林分遷移の方程式について

名大農　鈴木太七

1. 林分遷移の方程式

集団としての林分の生長は，時間τをパラメーターとする直径yの分布$\varphi(\tau, y)$の動きによって表現することができる。この直径分布を変形させるものは直径遷移確率 $P(t, x; \tau, y)$であって，直径分布の動きは，

$$\varphi(\tau, y) = \int_0^\infty \varphi(t, x) P(t, x; \tau, y)\, dx$$

の関係に従っている。 Kolmogoroff の確率過程論を真似て，遷移確率も，直径分布も，同じ形の放物型方程式

$$\frac{\partial \varphi}{\partial \tau} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial y^2}\{\alpha(\tau, y)\varphi\} - \frac{\partial}{\partial y}\{\beta(\tau, y)\varphi\} - \gamma(\tau, y)\varphi$$

を満足することを証明することができる。この方程式を林分遷移の方程式という。

ここで係数関数 $\alpha(\tau, y)$, $\beta(\tau, y)$ および $\gamma(\tau, y)$ は，それぞれ枯死するものを除外しての直径分散の変化率，平均直径の生長速度および直径yの樹木が時刻τから単位時間に枯死する確率である。

これらの係数関数の形をきめるためには，林木の生長法則について述べなければならない。さて，林木の平均直径について増山博士の定差図をつくってみると，それがほとんど正確に直線となることを確かめることができる。したがって平均直径$\bar{x}$については，

$$\bar{x}_{t+1} = a\bar{x}_t + b$$

なる定差方程式がなりたつことがわかる。このことから平均直径の生長は，いわゆる Mitscherlich の法則

$$\bar{x}_t = M(1 - Le^{-kt})$$

に従うものであることがわかる。

オーストリーの数理生物学者 Bertalanffy は植物体νの生長速度は，その光合成に関与する体の表面積 $\nu^{\frac{2}{3}}$ に比例するプラス部分と植物体全体の呼吸による体の大きさに比例するマイナス部分によって与えられるとして，

$$\frac{d\nu}{dt} = 3a\nu^{\frac{2}{3}} - 3b\nu$$

としているが，この Bernoulli の方程式において，$\nu = x^3$ とおけば，

$$\frac{dx}{dt} = a - bx$$

となって，植物体の体の一次元計測 ― 例えば胸高直径 ― に相当する変数xが，単分子反応の速度方程式，すなわち，Mitscherlich の法則に従うものであることがわかる。

以上の事実から推論して，つぎに個々の樹木の生長が

$$\frac{dx}{dt} = k(M - x) + f(t)$$

に従うものと仮定する。ここで $f(t)$ なる項はランダムな時間変動を表わすもので，平均値ゼロの微小なものを仮定する。これを解けば

$$x_t = \bar{x}_t + e^{-kt}\int_0^t e^{k\tau} f(\tau)\, d\tau$$

をうる。このようなものを定差図に表わせば，定差直線から若干のバラツキを示すが，それは

$$h(t) = e^{-kt}\int_t^{t+1} e^{k\tau} f(\tau)\, d\tau$$

であって，$h(t)$ から $f(t)$ を推定すれば，近似的に

$$f(t) \doteqdot \frac{k}{1-e^{-k}}\ h(t)$$

である。

この $f(t)$ の時系列としての性質を研究することによって，林木の生長変動の微細な点まで研究できる。

$$\begin{aligned} \mathrm{Var}\ x_t &= \mathrm{E}\{x_t - \bar{x}_t\}^2 \\ &= \mathrm{E}\{e^{-kt}\int_0^t e^{k\tau} f(\tau)\, d\tau\}^2 \end{aligned}$$

