

IWONA SZTENCEL I WŁODZIMIERZ ŻELAWSKI

**MODELE MATEMATYCZNE NAJCZĘŚCIEJ STOSOWANE  
W ANALIZIE WZROSTU ŻYWYCH ORGANIZMÓW****THE MOST COMMONLY USED MATHEMATICAL MODELS IN THE ANALYSIS  
OF THE GROWTH OF LIVING ORGANISMS****Wstęp**

Od dawna podejmowane są próby znalezienia uniwersalnej formuły matematycznej, która by mogła opisać ilościowo przebieg wzrostu żywego organizmu, z uwzględnieniem mechanizmu tego procesu. Historycznie rzecz biorąc pierwsze takie próby odnosiły się do zmian liczebności całych populacji roślinnych lub zwierzęcych, dopiero później zaczęto formułować funkcje opisujące zmiany objętości i masy pojedynczego organizmu. Funkcje te powstawały przede wszystkim w wyniku badań wzrostu zwierząt, ale niektóre z nich znalazły wkrótce zastosowanie również w pracach botanicznych. Przebieg, a w szczególności sposób wzrostu jest jednak całkiem inny u roślin i u zwierząt i dlatego bez krytycznej analizy mechaniczne stosowanie tych samych funkcji w obu dziedzinach fizjologii byłoby nieuzasadnione.

Rośliny charakteryzują się dużą zmiennością fenotypową, wyrażającą się większym niż u zwierząt modyfikującym wpływem warunków środowiska, zmieniającym formę zewnętrzną i wzajemne proporcje między stale rosnącymi organami, w szczególności zaś między częścią asymilacyjną i korzeniem. Rozwój ontogenetyczny zwierzęcia można traktować jako wyraz realizacji zdeterminowanego genetycznie programu, przy czym warunki zewnętrzne wpływają tu głównie poprzez zmianę ogólnej szybkości wzrostu. Natomiast u roślin genotyp nie określa ostatecznej formy morfologicznej, lecz tylko granice zmienności fenotypowej, w ramach których mogą zmieniać się także proporcje pomiędzy wciąż rosnącymi, w pewnym stopniu zresztą niezależnie od siebie, częściami organizmu. Konkretnie realizacje tego samego genotypu rośliny mogą więc dość znacznie różnić się między sobą w zależności od warunków wzrostu, przy czym ten nierównomierny i nieallometryczny [17] wzrost poszczególnych organów ma zawsze charakter przystosowawczy.

Ze względu na dużą różnorodność występujących w literaturze funkcji wzrostu

zachodzi potrzeba ich uporządkowania. Próby takiego uporządkowania podejmowali m. in. Richards [10], Prodan [9], Lamprecht i Walter [20], Żelawski, Lech [25], przy czym niektórzy wprowadzili w tym celu specjalne funkcje uogólniające [5, 10, 19]. Jednak na ogół wciąż jest trudno zorientować się w różnorodności funkcji wzrostu — wobec stosowania niejednakowych oznaczeń, oraz występowania w pracach różnych autorów odmiennych postaci tych samych funkcji. Ponadto poszczególni badacze niezależnie od siebie i wychodząc z różnych przesłanek, dochodzili do wzoru tej samej funkcji, na przykład logistycznej (Verhulst 1830, Robertson 1908, cyt. wg [20]), czy uogólnionej funkcji logistycznej (Richards [10], Sawinow i wsp. [13], Chapman cyt. wg [8], Sager [12]), co utrudnia jeszcze bardziej orientację.

W podejmowanej obecnie próbie uporządkowania ważniejszych funkcji wzrostu i w analizie przydatności tych funkcji w badaniach organizmów roślinnych punktem wyjścia będą każdorazowo założenia przyjmowane przy ich pierwotnym formułowaniu. Funkcje wzrostu zostaną więc przedstawione jako koncepcje poszczególnych autorów i uporządkowane z uwzględnieniem genetycznych związków między nimi. Chodzi o uwidocznienie, w jaki sposób — przez modyfikację parametrów — funkcje te wywodzą się z podstawowego równania wykładniczego, bądź z uogólnionej funkcji Richardsa.

Ponieważ elementarnym zadaniem funkcji wzrostu jest przede wszystkim prosty opis badanego zjawiska, przeto ich przegląd rozpocznie się od czysto formalnych modeli empirycznych. W dalszej kolejności omówione będą inne formalne próby, uważane jednak przez niektórych autorów za „prawa wzrostu”. Następnie przedstawione będą próby sformułowania funkcji wzrostu, uwzględniające pewne przesłanki biologiczne i wreszcie niektóre funkcje uogólniające — jednak również o charakterze formalnym. W ten sposób powinny stać się jaśniejsze ograniczenia i trudności, z jakimi spotykamy się często przy rozwiązywaniu konkretnych zagadnień matematycznego modelowania wzrostu organizmów, przede wszystkim roślinnych.

### Opisowe (empiryczne) funkcje wzrostu

Wielomiany postaci  $W(t) = a_n t^n + a_{n-1} t^{n-1} + \dots + a_0$  (gdzie:  $t$  oznacza czas,  $a_i$  zaś współczynniki empiryczne) są często stosowane do opisu wzrostu, ze względu na możliwość ich dobrego dopasowania do danych empirycznych. Sigmoidalny kształt krzywej wzrostu może być opisany przez wielomian stopnia co najmniej trzeciego. Ze względu na nieinterpretowalność współczynników tych wielomianów, mają one jednak charakter czysto formalnego opisu i nie nadają się do ekstrapolacyjnego prognozowania przebiegu wzrostu poza obszarem zbadanym.

Stosuje się również wielomiany eksponencjalne, które mają ogólną postać  $W(t) = H e^{F(t)}$ , (gdzie:  $F$  jest wielomianem  $n$ -tego stopnia). W tym przypadku opisuje się za pomocą wielomianów, nie bezpośrednie dane doświadczalne, lecz logarytmy ich wartości. Zdaniem niektórych autorów [6, 21] wielomiany eksponencjalne, ze względu na swoją giętkość, lepiej dają się dopasować do danych doświadczalnych

niż wielomiany zwykłe; nie zmienia to oczywiście w niczym czysto formalnego charakteru takiego opisu i jego nieinterpretowalności. W tej metodzie najczęściej stosowane są wielomiany drugiego i trzeciego stopnia, ponieważ użycie wielomianów wyższych stopni tylko nieznacznie poprawia wynik dopasowania, a powoduje znaczne skomplikowanie obliczeń.

