

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 2 日現在

機関番号：10105

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2013～2014

課題番号：25891001

研究課題名(和文) 樹木のフラクタル構造に着目した「べき分布」と「対数正規分布」の統一的理解

研究課題名(英文) Lognormal distribution and power law behavior on self-similar tree branching structure

研究代表者

小山 耕平 (KOYAMA, Kohei)

帯広畜産大学・畜産学部・助教

研究者番号：70709170

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：生命現象など複雑な現象が、簡単な2つの法則に従う例は多数あります。対数正規分布はその1つで、生物学、物理学、社会科学、経済学において対数正規分布に従う現象が数多く知られています。この対数正規分布を生成する理論は広く知られていて、ロバート・ジブラが提案した「掛け算の効果」と呼ばれるものです。しかしながら、この理論は良く知られていましたが、生物学においてデータによる実証はありませんでした。本研究により、自己相似性を持つ樹木構造から、対数正規サイズ分布が生成する過程を、世界で始めて、データにより直接実証しました。

研究成果の概要(英文)：Simple relationships often characterize complex systems. Lognormal distributions are widely recognized in many fields, including biology, physics, social science, and economics. Despite the fact that a mathematical model of lognormality has long been accepted ("the law of proportionate effect" proposed by Robert Gibrat in 1930), there has been no empirical evidence for this mechanism in biological systems. Our results showed empirically that the sizes of terminal twigs were lognormally distributed on elm tree branches, and that the lognormality was caused by the law of proportionate effects on a self-similar (fractal) branching structure.

研究分野：植物生態学

キーワード：フラクタル

1. 研究開始当初の背景

これまでの生物学では、2つの重要なサイズ分布がよく議論されてきた。①べき分布「A倍大きいものは、B分の1の頻度でしか観測されない」という法則を満たすサイズ分布を、べき分布という。べき分布が成立することを「べき乗則」と呼ぶ。②対数正規分布：個体や器官のサイズを多数の標本について調べてみると「多数の小さなもの」と「ごく少数の非常に大きなもの」が観察されることがよくある。このようなサイズ分布は、サイズの対数が正規分布することがよくある。この様な分布を対数正規分布と呼ぶ。

Kolmogorovの連続破断過程(生態学では Sugihara の Sequential Breakage Hypothesis として知られる)は対数正規分布を再現できるが、このモデルが提唱するメカニズムを直接検証することはできない、という批判があった。そこで、生物系において、世界で初めて対数正規分布の成立過程をデータにより直接検証する。本研究では、対数正規分布の起源は、自然界に多く存在するフラクタル構造にあると予測した。本研究では、まず数理モデルに基づき、フラクタルの全体を構成する各パーツの大きさの頻度分布は「べき分布」になり、同時に新たに成長するフラクタルの表面(樹木では、末端の枝)における成長速度の分布は対数正規分布である、という仮説を検証する。

生態学や林学において、これまでフラクタルの概念は生物の体サイズにみられる様々な「べき乗則」(アロメトリー関係)を説明する理論として発展してきた(申請者による総説(参考文献①)を参照)。「べき乗則」は、フラクタル(例えば樹木)の全体を測定したとき、それを構成する各部分(幹、太い枝、細い枝等の集合)のサイズと頻度の関係がべき関数になる、というものである。以上の「べき乗則」と、本研究における対数正規分布の予測とは、互いに矛盾しない。上記のように、「幹や太い枝など、途中の枝をも全て含めた」全体のパーツのサイズ分布は、べき乗則に従うのである。これと類似した現象に、地震の強度と頻度の関係であるリヒター則(A倍大きい地震は1/B倍少ない)に関する震源のフラクタル仮説がある。地殻の断層(ひび割れ)全体の集合がフラクタルであると考えれば、大きい断層による地震(幹)から小さい断層による地震(細い枝)の頻度分布はリヒター則に従うと理解できる。この例のように、自然科学全般をみても、フラクタルの研究は「べき乗則」のみに集中していたといえる。その理由は、地震の例に見られるように、「サイズの分布」という問題について、幹にあたるものと末端の枝を区別せずに、サイズの分布を議論してきたからである。一方、樹木の成長やガス交換などは、主にフラクタル集合上の末端の器官(葉、細根)で起こる現象である。末端器官(葉など)の性質が、個体内で不均一であることは、生理生態学の常

