

# 生長曲線の検討

## 第2報 テイラー級数展開と Crozier 式

山本充男\*・安井 鈞\*

Mitsuo YAMAMOTO and Hitoshi YASUI

Analysis of Growth Curve.

### 2. Taylor Series and the Crozier Equation.

#### 緒 言

生物の生長現象を考える上において、生物個体の体長や体重などが時間の経過とともにどのように変化するかを表わす生長曲線(式)はその現象把握にとって欠くことのできないものである。前報において、樹木の胸高直径・樹高・胸高断面積・材積の各生長因子と林学の分野で広く用いられている Mitscherlich 式・Logistic 式・Gompertz 式との関係を実測値へのあてはまりの良さという観点から検討を加えた。これらの生長曲線式は共に生長速度に着目して導かれたものである。すなわち、Mitscherlich 式は「生長速度は大きさの上限値と現在の大きさの差に比例する。」として、Logistic 式は「生長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とに比例する。」として、Gompertz 式は「生長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とに比例する。」としてそれぞれ誘導されている。これらの仮定を微分方程式の形で表現すると次のようになる。ただし、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。

$$\text{Mitscherlich 式} \quad \frac{dy}{dt} = C(A-y)$$

$$\text{Logistic 式} \quad \frac{dy}{dt} = \frac{C}{A}y(A-y)$$

$$\text{Gompertz 式} \quad \frac{dy}{dt} = Cy(\ln A - \ln y)$$

ここで注目すべき点は、共に生長速度がなんらかの形で現在の大きさ  $y$  の関数になっていることである。すなわち、

$$\frac{dy}{dt} = f(y) \tag{1}$$

と書けることである。このことは、Bertalanffy<sup>1)</sup>が生理学的立場から「生長速度は合成と分解との差に比例する。」として導いた生長曲線式、さらにそれを一般化した Richards 式についても同様のことが言える。本報では、(1)式において、大きさの関数である  $f(y)$  をテイラー級数に展開してその関数形について考察する。また、その中のあるものが Crozier<sup>2)</sup>が1926年に発表した式と一致することからその式についても検討を加える。尚、本報中のあてはめ計算等は京都大学大型計算機センターにて行った。

#### テイラー級数展開

すべての解析関数はべき級数で表わされ、このような級数をテイラー級数とよぶ。すなわち、解析関数  $f(x)$  はすべての次数の導関数をもっており、

$$f(x) = \sum_{m=0}^{\infty} \frac{f^{(m)}(a)}{m!} (x-a)^m$$

を得る。この級数を、中心  $a$  をもつ  $f(x)$  のテイラー級数といい、このテイラー級数を(1)式に適用する。

生長速度が現在の大きさの関数であるとし、その関数  $f(y)$  がテイラー級数に展開できるとすると、

$$f(y) = a_0 + a_1y + a_2y^2 + a_3y^3 + \dots$$

となる。このように関数  $f(y)$  を  $y$  のべきに展開し、生ずる微分方程式

$$\frac{dy}{dt} = a_0 \tag{2}$$

$$\frac{dy}{dt} = a_0 + a_1y \tag{3}$$

$$\frac{dy}{dt} = a_0 + a_1y + a_2y^2 \tag{4}$$

\* 森林計画学研究室

を逐次近似と考える。これらはそれぞれ異なった特徴・形状を示すが、上限のある生長現象を考える場合には、(2)式は不適當で(3)、(4)式でなければならぬ。また、(3)式は前節で示した Mitscherlich 式そのものであり、(4)式において「自然発生」がないとして  $a_0=0$  とおくと Logistic 式と一致する。このようにテイラー級数に展開して適当な条件を与えれば、過去いろいろな解釈と先験的な仮定に基づいて導かれた式とに一致する。(4)式において、定数  $a_0, a_1, a_2$  を自由にすれば、Mitscherlich 式、Logistic 式の両特性を生かした式を得る。しかし、そのままでは式の性質を見るに困難であるので、因数分解ができるとして、

$$\frac{dy}{dt} = (K_1 + K_2 y)(A - y) \quad (5)$$

とする。これは1926年に Crozier が考えた式と一致する。 $K_2=0$  で Mitscherlich 式、 $K_1=0$  で Logistic 式と同形になる。Crozier はこの式を「生長を始める前にある物質の量  $A$  を想定し、これは再生しないものとしてこれから  $y$  なる物質を作るときその  $y$  の生じ方が生長速度を決定する。すなわち、 $A$  から  $y$  を生ずる際に第一次の反応とし、この反応により生じた  $y$  がこの変化の触媒として関与し反応  $A \rightarrow y$  はいまだ  $y$  が存在しない時の速度定数  $K_1$  に支配され、 $y$  が生成してからは  $y$  が触媒として作用する  $K_2$  に支配される。」として導いた。次にこの式について解と特性を明らかにする。