Metoda dopasowywania wielomianów sklejanych (ang. spline) [6] umożliwia opis przebiegu wzrostu również za pomocą wielomianów eksponencjalnych, ale dobieranych oddzielnie dla poszczególnych odcinków czasu. Cały okres wzrostu dzieli się przy tym na odcinki (punkty podziału zwane są tutaj węzłami — ang. knots). Dla każdego z tych odcinków dobiera się oddzielnie wielomiany stopnia  $n$  w taki sposób, aby w węzłach istniała pochodna stopnia  $n-1$ . W omawianej metodzie trzeba więc stosować wielomiany co najmniej trzeciego stopnia, by zapewnić ciągłość drugiej pochodnej; jest to warunek, by pierwsza pochodna, która jest podstawą obliczania względnej szybkości wzrostu (RGR), zmieniała się gładko w czasie.

Metoda dopasowywania wielomianów sklejanych wymaga pracochłonnych obliczeń na długich ciągach danych doświadczalnych. Jej szerokie zastosowanie stało się więc możliwe dopiero dzięki wprowadzeniu techniki komputerowej. Dopasowanie jest przy tym znacznie bardziej elastyczne niż przy użyciu jednej tylko funkcji dla całego okresu wzrostu. Jednak mimo niewątpliwych zalet metoda dopasowywania wielomianów sklejanych pozostaje wciąż tylko formalnym opisem przebiegu wzrostu. Daje ona jedynie możliwość wyrównania przebiegu wybranej funkcji do danych doświadczalnych, co wcale nie oznacza jeszcze, że takie dopasowanie odzwierciedla prawdziwy przebieg wzrostu. Żłudne jest również twierdzenie, że w ten sposób uzyskuje się ciągłe wartości względnej szybkości wzrostu (RGR). Problematyczne jest więc stosowanie tej metody nie tylko do ekstrapolacji, ale nawet do interpolacji wartości w przedziale pomiędzy poszczególnymi terminami zbioru danych empirycznych.

Jednym ze sposobów formalnego opisu wzrostu jest także funkcja Mitscherlicha, gdy stosuje się ją w nieco zmienionej postaci w stosunku do jej pierwotnego sformułowania, dotyczącego wpływu nawożenia na plon. Funkcja Mitscherlicha, nazywana prawem zmniejszających się urodzajów, zasadniczo wyraża zależność przyrostu plonu roślin na jednostkę powierzchni od dawki nawożenia:

$$\frac{dW}{dx} = c (A - W)$$

gdzie:  $A$  — maksymalny możliwy plon,  $W$  — plon aktualny,  $x$  — dawka nawożenia,  $c$  — współczynnik proporcjonalności, stały dla rośliny.

Po scałkowaniu otrzymuje się  $W = A(1 - e^{-cx})$ ; dla większej ilości czynników (np. kilku ( $n$ ) składników nawożenia):

$$W = A(1 - e^{-c_1x})(1 - e^{-c_2x}) \dots (1 - e^{-c_nx}),$$

zaś jeśli

$$c_1 = c_2 = \dots = c_n = c, \text{ to } W = A(1 - e^{-cx})^n.$$

Podstawiając jako zmienną niezależną czas ( $t$ ) zamiast dawki nawożenia ( $x$ ) otrzymuje się sigmoidalną funkcję wzrostu  $W = A(1 - e^{-ct})^n$ , która ma jednak czysto formalny charakter, wobec arbitralnej zamiany zmiennych. Funkcja ma zresztą dość ograniczone możliwości dopasowania się do danych eksperymentalnych i jej znaczenie w tej postaci (jako funkcji czasu) jest niewielkie. Funkcja ma punkt przegięcia w chwili  $t = \frac{\ln n}{c}$  i przyjmuje w nim wartość  $W = A\left(1 - \frac{1}{n}\right)^n$ . Bywa ona czasem stosowana w dendrometrii do opisu krzywej wysokości drzew; wtedy najczęściej przyjmuje się  $n = 2$  [9].

Dość często spotyka się w literaturze funkcję Backmana cyt. wg [9, 14]. Jest to funkcja przyrostu  $y$ , która powstaje w wyniku przekształcenia następującej zależności:

$$\log \frac{y}{y_m} = a \log^2 \frac{t}{t_m}$$

gdzie:  $y_m$  — maksymalny przyrost,  $t_m$  — czas maksymalnego przyrostu.

Wyliczając z otrzymanej zależności  $\log y$  otrzymuje się

$$\log y = \log y_m + a \log^2 t - 2a(\log t)(\log t_m) + a \log^2 t_m$$

a po podstawieniu:  $k_0 = \log y_m + a \log^2 t_m$ ,

$$k_1 = -2a \log t_m$$

$$k_2 = a$$

mamy

$$\log y = k_0 + k_1 \log t + k_2 \log^2 t$$

Funkcja ta jest stosowana do wyrównywania krzywych wzrostu wysokości drzew, ale jej formalne założenia powodują, że mimo przekonania autora i niektórych użytkowników, nie może być ona interpretowana jako prawo wzrostu żywych organizmów.

W literaturze botanicznej, szczególnie dendrometrycznej spotyka się ponadto dużą ilość funkcji o charakterze formalnym, służących do opisu wzrostu masy lub wysokości drzew. Przegląd tych funkcji można znaleźć w pracy Prodana [9], Kuzmičewa [7] i in.

