

植物形のパイプ・モデル理論とその展開

京大・農 大 畠 誠 一

植物群落による物質生産機構を解明する過程で、植物群落をできる限りありのままに表現する図解法、生産構造図が発明された。一本の草でも、ひとつの群落でも、一定の厚さで刈り取り、層ごとの葉の重さ ($\Gamma(z)$) を左側に、枝と茎の重さ ($C(z)$) を右側に画く (図 1, A) とその構造図ができあがる。その図は、草本群落でも森林でもよく似た形となる。植物形に関するパイプ・モデル理論 (篠崎ほか, 1964a, b) は類似した植物形に注目して作られた理論である。この提案がなされてからすでに 10 数年が経過し、二、三の発展がみられた。そこで、パイプ・モデル理論の紹介と、その後の展開について説明したい。

図 1, A は高さ 11.3 m の 1 本のツバキの生産構造図である。先端から z の距離の葉および幹と枝の重量をそれぞれ $\Gamma(z)$, $C(z)$ とし、左側の葉の部分だけを先端から積算すると、点線より上部で左右がよく似た形となる (図 1, B)。葉の積算量を $F(z)$ とすると、

$$F(z) = \int_{\text{top}}^z \Gamma(z) \cdot dz. \quad (1)$$

$F(z)$ と $C(z)$ は常に比例関係となる (図 1, C)。すなわち、

$$F(z) = L \cdot C(z) \quad (2)$$

ここで、 L は比例定数で長さの単位を有する。 $C(z)$ は単位長さ当りの幹と枝の重さであるので、材の比重が一定と考え、幹と枝の断面積とみなしてよい。そこで、(2) 式から、葉の量は

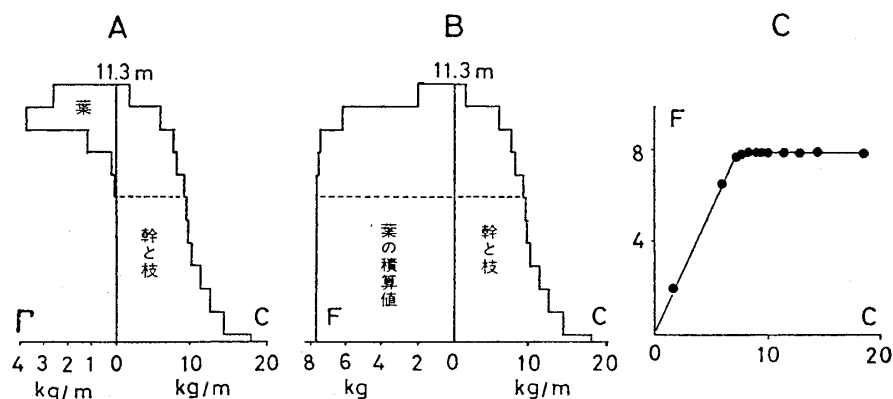


図 1. Γ , C と積算葉量 F の垂直分布, および $F \sim C$ 関係

幹と枝の断面積に常に比例する。この関係がパイプ・モデルの基本となる。植物体の基本形は、単位量の葉と、その葉から地面まで連続する一定太さの材のパイプからなると考えられ、1本の樹木は無数の葉と、パイプの束が集まってつくられるとした。このパイプは、葉を生理的にも機械的にも支える役目をもつ。図1, Cにみられる $F \sim C$ の水平部分は、パイプと連結していた葉が枯れ落ち、古いパイプが封入されるためにあらわれるといわれる(図2)。

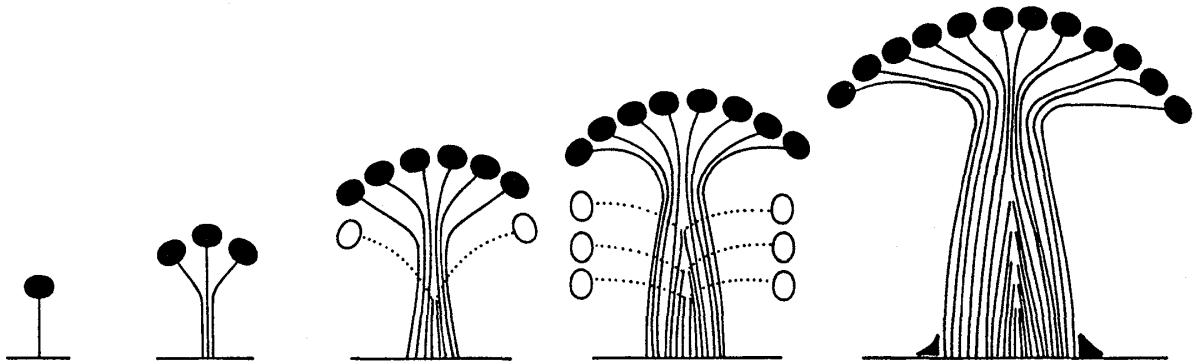


図2. 樹形のパイプ・モデルの模倣図

パイプ・モデル理論では、さらに、パイプの束が集まってできあがる樹木の形を調べた。根が切れないように土を除き、しごいて一本の束にすると円柱形になるとされ、枝も集めて1本の柱としてみると円柱形に近い形になり(種類によって多少異なるという)、幹は梢端部、直幹部、根株部分で三個の円錐形になるとされた。以上がパイプ・モデルの主な提案であった。

