

樹木の形態形成*

馬場 啓一**

1. はじめに

樹木は、あまりにも我々の身近にありふれているために、日常的にはつい見過ごされている方も多いのではないかと思います。特に日本は降水量が多く、夏の気温も比較的高いために、植物が豊富に育ちます。以前、スペインから日本に來られた研究者の方が「山がみんな緑だ」とわざわざ言う意味が最初はわからなかったのですが、その方の故郷ではそういう景色の方がむしろ珍しく、山は土や岩が見えていて当然で、植物はあちこちに散在しているものだと説明してもらい、やっとわかったことがありました。日本人の多くはおそらく「山は緑なもんだ」と、疑うことなく思っているのではないかと思います。樹木は地上の植物の大半を占め、光合成により大気中の二酸化炭素を吸収して酸素を放出することで、地球環境の保全に寄与する主役を務めるばかりでなく、いろいろな面で我々の生活と密接に関わっており、人類はその恩恵を受け続けてきました。樹木のお世話になってきたのは、文字を持たなかった先史時代はもちろん、ひょっとすると人類が現在の人類になる以前からだったかも知れません。樹木の内部に蓄積される木部は、木材として家屋や家具などになって我々の生活を支えてくれています。また、花を楽しませてくれる花木、実が食用となる果樹や葉が取れる薬用木というものもあります。しかし木でさえあればどんな時でも何でも使えるというわけではなく、どの木がどういう役に立つのか、それを先史の頃から人類は経験的に学び、役立てて来ています。つまり各樹木を的確に役立てるためには、まずそれぞれの樹種を識別できることが大切だということになります。本当に正しく樹種を識別するためには、花や実、葉の形態を細かく観察しなければなりません。遠目から見ても分類群の近い樹種は比較的似たような樹形をしているものが多く、慣れてくるとザッと概観しただけで、全部ではありませんが、だいたいの樹種や、あるいは分類群程度の見分けがつくようになります。こういった近縁の樹木が似た樹形を形成するのは遺伝的な要因で決定されています。その一方で、それぞれの樹種が密に育ったか、1本木として育ったかに寄っても形が変わったり、また、光の環境や生育地の傾斜などの環境要因の変化に対応して、1本1本の樹木は常に枝や幹を曲げることで多少の樹形を変える能力を持っています。全く同じ樹形に育つ木というのは、当然ながら、一組も無いと言えるでしょう。樹木の形態はどのようにして形成されるのかについて少し詳しく述べていきたいと思ひます。

2. 樹形のいろいろ

樹木とは、地面より上に出ている部分が何年も生き続け、なおかつその幹や茎の中に木部（木材）と言われる組織を蓄積しながら太っていく植物のことを言ひます。温帯では普通、毎年1つの年輪を重ねていきます。木部を積み重ねながら太くなっていくことを肥大成長と言ひます。また、地上部の組織が生きていて、冬にも青々とした葉を着けていたとしても、茎の中に木部を蓄積していかない植物は樹木とはいひません。たとえば冬芝などがこれに当たります。秋に全ての葉を落としてしまう落

* 2011年9月28日作成 本稿は第8回生存圏研究所公開講演会(2011年10月23日開催)講演要旨に加筆・修正を行ったものである。

** 〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所バイオマス形態情報分野
E-mail: kbaba@rish.kyoto-u.ac.jp

葉樹ですが、幹の中では細胞が生きており、休眠したまま冬を越し、次の春を迎えると休眠を打破して前年までに蓄えた幹や枝の先から次の年の芽を開き、葉が展開します。このように、それまで地上部で成長した高さや広さを利用して、樹木は翌年の春に近隣の他の植物より多少なりとも光を得るために有利な位置に葉をつけようとしているのだとも言えるでしょう。

