

解説

光呼吸で発生したNH₃は植物のNH₃ガス交換に影響を与えるのか？

¹農業生物資源研究所・植物生産生理機能研究ユニット

²森林総合研究所・生物学研究領域

宮澤真一^{1,2,1} 宮尾（徳富）光恵¹

農耕地への過剰な窒素化学肥料の投入によって、大気中のアンモニア（NH₃）は増えつつある。土壌に蓄積した過剰なNH₃は河川の富栄養化や、温室効果ガスである亜酸化窒素（N₂O）の生成など、様々な環境問題を引き起こす。植物は大気中のNH₃を葉から放出・吸収する性質があり（NH₃ガス交換）、大気NH₃の動態に大きな影響を与えている。特に、C₃植物に特徴的な光呼吸は、その代謝過程でNH₃を生成し、葉のNH₃ガス交換との関連が指摘されてきた。葉のNH₃ガス交換と光呼吸との関係について調べた先行研究と、イネを用いた我々の研究結果についてまとめ、NH₃ガス交換の生物学的意義について考察する。

1. はじめに

光呼吸の代謝プロセスは、暗呼吸と呼ばれる本来の呼吸の代謝プロセスとは全く性質が異なっている。酸素を消費し、CO₂を放出することが両者の唯一の共通点といえる。呼吸はNADHなどの還元力やATP、さらに、アミノ酸の炭素骨格である2-オキソグルタル酸（2-OG）を供給するのに対し、光呼吸はATPや還元力をむしろ消費してしまう。

呼吸は基本的にミトコンドリアで行われるが、光呼

吸は葉緑体、ペルオキシソーム、ミトコンドリアの3つのオルガネラが関与している。Rubiscoによって、カルビン回路の代謝物であるリブローズ-1,5-ビスリン酸（RuBP）にCO₂が付加されると、3-ホスホグリセリン酸（3-PGA）が2分子生成される。3-PGAはカルビン回路によって代謝され、デンプンやショ糖などが合成される。

一方、RubiscoはCO₂だけではなく、O₂とも競合的に反応する。RubiscoがO₂と反応することによって光呼吸の反応が開始される（図1）。RuBPにO₂が付加されると、3-PGAと2-ホスホグリコール酸（2-PG）がそれぞれ1分子ずつ生成される。3-PGAはカルビン回路で代謝されるのに対し、2-PGは代謝されない。植物はATPや還元力などのエネルギーを費やし、さらにはせっかく固定したCO₂も放出しながら、2-PGを3-PGAに変換している。このように、2-PGを3-PGAに変換する過程が光呼吸である。また、光呼吸経路ではミトコンドリアからアンモニア（NH₃）が発生するという特徴がある。

ミトコンドリアで発生したNH₃は葉緑体に存在するGS/GOGAT回路によって同化される。教科書では、光呼吸で発生したNH₃は完全にリサイクルされ、正味で生成するNH₃はゼロとされている。しかし、光呼吸で発生し