パイプ・モデルでは、古いパイプの蓄積様式の解析が残されていた。図1, Aにおいて、ある層の幹と枝は、それ以上の層の植物体の重量 $T(z)$ を機械的に支えている。このため、 T と C の間に何らかの関係があるものと考えられる。

$$T(z) = \int_{\text{top}}^z (\Gamma(z) + C(z)) \cdot dz \quad (3)$$

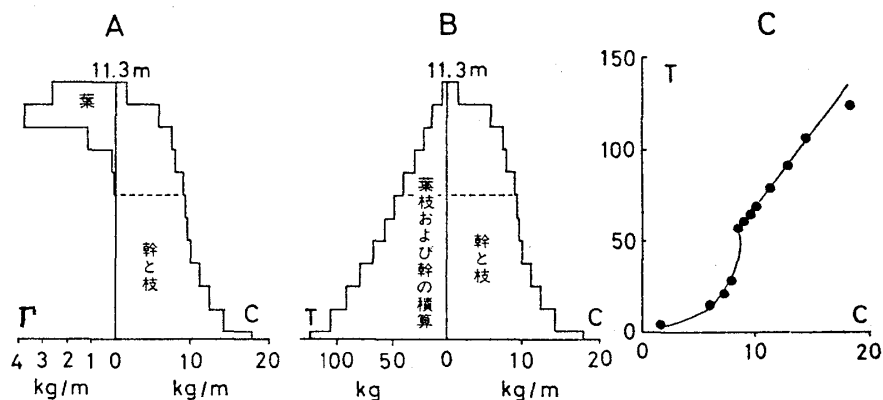


図3. Γ , C と積算植物重量 T の垂直分布, および $T \sim C$ 関係

とすると、 T と C は葉の分布しない下部で直線関係となる (図 3, C)。 (3) 式から、

$$\frac{dT}{dz} = F(z) + C(z). \quad (4)$$

葉が分布しない下層では $F(z) = 0$ となり、 (4) 式は

$$\frac{dT}{dz} = C(z). \quad (5)$$

一方、 $T \sim C$ 直線関係から、

$$T(z) = a \cdot C(z) + b, \quad (6)$$

ここで、 a 、 b は定数である。 (5) 式と (6) 式から

$$\frac{dC}{dz} = \frac{1}{a} \cdot C(z). \quad (7)$$

(7) 式を積分すると

$$C(z) = C_0 \cdot \exp[z/a] = C(z_0) \cdot \exp[(z - z_0)/a]$$

となり、 $T \sim C$ が直線関係となる部分では、 $C(z)$ は下方に指数関数的に増大する。この幹の形は静力学的に解かれて、幹の単位横断面積にかかる圧縮応力が一定の形を意味する。定数 a は長さの次元を有し、応力に比例した定数である。一本の樹木の幹は、どの断面で調べても応力が一定となるようにつくられている。これを植物形の静力学モデルと呼んでいる (大畠・篠崎, 1979)。 a の長さは植物の高さに比例し、葉のつく枝の最下枝までの高さにはほぼ一致する。

図 3, C の最も右の点は、 $T \sim C$ 直線関係からはずれる。これは根株部分のふくらみによる。このふくらみは、上層の幹から続く $C(z)$ の指数関数に、さらにもうひとつの根株特有の指数関数を加えた形からなる (吉良・小川, 1971)。根元の補強部分の形も、(7) 式の a の値と同様、樹木の高さに比例して変化する (渡辺・大畠, 1980)。

パイプ・モデル、静力学モデルは地面に対して垂直に伸びる高等植物にあてはまるが、ツル植物ではこれらの原則はくずれる。

植物形に関するふたつのモデルで残された問題は枝および根の分岐様式の解析である。枝の分岐に関しては、ある程度まで調べが進められている。この解析は河川で見い出された整理の方法で、地図に表わされた河川をすべての分岐点で区切り、細分化されたそれぞれの水流に順位をつけてまとめる方法である。順位のつけ方は次の規則に従う。