### Funkcja wykładnicza i jej modyfikacje

Pierwszym biologicznym zastosowaniem funkcji wykładniczej był dokonany przez Malthusa w roku 1824 opis zmian liczebności populacji, rozwijającej się w sposób nieograniczony, przy braku zahamowań powodowanych przez warunki zewnętrzne. Przyjmując, że zmiana liczby osobników  $dN$  w jednostce czasu jest proporcjonalna do aktualnej liczby tych osobników  $N$  otrzymuje się równanie wzrostu wykładniczego

$$\frac{dN(t)}{dt} = aN(t), \quad \text{gdzie } a \text{ — stała}$$

Stąd  $N(t) = N_0 e^{at}$ , lub w formie logarytmicznej:  $\ln N(t) = \ln N_0 + at$ , gdzie  $N_0 = N(0)$ .

Analogiczne równanie wykładnicze, opisujące przebieg wzrostu masy organizmu, wprowadził do fizjologii roślin Blackman [3]:  $W(t) = W_0 e^{at}$ . Wyszedł on z założenia, że narastanie masy przebiega podobnie jak narastanie kapitału złożonego na procent składany, tyle że w skali stosowanych przedziałów czasowych jest to proces ciągły.

Okazuje się jednak, że sytuacje, w których wzrost liczebności osobników jak i wzrost masy pojedynczego organizmu odbywałyby się w sposób ściśle wykładniczy (ze stałym wykładnikiem  $a$ ) są w przyrodzie raczej wyjątkowe i krótkotrwałe [16]. W związku z tym dalszy postęp w dziedzinie opisu wzrostu polegał głównie na modyfikacji wykładnika  $a$  funkcji wzrostu wykładniczego; założono, że wykładnik ten nie jest wielkością stałą, lecz zmienia się w określony sposób wraz z upływem czasu (lub pod wpływem zmiany czynników zewnętrznych).

Najprostsza modyfikacja funkcji wykładniczej polega na tym, że cały okres wzrostu dzieli się na mniejsze okresy i dla każdego z nich przyjmuje się wykładniczy charakter wzrostu, lecz z różnymi wykładnikami:

$$\frac{dW(t)}{dt} = a_i W(t), \text{ stąd } W(t) = W_{0i} e^{a_i t}$$

gdzie:  $W_{0i}$  — masa początkowa,  $a_i$  — wykładnik wzrostu w  $i$ -tej fazie wzrostu. Jest to tzw. funkcja Brody'ego, która jednak nie znalazła szerszego zastosowania w praktyce, ponieważ stanowi bardzo nienaturalny sposób dopasowania krzywej wzrostu do danych doświadczalnych.

Gdy założy się, że szybkość wzrostu jest proporcjonalna jedynie do różnicy pomiędzy masą końcową i masą aktualną organizmu to otrzymuje się równanie Gregory'ego-Najdenowa (1928) znane także pod nazwą funkcji monomolekularnej:

$$\frac{dW(t)}{dt} = a(W_m - W(t))$$

W postaci całkowej otrzymuje się wtedy funkcję wzrostu  $W(t) = W_m(1 - be^{-at})$  (parametr  $b$  pojawia się w wyniku całkowania)

$$b = \frac{W_m - W_0}{W_m}, \quad W_0 = W(0)$$

Funkcja ta nie posiada punktu przegięcia.

Gregory wyprowadził i zastosował funkcję monomolekularną do opisu wzrostu powierzchni liści ogórka. Pole liścia zależy od liczby w pełni rozwiniętych komórek. Jeśli  $x$  — liczba rozwiniętych komórek,  $a$  — liczba wszystkich komórek, to  $\frac{dx}{dt} = k(a-x)$ , gdzie  $a-x$  jest liczbą komórek rozwijających się; po scałkowaniu otrzymuje się właśnie równanie funkcji monomolekularnej (cyt. wg [11]).

Przyjmując założenie, że wykładnik wzrostu w funkcji wykładniczej, opisującej wzrost liczebności, zmienia się w sposób liniowy w zależności od liczby komórek, tzn.  $a = \beta - \gamma N(t)$  otrzymuje się równanie Verhulsta (1830) — Pearl'a (1924):

$$\frac{dN(t)}{dt} = [\beta - \gamma N(t)]N(t),$$

które po scałkowaniu przyjmuje postać:

$$N(t) = \frac{\beta N_0 e^{\beta t}}{\gamma N_0 e^{\beta t} - \gamma N_0 + \beta} \quad \text{gdzie } N_0 = N(0)$$

Dzieląc licznik i mianownik przez  $\gamma N_0 e^{\beta t}$  i podstawiając  $\beta/\gamma = A$  oraz  $\frac{\beta}{\gamma N_0} - 1 = b$  można zapisać to równanie w prostszej formie:

$$W = \frac{A}{1 + b e^{-\beta t}}$$

gdzie:  $A$  — asymptotyczna, maksymalna wielkość wzrostu,  $b$  — parametr przyjmujący wartości większe od zera.

Jest to znana szeroko tzw. funkcja logistyczna (nie wiadomo dokładnie, skąd pochodzi ta „wojskowa” terminologia), czasem nazywana także autokatalityczną (ze względu na tradycję tej nazwy przy opisie przebiegu pewnych reakcji chemicznych) [11].

Wychodząc z założenia, że prędkość wzrostu r. asy ciała jest proporcjonalna do aktualnego ciężaru osobnika oraz do różnicy między jego ciężarem końcowym i aktualnym, czyli

$$\frac{dW(t)}{dt} = \gamma W(t)(W_m - W(t))$$

gdzie:  $W_m$  — masa maksymalnie możliwa (końcowa), a  $\gamma$  — współczynnik proporcjonalności.

Robertson (1908) i Oswald (1908) (cyt. wg [20]) doszli do analogicznego równania wzrostu, które po podstawieniu  $\gamma W_m = \beta$  daje dla zmian masy takie samo równanie, jak wyżej omówione, opisujące zmiany liczebności.

Funkcja logistyczna ma punkt przegięcia w chwili  $t = \frac{\ln b}{\beta}$  i osiąga w nim wartość  $W/2$ , (lub  $A/2$ ), niezależną od pozostałych parametrów. W związku z tym jest to funkcja nieelastyczna; opisuje ona bardzo niedokładnie prawdziwy przebieg wzrostu.