識であり、葉1枚の生理反応を植物個体全体(ひいては、森林全体のガス交換)にスケールアップしていく際に最も重大な障壁であり、申請者の専門分野でもある。よって、末端器官のサイズや能力の頻度分布を調べることは、それ自体に生態学的な意味がある。このような、末端器官のサイズおよび機能の頻度分布は、各部分の破断における「ゆらぎ」=(それぞれの階層における、娘枝どうしの大きさの差異)を掛け合わせたものになるので、べき乗則ではなく、対数正規分布になると予測するのである。その結果は、これまで「べき乗則」のみであった生物学におけるフラクタル研究を大幅に拡張し、「生物のサイズ分布における、対数正規分布とべき乗則の統一的理解」への、重要なブレイクスルーをもたらすことが期待される。

2. 研究の目的

以上の背景をふまえて、上記の予測の検証を、「樹木1本全部の枝まるごと測定」により行う。樹木1本には、太い枝や細い枝など、様々なサイズの枝が共存する。本章の目的は、樹木1本の枝サイズ分布(どのサイズの枝が、それぞれ何本あるかという頻度分布を、生態学の例にならひ、ここではサイズ分布と呼ぶことにする。)における法則性を明らかにすることである。樹木の枝サイズ分布を見ると、2つの違った観点から分布を考察することができる。1つめは、太い幹から末端の細い枝に至る、全ての幹や枝を含む、全体のサイズ分布である。2つめは、去年新しく伸びた部分である、末端の枝のサイズである。葉や果実、花が付着しているのは末端枝だけであり、末端枝のサイズや葉の量は、環境との相互作用(例えば、光合成)の構成要素として、幹とは異なった、重要な影響を持つはずである。本研究では、樹木の枝サイズを2つの観点①全体のサイズ分布、および②末端のサイズ分布の2点に分けて考察し、以下の仮説2点を検証する。①末端枝の各サイズ項目の頻度分布は「対数正規分布」となる。②幹から末端枝まで、全ての枝を含めた場合の各サイズ項目の頻度分布は「べき分布」となる。

3. 研究の方法

樹木を伐採、地上部を採取して、全ての分岐点ごとに枝のサイズを直接測定する。所属機関である帯広畜産大学の近郊で伐採が可能な樹種(ハルニレ)(樹高が3-5mのもの)6本を選出し、地上部のみを伐採し、実験室に搬入した。うち3本について、以下の①②を測定した。

測定① 各枝の接続関係 それぞれの樹木試料に対し、全ての分岐点を識別して、親子関係(どの親枝が、どの枝から分岐しているか)を記録する。これは、いわば根元の幹から全ての末端枝に至る、「家系図」を書くこ

とに相当する。予備調査（小さな樹木の測定）から、この作業は、幹の根元から順番に、それぞれの娘枝に番号を付けながらノコギリ・剪定バサミ等で分解していくことで可能であることを確認している。この作業で、各試料木の地上部分は、全て1本ずつの枝（＝親枝との分岐点において分断され、かつ、それぞれの娘枝と分岐点において分断されている樹木の一部）に分解される。

測定② 各枝のサイズ この分解した各枝について、以下の項目を測定する。

- (1)長さ（各枝の根元から先端までの長さ）
- (2)根元直径（各枝の根元における直径）
- (3)中心直径(d)（各枝の根元と先端の中心の位置にある部分の直径）中心直径を測定する理由は、予備調査（小さな樹木）の結果から、樹種によっては枝の根元にふくらみが見られるため、場合によっては根元の直径ではなく中心直径を枝のサイズの指標とした方がよい場合もあると考えたからである。

4. 研究成果

(1)結果① 全ての枝（幹から末端の枝）のサイズ分布（ランクサイズプロット）

全ての枝を合わせたサイズ分布は、ランクサイズプロット上で直線関係を示し、べき分布であることが分かる（図1）。

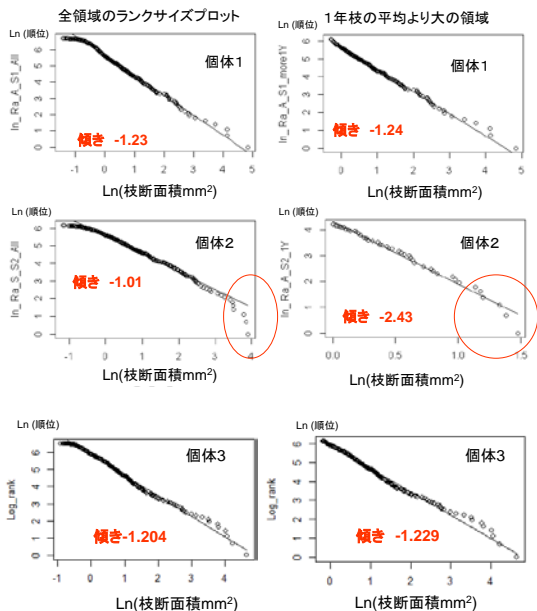


図1

ただし詳しく見ると、2つの点で直線から外れていた。サイズの大きい領域（右側の領域）では、次第に傾きが大きくなるように曲がっている部分がある（赤丸で囲った部分）。この領域では、べき乗則は成立していない。サイズの小さい領域（図1左列のそれぞれのグラフの左側の領域）で、傾きのある直線から