となるが，$f(t)$ の自己相関係数が急速にゼロに収束するものとすると，

$$\sigma_t^2 = \mathrm{Var}\ x_t \doteqdot \mathrm{const}\ (1 - e^{-2kt})$$

となる。このことから直径分散の変化率を

$$\frac{d\sigma_t^2}{dt} = \mathrm{const}\ e^{-2kt}$$

とすればよいことがわかる。Mitscherlich の生長法則とあわせて，係数関数を

$$\alpha(\tau,\ y) = \alpha(\tau) = \mathrm{const}\ e^{-2k\tau}$$

$$\beta(\tau,\ y) = \beta(\tau) = \mathrm{const}\ e^{-k\tau}$$

とおくことができる。

枯死の確率 $\gamma(\tau,\ y)$ については，現在まで枯死の生態について不明の点が多いので，単純に対象となった林木本数と時間間隔に比例してランダムに枯死が起るものとすれば，

$$\gamma(\tau,\ y) = \mathrm{const} = c$$

とおけばよいことになる。

2 方程式の基本解

林分遷移の方程式は簡単な変形によって，熱伝導の方程式，あるいは熱方程式に帰着させることができる。熱方程式の Cauchy 問題に関する解の存在と一意性の証明とは，数学的には周知の事柄である。しかし，ここではあまりに煩瑣な数学的証明でなしに，δ 関数の性質をうまく使って物理的な直観を用いて説明してみよう。

まず，$\psi(\tau,\ y) = e^{k\tau}\varphi(\tau,\ y)$ とおけば，

$$\frac{\partial\psi}{\partial\tau} = \frac{1}{2}\frac{\partial^2}{\partial y^2}\{\alpha(\tau)\psi\} - \frac{\partial}{\partial y}\{\beta(\tau)\psi\}$$

となって，右辺の第三項が消え，本来の Kolmogoroff の方程式ができる。

つぎに，$t = a^2(1 - e^{-2k\tau})$，$x = y - b\ (1 - e^{-k\tau})$

という独立変数の変換をすると，この方程式は簡単な熱方程式に変換してしまう。林分遷移という現象がここで見たように，基本的には熱伝導の現象に帰着してしまうということは，興味あることである。一般に生物現象は本来非可逆なはずであるが，林分遷移の現象はそれが熱方程式に帰着することから，その非可逆性が証明されたこと

になる。

さて，以下の説明には，δ 関数が主役を演ずることになるので，ここで説明しておこう。δ 関数は物理学者の Dirac が考えだしたものであって，Heaviside の関数

$$\mathrm{H}(x) = \begin{cases} 0 & x < 0 \\ 1 & 0 > x \end{cases}$$

の導関数として定義された。数学的には $\mathrm{H}(x)$ の微分は，$x = 0$ において不可能なはずであるが，物理的には，

$$\delta(x) = \mathrm{H}'(x) = \begin{cases} 0 & x < 0 \\ \infty & x = 0 \\ 0 & 0 > x \end{cases}$$

と定義することができる。しかも δ 関数のモデルとして，平均値 0，分散 σ^2 の正規確率密度関数 $\mathrm{N}(0, \sigma^2)$ の $\sigma \to 0$ の極限関数をとると，これを考えるのに便利である。この正規分布は，$x=0$ の上と下 $\pm 3\sigma$ に全体の 99% 以上を含むが，$\sigma \to 0$ の極限をとれば，幅 0 の上の面積が 1 となるような極めて細長い柱を考えることができ，これが δ 関数そのものになる訳である。

δ 関数を初期分布と考えねばならないような対象は，いくらでもある。例えば同一直径の小さな苗木から出発する林分の，初めの直径分布は，このような δ 関数である。

δ 関数の最も大切な性質は，

$$\int_{-\infty}^{\infty} f(x)\,\delta(x)\,\delta x = f(0)$$

という関係の成りたつことである。この定理の意味は，任意の関数 $f(x)$ に $\delta(x)$ を乗じて，$-\infty$ から $+\infty$ まで積分するという演算は，$f(0)$ を与えるということである。これは $x \fallingdotseq 0$ のとき，$\delta(x) = 0$ で，$x = 0$ のときのみ $\delta(x) \fallingdotseq 0$ という性質から，ほぼ推察することができる。しかし，もうすこし厳密にいえば，上述のモデルを用いればよい。すなわち，

$$g(x) = \mathrm{N}(0, \sigma^2)$$

をとって，$f(x)$ と $g(x)$ の積の積分を考える。$g(x)$ が積分の値に寄与する部分は，$(-3\sigma, +3\sigma)$ の区間だけとしてよいから

$$\int_{-\infty}^{\infty} f(x)\,g(x)\,dx \doteqdot \int_{-3\sigma}^{3\sigma} f(x)\,g(x)\,dx$$

となる。この右辺に積分の平均値の定理を用いて,

$$\fallingdotseq f(\theta)\int_{-3\sigma}^{3\sigma} g(x)\,dx \fallingdotseq f(\theta)$$

