

Gompertz 型自己間引き曲線の係数推定

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者	守口, 海 植木, 達人 井上, 裕
巻/号	93巻3号
掲載ページ	p. 113-122
発行年月	2011年6月

Gompertz 型自己間引き曲線の係数推定

守口 海^{*1}・植木 達人¹・井上 裕¹

Khilmi の Gompertz 型自己間引き曲線は林分の自己間引き過程を記述するモデルであるが、その自己間引き係数の値を直接的に求めるのは一般的に困難である。そこで本論では既存の資料を用いて自己間引き係数を推定する方法を考えた。まず林分密度管理図上に表現された自然枯死線を求めるときと同じ仮定から Gompertz 型自己間引き曲線の自己間引き係数の導出を試みた。求められた自己間引き係数は樹高成長曲線の係数のみと関係していた。樹高成長が Gompertz 式で表現される場合には樹高成長曲線の林齢の係数と等しく、樹高成長が Richards 式に従う場合も、ある仮定に基づけば林齢の係数に一致した。次に Spurr ら、Usoltsev のデータを用いて適合性を検討した。成長曲線の変数を独立にして本数密度、樹高を当てはめると係数間の関係は認められなかったが、係数間の関係を等しいと仮定し、値を固定して当てはめると AIC の大きな増加はみられなかった。最後に、本論に従って国内の林分データにおける本数減少の予測結果を行い密度管理図上の自己間引き曲線（只木モデル）と比較したところ、同程度の精度が得られるものと考えられた。

キーワード：自己間引き、Gompertz 式、樹高、Richards 成長関数、最多密度曲線

Kai Moriguchi,^{*1} Tatsuhito Ueki,¹ Hiroshi Inoue¹ (2011) A Method for Estimating a Self-thinning Parameter of a Gompertz Function. J Jpn For Soc 93: 113-122 Khilmi's self-thinning model of a Gompertz function is a practical model, but generally it is difficult to estimate a self-thinning parameter. The purpose of this paper is to estimate parameters with existent material. First, we attempt to estimate the parameters by a supposition used to express a self-thinning curve on a stand density control diagram. The result was as follows: the self-thinning parameter is only concerned with height curve parameters. If height curve is expressed with a Gompertz function, the self-thinning parameter is equal to the time coefficient. In addition, when a height curve is expressed with a Richards function, the same result was gotten with a supposition. Then we tested this result with Spurr *et al.*'s self-thinning data and Usoltsev's yield table. When we applied stand density and height for growth function independently, we couldn't confirm a relationship between the self-thinning parameter and the time coefficient of the height curve. However, when we applied stand density with fixed parameters except end density, AIC of the model didn't increase. Finally, we compared Khilmi's self-thinning model expressed by these parameters with a self-thinning model on a stand density control diagram—Tadaki's model. These two curves are close to each other before crossing the full density curve.

Key words: self-thinning, Gompertz function, tree height, Richards function, max density curve

I. はじめに

長期にわたる森林経営において森林の成長を予測することは経営計画上重要な課題であり、古くから研究が行われてきた。その中でも胸高直径と本数密度の関係は森林の施業方針に密接に関係し、かつ人為的にコントロールできるものであるため、定量的に表現するための研究が盛んに行われてきた（四手井 1958；安藤 1968b；箕輪 1983；白石 1986 など）。

森林施業における本数密度の変動は大きく分けて間伐など人為的に起こされるものと病虫害・災害や自己間引きなど自然に起こるものの2種類があるが、自然現象として把握・予測する必要があるものは主に後者である。林分密度管理図における自然枯死現象としては密度効果の逆数式と只木（1963, 1964）のモデルを前提とした関係式が記述されている（安藤 1968a, b）。

一方 Khilmi（1966）は、自然枯死の要因を種内競争によるものと他種との競争や環境要因、林木の寿命によるもの

に分けた。このうち前者について次のような流れでモデル化を行った。まず林分資料の分析により1立木当たりの専有面積の変化率に対する自己間引きの比進行率がすべての地位を通じて等しいことを見出した。そこで次元解析の手法を用いて、樹冠が閉鎖してからの林木の種内における光エネルギーに関する競争を、以下の式で表される Gompertz 型の自己間引き曲線で表現した。

$$N(t) = N_m \left(\frac{N_0}{N_m} \right)^{\exp[-\alpha(t-t_0)]} \quad (1)$$

対数変換すれば

$$\ln N(t) = \ln N_m + e^{-\alpha(t-t_0)} \ln \frac{N_0}{N_m} \quad (1')$$

t ：林齢， $N(t)$ ：林齢 t における密度， N_m ：限界密度
 N_0 ：林齢 t_0 における密度， α ：自己間引き係数

なお限界密度は十分な林齢に達し、モデルに表現された要因による自己間引きが起こらなくなったときの密度である。このとき Khilmi は自己間引き係数 α は地位に依らずその地域の光環境に依存し、実験的に求めるものであると

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail : a09a215@gmail.com

¹ 信州大学大学院農学研究科 〒399-4598 長野県上伊那郡南箕輪村 8304 (Graduate School of Agriculture, Shinshu University, 8304 Minamiminowamura, Kamiina-gun, Nagano 399-4598, Japan)

(2010年9月18日受付；2011年3月25日受理)

して、無間伐林分の収穫表からその値を求めた。

さらに箕輪 (1982) は Khilmi の自己間引き曲線から展開する林木成長モデルを提示し、白石 (1986) は箕輪のモデルを拡張させた直径成長モデルを提示した。このモデルは今日では収穫表作成システム LYCS として実用されている。このように Khilmi の自己間引き曲線は成長モデルの一体系の基礎となっている。

Khilmi の Gompertz 型自己間引き曲線で自己間引きを表した例は Khilmi (1966) のほかに箕輪 (1983) などがあり、ともに良好な当てはまりを報告している。しかし自己間引き係数を直接求めるためには各地域・各樹種の長期にわたる無間伐試験地が必要であって、現実的には困難である。これは自己間引きに関係する係数の推定の場面で共通する問題である。そのためか Khilmi の自己間引き曲線が実用されている例は以上の例を除きほとんどない。一方、林分密度管理図においては前述の只木のモデルを前提として他の林木成長との関係から後述する仮定を経て係数の値を取得し、関係を記述できるようにしている。しかし Khilmi の Gompertz 型自己間引き曲線の場合、平均個体重との関係の記述に用いられたり (箕輪 1983)、符号の性質について検討される研究例 (内藤 1984a, b) はみられたが、自己間引き係数そのものがどのような値をとるかについて検討された例は見当たらない。

(1) 式をみてわかるように Khilmi の自己間引き曲線は単純なモデルで任意の林齢、密度からの立木本数の変化を予測でき、積分も容易という解析的な利点がある。また林分密度管理図の只木モデルでは任意の林齢、密度における林分の立木本数の減少を表すためには一度初期密度を計算しなければならないが、複雑な式になっているので近似を用いて推定する必要がある。一方 Khilmi の自己間引き曲線では初期密度を逐一計算する必要がない。また理論的側面からみて、箕輪 (1982) のように Khilmi の自己間引き曲線から展開する林木成長モデルやその拡張したモデルでは自己間引きの表現には Khilmi の自己間引きを用いるべきであろう。このように Khilmi の自己間引き曲線は非常に有用なモデルであるといえる。しかしかには有用なモデルであっても、それに用いるパラメータの取得が困難であれば実用することができない。