樹木をその樹形によって言い分ける時に、高さに着目した方法があります。高木・低木という分け方です。あるいは喬木、灌木といった言葉を目にされた方もおられることと思います。その定義を調べてみると、かなりいろいろあり、高木の方から見ると、高木は5メートル以上とか3メートル以上とか、高木と喬木は同じであったり、高木は5メートル以上で喬木は3メートル以上としていたり、かなりまちまちです。おなじように低木や灌木の方でも、灌木の方が3メートル以下・低木は人の背丈以下とするものがあるかと思えば、低木と灌木は同じ物の言葉違いとするものもあり、1メートル以下は別に小低木とさらに分けるものもあつたりします。岩波書店の生物学事典（第4版）¹⁾によれば、高木と喬木は同じもので、低木も灌木も同じものとあります。高さ2メートルを高木・低木の境界とするのを第一義として紹介し、ほかに2メートル以下を低木、8メートル以上を高木、その中間の2～8メートルの高さの木については移行的なクラスとしている例や、利用の面から林業分野で4～5メートル以上を高木としているという例が紹介されていました。一般的に、高木（喬木）と言われる樹木は、メインの幹となる部分と枝との区別が比較的つきやすく、低木（灌木）と言われる樹木では、主たる幹と言える部分を見分けることが困難な樹形をしているようです。低木の地際や地下で細かく分かれた幹一本一本の寿命はあまり長くなく、それぞれは数年で枯れて、新しく生えてきた別の幹と交替していく場合が多いそうです。

低木と比べて高木の方はぱっと見た感じでわかりやすい樹形のバリエーションが豊富です。針葉樹はおおむね地際から主幹が真っ直ぐ天まで伸びようかというくらいはっきりしており、主幹とかなり開いた角度で、いかにも枝らしい細い枝が出ている形を良く見かけます。広葉樹では途中まで主幹がはっきりとしているものの途中から幹そのものが枝分かれして、上半分ではどれが主たる幹なのかわかりにく



図1：ツツジ 低木（灌木）の1例



図2：クロマツ 高木 針葉樹の1例



図3：アキニレ 高木 広葉樹の1例

くなるケースが多いようです²⁾。その形はほうき状であったりきのこ状であったりしますが、分類上近縁のものは比較的似た形状になることが多いようです。

3. 樹形を決める遺伝的な要因

いろいろな形をしている樹木の形態は、あらかじめ決められた設計図に則って構築されます。遺伝的な要因と言えるものです。それぞれの樹種によって枝の付き方が違い、それによって形成される形態が変わってきます。枝の付き方にはまず互生と対生といて、互い違いに枝がつく（互生）か、同じ場所に2本つくか（対生）に大別されます。対生よりさらに枝が増えた、たくさんの枝が一ヶ所（あるいは近傍）から出ているのを特に輪生と呼んだりします。互生か対生かで全体の樹形に大きな影響が出ることはあまりありませんが、輪生の物は独特の形状になります。次の要因に枝の付く頻度と角度があります。頻度は次の枝がどれくらい離れて出てくるのかで決まります。頻度が高いほど密な樹形になります。枝の角度もまた重要な要素です。図5³⁾を見るとおもしろいことがわかります。もともとは同じ長さの線を2分岐で繰り返しただけの図形で、平面で表せばただの幾何学模様にはしか見えません。これにある角度を付けて立体的に表示するにすれば、樹木らしく見えます。さらにそれぞれの線分間の角度（枝の角度）が小さい場合には、ほうき状となってケヤキなどのニレ科（の若木）っぽく、そして角度が大きくなると、サクラなどの樹種に近い形状になります。枝の出る角度については、周囲の枝や幹との関係からそれぞれの枝で角度が決まっているとする仮説があります。Equilibrium position（平衡位置）仮説といいます⁴⁾。この位置は周囲の状況が変化すれば、その変化に応じて変わるもので、いつも変動するものと考えられています。

樹形を決定している最も重要な要因のひとつに頂芽優勢の強さの違いというものがあります。無傷の植物体では一般に茎の頂点にある芽が次々と葉を開き伸びていくのに対して、それよりも低い位置の葉の付け根に出来た芽（腋芽：えきが）は休眠したままその成長が抑えられます⁵⁾。このように頂端の芽だけが成長することを狭い意味での頂芽優勢と言います。頂芽優勢がどれほど強くてもやがては腋芽が成長し、枝となって樹形にふくらみと大きさを与えるようになります。頂芽優勢の程度が強ければ強いほど幹と枝の区別がはっきりとしてきます（図4）。いわゆる我々が良く思い浮かべるスギ

