

林木の生長に関する理論的考察 (3)

三次元log - Mitscherlich式系

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	箕輪,光博
発行元	日本林學會
巻/号	65巻11号
巻号補足	
掲載ページ	p. 417-426
発行年月	1983年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

林木の生長に関する理論的考察 (III)

三次元 log-MITSCHERLICH 式系

箕輪 光 博*

箕輪光博：林木の生長に関する理論的考察 (III) 三次元 log-MITSCHERLICH 式系
 日林誌 65: 417~426, 1983 本報は、十分な立木密度の同齢林を対象に、平均高、本数密度、平均直径の生長および3者の相互生長関係を論じたものである。はじめに、GOMPERTZ 式の一般化について考察し、本報で新しく定義した log-MITSCHERLICH 式系が、生態学的見地においてもまた数学上の取扱いにおいてもすぐれていることを明らかにする。ついで、寺崎のスギ一般収穫表と小林の無間伐林分のシミュレーション結果を用いて、三次元 log-M 式系の例 (H - N - D 系) の検討を行う。系に含まれる H - N 、 N - D 、 H - D の各トラジェクトリー (軌道) は、時間の経過とともにそれぞれの $3/2$ 乗則線に漸近していく。換言すれば、 H - N - D 系は、 $3/2$ 乗則を含む一般的な生長モデルである。最後に、いくつかの生長曲線を介してトラジェクトリーとアロメトリーの関連について考察し、両者はほぼ同等の概念であることを確認した。

MINOWA, Mitsuhiro: A theoretical approach to forest growth modeling (III) Three-dimensional log-MITSCHERLICH equation system J. Jap. For. Soc. 65: 417~426, 1983 The purpose of this paper is to present a generalized growth model which describes the H - N - D trajectory (H : mean height, N : number of trees, D : mean diameter) of self-thinned or fully stocked even-aged stands, based on the preceding papers. First, a comparison among some generalizations of the GOMPERTZ equation is made, showing that the newly defined log-MITSCHERLICH equation system is more reliable than the other models from the ecological and mathematical point of view. Second, an examination of the H - N - D system is made using TERASAKI's sugi yield table and KOBAYASHI's simulated unthinned *Larix* stand. The H - N , N - D , and H - D trajectories are derived from the system and each approaches the corresponding $3/2$ power curve (asymptotic trajectory) as time tends toward infinity. It indicates that the H - N - D system is a generalization of the $3/2$ power law associated with self-thinned stands. Finally, a consideration of several growth models is given from the view-point of trajectory and allometry. It concludes that trajectory and allometry are almost the same in terms of mathematical transformation, providing a new version of forest growth modeling.

I. はじめに

筆者は、第I報(8)、第II報(9)において、十分な立木密度をもつ同齢単純林の本数密度と林分平均量 (たとえば、平均幹材積、平均胸高断面積等) との間の関係を表わす自己間引モデルを導き、無間伐林分のデータを用いてその適合性を検討した。本稿では、さらにモデルを一般化して、本数密度、平均高、平均胸高直径の時間的推移および3者の相互関係を考察し、合わせて関連する生長モデルとの比較、検討を試みた。

まず第II章において、一般化された自己間引モデルを

log-M 式系とよび、これまでの GOMPERTZ 式の一般化との違いを明らかにする。ついで、第III章では、三次元 log-M 式系の例として、 H - N - D 系 (H : 平均高, N : 本数密度, D : 平均直径) をとりあげ、寺崎のスギ一般収穫表(20)や小林の無間伐林分生長シミュレーション結果(7)を用いて、その適合性を吟味する。さらに考察のところでは、本稿の log-M 式系と従来の生長曲線式 (たとえば、寺崎式、長岡式、吉田式等) との関係を、トラジェクトリー (軌道) とアロメトリー (相対生長) の二つの観点から考察し、さまざまな生長曲線式に共通した性質を探る。

* 三重大学農学部 Fac. of Agr., Mie Univ., Tsu 514

なお、本稿中の計算には、PC-forestry 第 1 号に掲載されている GOMPERTZ 式あてはめ用プログラムを利用していただいた。ここに、プログラム作成者の東京大学農学部白石則彦、石橋整司の両氏に感謝の意を表する。また、私信を通じて多くの示唆と文献を提供していただいた京都大学理学部原登志彦氏に深く感謝する次第である。

II. log-M 式系

筆者は、第 II 報(9)において、自己間引を起こしつつある同齢単純林の本数密度 $\rho(t)$ と平均量 $w(t)$ (平均個体重、平均幹材積、平均胸高断面積等) を対数変換すると、両者は簡単な線型連立微分方程式を満たすことを明らかにした。すなわち、 $w_* = \lim w(t)$, $\rho_* = \lim \rho(t)$, $x_1(t) = \ln w_* - \ln w(t)$, $x_2(t) = \ln \rho(t) - \ln \rho_*$ とおくと、 $\rho(t)$, $w(t)$ の関係は、

$$\frac{dx(t)}{dt} = Ax(t) \quad (1)$$

なる線型の微分方程式で表わされる。ここで、

$$\begin{aligned} \mathbf{x}(t) &= (x_1(t), x_2(t)) \\ \mathbf{A} &= \begin{pmatrix} a_{11} & 0 \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

で、行列 $\mathbf{A}$ の要素 a_{ij} は、 $\rho(t)$, $w(t)$ の時間的変化を記述するパラメータである。

さらに、適当な座標変換行列 $\mathbf{T}$ を用いて、 $\mathbf{x}(t)$ を $\mathbf{y}(t) = (y_1(t), y_2(t))$ に変換すれば、行列 $\mathbf{A}$ は対角化され、その場合の二つの負の固有値に対応する固有ベクトルは、それぞれ最多密度曲線(18)に沿って本数が減少する場合と本数密度 $\rho(t)$ が変化しない場合の w - ρ トラジェクトリーに相当することを示した。行列 $\mathbf{A}$ の固有空間が、二つの極端な林分の推移に対応していることは、本モデルが生態学的根拠を有する一つの証左といえよう。

