

特集 2 代謝スケーリング理論：個体生理と生態系をつなぐ統合的アプローチ

生態学のスケーリング理論
— クライバーの法則とフラクタル成長 —

小山 耕平^{1,2}・福森 香代子³・八木 光晴⁴・森 茂太⁵

¹ 京都大学 生態学研究センター (日本学術振興会特別研究員 PD)

² 石川県立大学 生物資源環境学部 植物生態学研究室

³ 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

⁴ 長崎大学水産学部

⁵ 森林総合研究所 植物生態研究領域

Metabolic scaling theories in ecology — Kleiber's law and fractal growth

Kohei Koyama^{1,2}, Kayoko Fukumori³, Mitsuharu Yagi⁴ and Shigeta Mori⁵

¹Center for Ecological Research, Kyoto University (JSPS Research fellow)

²Laboratory of Plant Ecology, Department of Environmental Science, Faculty of Bioresources and Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural University

³Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

⁴Faculty of Fisheries, Nagasaki University

⁵Plant Ecology Research Division, Forestry and Forest Products Research Institute

要旨：スケーリング関係とは、生物の体または器官のサイズと、それらのサイズに伴って変化する構造や機能との関係のことである。スケーリング関係は「べき乗則」で表されることが多い。本稿では、動植物の体サイズと表面積および代謝速度（個体呼吸速度または個体光合成速度）のべき乗則で表されるスケーリング関係について述べる。とくに、動物や植物の個体呼吸が個体重の 3/4 乗に比例するという「クライバーの法則」を中心に解説する。次に、これらのスケーリング関係を定量的に説明するための基本となる考え方として、相対成長（アロメトリー）、相似則およびフラクタル成長の 3 点について述べる。最後に、フラクタル成長に基づいたモデルの先駆例として代謝スケーリング理論（WBE 理論）を解説し、スケーリング研究の今後の展望を述べる。

キーワード：アロメトリー、相似則、クライバーの法則、WBE 理論、フラクタル

Keywords: allometry, principle of similitude, Kleiber's law, WBE theory, fractals

スケーリングとは

本特集の企画趣旨（小山ほか 2013）でも述べたように、生態学において用語スケール（scale）およびスケーリング（scaling）の定義は主に 2 つある。1 つめの「スケール」は、生態学でよく用いられる「階層」の意味である。例えば、森林は樹木や草本などの個体から構成されている。さらに、それぞれの樹木は枝や葉などの器官から構成さ

れている。このように、考える対象が属している、それぞれの大きさを持った階層をスケールという。この意味におけるスケーリングとは、異なるスケール（階層）をまたいで現象を考察することをさす（Field 1991；村岡ほか 2007；千葉 2011）。例えば、葉 1 枚ずつの光合成速度をモデルに代入して、シミュレーションを用いて森林や生態系の光合成速度を求めることである。これは、スケールアップ（ダウン）のことである。つまり、異なるスケールを自由に行き来する分析手法をスケーリングと呼ぶ。

もう一つの「スケーリング」とは、生物のサイズの変

2012 年 7 月 2 日受付、2012 年 10 月 24 日受理

¹e-mail: konpei.koyama@gmail.com

化に伴う、形態や機能の変化のことである (Schmidt-Nielsen 1984; Niklas 1994)。例えば、ある動物を、同じ形のままに拡大して体重を2倍にしたら、表面積は何倍になるのか、という問いかけである。この「サイズの変化と、その結果との関係」をスケール関係 (scaling relation) という (Schmidt-Nielsen 1984; Niklas 1994)。これらは「サイズスケール」または「サイズの生物学」とも呼ばれる (本川 1992; ホイトフィールド 2009 を参照)。スケール関係は、後述のように「べき関数」(アロメトリー関係) になることが多く、これを「べき乗則」(power law) とよぶ。そして現在では、べき乗則で表される関係のみをスケール関係と呼ぶ立場が次第に主流になりつつある。例えば、サイズの異なる動物種を比較したときに個体呼吸速度が個体重の $3/4$ 乗に比例するというクライバーの法則や、植物の自己間引き (自然間引き) の $3/2$ 乗則 (Yoda et al. 1963) などは、生態学における代表的なスケール関係である。スケール関係には、樹木の直径から個体重を推定するアロメトリー関係 (小見山ほか 2011) など、応用上きわめて有用な例が多い。ここでスケールは、物理学から生態学に導入された用語で、「ものさしの目盛=サイズを測る尺度」のことである (松下 2002)。ある対象に対し、そのサイズやサイズを測る尺度を変えたみたときに、それに伴って変化する量 (もちろん、変化しない量でもよい) を考察することを一般にスケールと呼ぶのである。本稿では、体サイズの変化に伴って個体代謝速度 (個体呼吸速度や個体光合成速度) がどのように変化するか、という「代謝スケール」について議論する。

べき乗則で表されるスケール関係

前述のように、サイズと形態および機能の関係は「べき乗則」で表されることが多い。そこで、べき乗則に関する用語を述べる。さて、ある変数 y (例:呼吸速度) が別の変数 x (例:個体重) の「べき関数」であるとする (式1)。

$$y = k_1 x^b \quad (式1)$$

式1の b と k_1 は定数である。式1の両辺の対数を取ると

$$\log y = b \log x + \log k_1 \quad (式2)$$

式1の指数 b をスケール指数 (scaling exponent) という。これは式2の直線の傾き (slope) である。また、

k_1 をスケール係数 (scaling coefficient)、またはスケール定数 (scaling constant) という。また、この値の対数値 $\log k_1$ を式2の y 切片 (intercept) または高さ (elevation) という。

相対成長 (アロメトリー)