### Crozier 式の解と特性

Crozier 式は(5)式の形で表現され、この微分方程式は変数分離で解くことができる。すなわち、

$$\frac{dy}{(K_1 + K_2 y)(A - y)} = dt$$

より、左辺を部分分数にわけ

$$\left( \frac{K_2}{K_1 + K_2 y} + \frac{1}{A - y} \right) dy = (K_1 + AK_2) dt$$

となる。両辺を積分し、

$$\ln \left( \frac{K_1 + K_2 y}{A - y} \right) = (K_1 + AK_2)t + C$$

となる。ただし、 $C$  は積分定数である。これを  $y$  について整理すると、

$$y = \frac{AB \exp[(K_1 + K_2 A)t] - K_1}{B \exp[(K_1 + K_2 A)t] + K_2} \quad (6)$$

となる。ただし、 $B = \exp(C)$  で生長の開始に関わる定数である。

(6)式が Crozier 式の解である。次に、その性質について考察する。ただし、定数の値のとり得る範囲を

$$A > 0, K_2 \geq 0$$

とする。

漸近線 (6)式において

$$t \rightarrow \infty \text{ のとき } y \rightarrow A$$

$$t \rightarrow -\infty \text{ のとき } y \rightarrow -K_1/K_2$$

となり、上下二本の漸近線

$$y = A, y = -K_1/K_2 \quad (7)$$

を有する。

変曲点 (5)式を微分すると、

$$\frac{d^2 y}{dt^2} = K_2(A - y) \frac{dy}{dt} - (K_1 + K_2 y) \frac{dy}{dt}$$

$$= (K_1 + K_2 y)(A - y)(K_2 A - 2K_2 y - K_1)$$

となる。これより、

$$y = \frac{K_2 A - K_1}{2K_2} \quad (8)$$

が変曲点の  $y$  座標である。さらにこれを(6)式に代入し、変曲点のあらわれる時間を求めると、

$$t = \frac{\ln K_2 - \ln B}{K_1 + K_2 A} \quad (9)$$

となる。ただし、 $K_2 \neq 0$  とする。 $K_2=0$  の場合は、変曲点は存在しない。

変曲点の存在範囲は(8)式より

$$0 \leq y = \frac{K_2 A - K_1}{2K_2} \leq \frac{A}{2}$$

となる。すなわち、

$$K_1 = 0 \text{ のとき } y = \frac{A}{2}$$

$$A = \frac{K_1}{K_2} \text{ のとき } y = 0$$

であり、 $A < K_1/K_2$  のときは変曲点の  $y$  座標は負となり、実質的には曲線上に現われない。

次に変曲点での生長速度を求める。すなわち、(8)式を(5)式に代入して、

$$\frac{dy}{dt} = \frac{(K_1 + K_2 A)^2}{4K_2} \quad (10)$$

となる。

定数の次元 Crozier 式には  $A, K_1, K_2, B$  の4つの定数がありその次元を考える。ここでは、取り扱う量  $y$  を直径または樹高のような長さに対して一次元のものとする。長さを  $[L]$ 、時間を  $[T]$  とする。

(5)式より、両辺の次元、条弧内の次元はそれぞれ等しいことから、

$$A = [L]$$

$$K_1 = [T^{-1}]$$

$$K_2 = [L^{-1}T^{-1}]$$

となる。 $B$  については、(6)式より同様にして

$$B = [L^{-1}T^{-1}]$$

となる。

以上、ここで求めた Crozier 式の解、一次微分、二次微分などの一般の形状を図-1に示す。ただし、これは変曲点の存在する場合である。変曲点の存在しない場合は Mitscherlich 式と同じであるので省略する。

### Crozier 式の適用例

資料としては、前報で用いたものと同じ樹幹解析木の測定結果である。ここでは、変曲点が明確なものと、不明確なもの二例について示す。前者は山本試験地のアテ67年生<sup>5)</sup>、後者は鳥取大学農学部蒜山演習林のクヌギ44年生<sup>4)</sup>である。共に樹高生長についてあてはめを行ったものである。