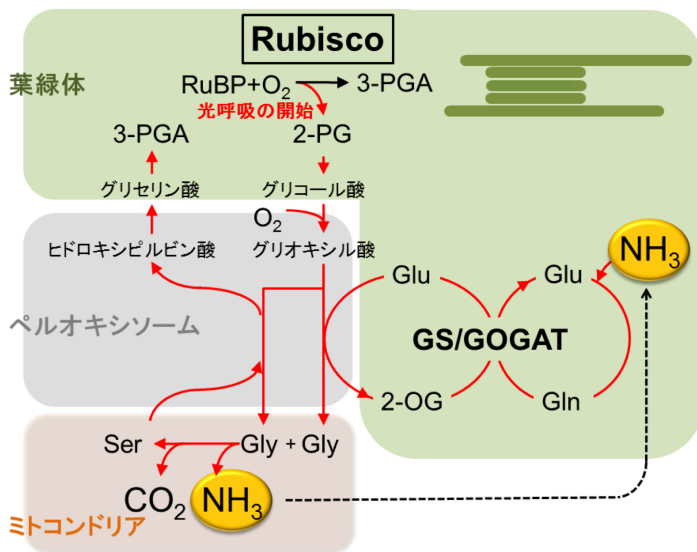


図1 光呼吸経路の概略図

* 連絡先 E-mail: miyashin@affrc.go.jp

た NH_3 は細胞質を横切って同化場所である葉緑体にまで到達しなくてはならない。そのため、葉の周囲の NH_3 濃度が低いときには、光呼吸で発生した NH_3 の一部はシンプラストからアポプラストに向かって輸送され、気孔を通過して大気に拡散してしまうといわれる。したがって、このような場合には、光呼吸経路で発生した NH_3 は完全にはリサイクルされてはいないだろう。一方で、葉は周囲の NH_3 濃度が高いときは大気中の NH_3 を吸収する。このように、植物は大気中の NH_3 を放出・吸収する性質がある (NH_3 ガス交換)。1960年頃から現在まで、光呼吸と NH_3 ガス交換との関係がいくつかの植物について調べられてきた。この総説では、先行研究の結果とイネを用いた我々の最近の研究結果についてまとめ、 NH_3 ガス交換の生物学的意義について考察する。

2. 光呼吸を止めると光合成速度が減少する原因：葉にとってアンモニアは毒なのか？

1979～90年初頭にかけて、シロイヌナズナやオオムギなどから、光呼吸経路に変異を有した変異体が数多く単離された。光呼吸変異体を初めて単離したのは、SomervilleとOgrenである。彼らは薬剤処理によって突然変異を誘発させたシロイヌナズナを、1%という高濃度の CO_2 濃度条件でしばらく育成した後、通常レベルの CO_2 濃度 (0.03%) に移してネクロシスを示す個体を選抜することで、光呼吸変異体を単離した。彼らは、この手法で葉緑体のFd-GOGATが欠損した変異体を選抜した¹⁾。GOGAT変異体は、大気 O_2 濃度を増加させて光呼吸を促進させると、葉にアンモニウムイオン (NH_4^+) が蓄積するのと並行し、 CO_2 固定速度が急激に低下した。当時、光呼吸で発生した NH_4^+ の同化は、グルタミン酸デヒドロゲナーゼ (GDH) とGS/GOGAT、どちらによって行われているのか結論は得られていなかった。しかし、彼らが単離したGOGAT変異体の解析によって、光呼吸で発生した NH_4^+ はGDHではなく、GS/GOGATによって同化されることが明瞭となった。

Somervilleらの研究に先だつて、Krogmannはハウレンソウの単離葉緑体を用いた実験によって、 NH_3 は強力な脱共役剤として機能し、葉緑体の光リン酸化反応を阻害させるという結果を報告していた²⁾。Somervilleらは、この結果をもとに、GOGAT変異体でみられた CO_2 固定速度の低下は、 NH_4^+ の蓄積が原因であろうと結論

付けた。一方で、Blackwell et al. (1987)は、オオムギのGS変異体の切り葉を用いた巧みな実験によって、葉の NH_4^+ 含量の増加と CO_2 固定速度の低下との間には関連性がないことを示している³⁾。Blackwellによれば、 CO_2 固定速度の低下は、Rubiscoの基質であるRuBPの再生産が抑えられることや、チラコイド膜で生産された還元力が消費しきれず、有害な活性酸素が生成することに起因していると考えられている。それでは、なぜ単離葉緑体は NH_3 に対して感受性を示すのに対し、葉は示さないのだろうか？

コムギの葉片に放射性同位体ラベルした NH_4^+ ($^{13}\text{NH}_4^+$) を与える実験によって、葉は細胞内の過剰な NH_3 をアポプラストに排出するメカニズムを有することが示されている⁴⁾。もしかしたら、葉はこのような排出メカニズムを機能させることによって、葉緑体に過剰な NH_3 が蓄積されるのを防いでいるのかも知れない。

3. 植物の葉のアンモニアガス交換速度と光呼吸活性との関係

植物は、 CO_2 と同様に大気中の NH_3 を葉から吸収、放出する性質がある。Farquhar et al. (1980) は、インゲンマメの地上部を透明なチャンバーで囲み、チャンバーに流入する NH_3 濃度 (大気 NH_3 濃度) を様々に変えながら、チャンバーから出てきた空気を硫酸をまぶしたガラスビーズが入ったカラムに通すことで、空気中の NH_3 をトラップした⁵⁾。そして、トラップした NH_3 量と流量からインゲンマメ地上部の NH_3 吸収速度 (F_{NH_3}) を推定した。その結果、大気 NH_3 濃度をX軸に F_{NH_3} をY軸にプロットすると、両者の間には正の直線関係が存在し、X軸と交叉していた (図2)。その交点は NH_3 補償点 (γ) と呼ばれ、葉肉細胞の細胞壁の NH_3 濃度を反映していると考えられている⁵⁾。この直線関係は、大気中の NH_3 濃度が γ より高ければ、植物は大気中の NH_3 を吸収し、一方、低ければ大気に向かって NH_3 を放出する事を意味している。