そこで本論では樹高成長と Gompertz 式のもつ性質を考慮し、樹高成長曲線と林分密度管理図という二つの既存の資料から自己間引き係数を推定するとともに、無間伐林分の本数減少データを用いてその推定方法について検証する。

II. 材料と方法

まず自己間引き係数の推定方法を解析的に検討する。その方針は林分密度管理図上の自然枯死線を求めたときの手法 (只木 1964) を参考にして Gompertz 型の自己間引き曲線における自己間引き係数を推定しようというものである。なお Gompertz 式が Richards 式に含まれるかという

点については議論の余地がある (上野 1988; 内藤 1988, 1989; 梅村・1989 など)。本論ではこのような点を鑑みて、また解析の都合から、Gompertz 式と Richards 式を分けて取り扱うことにする。この検討のなかで推定された自己間引き係数の挙動を観察するために、一般的な樹高成長曲線の例として長野県カラマツ (長野県林務部 1991) の資料を用いる。また実用されている林分密度管理図に記載された自然枯死線と比較することで、どのような性質の違いがあるかを確認するために本州地域カラマツの人工林林分密度管理図 (林野庁 1981) を用いる。

次に実際の林木の成長データを成長曲線に当てはめて推定方法の妥当性を検証する。Khilmi (1966) はまず林分の本数減少の主因を、他種との競争、種内競争、林木の寿命によるものの三つに分けたが、自己間引きモデルに表現されているのはこのうち種内競争によるものである。これを分析するためには他の要因を無視しう程度の立木本数や調査面積、成長曲線の係数を評価するために調査回数が十分なデータを要求する。このようなデータは非常に貴重なものであり、一般に入手が困難である。そこで本研究では Spurr *et al.* (1957) の無間伐林分のデータおよび Usoltsev (2002) のまとめた収穫表のデータ計 46 点を用いて成長関数の係数およびモデルの指標となる AIC を比較することで、本論の推定手法の妥当性を検証する。

さらに本論に従って自己間引き過程を予測した場合の精度について検証するために、収穫試験報告第 22 号 (森林総合研究所 2001) に記載された 40 年以上の継続調査が行われている三つの無間伐試験地データを用いて、本論のパラメータ取得方法に従った Khilmi の自己間引き曲線の予測の精度を検証する。この際、比較として林分密度管理図 (林野庁 1981) における自然枯死線である只木モデルと比較を行う。

以上の分析から Khilmi の自己間引き曲線の予測への利用可能性を検討する。

III. 結果と考察

1. 自己間引き係数の推定方法の導出

Khilmi の自己間引き曲線における係数の推定方法について考察していくが、はじめに林分密度管理図の自然枯死線がどのように求められているのかについて確認する。

林分密度管理図上に表現された自己間引き曲線は次の仮定から求められた自己間引き曲線が書き入れられている (安藤 1968a, b; 林野庁 1999)。

① ある時間断面における現存量 y は本数密度を N 、平均単木材積を w とすれば定義により $y = wN$ である。このとき初期密度 N_0 に対して $w_0 = y/N_0$ なる架空の平均単木材積 w_0 を定義する。このときも密度効果の逆数式

$$\frac{1}{w_0} = AN_0 + B \quad (2)$$

が成り立つ。ただし A 、 B は時間の関数である。

② ある時間断面において本数密度 N と平均単木材積

w の間には密度効果の逆数式

$$\frac{1}{w} = A'N + B \quad (3)$$

が成り立つ。ただし A' , B' は時間の関数である。

③ 本数密度 N と平均単木材積 w は

$$\frac{1}{N} = A_N w + \frac{1}{N_0} \quad (4)$$

で表される (只木 1963)。ただし A_N は係数である。

④ (3) 式に従って生育し、最多密度曲線

$$\ln N_{Rf} = \ln C + b \cdot \ln w_{Rf} \quad (5)$$

に達したとき、その自然枯死線における傾きと最多密度曲線の傾きは等しい。

これらの理論的背景について既存の研究をまとめて簡単に説明する。仮定①は Shinozaki *et al.* (1956) の Logistic 理論に基づいて得られる関係式である。これは従来、自己間引きのない個体群に適用されるべきものであった。しかしこの関係式は経験的に自己間引きの起こっている個体群にも当てはまったため、拡張された形が仮定②である。なお仮定②は萩原 (1996) が平均単木材積ではなく現存量が Logistic 成長をすると過程を書き換えることで、自己間引きのある個体群に対しても矛盾なく適用できるよう再整備した。仮定③は只木 (1963) によって見出された関係であり、穂積 (1973) は (2) 式と (3) 式から

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{N_0} + \varepsilon(t) \quad (6)$$

ただし

$$\varepsilon(t) = \frac{A' - A}{B}$$

が得られ、さらに実験結果から得られた式 (穂積 1973)

$$\varepsilon(t) = p(e^{ut} - 1) \quad (7)$$

を仮定し、ここに適当な近似を用いれば (4) 式が導かれることを示した。

このように林分密度管理図における自己間引きモデルは林分現存量のモデルから導かれるが、それに必要な死亡率などのパラメータを求める必要がある。仮定④はそのための手法を提案しているものである。只木 (1964) はパラメータを取得するための次のような考え方を示した。(4) 式を対数変換した上で N について微分すると、

$$\frac{d \ln w}{d \ln N} = \frac{-1}{1 - \frac{N}{N_0}} \quad (8)$$

を得る。同様に (5) 式を $\ln N_{Rf}$ で微分すれば、

$$\frac{d \ln w_{Rf}}{d \ln N_{Rf}} = \frac{1}{b} \quad (9)$$

が得られる。ある密度 N_0 から出発し、自然枯死線に沿って最多密度曲線に到達したときの密度を N_0 とすれば (8) 式と (9) 式の右辺は一致する。そこで (8) 式と (9) 式の右辺を等号で結んで整理すると、初期密度 N_0 との間には

$$N_{10} = (b+1) \cdot N_0 \quad (10)$$

の関係があることが導かれる (只木 1964; 安藤 1968a)。これを (4) 式に代入して A_N について整理すれば A_N の関数型がわかり、具体的な自己間引き曲線を求めることができる。

そこで本論でも以上の手法を参考にして Khilmi の Gompertz 型自己間引き曲線の係数を導くことにする。

本論で用いる仮定は次のとおりである。

①' 林木の自己間引きは (1) 式に従う。

②' 自己間引き曲線はある林齢で最多密度曲線に接し、そのときの自己間引き曲線の時間方向の傾きと最多密度曲線の傾きは等しくなる。

③' 限界密度 N_m は最多密度曲線上で $t \rightarrow \infty$ としたときの N_{Rf} として導ける。すなわち

$$N_m = \lim_{t \rightarrow \infty} N_{Rf}(t) \quad (11)$$

④' 最多密度曲線は樹高との関係式

$$\ln N_{Rf} = \ln C + b \ln H(t) \quad (12)$$

で与えられる。

⑤' 樹高成長は立木密度に影響を受けない。

仮定①', ②' はそれぞれ前述の密度管理図上の自然枯死線の導出のときの仮定③, ④' に対応するが、②' は時間に関する微分である点が仮定④と異なる。③' は林分の限界密度を規定するもので、限界密度 $N_m < N_0$ になる初期密度をもつ林分はすべて最多密度曲線に接し、その後はこれに沿って自己間引きが進んでいくと考えることを示している。④' は林分密度管理図に示された最多密度曲線である。⑤' は安藤 (1968b) が詳しく既往の研究をまとめているように、さまざまな密度試験を総括して得られてきた経験的な事実と捉えることができ、林分密度管理図においても樹高は生物学的時間を表すものとして導入されている。

