

3つの樹体形成規則を用いた広葉樹地上部非同化器官の表面積の推定法

藤本 征司*・徳永 咲子*

A Method Estimating Surface Area of Above-ground Non-photosynthetic Organs in Broad-leaved Trees Based on Three Rules of Tree Architecture Development

Seishi FUJIMOTO* & Sakiko TOKUNAGA*

Summary

Based on three rules of tree architecture development (i.e., Horton's rules, the Pipe model and the Relative Growth rule), surface area of above-ground non-photosynthetic organs was developed in broad-leaved trees. Theoretical surface area values of above-ground non-photosynthetic organs estimated from the method obtained sufficiently approximated the measured values in 21 broad-leaved trees of 9 species.

はじめに

樹木の樹形は種によって異なるが、樹形の違いは生活様式の違いと密接に関係している(Hallé et al., 1978; 藤本, 1993, 1998)。これまでも、樹形に関する研究としては、樹冠構造の解析(Holbrook et al., 1989; 寄元, 1993; 隅田, 1996; 林・高橋, 1997)や、分岐パターン コンピューターシミュレーション(本多, 1981; Honda ら 1981; ニクラス, 1986; Ford, 1987; Kurth, 1994; Perttunen et al., 1996; Takenaka, 1994)など多くの研究がなされてきたが、これまでの研究は主に同化器官の配分の量的評価に関するもので、今後、樹形的生活戦略(特に光資源獲得戦略)上の意味を明らかにするために重要となる、非同化器官の量的評価に関わる知見は極めて少ないと考えられる。

そこで、本研究では、樹形的光資源獲得戦略上の意味の抽出、特に、広葉樹単木の成長モデル(樹体形成モデル)の構築を目的として、まずその第一歩となると考えられた、広葉樹非同化器官の表面積の増加過程の推定法について解析することとし、ホルトンの規則(Horton, 1945; Strahler, 1957)やパイプモデル(Shinozaki et al., 1964)、樹形形成の相対成長規則(藤本・佐藤, 1999, 2001; 徳永・藤本, 2002)が成り立つ場合、広葉樹の地上部非同化器官の表面積がどのような推定式によって記述できるようになるかについて検討し、実測値との比較を試みた。

* 静岡大学農学部附属地域フィールド科学教育研究センター 静岡市駿河区大谷 836
Center for Education and Research of Field Sciences, Faculty of Agriculture, Shizuoka University.

解析方法

この解析で用いたホルトンの規則(その拡張を含む)については、その樹木への当てはめを疑問視する報告もあるが、分岐体の潜在的で微分的な発達規則を大雑把に定式化した規則と考える限り、かなり妥当性の高い規則と見なせる(Oohata & Shidei, 1971; 高木, 1992)。また樹形形成の相対成長規則は著者らが現在定式化に取り組んでいる規則で、樹木の樹形形成過程において、時間 t (年)までに形成されたすべての枝条の伸長量の総和(枝条の累積形成量)を $f(t)$ とすると、針葉樹、広葉樹の別、環境条件の違いによらず、樹高(樹長)成長量がほぼ一定となる成長安定期では、 t が充分小さい間は、

$$f(t) = Lt^r \quad (1)$$

が成り立つとする規則である(なお、任意の t では、ミッチャーリッヒ型のリチャーズ成長関数、 $f(t) = K(1+ae^{-bt})^r$ で記述できるようである)。ここで L は年平均樹長成長量(主軸が鉛直に成長している場合は年平均樹高成長量)であり、環境条件によって変化するパラメータである。一方、 r は環境条件によらず、生活形毎に一定のパラメータであり、針葉樹ではおよそ 3 であるが、広葉樹の場合は多様で、針葉樹と同様に 3 に近い値を取る樹種もあるが、多くの樹種では 3 未満で、平均 2.5 程度と小さい。また針葉樹の場合は、 t が任意の正の整数で成り立つが、加齢されるに従い増加速度が急速に頭打ち化し、速度一定となる。それに対して、多くの広葉樹の場合は、時間の経過とともに、形成された一次枝(幹から直接出ている枝)の成長に極端なバラツキが生じてくるため、任意の正の整数では成り立たないが、 t を $2^0, 2^1, 2^2, \dots, 2^n$ と 2 の累乗倍の数列で考えると、 n がかなり大きい場合でも、明瞭な累乗的增加が認められ、針葉樹のような増加速度の頭打ちが、上層木化過程にある林内に残存する個体に関する限りは認められない。なお、(1)式については、樹長(または樹高)を H とすると、年間樹長成長量が一定だと、

