

光合成研究

第24巻 第1号 (通巻69号) 2014年4月

NEWS LETTER Vol. 24 NO. 1 April 2014

THE JAPANESE SOCIETY OF PHOTOSYNTHESIS RESEARCH

日本光合成学会 次期会長選挙 決選投票のお願い	1
第5回日本光合成学会 (年会、公開シンポジウム) 開催のお知らせ 梶達也 (東京理科大) 園池公毅 (早稲田大)	2
研究紹介 リンカーが決める2つのフィコビリソーム 渡邊 麻衣 池内 昌彦 (東京大 JST CREST)	4
解説特集「植物の呼吸」	8
序文 植物の呼吸研究の現状と期待 野口 航 (東京大)	9
解説 ミトコンドリアにおけるシアン耐性呼吸酵素 (AOX) の構造と機能 伊藤 菊一 (岩手大)	10
解説 樹木の内部CO ₂ フラックス - 樹液による木部内のCO ₂ 輸送から葉緑組織による固定まで - 飯尾 淳弘 (静岡大)	18
解説 芽生えから巨木の個体呼吸スケーリング 森 茂太 (山形大学 農学部)	27
解説 群落スケールの生態系呼吸 - 炭素循環および熱循環の視点から - 斎藤 琢 (岐阜大)	34
解説 植物の呼吸と地球環境変動: モデルの観点から 伊藤 昭彦 (国立環境研) 野口 航 (東京大)	39
研究所紹介 インドネシア、マ・チュン大学 光合成色素研究センター 塩井 祐三 (MRCPP, Ma Chung Univ)	46
集会案内 第22回「光合成セミナー2014: 反応中心と色素系の多様性」の開催案内	47
集会案内 若手の会活動報告 ~第十回セミナーの開催の告知~ 浅井 智広 (立命館大)	48
事務局からのお知らせ	48
日本光合成学会会員入会申込書	49
日本光合成学会会則	50
幹事会名簿	52
編集後記	53
記事募集	53
賛助法人会員広告	

日本光合成学会 次期会長選挙 決選投票のお願い

すでにお知らせしましたとおり、本年1月31日投票締め切りで実施いたしました次期会長選挙（任期：平成27年1月1日～平成28年12月31日の2年間）につきまして、平成26年2月6日に開票した結果、高橋裕一郎会員と寺島一郎会員のお二人がともに37票で同数でしたので、決選投票を実施いたします。

この会報の末尾に添付されている投票用紙に、お二人のうちいずれかのお名前をご記入の上、同封の返信用封筒にて選挙管理委員会宛に**5月16日（金）**（当日消印有効）までにご送付ください。どうぞ宜しくお願いいたします。

【投票上の注意】

1. 所定の投票用紙を用いて投票してください。
2. 返信用封筒の裏面には、住所・氏名をご記入ください。これは、投票者を特定するためではありません。記名なしで投函されると、切手を貼り忘れた場合に、返送先がわからず、不足分の請求が選挙管理委員会に届いてしまいます。お手数ですが、ご協力をお願いいたします。
3. 郵便代金は80円から82円に値上げになったので、注意してください。

平成26年4月1日

日本光合成学会 選挙管理委員会

集会案内

第5回日本光合成学会年会および公開シンポジウム

「多様な光合成の世界」

2014年5月30日(金)～31日(土)

近畿大学 農学部 奈良キャンパス

本年の第5回日本光合成学会年会では、公開シンポジウム、ポスター発表に加え、昨年逝去された浅田浩二先生を偲んで「活性酸素研究の歩み」と題した特別セッションを予定しております。

日時： 2014年5月30日(金) 13時～31日(土) 15時30分(予定)
 場所： 近畿大学 農学部 (<http://nara-kindai.univ.jp/01gakubu/access.html>)
 参加費： 一般(会員) 2000円, 一般(非会員) 3000円, 学生 無料
 懇親会費： 一般 3000円, 学生 2000円

公開シンポジウム「多様な光合成の世界」

オーガナイザー 鞆達也(東京理科大学)
 園池公毅(早稲田大学)

光合成に限らず、ほとんどすべての生物学研究は「普遍性の追求」と「多様性の認識」をその基礎に置いています。光化学系の研究者であれば、反応中心の普遍性と、集光装置の多様性がすぐに頭に思い浮かぶかもしれません。生物のゲノム配列決定が一大ニュースであった時代には、ゲノムの決まったモデル生物に研究資源を集中して投下すべきであるといった議論がなされてきました。多様性をある程度犠牲にしても、効率的に研究を進めることが重要であると考えられたわけです。それから二十年ほどが経ち、ゲノムが決まった生物で研究できることを探す時代から、面白い生物を見つけたらまずゲノムを決めて研究を進める時代へと変わってきています。この背景には、普遍的な部分の理解が急速に進んだという理由もあるでしょう。そして今後は、明らかになった普遍性の基盤に立って、多様性を解析することこそが、どの分野の研究にも必要となってくるはずです。今回のシンポジウムでは、そのような認識に基づいて、光合成研究、あるいはその周辺分野から、多様性をキーワードに以下の方々に講演をお願いしました。また、シンポジウムの最後には、昨年逝去された浅田浩二先生を偲んで、「活性酸素研究の歩み」と題した特別セッションを設けました。実りある活発な議論を期待しています。

セッション1 5月30日(金) 「多様性からみた光合成生物の生存戦略」

「植生分布の多様性を利用した光合成タンパク質研究」 中里拓也(メンフィス大) 増田真二(東京工業大)
 「C1微生物-植物系によるC1炭素固定」 阪井康能(京都大)
 「原形質流動による成長制御から考える植物の光戦略」 富永基樹(理研・JSTさきがけ)
 「藻類の多様性と光化学系」 鞆達也(東京理科大)

セッション2 5月31日（土）「光合成の多様性と進化」

- 「サンゴ共生藻の魅力：光合成研究の観点から」 高橋俊一（Australian National University）
「クロロフィルの光エネルギー捕集にみられる多様性」 秋本誠志（神戸大）
「クロロフィルを制した者が光環境を征したープロティストと二次植物の進化」 柏山祐一郎（福井工業大）
「自然界の多様性を生かした研究戦略：珪藻の世界」 菓子野康浩（兵庫県立大）

特別セッション 5月31日（土）「活性酸素研究の歩み」

- 「Water-water cycleと光化学系I循環的電子伝達」 遠藤剛（京都大）
「光合成と酸素 ～O₂への拘りを学んで～」 三宅親弘（神戸大）
「活性酸素の功と罪－基礎研究の実用化までの道のり」 小川健一（岡山県生物科学総合研）
「過酸化脂質由来のカルボニル種は（が？）酸化シグナルである」 真野純一（山口大）

これらのシンポジウム講演に加え、5月30日（金）にはポスター紹介の時間を設ける予定です（展示パネルサイズ：w 1200 mm × h 1800 mm）。優秀発表賞を選出しますので、皆様ふるって研究成果をご発表ください。

参加ご希望の方は、光合成学会のホームページ（<http://photosyn.jp/event.html>）から、参加登録をお願いします。ポスター発表は会員に限らせていただきます（非会員で発表を希望される方はご入会ください。年会当日にご入会いただくことも可能です）。

参加登録方法

光合成学会のホームページでエクセルファイル（<http://photosyn.jp/membership/nenkai2014.xls>）をダウンロードし、エクセルファイル内に必要事項をご記入の上、メールに添付して下記のアドレスに送付してください。

メール宛先（年会担当）： **nenkai@photosyn.jp**
メール件名： 「第5回光合成学会年会申込」
申込締め切り日： 5月7日（水）

問い合わせ先：

年会企画委員長：熊崎 茂一（京都大） kumazaki@kuchem.kyoto-u.ac.jp
年会準備委員長：重岡 成（近畿大）
年会準備委員： 田茂井政宏（近畿大）

リンカーが決める2つのフィコビリソーム[§]

東京大学 総合文化研究科 広域科学専攻/JST CREST

渡邊 麻衣* 池内 昌彦

フィコビリソームは、シアノバクテリアに広く存在するアンテナであり、主に光化学系IIへエネルギー伝達する。一般的なフィコビリソームは、ロッドとコアからなり、それぞれが特異的なリンカーにより結合している。一方近年、コアをもたないロッド状のフィコビリソームの存在が報告されている。このフィコビリソームは光化学系I特異的なアンテナとして機能すると考えられている。また形成には、新規のリンカーが関与していることも示唆されている。リンカーとフィコビリソームの構造について、最近の我々の知見と合わせて紹介する。

1. はじめに

フィコビリソーム (PBS) は、水溶性の巨大なタンパク質複合体である。シアノバクテリア、灰色藻、紅藻のアンテナとして広く存在し、主に光化学系 (PS) II へのエネルギー伝達を行う。PBSには多様な吸収波長のものが存在し、クロロフィルが吸収できない色の光を吸収することができる。生物種によって持っているPBSの種類が異なるため、水圏の多様な光環境に適応することができる。

一般的なPBSは、中心となるコアから何本かのロッドが放射状に伸びた構造をしている (図1A)。コアのフィコビリタンパク質はアロフィコシアニンであり、赤色 (650 nm) を吸収する。ロッドは主にフィコシアニンからなり、赤色 (620-630 nm) を吸収する。種によっては、フィコシアニンに加えてフィコエリスロシアニン (オレンジ色, 550-620 nm) や、フィコエリスリン (青色から黄色, 490-550 nm) をもち、さら

に短波長の光を吸収することを可能としている。

フィコビリタンパク質は3または6量体のディスクを形成し、それぞれ特異的なリンカータンパク質によって結合し、ロッドやコアを形成する¹⁾。ロッドとコアはさらに別のリンカーにより結合することで、PBSが形成される (図1A)。リンカータンパク質は、PBSのアセンブリーやエネルギー伝達に重要である²⁻⁵⁾。リンカータンパク質はその機能により、ロッドリンカー、ロッド-コアリンカー、コアリンカー、コア-メンブレンリンカーの4つに分類される (図1A)。ロッドリンカーはロッドのディスク同士を、ロッド-コアリンカーはロッドをコアへ、コア-メンブレンリンカーはPBSを膜へ結合する。ロッドリンカーの1つであるCpcDはロッドの先端に、コアリンカーのApcCはコアの両端に存在し、ロッドやコアのキャップとして機能している。ロッドリンカーは多様であり、ロッドを構成するフィコビリタンパク質の種類に応じて使い

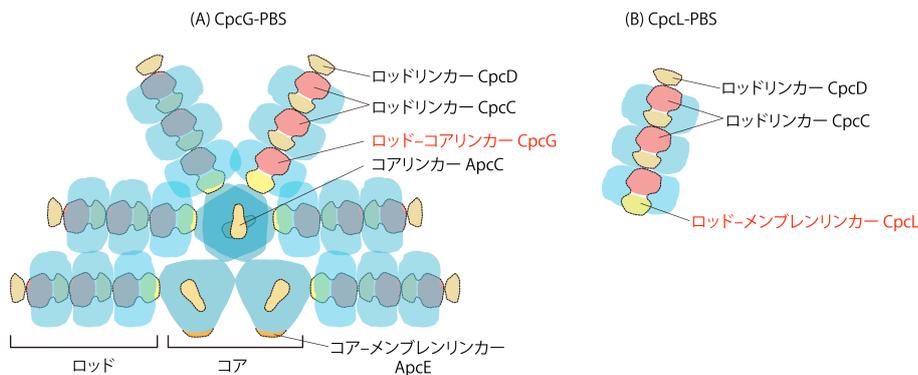


図1 CpcGとCpcLが形成するフィコビリソームの模式図

(A) 一般的なフィコビリソーム (CpcG-PBS) と (B) 光化学系I特異的なフィコビリソーム (CpcL-PBS) の構造を模式的に示す。模式図は結晶構造を基にし、「Interlocking model」を採用して描いた。わかりやすいように、リンカーの一部を強調している。詳細は、文献1を参照。

[§] 第3回日本光合成学会シンポジウム ポスター発表賞受賞論文

* 連絡先 E-mail: MAIMAI@bio.c.u-tokyo.ac.jp

分けられている^{6,7)}。また、ロッドの構造にも関与している^{8,9)}。今回は、我々が近年発見した、新たな機能をもつリンカーについて紹介する。

2. ロッド-コアリンカー CpcGとロッド-メンブレリンリンカー CpcL

CpcLの発見

CpcLはロッド-コアリンカーCpcGとよく似た配列のタンパク質であり、ロッド-コアリンカーだと考えられてきた¹⁰⁾。しかし近年、これらがCpcGとは異なる機能を持つことが示唆されている^{1,4,11-13)}。我々は、これらのリンカーをCpcLと再命名した。CpcGとCpcLはどちらも、N末端側にPfamで検出されるリンカドメイン (Pfam00427、ここではlinker-PBSドメインと呼ぶ) をもち、それらは非常に似ている。一方、C末端の35~38残基はそれぞれに特徴的な配列をもっている¹⁾。我々は、C末端の特徴的な配列を抽出し、それぞれlinker-G、linker-Lドメインと名付けた。CpcLはlinker-Lの中に20残基以上の疎水性領域をもつ。

CpcG-PBSとCpcL-PBS

Synechocystis sp. PCC 6803における変異体の解析から、CpcGとCpcLが異なる2つのPBSの形成に関与することが示唆されている⁴⁾。ここではそれぞれを、CpcG-PBS、CpcL-PBSと呼ぶ。CpcG-PBSはこれまでに知られている一般的なPBSであり、ロッドとコアからなる。CpcGはロッド-コアリンカーとしてそれぞれを結合する。一方、CpcL-PBSは一般的なPBSとは異なり、コアをもたないロッド状の構造をとることが示唆された⁴⁾

(図1B)。*Synechocystis*のCpcL変異株の蛍光スペクトルの結果から、CpcL-PBSは主にPSIへのエネルギー伝達に関与していることが示唆されている¹²⁾。CpcLはCpcGと同様に、ロッドのCpcDとは逆の先端に結合していると考えられるが、生化学的な解析はされておらず、PSIとの結合は不明であった。

PBS-CpcL-PSI超複合体の発見

最近我々は、糸状性の窒素固定シアノバクテリア *Anabaena* sp. PCC 7120を用いてCpcL-PBSとPSIとの超複合体の単離に初めて成功した¹³⁾。*Anabaena*のPSIは *Synechocystis*などと異なり、4量体を形成する¹⁴⁾。我々は、シヨ糖密度勾配遠心の方法を改善することで、PSI 4量体だけでなくさらに大きな超複合体の単離に成功した (図2A)。この超複合体にはPSIのサブユニットに加え、PBSのロッドのサブユニットが存在したがコアはなかった。一方で、CpcLが超複合体に特異的に存在していた (図2B)。このことから、CpcL-PBSとPSIとが超複合体を形成していると考えられた。低温での蛍光スペクトルの結果から、CpcL-PBSからPSIへのエネルギー伝達が確認できた (図2C)。これらのことから、CpcL-PBSはPSIに直接結合し、エネルギー伝達を行うPSI特異的アンテナであることが示唆された。これは、CpcLがPBSロッドをPSIへ直接結合するリンカーであることを強く示唆する初めての生化学的な証拠である。CpcLはC末端に疎水性残基を持っており、それによりPSIに直接結合していると考えられる。これはこれまでに知られているリンカータンパク

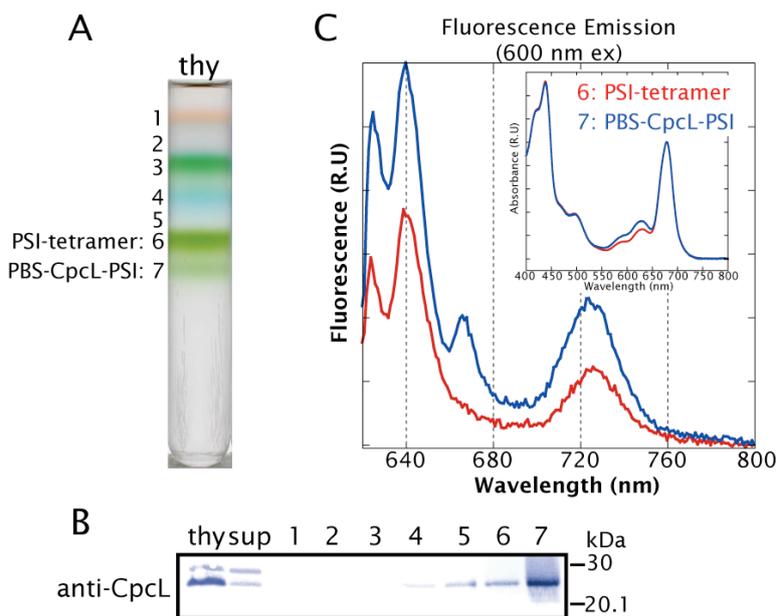


図2 PBS-CpcL-PSI超複合体の単離

(A) シヨ糖密度勾配遠心後のプロファイル。チラコイド膜を1%のドデシルマルトシドで可溶化後、シヨ糖密度勾配遠心した。(B) CpcLのウェスタンブロットティング。チラコイド膜(thy)と、細胞の可溶性画分(sup)、シヨ糖密度勾配遠心後の画分1~7をSDS-PAGE後、ブロットティングしCpcLに対する抗体で検出した。(C) PBS-CpcL-PSI超複合体とPSIの低温蛍光発光スペクトルと室温での吸収スペクトル (挿入図)。蛍光スペクトルは、PBSの吸収がある600 nmで励起し、クロロフィル濃度で規格化した。吸収スペクトルは、680 nmのクロロフィルの吸収で規格化した。文献13を改変。

質の機能とは全く異なる。したがって、CpcLを新たにロッド-メンブレンリンカーと分類した。

我々は、PBS-CpcL-PSI超複合体の構造を調べるため、オランダのBoekema教授との共同研究によって電子顕微鏡での構造解析を試みている。単粒子解析の結果から、CpcL-PBSはPSI 4量体の表面の単量体同士の境界に結合していることが示唆されている¹³⁾。また、4量体あたり1本だけでなく、2~3本結合したものが存在していた。

CpcL-PBSの機能

CpcL-PBSは、*Anabaena*においてPSIに結合し特異的にエネルギー伝達するアンテナであることが示された。*Anabaena*は窒素欠乏下で、窒素固定をするヘテロシストという細胞を分化させる。ヘテロシストでは、PSIIは働かず窒素固定に必要な還元力やATPの生産にはPSIの環状電子伝達が非常に重要である。我々は、ヘテロシストでのPSIの活性にはCpcL-PBSの存在が重要であると考えた。ヘテロシストにおけるCpcLの量をウェスタンブロットティングにより調べたところ、ヘテロシストではクロロフィルあたりのCpcLが栄養細胞の約4倍に増加していた¹³⁾。このことから、PBS-CpcL-PSI超複合体はヘテロシストにおける窒素固定活性に重要な機能をもつと考えられる。現在、窒素固定活性を測定している。

CpcL-PBSの普遍性

CpcGとCpcLのlinker-PBSドメインは非常に似ており、他のリンカーとは異なるグループに分類される(図3)。そのグループの中で、さらに3つのサブグループにわけることができる。サブグループIには、*Synechocystis*や*Nostoc*、および灰色藻・紅藻、サブグループIIには*Anabaena*や*Thermosynechococcus*、そしてサブグループIIIには海洋性のシアノバクテリアが分類される。これらのサブグループにはCpcGとCpcLがそれぞれ含まれている。このことは、CpcLとCpcGが進化の過程で独立に少なくとも3回分岐したことを示唆する。これは、それぞれのサブグループ間でlinker-Lドメインの配列の保存性が低いことと一致する。

サブグループIの*Synechocystis*、サブグループIIの*Anabaena*のCpcLがロッド状のPBSを形成し、PSIへのエネルギー伝達に関与していることは上で述べた。また、サブグループIの*Synechococcus* sp. PCC 7002のCpcL

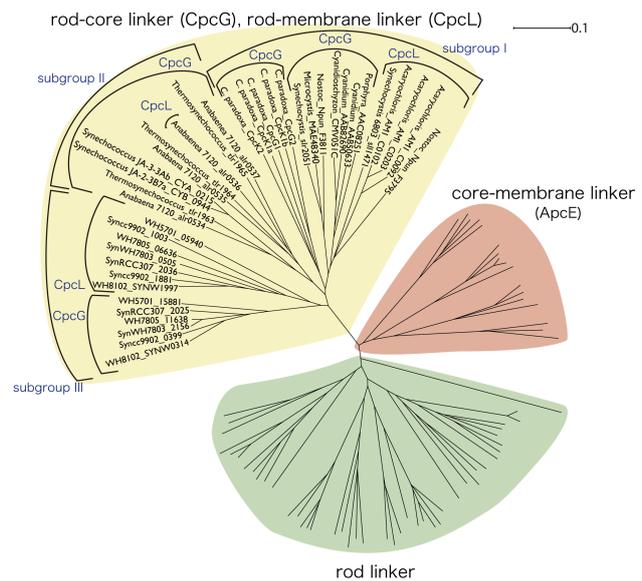


図3 リンカー-PBSドメインの系統樹

ロッドリンカー、ロッドコアリンカー、コア-メンブレンリンカー、ロッド-メンブレンリンカーのリンカー-PBSドメインを用いてクラスター解析を行った。クラスター解析には、近隣接合法を用いた。

がチラコイド膜画分に存在し、PSIへのエネルギー伝達に関与していることが示唆されている¹⁵⁾。我々は現在、サブグループIIIの海洋性シアノバクテリアについて、*Synechococcus* WH 8102のCpcLの解析を進めており、*Synechocystis*や*Anabaena*と同様にCpcLがチラコイド膜に多く存在するという結果を得ている(Watanabe et al. unpublished data)。これらのことから、CpcL-PBSはPSIへエネルギー伝達する、シアノバクテリアに広く保存されたPSIアンテナであると考えられる。

3. おわりに

フィコビリソームの構造解析は、電子顕微鏡や単粒子解析により数多く行われている。また、フィコビリタンパク質やサブコンプレックスの結晶構造もいくつか報告されている。しかしながら、リンカータンパク質ははっきりと見える構造はほとんどない。そのため、リンカーの結合様式や、エネルギー伝達を可能にする仕組みなど、フィコビリソームの構造には未だ謎が多く残っている。また、CpcL-PBSとPSIだけでなく、CpcG-PBSとPSIIの相互作用やエネルギー伝達機構についてもわかっていない。我々は、PBS-CpcL-PSI超複合体の単粒子解析を行っているが、電子顕微鏡では分解能が低く詳細な構造を見ることは難しい。リンカーの機能や光化学系との相互作用をより詳しく

知るためには、CpcG-PBS、CpcL-PBS、さらにはそれぞれのPBSと光化学系との超複合体の詳細な結晶構造解析が必要である。我々が単離したPBSとPSIの超複合体の結晶構造解析が、PBSと光化学系との結合様式やエネルギー伝達機構の解明につながるのではないかと期待している。

Received March 14, 2014, Accepted March 23, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

1. Watanabe, M. and Ikeuchi, M. (2013) Phycobilisome: architecture of a light-harvesting supercomplex. *Photosynth. Res.* 116, 265-276.
2. Bryant, D.A. (1991) Cyanobacterial phycobilisomes: progress toward complete structural and functional analysis via molecular genetics, in *Cell Culture and Somatic Cell Genetics of Plants*, Vol. 7B (Bogorad, L., Eds.) pp 255-298, Academic Press, London.
3. de Lorimier, R., Guglielmi, G., Bryant, D.A. and Stevens, S.E., Jr. (1990) Structure and mutation of a gene encoding a Mr 33,000 phycocyanin-associated linker polypeptide. *Arch. Microbiol.* 153, 541-549.
4. Kondo, K., Geng, X.X., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2005) Distinct roles of CpcG1 and CpcG2 in phycobilisome assembly in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Photosynth. Res.* 84, 269-273.
5. Ughy, B. and Ajlani, G. (2004) Phycobilisome rod mutants in *Synechocystis* sp. strain PCC6803. *Microbiology* 150, 4147-4156.
6. Six, C., Thomas, J.C., Thion, L., Lemoine, Y., Zal, F. and Partensky, F. (2005) Two novel phycoerythrin-associated linker proteins in the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. strain WH8102. *J. Bacteriol.* 187, 1685-1694.
7. Six, C., Thomas, J.C., Garczarek, L., Ostrowski, M., Dufresne, A., Blot, N., Scanlan, D.J. and Partensky, F. (2007) Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: a comparative genomics study. *Genome Biol.* 8, R259.
8. Watanabe, M., Sato, M., Kondo, K., Narikawa, R. and Ikeuchi, M. (2012) Phycobilisome model with novel skeleton-like structures in a glaucocystophyte *Cyanophora paradoxa*. *Biochim. Biophys. Acta.* 1817, 1428-1435.
9. Koyama, K., Tsuchiya, T., Akimoto, S., Yokono, M., Miyashita, H. and Mimuro, M. (2006) New linker proteins in phycobilisomes isolated from the cyanobacterium *Gloeobacter violaceus* PCC 7421. *FEBS. Lett.* 580, 3457-3461.
10. Bryant, D.A., Stirewalt, V. L., Glauser, M., Frank, G., Sidler, W. and Zuber, H. (1991) A small multigene family encodes the rod-core linker polypeptides of *Anabaena* sp. PCC7120 phycobilisomes. *Gene* 107, 91-99.
11. Kondo, K., Mullineaux, C.W. and Ikeuchi, M. (2009) Distinct roles of CpcG1-phycobilisome and CpcG2-phycobilisome in state transitions in a cyanobacterium *Synechocystis* sp PCC 6803. *Photosynth. Res.* 99, 217-225.
12. Kondo, K., Ochiai, Y., Katayama, M. and Ikeuchi, M. (2007) The membrane-associated CpcG2-phycobilisome in *Synechocystis*: a new photosystem I antenna. *Plant. Physiol.* 144, 1200-1210.
13. Watanabe, M., Semchonok, D.A., Webber-Birungi, M. T., Ehira, S., Kondo, K., Narikawa, R., Ohmori, M., Boekema, E.J. and Ikeuchi, M. (2014) Attachment of phycobilisomes in an antenna-photosystem I supercomplex of cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 111, 2512-2517.
14. Watanabe, M., Kubota, H., Wada, H., Narikawa, R. and Ikeuchi, M. (2011) Novel supercomplex organization of photosystem I in *Anabaena* and *Cyanophora paradoxa*. *Plant. Cell Physiol.* 52, 162-168.
15. Deng, G., Liu, F., Liu, X. and Zhao, J. (2012) Significant energy transfer from CpcG2-phycobilisomes to photosystem I in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7002 in the absence of ApcD-dependent state transitions. *FEBS. Lett.* 586, 2342-2345.

