

# 樹形はどのようにつくられるか—樹形形成過程の認識—

八田洋章\*

HATTA, Hiroaki\*: Tree Architecture — Its Constructive Process

## 目 次

緒論	1
I. 樹形形成研究のあらまし	4
1. 樹木生理の研究結果から	4
a. 樹形形成と頂芽優勢	
b. 樹形形成と樹齡	
c. 樹形形成と枝の角度	
d. 樹形形成と環境要因	
① 光	
② 重力	
③ 水分の過不足	
④ 温度	
2. 樹形形成研究への記載的アプローチ	11
a. 樹形のパイプモデル	
b. 分枝様式結合樹形	
c. Hallé and Oldeman による Architectural モデル	
3. コンピュータによる樹形解析	18
II. 低木類における樹形形成過程認識の試み	21
1. ガマズミ属における樹形形成過程の解析	23
2. 実生の継続観察と成熟枝調査のドッキング	23
III. 樹形観察の実際—ネパールその他での樹形調査	26
考察とまとめ—実生研究の重要性—	29
謝辞	30
Summary	30
引用文献	30

## 緒 論

樹木の外観、『樹形』はありふれた現象として漠然と認識されてきたが樹形の三次元構造を量的に正確に把握することは大変難しい。また環境次第で容易に変化すると一般に思われていることも、樹形研究がいま一步進展せず、科学として十分昇華し得ていないとされる一つの原因であろう。まして本論で筆者が主張する、出来上がった形そのものよりも樹形形成の過程が重要であ

\* 国立科学博物館 筑波研究資料センター 筑波実験植物園, Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Tsukuba, 305.

て、それを如何に認識するかの研究などはごく少ない。

樹形はその形成過程で環境の影響を強く受けるに相違ないが、その基本は遺伝的に規定されているようだ。筆者は数年来日本産温帯樹種を中心に、実生の生長経過を追跡しているが、種ごとに特異的で、しかも同種の個体群では極めて類似の生長経過を示すことにその認識を新たにしていく。《樹形は遺伝的な基本プランがあって、それに生長過程を通じ様々な環境の影響を受け、それらの総体として構築される》と考えられる。その際、遺伝的な支配を強く受ける種類ほどその種の特徴的な形状を保ち得 (Fig. 1), 弱い種ほど環境に対する反応が大きくて多様な形を示す結果となる。

樹木は生長様式の違いなどから高木と低木が認識され、ラウンケル (C. Raunkiaer) の生活型とも対応させて扱われてきた。植生調査などで盛んに使用される用語であるが、その区分はいま一つ明瞭でない。特に樹高などは相対的なもので、同じ種が高木層に入れられたり、低木として扱われたりする。一般には人間の背丈ないし 2~3 m を両者の境とすることが多く、次のように定義されている (清水 1990, 佐藤・堤 1978)。

低木: 主幹が不明瞭で、根際から幾本かの枝が叢生し、高さが 2 m を越えない (清水), または 4~5 m 以下で幹と樹冠との区別が不明瞭なもの (佐藤・堤)。灌木ともいう。樹高によって低木とわい性低木または小低木にわけらる。なお、ミヤギノハギ等のように開花結実後に枝の大部分が枯死し、翌年基部から新梢が伸びるものがあり、この場合は半低木または亜低木という言葉が充てられたりする (清水)。

高木: 主幹が明瞭で高さ 2 m 以上に及ぶもの (清水), または樹高 4~5 m を超え、幹と樹冠の区別が明らかなもの (佐藤・堤)。喬木ともいう。樹高により亜高木, 高木, 超高木にわけたりする。



Fig. 1. Some of trees are possible to determine species on the basis of tree form (left: *Cornus controversa*, right: *Fagara ailanthoides*).

一方、樹形は芽や枝の多様な伸長に規定され、頂芽優勢が重要な役割を果たすと考えられ、主軸の伸長が側枝のそれより著しい場合は針葉樹型（主軸が明瞭；Fig. 2）、側枝の伸長が頂枝より大きいか同じ場合は広葉樹型（主軸が消失；Fig. 3）

となる。前者を“excurrent”と呼び、頂芽優勢の強い場合、後者を“decurent”と呼んで、頂芽優勢の弱い場合と理解されてきた（Brown 1971）。その他ヤエヤマヤシなどの単幹の樹形“columnar”も亜熱帯域の樹木景観として重要で、この場合は側枝を欠き、主軸の先端だけが生長する結果と理解できる（Fig. 4）。これらの語彙は樹木のおおまかな形を表現するときの言葉としては適切で有用である。

以上のように少なくとも温帯域における樹木の形は我々の目に映るありふれた現象として漠然と認識されてきたが、その構築の基本を理解しようとするようになったのは比較的最近のことである。

樹木の構造は葉や花を配置するための骨格となり、樹木の生活を知るためにも樹形の正しい理解が欠かせないなど、樹形の研究が生態学と深く関わるのは当然であるが、分類学との接点も大きい。従来の、植物体のごく一部を扱ってきた標本研究に比べ樹形の研究は強く環境指向的で動的であり、栄養生長期の形質も重視される。記載的にも新たな形質を加え、これまでの分類学的記述をより完全にするという一面を持っている（Tomlinson 1987）。

本報では「樹形形成の過程をいかに認識するか」のテーマに沿って、樹形研究のごくおおまかな流れを述べ、目下筆者と共同研究者らが低木類を中心に進めつつある



Fig. 2. The excurrent growth habit of *Metasequoia glyptostroboides* (left).  
 Fig. 3. A typical decurrent crown of *Aphananthe aspera* (right, upper).  
 Fig. 4. The columnar growth habit of *Satakentia liukuensis* (right, lower).

●実生から成熟個体に至る樹形形成過程の継続観察および

●成熟個体におけるフェノロジーの観察と萌芽枝の更新経過の観察

の仕事のごく一端を紹介し、今後の研究の指針としたい。あえて繰り返すと、樹形が構築される過程がどのように進行するかの研究はまだ緒についたばかりであって、本報文はその模索段階の一報である。

## I. 樹形形成研究のあらまし

### 1. 樹木生理の研究成果から

従来樹木の生長については、生理学的な実験研究を中心に多くの知識が蓄積されてきた (Kozłowski 1962, 1971)。従って樹形を意識してなされた研究ではないが、結果的には樹形形成の基礎研究だとみなされ得る。

#### a. 樹形形成と頂芽優勢

側芽の発達を抑制する頂芽優勢 (apical dominance) の問題は Thimann and Skoog (1933, 1934) の古典的な仕事をはじめ、多くの実験研究が続いたが、生長パターンを調整する生理的機構は複雑で、頂芽優勢の強弱だけでは説明できないことが多い。

Brown *et al.* (1967) は apical dominance (頂芽優勢) という言葉は元来草本植物で使われたように現在伸長しつつあるシュートの側芽抑制、つまり同時枝の発生を抑える意味に限って用いるべきで、樹冠全体に対して使用すると誤解を招き易いとし、樹形を考える場合は“apical control” (頂芽支配) の概念を加える方がより適切であろうと提案した。例えば、緒論で少し述べた針葉樹と広葉樹の樹形については、全体として強い“apical control”と弱い“apical dominance”で針葉樹型 (excurrent) が、逆に弱い“apical control”と強い“apical dominance”で広葉樹型 (decurent) となると理解できる。

#### b. 樹形形成と樹齢

樹齢の増加に伴う樹形の変化も樹形形成を考える上で重要である。例えばアカマツやクロマツは他の針葉樹同様に“excurrent”型であるが、老齡樹では広葉樹の様な“decurent”型となることは一般に観察される (Fig. 5)。どの高木類も生長のある期間“excurrent”の時期を経ているはずで、でなければ主幹を作れない。どの様な生理的あるいは生態的条件で“excurrent”から“decurent”へ変換するかは大変興味深い問題で、それは主軸の先端部の腋芽の伸長が頂芽の伸長をどの時点で超えるかという問題に置き換えられよう。筆者はヤマボウシの生長段階を3生育期に分けて考察した際、開花結実の始まる15年生頃に“excurrent”型から“decurent”型への転換が生じることを報告した (八田・本多 1991)。すなわち頂芽の伸長が側芽の伸長より大きくて、縦方向の伸長が中心の垂直生長期から、頂枝より側枝の伸長が大きくなり、横方向への伸長が相対的に大となる水平生長期への転換が生じた。

樹木では個体全体としてみると枝の先端ほど生理的に加齢が進んでおり、今年生枝が基部の主枝より老齡であることになる。このことは長枝や短枝形成の問題とも関連し、樹形を決める大きな要因となる。八田 (1980) によれば、ヤマボウシの場合樹冠頂部における短枝の出現頻度は、樹齢2年生で0%、10年生で37.7%、30年生で95.8%、50年生で100%であった。Wilson (1966) によれば *Acer rubrum* の老木の樹冠で、90%以上が短枝で占められた。このように樹齢の増加に伴って短枝の割合が増加することは、維管束の発達が不十分で水分や養分の分配に恵まれず、枝間での競争の結果 (Moorby and Wareing 1963) とも考えられている。

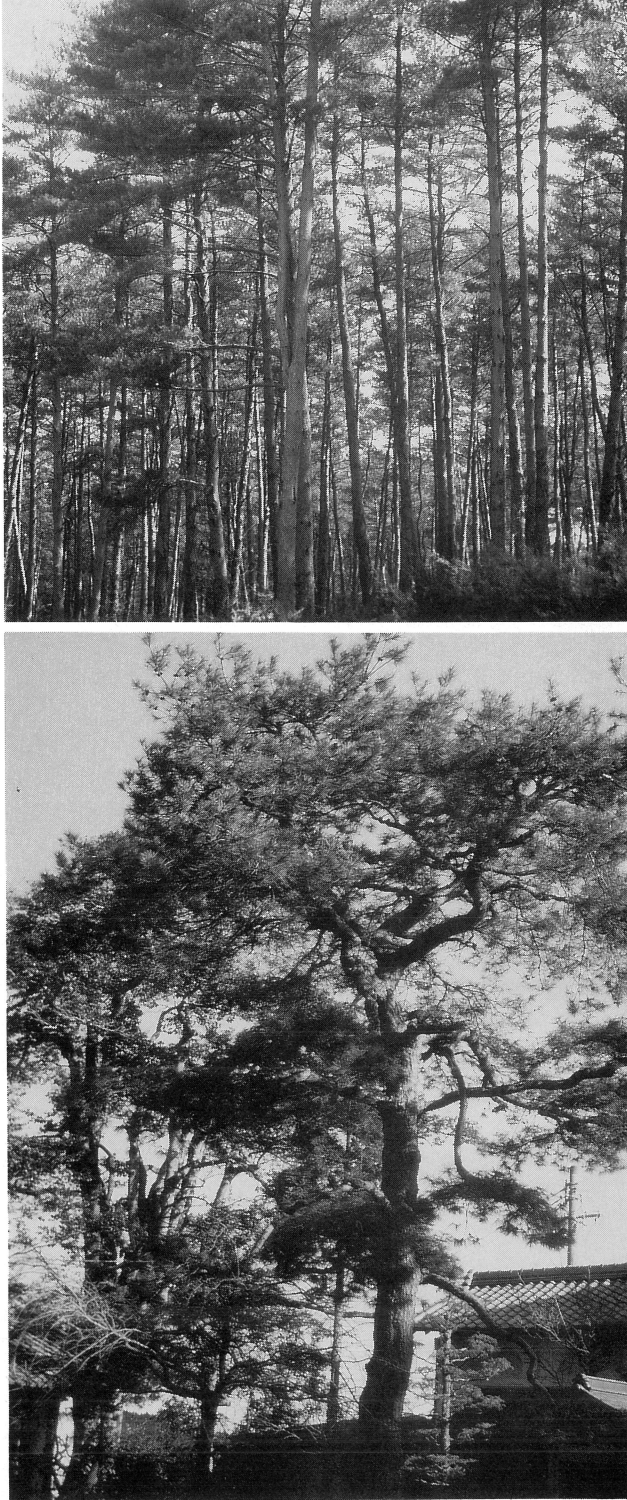


Fig. 5. *Pinus densiflora* changes from the excurrent (upper) to decurrent (lower) growth habit associated with age and location.

一般に樹齢を表わすために“aging”という用語が使用されているが、Moorby and Wareing (1963)は接ぎ木などによって引き継がれてゆく安定した形態的、生理的特徴を“maturation”と表現し、“aging”という言葉は、樹齢の増加に伴って認められる生長量の減退や頂芽優勢の減退など、若い台木に接ぐことによって容易に逆転しうる生理的变化などの限定した意味で使うべきだと主張した。

### c. 樹形形成と枝の角度

主幹と枝の成す角度は樹形を認識する上で大変重要な形質であるが、それに関する報告は少ない。一本の樹冠で頂部から基部にかけての枝の角度が異なることは多くの針葉樹で認められる。すなわち樹冠上部の枝は急角度で伸長しているが、中部から下部にかけてはほぼ水平に、樹種によっては下垂して、主幹との角度が増加してくる (Fig. 6)。しかしその下垂する枝でも先端部

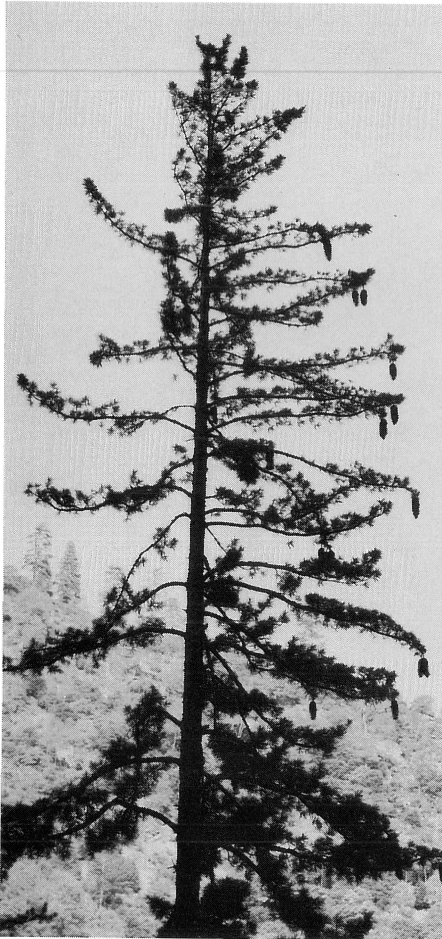


Fig. 6. Branch angles in upper part of crown are usually acute than those in lower part (*Pinus lambertiana*; acorns hanging on the near tip of branches).