以上の仮定から自己間引き係数が樹高成長式から得られることを示す。ある林分がその林齢に対応する最多密度曲線に達したときの密度を N_t , 林齢を t_t とする。このとき仮定①', ④' より

$$\begin{cases} \ln N_t = \ln N_m + e^{-\alpha(t-t_0)} \ln \frac{N_0}{N_m} \\ \ln N_t = \ln C + b \ln H(t_t) \end{cases} \quad (13)$$

であるから

$$\ln N_m + e^{-\alpha(t-t_0)} \ln \frac{N_0}{N_m} = \ln C + b \ln H(t_t) \quad (14)$$

が成立する。一方 (1) 式, (12) 式それぞれの曲線の導関数を求めると

$$\frac{d \ln N}{dt} = -\alpha e^{-\alpha(t-t_0)} \ln \frac{N_0}{N_m} \quad (15)$$

$$\frac{d \ln N_{Rf}}{dt} = b \frac{d \ln H(t)}{dt} \quad (16)$$

となる。ここで仮定②' より

$$-\alpha e^{-\alpha(t-t_0)} \ln \frac{N_0}{N_m} = b \frac{d \ln H(t_f)}{dt} \quad (17)$$

が成り立つ。両辺を α で割り (14) 式に代入すれば

$$\ln N_m - \frac{b}{\alpha} \cdot \frac{d \ln H(t_f)}{dt} = \ln C + b \ln H(t_f) \quad (18)$$

を得る。これを α について解くと

$$\alpha = - \frac{b}{\ln \frac{CH^b(t_f)}{N_m}} \cdot \frac{d \ln H(t_f)}{dt} \quad (19)$$

となる。さらに③' と (12) 式より、限界密度は H_m を任意の林分における樹高の限界値として

$$N_m = CH_m^b \quad (20)$$

となる。このとき (19) 式の分母は

$$b \cdot \ln \frac{H(t_f)}{H_m} \quad (21)$$

と書けるから、 b を約分して

$$\alpha = - \frac{\frac{d \ln H(t_f)}{dt}}{\ln \frac{H(t_f)}{H_m}} \quad (22)$$

となる。分母は林齢が t_f のときの林木の成長段階を H_m によって相対化し、その対数をとったものであり、分子は t_f における樹高の成長率を表している。(22) 式は樹高成長に特定の成長曲線を仮定しないときの Gompertz 型自己間引き曲線の係数推定式となる。すなわち自己間引き係数 α は最多密度曲線を介したものの、そのパラメータによらず樹高成長曲線のみから求められることになる。なお Khilmi (1966) はある初期の林齢における樹高と限界密度との関係を解析し、限界密度は樹高から計算可能であるとした。本論では同様のことを最多密度曲線上で行っていることに対応する。

1) 樹高成長曲線が Gompertz 式で与えられる場合の α

では実際に樹高の成長曲線が与えられているとき、 α がどのような値となるかを検討する。まず簡単な例として樹高成長曲線が自己間引き曲線と同じ Gompertz 式に従う場合を考える。樹高の成長方程式は

$$\frac{d \ln H}{dt} = k(\ln H_m - \ln H) \quad (23)$$

である。

自己間引きのときと同様に解けば

$$H = H_m e^{C \cdot \exp[-k(t-t_0)]} \quad (24)$$

ただし

$$e^C = \left(\frac{H_0}{H_m} \right)$$

この常用対数をとって再度微分すると次のように書ける。

$$\frac{d \ln H}{dt} = -k C e^{-k(t-t_0)} \quad (25)$$

(24) 式より (22) 式の分母は

$$\ln \frac{H(t_f)}{H_m} = C e^{-k(t_f-t_0)} \quad (26)$$

となる。したがって (22) 式は

$$\alpha = - \frac{-k C e^{-k(t_f-t_0)}}{C e^{-k(t_f-t_0)}} = k \quad (27)$$

となり、 α は樹高成長曲線における係数 k と同じという結果になる。一般に地位によって異なるのは最大樹高 H_m であるが、式変形の過程で (22) 式から H_m はなくなっている。この結果は、係数 α は樹種と地域によって異なるが密度や地位には依らないことに整合性をもつ。

ところで Gompertz 型成長関数の性質として、二つの変量 X , Y 間にべき乗関係

$$Y = KX^\beta \quad (28)$$

が成立し、かつ X が Gompertz 式

$$X = ML^{\exp(\alpha t)} \quad (29)$$

に従えば、 Y も Gompertz 式

$$Y = M'L^{\exp(\alpha t)} \quad (29')$$

ただし

$$M' = KM^\beta, L' = L^\beta$$

に従うことが挙げられる (箕輪 1982)。このとき t の係数 α は X , Y 間で共通となる。ここで (28) 式は仮定④' に、(29) 式、(29') 式は仮定①'、⑤' に対応している。また仮定③' が (20) 式の成立を含意しており、パラメータ同士の関係は (20) 式と同型である。したがって最多密度曲線が樹高と本数密度とのべき乗関係によって与えられ、自己間引きの係数は樹高が Gompertz 型成長関数で与えられていれば、樹高成長の特性からその係数と共通であることは簡単に導ける。実際 (22) 式は

$$\frac{d \ln H(t_f)}{dt} = \alpha \{ \ln H_m - \ln H(t_f) \} \quad (22')$$

と変形できる。すなわち (22) 式は樹高が Gompertz 式に従う場合の樹高成長のパラメータの算出式そのものとなっている。

ここで (24) 式における t_0 と (1) 式における t_0 が等しいとしたとき、(20) 式を用いて (1) 式を書き換えると

$$N(t) = CH_m^b \left(\frac{N_0}{CH_m^b} \right)^{\exp[-\alpha(t-t_0)]} \quad (30)$$

となる。したがって

$$N_0^* = CH_m^b \quad (31)$$

を満たす N_0^* から出発する場合には (12) 式の最多密度曲線に一致する。すなわち Gompertz 型の自己間引き曲線は最多密度曲線を包括する。この場合 $N_0^* > N_0$ であれば時間断面において常に

$$N_{Rt} > N \text{ かつ } \frac{dN_{Rt}}{dt} > \frac{dN}{dt} \quad (32)$$

を満たしながら N_m に収束するため、 $t_f \rightarrow \infty$ で仮定②' が満たされることになる。

2) 樹高成長曲線が Richards 成長関数で与えられる場合の α

前述したとおり、樹高成長曲線が Gompertz 式に従う場合には自己間引き係数は仮定②' を用いずに簡単に推定できる。また密度と樹高のべき乗関係と Gompertz 型自己間引き曲線を仮定するならば、樹高成長曲線も Gompertz 式であることが要求される。しかし実用される樹高成長としては Gompertz 式ではなく Mitcherlich 式が用いられることが多い。そこで樹高成長曲線が Mitcherlich 式や Logistic 式を包括する Richards 成長関数によって与えられる場合の α を (22) 式にしたがって求めてみる。まず Richards 成長関数を

$$H = H_m(1 - Me^{-kt})^n \quad (33)$$

と表現するとき、一次導関数は

$$\frac{dH}{dt} = nk(H_m^{\frac{1}{n}} H^{\frac{n-1}{n}} - H) \quad (34)$$

と表現できる。なお、(33) 式からわかるように、 H_m は H の最大値である。まず (22) 式の分子を考えるために Richards 式に従う変数 H を対数変換して微分すると

$$\begin{aligned} \frac{d \ln H}{dt} &= \frac{d \ln H}{dH} \cdot \frac{dH}{dt} = \frac{1}{H} \cdot nk(H_m^{\frac{1}{n}} H^{\frac{n-1}{n}} - H) \\ &= nk(H_m^{\frac{1}{n}} H^{-\frac{1}{n}} - 1) \\ &= nk \left(\frac{1}{1 - Me^{-kt}} - 1 \right) \end{aligned} \quad (35)$$