A Novel Rod-Membrane Linker Forming a Photosystem I-Specific Phycobilisome

Mai Watanabe*, Masahiko Ikeuchi

Department of Life Sciences (Biology), Graduate School of Arts and Science, University of Tokyo / JST CREST

解説特集

「植物の呼吸」

Editors: 野口 航 (東京大学 大学院理学系研究科)

伊藤 昭彦 (国立環境研究所)

序文 植物の呼吸研究の現状と期待

野口 航 (東京大学 大学院理学系研究科)

P. 9

ミトコンドリアにおけるシアン耐性呼吸酵素 (AOX) の構造と機能

伊藤 菊一 (岩手大学 農学部附属寒冷バイオフィロンティア研究センター)

P. 10 ~ 17

樹木の内部CO₂フラックス - 樹液による木部内のCO₂輸送から葉緑組織による固定まで -

飯尾 淳弘 (静岡大学 農学部フィールドセンター)

P. 18 ~ 26

芽生えから巨木の個体呼吸スケーリング

森 茂太 (山形大学 農学部)

P. 27 ~ 33

群落スケールの生態系呼吸 - 炭素循環および熱循環の視点から -

斎藤 琢 (岐阜大学 流域圏科学研究センター)

P. 34 ~ 38

植物の呼吸と地球環境変動：モデルの観点から

伊藤 昭彦¹ 野口 航² (¹国立環境研究所 ²東京大学 大学院理学系研究科)

P. 39 ~ 45

序文 植物の呼吸研究の現状と期待[‡]

東京大学 大学院理学系研究科

野口 航^{*}

植物の呼吸系では、シアン耐性であるalternative oxidase (AOX)という特徴的な酵素をはじめ、ATP合成と共役しない複数のユニークな経路が発現し、はたらいている。ユビキノールから全ての電子がAOXに伝達されれば、細胞のATP生成速度は1/3程度に低下してしまうため、植物はこのエネルギー生産的には無駄である経路をうまく使っているはずである。TCA回路などの呼吸系の中間産物は、さまざまな一次・二次代謝産物の基質として使われている。そのため、CO₂発生速度としての呼吸速度は、植物の代謝系全体を反映して変化する。また、呼吸電子伝達鎖には光合成系からの還元力が輸送され、消費されているとも考えられている。さらに個体レベルに目をやると、呼吸系は光合成産物の半分以上を消費して、植物の成長や維持のためのATPやNADHなどの還元力を生成している。そのため、呼吸速度の環境応答は植物の成長に大きく影響する。より大きなスケールで見ると、陸上植物の全体の呼吸量は光合成による総CO₂固定量の約半分（人為的放出の約6倍相当）を占めると見積もられている。

この質的にも量的にも面白い現象がある呼吸系は私には魅力的であり、気がつくと20年近くも研究を続け、わずかながらも分野に貢献してきた。植物の呼吸系の研究者は世界的には少なくなく、ドイツやオーストラリアには強力な研究グループもあり、20年の間にさまざまなことが明らかにされてきた。本特集の伊藤菊一さんや飯尾淳弘さんの総説からも、20年間の研究の進歩を垣間見れる。しかし、日本では呼吸系の研究者人口は少ない。そのため、植物の呼吸系の研究は、学会でもゲノムやRNAの研究が盛んな植物ミトコンドリアの研究や数多くの研究者がいる光合成研究の片隅で発表しているのが現状である。研究者人口が少なければ、共同研究ですら難しく、植物の呼吸のミクロからマクロまでの縦断的な理解やモデル化にはほど遠い状況である。

このような現状を打開するために、炭素循環モデルの研究で著名な国立環境研究所の伊藤昭彦さんと2013年9月の日本植物学会札幌大会において、「環境変動への植物の呼吸の応答：ミクロからマクロまで縦断的な理解に向けて」と題したシンポジウムを開催し、植物の呼吸に関して研究対象スケールの異なる方々に講演をお願いし、各分野での問題点やお互いの分野での疑問点を挙げていただいた。しかし残念ながら聴衆の数は少なく、この研究分野がマイナーであることを身をもって思い知らされた。

しかし、植物の呼吸研究の面白さと現状を、同じ一次代謝系である光合成系を研究している方にも伝えたいと思い、この特集を組んでみた。これを機会に日本においてこの研究分野が発展することを期待したい。

[‡] 解説特集「植物の呼吸」^{*} 連絡先 E-mail: knoguchi@bs.s.u-tokyo.ac.jp

解説

ミトコンドリアにおけるシアン耐性呼吸酵素 (AOX) の構造と機能[‡]

岩手大学 農学部附属寒冷バイオフィロンティア研究センター
伊藤 菊一*

シアン耐性呼吸酵素 (Alternative oxidase: AOX) は、植物のみならず菌類から原生動物に広く分布するユビキノール酸化酵素である。AOXはミトコンドリアにおいて2量体として存在し、その触媒反応は二核非ヘム鉄を介した redox cycle を経て行われる。近年、寄生虫トリパノソーマ (*Trypanosoma brucei*) 由来の AOX (TAO) の結晶解析が行われ、AOXの分子機能をより詳細に理解できるようになった。本稿においては、AOXの構造に基づいた反応機構について概説するとともに、発熱植物を対象としたAOXの解析から得られた最近の知見についても触れたい。

1. はじめに

Alternative oxidase (AOX) はミトコンドリア呼吸鎖においてマトリックス側に位置する末端ユビキノール酸化酵素である¹⁾。AOXは植物において普遍的に存在するが、その存在は、菌類をはじめ、*Trypanosoma brucei* や *Cryptosporidium parvum* のような原生動物においても報告されている²⁾。AOXの機能としては、植物の熱産生や酸化ストレス等への環境適応、さらに、ミトコンドリアや細胞代謝における恒常性の維持などが指摘されている³⁾。これまでAOXタンパク質の結晶化が困難であったことから、その詳細な分子構造は不明のままであった

が、最近、トリパノソーマ由来のTAOの結晶構造が明らかにされ⁴⁾、その触媒反応における分子メカニズムが詳しく理解できるようになった。ここでは、ミトコンドリア呼吸におけるAOXの分子機能を

概説するとともに、植物の熱産生におけるAOXの機能についても言及したい。なお、AOXに関する総説は本稿以外にも数多く発表

されているので⁵⁻¹⁰⁾、興味のある方は参考にして頂きたい。

2. 歴史的側面からみたAOX研究

植物のミトコンドリアは複合体Iおよび2種類のロテノン非感受性NAD(P)H脱水素酵素、さらに、複合体IIによりユビキノンプールに電子が集められ、それが、複合体IIIや複合体IVを経由するチトクローム呼吸経路 (C O X 経路)、あるいは、シアン耐性呼吸酵素 (AOX) を介した呼吸に使われる (図1)。AOXを介した呼吸はエネルギー消散的であり、植物の熱産生に

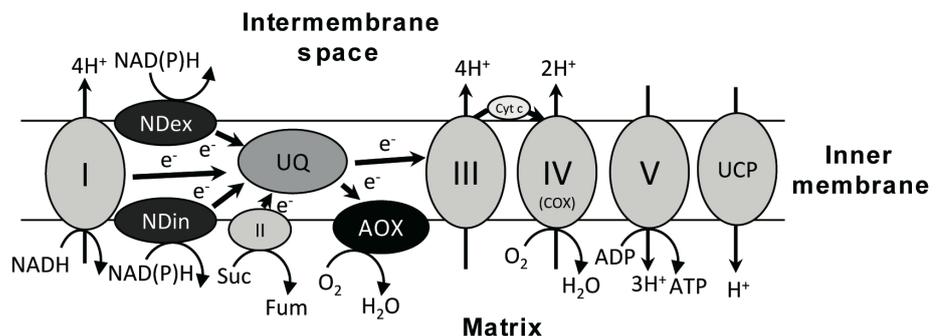


図1 植物におけるミトコンドリア呼吸鎖とシアン耐性呼吸酵素 (AOX)

ミトコンドリアにおいては、複合体Iやロテノン非感受性NAD(P)H脱水素酵素や複合体IIによりユビキノンプール (UQ) に電子が集められる。これらの電子が複合体IIIを経てCOX経路に電子が流れることにより、プロトン勾配が形成され、ATPが合成される。AOXは還元型ユビキノールから電子を受け取り、酸素に受け渡す。AOXはプロトン濃度勾配の形成には寄与しない。AOX: alternative oxidase, UQ: ubiquinone, I-V: 複合体I-V, NDex: external NAD(P)H dehydrogenase, NDin: internal NAD(P)H dehydrogenase, COX: cytochrome c oxidase, UCP: uncoupling protein, Suc: succinate, Fum: fumarate

[‡] 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: kikuito@iwate-u.ac.jp

おけるAOXの重要性については古くから指摘されていた。AOXに関する研究は1934年に発表されたVan HerkとBadenhuizenの論文に遡ることができる¹¹⁾。この論文ではある種のサトイモ科植物の発熱組織がシアン化合物により阻害されない呼吸を有していることが記述されている。一方、発熱植物に関する論文は、1778年にLamarckにより発表された*Arum*属植物の発熱現象に関する記述が一番古いとされている¹⁾。その後、1934年に徳川生物學研究所のOkunukiが花粉の呼吸解析からシアン耐性呼吸はチトクローム呼吸経路から枝分かれた2次的な経路であることを報告している¹²⁾。また、1955年には、ヨーロッパに自生する*Arum maculatum*の発熱器官から調製したミトコンドリアがシアン耐性呼吸を持つことが示され¹³⁾、その後、単離ミトコンドリアを用いたAOX研究が大きく進展するきっかけとなった。当時のAOXに関する生化学的な研究から、当該タンパク質の反応には、フラボタンパク質が関与していないことが推定されていたが¹⁴⁾、AOXが介する酸素分子を水に還元する反応が、ヒドロキサム酸のような金属キレート剤により阻害されることが判明し¹⁵⁾、AOXの触媒する反応には遷移金属イオンが関与する可能性が指摘されていた。この点については、1990年にMinagawaらにより2価の鉄イオンがAOXの反応に必要であることが示されていたが¹⁶⁾、北米大陸に自生しているザゼンソウ (*Symplocarpus foetidus*)¹⁷⁾やヨーロッパに生育している*A. maculatum*¹⁸⁾および*Sauromatum guttatum*¹⁹⁾などの熱産生器官から得られたAOXの部分精製標品を用いた解析からは、AOX反応に関連する遷移金属イオンの同定には至らなかった。その後、2002年にシロイヌナズナ由来のAOXを大腸菌で発現させたEPRスペクトル解析の結果から、AOXが二核非ヘム鉄タンパク質であることが明らかとなり²⁰⁾、上述したMinagawaらの実験結果の重要性が再認識されることとなった。また、1995年にSiedowらは、二核非ヘム鉄タンパク質としてのAOXの反応は、同じ二核非ヘム鉄タンパク質ファミリーに属する、methane monooxygenaseやribonucleotide reductaseのR2サブユニットと同様に4つのヘリックスバンドル

構造をその活性中心に持ち、これが二核非ヘム鉄の足場になる可能性を指摘していた²¹⁾。すなわち、2つの鉄原子はAOXタンパク質の一次構造において高度に保存されているグルタミン酸およびアスパラギン酸とヒスチジン残基と相互作用し、diiron carboxylateタンパク質を形成するというモデルである。その後、このモデルは、1999年にAnderssonとNordlundにより $\Delta 9$ -desaturaseに見られる二核非ヘム鉄タンパク質のアミノ酸相互作用を考慮したモデルに修正されている²²⁾。2013年には、Kitaらのグループを中心とした研究により、トリパノソーマ由来のTAOの結晶構造が2.85 Åの分解能で解明され、その分子機構をより詳細に議論することが可能となった⁴⁾。

3. *T. brucei*から得られたAOX (TAO) の結晶構造および反応機構

TAOは、chain A及びchain Bから構成される2量体であり、ミトコンドリアに存在する膜タンパク質である(図2)¹⁴⁾。それぞれの単量体は6本の長い α ヘリックス($\alpha 1$ 鎖から $\alpha 6$ 鎖)から構成されており、chain Aの $\alpha 2$ 鎖、 $\alpha 3$ 鎖、 $\alpha 4$ 鎖が、chain Bの $\alpha 2^*$ 鎖、 $\alpha 3^*$ 鎖、および、 $\alpha 4^*$ 鎖と相互作用していると考えられる。これらの α ヘリックス鎖においてはHis-138、Leu-142、Arg-143、Arg-163、Leu-166、および、Gln-187が種々の生物種由来のAOXにおいて普遍的に保存されており、他の比較的保存性の高いアミノ酸残基(Met-131、Met-135、Leu-139、Ser-141、Arg-147、

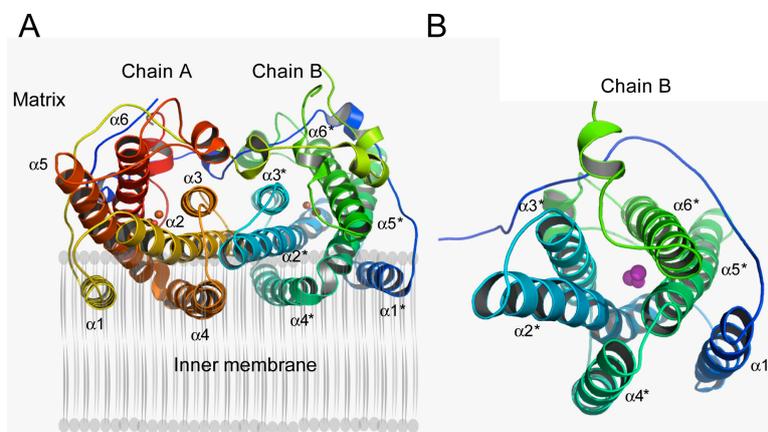


図2 トリパノソーマAOX (TAO) の構造

A TAOはミトコンドリアにおいて、chain Aおよびchain Bから成る2量体を形成する。それぞれの単量体は、6本の α ヘリックス($\alpha 1$ 鎖から $\alpha 6$ 鎖)から構成されている。B Chain Bの構造。 $\alpha 2^*$ 鎖、 $\alpha 3^*$ 鎖、 $\alpha 5^*$ 鎖、および、 $\alpha 6^*$ 鎖で囲まれたhydroxo bridgeから成る二核非ヘム鉄を紫色で示した。参考文献1より抜粋改変。

Leu-156、Arg-180、および、Ile-183) と共にAOX分子の2量体形成に関連していることが示唆される。また、TAOの結晶解析において、当該タンパク質のN末端から30残基までの領域に関しては電子密度が低く、現在のところ、その詳細な構造は明確ではないが、それぞれの単量体のN末端を含む領域は、他方の単量体に伸びている可能性が指摘されている¹⁾。一方、植物由来のAOXはTAOと比較してより長いN末端領域を有していることから、この領域は後述するようなシステイン残基を介した2量体形成の調節に関与していることも考えられる。

TAOの結晶構造の解析からは、その触媒反応に重要である二核非ヘム鉄の構造に関する情報も得られている^{1,4)}。すなわち、結晶解析によりTAOの二核非ヘム鉄における鉄原子間の距離は3.16 Åと推定されたが、これは当該領域におけるhydroxo bridge構造を形成する上で妥当な距離あると考えられる。さらに、2つの鉄原子は、AOXにおいて普遍的に保存されている4個のグルタミン酸残基 (Glu-123、Glu-162、Glu-213、および、Glu-266) との配位結合、および、2個のヒスチジン残基 (His-165およびHis-269) との水素結合により相互作用することにより、“di-iron center” と呼ばれる構造をとっている (図3)。AOXの機能におけるdi-iron centerの重要性を示す例として、我が国に自生するザゼンソウ (*S. renifolius*) から得られたAOXをヒト培

養細胞であるHeLa細胞で発現させた実験がある²³⁾。ザゼンソウ由来のAOXも上述したdi-iron centerを構成する4個のグルタミン酸残基と2個のヒスチジン残基を有しているが、Glu-213をAlaに置換したAOX (E213A) をHeLa細胞に導入すると、E213Aを発現しているミトコンドリアにおけるシアン耐性呼吸は著しく低下する。また、これらのHeLa細胞に呼吸鎖複合体IIIの阻害剤であるアンチマイシンAを添加し、活性酸素種 (ROS) の発生量を解析すると、野生型AOXの発現によりROSの発生量は有意に低下するが、E213Aを発現するHeLa細胞においてはROSの発生はコントロール区と同程度の高いレベルであることが判明した。これは、添加されたアンチマイシンAが呼吸鎖複合体IIIを阻害することでCOX経路への電子の流れがブロックされ、ミトコンドリア電子伝達系が過還元状態となりROSの発生量が増大したと考えられる。ここに新たにAOX経路が導入されると、過剰の電子がAOXを介して逃され、その結果として、ROSの発生量が低下したと考えられる。これらの結果は、AOXの触媒活性におけるdi-iron centerの重要性を示す一例である。現在、Pfamデータベース²⁴⁾には、原生物から植物および菌類まで343種の生物種から637個の配列がAOX類似タンパク質として登録されている。これらのAOX様アミノ酸配列はそのデータの精度においても様々なものが含まれているが、これらのデータの中で実際に機能性を有するAOXは、少なくともdi-iron centerを構成するアミノ酸残基が保存されていることが必要である。

AOXは2分子の還元型ユビキノンから4個の電子を受け取り、1分子の酸素を2分子の水に還元するredox cycleを触媒する (図4)。すなわち、最初に、di-iron centerに酸素分子が作用し、不安定なsuperoxo 錯体が生じる。これに還元型ユビキノンから電子が供給され、セミユビキノンが生じるとともに、hydroperoxo 中間体を経て1分子の水が解離しperoxodiironとなる。ここにTyr-220から発生したラジカルが作用し、セミユビキノンが還元型ユビキノンに変換され、さらに、生じたoxodiironに還元型ユビキノンが作用し、水分子が解離するとともに、redox cycleが1回転し、はじめのdi-iron centerに戻るという反応である。一連のredox cycleにおいては、チロシン残基が重要な働きを有するが、TAOの結晶構造の解析から、di-iron centerを構成する2つの鉄原子の1つとの間の距離が4.7 Åと最も近接しているTyr-220がredox cycleに関与するチロシン

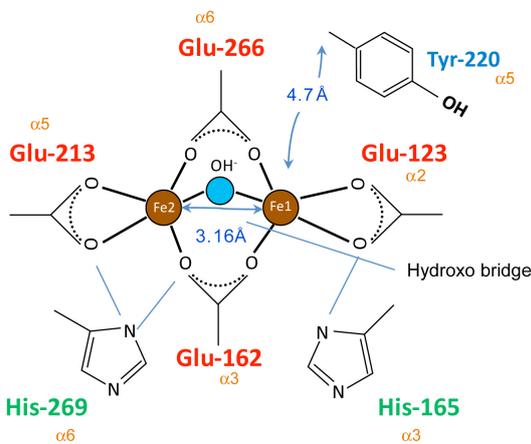


図3 AOXの活性中心を構成するdi-iron centerの構造
2つの鉄原子 (Fe1およびFe2) と4つのグルタミン酸残基 (Glu-123、Glu-162、Glu-213、および、Glu-266) が配位結合している。さらに、2つのヒスチジン残基 (His-165およびHis-269) は水素結合によりdi-iron centerを安定化している。それぞれのアミノ酸残基が位置するαヘリックス鎖を番号で示した。参考文献1より抜粋改変。

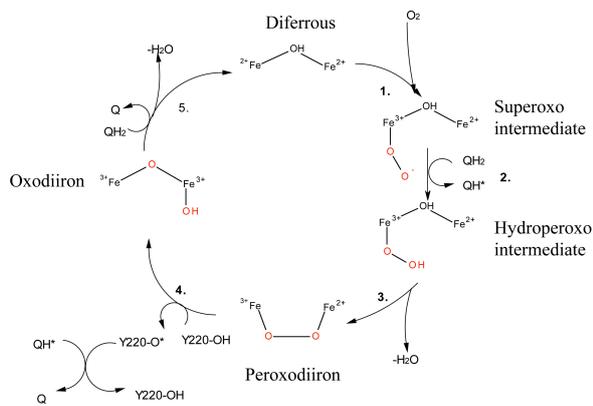


図4 AOXの触媒反応に関するredox cycle

AOXのdi-iron centerに酸素分子が作用し (1)、superoxo 錯体が生じる。さらに還元型ユビキノ (QH₂) から電子が供給され hydroperoxo 中間体が生じるとともに、QH₂はセミユビキノ (QH^{*}) になる (2)。さらに、水分子が解離してperoxodiironが生じ (3)、Tyr-220から供給されたラジカルによりoxodiironが生成する (4)。その際、QH^{*}は酸化型ユビキノとなる。OxodiironにはQH₂が作用し、水分子が解離するとともに酸化型ユビキノ (Q) を生じる (5)。一連のredox cycleが一回転すると、AOXの触媒する反応 $O_2 + 2QH_2 \rightarrow 2H_2O + 2Q$ が完結する。参考文献1より抜粋改変。

残基として提示されている^{1,4)}。なお、Tyr-220は植物や菌類などで報告されているAOXの一次構造において保存性が非常に高い¹⁾。

4. 植物の熱産生におけるAOXの機能制御

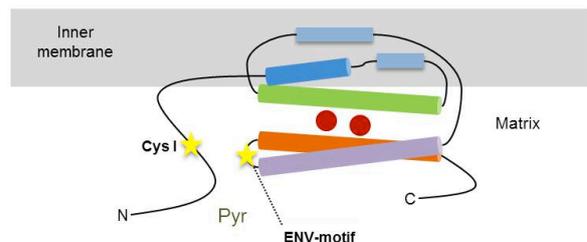
これまではAOXの構造と機能について、結晶構造が明らかにされたTAOについて説明してきた。一方、植物のAOXについては、未だにその結晶解析の成功例は報告されておらず、その詳細な分子機構には不明な点が残されているが、ここでは植物由来のAOXが有するTAOとは異なる活性調節機構について説明したい。

植物のAOXにおいては、そのN末端領域に当該分子の活性調節に関連すると考えられているシステイン残基 (Cys I) が存在する (図5A)^{25,26)}。先述したようにAOXは2量体として存在するが、単量体同士におけるCys Iを介したジスルフィド結合によりAOXはcovalently associated dimerになり、その活性が失われる。さらに、Cys Iにはαケト酸が作用し、AOXの活性を賦活化することが知られている。例えば、ザゼンソウの発熱器官である肉穂花序から調製したミトコンドリア反転膜小胞を用いた実験では、ピルビン酸がAOX活性を有意に活性化できることが報告されている (図5B)²⁷⁾。このようなAOXの活性化には、Cys Iのチオール基に作用したピルビン酸が形成する

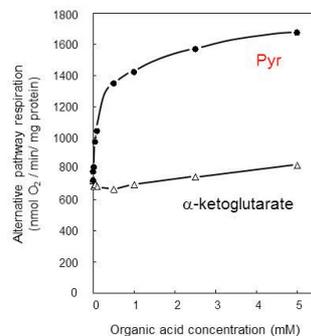
thiohemiacetal構造の関与が示唆されている (図5C)。さらに、ピルビン酸によるCys Iを介したAOXの活性化には、ENV-motifと呼ばれるアミノ酸配列が重要である。この配列はAOX分子のα5鎖とα6鎖の間に存在し、Cys I部位と空間的に相互作用できると考えられている (図5A)^{28,29)}。

それでは、植物のAOXにおけるピルビン酸のような代謝産物による翻訳後活性調節の役割は何であろうか。上述した発熱植物の一つであるザゼンソウは、氷点下を含む外気温の変動にも関わらず、その肉穂花序温度を20°C程度に一定の期間維持することができる恒温性を有している³⁰⁾。ザゼンソウに見られる恒温性は、肉穂花序における呼吸量の変動と密接に関わっており、外気温が低下するとその呼吸量は増大し、外気温が上昇するとその呼吸量は低下する。一方、ザゼンソウの発熱性肉穂花序におけるAOXはnon-covalently associated dimer (Cys Iが還元型として存在する2量体) として検出され、さらに、その発現量は外気温の変動に大きく影響されないことが判明している³¹⁾。また、ザゼンソウにおける熱産生は主に炭水化物をその呼吸

A



B



C

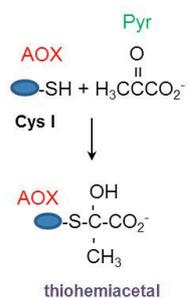


図5 ピルビン酸によるAOXの活性化

A Cys Iを有するAOXの構造。ピルビン酸 (Pyr) はCys IおよびENV-motifと呼ばれるアミノ酸配列に作用し、AOXの活性を賦活化すると考えられている。B ザゼンソウから調製したミトコンドリア反転膜小胞を用いたピルビン酸およびαケトグルタル酸のAOX活性に対する効果。参考文献27より抜粋改変。C Cys Iとピルビン酸が作用して生じるthiohemiacetal構造。

表1 発熱植物から得られたAOXのピルビン酸による活性制御

発熱植物	恒温性	AOX	CysI + CysII	ENV-motif	ピルビン酸に対する応答性	文献
<i>S. renifolius</i>	有り	SrAOX	Cys + Cys	ENV	+	Onda <i>et al.</i> (2007) ²⁷⁾
<i>S. guttatum</i>	無し	SgAOX	Cys + Cys	QDC	-	Crichton <i>et al.</i> (2005) ²⁸⁾
<i>A. maculatum</i>	無し	AmAOX1e	Cys + Cys	QNT	-	Ito <i>et al.</i> (2011) ³⁵⁾

基質にしていることから^{32,33)}、発熱組織において解糖経路により生じたピルビン酸が外気温の変動と連動しながらAOXの機能を調節している可能性も考えられる。一方で、発熱植物の中には、ザゼンソウとは異なり、恒温性を示さず、一過的な発熱現象のみを示すものも存在する。例えば、*A. maculatum*の付属体は30°C程度にまで一過的に上昇するが、外気温の変動に応じた温度調節機構は有さない³⁴⁻³⁶⁾。

それでは、恒温性をもたず一過的な発熱のみが観察される*A. maculatum*のAOXはピルビン酸によりその活性が調節されるのであろうか。この問題を明らかにするため、我々は*A. maculatum*の付属体で発現しているAOXの詳細な解析を行い、*AmAOX1a*から*AmAOX1g*と名付けられた7種類の遺伝子を同定することに成功した³⁵⁾。なお、*A. maculatum*はAOX研究史においても述べたように、シアン耐性呼吸活性がミトコンドリアに存在することが初めて示された発熱植物である¹³⁾。しかしながら、これまでAOX遺伝子に関する研究は行われておらず、我々の解析が本植物のAOX遺伝子に関する最初の事例である。これらの遺伝子産物は、ENV-motifを持っているもの (*AmAOX1a, 1b, 1c, 1d*および*1f*)、当該配列がQNTに置換されているもの (*AmAOX1e*)、および、QDTに置換されているもの (*AmAOX1g*) に分類できることが判明した。さらに、転写産物の定量的解析からは、発熱性の付属体において主に発現しているAOX分子種はQNT配列を有する*AmAOX1e*であることが突き止められた。また、*A. maculatum*の発熱性付属体から調製したミトコンドリアにおけるAOXはnon-covalently associated dimerとして存在し、当該タンパク質をnano LC-MS/MSにより解析すると、*AmAOX1e*に特異的なペプチド配列が検出されることが判明した³⁵⁾。そこで、これらENV型、QNT型、および、QDT型のAOXのピルビン酸に対する応答性をより詳細に解析するため、当該ミトコンドリアにおいてAOXを発現させ、AOX呼吸に対するピルビン酸の効果を解析した。その結果、

ENV型のAOXはピルビン酸により2倍程度にAOX呼吸を活性化することが判明したが、QNT型およびQDT型については、ピルビン酸による明確なAOX呼吸の活性化は観察されなかった³⁵⁾。従って、*A. maculatum*の発熱性付属体で発現している主たるAOXと考えられるQNT型の*AmAOX1e*はENV型のザゼンソウAOXとは異なり、ピルビン酸による活性調節を受けない分子種であることが推定される。

これまで発熱植物から得られたAOXについて、そのピルビン酸による活性制御に関する生化学的な実験が行われている知見を表1にまとめた。これら3種のいずれもサトイモ科に属する発熱植物において主に発現しているAOXは、そのピルビン酸応答性に差異があり、恒温性を示さず一過的な発熱を示す植物種において主に発現しているAOXはいずれもピルビン酸に応答しないタイプである。なお、恒温性を示す発熱植物であるハスから同定されたAOX産物はそのアミノ酸配列からコハク酸に応答する可能性が指摘されている³⁷⁾、現在のところ、ハスAOXにおけるコハク酸の直接的な活性調節を示す生化学的な実験は行われておらず、表1には含めていない。現時点では、ピルビン酸を含む α ケト酸がいかなる分子メカニズムでCys-IやENV-motifに作用しAOXを活性化しているのかは不明のままであり、また、発熱植物種における α ケト酸によるAOXの解析例も多くはない。しかしながら、表1に示すように、恒温性を有さない発熱植物はいずれもピルビン酸に対する応答を示さないタイプのAOXを発現していることは興味深い点である。一方、先述したように、恒温性を示す植物の熱産生組織における呼吸は外気温の変動と逆相関を示すが、ピルビン酸によるAOX活性の調節が、ザゼンソウにおける環境温度変化と連動した呼吸代謝と密接に関連している可能性は否定できない。恒温性を有する発熱植物においてAOX機能を含む代謝フィードバック制御の全体像をより明確にするためには、ミトコンドリアのマトリックス内におけるピ

