

特集 2 代謝スケーリング理論：個体生理と生態系をつなぐ統合的アプローチ

植物個体呼吸スケーリングの生態学的意義

森 茂太¹・小山 耕平^{2,3}・八木 光晴⁴・福森 香代子⁵

¹ 森林総合研究所植物生態研究領域

² 京都大学生態学研究センター (日本学術振興会特別研究員 PD)

³ 石川県立大学生物資源環境学部植物生態学研究室

⁴ 長崎大学水産学部

⁵ 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター

Ecological significance of whole-plant metabolic scaling

Shigeta Mori¹, Kohei Koyama^{2,3}, Mitsuharu Yagi⁴ and Kayoko Fukumori⁵

¹Plant Ecology Research Division, Forestry and Forest Products Research Institute

²Center for Ecological Research, Kyoto University (JSPS Research fellow)

³Laboratory of Plant Ecology, Department of Environmental Science, Faculty of Bioresources and Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural University

⁴Faculty of Fisheries, Nagasaki University

⁵Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

要旨：呼吸は、植物成長や二酸化炭素収支における消費、支出という概念で定義されてきた。しかし、広い意味で呼吸はエネルギーと多様な物質の間の変換プロセスであり、防衛、適応、成長などの生態学プロセスそのものである。近年、Metabolic Ecology の提唱によって、こうした生態学プロセスを扱う境界領域研究が、地球環境研究のベースとして発展しつつある (Sibly et al. 2012)。Metabolic Ecology では、個体呼吸を目的変数、個体サイズ (mass, 重量など) を説明変数として回帰分析を行う。しかし、根を含んだ大型樹木全体の個体呼吸測定は困難なため、葉、幹、枝、根の一部の測定値から推定する場合が多い。個体呼吸を正確に評価するため、Mori et al. (2010) はシベリア亜寒帯林から熱帯林において、実生から巨木を材料に個体重量幅 10 億倍で根を含む樹木全体の個体呼吸を実測した。その結果、個体重量と個体呼吸の間には両対数軸上で上に凸の傾向がみられ、これを実生側の傾き 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でモデル化した。徐々に変化する 2 つの傾きは、Reich et al. (2006) の傾き 1 と West et al. (1997) の傾き 3/4 の双方の結果を支持した。亜寒帯林から熱帯までの多様なバイオームの各森林において、最小から最大個体サイズまでの実測から得たこのモデルは、植物個体呼吸とその重量が持ちうる網羅的な範囲を示すと考えられる。こうした植物個体呼吸の意義について、幅広い視点から解説を試みたい。

キーワード：メタボリックスケーリング、個体生理学、個体呼吸、混合べき関数

個体呼吸と生態系はつながるか

呼吸は生物成長における消費、支出のイメージが強く、損失とさえ定義されることもあった。しかし、呼吸は様々な物質とエネルギーの間変換プロセスであり、樹木の成

2012 年 7 月 2 日受付、2012 年 12 月 17 日受理

長、防御や適応など多様な生物現象を担っている。こうした境界領域研究を進めるため Metabolic Ecology (Sibly et al. 2012, 本特集、小山ほか (2013) 参照) が提唱され、物理、化学、生物、医学分野の中の一つの重要科学課題としてゴードン会議 (Gordon Research Conference) に採択され、ボストンで熱い議論がされている。採択された約 200 の課題はサイエンス誌ゴードン会議特集号に掲載

される（八木 2011）。

呼吸を測定する材料の単位には様々あるが、細胞、組織、器官、個体、個体群、群集、生態系などさまざまな生物界の階層構造の中で、これまでに研究対象となる機会が少なかったのが個体であろう。一方で、個体を単位とする個体生理学の生物学的な意義は理解しやすい（Wagner 2007）。しかし、樹木個体の重さの幅は実生から巨木まで約 1 兆倍におよぶため、個体重量の幅全域にわたり個体呼吸を測定することは困難であった。また、地中に張りめぐらされた根を含む地下部の呼吸測定には特に工夫が必要となる。このため、個体レベルでの呼吸測定は小型サイズの個体のみに限られてきた。

