは、曲線の形は単分子反応曲線と GOMPERTZ 曲線との遷移型を示すということが出来る。」

「絶対的生長速度 (absolute growth rate) $(\eta W^m - \kappa W)$ は、これらの曲線の何れにおいても、いまや次のようになる：

$$\frac{dW}{dt} = kW[(A/W)^{1-m} - 1]/(1-m) \quad \dots(13)$$

相対的生長速度 (relative growth rate) は、

$$\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = k[(A/W)^{1-m} - 1]/(1-m) \quad \dots(14)$$

式(13)において、 $m=0$ あるいは 2 とすれば、それぞ

れ単分子反応関数、自動反応関数における生長速度の式になる (式(4)、式(6))。 $m=1$ とすると、式(13)、(14) は不定となる。しかし、 $x \rightarrow 0$ なるとき、 $(a^x - 1)/x$ の極限值は $\log_e a$ であるから、 $m \rightarrow 1$ なるときの生長速度は、 $kW \log_e (A/W)$ となる。これは GOMPERTZ 関数における生長速度である (式(8))。このことは、 $m=1$ なるときの一般関数の極限の形が、正しく GOMPERTZ 関数であることを示すものである。」

以上は、R-生長関数の基礎に関する RICHARDS 自身の論述である。

R-生長関数は、VON BERTALANFFY の生長モデルの一般化あるいは拡張であるから、その基礎は、VON BERTALANFFY の思想に準拠しているとみることが出来る。それは生長は、合成と分解との差額の累積過程であるとするものである。この考え方はまことに単純明快で理解し易い。RICHARDS が VON BERTALANFFY の生長モデルに対し物足りなく思ったのは、ただ合成の過程の量的表現にあったのである。すなわち、合成の指数 m の値を $2/3$ と 1 との間にとったということである。彼は実際の経験に基づいて、もし m に関する制限をとり払って、 m の範囲を 1 以上に拡大するならば、もっと広範な応用が可能であるとして、VON BERTALANFFY のモデルを拡張したのである。その際彼は、現在の生理学の知識のレベルで、合成の指数に制限を加えることの不当性を述べているが、これは VON BERTALANFFY のモデルそのものを否定したの

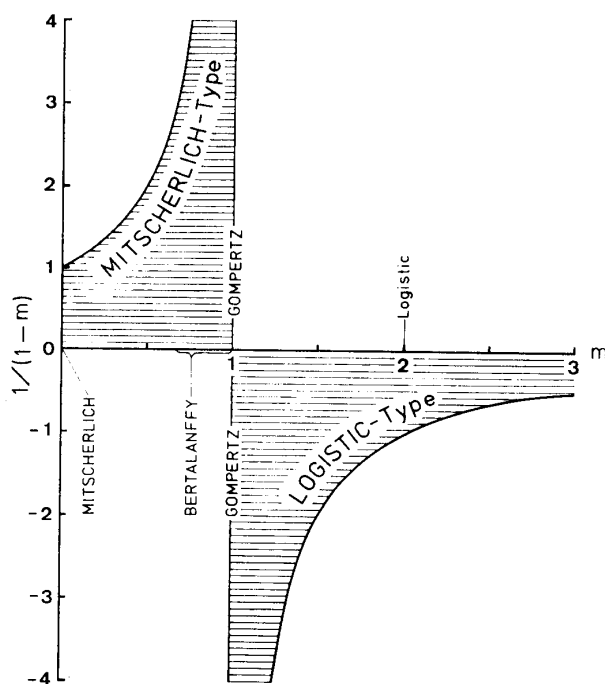


Fig. 1. Range of RICHARDS' growth function.

ではなくて、経験的応用の範囲を拡め、事実を積み重ねることによって、むしろ未だ充分解明されていない合成や分解に関する生理的メカニズムの発見につながることを期待しているものと理解される。彼のいう“Empirical Use”とは、 m を制限から解放しようということであって、その基礎方程式は、VON BERTALANFFYと何ら本質的に変るところはないのである。

さて、ここで注意すべきは、R-生長関数は式(11)によって代表される $0 \leq m < 1$ なる領域と、式(12)によって代表される $m > 1$ なる領域とを含んでいるということである。そして、この2つの領域は GOMPertz という“壁”によって隔てられているのである。Fig. 1はこの関係をあらわしている。 $0 \leq m < 1$ なる領域を MITSCHERLICH 型の領域、 $1 < m$ なる領域を Logistic 型の領域と名づけ、式(11)を MITSCHERLICH 型、式(12)を Logistic 型と呼ぶことにしよう。式(13)を書きなおすと次のようになる。

[MITSCHERLICH 型]

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} &= \frac{k}{1-m} W \left(\frac{A^{1-m} - W^{1-m}}{W^{1-m}} \right) \\ &= \frac{k}{1-m} A^{1-m} W^m - \frac{k}{1-m} W \\ &= \eta W^m - \kappa W \end{aligned} \quad \dots (15)$$

$$\text{ただし、} \eta = \frac{k}{1-m} A^{1-m}, \quad \kappa = \frac{k}{1-m}$$

[Logistic 型]

$$\begin{aligned} \frac{dW}{dt} &= \frac{k}{m-1} W \left(\frac{A^{m-1} - W^{m-1}}{A^{m-1}} \right) \\ &= \frac{k}{m-1} W - \frac{k}{(m-1)A^{m-1}} W^m \\ &= \kappa' W - \eta' W^m \end{aligned} \quad \dots (16)$$

$$\text{ただし、} \kappa' = \frac{k}{m-1}, \quad \eta' = \frac{k}{(m-1)A^{m-1}}$$

上の関係を図示すると、Fig. 2 のようになる。縦線を施した部分の面積は、何れも $A^2 k / (2m+2)$ であり、これを A で割って縦線を施した部分の平均の高さを求めると、 $Ak / (2m+2)$ となる。これは RICHARDS が既に得ているところである (式(22))。

式(15)は VON BERTALANFFY の基礎方程式と同型であり、“生長速度は W^m に比例する合成(同化)速度と、 W に比例する分解(異化)速度の差として与えられる”ことを示している。また、見方をかえれば、“生長速度は、現在量と将来に対する“期待生長率”とも云うべき $(A^{1-m} - W^{1-m}) / W^{1-m}$ に比例する”とも云える。これに対して、式(16)は“合成の速度は、 W 自体に比例し、分解の速度は W^m に比例する”ことを示している。また、“生長速度は現在量と将来の“残存生長率”とも云うべき $(A^{m-1} - W^{m-1}) / A^{m-1}$

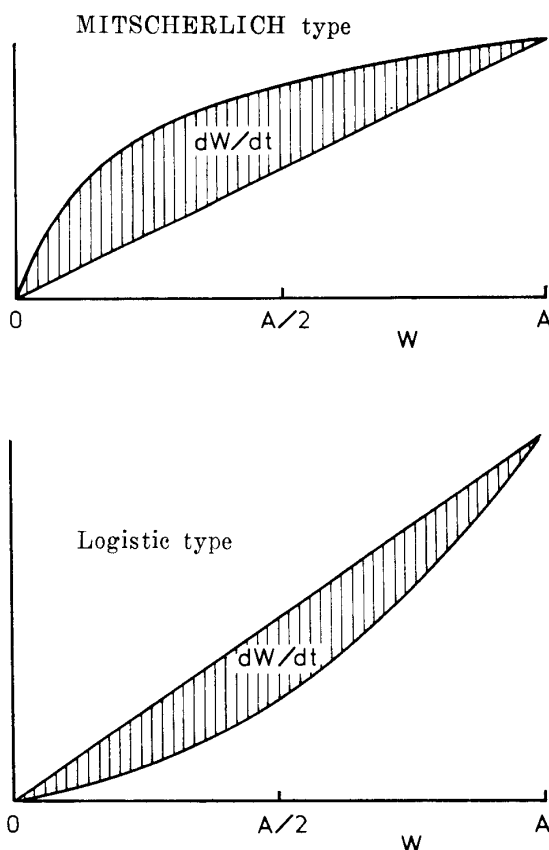


Fig. 2. Structure of growth in the MITSCHERLICH's type and the logistic type.

に比例する”と云える。これは RICHARDS によって提示された生長速度式(13)に対する筆者らの新たな解釈である。

MITSCHERLICH 型の領域と Logistic 型の領域とでは生長原理は同じであっても、そのメカニズムは異なっているといえる。VON BERTALANFFY²⁾は“開放系”における生長の基礎方程式として $\eta W^m - \kappa W$ を与えたのであるが、これをもってみれば、MITSCHERLICH 型の領域は“開放系”に属する生長の世界であり、対照的に Logistic 領域は“閉鎖系”に属する生長の世界であるということができるのであるまいか。

以上によって、R-生長関数は、広範な領域にわたり、合理的で、単純明快な基礎の上に立つところの生長関数であるということができよう。

2. R-生長関数の記述性

R-生長関数は、既存の3つの生長関数 MITSCHERLICH, GOMPertz, Logistic を自らの中に包含し、それらに含まれない広範な生長型をも記述することができる。それは母数 m に課せられた制約をとり払って、自由にしたからである。

母数 m は、MITSCHERLICH 型の領域においては同化

の指数として、Logistic型の領域においては異化の指数としての生理的意味をもつものと解されるが、R-生長関数内では、独自に、生長曲線の型を決定する役割を果たす。シグモイド曲線としての生長曲線の型を決定づけるものは最終到達量に対する変曲点の相対的位置である。R-生長関数では、次式によって与えられる：

$$W/A = m^{1/(1-m)} \quad \dots(17)$$

$m \rightarrow 1$ (GOMPERTZ式)では、この比は $1/e$ となる。すなわち、 m は R-生長曲線の型を決定するものであり、それが自由な値をとりうるようにされたということは、R-生長曲線が、あらゆる型の生長過程を記述できる能力を与えられたということになる。

R-生長関数が高い記述性能をもつことのもう一つの根拠は、それが相対生長法則になじむことである。これについて RICHARDS²¹⁾ は、その論文の最後の部分において次のように述べている：「もし現実のデータに、この曲線群を適用することについての正当性を求められるならば、それは恐らくは2つの相関連する生長要素、例えば葉の長さとの間に、それらの生長過程を通じて頻繁に見出すことのできる相対生長関係 (allometric relationship) ($Y = pW^q$) の中に求めることができるであろう。容易にみられるように、もし W が当該曲線群の一つに従う生長要素であるとすれば、それと allometrical な関係にある任意の他の要素 Y は、その生長曲線として、同じファミリーの異なったメンバーをえらばねばならない：相対生長に関しては、 $b_Y = b_W$, $k_Y = k_W$; よって $q = (1 - m_W)/(1 - m_Y)$, $p = A_Y/A_W^q$, ゆえに、もし広く認められているように、自動反応曲線 (autocatalytic) が多くのデータにあてはまり、そしてその使用が合理的であるとするならば、同様に $m > 1$ を有する他の曲線も同程度に合理的でなければならない：時には単分子反応 (monomolecular) の関数が適当とされるが、その場合には、 $m < 1$ なるファミリーに属する他のカーブであるだろう：GOMPERTZ は、ここでもまたユニークである；それはただ他の GOMPERTZ カーブとの間でのみ allometric である。したがってその意味はとるに足らないものである。というのは、 k_W と k_Y は等しくなくてはならず、 $q_Y = b_Y/b_W$, すなわち生物学的には意味の小さい定数の比になるからである。」

相対生長法則は、生物現象に広く認められている法則であるが、R-生長関数は、この法則を適用してもその形を変えない。R-生長関数の根源を VON BERTALANFFY にまで遡るとすれば、それはもともと動物あるいは植物個体の全体重量に対して導かれたもので

あるにしても、いまや相対生長法則を介して、種々の器官の重量等の部分量や、体積、長さ、面積等、ディメンジョンを異にする量に対しても適用されることが出来る。これは生長関数として大きな特長である。

ただ注意しなくてはならないのは、先に述べたとおり、MITSCHERLICH 型及び Logistic 型の2領域並びにそれを隔てる GOMPERTZ の壁は、互いに不可侵であって、それぞれの内部で、それぞれのファミリーを形成しており、相対生長法則は同一のファミリー内では働くが、ファミリー間では作用し得ないということである。

このことは応用上重要な意味をもっている。たとえば幹材積の生長が、MITSCHERLICH 型の R-生長関数であらわされるとすれば、それと相対生長関係または巾乗関係にある樹高、基準直径、基準断面積等の量は、すべて MITSCHERLICH 型の生長関数に従うべきであって、Logistic 型の関数に従うことはなく、反対に、葉の長さの生長が Logistic 型の関数に従うとすれば、これと相対生長関係にある葉の重量もまた Logistic 型に従うということである。

以上によって R-生長関数は極めて優れた適合能力をもっており、記述性に富んでいることが理解されよう。

3. R-生長関数の解析性 (説明性)

R-生長関数は、 m , A , b , k の4つの母数をもっている。これらの母数が、単独であるいは互いに組み合わせられた形で、如何なる解析的役割を演ずるかを明らかにすることによって、R-生長関数の解析性を検討してみよう。

母数 m は、前述のように、変曲点の相対的位置を決定し、それによって生長関数の型を分類する。まずそれが $0 \leq m < 1$ か $m > 1$ かによって、生長が MITSCHERLICH 型であるか Logistic 型であるかを分類し、さらにその大きさによって、それぞれの領域内での位置づけを行う。またそれは、生長が MITSCHERLICH 型であるときは“合成(同化)”の指数を与え、Logistic 型であるときは、“分解(異化)”の指数を与える。これによって生長の生物学的メカニズムを探る実験の手がかりが得られる可能性もあろう。

母数 A は、生長要素の最終的な大きさ(最終到達量)を与える。すなわち与えられた生長要素が、与えられた条件の下において、到達し得る最大可能量を与える。たとえば樹木の幹が、その生立している環境において、到達し得る高さ、太さ、体積の限界を示している。また林木が、与えられた環境の下で、到達し得る蓄積や断面積合計の限界を意味している。われわれは