ルビン酸濃度の測定や、解糖経路に関与する酵素群の温度応答など、さらなる解析が必要である。

ところで、AOXは先述したredox cycleにより、還元型ユビキノンを電子を受け取り、酸素分子を水に還元する反応を触媒することから、ユビキノンの酸化還元レベルもAOXの活性に重要である。すなわち、たとえAOXタンパク質が一定量発現していたとしても、その基質である還元型ユビキノンの割合が小さければ、AOXはユビキノール酸化酵素として十分に機能できないからである。これまでの研究により、*A. maculatum*の発熱に発熱している付属体におけるユビキノンはそのほとんどが還元型で存在していることが示されており^{36,38)}、これは、本植物から調製したミトコンドリアにおけるAOXがnon-covalently associated dimerとして検出されること³⁵⁾とも矛盾がない。おそらく、一過的な発熱が観察される*A. maculatum*においては、炭水化物を基質とする一連の糖代謝がある時期に著しく亢進し、解糖経路の下流に位置するミトコンドリアのNADH脱水素酵素等により、ユビキノンを過還元状態に維持されるのであろう。従って、このような環境において、ミトコンドリアに対する酸素の供給が十分であるならば、本植物の発熱組織で発現しているピルビン酸非応答型のAOX (AmAOX1e)が高い触媒活性を示し、その結果として大きな代謝熱が発生していることが推定される。一方、興味深いことに、*A. maculatum*とは異なり、ザゼンソウの発熱性肉穂花序におけるユビキノンの還元レベルは、外気温の変動にも関わらず、40~50%に保たれていることが判明している³⁹⁾。現在のところ、このようなユビキノンの中程度の還元状態がいかなるメカニズムで維持されているかは不明であるが、ザゼンソウ発熱組織で発現しているピルビン酸応答型のAOXは、少なくともその基質であるユビキノンの還元レベルに着目すると、*A. maculatum*とは異なる環境で機能していることが予想される。また、先述したように、植物のAOXはCys Iを介して活性型のnon-covalently associated dimer (還元型)と非活性型のcovalently associated dimer (酸化型)の2つの状態を取ることができるが、我々の経験では、*A. maculatum*やザゼンソウの発熱組織由来のミトコンドリアにおけるAOXはいつもnon-covalently associated dimerとして検出される^{31,35)}。これは、*A. maculatum*においては、上述したようなミトコンドリアの過還元状態により説明できるが、ユビキノンの中程度の還元状態を示すザゼンソウにおいては、別のメカニズムが関与して

いる可能性もある。最近シロイヌナズナから調製したミトコンドリアを用いた解析により、チオレドキシシステムがAOXの還元に関与していることが報告されており⁴⁰⁾、ザゼンソウにおけるチオレドキシシステムとAOX活性との関連性も興味ある問題である。また、*A. maculatum*およびザゼンソウ由来の精製ミトコンドリアを用いたBlue native PAGE解析から、両植物におけるAOXはいずれもおおよそ200 kDaにピークを持つブロードなバンドとして検出されることが判明している⁴¹⁾。この結果は、AOXがミトコンドリアにおいて超複合体を形成している可能性を示しているが、今のところ、AOXが他のタンパク質といかなる相互作用をしているかは明確ではない。この点については、本稿で記載したピルビン酸を含む α ケト酸による調節とは異なるメカニズムや未知の因子群が関与している可能性も考えられ、今後の大きな課題である。

5. おわりに

AOX研究は、歴史的にみれば初期の段階においては、高い発熱量を示す発熱植物を対象としたものが多かったが、現在の研究対象は、発熱植物に限らず、幅広い植物種や原生生物さらには菌類まで多岐にわたっている。特に、長く不明であったAOXの結晶構造がトリパノソーマ由来のAOXを用いて解き明かされたことは、その分子メカニズムを考える上で大きなインパクトを持つものである。一方、植物のAOXの中にはピルビン酸のような代謝産物に反応してその活性を制御できる分子種もあり、これは、AOX活性が当該タンパク質を発現している細胞における代謝と密接に関連していることを物語っている。発熱植物においては、これまではAOXの機能そのものに焦点を当てた研究が数多く行われてきたが、今後はAOXが触媒する反応に関わる基質である還元型ユビキノンの供給メカニズムや、関連する代謝産物の網羅的解析⁴²⁾など、より複眼的な研究を推進する必要がある。今後、種々の生物種を対象としたAOX研究がさらに進展し、AOXを介した呼吸調節メカニズムの理解がより深まることを期待したい。

謝辞

本稿で紹介した*A. maculatum*を用いた解析結果は、英国サセックス大学のAnthony Moore教授との共同研究により得られたものです。また、発熱植物を用いた

解析結果は、これまで研究室に在籍した大学院生、学部学生、研究員、研究補助員の方々の尽力により得られたものです。この場を借りて御礼申し上げます。

Received March 3, 2014, Accepted March 5, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

- Moore, A.L., Shiba, T., Young, L., Harada, S., Kita, K. and Ito, K. (2013) Unraveling the heater: New insights into the structure of the alternative oxidase. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64, 637-663.
- McDonald, A.E. (2009) Alternative oxidase: what information can protein sequence comparisons give us? *Physiol. Plant.* 137, 328-341.
- Vanlerberghe, G.C. (2013) Alternative oxidase: A mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14, 6805-6847.
- Shiba, T., Kido, Y., Sakamoto, K., Inaoka, D.K., Tsuge, C., Tatsumi, R., Takahashi, G., Balogun, E.O., Nara, T., Aoki, T., Honma, T., Tanaka, A., Inoue, M., Matsuoka, S., Saimoto, H., Moore, A.L., Harada, S. and Kita, K. (2013) Structure of the trypanosome cyanide-insensitive alternative oxidase. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 4580-4585.
- Affourtit, C., Krab, K., and Moore, A.L. (2001) Control of plant mitochondrial respiration. *Biochim. Biophys. Acta* 1504, 58-69.
- Jacoby, R.P., Taylor, N.L. and Millar, A.H. (2011) The role of mitochondrial respiration in salinity tolerance. *Trends Plant Sci.* 16, 614-623.
- Meeuse, B.I.J. (1975) Thermogenic respiration in aroids. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26, 117-126.
- Hachiya, T. and Noguchi, K. (2011) Integrative response of plant mitochondrial electron transport chain to nitrogen source. *Plant Cell Rep.* 30, 195-204.
- Rasmusson, A.G., Fernie, A.R. and van Dongen, J.T. (2009) Alternative oxidase: a defence against metabolic fluctuations? *Physiol. Plant.* 137, 371-382.
- Vanlerberghe, G.C. and McIntosh, L. (1997) Alternative oxidase: From gene to function. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 703-734.
- Van Herk, A.W.H. and Badenhuizen, N.P. (1934) Respiration and catalase action in the *Sauromatum spadix*. *Proc. Acad. Sci. Amsterdam* 37, 99-105.
- Okunuki, K. (1939) Über den Gaswechsel der Pollen. II. *Acta Phytochim.* 11, 27-64.
- James, W.O. and Elliott, D.C. (1955) Cyanide-resistant mitochondria from the spadix of an *Arum*. *Nature* 175, 89.
- Bendall, D.S. and Bonner, W.D. (1971) Cyanide-insensitive respiration in plant mitochondria. *Plant Physiol.* 47, 236-245.
- Schonbaum, G.R., Bonner, W.D., Storey, B.T. and Bahr, J.T. (1971) Specific inhibition of the cyanide-insensitive respiratory pathway in plant mitochondria by hydroxamic acids. *Plant Physiol.* 47, 124-128.
- Minagawa, N., Sakajo, S., Komiyama, T. and Yoshimoto, A. (1990) Essential role of ferrous iron in cyanide-resistant respiration in *Hansenula anomala*. *FEBS Lett.* 267, 114-116.
- Berthold, D.A. and Siedow, J.N. (1993) Partial purification of the cyanide-resistant alternative oxidase of skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*) mitochondria. *Plant Physiol.* 101, 113-119.
- Bonner, W.D., Clarke, S.D. and Rich, P.R. (1986) Partial purification and characterization of the quinol oxidase activity of *Arum maculatum* mitochondria. *Plant Physiol.* 80, 838-842.
- Elthon, T.E. and McIntosh, L. (1986) Characterization and solubilization of the alternative oxidase of *Sauromatum guttatum* mitochondria. *Plant Physiol.* 82, 1-6.
- Berthold, D.A., Voevodskaya, N., Stenmark, P., Graslund, A. and Nordlund, P. (2002) EPR studies of the mitochondrial alternative oxidase. Evidence for a diiron carboxylate center. *J. Biol. Chem.* 277, 43608-43614.
- Siedow, J.N., Umbach, A.L. and Moore, A.L. (1995) The active site of the cyanide-resistant oxidase from plant mitochondria contains a binuclear iron center. *FEBS Lett.* 362, 10-14.
- Andersson, M.E. and Nordlund, P. (1999) A revised model of the active site of alternative oxidase. *FEBS Lett.* 449, 17-22.
- Matsukawa, K., Kamata, T. and Ito, K. (2009) Functional expression of plant alternative oxidase decreases antimycin A-induced reactive oxygen species production in human cells. *FEBS Lett.* 583, 148-152.
- Finn, R.D., Bateman, A., Clements, J., Coggill, P., Eberhardt, R.Y., Eddy, S.R., Heger, A., Hetherington, K., Holm, L., Mistry, J., Sonnhammer, E.L., Tate, J. and Punta, M. (2014) Pfam: the protein families database. *Nucleic Acids Res.* 42, D222-230.
- Rhoads, D.M., Umbach, A.L., Sweet, C.R., Lennon, A. M., Rauch, G.S. and Siedow, J.N. (1998) Regulation of the cyanide-resistant alternative oxidase of plant mitochondria - Identification of the cysteine residue involved in alpha-keto acid stimulation and intersubunit disulfide bond formation. *J. Biol. Chem.* 273, 30750-30756.
- Vanlerberghe, G.C., McIntosh, L. and Justine, Y.H.Y. (1998) Molecular localization of a redox-modulated process regulating plant mitochondrial electron transport. *Plant Cell* 10, 1551-1560.
- Onda, Y., Kato, Y., Abe, Y., Ito, T., Ito-Inaba, Y., Morohashi, M., Ito, Y., Ichikawa, M., Matsukawa, K., Otsuka, M., Koiwa, H. and Ito, K. (2007) Pyruvate-sensitive AOX exists as a non-covalently associated

- dimer in the homeothermic spadix of the skunk cabbage, *Symplocarpus renifolius*. *FEBS Lett.* 581, 5852-5858.
28. Crichton, P.G., Affourtit, C., Albury, M.S., Carré, J.E. and Moore, A.L. (2005) Constitutive activity of *Sauromatum guttatum* alternative oxidase in *Schizosaccharomyces pombe* implicates residues in addition to conserved cysteines in alpha-keto acid activation. *FEBS Lett.* 579, 331-336.
 29. Crichton, P.G., Affourtit, C., Albury, M.S., Carré, J.E. and Moore, A.L. (2004) Regulation of the plant alternative oxidase by pyruvate. *Biochim. Biophys. Acta* 1658, 164-164.
 30. Knutson, R.M. (1974) Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. *Science* 186, 746-747.
 31. Onda, Y., Kato, Y., Abe, Y., Ito, T., Morohashi, M., Ito, Y., Ichikawa, M., Matsukawa, K., Kakizaki, Y., Koiwa, H. and Ito, K. (2008) Functional coexpression of the mitochondrial alternative oxidase and uncoupling protein underlies thermoregulation in the thermogenic florets of skunk cabbage. *Plant Physiol.* 146, 636-645.
 32. Seymour, R.S. and Blaylock, A.J. (1999) Switching off the heater: influence of ambient temperature on thermoregulation by eastern skunk cabbage *Symplocarpus foetidus*. *J. Exp. Bot.* 50, 1525-1532.
 33. Onda, Y. and Ito, K. (2005) Changes in the composition of xylem sap during development of the spadix of skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*). *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 69, 1156-1161.
 34. James, W.O. and Beevers, H. (1950) The respiration of *Arum* spadix. A rapid respiration, resistant to cyanide. *New Phytol.* 49, 353-374.
 35. Ito, K., Ogata, T., Kakizaki, Y., Elliott, C., Albury, M. S. and Moore, A.L. (2011) Identification of a gene for pyruvate-insensitive mitochondrial alternative oxidase expressed in the thermogenic appendices in *Arum maculatum*. *Plant Physiol.* 157, 1721-1732.
 36. Wagner, A.M., Krab, K., Wagner, M.J., and Moore, A.L. (2008) Regulation of thermogenesis in flowering Araceae: the role of the alternative oxidase. *Biochim. Biophys. Acta* 1777, 993-1000.
 37. Grant, N., Onda, Y., Kakizaki, Y., Ito, K., Watling, J. and Robinson, S. (2009) Two cys or not two cys? That is the question; alternative oxidase in the thermogenic plant sacred lotus. *Plant Physiol.* 150, 987-995.
 38. Wagner, A.M., Wagner, M.J. and Moore, A.L. (1998) In vivo ubiquinone reduction levels during thermogenesis in araceae. *Plant Physiol.* 117, 1501-1506.
 39. Kamata, T., Matsukawa, K., Kakizaki, Y. and Ito, K. (2009) In vivo redox state of the ubiquinone pool in the spadices of the thermogenic skunk cabbage, *Symplocarpus renifolius*. *J. Plant Res.* 122, 645-649.
 40. Yoshida, K., Noguchi, K., Motohashi, K. and Hisabori, T. (2013) Systematic exploration of thioredoxin target proteins in plant mitochondria. *Plant Cell Physiol.* 54, 875-892.
 41. Kakizaki, Y., Moore, A.L. and Ito, K. (2012) Different molecular bases underlie the mitochondrial respiratory activity in the homeothermic spadices of *Symplocarpus renifolius* and the transiently thermogenic appendices of *Arum maculatum*. *Biochem. J.* 445, 237-246.
 42. Ito, K., Takahashi, H., Umekawa, Y., Imamura, T., Kawasaki, S., Ogata, T., Kakizaki, Y. and Seymour, R. S. (2013) Metabolite profiling reveals tissue- and temperature-specific metabolomic responses in thermoregulatory male florets of *Dracunculus vulgaris* (Araceae). *Metabolomics* 9, 919-930.

Structure and Function of the Mitochondrial Cyanide-Insensitive Alternative Oxidase (AOX)

Kikukatsu Ito*

Cryobiofrontier Research Center, Faculty of Agriculture, Iwate University

樹木の内部CO₂フラックス

—樹液による木部内のCO₂輸送から葉緑組織による固定まで—[‡]

静岡大学 農学部フィールドセンター
飯尾 淳弘*

樹木では、非同化器官の呼吸で発生したCO₂の一部が樹液に溶けて樹液流とともに輸送され、呼吸とは別の場所で放出、あるいは固定される可能性がある。このような樹木内部のCO₂フラックスの実態を把握するため、最近発表された論文を中心にレビューを行った。その結果、(1) 根や幹から多量のCO₂が樹木の上部へ輸送される、(2) 固定量は葉の光合成量に比べて小さく、輸送されたCO₂の大部分は樹冠部の細い幹や枝から放出される傾向が見えてきた。これまでの器官レベルのガス交換測定は、その場所の呼吸能力を正しく評価できていない可能性がある。ただし、温帯の若い落葉広葉樹の研究が多いため、種や生育環境、樹齢による違いを今後さらに調べていく必要がある。

1. はじめに

森林における地上部非同化器官（枝や幹）の呼吸は総生産量（GPP）の7–50%を占めると考えられており^{1,2)}、森林の炭素循環や動態を考えるうえで欠かせない要素である。枝や幹の呼吸は、内樹皮にある篩部や形成層、木部の柔組織で主に行われる（図1A）。細胞あたりの呼吸活性は内樹皮のほうが木部より数倍から数十倍も高いが³⁾、太い枝や幹では木部の体積が大きいため、器官全体の呼吸を考えると木部の呼吸も重要になる。木部は樹液の通り道であるが、完全に水で満たされているわけではない。温帯の樹木では木部体積の18~26%をガスで満たされた間隙が占めている⁴⁾。気相のCO₂拡散速度は液相の1万倍も高いため、樹体内におけるCO₂の移動は、こうした細胞間隙を使って主に気相の状態で行われると考えられている。

枝や幹の呼吸は一般的にチェンバー法（チェンバーと呼ばれる箱で幹や枝を囲み、チェンバー内のCO₂濃度変化から樹皮表面のCO₂フラックス（E_A）を測定する方法）で測定される（図1A, C）。チェンバー法では、呼吸で発生した全てのCO₂は放射方向にすみやかに移動して、チェンバーに捕捉されることを仮定している。しかし、形成層や木部では細胞間隙が少なく、ガスの透過性が非常に低い^{5,6)}、柔組織の呼

吸で発生したCO₂はすぐには放出されず木部に蓄積される。その濃度は大気の数倍~700倍以上になるため⁷⁾、蓄積されたCO₂の一部は樹液に溶け、蒸散とともに上方向へ輸送される可能性がある。実際に、樹液流の盛んな日中に幹のE_Aを測定すると、高温であるにも関わらずE_Aが上昇しない、または低下する現象がよく観察される⁸⁾。さらに*Pinus densiflora*では、切断された幹を用いた樹液流の制御実験によって、E_Aの低下の原因が樹液流であることが直接的に示された⁹⁾。そのため、チェンバー法の仮定には問題があり、枝や幹の実際の呼吸能力を過小評価する危険性が指摘されてきた。Teskeyらの総説によれば、この問題はチェンバー法が初めて幹呼吸の測定に使用された1930年代にすでに指摘されていたようである⁷⁾。

チェンバー法は、生態系の最も大きなCO₂放出源である土壌呼吸（根呼吸+微生物呼吸）の測定にもよく使用される（図1B）。根にも木部の外側にガス透過性の低い皮層（内皮）や表皮があるため¹⁰⁾、幹と同様に呼吸で発生したCO₂が蓄積し、樹液によって輸送される可能性がある。また、安定同位体を使った実験によって、根は土壌水中の溶存無機炭素（DIC）を吸収できることが確認されている¹¹⁾。そのため、微生物呼吸で発生したCO₂も土壌水に溶けて根から吸収され、地上部へ輸送されるかもしれない。つまり、上述した

[‡] 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: aaio@ipc.shizuoka.ac.jp

チェンバー法の過小評価の問題は土壌呼吸に対しても起こりうる。

こうしたチェンバー法の問題を検証し改善するには、樹液によるCO₂の輸送フラックスを調べる必要がある。輸送フラックスは、樹液流量と樹液のDIC濃度 ([CO₂*], mmol l⁻¹) の積で計算できる。しかし、[CO₂*]と樹液流量の関係を調べるためには、樹液を採取するためのコアサンプリングを高い頻度で行う必要があり、樹木へのダメージが大きい。樹液流のない夜間と日中のE_Aの比較から輸送フラックスを推定する方法も提案されたが^{12,13}、日中には水ストレスや呼吸基質(炭水化物、酸素)の欠乏など、樹液流以外の影響でE_Aが変化する可能性がある¹⁴⁻¹⁶。また、形成層のガス透過性が極端に低い場合には、E_Aは必ずしも木部の[CO₂*]の状態を反映しないため^{17,18}、E_Aの変化からCO₂の輸送フラックスを推定するのは危険である。こうした事情から、チェンバー法の抱える問題は常に認識されながらも長らく放置されてきた。しかし、近年に小型の非分散型赤外線吸収(NDIR)センサーが開発され、木部の細胞間隙内CO₂濃度([CO₂]_{xylem})を非破壊的に短いインターバルで連続測定できるようになった。樹液はゆっくりと移動するため、木部内の気相と液相は平衡状態にあると考えられており、[CO₂*]は[CO₂]_{xylem}から計算することができる¹⁹(次節参照)。

[CO₂*]とE_A、樹液流量の関係を分析可能になったことで、温帯に生育する若い広葉樹を中心に、樹液によるCO₂輸送の実態を調べた研究が増えつつある。

多くの樹木は枝や幹の皮層や木部に葉緑組織をもっており、呼吸で発生したCO₂を光合成によって再固定することができる²⁰(厳密には、ホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼの働きによって、暗所でもCO₂固定が起こるが、その量的重要性についてはよくわかっていない)。枝や幹の大部分は樹冠(樹木の葉が占有する空間、図1)の下にあるうえに、外樹皮の光透過性が低いため、その光合成能力は葉に比べるとかなり低い。しかし、若い樹木では幹の肥大成長や冬芽の形成に少な

らず貢献していることが知られている²¹)。また、水のロスが少なくCO₂が豊富という葉とは対照的な特徴をもつため、乾燥による気孔閉鎖や落葉で蒸散できない場合でも光合成を行うことが可能であり、厳しいストレス時の生産の維持に貢献すると考えられている²⁰。樹液で輸送されたCO₂はそのまま外部へ放出されるのではなく、こうした木部の葉緑組織の光合成によって固定される可能性がある。また、放出されることなく葉まで到達したCO₂は、葉柄や葉脈、葉身にある葉緑組織によって固定されるだろう。木部から供給されるCO₂を利用した光合成も、呼吸と同様に、チェンバー法や渦相関法などの植物体表面のガス交換を利用した手法では検出することはできない。もし、木部内のCO₂を利用した光合成が大きい場合には、CO₂の発生から固定までを樹木の内部で完結する“内部CO₂フラックス”があることになり、これまでの研究は森林のGPPを過小評価し、生態系呼吸量(R_E)を過大評価していることになる。

このように、ガス交換測定を主体としたこれまでの研究は、内部CO₂フラックスの存在を見落としており、生態系の呼吸や炭素循環プロセスを正しく評価できていない可能性がある。内部CO₂フラックスの重要性を明確するには、樹木のどの部分でどのくらいのCO₂が輸送され、また固定されるのかといった内部CO₂フラックスの実態を把握する必要がある。しか

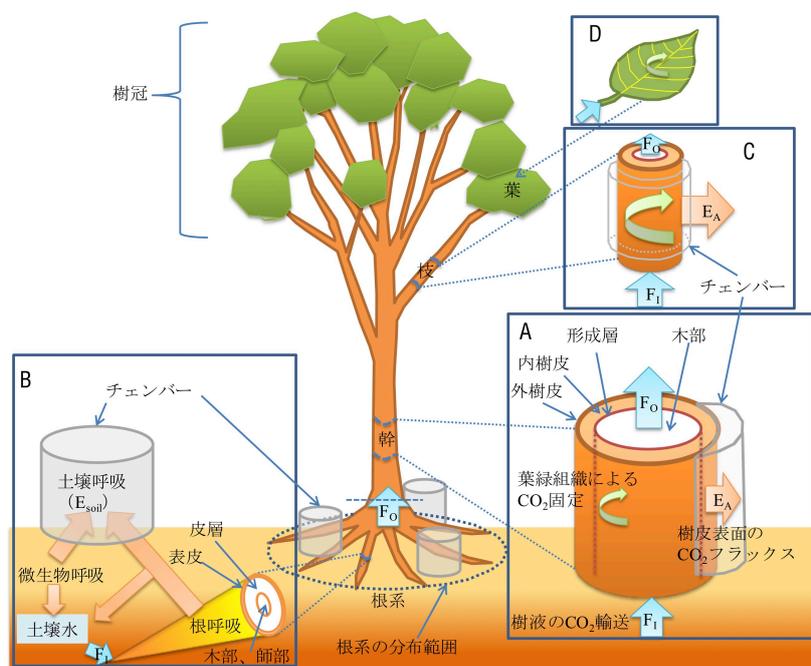


図1 幹、枝、土壌の呼吸で発生したCO₂の行方 貯留フラックス(ΔS)は省略した

し、これまでに内部CO₂フラックスを調べた研究は個別の器官に注目しており、樹木全体の視点で分析していない。2008年に発表された総説でも、[CO₂]_{xylem}やガス拡散抵抗など、内部CO₂フラックスに関連する要因のレビューが中心であった⁷⁾。そこで、本論では、最近に発表された内部CO₂フラックスの論文のレビューを器官別に行い、輸送から固定、放出まで内部CO₂フラックスの一連のサイクルを整理した。そして、樹木の内部CO₂フラックスの全体像を概観し、そのガス交換測定と炭素循環における重要性について考察した。

2. 樹液によるCO₂輸送フラックスの定量方法

樹液に溶解したCO₂はCO_{2(aq)}やHCO₃⁻、CO₃²⁻として存在する。木部内の気相と液相は平衡状態にあると仮定すると¹⁹⁾、ヘンリーの法則より、細胞間隙内CO₂分圧 ([CO₂]_{xylem}, %) と樹液の溶存無機炭素 (DIC) 濃度 ([CO₂]^{*}, mol l⁻¹) には以下の関係が成り立つ：

$$[\text{CO}_2]^* = \{1 + K_1/10^{\text{pH}_{\text{sap}}} + K_1 \cdot K_2 / (10^{\text{pH}_{\text{sap}}})^2\} \cdot K_H \cdot [\text{CO}_2]_{\text{xylem}} \quad (1)$$

K₁、K₂はそれぞれHCO₃⁻とCO₃²⁻の溶解係数、K_Hはヘンリー係数、pH_{sap}は樹液のpHである。溶解係数とヘンリー係数は木部温度 (T_{xylem}, °C) に依存するため、[CO₂]^{*}は[CO₂]_{xylem}とpH_{sap}、T_{xylem}に依存することになる (図2)。CO₂の溶解量はpH_{sap} > 6で急激に高くなるが、これはpH_{sap} > 6でHCO₃⁻が、pH_{sap} > 8ではCO₃²⁻が形成されるためである。ただし、これまでに報告された樹木のpH_{sap}の範囲は4.5~7.4であり、CO₃²⁻はほとんど存在しないと考えられている⁷⁾。

[CO₂]_{xylem}の測定には、CO₂電極や小型のNDIRセンサー (GMP221、バイサラ社) が使用される。しかし、CO₂電極は精度が低く壊れやすい²²⁾ので、野外では耐久性の高いNDIRセンサーの使用が推奨されている。電極やNDIRセンサーは[CO₂]_{xylem}を短いインターバル (秒~分) で測定可能であり、環境要因とCO₂フラックス (式3、後述) の関係を詳細に分析するのに適している。

しかし、NDIRセンサーを木部に挿入するためには、直径約2 cm、深さ5 cm

の穴を開ける必要があるため、細い枝や幹へ適用できないという欠点がある。また、傷害呼吸によって[CO₂]_{xylem}を過大評価する危険性があるが、その程度についてはよくわかっていない²³⁾。

枝や幹のCO₂フラックス (樹皮表面のCO₂フラックス、樹液によるCO₂輸送フラックス) を測定するためには、ある幅をもったセグメントを考える必要がある (図1A, C)。セグメントの正味のCO₂輸送フラックス (F_T, μmol CO₂ m⁻³ s⁻¹) は、下から樹液によって持ち込まれるCO₂ (F_I) と上から持ち出されるCO₂ (F_O) の差として計算される：

$$F_T = F_O - F_I = f_s \cdot V \cdot \Delta[\text{CO}_2]^* \cdot 1000 / 3600$$

ただし F_T ≥ 0 (2)

f_sとVはそれぞれセグメントの樹液流量 (l h⁻¹) と体積 (m³)、Δ[CO₂]^{*}はセグメント上端と下端の[CO₂]^{*}差 (mmol l⁻¹) である (フラックスの単位は通常、面積あたりで表されるが、マスバランス式を構築して樹液によるCO₂輸送を加味した呼吸フラックスを計算するために (次節、式3)、ここでは例外的に体積あたりで表す)。樹皮や木部のガス拡散抵抗が小さく、かつ多量のCO₂が下から持ち込まれる場合や、木部のCO₂貯留能力が非常に大きい場合には、セグメント上端の[CO₂]^{*}が下端よりも小さくなり (Δ[CO₂]^{*} < 0)、F_Tは負の値を示すかもしれない。そのような場合には、F_TはCO₂の放射拡散速度や下から持ち込まれたCO₂の放出フラックス、貯留フラックスと関連すると