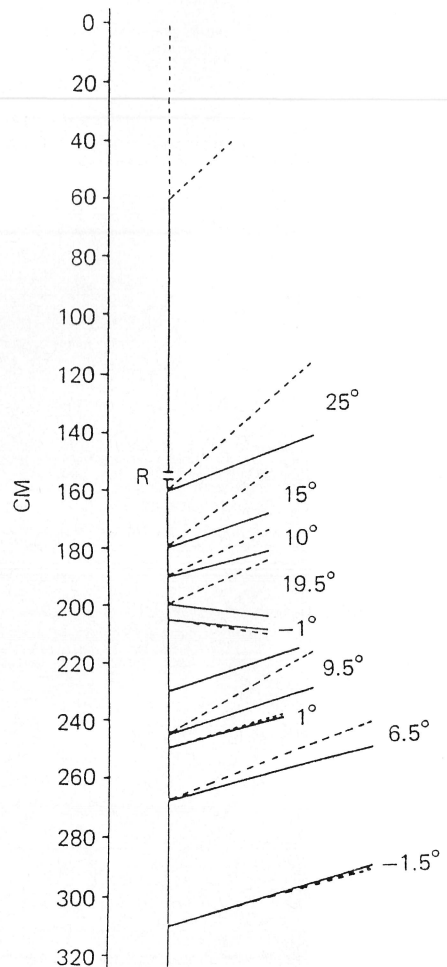


Fig. 7. Diagram showing the effect of ringing (R) on the erection of lateral branches in young spruce trees. Changes in branch positions at the end of one growing season are indicated with broken lines (Munch 1983).

は恐らく光や重力に感応して上向するのが一般的である。Brown (1971)によれば、Burt はこのように伸長に伴う主幹との角度を“angle of inclination”, 先端が上向して生ずる角度を“geotropic angle”と呼んだ。

一般に“excurrent”の樹種より“decurent”の樹種の方が枝の角度は鋭角で、この現象は先に述べた“apical control”の強さで説明出来そうである。“decurent”では頂枝が失われたりして調整がき

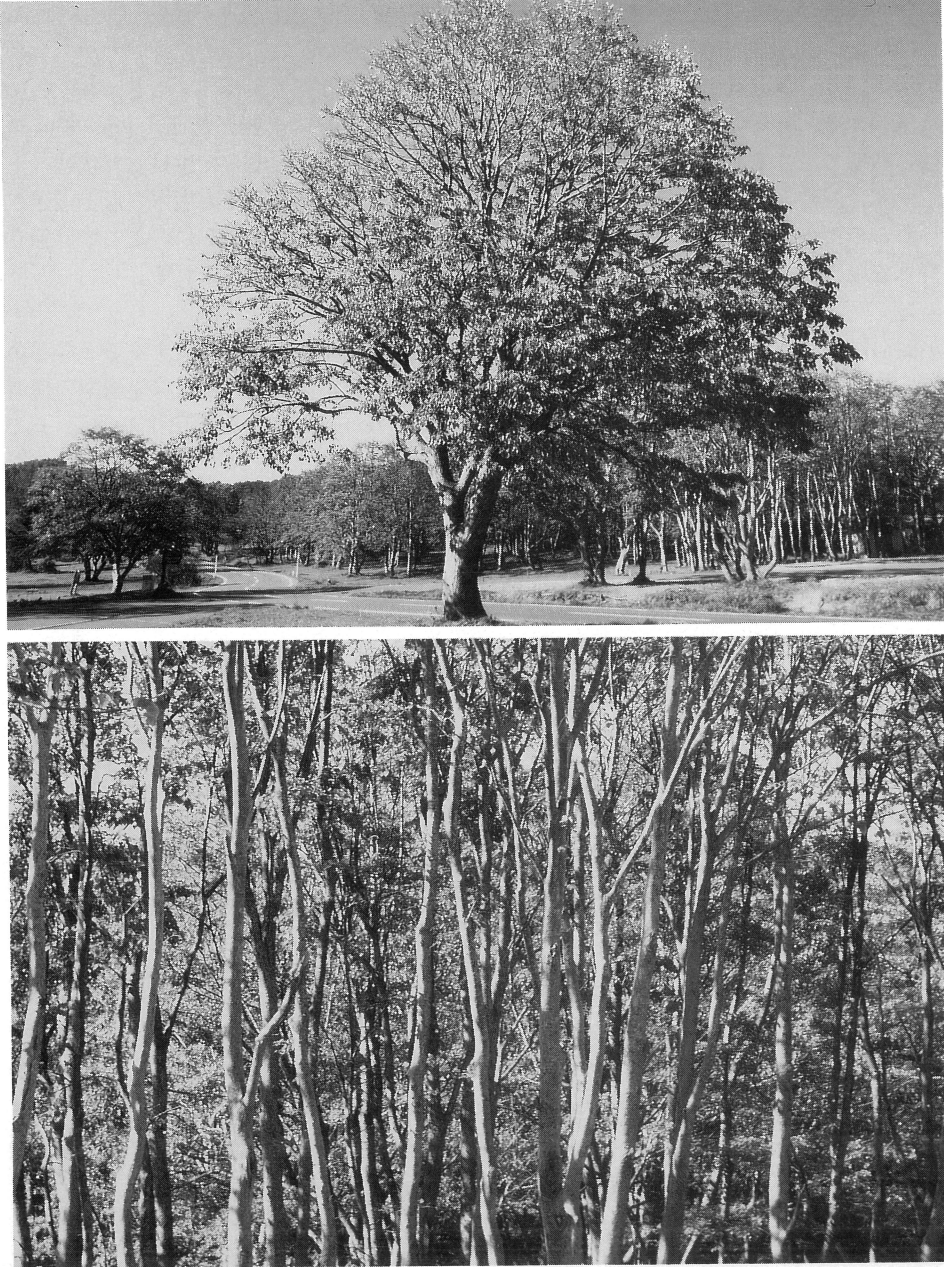


Fig. 8. An example of tree form drastically shifted by surroundings (*Tilia japonica*). Upper: in open grown. Lower: in close grown.

かないために、枝の角度が鋭角となると考えられる。Fig. 7に、環状剥皮により長枝の調整力が外れ、その1生長期間後に、抑えられていた側枝の角度が破線で示すように急になったというMunchによる実験結果を示す(Brown 1971)。

またイチョウやカヤ等では、主幹と側枝のなす角度が雌の方が雄より大きいなどと言われたりし、植物の示す二次性徴として興味深いのが、科学的な証明は無いようだ。

#### d. 樹形形成と環境要因

光、重力、水分など無機的要因が樹木の生長について重要な影響を及ぼすことは当然であるが、例えば隣接する、あるいは空間を共有する樹木間でも互いに強く影響しあう。Fig. 8はシナノキが独立状態で生育する場合の樹形(上)と林内で密生し、干渉しあって生長した状態(下)を示し、両者は同種と思えないほど異なって見える。この様に、個体間でも樹木の形と大きさに深く関与するのだが、その影響は生育条件ですべて異なり、扱いは大変難しい。ここでは独立状態で生育する場合を考えることとし、無機的環境要因についてのみ簡単にふれる。

##### ① 光

光が樹形形成に直接的な影響を持つことは林冠の間隙に向かって枝が伸長することなどから明らかである。また暗い条件下では、枝張りを横に広げ、葉が重ならないような単層型の構造をとる傾向が強いし、明るい条件下では葉がより多層となる方が有利である(甲山 1995)。モミヤトウヒの類は明るいところでは円錐形の樹形を作るが、暗い林内ではしばしば傘型の平たい樹形となることが知られる。光の強さと光周期性が生長と発育を含む樹形形成に関与する多くの生理的な過程、例えばシュートの生長の早さと伸長期間、休眠打破、生長の休止、発芽、落葉、開花反応等に対する影響についてはParker and Borthwick (1950) や Wassinck and Stolwijk (1956) などの総説に詳しい。



Fig. 9. Peculiar growth habit makes trees develop a peculiar form (*Rhizophora mucronata*).



## ② 重力

重力は連続的かつ、整一で方向が一定であり、樹形形成に関係する最も重要な要因の一つである。頂枝を切断したとき側枝が如何に反応するか（Munch による；Brown 1971）とか、側枝を曲げたり歪めたりして重力に関し本来と異なる場に保持したとき、枝は如何に反応するか（Sinnott 1952）等の実験がホルモンとの関連で多数なされてきた。また Wareing and Nasr（1961）



Fig. 10. Shifts of tree form according as increasing elevation of ground. *Rhododendron lepidotum* has a striking difference in appearance. Upper: 3000m above sea level. Lower: 4700m a. s. l.

はリンゴその他で鉢を横に寝かせて育てると伸長量や開花期はどう変化するか等多くの観察を行い、これらの因果関係を表すものとして“gravimorphism”と言う概念を提唱した。

### ③ 水分の過不足

植物のほとんど全ての発育過程は、水分によって生理的に何等かの影響を受け樹形形成に影響する。水分不足による葉面積の減少 (Wadleigh and Gauch 1948), 節間伸長の減少 (Zahner 1962), 冬芽生長の減退 (Kaufmann 1968), シュート生長量の減退 (Clements 1970) など、総じて生長量の減退、頂芽優勢の早期損失や、頂枝や側枝の先端部枯死等の障害を現す (Kozlowski 1958, 1962, 1964)。水分過多の状態も当然呼吸困難、根腐れ等の原因となり、生存にかかわる。外見上樹形に直接かかわる現象としてはヌマスギやマングローブを構成する樹種にみるように呼吸根等の発生を促す (Fig. 9)。

### ④ 温度

Hesselman によると冬芽形成には、前年の7月から8月にかけての温度が重要であり、節間伸長には伸長期における温度条件などが大きく影響する (Brown 1971)。Kramer (1957) は実生苗を夜と昼の異なる温度条件の組合せのもとで育て、夜温を昼の温度より10-12度低くしたとき生長が最もよく、昼夜同温では最も生長が阻害されると報告した。これに類する報告は多数発表されている (Hellmers 1962など)。

Fig. 10はネパール・ランタン谷で撮影したツツジ科の *Rhododendron lepidotum* の2つの樹形を示す。標高3000m 付近のものでは樹高1.5m で半球形の樹形だが (上), 標高4700m のものでは、樹高10cm 程のクッション状を呈し、とても同種とは思えない (下)。温度要因がもっとも強く

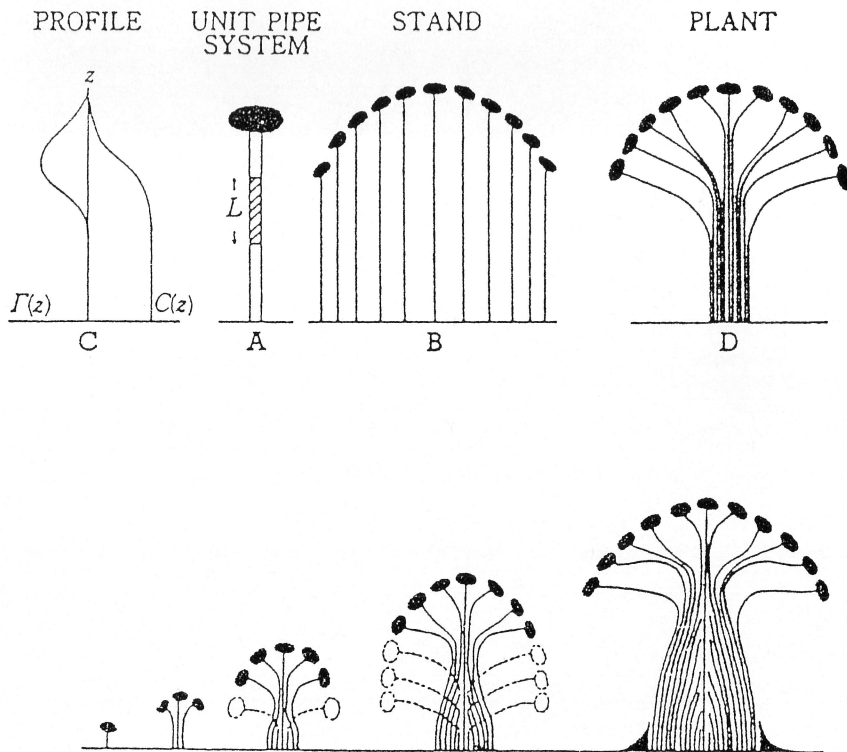


Fig. 11. Pipe model of tree form (Shinozaki *et al.* 1964). Diagrammatic representation of the simple pipe model of plant form (upper) and the successive accumulation of disused pipes in the trunk associated with the progress of tree growth (lower).