この大きさによって、生長要素と環境との相乗作用の結果としての限界量を知ることができる。

母数 b は、

$$b = (W_0/A)^{1-m} \sim 1 \quad \dots(18)$$

なる関係にあるが、生物学的には明確な意味づけは困難である。その値は、MITSCHERLICH 型の領域においては、 $0 < b \leq 1$ であるが、Logistic 型の領域においては、 $0 < b$ であって、場合によってはかなり大きな値をとる。式(18)によって理解されるとおり、 b は W の初期値 W_0 に関係する母数である。 $0 \leq m < 1$ に対しては、 $b=1$ なるとき $W_0=0$ となり、生長曲線は原点を通る。しかし、 $0 < b < 1$ なるときは $W_0 \neq 0$ で、原点を通らない。すなわち、 b は、 $t=0$ における W の大きさを決定する役割を果している。それ以上の生物学的意味を b に求めることはできない。

母数 k については、その明確な意味づけは困難である。式(1)より次式が得られる：

$$\log_e[1 \sim (W/A)^{1-m}] = \log_e b - kt \quad \dots(19)$$

これは、 $\log_e[1 \sim (W/A)^{1-m}]$ が、時間 t に対して直線的に減少し、 k はその減少係数であることを意味しているが、しかしこの W の関数は、 m に依存しているので、 k の一般的な意味づけを、上式に求めることは困難である。

一般関数に関する生長速度を求めてみると、

$$\frac{dW}{dt} = \frac{\mp k A b e^{-kt}}{1-m} (1 \pm b e^{-kt})^{m/(1-m)} \quad \dots(20)$$

また相対生長速度は、

$$\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = \mp k b e^{-kt} / [(1-m)(1 \pm b e^{-kt})] \quad \dots(21)$$

ただし、符号は上側が $m > 1$ 、下側が $m < 1$ に対応する。

これら 2つの式において、 k は何れも複雑に関係しており、その役割を一意的に決めることは困難であるが、ただ k が生長速度に大きく関与していることは明らかである。

このことは、生長速度を W の関数とした式(13)についてみると、もっと明瞭になる。RICHARDS²¹⁾ はこれに関して次のような興味ある結果を示した。

式(13)は生長速度 dW/dt を W の関数として示したものであるから、これの W の変域 $0 \sim A$ についての平均を求めると、

$$\begin{aligned} & \frac{1}{A} \int_{W=0}^{W=A} \frac{dW}{dt} dW \\ &= \frac{1}{A} \int_{W=0}^{W=A} \frac{kW}{1-m} \left[\left(\frac{A}{W} \right)^{1-m} - 1 \right] dW \\ &= Ak/(2m+2) \quad \dots(22) \end{aligned}$$

となる。さらに W を A に対する相対量で表すと、

$w = W/A$, $A=1$, w の変域は $0 \sim 1$ となるから、上記の平均は、

$$k/(2m+2) \quad \dots(23)$$

となる。 $Ak/(2m+2)$ は、 W に対して、その生長速度をプロットしたものの平均であり、 $k/(2m+2)$ は、 A に対する W の相対量 w に対して、その生長速度をプロットしたものの平均を意味している。これらは何れも、生長速度の一種の平均であるから、これによって生長速度を表し、比較することができる。特に相対量の生長速度の平均 $k/(2m+2)$ は、 m を異にする曲線間における生長速度の比較を可能ならしめるものである。等しい m をもつ曲線の間では、平均生長速度は、単に k だけによって定まることになる。

しかし、上述の生長速度の平均は、 W に対するものであって、時間に対するものではない。 W が A に達する時間は ∞ であるから、直接時間に対する生長速度の平均を求めることはできない。これに対して RICHARDS²¹⁾ は、 $Ak/(2m+2)$ に対して、「生長の全期間を通じての、生長速度の重みつき平均 (weighted mean growth-rate) である」という解釈を示した。

もし重みを、「それ自身時間の関数とすれば、上の重みつき平均は次のようになる：

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

($m < 1$ なる場合には、積分は $t = -\infty$ の代りに $W=0$ となるときから始まる)。最大の重みは明らかに、生長速度が最も正確に推定されるであろうところの、生長の活発な時期に対して与えられるべきであり、より小さい重みが時間尺度の両端に向って与えられるべきである。このことを除けば選択は自由であるが、最も簡単な方法は、現実の生長速度に比例して重みを与えることである。」そうすると上式は、

$$\int_{t=-\infty}^{t=+\infty} \left(\frac{dW}{dt} \right)^2 dt / \int_{t=-\infty}^{t=+\infty} \left(\frac{dW}{dt} \right) dt \quad \dots(24)$$

これは次式に等しくなる。

$$\frac{1}{A} \int_{w=0}^{w=A} \frac{dW}{dt} dW = Ak/(2m+2)$$

すなわち $Ak/(2m+2)$ は、生長速度の重みつき平均であり、 $k/(2m+2)$ は W の A に対する相対量の重みつき平均であると解釈することができる。この解釈の意義は非常に大きい。前述のように Asymptotic function にあっては、直接平均生長速度を求めることはできないのであるから、それに代って、 $Ak/(2m+2)$ 及び $k/(2m+2)$ を以て、実質的平均生長速度とすることができるからである。林学の言葉でいえば、これを以て樹木や林木の全生長期間にわたる実質的な“平均生長量”とみなすことができる。

このことからまた、 $k/(2m+2)$ の逆数 $(2m+2)/k$ は、生長が実質的に完了するまでに要する期間を与えることになる。

最大の生長速度は、前述のように、 $W = Am^{1/(1-m)}$ においておこり、その大きさは

$$(dW/dt)_{\max} = Akm^{m/(1-m)} \quad \dots(25)$$

である。したがって生長曲線の変曲点における相対生長速度 (relative growth-rate) は

$$Akm^{m/(1-m)}/Am^{1/(1-m)} = k/m \quad \dots(26)$$

GOMPERTZ 曲線 ($m \rightarrow 1$) においては、変曲点における相対生長速度は k であり、Logistic 曲線 ($m=2$) では $k/2$ 、MITSCHERLICH 式 ($m=0$) では無限大になる。

相対生長速度の重みつき平均 (weighted mean relative growth-rate) は次のように定められる：

$$\begin{aligned} & \frac{1}{A} \int_{w=0}^{w=A} \left(\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} \right) dW \\ &= \frac{1}{A} \int_{w=0}^{w=A} \frac{k}{1-m} \left[\left(\frac{A}{W} \right)^{1-m} - 1 \right] dW \\ &= k/m \quad \dots(27) \end{aligned}$$

この積分はまた次のようにかける：

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

したがって、 k/m は「重みづけをそれぞれの時点での生長速度に比例させる場合の、全生長期間を通じての、重みづけられた平均相対生長速度である。」したがって、母数 k/m は、変曲点における相対生長速度でもあり、重みづけられた平均相対生長速度でもあるわけである。

「4つの母数 $b, m, k/m$ 及び $Ak/(2m+2)$ は生長曲線を完全に定める。そしてそれは、絶対的及び相対的な生長速度の平均、及びそれが W の増加に伴って変化する仕方について、直接比較することを可能ならしめるものである。」

以上の母数に関する情報をまとめると次のようになる。

母数	役割り
m	生長曲線の型 (変曲点の相対的位置) を定める。
A	最終到達量
b	時間 $t=0$ における生長要素の大きさを定める。
$Ak/(2m+2)$	重みつき平均生長速度
$k/(2m+2)$	相対量の重みつき平均生長速度
k/m	変曲点における相対生長速度、相対生長速度の重みつき平均
$T = (2m+2)/k$	実質的生長期間

$$\eta = \frac{k}{1-m} A^{1-m} \quad \left| \begin{array}{l} 0 \leq m < 1 \text{ なるとき} \\ \text{数, } m > 1 \text{ なるとき} \end{array} \right. \begin{array}{l} \text{“合成”の係数} \\ \text{“分解”の係数} \end{array}$$

$$\kappa = \frac{k}{1-m} \quad \left| \begin{array}{l} 0 \leq m < 1 \text{ なるとき} \\ \text{数, } m > 1 \text{ なるとき} \end{array} \right. \begin{array}{l} \text{“分解”の係数} \\ \text{“合成”の係数} \end{array}$$

以上によって、 R -生長関数の各母数は、明確な役割りを有し、それによって与えられた生長過程をよく解析し説明できる能力を具備していることがわかる。

4. R -生長関数の予測性

予測は、現在までの情報に基づいて、将来の状態を推測することである。したがって、生長予測は、生長要素に関する現在までの生長情報に基づいて将来の生長状態を推測するものである。“現在までの情報”については、2つの場合を考えることができよう。一つは生長の途中にあって、その生長要素の現在までの生長過程が明らかな場合であって、その延長として将来の生長を推測しようとする場合である。他の一つは、対象とする生長要素の生長については、現在までの情報は無いが、他の類似の生長に関する情報が得られており、これに基づいて将来の生長を推測する場合である。前者は、その生長要素に関する内部的情報に基づくものであるから、これを内的予測と呼び、後者は外部的情報に基づくものであるから、これを外的予測と呼ぶことにしよう。ただし内的予測にあっても、外部的情報を導入することはあり得るであろう。

内的予測は、過去の生長データが正確で、十分な範囲にまで得られており、一方利用する生長関数が、その基礎、記述性、解析性において優れているときは、容易にしかも十分な信頼性をもって行うことができる。 R -生長関数は、前述のとおり、それらの性能の何れにおいても優れているので、もしデータが生長曲線の変曲点を越えて、十分な範囲を含んでいるときは、信頼性の高い予測が期待されるであろう。

外的予測は、基礎、記述性、解析性に優れた生長関数が得られている場合、その母数を外部からの情報に基づいて決定し、与えることによって、将来の生長を予測しようとするものである。外的予測は、たとえば植栽直後の、あるいは植栽しようとする樹木または林木の生長予測のような場合であって、母数の決定は、類似の生長に関する一般的経験または母数と環境要素に関する回帰関係等からなされねばならない。したがって外的予測は、当然にも、概括的な、大まかな結果を与えるに過ぎない。

R -生長関数の母数は、全てその役割や相互の関係が明確であるから、外部情報に基づいて経験的にそれに一定の値を与えることは可能であろう。予測の信

頼性は、情報の精度に依存しているといえる。

以上を要するに、R-生長関数は単純明快な理論的基礎の上に立ち、記述性、解析性に優れ、したがって必要な情報が提供されれば、信頼できる予測を与えるだけの能力を具えた生長関数であると期待することができる。

Ⅲ. 樹木の生長データへの適用

本章においては、R-生長関数のスギ樹幹の生長データへのあてはめとその結果、及びアカマツ、クロマツの新梢並びにモウソウチクのタケノコの伸長生長のデータへのあてはめとその結果について述べる。

資料として幹の生長と、新梢やタケノコの伸長生長とを選んだのは、前者は MITSCHERLICH 型であり、後者は Logistic 型であることが予想されたからである。

1. 資料

(1) 樹幹の生長データ

樹幹の生長データは、本学大野演習林から得られた同一の人工同齡林分に属するスギ樹幹5本についての樹幹析解データ（以下“大野スギ”と略す）、及び大分県湯布院町にある九州林産株式会社社有林から得られた同一の人工同齡林分に属するスギ（ヤブクグリ）の樹幹5本についての樹幹析解データ（以下“ヤブクグリスギ”と略す）である。これらの資料については大隅¹³⁾によって紹介されている。本報告で使用したデータを Appendix 1 及び Appendix 2 に示す。なおこれらのデータは、境・大隅²³⁾が用いたものと同じものである。

幹に関する生長要素としては、樹高(H)、基準直径(D_{0.9})、基準断面積(G_{0.9})及び体積(V)をとりあげた。これは幹の体積を

$$V = H \cdot D_{0.9}^2 \cdot \theta_{0.9} \quad \dots(28)$$

ただし、 $\theta_{0.9}$ ：相対材積

として把握する立場に基づくものである（大隅¹³⁾）。ここでは胸高直径の生長をとりあげない。胸高直径は、要するに、一定の高さにおける直径であって、樹幹の生長要素とするには適当ではないからである。

(2) アカマツ及びクロマツの新梢の生長データ

アカマツ及びクロマツの新梢の生長データは、1978年3月22日から6月28日までの期間に、京都大学農学部付属演習林上賀茂試験地の苗畑に植栽されているアカマツ及びクロマツの6年生幼木の主幹の新梢の伸長生長を、1週間おきに観測した記録に基づくものである。新芽が伸長を開始する前に、予め観測対象として選んだ新芽の基部より下方数センチメートルの位

置にテープを巻いて、測定基準点とした。測定は基準点から新梢の先端までの長さをスチールテープで測ることによって行われた。3月22日に第1回の測定を行い、以後6月28日まで、1週間おきに測定を繰り返した。時間は3月22日からの経過日数を以てあらわし、生長量は各時点の測定値と3月22日の測定値との差を以てあらわすことにした。新梢の伸長生長については、伸長の開始時点を正確に認定することが難しく、また新梢の形成の基礎としての芽の大きさを、当年の新梢の生長量の中にも含めるべきか否かという問題が残されている。芽そのものは、前年度の生長の結果として形成されているのであるから、前年度の生長に加えるべきであるともいえるし、当年の新梢の基盤として当年の生長に加えるべきであるとも考えられる。ここでは3月22日の測定値を基準として、7日毎の伸長量を求め、生長データとして用いることにした。

Appendix 3 にアカマツ新梢の生長データを、Appendix 4 にクロマツ新梢の生長データを示す。

(3) モウソウチクのタケノコの生長データ

モウソウチクのタケノコの生長データは、1977年4月28日から5月31日の期間に、京都府立植物園において観測された生長記録に基づくものである。はじめ、タケノコが地上に頭を出し始めた4月15日に、10本のタケノコを選び観測を開始したのであったが、10本のうち8本まで途中で腐ってしまったので、4月28日に到り、さらに5本を追加した。従って、完全に揃った観測値として、ここでは4月28日以後の観測値を使用することにした。この時点においてタケノコは既に平均約100cmの高さに達していた。時間は、4月28日を以て0として、以後の経過日数を以て示し、伸長量は各測定日時におけるタケノコの高さそのものを以てあらわした。時間0においてもその時の高さをそのままデータとして与えた。すなわち、タケノコ標本は、時間0において一定の高さを有し、それが伸長に伴って増加していく過程を表しているとして解されるべきである。なお観測は、初期においては2日おきに、伸長の最盛期には毎日、そして生長の終期に向っては2～数日間隔で行った。観測時間は各日16時30分から17時00分と定められていた。Appendix 5 にその生長データを示す。

