林統研誌 9 '84

19～25

差分方程式による生長曲線式の誘導とデータへの当てはめ

小 林 正 吾*

1 は じ め に

本誌８号に掲載された山倉論文(3)は，個体の大きさの分布曲線の当てはめの新たな方法論を提示したもので，興味深い内容のものであった。その方法は，林分を構成する全個体を，大きい方から小さい方へと順に並べたときの順位Nと，個体の大きさ$f(N)$との関係を差分方程式の解として求め，これから分布曲線を導出するというものである。筆者ら(1)は，早速，広葉樹二次林の直径と樹高分布に対して，差分法を応用した順位曲線を求め，林分構造の分析を試みたが，これらによって林分構造の特徴をより詳しく表現することができた。さらに，これらの順位曲線は，間伐や生長にともなう林分構造の変化の分析や予測にも有効な方法を提供するようにも思われた。

差分法の利用は，林学の分野においても目新しいものではなく，鈴木(2)は，林木の胸高直径生長の時系列データが１階差分方程式で表わされるとき，その解としてMitscherlich 式が導かれることを示している。この結果は，生長解析への差分法利用の有用性を示唆したものであったが，しかし，生長曲線論の主役は，もっぱら微分方程式にゆだねられている。差分方程式にみられる差分という用語は，一言でいえば微分から極限の概念を取り除いたものであり，生長の最小時間単位を有限な１年とする林木を対象とするわれわれにとっては，むしろ差分方程式の方が取り扱いやすいように思われる。こうした観点から，手元にある樹幹解析のデータを例にとって，差分方程式による生長曲線式の誘導とその当てはめ方法を山倉方法論にならって見直してみた。

2 １階差分方程式によって求められる生長曲線式

(1) １階差分方程式の解

生長の時系列データにおいて，ある時点 $t+1$ での大きさ$f(t+1)$が，１期間前の大きさ$f(t)$ の影響を受けて定まっていく関係

$$f(t+1)=rf(t)+b \qquad (r，b\text{は定数}) \qquad \cdots\cdots(1)$$

が成り立っているものとする。この(1)式が線形１階差分方程式と呼ばれるものである。よく知られているように，(1)式の$f(t)$をx軸に，$f(t+1)$をy軸にとったグラフが１階差分図である。(1)式に $t=0，1，2\cdots\cdots$を代入すれば，

$$f(1)=rf(0)+b$$

$$f(2)=rf(1)+b=r^2f(0)+b(1+r)$$

* 新潟大学農学部

$$f(3) = rf(2) + b = r^3 f(0) + b(1 + r + r^2)$$

・　・　・　・　・　・

となり，$f(0)$ の値を定めれば，$f(1)$，$f(2)$，$f(3)$…… は順次一意的に定まる。そこで，$f(0) = C_0$ とすれば，一般式

$$f(t) = C_0 r^t + b(1 + r + r^2 + \cdots\cdots + r^{t-1}) \qquad \cdots\cdots\cdots(2)$$

が得られる。これは

$$\begin{aligned} f(t+1) &= C_0 r^{t+1} + b(1 + r + r^2 + \cdots\cdots + r^t) \\ &= r\{C_0 r^t + b(1 + r + r^2 + \cdots\cdots\cdots + r^{t-1})\} + b \\ &= rf(t) + b \end{aligned}$$

となって(1)式を満足することがわかる。このような $f(t)$ を差分方程式(1)の解といい，解の(2)式を求めることを差分方程式を解くという。これらの定義は微分方程式の場合と全く同様である。(2)式はさらに次のように整理される。

$$f(t) = \begin{cases} C_0 r^t + b\,\dfrac{1 - r^t}{1 - r} & (r \fallingdotseq 1 \text{のとき}) \\ C_0 + bt & (r = 1 \text{のとき}) \end{cases} \qquad \cdots\cdots\cdots(3)$$

以下では $r \fallingdotseq 1$ のときだけ考えていく。(3)式で $A = \dfrac{b}{1-r}$ とおくと，(3)式は

$$f(t) = r^t(C_0 - A) + A \qquad \cdots\cdots\cdots(4)$$

ここで，$C = C_0 - A$　とおくと

$$f(t) = Cr^t + A \qquad \cdots\cdots\cdots(5)$$

となり，(1)式の一般解がえられる。

(5)式で，$f(0) = A$ とおいたとき $f(t) = A$ となるような特殊解を平衡解と呼んでいる。$|r| < 1$ ならば，$t \to \infty$ のとき $f(t)$ の値は，$f(0) = A$ の場合を除いて平衡解 A に収斂し，このような場合を安定な平衡解と呼んでいる。したがって，(1)式を生長曲線に応用する場合には，安定な平衡解の存在が必要条件ということになる。