となり、結局 α は

$$\alpha = - \frac{1}{\ln(1 - Me^{-kt})} - 1 \cdot k \quad (36)$$

となる。以上の変数の中で地位を表現するものは H_m であるから、 α の表現に地位に関係する H_m が含まれていない点においては整合性をもつことがわかる。しかし林齢 t_f は式の中に保存されており、 α は最多密度曲線と接する林齢 t_f の関数となっている。この点は樹高に Gompertz 式を適用する場合との大きな違いである。また係数 n は変形の過程により消去されている。

ここで α と最多密度曲線に接する林齢 t_f との関係を見るために、実際に α の値を求めてみる。ここでは一般的な樹高成長曲線の一例として長野県カラマツの Mitcherlich 型樹高成長曲線 (長野県林務部 1991)

$$H = H_m(1 - 1182e^{-0.05t}) \quad (37)$$

を用いる。この式から、

$$\begin{cases} k = 0.05 \\ M = 1182 \end{cases} \quad (38)$$

が得られる。 t_f と α の関係を見るために、 $t_f = 120$ までの α

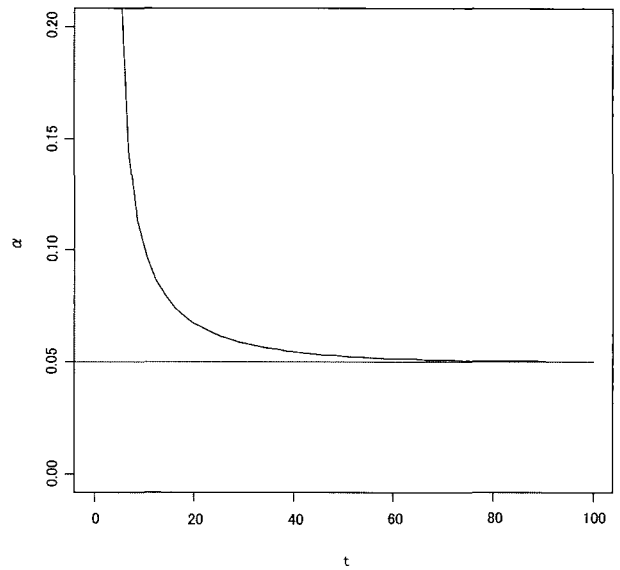


図-1. 樹高成長曲線が Richards 式に従う場合の自己間引き係数 α と t_f の関係

の計算結果を図-1 に示した。 t_f の小さい場合は計算値が急激に変化するが、ある程度になるとほぼ一定値 0.05 をとることがわかる。このことは以下で説明するように (32) 式における $t_f \rightarrow \infty$ の極限が k となることに起因する。

(36) 式は不定形であるから、極限を得るためにはまず次のように変形する。

$$\alpha = - \frac{Me^{-kt}}{1 - Me^{-kt}} \cdot k \quad (39)$$

$-Me^{-kt} = h$ とおくと

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{h}{1+h} \cdot k = \frac{k}{(1+h) \frac{1}{h} \ln(1+h)} \\ &= \frac{k}{(1+h) \ln(1+h)^{\frac{1}{h}}} \end{aligned} \quad (40)$$

ここで、定義より

$$e = \lim_{h \rightarrow 0} (1+h)^{\frac{1}{h}} \quad (41)$$

である。さらに $e^k < 1$ ならば $t_f \rightarrow \infty$ のとき $h = -Me^{-kt} \rightarrow 0$ であるから

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} \alpha &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{k}{(1+h) \ln(1+h)^{\frac{1}{h}}} \\ &= \frac{k}{1 \cdot \ln e} = k \end{aligned} \quad (42)$$

となる。したがって t_f が増加するにつれ α は必然的に k の値に近づく。

ここで t_f について考える。この場合、最多密度曲線は Gompertz 型の樹高成長をしていないので (32) 式が常に成立するとは限らない。しかし $t_f \rightarrow \infty$ のときには最多密度

曲線，自己間引き曲線とも傾きが0に収束するので仮定②を満たしている。加えて自己間引き係数は初期密度に無関係で樹種に固有なものであること，極端な高密度でなければ十分大きな林齢で最多密度曲線と接すると考えられることから，樹高がRichards式で表される場合も $t \rightarrow \infty$ のときの α の収束先である k が自己間引き係数に等しいと考えてよいだろう。

ここで以上の結果と既報との関係を整理しておく。箕輪(1982, 1983)はKhilmiのGompertz型自己間引き曲線，最大本数密度と断面積平均直径の関係を表すReineke式を基礎として，log-Mitcherlich理論を展開した。本論のうち樹高がGompertz型の成長をするときの係数の推定はlog-Mitcherlich理論において平均単木量に樹高を選び，その成長が密度の影響を受けないとしたときの特殊形である。また内藤(1984a)は林分平均個体重および本数密度にRichards式

$$w = w_* (1 - B_2 e^{-k_2 t})^{n_2} \quad (43)$$

$$N = N_* (1 - B_2 e^{-k_2 t})^{n_2} \quad (44)$$

を仮定し， $t \rightarrow \infty$ のときの対数軸上の傾きが収束する条件として $k_1 = k_2$ を求めた。このとき

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{d \ln w}{d \ln N} = \frac{n_1 B_1}{n_2 B_2} \quad (45)$$

となる。

本論におけるRichards式型の成長をする樹高からの係数の導出は平均個体重を樹高で置き換え，本数密度をGompertz式で置き換えた形に相当する。なお，これに従えばGompertz式をRichards式

$$W = A (1 - B_1 e^{-k_1 t})^{n_1} \quad (46)$$

における $n \rightarrow \infty$ として含まれると考える場合は(45)式では $n_2 \rightarrow \infty$ となるので樹高もGompertz式に従っていないとしない。この点は本論の結果と相違するが，この点は次のような説明が可能である。

Richards式はGompertz式に収束するかについて内藤(1989)は，微分方程式からの導出ではなく最初から(46)式の形を仮定し，かつ初期値はパラメータの値によって変化しないとすれば B は n の関数になっていなければならないことを示した。このとき

$$B = 1 - \left(\frac{W_0}{A} \right)^{\frac{1}{n}} \quad (47)$$

であり， $n \rightarrow \infty$ のとき

$$\lim_{n \rightarrow \infty} nB = -\ln \frac{W_0}{A} \quad (48)$$

に収束することを示した。したがって(45)式の分母は $n \rightarrow \infty$ としても収束するので，樹高がGompertz式に従ってなくても(45)式は収束する。以上の関係を考慮すれば本論の結果はこの点について矛盾していないといえる。