森林生態系には、林縁やギャップなど時空間的に不均一な物理環境（光、温度、水分など）が常に存在する。このため、これに応じて生物環境も不均一であると考えられる。これらの不均一環境に対し、樹木個体は形態的、機能的な可塑性を持っている。その上、野外の植物個体の形態、機能差には個体間変異の影響も含まれると考えられる。こうした複雑な森林生態系の不均一環境を考慮しつつ、小さいサイズから大きいサイズの個体まで多数の個体呼吸を正確に測定すれば、修復力を持つ森林生態系の動態を明らかにできると考えられる（Levin 1999）。しかし、残念なことに樹木の成木個体における根呼吸はこれまでほぼブラックボックスにあり、推定せざるを得ないのが現状であった。樹木個体の根の正確な呼吸評価があつて初めて、地下部の吸水、養分吸収能力と地上部のガス交換能の間のバランスが個体として理解されるだろう。また、個体機能の地上/地下部バランスから個体群、群集全体の機能制御への見通しも良くなるだろう。さらに、個体が集合した生態系全体の構造と機能が温度、水分、CO₂ 濃度変動にどのような柔軟性で適応し、持続性を保持しているかを理解することにつながる（Price et al. 2010；Mulder et al. 2012；Sibly et al. 2012）。

個体生理学研究の意義について、2005 年に空間生態学を確立したとして京都賞を受賞したサイモン・レヴィンの著書 *Fragile Dominion* (Levin 1999) の邦訳「持続不可能性」（レヴィン 2003）では以下のように指摘している。「現代生態学者に残されているもっとも重要な課題は、生理学的レベルで起こっている現象と生物個体の行動、そしてそれらの相互作用の総体として実現される生態系の生産性や復元性（Resilience）の関係を解明することにある」。すなわち、個体生理研究から生態系機能の生産性、復元性を明らかにすることが今の課題であると指摘している。特に、時空間的に不均一な環境をどのように考慮するか

が課題である。

植物個体呼吸は生態系機能を考える上で重要であるが、市販の呼吸専用の測定装置はなく、個体全体の呼吸速度を効率よく測定できないことが長年の問題であった。前述したように、その代替方法として、巨大な樹木個体呼吸を評価するために葉、枝、幹、根の各部分の測定から個体全体を推定するのが一般的である。既製品の光合成呼吸測定装置は個葉を対象にしており、その数値から個体全体の呼吸を推定しなければならない。主に使われるクランプオン・チャンバー（挟んだ葉の環境を制御して光合成測定を行うチャンバー）は、葉を挟む構造で枝に着いたままで葉の CO₂ 交換能を野外で測定できる大きな利点がある。一方で、構造上 CO₂ リークが問題となることがあり（Pons and Welschen 2002；Rodeghiero et al. 2007）、光合成速度よりもかなり低い呼吸速度だけを正確に評価するには注意が必要である。基本的には、プラスチック素材の CO₂ バリア性能は完全ではなく、低い呼吸速度を正確に評価するには測定装置の素材に改良を加えなければならない。さらに、大きな樹木の根を含めた個体呼吸測定には多くの工夫が必要であり、これまで測定の前例はなかった。このようなことから、Plant Physiology などの主要なジャーナルでも植物個体生理（whole-plant physiology）は重要キーワードではあるが、個体実測研究は小型樹木に限られていた（Mori et al. 2010）。

個体呼吸の推定の困難さには別な理由もある。樹木では樹冠上部と下部で枝葉の機能・形態の差は大きい（Iio et al. 2005；Koyama and Kikuzawa 2010；小山 2012）。これに加えて、樹冠内の水平方向にも枝葉の機能に差異がある（Iio et al. 2005；Yoshimura 2010）。また、枝の（重量当たり）呼吸速度は、林内環境が比較的均質な同種同齢のヒノキ人工林の同一樹冠内でさえ 100 倍程度も差がある（Mori and Hagihara 1995）。これほど個体内部での部位によって呼吸速度に差があると、天然林の複雑な樹冠形の樹木個体全体の呼吸速度を推定するための適切なサンプルサイズを統計的に決定することは難しく（Hurbert 1984）、無理な推定をするよりも個体全体を直接測定した方が正確な値が得られるだろう。また、樹冠ギャップや林縁などでは、横方向からの光で樹冠が片寄ったりするなど個体ごとの変動が高く、1 枚の葉、幹、枝、根の一部などの呼吸速度から大型樹木個体全体の呼吸の推定は難しい。くわえて、厄介なことには、樹木種によっては実生から大木で個体発生的に形態や機能が変化（ontogenetic transition）することが知られており、小型の稚樹と成木の葉の機能や構造は同じではない場合もある