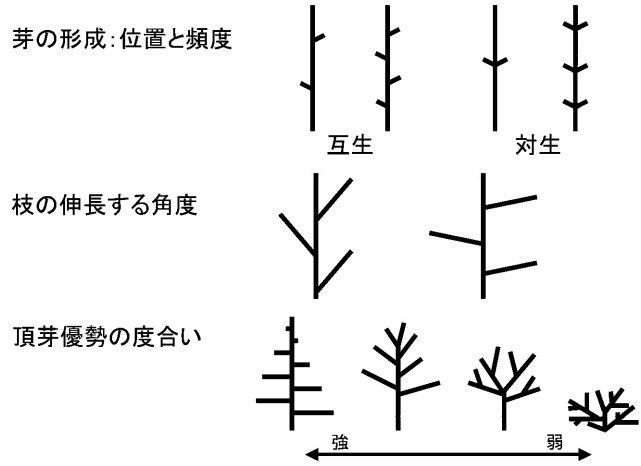


図4：樹形を決める遺伝的要因のいろいろ



図5：2分岐モデルによる樹形シミュレーション³⁾ 単に2分岐させた線分の集合 (a) に立体的な角度をつける (b) と樹木らしく見える。さらに線分を増やして浅い角度をつける (c) とケヤキっぽく、同じ線分集合の角度を広げるだけ (d) でサクラっぽく見える。



図6：ユリノキ 頂芽優勢の強い広葉樹の例。
針葉樹のように上の方まで幹と枝の区別がはっきりしている。

の若木やクリスマスツリーに使うドイツトウヒなど、典型的な針葉樹っぽい樹形は、たいへんに頂芽優勢が強い樹形であると言えます。一般に歳をとって樹齢が大きくなると頂芽優勢は緩んできます。スギでも先端が三角に尖った形から丸くなってきます。広葉樹では、頂芽優勢の緩むのが針葉樹より早いようで、ほうき状やきのこ状な樹形の場合でも途中から主たる幹がどれなのかがわからない形で樹形を形成していききます。さらに頂芽優勢が緩んだ樹種が低木や灌木といった樹形になると考えられます。一般的に針葉樹では頂芽優勢が強め、広葉樹は頂芽優勢が緩めではありますが、生物の世界では何事にも例外があるもので、針葉樹ではウツクシマツというアカマツやクロマツの変種があり、地際から何本もの幹が分岐して生えており灌木のような見かけをしています。広葉樹ではユリノキなどは、かなり長い間頂芽優勢が強くて、幹と枝の区別がハッキリとした真っ直ぐ天に向かって伸びているような樹形をしています。頂芽優勢のメカニズムについて、当初は各組織によってホルモンに対する感受性が異なり、頂芽で合成される植物ホルモンであるオーキシ

ンが腋芽の成長を抑制しているものと考えられてきました。そののち、サイトカイニンという別の植物ホルモンが腋芽の成長を促進する作用があることがわかり、さらに腋芽周辺でのサイトカイニンの生合成をオーキシニンが抑制していることがわかってきました⁵⁾。つまり、頂芽で作られて運ばれるオーキシニンの量が多かったり少なかったりすることや、腋芽周辺でのサイトカイニンの合成される量が多かったり少なかったりすることで、頂芽優勢の強さの違いがあるのだろうと現在のところは考えられます。

4. 環境応答による形態の変化

前章では、それぞれの樹種によってある程度決められた形がどのようにして作られていくかという話をしました。樹木に限らず高等植物は最初に種子なり胞子なりが着地して根を張った場所から動くことができません。生涯同じ場所ですべて生きて行くのですから、環境の変化に対して植物体の内部ではめまぐるしい変化を起こして応答し、環境の変化に対して対応していると考えられます。例えば動物ですと暑い時には日陰に行ったり水浴びをしたり移