1. 同次の水流が合流した時に次数がひとつあがる。
2. ただし、ある次数より小さな順位の水流が合流しても、順位 (次数) は変らない。

この規則に従って各水流に順位をつけると、順位が低いほど水流数は幾何級数的に増大する。この幾何級数的性質は、水流の長さ、集水面積、河川勾配などにもあてはまる。

樹木の枝に河川と同じ方法で順位をつけて調べると、河川で見い出された幾何級数的な性質があてはまる。順位 u に対する枝数 N_u 、枝の平均長 $\bar{L}_u$ は次の関係に従う。

$$\text{枝数則, } N_u = R_b^{(s-u)}$$

$$\text{枝長則, } \bar{L}_u = \bar{L}_1 \cdot R_L^{(u-1)}$$

ここで、 s はサンプルとされた樹木の最高次数、 R_b は分岐比、 $\bar{L}_1$ は1次の枝の平均長、 R_L は長さの比である。 R_b 、 R_L は次式によって定義される。

$$R_b = N_u / N_{u+1}$$

$$R_L = \bar{L}_{u+1} / \bar{L}_u$$

なお、枝の太さ、枝の重さも長さと同様の関係が成立する（大畠・四手井，1971a）。樹木の樹冠部分をしごいて1本の柱にした場合、ほぼ円柱形に近似されるので、これらの関係のうちで、枝数則（または分岐比の大きさ）が重要である。分岐がランダムに行なわれた場合、分岐比は4.0に近似する。樹木の場合、1種類の樹種ではほぼ一定の分岐比をもつ傾向があり、環境条件の変化に対してもかなり安定した性質である。しかし、葉の生活形のちがいによって、分岐比が異なる。葉が常緑で小さい種類で分岐比は大きく、6.0～11.0程度を有し、陽性の落葉樹では3.0～4.0となる（大畠・四手井，1971b）。

樹木の樹冠部分の枝分かかれはパイプの束の分岐様式と理解され、樹冠部分は1次の枝とそれにつく葉の量を基本単位として、枝が次々と積み重ねられた形態をもつ。

参 考 文 献

- Kira, T. & Ogawa, H. 1971. Assessment of primary production in tropical and equatorial forest. Proc. Brussels Symp. 1969. UNESCO. 309–321.
- 大畠誠一・四手井綱英. 1971a. 樹木の幾何級数的形質と呼吸量推定について. 科研特定研究「生物圏の動態」中間報告, 四手井綱英編. 78–85.
- Oohata, S. & Shidei, T. 1971 b. Studies on the branching structure of trees. I. Bifurcation ratio of trees in Horton's law. Jap. J. Ecol. 21: 7–14.
- Oohata, S. & Shinozaki, K. 1979. A statical model of plant form—further analysis of the pipe model theory. Jap. J. Ecol. 29: 323–335.

本 多 久 夫

- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. & Kira, T. 1964 a. A quantitative analysis of plant form— the pipe model theory. I. Basic analysis. Jap. J. Ecol. 14: 97–105; 1964 b. Ibid. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Jap. J. Ecol. 14: 133–139.
- Watanabe, M. & Oohata, S. 1980. Studies on bamboo culm form. (I) On *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. J. Jap. For. Soc. 62: 9–16.

生物体にみられる幾つかの空間分割

鐘紡ガン研 本 多 久 夫

はじめに

「生物体の千差万別ともみえる形はどう遺伝情報と関わっているのか」という問題に、形の側から遺伝情報に向って遡るアプローチを試みてきた。それは複雑な形をその構成単位の性質によって理解しようとする試みであって、³⁾ 樹形を二股分枝の性質で¹⁾ 生物体組織を細胞の性質で^{6), 11)} 説明しようとするものである。こうするうちにいままで研究対象にしてきたものはどれも生物が空間をどう占めて利用しているのかという、空間分割による空間支配の観点からもながめられることに気付いた。この観点から自分の関わってきた仕事をここでもういちど振り返ってみたい。

1. 枝による葉の拡り

ここでは枝のいくつかの機能のうちで、葉を支持して日光に露出させることを考える。

東南アジア原産の樹木テルミナリア (*Terminalia catappa* L., Combretaceae) は鉛直で真直ぐな幹から枝が擬似輪生して、数層の葉の棚になっている喬木である。この樹木は規則的な成長をするから、少ないパラメータで樹形を決めることができる。⁴⁾ 輪生した1つの棚の枝の集りは例えば図1aのようになっていて、この枝振りは(輪生の仕方をはじめから決ったものと考えれば)二股分枝の仕方だけで決まる。樹木の二股分枝は左右の分枝の2つの角度と、親の枝に対する左右の子の枝の長さの比だけで決められる。¹⁾ 図1aは、これらの値に観測値を使って枝振りを描いたものである。テルミナリアの葉は各枝の末端に束になって生え、これは円盤で近