(Ishida et al. 2005)。このため、稚樹の呼吸測定値をもちいて成木で構成された森林生態系全体の呼吸推定をすることは、樹種によっては困難だろう。

また、植物ばかりではなくフグなど海産魚類でも、個体発生学的に繰り返し個体呼吸シフトがみられ、適応的な意義が指摘されている (Yagi et al. 2010)。このように、樹木や魚類など幅広い個体サイズで成長する生物は、成長とともに個体呼吸スケーリングが変化するため、実生や稚魚の測定だけで幅の広い成長に伴う個体呼吸の全貌を推定するのは無理がある。すべての動物、植物において個体呼吸を評価する最良の方法は、できるだけ幅の広い個体サイズで個体全体をチャンバーに入れて直接測定することであり、この方法を用いることで最も効率よく正確な個体呼吸速度の値が手に入る。また、多数の個体呼吸測定を正確に幅広く行うことで、個体ごとの変異性や可塑性の幅を考慮できるようになり、群集、生態系の柔軟性がどのように維持されているかを理解できるようになるだろう。

様々な要因で柔軟に変化する個体呼吸は、どのような制御を受けているのだろうか。表現型値 (phenotypic value) は、遺伝子型 (genotype) と環境 (environment) の両者の影響を受け、さらに、遺伝子と環境の相互作用 (genotype-by-environment interaction) によっても影響される (入江 2007)。個体呼吸の制御要因への理解は、生理学、生態学など個々の分野でそれぞれ深まっている。しかし、野生生物を対象にして、環境、ゲノムなどの要因を分離して検討するには、野外での慎重な操作実験などの様々な工夫が必要になる。

このことを考えると、多数の要因の集合である植物個体呼吸を、シベリアから熱帯域に分布する多様な植物を対象にして、多数個体、幅広い個体サイズで正確に測定することによって、植物個体が持ち得る個体サイズと個体呼吸の全体像を俯瞰できるだろう。攪乱頻度の異なる森林、林齢の異なる森林など多様な森林での測定を繰り返すことで、これらが安定してその機能を保持するためのロバストネス (Wagner 2007; 浅島ほか 2010) を明らかにすることができると考えている。ロバストネスは細胞周期や蛋白質の安定性で議論される事が多い。しかし、植物動物の個体で議論することで、生態系の環境変動に対する応答機構や復元性の理解がさらに深まるだろう (Levin 1999)。

こうした理解は、育種・ゲノム組み換えなどで操作可能な個体構造・機能の限界や生態学的な適応限界を知ることにつながると考えられる。さらに、全ての陸上植物

全体の個体呼吸がどの程度物理化学的な制御を受けているかも明らかにできるのではないだろうか (Levin 1999; Atkin 2010; Mori et al. 2010)。

生物個体における機能・構造の制御

種子から巨木まで植物個体サイズの成長の幅は広く、個体全体の生理学的な制御機構はほとんど未解明である。しかし、近年ようやく器官レベルでの興味深い制御機構が明らかになりつつある。最近、葉の器官レベルの形態調節機構である補償作用 (compensation) (葉の細胞数がなんらかの遺伝子の異常で大きく減少した場合、その反作用であるかのように葉の細胞が肥大することによって葉の形が維持されるという現象) が発見された (Tsukaya 2008)。この現象は、細胞の数と大きさが葉という器官レベルで制御されていることを示す例として国際的に注目されている。また、葉の大きさが、個々の細胞を越えた多細胞レベルで制御されていることも、キメラ (同一個体内に補償作用遺伝情報を持つ細胞と持たない細胞が混ざった個体) を用いた実験で示された (Kawade et al. 2010)。この結果は、器官レベル以上で起こる高次の制御が個体内に隠れている可能性を示唆している。

