樹木の幹枝の呼吸

器官表面でのCO2フラックス測定から内部の呼吸プロセスの理解へ

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者名	飯尾,淳弘
発行元	日本森林学会
巻/号	103巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 53-64
発行年月	2021年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

日林誌（2021）103: 53-64

総　説

樹木の幹枝の呼吸
—器官表面での CO_2 フラックス測定から内部の呼吸プロセスの理解へ—

飯尾淳弘*,1

森林バイオマスの大部分を占める樹木の幹枝の呼吸は，炭素循環の重要な一要素であり，その定量には器官表面で測定された CO_2 放出速度（E_A）が用いられてきた。しかし，幹や太い枝，粗根など，厚い木部をもつ器官では，内部の温度や O_2 環境に大きな勾配がある上に，組織による呼吸能力の違いや，CO_2 の拡散，溶解といった物理的プロセスが E_A に影響する。特に最近では，樹液流が辺材内の CO_2 を輸送するために，E_A が呼吸速度と大きく乖離する事例が多数報告されており，器官内部の CO_2 動態に注目が集まっている。これにともない，温度や器官のサイズなど，器官の外的要素と E_A の関係に注目した従来の研究に加え，今後は各組織の呼吸能力や解剖学的特性，生化学的特性など，内的要因との関係にも注目する必要があると考えられる。そこで，本稿では E_A と内的特性の関係の理解を深めることを目的に，幹枝を中心とした非同化器官の E_A と呼吸に関するこれまでの知見を整理し，今後の課題について考えた。
キーワード：解剖学的構造，ガス拡散抵抗，温度勾配，光合成産物，樹液流

Atsuhiro Iio*,1 (2021) Stem and Branch Respiration in Trees: Monitoring CO_2 Efflux on Organ Surfaces to Understand the Internal Process for Respiration. J Jpn For Soc 103: 53-64 Respiration of woody organs, such as stem, branch and coarse root (woody respiration), is an important component in the carbon cycle of forest ecosystems due to their huge biomass. CO_2 efflux on the surface of a woody organ (E_A) has historically been used as a direct measure of woody respiration. However, there are large environmental variations within woody organs different from other organs, such as leaves and fine roots. Not only the respiration of living tissues but also a series of physical processes, such as CO_2 diffusion and CO_2 dissolution into xylem sap, are included under E_A. Recent studies have shown that there is a substantial portion of CO_2 dissolved in xylem sap and transported away from the site of origin. Consequently, it is of necessity to clarify the internal processes of the organs, such as tissue respiration, anatomical and biochemical characteristics, and CO_2 dynamics, for evaluating woody respiration, besides the traditional approaches focusing on the relationship between E_A and external factors, e.g., temperature and organ size. In this review, I compile the previous knowledge for stem and branch respiration to understand the importance of the internal process, and to organize future issues.
Key words: anatomical characteristics, gas diffusion resistance, temperature gradient, photosynthetic products, sap flow

I. はじめに

呼吸とは光合成でつくられたグルコースなどの糖類を，ATP や NADPH という生物が利用可能なエネルギー通貨や還元力に変換する反応であり，その過程で酸素（O_2）が消費され，二酸化炭素（CO_2）が放出される。植物はそのエネルギーをもとに，タンパク質の代謝回転や膜内外のイオン濃度勾配の維持といった生命維持，植物体の構成物質の生合成，根での無機イオン吸収など，生育に欠かせない活動を行っている（V. 節）。また，植物は光合成で吸収した CO_2 の約半分を自身の呼吸で大気へ返すため（Collalti and Prentice 2019），森林植物の呼吸量を推定することは，森林生態系の物質生産量や炭素循環を明らかにするうえで欠かせない。

樹木や森林の呼吸はその巨大さと器官による役割の違いから，一般的に，葉，枝，幹，根といった器官に分けて調査される。木本植物の特徴である太い幹に代表される，木部の発達した巨大な非同化器官では，新しい組織が外側に形成される一方で，古くなった木部組織は死んだ後も脱落せず内側に蓄積され続ける。そのため，幹の重量当たりの呼吸速度は葉や細根と比べてかなり低い。しかし，幹枝のバイオマスは森林全体の約 80％にも達するため（Cannel 1982），幹枝の呼吸量は森林総生産量の約 4～32％と推定されており，森林生態系の炭素循環の重要な一要素となっている（Litton *et al.* 2007）。

幹枝の呼吸特性の評価には，器官をチェンバーと呼ばれる箱で覆い，その部分の CO_2 放出速度（E_A）を測定するチェンバー法が用いられる（III. 節）。チェンバー法は幹枝だけでなく，葉や細根などあらゆる器官の呼吸測定に広く用いられる手法であるが，幹枝のように厚い木部をもつ器官では内部のガス拡散抵抗が大きいため，CO_2 が蓄積してその一部は樹液に溶解し蒸散とともに別の場所へ移動する可能性がある（Negisi 1979，II. 節，VIII. 節）。このような器官内部での CO_2 移動が大きい場合には，幹枝の表面で測定された E_A はその場所の呼吸速度と大きく乖離することになる。また，温度や O_2 濃度の内部勾配も大きく，それらが呼吸速度に影響するために，E_A の変化の要因を特定することが難しい。例えば，幹の温度と E_A の関係は大きなヒステリシスを描くことが多いが，そこには樹液による軸方向の CO_2 移動に加えて，拡散抵抗の大きさに起因する CO_2 の発生と放出のタイムラグや測温場所の代表性の問題が関与する（VI. 節）。こうした樹木に特有の問題を解決するには器官内部の呼吸に関わる要因を調べて積み上げる必要があるが，器官の破壊をともなう上に非常に手間

*連絡先著者（Corresponding author）E-mail: iio.atsuhiro@shizuoka.ac.jp
[1] 静岡大学農学部　〒422-8529　静岡県静岡市駿河区大谷 836（Faculty of Agriculture, Shizuoka University, 836 Ohya, Suruga-ku, Shizuoka, Shizuoka 422-8529, Japan）
（2020 年 5 月 2 日受付；2020 年 11 月 7 日受理）

がかかるため，内的要因の影響は小さいという前提のもと，温度や器官サイズ，肥大成長量など，外部から取得できる要因と E_A の関係の解析を中心に研究が進められてきた（IV.，VII. 節）。しかし，近年，同位体や小型 CO_2 分析計を用いて器官内の CO_2 動態を詳細に調査できるようになったことで，呼吸で発生した CO_2 の一部が樹液流によって別の場所へ輸送される実態が多数報告されている（Teskey *et al.* 2008；Angert and Sherer 2011, VIII. 節）。これにともない，非同化器官の呼吸特性を評価する上で，器官内の組織の呼吸能力や拡散抵抗など，E_A や CO_2 動態に関わる内的要因を知ることの重要性が見直されている。

本稿では，E_A と内的要因の関係の理解を深めることを目的に，幹枝を中心とした非同化器官の E_A と呼吸に関するこれまでの知見を整理し，今後の課題について考えた。幹枝の呼吸に関する研究は上述した器官内部のプロセスの複雑さのためか，葉や細根，土壌の呼吸に関する研究と比べて少ない。総説についても，日本語で解説したものは根岸（1970），横田・森（2003）以降，発表されていない。根岸（1970）では，1920年代の樹木呼吸の研究開始当初から国際生物学事業計画（IBP）までの知見が幹枝呼吸を中心にまとめられており，特に試料の切断が E_A に与える影響について詳しく検討されている。横田・森（2003）では，IBP 以降に名古屋大学の研究グループが取り組んだ，器官レベルの呼吸を個体サイズと関連づけて林分スケールへ拡張する方法に関する一連の研究成果が解説されている（V. 節で一部を引用）。本稿では2000年以降の研究を中心に紹介するが，研究の裾野を広げるために最新の報告だけでなく，この分野の理解に重要と思われる部分については過去の知見を振り返りつつ基礎的内容の解説にも努めた。

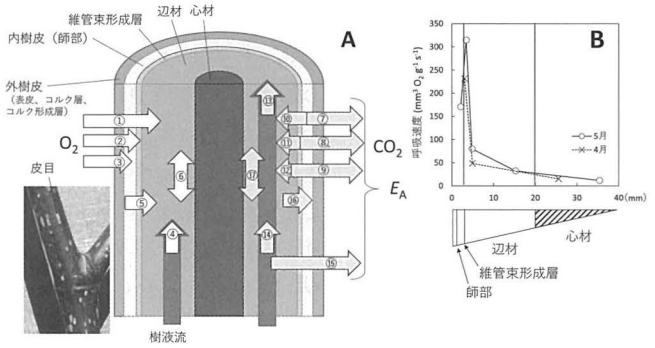

図-1. (A) 幹の構造と酸素（O_2），二酸化炭素（CO_2）の移動経路，(B) *Fraxinus nigra* の幹における呼吸速度の放射方向の変化

(A) O_2 の移動経路：①～③；外から各組織へ，拡散による放射方向の移動，④；樹液による下からの持ち込み，⑤；光合成による供給，⑥；拡散による軸方向の移動。CO_2 の移動経路：⑦～⑨；各組織から外へ，拡散による放射方向の移動，⑩～⑫；各組織から辺材内へ，拡散による放射方向の移動（蓄積），⑬；樹液による上への持ち去り，⑭；樹液による下からの持ち込み，⑮；樹液からの放出，⑯；光合成による固定，⑰；拡散による軸方向の移動。E_A；器官表面からの CO_2 放出速度。呼吸速度および，チェンバー法による測定（III. 節）に関わる経路を示した。葉緑体は樹皮に含まれることが多いが，その分布は樹種や器官の齢によって大きく異なり，辺材にも含まれることもある。本文中で周皮という用語が使われているが，外樹皮におけるコルク形成層とそれがつくる組織（コルク皮層，コルク組織）を指す。左下の写真はブナ当年枝の皮目。皮目内には細胞間隙が多く，幹や枝の主要なガス交換の場と考えられている。図-1(A) は原（1994），Teskey *et al.* (2008)，Wittmann and Pfanz (2018) をもとに，(B) は依田（1971）をもとに作図した。

