島根大農研報 (Bull. Fac. Agr. Shimane Univ.) **16** : 48−52, 1982

生 長 曲 線 の 検 討

第１報　生長因子と曲線式との関係

山本　充男*・安井　　鈞*・秋山　郁男*

Mitsuo YAMAMOTO, Hitoshi YASUI, Fumio AKIYAMA

Analysis of growth curve

1. Relation between growth factor and curve

緒　　　言

生長曲線とは生物個体の体長・体重などが時間の変化にともないどのように変化するかを表わすものである．過去，生長曲線式として多くの経験式・実験式などが考えだされてきた．生長曲線式は生長の経過を数式化し簡単な形にして表現でき，ひとつひとつ数値を書かなくてもよいという利点がある．さらに単なる測定点内の補間にとどまらず将来の予測も可能にする．また，生長曲線式のもつ定数の値により曲線の形状が決まり，その値をもって生長の比較もし得る．このような利点をもつ生長曲線式の中で生物の個体あるいは細胞の大きさの生長に比較的よく適合する曲線として，また単なる実験式ではなくある仮定のもとで誘導されたものとして，指数曲線式・Mitscherlich 式・Logistic 式・Gompertz 式・Richards 式などがある.[6)8)9)] 本論ではこの中から林学の分野でよく用いられる，Mitscherlich 式・Logistic 式・Gompertz 式について樹木の胸高直径・樹高・胸高断面積・材積の各生長因子に実際にあてはめを行い，各曲線の生長因子ごとのあてはまりの良さを検討した．尚，あてはめ計算等は島根大学計算機センターにて行った．

各 式 の 特 徴

Mitscherlich 式，これは別名一分子反応式とも呼ばれているもので，「生長の速度は大きさの上限値と現在の大きさの差に比例する.」という仮定より誘導されているものである．時間を t，現在の大きさを y，大きさの上限値を A，生長速度定数を c とすると，微分方程式は

$$\frac{dy}{dt}=C(A-y)$$

となる．これより生長曲線式は

$$y=A(1-\exp[B-Ct])$$

となる．ただし，B は生長の開始に関わる定数である．この曲線は漸近線

$$y=A$$

をもち，すべての t について上に凸な形状を示す．

Logistic 式，これは主として人口増加の曲線として用いられてきたものであり，「生長の速度は現在の大きさそのものと，大きさの上限値と現在の大きさの差に比例する.」として導びかれている．微分方程式は

$$\frac{dy}{dt}=\frac{C}{A}y(A-y)$$

であり，生長曲線式は

$$y=\frac{A}{1+\exp[B-Ct]}$$

である．漸近線は上下２本あり

$$y=A$$

$$y=0$$

である．また，この曲線は変曲点を有しその位置は

$$(B/C,\ A/2)$$

で，曲線の形状は $t<B/C$ では下に凸，$t>B/C$ では上に凸であり，変曲点に関して対称である．

Gompertz 式，これは「生長の速度は現在の大きさそのものと，大きさの上限値の対数と現在の大きさの対数の差に比例する.」という仮定より誘導される．微分方程式は次のようになる．

* 森林計画学研究室

$$\frac{dy}{dt}=Cy(\ln A-\ln y)$$

生長曲線式は

$$y=A\ \exp[-\exp(B-Ct)]$$

となる．これは Logistic 式と同様に２本の漸近線 ($y=A$, $y=0$) を持つ．変曲点の位置は

$$(B/C,\ A/e)$$

である．ただし，e は自然対数の底である．曲線の形状は変曲点まで下に凸で，変曲点通過後上に凸になる．対称性は有していない．

以上，３曲線の特徴について概説したが，ここで若干差分の場合[5]について触れる．

Mitscherlich 式について，t における y の値を y_t，同様に $t+1$ における y の 値を y_{t+1} とすると

$$y_t=A(1-\exp[B-Ct])$$
$$y_{t+1}=A(1-\exp[B-C(t+1)])$$
$$=A(1-\exp[B-Ct]\exp[-C])$$

となる．両式より $\exp[B-Ct]$ を消去すると

$$y_{t+1}=A(1-\exp[-C])+\exp[-C]y_t$$

となり，y_{t+1}と y_t の間には直線関係があることになる．Logistic 式の場合には逆数をとってやると，また Gompertz 式の場合には対数をとるとこのような関係が見出せる．すなわち，Logistic 式では $1/y_{t+1}$ と $1/y_t$ との間に，Gompertz 式では $\ln y_{t+1}$ と $\ln y_t$ との間に直線関係がある．