生物学では古くから、相対成長 (allometry) という用語でスケール関係が研究されてきた。これは生物の各器官を測定して得られる量 (長さ、体積、機能 etc.) 同士のべき関数関係を表す用語である。これを相対成長関係と呼ぶのは、2つの器官の大きさの相対成長速度が、互いに比例関係にあるときに「べき関数」が出現するためである。例えば X 、 Y を二つの器官の大きさ (質量、長さなど)、 t を時間とすると (Huxley 1932、式3、式4)、

$$\frac{1}{Y} \frac{dY}{dt} = b \frac{1}{X} \frac{dX}{dt} \quad (式3)$$

式3の左辺は Y の時間当たり変化量 (dY/dt) を Y で割った値なので、器官 Y の相対成長速度 (relative growth rate、RGR) を表している。式3の両辺をそれぞれ t で積分すると

$$Y = k_2 X^b \quad (式4)$$

式4の b と k_2 は定数である。式4のスケール関係を相対成長式 (allometric equation) という。相対成長式は、ある観測値 (X の大きさ) から別の変数 (Y の大きさ) を予測するときに有用である。例えば、樹木の個体重は幹の直径の2乗 (断面積) に比例することが知られている (Chiba 1998; 小見山ほか 2011)。よって事前に何本かの樹を伐倒し、個体重を測定して相対成長式を得ておけば、地上で幹の直径を測るだけで樹木の個体重が推定できる。ここで重要な点は、ある場所で得られた式が、別の場所や複数の種で共通して使えるという普遍性 (universality) がしばしば見られることである。このように、場所や種をまたいで広く適用可能な式を共通相対成長式 (common allometric equation) という (Komiya et al. 2005; 小見山ほか 2011)。共通相対成長式は、単に有用であるだけでなく、生物学的な説明が可能な例もある。例えば、個体重が幹の断面積に比例するという事実は、個体重が大きくなれば、それを支える部分の断面積がそれに比例して増加すると解釈できる (Chiba 1998)。また、同じ幹の中でも根元のほうが太いが、このとき、幹の断面にかかる

上方からの応力（個体重／断面積）が幹のどの部分でも一定になるように、地上部全重の分配が行われている（Oohata and Shinozaki 1979）。つまり、これらのアロメトリ関係は、力学的に安定なデザインの結果であると解釈できる。

相似則

立方体の大きさを変えた場合に、表面積がどのように変化するかというスケーリング関係を考える。立方体の一片の長さを L 、表面積を S 、体積を V とすると以下の関係が得られる。

$$V = L^3, S = 6L^2 \quad (\text{式 5})$$

式 5 から

$$S = 6 V^{2/3} \quad (\text{式 6})$$

式 6 のスケーリング関係は、集団内における全ての生物（形質）が成長しても形が不変ならば、つまり相似であれば、立方体に限らず球や楕円体など任意の立体で成立する。式 5 や式 6 のように、そのまま相似形に拡大した場合に期待されるスケーリング関係を相似則（principle of similitude）という（Thompson 1942（初版 1917 年）；トムソン 1973）。さて、全ての生物が同じ形をしていて、相似則（式 6）が成立すると仮定する。さらに、生物の比重がサイズ間で不変であると仮定すると、個体重は体積に比例する。このとき個体重（ M ）と表面積（ S ）の関係は

$$S = k_3 M^{2/3} \quad (\text{式 7})$$

トムソン（1973）や多くの研究者は、生物の呼吸は表面を通じて行われるから、生物 1 個体の呼吸速度（以下、個体呼吸 R ）は表面積 S に比例すると考えた（式 8）。

$$R = k_4 M^{2/3} \quad (\text{式 8})$$

式 7 や式 8 は相似則の例である。式 8 の両辺を M で割ると、

$$R / M = k_4 M^{-1/3} \quad (\text{式 9})$$

式 9 の左辺（ R/M ）は、動物の単位重量当たりの呼吸速

度を表す。式 9 のスケーリング指数が負であることは、 M の増加に伴い（ R/M ）が減少すること、つまり大きい動物ほど体重当たりの呼吸速度が小さいことを意味する。このように、相似形に拡大しても大きい個体と小さい個体では、体重当たりの機能は異なる場合が多い（トムソン 1973）。トムソン（1973）は、モルモットやクジラなど動物 6 種の先行研究データを比較して、 M の増加に伴って R/M が減少する傾向があることを指摘した。

クライバーの法則

クライバー（Kleiber 1932）はさらに、ネズミからウシまで様々なサイズの哺乳類の個体呼吸を測定して、 R が M の $3/4$ 乗に比例することを発見した。これをクライバーの法則（Kleiber's law）または $3/4$ 乗則と呼ぶ（式 10）。

$$R = k_5 M^{3/4} \quad (\text{式 10})$$

クライバーは、 $b=3/4$ （ $=0.75$ ）を最も当てはまる関係（best-fitting）として報告した。式 10 より、 R と M は両対数グラフ上で直線関係になる。最近の報告では、この直線関係は厳密には成立せず、両対数グラフで少し曲がった曲線になることが報告されている（Isaac and Carbone 2010；Kolokotronis et al. 2010）。

植物の場合、大木の個体呼吸を測定することは非常に難しい。そこで個体呼吸の直接測定に先立ち、まず表面積が相似則に従って個体重の $2/3$ 乗に比例するかどうかを検証された。そこで Enquist et al.（2007）や Duursma et al.（2010）は、植物の表面積のうち、ガス交換（呼吸や光合成）を行うのは主に葉であるとして、植物 1 個体の合計葉面積 F （個葉の集合を表す foliage から）と M との関係調べた。実際には茎や根も呼吸するが、植物全体の表面積の一部分である葉面積のみに限定しても、相似則が成立するならば、その関係はスケーリング指数 $2/3$ のべき関数になるはずである。ところが実際の結果は異なり、植物の葉面積と体重との関係について以下の関係が報告されている（Enquist et al. 2007；Duursma et al. 2010）。

$$F = k_6 M^b \quad (\text{式 11})$$

式 11 において、Enquist et al.（2007）は小さい植物（草本や若木など）では $b=1$ に近い値を報告、また Enquist et al.（2007）と Duursma et al.（2010）は大きい植物（成長した高木）では $b=3/4$ に近い値を報告している。その後、