Inny sposób modyfikowania stałej wzrostu w funkcji wykładniczej przedstawia funkcja Gompertza, po raz pierwszy zastosowana w 1825 roku do opisu śmiertelności osobników w populacjach ludzkich. Jej ponowne sformułowanie i nowsze zastosowania można znaleźć w pracach Davidsona (1928) i Lairda (1964) (cyt.

wg [20]). Funkcja ta powstała przy założeniu, że wykładnik równania wzrostu wykładniczego jest także funkcją wykładniczą, malejącą, a mianowicie:

$$\frac{da}{dt} = -\gamma a$$

gdzie  $\gamma$  jest wykładnikiem tej nowej funkcji wykładniczej. Rozwiązaniem układu równań:

$$\frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = a \quad \frac{1}{a} \frac{da}{dt} = -\gamma$$

jest funkcja

$$W = W_0 e^{\frac{-\alpha_0}{\gamma} (1 - e^{-\gamma t})} = W_0 e^{\frac{-\alpha_0}{\gamma}} e^{\frac{\alpha_0}{\gamma} e^{-\gamma t}} = W_m e^{\frac{-\alpha_0}{\gamma} e^{-\gamma t}}$$

gdzie  $\alpha_0 = a(0)$ ,  $W_m = W_0 e^{\frac{-\alpha_0}{\gamma}}$  — asymptotyczna maksymalna wielkość  $W$ . Wykresem tej funkcji jest krzywa sigmoidalna, niesymetryczna względem punktu przegięcia. Funkcja ma punkt przegięcia w chwili

$$t = \frac{\ln \frac{\alpha_0}{\gamma}}{\gamma}$$

i osiąga w nim wartość  $W_m/e$ .

Funkcja Gompertza znalazła dość szerokie zastosowanie. Między innymi Beier i wsp. [1] posłużyli się nią przy opisie umieralności osobników populacji ludzkiej, a Thornley [18] zastosował ją do opisu wzrostu masy pojedynczej komórki niemerystatycznej w roślinie (wykładnik  $\gamma$  jest w modelu Thornleya parametrem opisującym stopniowe zmniejszanie wartości względnej szybkości wzrostu i jest interpretowany jako czynnik starzenia).

### Funkcje oparte na przesłankach biologicznych

Pierwszym który założył, że szybkość wzrostu masy organizmu jest różnicą dwóch przeciwstawnych procesów — tworzenia substancji organicznej (asymilacji tj. anabolizmu) i jej rozpadu (dysymilacji tj. katabolizmu) był Putter w 1920 r. (cyt. wg [2]), [20]. Szybkość tworzenia masy jest w jego funkcji proporcjonalna do powierzchni, zaś rozpadu — do objętości ciała (założenie to może być uzasadnione dla organizmów jednokomórkowych, szczególnie o kształcie zbliżonym do kulistego). A zatem:

$$\frac{dW}{dt} = \eta l^2 - \kappa l^3$$

gdzie:  $W$  — masa,  $l$  — wymiar liniowy charakteryzujący organizm,  $\eta$  i  $\kappa$  — współczynniki określające intensywność anabolizmu i katabolizmu.

Funkcja Puttera sama nie znalazła szerszego zastosowania, ale jest ona ważna, ponieważ stała się punktem wyjścia do stworzenia teorii wzrostu sformułowanej w 1941 roku przez von Bertalanffy'ego [2].

Funkcja von Bertalanffy'ego jest ogólna w tym sensie, że szybkość narastania masy każdego żywego organizmu rzeczywiście zależy od różnicy jego aktywności anabolicznej i katabolicznej. Jednak pozostałe przesłanki fizjologiczne (a mianowicie allometryczny związek anabolizmu i katabolizmu z masą ciała) ograniczają jej stosowalność tylko do niektórych grup świata zwierząt. Bertalanffy zdawał sobie z tego doskonale sprawę, ale późniejsi badacze zapomnieli o tym.

Bertalanffy udoskonalił funkcję Puttera przez wprowadzenie w miejsce wymiaru liniowego ( $l$ ) masy ciała ( $W$ ) w odpowiedniej potęgę, zależnej od gatunku zwierzęcia. W postaci różniczkowej:

$$\frac{dW}{dt} = \eta W^m - \varkappa W^n$$

gdzie:  $\eta$  i  $\varkappa$  są to — podobnie jak w funkcji Puttera — stałe, charakteryzujące intensywność anabolizmu i katabolizmu, a  $m$  i  $n$  są stałymi allometrycznymi, charakteryzującymi związek danego procesu z masą ciała. Na podstawie wyników badań empirycznych Bertalanffy przyjmuje, że  $n = 1$ , tzn. że aktywność kataboliczna organizmu jest w przybliżeniu wprost proporcjonalna do jego masy.

Po scałkowaniu uzyskuje się wtedy następującą postać równania:

$$W = [\eta/\varkappa - (\eta/\varkappa - W_0^{1-m}) e^{-(1-m)\varkappa t}]^{1/(1-m)}$$

gdzie:  $W_0 = W(0)$ .

Bertalanffy wyznaczył także doświadczalnie wartości stałej allometrycznej  $m$  dla różnych gatunków zwierząt i stwierdził, że  $2/3 \leq m \leq 1$ . Jeśli stała allometryczna  $m = 1$ , czyli gdy także aktywność anaboliczna jest wprost proporcjonalna do wagi,

to wówczas  $\frac{dW}{dt} = (\eta - \varkappa)W$ . Uzyskuje się wtedy równanie wzrostu wykładniczego,

którego wykładnik jest różnicą intensywności obu procesów metabolicznych. Gdy  $m = 2/3$  równanie von Bertalanffy'ego przechodzi w pierwotną funkcję Puttera.