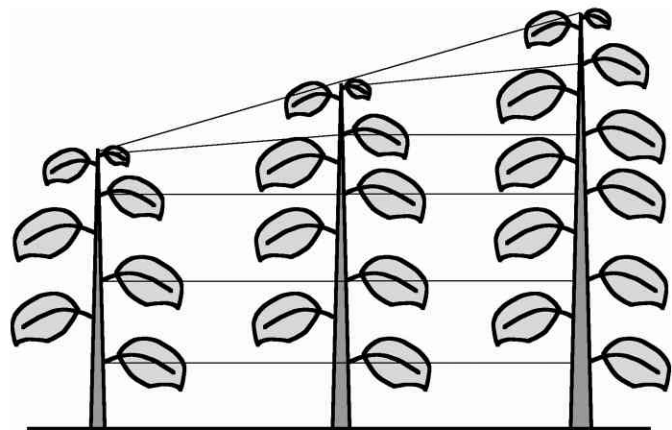


図7：植物の成長のしかた 植物は茎の先端だけが伸びて生長するので、伸長の止まった下の部分の葉や枝の位置は、ずっと変わらない。

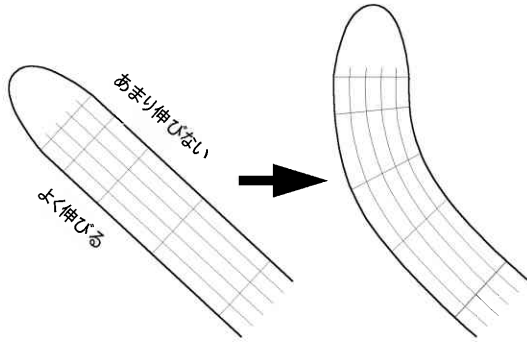


図8：植物の成長点付近での屈曲

ひとつひとつのマス目が細胞とします。曲がる内側の細胞は1つ1つがあまり伸びず、反対側の細胞が伸びることによって、その成長の差が長さの差となり、曲がることができる。

動することでかなりな部分に対応していますが、植物ではそうは行きません。いろいろな環境の変化に対する植物の応答は、多種多様なものがありますが、ここでは重力や光環境の変化に応答して、茎がより好ましい位置を占めるための形態の変化について述べていきます。植物は、重力や光の状況を検知して自分自身の形態や姿勢を制御しています。先の章で述べた **Equilibrium position** (平衡位置) 仮説についても、環境要因として一番大きなものは重力であると考えられています。植物の茎、幹や枝はそれぞれの場所で常に重力の方向を検知しており、重力の方向に対してそれぞれの茎の最適な角度があるとされています。メインの幹となる部分においては重力と幹のなす角度がゼロであるだけで、他の枝と比べて制御のしくみについて違いは無いと考えられています。それぞれの枝や茎、

幹があるべき位置 (**Equilibrium position**) からずれた場合に、植物は枝や茎、幹を曲げることでその位置をあるべき位置に戻そうとします。

植物の茎や幹はどうやって曲がるのでしょうか。植物はわれわれ動物と違って先端成長しています (図7)。我々人間を含む脊椎動物では各骨ごとに生長点があるので、全体が伸長しますが、植物では芽のちょっと下辺りだけが良く伸びて成長し、一旦伸長が止まると後から伸びることはなく、先端以外の葉の位置は変化することがありません。この最も伸長成長している部分では、植物が茎を曲げたい内側の細胞の伸びが抑えられ、外側の細胞の伸びが促進されることによって曲がります (図8)。このことを伸び方に偏りがあるという意味で偏差成長といいます。この偏差成長は、草本植物も木本植物も両方ともやることができ、柔らかい組織が水を吸って曲がるのですからその反応は速く、だいたいどの植物でも24時間以内に向きたい方向 (たいていは鉛直上方) を向いて安定します。典型的な草本植物ではこの偏差成長による屈曲し

かやらず、すでに伸長の止まっている下の部分の形はそのままのものもあります。木本植物は、この偏差成長による屈曲だけでなく、伸長が止まって年輪を重ねながら太っている部分でも曲がることができます⁶⁾。針葉樹では形成されると伸びたがる圧縮あて材という木部を曲がりたい外側に形成し、広葉樹では逆に形成さ