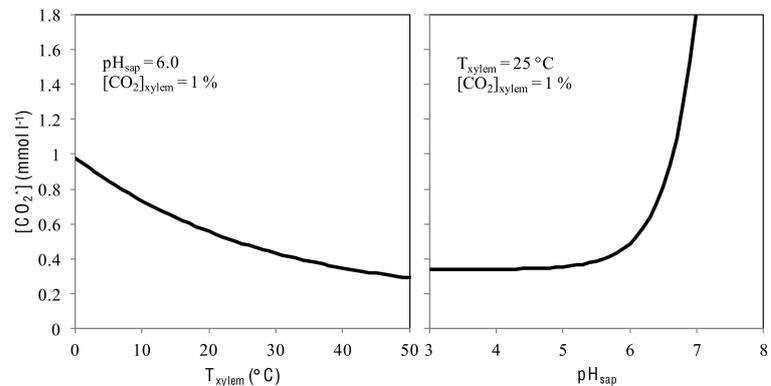


図2 木部温度 (T_{xylem}) と樹液のpH (pH_{sap}) が、樹液の溶存無機炭素濃度 ([CO₂]^{*}) に与える影響

T_{xylem}に対する依存性 (左図) は式(1)より、気相のCO₂濃度 ([CO₂]_{xylem}) = 1%、pH_{sap} = 6.0の条件で計算した。pH_{sap}に対する依存性 (右図) は、[[CO₂]_{xylem} = 1%、T_{xylem} = 25°Cの条件で計算した。

考えられる(次節参照)。しかし、これまでに $F_T < 0$ のケースは報告されておらず、そのプロセスについて詳しいことはわかっていない。根の F_T を測定する場合には、根系全体をひとつのセグメントとみなして、地際の $[CO_2]_{\text{xylem}}$ と土壌間隙内 CO_2 濃度を測定する²⁴⁾(図1B)。根系の F_T を土壌表面の CO_2 フラックス(E_{soil} , $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ ground s}^{-1}$)と比較する場合には、単位を合わせるために式(2)の V を根の分布範囲(m^2)に置き換える。

最近、木部内の CO_2 輸送フラックスを樹皮表面の CO_2 と O_2 フラックスの比(みかけの呼吸商、AQR)から推定する新しい方法が発表された²⁵⁾。 O_2 は CO_2 よりも水に溶けにくい(20°C で CO_2 の28分の1)性質に着目した方法で、 O_2 フラックスが実際の呼吸能力(R_S)に相当する(O_2 は水に全く溶けない)と仮定すると、樹液による CO_2 の持ち去りが多い場合には $AQR < 1$ 、木部内の CO_2 輸送がない場合は $AQR = 1$ (ただし、呼吸の基質は全て炭水化物であると仮定)、下から CO_2 が持ち込まれる場合には $AQR > 1$ となる。野外で必要な設備がガスサンプリング用のチェンバーだけなので、多点の測定や機器の持ち込みが困難な場所での測定に向いている。しかし、AQRを推定するためには、樹体からチェンバーへのガス拡散が定常状態になるまで(1日以上)待つ必要があり、NDIRセンサーのようにフラックスの時間変化を詳細に知ることはできない。また、 CO_2 と異なり O_2 は大気中に豊富にあるため、呼吸による O_2 の微量変化を計測するためには、質量分析計などの高価な機器を必要とする。詳細については原著²⁵⁾を参照されたい。

3. 幹、根、枝における木部内の CO_2 輸送

セグメント内の全ての CO_2 フラックスは以下のマスバランス式で表わされる²⁶⁾：

$$R_S = E_A + F_T + \Delta S \quad (3)$$

R_S は呼吸フラックス、 E_A は外部へ放出されるフラックス(樹皮表面の CO_2 フラックス)、 F_T は樹液の CO_2 輸送フラックス、 ΔS はセグメントへの貯留フラックスである(単位は全て $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$)。チェンバー法で測定されるのは E_A であり、通常は呼吸のみを測定するために暗処理される。これまでのガス交換測定をベースにした研究は $E_A = R_S$ と仮定してきたことに

なる。 ΔS は $[CO_2^*]$ の時間変化と幹の含水量から計算される。樹液に CO_2 が貯留される場合は $\Delta S > 0$ となり、樹液から CO_2 が放出される、または希釈される場合に $\Delta S < 0$ となる。 ΔS の変化は F_T や E_A と比べて小さいため²⁶⁻²⁸⁾(図3A)、今のところあまり重要視されていない。本論でも ΔS の説明は省略する。

幹では F_T を含めた各 CO_2 フラックスの日変化が詳しく調べられている。 F_T は樹液流量とよく似た日変化パターンを示し、*Platanus occidentalis*では蒸散の盛んになる日中に R_S の70%にも達する^{26,27)}(図3)。対照的に、チェンバー法で測定される E_A は日中にむしろ低下している。そのため、 E_A は R_S の10~50%程度であり、チェンバー法は呼吸能力を過小評価することがわかる。こうした傾向は、同じ落葉広葉樹の*Fagus grandifolia*や*Liquidambar styraciflua*、*Populus deltoides*でも確認されている²⁶⁻²⁸⁾。 F_T の増加には、樹液流量だけでなく $\Delta[CO_2^*]$ (セグメント上端と下端の溶存有機炭素濃度、 $[CO_2^*]$ の差)の増加が関与しており(式2)、それは土壌水による樹液の希釈で促進される²⁹⁾。多くの森林では土壌間隙内 CO_2 濃度($[CO_2]_{\text{soil}}$)は0.1~2%の範囲にあり³⁰⁾、幹の木部間隙内 CO_2 濃度($[CO_2]_{\text{xylem}}$)(~26%)よりかなり低い。そのため、土壌水の $[CO_2^*]$ も樹液より低くなる。蒸散が盛んになると、 $[CO_2^*]$ の低い土壌水が幹(セグメント)に引き込まれて樹液が希釈され、呼吸で発生した CO_2 の溶解、つまり $\Delta[CO_2^*]$ の増加が促進される。希釈の程度が大きいと、樹液の $[CO_2^*]$ は日中に大きく低下する^{27,28,31)}。そのような場合には、 $\Delta[CO_2^*]$ の増加が促進される一方で、外気と木部の CO_2 濃度勾配が小さくなるので E_A が低下し、 E_A と R_S の差が大きくなるだろう。 F_T が増加し E_A が R_S よりも小さくなる背景には、樹液流量だけでなく土壌水の $[CO_2^*]$ も関与している²⁷⁾。

その一方で、夜間や雨天など樹液流がほぼ停止した状態では $F_T = 0$ となるため、 E_A と R_S はほぼ一致する^{26,28)}(図3)。夜間や雨天の R_S はチェンバー法で推定できるだろう。しかし、一日の温度変化が小さいため、 R_S の温度依存性を調べるのが難しく、日中の R_S の推定も困難である。もし推定できたとしても、日中に水ストレスや呼吸基質(炭水化物、酸素)の欠乏で R_S が低下する場合には^{14,16)}、 R_S を過大評価してしまうだろう。一日を通して R_S を再現するためには、やはり F_T を考慮したほうがよい。また、 F_T を考慮することで、水ストレスや基質欠乏の R_S に対する影響

を評価できる²⁸⁾。これまで呼吸フラックスの環境応答は温度のみの単純なモデルで表現されることが多く、こうしたストレスの影響は考慮されてこなかった。樹液によるCO₂輸送の実態を明らかにすることは、モデルの高度化にもつながる。

幹のF_Tは、*P. occidentalis*や*P. deltoides*など温帯に生育する落葉広葉樹で多く調べられており、日積算R_Sに占める割合は14~55%と報告されている²⁶⁻²⁸⁾。また、熱帯の常緑広葉樹や暖温帯の針葉樹では、みかけの呼吸商(AQR)が季節を通して測定されており、雨季、乾季を問わずR_Sの19~43%が輸送または貯留されることが明らかになっている^{25,32)}。地上部非同化器官の呼吸量は森林総生産量(GPP)の7~50%を占めると考えられており、バイオマスの大きな幹の呼吸はその大部分を占める。かなりのCO₂が幹から上へ輸送されている可能性がある。

根系のF_Tについては、土壌表面のCO₂フラックス(E_{soil})と同じくらい大きいことが、*P. deltoides*の人工林で報告されている²⁴⁾。また、*Quercus robur*では、環状剥離によって根呼吸を抑制するとF_Tが日中に大きく低下し、その低下量はE_{soil}の約20%に達した³³⁾。*Pinus taeda*や*Picea abies*でも、土壌呼吸で発生したCO₂の多くが幹のE_Aや[CO₂]_{xylem}に含まれることが報告されている^{23,34)}。根系のF_Tと樹液の[CO₂*]の日変化パターンは幹の場合とよく似ており、樹液流のない夜間には[CO₂*]の増加が確認されている^{24,33)}。根の表皮も樹皮と同様にガス拡散抵抗が高く、幹とよく似たプロセスで樹液によるCO₂の持ち去りとE_{soil}の低下が起きていると考えられる。土壌呼吸はGPPの40~80%を占める³⁵⁾ことを考えれば、根からも多量のCO₂が地上部へ輸送されている可能性が高い。チェンバー法を使ったこれまでの研究は土壌の呼吸能力も過小評価しているかもしれない。

*P. abies*では、幹の[CO₂]_{xylem}とE_{soil}、地温の季節変化が測定されており、それらの相関分析から、根の成長の盛んな時期に根系のF_Tが増加することが示唆された²³⁾。おそらく、成長呼吸が活発になることで根の[CO₂]_{xylem}が高くなり、CO₂の樹液への溶解量が増えるのだと思われる。幹でも肥大成長の盛んな時期に[CO₂]_{xylem}が高くなるのが多数の種で報告されており³⁶⁾、同じようにF_Tが増加するかもしれない。また、根の[CO₂]_{xylem}は幹直径に比例して増加することが、*P. occidentalis*で報告されている²⁷⁾。太い樹木は

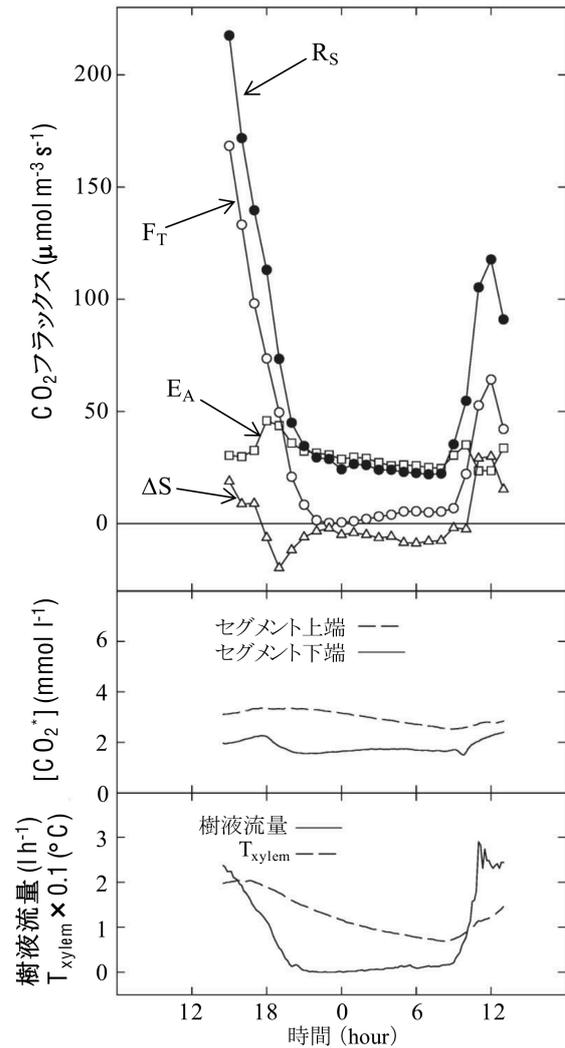


図3 CO₂フラックス、樹液の溶存無機炭素濃度 ([CO₂*])、樹液流量、木部温度 (T_{xylem}) の日変化
*Platanus occidentalis*の幹で2002年の10月中旬に測定された。文献26のFig. 3を改変 (出版社の許諾済み)

根のバイオマスが大きいために呼吸量も大きい。さらに、細い樹木と比べて木部や外樹皮が厚くガス拡散抵抗が高いため、[CO₂]_{xylem}が高くなりやすい。太い樹木ほど根や幹のF_Tが大きくなる可能性がある。チェンバー法の誤差は、成長期や太い樹木で特に大きくなるかもしれない。

根系内を輸送されるCO₂には、根呼吸で発生したものと、土壌水に含まれる微生物呼吸で発生したCO₂がある(図1B)。根呼吸と微生物呼吸では利用する炭素プールが異なるため(前者は樹体内の炭水化物を、後者はリターに含まれる有機物を利用する)、炭素循環プロセスを正確に再現するためには、どちらが主要なソースなのか明確にする必要がある。*P. taeda*の人工林のように[CO₂]_{soil}が幹の[CO₂]_{xylem}と同じくら

い高い(1.8~7.2%)森林では、土壌水の寄与が大きく、微生物呼吸が F_T の大部分を占める場合がある³⁴⁾。しかし、先に述べたように、多くの森林では $[CO_2]_{soil}$ は $[CO_2]_{xylem}$ よりも低い。そのため、 F_T の大部分は根呼吸に由来すると考えられている。実際に、*P. occidentalis*では根呼吸が F_T の90%以上を占めていた²⁴⁾。また、*Eucalyptus*属の人工林では同位体分析から、根呼吸は蒸散の増加に伴って低下するが、微生物呼吸は低下しないことが確認されており³⁷⁾、根呼吸が F_T の主要なソースであることを裏付けている。チェンバー法は土壌呼吸のなかでも主に根呼吸を過小評価すると考えられる。

枝については、*P. occidentalis* (枝直径1~3 cm)で F_T のポテンシャルが測定されており、 R_S の19~70%を占めると報告されている²⁹⁾。これは太い幹と同じくらい大きな割合であるが、この実験では、ポテンシャルを測定するために $[CO_2^*]$ がほぼゼロの溶液を枝に吸水させている。野外では、幹から枝へ多量の CO_2 が持ち込まれるはずであり、枝の $[CO_2^*]$ はゼロよりも高く、樹液に溶ける CO_2 の量はずっと少ないと予想される。その上、枝は幹よりも木部の割合が小さくガス透過性も高いので、枝自身の呼吸で発生した CO_2 が蓄積されにくい。結果的に、枝では F_T が R_S に占める割合は幹よりも小さくなると予想される。実際に*Betula pendula*と*Fagus sylvatica*の枝(直径1~2 cm)では、枝を切断して樹液を停止させても E_A が増加しないことから、 F_T は無視できるほど小さいと結論されている³⁸⁾。

呼吸 CO_2 の樹液による輸送と放射方向の拡散を組み込んだ呼吸フラックスの再現モデルでは、樹冠部の細い幹について、下から多量の CO_2 が持ち込まれる場合には E_A が R_S を上回り、 CO_2 の放出場所になる可能性が指摘されている³⁹⁾。これは幹のみを対象に構築されたモデルだが、同様のことは枝にも当てはまるだろう。もし、このモデルの予測が正しければ、チェンバー法は太い幹や根系の R_S を過小評価するだけでなく、枝や細い幹の R_S を過大評価することになり、樹木の垂直的位置に関わらず呼吸能力を正しく評価できないこととなる。これまで、多くの研究がチェンバー法で E_A の垂直変化を測定し、上部にある枝や幹ほど若いために細胞あたりの呼吸能力(ここでは E_A)が高くなると報告してきた⁴⁰⁾。しかし、そこには樹液によって輸送された CO_2 が上乘せされている可能性があり、 R_S の垂直変化は、実際にはもっと小さいのかも

しれない。枝や細い幹について F_T と E_A の関係を野外で実測した例はまだないので、今後はこうした予測を野外調査で検証していく必要があるだろう。

このような CO_2 の輸送と放出のバランスの変化は、木部のサイズに対してだけでなく、温度変化に対しても起こりうる。呼吸フラックスが温度上昇とともに指数関数的に増加することはよく知られた事実だが、温度が上昇すると木部では CO_2 の溶解量の減少(ヘンリーの法則、図2)と拡散速度の増加(フィックの法則)が同時に進行するために、 CO_2 の放出が促進される²⁹⁾。そのため、高温域ほど R_S に占める E_A の割合が高くなる。このように、樹液による CO_2 輸送は E_A の値だけでなく、その温度依存性にも影響を与える。

4. 輸送された CO_2 の行方

根や幹から樹液によって上方向に輸送された CO_2 の行方は、途中で大気中に放出されるか(図1A、Cの E_A)、または木部や葉の葉緑組織の光合成によって固定されるか(図1A、C、Dの固定)の2通りである。このような CO_2 の行方の調査には、炭素同位体(^{13}C 、 ^{14}C)を植物に吸収させてその行方をトレースする方法が適している。枝や葉の葉緑組織が木部内の CO_2 を固定できることは、1970年に発表された*Pinus elliotii*の実生を用いたトレース実験ですでに確認されている⁴¹⁾。しかし、木部内の CO_2 の行方を、定量的に調べた研究はこれまでにほとんどない。また、稚樹や苗木を対象とした実験が多いため、森林全体の炭素循環と結びつけて考えることが難しかった。大きな樹木を対象にしたトレース実験は、Bloemenらによってごく最近に初めて行われた⁴²⁾。その実験では、*P. deltoids*の若木(樹高7~11m)の根元へ樹液と同程度の濃度に調整した ^{13}C ラベル溶液を直接注入して、根系や幹から輸送された CO_2 の行方を調べている。その結果、樹木全体における ^{13}C の固定量は注入した量の6~17%であり、根系や幹から上へ輸送された CO_2 の一部は固定されることが明らかになった。若い*P. deltoids*の人工林で、土壌呼吸で発生した CO_2 の約50%が幹へ輸送されたという報告がある²⁴⁾。研究サイトが異なるので乱暴かもしれないが、その報告とBloemenらの結果と合わせて考えると、固定量は土壌呼吸の3~9%に相当する計算になる。ただし、Bloemenらの実験では根元より上にある幹から新たに加わる CO_2 は考慮されていないので、木部内を輸送される全ての CO_2 で考えると固定

量はもっと大きくなるだろう。また、カルビンサイクルのCO₂固定酵素（ルビスコ）は¹³Cよりも¹²Cを好む性質があるので、実際の固定量はさらに大きくなる可能性がある。

Bloemenらの実験では、器官別（枝、葉、幹）の固定量も分析されており、枝が主要な固定の場であることが明らかにされた。大きな樹木では、一般的に枝よりも幹のバイオマスのほうが大きい。しかし、枝は樹冠の下にある幹よりも日射量が多く、光合成を行ううえで都合がよい。また、枝のほうが幹よりも若いために樹皮の光透過率が高く、葉緑組織の密度も高い^{7,20,43}。葉と比較した場合には、炭素の固定効率的は枝のほうがはるかに低いが、前節で説明したように枝はCO₂を蓄積しにくいいため、根系や幹から持ち込まれたCO₂の大部分は葉に到達する前に放出されてしまうのだろう^{42,44,45}。こうした特徴を考えると、枝で固定量が大きいのは当然かもしれない。樹液によるCO₂輸送は、葉緑組織をもたない根で発生したCO₂を枝まで持ち込んで固定することが可能であり、樹木の炭素利用効率を高めると考えられる。

では、こうした木部内CO₂の固定量は、外気CO₂を利用した葉の光合成量と比べてどのくらいの大きさなのだろうか。*P. deltoides*と*P. occidentalis*の枝や葉では、ラベル溶液の吸水と葉のガス交換測定が同時に行われ、木部内CO₂の固定量と葉の光合成量が比較されている。その結果、木部内CO₂の固定量は、光合成量の0.2~6%にすぎないことが明らかにされた^{44,46}。特に、*P. deltoides*の枝を用いた実験では、幹の樹液[CO₂*]の2~3倍に相当する溶液を吸水させ、そのうちの55%が固定されたにも関わらず、その固定量は葉の光合成量のわずか2%であった⁴⁵。木部内を輸送されるCO₂が個体の成長やGPPに与える影響はそれほど大きくないのかもしれない。ただし、若い個体では枝や幹の光合成が肥大成長や冬芽の形成に重要な役割を果たすことが明らかになっている²¹。枝や幹の葉緑組織は、その場の呼吸で発生したCO₂を主に利用しており、木部内を輸送されたCO₂の寄与は小さいのかもしれない。

5. まとめ

*Populus deltoides*や*Platanus occidentalis*といった温帯の若い落葉広葉樹を中心に、根や幹の呼吸で発生したCO₂の10~50%以上（日積算ベース）が樹液に溶け

て、枝や葉へ輸送される事実が明らかにされつつある。CO₂の輸送フラックス（F_T）は蒸散量が大きくなるほど大きくなる傾向があり、これまで呼吸フラックス（R_S）に等しいと仮定されてきた幹や土壌表面のCO₂フラックス（E_A、E_{soil}）は、晴天の呼吸能力を大きく過小評価している危険性がある。木部の径が小さくなるとCO₂が貯留されにくくなるため、上部へ輸送されたCO₂の大部分は、樹冠部の枝や細い幹から放出される可能性が高い。その結果、チェンバー法は樹冠部の呼吸能力を過大評価するかもしれない。このように、チェンバー法は器官の場所に関わらずその呼吸能力を正しく評価できない可能性がある。そのため、R_Sを測定する場合にはF_Tを同時に測定して、誤差の程度を確かめる必要がある。

樹液によるCO₂輸送の影響を評価する方法として、これまでにマスバランス式や、みかけの呼吸商、安定同位体を利用する方法が提案されている。しかし、どの方法も輸送フラックスの推定に多くのパラメータや仮定を必要とする。マスバランス式（式2、3）に関しては、下から持ち込まれるCO₂量が大きくなると、R_SとF_Tの推定精度が低下することが指摘されている²⁷。この問題を解決するには、セグメントの下から持ち込まれるCO₂とセグメントの中で発生したCO₂を分離する必要があるが、その方法はまだ確立されていない。樹液によるCO₂輸送の実態調査と平行して、異なる手法による推定値の比較や仮定の妥当性の評価など、手法の検証と改良を行う必要がある。

輸送されたCO₂の一部は枝や幹の葉緑組織や葉によって同化される。しかし、その同化量は、外気CO₂を利用した葉の光合成量の6%以下であり、あまり大きくないようである。木部内のCO₂輸送が森林の総生産量（GPP）や生態系呼吸量に与える影響は小さいかもしれない。

ただし、こうした樹木の内部CO₂フラックスの調査は、限られた種で短期的にしか行われていない。*Abies grandis*や*Pseudotsuga menziesii*のような蒸散量の小さい種では、樹冠を除去して蒸散を停止させても幹のE_Aと[CO₂]_{xylem}がほとんど変化せず、F_Tが非常に小さい可能性が示唆されている⁴⁷。内部フラックスは、蒸散量以外にも、[CO₂]_{xylem}、温度、pH、木部や樹皮の拡散抵抗、葉緑組織の光合成能力、光環境、葉と非同化部のバイオマス比など、多くの要因に依存している（式1、2）。それぞれの要因は、種や生育環

境、季節、齢によって変化するため⁷⁾、内部フラックスもそれに応じて複雑に変化すると予想される。例えば、幹の太い老齢木では、 $[\text{CO}_2]_{\text{xylem}}$ やガス拡散抵抗が大きくなる一方で、樹冠の葉密度が低下して枝への日射量が増えるので、GPPに占める内部フラックスの重要性は、若齢林よりも大きくなるかもしれない。また、高標高の森林では生育期間が短いためにGPPが低標高よりも低くなるが、高標高では気温が低いために樹液への CO_2 の溶解量が増え(図2)、内部フラックスは低標高よりも大きくなるかもしれない。このように、今回の報告事例よりも輸送量、固定量ともに大きくなる可能性もあり得ると考える。内部フラックスの研究はまだ始まったばかりであり、今後、さまざまな種、生育環境で長期的に研究を行う必要があるだろう。

謝辞

この研究は、科学研究費若手研究B(18780114)と新学術領域研究S(22114513)の支援を受けて行われた。ジョージア大学のRobert O. Teskey博士には、マスバランス式の解釈に関する質問に対し、丁寧に答えて頂いた。また、静岡大学の水永博己博士と榎本正明博士には有益なコメントを頂いた。ここに記して感謝する。

Received March 13, 2014, Accepted March 26, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

- Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Clark, D.A. and Sanford, R.L. (1994) Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minuartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia* 100, 213-220.
- Cavaleri, M.A., Oberbauer, S.F. and Ryan, M.G. (2006) Wood CO_2 efflux in a primary tropical rain forest. *Global Change Biol.* 12, 2442-2458.
- Pruyn, M.L., Harmon, M.E. and Gartner, B.L. (2003) Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the central cascades of Oregon. *Oecologia* 137, 10-21.
- Gartner, B.L., Moore, J.R. and Gardiner, B.A. (2004) Gas in stems: abundance and potential consequences for tree biomechanics. *Tree Physiol.* 24, 1239-1250.
- Hook, D.D., Brown, C.L. and Wetmore, R.H. (1972) Aeration in trees. *Bot. Gazette* 133, 443-454.
- Sorz, J. and Hietz, P. (2006) Gas diffusion through wood: implications for oxygen supply. *Trees*, 34-41.
- Teskey, R.O., Saveyn, A., Steppe, K. and McGuire, M.A. (2008) Origin, fate and significance of CO_2 in tree stems. *New Phytol.* 177, 17-32.
- Negisi, K. (1978) Daytime depression in bark respiration and radial shrinkage in stem of a standing young *Pinus densiflora* tree. *J. Jap. For. Soc.* 60, 380-382.
- Negisi, K. (1979) Bark respiration rate in stem segments detached from young *Pinus densiflora* trees in relation to velocity of artificial sap flow. *J. Jap. For. Soc.* 61, 88-93.
- 原 襄 (1994) 植物形態学 朝倉書店 pp180
- Ford, C.R., Wurzbarger, N., Hendrick, R.L. and Teskey, R.O. (2007) Soil DIC uptake and fixation in *Pinus taeda* seedlings and its C contribution to plant tissues and ectomycorrhizal fungi. *Tree Physiol.* 27, 375-383.
- Levy, P.E., Meir, P., Allen, S.J. and Jarvis, P.G. (1999) The effect of aqueous transport of CO_2 in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiol.* 19, 53-58.
- Bowman, W.P., Barbour, M.M., Turnbull, M.H., Tissue, D.T., Whitehead, D. and Griffin, K.L. (2005) Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO_2 efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. *New Phytol.* 167, 815-828.
- Saveyn, A., Steppe, K. and Lemeur, R. (2007) Drought and the diurnal patterns of stem CO_2 efflux and xylem CO_2 concentration in young oak (*Quercus robur*). *Tree Physiol.* 27: 365-374.
- Saveyn, A., Steppe, K. and Lemeur, R. (2007) Daytime depression in tree stem CO_2 efflux rates: Is it caused by low stem turgor pressure? *Ann. Bot.* 99, 477-485.
- Spicer, R. and Holbrook, N.M. (2007) Effects of carbon dioxide and oxygen on sapwood respiration in five temperate tree species. *J. Exp. Bot.* 58, 1313-1320.
- Maier, C.A. and Clinton, B.D. (2006) Relationship between stem CO_2 efflux, stem sap velocity and xylem CO_2 concentration in young loblolly pine trees. *Plant Cell Environ.* 29, 1471-1483.
- Cerasoli, S., McGuire, M.A., Faria, J., Mourato, M., Schmidt, M., Pereira, J.S., Chaves, M.M. and Teskey, R.O. (2009) CO_2 efflux, CO_2 concentration and photosynthetic refixation in stems of *Eucalyptus globulus* (Labill.). *J. Exp. Bot.* 60, 99-105.
- Hari, P., Nygren, P. and Korpilahti, E. (1991) Internal circulation of carbon within a tree. *Can. J. For. Res.* 21, 514-515.
- Pfanz, H., Aschan, G., Langenfeld-Heyser, R., Wittmann, C. and Loose, M. (2002) Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* 89, 147-162.
- Saveyn, A., Steppe, K., Ubierna, N. and Dawson, T.E. (2010) Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants. *Plant Cell Environ.* 33, 1949-1958.
- McGuire, M.A. and Teskey, R.O. (2002) Microelectrode technique for in situ measurement of carbon dioxide concentrations in xylem sap of trees. *Tree Physiol.* 22, 807-811.