こうした現象とは独立に、ショウジョウバエは器官のサイズをモニターして一定に保つ機構 (total mass checkpoint) を羽の内部に持つとされている (Potter and Xu 2001)。植物でも、接ぎ木をしても「植物個体」として根や葉の割合などは極端に変化せず、器官量の割合は環境適応して成長できる範囲に留まっている。こうしたことから、直感的に器官、個体の構造・機能を一定に制御するなんらかの個体全体の調節機構の存在が感じられる。これまでも、動物個体の機能調節には古くからホメオスタシスや免疫などの調節機構が知られているが、植物ではこれらに該当する概念はほとんど無い。大きな個体サイズ幅で成長する植物個体の機能・構造の制御はまだブラックボックスのままとっても良いだろう。

様々な環境で植物個体成長を制御する個体呼吸はどのように調整されるのだろうか。森林生態系ではギャップ形成など林内環境の変化に伴い、それまで被圧された樹木個体の成長が再開する成長曲線の乗り換え現象 (一種の復元性) (Hozumi 1987) が見られる。人工林の間伐後の成長回復もその一例である。復元性の原動力は、台風などで枝葉が損傷を受けた場合に時間遅れで利用できる非構造的な糖類、でんぷん等などの物質 (carried-over carbon, mobile carbon) を構造的物質のセルロースなどに

変換できることある (Kagawa et al. 2006)。攪乱が繰り返して起こる場所の樹木体内には、こうした非構造的貯蔵炭素量が多いようだ。以上のように、成長とはなにか、という疑問への答えは植物によって異なり、全ての植物に適応可能な説明を用意することは困難である。

様々な生物の成長の中でも、魚類は他の脊椎動物とは異なり、生まれた時と成魚時の個体サイズ差が大きい (本特集、八木ほか (2013) を参照)。樹木も同様に数ミリグラムの実生が数十トンにまで成長する。魚類のなかで、マグロはその個体重量で 10 の 9 乗倍、樹木では 10 の 11 乗倍以上にまで成長する。魚類と樹木を単純に比較はできないが、魚類も樹木も個体サイズが大きく異なれば環境から受ける影響の大きさも異なるだろう。こうした成長差の大きな生物で、個体呼吸がその成長過程において様々なシフトを示す点は個体レベルでの環境適応として興味深い。今後は、個体内での器官どうしの呼吸のバランスなど、個体全体での生理学研究を進める必要がある。

植物個体呼吸の測定

これまで、私たちの先輩は IBP の時代 (1965-1974 に行われた生物生産を中心課題とする国際生物学事業計画、International Biological Program) から森林のバイオマス測定を行ってきた。その一連の研究の中で、樹木個体全体の呼吸を推定してきた (Yoda 1983)。さらに、私自身も先輩たちの推定方法に改良を加えて個体呼吸の評価を試みた (Mori and Hagihara 1991)。日本では、大型の樹木の幹の太さや、枝位置による呼吸速度の違いに重みづけを行うことによって個体呼吸を推定する独自の手法を発展させてきた (Yoda et al. 1983; Mori and Hagihara 1988, 1991)。この際に基礎となる樹形モデルとなったのが、パイプモデル (Shinozaki et al. 1964a, 1964b) であった。現在も、Metabolic Ecology の中心的な樹形モデルのベースとなっている (Sibly et al. 2012)。しかし、近年、生態系の生産性の評価研究はタワーを用いた気象学的な CO₂ フラックス観測が中心となり、樹木の構造と機能を組み合わせる呼吸を評価する手法が使われる機会は少なくなった。

樹木の個体呼吸測定は一見困難に見えるが、コツをつかめば容易で、かつ、正確に行える。樹木のサイズに応じた数種の大きさのチャンバーを準備し、内部にサンプルを密閉して空気を十分に攪拌すると、内部の CO₂ 濃度は急速に上昇する。さらに、この個体呼吸測定装置は極めてシンプルな構造であるため、野外測定に使いやすい。