Funkcja von Bertalanffy'ego jest dość elastyczna; jej punkt przegięcia występuje w chwili

$$t^* = \frac{\ln \frac{1 - W_0^{1-m} \varkappa / \eta}{1 - m}}{\varkappa(1 - m)}$$

Funkcja przyjmuje w nim wartość

$$W(t^*) = \left( \frac{\eta}{\varkappa} m \right)^{1/(1-m)}$$

Inną próbę fizjologicznego ujęcia procesu wzrostu jest funkcja zaproponowana przez Żelawskiego i Lecha [24, 23]. Zakładając, że względna szybkość wzrostu



jest największa w chwili  $t_0$  (tj. rozpoczęcia wzrostu) i że zmienia się ona w ciągu całego okresu wegetacji następująco:

$$\frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = r \left[ 1 - \left( \frac{t}{t_m} \right)^a \right]$$

gdzie:  $r$  — maksymalny początkowy wykładnik wzrostu,  $t$  — maksymalny czas trwania wzrostu (fotosyntezy),  $a$  — parametr związany z zaopatrzeniem w produkty fotosyntezy, otrzymuje się po scałkowaniu sigmoidalną funkcję, która nie posiada asymptoty:

$$W = W_0 \exp \left\{ rt \left[ -1 + \frac{1}{1+a} \left( \frac{t}{t_m} \right)^a \right] \right\}.$$

Funkcja ta jest również pewną modyfikacją funkcji wykładniczej. Oparta jest ona na założeniu, że początkowo maksymalny wykładnik wzrostu zmienia się w czasie (maleje) w wyniku oddziaływania zewnętrznych lub wewnętrznych warunków, ograniczających proces tworzenia substancji organicznej. Wszelkie ograniczenia wzrostu oddziałują poprzez ograniczenie fotosyntezy, co wyraża wykładnik  $a$ , działający na wielkość  $(t/t_m)$ , tj. na względną długość okresu wegetacji. Funkcja ta jest dość elastyczna. Jej punkt przegięcia zależy od parametru  $a$ : im większa jest wartość tego parametru tym później występuje przegięcie; funkcja pozwala zatem modelować także sytuacje, gdy przyrost ulega gwałtownemu załamaniu dopiero tuż pcd koniec okresu wzrostu.

Jeśli przyjąć, że  $a$  nie jest wielkością stałą, lecz zmienia się w czasie, wtedy za pomocą zaproponowanej funkcji można by wymodelować każdą, nawet dość gwałtowną zmianę przebiegu wzrostu. Można wtedy założyć, że parametr  $a$  jest stały w poszczególnych okresach i zmienia się skokowo. Jeśli przyjąć jednak, że  $a$  jest ciągłą funkcją czasu, to równanie różniczkowe daje się scałkować jedynie metodami numerycznymi.

Wadą przedstawionej funkcji jest to, że parametr  $a$  nie jest niezależny, lecz wpływa na zmiany względnej szybkości wzrostu przez modyfikację wartości ułamka  $\left( \frac{t}{t_m} \right)$ . Wobec tego ta sama wartość  $a$  powoduje różną zmianę względnej szybkości wzrostu, zależnie od tego, czy działa na początku, czy przy końcu okresu wegetacji; podobnie jeśli zmienia się czas maksymalnej fotosyntezy  $t_m$ , to zmienia się jednocześnie wartości parametru  $a$ , co utrudnia jego interpretację. Gdyby udało się związać parametr  $a$  z mierzalnymi wielkościami wyrażającymi zaopatrzenie w produkty fotosyntezy, to omawiana funkcja, ze względu na swoje fizjologiczne przesłanki, mogłaby być stosowana do badań symulacyjnych procesu wzrostu.

### Uogólnione funkcje wzrostu

Jedną z pierwszych prób sformułowania uogólnionej funkcji opisującej wzrost były prace Pearsona (cyt. wg [9]) i Prodana [9]. W odróżnieniu od większości późniejszych autorów Pearson nie szukał ogólnej funkcji wzrostu, lecz zapropono-

wał różniczkową postać ogólnej funkcji przyrostu  $y$ , czyli zależność, którą można by określić mianem „przyspieszenia” wzrostu:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(m-x)}{g(x)} = \frac{y(m-x)}{a+bx+cx^2}$$

gdzie:  $x$  — czas,  $m$  — czas maksymalnego przyrostu; w miejsce funkcji  $g(x)$  Pearson proponuje wielomian, np. drugiego stopnia.

Jak widać, przyrost jest maksymalny, gdy „przyspieszenie wzrostu”  $\frac{dy}{dx} = 0$ ,

tj. gdy  $x = m$ . Całkując wyjściowe równanie otrzymujemy funkcję szybkości wzrostu  $y(x)$ , której postać zależy od stopnia wielomianu występującego w mianowniku i od wartości jego parametrów. Całkowanie funkcji  $y(x)$  może być jednak dość skomplikowane. Wiele funkcji wzrostu ma drugą pochodną takiej postaci jak proponuje Pearson. Podejście Pearsona ma jednak charakter czysto formalny i nie jest oparte na przesłankach biologicznych.

Prodan [9] przedstawia funkcję przyrostu jako iloczyn funkcji potęgowej i wykładniczej w następującej postaci:

$$y = ax^m e^{-kx}$$

Widać, że  $y(0) = 0$ , a gdy  $x \rightarrow \infty$  to  $y \rightarrow 0$ . Funkcja ta ma dwa punkty przegięcia i jedno maksimum.

Funkcje Pearsona i Prodana znane i stosowane są głównie w dendrometrii.

Wychodząc z równania Bertalanffy’ego Richards [10] utworzył uogólnioną funkcję wzrostu, która znalazła pewne zastosowanie w pracach botanicznych. W miejsce wartości  $\eta/\kappa^{1/(1-m)}$ , do której asymptotycznie zbliża się wykres funkcji von Bertalanffy’ego, Richards wprowadził stałą wielkość asymptotyczną  $A$ , a wyrażenia  $\eta/\kappa - W_0^{1-m}$  i  $\kappa/(1-m)$  zastąpił przez stałe  $\beta$  i  $k$ . W rezultacie równanie całkowite Bertalanffy’ego, po podniesieniu obu stron do potęgi  $1-m$  przybiera prostszą postać:  $W^{1-m} = A^{1-m} - \beta e^{-kt}$ , a po kolejnym podstawieniu  $b = \beta A^{m-1}$  dla  $m < 1$  i  $b = -\beta A^{m-1}$  dla  $m > 1$ , upraszcza się ostatecznie do następującej formy uogólnionej funkcji logistycznej:  $W^{1-m} = A^{1-m}(1 - be^{-kt})$  czyli  $W = A(1 - be^{-kt})^{1/(1-m)}$  dla  $m < 1$ , a dla  $m > 1$

$$W^{1-m} = A^{1-m}(1 + be^{-kt}), \quad \text{czyli } W = A(1 + be^{-kt})^{1/(1-m)}.$$