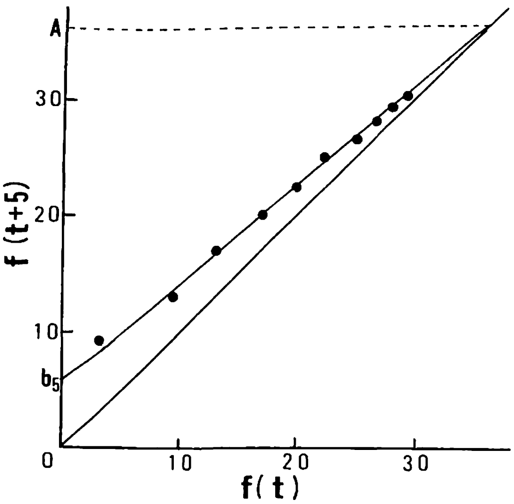
(2) 無変換 $f(t)$ の1階差分図

図－1は，樹齢55年生のカラマツを樹幹解析をしてえられた5年間隔の樹高測定値 $f(t)$ についての1階差分図である。この場合の差分方程式は

$$f\left(\frac{t'}{n} + 1\right) = r_n f\left(\frac{t'}{n}\right) + b_n \qquad \cdots\cdots\cdots(6)$$

ここで，t' は樹齢5年を0にとった年齢とし，$n = 5$ とする。

で表わされる。明らかに点列は直線上に配列し，$0 < r_n < 1$ であり，(5)式を当てはめることができる。このデータの当てはめにあたっては，まず，(6)式の定数 r_n，b_n を最小自乗法によって定める。この結果を用いて，r と A を次のようにして求めることができる。



図―1　無変換$f(t)$の1階差分図

(5)式から

$$f\left\{\left(\frac{t'}{n}+1\right)n\right\}=f(t'+n)=Cr^{t'+n}+A$$
$$=r^nCr^{t'}+A=r^n\{f(t')-A\}+A$$
$$=r^nf(t')+A(1-r^n) \quad \cdots\cdots(7)$$

最後の式を(6)式と比較して

$$r_n=r^n,\ b_n=A(1-r^n)$$

これから　$r=r_n^{\frac{1}{n}}$ ，$A=\dfrac{b_n}{1-r_n}$ ………(8)

また，$C_0<A$は明らかであるので，一般解は

$$f(t)=A-Cr^{(t-5)}\ ,\ (t\text{は樹齢}) \quad \cdots\cdots(9)$$

と表わせる。もう1つの定数Cは，$f(t)$の測定値を用いて，(9)式から

$$C=\frac{mA-\sum^m f(t)}{\sum^m r^{t-n}} \quad \cdots\cdots(10)$$

ここで，$t=n$，$2n$，……，$m\cdot n$　　（mは齢階の個数）

によって求められる。さらに

$$\alpha=-\log_e r$$

とおくと

$$f(t)=A-Ce^{-\alpha(t-5)} \quad \cdots\cdots(11)$$

(11)式は，$0<r<1$，$\alpha>0$によって，$t\to\infty$で，平衡解$A=b/(1-r)$に限りなく近ずき，明らかに，(11)式はMitscherlich式である。図―1のデータについては

$$f(t)=36.22-32.19\,e^{-0.0340(t-5)} \quad \cdots\cdots(12)$$

がえられた。

(3)　対数変換　$\log_e f(t)$の1階差分図

1階差分図の測定値の点列が，凸形曲線上に配列する場合，測定値を対数変換すると，$0<r<1$の直線上に配列して安定な平衡解をもつ。このときの差分方程式は，$\log_e f(t)=f'(t)$のように表わすと，