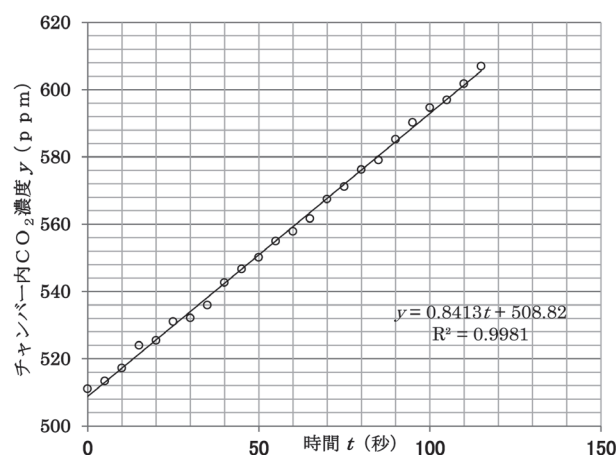


図 1. 閉鎖チャンバー内の CO₂ 濃度の上昇速度の例。

ダクトを付けた DC ファンで (図 2 上) チャンバー内の空気を攪拌した。チャンバー内に十分な空間を確保しつつ高い CO₂ 濃度上昇速度を確保するために植物の呼吸はちょうど良い CO₂ 放出 (呼吸) 速度をもっている。この点では、正確な個体呼吸測定は容易である。

チャンバーの空間に適度な量のサンプルを収容すれば、図 1 に示したように内部の経過時間と CO₂ 濃度上昇の関係は直線で回帰できる。この上昇速度の傾きから呼吸速度を計算することができる。この方法で計算して個体呼吸速度を知ることができれば、現場で過去の測定値と比較、確認できる。測定は、材料を封入したのち数分で終了する (図 1)。同じ個体重量であっても、樹冠の大きな個体では高い呼吸速度が、葉の少ない枯死寸前の被圧個体では低い呼吸速度となり、正確な個体呼吸の値を得ていることを実感できる。大きな樹木個体は、グラップル (木材などを掴むことができる重機、図 2) を用いてチャンバーへの出し入れや秤量を行った。大きな個体は数回に分けてすべての部分を約 9 m³ のチャンバーに入れ、これらを足し合わせることで個体呼吸を測定できる。材料を切断して測定する破壊法と立木のままチャンバーに入れる非破壊法を比べたが、双方の個体呼吸速度には差はなかった (Mori et al. 2010)。破壊法では伐採、伐根直後に材料に水をかけて樹冠下に置き直射光を遮って、さらに通気性の高い黒いシートで被い、水分蒸発でサンプルの温度が上昇しないよう留意しつつすばやく測定した。このように、採取したサンプルは、丁寧に扱えば破壊的な呼吸測定法でも問題はなかった。

この方法で、同じ CO₂ センサーを用いて数 mg から樹高 33 m、胸高直径 1 m、10 トンを超える巨木までを測定できるようになった。どんなに大きな樹木個体でも測定

(上図)



(下図)



図2. 樹木個体呼吸の測定風景。

(上図)：やや小さなチャンバーで幹だけの呼吸を測定している様子。内部に空気で膨張したダクトが見える。(下図)：根は通気性の良い大型フレコンバックに細根も含めてチャンバーに挿入する。このバックは秤量の際に都合がよく、チャンバー内部を泥で汚さずに測定できる。重量物をチャンバーに入れる際はチャンバーの底を内外から緩衝材で十分に保護した。ピンホールが1つできると測定は不可能となるため慎重が必要である。事前のリークテストは重要である。重量の重いサンプルの出し入れはグラブが有効である。また、根を掘る際にもグラブでつかみ出す方法が材料を傷めない。パワーショベルは根を傷めるため推奨できない。

は可能である。チャンバー内部の空気循環を十分に確保さえすればよい。こうした内部の空気循環に関する方法も、環境調節の技術者から多くのことを学ばなければならなかった。さらに、チャンバー素材のCO₂バリア特性も非常に重要で、チャンバーを作る材料を一つ一つ確認する必要があった。既製品の光合成呼吸測定装置のゴム製OリングにはCO₂バリア性能が低いものが多く、CO₂が透過しやすい。小さな個体の低い呼吸を測定する場合には、CO₂がリークしないように装置に改良を加えるなど注意が不可欠である。また、内部の空気を攪拌するためには交流ファンでなく、直流ファンを使用すべきである。なぜなら、熱発生の高い交流ファンでは内部温度は