本稿を読むことで，この分野に少しでも興味を持って頂ければ幸いである。

II. 器官の内部構造と酸素の移動

幹や枝の外側は，コルク組織やコルク形成層，表皮などで構成される外樹皮に覆われている（原 1994，図-1）。外樹皮と維管束形成層（以下，形成層）の間は内樹皮とよばれ，光合成産物の輸送路である師部組織が存在する。形成層の内側には水分通道と養分貯蔵を担う辺材があり，若齢木では木部の大部分を占める。太い幹や枝では，古くなった辺材は水分通道や貯蔵の機能を失い心材へと移行していく。これらの中で呼吸を行う主な組織は，師部組織，形成層，辺材内の柔組織である。辺材の大部分を占める通道組織は死細胞であり，柔組織の割合は針葉樹で約5%，広葉樹で約6～25%と低い（Spicer and Holbrook 2007）。また，組織当たりの呼吸速度も分裂組織と比べて低い。そのため，器官の外側から内側に向かって呼吸速度を調べると，形成層付近で最も高く，内側に向かって急激に低下する傾向を示す（依田 1971；Pruyn *et al.* 2002，2003，図-1(B)）。ただし，内樹皮や辺材の厚さは樹種で大きく異なるため，それに応じて放射方向の呼吸速度の変化パターンも変化する。なお，辺材の厚い樹種ほど辺材体積当たりの呼吸速度が低下する傾向，つまり，辺材の厚さと柔組織の量や呼吸活性のトレードオフ関係が，温帯の樹種で報告されている（Pruyn *et al.* 2003；Spicer and Holbrook 2007）。辺材の厚さは樹木の生きている部分の指標としてよく用いられるが（VII. 節），これらの報告は，辺材が厚いからといって呼吸量も大きいとは限らないことを意味する。

呼吸には酸素（O_2）が必要だが，太い幹や枝の内部へ O_2 を送り届けるのは容易ではない。例えば，マツ属（*Pinus monticola*）の枝やヨーロッパトウヒ（*Picea abies*）の幹で測定された水蒸気コンダクタンス（抵抗の逆数）は0.7～3 mmol m^{-2} s^{-1} であり（Cernusak and Marshall 2000；Tarvainen *et al.* 2014），この値は葉のコンダクタンスの1%程度にすぎない。高い場所へ水を輸送しなければならない樹木にとって器官の気密性を高めるのは当然だが，一方でそれは O_2 の供給を困難にしている。では，幹や枝はどのように O_2 を取り込んでいるのだろうか。

各組織へ O_2 を送る最短経路は器官表層から中心への放射方向の輸送だが，そのためにはコルク組織，コルク形成層，師部，形成層など，数多くの組織を通過しなくてはならない（図-1；経路①～③）。外側を覆うコルク組織のガス透過性は非常に低く，ガス交換は，主にその表面に散在する皮目と呼ばれる微小な隙間を使って行われる（根岸 1970，図-1(A)写真）。皮目は葉の気孔と異なり，死んだ組織で構成されるただの穴だが，そのガス透過性は1年を通して一定ではない。例えば，カバノキ属の一種（*Betula potaninii*）では，周皮（外樹皮のなかでコルク組織，コルク皮層など，コルク形成層がつくる組織；図-1）の O_2 透過性は，コルク形成層の活動にともなう皮目構造の変化等で呼吸の活発な夏期に増加し，また，その増加幅は，周皮が湿潤なほど大きくなった（Lendzian 2006）。

細胞密度が高く間隙のほとんどない形成層も，O_2が移動する際の大きな抵抗になると考えられている。また，細胞分裂の盛んな時期には，活発な呼吸で大量のO_2が形成層周辺で消費されるため，皮目から入ったO_2のうち，辺材内へ到達する量はかなり少なくなる。実際にトガサワラ属ベイマツ（*Pseudotsuga menziesii*）の幹では，形成層より内側でO_2濃度は急激に低下し，その低下幅は呼吸の活発な生育期間ほど大きかった（Pruyn *et al.* 2002，図-2；北半球では幹の肥大成長は春（通日150～180）に活発になる）。O_2の拡散速度は気体中の方が液体中より1万倍も高いため，樹体内におけるO_2の移動には各組織の細胞間隙が重要な役割を果たすと考えられている（Sorz and Hietz 2006）。そのため，水分通道の場であり，ガス含有率の低い辺材部もO_2が移動する上での大きな抵抗となり，その抵抗は広葉樹よりも針葉樹の方が一般的に大きい（Gartner *et al.* 2004；Sorz and Hietz 2006）。このように，O_2の供給量は，器官サイズ（輸送距離），各組織の解剖学的構造，呼吸能力，含水率など，さまざまな要因に左右される。

また，O_2の供給経路は外気からの放射方向の拡散だけではない。オウシュウシラカンバ（*Betula pubescens*）やオリーブ（*Olea europaea*）の若木では，土壌水に溶けたO_2が樹液流によって直接，辺材内に供給されていた（Gansert 2003；Mancuso and Marras 2003，図-1；経路④）。また，内樹皮に多くの葉緑体をもつセイヨウハコヤナギ（*Populus nigra*）の若木では，樹皮の緑部の光合成で発生したO_2が形成層や辺材に供給されていた（Wittmann and Pfanz 2018，図-1；経路⑤）。樹液流や樹皮光合成の活発になる日中は，呼吸速度が高くO_2の要求量も高まるため，これらは合理的なO_2の供給経路に思える。しかし，研究例が少なく，どの樹種にも存在する普遍的な経路かどうか，断定することは難しい。

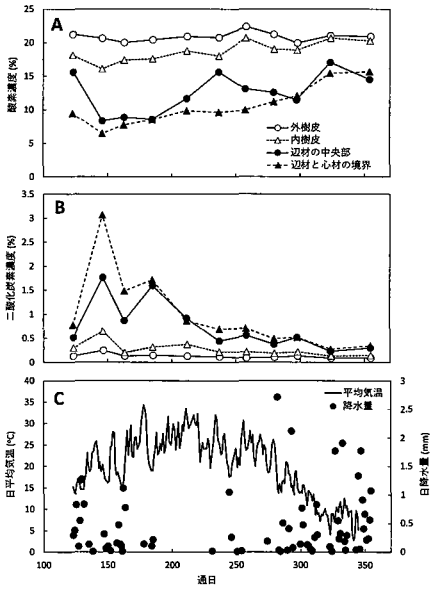

図-2. ベイマツ（*Pseudotsuga menziesii*）の幹内の酸素と二酸化炭素濃度の季節変化

外樹皮（深さ1～2 cm），内樹皮（深さ1.5～3 cm），辺材中央部（深さ3～7 cm），辺材と心材の境界（深さ5～13 cm）。地上高1 mの直径40～57 cm，樹齢64～109年の個体の幹について，地上高1 mの位置にドリルで穴を開けてガスサンプルを定期的に採取し，ガスクロマトグラフィーでその濃度を測定した。Pruyn *et al.*（2002）をもとに作図。エラーバーは省略した。

O_2の欠乏が呼吸速度に与える影響について，幹や枝での研究は少ないが，温帯樹種の調査事例によれば，辺材内のO_2濃度が柔組織の呼吸速度を大きく抑制する濃度（5%以下）まで低下することは少ないようである（Spicer and Holbrook 2005；Wittmann and Pfanz 2018）。

呼吸によるCO_2は樹木内部で発生するため，O_2と逆の経路をたどる。つまり，CO_2はすぐに放出されずに蓄積し，辺材内では大気の700倍（26%）以上の濃度に達することもある（Teskey *et al.* 2008，図-1；経路⑩～⑫）。そのため，蓄積したCO_2の一部は樹液に溶け，蒸散によって輸送されることが若い広葉樹を中心に確認されている（図-1；経路⑬と⑭，VIII. 節）。