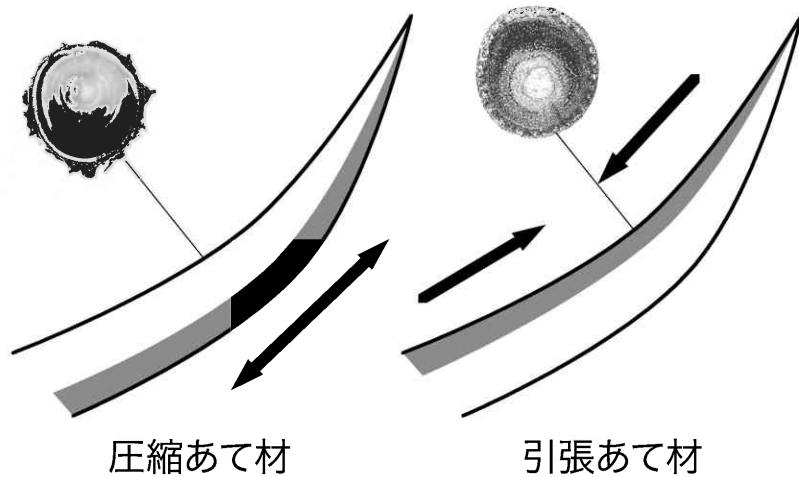


図9：あて材形成による樹木の屈曲 左は針葉樹、右は広葉樹。伸長成長を終えて木部を蓄積している部分では、あて材という特殊な木部を形成して幹や枝を屈曲させる。

れると縮みたがる引張あて材という木部を曲がりたい内側に形成することで木部の形成されている幹や枝を屈曲させます。なぜあて材は形成されるときに変形しようとするのか、最終的なメカニズムはまだあきらかになっていませんが、引張あて材について、細胞壁の中の成分でキシログルカンというヘミセルロースの一種が引っ張る力を生み出す機構に寄与していることがわかって来ました⁷⁾。それは、キシログルカン分解酵素の遺伝子を遺伝子組換えで導入したポプラの木が横倒しにされても野生株のように起き上がれないこと、幹の内部ではちゃんと引張あて材を形成していることなどの実験結果から明らかになりました。木部（木材）は細胞を包んでいる細胞壁という部分だけが蓄積されて作られています。この細胞壁は、セルロース・ヘミセルロース・リグニンという3種類の高分子成分からなります。セルロースは細長い分子が自分たちで集合して自動的に束を作り剛直な物性をしています。そのセルロースの間をつないでいるのがヘミセルロースで、最終的にリグニンで固めた構造になっています。引張あて材の引っ張る力を生み出す細胞壁の典型的な例では、リグニンが存在しません。セルロースは剛性のある分子ですので、変形されるとバネのように戻ろうとします。このセルロース同士をくっつける役割をキシログルカンというヘミセルロースが担っていることで細胞壁全体が縮もうとする力を発揮するのだと考えられます。

参考文献

- 1) 八杉龍一ら編、岩波 生物学事典 第4版、岩波書店 (1996)
- 2) Kramer, P.J., Kozlowski, T.T.: *Physiology of trees*, p. 448, McGraw-Hill Book Co., Inc., (1960)
- 3) 本多久夫: 樹木の形. プラントミメティックス、37-47、甲斐昌一・森川弘道監修、(株) エヌ・ティー・エス、(2006)
- 4) Wilson, B.F., Archer, R.R.: Reaction wood: Induction and mechanical action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 28, 23-43. (1977)
- 5) 森 仁志: 頂芽優勢. *植物ホルモンの分子生物学*、170-178、小林共一ら編、講談社サイエンティフィク、(2006)
- 6) 馬場啓一: 力学ストレスと組織. *環境応答*、p. 153-160、寺島一郎編 朝倉植物生理学講座5 朝倉書店 (2001)
- 7) Baba, K., Park, Y.W., Kaku, T., Kaida, R., Takeuchi, M., Yoshida, M., Hosoo, Y., Ojio, Y., Okuyama, T., Taniguchi, T., Ohmiya, Y., Kondo, T., Shani, Z., Shoseyov, O., Awano, T., Serada, S., Norioka, N., Norioka, S., Hayashi, T.: Xyloglucan for generating tensile stress to bend tree stem. *Mol. Plant*, 2 (5), 893-903 (2009)