γ は植物の NH_3 放出能の指標として扱われ、穀物や作物を中心に調べられてきた。一般的に、 γ は栄養成長期よりも開花期で高くなる傾向があり、また、土壌の窒素含量が高くなるほど増加する傾向が知られている^{6,7)}。また、溶液の温度やpHが高ければ、 NH_3 は溶液に溶けにくくなるので γ は気温やpHの上昇とともに増加する⁵⁾。報告されている γ 値は0.4～30 ppb (20～30°Cで

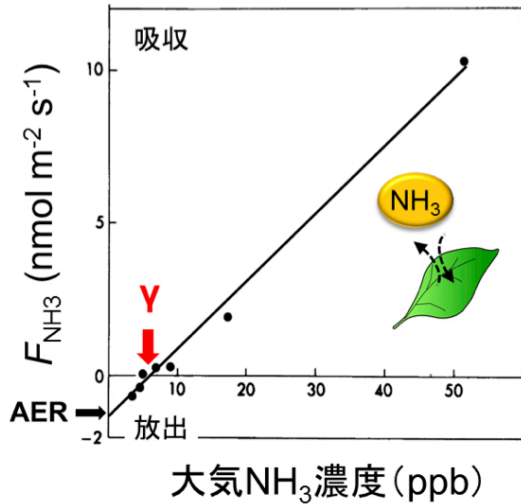


図2 インゲンマメ地上部のNH₃吸収速度 (F_{NH_3}) と大気NH₃濃度との関係⁵⁾

Farquhar et al. (1980)をもとに作成。 γ はNH₃補償点であり、X軸との交点から求められる。AERは大気NH₃濃度がゼロのときのNH₃放出速度を意味し、Y切片から求められる。

測定) と大きな幅があり、大気NH₃濃度の範囲 (1~10 ppb) と重なっている。したがって、種や生育環境などの違いによって、植物の葉は大気中のNH₃のシンクとなり、また、ソースともなり得る。

細胞壁の温度やpHが一定であるとする、 γ に影響を与える要因は主に6つ挙げられる。① 蒸散流に伴って、根から葉に運ばれる無機体窒素に由来するNH₄⁺の量、② 葉に含まれるタンパク質やアミノ酸などの分解によって遊離するNH₄⁺の量、③ 硝酸同化反応によって生成するNH₄⁺の量、④ 光呼吸反応によって生成するNH₄⁺の量である。さらに、これらのNH₄⁺発生量に加えて、⑤ NH₄⁺同化酵素 (GSなど) によるNH₄⁺の同化量、および、⑥ シンプラスト-アポプラスト間のNH₄⁺の輸送量が挙げられる。

Rubiscoのオキシゲナーゼ活性 (V_o) に比例して④は多くなるはずである。そこで、いくつかの研究によって、 V_o とNH₃ガス交換速度との関係が調べられてきた。 V_o はチャンバー内のCO₂濃度やO₂濃度を変える事で調節が可能である。チャンバー内のO₂濃度が高ければ V_o は上昇し、逆に、CO₂濃度が高ければ V_o は低下する傾向がある。今までに、コムギ、ダイズ、アブラナ、イネにおいて、 V_o の変化に伴うNH₃放出速度 (AER, 図2を参照) の変化が調べられてき

た^{6,8-10)}。その結果、チャンバー内のO₂濃度を増加させると、アブラナではAERはほとんど変化しなかったが、コムギ、ダイズ、イネではAERは顕著に増加した。アブラナの結果を別にすれば、光呼吸の促進に伴ってNH₄⁺の発生量が増えたため、AERが増加したと考えられる。一方で、これらの先行研究は全てO₂濃度を変える事で V_o を調節しており、CO₂濃度を変える事で V_o を調節し、AERや γ を測定した研究は一つもなかった。