Mori et al. (2010) は世界で初めて大木の地下部分をも含めた大規模な個体呼吸の測定を行い、 M と R のスケールリング関係を報告した(式12)。

$$R = k_7 M^c \quad (式12)$$

Mori et al. (2010) は、個体重が大きくなるにつれて次第に c が1から3/4へと漸近していくという結果を得た。これは先述の葉面積の結果(式11)と整合する。ただし、式11および式12において、大きい樹木における b や c の値は、厳密には3/4ではなく、実際には3/4より少しだけ大きくなるようである (cf. Duursma et al. 2010; Mori et al. 2010)。大きい個体におけるスケールリング指数3/4はクライバーの法則と大体一致しており、動物におけるクライバーの法則が、個体重の大きな植物についても成立している可能性がある。これらの結果を統一的に説明できる理論的アプローチの一つが、個体サイズ間比較にフラクタル成長(fractal growth)の考え方を取り入れたものである。

フラクタル成長とは

大木の末端には小枝が多数あり、それぞれの小枝は大木全体とおおよそ同じ形をしている。大木のように、ある図形の一部(例:末端の枝)が全体(樹木全体)と相似であるという性質を自己相似性とよび、自己相似性を持つ図形をフラクタルと呼ぶ(松下 2002)。樹木の形がフラクタルで近似できることは古くから認識されている(Morse et al. 1985)。大木の成長のように、時間発展するパターンがフラクタルへと近づいていく現象をフラクタル成長(fractal growth)と呼ぶ(Vicsek 1992; Barabási and Stanley 1995)。植物のサイズ間比較は、フラクタル成長の一種と見なすことができる。フラクタル成長では、相似則とは異なる指数をもつスケールリング関係が現れる場合もありうることを述べる。例えば、植物の個体重(M)と葉面積(F)の関係が、以下のべき関数(式13)で表されているとして、その指数 b を考える。

$$F = k_8 M^b \quad (式13)$$

最初に、小さな木をそのまま相似形に拡大する(図1左下)。すると、巨大な枝に巨大な葉を(小さな木と同じ数だけ)持つような、不自然な大木ができる。このとき、 F と M のスケールリング指数は相似則 $b=2/3$ となるであろう。

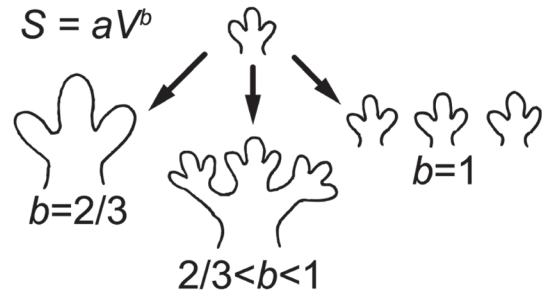


図1. 体積と表面積。

体積(V)と表面積(S)との関係 $S = aV^b$ のスケールリング指数 b についての考察。左下:小さな枝を相似形に拡大する場合、スケールリング指数は $b=2/3$ となる。右下:小さな枝が単に集合するだけの場合、スケールリング指数は $b=1$ となる。中央下:実際の植物の成長は、近似的にそれら2つの様式の間のものであると考えることができる。スケールリング指数の値は拡大成長の様式によって様々な値($2/3 < b < 1$)をとりうる。

ところが現実の大木を見ると、幹と太い枝から構成される全体の外形は、おおよそ小木を相似形に拡大したものになっているが、末端の小さな枝葉の大きさは小木のそれと比して、それほど大きくは変わらない。また、それらの末端の枝葉は小木よりずっと多い。すなわち現実の大木は、相似形に拡大した小木と比べると、表面の凹凸が多く表面積が増加している。この事実から考察すると、スケールリング指数は $b > 2/3$ となることが予測される。次に、単に小木を多数並べただけの集団を考える(図1右下)。これは、小木が成長しても幹などを作らずに、末端の枝葉のみが分裂して増殖していくような場合を考えることに相当する。このとき表面積は体積に単純に比例して $b=1$ となるであろう。現実の大木は、単純に小木の集団ではない。成長に伴い、枝や幹などが肥大して、葉面積や呼吸の増加に寄与しない器官の重量が増えていく。よって現実の樹木のスケールリング指数は $b < 1$ となると予測される。最後に、実際の樹木を考える(図1中央下)。これまでの議論からスケールリング指数は $2/3 < b < 1$ となると予測される。実際の樹木の成長は、相似形拡大と分裂の中間的な性質をもつフラクタル成長によって近似でき、自明でないスケールリング指数をもつと考えることができる。

WBE理論による3/4乗則の説明

West, Brown, Enquist (West et al. 1997, 1999a, 2000; Enquist et al. 2000)による代謝スケールリング理論(metabolic scaling theory、著者らの頭文字をとってWBE)は、フラ

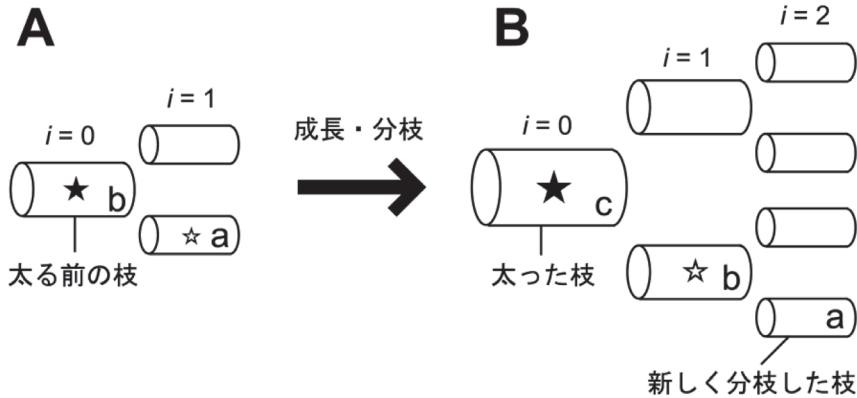


図2. 自己相似性を保つような成長・分岐。

個体が成長して1回分岐階層数が増えるときの分岐前 (A) と後 (B) のパイプの様子を示す (サイズの異なる種を比較した場合も同じであると考え)。この図では1本の親枝が2本の娘枝に分岐するので、分岐数 $n=2$ である。A、Bにおける星印 (白、黒) は、それぞれ成長する前とした後の同じ枝を表す。a, b, c は体積を表し、例えば同じ記号 a が書かれたパイプは同じ体積である。この時、自己相似性の仮定により $a:b=b:c$ である。よって成長前 (A) の各パイプを、それぞれの親枝の大きさに拡大して、新しい末端を加えれば成長後の個体が得られる。この末端のパイプの大きさは、個体サイズによらず一定であると仮定する。なお、図ではスペースの都合で分岐の階層数 $N=2$ または3しかない個体を描いているが、実際のモデルでは N の十分大きい個体を考えている。