ところで、容易にわかるように、(1) 式は行列 $\mathbf{A}$ の要素 a_{12} がゼロ、すなわち $a_{12} = 0$ という特殊なケースを表わしている。換言すれば、 $x_1(t) = \ln \rho(t)$, $x_2(t) = \ln w(t)$ とすれば、(1) 式は

$$\frac{d\mathbf{x}(t)}{dt} = \mathbf{A}\mathbf{x}(t) + \mathbf{b} \quad (2)$$

なる 2 変数の線型微分方程式の特殊な場合に相当する。これは、線型システムを表現するよく知られた式で、その性質や解法については十分研究されており、また種々の分野でのシステム解析に用いられている(14, 21)。しかし、対数変換した量をこのような形で論じている研究例は少ない。COUTLEE ら(2) は、 p 種類の個体群の大きさ $n_i (i=1, 2, \dots, p)$ を次の 3 種類の連立微分方程式

で表現し、3 者の間の数学的かつ生態学的得失を比較検討した。

a) Linear model

$$\frac{dn_i}{dt} = (\alpha_i + \beta_{i1}n_1 + \dots + \beta_{ip}n_p)n_i$$

b) Totally linear model

$$\frac{dn_i}{dt} = \alpha_i + \beta_{i1}n_1 + \dots + \beta_{ip}n_p$$

c) Logarithmic model

$$\frac{dn_i}{dt} = (\alpha_i + \beta_{i1}\ln(n_1) + \dots + \beta_{ip}\ln(n_p))n_i$$

その結果、彼らは、たとえば捕食動物と被捕食動物間の相互作用をモデル化する場合には、c) のモデルが a) や b) のモデルよりも、生態学的にみても、また数学上の取扱いにおいても優れているという結論に達した。ちなみに、ボルテラ方程式とよばれる

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad \frac{dy}{dt} = cxy - dy$$

は、a) のタイプに属する。ここで、 x, y はそれぞれ、捕食者および被捕食者の数を表わす。

さて、(2) の微分方程式は、モデル c) の特別な場合 ($p=2$) であることがわかる。 $p=2$ (二次元) という制約はなんら本質的なものでないので、両者は形式上同等である。ただし、(2) 式は林分の本数密度と平均量間の関係を、一方モデル c) は個体群の大きさの相互関係を表わすものであるという点において両者は異なる。そこでここでは、他の一般の微分方程式と区別するために、(2) 式で表現される微分方程式を「log-MITSCHERLICH 式系」(略して log-M 式系) とよぶことにする。これは、ボルテラ方程式がボルテラ系(14)とよばれるように、線型の連立微分方程式は何々系とよばれることが多いからである。この log-M 式系は、すでに前報(8)で述べたように、GOMPERTZ 式を特殊な場合 ($a_{12} = a_{21} = 0$) として含むので、一種の GOMPERTZ 式の一般化とみることができる(昭和 58 年 1 月 22 日の原登志彦氏(京大・理・植物生態施設)からの私信によれば、本稿でいう log-M 式系と本質的に同一の論文「Time course of plant self-thinning」を J. Theor. Biol. (英国) に投稿中とのことである)。

ところで、GOMPERTZ 式は最初(1825 年)GOMPERTZ によって成人の死亡率曲線を与える式として提出され、後に WINSOR (1932) によって数学的に研究された(13)。WINSOR は、定数付加型の式

$$w(t) = A + (B - A)\exp(\alpha e^{-\beta t})$$

や汎 GOMPERTZ 式

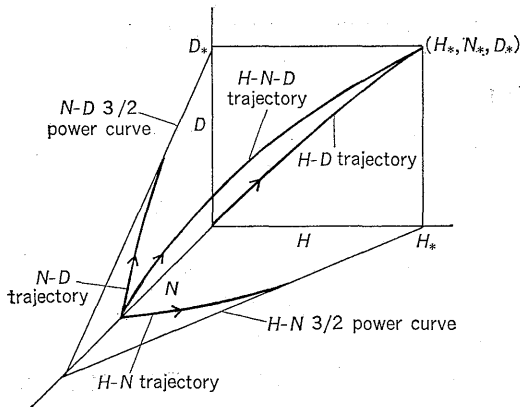


図-1. 三次元 log-M 式系 (H-N-D 系)
Three dimensional log-MITSCHERLICH equation
system (H-N-D system)

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \beta(t) (\ln W - \ln w)$$

も考えられることを指摘した。この一般化に対して太田(13)は、同じ一般化でもこのように定数を変えるような一般化は、あてはめの目的を除いてそれ自身だけの価値があるのであろうかという疑問を提起している。GOMPertz 式に含まれる定数を時間の関数とすることは、各時刻において特定の GOMPertz 式を選択していること、換言すれば、つぎつぎに他の GOMPertz 式に「乗り移る」ことを意味しているので、ある場合には有効な一般化といえよう。

これに対して、本報の log-M 式系方向の一般化は、後述のごとく 3/2 乗則と密接な関連を有するものであり、もともと自己間引林分の若齢時におけるトラジェクトリーと 3/2 乗則線（最も単純なトラジェクトリー）の自己間引を統一的に説明するために考え出されたものである。したがって、GOMPertz 式から log-M 式系への一般化の背後には、3/2 乗則線の一般化という生態学的にみて意味のある内容が付随しているのである。

図-1 は、三次元 log-M 式系の例を示したものである。H-N および N-D 平面上の直線は、それぞれの 3/2 乗則線（後述の(21), (23)式）を表わす。

III. 三次元 log-M 式系の例: H-N-D 系

本章では、これまでの二次元 log-M 式系に平均高 H を加えた三次元 log-M 式系について考察する。

本数密度、平均高、平均直径をそれぞれ $N(t)$, $H(t)$, $D(t)$ とし、

$$\left. \begin{aligned} x_1(t) &= \ln H_* - \ln H(t) \\ x_2(t) &= \ln N(t) - \ln N_* \\ x_3(t) &= \ln D_* - \ln D(t) \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

と変換すると、(1) 式に準ずる三次元 log-M 式系の状態変数と行列は

$$\mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), x_3(t))$$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}$$

と表わされる。ここで、 $H_* = \lim_{t \rightarrow \infty} H(t)$, $N_* = \lim_{t \rightarrow \infty} N(t)$, $D_* = \lim_{t \rightarrow \infty} D(t)$ である。なお、簡単のために時間を表わす記号 t を省略し、 $N(t)$ を N , $x_1(t)$ を x_1 のごとく略記することにする。三次元 log-M 式系の理解を容易にするために次の三つのケースに分けて考察する。