$$f'(t+1)=rf'(t)+b' \quad \cdots\cdots(13)$$

一般解は，(5)式から

$$f'(t)=A'-C'r^t \quad \cdots\cdots(14)$$

ここで真数にもどすと

$$f(t)=e^{f'(t)}=exp(A'-C'r^t)$$
$$=Ae^{-C'r^t}$$

ここで，$a=e^{-C'}$　，　$\alpha=-\log_e r$

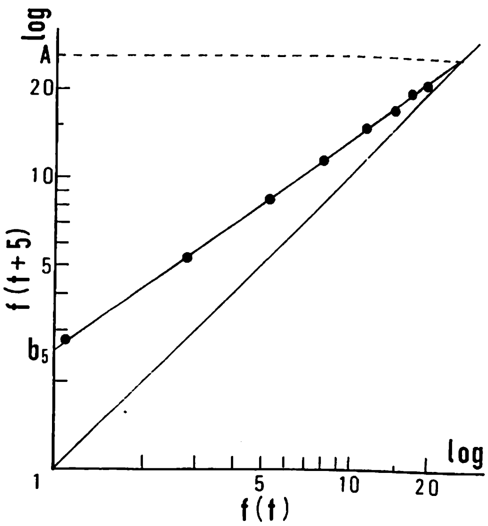
$$f(t)=A\,a^{e^{-\alpha t}} \quad \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(15)$$

となり，Gompertz 曲線式がえられる。

図－2は，45年生のトドマツを樹幹解析してえられた5年間隔の樹高生長の測定値を対数変換した$f'(t)$についての1階差分図である。この場合も，図－2の関係について最小自乗法によって求めたr_n，b_n'から(8)，(10)式と同様にして，r，A'，C'が算定され，この結果，生長曲線式

$$f(t)=26.50\ (0.0411^{e^{-0.0681(t-5)}}) \cdots(16)$$

が当てはめられる。



図－2　対数変換$f'(t)$の1階差分図

(4) 逆数変換1／$f(t)$の1階差分図

測定値$f(t)$を逆数変換　1／$f(t)=f''(t)$とおくと，

$$f''(t+1)=rf''(t)+b'' \quad \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(17)$$

が安定な平衡解を示す場合である。一般解は

$$f''(t)=A''+C''r^t \quad \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots(18)$$

と書かれる。ここで逆数をもとにもどすと(18)式は

$$f(t)=1/f''(t)=\frac{1}{A''+C''r^t}=\frac{1}{\frac{1}{A}+C''r^t}=\frac{A}{1+Cr^t}$$

ここで，$\alpha=-\log_e r$とおくと

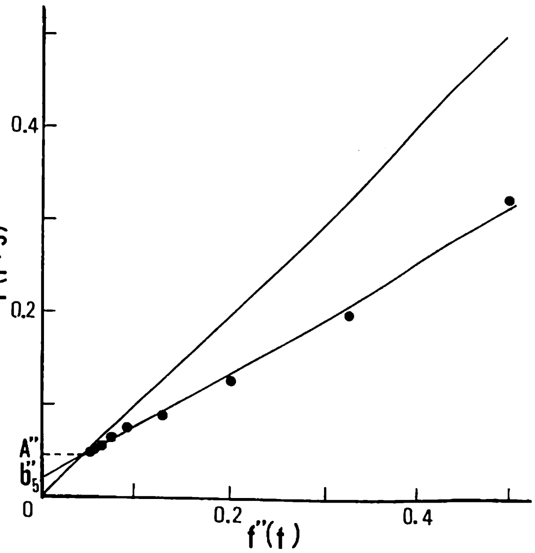
$$f(t)=\frac{A}{1+Ce^{-\alpha t}},\ (C=C''\cdot A)\ \cdots\cdots(19)$$

となり，Logistic式がえられた。

図－3は，45年生のトドマツの樹高についての5年間隔の測定値の逆数1階差分図である。この場合の(19)式の当てはめも，前と同様に，r_n，b_n''から，A，Cおよびαを定めることができる。図－3のデータに対しては

$$f(t)=\frac{23.23}{1+10.5642\,e^{-0.1043(t-5)}} \cdots\cdots(20)$$

がえられた。



図－3　逆数変換$f''(t)$の1階差分図

3　2階差分方程式の応用

(1)　2階差分方程式の解

1階差分方程式の場合には，ある時点の大きさが，1期間前の大きさのみに依存しているとしたが，さらに，2期間前の大きさにも同時に依存していて

$$f(t)+a_1f(t-1)+a_2f(t-2)=b \qquad \cdots\cdots(21)$$

$$(a_1,\ a_2,\ b\text{は定数})$$

が成り立っているものとする。この場合の(21)式は，定数係数の2階線形差分方程式と呼ばれるものである。(21)式の一般解は，1つの特殊解$f^*(t)$と，$b=0$とおいた同次2階差分方程式