がえられる。ただし, θ は $(-3\sigma,\ +3\sigma)$ の区間のある値であり, また $g(x)$はこの区間上の積分の値がほとんど1であるという事実を用いている。ここで$\sigma\to 0$の極限をとれば,

$$\int_{-\infty}^{\infty} f(x)\,d(x)\,dx = f(0)$$

が説明できるであろう。同じように

$$\int_{-\infty}^{\infty} f(x)\,\delta(x-y)\,dx = f(y)$$

となることも容易に説明することができよう。

さて,

$$\psi_0(t,\ x) = \frac{1}{2\sqrt{\pi t}}\ e^{-\frac{x^2}{4t}}$$

という関数は, 直接これを熱方程式に代入することによって確かめることができるように、熱方程式を満足する。この解は平均値0, 分散2 t の正規分布密度関数であって, ここでも, $t\to 0$ の極限をとれば, これは分散0に収速し, これは上述の δ 関数になる。すなわち, $\psi_0(t,x)$ は δ 関数を初期条件とする熱方程式の解である。このように δ 関数を初期条件とする解を基本解と呼んでいる。

3. 方程式の解の存在と一意性

この熱方程式のように線形同次型の方程式については, その任意の解, ψ_1, ψ_2 ……などの一次結合 $a_1\psi_1 + a_2\psi_2 + \cdots\cdots$ などが, また同じく解であるという性質がある。これを重ね合せの原理(superposition の原理) という。これも直接代入して確かめることができることであるが,

$$\psi_0(t,\ x-\xi) = \frac{1}{2\sqrt{\pi t}}\ exp\left\{-\frac{(x-\xi)^2}{4t}\right\}$$

という関数もまた熱方程式を満足している。そこで重ね合せの原理を用いて, これに

任意関数 $\varphi(\xi)$ を乗じて，ξ について積分したもの

$$\phi(t,\ x) = \int_{-\infty}^{\infty} \varphi(\xi)\phi_0(t,\ x-\xi)\ d\xi$$

をつくれば，これもまた熱方程式の解となる。この解は初期分布 $\varphi(x)$ をもつ一意的な解であって，Poisson 積分と呼ばれている。

この解が初期分布 $\varphi(x)$を有つことを証明するには δ 関数の性質が利用できる。

すなわち，$t \to 0$ のとき

$$\lim_{t\to 0} \phi(t,\ x) = \lim_{t\to 0} \int_{-\infty}^{\infty} \varphi(\xi)\ \phi_0(t,\ x-\xi)\ d\xi$$

$$= \int_{-\infty}^{\infty} \varphi(\xi)\ \delta(x-\xi)\,d\xi \Rightarrow \varphi(x)$$

となるからである。

つぎにその一意性を証明しよう。無限に長い直線を x 軸，それに直交する直線を時間を表わす t 軸にとって，2次元の時空間を考えよう。時刻 $t=0$ を表わす x 軸上における温度分布が与えられれば，熱方程式はこの時空間の上半面の各点における温度分布を与えることになる。さて同じ初期条件を満足する熱方程式の解が ϕ_1 と ϕ_2 と2つあったとしよう。前述のように熱方程式は線形同次であるから，これら2つの解の差

$$\phi = \phi_1 - \phi_2$$

はまた熱方程式の解である。ところで時刻 $t=0$ に相当する x 軸上では，ϕ_1と ϕ_2 とは同じ初期条件を満足するから，その差である ϕ の初期条件は恒等的にゼロ（絶対温度）である。そうすると ϕ はここで考えている時空間の上半平面で恒等的にゼロでなくてはならない。なぜならば，$t>0$ のある点で $\phi>0$ ということが起れば，熱が温度の低い場所から，高い場所に流れたことになってしまうからである。ゆえに
$\phi = \phi_1 - \phi_2 \equiv 0$ であって，このことは熱方程式の Cauchy 問題の解の一意性を意味している。よって前に得た Poisson 積分は熱方程式の初期値問題 ― Cauchy 問題 ― の一意解であることがいえたのである。

ここで，変数 t，x を τ，y に戻せば $\phi(\tau,\ y)$ が，さらにこれに $e^{-c\tau}$ を乗ずれば，最終的に林分遷移の方程式の解が得られる。ここでも初期分布 $\varphi(y) = \delta(y)$ と