$$H = Lt$$

となるので、(1)式は、

$$f(H) = L^{1-r} H^{r-1} \quad (1)'$$

と書き換えられるので、 t 年目までに形成される枝条の総形成量は、実際には、 H と相対成長関係にあることになる。また、以上のような相対成長関係は、 t 年目に現存する枝条の伸長量の総和(脱落量を差し引いたもの。以下、枝条の現存量と呼び、 $F(t)$ で表わす。 t の関数で表わさない場合は F)でも同様に認められ、 $F(t)$ の r は、針葉樹では $f(t)$ の r と同様に 3 に近いが、時間の経過とともに急速に頭打ちを示し、結果的に拡張相対成長式で表わされるようになる。それに対して、多くの広葉樹の $f(t)$ の r も、針葉樹より小さいが、長期に渡って単純相対成長関係が認められる。

また、推定式の妥当性や精度を確かめるために解析したサンプル木は、静岡大学農学部附属上阿多古フィールド(標高 235~576m)の天然生二次林内とその林縁、もしくはヒノキ人工林の林縁に生育する広葉樹 9 種 21 個体である(表 1 参照)。これらのサンプル木については、樹高、生枝下

高、胸高直径、根元直径、生枝下直径、樹冠幅(4方向)等の基礎項目のほか、ホルトンの分岐比(R_b)、ホルトンの一次枝の直径 D_1 および長さ L_1 、枝条の現存量 F 、幹の生枝下部分を除く非同化器官の表面積を測定・算出した。 D_1 と L_1 については、個体ごとに 10~20 本のホルトンの一次枝をランダムに抽出し、その平均値で評価した。 D_1 の評価は基部直径で行なった。枝条の現存量 F については、小さな個体の場合は、すべての枝条の伸長量を測定して評価したが、大きなサイズの個体の場合は、樹体上部(5年分程度)以外は、代表的な一次枝を抽出し、その一次枝の生枝下直径とそれを構成する枝条の現存量との相関関係から枝条の総伸長量を評価した。また、非同化器官の表面積は、樹体を構成するすべての枝条を直径 0.25cm 未満、0.25~0.5cm、以下 0.5cm 毎のランクに細分し、それぞれの枝条断片を円筒形と見なして、その表面積の総和で評価した。

表 1 サンプル木一覧

個体番号	樹種	樹高 (m)	胸高直径 (cm)	生枝下高 (m)	樹齡 (年)
1	アラカシ	0.57	—	0.23	7
2	アラカシ	0.78	—	0.21	9
3	ツブラジイ	0.95	—	0.13	8
4	ツブラジイ	1.33	0.13	0.68	20
5	アラカシ	1.48	0.16	0.36	7
6	アラカシ	1.50	0.46	0.63	16
7	コナラ	1.55	0.32	0.77	16
8	ヤブツバキ	1.74	0.70	0.33	13
9	アカガシ	1.83	0.89	0.63	22
10	サカキ	1.96	0.62	0.23	18
11	アラカシ	2.05	0.65	0.37	10
12	アカガシ	2.32	1.18	0.44	15
13	アラカシ	3.02	2.06	0.92	22
14	ヤブツバキ	3.20	1.70	0.20	16
15	アカメガシワ	3.30	3.50	0.79	9
16	アカメガシワ	3.30	2.63	0.79	9
17	ヤブツバキ	3.33	2.11	0.35	19
18	シロダモ	3.85	2.61	0.45	17
19	ヤブツバキ	5.50	4.08	2.00	50
20	ヤブツバキ	6.80	7.30	2.10	62
21	シラキ	8.35	7.20	1.45	57