2. あてはめの方法

R-生長関数のデータへのあてはめに当って、母数の推定には GAUSS-NEWTON 法による最尤推定法を採用した。筆者ら¹⁷⁾は先に STEVENS²⁵⁾の方法によるR-生長関数のあてはめのためのプログラムを作成したが、STEVENS 法では、母数 m の値を直接推定できな

いため、 m の値を順次変えながら STEVENS 法を繰り返し適用し、残差平方和が一定の条件に達したとき計算を打切る方法をとった。そのため計算が遅いという欠点があった。また一つのグループに属する複数のデータに対して、共通母数を含む全部の母数を一括して求めるというようなことができなかつた。

R-生長関数は母数に関して非線形である。これを一般に次式であらわす。

$$y_j = f(x_j, \theta) + \varepsilon_j \quad \dots(30)$$

x_j : 年齢

$$\theta = (\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_l)'$$

ε_j は $N(0, \sigma^2)$ に従うものとする。

母数 θ の最小自乗推定値 $\hat{\theta}$ は、残差平方和

$$S(\theta) = \sum_{j=1}^n [y_j - f(x_j, \theta)]^2 \quad \dots(31)$$

を最小にする θ の値である。したがって $\hat{\theta}$ については

$$\frac{\partial S(\hat{\theta})}{\partial \theta_q} = 0, \quad q=1, 2, \dots, l \quad \dots(32)$$

がなり立っている。非線形モデルについて、式(32)を解き $\hat{\theta}$ を求めるためには、反復法を適用する必要がある。

θ_0 を $\hat{\theta}$ の近似値として、式(32)を点 $\theta_0 = \hat{\theta}$ についてテーラー展開し、1次の項までに止めることにすれば、近似的に次の正規方程式が得られる。

$$\sum_{j=1}^n \{ [y_j - f(x_j, \theta_0)] + \delta_q \frac{\partial}{\partial \theta_q} [y_j - f(x_j, \theta_0)] \} = 0 \quad \dots(33)$$

ただし、 $\hat{\theta} - \theta_0 = \delta$

式(33)は δ_q に関する線形式であるから、最小自乗法で δ を求めることができる。

マトリックス Z を、

$$Z_{jq} = \frac{\partial}{\partial \theta_q} [y_j - f(x_j, \theta_0)], \quad \begin{matrix} j=1, 2, \dots, n \\ q=1, 2, \dots, l \end{matrix}$$

縦ベクトル U を、

$$U = (U_1, U_2, \dots, U_j, \dots, U_n)'$$

ただし、 $U_j = [y_j - f(x_j, \theta_0)]$

とすれば、

$$\delta = [-(Z'Z)^{-1}Z'U] \quad \dots(34)$$

したがって、

$$\hat{\theta} = \theta_0 + \delta \quad \dots(35)$$

以下 $\hat{\theta}$ を改めて θ_0 として、一定の条件が満たされるまで、上の手順を繰り返せばよい。

次に複数の生長データに対し、一括してR-生長関数のあてはめを行う場合を考える。

各々の大きさが n_1 である k 個のデータの各観測値を y_{ij} ($i=1, 2, \dots, k; j=1, 2, \dots, n_1$) とし、これが

R-生長関数 $f(x_{ij}, \theta_i)$ に従うと考える。 x_{ij} は、 i 番目のデータのなかの j 番目の観測値の年齢であり、 θ_i は、 i 番目のデータに対する R-生長関数の母数のベクトルである。ここで k 個のデータ全体に対する母数のベクトルを θ とすれば、

$$\dim \theta \leq \dim (\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_1, \dots, \theta_k) \quad \dots(36)$$

である。すなわち、複数のデータに共通な母数があってもよい。

θ の最小自乗推定値 $\hat{\theta}$ は、残差平方和

$$S(\theta) = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_1} [y_{ij} - f(x_{ij}, \theta_i)]^2 \quad \dots(37)$$

を最小にする θ の値である。したがって $\hat{\theta}$ については

$$\frac{\partial S(\hat{\theta})}{\partial \theta_q} = 0, \quad q=1, 2, \dots, \dim \theta \quad \dots(38)$$

がなり立っている。式(38)を解いて $\hat{\theta}$ を求めるには、反復法を適用する必要がある。

θ_0 を $\hat{\theta}$ の近似値として、式(38)を点 $\theta_0 = \hat{\theta}$ についてテーラー展開し、1次の項までに止めることにすれば、近似的に次の正規方程式が得られる。

$$\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_1} \{ [y_{ij} - f(x_{ij}, \theta_{0i})] + \delta_q \frac{\partial}{\partial \theta_q} [y_{ij} - f(x_{ij}, \theta_{0i})] \} = 0 \quad \dots(39)$$

ただし、 $\hat{\theta} - \theta_0 = \delta$

マトリックス M を

$$M_{pq} = \frac{\partial [y_{ij} - f(x_{ij}, \theta_{0i})]}{\partial \theta_q}, \quad p=1, 2, \dots, \sum_{i=1}^k n_1$$

縦ベクトル U を

$$U = (U_{11}, U_{12}, \dots, U_{1n_1}, U_{21}, U_{22}, \dots, U_{2n_2}, \dots, U_{ij}, \dots, U_{knk})'$$

ただし、 $U_{ij} = [y_{ij} - f(x_{ij}, \theta_{0i})]$

とすれば、

$$\delta = [-(M'M)^{-1}M'U] \quad \dots(40)$$

したがって、

$$\hat{\theta} = \theta_0 + \delta \quad \dots(41)$$

以下 $\hat{\theta}$ を改めて θ_0 として、一定の条件が満たされるまで、上の手順を繰り返す。

計算は、APL-言語による対話形式のプログラムを作成して行った。

3. あてはめの結果

(1) 樹幹の生長データに対するあてはめ
樹幹の生長要素間には次の関係がある：

$$V = H \cdot D_{0.9}^2 \cdot \theta_{0.9}$$

$$G_{0.9} = \frac{\pi}{4} D_{0.9}^2$$

ただし、 V :材積、 $G_{0.9}$:基準断面積、 H :樹高、 $D_{0.9}$:基準直径、 $\theta_{0.9}$:相対材積

したがって、各生長要素について別々に得られた生長関数がたがいに、上の関係を矛盾なく満たしているかどうか判定してみることが必要であり、不合理と判断された場合は再調整を行うこととする。まずその判定基準をあげよう：

[母数 m について]

H, $D_{0.9}$, $G_{0.9}$, V に関する m を、それぞれ, m_H , m_D , m_G , m_V であらわす。

(i) $m < 0$ とならないこと

RICHARDS は、 $m \geq 0$ として、 m に負の値を認めていない。しかし数学的には m は負の値をとることができるし、あてはめ計算では、 m の最適値として負の値が得られることがある。これは基準直径や樹高等の一次元量において、幼齢時のデータが不足して、生長曲線の変曲点が明瞭に現れないときに起るが、正の生長関数においてはあり得ないことと考えられる。

いま 2 つの量 y と z との間に、 $z = \alpha y^\gamma$ ($\gamma > 0$) なる相対生長関係が成立するものとする、 y が MITSCHERLICH 型の R-生長関数に従うならば、 z もまた同型の R-生長関数に従う。前者における m の値を m_y 、後者におけるそれを m_z とすると、両者の間には次の関係がなり立つ： $\gamma = (1 - m_y) / (1 - m_z)$ 、したがって、

$0 < m_y < 1$ なるとき、 $m_z < 0$ となるためには、 $\gamma < 1 - m_y$ でなければならない。いま y を 3 次元量、 z を 1 次元量とするなら、 $\gamma = 1/3$ であるから、 $m_y < 2/3$ でない限り、 m_z は負にならない。したがって、 $m_V \geq 2/3$ であるなら、 $m_D \geq 0$, $m_H \geq 0$ であるであろう。

他方、母数に関する解釈の面からみると、組み合わせられた母数 k/m ($k > 0$) が、 $m < 0$ のときは負の値をとることになる。 k/m は変曲点における生長速度であると同時に、相対生長速度の重みつき平均である。この値が負となることは正の生長関係に対する矛盾である。

(ii) $m_G \geq 0.5$ であること

基準 (i) よりの帰結

(iii) $m_G = (1 + m_D) / 2$ であること

[母数 A について]

H, $D_{0.9}$, $G_{0.9}$, V についての A の値を、それぞれ A_H , A_D , A_G , A_V と書くことにする。

(iv) A は、最終到達量として、合理的な大きさの範囲にあること。

(v) $A_G = \frac{\pi}{4} A_D^2$

(vi) $A_V = A_H \cdot A_D^2 \cdot \theta_{0.9}$ であること

Table 1. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for Ōno-Sugi, fitted individually to each growth data.

No.	Factor	Data size	m	A	k	SSR
No.1	H (m)	10	0.4031	28.67	0.04444	0.19990
	$D_{0.9}$ (cm)		-0.2698	51.80	0.01119	0.09100
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.3707	2028	0.01167	69.936
	V (m ³)		0.6683	2.3986	0.02175	1.982×10^{-4}
No.2	H (m)	9	0.2060	33.97	0.02768	0.03892
	$D_{0.9}$ (cm)					
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.4415	38551	0.00250	431.00
	V (m ³)		0.7211	6.3886	0.01845	2.339×10^{-4}
No.3	H (m)	10	0.4126	26.24	0.04596	0.04525
	$D_{0.9}$ (cm)		-0.2663	244.86	0.00127	0.14214
	$G_{0.9}$ (cm ²)					
	V (m ³)		0.7078	3.3692	0.01961	1.283×10^{-4}
No.4	H (m)	9	0.3681	26.85	0.03736	0.01603
	$D_{0.9}$ (cm)		0.1019	34.81	0.02812	0.30836
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5022	1092	0.02305	349.01
	V (m ³)		0.6918	2.0328	0.02238	9.230×10^{-5}
No.5	H (m)	10	0.3298	29.98	0.03719	0.40040
	$D_{0.9}$ (cm)		0.1223	41.24	0.02366	0.33866
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5090	1693	0.01792	181.00
	V (m ³)		0.6903	3.2685	0.01998	1.211×10^{-4}

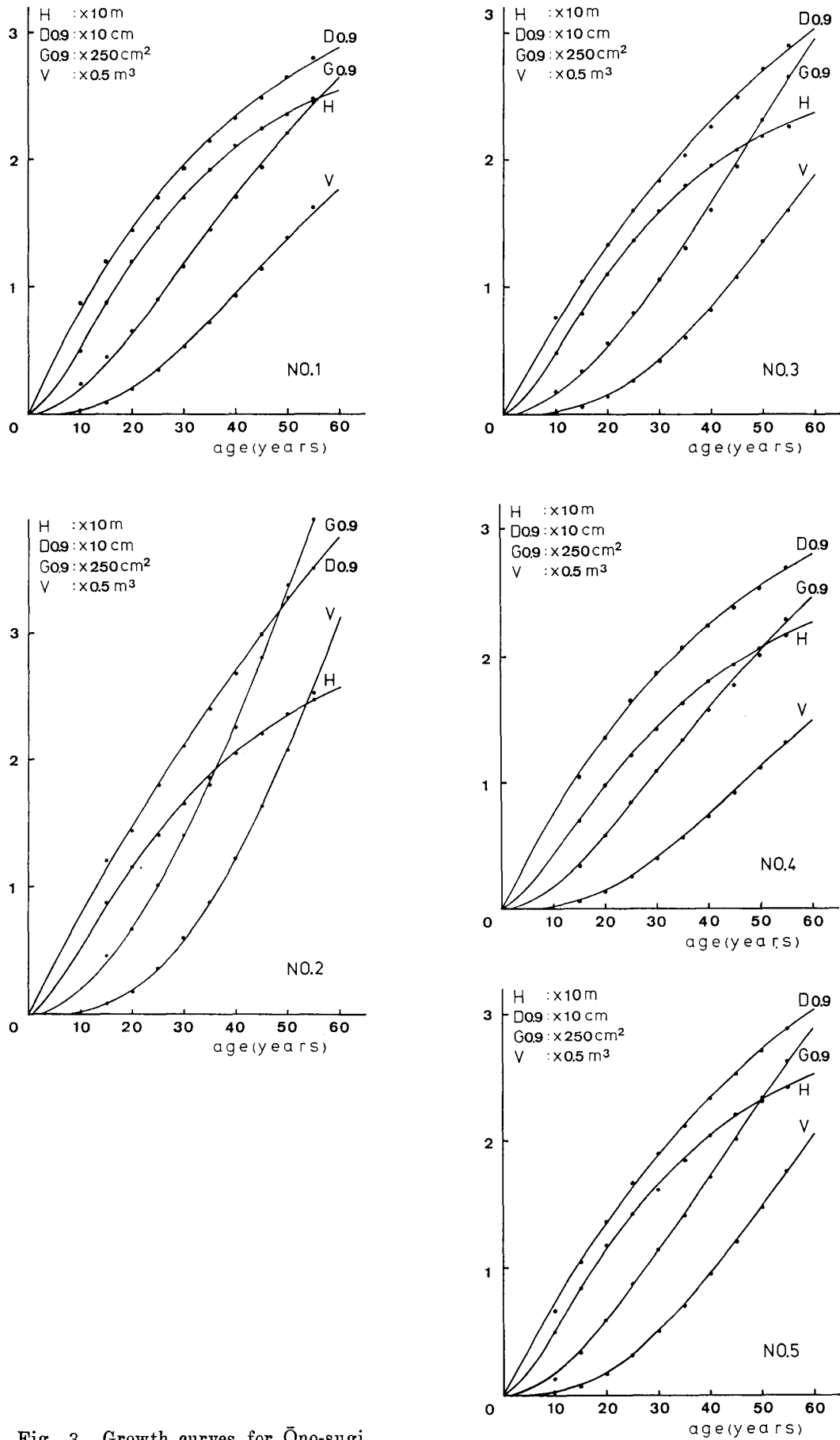


Fig. 3. Growth curves for Ōno-sugi.