次に、あてはめ方法であるが、Crozier 式は非常に複雑な関数型をしているので、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<sup>3)</sup>最小二乗法を用いて式中の定数を決定した。デミングの方法にはそれぞれの定数に対する初期値が必要であるが、それらの初期値は Crozier 式が Mitscherlich 式や Logistic 式を含んでいることからそれらのあてはめ結果を参考にして決定した。

あてはめは、Crozier 式の他にも比較を行う意味で Mitscherlich 式、Logistic 式、Gompertz 式について

も行った。あてはめ結果を表-1、2、図-2、3に示す。

残差平方和は他の三式に比べて小さいが、Crozier 式は他の式より定数の数が一つ多く残差平方和が他より小さいからと言ってあてはまりが他より良いとは一概には言えない。しかし、それよりも変曲点の有無にかかわらず Crozier 式はかなり良いあてはまりを示したことは注目に値する。Mitscherlich 式は変曲点の明確なものに対して、Logistic 式、Gompertz 式は逆に不明確なものに対して不向きであることを考慮すれば、あてはめ計算は複雑ではあるが、Crozier 式の実用性は充分ある

表-1 アテの樹高生長に対するあてはめ結果

年齢 (年)	測定値 (m)	推定値 (m)			
		Crozier	Mitscherlich	Logistic	Gompertz
5	0.4	0.427	-0.838	0.378	0.059
10	0.7	0.685	0.416	0.650	0.263
15	1.1	1.120	1.657	1.103	0.782
20	1.9	1.822	2.885	1.826	1.727
25	2.9	2.888	4.101	2.907	3.078
30	4.3	4.357	5.304	4.380	4.688
35	6.0	6.139	6.495	6.151	6.372
40	8.1	7.991	7.674	7.985	7.968
45	9.8	9.632	8.840	9.614	9.378
50	10.9	10.893	9.995	10.874	10.561
55	11.6	11.759	11.137	11.749	11.515
60	12.1	12.310	12.268	12.312	12.265
65	12.4	12.643	13.388	12.656	12.842
67	13.2	12.734	13.832	12.751	13.032
残差平方和		0.416	9.130	0.420	1.327

表-2 クヌギの樹高生長に対するあてはめ結果

年齢 (年)	測定値 (m)	推定値 (m)			
		Crozier	Mitscherlich	Logistic	Gompertz
5	3.05	2.990	2.933	3.497	3.203
10	5.35	5.556	5.625	5.311	5.385
15	7.87	7.741	7.798	7.421	7.601
20	9.80	9.550	9.552	9.488	9.553
25	10.80	11.012	10.968	11.198	11.118
30	11.95	12.171	12.111	12.426	12.294
35	13.20	13.075	13.034	13.220	13.142
40	14.00	13.772	13.779	13.701	13.763
44	14.05	14.209	14.270	13.935	14.075
残差平方和		0.312	0.335	0.988	0.450