推定式の調整

1. 樹形形成の相対成長規則を前提にしない場合

ホルトンの第 1 規則が樹木の分岐過程にも成り立つと考えると、ホルトンの k 次の枝(ホルトンの k 次枝)の本数を N_k とすると、

$$N_k = N_1 / R_b^{k-1} \quad (2)$$

が成り立つ。また、さらにパイプモデルも成り立つとすると、 $k-1$ 次枝の多くは k 次枝から分岐しているので、任意の k で、

$$N_k D_k^2 \doteq N_{k-1} D_{k-1}^2$$

が成り立ち、また、ここで、 N_{k-1}/N_k は (2) 式より R_b なので、任意の k で

$$D_k^2 \doteq D_{k-1}^2 R_b$$

が成り立つ。従って、

$$D_k = D_1 R_b^{(k-1)/2} \quad (3)$$

となる。また、ホルトンの第2規則も成り立つと考え、k次枝の平均長を L_k とすると、 $L_k = L_1 D_1 R_1^{k-1}$ が成り立ち、また、 R_1 は流長比(枝条長比と見なせる)であるが、分岐体の自己相似的発達をより普遍的なものとして仮定することで、さらに、 $R_1 \doteq R_b^{1/2}$ と見なせるようになるので(徳永,1989)、上式は結局、

$$L_k = L_1 D_1 R_b^{(k-1)/2} \quad (4)$$

と書き換えられる。なお、この自己相似仮定は、(3)式および(4)式より、 $L_k/D_k = L_1 D_1$ が任意のkで成り立つので、ホルトンの L_k/D_k 比が次数に関わらず一定となることを意味する仮定である。

すなわち、以上のように考えて、(2)～(4)式が成り立つものと見なすと、以下の(5)式が任意のkで成り立つことになり、ホルトンの次数ごとの総表面積は、次数に関わらず一定となる。

$$D_k L_k N_k = L_1 D_1 N_1 \quad (5)$$

従って、(5)式が成り立つと仮定し、樹体全体の、ホルトンの最大次枝(幹の生枝下部分にほぼ相当すると考えられる)を除く非同化器官の表面積S(すなわち、樹冠を構成する非同化器官の表面積)の推定法について考えると、k次枝1本の形状は、直径を D_k 、長さを L_k とする円筒形と見なせるので、最大次枝の最大次数、直径、長さ、本数をそれぞれ、m、 D_m 、 L_m 、 N_m とすると、

$$\begin{aligned} S &= \sum_{k=1}^{m-1} (\pi D_k L_k N_k) \\ &= \pi D_m L_m N_m (m-1) \end{aligned} \quad (6)$$

となる。また、ここで、 D_m は D_r で代替可能で、 N_m は1、さらに、(3)式と(4)式から、任意のkで、 $L_k = D_k L_1 / D_1$ が成り立つので、(6)式は、

$$S = \pi (L_1 / D_1) D_r^2 (m-1) \quad (7)$$

と書き換えられる。さらに、(3)式が任意のkで成り立つので、

$$m-1 = 2 \log(D_r / D_1) / \log R_b \quad (8)$$

となり、(7)式は結局、

$$S = 2\pi (L_1 / D_1) D_r^2 \log(D_r / D_1) / \log R_b \quad (9)$$

となる。すなわち、(9)式に幹の生枝下部分の表面積Eをプラスしたものが、樹体全体の非同化器官の表面積 A_s となる。ここでEは、根元直径 D_0 、生枝下直径 D_r を下面および上面とし、生枝下高 H_r を高さとする円錐台の側面の表面積で評価することができ、

$$\begin{aligned} E &= (\pi/2) D_0 \left[\{D_0 H_r / (D_0 - D_r)\}^2 + (D_0/2)^2 \right]^{1/2} \\ &\quad - (\pi/2) D_r \left[\{D_r H_r / (D_0 - D_r)\}^2 + (D_r/2)^2 \right]^{1/2} \end{aligned} \quad (10)$$

となるので、 A_s は、結局、

$$\begin{aligned}
A_s = S + E = & 2\pi(L_1/D_1)D_r^2 \log(D_r/D_1)/\log R_b \\
& + (\pi/2)D_0[\{D_0H_r/(D_0-D_r)\}^2 + (D_0/2)^2]^{1/2} \\
& - (\pi/2)D_r[\{D_rH_r/(D_0-D_r)\}^2 + (D_r/2)^2]^{1/2}
\end{aligned} \tag{11}$$

となる。すなわち、これが樹形形成の相対成長規則を前提にしない場合の A_s の推定式である。

2. 樹形形成の相対成長規則を前提にした場合

上述した樹形形成の相対成長規則が成り立つと仮定するともう一つの推定式が導ける。

まず、この規則が成り立つと、樹冠の非同化器官の表面積 S は、以下の(12)式で求められるようになる。

$$S = (F - H_r)s \tag{12}$$

ここで、 F は枝条の現存量(樹体を構成するすべての枝条の伸長量の総和)、 s は樹冠を構成するすべての枝条を単位長さ 1 cm に切り分けた場合のそれぞれの表面積の相加平均である。