クタル成長の考え方をクライバーの法則の説明に用いた例である。以下に WBE を解説し、その妥当性に関する議論について述べる。なお、以下の節では WBE の最初の理論 (West et al. 1997, 1999a, 2000; Enquist et al. 2000) を解説し、その後同じ著者らによって提唱された「生物の第4次元」(The fourth dimension of life) というモデル (West et al. 1999b、一般的にはこれも WBE と呼ばれるが、後述のように全く別の理論である) については、後の節で個別に議論する。

WBE では、それぞれの個体が持つ資源輸送のネットワークに着目する。ここで資源輸送のネットワークとは、哺乳類では循環器系、植物では維管束系である。まず、体重が同じならば、全ての種・全ての個体のネットワークは同じ形をしていると仮定する。つまり、体重のみを説明変数とするモデルを考える。この仮定によって、成熟個体の体重が大きい種と小さい種 (たとえばゾウとネズミ) を比較して得られる種間のスケール関係は、同一種内で成長段階が若くて小さいものと成長して大きくなったもの (子供のゾウと大人のゾウ) を比較することによって得られるスケール関係と同一視される (この仮定の問題については、本特集の八木ほか (2013) を参照されたい)。WBE の中心となる考え方は、生物の体の中に存在する資源輸送のネットワークを近似的にフラクタルと見なすことである。これは、必ずしも生物の外形がフラクタルであるという意味ではない (ネズミもゾウも外形はフラクタルには見えない)。

そうではなくて、個体内部の輸送ネットワークがフラクタルで近似できる形をしており、それが呼吸速度を決定するという意味である。ただし樹木では、維管束のネットワークの形は樹木の外形にほぼ対応すると考えてよい。次に WBE の仮定を述べる。なお、ここでは植物の維管束系を例として、幹や枝などの用語を用いる。

仮定1 (自己相似性) 最も根元側の枝である幹を $i=0$ 、幹から分岐していく枝 (パイプ) に順々に番号 $i=1, 2, \dots, N$ をつける (図2)。樹木学の用語にならぬ、ある分岐点において根元側の太い1本の枝 i が末端側の n 本の細い枝 $i+1$ に分岐するとき、 i を親枝、 $i+1$ を娘枝と呼ぶことにする。枝は全て円筒形であるとする (なお、改良された植物モデル (West et al. 1999a; Enquist et al. 2000) では、枝は先端ほど細くなる「円すい台」となっている)。ここで自己相似性の仮定により、ネットワーク上のどの分岐点でも同一の分岐様式を持つと仮定する。この仮定により、どの分岐点でも、親枝1本は n 本の娘枝に分岐する (図2、図では植物に普通に見られる $n=2$ の場合を描いているが、結果は n の値によらない)。親枝は娘枝より太く、かつ長いが、親枝の直径や長さの、娘枝に対する相対的な倍率はどの分岐点でも等しい。

仮定2 (ガス交換面積と呼吸速度の比例) ネットワーク

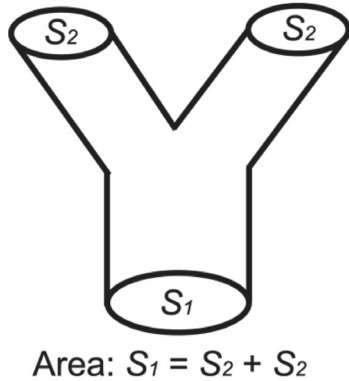


図3. 断面積保持仮定。

分岐の前後で断面積が保持される。概念図のため、枝の大きさの比は正確でない。

末端の最小単位（末端の枝葉または毛細血管）の大きさや効率は、個体サイズによらず不変である。個体呼吸は、ガス交換面積（植物の場合は葉面積、動物の場合は毛細血管の数）に比例する。

仮定3（光合成）植物の場合、個体光合成速度も葉面積に比例する。

仮定4（断面積保持）枝の断面積は分岐点の前後で保持される（図3）。

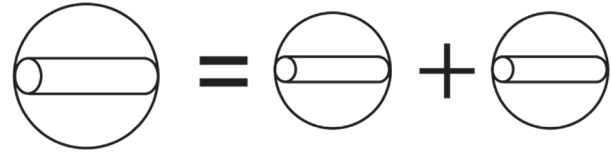
仮定5（Volume filling 仮定）分岐前の枝を含む球の体積は、分岐後の複数の小枝を含む球の体積の合計値と一致する（図4）。

仮定6（密度一定）個体重は、密度が一定の全パイプの体積の合計値に比例する。植物の体は全て枝や幹のみからできていると考える。動物の場合も、個体重は血管の体積の合計値に比例すると仮定する。

仮定7（末端無視の近似）分岐の階層数は十分大きい。個体全体に比べて末端の枝の大きさは十分小さく、個体重への寄与は無視できる。

以上の仮定の妥当性は次節で検証することにして、まずは植物の幹を例にして、これらの仮定から3/4乗則を導出する。仮定1により、どの分岐点においても1本の親枝は n 本の娘枝に分岐する。ここで親枝と娘枝の大きさの違いを考える。このとき、太さ（直径）の違いと長さの違いを別々に考慮する。まず太さについて、仮定4（断面積保持）により、親枝の直径（ r_i ）と娘枝の直径（ r_{i+1} ）との関係は、

$$r_i^2 = nr_{i+1}^2 \quad (\text{式14})$$



分岐前の枝を包む球の体積 = 分岐後の複数の小枝を包む球の体積の合計値

図4. Volume filling 仮定。

パイプを包む球とは、枝の太さを無視して直線と見なしたときに、その直線を直径に持つような球のことである。この仮定を変えれば、スケーリング指数は3/4に限らず様々な値を取り得る（Price and Enquist 2007）。