III. CO_2放出速度の測定方法

葉や幹，根など，植物器官の呼吸速度を測定するときは，全体またはその一部をチェンバー（同化箱）と呼ばれる箱で覆い，呼吸による器官表面からのCO_2放出速度（E_A，図-1；経路⑦～⑨）を赤外線分析で計測する方法（チェンバー法）を用いるのが一般的である。その際，チェンバーを遮光し，内部温度の上昇や樹皮内の葉緑体による光合成を抑制する必要がある。葉やシュートなどの小さな材料では，野外へ持ち出しが可能な携帯型ガス交換測定システムがよく用いられる。幹や枝など，サイズが大きく形状の複雑な試料については，その形に合わせたチェンバーを作成し，それをガス分析計に接続して測定する。その際，温度センサーを挿入して樹体温度を測定することが多いが，その深さについては，測定箇所の呼吸を代表すると思われる形成層または辺材内がよく選ばれる。温度応答や順化を調べる際には，特にセンサーの挿入場所を慎重に決定する必要があるが（VI. 節），実際問題として，外部から呼吸またはE_Aを代表する部位を厳密に決定するのは難しい（II. 節）。なお，チェンバー法で得られた幹枝の呼吸速度やE_Aは器官の体積や表面積，重量当たりで表現されてきたが，近年では，体積か表面積当たりで表現されることが多い。また，樹種や個体，幹枝サイズなどを超えて呼吸速度やE_Aの違いを整理する際には，辺材体積や窒素含有量当たりで表現されることもある（VII. 節）。

幹などの非同化器官の呼吸測定は，切断試料を用いる場合と切り離さずに樹木についた状態（インタクト）で行う場合がある。切断試料を用いる利点は，室内へ持ち運んで安定した環境下で実験できること，樹液流の影響（図-1；経路⑬～⑮，VIII. 節）を考えなくてよいことである。地中にある根，特に細根についてはインタクトでの測定が難しいため，切断試料がよく用いられる。シュートについても，分析精度を確保するために多数の試料をチェンバーに入れる必要があり，また，インタクトの状態では葉とシュートを分けて測定することが難しいので，切断試料が用いられることが多い。しかし，切断試料は，含水率，内部のO_2とCO_2濃度，圧力など，様々な条件が野外と大きく異なるため，その違いが呼吸に与える影響に留意すべきである。また，切断の直後には試料内に蓄積されたCO_2が切断面か

ら放出されることに加え，切断面のガス拡散抵抗は樹皮より低いため，切断面を塞がずに資料をチェンバーに入れると，インタクトの場合と比べてE_Aが過大になる（根岸 1970；Teskey and McGuire 2005）。これらを防ぐためには，切断面をワセリンやパラフィンなどで塞いだ方がよい。さらに，切断面を塞いだ状態であっても切断後しばらくすると，呼吸速度が増加する現象が古くから知られており，傷害呼吸と呼ばれる（大畠ら 1967；根岸 1970）。傷害呼吸は早ければ切断後，数時間で始まるが，増加に至るまでの時間や増加の程度は樹種や試料のサイズ，実験環境によって異なるので，実験前に確認しておく必要がある。切断の影響を小さくするには，試料をなるべく大きく切り出して切断面を相対的に小さくした方がよいと考えられる。また，呼吸の基質である光合成産物は，高木であっても葉で合成されてから2～3日で根元近くの幹に到達して呼吸に使用される（Kuptz *et al.* 2011，IV. 節）。切断試料では光合成産物が補充されないので，樹冠部に近い場所では特に，試料の採取後できるだけ短時間で実験を終えるべきだろう。

機器の発達もあって，近年，幹や枝のE_Aはインタクトの状態で測定されることが多い。切断による問題がないのはもちろんだが，試料を破壊しないので同じ場所での継続測定が可能であり，E_Aの時間変化や環境応答を詳細に調査できる（IV. 節，VI. 節）。その一方で，野外では，温度変化や水ストレス，呼吸基質の欠乏など，様々な要因が同時に作用する。さらに，木部組織のガス拡散抵抗の高さに起因するE_Aの環境応答の遅れや，樹液流によるCO_2輸送といった物理的要因の影響も加わるため，得られた結果の解釈が難しい。樹液流の問題は，蒸散のほぼ停止する夜間や，落葉樹であれば葉のない秋や冬に実験すればある程度回避できるが，温度勾配が小さいため温度応答を調べにくい。こうした問題を解決するため，近年，E_Aと樹体内のCO_2濃度，樹液流を同時に測定することで，樹液のCO_2輸送を加味した真の呼吸速度の定量が試みられている（VIII. 節）。

IV. 幹のCO_2放出速度の季節変化とその要因

北方林や温帯林など，明確な休眠期のある森林では，幹のE_Aは春から秋の生育期に高く冬の休眠期に低い，ひと山型の季節変化を示す（Gruber *et al.* 2009，図-3(A)）。E_Aの季節変化の主たる要因は温度であり，樹体温度との関係をプロットすると，E_Aは樹体温度とともに増加する傾向を示す（図-3(B)，VI. 節）。しかし，E_Aをある一定温度に標準化しても，生育期間にピークのある季節変化が依然として見られる。これは，細胞の分裂や肥大によって形成層のある表層部分の呼吸（構成呼吸）が活発になるためで，実際に，一定温度に標準化したE_Aは肥大成長速度と似た季節変化を示す（Ceschia *et al.* 2002，図-3(C)）。同様の傾向はスギ（*Cryptomeria japonica*），ヒノキ（*Cryptomeria japonica*），アカマツ（*Pinus densiflora*）といった日本の樹種においても確認されている（Oohata and Shidei 1972；Araki *et al.* 2015）。

地中海性気候のように夏に降水の少ない森林では乾燥で肥大成長が抑制されるため，温度が高い場合でもE_Aは低下する（Saveyn *et al.* 2007；Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2014）。また，乾燥によるE_Aの低下には，炭水化物の減少や水ポテンシャルの低下にともなう維持呼吸の低下も関わっている（Sevanto *et al.* 2014，V. 節）。1年を通して温暖湿潤な熱帯雨林では降雨の少ない時期にE_Aが多少低下するものの，明確な休眠期のある温帯林と比べればE_Aの季節変化は総じて小さい（Nepstad *et al.* 2002；Cavaleri *et al.* 2006；Katayama *et al.* 2016）。

木部内のCO_2濃度（$[CO_2]_{xylem}$）は，E_Aと同様に，呼吸の活発な生育時期に高く休眠期に低い傾向を示す（Eklund 1990，図-2B）。幹のガス拡散抵抗は樹種や個体で大きく異なるが，$[CO_2]_{xylem}$が高まれば外気との濃度勾配が大きくなるため，木部から外気へ放出されるCO_2，すなわちE_Aも増加する（Steppe *et al.* 2007；Wang *et al.* 2019）。ヨーロッパトウヒの幹では，$[CO_2]_{xylem}$の季節変化が辺材温度だけでなく土壌呼吸速度や地温の変化とも強い正の相関をもつことから，根呼吸で発生したCO_2が樹液流によって幹に持ち込まれている可能性が報告されている（Etzold *et al.* 2013，VIII. 節）。つまり，幹のE_Aの季節変化は，自身の温度や成長だけでなく，地温や根の成長フェノロジーの影響も受けている可能性がある。

さらに，同位体を用いた炭水化物の追跡実験では，樹高20 mを超える高木であっても，葉でつくられた炭水化物は数日で幹の根元まで到達し，呼吸に使用される実態が明

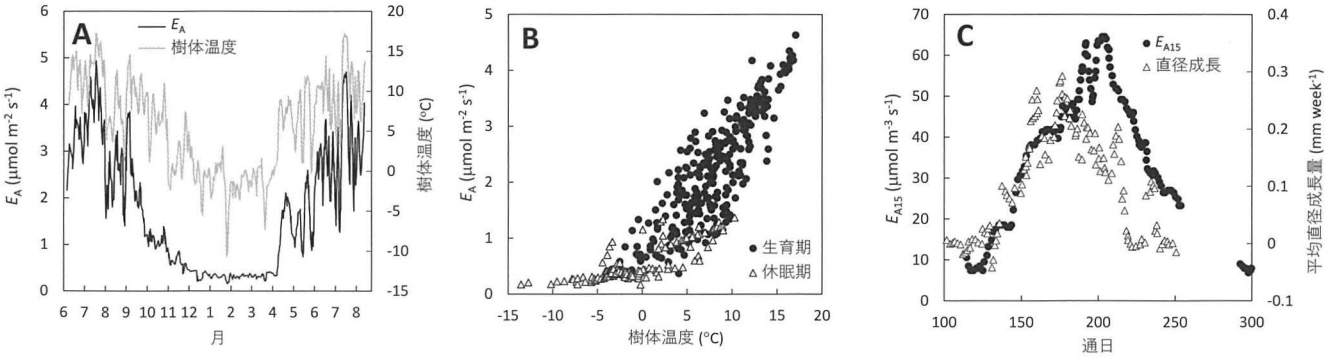

図-3. (A) 樹木限界付近に生育するセンブラマツ（*Pinus cembra*）の幹のCO_2放出速度（E_A）と樹体温度（T_{stem}）の季節変化，(B) Aのデータに基づいたT_{stem}とE_Aの関係（日平均値），(C) 25年生のヨーロッパブナ（*Fagus sylvatica*）の幹における15℃のE_A(E_{A15}) と直径成長速度の季節変化