23. Etzold, S., Zweifel, R., Ruehr, N.K., Eugster, W. and Buchmann, N. (2013) Long-term stem CO₂ concentration measurements in Norway spruce in relation to biotic and abiotic factors. *New Phytol.* 197, 1173-1184.
24. Aubrey, D.P. and Teskey, R.O. (2009) Root-derived CO₂ efflux via xylem stream rivals soil CO₂ efflux. *New Phytol.* 184, 35-40.
25. Angert, A. and Sherer, Y. (2011) Determining the relationship between tree-stem respiration and CO₂ efflux by δO₂/Ar measurements. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25, 1752-1756.
26. McGuire, M.A. and Teskey, R.O. (2004) Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external fluxes of CO₂. *Tree Physiol.* 24, 571-578.
27. Teskey, R.O. and McGuire, M.A. (2007) Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. *Plant Cell Environ.* 30, 570-579.
28. Saveyn, A., Steppe, K., McGuire, M.A., Lemeur, R. and Teskey, R.O. (2008) Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoides* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia* 154: 637-649.
29. McGuire, M.A., Cerasoli, S. and Teskey, R.O. (2007) CO₂ fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters, and temperatures. *J. Exp. Bot.* 58, 2159-2168.
30. Amundson, R.G. and Davidson, E.A. (1990) Carbon dioxide and nitrogenous gases in the soil atmosphere. *J. Geochemical Exploration* 38, 13-41.
31. Teskey, R.O. and McGuire, M.A. (2002) Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant Cell Environ.* 25, 1571-1577.
32. Angert, A., Muhr, J., Negron Juarez, R., Alegria Muñoz, W., Kraemer, G., Ramirez Santillan, J., Barkan, E., Mazeh, S., Chambers, J.Q., and Trumbore S.E. (2012) Internal respiration of Amazon tree stems greatly exceeds external CO₂ efflux. *Biogeosciences* 9, 4979-4991.
33. Bloemen, J., Agnessens, L., Van Meulebroek, L., Aubrey, D.P., McGuire, M.A., Teskey, R.O. and Steppe, K. (2014) Stem girdling affects the quantity of CO₂ transported in xylem as well as CO₂ efflux from soil. *New Phytol.* 201, 897-907.
34. Moore, D.J.P., Gonzalez-Meler, M.A., Taneva, L., Phippen, J.S., Kim, H.S. and DeLucia, E.H. (2008) The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide. *Oecologia* 158, 1-10.
35. Bond-Lamberty, B. and Thomson, A. (2010) A global database of soil respiration data. *Biogeoscience* 7, 1915-1926.
36. Pruyn, M.L., Gartner, B.L. and Harmon, M.E. (2003) Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *New Phytol.* 154, 359-372.
37. Grossiord, C., Mareschal, L. and Epron, D. (2012) Transpiration alters the contribution of autotrophic and heterotrophic components of soil CO₂ efflux. *New Phytol.* 194, 647-653.
38. Wittmann, C. and Pfanz, H. (2007) Temperature dependency of bark photosynthesis in beech (*Fagus sylvatica* L.) and birch (*Betula pendula* Roth.) trees. *J. Exp. Bot.* 58, 4293-4306.
39. Holtta, T. and Kolari, P. (2009) Interpretation of stem CO₂ efflux measurements. *Tree Physiol.* 29, 1447-1456.
40. Damesin, C., Ceschia, E., Le Goff, N., Ottorini, J.M. and Dufrêne, E. (2002) Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytol.* 153, 159-172.
41. Zelawski, W., Riech, F.P. and Stanley, R.G. (1970) Assimilation and release of internal carbon dioxide by woody plant shoots. *Can. J. Bot.* 48, 1351-1354.
42. Bloemen, J., McGuire, M.A., Aubrey, D.P., Teskey, R.O. and Steppe, K. (2013) Transport of root-respired CO₂ via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO₂ efflux in trees. *New Phytol.* 197, 555-565.
43. Aschan G., Wittmann C. and Pfanz H. (2001) Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* 15, 431-437.
44. McGuire, M.A., Marshall, J.D. and Teskey, R.O. (2009) Assimilation of xylem-transported ¹³C-labelled CO₂ in leaves and branches of sycamore (*Platanus occidentalis* L.). *J. Exp. Bot.* 60, 3809-3817.
45. Bloemen, J., McGuire, M.A., Aubrey, D.P., Teskey, R.O. and Steppe, K. (2013) Assimilation of xylem-transported CO₂ is dependent on transpiration rate but is small relative to atmospheric fixation. *J. Exp. Bot.* 64, 2129-2138.
46. Stringer J.W. and Kinnerer T.W. (1993) Refixation of xylem sap CO₂ in *Populus deltoides*. *Physiol. Plant.* 89, 243-251.
47. Ubierna N., Kumar A.S., Cernusak L.A., Pangle R.E., Gag P.J. and Marshall J.D. (2009) Storage and transpiration have negligible effects on δ¹³C of stem CO₂ efflux in large conifer trees. *Tree Physiol.* 29, 1563-1574.

Internal CO₂ Flux in Trees: from Transport of CO₂ by Xylem Sap to its Fixation by Chlorenchyma

Atsuhiko Iio*

Center for education and research in field science, Agricultural faculty, Shizuoka University

芽生えから巨木の個体呼吸スケーリング*

山形大学 農学部
森 茂太*

Metabolic Ecology¹⁾は生物の成長、適応、防衛等を代謝産物とエネルギーの変換プロセスとして幅広いスケールから統一的に理論化を試みる新しい境界領域研究である。中心課題は、個体サイズと呼吸の一般化にある。しかし、従来は大型樹木個体の呼吸は器官の一部から推定され、その検証は困難であった。そこで私たちは、大小の個体呼吸測定装置を開発し、個体重量幅10億倍で芽生えから大木の根を含む個体呼吸をシベリアから熱帯の64種271個体で実測した。その結果、個体重量と呼吸の間には両対数軸で上に凸傾向がみられ、芽生え側の傾き1と巨木側の傾き3/4の単純べき関数を2本の漸近線とした混合べき関数を最適モデルとして選択した²⁾。本稿では、この研究の意義について紹介したい。

1. はじめに

従来の植物の成長理論、収支理論では、呼吸は消費、支出、場合によっては損失とさえ定義されてきた。成長を制御するのは光合成であって呼吸はコストとして軽視される傾向にある。しかし、近年、メタボローム解析など分析技術が飛躍的に進歩し、複雑な代謝フラックスの研究とともに代謝の環境適応の役割が明らかとなりつつある。特に植物の代謝産物の種類は、動物に比べて桁違いに多く、このことは同じ場所で変動環境を乗り越え成長を長期間継続できる柔軟な適応力を端的に示すものである。しかし、こうしたミクロの分析はモデル生物などの細胞や器官レベルに限られることが多い。こうしたミクロの構造と機能をマクロスケールの生態系の理解へとわかりやすくスケールアップするには至っておらず、両者の間には距離感がある。しかし、ミクロとマクロ双方の視点から統一的理解を模索することは大切である。

一方、マクロスケールでは森林生態系の生産能力、炭素固定能力を評価するため数多くの森林生態系フラックスサイトで観測が続いている。これらの観測から、呼吸が森林生態系の炭素バランスの主要な決定要因であることが明らかとなった³⁾。こうした成果により、生態系全体機能に果たす呼吸の重要性の認識が高まってきた。しかし、マクロな生態系とミクロスケールの生理学現象との双方が十分に結び付いている

わけではない。

このようにミクロとマクロスケールの両側で呼吸の重要性が認識されているが、ミクロの生理学とマクロの生態系の中に位置して、両者の橋渡しを担う植物個体生理学・個体呼吸の実測研究は殆どない。その理由は単純で、多くの研究者が根を含めた大型樹木全体の呼吸の実測は不可能と信じているためである。しかし、個体は環境に適応して子孫を残す重要な生物学上の単位であり、さらに進化を駆動する単位でもある。しかし、生態系に常に存在する時間空間的な不均一環境への個体レベルの生理学的適応現象は生物学におけるほとんど手つかずの課題である、と京都賞を受賞したサイモンレヴィンは指摘している^{4,5)}。さらに、この指摘を行った論文から20年が経過した2013年にも問題は未解決のままであると再び指摘がなされた⁶⁾。どのスケールにどのような不均一性があるかを評価して、そのなかで個体がどのような幅でどのように環境適応しているかを検討する必要がある。この幅を知るにはあらゆる野外環境に生育する植物の個体機能、構造を数多く、幅広く、かつ正確に評価することが必要だろう。ただし、この幅を形作る要因には系統間差や環境間差の他に、個体間差や表現形可塑性なども含まれ複雑である。

個体を単位とした生理学は、葉一枚の生理学的特性に比べて進化学的、環境適応的な意味はより深

* 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: morishigeta@tds1.tr.yamagata-u.ac.jp

い。植物科学の主要誌では植物個体生理学 (whole-plant physiology) がキーワードになっている。1枚の葉の面積当たりの光合成や呼吸の特性と、根を含んだ植物個体全体の特性は大きく異なる。たとえば、光合成と呼吸が釣り合う最小光強度を表す光補償点が、個体 (個体当たり) と1枚の葉 (葉面積当たり) の両方で異なる。葉の光合成がどれほど高くても、根や幹などの呼吸消費が大きければ、植物個体を維持出来ない⁷⁾。混み合った植物群落では、小個体が光不足で枯死する。この場合、根の呼吸を含む植物個体全体の光補償点からの説明には説得力がある。一方、葉一枚の光合成、呼吸を葉面積当たりで測定し、その光補償点を議論してもその適応的意味は相対的に希薄となる。同様に代謝の研究も単位を重さや細胞当たりではなく、個体当たりで検討することでより進化学的な意味合いが深まる可能性がある。

植物は樹木まで考慮に入れると個体サイズ幅が非常に広く、長い時間をかけて10の12乗倍の個体重量にも達する。発芽したばかりの個体は器官も未分化で、柔らかく、微生物の影響を強く受け枯死する割合も高い。大きくなるにつれて重力の影響をより強く受けるようになると葉と根の間には巨大な幹が発達して、根と葉が相互に水フラックス、炭素フラックスでなんらかのバランスを保持しているはずである。同時に、リグニンを大量に幹内に蓄積することで丈夫さを獲得し、巨大化する。長期にわたる成長過程で個体サイズに応じて代謝はどれほど柔軟な変化をするのであろうか？植物が巨大化したことで、現在の地球環境が作られたことを考えると巨大化することの意義を代謝から検討する意義は深い。今後は、植物生理学、ゲノムなどの生物学的研究分野を超え、重力の影響を含んだ物理化学的制御も考慮した幅広い検討が個体生理学の新たな展開には不可欠だろう^{2,8-10)}。

2. Metabolic Scaling

本稿では、メタボリックスケールリングに関する基本的な定義等は日本生態学会特集号^{11,12)}に説明されているので、こちらを参照されたい。本稿では、これらの生態学会の特集記事で触れなかった点を中心に解説したい。

従来の主力となっている学説はマックスクライバーの法則¹³⁾である。これは「個体呼吸は個体重量の3/4乗に比例する (両対数軸上の傾き3/4)」とした法則であ

り、動物植物通じて様々な生物の個体呼吸を示す法則とされてきた。この法則に理論的説明を試みるWBEモデルがサイエンスに掲載され注目を集めた¹⁴⁾。このモデルは著者3人の名前を冠したモデルである。この論文は、素粒子の研究で有名なWestが筆頭著者であり、さらにアメリカ生態学会の重鎮であり米科学アカデミー会員のBrownや彼の指導を受けたEnquistが共著であり、生物学の一般法則を求める多くの科学者の注目を集めた。この前年、国際リーマン予想会議がアメリカで開催され素数理論と素粒子理論を橋渡しする普遍的法則を探る動きが生物学にも影響したようだ。自然現象を一般化しようとする欲求はどんな分野にも共通しており、相互に刺激しあうのかもしれない。この論文では、生理学的なメタデータをベースに、樹形をフラクタルやパイプモデル¹⁵⁾で数理モデル化することでマックスクライバーの法則の証明を目指した。こうした数理モデルから説明を試みた理由は実は単純であり、大型樹木の個体呼吸の測定は不可能であると考えたことが最大の理由であったとネイチャー誌の編集者は明かしている¹⁶⁾。

論文が掲載されると同時に、多くの賛否両論が上がった。一方で、この論文により個体呼吸の生物学的な重要性が認識されたことは確かである。サイエンス誌が主催するGordon Research ConferenceにMetabolic basis of Ecology and Evolution が採択され2014年夏ボストン郊外で第6回目が開催される (<https://www.grc.org/programs.aspx?year=2014&program=unifying>)。この会議は、生物医学、物理、化学の境界領域研究の重要トピック約200課題で隔年開催され、採択課題はサイエンス誌にその内容が掲載される。会議は合宿形式で朝食から深夜のバーまで6日間にわたり議論が交わされる。メタボリックスケールリングの書籍も出版され¹⁾、メタボローム解析や、複雑系研究、物理学などの他分野の研究者が興味をもち境界領域が形成され、ここにミクロからマクロに全般を見渡す統一的な理論が生まれる可能性があるかもしれない。

しかし、生物学の重要課題である大型樹木個体呼吸の信頼性の高い実測値がほとんど無い。仮に推定しても、検証には個体全体を正確に実測するしかない。私自身も推定と実測の双方を行ったが、大型樹木個体の呼吸推定は困難だと感じた。樹木樹冠は林縁では偏奇し、樹冠ギャップでは傘型になり個体単位で柔軟に環境適応して個性的である。特に、非同化部分の幹、枝

の個体呼吸推定は難しい。個体呼吸を決めているのは葉であるという推測⁸⁾があるが、十分に検証されたわけではない。孤立して生育する樹木をみて分かるように明るい環境では葉は多くなり、個体全体の呼吸に占める葉呼吸の割合が増加する。一方、暗い環境では葉呼吸の割合が少なくなり、幹の呼吸割合が増加する。このように地上部だけ見ても簡単に説明することは困難である。その上、最大の問題は、根呼吸の割合が環境や樹種によりどのような変化を示すかほとんど情報が無い点にある。一般的に地上部全体の重量に比べて、地下部の重量の方が小さい樹木が大半であり、大型樹木では地下部の重さ当りの呼吸が地上部より少ないと予想してよいだろう。しかし、これも樹木種や微生物の影響を強く受ける。

ミネソタ大のReichは、約500個体の呼吸をそれらの枝、葉、幹、根の器官の一部分の呼吸速度測定値とそれぞれの器官総重量と掛け合わせることで推定し、植物個体重量と個体呼吸は比例しているとした研究成果をネイチャー誌に発表した¹⁷⁾。この研究論文をめぐりWBEモデルとネイチャー誌上でも議論となり注目を集める⁸⁾。この論文の推定方法だと、個体呼吸速度の中に各器官重量が入ることになり、自己相関となる。また、推定した個体重量幅はおおむね10の6乗倍であり、一般法則としての結論を出すには個体サイズも小さく、レンジの幅も狭すぎる。また、この論文の回帰分析データの中に、日本で測定されたヒノキ成木の個体呼吸値がそのまま引用されている。ただ、論文で推定されたヒノキ個体の窒素量はタイワンヒノキの値から得られたものである。我々は論文だけでなく十分にSI (supplementary information) も読むべきだろう。いずれにせよ、すべての植物の個体呼吸が個体重量に比例しているという結論は直感的には受け入れがたい。一方、WBEモデルのように成木における重量と個体呼吸の関係が、実生を含んだすべての植物個体サイズレンジで同じという結論も成木の構造を考えると抵抗感を禁じ得ない。

日本で、我々が行ってきた樹木個体呼吸研究では、個体呼吸を推定する際には幹、根などの太さによって異なる呼吸速度を、太さで重みづけした数理モデルをもちいてきた¹⁸⁻²⁰⁾。こうした重みづけによる推定は最低限度の必要条件である。しかし、私自身もこの方法に改良を加えて推定を試みてきたが、個体全体をすべてチャンバーに入れて実測することにくらべると精

度は落ちる。また、不均一環境で樹冠が変形した個体などはそのまま全部測定することが樹木個体の個性を評価することにつながるだろう。不均一環境では、それぞれの環境に応じた多様な形態・機能の樹木が数多くみられる。興味深いことに、ブナ林などで被圧されて樹冠上部と幹が枯死した個体の中には、幹下部から萌芽シュートが多数発生して横からの光を効率よく受けようになる個体もよく見かける。まるでコストのかかる不要な幹を捨てて、個体を変形させ適応しているようにさえ見える。こうした個体の葉は樹冠の葉に比べてはるかに薄く、コストを抑える形態で林床環境に適応して、なかなか枯死することはなく樹冠ギャップを埋める候補となる。こうした形態の樹木個体生理特性に生態系のレジリエンス（復元力）が隠されているはずである。

我々の研究では、あらゆる形態、環境の様々な状態の個体を正確に、数多く、幅広く実測することに主眼を置いた。測定樹木は被圧されて葉が減少し枯死寸前の個体や、葉の多い孤立樹木など個体呼吸の幅をできる限り広げるようにした。その結果、我々の測定個体呼吸データの範囲が陸上植物個体呼吸の持ち得る範囲をカバーしたと考えた。つまり、生きて植物個体であればゲノムを改変しようが施肥しようが、植物個体呼吸はこの範囲から外に出ることができないだろう。さらに言い換えると、個体呼吸の持ち得る範囲は生物学的制御を超えた物理化学制御の範囲と言えるのかもしれない^{2,9,10)}。

これまで測定例のない大型樹木の根の呼吸速度測定に際しては、できるだけ傷をつけずに素早く掘り出すことで正確に測定するように心がけた。また、測定個体サイズ幅をできるだけ広げて個体重量幅でおおむね10の10乗倍となった。調査地は、シベリアから熱帯に及び、測定種は64種、合計測定個体数は271個体となった。これは、これまで行われた個体呼吸の実測研究の中では最大個体サイズ幅であり、もっとも包括的な研究となった。

個体呼吸データをよく見ると、個体重量と呼吸の間には両対数軸で上に凸傾向がみられた。当初は、単純べき関数での回帰分析を試みたが、上記の主要仮説の両対数軸上での傾き1と3/4の双方は統計的に棄却された。ここで混合べき関数をもちいて回帰分析したところ、芽生え側の傾き1と巨木側の傾き3/4の単純べき関数を2本の漸近線とした混合べき関数を最適モデルと

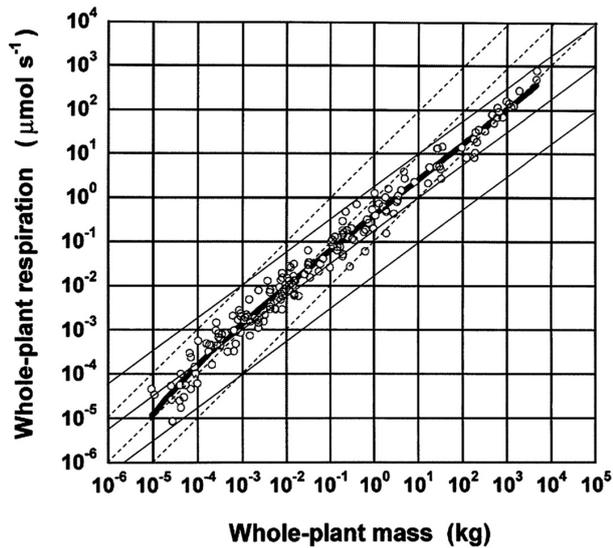


図1 植物の個体重量（横軸）と個体呼吸（縦軸）の関係

縦軸は根を含む樹木呼吸速度で $Q_{10} = 2$ を仮定して 20°C に温度補正した。傾きの変化が分かるように図中に傾き1の破線3本と傾き3/4の直線3本を引いた。太線は混合べき関数による回帰曲線

して選択できた（図1）。この結果は、個体サイズ幅を広くとり、正確に測定したことで自然に現れた結果である。どのモデルが適切か、赤池の情報基準をもちいて選択した。混合べき関数はロジスチック成長曲線に誘導できる柔軟で生物学的に合理的な関数である。さらに、化学反応式や熱力学式とも関連して2相系の動的平衡状態を示す式でもある。ここに分野を超えたなんらかの一般性があるのかもしれないが、現段階では詳細な説明をすることはできない。こうした結果を、すでに予想していた日本の研究者もいた²¹⁾。しかし、陸上植物の系統の多さやバイオームの持つ環境の幅の広さを考えると、目的にもよるだろうが、このサンプル数ではまだ不十分と感じる。

3. 大小植物個体の生物学的意味

枝、幹、根の呼吸速度は葉と比べて低いように思われがちであるが、実は薄い葉に比べて表面積あたりの二酸化炭素放出速度ははるかに高い。その上、幹では太い部分の表面積あたり呼吸速度は、細い幹よりも高い。特に地面に近い部分の呼吸は高くなることが多い。幹の中でも成長の良い部分は細胞分裂を担う形成層も厚く活発であり、幹表面からの二酸化炭素放出速度も高くなる。このように同一個体の幹であっても大きな違いが存在する。さらに、同種同齢の人工林にも通常は大小個体があり、成長の遅い樹木の方が、成長の良い樹木よりも幹の呼吸は低く

なり、同じ太さの幹であっても成長の違いによって幹呼吸速度には違いがある¹⁹⁾。このため森林全体の呼吸を評価するためには、複数の樹木個体をできるだけ数多く測定する必要がある。

この際に問題となるのがサンプリングの方法である。森林全体の個体を伐採して枝、幹、根、葉の量を測定するのは困難である。このため一般的には、森林の林縁などの個体は選択せず、樹冠の閉鎖した均一な林内で大小個体を選択する場合が殆どである。しかし、森林では常に枯死が起り、ここを埋めるために小型樹木が樹冠を修復する。特に林縁やギャップの個体が森林修復に果たす役割は大きい点を忘れてはならない。つまり、小さな樹木でも、場合によっては生態系を修復する重要なレジリアンスのソースとも言える。このように小型樹木は修復に貢献するものもあれば、大型個体に囲まれて葉の量を減らして、枯死する個体もある。サイズだけではなく、どんな場所でどのように生存し続けるか枯死するかが問題である。樹木の年輪には成長の良い時期と悪い時期が交互に振動して現れる場合が多い²²⁾。特に攪乱の頻度が高い生態系では、成長曲線の乗換現象が頻繁に起こる。これは攪乱に適応してレジリアンスが強い樹木種と言えよう。

込み合った植物群落で生じる密度効果が60年代に日本で発見され²³⁾、植物の一般法則として世界中で検証が進んだ。最初の論文に材料の詳細な記述は殆ど書かれていないが、極端な場合、材料とした植物がクローン集団であれば大小個体サイズ差は殆ど発生せず、ある程度成長して個体群全体が一気に崩壊する可能性が高い。これは農業生態系の生産効率の良い個体群や、挿し木で作られたスギ林などで見られる現象である。しかし、自己再生し持続性のある天然林のようにもともと大小の個体間差があれば、この差が拡大し枯死が生じる。この初期の個体間差の拡大にとまらぬ枯死が自然間引きであるが、集団として大小個体間差があることに進化適応的な意味がある。以上の点では、森林生態系において、常に大個体が勝者であるわけでもなく、小個体が常に敗者であるわけでもない。大小どちらが生存できるか、常に変動する環境や条件によって異なるはずだ。

しかし、密度効果の研究が発表された当時は冷戦の時代であり、ルイセンコ問題もあり、社会主義を嫌う西側の諸国の政治的背景が生物間の相互作用研究に大

きなバイアスをもたらした。このため密度効果などを扱う生物個体間関係の研究では、協力など幅広い関係もふくめて考察することなく競争に重きを置いた競争密度効果と命名されてしまった。このことは、政治や時代のバイアスが我々の想像以上に身近にあることを示す例であろう。密度効果に関する日本の研究グループの初期メンバーや、Brownからも競争という狭い概念を採用せざるを得ない時代のバイアスがあったことをボストンのゴードン会議で直接本人から聞いた。密度効果は「競争密度効果」とせず「込み合い効果」と幅広い個体間関係を含む柔軟な命名にすべきであった。様々な光質、光量をめぐる複雑な個体間関係は、多様性維持のメカニズムと関連して未解決の生物学、境界領域の課題でもある。この課題も個体生理学からの研究が不可欠であるにもかかわらず、遅れていると指

摘されている。

4. 簡単、正確な樹木個体呼吸測定

従来、樹木を伐採すると樹冠上部から水平の階層に分けてファイトマス量を測定する層別刈取りを行うことが多い。これは群落が樹冠上部から下部にかけて葉層で光の吸収減衰を葉の形態や機能とともに定量化することが主目的である。このほかにも、個体の樹形の数理モデル化を目指すなど様々である。しかし、上述したように森林生態系には常に不均一環境がある。このことを把握するためには、できれば、層別刈取りはやめてその分の労力をより多い測定個体数の確保に振り向けた方が、今後は有利だと思う。森林生態系の調査で習慣的に行う層別刈取りは手間がかかる割には、ここから新たな視点を見つ