資料と方法

資料としては，次の４つの試験地より得られた樹幹解析木52本を用いた．

二俣試験地　　樹種：アテ　12本

輪島市二俣町堂ノ下にある「能登地方のアテ択伐林」試験地の１つで，面積 300m²，方位ＷＳＷ，傾斜15°（中崎一雄氏所有）である[3]．

山本試験地　　樹種：アテ　18本

二俣試験地と同じく「能登地方のアテ択伐林」試験地の１つで，山本町大字茶志尻にある面積 400m²，方位ＳＥ，傾斜５～10°（平谷平蔵氏所有）の試験地である[7]．

鳥取大学農学部蒜山演習林　　樹種：コナラ　７本

蒜山演習林，19林班，イ小班の広葉樹試験地（コナラ林）である[2]．

鳥取大学農学部蒜山演習林　　樹種：クヌギ　15本

蒜山演習林，17林班，ハ小班の広葉樹試験地（クヌギ林）である[4]．

資料木の試験地ごとの伐倒時における年齢，胸高直径，樹高，胸高断面積，材積の範囲を表－１に示す．

次に，あてはめ方法について説明する．資料木の各生長因子ごとに上記３式を最小二乗法によりあてはめを行うのであるが，これら３式とも若干複雑な型をしているので，従来の正規方程式による最小二乗法を適用するのは困難である．そこでデミングの最小二乗法[1]を用いて各式中の定数を決定した．デミングの方法では個々の定数に対する初期値が必要である．その初期値は，各式の特徴の項で述べた差分における直線関係を利用し，それぞれの回帰直線の切片ならびに傾きから定数 A, C の初期値を決定した．定数 B については求めた A, C の初期値ならびに適当な年数における y の値を代入することにより求めた．A, C に較べ B の値は非常に不確かであるがあくまでもデミングの方法を用いる際の初期値であるので，このような方法で求めた値で充分である．尚，定数のとり得る値についてであるが，今回はとにかく残差平方和が最小になるようにあてはめを行ったので特に制限は与えなかった．それ故，Mitscherlich 式の場合，定数 B の値によっては $y<0$ となり得るので，次のように区別してあてはめを行った．すなわち，

$B\leq 0$ のとき　$y=A(1-\exp[B-Ct])$

$B>0$ のとき　$y=\begin{cases}0 & 0\leq t<B/C\\ A(1-\exp[B-Ct]) & B/C\leq t\end{cases}$

として行った．

あてはめ結果の比較方法について，今回用いた３曲線式とも定数の数が同じであるので，比較の際定数の数を考慮に入れる必要がない．そこで，比較は単に測定値と推定値との間の残差平方和のみを用いた．すなわち，各資料木の各生長因子ごとに残差平方和を計算し，３曲線式間で残差平方和の小さい順に１，２，３と順位をつけ

表－１　試験地別資料木の大きさ

試験地	樹　種	本数	年齢(年)	胸高直径(cm)	樹 高(m)	胸高断面積(m²)	材 積(m³)
二　俣	アテ	12	36—72	5.7—24.3	5.8—16.7	0.0026—0.0464	0.0092—0.3754
山　本	アテ	18	39—89	4.4—25.9	4.5—19.3	0.0015—0.0527	0.0046—0.5624
蒜　山	コナラ	7	44—50	10.8—23.2	14.0—16.7	0.0092—0.0423	0.0605—0.2755
蒜　山	クヌギ	15	42—54	9.4—24.7	9.6—15.9	0.0069—0.0477	0.0314—0.3474

その順位づけ結果よりそれぞれのあてはまりの良さを考察した。

結果と考察

各生長因子ごとの残差平方和による順位づけ結果は，表－2，3，4，5に示すとおりである．各表ともそれぞれの曲線式が1位，2位，3位になった回数が試験地ごとに示してある．すなわち，1位の回数が多い程他の式に比べよいあてはまりを示したことになる．

次に，各生長因子ごとにその結果について検討する．

胸高直径

表－2に示した結果から Mitscherlich 式と Gompertz 式が Logistic 式に比べて良いあてはまりを示していると言えそうである．このことについて，残差平方和の単純平均をとって比べてみると，Mitscherlich 式 1.666, Gompertz 式 1.657, Logistic 式 3.344 とこれにも差があるように思われる．

一般に生長現象においては「無から有は生じない」とされているが，Mitscherlich 式はこれに反し大きさゼロの時の生長速度を最大としている．にもかかわらず，この式が胸高直径の生長現象にあてはまるのは，直径生長が他の生長現象と異なっておりある時点を境にして生長が始まる，たとえば胸高直径なら樹木が胸高の位置に達した時から始まることによると思われる．