次第に傾きが無くなるように曲がっている部分がある。この領域でも、べき乗則は成立していない。これら2点の直線からのずれについては後述する。

(2)結果② 末端の枝（1年生枝、去年新しく伸びた枝）のサイズ分布

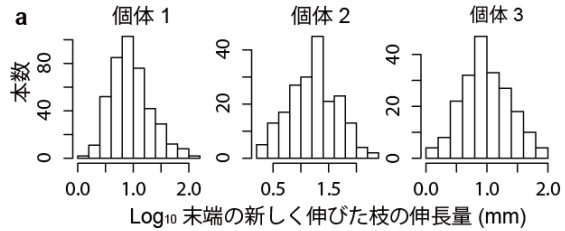


図2

末端の新しく伸びた枝のサイズ分布の対数値は、おおよそ一山型の正規分布に近い分布をしていることが分かった（図2）。つまり、サイズ分布は対数正規分布によって近似できる。

(3)まとめ 樹木一本を構成する枝のサイズ分布は、幹から末端に至る全ての枝を含む分布はべき分布であり、葉が付いている末端の枝（去年、新しく伸びた部分の1年生枝）の集団に着目すると対数正規分布であるという結果を得た。

べき分布は、当初の仮説通りの「A倍太い枝はB分の1の本数しかない」という「サイズと頻度の負のべき乗則」を意味している。枝の太さAと頻度Nの関係はべき関数で、その指数は-1に近い値であった。言い換えると、1/b倍細い枝の数がc倍の数だけ存在する（bとcは正の定数）、という関係がどのスケールでも成立していた。この関係は、樹木の自己相似性（フラクタル性）つまり「各分岐点を拡大すると同じに見えるから、各分岐点を平均して1/b倍細い枝c本に分岐している」から自然に導かれる。樹木の形は自己相似性を持つフラクタルで近似できることが知られているから、べき乗則は自然に成立すると考えている。

フラクタルを元にしたモデルでは、図1左の小さい枝の領域（各グラフの左側の領域）で、グラフが平坦になるように曲がっていることも説明できる。「1回枝分かれする毎に、平均して直径はR倍に、本数はn倍になる」という自己相似性は、幹から末端の枝に至るまでは成立しているが、末端の枝は、それ以上小さく分枝せず、打ち止めになる（逆に言うと、どこまでも小さな枝に分枝していくなれば、べき乗則は小さい領域も含めて成立するが、現実にはそうはならない）。ここから、べき乗則（直線関係）は途中で止まってしまうことが分かる（いわゆるクロスオーバー現象に相当する）。実際には、末端の枝（1年生枝）のサイズは対数正規分布しているため、

小さいサイズの領域では、このサイズ構造を反映して、曲がってしまうと考えることが出来る。この予測を確かめるため、1年生枝の集団のうち、1年生枝の平均値より小さい枝のサイズを削除してランクサイズプロットを作成する(図1右)と、予測通り、1年生枝の平均サイズ以上の枝については、べき乗則が成立していることが分かった。

次に、図1左の各グラフの右端(大きい枝)の領域(赤丸で囲った部分)でべき乗則が成立していなかった。この理由については、現在まだ分析中であるが、野外での観察から、太い枝の領域では、力学的な支えなどの関係により、自己相似性だけで枝のサイズが決まっているとは限らないことが理由であると考えている。

(4) 末端の枝サイズにおける対数正規分布について

下の図4のように、ある大きさの物体を次々にランダムな位置($0 < R < 1$)で分割すると、最終生成物のサイズは対数正規分布することが証明されている(コルモゴロフの連続破断過程)。太い枝が分割を繰り返して、細い枝に分かれていく様子は、この連続破断過程とみなすことができると考えている。