1. $a_{11} = a_{22} = a_{33} = 0, a_{ij} = 0 (i \neq j)$ の場合

これは、行列 $\mathbf{A}$ が対角行列でしかもその対角要素がすべて等しい場合である。表-1 の(A), (B), (C) は、寺崎のスギ林一般収穫表(12, 20) から立木度密、地位中のケースを選び出し、 H, N, D の各因子に対して、もっとも単純な log-M 式、つまり GOMPertz 式

$$x = x_* \left(\frac{x_0}{x_*} \right)^{\exp[-k(t-t_0)]} \quad (4)$$

をあてはめたものである。それによると、(4) 式の適合度はいずれの場合も優れており、なかでも注目すべき点は、パラメータ k の値が 0.052~0.055 とほぼ一定であるということである。これは、

$$\frac{dx_1}{dt} = a_{11}x_1 \quad (5)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = a_{22}x_2 \quad (6)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = a_{33}x_3 \quad (7)$$

の三つの方程式が同時に成り立ち、しかも $a_{11} = a_{22} = a_{33} = -k (= \text{一定})$ であることを意味している。パラメータ k が共通であるというこの簡単な性質は、 H, N, D 間の相互関係を論ずるのに役に立つ。

たとえば、(3), (5), (6) 式から t を消去すると、 H と N に関する関係式

$$N \cdot H^{\lambda_{12}} = K_{12} \quad (8)$$

が得られる。

ただし、 $a_{11} = a_{22}$,

$$\lambda_{12} = \ln(N_0/N_*) / \ln(H_*/H_0)$$

$$K_{12} = N_* \cdot H_*^{\lambda_{12}}$$

である。これは、時間の経過とともに、点 (H, N) がどのように推移していくかを示すトラジェクトリー（軌道）である。表-1 の(A), (B) の計算結果、 $H_* = 34.79$ m, $H_0 = 8.50$ m, $N_* = 1,080$ 本, $N_0 = 4,187$ 本を用いて、(8) 式のパラメータを求めると

表-1. 寺崎のスギ一般収穫表への log-M 式のあてはめ

Fitting of log-M equation (GOMPERTZ eq.) to mean height, number of trees per ha and mean diameter using TERASAKI's general sugi yield table

(A) 平均高 Mean height

Age in years	Mean height		Deviation percentage
	Calculated	Actual	
16	8.50	8.18	+3.9
20	11.13	11.64	-4.4
30	17.80	18.19	-2.1
40	23.47	23.43	+0.2
50	27.60	26.92	+2.5
60	30.37	29.48	+3.0
70	32.12	31.46	+2.1
80	33.20	33.12	+0.2
90	33.85	34.40	-1.6
100	34.23	35.46	-3.5

Values of the parameters: $x_*=34.79$, $x_0=8.50$, $k=0.053$

(B) 本数密度 Number of trees per ha

Age in years	Number of trees per ha		Deviation percentage
	Calculated	Actual	
16	4,187	4,320	-3.1
20	3,247	3,152	+3.0
30	2,079	2,008	+3.6
40	1,595	1,603	-0.5
50	1,362	1,402	-2.8
60	1,240	1,280	-3.1
70	1,173	1,200	-2.3
80	1,134	1,114	+1.8
90	1,112	1,102	+0.9
100	1,099	1,069	+2.8

Values of the parameters: $x_*=1,080$, $x_0=4,187$, $k=0.052$

(C) 平均直径 Mean diameter

Age in years	Mean diameter		Deviation percentage
	Calculated	Actual	
16	7.77	7.50	+3.6
20	10.39	10.80	-3.8
30	17.14	17.70	-3.2
40	22.89	22.50	+1.7
50	27.07	26.70	+1.4
60	29.82	28.80	+3.6
70	31.54	30.90	+2.1
80	32.58	32.40	+0.6
90	33.20	33.90	-2.1
100	33.57	34.80	-3.5

Values of the parameters: $x_*=34.07$, $x_0=7.77$, $k=0.055$

$$\left. \begin{aligned} \lambda_{12} &= 0.962 \\ K_{12} &= 32,832 \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

となる。

同様に、 H - D トラジェクトリーの式は、 $a_{11}=a_{33}$ という仮定のもとで

$$D = K_{13} \cdot H^{\lambda_{13}} \quad (10)$$

となる。この場合は、

$$\left. \begin{aligned} \lambda_{13} &= \ln(D_*/D_0) / \ln(H_*/H_0) = 1.049 \\ K_{13} &= D_*/H_*^{\lambda_{13}} = 0.823 \end{aligned} \right\} \quad (11)$$

である。

さらに、(8) と (10) 式から H を消去すると、

$$DN^{\lambda_{23}} = K_{23} \quad (12)$$

なる N - D トラジェクトリーが得られる。この場合は、(9) と (11) 式から

$$\begin{aligned} \lambda_{23} &= \lambda_{13} / \lambda_{12} = 1.09 \\ K_{23} &= K_{12}^{\lambda_{23}} \cdot K_{13} = 68,891 \end{aligned}$$

となる。

以上のように、寺崎のスギ一般収穫表の場合には、 H, N, D の間に (8), (10), (12) 式のごとき単純な関係が成り立つ。これは、収穫表調製に用いられた寺崎式とよばれる生長曲線式から必然的に出てくる結果なので、この点については次章で再度ふれることにしたい。

2. $a_{ii} \neq 0$ ($i=1, 2, 3$), $a_{ij}=0$ ($i \neq j$) の場合

表-2 の (A), (B), (C) は、小林(7) のカラマツ無間伐林分の生長シミュレーション結果から、 H, N, D の 3 因子を選び出し (4) 式をあてはめたものである。小林の SMSGL [Simulation of stand growth (*Larix*)] とよばれるモデルは、林分の閉鎖にともなう H と D の相対生長 (アロメトリー) の変化を、単木の占有空間の変化を介して定量化したもので、すぐれた micro-statistical model(4) である。あてはめの結果は、 N に関する相対誤差の中に 6% 前後のものがあるのを除けば、この場合も適合度は良好である。ただし、パラメータ k の値は、 H, N, D の順にそれぞれ 0.066, 0.042, 0.063 となつて、第 1 節の場合のごとく 3 者とも同一とみることはできない。そこで、このような場合の H, N, D 間の相互関係について考えてみたい。