そこで、我々は、葉が置かれたCO₂濃度環境を変化させて V_o を調節し、AERや γ を測定する実験システムを作製した¹¹⁾。十分な窒素施肥のもとで育成したイネの γ を調べた結果、イネの γ は通常のCO₂濃度条件 (Amb; 360 ppm) で0.4~0.6 ppbを示すことがわかった (図3)。インゲンマメ、オオムギ、アブラナの γ 値は約5 ppbなので¹¹⁾、イネの γ はこれらの植物の約10分の1と非常に低いことがわかる。さらに、CO₂濃度を変化させて V_o を変えても、イネの γ はほとんど影響を受けないことも明らかとなった (図3)。AERも γ と同様の結果を示し、先行研究の結果とは非常に対照的であった。

ごく最近、高濃度の大气CO₂環境 (高CO₂環境) で育成したオオムギの γ の変化が報告されている¹²⁾。彼らは γ を葉のアポプラスト液中のNH₄⁺濃度とpHから推定した。彼らによれば、オオムギの γ は高CO₂環境 (800 ppm CO₂) で70-80%も低下することを示してお

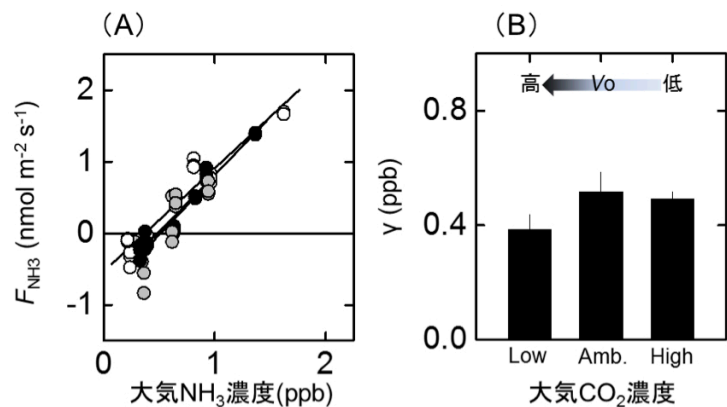


図3 大気CO₂濃度の変化が、イネ葉身のNH₃吸収速度 (F_{NH_3}) と大気NH₃濃度との関係 (A)、およびNH₃補償点 (γ) に与える影響 (B) ¹¹⁾

葉身を透明なアクリル製チャンバーで囲み、チャンバー内 (大気中) のCO₂濃度やNH₃濃度をコントロールし、計測を行った。大気CO₂濃度は三段階に調節した: 190 ppm (○, Low)、360 ppm (●, Amb.)、750 ppm (●, High)。現在の大气CO₂濃度は約390 ppmである。 V_o はRubiscoのオキシゲナーゼ活性を示す。

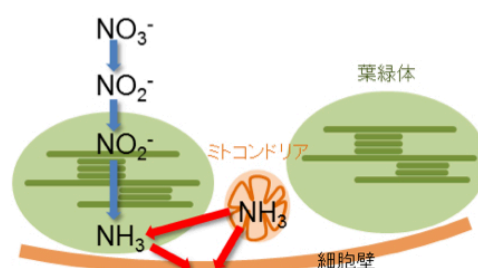
り、我々のイネの結果とはかなり矛盾していた。厳密には同じ実験系での比較が必要ではあるが、以上の結果をまとめると、(1) イネの γ は他の種に比べて低いこと、(2) γ の V_0 に対する応答は、処理方法によって(O_2 濃度を変えるのか、もしくは CO_2 濃度を変えるのか)、さらに、種や生育環境によって全く異なることが示唆された。