まず、 s は、

$$s = \pi \sum_{k=1}^{m-1} (D_k L_k N_k) / \sum_{k=1}^{m-1} (L_k N_k) \tag{13}$$

で求められるが、(5) 式の通り、任意の k で、 $D_k L_k N_k = L_1 D_1 N_1$ が成り立つとともに、(8) 式が成り立つので、(13) 式は、

$$s = \pi \{L_1 D_1 N_1 \log(D_r/D_1)^2 / \log R_b\} / \sum_{k=1}^{m-1} (L_k N_k) \tag{14}$$

と書き換えられる。さらに、(14)式の右辺の分母については、(4) 式および(2) 式の通り、任意の k で、 $L_k = L_1 \cdot R_b^{(k-1)/2}$ および $N_k = N_1/R_b^{k-1}$ が成り立つので、

$$\begin{aligned}
\sum_{k=1}^{m-1} (L_k N_k) &= L_1 N_1 \sum_{k=1}^{m-1} (1/R_b^{(k-1)/2}) \\
&= L_1 N_1 (R_b^{-m/2} - 1)/(R_b^{-1/2} - 1)
\end{aligned} \tag{15}$$

となる。さらに、(3) 式より、

$$R_b^{-m/2} = R_b^{-1/2} D_1/D_m$$

であり、また、 D_m は D_r で代替可能なので、(15) 式は、さらに、

$$\sum_{k=1}^{m-1} (L_k N_k) = L_1 N_1 (R_b^{-1/2} D_1/D_r - 1)/(R_b^{-1/2} - 1) \tag{16}$$

となる。従って、(14) 式は、

$$s = \pi \{L_1 D_1 N_1 \log(D_r/D_1)^2 / \log R_b\} / \{L_1 N_1 (R_b^{-1/2} D_1/D_r - 1)/(R_b^{-1/2} - 1)\}$$

$$=2\pi(R_b^{-1/2}-1)D_r \log(D_r/D_1)/[\log R_b\{R_b^{1/2}(D_r/D_1)-1\}] \quad (17)$$

となるので、(13)式および(17)式より、(12)式は、結局、

$$S=2\pi(R_b^{1/2}-1)D_r(F-H_r) \log(D_r/D_1)/[\log R_b\{R_b^{1/2}(D_r/D_1)-1\}] \quad (18)$$

となり、これに、幹の生枝下の部分の表面積の推定式である(10)式を加えた、

$$A_s=2\pi(R_b^{1/2}-1)D_r(F-H_r) \log(D_r/D_1)/[\log R_b\{R_b^{1/2}(D_r/D_1)-1\}] \\ +(\pi/2)D_0[\{D_0H_r/(D_0-D_r)\}^2+(D_0/2)^2]^{1/2} \\ -(\pi/2)D_r[\{D_rH_r/(D_0-D_r)\}^2+(D_r/2)^2]^{1/2} \quad (19)$$

が樹形形成の相対成長規則を前提にした場合の地上部非同化器官の表面積の推定式となる。

実測値との比較

個体ごとの測定結果の一覧を表2に示した。また、図1～4に、樹冠を構成する非同化器官の表面積の推定値とその実測値の関係を示した。図1～2は推定値を(9)式から推定した場合、図3～4は(18)式から推定した場合である。また、推定法Aは、パラメータの値に個体毎の測定値を用いた場合であり、推定法Bは、 R_b と L_1/D_1 ((9)式の場合のみ)を樹種や環境条件による変化が少ないパラメータと考慮して、これらの値に関しては、サンプル木全体の平均値(すなわち、 R_b は