作用していると考えられる極端な一例である。

2. 樹形形成研究への記載的アプローチ

樹形あるいは樹形形成そのものを対象とした研究が行われるようになったのは比較的最近のことである。

a. 樹形のパイプモデル

生態学で示されたモデルの一つである。森林の物質代謝の研究において、森林の現存量のより正確な推定が要求され、樹形に関する法則性の解明が重要視された。樹冠における葉量と茎断面

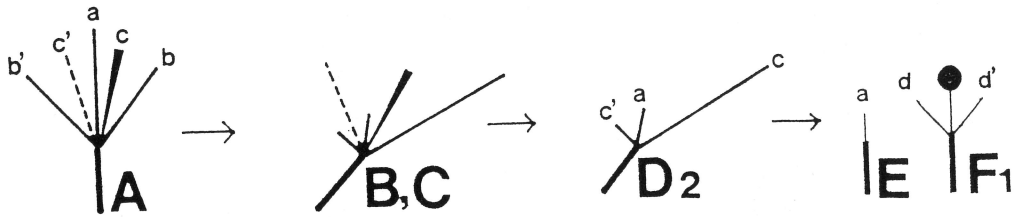


Fig. 12. Eight types (A-F<sub>2</sub>) of branching in *Cornus kousa* (D<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> are omitted; 八田 1980). Branching types change from A to E or F<sub>1</sub> with increasing tree age. Type A: an apical shoot (a) elongates monopodially longer than other four lateral shoots (b, b', c, c'). Type B: shoot (b) (lateral shoots in the axil of foliage leaf) elongates sympodially more than other four shoots (a, b', c, c'). Type C: shoot (c) (lateral shoot in the axil of scale leaf) elongates sympodially more than other four shoots (a, b, b', c'). Type D<sub>2</sub>: shoot (c) elongates more than other two shoots (a, c'). Type E: only one apical shoot elongates. Type F<sub>1</sub>: two shoots in the axil of inner scale leaves elongate from the flower bud (pseudo-dichotomous branching). ●: inflorescence.

Table 1. Frequency of different types of the branching, divided to three age classes and three parts in *Cornus kousa*

Part of crown	age (year)	A	B	C	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	E	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	Total
Upper	10	8 (4.4)	18 (10.0)	26 (14.4)	26 (14.4)	34 (18.9)	68 (37.7)	0	0	180 (100)
	30	0	0	0	2 (0.6)	12 (3.6)	272 (81.4)	48 (14.4)	0	334 (100)
	50	0	0	0	0	0	260 (58.8)	182 (41.2)	0	442 (100)
Middle	10	4 (1.3)	4 (1.3)	6 (1.9)	36 (11.5)	24 (7.7)	238 (76.3)	0	0	312 (100)
	30	0	4 (1.0)	2 (0.5)	0	18 (5.0)	204 (56)	104 (28.6)	32 (8.8)	364 (100)
	50	0	0	0	0	26 (8.5)	164 (53.8)	115 (37.7)	0	305 (100)
Lower	10	0	8 (2.6)	18 (5.9)	34 (11.2)	18 (5.9)	226 (74.3)	0	0	304 (100)
	30	0	4 (1.1)	10 (2.8)	6 (1.7)	24 (6.7)	190 (53.4)	72 (20.2)	50 (14)	356 (100)
	50	0	3 (1.0)	2 (0.6)	1 (0.3)	34 (10.9)	256 (81.8)	17 (5.4)	0	313 (100)

In parentheses are indicated the percentages in each age class.

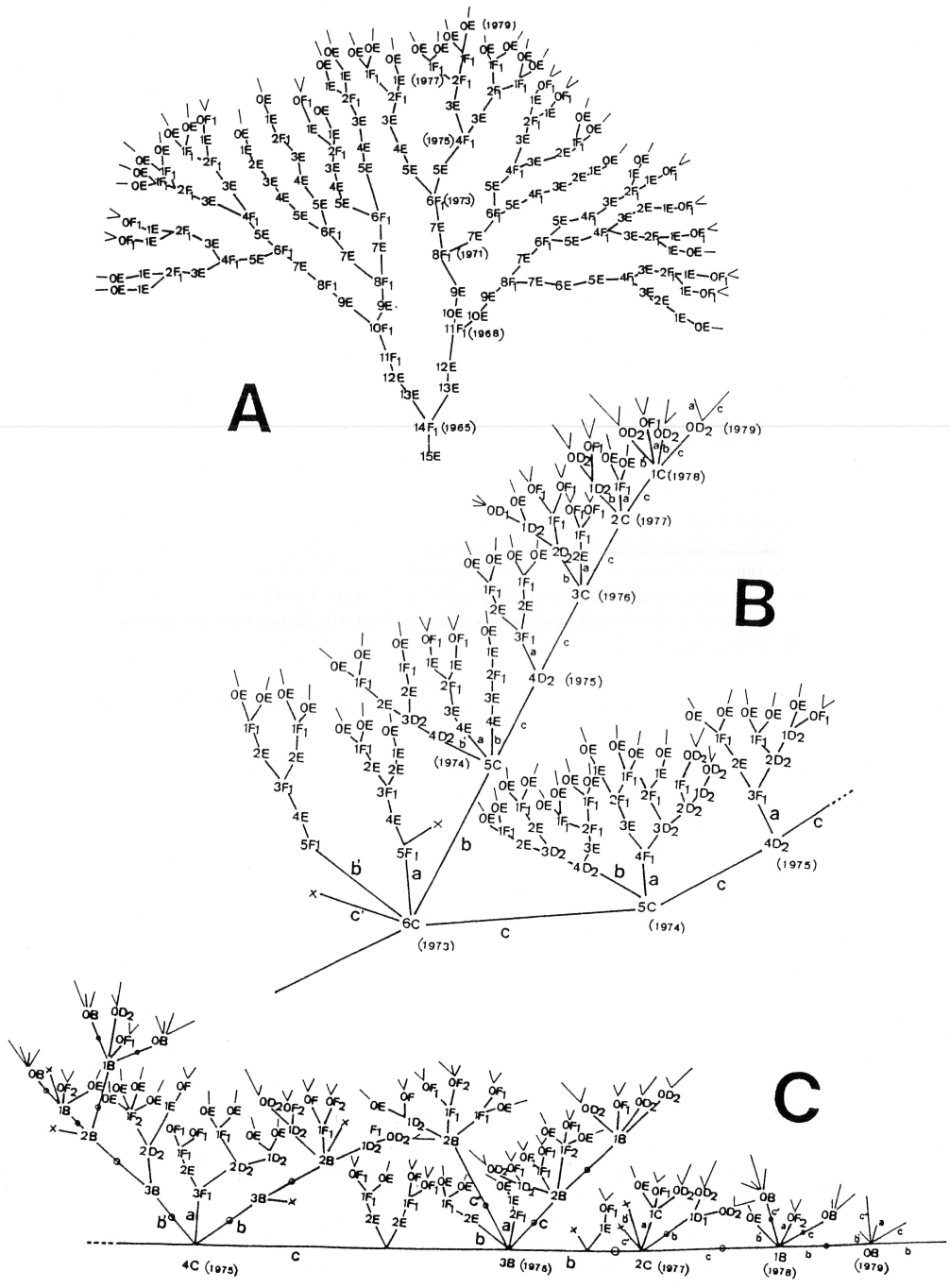


Fig. 13. Connected-branching patterns in *Cornus kousa* (八田 1990). A: upper part of a crown, B: middle part of a crown, C: lower part of a crown. A-F<sub>2</sub>: types of branching; a-c': symbols of shoot; 0-5: number of year before 1979. 0, 1979; 1, 1978; ...5, 1974.

積との関係を見ると、ある高さにある茎の総断面積は、その高さ以上にある全ての葉の量にほぼ比例している。この関係は一定量の葉を支えるために、そこから地上まで一定の太さの茎のパイプが連結していることを示し、樹木は単位葉量を先端につけた一定の太さのパイプの集合体とみなされるとし、Fig. 11に示すような樹形の“パイプモデル”がShinozaki *et al.* (1964)により示された。

#### b. 分枝様式結合樹形

八田はヤマボウシを中心にミズキ属における樹形解析を行い（八田 1980, 1983a, b, 1986a, 1990）、同時にそれらの背景としての形態、生態的調査を進めてきた（八田 1979, 1984, 1986b, 1988, 1994a; Hatta 1991; 八田・矢野 1986; 八田・平山 1987; 八田・山口 1987）。そしてこの過程で一見複雑に見える樹形も幾つかの基本となる分枝様式が存在して、これらの繰り返しと積み重ねによって樹形全体が構成されており、その組合せが亜属間で互に関連していることを認めた。

八田はヤマボウシの樹形を構成する分枝様式としてA, B, C, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, E, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>の8個を抽出した（Fig. 12）。これらの分枝様式はそれを構成する各々のシュートごとに1年間の伸長量が異なり、またA-F<sub>2</sub>の出現頻度は樹齢によっても、樹冠の位置によっても異なった（Table 1）。分枝様式の現れ方にも規則性が認められ、例えばシュートの年間伸長が偶数節間の場合にはそのシュートの先端にB型またはD<sub>1</sub>型が、奇数節間ならC型あるいはD<sub>2</sub>型が形成されるなど、前年伸長したシュートの伸長量によって出現する分枝様式が規制される事実は興味深い。十字対生葉序にともなうシュートの配列が基本にあって、先ず上述のB型かD<sub>1</sub>型か、あるいはC型かD<sub>2</sub>型かなどが選択され、次に伸長量その他シュートのもつ勢いとの均衡関係によって、最終的に分枝様式が決まると考えられる（八田 1986a）。これらを考慮すると一般に分枝様式は枝の樹齢の増加とシュートの伸長量の減少に伴って、主軸上では、

A型（excurrent タイプ）→B, C型（decurent タイプ）への転換が生じ、側枝では、

偶数節間（4節間以上）の伸長でB型→奇数節間（3節間以上）の伸長でC型→2節間の伸長でB型→（2節間の伸長でD<sub>1</sub>型）→1節間の伸長でC型→1節間の伸長でD<sub>2</sub>型→1節間の伸長でF<sub>2</sub>型（またはE型）→1節間の伸長でE型またはF<sub>1</sub>型

と変化することが推定できる。これらは成木1個体内の樹冠表面において樹冠下部から頂部へと向かうほど、また一本の枝では基部から先方にかけて樹齢の増加にともない新梢が示す変化とみなされる。

筆者はまたこれらの分枝様式との関連で、ヤマボウシの樹冠形成過程を分枝様式A型で代表される垂直成長期、B~F<sub>2</sub>型による水平成長期、E, F<sub>1</sub>型による球形成長期に分け考察した（八田・本多 1991）。

Fig. 13は樹冠下部、中部及び頂部から得た枝の一部を上記分枝様式を連結して描いたものである。1979年に展開した冬芽の位置を0とし、1978年に冬芽が展開した位置を1、1977年のものを2とし、1976年以前のものについても同様に表示している。この方法で樹冠全体を8個の分枝様式を連結して描くことが可能であり、樹形記載への一つの貢献と評価できよう。

#### c. Hallé and Oldeman による“Architectural モデル”

近年樹形に深く関わる言葉として、“Architecture”とか“Architectural モデル”とかいう言葉が頻繁に使われるようになった。“Architecture”の概念はHallé and Oldeman (1970)によって提唱され、Tomlinsonらによりその普遍化が精力的に進められている（Hallé *et al.* 1978; Tomlinson 1983）。Halléらにより熱帯域における樹木の23個のArchitecturalモデルが示された（Fig. 14）。

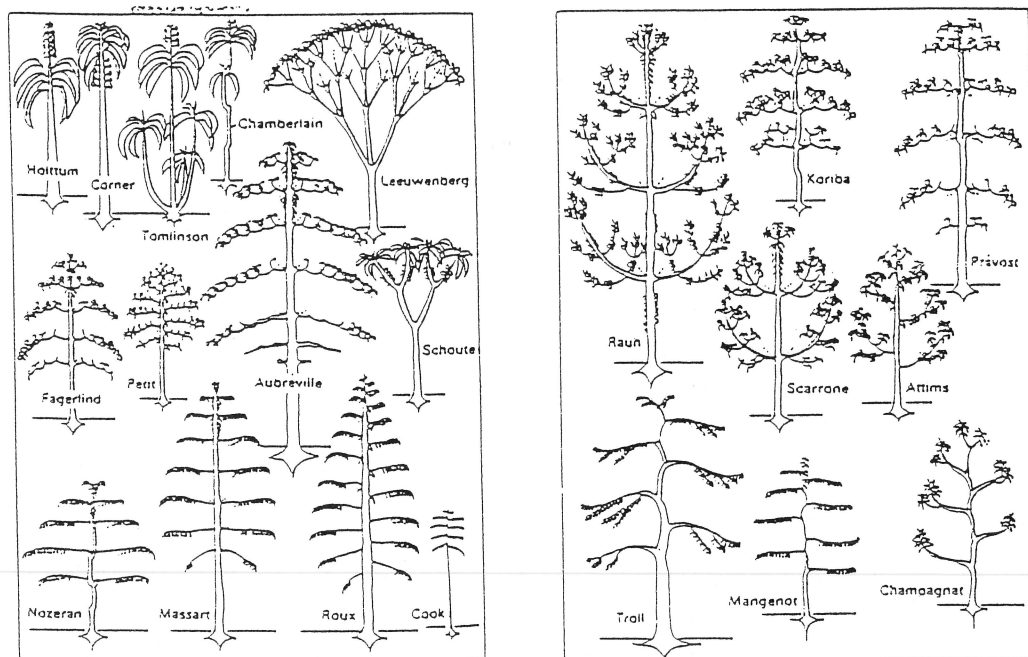


Fig. 14. Architectural models of tropical trees (Tomlinson 1983). It should be emphasised that architecture is a dynamic concept and models are best represented by a series of drawings illustrating developmental stages.