ところで内藤(1989)は(47)式を考慮することによってRichards式の $n \rightarrow \infty$ の極限としてGompertz式が得ら

れることを示した。本論の誘導では(36)式で表面的に n が消えているが(47)式を考慮すると M に含まれていることになる。ここで $n \rightarrow \infty$ では $M \rightarrow 0$ となる。本論では $-Me^{-kt} = h$ とおいたときの $t \rightarrow \infty$ の極限として(42)式を得たが， $M \rightarrow 0$ としても全く同じ結果が得られる。換言すれば， n を大きくしていくとRichards式はGompertz式に収束するように，林齢が進んでもRichards式はGompertz式に収束していく。

2. 林分密度管理図上の自然枯死線との比較

次に前出の長野県カラマツについて，人工林林分密度管理図(林野庁1981)の本州地域カラマツの資料を併用して地位級Ⅲ($H_m = 25.81$)の条件で(4)式の只木モデル，最多密度曲線と比較する。Khilmiの自己間引きモデルには(1)式を用い， N_m は最多密度曲線

$$\log N_{Rf} = 5529749 - 1780184 \log H \quad (49)$$

ただし \log ：常用対数， N_{Rf} ：樹高 H のときの最多密度の $H = 25.81$ によって計算した。 α には樹高成長の時間の係数 $k = 0.05$ を用いた。また $t_0 = 10$ を用いた。これはモデルが林分における個体間競争を記述するものであり，閉鎖以前の枯死は自己間引き現象とは異なる影響が大きいと考えられるためである。一方只木モデルのパラメータ A_N は次のように計算した。

$$A_N = \frac{1}{239632 \times 10^5 \times N_0^{-0.715900}} \quad (50)$$

これらは(10)式の間接を経て(3)式および(5)式のパラメータから取得される。

以上の計算結果を異なる初期密度について示したのが図-2, 3である。Khilmiの自己間引き曲線はごく初期では只木モデルと近い値をとって，その後最多密度曲線へ統合されている。一方只木モデルは最多密度曲線到達後，再び最多密度曲線から離れていき最多密度曲線の限界密度よりも低い値をとる。これは(7)式における $t \rightarrow \infty$ の N の極限値が0または $\rho_0 / (1 + |p| \rho_0)$ である(内藤1983)ことに起因するものと考えられる。このため只木モデルは最多密度曲線に接した後に曲線を乗り換える必要がある。

Khilmiの自己間引き曲線の場合，高密度では変曲点の極小値をとった後に最多密度曲線よりも上回るといった矛盾がみられる。これは樹高成長がGompertz式に従っていないことに起因する。図-2, 3では図-3の方が顕著であるが，初期密度5,000本/haの高密度においてもその影響は小さい。なおGompertz式の性質上 $N_m > N_0$ では(1)式は増加関数となるため，適用上 $N_m \leq N_0$ が要求される。

3. 実際のデータにおける係数の関係およびモデルの評価

次に，Spurr *et al.* (1957)の無間伐林分のデータおよびUsoltsev (2002)のまとめた北ユーラシア大陸の収穫表データを用いて，以上の結果の整合性について検討する。用いたデータの条件については表-1に示したとおりで，林齢，本数密度および樹高のデータが載っているものである。な

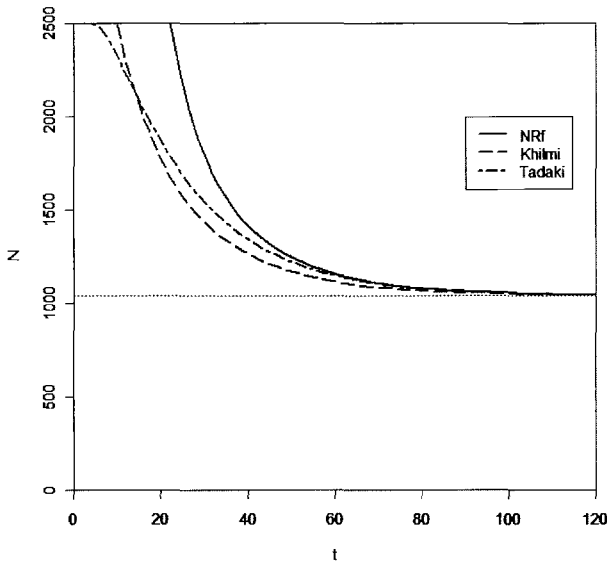


図-2. 各自己間引き曲線との比較 ($N_0=2,500$ 本/ha)

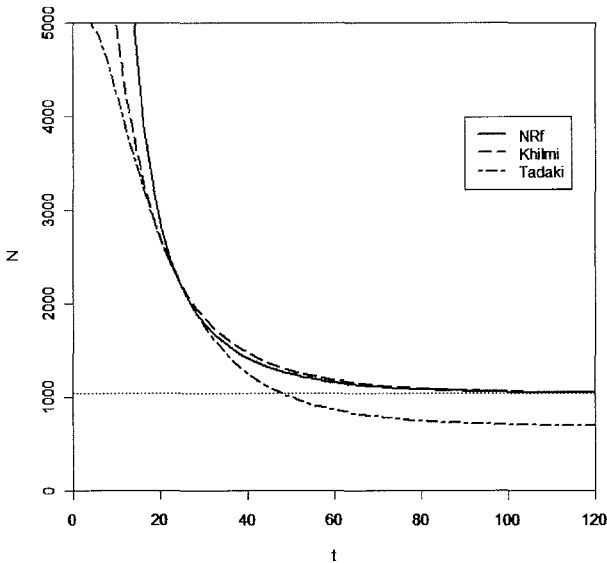


図-3. 各自己間引き曲線との比較 ($N_0=5,000$ 本/ha)

お、Usoltsev (2002) の収穫表データについては単一な樹林であって一つのデータ数も多く、間伐などの人為的影響を受けた可能性が低いと思われる条件の収穫表計 8 点を選び、地位別データを含めた計 44 点を解析に用いた。以下ではこれらのデータにおける本数密度と樹高にそれぞれ成長曲線を当てはめ、そのうち自己間引き係数および樹高成長の時間のパラメータの関係について検討する。

1) 係数を独立として当てはめたときの係数値比較

まず自己間引き曲線には (1) 式において

$$B_N = \left(\frac{N_0}{N_m} \right)^{\exp(\alpha t_0)} \quad (51)$$

とした 3 変数式を、樹高成長曲線には Gompertz 式として (24) 式, Richards 式として (33) 式をそれぞれ当てはめた。この結果得られた係数 α と k の関係を示したのが図-4, 5