図-3(A)と(B)はGruber *et al.* (2009) をもとに，(C)はCeschia *et al.* (2002) をもとに作図。

らかにされている。例えば，60年生のヨーロッパブナ（*Fagus sylvatica*）で行われた炭素安定同位体の暴露実験では，光合成で吸収された同位体は数日で幹の根元近くにまで到達し，その場所のE_Aに含まれる炭素の20～50%を占めた（Kuptz *et al.* 2011）。12年生のテーダマツ（*Pinus taeda*）では幹の環状剝皮によって炭水化物の輸送をせき止めると，処理後数日で，剝皮箇所の上では炭水化物の蓄積によってE_Aが上昇し，下では逆に炭水化物量とE_Aが低下した（Maier *et al.* 2010）。同様の現象は根でも報告されている（Hogberg 2001；Kuptz *et al.* 2011）。これらの結果は，幹や根の呼吸が温度や乾燥といった外的環境の影響に加えて，炭水化物という内的要因を介して樹冠光合成と連動して変化することを意味している（Wang *et al.* 2006）。ただし，炭水化物の輸送速度や貯蔵された炭水化物の呼吸への使用割合は，樹木のサイズや種，生育環境で異なるため，光合成がE_Aの季節変化に与える影響もそうした要因で大きく異なると考えられる。

V. 構成呼吸と維持呼吸

植物の呼吸を目的の違いで分けると，成長過程で新しい組織の構成に必要なエネルギーを得るための構成呼吸（R_c 成長呼吸ともいう）と，生命維持に必要なエネルギーを得る維持呼吸（R_m）として評価できる。McCree（1970）はシロツメクサを用いて，個体の呼吸が光合成と重さに依存する項に分離できることを実験的に示した。この結果を踏まえてThornley（1970）はR_cとR_m，成長速度，光合成の関係を物質収支に基づいて考察し，以下の式を導いた。

$$R_P = k \cdot G + c \cdot W \quad (1)$$

ただし，$R_c = k \cdot G$，$R_m = c \cdot W$

R_Pは植物個体当たりの呼吸速度，Gは成長速度（ある期間に増加した乾燥重量），Wは乾燥重量である。kは構成呼吸係数（成長量当たりの構成呼吸量），cは維持呼吸係数（重量当たりの維持呼吸速度）と呼ばれ，それぞれ成長と維持に必要な呼吸コストを意味する。なお，この式はHesketh *et al.*（1971）によって実験的にも導かれている。(1)式の両辺をWで割ると，

$$R_P/W = k \cdot G/W + c \quad (2)$$

となる。R_P/Wは重量当たりの呼吸速度，G/Wは相対成長速度（RGR）である。つまり，RGRと呼吸速度を調べてその関係をプロットすれば，そこで得られる直線の傾きが構成呼吸係数（k）に，切片が維持呼吸係数（c）になる（図-4(C)）。

これらのモデルは作物など草本類の呼吸を対象に発達したものである。樹木を対象にした例では，Yokotaらがヒノキ若木に対して地上部全体の呼吸速度とRGRを測定し，(2)式より構成呼吸と維持呼吸を分離した（Yokota *et al.* 1994；Yokota and Hagihara 1995，図-4）。構成呼吸は成長の活発な4～7月に高い割合を占めるが，年間を通して見ると維持呼吸の方が大きく，若いヒノキであっても樹体の維持に多量のエネルギーを必要とすることがわかる（図-4D）。巨大な樹木の場合には個体全体の呼吸量の測定が困難であるため，器官ごとに構成呼吸と維持呼吸が分離されることが多く，中でも幹を対象とした研究事例が多い。また，呼吸速度の単位についても，樹木の場合には重量ではなく測定の容易な表面積，体積がよく使用される（例えば，Zha *et al.* 2005）。

温帯林のように明確な休眠期（RGR＝0）のある気候では，その期間にチェンバー法で測定された呼吸はすべて維持呼吸と見なしてcとその温度依存性を求め，成長期間に同一部位で測定された呼吸全体から温度より推定した維持呼吸を差し引いたものを構成呼吸とする手法がよく用いられる（成熟組織法，Amthor 1989；Sprugel *et al.* 1995）。しかし，実際には，成長にともなう生組織量の増加によって維持呼吸も季節変化を示すはずであり，成熟組織法はそのような変化を無視している点に注意が必要である（Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2019）。kについては呼吸を測定せずに，組織の物質組成とその合成経路から計算されることもある（Carey *et al.* 1996）。

cは環境条件に依存して変化し，特に，温度に対して敏感に反応することが知られている。実際に，呼吸速度は温度に対して指数関数的に増加する（VI節）。また，組織の窒素含有量が高いほどcは大きくなる（Reich *et al.* 2008）。kの大きさは樹体を構成する物質組成で異なり，リグニンやタンパク質など，生合成に多くの呼吸エネルギー（コスト）を必要とする物質が多いとkは高くなる。また，cとは対照的に，kは環境条件にあまり依存しないと考えられている。実際に，テーダマツやヨーロッパアカマツ（*Pinus sylvestris*）における窒素の施肥実験（Maier *et al.* 1998; Stockfors and Linder 1998）やCO_2の付加実験（Hamilton *et al.* 2001；Edwards *et al.* 2002；Zha *et al.* 2005）では，幹の構成呼吸速度が増加したが，それはkではなく成長速度の増加が原因であった。Rodríguez-Calcerrada *et al.*（2019）は28樹種の幹のkの値をまとめており（0.16～0.87 g C g C^{-1}，

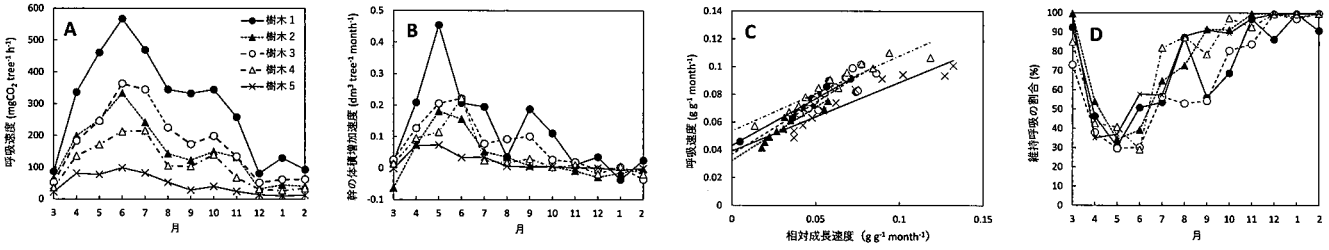

図-4. 8年生のヒノキ5個体における，(A) 葉を含めた地上部の呼吸速度の季節変化，(B) 幹体積の増加速度の季節変化，(C) 地上部の相対成長速度と呼吸速度の関係（式(2)），(D) 維持呼吸の割合の季節変化

図-4(A)と(B)はYokota *et al.*（1994）をもとに，(C)と(D)はYokota and Hagihara（1995）をもとに作図した。

平均 0.33 g C g C^{-1})，樹種や計算方法によって k の値が大きく異なること，そうした k のばらつきは耐陰性や乾燥耐性，遷移タイプなどの生態戦略とは無関係であることを示した。

構成呼吸と維持呼吸に生化学的な違いはなく，また，同時に起こっている構成呼吸と維持呼吸を分離して測定することは不可能であるため，実測による検証は難しい。そのため，(1)式はあくまで現象論的な呼吸の区分にすぎない(Amthor 2000)。しかし，維持呼吸と構成呼吸では環境応答と樹木にもたらす結果が異なるため，両者を区別することは，樹木の成長や動態を炭素収支に基づいて予測，考察するときに役立つ。実際に，森林生態系の生産量の予測に使用される炭素循環モデルの多くには，(1)式が組み込まれている（Ito and Oikawa 2002；Smith and Dukes 2013)。

VI. 温度依存性と順化

植物の呼吸速度は温度の上昇とともに指数関数的に増加するため，その関係は器官に関わらず以下のような指数関数式で近似されることが多い。

$$R = R_{\mathrm{Tref}} \cdot Q_{10}^{(\mathrm{T}-\mathrm{Tref})/10} \quad (3)$$

ここで R は呼吸速度，T は器官の温度，R_{Tref} はある温度(T_{ref}) における呼吸速度であり，T_{ref} は 20℃，または 25℃に設定されることが多い。Q_{10} とは，10℃の温度上昇に対する呼吸速度の変化率であり，Q_{10} の値が大きいほど温度変化に対して敏感であることを意味する。V. 節で説明したように，温度依存性を示すのは維持呼吸だが構成呼吸との区分が難しい状況も多いため，(3)式は呼吸全体に用いられる場合も多い。Q_{10} の値は樹種や器官でばらつきがあるものの，15～25℃の範囲では 2.0 前後を示す（Tjoelker *et al.* 2001；Atkin *et al.* 2005，図-5(A))。

幹の呼吸は，師部，形成層，辺材内柔組織の呼吸を足し合わせたものだが（II. 節)，内側にある辺材の温度は，表層にある師部や形成層の温度より一般的に低い(Stockfors 2000)。このような幹内の温度変異は，地温，気温，光環境，蒸散能力，外樹皮の形態など，様々な要因によって決まるが，開葉前の樹木や林縁木など，幹に直射日光が当たる場合に特に大きくなり，その幅は 10℃以上になることもある（Edwards and Hanson 1996；Stockfors 2000)。また，幹や太い枝では人工的な温度制御が難しいため，E_{A} の温度依存性は野外の気温変化を利用して測定されるが，辺材部では樹液流によって熱が奪われるため，表層にある師部や形成層と比べて温度変化が小さい。こうした組織による温度の違いは(3)式のパラメータに影響を与えると思われるが，その程度はよくわかっていない（Damesin *et al.* 2002)。さらに，樹木や森林全体の E_{A} や呼吸量を推定する際にも，そのような器官内部の温度変異を考慮しないと推定値に誤差を生じるはずだが（Stockfors 2000)，巨大で形状の複雑な樹木全体に対して温度変異を調べるのは容易ではなく，計算に考慮されることはほとんどない。