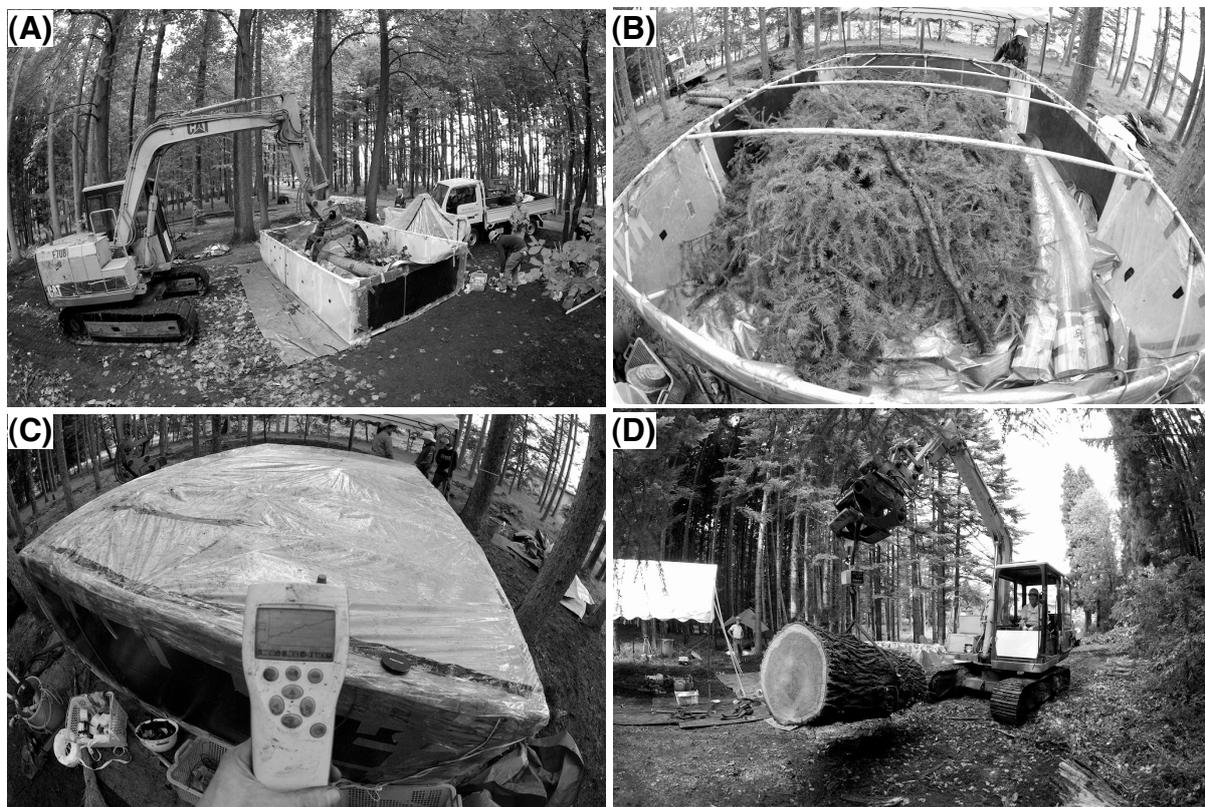


図2 個体呼吸測定の様子

(A) 重機を用いて呼吸測定サンプルを容積 8 m³の箱型チャンバーに入れていくところ。チャンバーの地面側と内側には厚いマットを敷いて穴が開かないようチャンバー面を保護する必要がある。測定前には十分なリークテストを行う必要があり、ピンホールができると測定は不可能となるのでサンプル挿入は細心の注意が必要である。(B) チャンバー内に入れた葉と枝。この状態でも光合成によりCO₂濃度が減少する、チャンバーはシートで被い暗状態にする。これらの呼吸測定後に、枝から葉を除去して枝のみの呼吸を測定する。枝葉を同時測定すると、枝が葉を支えて内部の空気循環を十分に確保できる。両者の差引で葉の呼吸を計算する。右側にあるのがダクトをつけた空気攪拌用のファン。(C) チャンバー内に呼吸測定サンプルを密閉して測定している様子。CO₂の値が直線的に上昇している様子が分かる。チャンバー体積は約 8 m³と大きいのが、攪拌が十分なためきれいな上昇を示す。(D) 呼吸測定に供したサンプルの重量は 1 kg単位で測定できる2トンのホイストスケールで秤量した。横軸、縦軸の双方の値はともに完全な実測値であり、このデータで回帰分析を行う。

けることは難しいように感じる。

図2に示した樹木個体呼吸の測定は、多くの人が考えるよりも簡単である。実際、私の大学では学部学生向け実習で樹木個体呼吸の測定を行った。学生には簡単な指示を出すだけで、再現性の高い呼吸速度を得ることができた。さらに、樹木の生育環境や状態を実感できる測定値を得ることができる。樹冠の大きな個体では高い個体呼吸となり、枯死寸前の個体では同重量の個体の中で底辺の呼吸速度が得られた。枯死個体は範囲外となった。これらを器官別に測定することも容易である。実習では、樹高 10 m を超える個体の根を掘り出し、個体全体の器官別測定をおこなったが、約 1 時間半で終了。伐採直後に樹木には水をかけシートで被い日陰に置き切断によるダメージを最小限にとどめた。根を掘り出すためには、人力ウィンチを利用した。幹のすこし高い位置にスリングを巻き付け、テコの原理で根を掘り出した。すべて同じ方に引くのではなく、半分抜けた段階で反対側から引き抜くと、大半の根が土ごと地下からきれいに出てくる。残りの根はスコップで掘り出すことになる。すこし予算があればグラブを着装した重機でつかみ出せばよい。効率よく測定すれば一日で10個体以上の成木の器官別個体呼吸測定が可能である。

植物個体呼吸速度は閉鎖方式を用いると把握しやすい。樹木サイズが大きくなると大型のチャンバーを利用するが、サンプルを大型チャンバーに入れて十分に空気が攪拌できる空間を確保して密閉すれば、チャンバー内のCO₂濃度は一直線に上昇して測定しやすい。正確測定のため、チャンバー内のファンにダクトをつけチャンバーの隅から隅まで十分に空気を循環させる必要がある。また、ファンは交流電源ファンを使用してはならない。出力が大きく熱が発生し、内部の温度が測定中に上昇してしまうためである。測定時間が短ければ内部の温度変化はない。数分で測定は完了する。このCO₂上昇速度と空間体積などから呼吸速度を計算できる²⁾。閉鎖方式では、CO₂ガス分析計は1台ですむ。サンプル量に応じたチャンバーを数個準備することで、どんなサイズの個体の呼吸速度も測定できる。小さめの樹木であれば100 L程度の蓋付きゴミバケツがそのままチャンバーとして使いやすい。樹高 30 m を超える樹木は数回に分けて測定して、これらの呼吸速度を足し合わせることで正確な呼吸速度を得ることが可能である。

5. 今後の課題

マクロスケールでの大きな未解決問題がある。それはグローバルに見て系統、地域間で個体呼吸に違いがあるのかという点である²⁴⁾。今も、世界各地の多くの方から質問のメールをもらう。問題解決のため、各地のシダ植物、ヤシ類、着生植物、つる植物等を交え測定個体数を500個体以上に増やした。個体呼吸（同一温度の瞬間値）を芽生えから巨木まで両対数軸上10の10乗倍の重量幅で見ると、地域、系統間差があまりなさそうだ。つまり、意外なことにマクロスケールでは植物個体呼吸はサイズだけで主に決まっているのかもしれない。これは、従来のミクロスケールの生理学では説明できない。このように、ミクロとマクロスケールで違った現象が見えることもあるだろう。

マクロスケールで差がない一因は、上述したように生態系環境が時空間的に不均一なためである。この中で同一重量の植物個体の個体当たり呼吸速度は約10倍程度の可塑性があった。これらが系統、地域間差を吸収したようである。このため網羅的に全維管束植物の個体呼吸を見るとすべてがこの幅内に収まり、ロバストネスを持つに至ったと考えている。これはマクロに見た個体呼吸が、自己組織化²⁵⁾のもとで環境に対してレジリエンスを持ち進化してきたためではなかろうか。マクロスケールで見た生物個体の呼吸制御は、ゲノムや環境などの生物学的な制御よりも物理化学的な制御が卓越しているのかもしれない¹⁰⁾。

我々の提案した混合べき関数モデルは、PubMedのFaculty 1000 Biologyでオーストラリア国立大のO.K. Atkinにより個体呼吸の物理化学制御を示すと評された⁹⁾。個体生理学は、研究者が殆どいない生物学の隙間と言える。しかし、生命をミクロとマクロの双方向を見渡せる見通しの良い峠のような分野だろう、同時に物理、化学的な視点をもたらす「予想外の覗き窓」でもあると感じる。

謝辞

植物学会シンポジウム講演の機会とともに、本稿の機会をくださった東京大学の野口航氏に心より感謝します。

Received March 13, 2014, Accepted April 1, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

- Sibly, R.M., Brown, J.H. and Kodric-Brown, A. (2012) *Metabolic Ecology* John Wiley & Sons, West Sussex, USA
- Mori, S., Yamaji, K., Ishida, A., Prokushkin, S.G., Masyagina, O.V., Hagihara, A., Hoque, A.T.M.R., Suwa, R., Osawa, A., Nishizono, T., Ueda, T., Kinjo, M., Miyagi, T., Kajimoto, T., Koike, T., Matsuura, Y., Toma, T., Zyryanova, O.A., Abaimov, A.P., Awaya, Y., Araki, M.G., Kawasaki, T., Chiba, Y. and Umari, M. (2010) Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 107, 1447-1451.
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, Ch., Grünwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Guðmundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S. and Jarvis, P.G. (2000) Respiration as the main determinant of European forests carbon balance. *Nature* 404, 861-865.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Levin, S.A. (1999) *Fragile Dominion*, Perseus Publishing, Cambridge, UK.
- Chave, J. (2013) The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecol. Lett.* 16, 4-16.
- Reich, P.B., Falster, D.S., Ellsworth, D.S., Wright, I.J., Westoby, M., Oleksyn, J. and Lee, T.D. (2009) Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die? *New Phytol.* 183, 153-166.
- Enquist, B.J., Allen, A.P., Brown, J.H., Gillooly, J.F., Kerkhff, A.J., Price, C.A. and West, G.B. (2007) Does the exception prove the rule? *Nature* 445, E9-E10.
- Atkin, O.K. (2010) F1000Prime Recommendation of [Mori S et al., Proc Natl Acad Sci U S A 2010, 107(4): 1447-51]. In F1000Prime, 07 Apr 2010; DOI: 10.3410/f.2712970.2376070 F1000Prime.com/2712970#eval2376070.
- Banavara, J.R., Cookeb, T.J., Rinaldoc, A. and Maritane, A. (2014) Form, function, and evolution of living organisms. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 111: 3332-3337.
- 小山耕平, 福森香代子, 八木光晴, 森茂太 (2013) 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—. 日本生態学会誌 63, 91-101.
- 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.
- Kleiber, M. (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia* 6, 315-353.
- West, G.B., Brown, J.H. and Enquist, B.J. (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276, 122-126.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. and Kira, T. (1964) A quantitative analysis of plant form - The pipe model theory. I. Basic analyses. *Jpn. J. Ecol.* 14, 97-105.
- Whitfield, J. (2006) *In the Beat of a Heart: Life, Energy, and the Unity of Nature* Joseph Henry Press, Washington, USA.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Machado, J.L. and Oleksyn, J. (2006) Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature* 439, 457-461.
- Yoda, K. (1983) Community respiration in a lowland rainforest in Pash, Peninsular Malaysia. *Jpn. J. Ecol.* 33, 183-197.
- Mori, S. and Hagihara, A. (1988) Respiration in stems of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) trees. *J. Jpn. For. Soc.* 70, 481-487.
- Mori, S. and Hagihara, A. (1991) Root respiration in *Chamaecyparis obtusa* trees. *Tree Physiol.* 8, 217-225.
- Hozumi, K. and Shinozaki, K. (1974) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand. IV. Estimation of the total function of a forest stand and a generalized mean plant. *Jpn. J. Ecol.* 24, 207-212.
- Hozumi, K. (1987) Analysis of growth curve of stem volume in some woody species using u-w diagram. *J. Plant Res.* 100, 87-97.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. and Hozumi, K. (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants. XI.). *J. Biol. Osaka City Univ.* 14, 107-129.
- Mulder, C., Boit, A., Mori, S., Vonk, J.A., Dyer, S.D., Faggiano, L., Geisen, S., González, A.L., Kaspari, M., Lavorel, S., Marquet, P.A., Rossberg, A.G., Sterner, R.W., Voigt, W. and Wall, D.H. (2012) Distributional (in) congruence of Biodiversity-Ecosystem Functioning. *Adv. Ecol. Res.* 46, 1-88.
- Camazine, S., Deneubourg, J-L., Franks, N.R., Sneyd, J., Theraulaz, G. and Bonabeau, E. (2003) *Self-Organization in Biological Systems*, Princeton Univ Pr., Princeton, USA.

Whole-plant Metabolic Scaling from Seedlings to Giant Trees

Shigeta Mori*

Faculty of Agriculture, Yamagata University

解説

群落スケールの生態系呼吸 —炭素循環および熱循環の視点から—[†]

岐阜大学 流域圏科学研究センター
斎藤 琢*

生態系呼吸は、植物体呼吸と土壤微生物などによる有機物分解呼吸の和として定義される。炭素循環的な視点で見た場合、生態系呼吸による大気への二酸化炭素の放出は、光合成による二酸化炭素の固定とならんで、陸域生態系の炭素動態を規定する主要素である。また、熱循環的な視点で見た場合、生態系呼吸に伴う放熱は、森林生態系における熱循環（とくに森林内部の貯熱・放熱）に影響を及ぼす。本稿では、主に冷温帯常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）を対象とした研究事例を紹介しながら、森林生態系における炭素循環および熱循環の2つの視点から、群落スケールの生態系呼吸の振舞いについて概説する。

1. はじめに

陸域生態系の炭素収支の時空間変動（炭素動態）は、大気中の二酸化炭素濃度を決定する要因の一つであり、地球環境システムの根幹を成すため、その高精度評価が「地球環境」に関連する様々な学問分野で求められている。二酸化炭素に着目した場合、光合成から生態系呼吸に至る炭素動態は、植物体・土壌への「貯留」と植物体（葉・枝・幹）・微生物分解による「呼吸」、すなわち炭素分配によって特徴付けられる（図1）。炭素分配の各過程における炭素滞留時間は日から数百年と時間的に広範であり、炭素滞

留時間を考慮した炭素動態の高精度評価を実施するためには、陸域生態系における炭素分配に留意する必要がある。本稿の前半では、主に筆者が行ってきた常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）と落葉広葉樹林（ミズナラ・ダケカンバ林）における炭素分配に関する比較研究を紹介しながら、炭素循環的な視点による群落スケールの生態系呼吸と炭素分配について概説する。

他方で、生態系呼吸を熱循環的な視点で見た場合、生態系呼吸に伴う放熱は、顕熱貯熱変化、潜熱貯熱変化、植物体貯熱変化、土壌貯熱変化といった生態系内部の熱量変化に影響を与える（図2）。これらの各変化量は、純放射、顕熱、潜熱といった生態系—大気間の熱交換の大きさと比較すると一桁小さいものの、森林内部の熱循環の日変化を考える上で無視できない要素である¹⁾。本稿の後半では、筆者によるスギ・ヒノキ林におけるフィールド観測結果を紹介しながら、「森林内部の熱循環に生態系呼吸による放熱がどの程度寄与しているのか？」という視点で、群落スケールの生態系呼吸に伴う放熱の振舞いについて概説する。

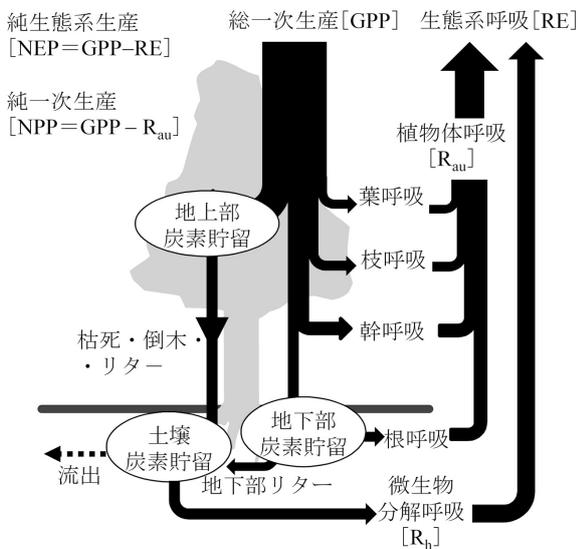


図1 森林生態系における炭素分配の概念図

2. 炭素循環の視点から

陸域生態系炭素分配を推定する代表的な手法として、微気象学的手法²⁾と生態プロセス手法³⁾が挙げられる。前者は、群落スケールで、純生態系生産量、生

[†] 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: taku@green.gifu-u.ac.jp

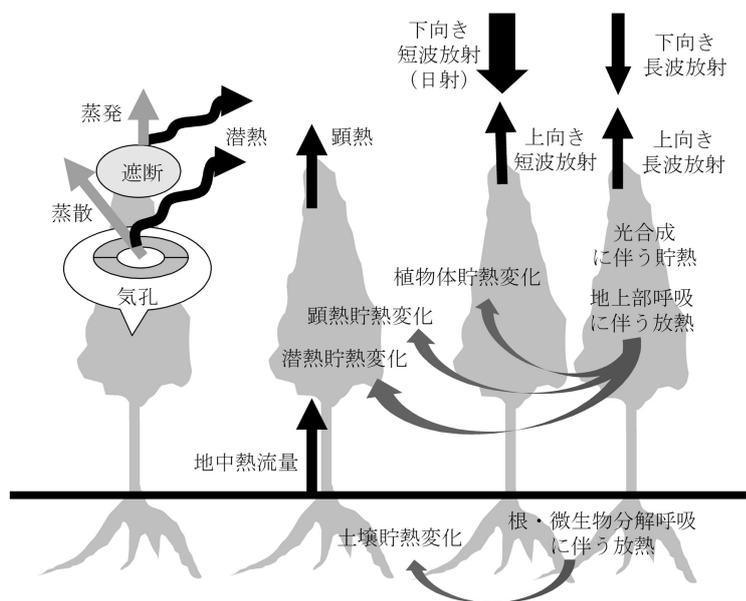


図2 森林生態系における森林表面および内部の熱循環

森林内部における冠熱貯熱変化、潜熱貯熱変化、植物体貯熱変化、土壌貯熱変化の一部は、呼吸に伴う放熱由来である。なお、樹冠からの放熱が樹冠内部だけでなく樹冠上の大気にも影響を与えることを考慮し、大気と森林の境界を微気象学的手法による大気-生態系間の二酸化炭素交換量の観測高度（樹高の1.5倍程度）に設定している。このため、本稿における森林内とは、この境界内部を指す。

生態系呼吸量、総一次生産量を短い時間スケール（30分から1時間程度）で連続的に推定する手法であり、後者は、胸高直径計測、リター計測、チャンバーによる呼吸量計測などによって、純一次生産量や個々の呼吸過程の定量値を推定する手法である。近年、既存文献から得られるこれらの観測情報を統合し、陸域生態系の炭素分配の理解を深める試みがなされている(4,5)。例えば、地域、地球規模で、年積算の生態系呼吸量や植物体呼吸量は気温や総一次生産量の関数で表現できることが分かってきており(6,7)、群落スケールの呼吸量の「普遍性」に関する知見が得られている。

一方で、個々の生態系における炭素分配に着目すると生態系毎の「特異性」に関する知見が明らかになる。筆者は、岐阜県・高山の常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）と落葉広葉樹林（ミズナラ・ダケカンバ林）の両サイトにおいて微気象学的手法と生態プロセス手法によって得られた観測値を用いて、陸域生態系モデル（NCAR/LSM；米国国立大気研究センター／陸面モデル）を最適化し、両生態系の炭素分配を比較した（図3）。その結果、スギ・ヒノキ人工林が優占する常緑針葉樹林は、ミズナラ・ダケカンバが優

占する落葉広葉樹林に比べて、（1）高いバイオマスとそれに伴う高い植物体呼吸量を持つことが示唆され、（2）結果として、年間を通して生態系呼吸量が高いことが分かり、（3）顕著に高い炭素代謝機能をもつことが明らかとなった。このような常緑針葉樹林と落葉広葉樹林の炭素分配の相違性は、両生態系における純生態系生産量の季節変化にも影響を及ぼし、常緑針葉樹林では春先に、落葉広葉樹林では夏季に、炭素固定機能が高いことも明らかとなってきた⁸⁾。本稿で紹介した微気象学的手法および生態プロセス手法の双方の観測結果を利用して陸域生態系モデルを最適化し、生態系間の炭素分配の特異性・共通性を検討する研究はまだ少ない。今後、多様な観測サイトで蓄積されてきた両手法による観測値を利用した陸域生態系モデルによる炭素分配研究の発展が期待される。

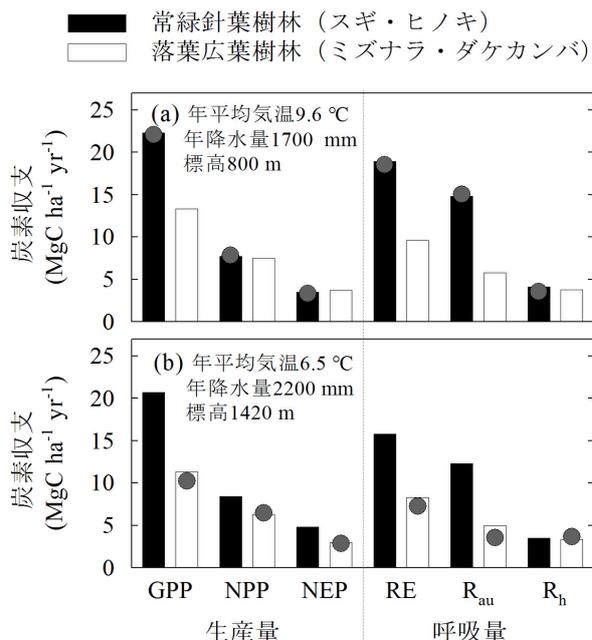


図3 岐阜県高山市の常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）と落葉広葉樹林（ミズナラ・ダケカンバ林）を対象とした陸域生態系モデルによる炭素分配の比較（Saitoh et al. 2012を改変）⁸⁾ 生態系モデルは、標高800mの常緑針葉樹林サイトおよび標高1420mの落葉広葉樹林サイトにおけるフィールド観測値によって最適化した（灰色丸は観測値）。各記号は図1を参照。

3. 熱循環の視点から

森林内部における植物体呼吸および微生物分解呼吸に伴う放熱は、気温変化に伴う顕熱貯熱変化、水の相変化に伴う潜熱貯熱変化、植物体温度変化に伴う植物体貯熱変化、土壌貯熱変化のいずれかに利用される(図2)。1990年代前半まで、顕熱貯熱変化、潜熱貯熱変化、植物体貯熱変化の各項の評価や総貯熱変化に関する議論は多くの研究で行われてきたが、植物体の生化学反応(すなわち、光合成・呼吸)に伴う貯熱・放熱量についてはほとんどの研究で無視されてきた⁹⁻¹¹⁾。その主な原因は、光合成や呼吸に伴う貯熱量・放熱量の推定に必要な長期連続的な大気-生態系間の二酸化炭素交換量の観測が1990年代前半まで困難であったことと推察される。1990年代後半から、微気象学的手法による大気-生態系間の二酸化炭素交換量の安定した長期連続観測が可能になるに連れて、植物体の生化学反応に伴う貯熱量・放熱量に関する研究が発展してきた¹²⁻¹⁴⁾。

これらの研究では、観測された群落スケールの光合成量(すなわち総一次生産量)や生態系呼吸量の時間変化に、熱換算係数(0.469-0.479 J μmol⁻¹)を乗じることで貯熱量・放熱量を得ている。この熱換算係数の値は、1 molのグルコースの生成に必要なエネルギーから推定されたものである¹⁴⁾。なお、慣例的に、光合成に伴う貯熱量だけでなく、生態系呼吸に伴う放熱量の推定の際にも同様の熱換算係数が利用されて

いるため、生態系呼吸に伴う放熱量は、若干過大評価されていると考えられる。さらに高精度に生態系呼吸に伴う放熱量を推定するためには、植物体と土壌のアデノシン三リン酸(ATP)生成の際の熱利用効率とATPの熱利用効率を用いて、群落スケールの生態系の熱利用効率を推定する必要がある。しかし、現状では群落スケールの生態系の熱利用効率に関する知見は乏しく、細胞・個体スケールの情報を統合し、群落スケールへ集約する研究の発展が期待される。

さて、図4に岐阜県高山市の常緑針葉樹林(スギ・ヒノキ林)の内部における各貯熱変化量とそれらの総和、生態系呼吸に伴う放熱量および総貯熱変化量に対する生態系呼吸に伴う放熱の寄与の日変化を示す。生態系呼吸に伴う放熱量は日中で5 W m⁻²程度、夜間で3 W m⁻²程度である。総貯熱変化量は午前中に最大で40 W m⁻²を超え、日中(とくに午前中)における呼吸由来の熱量の寄与は相対的に小さいことが分かる。一方で、夜間については、総貯熱変化量の内、呼吸による放熱量が30%程度を占めることが分かる。総貯熱変化量に対する呼吸由来の熱量の寄与率は、対象とする生態系の光合成量、呼吸量に影響を及ぼす生理生態的な特性や、各貯熱変化量に影響を及ぼす樹冠形状や林木密度に関連する物理特性に依存すると推察される。今後、様々な生態系を対象とした研究の発展と統合的な知見の集積が期待される。

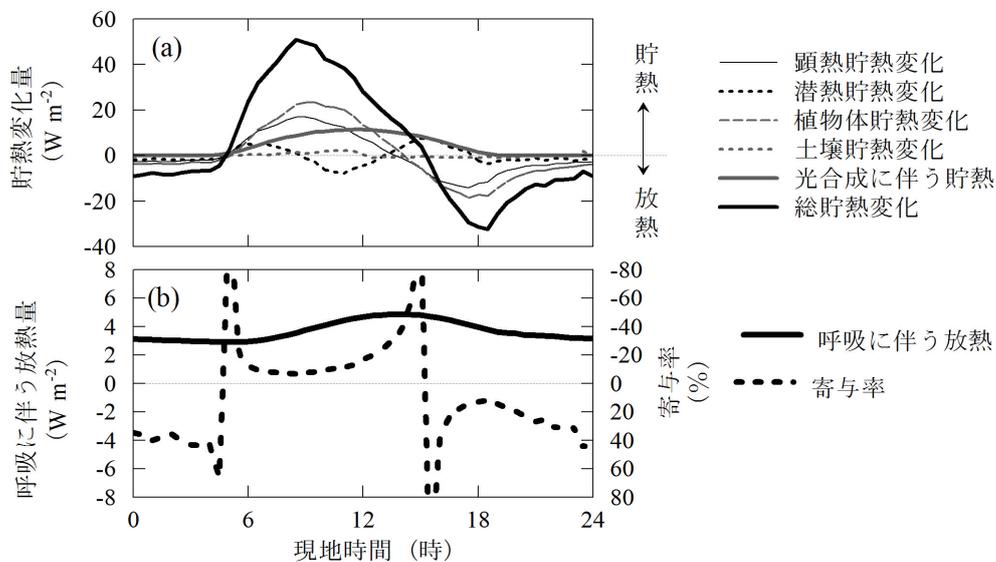


図4 岐阜県高山市の常緑針葉樹林(スギ・ヒノキ林)の無降雪期間(5-10月)における(a)各貯熱変化量とそれらの総和の平均的な日変化、(b)生態系呼吸に伴う放熱量および総貯熱変化量に対する生態系呼吸に伴う放熱の寄与の平均的な日変化。各貯熱変化量の推定方法は、Saitoh et al. (2011)を参照¹⁵⁾

4. おわりに

本稿では、群落スケールの生態系呼吸について炭素循環および熱循環の2つの異なる視点から解説した。前者は陸域生態系の炭素動態という地域から地球規模の幅広い空間スケールにおける「環境」に関連する研究であり、後者は森林内部の貯熱変化という比較的狭い空間スケールの「環境」に関連する研究である。いずれの研究においても、様々な時空間スケールにおける多様な研究知見の集約・統合が重要であり、そのためには、スケールギャップを埋める分野間連携の強化が必須である。今後、より多くの研究者が分野間連携を意識しながら、研究発展に寄与されることを期待したい。

謝辞

本稿で紹介した筆者の研究は、多くの共同研究者とともに行った共同研究の成果です。関係者各位に深甚の謝意を表します。また、日本植物学会第77回大会のシンポジウム講演と本稿執筆の機会を与えて下さいました野口航准教授（東京大学）および伊藤昭彦博士（国立環境研究所）に感謝申し上げます。

Received March 11, 2014, Accepted March 27, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

1. Oliphant, A.J., Grimmond, C.S.B., Zutter, H.N., Schmid, H.P., Su, H.-B., Scott, S.L., Offerle, B., Randolph, J.C. and Ehman, J. (2004) Heat storage and energy balance fluxes for a temperate deciduous forest. *Agric. For. Meteorol.* 126, 185-201.
2. 斎藤琢 (2009) 微気象学的な測定 (渦相関法による測定). 低温科学 67: 光合成研究法 (北海道大学低温科学研究所・日本光合成研究会共編), pp 129-136. 北海道大学低温科学研究所, 日本.
3. 大塚 (2009) 森林生態系の純一次生産量の測定手法. 低温科学 67: 光合成研究法 (北海道大学低温科学研究所・日本光合成研究会共編), pp 119-127. 北海道大学低温科学研究所, 日本.
4. Litton, C.M., Raich, J.W. and Ryan, M.G. (2007) Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biol.* 13, 2089-2109.
5. Luyssaert, S., Inghima, I., Jung, M., Richardson, A.D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S. L., Schulze, E.D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K.G., Bonal, D., Bonnefond, J.M., Chambers, J., Ciais, P., Cook, B.,