これを変形して、

$$n^{1/2} = r_i / r_{i+1} \quad (\text{=分岐点前後での直径の拡大率}) \quad (\text{式15})$$

ここで直径の拡大率と書いたのは、親枝の直径の、娘枝に対する相対的な倍率である。次に、仮定5（volume filling）（図4）により、親枝の長さ（ l_i ）と娘枝の長さ（ l_{i+1} ）との関係は、

$$l_i^3 \sim n(l_{i+1})^3 \quad (\text{式16})$$

これを変形して、

$$n^{1/3} \sim l_i / l_{i+1} \quad (\text{=分岐点前後での長さの拡大率}) \quad (\text{式17})$$

上式の記号 \sim は、「右辺が左辺に比例する」の意味である。仮定1の②（どの分岐点も分岐様式が同じ）はつまり、式15と式17の2つの拡大率がどの分岐点も同じ値であるということである。なお、West et al.（1997, 2000）ではこれらの拡大率の逆数（縮小率）を用いているが、後の説明を簡単にするために本稿では拡大率を採用した。

次に、親枝が N 回分岐した個体を考える。それが成長・分岐して $N+1$ 回分岐した個体になる場合、その体重はどの位大きくなるだろうか（図2のAからBへと成長する場合）。この問題を考えることには、次の意味がある。前述のように、WBEでは種間および個体間の違いを捨象している。つまり同じ体重ならば全ての種は同じ形・同じ分岐階層数を持っていると仮定している。よって、ある

個体の成長の前後での体重を比較することは、単に成長前後の比較だけではなく、大きさの異なる種を比較することと同じであると仮定されている。

ここで、自己相似性の仮定1により、小さい個体 (A) の各枝を一斉に「ある倍率」で大きくして、それに新しく分岐した末端の娘枝を加えれば、大きい個体 (B) が得られる (図2)。この「ある倍率」は、やはり自己相似性の仮定1により、各枝を、それぞれの親枝の大きさに拡大した時の拡大倍率に等しい (図2)。また、このとき仮定7 (末端無視の近似) により、分岐の階層数 N が十分大きいとき、新たに加わる娘枝の体積を、それ以外の枝の体積の合計値と比べて十分小さいとして無視する。後述のように、分岐の階層数が小さい場合には、この近似は成立しない。ここでは近似が成立したとして、末端の娘枝の体積を無視する。以上により、 N 回分岐した個体が $N+1$ 回分岐した個体の大きさになるときの体積拡大率は、任意に取り出した枝1本を、その親枝の大きさに拡大したときの体積拡大率に等しい。この拡大率の値は

$$\text{枝の体積拡大率} = \text{直径の拡大率}^2 \times \text{長さの拡大率} \quad (\text{式 18})$$

式 18 の右辺に式 15 と式 17 を代入すると

$$\begin{aligned} (r_i / r_{i+1})^2 (l_i / l_{i+1}) &\sim n^{4/3} \\ (=1 \text{ 回の分岐成長による個体全体の体積拡大率}) \end{aligned} \quad (\text{式 19})$$

式 19 で得られた体積の拡大率は、仮定6 (密度一定) により、個体重 (M) の拡大率に等しい (式 20)。

$$n^{4/3} \sim 1 \text{ 回の分岐成長による } M \text{ の拡大率} \quad (\text{式 20})$$

一方、一回の分岐成長により末端のパイプの数は n 倍に増える。末端のガス交換を行う葉 (毛細血管) のサイズや効率も個体サイズによらず不変であるから、末端のパイプの数が n 倍になればガス交換面積 (F) も n 倍になる (式 21)。

$$n = 1 \text{ 回の分岐成長による } F \text{ の拡大率} \quad (\text{式 21})$$

以上から、個体が1回分岐成長すると M は $n^{4/3}$ 倍になり、 F は n 倍になる。よって N 回分岐した個体について

$$F \sim n^N, M \sim n^{4N/3} \quad (\text{式 22})$$

これらを変形して

$$n \sim F^{1/N} \sim M^{3/4N} \quad (\text{式 23})$$

よって

$$F \sim M^{3/4} \quad (\text{式 24})$$

最後に、個体呼吸 (R) が F に比例するという仮定2により、 $3/4$ 乗則を得る。

$$R \sim M^{3/4} \quad (\text{式 25})$$

仮定の検証

仮定1 (自己相似性) を検証する。前述のように、サイズ間比較を近似的にフラクタル成長と見なすことで、個体重と葉面積のスケーリング指数が $2/3 < b < 1$ となることを説明することができる。植物の場合、葉面積のスケーリング指数が $2/3 < b < 1$ となることはデータにより支持されている (Enquist et al. 2007; Duursma et al. 2010)。ただし自己相似性の仮定のみからは $b=3/4$ に限らず、成長の様式によって様々なスケーリング指数が導出される (Price and Enquist 2007)。

仮定2 (ガス交換面積と呼吸速度の比例関係) を検証する。植物の場合、前述のように十分大きな個体間では個体葉面積 (Enquist et al. 2007; Duursma et al. 2010)、個体呼吸速度 (Mori et al. 2010; 森ほか 2013) の両方がスケーリング指数 $3/4$ のべき関数で近似できることが知られており、そこから、この比例関係は妥当ではないかと思われる。実際にはガス交換面積として葉以外の部分の寄与は無視できない。この仮定を検証するためには、根など葉以外の部分の呼吸が葉の呼吸に比例して増加することを検証する必要がある。葉面積と個体呼吸の両方が $3/4$ のべき乗則に従うことは、そのような比例則の存在を示唆しており興味深い。動物の場合、呼吸速度がガス交換面積に比例するかどうかについて、現在でも議論が続いている (Glazier 2010)。