$$f(t)+a_1f(t-1)+a_2f(t-2)=0 \qquad \cdots\cdots(22)$$

の一般解の重ね合わせによって表わされる。ところで，(22)式について，特性方程式

$$r^2+a_1r+a_2=0 \qquad \cdots\cdots(23)$$

が不等実根r_1，r_2をもつとき

$$f_1(t)=r_1^t,\ f_2(t)=r_2^t$$

が，それぞれ(22)式の解となり，一般解は

$$F(t)=C_1r_1^t+C_2r_2^t \qquad \cdots\cdots(24)$$

となる。また，(21)式の特殊解は

$$f^*(t)=Kb$$

の型で与えられるとすると

$$\begin{aligned} f^*(t)+a_1f^*(t-1)+a_2f^*(t-2) &= Kb+a_1Kb+a_2Kb \\ &= Kb(1+a_1+a_2) \end{aligned}$$

これから　$K=\dfrac{1}{1+a_1+a_2}$

よって　$$f^*(t)=\frac{b}{1+a_1+a_2}=A \qquad \cdots\cdots(25)$$

以上から，(21)式の一般解は

$$f(t)=C_1r_1^t+C_2r_2^t+A \qquad \cdots\cdots(26)$$

と表わされる。

(2)　無変換 $f(t)$ の2階差分方程式

図—4は，60年生のカラマツ人工林中の立木の樹幹解析によってえられた5年間隔の胸高直径についての無変換1階差分図である。この場合の点列は，折線上に配列していて，途中で生長径路が変わっていることが認められる。このような場合には，(21)式の応用を考え

$$f(\frac{t'}{n}) = a_{n1} f(\frac{t'}{n} - 1) + a_{n2} f(\frac{t'}{n} - 2) + b_n \qquad \cdots\cdots (27)$$

を当てはめることができる。

1階差分方程式の場合と同様に，最小自乗法によって a_{n1} ，a_{n2} ，b_n を定める。図－4のデータについては，

$$a_{n1} = 1.3885 \ , \ a_{n2} = -0.4548$$

がえられたので，特性方程式の2根は

$$r_{n1} = (a_{n1} + \sqrt{a_{n1}^2 - 4a_{n1}}) / 2 = 0.8591$$

$$r_{n2} = (a_{n2} - \sqrt{a_{n1}^2 - 4a_{n2}}) / 2 = 0.5294$$

と求められる。また，1階差分方程式の場合と同様に，$r_1 = r_{n1}^{\frac{1}{n}}$ ，$r_2 = r_{n2}^{\frac{1}{n}}$ が成り立っているので，

$$\alpha = -\frac{1}{5}\log_e r_{n1} = 0.0304 \qquad \beta = -\frac{1}{5}\log_e r_{n2} = 0.1272$$

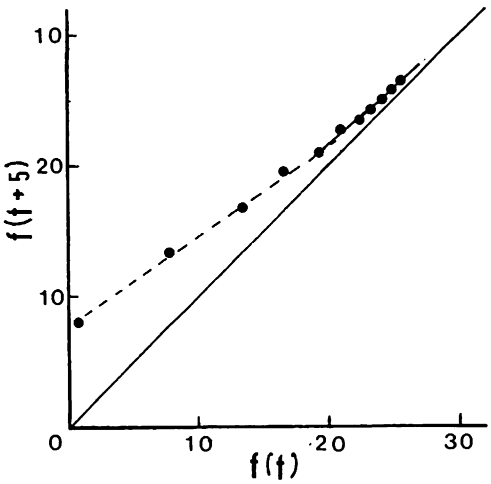
がえられる。これから一般解は

$$f(t) = C_1 e^{-\alpha(t-5)} + C_2 e^{-\beta(t-5)} + A \qquad \cdots\cdots (28)$$