幹の E_{A} の温度依存性には呼吸速度の変化だけでなく，CO_2 の溶解量，拡散速度の変化といった物理的要素も影響する（Mcguire and Teskey 2002；Etzold *et al.* 2013)。温度が上昇すると，ヘンリーの法則より CO_2 は樹液に溶けにくくなるため，CO_2 濃度勾配が急激に大きくなり，拡散速度が高まる（フィックの法則)。そのため，温度の上昇は，幹内部に蓄積された CO_2 を放出する方向に作用する。これに加えポプラの幹では，蒸散によって幹の含水率が低下する日中に，放射方向の CO_2 拡散抵抗の低下が報告されている（Steppe *et al.* 2007)。一方で，気温の高い日中には蒸散も活発になるため，CO_2 濃度の低い土壌水が大量に流入する場合には樹液に溶ける CO_2 が増加し，E_{A} の上昇は抑制される（VIII. 節)。

このように幹の E_{A} の温度依存性には，呼吸速度の変化だけでなく，幹内の温度変異と測温場所の代表性の問題，温度にともなう CO_2 の拡散速度や樹液への溶解量の変化，樹液による CO_2 輸送も関わると考えられている。また，細胞間隙の少ない幹内部はガス拡散抵抗が高いため，内部で発生した CO_2 が外部に設置されたチェンバーに捕捉されるまでに，大きな時間的な遅れ（タイムラグ）が生じると考えられており（Ryan *et al.* 1995)，これも E_{A} の温度依存性に影響する。このような様々な要因が作用した結果として，E_{A} は温度変化に対して必ずしも指数関数的に増加せず，一日を通した測定では大きなヒステリシス（履歴現象）を描くことがある（Maier and Clinton 2006，図-5(B))。

多くの樹種で，生育温度が変化するとそれに応じて呼吸能力も変化する。これを呼吸の温度順化といい，高温環境に置かれると R_{Tref} や Q_{10} は低下し（Slot and Kitajima 2015)，低温環境では逆に増加する（Atkin and Tjoelker 2003)。実生や苗木を用いた葉や細根での研究事例が多く，生育温度の操作実験によれば順化に要する時間（温度変化から呼吸能力に明確な変化が見られるまでの時間）は，1 日～数日程度と比較的短い（Bolstad *et al.* 2003)。こうした順化の程度は種で大きく異なるが，R_{Tref} については多くの種で順化反応が確認されている。順化の能力については成熟前の器官の方が成熟後よりも大きく，また，変動の大きな環境に生息する樹木ほど大きいと考えられているが（Tjoelker *et al.* 1999；Atkin *et al.* 2005)，研究例が少なく，後者については反する事例も報告されており（Campbell *et al.* 2007)，

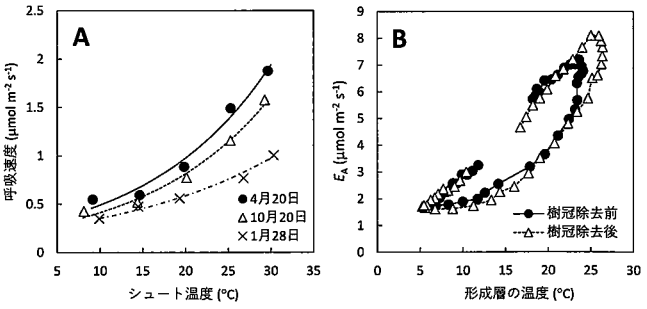

図-5. (A) ブナ当年枝の休眠期における温度と呼吸速度の関係，(B) テーダマツの幹における形成層の温度と CO_2 放出速度（E_{A}）の関係

(A) 4 月 20 日（開葉前)；25℃の呼吸速度（R_{25}）＝1.38 μmol m^{-2} s^{-1}，Q_{10}＝1.99，10 月 20 日(落葉直後)；R_{25}＝1.14 mol m^{-2} s^{-1}，Q_{10}＝1.97，1 月 28 日；R_{25}＝0.79 μmol m^{-2} s^{-1}，Q_{10}＝1.91（飯尾，未発表データ)。切断試料で測定した。(B) Maier and Clinton 2006 をもとに作図。この事例では，9 割以上の樹冠を除去して樹液流速度を低下させても，なお大きなヒステリシスが見られた。

まだ明確な結論には至っていない。

幹枝について呼吸の温度順化を調べた研究は非常に少ない。20年生のヨーロッパアカマツで行われた地上部の加温実験では，幹のE_Aには順化反応が確認されなかったが(Zha *et al.* 2005)，1年生のシュートではR_{15}とQ_{10}が低下した(Zha *et al.* 2003)。ユーカリ属（*Eucalyptus tereticornis*）の枝でも同様の加温実験でR_{15}の低下が確認されている(Drake *et al.* 2016)。事例が少ないために断定できないが，幹枝の呼吸も葉や細根と同様に温度順化能力をもつ可能性がある。つまり，IV. 節とV. 節で説明したE_Aの季節変化には樹体温度の変化に対する短期的応答だけでなく，順化の影響も含まれているかもしれない（図-3と4(A)）。また，幹枝のE_Aの季節変化を調べると，気温の高い夏にQ_{10}が低下する事例が，ヒノキやバンクスマツ，ヨーロッパトウヒ，ヨーロッパアカマツなどで報告されている（Paembonan *et al.* 1991；Lavigne 1996；Stockfors and Linder 1998；Zha *et al.* 2005；Darenova *et al.* 2018)。ヨーロッパトウヒやヨーロッパアカマツでは，サイトが同じであってもQ_{10}の低下が見られる場合とそうでない場合があるので（Zha *et al.* 2004；Acosta *et al.* 2008)，夏のQ_{10}低下は普遍的な現象とはいえないが，Q_{10}の低下が確認された場合には温度順化反応の結果として考察されることが多い（Zha *et al.* 2005)。ただし，野外実験ではQ_{10}の計算に使用する温度域が季節で大きく異なる。葉における温度と呼吸速度の関係では，生育温度に関わらず高温域ほどQ_{10}は低くなるため（Tjoelker *et al.* 2001)，夏のQ_{10}低下にはこうした短期的温度応答による低下も含まれている可能性が高い。これに加え，幹のE_Aの温度依存性にはCO_2の拡散速度や樹液への溶解量，樹液流によるCO_2輸送の影響も関与する。さらに維持呼吸と構成呼吸を分離していない場合には構成呼吸の増減の影響もそこへ加わる（V. 節)。夏に樹液流によるCO_2の持ち去りや構成呼吸が大きくなる場合には，夏のQ_{10}の低下を単に順化による呼吸能力の変化と結論づけては順化能力の過大評価につながるだろう。幹の呼吸の温度順化を厳密に評価するには個々の要因を分離する必要があるが，各要因の制御や操作が難しく，それらの分離は容易ではない。

VII. 幹枝の呼吸速度のサイズ依存性と個体呼吸量の推定

森林レベルの呼吸量や物質生産量を計算するためには，チェンバー法で得られた断片的な幹枝のE_Aを樹木や森林全体に拡張することが必要であり，日本では古くからE_Aの個体内変化が調査されてきた（Oohata *et al.* 1971；Mori and Hagihara 1988, 1995)。幹枝は太くなると呼吸活性の低い木部（辺材と心材）の割合が高まる。つまり，直径の増加にともない，呼吸活性の高い部分が器官全体から表面へ移動することになる。この傾向は形成層の活動の盛んな成長期間に特に顕著であり，重量当たりの呼吸速度（R）は器官の直径（D）とともに低下する（依田 1971，図-6A)。樹木や森林全体の幹枝呼吸量を計算するときに，こうした呼吸速度のサイズ依存性を考慮しないと結果に大きな誤差を生じることが知られている（Damesin *et al.* 2002；Araki *et al.* 2010；Tarvainen *et al.* 2014)。Yoda *et al.* (1965) はそのサイズ依存性を以下の双曲線式で近似した。

$$1/R = A \cdot D + B \tag{4}$$

AとBは定数である。Dが小さくなる（$D \to 0$）とRは$1/B$（一定）に近づく。反対に，Dが十分に大きくなる（$D \to \infty$）とBの項を無視できるので，Rは$A^{-1} \cdot D^{-1}$に近づく。重さwの器官の呼吸量（R_w）を考えたとき，材密度ρを一定と仮定すればwはDの3乗に比例する（$w \propto \rho D^3$）ので，R_wは

$$R_w \propto \rho D^3 \cdot R \tag{5}$$

と表せる。Dが小さくなるとRは$1/B$に近づくので，$R_w \propto \rho D^3 \cdot B^{-1}$，つまり，$R_w$は器官の体積または重量に比例する。同様に，$D$が大きい場合には，$R$は$A^{-1} \cdot D^{-1}$に近づくので$R_w \propto A^{-1} \cdot \rho \cdot D^2 \cdot R$となり，$R_w$は器官の表面積に比例する。このように(4)式は，直径の増加に従って，器官における主たる呼吸の場が器官全体から表面へ移ることを表している。(4)式がわかれば，器官の直径分布を一定間隔で調べることで，樹木全体の幹呼吸量を計算できる。なお，生きている組織の割合の高い枝に対しては，(4)式のDをD^2に変えた（呼吸が枝の直径に比例する）式が提案されている。直径分布についてはパイプモデル理論に基づいた数式化がなされており，その数式と(4)式を組み合わせた個体および林分呼吸量の推定式もすでに導出されている。これらの解析過程は依田（1971）や二宮（2004）に詳しい。