仮定3 (光合成) については、光合成に必要な資源 (光など) が全て不足しない場合に限り成立する。後述の「WBE と光合成」の章を参照。

仮定4（断面積保持）を検証する。この仮定は、非圧縮性流体の単位時間当たり流量が、分枝の前後で一定に保たれることから導かれる。植物については、この仮定はダヴィンチ則（Leonardo da Vinci's rule、レオナルド・ダヴィンチが見つけたと言われている）や、パイプモデル（pipe model、Shinozaki et al. 1964；吉良 1965）として経験的に知られているもので、通導部分の面積に関しては、ほぼ成立することが知られている（例えば Sone et al. 2009）。実際には、植物の幹には通導に寄与しない死んだ部分があり、幹の根元が太っていくので、太い幹を持つような樹木では厳密には成立しない。相対成長式の章でも述べたように、この太い部分は植物体を力学的に支持していると考えられている（Oohata and Shinozaki 1979）。この点は WBE の改良植物モデル（West et al. 1999a；Enquist et al. 2000）で部分的に改良されている。

仮定5（volume filling）を検証する。残念ながら現時点では、WBEはこの仮定が成立するための具体的なメカニズムを明確に説明できていないように思われる（後述の「生物の第4次元」の節も参照）。また、導出の式からも明らかなように、この仮定を変えればスケールリング指数は $b=3/4$ 以外にも様々な値を取り得る（Price and Enquist 2007）。

仮定6（密度一定）については、厳密には成立しているとは考えにくい。しかし、個体サイズに伴う密度の変化がスケールリング関係に影響するほど大きくない場合には、近似的には正しいと思われる。

仮定7（末端無視の近似）については、それが成立するような分岐階層数（ N ）の十分大きな個体にもみ $3/4$ 乗則が成立する、ということである（Enquist et al. 2007）。分岐階層数が少ない稚樹や、単茎の草本は、 $3/4$ 乗則から明瞭に外れることが知られている（Enquist et al. 2007；Mori et al. 2010）。WBEは、この外れはWBEと矛盾しないと主張している（Enquist et al. 2007）。それに対して、末端無視の近似とは無関係の要因（例えば、草本は茎も呼吸する、大木には重力など力学的な制約が掛かる等）で、 $3/4$ 乗則に従わない可能性も指摘されている（Reich et al. 2006；Mori et al. 2010）。

WBE の正しさ

WBE の提唱者らは、より多くのデータを集めてスケールリング指数が $3/4$ になることを報告することで、WBE の正しさが証明されたと主張してきた。しかしながら、WBE はそもそも経験則である $3/4$ 乗則を説明するために

提案された理論である。データを集めて $3/4$ 乗則の例をいくら示したとしても、他のメカニズムによってスケールリング指数が $3/4$ になっている可能性を否定できない。よって WBE の正しさを証明するためには、その理論が提示する生理学的メカニズム、つまり理論の導出に用いた仮定の正しさを証明しなければならない。前述のように、それらの仮定の中には、その根拠が明確に示されていないものも多い。WBE の仮定は器官レベルの生理学的・形態学的なものである。よって、WBE の正しさを検証できるのは器官レベルの生理生態学のデータであり、個体レベル以上のデータのみを用いた回帰分析では不十分である。

次に、WBE を批判する側の誤解について述べる。多くの論文では、スケールリング指数 $3/4$ に当てはまらない例外を挙げることで、WBE を批判している。例えば Isaac and Carbone (2010) は 1000 種以上の動物個体の呼吸速度と体重の関係を調べ、全分類群を共通のスケールリング指数で回帰した場合のスケールリング指数は確かに $3/4$ であるが、分類群毎に異なるスケールリング指数によって説明する方が統計的に妥当であるとして、WBE などの統一モデルによる説明を批判した。しかしながら、WBE はあくまで、全体の傾向を説明するための理想モデルであって、種や環境条件の違いを詳細に説明するモデルではない。理想モデルとばらつきは異なる独立変数であるので、どちらかがもう一方を否定するのではなく、両方とも正しい可能性がある。また Isaac and Carbone (2010) や Kolokotronis et al. (2010) は、両対数グラフ上での回帰線が直線ではなく曲がっていることを指摘して、WBE などの統一モデルを批判している。これらについても、 $3/4$ 乗則を導くメカニズムに、サイズに依存した別の要因が理想モデルに加わっていると考えられる。その一方で、もし断面積保持や volume filling が成立しておらず、WBE とは別のメカニズムから $3/4$ 乗則が成立していたならば、WBE は誤りであるといえる。WBE が提示するメカニズムそのものの正しさと、WBE で考慮されていない別の要因の有無は区別すべきである。

「生物の第4次元」の概念

WBE はその後、生物の第4次元（West et al. 1999b）という概念を提唱し、生物のフラクタル次元が4次元、ガス交換面積は3次元であるという大胆な仮説からスケールリング指数 $3/4$ を導出した。さらに、次元に関するこれらの仮説から、前述の volume filling 仮定を説明すること

ができる」と主張した (West et al. 1999b)。その論文で彼らは、生物のガス交換面積は3次元空間中に収められたフラクタルで最も次元の高いものだから3次元であると主張している。そうなる理由は、「そのように仮定すると面積が最大化される」と述べるのみで、実際にどのようなデザインで3次元の表面積が可能になるのか、具体例は示されていない。なお観測では、葉の集団など3次元空間を埋め尽くすように成長するガス交換面積のフラクタル次元は、確かに2次元よりは大きくなるが、3次元よりも小さくなる例が報告されている (Duursma et al. 2010)。また、「生物の第4次元」では、生物の体のフラクタル次元が4次元になるような具体的なデザインは、何も示されていない。以上から、「生物の第4次元」は、直ちに検証可能な理論であるとは言えず、彼らの展望を述べた単なるアイデアであるといえよう。

WBE 以外の理論

フラクタル成長をする内部の輸送ネットワークが呼吸速度を決定しているというのが、WBE の主張である。これに対して、相似則の節で述べたように、個体呼吸速度が毛細血管の数ではなく、体表面積 (皮膚の面積) に依存すれば個体重の2/3乗に比例する (トムソン 1973)。現在でも少数派ではあるが、動物の個体呼吸が3/4乗則ではなく相似則 (2/3乗) に従うという立場がある (White and Seymour 2003)。また Glazier (2010) は、動物の表面積が個体重の2/3乗に従うという相似則を仮定した上で、実際の呼吸速度が、表面積を通じて行われるガス交換 (資源の供給側) によって決定される場合 ($b=2/3$) と、資源を消費する側である体重に比例する場合 ($b=1$) を想定し、実際にはそれら両者の中間となること ($2/3 < b < 1$) を主張している。