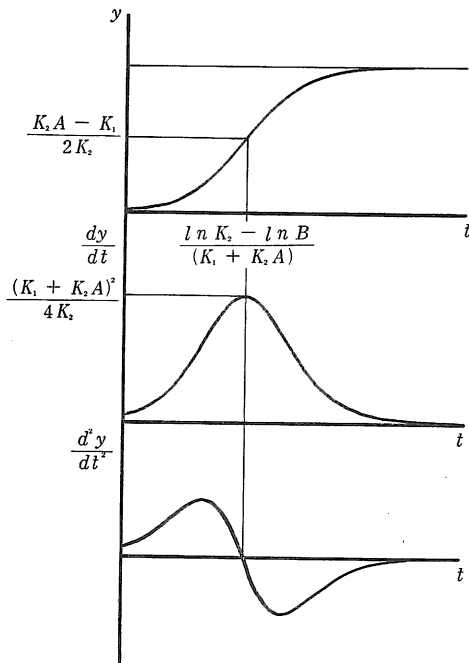


図-1 Crozier 生長曲線の一般の形状

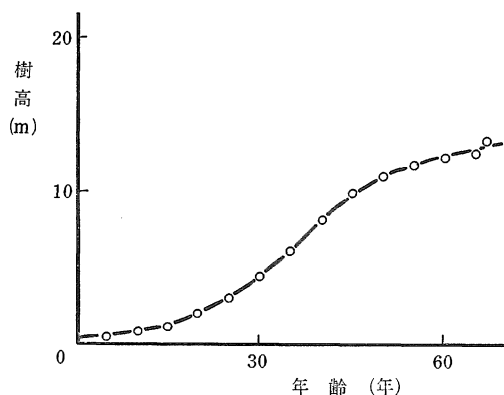


図-2 アテの樹高生長に対する Crozier

式のあてはめ結果

$$A = 13.0976$$

$$K_1 = -0.0007$$

$$K_2 = 0.0089$$

$$B = 0.0001$$

と思われる。

### おわりに

生長速度を現在の大きさの関数と考え、それをテイラー一級数に展開し、適当な条件を適用するといった純形式的なやり方でも経験的基礎によるものと同様な結果に到達しうることを示した。また、そのようにして導かれた生長曲線式が実用上有意義であることを認めた。すなわち、変曲点の有無にかかわらず良い適合度を示すことを認めた。生長曲線式を生長現象の予測手段として考える場合、測定結果への近似程度がこのように良いことは意義深い。しかし、このように変曲点の有無にかかわらず良い適合度を示すにはそれなりに曲線式の関数型は複雑にならざるをえない。このことは、生長現象の理解把握、すなわち認識手段としての曲線式(モデル)の価値が上がるかどうか疑問である。モデルとは現象の単純化である。その単純化をどのあたりで良しとするか。テイラー一級数展開でいえば、一次近似でよいのか、二次近似あるいは三次近似以上のものが必要なのか。この点について、すなわち、予測手段としてのモデルと認識手段としてのモデルという両側面の兼ね合いについて今後検討

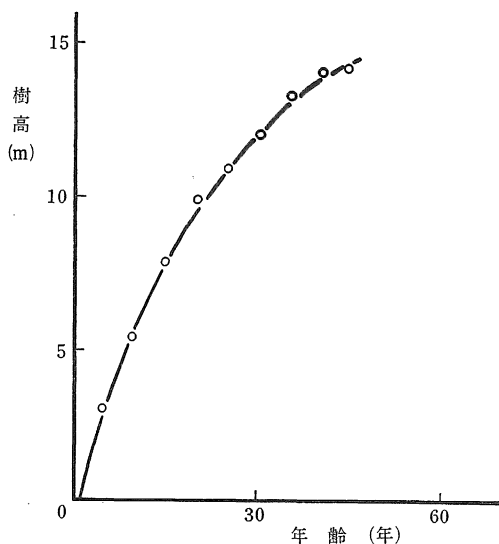


図-3 クヌギの樹高生長に対する Crozier

式のあてはめ結果

$$A = 15.9158$$

$$K_1 = 0.0386$$

$$K_2 = 0.0013$$

$$B = 0.0024$$

を重ねなければならない。

謝辞 本研究を行うにあたり、協力していただいた元専攻生の秋山郁男君、伊藤浩二君ならびに専攻生の田部欽也君に深く感謝する。

### 引用文献

1. Bertalanffy, L. von : General system theory. George Braziller, New York 1975, p. 295.
2. Crozier, W. J. : Jour. Gen. Physiol. **10** : 53-73, 1926.
3. デミング, W. E. : 推計学によるデータのまとめ方, 岩波書店, 東京, 1968, p. 198.
4. 鈴木和寿 : 島根大学農学部卒業論文, 1972.
5. 九十九剛 : 島根大学農学部卒業論文, 1967.
6. 山本充男・安井鈞・秋山郁男 : 島根大学農学部研究報告 **16** : 48-52, 1982.

### Summary

The system of growth can be defined mathematically in various ways. Assuming that the system consists of only one measure  $y$ , the system is reduced to the single differential equation :

$$\frac{dy}{dt} = f(y)$$

where  $f(y)$  is the function of  $y$ . Let us assume that  $f(y)$  can be developed into Taylor series :

$$f(y) = a_0 + a_1y + a_2y^2 + a_3y^3 + \dots\dots\dots$$

Retaining three terms, we have :

$$\frac{dy}{dt} = a_0 + a_1y + a_2y^2.$$

This equation is almost the same as the Crozier (Crozier, 1926). Moreover, this equation comes to the Mitscherlich (when  $a_2=0$ ) and the Logistic (when  $a_0=0$ ).

Denoting the Crozier by

$$\frac{dy}{dt} = (K_1 + K_2y)(A - y),$$

the solution of the Crozier is :

$$y = \frac{AB \exp[(K_1 + K_2A)t] - K_1}{B \exp[(K_1 + K_2A)t] + K_2}$$

where  $A$ ,  $B$ ,  $K_1$  and  $K_2$  are constants. To examine the applicability of the Crozier equation, it was applied to the observed height growth. The Crozier showed a good fit to the growth not only with a clear inflection but also without one, as compared with the Mitscherlich, the Logistic and the Gompertz. The applicability of the Crozier equation in the growth-curve-fitting was recognized.