この場合も H, N, D に関して、(5)~(7) 式が成り立っているので、時間 t を消去すれば、各因子の相互関係を表わすトラジェクトリーが得られる。まず、(5) と (6) 式から、

$$x_2 = x_{20} \left(\frac{x_1}{x_{10}} \right)^{\mu_{12}}$$

となる。ただし、 $\mu_{12} = a_{22}/a_{11}$ 、

$$x_{10} = \ln(H_*/H_0), \quad x_{20} = \ln(N_0/N_*)$$

さらに、 $\theta_{12} = x_{20}/(x_{10})^{\mu_{12}}$ とおき、(3) 式の関係を使って変形すれば

$$\ln N = \ln N_* + \theta_{12} [\ln(H_*/H)]^{\mu_{12}} \quad (13)$$

となり、両対数軸で μ_{12} 次の曲線が得られる。その形の変化を調べるために、(13) 式の両辺を微分すると、容易に

表-2. 小林のカラマツ無間伐林分シミュレーション例への log-M 式のあてはめ

Fitting of log-M equation (GOMPERTZ eq.) to mean height, number of trees per ha and mean diameter using KOBAYASHI's simulated unthinned *Larix* stand

(A) 平均高 Mean height

Age in years	Mean height		Deviation percentage
	Calculated	Actual	
20	11.40	11.36	+0.3
25	13.99	14.11	-0.9
30	16.21	16.12	+0.6
35	18.03	18.01	+0.1
40	19.46	19.47	-0.1
45	20.56	20.54	+0.1
50	21.39	21.40	-0.1
55	22.00	21.97	+0.1
60	22.46	22.50	-0.2

Values of the parameters: $x_*=23.67$, $x_0=11.40$, $k=0.066$

(B) 本数密度 Number of trees per ha

Age in years	Number of trees per ha		Deviation percentage
	Calculated	Actual	
20	2,725	2,609	+4.4
25	2,177	2,321	-6.2
30	1,815	1,861	-2.5
35	1,566	1,565	+0.1
40	1,389	1,316	+5.6
45	1,261	1,231	+2.4
50	1,165	1,176	-0.9
55	1,093	1,098	-0.4
60	1,038	1,059	-2.0

Values of the parameters: $x_*=831$, $x_0=2,725$, $k=0.042$

(C) 平均直径 Mean diameter

Age in years	Mean diameter		Deviation percentage
	Calculated	Actual	
20	12.42	12.59	-1.4
25	13.79	13.39	+3.0
30	14.88	14.93	-0.3
35	15.74	15.83	-0.6
40	16.39	16.60	-1.3
45	16.89	16.93	-0.2
50	17.26	17.26	+0.0
55	17.54	17.51	+0.2
60	17.75	17.62	+0.7

Values of the parameters: $x_*=18.32$, $x_0=12.42$, $k=0.063$

$$\frac{d(\ln N)}{d(\ln H)} = -\theta_{12}\mu_{12}[\ln(H_*/H)]^{\mu_{12}-1}$$

および

$$\frac{d^2(\ln N)}{d(\ln H)^2} = \theta_{12}\mu_{12}(\mu_{12}-1)\ln(H_*/H)^{\mu_{12}-2}$$

となり、したがって(13)式は

$$0 < \mu_{12} < 1 \text{ のとき下に凹}$$

$$\mu_{12} > 1 \text{ のとき下に凸}$$

の曲線を表わす。なお $\mu_{12}=1$ のときは直線となり第1節の場合に帰着する。実際に、表-2、の(A),(B)の結

果、すなわち $a_{11}=0.066$, $H_*=23.67$ m, $H_0=11.4$ m, $a_{22}=0.042$, $N_*=831$ 本, $N_0=2,725$ 本を用いて(13)式のパラメータを計算してみると

$$\mu_{12}=0.636, \theta_{12}=1.071$$

となり、この場合は下に凹の曲線となる。

同様に、 H と D の関係式として、

$$\ln D = \ln D_* - \theta_{13} \cdot [\ln(H_*/H)]^{\mu_{13}} \quad (14)$$

が得られる。この場合のパラメータの値は、表-2の(A)と(C)から、

$$\mu_{13}=a_{33}/a_{11}=0.955$$

$$\theta_{13} = \ln(D_*/D_0)/\ln(H_*/H_0)^{\mu_{13}} \\ = 0.525$$

となる。 $\mu_{13} \div 1$ なので、(14)式は両対数軸上ではほぼ直線に近い形をしており、その場合の傾きが $\theta_{13}=0.525$ である。この傾きの値は、寺崎の一般収穫表の立木密度の場合の傾き $\lambda_{13}=1.049$ ((10)式)と比較するとかなり小さい。これは、樹種の違いもさることながら、直径生長に対する密度効果のとりえ方の違いに起因するものと思われる。

3. $a_{ij} \neq 0 (i \geq j)$, $a_{ij} = 0 (i < j)$ の場合

この場合は、行列 A は

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} & 0 \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}$$

なる形の三角行列となる。換言すれば、 H のみが(4)式に従い、他の二つの因子 N, D は(4)式からずれた一般の log-M 式に従うことになる。

さて、

$$\frac{dx}{dt} = Ax \quad (15)$$

であるが、

$$x = Ty \quad (16)$$

とおいて、 x を y に変換すれば、(15),(16)式より、

$$\frac{dy}{dt} = T^{-1} \frac{dx}{dt} = T^{-1} A T y = M y \quad (17)$$

となる。次に、行列 A の固有ベクトルを、

$$T_1 = (1, l, m)$$

$$T_2 = (0, 1, n)$$

$$T_3 = (0, 0, 1)$$

のように選び、 $T = (T_1, T_2, T_3)$ 、すなわち

$$T = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ l & 1 & 0 \\ m & n & 1 \end{pmatrix} \quad (18)$$

とすると、行列 M は

$$M = T^{-1}AT = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 \end{pmatrix} \quad (19)$$

と対角化される。ここで、 $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ は行列 A の負の固有値である。したがって、 $[l, m, n, \lambda_1, \lambda_2, \lambda_3]$ と行列の要素 $[a_{11}, a_{22}, a_{33}, a_{21}, a_{31}, a_{32}]$ の間には、

$$AT_j = \lambda_j T_j \quad (j=1, 2, 3)$$

の関係を介して、次のような関係がある。

$$\left. \begin{aligned} a_{11} &= \lambda_1, & a_{21} &= l(\lambda_1 - \lambda_2) \\ a_{22} &= \lambda_2, & a_{32} &= n(\lambda_2 - \lambda_3) \\ a_{31} &= m(\lambda_1 - \lambda_3) - nl(\lambda_2 - \lambda_3), & a_{33} &= \lambda_3 \end{aligned} \right\} \quad (20)$$