- Davis, K.J., Dolman, A.J., Gielen, B., Goulden, M., Grace, J., Granier, A., Grelle, A., Griffis, T., GrÜnwald, T., Guidolotti, G., Hanson, P.J., Harding, R., Hollinger, D. Y., Hutrya, L.R., Kolari, P., Kruijft, B., Kutsch, W., Lagergren, F., Laurila, T., Law, B.E., Le Maire, G., Lindroth, A., Loustau, D., Malhi, Y., Mateus, J., Migliavacca, M., Misson, L., Montagnani, L., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Nikinmaa, E., Ollinger, S.V., Pita, G., Rebmann, C., Rouspard, O., Saigusa, N., Sanz, M.J., Seufert, G., Sierra, C., Smith, M.L., Tang, J., Valentini, R., Vesala, T. and Janssens, I.A. (2007) CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biol.* 13, 2509-2537.
6. Chen, Z., Yu, G., Ge, J., Sun, X., Hirano, T., Saigusa, N., Wang, Q., Zhu, X., Zhang, Y., Zhang, J., Yan, J., Wang, H., Zhao, L., Wang, Y., Shi, P. and Zhao, F. (2013) Temperature and precipitation control of the spatial variation of terrestrial ecosystem carbon exchange in the Asian region. *Agric. For. Meteorol.* 182-183, 266-276.
7. Piao, S.L., Luyssaert, S., Ciais, P., Janssens, I.A., Chen, A.P., Cao, C., Fang, J.Y., Friedlingstein, P., Luo, Y.Q. and Wang, S.P. (2010) Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology* 91, 652-661.
8. Saitoh, T.M., Nagai, S., Yoshino, J., Muraoka, H., Saigusa, N. and Tamagawa, I. (2012) Functional consequences of differences in canopy phenology for the carbon budgets of two cool-temperate forest types: simulations using the NCAR/LSM model and validation using tower flux and biometric data. *Eurasian J. Forest Res.* 15, 19-30.
9. McCaughey, J.H. (1985) Energy balance storage terms in a mature mixed forest at Petawawa, Ontario - a case study. *Boundary-Layer Meteorol.* 31, 89-101.
10. McCaughey, J.H. and Saxton, W.L. (1988) Energy balance storage terms in a mixed forest. *Agric. For. Meteorol.* 44, 1-18.
11. Vogt, R., Bernhofer, C., Gay, L.W., Jaeger, L. and Parlow, E. (1996) The available energy over a Scots pine plantation: What's up for partitioning?. *Theor. Appl. Climatol.* 53, 23-31.
12. Blanken, P.D., Black, T.A., Yang, P.C., Neumann, H.H., Nesic, Z., Staebler, R., den Hartog, G., Novak, M.D. and Lee, X. (1997) Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: partitioning overstory and understory components. *J. Geophys. Res.* 102, 28915-28927.
13. Bernhofer, C., Aubinet, M., Clement, R., Grelle, A., Grunwald, T., Ibrom, A., Jarvis, P., Rebmann, C., Schulze, E.-D. and Tenhunen, J.D. (2003) Spruce forests (Norway and Sitka spruce, including douglas fir): carbon and water fluxes, balances, ecological and ecophysiological determinants, in *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests, Ecological*

- Studies, Vol. 163.* (Valentini, R. ed.) pp 99-123, Springer, Heidelberg, Germany.
14. Moderow, U., Aubinet, M., Feigenwinter, C., Kolle, O., Lindroth, A., Mölder, M., Montagnai, L., Rebman, C. and Bernhofer, C. (2009) Available energy and energy balance closure at four coniferous forest sites across Europe. *Theor. Appl. Climatol.* 98, 397-412.
15. Saitoh, T.M., Tamagawa, I., Muraoka, H. and Koizumi, H. (2011) Energy balance closure over a cool temperate forest in steeply sloping topography during snowfall and snow-free periods. *J. Agric. Meteorol.* 67, 107-116.

Ecosystem Respiration at Canopy Scale – Insights from Carbon and Heat Cycles –

Taku M. Saitoh*

River Basin Research Center, Gifu University

植物の呼吸と地球環境変動：モデルの観点から[‡]

¹ (独) 国立環境研究所

² 東京大学 大学院理学系研究科

伊藤 昭彦^{1,*} 野口 航²

植物の呼吸はグローバルな炭素循環における主要フローの1つであり、地球環境に与える影響も大きい。その量を正確に把握し予測するには、観測データの収集だけでなく、代謝プロセスとそれに影響を与える諸要因を考慮した適切なモデルが必要である。ここでは使用例が多い維持呼吸-構成呼吸の2要素モデルを例にあげて説明し、それを導入した生態系モデルによるシミュレーション結果を示す。最後に、ミクロからマクロまでの知見を統合した、より高度な呼吸モデルの構築に向けた課題について議論を行う。

1. はじめに

地球の炭素循環の中で、陸上生物の呼吸による二酸化炭素 (CO₂) の大気への放出は最も大きなフローの1つである。地球温暖化に関する最新の研究成果をとりまとめた「気候変動に関する政府間パネル (IPCC)」は、2013年9月末に第5次報告書¹⁾を公表したが、そこでは陸域生物による総呼吸量は、近年の平均として年間118.7 Pg C (Pg [ペタグラム]は10¹⁵グラム) とされている。これは光合成 (年間123 Pg C) とほぼ同規模であり、人間活動による放出量 (年間8.9 Pg C) の約13倍に及んでいる。このように呼吸に伴って大量の炭素が移動している事実は、もし地球環境の変化によって呼吸速度が多少の割合でも増減すれば、陸域のCO₂収支に相当規模の変化が生じて、大気中のCO₂濃度の増加速度と気候変化の進み方にも影響が及ぶことを予想させる^{2,3)}。しかし、この陸域生物の総呼吸量は、直接的な観測によって求められた数値ではない。もとより世界各地の動植物や微生物の呼吸を漏れなく測定するのは不可能であるが、たとえば市町村のような100平方キロ程度のスケールですら、陸域生物によるCO₂の収支を精密に把握することは非常に困難である。この事実は、温暖化の進行に重要な影響を与えるといわれる地球の炭素循環の定量的評価において大きな妨げとなっている。

本特集の飯尾 (18ページ)、森 (27ページ)、斎藤 (34ページ) の記事にあるように、植物の器官・

個体・群落のスケールであれば、呼吸によるCO₂放出 (同様に光合成によるCO₂吸収) を観測することは可能である。これらのデータに基づいて、何らかの推定モデルを作成し、それをより大きいスケールに適用する方法がとられる。実際には、呼吸量のみを推定することはまれで、光合成・分配・枯死・分解などの主要な炭素フローを包括した炭素循環モデルによるシミュレーションを行うことになる。本稿では、このような群落以上のスケールで用いられるモデルにおける呼吸 (ここでは植物の暗呼吸を主に扱う) の評価について、専門外の方にもなるべく分かりやすく解説する。また、地球環境の変動に対する植物や生態系の応答を予測する上で、呼吸のモデルについて解決すべき課題について議論を行う。

2. 植物の呼吸のモデル化

生態系の炭素循環をシミュレートするほとんどのモデルにおいて、植物の呼吸は大気へのCO₂放出プロセスとして組み込まれている⁴⁾。しかし、生化学ベースのモデル^{5,6)}が標準的に用いられる光合成とはだいぶ状況が違っている。

図1は呼吸速度に影響を与える諸要因との関係をまとめたものである。ここでは呼吸は大きく分けて、基質となる炭水化物の供給による制限 (PUSH要因) と、還元力・ATP・炭素骨格など代謝産物の需要 (PULL要因) の、2つの要因で決定されている⁷⁾。こ

[‡] 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: itoh@nies.go.jp

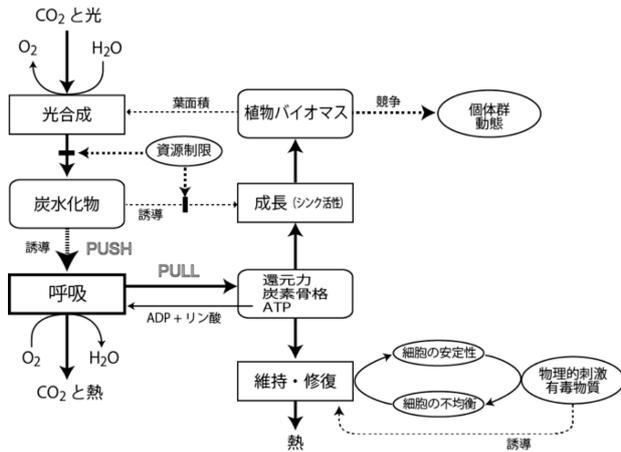


図1 植物の呼吸に影響を与える諸要因⁷⁾。出典の図より改変

こに含まれる相互作用は非常に複雑であり、解糖系・クエン酸回路・電子伝達系といった呼吸の素過程までブレークダウンして、全ての要因を数値化・数式化して組み込むことは簡単ではない。近年のシミュレーションとデータ解析技術の発展を背景に、生物の代謝ネットワークを網羅的に扱おうとする試みはいくつか行われている。モデル生物では、例えば酵母についてYeastモデル⁸⁾、シロイヌナズナではAraGEMモデル⁹⁾などが開発されている。しかし、これらは遺伝子と代謝ネットワークの包括的シミュレーションを目指すため、極めて多くの化学物質と反応過程を含んでおり、細胞以上のスケールにそのまま適用することは困難と考えられる。個葉スケールでの検討を行った少ない例として、植物の呼吸に関する需要 (PULL要因) と供給 (PUSH要因) の化学量論的バランスに基づくモデルを提示した例もある¹⁰⁾。このようなモデルは異なる光条件下での暗呼吸量の変化を説明することができ、光合成モデルとも親和的であるが、多様な生態系を扱うモデルに導入されるまでには多くの課題がありそうである。呼吸は、植物に限らず動物や微生物まで共通する代謝プロセスであるが、これほど普遍的なプロセスであるにもかかわらず標準的なモデルが普及していない理由は、いくつか考えられる。第1に、呼吸にはグルコースなど単糖類だけでなく様々な炭水化物や脂質・アミノ酸が基質として使用されるため、基質による制限を評価することが難しい。これは専らCO₂を基質とする光合成と大きく異なる点である。第2に、呼吸はサイトゾル (細胞質基質) からミトコンドリアまで細胞内で広く反応が行われるため、鍵となる過程や酵素を絞

り込むのが難しい。この点も、C₃植物ではRubiscoが鍵酵素であることが確立している光合成と異なる点である。第3に、呼吸は生命に不可欠の代謝活動であり、多くの環境要因や生物要因に影響を受ける (図1参照) という複雑さのためである。

現在、多く用いられているのは植物の呼吸を維持呼吸と成長呼吸 (または構成呼吸) の2要素に分離して評価するモデルである。このような、呼吸を光合成/成長に関係する要素と現存するバイオマスの維持に関する要素に分けて考える概念は、1970年頃にK.J. McCreeによって提唱され¹¹⁾、J.H.M. Thornleyの理論モデル研究¹²⁾や、F.W.T. Penning de Vriesの構成呼吸の測定¹³⁾などの研究を経て確立されてきたものである^{14,15)}。モデルの種類でいえば、呼吸の生化学的な素過程を扱うのではなく、観測事実をある理論・概念に則って説明する現象論的モデルに分類される。その基本的な形式は以下のようなものである (図2に示した関係を参照)。

$$R = R_m + R_g \quad (1a)$$

$$= m \cdot W + g \cdot \Delta W / \Delta t \quad (1b)$$

ここでRは呼吸速度、R_mは維持呼吸、R_gは成長呼吸、Wは現存するバイオマス重、ΔW / Δtは成長速度、mは単位バイオマス重あたりの維持呼吸係数、gは成長量あたりの成長呼吸係数を示す。mやgが呼吸活性を表すパラメータとなり、植物の種類や器官、齢や環境条件によって変化することが知られている。典型的にはmは0.5~4.0 mg CO₂ g-乾物重⁻¹ h⁻¹、gは100~1000 mg CO₂ g-合成された乾物重⁻¹ くらいの値をとる¹⁶⁾。ただし、後述するように維持呼吸係数mは温度に対して

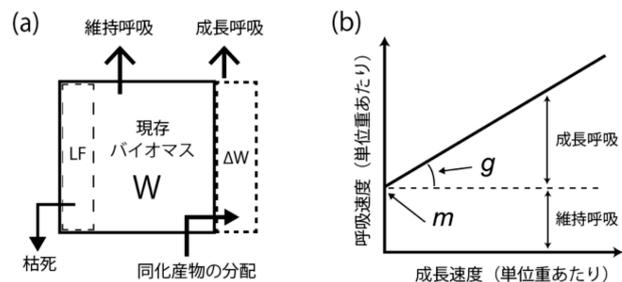


図3 維持呼吸と成長呼吸の説明¹⁶⁾

(a) 植物器官のコンパートメントにおける炭素の流れ。(b) 成長速度と呼吸速度の関係。W: 現存バイオマス、ΔW: 新たなバイオマス生産、LF: 枯死・脱落、g: 単位バイオマス生産量あたりの成長呼吸係数、m: 単位バイオマスあたりの維持呼吸係数。

応答するので、上記は20°C前後の条件での値となっている。一方、構成呼吸は温度に直接は依存せず、生成されたバイオマス量 ΔW によって決まるが、基質の供給に依存する応答(図1参照)が起ころうる点には注意が必要である。なお、根からのイオン吸収・同化は相当の代謝コスト(CO₂放出)を伴う過程であり、別に第3の呼吸要素として扱った例¹⁷⁾もある。しかし、多くの場合でイオン吸収と成長は相関することから、構成コストの一部に含め、上記の2要素モデルで通常十分と考えられている。また、近年の呼吸速度の測定法については別の解説¹⁸⁾を参照されたい。

群落など大きな空間スケールでの呼吸量を求める場合は、まず葉、幹、根などの機能的に異なる器官を表すコンパートメントを用いた単純化を行う。広大かつ複雑な生態系では、異なる呼吸活性を持つ様々な部位が混在していると考えられるが、それらを逐一評価することは不可能だからである。そして、各コンパートメントに上の式(1)をあてはめて呼吸量を計算するが、ここで問題となるのはバイオマスやパラメータをどうやって決めるかである。まず成長呼吸係数 g は、多くの場合、植生タイプと器官ごとに、代表的な観測値などを参照してあらかじめ決めておいた値を用いる。単位重あたりの維持呼吸係数 m についても、基準となる温度(例えば $T_0 = 20^\circ\text{C}$)での値(m_0)は、 g と同様に適切な測定データや文献値を参照して決めておく。次に、維持呼吸の温度依存性を考える。多くの観測データから、外部の温度が10°C上がるごとに、呼吸速度はほぼ倍増することが示されている。この温度応答は温度 T (°C)に対する指数関数式(2a)やアレニウス式(2b)を用いて表される。

$$f(T) = Q_{10}^{(T-T_0)/10} \quad (2a)$$

$$f(T) = \exp\left[\frac{E_a \cdot (T - T_0)}{R \cdot (T + 273.15) \cdot (T_0 + 273.15)}\right] \quad (2b)$$

ここで Q_{10} は経験的パラメータ、 E_a は活性化エネルギー、 R は気体定数である。この $f(T)$ を上記の m_0 に乗じることで、任意の温度 T での維持呼吸係数 m の値を得ることができる。最後に 現存バイオマス量(W)および成長速度($\Delta W / \Delta t$)であるが、これは観測値があればそれを入力すればよいが、多くの場合はそれを得ることができない。生態系の炭素循環モデルを

用いる場合は、同化産物の分配から ΔW を、また枯死量との質量バランスで W の変化を求めることができる。このような枠組みを用いることで、図1に示された、光合成からの同化産物分配による呼吸の制御、そして呼吸が植物の炭素バランスに与える影響を比較的簡単に扱うことができるのである。一方、このような現象論的モデルに伴う限界もあり、それについては6節で論じることとする。

3. 植物の呼吸と生態系炭素循環

陸域の生態系においては、植物だけでなく動物や微生物による呼吸も行われており、その総量は「生態系呼吸」と呼ばれる。植物の呼吸は、光合成によって自ら同化した炭素とエネルギーを使用しているため「独立栄養的呼吸」と呼ばれている(その他の動物や微生物の呼吸は「従属栄養的呼吸」と呼ばれる)。これは、葉・幹枝・根の植物全体で行われているため、特に森林のようなサイズの大きい生態系では測定が困難であるし、たとえ草原のように丈が低い生態系でも根の呼吸量を測定することは技術的に簡単ではない(飯尾ら、森らの記事参照)。

前項で説明したモデルは、使用するパラメータや独立変数(この場合、バイオマスや温度)が少なく、はじめに適当な観測データに基づいてパラメータを決めることができれば、比較的簡便に植物の呼吸量を生態系スケールで推定することができる。図3に示したのは、岐阜県高山市郊外の冷温帯落葉広葉樹林における、陸域生態系モデル(VISIT)¹⁹⁾で推定された生態系呼吸によるCO₂放出の大きさとその内訳である。図3aに明らかなように、生態系呼吸量の大きさは、冬季の0.8 g C m⁻² day⁻¹から夏季の5 g C m⁻² day⁻¹まで明瞭な季節変化を示している。年間を通じて、全呼吸量(年間 890 g C m⁻² yr⁻¹)のうち65~80%が植生による独立栄養的呼吸となっており、その割合は植生の生育期間である春~秋に高まっていることが分かる。維持呼吸の割合は、季節を通して比較的一定だが、このような落葉樹林では春季の展葉時の葉や生育期間中の幹などで、成長呼吸量が顕著に増加していることが分かる。また、根の呼吸と土壌微生物による従属栄養呼吸の和は「土壌呼吸」と呼ばれるが、それが全生態系呼吸量の約80%を占めている点も注目される。地上部(葉+幹枝)の呼吸は、生育期間中は増加するものの生態系呼吸のせいぜい約30%で

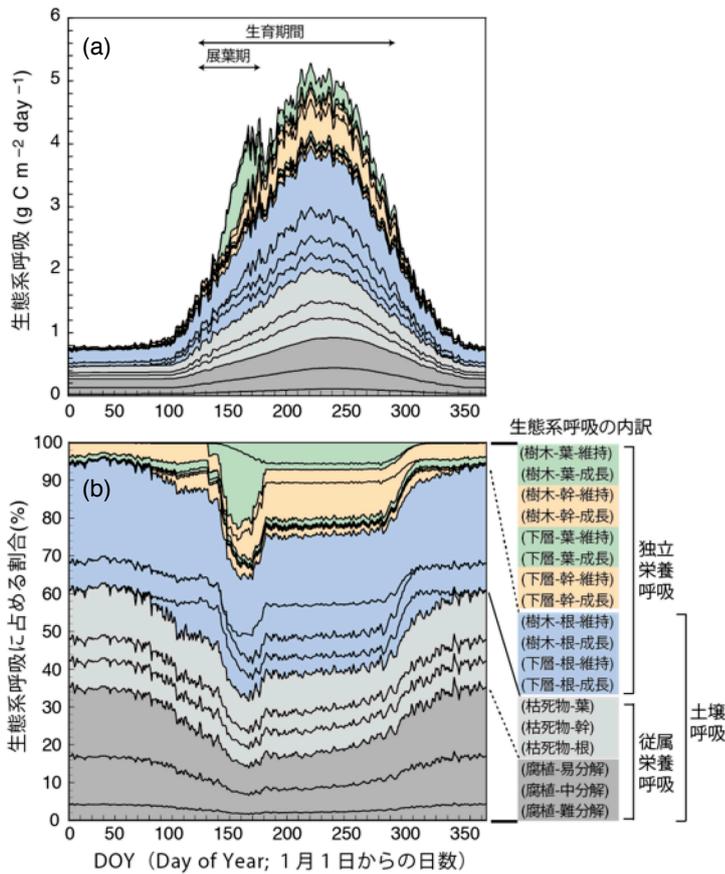


図3 生態系全体の呼吸量における内訳とその季節変化
岐阜県高山市の冷温帯落葉広葉樹林におけるモデル推定例。樹木は林冠を構成する高木、下層は林床の低木や草本などの下層植生、枯死物は枯葉や倒木など、腐植は有機質の土壌を指す。

あり、生態系の炭素収支を求める上での地下部の重要性が示唆されている。詳しくは触れないが、ここで示した生態系モデル計算では、葉における展葉から落葉までの時間経過に伴う光合成活性および呼吸活性の変化が考慮されている²⁰⁾。これは1地点における計算例だが、同様なモデル計算は森林だけでなく様々な生態系において実施可能であり、生態系炭素循環モデルを用いることで生理生態のプロセスの寄与を詳しく解析可能であることを示している。

4. グローバル炭素循環と植物の呼吸

ここでは生態系モデルを用いたグローバルな植生呼吸に関する推定例を示す。図4は陸域生態系モデルVISITを用いたシミュレーション²¹⁾に基づく、植生の1平方メートルあたりの年間呼吸量、炭素利用効率 (carbon use efficiency, CUE)、そして植物の総呼吸量に占める維持呼吸の割合の分布である。炭素利用効率は $CUE = 1 - \text{独立栄養呼吸} / \text{光合成}$ と定義され、光合

成で獲得した炭素のうち乾物生産に用いられる割合を示している。つまり、呼吸によるCO₂放出としての消費割合が大きくなるとCUEは低下する。陸上植物(植生)による呼吸の総量は、図4aの例では年間67.1 Pg Cと推定されている。このような全陸域の呼吸量に関する推定例は、光合成生産で250件以上の推定例²²⁾が発表されているのに比して非常に少なく、数例^{23,24)}しか無い。実際には炭素循環の構成要素としてモデル計算は行われているが、光合成生産よりも注目が集まりにくく、論文としての発表数が少ないことも理由の1つであろう。図4aでは、高温湿潤な熱帯多雨林の分布域で高く、乾燥域や高緯度帯に向かって呼吸量が低下している傾向が明らかだが、これは光合成生産量の分布と非常に類似している。すなわち、光合成生産が多い生態系では、多くのバイオマスの維持と新しい器官の成長のために多量の炭素を費やしている。図4bは、光合成により同化された炭素のうち呼吸に費やされる割合は地域ごとに一定ではないことを示している(メタ分析の結果²⁵⁾も参照)。

CUEが高いのは高緯度の落葉針葉樹林(東シベリア)や常緑針葉樹林、ツンドラの低木林などである。これらの地域は概して気温が低く代謝に伴う呼吸速度が抑えられている。また、光合成による生産力が低いことから、炭素消費を抑制することは適応的意義の観点からも合理的と考えられる。逆に、低緯度の特に乾燥地の生態系ではCUEが低いが、これは高温による呼吸の促進や、コストの高い葉・根の割合が高いことで説明することができる。前述したように、維持呼吸は温度上昇とバイオマスの現存量の増加に従って大きくなる。そのため、図4cに示すように、高温でバイオマス量の大きい熱帯地域では呼吸量に占める維持呼吸の割合が高い傾向がある。また、低緯度の沙漠地域では、バイオマスは低いものの、乾燥ストレスで成長と構成呼吸が抑制される一方、高温のため維持呼吸の割合が高まっているとみなせる。別のメタ分析研究²⁶⁾では現地観測データベースを用いて、森林における年平均気温とCUEを関係付けている。ここでは、年平均気温11°C近辺でCUEが最も高い値(約0.5)をとることが示されているが、その生理生態的理

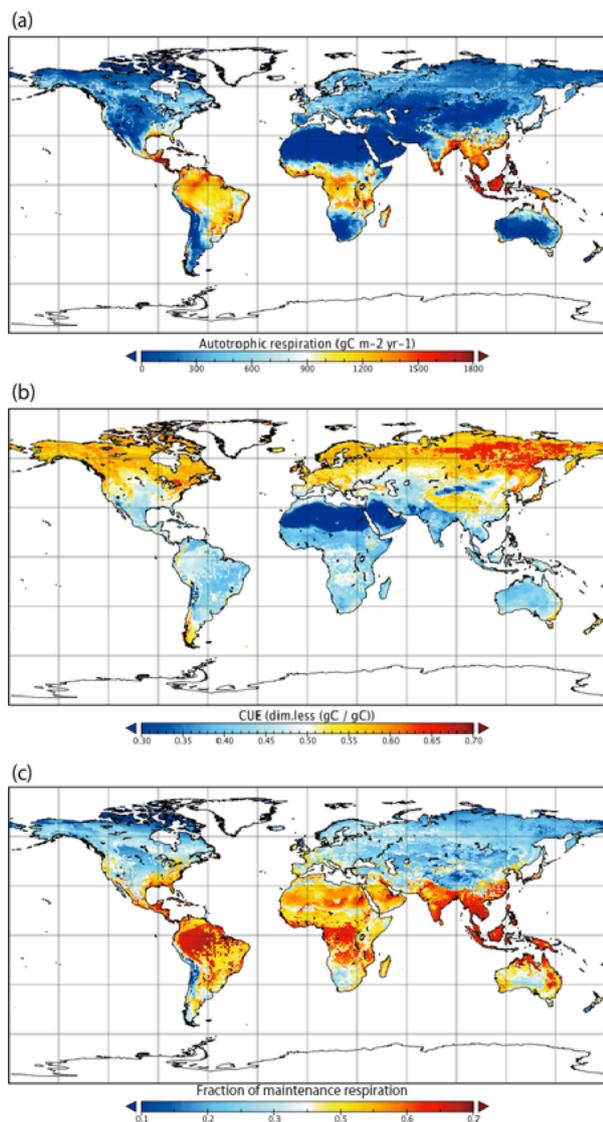


図4 陸域における植生呼吸の分布

(a) 年間の植生の呼吸（独立栄養呼吸）量、(b) 炭素利用効率 CUE (=1 - 呼吸/光合成)。(c) 植生の全呼吸量に対する維持呼吸の割合。陸域生態系モデルVISITによるシミュレーション結果に基づく。

由や生態系モデルでの再現性については今後さらに検討する必要がある。

5. 地球環境の変化と植物の呼吸

将来の地球環境変動は、直接・間接に、植物の呼吸に影響を与えると考えられる²⁷⁾。大気CO₂濃度が上昇すると、光呼吸だけでなく暗呼吸も抑制されるという報告例^{28,29)}がある。しかし、高CO₂濃度処理に対する

葉の呼吸速度の応答に関するメタ分析³⁰⁾によると、単位葉重量あたりの呼吸量は有意に減少するものの、単位葉面積あたりではむしろ増加している傾向があり、はっきりした結論は出ていない。長期的には、光合成と同じく植物体の窒素濃度が変化し、それに伴う呼吸速度の順化が生じるとも考えられる。現在のところ、大気CO₂濃度上昇による呼吸の直接的な抑制効果は、生態系モデルに導入されるには至っていない（成長と構成呼吸の変化を介した間接的な応答は含まれる）。温度上昇に対する（維持）呼吸の応答は、ほとんど全てのモデルで考慮されている。ここで問題なのは、短期的な測定データに基づいて作成された応答関数（例えば式2a、2b）が、地球温暖化のような長期的な温度変化に適用できるかどうかである。具体的には、維持呼吸係数 m は、窒素濃度など植物体の組成によっても変化しうるだろう。また、温度応答を決めるパラメータ Q_{10} や E_a も定数として扱えなくなるかもしれない。呼吸に長期的な温度順化が生じ、それが生態系の炭素バランスに影響を与える可能性があることは、いくつかの実験・モデル研究から示唆されている³¹⁻³⁴⁾。