McMahon (1973) の弾性相似モデル (elastic similarity model) では、体重を支える力学的制約によって動物の体の大きさと筋肉の量のバランスが決まり、そこから個体呼吸速度が3/4乗則に従うと主張している。植物においても幹 (茎) は、資源輸送だけではなく個体の重さを支えるという役割がある (Shinozaki et al. 1964)。静力学モデル (statical model) はこの考え方を定量化し、茎の断面積あたりの応力が常にどの部分でも一定になるように茎の太さや重量がデザインされていることを示した (Oohata and Shinozaki 1979; Chiba 1998)。これらの力学的制約の重要性は WBE (West et al. 1999a; Enquist et al. 2000) では定性的にしか取り入れられていないため、まだ改良の

余地があるといえる。また、WBE の目指す全生物種の統一理論に反対し、植物と動物の個体代謝速度が異なる理論によって説明される可能性が議論されている (Reich et al. 2006; Glazier 2010)。いずれにせよ、2/3 や 3/4 などのどれか一つの値が全ての場合を説明できるかどうかを議論するよりも、どの対象を比較した場合に相似則が成立し、どの場合に3/4乗などの非相似則が現れるのかを考察するによって、理論はさらに発展していくのではないかと思う。

WBE と光合成

WBE は、個体光合成 (P) (ここでは植物1個体の光合成速度の意味) も、個体葉面積 (F) に比例すると仮定して、個体呼吸 (R) と同様に個体重 (M) の3/4乗に比例すると予測した (West et al. 1999a)。

$$P = k_9 M^{3/4} \quad (\text{式 26})$$

WBE はまた、個体光合成が式 26 に従うとしたうえで、森林全体の光合成速度を個体光合成の和として求めた (Enquist et al. 2000)。しかしながら、現実の植物においては、個体サイズの増加に伴い葉面積が2倍に増えても、個体光合成速度は2倍にならないことがデータにより示されている (van Iersel 2003; Koyama and Kikuzawa 2009)。その理由は、光などの資源の不足である。葉量が2倍に増えたときに、葉同士の重なりが増えて、受光量は2倍以下となる。WBE は、全てのガス交換面積にどの資源も十分に与えられることを仮定したモデルであり、光合成速度を予測する理論としては改善が必要である。この資源不足による P の減少については、 P を「資源が十分に与えられた場合の光合成速度」と「資源不足による律速の効果」の積として表すロジスチック式の形で、式 26 に組み込むことができる (Koyama and Kikuzawa 2009; 小山 2012)。

生態学の代謝理論

動物の個体呼吸に関するクライバーの法則 (式 10) のスケーリング係数 k_3 は、詳しく見れば生物の系統群によって異なる。例えば、恒温動物と変温動物ではスケーリング係数が異なる。Gillooly et al. (2001) は、この現象を細胞内の化学反応における温度依存性から説明し、これを WBE モデルのスケーリング係数に定量的に組み込ん

だ。それ以降、体温は個体重と並ぶ重要な説明変数として WBE に組み込まれている。この Gillooly らの改良モデルが予測するスケーリング関係、つまり個体重と体温を主要な説明変数とするモデルを、個体から生態系レベルにまで拡張し、生態学における様々な現象および機能を説明する試みを代謝生態学 (Metabolic Ecology) という (Sibly et al. 2012)。これはかつて生態学の代謝理論 (Metabolic Theory of Ecology, Brown et al. 2004) とも呼ばれていた。例えば、WBE の提唱者らは生態系代謝 (ここでは生態系全体の呼吸速度) を、様々な体サイズを持つ個体の呼吸速度の単純な和であると予測している (Brown et al. 2004)。しかしながら、このように WBE をそのままの形で生態系にスケールアップしていくことには疑問がある。例えば体サイズを一定にして個体数が 2 倍に増えたときに、個体群の代謝速度が 2 倍に増えるのは、資源律速の効果、つまり個体群密度効果を見逃した場合のみである。今後、個体間相互作用をどのように代謝生態学にくみこんでいくかが重要となるであろう。

ま と め

異なるサイズの生物に対して、一つの理論を適用する生態学のスケーリング理論は、複雑な生態学の現象を単純化して統一的に議論するものである。様々な自然現象をたった 1 つの理想的なスケーリングの理論モデルのみによって説明することはできない。しかしながら、理想モデルに従わない多くの現象 (例えば、 $3/4$ 乗則に従わない例の存在) は、理想モデルそのものを否定しているのではないと考えられる。また、我々の実証研究データが理想モデルに従わない場合でも、その理由を考察することによって、我々のデータをスケーリングの理想モデルに関連づけて、新しい視点で議論することができる。生理生態学の実証データは、単にスケーリングが目指す統一理論を否定するのではなく、今後は、理想モデルと実証研究という 2 つのアプローチを相互に補完し合いながら発展していくことが望まれる。本稿で解説した WBE 理論は、スケーリング理論の一つの例でしかなく、問題点や未完成の部分もあり、その仮定の正しさについての疑問点も多い。しかしながら、フラクタル成長の考え方自体は多様なスケーリング関係を説明するためのツールとして今後も有力であると考えられる。何よりも代謝スケーリング研究の意義は、動物や植物といったこれまでの区分を取り払い、分野を超えて理想モデルとのズレについて議論する場所を提供してくれたことにあると思う。

我々も代謝スケーリング研究を通じて、これから生態学を良い意味で刺激していきたいと思う。

謝 辞

本論文は 2011 年 3 月に札幌で開催された日本生態学会第 58 回全国大会のシンポジウムで発表された内容に基づいて作成された。シンポジウムの企画段階から多数の助言を頂いた占部 城太郎氏、奥田 昇氏、及川 信氏、シンポジウムコーディネーターの森田 健太郎氏に深く感謝する。また、編集委員の小林 剛氏及び 2 名の匿名査読者の方々から詳細にわたり有益な助言を多数頂いたことに深くお礼申し上げる。