4. イネの低いアンモニア放出能

我々の研究によって、イネ葉の γ 値は、インゲンマメ、オオムギ、アブラナで報告された値に比べるとだいぶ低いという結果が得られた¹¹⁾。我々はイネの γ が低い原因を二つ考察している。一つは、植物によって利用する土壌の窒素態の違いである。インゲンマメ、オオムギ、アブラナなど基本的に畑地で栽培される植物は、硝酸態窒素を好む好硝酸性植物である。一方、イネはアンモニア態窒素を好む好アンモニア性植物である。イネのハビタットである湖沼や水田などの湛水地の土壌は還元的であり、硝酸よりも NH_4^+ が多いことと関連している¹³⁾。通常、硝酸は主に葉で同化され、 NH_4^+ は根で同化されるといわれる¹⁴⁾。実際、 γ の測定に用いられたインゲンマメ、オオムギ、アブラナは硝酸を与えて栽培されており、アブラナについては、与える硝酸濃度の上昇に伴って葉のアポプラスト液中の NH_4^+ 濃度が上昇することが確認されている¹⁵⁾。好アンモニア性植物であるイネの γ がインゲンマメやオオムギなどに比べて低いのは、葉における硝酸同化量の違いで説明できるのかもしれない(図4)。

高 CO_2 環境下におけるイネとオオムギの γ の応答の違いは、何によって説明できるのだろうか?一般的に、高 CO_2 環境で気孔は閉鎖することが知られている。気孔閉鎖に伴う葉の蒸散速度の低下はイネとオオムギで大きな違いはなかったため、根から葉への無機態窒素(上記①)の輸送量の違いが γ の応答の違いをもたらしたとは考えにくい。また、高 CO_2 環境下における光合成速度の増加も両種で同程度であったため、光呼吸に由来する NH_4^+ 発生量(上記④)の違いでもないだろう。一方、先行研究によって、葉の硝酸同化は高 CO_2 環境で抑制されることが示されている¹⁶⁾。上述したように、オオムギの葉の硝酸同化がイネよりも活発に行われているのであれば、オオムギの γ が高 CO_2 環境で大きく減少するのは¹²⁾、硝酸同化が抑制され、葉緑体中の NH_3 濃度が低下するためなのかも知れない。

(A) 好硝酸性植物



(B) イネ(好アンモニア性植物)

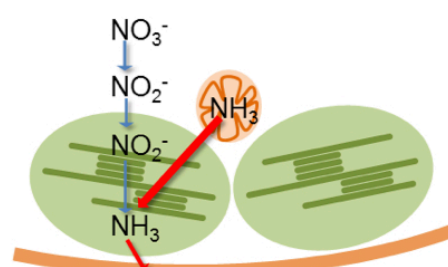


図4 好硝酸性植物(A)と好アンモニア性植物であるイネ(B)の葉肉細胞における NH_3 フラックスの違い(仮説) 赤い矢印は NH_3 のフラックスを示し、青い矢印は硝酸同化反応における NO_3^- と NO_2^- のフラックスを示している。矢印の太さはフラックスの大きさを表している。大気中の NH_3 濃度が低く、葉から NH_3 が放出する場合を想定している。 NH_3 濃度は NH_4^+ 濃度、温度、pHによって決まる。

もう一つの原因として考えられるのは、葉肉細胞の内部構造の違いである。葉緑体、ミトコンドリア、ペルオキシソームなどのオルガネラは、液胞によって細胞壁の内側に押しつけられるように存在するケースが多い。一方、イネの葉肉細胞を電子顕微鏡で観察すると、細胞表面積の大部分(95%以上)は葉緑体で占められている¹⁷⁾。つまり、イネの場合、ミトコンドリアなど葉緑体以外のオルガネラは細胞壁から遠ざけられ、周囲を葉緑体に取り囲まれるように存在することになる。このような特徴的な細胞内構造によって、ミトコンドリアで発生した光呼吸由来の CO_2 の約3割が葉緑体でトラップされ、イネの光合成を増加させているという¹⁸⁾。同様なことは NH_3 についてもあてはまり、低い γ を生み出すのに貢献していると考えられる(図4)。今後、様々な植物種を対象に γ を測定し、葉の解剖学的特性との関連を解析すれば、よりはっきりとした結論が得られるはずである。

野外に生育するオオムギを対象に、生育期間を通して NH_3 ガス交換を調べた研究がある¹⁹⁾。これによる

と、オオムギは生育期間を通じて NH_3 を放出していることが報告されている。ところが、水田に生育するイネは、施肥をした時を除けば、生育期間を通して大気中の NH_3 を吸収していた²⁰⁾。水田で報告されている大気 NH_3 濃度とオオムギの研究の大気 NH_3 濃度は2-7 ppbの範囲を示し、両者に大きな差はなかった^{11,19,21)}。したがって、オオムギと異なり、イネが大気中の NH_3 を吸収していたのは、イネの γ がオオムギに比べて低いことで説明できるだろう。