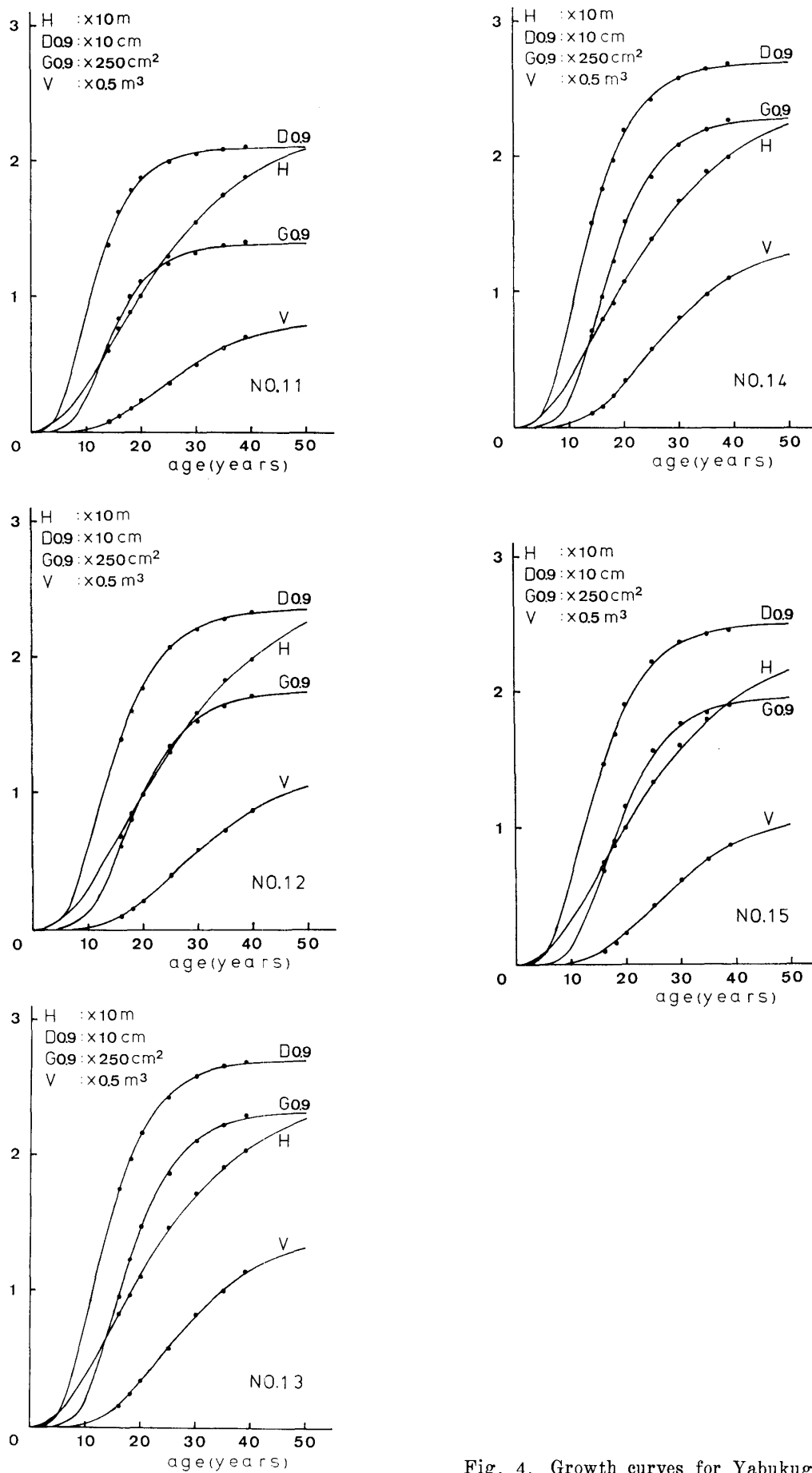


Fig. 4. Growth curves for Yabukuguri-Sugi.

$\theta_{0.9}$ の値は、データの最終値に基づく計算値から推定することができる。

[母数 k について]

H, $D_{0.9}$, $G_{0.9}$, V についての k の値を、それぞれ k_H , k_D , k_G , k_V と書くことにする。

(vii) $k_G = k_D$ であること

以上の判定基準に基づいて、大野スギ及びヤブクグリスギのそれぞれのあてはめ結果について検討してみる。

(a) 大野スギの生長データへのあてはめ

5本の資料木の各々について、樹高(H), 基準直径($D_{0.9}$), 基準断面積($G_{0.9}$), 幹材積(V)の各生長要素のそれぞれのデータ(Appendix 1)に対し、R-生長関数のあてはめを試みた。まず、各生長要素毎に独立に、各母数に対する何らの条件も設けずに、R-生長関数のあてはめを行った。その結果について、上記の判定基準に対する適格性を総合的に判断、資料全体を通じて母数を調整し、あるいは母数に必要な制限を行った上で、再度あてはめを行い、生長関数を決定した。

最初のあてはめの結果は Table 1 に示すとおりであ

る。表中、SSRはデータ値と推定値との残差平方和である。

樹高に対する各母数は5本の資料木の全てにわたって適格と判断される。SSRによってみても、その適合度は良好である。

基準直径については、No. 1 及び No. 3 は、判定基準(i)に照らして不適格である。No. 2 は解が得られなかった。この原因は、幼齢期におけるデータの値が不安定で、変曲点を明瞭につかむことができなかったためと思われる。No. 4 及び No. 5 については、基準(i)に関しては適格であるが、基準(iii)により基準断面積との関係が検討されるべきである。

基準断面積については、基準直径との関係において、No. 1 及び No. 2 は、基準(ii)に照らして不適格である。No. 3 は解が得られなかった。No. 4 及び No. 5 は基準(ii)に関しては適格であるが、基準(iii)の関係は満たされていない。

幹材積については、全ての資料木について一応解は得られているものの、母数Aに関する基準(iv)及び(vi)に照らして、何れも不適格であると判断される。この原因は、Fig. 3 からわかるように、幹材積について

Table 2. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for Ōno-Sugi, fitted with a common estimate of parameter m for each growth factor.

No.	Factor	Data size	m	A	k	SSR	$\frac{Ak}{2m+2}$	$\frac{k}{2m+2}$	$\frac{k}{m}(\%)$	$\frac{2m+2}{k}$
No. 1	H (m)	10	0.3587	29.50	0.04064	0.28045	0.4412	0.01496	11.3	66.9
	$D_{0.9}$ (cm)		0.0132	36.73	0.02570	1.11042	0.4658	0.01268	194.7	78.8
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5066	1162	0.02367	517.31	9.128	0.00786	4.7	127.3
	V (m ³)		0.7048	1.6715	0.02933	1.216×10^{-3}	0.01438	0.00860	4.2	116.2
No. 2	H (m)	9	0.3587	30.16	0.03842	0.40308	0.4264	0.01414	10.7	70.7
	$D_{0.9}$ (cm)		0.0132	88.10	0.00939	0.94565	0.4082	0.00463	71.1	215.8
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5066	7183	0.00850	598.63	20.263	0.00282	1.7	354.5
	V (m ³)		0.7048	9.7147	0.01456	1.064×10^{-3}	0.04148	0.00427	2.1	234.2
No. 3	H (m)	10	0.3587	27.12	0.04132	0.14857	0.4124	0.01521	11.5	65.8
	$D_{0.9}$ (cm)		0.0132	50.08	0.01565	1.18743	0.3868	0.00772	118.6	129.5
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5066	2435	0.01350	680.36	10.909	0.00448	2.7	223.2
	V (m ³)		0.7048	3.0608	0.02037	3.323×10^{-4}	0.01829	0.00597	2.9	167.4
No. 4	H (m)	9	0.3587	27.04	0.03664	0.01741	0.3646	0.01348	10.2	74.2
	$D_{0.9}$ (cm)		0.0132	37.29	0.02321	0.37460	0.4271	0.01145	175.8	87.3
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5066	1079	0.02346	349.36	8.401	0.00779	4.6	128.4
	V (m ³)		0.7048	1.6920	0.02559	2.772×10^{-4}	0.01270	0.00750	3.6	133.2
No. 5	H (m)	10	0.3587	29.35	0.03953	0.42967	0.4270	0.01455	11.0	68.7
	$D_{0.9}$ (cm)		0.0132	47.68	0.01714	0.59096	0.4033	0.00846	129.8	118.2
	$G_{0.9}$ (cm ²)		0.5066	1713	0.01768	181.20	10.051	0.00587	3.5	170.4
	V (m ³)		0.7048	2.9025	0.02209	1.423×10^{-4}	0.01880	0.00648	3.1	154.4

Table 3. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for Yabukuguri-Sugi, fitted individually to each growth data.

No.	Factor	Data size	m	A	k	SSR
No. 11	H (m)	8	0.5299	25.56	0.05190	0.01580
	D _{0.9} (cm)		0.8847	20.91	0.2203	0.32877
	G _{0.9} (cm ²)		0.9317	345.00	0.2095	293.76
	V (m ³)		0.8181	0.4941	0.07135	7.755 × 10 ⁻⁵
No. 12	H (m)	7	0.6709	24.69	0.06689	0.07198
	D _{0.9} (cm)		0.7986	23.69	0.14318	0.06035
	G _{0.9} (cm ²)		0.8956	441.87	0.14112	73.263
	V (m ³)		0.8842	0.5882	0.08429	4.400 × 10 ⁻⁵
No. 13	H (m)	7	0.6505	24.51	0.07148	0.06780
	D _{0.9} (cm)		0.7787	27.39	0.14753	0.03471
	G _{0.9} (cm ²)		0.8856	590.44	0.14559	46.417
	V (m ³)		0.8758	0.7374	0.08848	1.351 × 10 ⁻⁴
No. 14	H (m)	8	0.5900	25.86	0.05976	0.12033
	D _{0.9} (cm)		0.7916	27.12	0.15338	0.27039
	G _{0.9} (cm ²)		0.8930	578.82	0.15180	328.73
	V (m ³)		0.8875	0.6834	0.09513	1.636 × 10 ⁻⁴
No. 15	H (m)	7	0.6827	22.89	0.07410	0.09530
	D _{0.9} (cm)		0.8814	24.75	0.17480	0.08682
	G _{0.9} (cm ²)		0.9437	480.09	0.17776	67.670
	V (m ³)		0.9021	0.5385	0.09789	7.606 × 10 ⁻⁵

Table 4. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for Yabukuguri-Sugi, fitted with a common estimate of parameter m for each growth factor.

No.	Factor	Data size	m	A	k	SSR	$\frac{Ak}{2m+2}$	$\frac{k}{2m+2}$	$\frac{k}{m}(\%)$	$\frac{2m+2}{k}$
No. 11	H (m)	8	0.6205	23.17	0.06564	0.15360	0.4693	0.02025	10.6	49.4
	D _{0.9} (cm)		0.8223	21.06	0.19176	0.43781	1.1081	0.05261	23.3	19.0
	G _{0.9} (cm ²)		0.9067	348.24	0.18953	333.51	17.308	0.04970	20.9	20.1
	V (m ³)		0.8796	0.4208	0.09464	3.061 × 10 ⁻⁴	0.01059	0.02518	10.8	39.7
No. 12	H (m)	7	0.6205	26.12	0.05841	0.12518	0.4707	0.01802	9.4	55.5
	D _{0.9} (cm)		0.8223	23.57	0.15056	0.07714	0.9737	0.04131	18.3	24.2
	G _{0.9} (cm ²)		0.9067	438.25	0.14754	84.637	16.956	0.03869	16.3	25.8
	V (m ³)		0.8796	0.5972	0.08225	4.276 × 10 ⁻⁵	0.01307	0.02188	9.4	45.7
No. 13	H (m)	7	0.6205	25.14	0.06651	0.08285	0.5159	0.02052	10.7	48.7
	D _{0.9} (cm)		0.8223	27.19	0.16059	0.08544	1.1980	0.04406	19.5	22.7
	G _{0.9} (cm ²)		0.9067	583.22	0.15742	99.463	24.076	0.04128	17.4	24.2
	V (m ³)		0.8796	0.7301	0.09011	1.377 × 10 ⁻⁴	0.01750	0.02397	10.2	41.7
No. 14	H (m)	8	0.6205	25.05	0.06467	0.14188	0.4998	0.01995	10.4	50.1
	D _{0.9} (cm)		0.8223	26.96	0.16364	0.33018	1.2105	0.04490	19.9	22.3
	G _{0.9} (cm ²)		0.9067	573.67	0.16022	370.82	24.103	0.04202	17.7	23.8
	V (m ³)		0.8796	0.6980	0.09138	1.794 × 10 ⁻⁴	0.01697	0.02431	10.4	41.1
No. 15	H (m)	7	0.6205	24.26	0.06336	0.16241	0.4743	0.01955	10.2	51.2
	D _{0.9} (cm)		0.8223	25.08	0.15101	0.27513	1.0392	0.04143	18.4	24.1
	G _{0.9} (cm ²)		0.9067	493.68	0.14912	327.42	19.305	0.03910	16.4	25.6
	V (m ³)		0.8796	0.5751	0.08690	1.446 × 10 ⁻⁴	0.01329	0.02312	9.9	43.2

は、変曲点以後のデータが殆どなくて、Aの推定が不安定になったからである。

以上を要するに、解の得られなかった No. 2 の基準直径と、No. 3 の基準断面積を除き、データへのあてはまりの良さという点からは良好な結果が得られたが、総合判定では、樹高以外は不適格となった。

Fig. 3 から 5 本の資料木は全て同一の生長型に属するものと判断される。そこで生長要素毎に、 m は共通の値をとるとする仮定の下に、再あてはめを行うことにした：(a) H については、母数 m を共通とするあてはめを行う。(b) $G_{0.9}$ について、比較的安定した適合性を示した No. 4, No. 5 について、まず m を共通とするあてはめを行い、得られた m の値を、あらためて全資料木の m_G に対する共通の値としてあてはめを行う。(c) $D_{0.9}$ については、 $m_D = 2m_G - 1$ を共通母数 m の値として与え、個別母数 A , k を求める。(d) V については資料木毎に、 A の値を、 $A_V = A_H \cdot A_D^2 \cdot \theta_A$ (θ_A は相対材積の最終値で、データの最終値から推定する) によって与え、その下で共通母数 m , 個別母

数 k を求める。

以上による再あてはめの結果を Table 2 及び Fig. 3 に示す。あてはめられた R-生長関数はそれぞれによく適合し、かつ生長要素相互の関係においても十分な整合性を示しているものと理解される。

(b) ヤブクグリスギの生長データへのあてはめ

Fig. 4 からわかるとおり、5本の資料木の生長は、極めて特徴的な共通の生長パターンを示している。これはこれらの資料木が同一林分に属するだけでなく、ヤブクグリという一つのクローンに属しているからであると考えられる。データも規則的でよく整っており、あてはめは極めて容易であった。Table 3 は、生長要素毎にそれぞれ独立して行われたあてはめの結果を示す。生長要素毎に、母数 m の値が資料木間でよく近似しており、上述の判定基準に照らしても、少しも抵触するところがみられない。

あてはめとしては第1回のあてはめで充分であるが、群としての統一的な生長型を見出すために、各生長要素毎に、 m を共通とする再あてはめを行った。そ

Table 5. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for shoot of Akamatsu (*Pinus densiflora*), fitted individually to each data.