ところで後述のごとく、 l, m, n はそれぞれ、 H と N 、 H と D 、 D と N に関する $3/2$ 乗則線の両対数軸における傾きを表わしているの、それらの大略の値をこれまでの知見から知ることができる。すなわち、 $H-N$ 、 $H-D$ 、 $D-N$ の各曲線は、 $t \rightarrow \infty$ において、それぞれ

$$NH^l = K_1 \quad (K_1 = N_* H_*^l) \quad (21)$$

$$D = K_2 H^m \quad (K_2 = D_*/H_*^m) \quad (22)$$

$$DN^n = K_3 \quad (K_3 = D_* N_*^n) \quad (23)$$

に漸近する。したがって、これより l, m, n および K_1, K_2, K_3 の間には

$$m = ln, \quad K_3 = K_2(K_1)^n \quad (24)$$

なる関係のあることがわかる。

さて、(16)式から

$$y = T^{-1}x$$

他方、(18)式から

$$T^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ -l & 1 & 0 \\ (ln-m) & -n & 1 \end{pmatrix}$$

であり、(24)式の l, m, n の関係を考慮すると、

$$\left. \begin{aligned} y_1 &= x_1 \\ y_2 &= -lx_1 + x_2 \\ y_3 &= -nx_2 + x_3 \end{aligned} \right\} \quad (25)$$

となる。一方、(17)と(19)式から

$$\left. \begin{aligned} y_1 &= y_{10} \exp[\lambda_1(t-t_0)] \\ y_2 &= y_{20} \exp[\lambda_2(t-t_0)] \\ y_3 &= y_{30} \exp[\lambda_3(t-t_0)] \end{aligned} \right\} \quad (26)$$

である。ただし $y_{j0} = y_j(t_0)$ ($j=1, 2, 3$) である。したがって、(25)と(26)式から時間 t を消去すると、 x_1, x_2, x_3 の間に成り立つ関係式

$$\left(\frac{x_1}{x_{10}}\right)^{1/\lambda_1} = \left(\frac{x_2 - lx_1}{x_{20} - lx_{10}}\right)^{1/\lambda_2}$$

および

$$\left(\frac{x_1}{x_{10}}\right)^{1/\lambda_1} = \left(\frac{x_3 - nx_2}{x_{30} - nx_{20}}\right)^{1/\lambda_3}$$

を得る。ここで簡単のために $r_{12} = \lambda_2/\lambda_1$ 、 $r_{13} = \lambda_3/\lambda_1$ と

おき、(3)式を利用して変形すると

$$\ln(NH^l) = \ln K_1 + \ln\left(\frac{N_0 H_0^l}{N_* H_*^l}\right) \left[\ln\left(\frac{x_1}{x_{10}}\right)\right]^{r_{12}} \quad (27)$$

となる。同様に後者は

$$\ln(DN^n) = \ln K_3 + \ln\left(\frac{D_0 N_0^n}{D_* N_*^n}\right) \left[\ln\left(\frac{x_1}{x_{10}}\right)\right]^{r_{13}} \quad (28)$$

となる。これらの曲線は、 H, N, D がどのような関係を保ちながら生長していくかを示すトラジェクトリーである。 $t \rightarrow \infty$ のとき、 $x_1 = \ln(H_*/H) \rightarrow 0$ であるから、(27)、(28)式はそれぞれ(21)、(23)式に漸近する。この意味において、両者は $H-N$ および $D-N$ の $3/2$ 乗則線を含む拡張された曲線である。

ここで、第2節の場合と同様、小林の無間伐林分のシミュレーション例を用いて、(27)、(28)式のあてはめを実行してみよう。手順としては、まず H を(4)式にあてはめ、パラメータ a_{11}, H_*, H_0 を求める。ついで、その結果(表-2(A)) $a_{11} = -0.066$ 、 $H_* = 23.67$ 、 $H_0 = 11.40$ と過去の知見 $l \div 2$ (6)を用いて、 $Y = \ln(NH^l)$ 、 $X = \ln(H_*/H)/\ln(H_*/H_0)$ を計算し、デミングの最小自乗法により

$$Y = a + b(X)^c$$

のパラメータ a, b, c を求める。したがって、この場合は、表-3(A)より

$$a = \ln K_1 = \ln(N_* H_*^2) = 13.172$$

$$b = \ln\left(\frac{N_0 H_0^2}{N_* H_*^2}\right) = -0.433$$

$$c = r_{12} = 2.936$$

となり、これを a_{22}, N_*, N_0 に関して解くと

$$a_{22} = a_{11} \cdot r_{12} = -0.194$$

$$N_* = 939, \quad N_0 = 2, 621$$

となる。この結果(表-3(A))と第2節の場合の N 曲線に関するあてはめ結果(表-2(B))を比較してみると、適合度はいっそうよくなっていることがわかる。その理由は、はじめに述べたように、この第3節の場合には N や H は(4)式を拡張した一般の $\log-M$ 式に従うからであり、それだけ適合度がよくなるのは当然のことである。なお、このずれの程度すなわち N の(4)式からの離れ具合を表わしているのが r_{12} の値で、この値が1のときは N も H もともに(4)式に従い、1より大きくなるに従って N は(4)式から離れていく。

同様に、 N を媒介とする $N-D$ 曲線、すなわち(28)式のあてはめ結果を表-3(B)に示す。まず、(28)式を

$$Y = a + b(X)^c \quad (Y = \ln(DN^n))$$

の形に変換し、最小自乗法によりパラメータを求めると

$$a = \ln K_3 = \ln(D_* N_*^n) = 4.617$$

$$b = \ln\left(\frac{D_0 N_0^n}{D_* N_*^n}\right) = -0.122$$

$$c = r_{13} = 1.717$$

となる。なお、 n の値は 1/2 前後と予想されたが、(28) 式の適合度が 1/4 前後で良好であったので、簡単のため $n=1/4$ とした。したがって、

$$a_{33} = a_{11} \cdot r_{13} = -0.112$$

$$D_* = 18.28, D_0 = 12.53$$

となる。この場合は、表-2(C) に示すように、 D 曲線への(4)式の適合度は良好であったので、 r_{13} の値が通常 5~10 となるのに比して、予想どおり 1 に近くなった。また適合度は少し改善されているものの、それほどの変化はない。 D_* や D_0 の値も表-2(C) のそれらと変りがない。このように r_{13} の値が 1 に近い場合には、(4)式で十分である。ここで、上記のパラメータ推定法を振り返っておく。三次元 log-M 式系モデルに含まれるパラメータは