いわゆる“tree form”が出来上がった樹の形そのものを表すのに対し，“Architecture”はもっと動的に形を捕らえようとし，樹形形成の生理的，物理的な経過をも包含させようとする。樹形を形態，植物季節，および樹木の life cycle を通しての適応的な諸反応をも含めて，全体的な発育有機体と捕らえようとする。ちなみにarchitectureは建築術（学），建築様式，建造物，構造，構成とかを意味し（川本主編 1969），以前から植物学上の用語としても使用されている（White 1955）。

Tomlinson は『Architectural モデルは遺伝的基礎プランの抽出したものとして描かれており，これまでの最終産物としての形を示す語彙と異なる』と主張する。そのシステムはもっぱら観察を通して得られたもので，経験的，記載的であり，いくつかの比較的容易に観察できる生長のパラメーターを記録することにより得られるという（Tomlinson 1983）。

例えば Fig. 15 は Tree Architecture の考え方の一例を示している。両者の成木の樹形は類似の階層構造を示すが，それらの形成過程は大いに異なる。

Nozeran のモデルでは実生の頂部から第一層目の水平枝群を伸長し，その下部から仮軸的に垂直枝が伸びて幹を構成し，これを繰り返して階層構造の樹形を作る。一方，Aubreville のモデルにおける主幹は単軸的で，リズムに伸長する一本の幹で貫かれ，各々の生長周期ごとに側方に伸長する新たな水平枝群を形成する。このような樹形形成分析のアプローチは実生をも含めた詳しい観察を通してのみ得られるだろう。

Architectural モデルの構築の諸要素として以下の観察に基づく事柄が主張されているが（Tomlinson 1983），これまでの樹形研究で扱われることの少なかった要素の幾つかを包含している。

- a. 幹が分枝するか，否か
- b. 分枝は幹の基部に限られるか否か

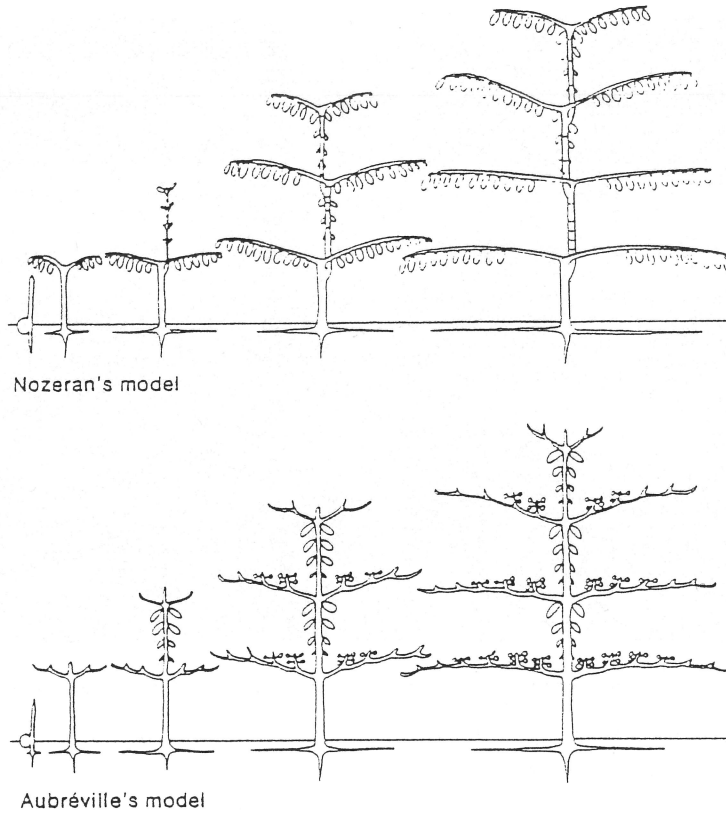


Fig. 15. The concept of architecture (Hallé *et al.* 1978). The basic constructions of Nozeran's model and Aubréville's model may look alike, but the developmental processes are quite different. The trunk axis is sympodial in the former. On the other hand, the trunk axis in the latter is monopodially made by rhythmic growth.

- c. シュートが連続的に伸長するか、それともリズムックか  
 シュートの生長がリズムックだと分枝もリズムックで、明らかに頂端分裂組織の活力と深い関係がある。温帯域の大部分の樹木はリズムックな伸長生長を行い、先発枝 (proleptic shoot<sup>注1</sup>) で構成され、熱帯域の樹木は連続的に伸長し、同時枝 (syllaptic shoot; Fig. 16) で構成されることが多い。また熱帯樹木のリズムックな生長は階層構造となる場合が多い。
- d. 分枝は単軸的 (monopodial<sup>注2</sup>) か、仮軸的 (sympodial; Fig. 17) か
- e. 仮軸的の場合、代伸 (substitution<sup>注3</sup>) か添伸 (apposition) か
- f. 枝に直立枝 (orthotropic shoot<sup>注4</sup>) と斜行枝 (plagiotropic shoot) の分化が生じているか否か

注1. 先発枝と同時枝: 芽の形成後その伸長時期に2通りあり、一旦側芽が形成されてそのまま休眠し、多くの場合越冬後に伸長する場合を先発枝、ミズキやリョウブなどでみられるように当年伸長したシュート上に形成された側芽が休眠せずそのまま主軸と同時に伸長する枝を同時枝という。

注2. 単軸的と仮軸的: 茎の分枝様式を示す用語。前者は同一の頂端分裂組織が永くその働きを持続し (永久分裂組織)、そこから側枝が形成される場合、後者は主軸の先が枯死または短枝化して側枝の一つが主軸の延長のような位置を占める場合。



Fig. 16. Elongation of a sylleptic shoot in a deciduous tree, *Clethra barbinervis*.

- g. 花または花序を頂生するか腋生するか
- h. 樹冠形がその形成過程で変化するか否か

一方で Hallé *et al.* (1978) は自然環境下における樹形を正しく理解するためには上述したような生長のモデルだけでは不十分で、例えば環境圧その他による損傷などを受けた樹冠が修復する経過の認識も重要であるとし、これを“reiteration”と表現した。大部分の樹木はこの“reiteration”の過程、つまり元来の樹形モデルを繰り返すことによって環境下のダメージに対応すると主張する。そして樹形は遺伝的に決まった“Architecture”のプロセスと、偶発的に遭遇する“reiteration”のプロセスとの結果として認識されると考察した (Tomlinson 1983)。“reiteration”はストレスに対する一種の適応的反応だと理解できる。例えば、ある枝が折れたとき、そのすぐ下の側枝が伸長して新たな枝を構成するというような普通にみられる現象も一種の“reiteration”であり、極端には挿し木による新個体の形成過程も“reiteration process”の内だと理解する。

以上に概説した Hallé and Oldeman による Architectural モデルは針葉樹やヤシ類のように比較的単純な樹木においては葉の配列などが直接に Architectural モデルと相関するが、一般の樹木では他種の予察には役立たないのではないかと、また樹齢を重ねるほど“reiteration”は若い樹木で

注3. 代伸と添伸: 仮軸分枝の場合の枝の伸び方を指す用語である。枝端が枯死し、側枝が代わって継続伸長する場合を代伸、主軸が短枝化し、側枝が見かけの主軸として伸長を引き継いでゆく場合を添伸という。

注4. 直立枝と斜行枝: 茎が直立する枝を直立枝、斜行するものを斜行枝という。後者では葉を平面的に光の方向に揃って向けているのが一般的である。1本の木でも程度の差こそあれ、両型が認められ、その場合葉序は普通変わらない。

これら用語の解説は原 (1981) に詳しい。





Fig. 17. Sympodial growth by substitution (upper; *Rhus trichocarpa*) and apposition (lower; *Cornus controversa*).

認識されたようなモデルの単純、明快な表現を覆い隠してしまう (Fisher 1992) などの批判はあれ、樹形形成過程の研究の重要な貢献として長く評価されるだろう。

### 3. コンピュータによる樹形解析

樹形研究の新たなアプローチとして、電算機のシミュレーションによる樹形解析の方法が登場

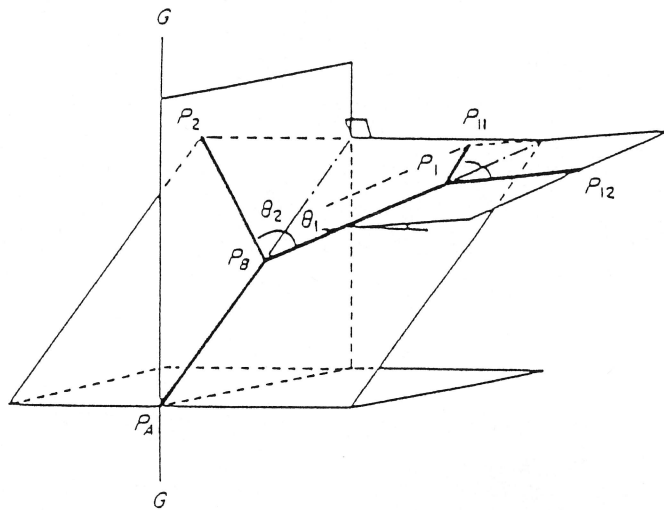


Fig. 18. A geometrical model of branching (Honda 1971). The shape of botanical trees is simulated with a few branching parameters; branch length ratio ( $P_B P_1 / P_A P_B$ ,  $P_B P_2 / P_A P_B$ ) and branch angles ( $\theta_1$ ,  $\theta_2$ ).

した。Honda (1971) および本多 (1973) は樹木を二叉状分枝の繰り返しの総体であるとし、空間に斜めの枝が1本あって、枝の長さと同分枝角が与えられれば、それから生じる子の枝は解析幾何学で決められると考えた (Fig. 18)。電算機を使って複雑そうな樹形が数少ないパラメータで記述できることが示されたのである。氏は共同研究者と共に構成単位の二叉状分枝の性質が、樹木全体の形にどの様に影響するかを追求し、植物形態における実験的研究と、電算機を使った理論的研究を結合させた新しい領域を開発しようと研究を進めた (Honda *et al.* 1981)。

他方造園学や建築デザインの立場からのアプローチとして、樹木の類似体がシミュレートされ、樹木の生長に伴う景観の変化などを視覚的に捕らえようとする例がある (Aono and Kunii 1984; 出原 1983; 奥村・小川 1987, 1988)。また「Tree」(Onyx Computing 社: アメリカ合衆国) や「TDI-AMAP」(TDI 社: フランス) などいくつかのソフトが発売されていて、枝の長さや角度、方向などが設定でき、さらに大雑把な太さから細かい枝までなどの抽象度が選択できる。しかしこれらの試みでコンピュータの描く樹形は、あくまで架空のものであって、樹形が現実の樹木の姿と合致しているとは言い難い。しかし実際の樹木の計測データに基づき、樹木を忠実にモデル化することは大変複雑で、それが容易に他の樹木に適応できにくい故にプログラムはさほど多くは作られていない。

形態学的な計測に基づく電算機シミュレーションによる樹形のモデル化の研究は熱帯樹モトマナ (*Terminalia catappa*) でくわしくなされた (Fisher and Honda 1977, 1979a, b; Honda and Fisher 1977) が、これらは比較的単純な2叉状分枝に限られ、枝のごく一部のモデルについて、パラメータを変化させたときどう変化するかを中心とする議論であった。Hatta and Honda (未発表) はこれを更に発展させ、ヤマボウシ (Fig. 19) をはじめミズキ属全体の樹種で行い、コンピュータの描く各種の分枝様式および全体樹形そのものの形態・系統学的意義を問おうとしている (Hatta 1993; Hatta and Honda 1993; Honda and Hatta 1993)。

電算機シミュレーションは樹木についてある重要な一面をつかんでいる。一つのパラメータを変化させるだけですら多様な樹形ができ、自然を理解するためにある物理量に注目し、その関数を組み立てて、その極値と現実の自然形との対応を調べる方法が可能である。例えば樹形にとって影響の大きいパラメータである分枝角や母枝に対する小枝の長さ比などを人為的に変えて、シ