図5は、生態系モデル（式1、2aを含む）による過去から将来までのグローバルな植生の呼吸量に関する推定例である。ここでは4種類の温室効果ガス排出量想定に基づく異なる気候シナリオを入力しており、温度上昇幅の違いを反映して、呼吸量の変化も大きく異なっていることが分かる。¹RCP2.6は、温度上昇幅を産業革命前と比べて2°C以内に抑えることを想定した、温暖化対策を強く推進するシナリオであり、その場合は呼吸量の増加は約11%である。一方、RCP8.5は温暖化対策よりも経済成長を重視するシナリオであり、21世紀末までの温度上昇幅は4°Cを超える場合もある。大気CO₂濃度上昇による施肥効果とも相まって、総呼吸量は約57%増と、大幅に増加することが見込まれた。この増加幅は、光合成によるCO₂固定の増加幅（この実験例では53%）を上回るものであり、気候変動に対する陸域植生の応答を評価する上で、呼吸が量的にも重要な寄与を持つことが示唆されている。このような理由から、広域スケールの炭素循環研究においても、より呼吸に注目した解析を進める必要がある。

¹現在、世界の温暖化予測研究では代表的濃度パス (representative concentration pathway, RCP) という社会経済要素を考慮したシナリオを使用している。どの程度までの温度上昇（厳密には温室効果ガスによる放射吸収の強さ）を許すかにより2.6から8.5までの4種類が作成されている。

6. おわりに

本稿では、地球環境問題を念頭に置いて、グローバルなスケールで植物の呼吸の役割とその推定について概説した。本稿では触れなかったが、より長い地球史・進化史の観点から植物機能の意義を捉える視点もある³⁵⁾。暗呼吸において主要な役割を果たすミトコンドリアが、真核生物の細胞内に共生を始めたのは約20億年前と考えられている。それは葉緑体の共生（約10億年前）よりはるかに古く、シアノバクテリアなどにより生成されたO₂の利用と好氣的呼吸によるCO₂の放出を通じて大気組成にも大きな影響を与えてきたはずである。我々が現在、目にしているのは長い地球史と生物進化の中で起こってきたダイナミックな変動の一部とも考えることができる。

その一方、急速に進みつつある温暖化などの地球環境変動に直面して、呼吸を表現する実用的なモデルを開発することが研究者に求められていることも事実である。そこでは、現象の背後にあるメカニズムの理解に根ざしつつも、適度な簡便さと一般性を兼ね備えたモデルが望ましい。本稿では、植物の呼吸を維持呼吸と成長呼吸の2要素で計算するモデルを紹介した。これは非常に簡易な数式で構成されており、実際に多くの生態系炭素循環モデルで使用されているが、いくつかの問題もある。例えば、呼吸係数 g や m_0 は多くのモデルで定数値が与えられているが、植物のサイズや年齢、そして栄養状態など様々な条件によって変化・順化する可能性がある。また、植物の呼吸速度は、個体ベースで見るとサイズに対し非線形な関係性がある（森らの記事参照）ことが明らかにされているが、そのようなスケーリング則を広域スケールのモデルに導入する方法は確立されていない。これらの課題を克服し、呼吸モデルを確立することは、炭素循環の推定精度を向上させるだけでなく、植物あるいは生物全般の代謝に関するより深い理解につながると期待される。

謝辞

本研究は文部科学省科学研究費・新学術領域研究「植物の高CO₂応答」を用いて行われた。本稿執筆の契機となった植物学会シンポジウム「環境変動への植物の呼吸の応答」で講演と議論を行ってくださった皆様に感謝します。

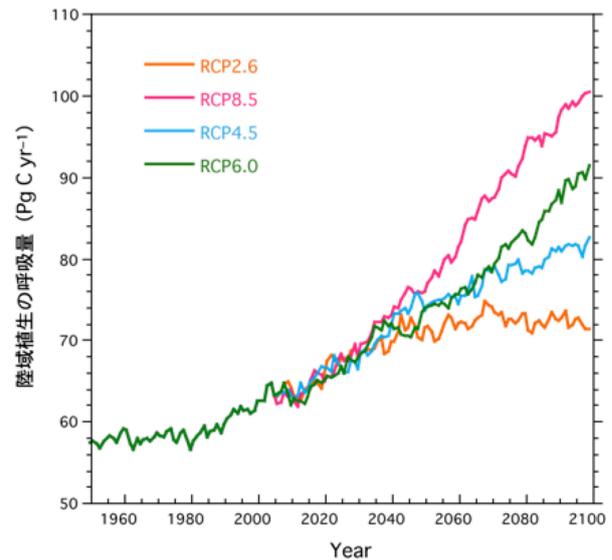


図5 全陸域の植生による総呼吸量の時間変化

陸域生態系モデルVISITを用いた4種類の気候シナリオ（RCP2.6～8.5は温室効果ガス排出量の違いを示す）に基づく推定結果。

Received March 3, 2014, Accepted March 11, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

1. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*, p 1552, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
2. Amthor, J.S. (1991) Respiration in a future, higher CO₂ world. *Plant Cell Environ.* 14, 13–20.
3. Trumbore, S. (2006) Carbon respired by terrestrial ecosystems - recent progress and challenges. *Global Change Biol.* 12, 141–153.
4. Gifford, R.M. (2003) Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Func. Plant Biol.* 30, 171–186.
5. Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. and Berry, J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149, 78–90.
6. Collatz, G.J., Ribas-Carbo, M. and Berry, J.A. (1992) Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C₄ plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 519–538.
7. Amthor, J.S. (1994) Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance, in *Plant-Environment Interactions* (Wilkinson, R.E. ed.) pp 501–554, Marcel Dekker Inc, New York, US.
8. Österlund, T., Nookaew, I. and Nielsen, J. (2012) Fifteen years of large scale metabolic modeling of yeast: Developments and impacts. *Biotechnol. Adv.* 30, 979–988.
9. de Oliveira Dal'Molin, C.G., Quek, L.-E., Palfreyman, R.W., Brumbley, S.M. and Nielsen, L.K. (2010) AraGEM, a genome-scale reconstruction of the

- primary metabolic network in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 152, 579–589.
10. Buckley, T.N. and Adams, M.A. (2011) An analytical model of non-photorespiratory CO₂ release in the light and dark in leaves of C₃ species based on stoichiometric flux balance. *Plant Cell Environ.* 34, 89–112.
 11. McCree, K.J. (1970) An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. in *Prediction and Measurements of Photosynthetic Productivity* (Setlik, I. ed.) pp 221–229, PUDOC, London, UK.
 12. Thornley, J.H.M. (1972) A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Ann. Bot.* 33, 419–430.
 13. Penning de Vries, F.W.T., Brunsting, A.H.M. and van Laar, H.H. (1974) Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. Theor. Biol.* 45, 339–377.
 14. Amthor, J.S. (2000) The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.* 86, 1–20.
 15. 寺島一郎 (2013) 植物の生態, p. 268, 裳華房, 東京.
 16. Amthor, J.S. (1989) *Respiration and Crop Productivity*, p 215, Springer-Verlag, New York, US.
 17. Lambers, H., Szaniawski, K. and de Visser, R. (1983) Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiol. Plant.* 58, 556–563.
 18. 野口航 (2008) 呼吸速度 (CO₂発生速度) 測定. 低温科学 67, 83–87.
 19. Ito, A., Saigusa, N., Murayama, S. and Yamamoto, S. (2005) Modeling of gross and net carbon dioxide exchange over a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan: Analysis of seasonal and interannual change. *Agr. For. Meteorol.* 134, 122–134.
 20. Ito, A., Muraoka, H., Koizumi, H., Saigusa, N., Murayama, S. and Yamamoto, S. (2006) Seasonal variation in leaf properties and ecosystem carbon budget in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest: simulation analysis at Takayama site, Japan. *Ecol. Res.* 21, 137–149.
 21. Ito, A. and Inatomi, M. (2012) Water-use efficiency of the terrestrial biosphere: a model analysis on interactions between the global carbon and water cycles. *J. Hydrometeorol.* 13, 681–694.
 22. Ito, A. (2011) A historical meta-analysis of global terrestrial net primary productivity: Are estimates converging? *Global Change Biol.* 17, 3161–3175.
 23. Bond-Lamberty, B. and Thompson, A. (2010) Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464, 579–582.
 24. Yuan, W. et al. (2011) Redefinition and global estimation of basal ecosystem respiration rate. *Global Biogeochem. Cycles*, 25, GB4002, doi: 10.1029/2011GB004150.
 25. DeLucia, E.H., Drake, J.E., Thomas, R.B. and Gonzalez-Meler, M. (2007) Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biol.* 13, 1157–1167.
 26. Piao, S., Luysaert, S., Ciais, P., Janssens, I.A., Chen, A., Cao, C., Fang, J., Friedlingstein, P., Luo, Y. and Wang, S. (2010) Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology* 91, 652–661.
 27. Ryan, M.G. (1991) Effects of climate change on plant respiration. *Ecol. Appl.* 1, 157–167.
 28. Amthor, J.S., Koch, G.W., and Bloom, A.J. (1992) CO₂ inhibits respiration in leaves of *Rumex crispus* L. *Plant Physiol.* 98, 757–760.
 29. González-Meler, M.A., Ribas-Carbo, M.R., Siedow, J.N. and Drake, B.G. (1996) Direct inhibition of plant mitochondrial respiration by elevated CO₂. *Plant Physiol.* 112, 1349–1355.
 30. Wang, X. and Curtis, P. (2002) A meta-analytical test of elevated CO₂ effects on plant respiration. *Plant Ecol.* 161, 251–261.
 31. Wythers, K.R., Reich, P.B., Tjoelker, M.G. and Bolstad, P.B. (2005) Foliar respiration acclimation to temperature and temperature variable Q₁₀ alter ecosystem carbon balance. *Global Change Biol.* 11, 435–449.
 32. Wythers, K.R., Reich, P.B. and Bradford, J.B. (2013) Incorporating temperature-sensitive Q₁₀ and foliar respiration acclimation algorithms modifies modeled ecosystem responses to global change. *J. Geophys. Res.* 118, 77–90.
 33. Atkin, O.K., Atkinson, L.J., Fisher, R.A., Cambell, C.D., Zaragoza-Castells, J., Pitchford, J.W., Woodward, I. and Hurry, V. (2008) Using temperature-dependent changes in leaf scaling relationships to quantitatively account for thermal acclimation of respiration in a coupled global climate-vegetation model. *Global Change Biol.* 14, 2709–2726.
 34. Smith, N.G. and Dukes, J.S. (2012) Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: incorporating acclimation to temperature and CO₂. *Global Change Biol.* 19, 45–63.
 35. Beerling, D.J. and Woodward, F.I. (2001) *Vegetation and the Terrestrial Carbon Cycle*, p 405, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Plant Respiration and Global Environmental Change: Modeling Perspective

Akihiko Ito^{1,*}, Ko Noguchi²

¹National Institute for Environmental Studies, ²Graduate School of Science, University of Tokyo

研究所紹介

Ma Chung Research Center for Photosynthetic Pigments (MRCPP), Indonesia (インドネシア、マ・チュン大学 光合成色素研究センター)

塩井 祐三 (MRCPP, Ma Chung University)

E-mail: yuzo.shioi@machung.ac.id

インドネシア、東ジャワ州マラン市のマ・チュン大学 光合成色素研究センターをご紹介します。私は3年ほど前にふとしたことからこの研究所を知り、そしてまた不思議な縁で現在は主席研究員として働いています。

マ・チュン大学は2007年に創立された比較的新しい私立大学です。MRCPPはこの大学で中核をなす研究センターとなっています。昨年にはMRCPPは色素類の高機能化に関してインドネシアの大学でCenter of Excellenceの1つに選ばれました。そして、マ・チュン大学は今やインドネシア国内では著名な国立大学とならび高い評価を得ています。

研究センターの職員は、センター長のDr. Brotosudarmo、主席研究員は学長で兼務のDr. Limantaraと私、研究員4名、研究補助員2名、テクニシャン1名、秘書が1人です。研究員の3名は日本で修士の学位を取っています。残念ながら、まだ大学院は設置されておらず、従って学生もおりません。

設備は、島津のLCMS 8030、HPLC LC20、分光器、Beckman超遠心機、冷却遠心器、AKTA start、各種細胞波破碎機など、一般の機材はほぼそろっていますが、遺伝子関係はほとんどありません。私が見た限りインドネシア国内のいくつかの有名大学と比較しても設備は整っています。しかし、この大学に限ることはありませんが、研究環境はあまり整っているとは言えません。基本的なインフラも完全ではなく、物流にも問題があります。試薬、消耗品などは注文してから届くまで数か月間もかかることもあります。また、実験器具、薬品などの物品はほとんどが輸入品であり、日本と比べて高価です。

予算は採択される科研費によって毎年変わりますが、年間の経費は日本円換算で600万円以上、昨年度は約900万円でした。それに校費、約400万円（この数年間の平均額）が加わります。職員の人件費はすべて大学等の負担で別枠です。驚いたことに、職員の給料は日本とは異なりとても低いです。大学や都市によって変わるようですが、ちなみに、この研究所の学部卒の研究補助員の基本給は月に約1万2千円、修士修了の研究員で約2万3千円程度です。また、研究員によっては採択された研究費によって、月1万円程度の増額もあるようです。余談になりますが、センター長と学長のお二人は、公務の傍ら研究費獲得のための申請書そして報告書作りに日々没頭しています。こんなところは日本の現状とまるでかわりません。

このセンターのこれまでの研究課題は光合成細菌のLH2の解析やインドネシアの生物多様性を活かした藻類の色素の分析などが主になっていますが、成果は、創設7年目ということもあり、残念ながら多くはありません。しかし、国内外との研究交流は日本以上に盛んで、数多くの大学間協定を結んでおり訪問客が絶えません。国際学会、国内学会の発表は数多く、国際学会の開催も3回あります。紙面の都合上詳細を述べることはできませんでしたが、研究センターの職員、研究内容、成果については、ホームページ（下記）をご覧ください。なお、ホームページに写真がありますが、MRCPPは円筒形の建屋の4階にあり、Kawi山系の雄大な山並みが一望できます。最後に、この大学は今や理系中心の総合大学として大きく発展しようとしています。その中でこのMRCPPがさらにどのように進展していくのか、これからが楽しみです。

研究センターホームページ：<http://mrcpp.machung.ac.id/>

大学ホームページ：<http://machung.ac.id/>

これまで開催した国際学会とそのホームページ

2nd (2013) Natural Pigments Conference for South-East Asia: <http://np-sea.machung.ac.id>

2011 Humboldt-International Conference on Natural Sciences: <http://humboldt-icons.machung.ac.id>

集会案内

第22回「光合成セミナー2014：反応中心と色素系の多様性」の開催案内

期日： 2014年（平成26）年7月12日（土）午後2時から7月13日（日）午後4時まで
場所： 名古屋工業大学 (<http://www.nitech.ac.jp/access/index.html>)
開催の目的： 光合成の光反応系に関して、物理学、化学、生物学を融合した討論を行う。また、光合成生物、光化学反応系の進化に関する事項についても討論する。
協賛： 日本光合成学会

内容：

1. 講演会

- 「時間分解蛍光分光法を用いた光合成初期過程の観測」
秋本 誠志（神戸大学 分子フォトサイエンス研究センター）
「非線形レーザー分光法による液体界面の研究」
山口 祥一（埼玉大学 大学院理工学研究科）
「光化学系とアンテナ ～シアノバクテリアの新規アンテナ-光化学系I超複合体～」
渡邊 麻衣（東京大学 大学院総合文化研究科）

2. 口頭発表 （討論を含めて一人10分から20分を予定）
3. ポスター発表 （図1枚を使い、3分間以内で要旨の説明を行う）

申込：

発表申し込み締め切り 平成26年7月4日（金）
参加申し込み締め切り 平成26年7月4日（金）

参加費：（7月12日の懇親会費、7月13日の昼食代を含む）

一般 5,000円（予定）
学生 3,000円（予定）

世話人： 秋本誠志（神戸大学）、大岡宏造（大阪大学）、大友征宇（茨城大学）、出羽毅久（名古屋工業大学）、永島賢治（神奈川大学）

申し込み・問い合わせ先：出羽毅久（e-mail: takedewa@nitech.ac.jp, tel/fax: 052-735-5144）
プログラムおよび今後の案内は下記ホームページにて、更新情報を随時、掲載いたします。

http://www.bio.sci.osaka-u.ac.jp/~ohoka/photosyn_seminar_2014/top.html

その他： このセミナーでは、光合成生物の進化も含めた光反応系の基礎から応用までを幅広く議論し、異分野の学生・研究者が楽しく交流できる場を提供していきたいと考えています。また新しい研究テーマや方向性のヒントが得られることも期待しています。今後の運営・内容等に関してご意見等がありましたら、遠慮無く世話人代表までメールをいただければ幸いです。

集会案内

若手の会活動報告 ～第十回セミナーの開催の告知～

立命館大学 生命科学部 生命情報学科
浅井 智広

5月30日と31日の二日間の日程で第5回日本光合成学会年会が近畿大学農学部（奈良キャンパス）で開催されます。若手の会第十回セミナーを合わせて開催します。今回は主に光合成の光反応に焦点を当て、光捕集反応や電子伝達反応、その生理的制御に関する議論を深めたいと考えています。ポスドクや学生をはじめ、将来の光合成研究を担っていく若手研究者の多くの参加をお待ちしています。現在までに決定している内容は下記の通りです。

日時： 5月31日 シンポジウム終了後～（19:00頃までに終了予定）

場所： 近畿大学農学部（奈良キャンパス） 212教室

講師（敬称略）：

藤井 律子（大阪市立大学複合先端研究機構・准教授）

得津 隆太郎（基礎生物学研究所・助教）

より詳細な予定などの最新情報は、若手の会のメーリングリストおよびホームページ（<https://sites.google.com/site/photosynwakate/home>）でご案内します。その他、セミナーや若手の会に関するお問い合わせは、浅井智広（Tel: 077-599-4323, E-mail: cazai@fc.ritsumeai.ac.jp）まで、お気軽にご連絡ください。光合成学会若手の会では、実年齢や身分、所属を問わず、多くの研究者の方々の積極的な参加を歓迎します。現場の研究者が若い気持ちで交流することは、学際性の強い光合成研究を推進していくうえで絶対不可欠なものだと思います。この記事を読んでいただいた先生方には、ご自身の参加の検討だけでなく、ご指導中の学生やポスドクの方に若手の会への参加を是非お勧めいただきたいと思います。

事務局からのお知らせ

★入会案内

本会へ入会を希望される方は、会費（個人会員年会費：¥1,500、賛助法人会員年会費：¥50,000）を郵便振替（加入者名：日本光合成学会、口座番号：00140-3-730290）あるいは銀行振込（ゆうちょ銀行、019店（ゼロイチキューと入力）、当座、0730290 名前：ニホンコウゴウセイガクカイ）にて送金の上、次ページの申し込み用紙、または電子メールにて、氏名、所属、住所、電話番号、ファックス番号、電子メールアドレス、入会希望年を事務局までお知らせください。

★会費納入のお願い

学会の運営は、皆様に納めていただいております年会費によりまかなわれております。当該年度の会費が未納の場合、光合成研究が送られてくる封筒に、会費未納が印字されています。ご都合のつくときに、会費を納入ください。1年間会費を滞納された場合、次年度よりお名前が会員名簿から削除され、光合成研究は届かなくなります。再入会される場合は、未納の分もあわせてお支払いいただきます。会費納入状況などにつきましては、ご遠慮なく事務局（shikanai@pmg.bot.kyoto-u.ac.jp）までお問い合わせください。会員の皆様のご理解とご協力をお願い申し上げます。

日本光合成学会会員入会申込書

平成 年 月 日

日本光合成学会御中

私は日本光合成学会の趣旨に賛同し、平成 年より会員として入会を申し込みます。

内に会員名簿上での公開承諾項目に○印をつけてください

氏名（漢字）（必須）

氏名（ひらがな）

氏名（ローマ字）

所属

住所1

〒

住所2（自宅の方または会誌送付先が所属と異なる場合にのみ記入）

〒

TEL1

TEL2（必要な方のみ記入）

FAX

E-mail

個人会員年会費 1,500円（会誌、研究会、ワークショップなどの案内を含む）

賛助法人会員年会費 50,000円（上記と会誌への広告料を含む）

（振込予定日：平成 年 月 日）（会員資格は1月1日～12月31日を単位とします）

*複数年分の会費を先払いで振り込むことも可能です。その場合、通信欄に（何年度～何年度分）とお書き下さい。

連絡先

〒060-0819 札幌市北区北19条西8丁目

北海道大学 低温科学研究所

生物適応機構学（田中歩）研究室内

日本光合成学会

TEL:011-706-5493 / FAX:011-706-5493

ホームページ: <http://photosyn.jp>

郵便振替口座 加入者名：日本光合成学会 口座番号：00140-3-730290

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキュウと入力)、当座、0730290

名前：ニホンコウゴウセイガッカイ

日本光合成学会会則

第1条 名称

本会は日本光合成学会（The Japanese Society of Photosynthesis Research）と称する。

第2条 目的

本会は光合成の基礎および応用分野の研究発展を促進し、研究者相互の交流を深めることを目的とする。

第3条 事業

本会は前条の目的を達成するために、シンポジウム開催などの事業を行う。

第4条 会員

1. 定義

本会の目的に賛同する個人は、登録手続を経て会員になることができる。また、団体、機関は、賛助会員になることができる。

2. 権利

会員および賛助会員は、本会の通信および刊行物の配布を受けること、本会の主催する行事に参加することができる。会員は、会長を選挙すること、役員に選出されることことができる。

3. 会費

会員および賛助会員は本会の定めた年会費を納めなければならない。

第5条 組織および運営

1. 役員

本会の運営のため、役員として会長1名、事務局長1名、会計監査1名、常任幹事若干名をおく。役員任期は2年とする。会長、常任幹事は連続して二期を越えて再任されない。事務局長は五期を越えて再任されない。会計監査は再任されない。

2. 幹事

幹事数名をおく。幹事の任期は4年とする。幹事の再任は妨げない。

3. 常任幹事会

常任幹事会は会長と常任幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。常任幹事会は本会の運営に係わる事項を審議し、これを幹事会に提案する。事務局長と会計監査は、オブザーバーとして常任幹事会に出席することができる。

4. 幹事会

幹事会は役員と幹事から構成され、会長がこれを招集し議長となる。幹事会は、常任幹事会が提案した本会の運営に係わる事項等を審議し、これを決定する。

5. 事務局

事務局をおき、事務局長がこれを運営する。事務局は、本会の会計事務および名簿管理を行う。

6. 役員および幹事の選出

会長は会員の直接選挙により会員から選出される。事務局長、会計監査、常任幹事は会長が幹事の中から指名し、委嘱する。幹事は常任幹事会によって推薦され、幹事会で決定される。会員は幹事を常任幹事会に推薦することができる。

第6条 総会

1. 総会は会長が招集し、出席会員をもって構成する。議長は出席会員から選出される。
2. 幹事会は総会において次の事項を報告する。
 - 1) 前回の総会以後に幹事会で議決した事項
 - 2) 前年度の事業経過
 - 3) 当年度および来年度の事業計画
3. 幹事会は総会において次の事項を報告あるいは提案し、承認を受ける。
 - 1) 会計に係わる事項
 - 2) 会則の変更
 - 3) その他の重要事項

第7条 会計

本会の会計年度は1月1日から12月31日までとする。当該年度の経理状況は、総会に報告され、その承認を受ける。経理は、会計監査によって監査される。本会の経費は、会費および寄付金による。

付則

- 第1 年会費は個人会員1,500円、賛助会員一口50,000円とする。
- 第2 本会則は、平成14年6月1日から施行する。
- 第3 本会則施行後第一期の会長、事務局長、常任幹事にはそれぞれ、第5条に定める規定にかかわらず、平成14年5月31日現在の会長、事務局担当幹事、幹事が再任する。本会則施行後第一期の役員および幹事の任期は、平成14年12月31日までとする。
- 第4 本会則の改正を平成21年6月1日から施行する。

日本光合成学会の運営に関する申し合わせ

1. 幹事会：
幹事は光合成及びその関連分野の研究を行うグループの主催者である等、日本の光合成研究の発展に顕著な貢献をしている研究者とする。任期は4年とするが、原則として再任されるものとする。
2. 事務局：
事務局長の任期は2年とするが、本会の運営を円滑に行うため、約5期（10年）を目途に再任されることが望ましい。
3. 次期会長：
会長の引き継ぎを円滑に行うため、次期会長の選挙は任期の1年前に行う。
4. 常任幹事会：
常任幹事会の運営を円滑におこなうため、次期会長は常任幹事となる。

編集後記

今号は、2013年9月に田中会長のお膝元の北海道大で開かれた「環境変動への植物の呼吸の応答：ミクロからマクロまで縦断的な理解に向けて」と題したシンポジウムの講演者の方々に「植物の呼吸」に関する記事を書いていただきました。光合成と密接に関わる呼吸系に関して、タンパク質の分子メカニズムから地球レベルのシミュレーションモデルまで、分野縦断的な特集になりましたが、いかがだったでしょうか。研究対象のスケールが異なると、問題点や疑問点が全く異なる点に驚かされます。今号に対するご意見や本誌に対するご要望がございましたら、knoguchi@bs.s.u-tokyo.ac.jpまで是非お知らせください。

<東京大学 野口 航>

記事募集

日本光合成学会では、会誌に掲載する記事を会員の皆様より募集しています。募集する記事の項目は以下の通りです。

- トピックス：光合成及び関連分野での纏まりのよいトピックス的な記事。
- 解説：光合成に関連するテーマでの解説記事。
- 研究紹介：最近の研究結果の紹介。特に、若手、博士研究員の方からの投稿を期待しています。
- 集会案内：研究会、セミナー等の案内。
- 求人：博士研究員、専門技術員等の募集記事。
- 新刊図書：光合成関係、または会員が執筆・編集した新刊図書の紹介。書評も歓迎します。

記事の掲載を希望される方は、会誌編集長、野口 (knoguchi@bs.s.u-tokyo.ac.jp) までご連絡ください。

「光合成研究」編集委員会

編集長 野口 航 (東京大学)
編集委員 西山 佳孝 (埼玉大学)
編集委員 園池 公毅 (早稲田大学)
編集委員 田中 亮一 (北海道大学)

日本光合成学会 2013-2014年役員

会長	田中 歩 (北海道大学)	
事務局長	鹿内 利治 (京都大学)	
常任幹事	池内 昌彦 (東京大学)	前会長
常任幹事	野口 航 (東京大学)	編集長
常任幹事	西山 佳孝 (埼玉大学)	編集委員
常任幹事	園池 公毅 (早稲田大学)	編集委員
常任幹事	久堀 徹 (東京工業大学)	渉外
常任幹事	太田 啓之 (東京工業大学)	渉外
常任幹事	皆川 純 (基礎生物学研究所)	光生物協会
常任幹事	日原 由香子 (埼玉大学)	年会 2013年
常任幹事	熊崎 茂一 (京都大学)	年会 2014年
会計監査	大岡 宏造 (大阪大学)	
編集委員	田中 亮一 (北海道大学)	
ホームページ	高林 厚史 (北海道大学)	

光合成研究 第24巻 第1号 (通巻69号) 2014年4月30日発行

日本光合成学会

〒060-0819 札幌市北区北19条西8丁目

北海道大学低温科学研究所

生物適応研究室内

TEL & FAX : 011-706-5493

e-mail : jspr@photosyn.jp

ホームページ : <http://photosyn.jp/>

郵便振替口座 加入者名 : 日本光合成学会 口座番号 : 00140-3-730290

銀行振込の場合 ゆうちょ銀行、019店(ゼロイチキョウと入力)、当座、0730290

名前 : ニホンコウゴウセイガツカイ