No.	Data size	m	A	k	b	SSR
No.1 (cm)	14	1.7134	45.70	0.1015	79.70	6.1608
No.2 (cm)	14	1.6741	49.32	0.0935	38.13	6.4428
No.3 (cm)	14	1.5542	50.05	0.0847	28.68	5.1399
No.4 (cm)	14	1.4936	43.98	0.0827	31.43	4.7883
No.5 (cm)	14	1.6664	47.28	0.1026	65.46	3.0505
No.6 (cm)	14	1.7303	38.83	0.1018	91.29	4.3466
No.7 (cm)	14	1.8126	36.89	0.1122	115.51	1.8356
No.8 (cm)	14	1.4507	52.54	0.0805	15.23	5.2590

Table 6. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for shoot of Kuromatsu (*Pinus Thunbergii*), fitted individually to each data.

No.	Data size	m	A	k	b	SSR
No. 1 (cm)	14	1.6120	40.41	0.0829	27.18	2.3376
No. 2 (cm)	14	1.7363	47.84	0.0924	63.98	6.4339
No. 3 (cm)	14	2.0182	28.67	0.1162	143.38	1.0977
No. 4 (cm)	14	1.5734	45.09	0.0830	34.90	6.1684
No. 5 (cm)	14	1.7734	35.25	0.1082	167.62	2.0276
No. 6 (cm)	14	2.0801	30.74	0.1277	511.60	0.7453
No. 7 (cm)	14	2.0623	34.54	0.1196	257.86	1.1871
No. 8 (cm)	14	1.9085	51.42	0.1011	141.55	5.6328
No. 9 (cm)	14	1.8482	42.43	0.1031	144.38	3.4557
No.10 (cm)	14	1.6120	52.12	0.0820	31.00	5.2095

の結果を Table 4 及び Fig. 4 に示す。

(2) アカマツ及びクロマツの新梢の生長データに対するあてはめ

Appendix 3 のアカマツの新梢の生長データ及び Appendix 4 のクロマツの新梢の生長データに対し、各標本のそれぞれに、個別に R-生長関数をあてはめた結果を Table 5 及び Table 6 に示す。

新梢の生長型は Logistic 型となった。そのため母数として b が加わり、母数の数は 4 個となった。また初

期値 $W_0 \approx 0$ である。前述したとおり、新梢の生長の観測においては、生長の開始時点を標本の各々について確認することが困難であったのと、生長開始前の新芽の大きさが測定されていなくて、観測開始後 7 日目から以後の測定値がデータとして与えられている。そのため、新梢の生長型が充分母数に反映されていないものと思われる。また計算された初期値 W_0 は、本来生長開始直前における新芽の大きさをあらわすべきであるが、上述の理由のため、ここでの W_0 の計算値は生

Table 7. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for shoot of Akamatsu (*Pinus densiflora*), fitted with a common estimate of parameter m .

No.	Data size	m	A	k	b	SSR	$\frac{Ak}{2m+2}$	$\frac{k}{2m+2}$	$\frac{k}{m} (\%)$	$\frac{2m+2}{k}$	W_0
No.1 (cm)	14	1.6188	45.82	0.0976	55.20	6.2608	0.8538	0.01863	6.0	53.7	0.07
No.2 (cm)	14	1.6188	49.40	0.0913	31.06	6.4847	0.8611	0.01743	5.6	57.4	0.18
No.3 (cm)	14	1.6188	49.92	0.0872	37.04	5.1994	0.8311	0.01665	5.4	60.1	0.14
No.4 (cm)	14	1.6188	43.73	0.0877	53.51	4.9470	0.7322	0.01674	5.4	59.7	0.07
No.5 (cm)	14	1.6188	47.34	0.1007	54.35	3.0794	0.9102	0.01923	6.2	52.6	0.07
No.6 (cm)	14	1.6188	38.96	0.0972	59.06	4.4431	0.7230	0.01856	6.0	53.9	0.05
No.7 (cm)	14	1.6188	37.05	0.1038	55.58	2.1161	0.7343	0.01982	6.4	50.4	0.05
No.8 (cm)	14	1.6188	52.20	0.0869	29.92	5.7302	0.8661	0.01659	5.4	60.3	0.20

Table 8. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for shoot of Kuromatsu (*Pinus Thunbergii*), fitted with a common estimate of parameter m .

No.	Data size	m	A	k	b	SSR	$\frac{Ak}{2m+2}$	$\frac{k}{2m+2}$	$\frac{k}{m} (\%)$	$\frac{2m+2}{k}$	W_0
No. 1 (cm)	14	1.7784	40.16	0.0892	49.63	2.5750	0.6447	0.01605	5.0	62.3	0.26
No. 2 (cm)	14	1.7784	47.77	0.0941	74.66	6.4527	0.8089	0.01693	5.3	59.0	0.18
No. 3 (cm)	14	1.7784	28.81	0.1060	63.72	1.3115	0.5496	0.01908	6.0	52.4	0.14
No. 4 (cm)	14	1.7784	44.70	0.0910	77.06	6.5945	0.7320	0.01638	5.1	61.1	0.16
No. 5 (cm)	14	1.7784	35.24	0.1084	170.95	2.0277	0.6874	0.01951	6.1	51.3	0.05
No. 6 (cm)	14	1.7784	30.93	0.1138	166.26	1.1063	0.6334	0.02048	6.4	48.8	0.04
No. 7 (cm)	14	1.7784	34.75	0.1071	94.45	1.6317	0.6698	0.01927	6.0	51.9	0.10
No. 8 (cm)	14	1.7784	51.63	0.0958	88.17	5.8285	0.8901	0.01724	5.4	58.0	0.16
No. 9 (cm)	14	1.7784	42.51	0.1002	111.18	3.4955	0.7665	0.01803	5.6	55.4	0.10
No.10 (cm)	14	1.7784	51.76	0.0883	57.35	5.5856	0.8225	0.01589	5.0	62.9	0.28

Table 9. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for bamboo shoot of Mōsōchiku (*Phyllostachys pubescens*), fitted individually to each data.

No.	Data size	m	A	k	b	SSR
No.1 (cm)	19	2.2645	11.28	0.2040	28.64	0.3457
No.2 (cm)	20	1.7190	16.03	0.1424	6.61	0.9540
No.3 (cm)	21	1.4003	17.14	0.1060	2.20	0.8262
No.4 (cm)	18	1.4254	15.68	0.1153	3.32	0.6111
No.5 (cm)	18	1.4001	14.52	0.1016	1.68	0.3961
No.6 (cm)	18	1.5266	15.98	0.1172	2.90	0.4044
No.7 (cm)	18	2.9215	12.89	0.2476	60.97	0.2404

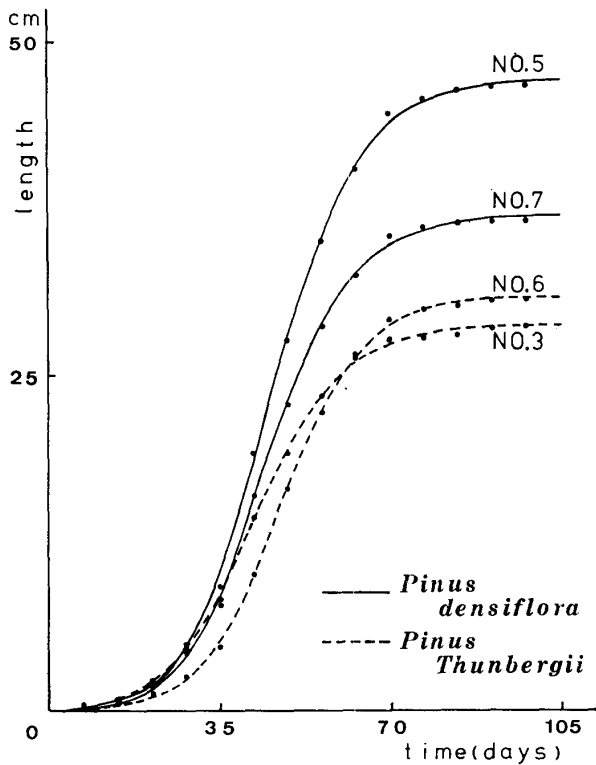


Fig. 5. Growth curves of shoots of Akamatsu (*Pinus densiflora*) and Kuromatsu (*Pinus Thunbergii*).

長開始時の新芽の大きさとほみなすことはできない。

観測データに以上のような不備があるものの、新梢の伸長生長に対して、Logistic型のR-生長関数がよく適合することは明確に示されているといえる。

つぎに、アカマツとクロマツとの間で、生長型を比較すると、それぞれの内部で共通する特徴があるように見られるので、樹種毎にmを共通とする再あてはめを行った。その結果は Table 7 及び Table 8 に示すとおりである。SSRの値は多少増大するものの、データへの適合は充分である。これによってみれば、アカマツ新梢はクロマツ新梢よりも、mの値が僅かばかり小さく、変曲点が多少早く現れるが、大きな差はないと

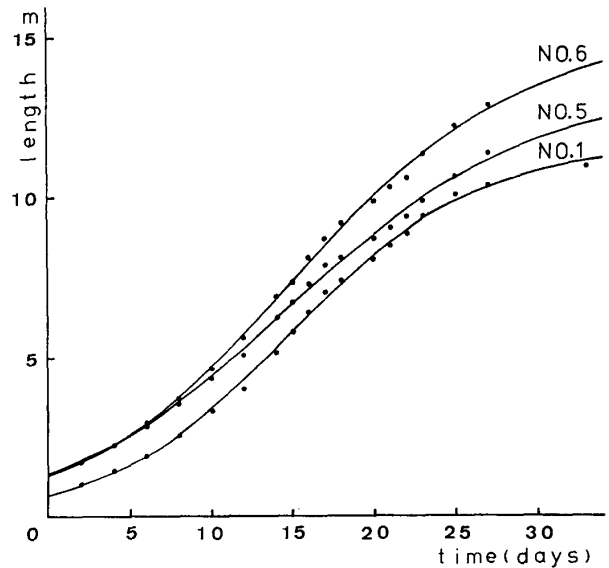


Fig. 6. Growth curves of bamboo shoots of Mōsōchiku (*Phyllostachys pubescens*).

いえる。あてはめられた生長曲線の一部を、Fig. 5 に例示する。

(3) モウソウチクのタケノコの生長データに対するあてはめ

Appendix 5 のモウソウチクのタケノコの伸長生長のデータの各々に対し、個別にR-生長関数をあてはめた結果は、Table 9 に示すとおりである。この場合もアカマツ、クロマツの新梢と同様に、生長型はLogistic型となった。このデータでは、観測開始時におけるタケノコの大きさが測定値として入っているので、初期値 W_0 の計算値は、当然それに近い値となっている。SSRの値からもわかるようにあてはめは極めて良好である。

つぎに、タケノコの全部の資料を一群とみなして、母数 m を共通とする再あてはめを行った。その結果を Table 10 に示す。当然 SSR の値は多少大きくなっているが、適合状態は良好である。あてはめられた生長

Table 10. Parameter estimates of the RICHARDS' growth function for bamboo shoot of Mōsōchiku (*Phyllostachys pubescens*), fitted with a common estimate of parameter m.

No.	Data size	m	A	k	b	SSR	$\frac{Ak}{2m+2}$	$\frac{k}{2m+2}$	$\frac{k}{m}(\%)$	$\frac{2m+2}{k}$	W_0
No.1 (m)	19	1.7726	11.68	0.1642	8.37	0.4613	0.3458	0.02961	9.3	33.8	0.65
No.2 (m)	20	1.7726	15.95	0.1457	7.45	0.9557	0.4191	0.02627	8.2	38.0	1.01
No.3 (m)	21	1.7726	16.15	0.1327	7.10	0.9340	0.3865	0.02393	7.5	41.8	1.08
No.4 (m)	18	1.7726	14.15	0.1490	10.77	0.6573	0.3802	0.02687	8.4	37.2	0.58
No.5 (m)	18	1.7726	13.40	0.1296	5.02	0.4260	0.3132	0.02337	7.3	42.3	1.31
No.6 (m)	18	1.7726	15.21	0.1368	5.83	0.4241	0.3752	0.02467	7.7	40.5	1.26
No.7 (m)	18	1.7726	14.08	0.1536	5.40	0.5640	0.3900	0.02770	8.7	36.1	1.27

曲線の一部を Fig. 6 に例示する。

IV. 考 察

前章において行った樹木の生長データへのあてはめの結果に基づき、R-生長関数の母数との関連において、各生長要素の生長過程について考察を行う。

1. 樹幹の生長について

大野スギは、裏日本系の実生スギであり、ヤブクグリスギは北九州地方において、挿木クローンとして、古くから植栽されてきたものである。これら2者について、それぞれ5本の資料木を選び、各生長要素のデータに対してR-生長関数をあてはめたが、2つの群のそれぞれの内部においては、生長の型に共通性が見られたので、生長要素毎に、群内部で母数 m を共通とする最小自乗調整を行った。その結果は Table 2 及び Table 4 のとおりである。

母数 m を再掲して示すと Table 11 のとおりである。まず、2つの群の何れの生長要素においても、 $0 < m < 1$ である。このことは、何れの群においても、幹の量の生長型は MITSCHERLICH 型であることを示すものである。つぎに、群間で m の大きさを比較すると各生長要

Table 11. Values of parameter m for the stem growth.

