「生長方程式と生長曲線式の分類」*

吉 本　　敦**

I．はじめに

数式を用いて自然現象を表現しようとする試みは昔から行われてきているが，近年コンピューターの普及に伴い，自然科学をはじめとし社会科学・人文科学において数学モデルを利用し現象を理解しやすいものにする傾向が高まっている。

林学の分野においても，いままで多くの数学モデルが利用されているが，その中でも林木生長の数学モデル，すなわち生長曲線は収穫量予測といった森林経理の立場ばかりでなく，生態学的な立場からもますます重要視されてきている。

どの分野においても，ある現象を解析するためのモデルはその現象の本質的な特徴を表現できるものであり，またそれが現象を抽象化して作られるため現実の現象よりも理解しやすいものでなくてはならない。しかしながら，対象とする自然現象はかなり複雑なので一般的に言って簡単な数学モデルで表現することは，かなり困難な作業である。そこで数学モデルを組み立てる場合，研究目的に応じて現象を抽象化し，理解しやすいものにする必要が生じてくる。すなわち研究目的・研究対象に応じて抽象化の仕方が異なるので，様々な数学モデルが考えられ得るということになる。生長曲線を取り扱う場合も，抽象化の違いによって生じてくる様々な仮説から，それぞれ生長曲線が提案されている。

末田ら（5）・（6）は，異なった仮説から誘導された一般生長曲線，すなわちMITSCHERLICH, logistic, GOMPERTZ 曲線は対象とする生長過程によって得意，不得意があることを認めている。したがって，生長曲線の採択にあたって出来るだけ多くの生長曲線を準備し，その中から対象・目的に最もよく適合する曲線を採用することも必要である。そのような立場で，本研究は今までに誘導されている生長曲線を考慮し，新しく“誘導量一定”という概念に基づいた純数学的な方法により生長曲線として利用できる関数を誘導しようとしたものである。その方法と結果について報告する。

II．生長現象へのアプローチ

本研究では，生長現象をとらえる仮説の数学的表現を生長方程式と呼び，その生長方程式から得られる解を生長曲線式と呼ぶことにする。

生長方程式として用いられるものには差分方程式・差分微分方程式・微分方程式がある〔WATT,(8)〕。

---

* Atsushi Yoshimoto (Fac. of Agric. Nagoya Univ. Chikusa, Nagoya 464)
「Classification of Growth Function and Growth Equation」

** 名古屋大学農学部

対象とする現象を離散的に取り扱うと考えやすいような場合には，差分方程式が有効なものになる。

例えば，林学においては鈴木（*4*）が木曾ヒノキの胸高直径生長の定差図が直線になることを実験的に見出し，そこからMITSCHERLICH曲線を誘導している。また逆数変換・対数変換によって得られる定差図が直線になると仮定すれば，logistic曲線・GOMPERTZ曲線がそれぞれ誘導される。他にも差分方程式を用いた研究は，小林ら（*4*）等によって行われている。つぎに差分微分方程式については，その解法がかなり複雑になることからあまり例はないが，あえてあげれば

$$\frac{dN(t)}{dt} = a\{b - p \cdot N(t-h)\} N(t-h) - q \cdot N(t)$$

などがある〔丸山，（*3*）〕。

これらに対して微分方程式は生長曲線論の主流をなしている。本来連続的に変化していく生長現象をとらえる場合，微分方程式がその連続性・仮説の理解し易さ等から有効なものになる。それゆえ本研究では微分方程式を用いて生長方程式を表現した。

これまでに，生長方程式として利用されている微分方程式には

$\frac{dw}{dt} = kw$	Exponential eq.
$\frac{dw}{dt} = k(M - w)$	MITSCHERLICH eq.
$\frac{dw}{dt} = kw(M - w)$	logistic eq.
$\frac{dw}{dt} = kw(\ell n M - \ell n w)$	GOMPERTZ eq.
$\frac{dw}{dt} = \alpha w^{n} - \beta w$	RICHARDS eq.
$\frac{d^2 w}{dt^2} = \alpha \frac{dw}{dt} + \beta w + \gamma$	Double Exponential eq.