(1) H に関するもの: ($H_*, H_0, \lambda_1 = a_{11}$)

(2) N に関するもの: ($N_*, N_0, \lambda_2 = a_{22}$)

(3) D に関するもの: ($D_*, D_0, \lambda_3 = a_{33}$)

の 9 個である。まず(1)群のパラメータは H の(4)式へのあてはめから求められ、ついで(2)群のパラメータは、(27)式のあてはめを通じて(a, b, c)を経由して求められる。(3)群についても同様である。

次に、 N や D の曲線について考えよう。

(16), (24), (25), (26) の各式から

$$x_1 = y_1 = x_{10} \exp[\lambda_1(t-t_0)]$$

$$x_2 = ly_1 + y_2 = x_{20} \exp[\lambda_2(t-t_0)]$$

$$+ l x_{10} \{ \exp[\lambda_1(t-t_0)] - \exp[\lambda_2(t-t_0)] \}$$

$$x_3 = x_{30} \exp[\lambda_3(t-t_0)]$$

$$+ n x_{20} \{ \exp[\lambda_2(t-t_0)] - \exp[\lambda_3(t-t_0)] \}$$

$$+ m x_{10} \{ \exp[\lambda_1(t-t_0)] - \exp[\lambda_2(t-t_0)] \}$$

となる。さらに、(3)式を用いて x_1, x_2, x_3 を H, N, D に変換すれば、求める生長曲線が得られる。 x_2 や x_3 の右辺に、 l, n, m のかかった項が存在するが、この分だけ N や D の曲線は(4)式からずれるわけである。

IV. 考 察

平均高 H は、林分密度の影響を受けることが少ないために、従来から間伐等を考える場合の基準因子として考えられてきた。そこで本章では、 $H-N$ や $H-D$ の関係つまりトラジェクトリーやアロメトリーを、従来の生長曲線と log-M 式系を比較しながら考察してみる。

表-3. 小林のカラマツ 無間伐林分 シミュレーション例への log-M 式系のあてはめ

Fitting of log-MITSCHERLICH system to KOBAYASHI's simulated unthinned *Larix* stand

(A) 平均高と本数密度 Mean height-number of trees per ha relationship

Age in years	Mean height Calculated	Number of trees		Deviation percentage
		Calculated	Actual	
20	11.40	2,621	2,609	+0.5
25	13.99	2,276	2,321	-1.9
30	16.21	1,878	1,861	+0.9
35	18.03	1,578	1,565	+0.9
40	19.46	1,375	1,316	+4.5
45	20.56	1,238	1,231	+0.6
50	21.39	1,147	1,176	-2.5
55	22.00	1,085	1,098	-1.2
60	22.46	1,041	1,059	-1.6

Values of the parameters: $a = +13.172$, $b = -0.433$, $c = +2.936$

(B) 平均高と平均直径 Mean height-mean diameter relationship

Age in years	Mean height Calculated	Mean diameter		Deviation percentage
		Calculated	Actual	
20	11.40	12.53	12.59	-0.5
25	13.99	13.60	13.39	+1.6
30	16.21	14.81	14.93	-0.8
35	18.03	15.73	15.83	-0.6
40	19.46	16.58	16.60	-0.1
45	20.56	16.96	16.93	+0.2
50	21.39	17.21	17.26	-0.3
55	22.00	17.53	17.51	+0.1
60	22.46	17.71	17.62	+0.5

Values of the parameters: $a = +4.617$, $b = -0.122$, $c = +1.717$

1. H を基準とする本数密度 N

法正な林分に関しては、 H と N の間に(8)式の特珠な場合、すなわち

$$NH^2 = \text{const.} \quad (29)$$

が成り立つことが知られている(3, 16)。

たとえば、KÖHLER の式(3, 16):

$$N = \frac{100^2}{(H/6)^2} \quad (1919 \text{ 年})$$

WILSON の式(16):

$$N = \frac{100^2}{(hf)^2} \quad (1946 \text{ 年})$$

ここで、 h は優勢木の樹高、 f は樹種の特有な樹高の分数である。坂口(16)によれば、岩手地方のアカマツ林分収獲表の例では、 f の値は 1/3 と 1/5 の間にあり全体としては 1/4 に近いという。

さらに CZARNOWSKI の式(3):

$$N = \dot{N} \frac{100^2}{H^2} \quad (1961 \text{ 年})$$

ここで、 $\dot{N}$ は site indicator とよばれるパラメータ

で、地位の良好なほど大きな値をとる。

以上の各式は、平均高 H をもつ法正な林分の本数密度を与える。これらの式は、パラメータの標記の違いを除けば、(29)式と同等であり、したがって (8) 式の特殊な場合である。この場合、 H が (4) 式の形の単純な log-M 式に従うと仮定すると、同時に N も同じパラメータ k を有する (4) 式に従うことになる。

他方吉良ら (6) は、相似形の仮定から、(29)式と同型の H と N に関する 3/2 乗則線を導入した。したがって、3/2 乗則線の一つのトラジェクトリーと解釈すれば、 H も N も (4) 式に従うことになる。前章の第3節のケースは、若齢時の林分は 3/2 乗線からずれており、老齢化するにつれて漸次 3/2 乗線に接近していくという一般的な自己間引過程を記述したものである。

ところで、 N と H の関係式は常にトラジェクトリーと解釈できるわけではない。たとえば、四手井 (17) の示した競争開始時の樹高-密度曲線

$$NH^{3/2} = K \quad (K \text{ は樹種に固有の定数})$$

はその一例である。これはむしろ、林齢と地位に関係なく成立するところにその特徴がある。

2. 従来の生長曲線の検討

吉田 (23) によれば、代表的な本数曲線式としては、

$$N = at^{-b} \quad (\text{和田式}), \quad Nt^b = a \quad (\text{北村式})$$

$$N^{-p} = At \quad (\text{稲垣式})$$

等同種の方程式をはじめ

$$\text{寺崎式 (20): } N = k \cdot \exp(\delta/t) \quad (30)$$

$$\text{長岡式 (10): } N = k \cdot \exp \left[-\frac{(p+1)\delta^p}{pt^p} \right] \quad (31)$$