表2 サンプル木ごとの測定結果一覧

個体 番号	樹種	生枝下直径 D_r (cm)	Hortonの 分岐比 R_b	$\bar{L} D_1$ (cm)	$\bar{L} L_1$ (cm)	$\bar{L} L_1/D_1$ 比	枝条現存量 F (cm)	表面積(樹冠 部分, cm^2)
1	アラカシ	0.66	2.89	0.10	11.67	118.68	306.2	228
2	アラカシ	0.63	3.25	0.16	11.95	76.42	343.7	240
3	ツブラジイ	0.90	2.92	0.11	10.07	91.59	1295.7	606
4	ツブラジイ	0.92	3.36	0.10	8.78	90.76	1155.8	727
5	アラカシ	1.20	5.27	0.13	14.92	115.04	911.0	763
6	アラカシ	1.38	3.65	0.24	19.79	81.67	1697.9	1420
7	コナラ	1.09	3.68	0.09	9.46	106.76	1679.4	1346
8	ヤブツバキ	1.53	3.17	0.22	18.43	85.71	1379.2	1192
9	アカガシ	1.43	3.70	0.20	14.32	73.24	1482.8	1288
10	サカキ	1.97	3.75	0.23	22.44	98.69	2545.6	2548
11	アラカシ	1.36	4.10	0.19	17.49	91.99	2576.3	2269
12	アカガシ	1.93	5.20	0.26	22.49	87.40	2972.9	3200
13	アラカシ	2.55	3.53	0.22	8.97	41.05	4684.4	5757
14	ヤブツバキ	3.03	3.62	0.25	9.24	36.53	5978.2	6877
15	アカメガシワ	3.77	4.04	0.32	16.30	51.62	4477.6	7653
16	アカメガシワ	3.67	3.48	0.32	16.30	51.62	4577.7	9189
17	ヤブツバキ	3.03	4.00	0.26	19.83	76.63	5392.6	6295
18	シロダモ	3.33	4.11	0.24	21.57	90.52	8311.6	7662
19	ヤブツバキ	4.14	4.15	0.24	18.83	80.11	1499.8	21755
20	ヤブツバキ	7.39	5.67	0.31	11.06	36.27	34404.5	47615
21	シラキ	7.45	3.24	0.19	9.85	51.13	30521.6	47769
平均		2.54	3.85	0.21	16.08	77.78	5628.3	8399

考 察

(9)式において、生枝下の年輪数を t^* とすると、年平均肥大成長量は D_1 とほぼ等しいと考えられるので、 $D_r = D_1 t^*$ となる。また、 L_1 と年平均樹長(樹高)成長量 L については、

$$L_1 = L \quad (20)$$

と見なすことができるので、(9)式は、

$$S = \pi(L_1/D_1)L^2 t^{*2} / \log R_b \quad (21)$$

と書き換えられる。さらに、幹の生枝下部分の表面積 E の推定式である(10)式において、根元直径 D_0 も、根元の年輪数(すなわち樹齢)を t とすると、 D_r と同様に、 $D_0 = D_1 t$ 、 H_r は、 $H_r = L(t - t^*)$ となる。また、(20)式が成り立つので、(11)式は、式を変形して、結局、

$$\begin{aligned} A_s = & \pi(L_1/D_1)L^2 t^{*2} \log t^{*2} / \log R_b \\ & + (\pi/2)(D_1/L_1)^2 L^2 (L^2 + 1/4)^{1/2} (t^2 - t^{*2}) \end{aligned} \quad (22)$$

と書き換えられる。同様に、(18)、(19)式も、

$$S = 2\pi(D_r/L_1)(R_b^{1/2} - 1)Lt^* \{F(t) - L(t - t^*)\} \log t^* / \{\log R_b(R_b^{1/2}t^* - 1)\} \quad (23)$$

$$\begin{aligned} A_s = & 2\pi(D_1/L_1)(R_b^{1/2} - 1)Lt^* \{F(t) - L(t - t^*)\} \log t^* / \{\log R_b(R_b^{1/2}t^* - 1)\} \\ & + (\pi/2)(D_1/L_1)^2 L^2 (L^2 + 1/4)^{1/2} (t^2 - t^{*2}) \end{aligned} \quad (24)$$