等がある。ここで注目すべき点は，これらの微分方程式が全て自励型，すなわち時間 t に依存しない型で表されていることである。BERTALANFFY（*1*）は“すくなくともある種の生長過程は等結果的であるため，生長速度は直接時間に依存しない”としている。そこでBERTALANFFYの考えをさらに拡張し，生長方程式を直接時間に依存しない自励型に限った。

Ⅲ．生長方程式に関する仮説

ほとんどの生長曲線はある仮説に基づく生長方程式から数理的に導かれるものになっている。

例えば，Mitscherlich曲線は，“林木の生長速度は上限値と現時点の大きさの差，すなわち期待生長量に比例する”という仮説から誘導される。またlogistic曲線は“生長速度は現時点の大きさと期

待生長量の積に比例する”あるいは，“相対生長速度は期待生長量に比例する”から誘導され，GOMPERTZ曲線は“生長速度は現時点の大きさに比例し，かつ上限値の対数と現時点の大きさの対数の差に比例する”から誘導される。

末田ら(5)は生長方程式から対数の概念を除くという統一的な立場で，GOMPERTZの仮説を“相対生長速度の相対変化率が一定である”とし，生長方程式を

$$\frac{d\left(\frac{dw}{w\,dt}\right)}{\left(\frac{dw}{w\,dt}\right)dt} = -q$$

としている。本研究では，さらに統一的な立場をとり，“左辺の量＝一定”すなわち“ 誘導量一定”の概念を用いて生長方程式を表現した。“誘導量一定”の概念を用いてMITSCHERLICH曲線，logistic曲線の生長方程式を表せば前者が

$$\frac{1}{M-w}\cdot\frac{dw}{dt} = k$$

となり，後者は

$$\frac{1}{w\,(M-w)}\cdot\frac{dw}{dt} = k \quad \text{or} \quad \frac{1}{w}\cdot\frac{dw}{dt}+\frac{1}{M-w}\cdot\frac{dw}{dt} = k'$$

となる。すなわち，MITSCHERLICH曲線は“期待生長量に対する生長速度が一定”，あるいは“期待相対生長速度が一定”と仮定して得られ，logistic曲線は“相対生長速度と期待相対生長速度との和が一定”という仮定から得られる。

これらの生長方程式に加え，生長曲線を採択するためにはさらに多くの生長方程式の開発が必要となる。そこでWATT（7）は，体系的に仮説（微分方程式）を導入する方法として二者択一式の樹形図を用いている。すなわちある自然現象Yに対する要因Xの影響を調べるため，つぎの5つの仮定

1）Yの変化率はXに比例する。

2）Yの変化率はYに比例する。

3）Yの変化率はXの逆数に比例する。

4）Yの変化率はYがその上限値に近づくに従って0になる。

5）Yの変化率はXがその最小値に近づくに従って無限大になる。

が，YとXの関係に適用できるか否かを調べ，適用できる仮説を組み合わせることにより微分方程式を誘導している。

しかしながら，このように組み合わせによる方法は，組み合わせた仮説の数が増加すればするほど微分方程式の解釈が困難になる。そこで本研究では，生長方程式を誘導する方法としては樹形図を用いたが，生長方程式の決定には“誘導量一定”の概念を用いた。

Ⅳ. 生長方程式の樹形図とそこから得られる生長曲線式

“誘導量一定”の概念を用いてWATTの５つの仮説を書き代えるとそれぞれ次のようになる。

1）Yの変化率の変化率，すなわち加速度が一定

2）Yの相対変化率が一定

3）Yの変化率の逆数の変化率が一定

4）Yの期待相対変化率が一定

5）3）と同じ

ここで，Yの階数をそろえて得られる誘導量にⅢ章で用いたlogistic曲線の誘導量を加え，つぎの５つの誘導量

1）Yの変化率

$$\frac{dY}{dt}$$

2）Yの相対変化率

$$\frac{1}{Y}\cdot\frac{dY}{dt}$$

3）Yの期待相対変化率

$$\frac{1}{M-Y}\cdot\frac{dY}{dt}$$

4）Yの相対変化率と期待相対変化率の和

$$\frac{1}{Y}\cdot\frac{dY}{dt}+\frac{1}{M-Y}\cdot\frac{dY}{dt} \quad \text{or} \quad \frac{1}{Y(M-Y)}\cdot\frac{dY}{dt}$$