等があげられる。さらに吉田 (23) は、これらの生長曲線式を批判的に検討することにより、次の本数密度曲線式を提案した。

$$\text{吉田式: } N = \frac{p(t^\alpha + q)}{t^\alpha + r} \quad (32)$$

以上の各式は、一般に平均高 H の関数としても用いられている。たとえば、長岡式の場合、

$$H = k' \exp \left[-\frac{(p+1)\delta^p}{pt^p} \right]$$

である。そこで、この式と (31) 式から t を消去すると、

$$NH^a = b \quad (33)$$

なる (8) 式と同一の N - H トラジェクトリーが導かれる。ただし、 $a = (\delta/\delta')^p$ 、 $b = k \cdot (k')^a$ である。

同様に、吉田式を除く他の生長曲線式からも、(8) または (33) 式と同一型のトラジェクトリーが得られる。このように、従来の N および H に関する生長曲線式のほとんどは、(33) 式型のトラジェクトリーを描く性質を有している。(4) 式の単純な log-M 式 (GOMPERTZ 式)

もその範ちゅうに属する。これに対して、吉田式の場合には、

$$H = \frac{p't^{\alpha'} + q'}{t^{\alpha'} + r'} \quad (q' = 0)$$

と (32) 式から

$$N = \frac{p\{q(p'-H)^{\beta} + r'^{\beta}H^{\beta}\}}{r(p'-H)^{\beta} + r'^{\beta} \cdot H^{\beta}} \quad (34)$$

なるやや複雑なトラジェクトリーが得られる。ここで、 $\beta = \alpha/\alpha' > 1$ である。

吉田が、有理関数型の生長曲線式もしくはそれから導かれる (34) 式型の H - N トラジェクトリーを主張するに至った理由は、寺崎式や長岡式等の超越関数型の式では、林木の全生育期間を通じての生長経過を記述できないと判断したからである。たとえば、後者から誘導される (33) 式型の単純なトラジェクトリーは、両対数軸上で右下がりの直線となり、CZARNOWSKI の式にみられるように、地位の良好なほど直線は上方に移動する、すなわち同一平均高 H を有する林分の本数密度 N は大きくなる。これに対して吉田 (23) は、収穫表を用いて (34) 式のパラメータを詳細に検討することにより、若齢時には逆に地位の不良なほど N は大であることを指摘し、長ずるに従ってその関係は逆転し、十分時間がたつと地位による N の違いは小さくなると述べている。このように、全生育期間を通じて複雑な変化をたどる H や N の生長を論ずるには、(30) や (31) 式および (33) 式では不十分であると判断したわけである。

しかし、吉田自身も指摘しているように、吉田式はそれ以前のものと同様に、いわゆる実験式の範ちゅうを脱しているものではなく、生長論の根拠に乏しいように思われる。これに対して、本報の log-M 式系は、もともと KHILMI (22) の自己間引曲線と 3/2 乗則線との結合から出発したように、一応の生態学的根拠を備えている。たとえば、前章の第3節のケースで述べたように、三次元の log-M 式系から導かれた (27) 式の H - N トラジェクトリーは $t \rightarrow \infty$ において H - N の 3/2 乗則線に収束する。さらに、この H - N の 3/2 乗則線は、寺崎式や長岡式から誘導される (33) 式と同型であり、したがって log-M 式系は極限において従来の H - N トラジェクトリーをも包含しているわけである。この意味において、log-M 式系は、きわめて妥当な一般のモデルといえよう。なお、logistic 曲線、MITSCHERLICH 曲線との比較については、本報の第二章、もしくは第 I 報 (8) で論じたのでここでは省略する。また、log-M 式系と RICHARDS 関数の比較については別の機会に譲りたい。

3. アロメトリーについて

小林の無間伐林分の生長モデル(7)は、単木の樹高対直径の相対生長(アロメトリー)モデルを基盤にしており、その場合、樹高および直径の生長曲線式としては、自己増殖型の MITSCHERLICH 式が仮定されている。すなわち、小林はカラマツの疎開木の樹高、直径に

$$H = H_* \{1 - \exp[-\lambda_H(t - \tau)]\}$$

$$D = D_* \{1 - \exp[-\lambda_D(t - \tau)]\}$$

をあてはめ、この二つの式から t を消去して

$$D = D_* - \frac{D_*}{H_*^2} (H_* - H)^2 \quad (35)$$

なる一般化されたアロメトリー式を導いた。ここで、 H, D はそれぞれ胸高直径、胸高以上の樹高、また H_*, D_* は対応する H, D の上限値、 $\lambda = \lambda_D / \lambda_H$ である。さらに小林は、カラマツの疎開木の場合は $\lambda = 1$ 、すなわち、isometry であるとし、最終的にカラマツの閉鎖林分のアロメトリー式

$$\frac{dD}{D} = -\frac{dH}{H} (1 - p(H))$$

を導いた。ここで、 $p(H)$ は林分の閉鎖度を表わすパラメータである。

一方末田ら(19)は、単木の樹高、直径がともに MITSCHERLICH 式に従うという小林と同様の立場から出発して、次のような all-aged stand の樹高曲線を誘導した。

$$H = H_* \left[1 - L \left(\frac{D_* - D}{D_*} \right)^{1/\lambda} \right] \quad (36)$$

ここで、 $L = (H_* - H_b) / H_*$ 、 H_b : 胸高である。さらに末田ら(19)は、 t の代わりに生長要因として地位因子(f)を選び、(36)式と同型の同齢単純林の樹高曲線を導いている。

他方小川(12)は、樹高が logistic 曲線、直径が指数曲線に従うという仮定から、

$$\frac{1}{H} = \frac{1}{AD^n} + \frac{1}{H_*} \quad (37)$$

なる拡張アロメトリー式を導き、さらに両者がともに logistic 曲線に従う場合の一般アロメトリー式についても言及している。

さて、以上の三つの式は、いずれも背後にそれぞれ個々の生長曲線を仮定し、それから t や f を消去して得られたものである。これは、トラジェクトリー誘導の考え方と同じである。ただ異なる点は、本報では単木の樹高や直径の代わりに、本数密度や平均高、平均直径、平均幹材積等を生長要素として選んでいること、加えて生長曲線式として一般に log-M 式を仮定していることの2点である。したがって、たとえば(4)式を単木の D, H