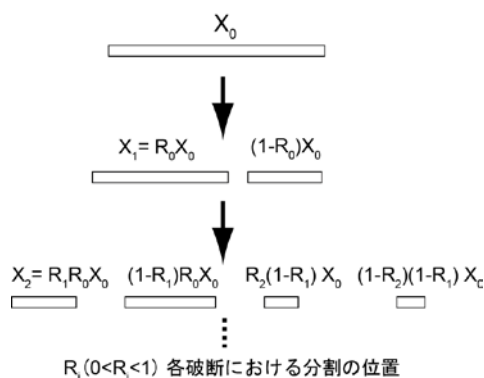


図4 連続破断課程

分枝を繰り返した結果である最末端の枝(河川の次数1(源流)に相当する)のみについて、それらを全部集めた集団のサイズ分布を見ると、ほぼ対数正規分布になっていた。この関係は、やはり同様に自己相似性から、それぞれの分岐点において枝が小さくなる縮小率の分布がスケールに依存しないことから、根元側から分岐を繰り返した結果である末端枝の太さをコルモゴロフの連続破断過程と等価であると考えてることによって説明できる。以上をまとめると、本研究の成果により1つのフラクタルな物体に対し、全体を構成する全てのパーツのサイズ分布はべき分布になること、末端部分のみに着目した場合のサイズ分布は、対数正規分布になることが、世界で初めて示された。

以上の成果について学会発表を行い、中央大学の共同研究者の協力を経て、現在、英文誌に投稿中であり、研究終了年度の翌年度である平成27年度中の発表を目標にしている。

<引用文献>

1. 小山 耕平, 福森 香代子, 八木 光晴, 森 茂太 (2013) 生態学のスケール理論—クライバーの法則とフラクタル成長—. 日本生態学会誌 63(1):91-101.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 1件)

- ① Lin, Y.-S., Medlyn, B.E., Duursma, R.A., Prentice, I.C., Wang, H., Baig, S., Eamus, D., de Dios, V.R., Mitchell, P., Ellsworth, D.S., de Beeck, M.O., Wallin, G., Uddling, J., Tarvainen, L., Linderson, M.-L., Cernusak, L.A., Nippert, J.B., Ocheltree, T.W., Tissue, D.T., Martin-StPaul, N.K., Rogers, A., Warren, J.M., De Angelis, P., Hikosaka, K., Han, Q., Onoda, Y., Gimeno, T.E., Barton, C.V.M., Bennie, J., Bonal, D., Bosc, A., Low, M., Macinins-Ng, C., Rey, A., Rowland, L., Setterfield, S.A., Tausz-Posch, S., Zaragoza-Castells, J., Broadmeadow, M.S.J., Drake, J.E., Freeman, M., Ghannoum, O., Hutley, L.B., Kelly, J.W., Kikuzawa, K., Kolari, P., Koyama, K., Limousin, J.-M., Meir, P., Lola da Costa, A.C., Mikkelsen, T.N., Salinas, N., Sun, W. and Wingate, L., Optimal stomatal behaviour around the world, Nature Climate Change, 査読有, Vol. 5, 2015, pp. 459-464, <http://www.nature.com/nclimate/journal/v5/n5/full/nclimate2550.html>

[学会発表] (計 8件)

- ① 原田満帆, 小山耕平 「アキタブキ (*Petasites japonicus* subsp. *giganteus*) の葉の立体構造」、『第61回日本生態学会大会』、広島県広島市、2014年3月
- ② 小山耕平、山本健「樹木のフラクタル性と枝サイズの統計性」、『第61回日本生態学会大会』、広島県広島市、2014年3月
- ③ 小山耕平、山本健「樹木内の枝集団におけるサイズ分布」、『日本物理学会第69回年次大会』、神奈川県平塚市、2014年3月
- ④ 小山耕平「生態学におけるべき乗則の理論」、『Taylorべき乗則研究集会(統計数理研究所公募型研究集会)』(主催:深谷肇一)、東京都立川市、2014年11月

- ⑤ 小山耕平、山本健「フラクタル樹形上の「べき分布」と「対数正規分布」の統一的理解」、『第 62 回日本生態学会大会』、鹿児島県鹿児島市、2015 年 3 月
- ⑥ 椎友香、小山耕平「アズキナシの果実の位置について」、『第 62 回日本生態学会大会』、鹿児島県鹿児島市、2015 年 3 月
- ⑦ 山崎大地、小山耕平「ミズナラにおける葉脈とそれを支える葉身部分の面積の関係」、『第 62 回日本生態学会大会』、鹿児島、2015 年 3 月
- ⑧ 越智大樹、小山耕平「ヤマグワの葉の形状とその要因」、『第 62 回日本生態学会大会』、鹿児島県鹿児島市、2015 年 3 月

〔図書〕（計 0 件）

〔産業財産権〕

- 出願状況（計 0 件）
- 取得状況（計 0 件）

〔その他〕

なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

小山耕平 (KOYAMA KOHEI)
帯広畜産大学・畜産生命科学研究部門・
助教
研究者番号：70709170