Group	m_H	m_D	m_G	m_V
Ōno-Sugi	0.3587 (20.2%)	0.0132 (1.2%)	0.5066 (25.2%)	0.7048 (30.6%)
Yabukuguri-Sugi	0.6205 (28.4%)	0.8223 (33.2%)	0.9067 (35.0%)	0.8796 (34.5%)

Number in parentheses shows the rate of magnitude at inflection point of growth curve to the asymptote for each growth factor ($= m^{1/(1-m)}$).

Table 12. Comparisons of values of asymptote for the stem growth between Ōno-Sugi and Yabukuguri-Sugi.

Group	No.	$A_H(m)$	$A_D(cm)$
Ōno-Sugi	1	29.50	36.73
	2	30.16	88.10
	3	27.12	50.08
	4	27.04	37.29
	5	29.35	47.68
Yabukuguri-Sugi	11	23.17	21.06
	12	26.12	23.57
	13	25.14	27.19
	14	25.05	26.96
	15	24.26	25.08

素共に、ヤブクグリスギの方が大野スギに比べて格段に大きいことがわかる。これは一般的にいて、ヤブクグリスギの生長が、早期完了型であることを示すものである。さらに、それぞれの群内における m の値の順序をみると、大野スギでは、 $m_D < m_H < m_G < m_V$ となっているが、ヤブクグリスギでは、 $m_H < m_D < m_V < m_G$ となっている。この順位は、各生長要素の変曲点の相対的高さの順位をあさわすものであって、大野スギでは基準直径において最も低く、樹高、基準断面積、材積の順に高くなっていくのに対し、ヤブクグリスギでは、樹高が最も低く、基準直径、材積、基準断面積の順に高くなっていくことがわかる。これは両者の間で、幹の生長過程の型に、基本的な差異があることを示すものである。殊に、基準直径の生長において、大野スギでは、最終到達量の1.2%を生長した時点で早くも変曲点を迎えるのに対し、ヤブクグリスギでは、33.2%を生長するまで生長曲線は方向を転ずることはない。

母数 A は各生長要素の最終到達量をあらわす。これについては、樹高と基準直径の値に興味がある。それぞれを A_H 、 A_D で表わすことにして、両群の間で比較してみると Table 12 のようになる。最終到達量は個樹の生長特性と環境とによって決まるものであるから、単純な比較はできないが、この表にみられる限りでは、大野スギはヤブクグリスギに比べて A_H 、 A_D ともに大きいことがわかる。特に A_D においてその差が大きい。

母数 k は生長速度に関係している。すなわちそれは、母数 m 及び A と組み合わされて、生長速度を規定する母数である。これはまた、生長関係式の中では、

Table 13. Comparisons of values of parameter k for the stem growth between Ōno-Sugi and Yabukuguri-Sugi.

Group	No.	k_H	k_D	k_V
Ōno-Sugi		$\times 10^{-2}$	$\times 10^{-2}$	$\times 10^{-2}$
	1	4.064	2.570	2.933
	2	3.842	0.939	1.456
	3	4.132	1.565	2.037
	4	3.664	2.321	2.559
Yabukuguri-Sugi	5	3.953	1.714	2.209
	11	6.564	19.176	9.464
	12	5.841	15.056	8.225
	13	6.651	16.059	9.011
	14	6.467	16.364	9.138
	15	6.336	15.101	8.690

時間変数 t とかけ合された形で入っている。したがってこの母数は、型や目標の与えられている生長を、時間に対して調整する役目をもっているとみることが出来る。樹高、基準直径、材積の k を、それぞれ k_H , k_D , k_V と記し、両群の間で比較すると、Table 13 のようになる。なお理論的には $k_G = k_D$ である。 k の値は何れの生長要素においても、ヤブクグリスギの方が大野スギよりも格段に大きい。殊に基準直径及び材積において差は顕著である。前述のようにこの母数は生長を時間に対して調整する役割りを果すものであり、この値が大きい程、生長を、時間を短縮する方向に調節する作用を及ぼす。このことはすなわち、 k が大きい程生長速度が大きいことを意味している。

“組み合された母数” $Ak/(2m+2)$ は RICHARDS の重みつき平均生長速度（林学の言葉でいえば、連年生長量の重みつき平均）をあらわしている。これは R -生長関数における全生長期間にわたる実質的平均生長量をあらわすものと解釈してよい。したがってこれによって単位時間の平均的生長量を知ることができる。しかしこの母数は、生長要素によってその大きさを異にする最終到達量 A を含むから、生長要素相互間の比較のためには、 A に対する“相対量の重みつき平均生長速度”である $k/(2m+2)$ を用いるのがよい。これを Table 14 に示す。これによってみると、相対的な平均生長速度は、大野スギに比べて、ヤブクグリスギの方が格段に大きく、特に $D_{0.9}$ 及び V において顕著であることがわかる。

“相対量の重みつき平均生長速度”の逆数 $T = (2m+2)/k$ は、生長要素が、その生長を、実質的に

Table 14. Comparisons of values of combined parameter $k/(2m+2)$ for the stem growth between Ōno-Sugi and Yabukuguri-Sugi.

Group	No.	k_H	k_D	k_V
		$\frac{k_H}{2m_H+2}$	$\frac{k_D}{2m_D+2}$	$\frac{k_V}{2m_V+2}$
Ōno-Sugi		$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$
	1	14.96	12.68	8.60
	2	14.16	4.63	4.27
	3	15.21	7.72	5.97
	4	13.48	11.45	7.50
Yabukuguri-Sugi	5	14.55	8.46	6.48
	11	20.25	52.61	25.18
	12	18.02	41.31	21.88
	13	20.52	44.06	23.97
	14	19.95	44.90	24.31
	15	19.55	41.43	23.12

Table 15. Comparisons of values of “real time of growth” for the stem growth between Ōno-Sugi and Yabukuguri-Sugi.

Group	No.	T_H	T_D	T_V
Ōno-Sugi	1	66.9	78.8	116.2
	2	70.7	215.8	234.2
	3	65.8	129.5	167.4
	4	74.2	87.3	133.2
	5	68.7	118.2	154.4
Yabukuguri Sugi	11	49.4	19.0	39.7
	12	55.5	24.2	45.7
	13	48.7	22.7	41.7
	14	50.1	22.3	41.1
	15	51.2	24.1	43.2

完了するための必要時間を表す母数である。これを Table 15 に示す。

Table 15 は、大野スギとヤブクグリスギの“生長振り”の差を如実に示すものである。大野スギ - No. 2 は特殊な例であるとしても、樹高生長の実質的生長期間が、大野スギでは65年~75年であるのに対し、ヤブクグリスギでは48年~55年、基準直径では大野スギが78年~130年であるのに対して、ヤブクグリスギでは僅かに19年~25年であり、材積においては、大野スギが116年~168年であるのに対し、ヤブクグリスギでは39年~46年である。この生長速度あるいは生長期間における、殆ど信じ難い程の差異は、裏日本系の遅速型と、南日本における暖地系早生型との生長特性の差に帰せられるべきものであろう。なお、RICHARDS²¹⁾ は生長の最盛期を中心として期間 $(2m+2)/k$ における生長の達成率が、約90%になることを指摘している。このことが“実質的生長期間”の意味の裏付けとなっている。いまかりに、ヤブクグリスギを40年で伐採するとすれば、その生長能力の90%まで利用されたことになるが、同じだけの利用効率を大野スギについて期待するためには、150年をまたねばならないことになる。

比較のため、最終到達量 A に対する W の相対量 w の生長曲線を、大野スギ No. 5, ヤブクグリスギ No. 12 について示す (Fig. 7)。

2. アカマツ及びクロマツの新梢の伸長生長について

アカマツの群と、クロマツの群とに分けて、それぞれ m を共通とする最小自乗調整を行った結果は、Table 7 及び Table 8 に示すとおりである。SSR の値をみると、適合度は個別にあてはめた場合に比べて若

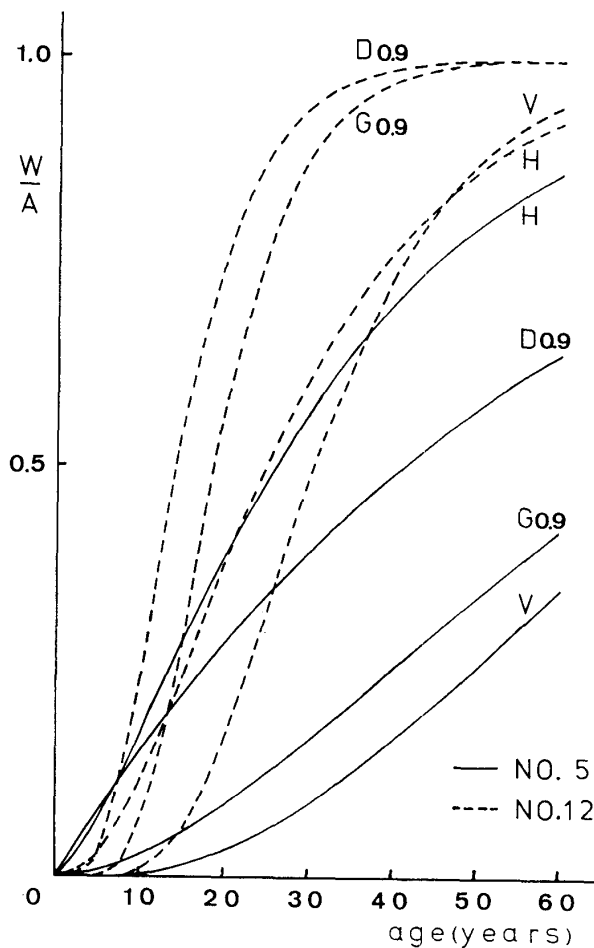


Fig. 7. Comparisons of proportional growth curves between Ōno-Sugi and Yabukuguri-Sugi.

干劣るものの、良好であるといえる。以下この表を基にして考察を進める。

母数 m の値は、アカマツが 1.6188、クロマツが 1.7784 であって、両者共に Logistic 型の生長に属することが明らかになった。これは両樹種の新梢の生長にみられる大きな特徴である。両者を比較すればクロマツが若干大きい、これは本質的な差であるとは思えない。しかもこの観測では、新芽の生長開始時点の確認が不十分であったことを考慮すると、 $m=2$ すなわち Logistic 曲線に近いのではないと思われる。これは今後もう少し正確な観測をしてみないとわからない。

A は新梢の伸長生長の最終到達量を示すものであるが、これの大きさは元の新芽の大きさによって異なることが予想され、サンプルによって区々である。アカマツ 37.0cm~52.2cm、クロマツ 28.8cm~51.7cm で両者の間に大差はない。

組み合された母数 $k/(2m+2)$ によってあらわされる相対量の重みつき平均生長量は、平均してアカマツ

1.789×10^{-2} 、クロマツ 1.776×10^{-2} で差は殆どみられない。その逆数である $(2m+2)/k$ は、前述のように、実質的生長期間を表すが、平均してアカマツ 55.9日、クロマツ 56.3日であって、殆ど差はない。すなわちアカマツ及びクロマツの新梢は 50~60日、実質的な伸長を完了するといえる。

Logistic 型の生長では、生長速度は式(16)で示されるが、アカマツ、クロマツの新梢について、この関係するみるとつぎのとおりである。

アカマツの新梢： $dW/dt=0.1526W-0.01450W^{1.6188}$

クロマツの新梢： $dW/dt=0.1277W-0.007386W^{1.7784}$

3. モウソウチクのタケノコの伸長生長について

7 個体それぞれに、独立的にあてはめを行った結果は Table 9 のとおりで、母数 m の値は 1.4 から 2.9 に及んでいるが、これらの個体はともに同一竹林内に発生したものであるから、これらを同一群に属するものとして、 m を共通とする最小自乗調整を行った。その結果は Table 10 のとおりである。SSR は多少増大しているが、あてはまりは良好である。以下これに基いて考察を行う。

母数 m の値は 1.7726 であって、Logistic 型に属することが明らかになった。 $m > 2$ なるものも、個別にであったことを考え合すと、モウソウチクのタケノコの生長は、Logistic 曲線に近いものであろう。モウソウチクだけでなく、一般にタケノコの生長が、Logistic 曲線で表せることは、かつて重松²⁴⁾ が指摘したところであるが、本研究はこれをより一般的な形で追認したことになる。タケノコは、竹の地下茎から発生する“shoot”であるから、その性格はアカマツやクロマツの新梢と同じである。その意味で、モウソウチクのタケノコが、Logistic 型の生長をすることは興味のある事実である。

最終到達量 A の大きさは、11.68m~16.15m で平均 14.37m であった。

母数 k の値は平均 0.1445 であって、アカマツやクロマツの新梢の生長に比べると、約 50% 大きい値を示している。重みつき平均生長量は平均して 0.37m/日である。相対量で見ると $k/(2m+2)$ の平均値は 2.6% であって、アカマツ、クロマツの各 1.8% に比べて、やはり 50% ほど大きい。また重みつき相対生長速度 (重みつき生長率) k/m も、平均 8.2%/日であって、アカマツ (5.8%/日)、クロマツ (5.6%/日) に比べて約 50% 大きい。実質的生長期間は平均 38.5日であって、アカマツ (55.9日)、クロマツ (56.3日) に比べ、30% 短かくなっている。