樹高

特にどの式が良いか明確な判断は下し難い．しかし，この結果を能登地方のアテと蒜山演習林のコナラ，クヌギに分けてみると，前者には Logistic 式，Gompertz 式がよく，後者には Mitscherlich 式がよいように思われる．これは両者の生長経過の違いによるもので，前者には図－1に示すようなはっきりとした変曲点が存在している．このような生長経過に対して変曲点を持たない式をあてはめてもよい結果が得られないのは明らかである．一方，蒜山演習林のコナラ，クヌギの場合には，変曲点が存在しないかまたは存在したとしても明確でないので単純な形をした Mitscherlich 式が良いあてはまりを示した．(図－2)

胸高断面積

Gompertz 式，Logistic 式の順に良いあてはまりを示し，Mitscherlich 式のあてはまりは悪い．これは樹高同様変曲点の存在によるものである．このことについて簡単なモデルを用いて説明する．

胸高直径を d，胸高断面積を g とする．胸高直径の項で示したように直径生長に対して Mitscherlich 式はよくあてはまることから

$$d=A(1-\exp[B-Ct])\qquad ただし\quad t\geq B/C$$

表－2　胸高直径に対する順位

曲線式	Mitscherlich			Logistic			Gompertz		
順　位	1	2	3	1	2	3	1	2	3
二俣・アテ	6	3	3	0	3	9	6	6	0
山本・アテ	12	2	4	0	4	14	6	12	0
蒜山・コナラ	5	1	1	0	1	6	2	5	0
蒜山・クヌギ	14	1	0	0	0	15	1	14	0
計	37	7	8	0	8	44	15	37	0

表－3　樹高に対する順位

曲線式	Mitscherlich			Logistic			Gompertz		
順　位	1	2	3	1	2	3	1	2	3
二俣・アテ	1	1	10	4	6	2	7	5	0
山本・アテ	1	0	17	13	4	1	4	14	0
蒜山・コナラ	6	0	1	1	0	6	0	7	0
蒜山・クヌギ	11	1	3	0	3	12	4	11	0
計	19	2	31	18	13	21	15	37	0

表－4　胸高断面積に対する順位

曲線式	Mitscherlich			Logistic			Gompertz		
順　位	1	2	3	1	2	3	1	2	3
二俣・アテ	0	0	12	7	5	0	5	7	0
山本・アテ	0	0	18	5	13	0	13	5	0
蒜山・コナラ	0	0	7	2	5	0	5	2	0
蒜山・クヌギ	5	2	8	0	12	3	10	1	4
計	5	2	45	14	35	3	33	16	4

表－5　材積に対する順位

曲線式	Mitscherlich			Logistic			Gompertz		
順　位	1	2	3	1	2	3	1	2	3
二俣・アテ	0	0	12	4	8	0	8	4	0
山本・アテ	0	0	18	8	10	0	10	8	0
蒜山・コナラ	0	0	7	6	1	0	1	6	0
蒜山・クヌギ	1	0	14	5	9	1	9	6	0
計	1	0	51	23	28	1	28	24	0

とする． $g=\pi d^2/4$ より

$$g=\frac{\pi}{4}A^2(1-\exp[B-Ct])^2$$

となる．これを t について微分すると

$$\frac{dg}{dt}=\frac{\pi}{4}A^2\ 2(1-\exp[B-Ct])C\exp[B-Ct]$$

となり，

$$t\geq\frac{B}{C}\text{に対し}\frac{dg}{dt}\geq 0$$

である．さらに t について微分すると

$$\frac{d^2g}{dt^2}=\frac{\pi}{4}A^2\,2\,C^2\exp[B-Ct](2\exp[B-Ct]-1)$$

となる．これは

$$2\exp[B-Ct]-1=0$$

すなわち，

$$t=(B+\ln 2)/C$$

のとき二次微分が0になる．また，

$$\frac{B}{C}\leq t<\frac{B+\ln 2}{C}\quad \text{のとき}\quad \frac{d^2g}{dt^2}>0$$

$$\frac{B+\ln 2}{C}<t\qquad \text{のとき}\quad \frac{d^2g}{dt^2}<0$$

であり，胸高断面積の生長には変曲点があり，その位置は生長の上限を G とすると

$$((B+\ln 2)/C,\ G/4)$$

となる．これを Logistic 式と Gompertz 式の変曲点の位置を比較すると

$$G/4<G/e<G/2$$

となり，比較的近い Gompertz 式の方が良いことがわかる．また，変曲点を持たない Mitscherlich 式が悪いのも説明がつく．

材積

ほぼ胸高断面積の場合と同じ結果である．ただ，この場合 Gompertz 式と Logistic 式の差はほとんどない．これもまた断面積同様モデルを使って説明する．

