

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間に位置して、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る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^{29,10)}。

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

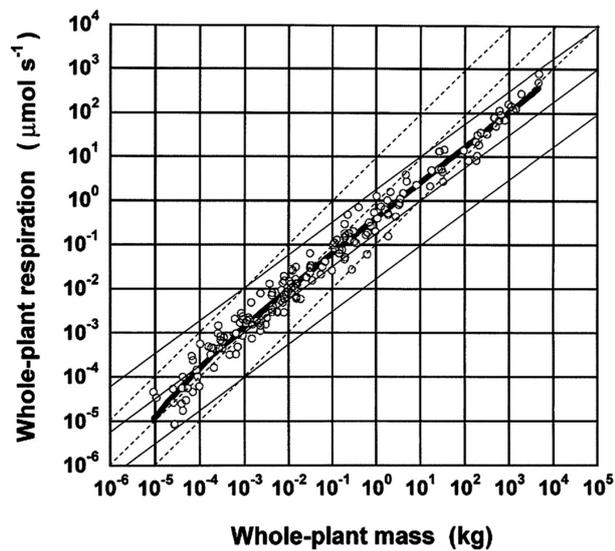


図1 植物の個体重量（横軸）と個体呼吸（縦軸）の関係

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。どのモデルが適当か、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、现阶段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は殆どである。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

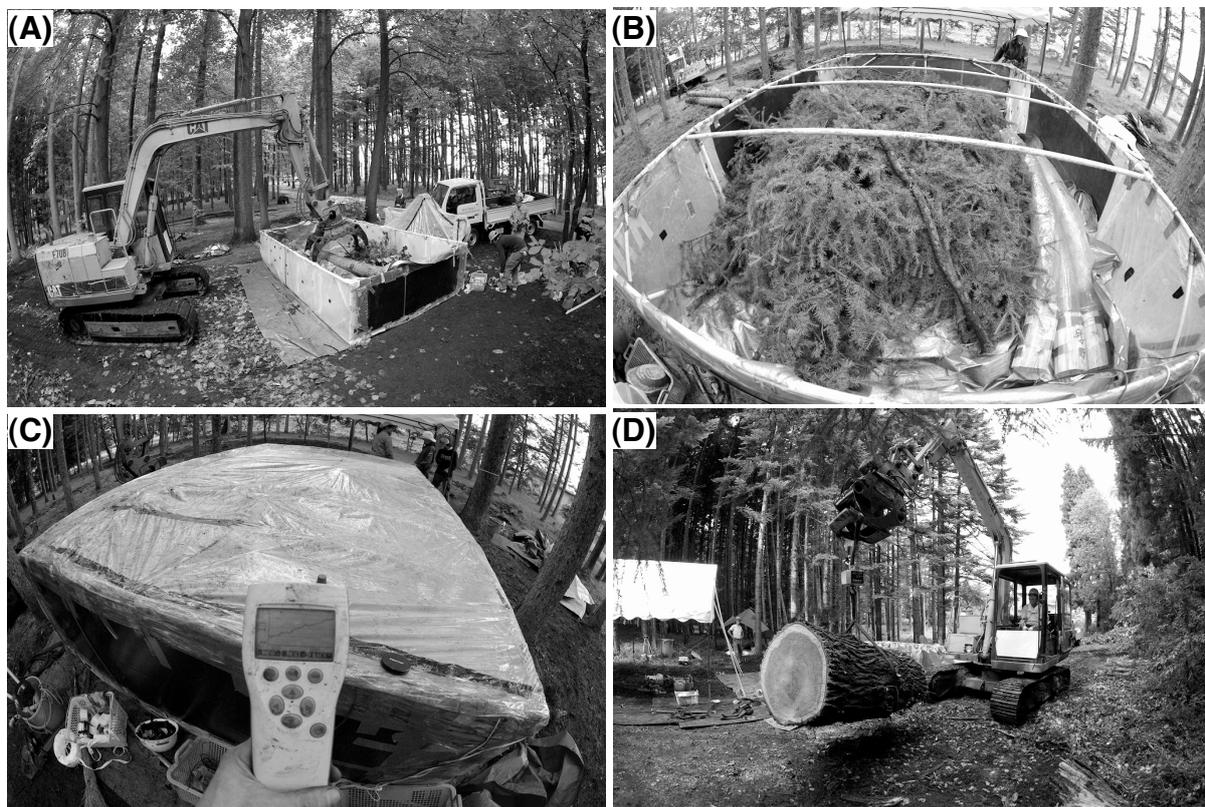


図2 個体呼吸測定の様子

(A) 重機を用いて呼吸測定サンプルを容積 8 m³の箱型チャンパーに入れていくところ。チャンパ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パ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) チャンパ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、チャンパ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) チャンパ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。チャンパー体積は約 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 時間半で終えた。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でてくる。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

1. Sibly, R.M., Brown, J.H. and Kodric-Brown, A. (2012) *Metabolic Ecology* John Wiley & Sons, West Sussex, USA
2. 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.
3. 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.
4. Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
5. Levin, S.A. (1999) *Fragile Dominion*, Perseus Publishing, Cambridge, UK.
6. Chave, J. (2013) The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecol. Lett.* 16, 4-16.
7. 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.
8. 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.
9. 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.
10. 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.
11. 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.
12. 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.
13. Kleiber, M. (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia* 6, 315-353.
14. 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.
15. 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.
16. Whitfield, J. (2006) *In the Beat of a Heart: Life, Energy, and the Unity of Nature* Joseph Henry Press, Washington, USA.
17. 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.
18. Yoda, K. (1983) Community respiration in a lowland rainforest in Pash, Peninsular Malaysia. *Jpn. J. Ecol.* 33, 183-197.
19. Mori, S. and Hagihara, A. (1988) Respiration in stems of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) trees. *J. Jpn. For. Soc.* 70, 481-487.
20. Mori, S. and Hagihara, A. (1991) Root respiration in *Chamaecyparis obtusa* trees. *Tree Physiol.* 8, 217-225.
21. 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.
22. Hozumi, K. (1987) Analysis of growth curve of stem volume in some woody species using u-w diagram. *J. Plant Res.* 100, 87-97.
23. 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.
24. 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.
25. 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