生長速度は平均的に次式で示される。

$$dW/dt=0.1870W-0.02413W^{1.7726}$$

4. 樹木における生長型の分類

相対的生长速度 (生長率) $p=(1/W)(dW/dt)$ と、現存量 W との関数を図示したものを篠崎²⁵⁾は $s-n$ Diagram と名付け、生長曲線の分類と検討に用いた。R-生長関数は m の値によりその型を異にする。ここで m に関連させて $p-W$ 関係を見ておこう。

いま簡単のため、最終到達量 A を 1 とし、 W を A に対する比で表すことにして、 $w=W/A$ とすれば、 $0 \leq w \leq 1$ である。したがって生長関数は、

$$w = (1 + be^{-kt})^{1/(1-m)} \quad \dots(42)$$

ただし、かっこ内の符号は、上側が $0 \leq m < 1$ に、下側が $1 < m$ に対応する。また $b > 0$ とする。生長率は、

$$p = \frac{k}{1-m} \left\{ \left(\frac{1}{w} \right)^{1-m} - 1 \right\} \quad \dots(43)$$

m の種々の値に関して、 $p-w$ 関係をみると、つぎの5つの型に類別される。

[A-型] $0 \leq m < 1$, MITSCHERLICH 型

$$w=w_0 \text{ なるとき, } p=kb/(1-m)(1-b)$$

$$w=1 \text{ なるとき, } p=0$$

単調減少, 上方に凹

[B-型] $m \rightarrow 1$, GOMPERTZ 関数

$$w=w_0 \text{ なるとき, } p=kb$$

$$w=1 \text{ なるとき, } p=0$$

単調減少, 上方に凹

[C-型] $1 < m < 2$

$$w=w_0 \text{ なるとき, } p=kb/(m-1)(1+b)$$

$$w=1 \text{ なるとき, } p=0$$

単調減少, 上方に凹

[D-型] $m=2$, Logistic 関数

$$w=w_0 \text{ なるとき, } p=kb/(1+b)$$

$$w=1 \text{ なるとき, } p=0$$

単調, 直線的減少

[E-型] $2 < m$

$$w=w_0 \text{ なるとき, } p=kb/(m-1)(1+b)$$

$$w=1 \text{ なるとき, } p=0$$

単調減少, 上方に凸

例として、 $w_0=0.01$, $k/m=0.1$ (但し、 $m=0$ のときは $k/m=\infty$) なる場合について、 $p-w$ 関係を図示すると Fig. 8 のようになる。

これら5つの生長型に対して、生長関数型としては、つぎの3つの型を対応せしめることができる：

A-型：MITSCHERLICH 型

B-型：GOMPERTZ 型

C-型 }
D-型 } : Logistic 型
E-型 }

以上の分類に従えば、前述のスギ樹幹の生長は A-型に、アカマツ及びクロマツの新梢ならびにモウソウチクのタケノコの伸長生長は C-型に類別されることになる。

前述したように、スギ樹幹の生長は MITSCHERLICH 型であり、アカマツ及びクロマツの新梢ならびにモウソウチクのタケノコの生長は Logistic 型に属している。前者は、開放系において、永年植物としての樹木が、同化作用によって生産した物質を集積して、自らの体量を増加し続ける生涯的な生産生長であると考えることができる。そしてそれは“年”を時間の単位として測られる。これに対し後者は、何れも“新梢 (shoot)” という一つの器官の形成・伸長の過程であるとみなすことができる。それは“生産”ではなく、個体内における物質の移動・転換による器官の新しい形成とみなすことができる。それは短い時間に完了する季節的な伸長であって、これを測る時間の単位は、“日”である。われわれのここでの適用結果から推測して、樹木の幹の生長は一般に MITSCHERLICH 型 ($0 \leq m < 1$) であり、器官の伸長生長は一般に Logistic 型 ($1 < m$) であるとするのが許されるとすれば、従来の林学分野での研究において、個樹の幹の生長や、その集合としての林木の生長にまで、無差別に Logistic

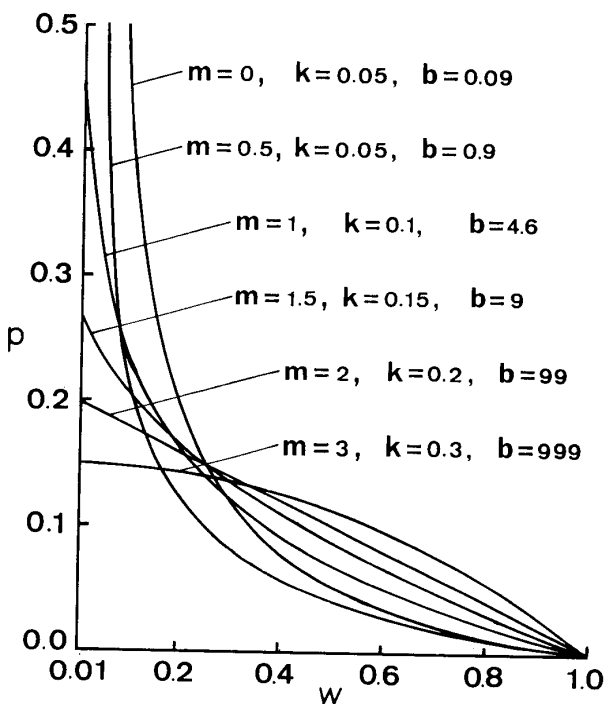


Fig. 8. $p-w$ diagram for the RICHARDS' growth function.

曲線を用いてきたことは誤であったということになる。

樹幹の生長が MITSCHERLICH 型であり、その先端に形成される新梢の伸長が Logistic 型であるとすれば、“一本の幹”としての生長における両者の関係はどのように理解されるべきであろうか。アカマツの幹の生長が、MITSCHERLICH 型であることは、境・大隅²³⁾によって既に認められているところである。同一の木ではないにしても、その新梢の生長は Logistic 型であった。これに対する解釈は、上長生長に例をとるならば、“新梢は年々 Logistic 型の生長を繰り返すが、その 1 年毎の伸長量の集積過程としての幹の上長生長の過程は、MITSCHERLICH 型の生長曲線に従う”とする以外にはないであろう。

V. 結 論

この論文の目的は、R-生長関数の樹木の生長モデルとしての適用性について、理論的、実験的に検討することであった。

まず、生長モデルとしての具備すべき条件として、導出基礎の合理性、記述性、解析性、予測性の 4 つをあげ、R-生長関数の導出の過程とその性質とを、RICHARDS 自身の論文について改めて明確に把握することを試みた。ついで上記 4 つの基準に照らして、R-生長関数の生長モデルとしての適用性について考察した。

R-生長関数の導出基礎に関して、よく批判の対象とされるのは、母数 m の値を固定することなく、経験的に決定すべきものとして、解放したことである。RICHARDS は、現在の生物学的知識を以て m の値に予め制限を設けることの不当性を指摘して、それを他の母数と同じく、データから定めることを提案したのである。それは徒らに性格の不明確な母数を追加して、母数の数を増やそうとしたのではない。母数 m の意味は既に VON BERTALANFFY の基礎方程式において明らかであったのであり、RICHARDS のとった手段は論理にかなったものということが出来る。かくして R-生長関数は、明快にしてかつ広範な基礎を確立したものである。

m の自由化によって、R-生長関数はその性質に大きな柔軟性を与えられ、その適用領域を大きく拡大することになった。そして従来からよく知られていた MITSCHERLICH、Logistic 及び GOMPERTZ の 3 つの生長関数の位置づけが明確にされるとともに、MITSCHERLICH 型及び Logistic 型の支配する“領域”があり、その 2 つの領域は GOMPERTZ の“壁”によっ

て隔てられていることが明かにされたのである。

R-生長関数の 4 つの母数は、それぞれ明確な解析的意義をもっている。 m は生長曲線の型を定め、 A は最終到達量を与え、 k は生長を時間に対して調節し、 b は初期値を調整する役割りをもっている。組み合わされた母数 $Ak/(2m+2)$ は重みづけられた平均生長速度（連年生長量の重みつき平均）を与える。 $k/(2m+2)$ は、最終到達量に対する相対量の重みづけられた平均生長量を与え、その逆数は生長の最盛期を含む実質的な生長期間の長さを与える。 k/m は生長曲線の変曲点における相対的の生長速度（生長率）を与えると同時に、相対的の生長速度の重みづけられた平均をあらわしている。 $(k/(1-m))A^{1-m}$ 及び $k/(1-m)$ は、それぞれ MITSCHERLICH 型生長における生長速度の基礎方程式における“合成”と“分解”との係数をあらわすものと解釈できる。Logistic 型の生長にあっては、この関係は逆になり、それぞれ $k/(m-1)$ 及び $(k/(m-1))/A^{m-1}$ で示されることになる。かくして R-生長関数はすぐれた解析性能を有することになる。

合理的な基礎の上に立ち、広範な適合性とすぐれた解析性を有する R-生長関数は、予測性にも当然すぐれた能力をもつことが期待される。ただ予測性は、一般に過去の経験の上に立ち、過去と同じ環境条件を将来に期待しつつなされるものであるから、基礎となるデータが量、質共に充実していなくてはならない。変曲点さえ現れていないようなデータだけでは、信頼のおける予測は無理である。しかし、データ以外の情報から、生長の型や最終到達量を仮定することができるときは、一定レベルの予測は可能となるであろう。R-生長関数にあっては、その母数の性格が明確であるから、このような“外的予測”も可能となるのである。

R-生長関数のモデルとしての性能を実験的に確めるために、われわれは系統、生育環境を全く異にする 2 群のスギ樹幹の生長データ、アカマツ、クロマツの新梢の伸長生長のデータ及びモウソウチクのタケノコの伸長生長のデータを選んだ。これらのデータに R-生長関数をあてはめた結果、まず明らかになった顕著な事実は、スギ樹幹の生長は、何れの生長要素においても、MITSCHERLICH 型を示したのに対し、アカマツ、クロマツの新梢、ならびにモウソウチクのタケノコの伸長生長は例外なく Logistic 型生長を示したことである。この結果は正に象徴的である。これだけの観察からは断定はできないにしても、樹幹の永年にわたる生涯生長は MITSCHERLICH 型に従い、新梢の伸長などの器官形成のための“生長”は Logistic 型に従ういうことを暗示しているからである。これら 2 つの領域は

相互に“不可侵”であって、相対生長の法則は、領域内では作用するが、領域間では作用しない。したがって上の事実が一般的に成立することであるとすれば、Logistic型生長は、樹木の場合はただ器官形成に関してのみ適用さるべきものであって、幹の生長に対しては適用さるべきものではない、ということになる。

第2の事実は、樹幹にしても新梢にしても、それぞれに共通な生長の型をもっており、それは m を共通母数とすることにより類別されるということである。群に所属する各個体は m を等しくすることで生長の型を等しくするが、最終到達量や、生長速度に個体的差異を示すことによって、 A や k の値にそれぞれの違いを生ずるのである。

第3はスギの2つの系統間に見出された生長型の顕著な差異である。それらの差異は R -生長関数によってよく解析され、説明せられた。南方系のヤブクグリスギは生長速度が大きく、比較的短かい年数で生長を完了するのに対し、裏日本系の大野スギは生長速度が小さく、生長の完了に長年月を要する遅速型であることが R -生長関数の適用によって明らかにされた。かかる生長特性の解析は、合理的な伐期齢の選択に根拠を与えることになろう。

林学の分野においては、今まで生長関数として、MITSCHERLICH, Logistic, GOMPERTZ の3関数が場合に依りて使い分けられて来た。なかでも Logistic 関数は植物生態学からの影響もあって、森林生態学の研究分野を中心に広く応用されて来た。しかし Logistic は器官の形成・伸長過程を表すものであり、そして、恐らくは1年生または多年生草本の一つの生長季節内の、いわば“シーズン内生長”を説明するためのものであって、樹幹の生長に対しては適合しないものと考えられる。これとは反対に、MITSCHERLICH 関数を器官の形成伸長に適用することも誤りであろう。GOMPERTZ 関数は、両者の中間にあって、 m が1に近い値をとるような、MITSCHERLICH 型あるいは Logistic 型の生長現象に、便宜的に適用されて来たといえよう。MITSCHERLICH 関数も、Logistic 関数も、GOMPERTZ 関数も、生長現象を、ただ“点的にしか”記述することができないのである。これらの一つに固執して、頑なに狭隘な領域に閉じこもるよりも、それらの全てを包含し、幅広い適合性を示す R -生長関数を正しく理解し、適用していくことが、林学における生長研究の拓かれた道であろう。

引用文献

- 1) BECK, D. E. (1971): Height-Growth Patterns and Site Index of White Pine in the Southern Appalachians, For. Sci., **17**, 252-260.
- 2) BERTALANFFY, L. VON(1968): General System Theory, George Braziller, New York (長野敬・太田邦昌訳: 一般システム理論, みすず書房, 東京, 1973)
- 3) COOPER, C. F.(1961): Equations of the Descriptions of Past Growth in Even-Aged Stands of Ponderosa Pine, For. Sci., **7**, 72-83.
- 4) — (1983): Carbon Storage in managed forests, Can. J. For. Res. **13**, 155-166.
- 5) 石川善朗・大隅眞一(1980): RICHARDS 生長関数による生長解析—カラマツ人工林, 天然生トドマツおよび天然生アカエゾマツの個樹の生長—, 91 回日林論, 81-82.
- 6) —・—(1981): RICHARDS 生長関数による生長解析—カラマツ, トドマツおよびアカエゾマツについての事例—, 京府大演報, **25**, 29-37.
- 7) 伊藤達夫・大隅眞一(1982): Richards 生長関数による林分の生長解析—同齡単純林の林分胸高断面積生長, 93回日林論, 133-134.
- 8) LAAR, A. VAN(1978): The Growth of Unthinned Pinus patula in Relation to Spacing, South Afr. For. J., **107**, 3-11.
- 9) — and BREDEKAMP, B.(1979): The Effect of Initial Spacing on Some Growth Parameters of Eucalyptus grandis, South Afr. For. J., **111**, 58-63.
- 10) MACHADO, S. A.(1981): The use of a flexible biological model for basal area growth and yield studies of Pinus taeda plantation in the state of Parana-Brazil, Proc. of 17th IUFRO World Congress, S4. 01, 75-91.
- 11) MADGWICK, H. A. I., OLAH, F.D. and BURKHART, H. E. (1977): Biomass of Open-Grown Virginia Pine, For. Sci., **23**, 89-91.
- 12) MOSER, J. W. JR., and HALL, O. F. (1969): Deriving Growth and Yield Functions for Uneven-Aged Forest Stands, For. Sci., **15**, 183-188.
- 13) 大隅眞一(1974): 相対材積の概念とその生長, 京府大学術報告・農学, **26**, 74-87.
- 14) —(1976): RICHARDS の生長関数とその林木生長への応用, 87回日林論, 111-112.
- 15) —(1977): RICHARDS の生長関数, 林業統計研究会誌, **2**, 47-58.
- 16) — (1977): RICHARDS の生長関数の, 林木生長へのあてはめについて, 88回日林論, 109-111.
- 17) —, 石川善朗(1980): RICHARDS の生長関数をあてはめるためのコンピュータプログラムの作成, 京府大演報, **24**, 64-88.
- 18) PAYANDEH, B. (1974): Formulated Site Index Curves for Major Timber Species in Ontario,