イネを用いた我々の研究結果と、イネの根の NH_4^+ 吸収速度を調べた先行研究の結果をもとにして、地上部全体の NH_3 吸収速度、および根全体の NH_4^+ 吸収速度を計算した。その結果、イネ地上部全体の NH_3 吸収速度は、根全体の NH_4^+ 吸収速度の3-7%を占めていた¹¹⁾。葉が吸収する窒素量は根と比べれば大きくはない。しかし、植物にとって、窒素はRubiscoなどの光合成タンパク質を構築するための重要な成分である。植物が NH_3 をそのまま大気に放出してしまうのか、それとも大気中の NH_3 を吸収して利用するのかは、植物の物質生産量や窒素利用効率に大きな影響を与えていると考えられる。

5. おわりに

窒素化学肥料の主成分である NH_3 は、ハーバー・ボッシュ法によって大気中の N_2 分子から合成される。世界全体の窒素化学肥料の年間合成量は1960年代から急激に増加し、近年の合成量は1960年比の約8倍にまで上昇した²²⁾。一方、世界全体の年間の穀物生産量は1960年に比べて、2倍程度の増加に留まっている。これは、植物の生育を上回る NH_3 が農耕地に投入されている事を意味する。余剰になった NH_3 は大気を浮遊し、 NH_3 ガス交換などを通して植物体に吸収されなければ、森林などの土壌にも蓄積することになる。過剰な NH_3 は多くの植物の生育に害を及ぼすといわれ、また、 NH_3 の硝化過程で生成する硝酸は河川の富栄養化、さらには、温室効果ガスである亜酸化窒素(N_2O)の生成も引き起こす²³⁻²⁵⁾。このような環境問題に対処するためには、大気中の NH_3 の動態を把握し、予測することが重要である。

シミュレーションモデルによって、大気 CO_2 濃度の増加など地球環境の変化に伴う大気 NH_3 動態を正確に予測するためには、草原や森林、落葉樹林や常緑樹林など、植生タイプごとの γ の情報が必要である²⁶⁾。し

かしながら、 γ は穀物や作物を中心に調べられ、他の植物に関しては極めて情報が少ない。我々のイネの研究結果によって、 γ の CO_2 応答は光呼吸活性の変化だけでは十分に説明できないことが示された。また、 γ の CO_2 応答に関する研究はイネとオオムギ以外に報告がなく、両種の応答も全く異なっていた。そのため、大気 CO_2 濃度の増加に伴う植生タイプごとの γ 値の変化を定量的に予測することは現段階では難しい。今後、 γ の種間差が生み出されるメカニズムや制御メカニズムを明らかにしていく必要がある。

Received June 18, 2014, Accepted July 1, 2014, Published August 31, 2014

参考文献

1. Somerville, C.R. and Ogren, W.L. (1980) Inhibition of photosynthesis in *Arabidopsis* mutants lacking leaf glutamate synthase activity. *Nature* 286, 257-259.
2. Krogmann, D.W. Jagendorf, A.T. and Avron M. (1959) Uncouplers of spinach chloroplast photosynthetic phosphorylation. *Plant Physiol.* 34, 272-277.
3. Blackwell, R.D., Murray, A.J.S. and Lea, P.J. (1987) Inhibition of photosynthesis in barley with decreased levels of glutamine synthetase activity. *J. Exp. Bot.* 38, 1799-1809.
4. Britto, D.T., Siddiqi, Y., Glass, A.D.M. and Kronzucker H.J. (2002) Subcellular NH_4^+ flux analysis in leaf segments of wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytol.* 155, 373-380.
5. Farquhar, G.D., Firth, P.M., Wetselaar, R. and Weir, B. (1980) On the gaseous exchange of ammonia between the leaves and the environment: Determination of the ammonia compensation point. *Plant Physiol.* 66, 710-714.
6. Morgan, J.A. and Parton, W.J. (1989) Characteristics of ammonia volatilization from spring wheat. *Crop Sci.* 29, 726-731.
7. Schjoerring, J.K., Husted, S. and Mattsson, M. (1998) Physiological parameters controlling plant-atmosphere ammonia exchange. *Atmos. Environ.* 32, 491-498.
8. Weiland, R.T. and Stutte, C.R. (1985) Oxygen influence on foliar nitrogen loss from soybean and sorghum plants. *Ann. Bot.* 55, 279-282.
9. Husted, S., Mattsson, M., Möllers, C., Wallbraun, M. and Schjoerring, J.K. (2002) Photorespiratory NH_4^+ production in leaves of wild-type and glutamine synthetase 2 antisense oilseed rape. *Plant Physiol.* 130, 989-998.
10. Kumagai, E., Araki, T., Hamaoka, N. and Ueno, O. (2011) Ammonia emission from rice leaves in relation to photorespiration and genotypic differences in