非同化器官の直径分布については，近年，三脚や無人航空機（Unmanned Aerial Vehicle；UAV）に装着可能な小型LiDAR（Light Detection and Ranging：光による検知と測距）が登場したことで，数ミリメートルという非常に高い空間分解能で，非破壊的かつ迅速に計測できるようになった。これまで幹や枝の直径分布を精密に推定しようとすると，樹木を伐採して上述した数式のパラメータを直接求める必要があった。しかし，調査に労力が必要なために研究が少なく，非同化器官の直径分布の推定精度を向上させることは，森林の呼吸量を推定する上での大きな課題であった。LiDARはこの課題を解決する強力なツールであり（Calders *et al.* 2015)，個体や森林レベルの呼吸研究を大きく前進させると期待されている。

形成層が活動を休止する休眠期（維持呼吸のみの状態）には，幹の大部分を占める辺材の呼吸量が相対的に大きくなる。そのため，維持呼吸の幹サイズによる違いは，直径や表面積，体積，重量ではなく，辺材体積で整理されることもある（Sprugel *et al.* 1995)。辺材体積を用いたことで生育環境の異なる複数樹種の違いを一つの式で整理できた事例が，針葉樹林や熱帯林で報告されている（Ryan *et al.* 1994, 1995，図-6(B))。ただし，II. 節で述べたように，樹種間において辺材体積と呼吸速度のトレードオフの存在が報告されていることから，全ての樹木に対してそのような種を超えた関係が成立するわけではなく，辺材の割合が似た種に限られるのかもしれない。また，辺材体積ではなく，辺材内の生細胞の量や窒素含有量，非構造性炭水化物量を用いて整理した研究もある（Bosc *et al.* 2003；Rodríguez-Calcerrada *et al.* 2015)。いずれにせよ，呼吸に寄与しない死細胞を含む器官のサイズではなく，呼吸とより直接的に

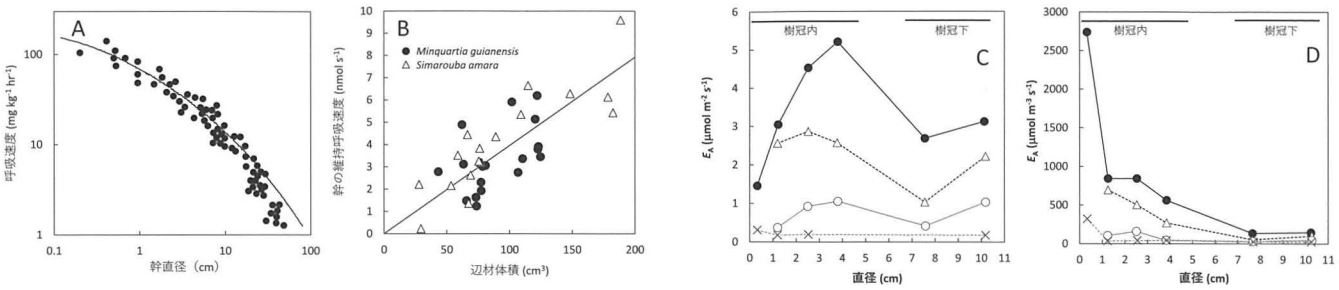

図-6. (A) ブナの幹の直径と重量当たりの呼吸速度の関係，(B) 熱帯雨林に生育する2樹種の，幹の辺材体積と維持呼吸速度の関係，(C) ヨーロッパブナの幹枝の直径と表面積当たりの CO_2 放出速度（E_A）の関係と（D）直径と体積当たりの E_A の関係

(A)の呼吸速度は切断試料を用いて，アルカリ吸収法で測定された。(B)の維持呼吸速度は，インタクトの状態で測定された E_A を維持呼吸と構成呼吸に区分したもの。直径を説明変数に使用した場合，2種の関係は分かれたが，辺材体積を使用することで，図のように一つの関係で表現することができた。(C)と(D)はインタクトの状態で測定された E_A を異なる基準で表現したもの。近年，E_A は表面積または体積当たりで表現されることが多く，基準によってサイズ依存性は大きく変化する。図-6(A) は依田（1971），(B)は Ryan *et al.* (1994)，(C)と(D)は Damesin *et al.* (2002) をもとに作図した。

関連する指標を用いることで，樹種や生育環境の違いを超えた普遍性の高い関係を得られる可能性がある。ただし，森林の呼吸量の推定を最終目標とする場合には，呼吸速度と辺材体積や窒素含有量の関係だけでなく，森林全体の辺材体積や窒素含有量も定量しなくてはならない。樹種が多く構造の複雑な森林では，LiDAR を利用できる器官サイズと比べ，その定量にかなりの労力を覚悟しなくてはならない。

(4)式や辺材体積を用いたアプローチはサイズや季節にともなう幹枝内の呼吸組織の活性の変化に基づいた合理的なものである。しかしながら，細い枝であっても表層組織の呼吸活性が重要である場合や，休眠期であっても辺材よりも師部などの表層組織の呼吸が重要な場合など，一致しない事例も報告されている（Stockfors and Linder 1998；Cavaleri *et al.* 2006)。その原因として樹種や生育環境の違いに加えて，樹液流や炭水化物などの内的要因の影響なども考えられるが，詳細は明らかになっていない。その結果，幹枝の呼吸速度や E_A は，表面積，体積，重量，辺材体積など様々な基準で表現されており（Damesin *et al.* 2002，図-6(C)と(D)），幹枝呼吸の統合的な理解を難しくしている（Yang *et al.* 2016)。Levy and Jarvis (1998) は直径と E_A の関係を調べることで，E_A を表面積当たりで表現するべきなのか，体積当たりで表現するべきなのか（つまり，主たる呼吸組織が器官表面にあるのか，器官全体に分布するのか）を簡易判定する方法を提案した。幹枝呼吸のサイズ依存性は古くから研究されてきたテーマだが，引き続き，Levy and Jarvis (1998) の方法や呼吸組織の直接調査によって，幹枝呼吸のサイズ依存性の原因を調べていく必要がある。

VIII. 呼吸で発生した CO_2 の樹液流による輸送

幹や太い枝内のガス拡散抵抗は大きいため，呼吸で発生した CO_2 はすぐに放出されずに蓄積し，辺材内の CO_2 濃度は大気の30～700倍という高濃度になる（図-1(A)；経路⑩～⑫，図-2(B))。その CO_2 の一部が樹液に溶けて蒸散で移動する可能性については，チェンバー法が幹呼吸の測定に使われ始めた1930年代から議論されてきた（根岸 1970)。Negisi (1979) はアカマツ幹の樹液流速度をポンプで人為的に操作したときの E_A の応答を調べ，樹液流が直接 E_A を低下させることを初めて直接的に実証した（図-7)。この結果は，蒸散が盛んなときには，チェンバー法で計測された E_A はその場所の呼吸能力と一致しないことを意味している。この問題を解決するには，樹液によって輸送された CO_2 を定量する必要がある。Mcguire and Teskey (2004) は，ある厚さをもつ木部断片の呼吸速度 (R) と E_A，樹液による CO_2 輸送速度（F_T）の関係を，以下のマスバランス式で表した（図-8(A))。

$$R = E_A + F_T + \Delta S \tag{6}$$

ΔS は木部断片への CO_2 貯留速度である。F_T は，下から樹液によって持ち込まれる CO_2（F_I）と上に持ち出される CO_2（F_o）の差として，以下の式で計算される。

$$F_T = F_o - F_I = f_s / V \cdot \Delta[CO_2^*] \tag{7}$$

f_s は木部断片内の樹液流速度，V は木部断片の体積，$\Delta[CO_2^*]$ は木部断片上端と下端の溶存無機炭素濃度（$[CO_2^*]$）の差である。樹液の移動速度は遅いため，木部内の気相と