表-1. 当てはめに用いたデータ一覧

凡例	出典	備考
A	Spurr TH, Young LJ, Barns BV, Hughes EL (1957) Michigan white pine plantation	
B	Восток Русской равнины, северная тайга 2 Сомкнутые естественные лиственные низинники (<i>L. sukaczewii</i>) Архангельской области (ТХР: Калинин 1965)	東ロシア平野 北部タイガ 密生天然カラマツ林
C	Средне-Сибирская провинция, южная тайга 5. Модальные лиственные низинники (<i>L. sibirica</i>) бассейна р. Илим (ТХР: Дигрих 1982)	中シベリア地方 南部タイガ 典型的カラマツ林
D	Скандинавско-Русская провинция, южная тайга 5. Нормальные ельники (<i>P. abies</i>) Евро- пейской России (ТХР: ВВ. Загребев; цит. По: Нормальны ... 1993)	北欧ロシア地方 南部タイガ 平均的トウヒ林
E	Скандинавско-Русская провинция, хвойно- широколиственные леса 13. Нормальные ельники (<i>P. abies</i>) Литвы (ТХР: Repšys; цит. по: Miško... 1983)	北欧ロシア地方 針葉樹・広葉樹樹林帯 平均的トウヒ林
F	Уральская провинция, средняя тайга: Сомкну- тые ельники (<i>P. obovata</i>) Среднего Урала (ТХР: Д. А. Милованович; цит. по: Козловский, Павлов 1967)	ウラル地方 平均的タイガ 密生トウヒ林
G	Скандинавско-Русская провинция, средняя тайга 3. Нормальные сосняки (<i>P. sylvestris</i>) Карелии и Мурманской области: обобщен- ный норматив (ТХР: Shvidenko et al. 1996)	北欧ロシア地方 平均的タイガ 一般標準マツ林
H	Восток Русской равнины, северная тайга 7. Нормальные сосняки (<i>P. sylvestris</i>) северной тайга Северо-Востока Европейской России обобщенный норматив (ТХР: Швиденко et al. 1996)	東ロシア平野 北部タイガ 一般標準マツ
I	Средне-Сибирская провинция, средняя тайга 1. Нормальные сосняки (<i>P. sylvestris</i>) таежной и лесостепной подзон Центральной и Восто- чной Сибири: обобщенный норматив (ТХР: Shvidenko et al. 1996)	中ロシア地方 平均的タイガ 一般標準マツ

出典: Spurr et al. (1957, A), Usoltsev (2002, B~I).

である。いずれの図でも $\alpha = k$ を認めることができない。この内訳をみてみると B や H で大きく外れるなど、資料に特徴をもった傾向があるようである。

2) 固定した係数によるモデル評価および当てはめ精度

以上で行った検討では変数の数が Gompertz 式では三つ, Richards 式では四つと多く、係数が不安定になるという欠点がある。これを防ぐこの一つの対策として既知の値をあらかじめ固定値として代入するという方法が考えられる (伊藤 1989; 内藤 1984 a)。そこで次に「モデル上同一であると見なせるか」について考察する手段として、自己間引き係数などのパラメータを固定した上で当てはめた結果と上記の 3 変数の当てはめ結果について比較する。具体的には、本数密度については (1) 式における N_0 および t_0 を収穫表の最初の値によって、 α を樹高の時間の係数 k によってあらかじめ与えておき、 N_m のみを変数として再度当てはめを行った。このときのモデルを AIC によって評価し、3 変数モデルとの大小関係を観察した。3 変数のモデルと 1 変数のモデルの間の AIC の大小関係を示したのが図-6, 7 である。ともに若干 AIC が大きくなるものが見受けられるが、逆に AIC が小さくなる場合も少なくない。特に樹高を Richards 式で当てはめたときの係数 k を用いた場合は小さくなる場合が多い傾向にある。ところ

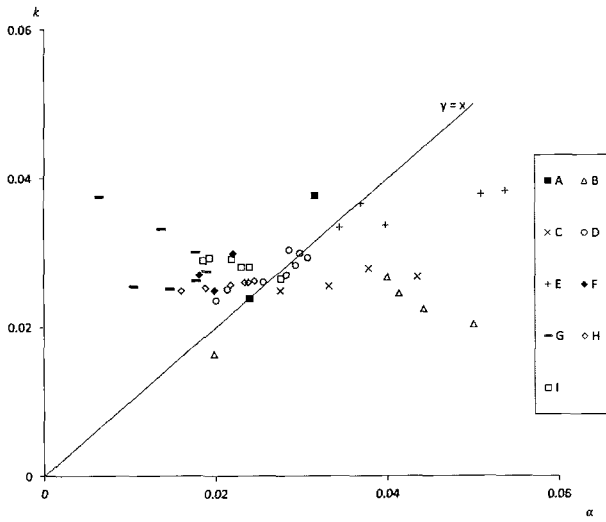


図-4. 本数密度の自己間引き係数 α と樹高成長曲線の時間の係数 k の関係 (H~Gompertz)

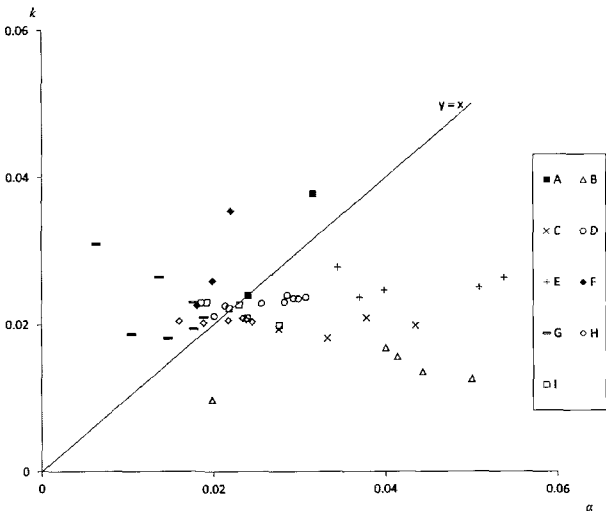


図-5. 本数密度の自己間引き係数 α と樹高成長曲線の時間の係数 k の関係 (H~Richards)

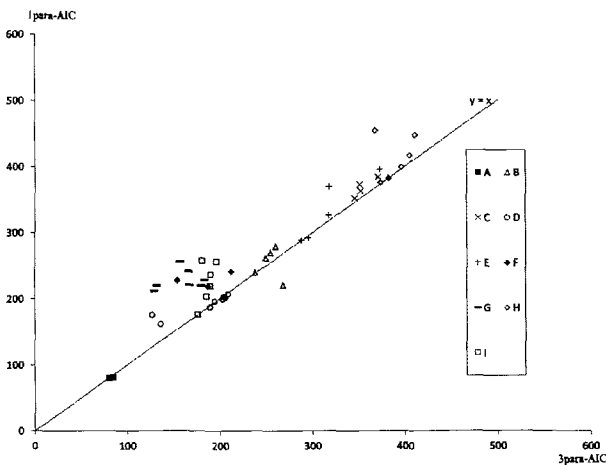


図-6. 3変数のモデルと1変数のモデルのAICの大小関係 (H~Gompertz)

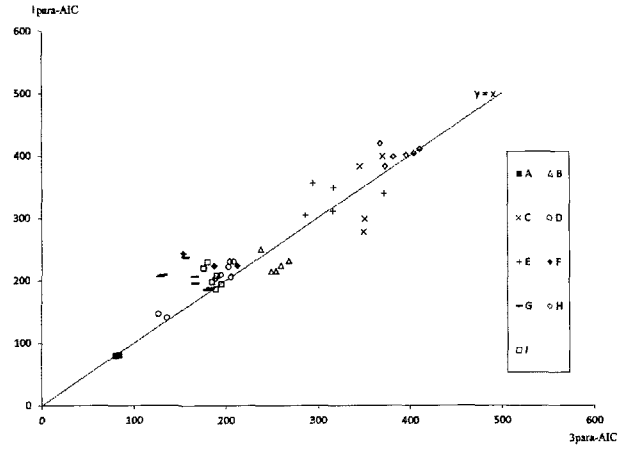


図-7. 3変数のモデルと1変数のモデルのAICの大小関係 (H~Richards)