上昇してしまい呼吸測定はできない。

さらに重要な問題もある。どのような広がり空間からどのようにサンプル個体を選択するか、森林の樹木の個体サイズ幅は広く、かつ森林内には必ず時間・空間的な環境の不均一性がある。何を比較するためのサンプリングかを考えた上で、その方法や実験計画立案には十分に注意する必要がある (Hurbert 1984)。この点で、スケールリングを意識して比較する対象をそろえつつ議論する必要がある。

植物個体呼吸スケールリングから統一性、多様性は見えるか

Mori et al. (2010) では、多数の実生から巨木まで根を含む個体呼吸と重量を実測した (図2)。その結果、個体重量と個体呼吸の関係は両対数軸上で全体が上に凸型の傾向を示していた。図3に示したように、多種のデータ全体を実生から巨木まで眺めると、小さな個体では、個体呼吸速度は個体重量に比例しており傾きが1、個体が大きくなるにつれて両者の関係は徐々に変化して、大きな個体では傾きが3/4となっていた。この研究では、個体重量と個体呼吸の関係を2本の漸近線を持つ混合べき関数で近似した。

この結果は、従来の2つの仮説 (West et al. 1997; Reich et al. 2006) の双方を支持する結果であった。成長曲線を考えると成長初期は線形要因により支配され、成長が徐々に頭打ちに近づくと、逆数要因が支配的になり、個体サイズと個体機能量の間には頭打ちの逆数式が予想される (Hozumi and Shinozaki 1974)。このように、成長を制御する要因が徐々に変化することは直感的に理解しやすい。傾き1から3/4への統計上の変化は、実生で現れた (Mori et al. 2010)。Atkin (2010) は、こうした上に凸の混合べき関数でモデル化された個体呼吸スケールリングは、植物個体呼吸が物理化学制御を受けていることを示唆するとしている。また、Enquist et al. (2007) も重力の影響について触れている。従来の単純べき関数だけでは十分に示し難かった物理化学制御の可能性が、混合べき関数で示されたのかもしれない。コケのような小さな植物では通水組織は明確ではなく開放循環的である。こうした植物では、呼吸速度が植物個体重量に比例しているとするのは理解しやすい。また、植物個体が巨大な場合には、重力に対抗して自立するため幹内部にリグニンとセルロースで固めた呼吸をしない組織を大量に蓄積しており、個体全体では重量当たりの呼吸は低くなる。こ

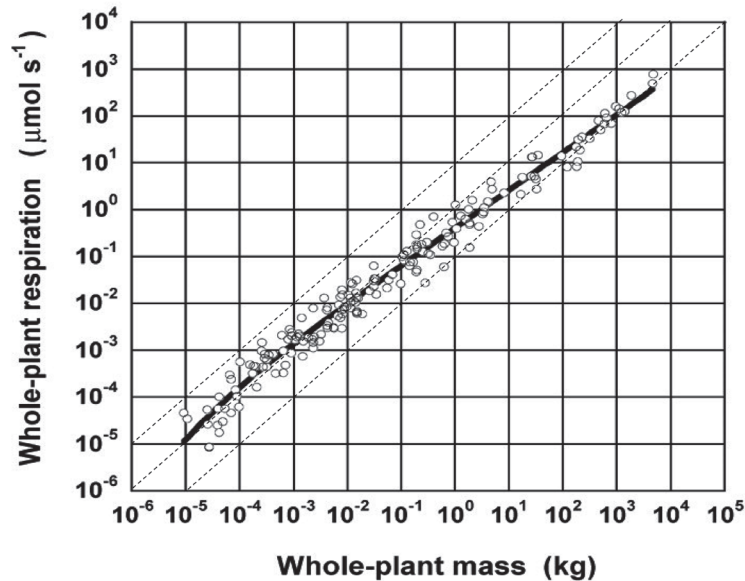


図 3. 植物の個体重量（横軸）と個体呼吸の関係（Mori et al. 2010）。

個体重量は 2 トンの秤を用いて樹木全体を測定した。縦軸は根を含む樹木全体をチャンバーに入れて測定した。上に凸の関係を分りやすくするため、図中に傾き 1 の破線を 3 本引いた。