5）Yの逆数の変化率

$$\frac{d\left(\frac{1}{Y}\right)}{dt}$$

を“基本誘導量”として生長方程式を決定した。本研究では，誘導量を二次導関数のレベルまで求め，生長曲線を誘導した。

すなわち，まずはじめに生長系wに対し基本誘導量を求める。つぎに得られた誘導量を新たに変数yとして，再び変数yに対し，基本誘導量を求め生長方程式を決定する。その結果，図－1の“生長方程式の樹形図”が得られる。たとえば，図－1の番号6の場合は

$$dw/dt=y, \quad dy/dt=k$$

であるから，生長方程式をwのレベルで表せば

$$d^2w/dt^2=k$$

となる。

ここで得られた図－1の30個の生長方程式“誘導量＝一定”を総生長量wについて解けば，図－2に示した曲線式が得られる。

これら図－2の曲線式の係数の正・負を調整すれば，3・7の式はMITSCHERLICH曲線，4・27の式はlogistic曲線，12はGOMPERTZ曲線，14はRICHARDS曲線になり得ることがわかる。すなわち

w

- 1: $\frac{dw}{dt} = k = y$
  - 6: $\frac{dy}{dt} = k$
  - 7: $\frac{dy}{ydt} = k$
  - 8: $\frac{dy}{(A-y)dt} = k$
  - 9: $\frac{dy}{y(A-y)dt} = k$
  - 10: $\frac{d(1/y)}{dt} = k$
- 2: $\frac{dw}{wdt} = k = y$
  - 11: $\frac{dy}{dt} = k$
  - 12: $\frac{dy}{ydt} = k$
  - 13: $\frac{dy}{(A-y)dt} = k$
  - 14: $\frac{dy}{y(A-y)dt} = k$
  - 15: $\frac{d(1/y)}{dt} = k$
- 3: $\frac{dw}{(M-w)dt} = k = y$
  - 16: $\frac{dy}{dt} = k$
  - 17: $\frac{dy}{ydt} = k$
  - 18: $\frac{dy}{(A-y)dt} = k$
  - 19: $\frac{dy}{y(A-y)dt} = k$
  - 20: $\frac{d(1/y)}{dt} = k$
- 4: $\frac{dw}{w(M-w)dt} = k = y$
  - 21: $\frac{dy}{dt} = k$
  - 22: $\frac{dy}{ydt} = k$
  - 23: $\frac{dy}{(A-y)dt} = k$
  - 24: $\frac{dy}{y(A-y)dt} = k$
  - 25: $\frac{d(1/y)}{dt} = k$
- 5: $\frac{d(1/w)}{dt} = k = y$
  - 26: $\frac{dy}{dt} = k$
  - 27: $\frac{dy}{ydt} = k$
  - 28: $\frac{dy}{(A-y)dt} = k$
  - 29: $\frac{dy}{y(A-y)dt} = k$
  - 30: $\frac{d(1/y)}{dt} = k$

図－1　生長方程式の樹形図

$$1:\ w = kt+c$$
$$2:\ w = c\cdot\exp(kt)$$
$$3:\ w = M-c\cdot\exp(-kt)$$
$$4:\ w = M/[1+c\cdot\exp(-Mkt)]$$
$$5:\ w = 1/(kt+c)$$