W ten sposób Richards zastąpił kombinacje współczynników równania Bertalanffy’ego przez niezależne od siebie parametry  $A$ ,  $b$  i  $k$ . Zrezygnował on również z ograniczeń nałożonych przez Bertalanffy’ego na parametry  $\eta$ ,  $\kappa$  i  $m$ . Funkcja Richardsa jest z matematycznego punktu widzenia ogólniejsza (obejmuje szerszą klasę funkcji) niż równanie Bertalanffy’ego, z którego została wyprowadzona [25]. Jej parametry mają jednak znowu charakter czysto formalny i są biologicznie nieinterpretowalne, mimo że powstały z wielkości, które w swej pierwotnej postaci były zdefiniowane pod względem fizjologicznym.

Z funkcji Richardsa można otrzymać funkcję logistyczną, gdy  $m = 2$ , funkcję monomolekularną, gdy  $m = 0$ . Dla pewnej podrodziny funkcji Richardsa można

również uzyskać funkcję Gompertza jako granicę przy  $m \rightarrow 1$ ; jest to możliwe na przykład dla postaci:  $W_a(t) = A(1-a)1-m(e^{-kt})^{1/(1-m)}$  [15].

Wówczas:

$$\lim_{m \rightarrow 1} [A(1-a(1-m))e^{-kt}]^{1/(1-m)} = Ae^{ae^{-kt}}$$

(Dowód tej zbieżności przedstawiony przez Richardsa [10] jest niepoprawny [15]).

Warto zauważyć, że niezależnie od Richardsa do wzoru tej samej funkcji doszli także, choć na innej drodze Sawinow, Wasiliew i Szmidt [13]. Przedstawili oni w 1977 roku funkcję wzrostu ( $y_k$ ) w postaci

$$y_k(t) = A \left( 1 - \frac{e^{a+bt}}{k} \right)^k$$

gdzie:  $A$  — asymptotyczna wielkość maksymalna,  $a > 0$ ,  $b < 0$ ,  $k \neq 0$ .

Podstawiając w tym równaniu zamiast  $k$  wielkość  $1/(1-m)$ , zamiast  $e^{a/k}$  wielkość  $b$ , zamiast  $b$  wielkość  $(-k)$  otrzymuje się równanie Richardsa. W przeciwieństwie do funkcji Richardsa funkcja  $y_k(t)$  jest zbieżna do funkcji Gompertza przy każdym  $k \rightarrow \infty$ .

Funkcja Richardsa znalazła dość duże zastosowanie w pracach botanicznych, głównie do opisu wzrostu liścia [4, 13], a więc organu o ograniczonej wielkości końcowej.

Inną funkcję uogólniającą (którą jej autorzy nazwali nawet teorią wzrostu) zaproponowali Turner i wsp. [19]. Funkcja ta ma postać różniczkową:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\beta}{k^n} x^{1-np} (k^n - x^n)^{1+p}$$

a po scałkowaniu:

$$x = \frac{k}{\{1 + [1 + \beta np(t - \tau)]^{1/p}\}^{1/n}}$$

gdzie:  $\beta$ ,  $p$ ,  $\tau$ ,  $n$  — są to parametry, natomiast  $k$  jest asymptotyczną wielkością końcową wzrostu ( $x$ ).

Po podstawieniu konkretnych wartości parametrów otrzymuje się z funkcji ogólnej (tzw. generującej) następujące funkcje wzrostu: Bertalanffy'ego — Richardsa, logistyczną, Gompertza, wykładniczą, a ponadto niektóre inne, nie opisywane dotychczas w literaturze, a nazwane przez autorów hiper-Gompertza i hiperlogistyczną; wzory tych funkcji można uzyskać z funkcji generującej na drodze dość skomplikowanych przejść granicznych, których szczegółowe przedstawienie byłoby tu kłopotliwe. Tym bardziej nie warto tego robić, gdyż ta teoria wzrostu jest interesująca jedynie od strony matematycznej, ale biologicznej istoty procesu wzrostu i jego podstawowych uwarunkowań nadal nie wyjaśnia. Parametry występujące we wzorze funkcji generującej znowu nie dają się zinterpretować. To, że tych parametrów jest więcej niż we wcześniej omawianych funkcjach, ogranicza jej użyteczność, także w zastosowaniach do czysto formalnego opisu wzrostu, ze względu na trudności linearyzacji i oszacowania parametrów metodami iteracyjnymi.

Jedną z prób znalezienia ogólnej funkcji wzrostu podjął także Emanuel [5]. Stwierdził on, że różniczkowe równanie wzrostu można zapisać w ogólnej postaci:

$$\frac{1}{F} \frac{dF}{dt} = \varphi(t)$$

gdzie:  $\varphi(t) = \varphi_1(t) - \varphi_2(t)$ ,  $\varphi_1$  — jest funkcją charakteryzującą prędkość rozmnażania komórek,  $\varphi_2$  — charakteryzuje śmiertelność komórek. Po scałkowaniu  $F(t) = F_0 e^{\int \varphi(t) dt}$ .

Niestety w pracy nie zostały przedstawione konkretne postacie funkcji  $\varphi_1$  i  $\varphi_2$ , co mogłoby ewentualnie stanowić o biologicznej interpretowalności zaproponowanego uogólnienia. Natomiast wzór funkcji  $F(t)$  nie jest dobrym uogólnieniem funkcji stosowanych w analizie wzrostu wobec oczywistego faktu, że dla każdej funkcji  $F$ , której logarytm jest różniczkowalny, istnieje zawsze funkcja  $\varphi(t)$ , spełniająca powyższy wzór tożsamościowo, a mianowicie  $\varphi(t) = \frac{d(\ln F)}{dt}$ .