うした現象は、系統に関係なく樹木全体に共通の性質かもしれない。

Mori et al. (2010) の測定の後、個体データ数を増やしたが、当初期待していた系統別や生活形別の類型化は明確にできなかった。根を含む個体呼吸を裸子と被子樹木で比較したが、両対数軸（横軸個体重量、縦軸個体呼吸）で実生から巨木まで幅広く比較した場合には両者の差は大きくない (Mulder et al. 2012)。現在、詳細な結果は分析中である。植物個体呼吸は系統間を通じてほとんど差が無さそうだ。このことは、世界各地全ての植物において、種にかかわらず、実生から大型樹木まで強い一般則を示すことを示唆している。

Mori et al. (2010)、Atkin (2010) が指摘するように実生から巨木を幅広く見た場合、植物の個体呼吸は、重力など、主に物理化学的に制御されているのかもしれない。しかし、小さなスケールで見た場合には個体呼吸の制御要因は別のものとなるだろう。どのようなスケールに焦点を当てて、何を比較しようとするのか、この点を明確にすることで生態系の機能制御の議論を整理できるのではないかと感じる。

終 わ り に

分野を超えて、環境変動下の生態系構造・機能の制御

メカニズムを理解することが必要だ。今後、この問題に対して Metabolic Ecology が重要な役割を果たしていくだろう (Sibly et al. 2012)。また、代謝スケーリング (Metabolic scaling) に生態系ネットワーク (Ecological networks)、生態化学量論 (Ecological stoichiometry) が加わった幅広い視点からの生態系多様性・機能研究の進展が期待される (Mulder et al. 2012; 本特集、福森・奥田 (2013) を参照)。

謝 辞

震災直後の 2011 年 3 月 12 日のシンポジウムに際して、数々の助言をくださった、及川信氏、占部城太郎氏、菊澤喜八郎氏、石田厚氏、J.H. Brown 氏、編集者、2 名の査読者に心よりお礼申し上げる。本研究は科研費 (No.23380094) の助成を受けたものである。

引 用 文 献

- 浅島 誠, 近藤 滋, 北野 宏明, 金子 邦彦, 黒田 信也 (2010) システムバイオロジー. 岩波書店, 東京
- Atkin O (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
- Enquist BJ, Allen AP, Brown JH, Gillooly JF, Kerkhff AJ, Price