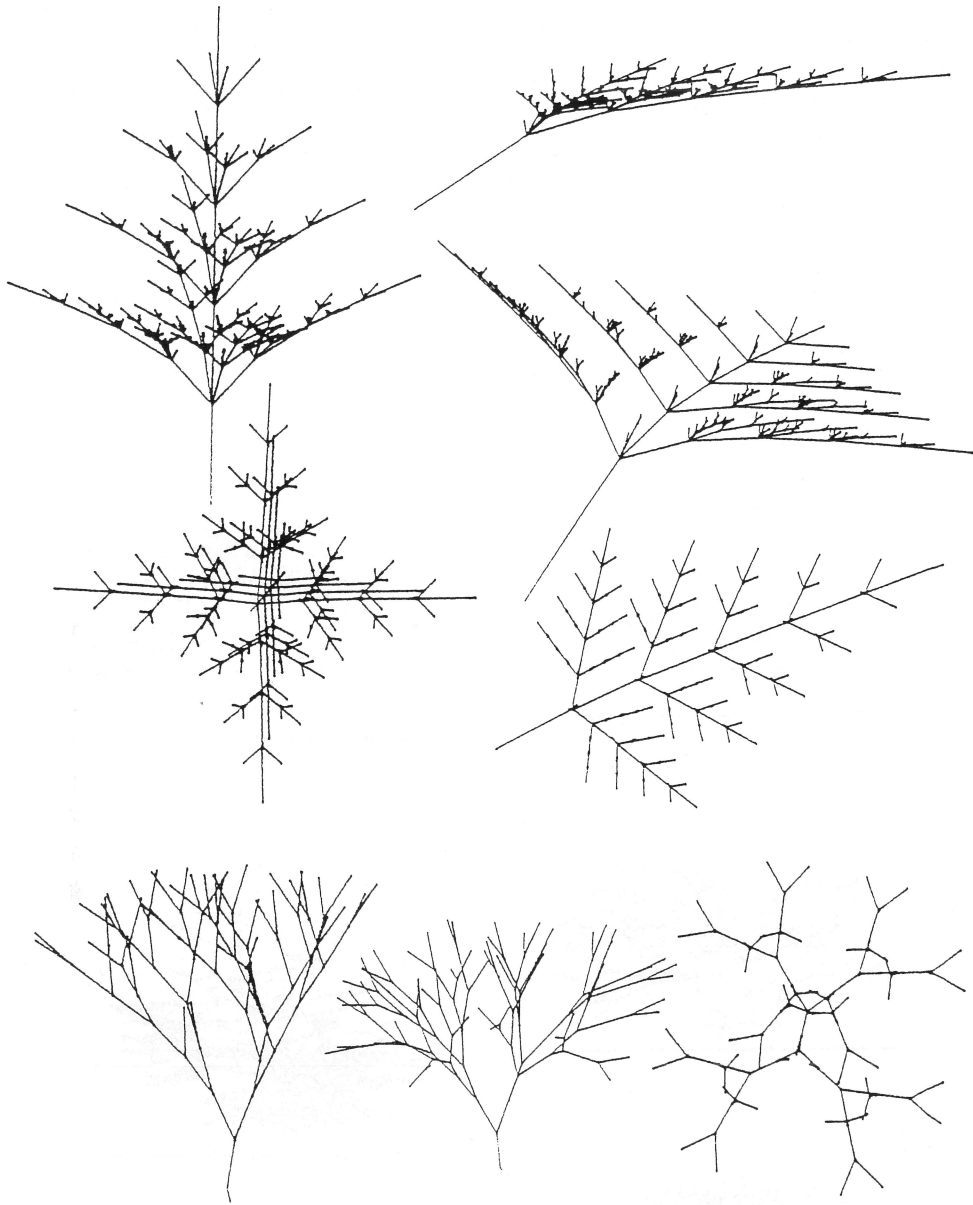


Fig. 19. Simulation of tree form of *Cornus kousa* (Hatta and Honda, unpublished data).

ミュレートした樹形で露出した葉の面積を求める。理論的に総面積が最大になるそれらの値を求めた後、現実の枝振りと比較してみる等である (Honda and Fisher 1978; Honda *et al.* 1981, 1982)。この考えは今まで漠然と「形は遺伝と環境によって決められる」といって済ませてきたことに対して具体的な両者の関わりを示すことになるだろう。枝どうしの相互作用や環境 (光, 風など) を入れれば, 森林や庭園の樹木が何年後にどのようなようになるかとか, 環境に対応する樹形の予測も可能である (本多 1979)。このようにモデル化の重要性は原理的に機械を操作することによって, 実験的にはきわめて長年月の必要な野外実験を通してしか得られない結果を瞬時に推定できることであろう。例えば増加する branch orders の集合体として樹形を認識したり, 樹齢と共に変化

する枝の割合を示すのにモデル化は有効である。コンピュータ・シミュレーションによる分枝様式や樹冠の立体図形は樹形研究に重要な役割を果たしてきたし、将来も生長解析に広く応用されてゆくだらう (Fisher 1984)。

例えば国立気象研究所の Takenaka (1994) は、樹形形成をシミュレートするに際し、枝先ごとにそこで得られる光量に応じて伸長、分枝出来るというそれぞれ独立の条件を与えた結果、実際に見られるような樹冠形成や集団状態での下枝の枯れ上がり現象をうまく説明した。これら本多の先駆的な研究以外で、比較的短期間に集積されたコンピュータ・シミュレーションに関する研究は Fisher (1992) によるものがある。

またニクラス (1986) によればコンピュータ・シミュレーションは植物進化の仮説を検証するにもきわめて有効な手段であるという。以下に述べるニクラスによるコンピュータでシミュレートした初期の陸上植物の進化の図は、現在の樹形の示す多様な形と重ねて考えると大変興味深い (Fig. 20)。植物の進化のモデルは(a)多量の光を集める分枝様式を持つ植物が最も成功したものであるという仮説、(b)競争を有利に運ぶためには直立していなければならない、(c)子孫を増や

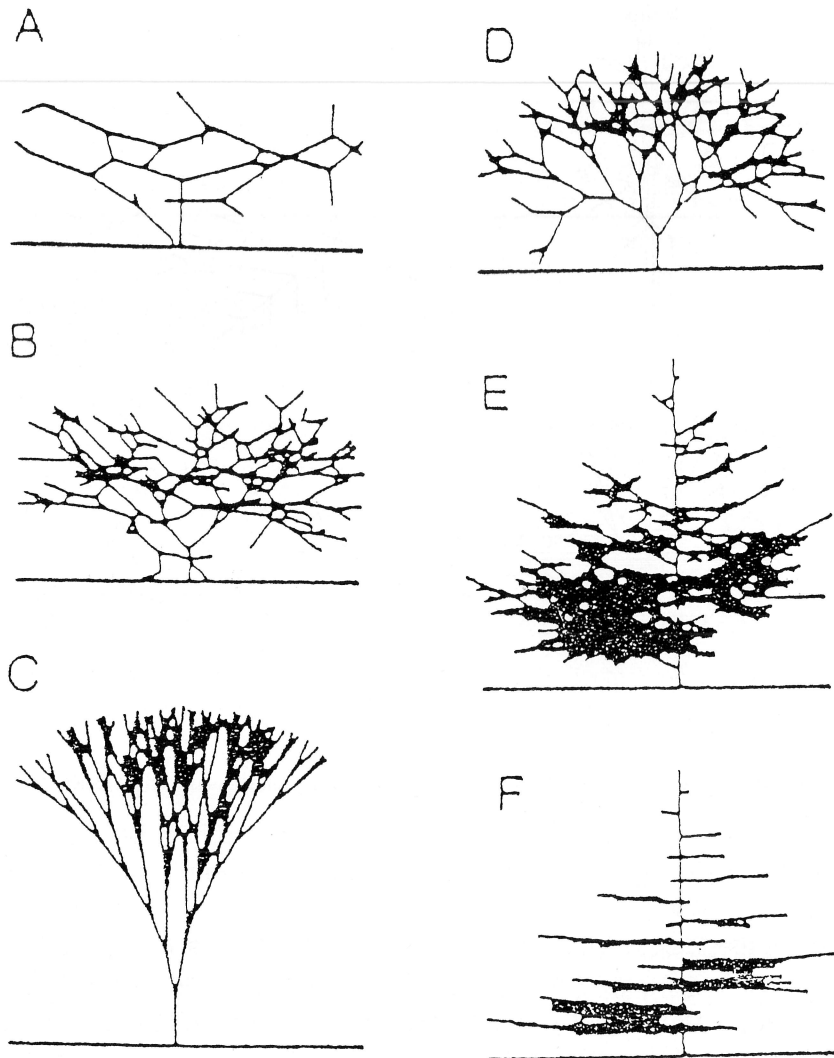


Fig. 20. Simulated evolution of primitive land plants (ニクラス 1986). Details are in text.

すのにどの程度成功するか3つの仮説に基づいている。そして、①最も原始的な植物は背が低く僅かしか分枝しない (Fig. 20-A)。②より多くの枝を持つようになり (Fig. 20-B)、③より垂直方向に生長する (Fig. 20-C)。④垂直方向の分枝パターンはより多くの枝と枝の角度や長さを変えて光合成面をつくる (Fig. 20-D)。⑤1本の中心軸をつくり、この軸から多くの枝を出し (Fig. 20-E)、⑥側枝系が平面的に配置することにより、集光能力が増大するという (Fig. 20-F)。

以上述べてきたようにコンピュータによる解析は樹形研究に新しい局面をもたらし、樹形のダイナミクスの理解に大いに寄与しつつあるが、コンピュータに組み込まれる条件があくまで幾何学上のルールを基にしており、実際の樹木の示す複雑な諸条件をどこまで取り込めるかという疑問は容易に解決されないだろう。

## II. 低木類における樹形形成過程認識の試み

前章で述べた諸種の研究成果は高木類に関するものが大部分で、低木を扱ったものは少ない。低木類の樹形あるいは樹形形成を中心に研究がなされるようになったのはごく最近である (Hara 1990; 八田ら 1995; White 1984; 依田・鈴木 1993; Yoda and Suzuki 1993a, b)。

低木類は高木で認めたような頂芽が側芽の伸長を抑制する力を幼樹期に失ったため、「地際から樹齡の異なる多数の茎を立てるようになり、そのおのおのの寿命は比較的短い、常に更新することによって個体維持をはかる種群」と筆者は考えている。その結果主幹が不明瞭となり、樹高は数メートルを超えなくなった。恐らく森林の優先種となり得ないことや、木材としての有用性が皆無に近いために注目されることが少なかったのであろう。しかし低木は特有の性質を多く持つ。例えば高木の場合、主幹の枯死は個体の死を意味するが、低木では多数の茎を立てるため個体維持にさほど支障なく、また新たなシュートが速やかに補充されるなど高木に比べはるかにしたたかである。低木類の樹形研究は高木同様、あるいはそれ以上に有益で興味深い。

低木類は樹形の形成過程も複雑とみられる。また環境の影響を受け易く、この事は逆に言えば環境の変化に応じて樹形を変える順応性を持つ種群ともいい得る。さらに一つの属に高木と低木

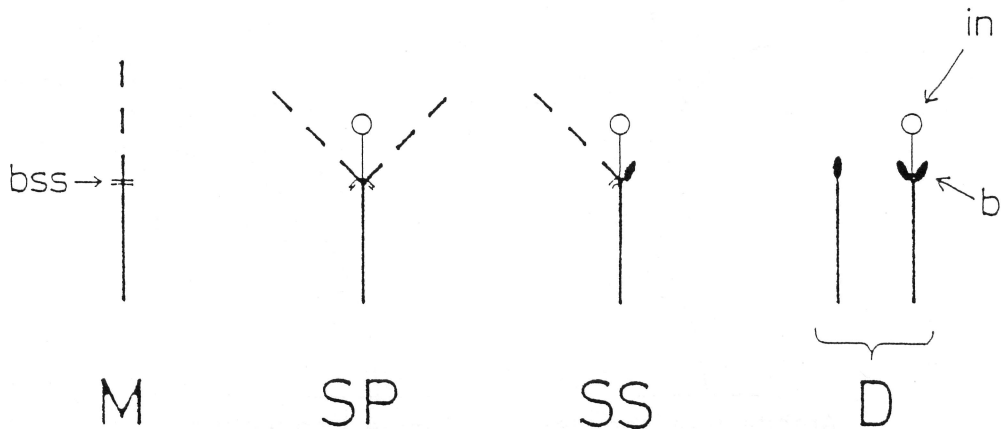


Fig. 21. Four branching patterns in *Viburnum* defined by the combination of shoots of two successive years (Yoda and Suzuki 1993a). **M**, monopodial pattern; **SP**, sympodial pattern with a pair of daughter shoots; **SS**, sympodial pattern with a single daughter shoot; **D**, mother shoot and buds which show no elongation. Solid lines indicate mother shoots, and broken lines daughter shoots. Open circles with thin lines indicate inflorescences (in). Solid ellipses indicate buds showing on elongation (b). Fine double lines show bud scale scars (bss).

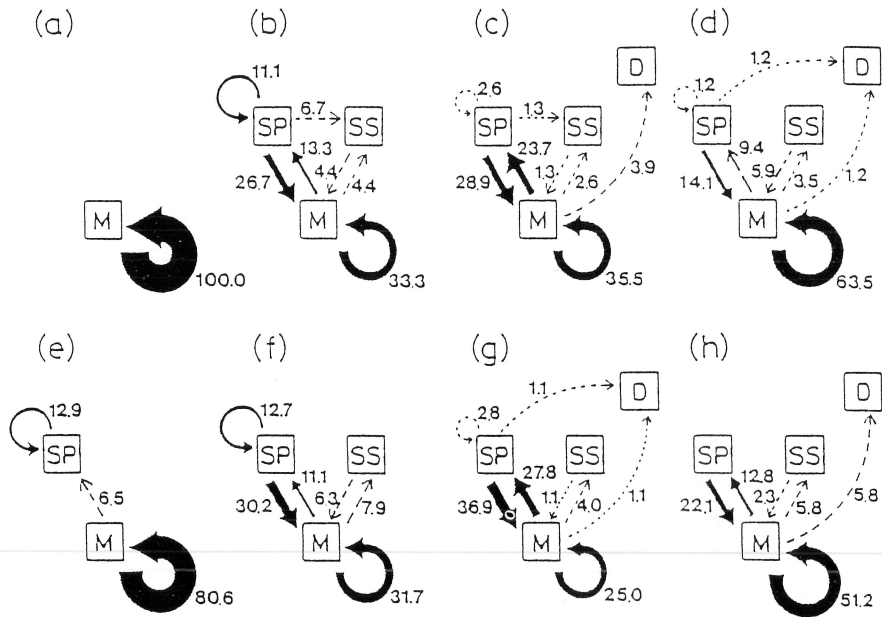


Fig. 22. Summary diagram of the generation mode of shoot branching patterns in the four stages of *Viburnum dilatatum* (a-d) and *V. wrightii* (e-h) (Yoda and Suzuki 1993a). Arrows with percentages indicate how the frequency of each branching pattern changed in the following year. M, SP, SS and D are the same as shown in Fig. 21. a and e, height growth stages (one-year old); b and f, crown formation stages (four-year old); c and g, crown expansion stages (11-year old); d and h, over mature stages (20-year old).