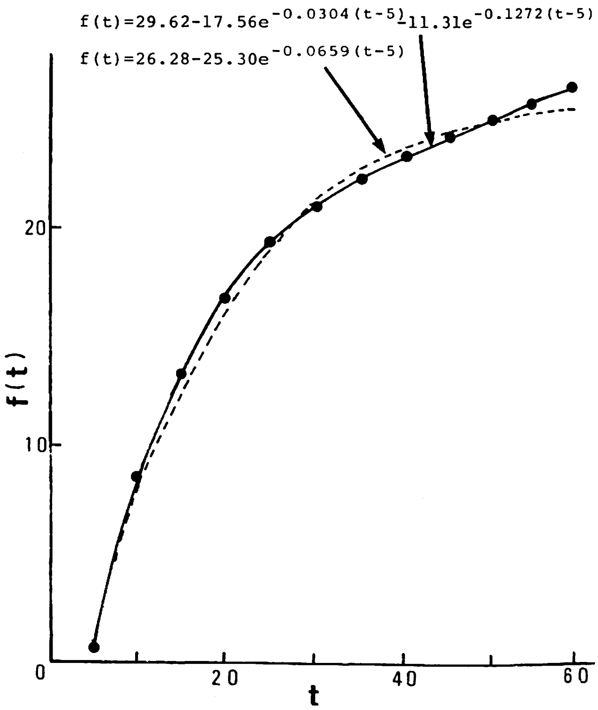
と表わされる。この式に上で求めた α ，β の値を用いれば線形となるので，C_1 ，C_2 および A は再度最小自乗法を適用して算定することができる。以上の手順によって，この場合の生長曲線式は

$$f(t) = 29.62 - 17.56e^{-0.0304(t-5)} - 11.31e^{-0.1272(t-5)} \qquad \cdots\cdots (29)$$

となり，Mitscherlich型の多項式となる。



図－4　生長の途中で径路が変わる場合の $f(t)$ の1階差分図



図－5　生長曲線式の適合性

図―5は，上で求めた生長曲線式(29)の適合性を示したものであるが，このような場合の生長径路によく適合することがわかる。

(3) 変換型2階差分方程式

対数，逆数変換にも，上で示した2階差分方程式の応用を拡張することが考えられる。すなわち，対数変換$f'(t)$に対しては，

$$f(t) = e^{f'(t)} = exp(A' + C_1' r_1^t + C_2' r_2^t)$$
$$= A a^{e^{-\alpha t}} \cdot b^{e^{-\beta t}} \qquad \cdots\cdots (30)$$

ここで，$a = e^{C_1'}$，$b = e^{C_2'}$，$\alpha = -\log_e r_1$ ，$\beta = -\log_e r_2$

また，逆数変換$f''(t)$ に対しても

$$f(t) = 1 / f''(t) = \frac{1}{A'' + C_1'' r_1^t + C_2'' r_2^t}$$
$$= \frac{A}{1 + C_1 e^{-\alpha t} + C_2 e^{-\beta t}} \qquad \cdots\cdots (31)$$

ここで$C_1 = C_1'' \cdot A$ ，$C_2 = C_2'' \cdot A$，$\alpha = -\log_e r_1$ ，$\beta = -\log_e r_2$，$A = 1 / A''$

のように導くことができる。これらの変換型を当てはめる適当なデータが手元にないので，その実例を示すことはできないが，無変換の場合に準じて容易に当てはめることができよう。

4 結 び

1階差分方程式の一般解を利用して，時系列データに適当な変換をほどこすことによって，Mitscherlich 式の外に，Gompertz 式およびLogistic式をそれぞれ直接導けることを示した。微分方程式による表現に比べて，生物学的な意味付けにやや乏しい難点はあるが，いずれも1つの一般解を介して統一的に取り扱うことのできる単純性は見逃せないところであろう。また，生長の途中で，それまでの生長傾向が変わるようなデータは，実際にはむしろ多いが，このような場合にも，階数をあげれば，差分方程式によってその生長を表わすことができ，その柔軟性もまた，大きな長所と思われる。

引 用 文 献

(1) 新潟県魚沼地方における広葉樹二次林の林相改良施業に関する研究(I). 新大演報17，23～37.

(2) 鈴木太七. 林木の成長法則. 林地肥培の評価に関する研究.86 ～ 104. 1961.

(3) 山倉拓夫. 差分法による新しい分布密度関数の導出とその応用. 林統研誌8 ：14～26. 1983.