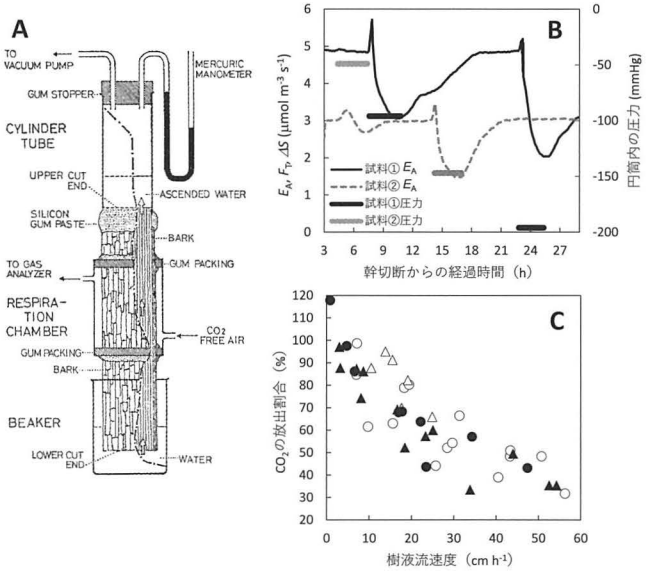

図-7. アカマツ若木の幹の樹液流速度と CO_2 放出速度（E_A）の関係

(A)測定システムの概要。ポンプによる吸引で上部の円筒内に負圧をかけて，樹液流速度を調整しながら，幹に取り付けたチェンバーで E_A を測定する。(B) 円筒内の圧力を変えたときの E_A の応答。試料①は2年生，直径4.15 cmの幹，試料②は3年生，直径4.65 cmの幹。(C) 樹液流速度と CO_2 放出割合（E_A と樹液流速度がゼロのときの E_A の比率）の関係。シンボルの説明：白色，夏；黒色，晩秋；○，直径4 cm以上；△，直径4 cm以下。Negisi (1979) からの転載，および作図。

液相は平衡状態にあると仮定すると，[CO_2^*] はヘンリーの法則に基づき，樹液の pH と辺材内の CO_2 分圧，辺材温度から計算される（Mcguire and Teskey 2002）。具体的には，温度が低く，pH と辺材内 CO_2 濃度が高いほど[CO_2^*]は大きくなる。ΔS は [CO_2^*] の時間変化と木部の含水量から計算され，CO_2 が木部断片に貯留される場合は $\Delta S>0$ となり，CO_2 の放出や希釈で [CO_2^*] が低下する場合に $\Delta S<0$ となる。

(6)式を，ハンテンボク（*Liriodendron tulipifera*）の幹に適用した結果を図-8(B) に示す（Fan *et al.* 2017）。樹液流の停止する夜間の F_T はゼロであり，また，幹に貯留される CO_2（ΔS）も少ないため，R と E_A はほぼ一致している。しかし，日が昇り，樹液が上昇を開始すると F_T も急上昇し，日中の F_T は R の約 90%に達した。これに対し，チェンバー法で測定された E_A は，気温が上昇しているにも関わらずほとんど変化していない。日中の E_A は R の約 30%にすぎず，チェンバー法が蒸散の活発な日中の呼吸速度を過小評価することを示している。同様の傾向はアメリカブナ，ポプラ，プラタナス類などの樹種で確認されている（Mcguire and Teskey 2004）。なお E_A の日変化については，ほとんど変化しないパターンだけでなく，日中に低下するパターンや（Negisi 1972；Han *et al.* 2017），夜間の E_A の方が高いパターン（Negisi 1978；Kunert *et al.* 2018），温度に対して半時計周りのヒステリシスを描くパターン（Damesin *et al.* 2002；Maier and Clinton 2006）など，様々なパターンがこれまでに報告されている。

F_T は樹液流速度とよく似た日変化を示すが，F_T の増加には樹液流速度だけでなく Δ[CO_2^*] の増加も重要になる（式7）。Δ[CO_2^*] の増加は，辺材内の CO_2 濃度の上昇と土壌水による樹液の希釈によって促進される。そして，辺材内の CO_2 濃度は木部組織の呼吸活性とガス拡散抵抗で決まり（II節），希釈は，活発な蒸散によって [CO_2^*] の低い土壌水が下から大量に流入することで起こる。図-8(C) における[CO_2^*]の日中低下はこうした希釈の結果と考えられている。希釈は，呼吸で発生した CO_2 の溶解を促進して Δ[CO_2^*] を高め，その一方で，外気と辺材内の CO_2 濃度勾配を小さくして E_A を低下させ，E_A と R の差を大きくする。日中の F_T の増加が E_A の増加を抑制する背景には，こうした樹液の希釈と CO_2 の溶解が関与していると考えられている。

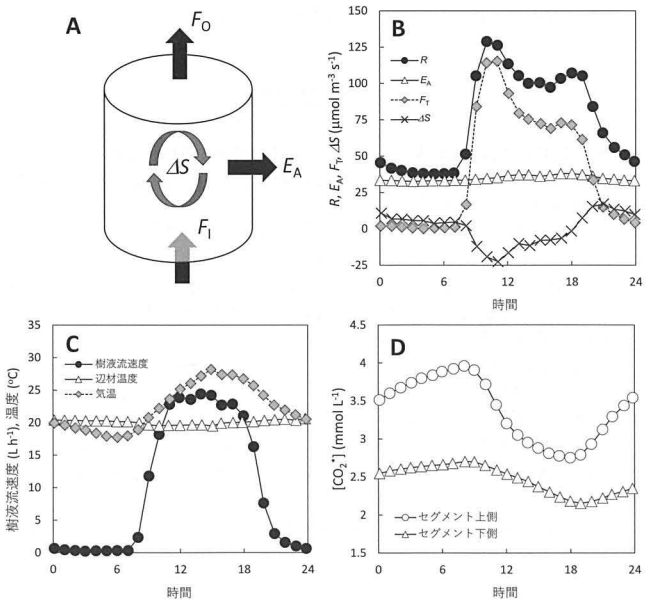

図-8. (A) マスバランス式の模式図。CO_2 放出速度（E_A），樹液流によって下から流入する CO_2 成分（F_I）と上へ流出する CO_2 成分（F_O），貯留速度（ΔS）。ハンテンボクの幹における，(B) 呼吸速度（R），E_A，樹液による CO_2 輸送速度（F_T），ΔS の日変化，(C) 樹液流速度，辺材温度，気温の日変化，(D) 幹の木部断片の上端と下端における溶存有機炭素濃度（[CO_2^*]）の日変化。

胸高直径 60.6 cm の個体について 5 月に測定された。図-8(A)は Mcguire and Teskey（2004）をもとに，その他の図は Fan *et al.*（2017）をもとに作図した。

木質化した根（粗根）の構造は幹とよく似ており，土壌中の CO_2 濃度が大気よりも高いことを考えれば，根呼吸の CO_2 も幹と同様のプロセスで上へ輸送されることは想像に難くない。実際に，ナミキドロ（*P. deltoides*）の人工林では，土壌水と幹の地際の [CO_2^*] から根系の F_T が計算され，その大きさは土壌の CO_2 フラックスとほぼ同じであった（Aubrey and Teskey 2009）。また，アカナラ（*Quercus robur*）では，幹の環状剥皮によって根呼吸を抑制すると根系の F_T が半減することが示され（Bloemen *et al.* 2014），根から幹へ多量の CO_2 が輸送されている実態が明らかにされた。さらに，若いヤチダモ（*Fraxinus mandshurica*）において，幹の辺材内 CO_2 濃度は根本に近い方が高くなる傾向を示した（Wang *et al.* 2019）。土壌表面からの CO_2 フラックスは根呼吸の CO_2 を全て含んでいることを前提に考察されることが多いが，その一部は樹体に持ち込まれている可能性がある。根呼吸と同様に，微生物呼吸の CO_2 も土壌水に溶けて根から吸収される可能性があるが（Moore *et al.* 2008），土壌水の [CO_2^*] は木部よりも一般的に低いため，F_T への貢献は小さいと考えられている（Teskey and Mcguire 2007；Aubrey and Teskey 2009）。

幹より上へ輸送された CO_2 の行方は，器官に貯留される CO_2 がほとんどないと考えれば，大気中へ放出されるか，幹枝内の葉緑体や葉の光合成で固定されるかの 2 通りである。7 年生のナミキドロ（樹高 7～11 m）では，濃度の異なる $^{13}CO_2$ 溶液を幹の根元から辺材へ 2 日間注入することで，樹液に輸送された $^{13}CO_2$ の追跡調査が行われた（Bloemen *et al.* 2013）。その結果，葉まで到達する $^{13}CO_2$ はほとんどなく，注入した $^{13}CO_2$ の大半（83～94%）は幹や枝から放出されること，残りの大部分は枝内の葉緑体に固定されることが明らかにされた。大半の CO_2 が葉に到達する前に放出されたのは，上へ行くほど幹や枝は細く，樹皮は薄くなるために内部のガス拡散抵抗が低下し，樹液中の CO_2 が放出されやすくなったためと考えられる。根や幹の呼吸で発生した CO_2 の一部は，発生源より離れた場所から放出されている可能性が高い（Hölttä and Kolari 2009）。

枝内に含まれる葉緑体において樹液で輸送された CO_2 の固定量が大きくなったのは，樹木の表面にあるために日当たりがよく，また，幹よりも若いために葉緑体が多く，周皮の光透過性も高いためと考えられる（Aschan *et al.* 2001）。このような放出から固定までを樹木の内部で完結する CO_2 フラックスは，チェンバー法など，器官表面

のCO_2計測に基づいたこれまでの手法では検出することができない。もし，この内部のCO_2フラックスが大きい場合には，これまでの研究は森林の生産量と呼吸量を過小評価していることになる。非同化器官に含まれる葉緑体の量とその器官内の分布様式は樹種や齢で大きく異なり，皮層だけでなく，辺材の内側にまで葉緑体をもつ種も存在する（Pfanz *et al.* 2002）。例えば，ヒメシャラ（*Stewartia monadelpha*）のように外樹皮が薄く多量の葉緑体を含む種では，呼吸だけでなく，非同化器官の“同化”にも注目する必要があるだろう（Saveyn *et al.* 2010）。