- For. Sci., **20**, 143-144.
- 19) PIENAAR, L. V. and TURNBULL, K. J. (1973): The Chapman-Richards Generalization of von Bertalanffy's Growth Model for Basal Area Growth and Yield in Even-Aged Stands, For. Sci., **19**, 2-22.
- 20) PIENAAR, L.V. (1979): An Approximation of Basal Area Growth after Thinning Based on Growth in Unthinned Plantations, For. Sci., **25**, 223-232.
- 21) RICHARDS, F. J. (1959): A Flexible Growth Function for Empirical Use, J. Exp. Bot., **10**, 290-300.
- 22) RAWAT, A. S. and FRANZ, F. (1973): 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. Meet. IUFRO S4.01-4. 180-221.
- 23) 境 米造・大隅眞一(1979): RICHARDS 生長関数による生長解析について, 90回日林論, 91-94.
- 24) 重松義則(1960): 日本産竹類の成長型に関する研究, 宮大農研時報 **6** (1), 14-105.
- 25) 篠崎吉郎(1961): 植物生長のロジスチック理論の研究, pp 218.
- 26) STEVENS, W.L.(1951): Asymptotic Regression, Biometrics, **7**, 247-267.
- 27) SWEDA, T. and KOIDE, T. (1981): Applicability of Growth Equations to the Growth of Trees in Stem Radius (I) Application to White Spruce, J. Jap. For. Soc., **63**, 113-124.
- 28) 田中和博・若松正弘(1981): RICHARDS の生長関数による林分生長の解析, 92回日林論, 107-108.
- 29) 吉田成章 (1979): 生長曲線の検討, 日林誌, **61**, 321-329.

Summary

Applicability of the RICHARDS' growth function to analysis of the tree growth was examined theoretically and experimentally.

The RICHARDS' growth function is shown as: $W = A(1 - b \cdot \exp(-kt))^{1/(1-m)}$. This function, derived from the biological ground of growth, is found to be satisfactory for the tree growth model in respect of the capacities of description, analysis, and prediction.

The RICHARDS' growth function is regarded as a general growth function covering the whole range of growth types, which is composed of two parts, the range of the MITSCHERLICH's growth type ($0 \leq m < 1$) and that of the logistic growth type ($1 < m$). Between them, there is the "wall" of the GOMPertz' function ($m \rightarrow 1$) to separate one from the other. Three types of growth, MITSCHERLICH's, logistic, and GOMPertz', are independent of each other for the allometric relationship.

To verify the applicability of the RICHARDS' growth function to tree growth analysis, it was fitted to the following data: (1) a set of

growth data of stems from an artificial stand of Sugi (*Cryptomeria japonica*) in the Ōno Experimental Forest, (2) a set of growth data of stems from an artificial stand of Yabukuguri-Sugi in Ōita Prefecture, (3) a set of growth data of shoots of Akamatsu (*Pinus densiflora*) and Kuromatsu (*Pinus Thunbergii*), and (4) a set of growth data of bamboo shoots of Mōsōchiku (*Phyllostachys pubescens*).

Fitnesses of growth curves were generally good.

The growth types of Sugi stems were the MITSCHERLICH's type, while those of shoots of Akamatsu and Kuromatsu as well as bamboo shoots were the logistic type. The results suggest that the life-long growth of the whole mass or stem mass of a tree belongs to the MITSCHERLICH's type, while the seasonal growth of an organ of a tree belongs to the logistic type.

Remarkable differences were found in the growth characteristics of stems between "Ōno-Sugi" and "Yabukuguri-Sugi", and those were well explained through the parameters of the RICHARDS' growth function.

Appendix 1. Growth data for Ono-Sugi.

No. Factor	Age (years)									
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55
1 H (m) D _{0.9} (cm) G _{0.9} (cm ²) V (m ³)	4.90	8.80	12.00	14.60	17.00	19.20	21.10	22.50	23.70	24.60
	8.81	12.06	14.45	17.01	19.25	21.47	23.27	24.85	26.57	28.09
	60.96	114.23	163.99	227.25	291.04	362.04	425.29	485.00	554.46	619.72
	0.0135	0.0485	0.0998	0.1750	0.2668	0.3663	0.4643	0.5711	0.6942	0.8137
2 H (m) D _{0.9} (cm) G _{0.9} (cm ²) V (m ³)		8.75	11.60	14.10	16.50	18.60	20.50	22.20	23.75	24.80
		12.07	14.54	18.02	21.17	23.99	26.82	29.97	32.82	35.19
		114.42	166.04	255.03	351.99	452.01	564.95	705.45	845.99	972.59
		0.0438	0.0920	0.1834	0.3003	0.4407	0.6143	0.8235	1.0481	1.2671
3 H (m) D _{0.9} (cm) G _{0.9} (cm ²) V (m ³)	4.90	8.00	10.90	13.70	16.00	18.00	19.60	20.90	21.90	22.70
	7.74	10.50	13.36	16.05	18.37	20.40	22.65	24.92	27.18	29.09
	47.05	86.59	140.19	202.32	265.04	326.85	402.93	487.74	580.21	664.63
	0.0102	0.0301	0.0707	0.1355	0.2119	0.3025	0.4139	0.5425	0.6808	0.8079
4 H (m) D _{0.9} (cm) G _{0.9} (cm ²) V (m ³)		7.00	9.80	12.20	14.30	16.30	18.00	19.40	20.60	21.60
		10.45	13.64	16.46	18.68	20.79	22.38	23.74	25.32	26.96
		85.77	146.12	212.79	274.06	339.47	393.38	442.64	503.52	570.86
		0.0300	0.0722	0.1310	0.2029	0.2843	0.3695	0.4595	0.5627	0.6654
5 H (m) D _{0.9} (cm) G _{0.9} (cm ²) V (m ³)	5.00	8.50	11.80	14.30	16.20	18.50	20.50	22.10	23.40	24.30
	6.71	10.48	13.76	16.74	19.10	21.21	23.43	25.35	27.14	28.94
	35.36	86.26	148.71	220.09	286.52	353.32	431.16	504.71	578.51	657.79
	0.0086	0.0360	0.0911	0.1675	0.2504	0.3520	0.4767	0.6037	0.7424	0.8841

Appendix 2. Growth data for Yabukuguri-Sugi.

No. Factor	Age (years)									
	14	16	18	20	25	30	35	39	40	
11 H (m)	6.30	7.60	8.80	10.00	13.00	15.50	17.50	18.90	19.80	
D _{0.9} (cm)	13.77	16.33	17.86	18.79	19.83	20.50	20.92	21.16	23.45	
G _{0.9} (cm ²)	148.92	209.44	250.53	277.30	308.84	330.06	343.73	351.66	431.89	
V (m ³)	0.0354	0.0577	0.0845	0.1151	0.1779	0.2484	0.3048	0.3503	0.4372	
12 H (m)		6.80	8.50	9.80	13.00	15.90	18.30			
D _{0.9} (cm)		13.92	16.00	17.72	20.68	22.00	22.80			
G _{0.9} (cm ²)		152.18	201.06	246.61	335.89	380.13	408.28			
V (m ³)		0.0418	0.0673	0.1032	0.1930	0.2880	0.3658			
13 H (m)		8.30	9.70	11.00	14.60	17.20	19.20	20.40		
D _{0.9} (cm)		17.46	19.70	21.61	24.34	25.93	26.63	27.08		
G _{0.9} (cm ²)		239.43	304.81	366.77	465.30	528.07	556.97	575.95		
V (m ³)		0.0767	0.1168	0.1684	0.2657	0.4158	0.5013	0.5719		
14 H (m)	6.60	8.00	9.20	10.60	13.90	16.70	18.90	20.00		
D _{0.9} (cm)	15.00	17.46	19.74	21.98	24.20	25.78	26.48	26.93		
G _{0.9} (cm ²)	176.71	239.43	306.04	279.44	459.96	521.98	550.71	569.59		
V (m ³)	0.0423	0.0737	0.1148	0.1722	0.2819	0.4059	0.4913	0.5500		
15 H (m)		7.40	8.70	10.00	13.30	16.10	18.00	19.00		
D _{0.9} (cm)		14.68	16.86	19.16	22.32	23.70	24.21	24.55		
G _{0.9} (cm ²)		169.26	223.26	288.32	391.27	441.15	460.34	473.36		
V (m ³)		0.0462	0.0757	0.1192	0.2136	0.3090	0.3797	0.4321		

Appendix 3. Growth data for shoot of Akamatsu (*Pinus densiflora*).

No.	Time(days)															(cm)
	7	14	21	28	35	42	49	56	63	70	77	84	91	98		
1	0.3	0.6	1.8	4.1	7.8	17.0	24.9	31.6	37.8	43.3	44.2	44.7	44.8	45.0		
2	0.4	0.9	3.0	7.1	13.0	22.1	30.1	36.2	42.3	47.3	47.9	48.1	48.3	48.4		
3	0.4	0.8	2.1	4.8	9.1	17.6	26.2	32.6	38.6	44.6	47.3	48.5	48.6	48.7		
4	0.1	0.3	1.1	2.7	4.9	11.5	19.0	25.2	30.7	37.0	40.3	42.0	42.3	42.5		
5	0.4	0.8	2.0	4.9	9.1	19.3	27.7	35.1	40.5	44.7	45.9	46.5	46.7	46.8		
6	0.3	0.5	1.4	3.1	6.1	13.5	20.3	26.1	31.5	36.4	37.6	37.9	38.0	38.2		
7	0.3	0.7	1.8	4.3	7.9	16.0	22.8	28.7	32.5	35.7	36.2	36.4	36.5	36.6		
8	0.3	1.0	2.5	6.4	12.2	21.6	29.8	36.3	42.1	47.8	50.1	50.8	51.1	51.1		

Appendix 4. Growth data for shoot of Kuromatsu (*Pinus Thunbergii*).

No.	Time(days)															(cm)
	7	14	21	28	35	42	49	56	63	70	77	84	91	98		
1	0.5	0.9	2.4	4.9	8.5	15.7	21.7	27.2	31.7	36.0	38.1	39.1	39.2	39.5		
2	0.5	0.8	2.1	4.3	7.9	16.3	24.0	30.2	37.1	43.3	45.4	46.1	46.6	46.9		
3	0.5	0.8	2.3	4.7	8.2	14.4	19.1	23.5	26.7	27.8	27.9	28.1	28.6	28.8		
4	0.1	0.6	1.5	3.6	6.2	13.1	20.9	26.7	32.1	38.5	41.7	43.3	43.5	43.5		
5	0.3	0.5	0.9	2.2	4.2	9.3	16.8	22.6	27.7	32.3	33.9	34.3	34.8	34.8		
6	0.3	0.6	1.3	2.5	4.7	10.2	16.5	22.2	26.6	29.4	30.0	30.2	30.6	30.7		
7	0.3	0.7	2.0	4.3	7.2	13.8	20.8	26.3	30.4	33.3	33.8	33.9	34.2	34.6		
8	0.4	1.1	1.9	4.4	7.9	16.0	24.3	32.6	39.2	46.4	49.3	49.9	50.3	50.4		
9	0.4	0.7	1.4	3.4	5.7	12.6	20.1	27.0	32.7	38.6	40.4	41.3	41.7	41.7		
10	0.5	1.1	2.5	5.2	9.0	18.0	25.6	32.8	38.9	45.3	48.4	50.0	50.5	50.6		

Appendix 5. Growth data for bamboo shoot of Mōsōchiku (*Phyllostachys pubescens*).

No.	Time(days)															(m)					
	0	2	4	6	8	10	12	14	15	16	17	18	20	21	22		23	25	27	29	30
1	0.81	1.01	1.45	1.96	2.56	3.30	4.00	5.14	5.78	6.42	7.08	7.43	8.04	8.50	8.83	9.43	10.16	10.40			10.92
2	1.09	1.43	1.93	2.55	3.28	4.19	5.18	6.63	7.47	8.32	8.90	9.07	9.85	10.62	11.07	11.68	12.92	13.62	14.02		14.67
3	1.00	1.35	1.88	2.49	3.16	4.01	4.95	6.25	6.94	7.66	8.23	8.60	9.20	9.71	10.45	10.95	11.93	12.80	13.65	14.10	14.30
4	0.71	0.84	1.15	1.50	2.03	2.76	3.51	4.73	5.36	6.09	6.76	7.08	7.76	8.37	8.82	9.50	10.53	11.49			
5	1.30	1.68	2.26	2.87	3.53	4.31	5.10	6.22	6.72	7.29	7.90	8.15	8.68	9.04	9.39	9.84	10.68	11.40			
6	1.27	1.70	2.27	2.92	3.65	4.63	5.67	6.86	7.35	8.12	8.77	9.22	9.85	10.32	10.60	11.40	12.26	12.92			
7	1.48	1.93	2.56	3.25	4.00	4.98	5.97	7.32	8.02	8.80	9.47	9.86	10.52	10.91	11.37	11.67	12.23	12.45			