引 用 文 献

- Barabási AL, Stanley HE (1995) Fractal concepts in surface growth. Cambridge University Press, Cambridge
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85:1771-1789
- Chiba Y (1998) Architectural analysis of relationship between biomass and basal area based on pipe model theory. *Ecological Modelling*, 108:219-225
- 千葉 幸弘 (2011) 森林の物質生産. (日本生態学会 編) 森林生態学, 224-244, 共立出版, 東京
- Duursma RA, Mäkelä A, Reid DEB, Jokela EJ, Porté AJ, Roberts SD (2010) Self-shading affects allometric scaling in trees. *Functional Ecology*, 24:723-730
- Enquist BJ, West GB, Brown JH (2000) Quarter-power allometric scaling in vascular plants: functional basis and ecological consequences. In: Brown JH, West GB (ed), *Scaling in biology*, 167-198. Oxford University Press, Oxford
- Enquist BJ, Allen AP, Brown JH, Gillooly JF, Kerkhoff AJ, Niklas KJ, Price CA, West GB (2007) Biological scaling: does the exception prove the rule? *Nature*, 445:E9-E10
- Field CB (1991) Ecological scaling of carbon gain to stress and resource availability. In: Mooney HA, Winner WE, Pell EJ (ed), *Response of Plants to Multiple Stresses*, 35-65. Academic Press, San Diego
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293:2248-2251
- Glazier DS (2010) A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biological Reviews*, 85:111-138
- Huxley JS (1932) *Problems of Relative Growth*. Methuen, London
- Isaac NJB, Carbone C (2010) Why are metabolic scaling

- exponents so controversial? Quantifying variance and testing hypotheses. *Ecology Letters*, 13:728-735.
- 吉良 竜夫 (1965) 樹形のパイプモデル. *北方林業*, 192:69-74
- Kleiber M (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6:315-353
- Kolokotronis T, Savage V, Deeds EJ, Fontana W (2010) Curvature in metabolic scaling. *Nature*, 464:753-756
- Komiyama A, Pongpan S, Kato S (2005) Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology*, 21:471-477
- 小見山 章, 中川 雅人, 加藤 正吾 (2011) 冷温帯林樹木の個体重に関する共通相対成長式. *日本森林学会誌*, 93:220-225
- Koyama K, Kikuzawa K (2009) Is whole - plant photosynthetic rate proportional to leaf area? A test of scalings and a logistic equation by leaf demography census. *The American Naturalist*, 173:640-649
- 小山 耕平 (2012) 生命現象における比例関係の起源は相似とアフィン：キクイモの成長と光合成を例にして. *生物科学*, 63:75-82
- 小山 耕平, 福森 香代子, 八木 光晴, 森 茂太 (2013) 代謝スケーリング理論—個体生理と生態系をつなぐ統合的アプローチ—. *日本生態学会誌*, 63:85-89
- 松下 貢 (2002) フラクタルの物理 I. 裳華房, 東京
- McMahon T (1973) Size and shape in biology. *Science*, 179:1201-1204
- Mori S, Yamaji K, Ishida A, Prokushkin SG, Masyagina OV, Hagihara A, Hoque ATMR, Suwa R, Osawa A, Nishizono T, Ueda T, Kinjo M, Miyagi T, Kajimoto T, Koike T, Matsuura Y, Toma T, Zyryanova OA, Abaimov AP, Awaya Y, Araki MG, Kawasaki T, Chiba Y, Umari M (2010) Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107:1447-1451
- 森 茂太, 小山 耕平, 八木 光晴, 福森 香代子 (2013) 植物個体呼吸スケーリングの生態学的意義. *日本生態学会誌*, 63:125-132
- Morse DR, Lawton JH, Dodson MM, Williamson MH (1985) Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314:731-733
- 本川 達雄 (1992) ゾウの時間ネズミの時間：サイズの生物学. 中央公論新社, 東京
- 村岡 裕由, 野田 響, 廣田 湖美, 小泉 博 (2007) 光の獲得と利用の生理生態学—個体から生態系まで—. *日本生態学会誌*, 57:345-355
- Niklas KJ (1994) *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press, Chicago
- Oohata S, Shinozaki K (1979) A statistical model of plant form—further analysis of the pipe model theory. *Japanese Journal of Ecology* 29:323-335
- Price CA, Enquist BJ (2007) Scaling mass and morphology in leaves: an extension of the WBE model. *Ecology*, 88:1132-1141
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado J-L, Oleksyn J (2006) Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439:457-461
- Schmidt-Nielsen K (1984) *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, New York
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14:97-105
- Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown A (2012) *Metabolic Ecology*. John Wiley & Sons. West Sussex
- Sone, K, Suzuki AA, Miyazawa SI, Noguchi K, Terashima I (2009) Maintenance mechanisms of the pipe model relationship and Leonardo da Vinci's rule in the branching architecture of *Acer rufinerve* trees. *Journal of Plant Research*, 122:41-52
- Thompson D'AW (1942) *On Growth and Form*. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- トムソン D (1973) 生物のかたち (柳田 友道, 遠藤 勲, 古沢 健彦, 松山 久義, 高木 隆司 訳). 東京大学出版会, 東京
- van Iersel MW (2003) Carbon use efficiency depends on growth respiration, maintenance respiration, and relative growth rate. A case study with lettuce. *Plant, Cell & Environment*, 26:1441-1449
- Vicsek T (1992) *Fractal Growth Phenomena*, 2nd ed. World Scientific, Singapore
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122-126
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999a) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400:664-667
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999b) The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 284:1677-1679
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (2000) The origin of universal scaling laws in biology. In: Brown JH, West GB (eds), *Scaling in biology*, 87-112. Oxford University Press, Oxford
- White CR, Seymour RS (2003) Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:4046-4049
- ホイットフィールド (2009) 生き物たちは3/4が好き (野中 香方子 訳). 化学同人, 京都
- 八木 光晴, 福森 香代子, 小山 耕平, 森 茂太, 及川 信 (2013) 代謝スケーリングから見た食う—食われるの関係. *日本生態学会誌*, 63:103-112
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology Osaka City University*, 14:107-129