となり、 t^* を何らかの t の関数で置き換えることで、地上部非同化器官の表面積が t の関数として表わせるようになる。ここで、 R_b 、 D_1/L_1 は、環境条件による変化は無視できる、生活形ごとに一定のパラメータであり、 L は環境条件によって変わるパラメータと考えられる。また、非同化器官の呼吸量は非同化器官の表面積にほぼ比例するので(Larcher, 1995 ; 畑野・佐々木, 1987 など)、以上のように A_s を時間の関数 $A_s(t)$ で表わし、それに1年・1 cm² 当たりの非同化器官の呼吸量 R を乗じることで、時間 t における非同化器官の呼吸量 $Rc(t)$ が見積もれるようになる。例えば、非同化器官の呼吸量を 2 ~ 5 mg・CO₂/100cm²・h (佐々ら, 1984) と見なすと、 R は CO₂ 換算で、 $R = 0.175 \sim 0.438$ g・CO₂/cm²・yr となり、 $A_s(t)$ にこのような値を乗じることで、 $Rc(t)$ が定まる。また、今回試みた方法で、非同化器官の現存量やその毎年の形成量の推定式や成長モデルも同様に導けるようになり、これらの検討が今後の課題となる。この報告では取り上げなかったが、これまでに行なわれた非同化器官の表面積や呼吸量、非同化器官重などの推定法との比較、 R_b や D_1/L_1 等パラメータの検討も今後の重要な課題である。

引用文献

藤本征司 (1993) : 北海道の高木類の生育・更新様式に関する比較形態・生態学的研究. 静大演報, 17, 1-64.

- 藤本征司・佐藤守俊(1999):針葉樹のシュート形成と樹形.46回日本生態学会大会講演集、100.
- 藤本征司・佐藤守俊(2001):モミの樹形形成パターンについて. 東北大学植物園利用研究成果報告書、12年度、13-14.
- Ford, H.(1987): Investigating the ecological and evolutionary significance of plant growth form using stochastic simulation. *Ann. Bot.*, **59**, 487-494.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson (1978) : *Tropical trees and forests: An architectural analysis*. Springer-Verlag.
- 畑野健一・佐々木恵彦(1987):樹木の成長と環境. 383pp, 養賢堂.
- 林拙郎・高橋洋子(1997) : 樹形のモデル化について—スギ・ヒノキの場合—. *J. Jpn. For. Soc.*, **79**, 4, 222-228.
- Holbrook, N. M., F. E. Putz (1989): Influence of neighbors on Tree form : Effect of lateral shade and prevention of sway on the allometry of liquidambar styraciflua (sweet gum). *Amer. J. Bot.* **76**, 12, 1740-1749.
- 本多久夫 (1981) : 樹木の分枝. 数理科学, **221**, 51-57.
- Honda H., P. B. Tomlinson & J. B. Fisher (1981): Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. *Amer. J. Bot.*, **68**, 4, 569-585.
- Horton,R.E.(1945):Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology. *Bull.Geol.Soc.Am.*, **56**, 275-370.
- Kurth, W.(1994):Morphological models of plant growth: Possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling*, **75-76**, 299-308.
- Larcher,W.(1995):Physiological Plant Ecology(3rd ed.). 507pp, Springer-verlag.
- ニクラス, K. J. (1986): 植物進化のコンピューター・シミュレーション(井上浩訳). *サイエンス*, **16**, No.5, 66-75.
- Oohata, S & T.Shidei(1971):Studies on the branching structure of trees. I. Bifurcation ratio of trees in Horton's law. *Jap.J.Ecol.*,**21**, 7-14.
- 寄元道徳・木村庄治(1993) : 北方落葉広葉樹林における林冠木種の若木の樹冠の動態と維持.京大演習林報, **65**, 85-93.
- 佐々朋幸・大畑茂・若林義男・根岸賢一郎(1984) : 秩父演習林産落葉広葉樹の樹皮呼吸速度. 東大演習林報, **23**, 117-129.
- Shinozaki,K., K.Yoda, K.Hozumi & T.Kira(1964):A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analysis. *Jap.J.Ecol.*,**14**,97-105.
- Strahler,A.N.(1957):Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. Geophys. Un.*, **38**, 913-920.
- 隅田明洋 (1996) : 広葉樹群落の空間構造—個体レベルからのアプローチ—. *日生態会誌*, **46**, 31-44.
- 高木隆司(1992): 形の数理. 171pp, 朝倉書店.
- Takenaka, A. (1994):A Simulation model of tree architecture development based on growth

response to local light environment. J.Plant Res., 107, 321-330.

徳永英二(1989) : 流域と河川の自己相似性について. 科研費報告書「形態形成の科学的研究」, 41-46.

徳永咲子・藤本征司(2002):高木性広葉樹の樹形形成パターン. 49回日本生態学会大会講演集, 241.