に適用すれば、ただちに(10)または(14)式は、log-M 式に対応するアロメトリーの式ということになる。とくに(10)式は、 H と D が両対数軸上で直線関係を満たすという意味で本来のアロメトリー式である。実際、阿部(1)は、トドマツの疎開木の相対生長を調べるために、樹高と直径の双方に(4)式の GOMPERTZ 式をあてはめ、いずれの適合度も良好であることを確かめた。また同時に、直径と樹高を両対数軸に打点することにより、両者は等生長(isometry)関係にあることを示した。しかし、すでに述べたように、等生長であるためには、(4)式のパラメータ k が共通であることと、(10)式のパラメータ λ_{13} が1であるという二つの条件が必要である。この二つの条件が満たされない場合には、アロメトリーは(14)式のごとき一般化された形をとる。

一方、(35)、(36)式は、等生長の場合を特殊な場合として含む拡張アロメトリーであるが、(10)式のごとき本来のアロメトリーを説明できない。小林の閉鎖林分に関するアロメトリーは、あくまでも等生長の拡張アロメトリーである。これに対して、小川の(37)式は、 H_* が十分大きい場合には、近似的に本来のアロメトリー式に一致するが、その場合には H, D がともに指数型の生長曲線に従うことになるのであまり現実的でない。

以上のように、(10)と(14)式、(35)~(37)の各式は、log-M 式、MITSCHERLICH 式、logistic 式等を前提として導かれたという点では形式的に同一である。これは、トラジェクトリーの誘導法にもいえる。したがって、この形式的同一性に着目すれば、平均次元でのトラジェクトリーと単木次元でのアロメトリーの間には差がないように思われる。事実吉田(23)は、林木、単木のいかんを問わず吉田式を適用し、それから媒介変数 t を消去することにより、 H, N, D 間の相互関係を論じている。また斉尾(15)は、相互に関係を保ちながら生長していく生長要素(単木量や集団の大きさ、平均量も含めて)から媒介変数を消去して得られる曲線を、一般的な意味でのアロメトリーとよぶことを示唆している。この点については、筆者もまったく同感である。したがって、本稿のトラジェクトリー論は、広い意味でのアロメトリー論といえよう。

V. あとがき

本稿の log-M 式系は、相互に関連しながら生長していく諸林分因子の時間的変化を記述するものである。系から時間を消去すれば、林分の推移はトラジェクトリーという形で表現される。したがって、時間断面での諸因子間の関係を論じたものではない。

また、対象とする林分も、十分な立木密度の林分 (fully stocked stand) か法正な林分に限定されている。しかし、well stocked, average stocked(5)のごとく、林分を適当な立木密度で分類しそれに log-M 式系を適用するようにすれば、この制限を容易に取り払うことができる。

そこで、次の機会には、立木密度別のトラジェクトリ一、時間断面での $w-\rho$ 曲線を基礎に、間伐林分の生長過程について考察を進めることにしたい。

引用文献

- (1) 阿部信行: トドマツ人工林の施業法に関する研究(I) 疎開木の相対生長. 北海道林試研報 14: 27~36, 1976
- (2) COUTLEE, E.L. & JENNRICH, R.I.: The relevance of logarithmic models for population interaction. Am. Nat. 102: 307~321, 1968
- (3) CZARNOWSKI, M. S.: Dynamics of even-aged forest stands. La State Univ. Stud., Biol. Sci. Ser. 4, 132pp, Louisiana State University Press, Baton Rouge, 1961
- (4) 石田正次: 森林の保全と自然環境の変化に関する研究—天然林の生長モデルとそのコンピューターシミュレーション—. 統計研究報 22: 69~86, 1974
- (5) KINASHI, K.: Yield table study of *Cryptomeria* growing in Northern Kyushu. Rep. Kyushu Univ. For. 12: 1~42, 1959
- (6) 吉良龍夫編: 密度・競争・生産. みやま 8・9: 1~32, 1957
- (7) 小林正吾: カラマツ人工林の林分生長モデルに関する研究. 北海道林試研報 15: 1~164, 1978
- (8) 箕輪光博: 林木の生長に関する理論的考察(I) log-Mitscherlich 式の理論. 日林誌 64: 461~467, 1982
- (9) 箕輪光博: 林木の生長に関する理論的考察(II) 自己間引モデルの検討. 日林誌 65: 135~142, 1983
- (10) 長岡文之進: 法正林分ノ概念. 林学会雑誌 26: 29~33, 1924
- (11) 小川房人: 個体群の構造と機能. 217pp, 朝倉書店, 東京, 1983
- (12) 大隅真一: スギ林の収穫表及びスギ林の生長 (佐藤弥太郎監修: スギの研究). 387~424, 養賢堂, 東京, 1950
- (13) 太田邦昌: 個体成長の古典的モデルとダイナミカルシステム. 生物科学 27: 103~112, 1975
- (14) ローゼン, R. (山口昌哉他訳): 生物学におけるダイナミカルシステムの理論. 339pp, 産業図書, 東京, 1974
- (15) 斉尾乾二郎: 生長—生物のいとなみのすべて—. 行動計量学 6: 21~26, 1978
- (16) 坂口勝美: 間伐の本質に関する研究. 林試研報 131, 1~95, 1961
- (17) 四手井綱英: 林分密度の問題. 林業解説シリーズ 86, 38pp, 日林協, 東京, 1956
- (18) 四手井綱英編: アカマツ林の造成—基礎と実際—. 326pp, 地球社, 東京, 1963
- (19) SWEDA, T. & UMEMURA, T.: A theoretical height-diameter curve (I) Derivation and characteristics. J. Jap. For. Soc. 62: 459~464, 1980
- (20) 寺崎 渡: スギ林ノ生長及収穫. 林試研報 11: 37~53, 1915
- (21) フォン・ベルタランフィ (長野 敬他訳): 一般システム理論. 288pp, みすず書房, 東京, 1973
- (22) Хильми, Г.Ф.: Foundation of the physics of the biosphere. Leningrad, 1967 (太田邦昌監訳: 物理生態学序説. 237pp, 築地書館, 東京, 1974)
- (23) 吉田正男: 同齡単純林に於ける単木及林木の生長曲線に関する研究. 東大演報 5: 1~205, 1928

(1983年4月2日受理)