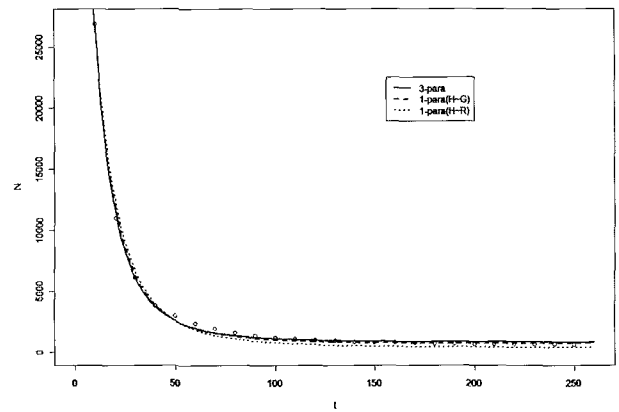


図-8. 3変数のモデルと1変数のモデルの曲線の比較(点は元のデータを表す)

表-2. 図-8のデータにおける当てはめ結果とパラメータの値

Type	N_m	N_0	k	t_0	AIC
3-para	805.1	16200	0.0276	10	345.55
1-para (H~G)	665.7	26850	0.0250	10	350.86
1-para (H~R)	349.5	26850	0.0194	10	382.39

3-paraの N_0 は (51) 式によって逆算した値。

表-3. 各データの樹種, 適用資料および取得したパラメータ

Plot	萩の入	大代	都沢
樹種	スギ	ヒノキ	ヒノキ
林分密度管理図	4	8	8
H_m	19.6	25.7	34.4
k	0.0462	0.0333	0.0189
N_m	2871	1379	811
N_0	Tadaki-1	4099	2228
	Tadaki-2	4326	2307
N_0	Tadaki-1	1962	824
	Tadaki-2	2088	853

でAICは変数の数と当てはまりの良さのバランスとしての「質」を表すものであって、モデルの精度を直接的に表現するものではない。そこで当てはめたデータのうちAICが大きく変わらないデータの1例として、「C」の一つの結果を比較したのが図-8である。なおそのモデルのパラ

表-4. Khilmi の自己間引き曲線と 2 種類の只木モデルによる立木密度減少の予測結果

採の入	実測値			予測値			誤差(%)				
	T	N (本/ha)	V (m ³)	Khilmi	Tadaki-1	Tadaki-2	V	Khilmi	Tadaki-1	Tadaki-2	V
31	3394	394	3394	3394	3394	287	0.0	0.0	0.0	-27.2	
36	3074	471	3279	3568	3170	334	6.7	6.3	3.1	-29.1	
41	2681	506	3190	3177	2981	361	19.0	18.5	11.2	-28.5	
46	2170	507	3121	3064	2773	390	43.8	41.2	27.8	-23.0	
51	1766	491	3068	2991	2593	399	73.7	69.3	46.8	-18.7	
60	1415	587	2999	2851	2160	430	112.0	101.5	52.7	-26.8	
72	1404	660	2944	2775	2025	461	109.7	97.6	44.2	-30.2	
							Ave.	60.8	55.8	31.0	-26.2
							rank	3	2	1	

大代	実測値			予測値			誤差(%)				
	T	N (本/ha)	V (m ³)	Khilmi	Tadaki-1	Tadaki-2	V	Khilmi	Tadaki-1	Tadaki-2	V
32	1909	294	1909	1909	1909	235	0.0	0.0	0.0	-20.0	
37	1803	374	1816	1837	1801	286	0.7	1.9	-0.1	-23.6	
42	1747	453	1741	1774	1707	333	-0.3	1.5	-2.3	-26.5	
47	1667	532	1680	1704	1610	383	0.8	2.2	-3.4	-28.0	
52	1601	597	1630	1649	1532	423	1.8	3.0	-4.3	-29.2	
57	1525	700	1589	1579	1422	473	4.2	3.5	-6.7	-32.3	
67	1429	854	1526	1494	1274	535	6.8	4.5	-10.8	-37.3	
78	1348	945	1479	1418	1183	589	9.8	5.2	-12.3	-37.6	
							Ave.	2.3	2.8	-4.6	-28.2
							rank	1	2	3	

都沢	実測値			予測値			誤差(%)				
	T	N (本/ha)	V (m ³)	Khilmi	Tadaki-1	Tadaki-2	V	Khilmi	Tadaki-1	Tadaki-2	V
31	1540	257	1540	1540	1540	287	0.0	0.0	0.0	11.9	
36	1540	465	1453	1483	1382	349	-5.6	-3.7	-10.3	-24.9	
41	1540	574	1379	1433	1311	405	-10.5	-7.0	-14.9	-29.4	
46	1510	663	1314	1396	1251	443	-12.9	-7.5	-17.1	-33.1	
51	1510	735	1258	1374	1211	468	-16.7	-9.0	-19.8	-36.3	
61	1410	893	1167	1301	1104	541	-17.3	-7.8	-21.7	-39.3	
72	1220	943	1090	1205	1017	629	-10.7	-1.3	-16.6	-33.3	
							Ave.	-12.3	-6.0	-16.7	-26.4
							rank	2	1	3	

メータは表-2に示した。AICは3変数の場合が最も小さく、 $H \sim \text{Gompertz}$, $H \sim \text{Richards}$ の順に大きくなっている。この図をみれば三つの曲線は後期の当てはまりでそれぞれ過大、過小がみられるが、全体を通してみると大きく精度を落としているわけではない。しかし限界密度の推定結果には2倍以上の開きがあり限界密度をどのように導入するかが予測に影響を及ぼすものと思われるが、ここでの分析では成長曲線への当てはめ以外に収束すべき限界密度を予測する方法がない。本論では林分密度管理図の最多密度曲線に限界樹高を代入することで限界密度を得ることができるので、これが妥当であるかを検証する必要がある。そこで次に樹高と密度の間の最多密度曲線が与えられている地域において、限界密度などのパラメータすべてを本論に従って事前に与えた場合の推定結果について分析する。

4. 既存の資料から係数を求めた場合の予測精度

以下では本論における自己間引き曲線の係数推定法を用いた場合の自己間引き過程の再現性を検証する。すなわち限界密度を最多密度曲線から取得し、自己間引き係数を樹高成長の時間の係数と等しいとして推定する Khilmi の自己間引き曲線は、実際の枯死過程をどの程度再現できるかを検証する。ただしこの方法を用いるには樹高の成長曲線