Jeszcze jedną próbę sformułowania funkcji uogólniających podjął Sager [12]. Jednak i w tym przypadku wszystkie zaproponowane rozwiązania mają charakter czysto formalny. Sager uogólnia funkcję Bertalanffy'ego, Gompertza i niektóre inne przez wprowadzenie dodatkowych parametrów, ale czyni to jedynie w celu uzyskania lepszej giętkości funkcji; autor ten nie formułuje przy tym żadnych założeń fizjologicznych. W pracy znajdują się dokładne charakterystyki przedstawionych funkcji, m. in. rozwiązania równań całkowych i wykresy wartości funkcji, oraz ich pochodnych, dla różnych wartości parametrów. Rozpatrywane przez Sagera klasy funkcji (wzrostu lub przyrostu) są następujące:

1)

$$\frac{dW}{dt} = kW^m(t_E - t)^q$$

(rozwiązania całkowe mają różne postacie w zależności od parametrów  $m$  i  $q$ ); funkcję tę można traktować jako uogólnienie funkcji Zotiny i Zotina [22] ( $m = 1$ ,  $q = 1$ ) ( $t_E$  — maksymalny czas wzrostu)

2)

$$\frac{dW}{dt} = kt^{p-1}(t_E^p - t^p)^q$$

(całą tej funkcji jest znana w matematyce funkcja specjalna Beta)

3)

$$W = E \left\{ \sin \left[ \frac{\pi}{2} \left( \frac{t}{t_E} \right)^p \right] \right\}^{2q}$$

4)

$$W = E \left\{ 1 - \sin^{2q} \left[ \frac{\pi}{2} \left( \frac{t_E - t}{t_E} \right)^p \right] \right\}$$

( $E$  — asymptotyczna wielkość końcowa wzrostu); dwie ostatnie funkcje stanowią modyfikację funkcji harmonicznnej i charakteryzują się dużą giętkością.

5)

$$\frac{dW}{dt} = kW^m/t^p$$

(ta funkcja ma różne postacie całkowe zależnie od wartości parametru  $m$ )

6)

$$\frac{dW}{dt} = kW^m e^{-rt}$$

jest to uogólnienie funkcji Gompertza (funkcję Gompertza otrzymuje się dla  $m = 1$ ); dodatkowy parametr  $m$  powoduje większą elastyczność funkcji.

7)

$$W = W_{\infty}(1 - \lambda e^{-ct})^n$$

gdzie  $\lambda = 1 - (W_0/W_{\infty})^{1/n}$ ,  $c = b/n$ ,  $W_{\infty} = (a/b)^n$  jest uogólnieniem funkcji Bertalanffy'ego ( $a$ ,  $b$  — stałe anabolizmu i katabolizmu); jest to jednak postać analogiczna do równania Richardsa.

Przedstawione funkcje mogą być przydatne do celów empirycznych, lecz ze względu na skomplikowane postacie równań całkowych, do wyznaczania wartości parametrów nieuniknione jest zastosowanie metod numerycznych.

## Dyskusja

Wobec niemożności bezpośredniego pomiaru suchej masy rosnącego organizmu prawdziwy przebieg wzrostu osobnika nie jest znany i w ogóle nie jest możliwy do ustalenia. To co próbuje się odgadnąć jako „rzeczywisty” kształt krzywej wzrostu reprezentuje pewną idealizację tego przebiegu, odnoszącą się wszakże do średniego osobnika badanej populacji. Toteż ocena jakości przybliżenia uzyskiwanego przez zastosowanie poszczególnych funkcji wzrostu nie może polegać jedynie na porównaniu zgodności przebiegu tych funkcji z danymi empirycznymi, lecz musi się opierać także na ocenie stopnia fizycznej i biologicznej interpretowalności występujących w równaniu parametrów. Kryterium „prawdziwości” przebiegu wzrostu powinno więc obejmować ocenę zdolności prognostycznej danej funkcji i eksponować wyjaśniający, a nie wyłącznie opisowy charakter danego modelu wzrostu.

Z przedstawionego przeglądu wynika, że żadna z proponowanych funkcji wzrostu, mimo przekonania niektórych autorów, nie okazała się być uniwersalnym prawem wzrostu. Wiele z nich nadaje się do opisu różnych kształtów krzywych wzrostu i w różnym zakresie, lecz nawet próby zastosowania przesłanek fizjologicznych nie doprowadziły, jak dotychczas, do sformułowania równania, które by uwzględniało „prawdziwy” przebieg wzrostu i jego podstawowe uwarunkowania, szczególnie u organizmów roślinnych. W gruncie rzeczy, mają one wszystkie charakter czysto formalny i mogą być stosowane jedynie do opisu zakończzonego wzrostu, a nie do wyjaśniania i przewidywania przebiegu wzrostu, który się dopiero dokonuje.

Jak wspomniano we wstępie, większość omawianych funkcji wzrostu została sformułowana i jest używana do badania organizmów zwierzęcych, ale niektóre znalazły także zastosowanie w naukach botanicznych. Jednak ze względu na istotne różnice w przebiegu wzrostu roślin i zwierząt, stosowanie tych funkcji w analizie wzrostu roślin jest ograniczone do tych szczególnych przypadków, gdy chodzi o zadania czysto opisowe. Ogromna zmienność fenotypowa roślin, związana z tym, że proporcje pomiędzy poszczególnymi częściami nie zmieniają się w sposób z góry ustalony, lecz zależnie od warunków zewnętrznych, przesądza o tym, że wzrostu tych organizmów nie mogą charakteryzować funkcje, których kształt jest z góry zdeterminowany przez stałe wartości parametrów. Dlatego też nawet funkcja Bertalanffy'ego, która skądinąd opiera się na słusznym ogólnie założeniu, że przyrost masy jest różnicą intensywności anabolizmu i katabolizmu, nie powinna być stosowana do roślin. Zawiera ona bowiem związki allometryczne pomiędzy intensywnościami tych procesów i masą organizmu, a u roślin, wobec zasadniczego rozbudowania powierzchni w stosunku do objętości ciała i uwarunkowania anabolizmu od tej rozwiniętej powierzchni, związki te są trudno uchwytnie, a ponadto niestałe. Ponieważ funkcja Richardsa jest tylko przekształconą funkcją Bertalanffy'ego i także zawiera, choć w sposób mniej widoczny, stałą allometryczną, to naturalnie powyższe zastrzeżenia stosują się także do niej.