おけば，一斉林の理論的直径分布が， $N\{h(1-e^{-k\tau}),\ 2a^2(1-e^{-2k\tau})\}$ で与えられる正規分布であることが確かめられるであろう。

4. 最近における研究

a 歪んだ直径分布

林木の枯死の現象は前にはまったくランダムなものと仮定したが，実際には直径が小さく他のものの下木になったものが比較的枯死しやすいことがわかる。そこでこの事実をモデル化して，平均直径からある大きさ，例えば d cm だけ小さくなってしまった林木は枯死してしまうとする。それには熱方程式に境界条件

$$\psi(-d,\ t)=0 \quad , \quad \psi(\infty,\ t)=0$$

をつけて解けばよいことになる。 Kelvin の鏡像の原理を用いれば，このときの基本解は

$$\psi_0(t,x,d)=\begin{cases}\psi_0(t,\ x)-\psi_0(t,\ x+2d), & x\geqq -d\\ 0 & ,\ x\leqq -d\end{cases}$$

とすればよいことがわかる。変数 $t,\ x$ を $\tau,\ y$ に戻せば，平均直径の生長は Mitscherlich の法則にしたがいながら，正規分布とは違って歪んだ直径分布をもったものがえられる。

b 天然林の直径分布

以上説明したような一斉林は，いずれにしても単峯性の直径分布をもつものであるが，いろいろな林令の林木を含んだ天然林の直径分布は，これはまったく違った右下りのL型分布をしている。つぎに，そうした直径分布の説明を試みるが，そのために“たたみ込み” convolution という操作について触れておこう。

ある系 system があって，それへの入力 input, excitation と出力 output, response が観察されているとする。いま入力 x_1, x_2 に出力 z_1, z_2 が対応しているとき， ax_1+bx_2 という入力に対して， az_1+bz_2 という出力が対応するとき，この系を線形応答系 linear system という。自然界に真の線形応答系が存在するかどうかは別として，われわれが考える系のほとんどは線形である。それは人間自身の思考形式が実体恒存則に基づいているためではなかろうか。

さて，ある系では入力に対して出力が直ちに応答せず，応答まで若干の時間がかかることがある。そうした応答を考えるには，入力が一つの impulse として働くものとし，それに対応する出力が，時間差の関数として与えればよい。このような impulse 入力のモデルは δ 関数である。そしてこれに対応する系の応答を impulse response と呼んで $\xi(t)$ としよう。入力が時間の関数 $f(\tau)$ であるとすれば，その入力は大きさが $f(\tau)$ に比例した impulseの重ね合せと考えることができるから，その系が線形であるとすれば，時間の関数としての出力は，

$$h(t) = \int_{-\infty}^{t} f(\tau)\varepsilon(t-\tau)\,d\tau = \int_{0}^{\infty} f(t-\tau)\,\varepsilon(\tau)\,d\tau$$

で与えられる。このような積分 $h(t)$ を $f(t)$ と $\varepsilon(t)$ の“たたみ込み”という。熱方程式の解としてえられた Poisson 積分は，初期分布 $\varphi(\xi)$と基本解$\psi_0(t, x)$との“たたみ込み”に他ならなかったのである。

$h(t)$ が $f(t)$ と $\varepsilon(t)$との“たたみ込み”になっているとき，それぞれの関数の Laplace 変換を $\mathrm{H}(s)$，$\mathrm{F}(s)$ および $\mathrm{E}(s)$ とすると，

$$\mathrm{H}(s) = \mathrm{F}(s)\cdot\mathrm{E}(s)$$

となることが知られている。よってこのような現象の解析には Laplace 変換が有力である。

林木の種子の落下を森林に対する入力と考え，ある年の発生林分の直径分布を impulse response $e^{-c\tau}\psi_0(\tau, y)$ と考えれば，以上の議論がそのまま成立して，天然林の直径分布が，

$$\psi(\tau, y) = \int_{0}^{\infty} f(t-\tau)\; e^{-c\tau}\psi_0(\tau, y)\; d\tau$$

で与えられる。特別な例として，$f(t)$ を Heaviside の関数とすれば，それに対応する天然林の直径分布はＬ型の分布となるであろう。