を取得する必要があるため、また枯死過程を観察するために、長期間少なくとも4回以上は継続的に調査が行われている林分データを必要とする。そこでここでは収穫試験報告第22号(森林総合研究所 2001)を参照して無間伐試験地を有し、かつ40年以上の継続調査が行われている三つの林分データを用いた。これらのデータには林齢、立木本数、樹高および材積のデータがそろっている。さらにこの地方の林分密度管理図も存在するため、本論で提示しているデータの取得方法がすべて実行可能である。樹高は Gompertz 式と Richards 式に当てはめたが Richards 式ではいずれも $|n| > 200$ となり、データ点数が少なく解も不安定であったので Gompertz 式のみを用いた。さらに比較対象として只木モデルによる本数減少の予測も併せて行う。只木モデルにおける本数減少の推定方法には少なくとも二つの手法がある。すなわち只木モデルは林分材積の関数になっているが、これに実測値を用いる方法と林分密度管理図による予測値を用いる方法とがある。本論ではこの二つとも求めることとした。資料には試験地に対応する林分密度管理図を用いた。林分ごとの条件と用いたデータ、推定されたパラメータは表-3のとおりである。「Tadaki-1」は只木モデルの材積に林分密度管理図による予測値を用いたもの、「Tadaki-2」は実測の材積を用いたものである。二つの只木モデルにおける最多密度曲線との共有点 N_{f0} がすべて N_m よりも小さく、実質的に共有点が存在しない。

表-3に示したパラメータ N_m , k を用いて本論の誘導に従い自己間引き過程を予測した結果が表-4である。なお Khilmi の自己間引き曲線の解析初期密度には最も林齢の小さいときの密度を用いた。只木モデルでは最も林齢の小さいときの密度から植栽時の初期密度を求め、その初期密度と実測された樹高に対応する計算上の密度を求めた。また立木本数予測の誤差率の平均値は初回のデータを除いて集計している。いずれのモデルでも萩の入は過大、都沢は過小の推定結果となった。特に萩の入は Khilmi の自己間引き曲線と「Tadaki-1」で2倍以上の誤差がある。ここでは樹高成長から推定される最多密度曲線上の限界密度を41年生で下回ったが、さらに半分近く立木本数が減少している。一方、大代、都沢では各モデルとも比較的良好な予測結果が得られた。只木モデルは予測材積を用いた「Tadaki-1」の方が良好な予測が行えているが、材積は常に過小評価で26%程度異なっている。Khilmi の自己間引き曲線を評価するために表-4の下には三つのモデルの平均誤差率と、その絶対値が小さな順に順位をつけた。これによれば Khilmi の自己間引き曲線は二つの只木モデルと同等程度の精度である。

IV. ま と め

本研究は Khilmi の自己間引き曲線という既存のモデルにおいて実験的に取得が困難な係数を既存の資料から推定し、その適用の可能性を検討することを目的とした。そこで密度によって成長が影響されない樹高に限定して議論す

ることにより、簡単な仮定から (22) 式で表される自己間引き係数の推定式を導いた。

この推定式から自己間引き係数を求めた結果、樹高が Gompertz 式で与えられる場合は Gompertz 式の性質から予想される結果と一致し、さらに最多密度曲線も包括する結果となった。さらに Richards 式で与えられる場合も自己間引き係数は林齢の係数に等しいことが示された。これらの結果は仮定②が $t \rightarrow \infty$ のときに共に成立することに起因する。以上二つの誘導によれば、自己間引き係数 α は仮定①' ~ ⑤' から出発したが、その値は樹高成長の時間のパラメータに等しいという結果を得た。以上の結果は既存のモデル (箕輪 1982; 内藤 1984b) において単木量を樹高とし、その成長からモデルの前提となった本数密度の変化を予測するというように導出する方向を逆転することにより得られ、既存の研究結果と矛盾しない。

次に公表された林分データを用いて以上の結果が妥当であるかを検討した。この結果モデルの変数を固定せず当てはめを行った場合は係数間で上述の関係は認められなかったが、モデルの変数を上述の値によって固定して変数を一つに限定して当てはめ、その AIC を比較したところ、AIC は減少するものも多くみられた。この結果から樹高成長の時間のパラメータ k を自己間引き係数 α に用いることは、本数密度の変化を予測するという目的の上で可能であると考えられる。

最後に実際に林分密度管理図と樹高成長曲線から自己間引きのパラメータをすべて推定し、林分データとの差を検証したところ、只木モデルと同程度の結果が得られていた。以上の結果から Khilmi の自己間引き曲線は只木モデルと同程度の精度をもって実用が可能であると考えられる。

なお本論の結果は、立木密度との関係が小さい樹高成長が最多密度曲線の存在によって自己間引きの様式に密接に関係していることを示唆しているとみることができる。しかし逆に樹高と立木密度の時間の係数が近い値をとらせる力が働く結果として、べき乗式で表される最多密度曲線が観察されるのかもしれない。本論ではこのいずれであるかに踏み込んだものではないが、一つの重要な生態学的知見も含むものと考えられる。

本研究を進めるにあたり、信州大学准教授安江恒博士、京都大学教授大澤見博士には多大なご協力を得た。また 2 名の査読者からは貴重なご指摘をいただいた。ここに厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 安藤 貴 (1968a) 密度管理. 農林出版
 安藤 貴 (1968b) 同齢単純林の密度管理に関する生態学的研究. 林試研報 210: 1-53
 萩原秋男 (1996) 自己間引き個体群における密度効果のロジスティック理論. 名大演報 15: 31-50
 穂積和夫 (1973) 植物の相互作用. 共立出版
 伊藤達夫 (1989) Richards 成長関数のパラメータの推定. 林統研誌 14: 74-82
 Khilmi HF (1966) Foundation of the physics of the biosphere 物理生態学序説—生物圏のサイバネティックス—. (太田邦昌監訳築地書館)
 箕輪光博 (1982) 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
 箕輪光博 (1983) 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
 長野県林務部 (1991) 長野県民有林カラマツ人工林・長伐期施業の手引き
 内藤健司 (1983) Richards function に基づいた林分生長解析 (I)— $w-N$ trajectory. 日林誌 65: 399-407
 内藤健司 (1984a) Richards function に基づいた林分生長解析 (II)—最多密度曲線. 日林誌 66: 10-16
 内藤健司 (1984b) Richards function に基づいた林分生長解析 (III)— $w-N$ 曲線. 日林誌 66: 454-461
 内藤健司 (1988) 標本における極値の漸近分布関数の誘導. 日林誌 70: 255-260
 内藤健司 (1989) Richards 関数の極限形. 林統研誌 14: 106-110
 大隅眞一 (1989) Richards 成長関数の応用のために. 林統研誌 14: 12-27
 林野庁 (1981) 人工林分密度管理図. 日本林業技術協会
 林野庁 (1999) 人工林分密度管理図解説書. 日本林業技術協会
 四手井綱英 (1958) 林分密度の問題. 日本林業技術協会
 Shinozaki T, Kira T (1956) Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. J Inst Polytech Osaka Univ D7: 35-72
 森林総合研究所 (2001) 関東森林管理局東京分局管内収穫試験地の林分構造と成長. 収穫試験報告 22
 白石則彦 (1986) 同齢単純林の生長予測に関する研究. 東大演報 75: 199-256
 Spurr TH, Young LJ, Barns BV, Hughes EL (1957) Nine successive thinnings in a Michigan white pine plantation. J For 55: 7-13
 只木良也 (1963) 競争密度効果を基にした幹材積収穫予測. 林試研報 154: 1-19
 只木良也 (1964) 競争密度効果式を用いて検討した間伐と幹材積収穫との関係—アカマツ林の場合—. 林試研報 166: 1-22
 上野洋二郎 (1988) 単木生長モデルから誘導された Gompertz 関数. 日林誌 70: 104-110
 梅村武夫 (1989) リチャーズ成長関数とその周辺. 林統研誌 14: 111-115
 Usoltsev VA (2002) Forest biomass of northern Eurasia Mensuration standards and geography. ypO PAH