- CA, West GB (2007) Does the exception prove the rule? *Nature*, 445:E9-E10
- 福森 香代子, 奥田 昇 (2013) 生物代謝のスケールアップ：個体から生態系へ. *日本生態学会誌*, 63:113-123
- Hozumi K, 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. *Japanese Journal of Ecology*, 24:207-212
- Hozumi K (1987) Analysis of growth curve of stem volume in some woody species using *u-w* diagram. *Journal of Plant Research*, 100:87-97
- Hurbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54:187-211
- 入江 貴博 (2007) 地理的変異の近接的機構としての表現型可塑性—外温動物の体サイズ・クライナー—. *日本生態学会誌*, 57:55-63
- Iio A, Fukasawa H, Nose Y, Kato S, Kakubari Y (2005) Vertical, horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light acclimation. *Tree Physiology*, 25:533-544
- Ishida A, Yazaki K, Hoe AL (2005) Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rain forest pioneer tree, *Macaranga gigantea*. *Tree Physiology*, 25:513-522
- Kagawa A, Sugimoto A, Maximov TC (2006) Seasonal course of translocation, storage, and remobilization of ^{13}C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings. *New Phytologist*, 171:793-804
- Kawade K, Horiguchi G, Tsukaya H (2010) Non-cell-autonomously coordinated organ-size regulation in leaf development. *Development*, 137:4221-4227
- Koyama K, Kikuzawa K (2010) Geometrical similarity analysis of photosynthetic light response curves, light saturation and light use efficiency. *Oecologia*, 164:53-63
- 小山 耕平 (2012) 生命現象における比例関係の起源は相似とアフィン：キクイモの成長と光合成を例にして. *生物科学*, 63:75-82
- 小山 耕平, 福森 香代子, 八木 光晴, 森 茂太 (2013) 代謝スケーリング理論—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
- Levin S (1999) *Fragile Dominion*. Perseus Publishing. Cambridge
- レヴィン S (2003) 持続不可能性 (重定南奈子・高須夫悟訳). 文一総合出版, 東京
- Mori S, Hagihara A (1988) Respiration in stems of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) trees. *Journal of Japanese Forestry Society*, 70:481-487
- Mori S, Hagihara A (1991) Root respiration in *Chamaecyparis obtusa* trees. *Tree Physiology* 8:217-225.
- Mori S, Hagihara A (1995) Branch respiration in Hinoki [*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. Et Zucc.) Endl.] trees, with reference to branch positions within tree crown. *Bulletins of Nagoya University Forest*, 14:25-34
- Mori S, Yamaji K, Ishida A, Prokushkin SG, Masyagina OV, Hagihara A, Hoque ATMR, Suwa R, Osawa A, Nishizono T, Ueda T, Kinjo M, Miyagi T, Kajimoto T, Koike T, Matsuura Y, Toma T, Zyryanova OA, Abaimov AP, Awaya Y, Araki MG, Kawasaki T, Chiba Y, Umari M (2010) Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 107:1447-1451
- Mulder C, Boit A, Mori S, Vonk JA, Dyer SD, Faggiano L, Geisen S, González AL, Kaspari M, Lavorel S, Marquet PA, Rossberg AG, Sterner RW, Voigt W, Wall DH (2012) Distributional (in) congruence of Biodiversity-Ecosystem Functioning. *Advances in Ecological Research*, 46:1-88
- Potter CJ, Xu T (2001) Mechanisms of size control. *Current Opinion in Genetics & Development*, 11:279-286
- Pons TL, Welschen RAM (2002) Overestimation of respiration rates in commercially available clamp-on leaf chambers. Complications with measurement of net photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 25:1367-1372
- Price CA, Gilooly JF, Allen AP, Weitz JS, Niklas KJ (2010) The metabolic theory of ecology: prospects and challenges for plant biology. *New Phytologist*, 188:696-710
- Reich PB, Tjoelker MG, Machado JL, Oleksyn J (2006) Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439:457-461
- Rodeghiero M, Niinemets Ü, Cescatti A (2007) Major diffusion leaks of clamp-on leaf cuvettes still unaccounted: How erroneous are the estimates of Farquhar et al. model parameters? *Plant, Cell & Environment*, 30:1006-1022
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964a) A quantitative analysis of plant form—The pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14:97-105.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964b) A quantitative analysis of plant form—The pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14:133-139.
- Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown A (2012) *Metabolic Ecology*. John Wiley & Sons, West Sussex
- Tsukaya H (2008) Controlling Size in Multicellular Organs: Focus on the Leaf. *PLoS Biology*, 6:e174. doi:10.1371/journal.pbio.0060174
- Wagner A (2007) *Robustness and evolvability in living systems*. Princeton studies in complexity, Princeton
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122-126
- 八木 光晴 (2011) Gordon Research Conference: “Metabolic Basis of Ecology and Evolution” に参加して. 比較生理生化学, 27:110-112
- 八木 光晴, 福森 香代子, 小山 耕平, 森 茂太, 及川 信 (2013) 代謝スケーリングから見た食う—食われるの関係. *日本生態学会誌*, 63:103-112
- Yagi M, Kanda T, Takeda T, Ishimatsu A, Oikawa S (2010)

- Ontogenetic phase shifts in metabolism: links to development and anti-predator adaptation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* B, 277:2793-2801
- Yoda K (1983) Community respiration in a lowland rainforest in Pash, Peninsular Malaysia. *Japanese Journal of Ecology*, 33:183-197
- Yoshimura K (2010) Irradiance heterogeneity within crown affects photosynthetic capacity and nitrogen distribution of leaves in *Cedrela sinensis*. *Plant Cell Environ*, 33:750-758