$$6:\ w = \tfrac{1}{2}kt^2+ct+c'$$
$$7:\ w = c\cdot\exp(kt)+c'$$
$$8:\ w = At+c\cdot\exp(-kt)+c'$$
$$9:\ w = \frac{1}{k}\log[c+\exp(Akt)]+c'$$
$$10:\ w = \frac{1}{k}\log(kt+c)+c'$$
$$11:\ w = \exp(\tfrac{1}{2}kt^2+ct+c')$$
$$12:\ w = \exp[c\cdot\exp(kt)+c']$$
$$13:\ w = \exp[At+c\cdot\exp(-kt)+c']$$
$$14:\ w = c'[c+\exp(Akt)]^{1/k}$$
$$15:\ w = c'(kt+c)^{1/k}$$
$$16:\ w = M-\exp(-\tfrac{1}{2}kt^2+ct+c')$$
$$17:\ w = M-\exp[c\cdot\exp(kt)+c']$$
$$18:\ w = M-\exp[-At+c\cdot\exp(-kt)+c']$$
$$19:\ w = M-c'[c+\exp(Akt)]^{-1/k}$$
$$20:\ w = M-c'(kt+c)^{-1/k}$$
$$21:\ w = M/[1+\exp(-\tfrac{1}{2}Mkt^2+ct+c')]$$
$$22:\ w = M/[1+\exp(c\cdot\exp(kt)+c')]$$
$$23:\ w = M/[1+\exp(-AMt+c\cdot\exp(-kt)+c')]$$
$$24:\ w = M/[1+c'(c+\exp(Akt))^{-M/k}]$$
$$25:\ w = M/[1+c'(kt+c)^{-M/k}]$$
$$26:\ w = 1/(\tfrac{1}{2}kt^2+ct+c')$$
$$27:\ w = 1/[c\cdot\exp(kt)+c']$$
$$28:\ w = 1/[At+c\cdot\exp(-kt)+c']$$
$$29:\ w = 1/[\frac{1}{k}\log(c+\exp(Akt))+c']$$
$$30:\ w = 1/[\frac{1}{k}\log(kt+c)+c']$$

図－2　図－1の生長方程式から得られる生長曲線式

図－1において，MITSCHERLICH曲線は3・7の生長方程式から，またlogistic曲線は4・27の生長方程式，GOMPERTZ曲線は12の生長方程式，RICHARDS曲線は14の生長方程式からそれぞれ誘導される。

V. 考　察

ここで示した生長方程式の樹形図は，MITSCHERLICH曲線・logistic曲線が2つの生長方程式から誘導されることなどを考えるとまだ絶対的なものではない。それゆえ今後の課題としてより確かな分類方法を確立する必要がある。

また今回は誘導量を二次導関数のレベルまでにとどめたが，さらに高次のレベルまで上げて誘導量を求めれば生長方程式の数も増加し，より多くの生長曲線が誘導される。

今回の研究では，生長曲線の候補と考えられる関数を純数学的な手法により誘導したが，実際の利用にあたってはさらに細かい条件が与えられなければならない。また生長曲線のあてはめ等の技術的な問題も検討しなければならない。これらの問題点を解決し今回誘導した生長曲線を実際の生長過程にあてはめることができれば，“誘導量一定”の概念を生長理論として容易に解釈できる。

引用文献

(1) BERTALANFFY, L. von. (1968) General System Theory, George Braziller, N. York, 295pp

(2) KOBAYASHI, S. & TAKATA, K. (1985) Growth functions of polynomial form derived using the difference equation and fitting them to growth data, J. Jap. For. Soc., 67 : 126－32

(3) 丸山哲朗（1976）微分方程式の学び方，現代数学，107 : 35－43

(4) 鈴木太七（1961）林木の生長法則，林地肥培の評価に関する研究，86－104

(5) SWEDA, T. & KOIDE, T. (1981) Applicability of Growth Equations to the Growth of Trees in Stem Radius (Ⅰ) Application to White Spruce, J. Jap. For. Soc., 63 : 113－24

(6) SWEDA, T. & KOUKETSU, S. (1984) Applicability of Growth Equations to the Growth of Trees in Stem Radius (Ⅱ) Application to Jack Pine, J. Jap. For. Soc., 66 : 402－11

(7) WATT, K. E. F. (1961) Mathematical Models for Use in Insect Pest Control, Can. Entomol. Suppl., 19 : 62pp

(8) WATT, K. E. F. (1968) Ecology and Resource Management, McGraw－Hill Book Campany, N. York, 450pp