Funkcje z asymptotą w ogóle nie powinny być używane do prognozowania przebiegu wzrostu rośliny, gdyż końcowe wymiary — szczególnie rośliny wieloletniej, nie są z góry zdeterminowane, lecz są w dużej mierze wynikiem działania warunków, w jakich ta roślina się rozwijała. Stosowanie w botanice funkcji Richardsa i innych funkcji z asymptotą może mieć pewien sens, gdy chodzi o opis obiektów posiadających maksymalne, z góry określone wymiary końcowe. Funkcje te mogą być więc z powodzeniem stosowane na przykład do opisu wzrostu tych części rośliny, które charakteryzują się ograniczonym wzrostem, jak owoce czy liście [4, 13]. Znajdują one także zastosowanie przy opisie wzrostu biomasy całego zbiorowiska organizmów, rosnących na ograniczonej powierzchni [8]. Każdy osobnik, wchodzący w skład tego zbiorowiska, rósłby zupełnie inaczej w izolacji, natomiast konkurencyjne ograniczenie przestrzeni determinuje końcowy rozmiar całej biomasy na zajmowanej przez te rośliny powierzchni; w ten sposób asymptotyczna wielkość końcowa uzyskuje interpretację biologiczną.

Wszystkie dotychczasowe próby stworzenia matematycznego modelu wzrostu rośliny mają zatem wartość jedynie jako modele empiryczne (opisowe), i wydaje się problematyczne, czy mogą one stanowić właściwy punkt wyjścia w pracach zmierzających do poznania mechanizmu wzrostu rośliny, jak to sugeruje Hunt [6]. W fizjologii roślin podejmowane są dopiero pierwsze próby sformułowania modelu wyjaśniającego przebieg wzrostu. Model taki — gdyby udało się go zbudować — powinien uwzględniać modyfikujący wpływ środowiska, które nie działa na wzrost rośliny wyłącznie hamująco lub stymulująco, lecz zmienia sam przebieg wzrostu przez oddziaływanie na rozdział produktów fotosyntezy pomiędzy asymilujące i nieasymilujące części rośliny [26].

## LITERATURA

- [1] Beier W., Brehme K. H., Wiegel D.: Fortschritte der experimentalen und theoretischen Biophysik 16 VEB Georg Thieme Leipzig pp. 68, 1973.
- [2] Bertalanffy L.: Quart. Rev. Biol. 32, 217—231, 1957.
- [3] Blackman V. H.: Ann. Bot., 33, 353—369, 1919.
- [4] Causton D. R., Elias C. O., Hadley P.: Plant, Cell and Environment, 1, 163—184, 1978.
- [5] Emanuel M. N.: Biologičeskaja struktura i funkcja. Metodologičeskije i teoretičeskije problemy biofiziki. Izd. Nauka, Moskwa, 162—177, 1979.
- [6] Hunt R.: The fitted curve in plant growth studies. Math. and Plant Physiology. Ed. by D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. Academic Press, London, 283—298, 1981.
- [7] Kuzmičew W. W.: Zakonomiernosti rosta drevostojew. Izd. Nauka, Nowosybirsk, 40—54, pp. 158, 1977.
- [8] Pienaar L. V., Thurnbull K. J.: Forest Science, 19, 2—22, 1973.
- [9] Prodan M.: Forstliche Biometrie. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien, 432 pp. 1961.
- [10] Richards F. J.: Jour. Exp. Bot. 10, 290—300, 1959.
- [11] Richards B. J.: Plant Physiology. Ed. by F. C. Steward. Vol. VA. Academic Press, New York, London, 3—76, 1969.
- [12] Sager G.: Anat. Anz. 143, 147—157, 144, 235—245, 145, 366—374, 1978. 145, 71—82, 268—275, 369—379, 380—389; 146, 79—89, 188—200, 270—276, 390—399, 1979.
- [13] Sawinow I. P., Vasiliew B. R., Schmidt V. M.: Zhurnal Obščej Biologii. 581, 193—581, 1977.
- [14] Sikora B.: Ocena przydatności funkcji Backmana do badania wzrostu wysokości drzew i drzewostanów sosnowych. Państwowe Wydawnictwa Rolnicze i Leśne. Warszawa, pp. 73, 1974.
- [15] Sztencel I., Lech A.: Acta Physiol. Plant. 2, 319—321, 1980.
- [16] Sztencel I., Żelawski W.: Postępy Nauk Rol. 5, 61—68, 1981.
- [17] Sztencel I., Żelawski W., Pietkiewicz S.: Postępy Nauk Rol., (w druku).
- [18] Thornley J. H. M.: Mathematical models in plant physiology. A quantitative approach to problems in plant crop physiology. Academic Press, London, New York, San Francisco. 201—210, pp. 318, 1976.
- [19] Turner M. E., Bradley E. L., Kirk K. A., Pruitt K. M.: Math. Biosciences, 29, 367—373, 1976.
- [20] Walter R., Lamprecht I.: Sowriemiennyje teorii i urawnienija rosta. Ed. Zotin A. Termodinamika biologičeskich procesow. Izd. Nauka, Moskwa, 98—112.
- [21] Venus J. C., Causton D. R.: Ann. Bot. 43, 623—632, 1979.
- [22] Zotina R. S., Zotin A. I.: Zhurnal Obščej Biologii. 28, 82—92, 1967.
- [23] Żelawski W.: Studia Forestalia Suecica 160, 31—38, 1981.
- [24] Żelawski W., Lech A.: Bull. Acad. Polon. Sci. 27, 673—680, 1979.
- [25] Żelawski W., Lech A.: Acta Physiol. Plant. 2, 187—194, 1980.
- [26] Żelawski W., Sztencel I.: Acta Physiol. Plant. 2, 85—94, 1981.

Mgr Iwona Sztencel

Prof. dr hab. Włodzimierz Żelawski

Instytut Biologii Roślin SGGW-AR,

ul. Rakowiecka 26/30, 02-528 Warszawa