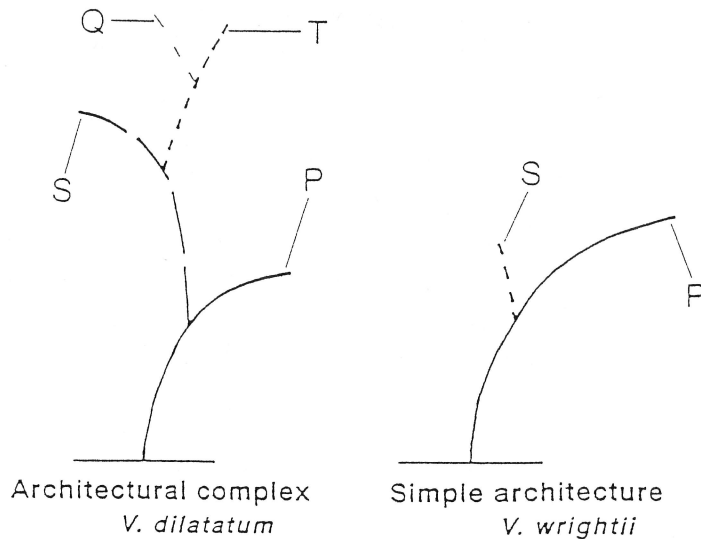


Fig. 23. Schematic diagrams of the architecture of a sprout of *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* (依田・鈴木 1993). *Viburnum dilatatum* forms architectural complex composed of plural axes. *Viburnum wrightii* forms simpler architecture, composed mainly of primary axis, than *V. dilatatum*. P, primary axis; S, secondary axis; T, tertiary axis.

を含むことが普通で、生活型や各々の分類群における種の歴史を考察する上からも低木類は重要な地位を占める。

### 1. ガマズミ属における樹形形成過程の解析

依田らはスイカズラ科のガマズミとミヤマガマズミにおける樹形形成の過程を、観察を中心とする一見地味だが着実な方法で、主に量的形質を扱って解析した。彼らは両種に共通する分枝型として単軸分枝型 (M)、二叉状仮軸分枝型 (SP)、単一仮軸分枝型 (SS)、枯死型 (D) の4型を認め (Fig. 21)、加齢に伴う分枝様式の推移の解析から両種の樹形形成は

① M の優先する上伸成長期、② M が減少し SP、SS を生ずる樹冠形成期、③ M、次いで SP が優勢に増減を繰り返す樹冠拡大期、④ SP が減少し、M が再び優勢となる老熟期の4段階からなる過程として認識し、複雑な軸の発達過程も一般化出来ることを示した (Fig. 22; Yoda and Suzuki 1993a)。これら4段階の発達過程は先に述べた高木のヤマボウシ (八田・本多 1991) における3成長期や、White (1984) がウコギ科の *Aralia spinosa* で認めた幹形成期 (trunk building phase) および分枝期 (branching phase) と併せて議論され、低木の特異性が強調された。

さらにガマズミとミヤマガマズミの樹形の違いを前者の萌芽枝が第一～第四次軸まで認められ、複数の軸からなる「樹形複合体」を形成し、縦に長い樹形を形成するのに対し、後者は二次軸の形成頻度も20%以下と低く、三次軸の軸形成が認められず、このためミヤマガマズミは単純な樹形となり、樹冠は平面的となると論じた (Fig. 23; 依田・鈴木 1993)。彼らによると、ガマズミ属2種の萌芽枝は20年前後で老熟期に達し、寿命はおおよそ20～30年であった。

Hara (1990)もガマズミ属のオオカメノキについて樹形解析を行い、林床に生育する低木の個体維持にとって萌芽枝が重要な役割を演じることを強調し、樹形形成を林内の光環境との関連で考察した。これらの研究はまさに樹形形成の過程をいかに認識するかを主眼とするもので、これまで注目されることの少なかった分野の研究である。

### 2. 実生の継続観察と成熟枝調査のドッキング

一方筆者は樹形研究には環境の影響のなるべく少ない状態での観察がより重要とし、実生に注目した。芽生えからの生長の初期段階なら本来的に各種が持つ遺伝的性質をそのまま把握できる可能性が高い。それと筆者は、低木類の中でもシュートの寿命が短くて、2～5年ほどで常に更新しながら個体維持をはかる種群にも着目した。これらの植物なら茎の伸長開始から枯死に至る過程を同一個体群で追跡でき、シュートの更新による個体の維持機構をも観察できる。そして両者を合体させることにより低木類のかかなりの種類における樹形形成過程の実態を究明できると考えた。この様な具体的な実証研究が、目下最も必要とされていて、その成果の蓄積をベースに次の段階への展開を計ることが、結局本研究の近道であろうと思われた。

そこで筆者らは数年来

- ① 30～40種ずつ、樹木の種子をまき、実生の生長経過を観察、記録すると共に証拠資料として乾燥標本を作り、一方で
- ② 主に低木類の成熟株における萌芽枝の伸長開始から枯死に至る過程の観察と記録、および
- ③ 成熟枝における植物季節の観察

を続けてきた (八田 1988, 1988-1989, 1989-1991, 1992, 1994b, 1995; 八田・笠原 1994-1995; 八田・持田 1995; 八田・若山 1994-1995)。

筆者らは先に述べた Hallé and Oldeman の研究と全く別途に、上記の観察を通し、次章で述べるような調査項目を一つ一つ設定してきたのであるが、結果的には彼らがパラメータとして採用した観察項目ときわめて合致することとなった。ただし Hallé らの研究はほとんど熱帯樹の高



Fig. 24. Three-year old seedling of *Deutzia crenata*. Tree body is constructed with axillary shoots which sprouted from the base. The primary axis does not directly concern with crown formation in case of this species.

木を対象とし、彼ら自身が述べているように、同種で樹齢の異なる個体群を収集し、それらの観察を連結させてモデル化したものである。われわれはシュートの伸長から枯死に至る過程の短い種群を中心とするため、実生から出発した同一個体群の継続観察が可能であり、この点大いに異なる。多大の労力と時間を要するが、依田・鈴木や Hara, White らの研究方法に照らしても、このような地道でオーソドックスな観察を主体とする計測と記載以外に、低木類の生長経過を正しく理解する方法はないのではないと思われる。実生に関しては発芽後 1 シーズンの観察は内外でかなり報告されている（小見山ら 1988; 小見山・矢野 1989; 柳田 1927-1939; 山中 1975; 山中ら 1992, 1993, 1994; Duke 1969; Muller 1978; Schopmeyer 1974 など）が、それ以後の成木に至る樹形形成の過程の研究はほとんど無く、データを欠く分野である。

さて、1 種につき数十個ずつ播種するが、

- ① 種毎に一斉に同様の初期生長経過をたどる様子は、改めて強い遺伝的支配の存在を確認でき、と同時に
- ② 実生の初期伸長経過が、特に低木類の樹形形成に直接的に関与すること、および
- ③ 成木において一見類似の樹形をもつ種間でも種特異の樹形形成経過を経る



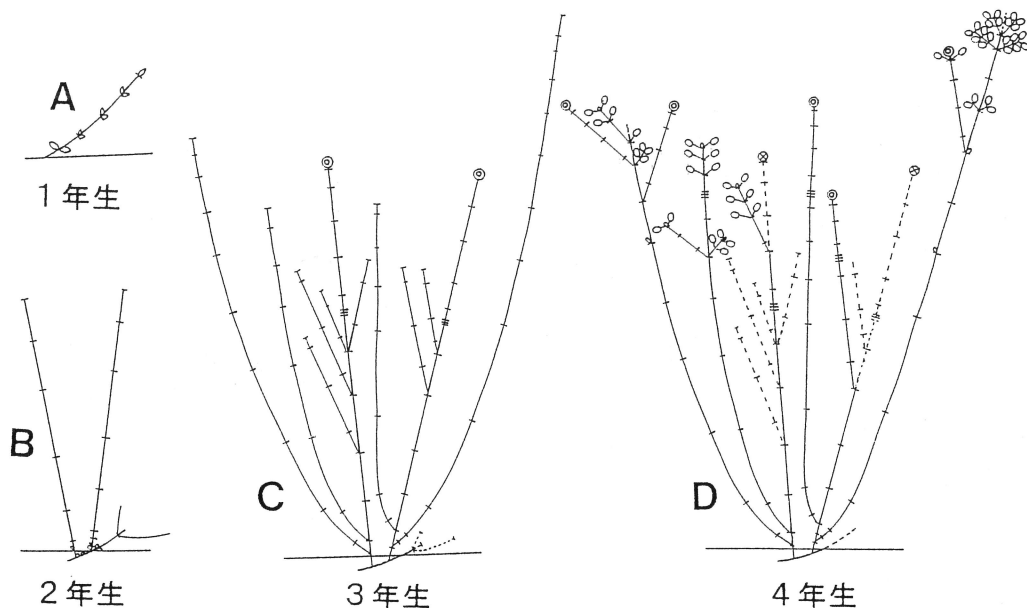


Fig. 25. Process of seedling growth in *Hydrangea serrata* var. *acuminata*.

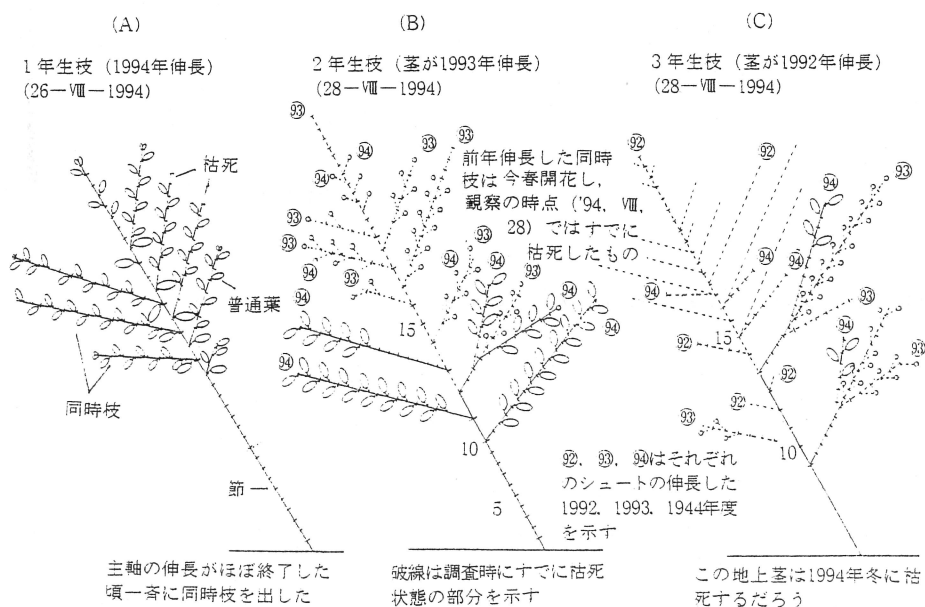


Fig. 26. Growth habit of axis in *Rubus trifidus* (八田・笠原 1994-1995). (A) One year growth; many sylleptic branch elongated after elongation of axis. (B) Second year: many branches died after fruiting. (C) Third year; almost shoots already died and a new axis will sprout from base in next spring.

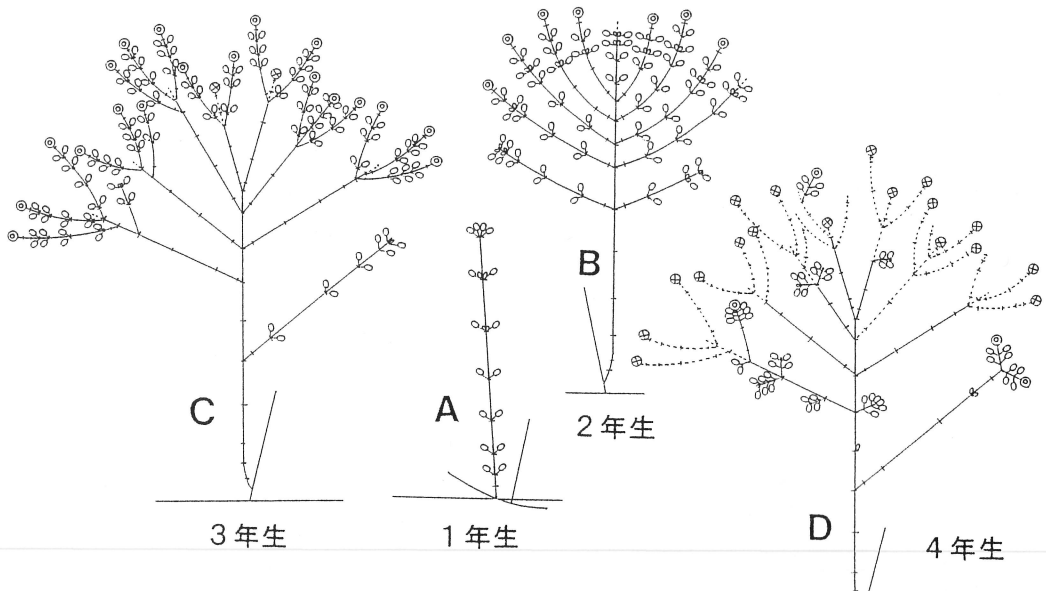


Fig. 27. Growth habit of an axis in *Hydrangea hirta*. (A) One year growth; only the axis elongated. (B) Second year; many proleptic shoots elongated and put inflorescence on their tip. (C) Third year growth. (D) Forth year; almost shoots already died and a new sprouting will be expect from base.