- glutamine synthetase activity. *Ann. Bot.* 108, 1381-1386.
11. Miyazawa, S.-I., Hayashi, K., Namura, H., Hasegawa, T. and Miyao, M. (2014) Elevated CO₂ decreases the photorespiratory NH₃ production but does not decrease the NH₃ compensation point in rice leaves. *Plant Cell Physiol.* (in press).
 12. Wang, L., Pedas, P., Eriksson, D. and Schjoerring, J.K. (2013) Elevated atmospheric CO₂ decreases the ammonia compensation point of barley plants. *J. Exp. Bot.* 64, 2713-2724.
 13. Buresh, R.J., Reddy, K.R. and van Kassel, C. (2008) Nitrogen transformations in submerged soils, in *Nitrogen in Agricultural Systems*. (Schepers, J.C. and Raun, W.R. eds.) pp 401-436. American Society of Agronomy, Madison.
 14. Heldt, H.-W. (2000) *Planzenbiochemie* (「植物生化学」:金井龍二 [訳]). Springer-Verlag, Tokyo.
 15. Husted, S., Hebbern, C.A., Mattsson, M. and Schjoerring, J.K. (2000) A critical experimental evaluation of methods for determination of NH₄⁺ in plant tissue, xylem sap and apoplastic fluid. *Physiol. Plant.* 109, 167-179.
 16. Bloom, A.J., Smart, D.R., Nguyen, D.T. and Searles, P.S. (2002) Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 1730-1750.
 17. Sage, T.L. and Sage, R.F. (2009) The functional anatomy of rice leaves: Implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice. *Plant Cell Physiol.* 50, 756-772.
 18. Busch, F.A. Sage, T.L., Cousins, A.B. and Sage, R.F. (2013) C₃ plants enhance rate of photosynthesis by reassimilating photorespired and respired CO₂. *Plant Cell Environ.* 36, 200-212.
 19. Schjoerring, J.K., Kyllingsbaek, A., Mortensen, J.V. and Byskov-Nielsen, S. (1993) Field investigations of ammonia exchange between barley plants and the atmosphere. I. Concentration profiles and flux densities of ammonia. *Plant Cell Environ.* 16, 161-167.
 20. Hayashi, K., Nishimura, S. and Yagi, K. (2008) Ammonia volatilization from a paddy field following applications of urea: Rice plants are both an absorber and an emitter for atmospheric ammonia. *Sci. Total Environ.* 390,485-494.
 21. Hayashi, K., Matsuda, K., Ono, K. and Tokida, T. (2013) Amelioration of the reactive nitrogen flux calculation by a day/night separation in weekly mean air concentration measurements. *Atmos Environ.* 79, 462-471.
 22. Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. and Polask, S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
 23. Pearson, J. and Stewart, G.R. (1993) The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. *New Phytol.* 125, 283-305.
 24. Matson, P.A., McDowell, W.H., Townsend, A.R., Vitousek, P.M. (1999) The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry* 46, 67-83.
 25. Schulze, E.D. Luyssaert, S.P. Ciais, P. Freibauer, A. Janssens, I.A. et al. (2009) Importance of methane and nitrous oxide for Europe's terrestrial greenhouse-gas balance. *Nature Geosci.* 2, 842-850.
 26. Dentener, F. J. and Crutzen, P. J. (1994) A three-dimensional model of the global ammonia cycle. *J. Atmos. Chem.* 19, 331-369.

Does NH₃ produced by photorespiration affect gaseous exchange of NH₃ in the leaves?

Shin-Ichi Miyazawa^{1,2,*} Mitsue Miyao¹

¹National Institute of Agrobiological Sciences, ²Forestry and Forest Products Research Institute