材積を v とし，材積と胸高直径の間には相対生長法則が成り立つとする．すなわち

$$v=ad^b$$

である．ここで，両辺の次元を考えると，左辺は $[L^3]$ であるから右辺もそれに合わせなければならない．その場合，最も簡単なモデルを選び

$$v=ad^3$$

とする．材積の生長曲線は

$$v=aA^3(1-\exp[B-Ct])^3$$

となる．これを t について微分すると

$$\frac{dv}{dt}=3aA^3(1-\exp[B-Ct])^2C\exp[B-Ct]$$

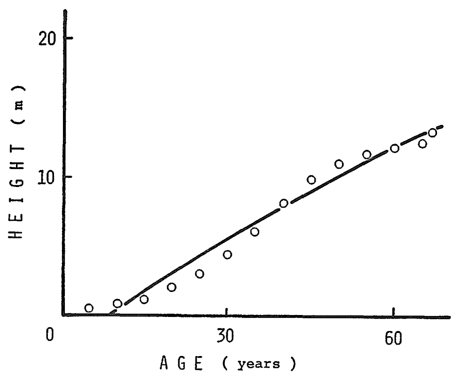
となり，一次微分は正である． これを再び t について微分すると

$$\frac{d^2v}{dt^2}=3aA^3C^2(1-\exp[B-Ct])\exp[B-Ct](3\exp[B-Ct]-1)$$

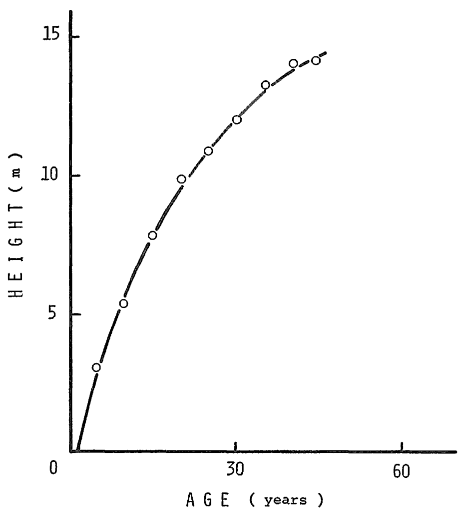
となり，ここで材積の上限値を V とすると

$$((B+\ln 3)/C,\ V(2/3)^3)$$

の位置に変曲点を持つことになる．これは胸高断面積の場合より少しではあるが上に位置しており Logistic 式に合い易くなっている．逆に， Mitscherlich 式ではほとんど無理であることを示している．



図－1　Mitscherlich 式の樹高へのあてはめ例（残差平方和大）



図－2　Mitscherlich 式の樹高へのあてはめ例（残差平方和小）

お　わ　り　に

個々の生長因子に３つの生長曲線式をあてはめたが，どの因子にもほぼ安定したあてはまりの良さを示したのが Gompertz 式であり，因子により大きな差ができたのが Mitscherlich 式である．すなわち，対象の形状，変曲点の有無などによりあてはまりの良さが大きく左右される．生長因子で言えば，胸高直径，樹高（変曲点が明確でないもの）に適していて，それ以外のものには適していない．Logistic 式について言えばほぼ全般的に然るべきあてはまりの良さを示したが，若干変曲点が不明確なものには不向きのようである．

以上，形状的な観点から生長曲線式の選択基準を定めると次のようになるであろう．

1．変曲点なし　Mitscherlich 式
2．変曲点あり　*a* 変曲点の位置低い　Gompertz 式
　　　　　　　b 変曲点の位置高い　Logistic 式

この基準を考慮しながら各生長因子へ適用すべきである．すなわち，各曲線式の特徴を充分考慮して用いなければならない．

引　用　文　献

1．デミング，W. E.：推計学によるデータのまとめ方　岩波　198pp., 1968.
2．出田龍彰：島根大学農学部卒業論文　1972.
3．岡田泰紀：島根大学農学部卒業論文　1967.
4．鈴木和寿：島根大学農学部卒業論文　1972.
5．鈴木太七：林地肥培効果の評価に関する報告書　林野庁　86−109，1961.
6．SWEDA, T. & KOIDE, T.：J. Jap. For. Soc. **63**：113−124, 1981.
7．九十九剛：島根大学農学部卒業論文 1967.
8．山岸宏：生長の生物学　講談社　198pp., 1979.
9．吉田成章：日林誌**61**：321−329，1979.

Summary

To examine the applicability of growth equations, the Mitscherlich, the Logistic, and the Gompertz equations were applied to the observed growth of diameter, height, basal area and volume of 52 trees. This application showed that the best fit for all growth factors was achieved by the Gompertz. The Mitscherlich showed a good fit to the diameter growth and the height growth without a clear inflection. On the other hand, the applicability of the Logistic to the growth with a clear inflection was recognized. These results indicated that the consideration for the characteristics of growth equations wasa matter of great importance to the applications.