ことが少しずつ明らかにされつつある。また低木類の中でも、上胚軸の伸長した主軸が直接樹冠形成に関与する種群と、子葉や本葉数節の腋から側枝を伸長させて樹冠を構成し、本来の主軸自体は早期に枯死してしまうもの (Fig. 24) に分かれるなど、興味深い結果が得られつつある。これら結果の詳細は今後のデータの集積を待つとして、笠原喜久雄・持田秀雄両氏による、ヤマアジサイの実生から開花に至る経過の観察 (Fig. 25)と、カジイチゴ (Fig. 26)およびコアジサイ (Fig. 27) の成熟個体における萌芽枝の伸長から枯死に至る経過の観察結果を Fig. 25~27 に示す。

### Ⅲ. 樹形観察の実際——ネパールその他での樹形調査

最後に、以上述べてきたような樹形研究を念頭に海外調査等に参加したとき、筆者の場合にはどのようなことが実行可能であったかを記しておきたい。今後樹形研究を進めていくために重要な一面であろうと思われるからである。

筆者は1991年ネパールのサイパル地方、1992年ネパール中部ランタン谷、1994年中国武夷山、1995年タイ北部の植物調査行に参加する機会を得た (八田 1993, Hatta 1992; Hatta and Iwashina 1993)。

ネパール調査でのテーマは、標高差に伴う主としてツツジ属植物の樹形変化を解析することであった。ところが1991年度は亜熱帯域を歩くことがほとんどで、しかも1ヶ所に滞在することがなく毎日10~15kmを採集しながら移動する行程であった。で、当初のテーマは対応できず、現地での変更を余儀なくさせられた。

この条件で樹形に関し何が出来るか？ バスの車窓に展開する亜熱帯林を観察していて思い出されたのは郡場 寛 京大名誉教授による昭南植物園 (シンガポール) での「樹木の伸長生長の周期」(郡場 1947) の仕事だった。

温帯域では、ほとんどの樹木は季節変化に対応してリズム的な伸長生長を繰り返す。樹種によっても異なるが芽鱗痕や、リズム的な枝の出方、節間の伸長量などを遡って調べることにより外部形態的に、およそ10数年間の年次生長をかなり正確に把握することが出来る（八田 1980; 八田・本多 1991）。

熱帯あるいは亜熱帯域ではどうか？、冬芽に相当する鱗芽を形成するのか？、茎の伸長経過はどうか、またそれに対応する年輪は形成されるのか？ 筆者はその時まで漠然と抱いていたこれらの疑問をぶつけてみることにした。そのためにはなるべく多くの樹種で、実際の枝が伸長する姿を自分で観察することだと思った。できるだけ詳しく枝毎の年次生長を計測し、伸長のリズムをつかみ、それが横断面にみる年輪構造にどの様に反映しているかを照合しようとした。

1991年7月29日、鈴木三男氏（当時金沢大）をリーダーとし、40日に及ぶ調査行はスリケットから始まった。筆者はこの調査期間中、1日1種の計測を自分のノルマとし、常に道端の樹木の形を値踏みしながら歩いた。午前中の2-3時間をかけて調査を終え、採集しながら多少急いで夕刻遅くとも5時にはその日のテントサイトに到着することを繰り返した。

調査個体の選定に当たっては

- ① 現地あるいは亜熱帯域特有の樹種であること、あるいは
- ② 日本のものに対応する樹種か、または類似の樹形を持つ種であること

の2点を基本とした。調査個体が見つかったら、一以下に述べる諸事項は通常筆者らが筑波実験植物園で行っている調査項目とほとんど同じなのだが、先ず対象の樹木の全体樹形の簡単なスケッチと撮影をし、その樹が直径10cm以下の場合には1本だけ根元から切断し、それ以上のものでは枝の一部を計測に供した。調査の際最も留意する点は、1年（または1シーズン）ごとの伸長がどこからどの部分までかをできるだけ正確に見定めることである。それには、

- (a) 茎に残る芽鱗痕の有無
- (b) 節間伸長の大小
- (c) 側枝の出方（分枝の位置と側枝の長短）

等で見当をつけ、次に今季伸長したと推定され、現在葉をつけているシュートに注目して（ちょうど8月は雨期の終わり頃で今期の伸長生長はおおよそ終了したと推定された）、

- (d) 葉序

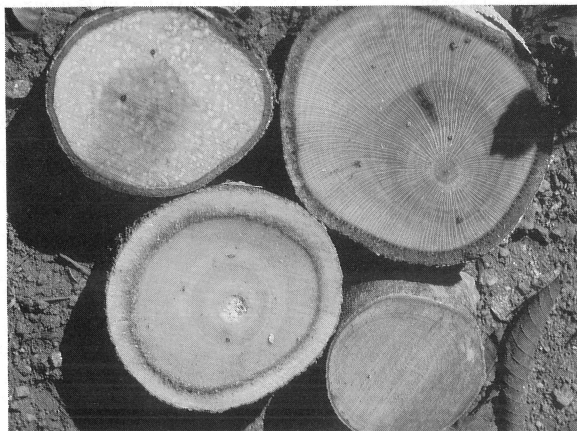


Fig. 28. Disk specimens (cross sections) collected in Nothorn Thailand. Almost of them have rings but it is exactly hard to correspond with its growth habit in many case.

- (e) 同時枝の有無
- (f) ラマスシュートの有無
- (g) 頂芽及び側芽の形成状態と芽鱗片の有無

等を調べ、さらに

- (h) シュートの頂部が枯死・脱落したり刺に変形することはないか
- (i) 頂枝と側枝の伸長量の比較
- (j) 花序は頂生か腋生か

等の観察を通して茎が単軸的に伸長するか、仮軸的かを見定める。年次生長は以上を総合して判断するのだが、若い数年間はともかく、10年以上遡ってゆくと樹皮の風化や枝の枯損その他で見定めにくい場合が多い。そのような時は、多くの場合1シーズンに1生長過程しか伸長しない、比較的勢いの弱い側枝を調べ、照合する。

これらの計測が終わると、数点の輪切り標本を採集し (Fig. 28), その位置を樹形図上に記録する (Fig. 29)。最後に諸留意点を中心に撮影し、乾燥標本を採取して一通りの作業が終了する。乾燥標本は調査記録の整理と補完に重要である。枝や幹の輪切りは50%アルコールの液浸標本とし、横断面の示す輪状構造その他と諸種のデータやスケッチとの照合によって、亜熱帯産樹木に年輪が形成されるか否かなど、伸長生長と肥大生長の関係が検定出来ると期待した。以上の手順で調査された樹種は33種であった。

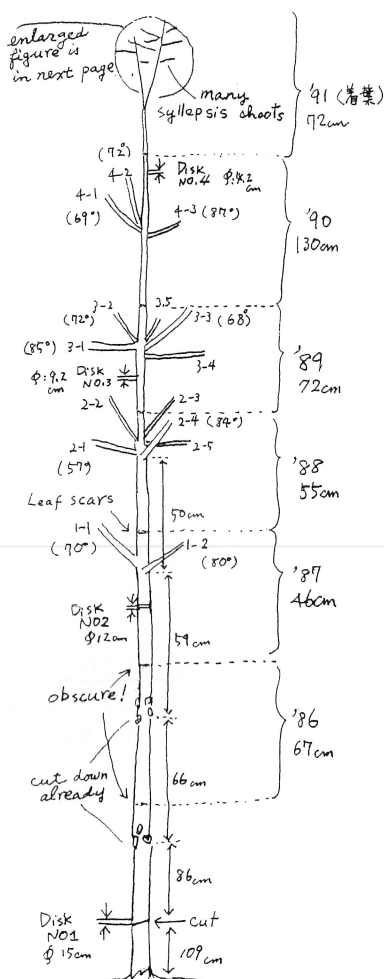


Fig. 29. A sketch of *Bombax ceiba* tree from a field note (Hatta 1992).

次に1992年度のランタン谷では首都カトマンズを出発しておよそ1週間後には5000mの高山帯に至り、そこにおよそ10日間滞在するという行程だった。低木性シャクナゲ *Rhododendron lepidotum* が最初標高2090mで現れ、その後標高3000mから5000mまでほぼ連続して出現し、低標高地では樹高1.5mに達する半球形の樹形だが、高所では樹高0.1~0.3mでクッション状となり、わい性低木となった (Fig. 10)。本調査行ではこの植物に着目し、初期の目的である標高に伴う樹形変化と葉形の変異の解析に徹することとし、そのため資料の収集はマスコレクションが中心だった。

樹形の解析のために次の4点に留意した。

- ① 標高にともない1株内での萌芽枝の年齢構成はどうか (高標高ほど shoot の交代が早まるのではないか)
- ② 標高の変化に伴う諸器官の形質調査
- ③ 同種で異なる age class の標本収集, および
- ④ *Rhododendron* 群落のコードラート調査

*R. lepidotum* については低標高域と高標高域で花冠の大きさはほとんど変化せず、葉の縦横比

や葉面積が著しく変化した（これを *R. obovatum*, *R. elaeagnoides*, *R. salignum* の3種に細分する意見もある: Cullen 1980）。実生の age class 毎の収集に関しては、わい性低木の *R. setosum*, *R. lepidotum*, *R. anthopogon* の3種と森林限界付近の林内で採集した高木性の *R. campanulatum* についてほぼ実行できた。

上記の調査には筆者についてくれたシェルパの助力が多かった。

1994年の武夷山調査、1995年のタイ北部における焼畑調査の際にも上記とほぼ同様の調査を行う機会があった。ネパールでの知見と併せて別途報告の予定である。

### 考察とまとめ——実生研究の重要性

樹形など出来上がってしまったものだけを見れば皆よく似たものではないかという意見があるだろう。仮軸的伸長であっても外見上ではほとんど単軸的に伸長したと同様に見えることが多い。しかしそれに至る過程が大切であって Hallé and Oldeman らのいう“Architectural モデル”の主張もそこにあるのではないか。

遺伝的に決められた基本があって、それに環境の影響などが加わって最後の樹形が出来上がってゆく。この形を決めてゆく過程で樹木の示すいくつかの要因、単軸分枝か仮軸分枝か、同時枝を伸長するか否か、連続伸長かリズミックかなどについては、これまで出来上がった形を問題とするあまり、注意を払うことが少なかった。しかしこれらの要因を抜きにして、また樹形形成の過程を正確に把握することなしには真の樹形理解に至らないと考える。そして樹形形成過程の解明が樹形研究を生態学や分類学、ひいては系統論へとつなげていく道だと考える。

低木についての解析はほとんど行われてこなかったのが実状である。低木は高木に比べて樹高が低いというだけでなく、低木特有の性質を多く持ち、その樹形形成過程の研究は高木以上に興味深い。また多くの分類群では高木と低木をあわせて包含し、それらの類縁関係を解明するうえでも低木類の研究がまたれる。筆者は低木類中、特に1本1本の茎の寿命が短くて、2-5年ほどで明瞭に更新する種群に注目した。この種群なら茎の伸長初期から開花結実後の枯死に至る過程や更新の状態を詳しく調査できる。

筆者はさらに樹形形成過程の研究には環境の影響を受けることの少ない芽生えからの継続観察が重要と考え、実生の調査を追加した。この調査から発育初期段階における生長の種特性の把握が期待できる。本報でごく一部を紹介したに過ぎないが、上記両者の調査結果をドッキングさせることにより、少なくとも茎の生育期間の短い日本産低木樹種のかなりを克明に追跡できると期待している。とりわけ芽生えからの継続観察は低木類のみならず、高木の樹形形成研究にも重要でいくつかの新知見が得られつつある。

Hallé and Oldeman による23個の Architectural モデル (Fig. 14) は、広く熱帯全域からモデルに合致した植物を提示し得ていて魅力的である。しかし、それらは樹齢の異なる別々の個体群の観察から導かれたものであり、筆者の経験に照らしても単純で明快に過ぎるの感が強く、恐らく今後改良が加えられていこう。またそれらのモデルは幼樹から一応の樹形を示す段階までに止まっていて、その後の経過は示されていない。本報で筆者が強調した芽生えからの観察はそれを補う一手段として有効だろう。

温帯域の高木樹種について言えば、恐らく Hallé and Oldeman がモデルで示したような熱帯樹に見る多様さはなくて、ごく普通の excurrent な、または decurrent な樹形が大部分であり、単純な繰り返しによるモデルでは表現し得ない場合が多いと思われる。

## 謝 辞

筆者が本報で主張しようとした実生と成熟枝の継続観察による樹形形成過程の調査は共同研究者の助力に負うところが大きい。実生観察をすでに数年間続けておられる東光園緑化(株)の持田秀雄、低木を中心に成熟枝の伸長から枯死に至る克明な調査を続けられている浦和市在住の笠原喜久雄、フェノロジーの観察および材構造の観察を続行中の警視庁科学捜査研究所の若山治彦の諸氏に対し心から敬意と謝意を表す。

本文作成に際し国立科学博物館前植物研究部長金井弘夫博士、千葉大学の福田泰二博士、カネボウ癌研究所の本多久夫博士および石巻専修大学の依田清胤博士からは適切な御批判と多くの助言を賜わった。上記の方々や、ネパール調査行参加に同意し、本論文作成の動機づけをされた東京大学総合資料館の大場秀章博士に対しここに記して御礼申し上げる。

## Summary

It is very difficult to quantitatively recognize the tree shapes as three dimensional body, although we have been unconsciously looking at them abundant in our surroundings. Various features of response of trees to their environment cause slow progress of the study of tree architecture.

This paper reviews an outline of studies in tree form and author's work on shrub architecture.

Attention was paid to significance of seedlings on the architectural study, because the basic growth pattern and stem form are controlled by the genetic potential.

The author also noticed some of shrub in which plant body is composed of many different-aged stems and they are renewing within 2-5 years successively.

In these plants, it is possible to investigate in detail the process of shoot growth from sprouting to death after fruiting. The constructive process of shrubs architecture will be expected to prove by these approaches.

We have examined ca. 30 species every year with special reference to the branching patterns of seedlings. Noteworthy results on seedling include that (1) seedlings initially may be show a species specific growth process under a genetic control; (2) then they strongly influence the later development of tree form; and (3) species having a similar tree form may have different ways of architectural development.

## 引用文献

- Aono, M. and T. Kunii, 1984. Botanical tree image generation. *IEEE Computer graphics and applications* 4: 10-29.
- Brown, C.L., R.G. McAlpine and P.P. Kormanik, 1967. Apical dominance and form in woody plants: A reappraisal. *Amer. J. Bot.* 54: 153-162.
- , 1971. Growth and form. *In* Zimmermann M. H. and C. L. Brown (eds.) *Trees Structure and Function*. Springer-Verlag, New York. p.125-167.
- Clements, J.R., 1970. Shoot responses of young red pine to watering applied over two seasons. *Can. J. Bot.* 48: 75-80.
- Cullen, J., 1980. A revision of *Rhododendron* 1. Subgenus *Rhododendron* sections *Rhododendron* & *Pogonanthum*. *Notes RBG Edinb.* 39: 1-207.
- Duke, J.A., 1969. On tropical tree seedlings 1. Seeds, seedlings, systems, and systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56: 125-161.
- Fisher, J.B., 1984. Tree architecture: Relationships between structure and function. *In* White, R.A. and W.C. Dickson (eds.) *Contemporary Problems on Plant Anatomy*. Academic Press, Orland. p. 541-589.

- , 1992. How predictive are computer simulation of tree architecture? *Int. J. Plant Sci.* 153: 137-146.
- and H. Honda, 1977. Computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a tropical tree. *Bot. Gaz.* 138: 377-384.
- and —, 1979a. Branch geometry and effective leaf area: A study of *Terminalia*-branching pattern. 1. Theoretical trees. *Amer. J. Bot.* 66: 633-644.
- and —, 1979b. Branch geometry and effective leaf area: A study of *Terminalia*-branching pattern. 2. Survey of real trees. *Amer. J. Bot.* 66: 645-655.
- Hallé, F. and R.A.A. Oldeman, 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Paris, Masson et Cie.
- , — and P.B. Tomlinson, 1978. *Tropical trees and Forests: An Architectural Analysis.* Springer-Verlag, Berlin.
- 原 襄, 1981. 植物のかたち—茎・葉・根・花—. 培風館・東京.
- Hara, M., 1990. Clone structure and architectural develop of an understorey shrub, *Viburnum furcatum* Blume et Maxim. *Nat. His. Res.* 1: 49-56.
- 八田洋章, 1979. ヤマボウシ (*Cornus kousa* Buerg.) の変異と生態 I. 成熟枝における季節的成長の観察. *生研時報* 27-28: 81-91.
- , 1980. ヤマボウシの樹冠形成に関する研究 I. 分枝様式と新梢の伸長. *国立科学博物館研究報告(B)* 6: 65-76.
- , 1983a. ヤマボウシの頭状花序の形成とその小花の配列. *国立科学博物館研究報告(B)* 9: 33-43.
- , 1983b. ヤマボウシのシュート形成に関する維管束走行の研究. *筑波実験植物園研究報告* 2: 1-19.
- , 1984. ヤマボウシ (*Cornus kousa* Buerg.) の変異と生態 II. ヤマボウシの地理的分布と植生. *植物地理・分類研究* 32: 31-41.
- , 1986a. ヤマボウシの樹冠形成に関する研究 II. 十字対生葉序と分枝様式について. *筑波実験植物園研究報告* 4: 7-19.
- , 1986b. 箱根のヤマボウシ個体群における集団内変異の解析. *筑波実験植物園研究報告* 5: 41-45.
- ・矢野義治, 1986. 石灰岩地におけるヤマボウシの自生環境. *筑波実験植物園研究報告* 5: 55-62.
- ・平山良治, 1987. ヤマボウシのシュートにおける主要成分の消長. *筑波実験植物園研究報告* 6: 31-39.
- ・山口秀和, 1987. ヤマボウシ *Cornus kousa* Buerg. の変異と生態 IV. 地理的変異の研究. *植物研究雑誌* 62: 244-256.
- , 1988. ヤマボウシのフェノロジー. *日本の生物* 2: 48-52.
- , 1988-1989. ツリーウォッチング——樹木たちの歳時記. *採集と飼育* 50(4)-51(3).
- , 1989-1991. Tree watching・樹木賛歌. *日本の生物* 3(7)-5(3).
- , 1990. ヤマボウシの分枝様式と枝の伸長量. *植物研究雑誌* 65: 161-166 & 233-239.
- ・本多久夫, 1991. 樹形をどうとらえるか I. 樹木形態学からのアプローチ. *Plant Morph.* 3: 13-29.
- , 1992. 箱根の樹木——ツリーウォッチングの手引. 神奈川新聞社・横浜.
- , 1993. 興味深い *Cornus oblonga* の植物季節. *フェノロジー研究* 20: 1-5.
- , 1994a. 日本のミズキ属・世界のミズキ属. *自然誌研究雑誌* 2-4: 1-51.
- , 1994b. ウワミズザクラ *Prunus grayana* における落枝現象について. *筑波実験植物園研究報告* 13: 19-28.
- ・笠原喜久雄, 1994-1995. 樹木たちのフェノロジー. ガクアジサイ・カジイチゴ. *プランタ* 36: 55-62. カノウツギ・シモツケ. *プランタ* 39: 44-51. ウツギ・サラサドウダン. *プランタ* 42: 45-53.
- ・若山治彦, 1994-1995. 樹木たちのフェノロジー. カラタチ・コゴメウツギ. *プランタ* 35: 43-50. コノテガシワ・サルスベリ. *プランタ* 38: 49-50.
- , 1995. 街の樹木. 枋の葉書房・鹿沼.
- ・持田秀雄, 1995. 樹木たちのフェノロジー. ガマズミ・ムクロジ. *プランタ* 37: 51-60.
- ・——・笠原喜久雄・若山治彦, 1995. 樹形を考える. *日本植物園協会誌* 29: 47-50.
- Hatta, H., 1991. Anatomical study on inflorescence formation of *Cornus kousa* Buerg. ex Hance. *Ann. Tsukuba Bot. Gard.* 10: 15-25.
- , 1992. Observations of tree form in Nepal. *Newsletter of Himalayan Bot.* 11: 16-21.
- , 1993. Tree architecture in *Cornus kousa* group. XV International Botanical Congress Abstracts. p. 355.
- and H. Honda, 1993. Simulating branch geometry of *Cornus* (Vegetative shoots). XV International Botanical Congress Abstracts. p.89.
- and T. Iwashina, 1993. Notes on *Cornus* (Cornaceae) in Nepal. *Ann. Tsukuba Bot. Gard.* 12: 49-56.
- Hellmers, H., 1962. Temperature effect on optimum tree growth. *In* Kozłowski T.T.(ed.) *Tree Growth.* Ronald Press, New York. p. 275-287.
- 本多久夫, 1973. 生物体の“かたちの形成”. *生物物理* 13: 27-33.
- , 1979. 樹木の形を解析する. *自然* 11: 69-76.
- Honda, H., 1971. Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body: Effects of the branching angle and the branch length on the shape of the tree-like body. *J. Theor. Biol.* 31: 331-338.
- and J.B. Fisher, 1978. Tree branch angle: Maximizing effective leaf area. *Science* 199: 888-889.
- and —, 1979. Ratio of tree branch lengths: The equitable distribution of leaf clusters on branches. *Proc.*

- Natl. Acad. Sci. U.S.A. 76: 3875-3879.
- , P.B. Tomlinson and J.B. Fisher, 1981. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. *Amer. J. Bot.* 68: 569-585.
- , — and —, 1982. Two geometrical models of branching of botanical trees. *Ann. Bot.* 49: 1-11.
- and H. Hatta, 1993. Simulating branch geometry of *Cornus* flowering shoots. XV International Botanical Congress Abstracts. p. 361.
- 出原栄一, 1983. 樹木. 築地書館・東京.
- Kaufmann, M.R., 1968. Water relations of pine seedlings in relation to root and shoot growth. *Plant Physiol.* 43: 281-288.
- 川本茂雄 (主編), 1969. 講談社英和事典. 講談社・東京.
- 甲山隆司, 1995. 樹形はどのようにできあがるか. 週間朝日百科 植物の世界 76: 126-128.
- 郡場 寛, 1947. 馬來特にシンガポールにおける樹木生長の周期に就いて(1). *生理生態* 1: 93-109.
- 小見山章・肥後睦輝・今井田春美・矢野尚子・堀田仁, 1988. 広葉樹幼植物の形態について(1). *岐阜大農研報* 53: 425-444.
- ・—・—, 1989. 広葉樹幼植物の形態について(II). *岐阜大農研報* 54: 265-280.
- Kozłowski, T.T., 1958. Water relations and growth of trees. *J. Forest.* 56: 498-502.
- , 1962. *Tree Growth*. Ronald Press, New York.
- , 1964. Shoot growth in woody plants. *Bot. Rev.* 30: 335-392.
- Kramer, P.J., 1957. Some effect of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of loblolly pine seedlings. *Forest. Sci.* 3: 45-55.
- Moorby, J. and P.E. Wareing, 1963. Aging in woody plants. *Ann. Bot.* 27: 291-308.
- Muller, F.M., 1978. Seedlings of the North-Western European lowland. A flora of seedlings. The Hague Centre for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC), Wageningen.
- ニクラス, K.J., 1986. 植物進化のコンピュータ シミュレーション. *サイエンス* 16: 66-75. (井上浩訳).
- 奥村昭雄・小川真樹, 1987. 光天球の中で生長する樹形 I. *Sci. Form* 2: 59-88.
- ・—, 1988. 光天球の中で生長する樹形 II. *Sci. Form* 3: 127-141.
- 大林宏也・塩倉高義・大田貞明, 1992. 熱帯産樹木の生長輪による環境変動推定の可能性. *樹木年輪* 5: 12-17.
- Parker, M.W. and H.A. Borthwick, 1950. Influence of light on plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1: 43-58.
- 佐藤大七郎・堤利夫 (編), 1978. 樹木——形態と機能. 文永堂・東京.
- Schopmeyer, C.S., 1974. Seeds of woody plants in the United States. *Agriculture Handbook* 450. U.S. Department of Agriculture.
- 清水建美, 1990. 園芸植物大事典 6巻. 小学館・東京. p. 175.
- Sinnott, E.W., 1952. Reaction wood and the regulation of tree form. *Amer. J. Bot.* 39: 69-78.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi and T. Kira, 1964. A quantitative analysis of plant form —— The pipe model theory I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.* 14: 97-105.
- Takenaka, A., 1994. A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. *J. Plant Res.* 107: 321-330.
- Thimann, K.V. and F. Skoog, 1933. Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance of bud development. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 19: 714-716
- and —, 1934. On the inhibition of bud development and other functions of growth substances in *Vicia faba*. *Proc. Roy. Soc. London B* 114: 317-339.
- Tomlinson, P.B., 1983. Tree architecture. *American Scientist* 71: 141-149.
- , 1987. Architecture of tropical plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 1-21.
- Wadleigh, C.H. and H.G. Gauch, 1948. Rate of leaf elongation as affected by the intensity of the total soil moisture stress. *Plant Physiol.* 23: 485-495.
- Wareing, P.F. and T.A. Nasr, 1961. Gravimorphism in trees. 1. Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees. *Ann. Bot.* 25: 321-339.
- Wassink, E.C. and J.A.J. Stolwijk, 1956. Effects of light quality on plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7: 373-400.
- White, D.J.B., 1955. The architecture of the stem apex and the origin and development of the axillary buds in seedlings of *Acer pseudoplatanus* L. *Ann. Bot.* 19: 437-499.
- White, P.S., 1984. The architecture of devil's walking stick, *Aralia spinosa* (Araliaceae). *J. Arnold Arbor.* 65: 403-418.
- Wilson, B.F., 1966. Development of the shoot system of *Acer rubrum* L. Harvard Forest Paper No. 14. Petersham, Mass. p.21.
- 柳田由蔵, 1927-1939. 森林樹木の稚苗図説. *日本森林学会誌* 9(6)-21(9).
- 山中典和・永益英敏・梅林正芳, 1992. 芦生演習林産樹木の実生形態 1. アケビ科, ウルシ科, ミズキ科, エゴノキ科, ハイノキ科, クマツヅラ科. *京大農学部付属演習林集報* 23: 47-68.
- ・—・—, 1993. 芦生演習林産樹木の実生形態 2. クルミ科, カバノキ科, ブナ科, クワ科. *京大農学部付属演習林集報* 25: 52-72.
- ・—・—, 1994. 芦生演習林産樹木の実生形態 3. ビャクダン科, ツバキ科, マンサク科, トウダイグ



- サ科, ユズリハ科, ミカン科, モクレン科, マツブサ科. 京大農学部附属演習林集報 26: 30-53.
- 山中寅文, 1975. 植木の実生と育て方. 誠文堂新光社・東京.
- 依田清胤・鈴木三男, 1993. ガマズミとミヤマガマズミの樹形形成過程の比較解析. *Plant Morph.* 5: 93-116.
- Yoda, K. and M. Suzuki, 1993a. Quantitative analysis of major axis development in *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* (Caprifoliaceae). *J. Plant Res.* 106: 187-194.
- and —, 1993b. Quantitative discription of the process of architecture formation in *Viburnum dilatatum* and *V. wrightii* (Caprifoliaceae). *J. Plant Res.* 106: 289-296.
- Zahner, R., 1962. Terminal growth and wood formation by juvenile loblolly pine under two soil moisture regimes. *Forest Sci.* 8: 345-352.