IX. 終わりに

樹木の非同化器官の呼吸の評価には器官表面で測定されたE_Aが用いられてきた。しかし，幹や太い枝，粗根など，厚い木部をもつ器官では，呼吸で発生したCO_2の一部が樹液によって輸送されるため，E_Aはその場所の呼吸速度と一致しないことが指摘された。それにともない器官内のCO_2動態の解明に注目が集まっているが，現在のところ，限られた樹種で幹を対象とした短期的な調査事例が多い。今後，器官や樹種，生育環境による内部CO_2動態の違いを明らかにしていく必要があるが，そのためには樹液流や木部内のCO_2濃度といったマスバランス式（式6）の要素を調べるだけでなく，各組織の呼吸速度（CO_2の発生）やガス拡散抵抗（CO_2の蓄積），温度環境（CO_2の溶解）など，CO_2動態の原因となる因子と関連づけた調査が必要になると考えられる。こうした内的要因を知ることは呼吸能力の正確な評価だけでなく，サイズ依存性や温度依存性などの呼吸特性の理解にもつながる。例えば，E_Aのサイズ依存性を調べるときに，組織レベルの呼吸能力や生化学特性を調べて器官内における主たる呼吸の場を明確にすれば，E_Aと関連づけるべきサイズの決定に役立つ。温度依存性や順化機能の評価においても，測温箇所の代表性は問題のひとつなので，主たる呼吸組織とその部分の温度変異を明らかにすることは重要である。器官内部の環境や生理機能，生化学的特性，解剖学的特性を知ることの重要性は昔から指摘されてきたことだが，依然として研究は少ない。本稿でも，できる限り，どの樹木にも共通すると思われる事例を取り上げたが，樹種や生育環境による違いに関しては情報不足のため，あまり議論できなかった。器官表面で計測されたE_Aは，内部において数多くの生物的，物理的要因の影響を受けた結果である。呼吸特性を理解するうえで，E_Aを器官内部の現象と関連づけて考察することの重要性を再確認した。

根や幹から樹液流によって輸送されたCO_2の一部は枝まで到達し，樹皮内の葉緑体に固定される可能性がある。この結果は，ある場所のE_Aが樹液流を介して別の場所（器官）の呼吸の影響を受けることを意味する。同様に，呼吸速度は樹冠部からの炭水化物の供給量に応じて変化するため，E_Aは樹冠光合成の影響も受ける。E_Aがどの器官の影響をどれだけ受けるのかについては今後の研究課題だが，上述した器官内部のプロセスの複雑さに加え，器官によって生育環境やフェノロジーが大きく異なることを考えれば，E_Aは非常に多くの要因の影響を含んだ，多様な現象の総体といえる。樹木を調べるときに，機能や形態の大きく異なる器官を分けて考えるのはごく自然な発想だが，ある器官に注目した研究であっても他器官と切り離して考えるのではなく，樹液流や炭水化物などを介したつながりを考慮する必要がある。また，樹皮光合成に関して，高木では炭素収支への寄与は小さいと考えられているが，実際に定量した研究はほとんどない。樹皮に多量の葉緑素を含む種ではその影響を調べる必要があるだろう。

呼吸特性の調査方法に関しては，着生状態（インタクト）と切断試料に大別して説明したが，着生状態でE_Aを調べたとしても，内部の状態を知ろうとすると，結局のところ，穴を空けてセンサーを挿入するなどの破壊調査が必要となる。そのため，傷害呼吸など，切断試料と同様の問題が生じるが，この問題を排除する方法は現在のところ存在しない。器官内部のCO_2動態の調査については，センサーを挿入するような直接的な手法だけでなく，同位体（Ubierna *et al.* 2009；Angert and Sherer 2011）や工夫されたチェンバー（Levy *et al.* 1999）を利用した非破壊的な手法も存在するが，ガス拡散に関する仮定が必要であり，また，時間的分解能が低いという問題がある。このように，手法によってメリットとデメリットが異なり，本稿で解説したいずれの項目についてもある確立された特定の手法というものはない。各手法のメリットをうまく利用しながら，実験を行い考察する必要がある。

謝　辞

本稿の審査において，2名の査読者には多くの有益なコメントを頂きました。また，この総説には科学研究費助成事業（24780157）の成果の一部を使用しました。ここに記して感謝を申し上げます。

引用文献

Acosta M, Pavelka M, Pokorný R, Janouš D, Marek MV (2008) Seasonal variation in CO_2 efflux of stems and branches of Norway spruce trees. Ann Bot 101: 469-477

Amthor JS (1989) Respiration and crop productivity.（呼吸と作物の生産性（2001）．信濃卓郎訳，学会出版センター）

Amthor JS (2000) The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. Ann Bot 86: 1-20

Angert A, Sherer Y (2011) Determining the relationship between tree - stem respiration and CO_2 efflux by δO_2/Ar measurements. Rapid Commun Mass Spectrom 25: 1752-1756

Araki MG, Kajimoto T, Han Q, Kawasaki T, Utsugi H, Gyokusen K, Chiba Y (2015) Effect of stem radial growth on seasonal and spatial variations in stem CO_2 efflux of *Chamaecyparis obtuse*. Trees 29: 499-514

Araki MG, Utsugi H, Kajimoto T, Han Q, Kawasaki T, Chiba Y (2010) Estimation of whole-stem respiration, incorporating vertical and seasonal variations in stem CO_2 efflux rate, of *Chamaecyparis obtusa* trees. J For Res 15: 115-122

Aschan G, Wittmann C, Pfanz H (2001) Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. Trees 15: 431-437

Atkin OK, Bruhn D, Tjoelker MG (2005) Response of plant respiration to changes in temperature: mechanisms and consequences of variations in Q_{10} values and acclimation. In Plant Respiration: From Cell to Ecosystem. Lambers H, Ribas-Carbo M (eds) Springer, 95-135

Atkin OK, Tjoelker MG (2003) Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. Trends Plant Sci 8: 343-351

Aubrey DP, Teskey RO (2009) Root-derived CO_2 efflux via xylem stream

rivals soil CO_2 efflux. New Phytol 184: 35–40
Bloemen J, McGuire MA, Aubrey DP, Teskey RO, Steppe K (2013) Transport of root-respired CO_2 via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO_2 efflux in trees. New Phytol 197: 555–565
Bloemen J, Agneessens L, Meulebroek LV, Aubrey DP, McGuire MA, Teskey RO, Steppe K (2014) Stem girdling affects the quantity of CO_2 transported in xylem as well as CO_2 efflux from soil. New Phytol 201: 897–907
Bolstad PV, Reich P, Lee T (2003) Rapid temperature acclimation of leaf respiration rates in *Quercus alba* and *Quercus rubra*. Tree Physiol 23: 969–976
Bosc A, Grandcourt AD, Loustau D (2003) Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree. Tree Physiol 23: 227–236
Calders K, Newnham G, Burt A, Murphy S, Raumonen P, Herold M, Culvenor D, Avitabile V, Disney M, Armston J, Kaasalainen M (2015) Nondestructive estimates of above-ground biomass using terrestrial laser scanning. Methods Ecol Evol 6: 198–208
Campbell C, Atkinson L, Zaragoza-Castells J, Lundmark M, Atkin O, Hurry V (2007) Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to changes in temperature regardless of plant functional group. New Phytol 176: 375–389
Cannell MGR (1982) World forest biomass and primary production data. Academic Press
Carey EV, Delucia EH, Ball JT (1996) Stem maintenance and construction respiration in *Pinus ponderosa* grown in different concentrations of atmospheric CO_2. Tree Physiol 16: 125–130
Cavaleri MA, Oberbauer SF, Ryan MG (2006) Wood CO_2 efflux in a primary tropical rain forest. Global Change Biol 12: 2442–2458
Cernusak LA, Marshall JD (2000) Photosynthetic refixation in branches of Western White Pine. Func Ecol 14: 300–311
Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailler JY, Dufrêne É (2002) Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). Ann For Sci 59: 801–812
Collalti A, Prentice IC (2019) Is NPP proportional to GPP? Waring's hypothesis 20 years on. Tree Physiol 39: 1473–1483
Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, Ottorini JM, Dufrêne E (2002) Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. New Phytol 153: 159–172
Darenova E, Acosta M, Pokorny R, Pavelka M (2018) Variability in temperature dependence of stem CO_2 efflux from Norway spruce trees. Tree Physiol 38: 1333–1344
Drake JE, Tjoelker MG, Aspinwall MJ, Reich PB, Barton CVM, Medlyn BE, Duursma RA (2016) Does physiological acclimation to climate warming stabilize the ratio of canopy respiration to photosynthesis? New Phytol 211: 850–863
Edwards NT, Hanson PJ (1996) Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. Tree Physiol 16: 433–439
Edwards NT, Tschaplinski TJ, Norby RJ (2002) Stem respiration increases in CO_2-enriched sweetgum trees. New Phytol 155: 239–248
Eklund L (1990) Endogenous levels of oxygen, carbon dioxide and ethylene in stems of Norway spruce trees during one growing season. Trees 4: 150–154
Etzold S, Zweifel R, Ruehr NK, Eugster W, Buchmann N (2013) Long-term stem CO_2 concentration measurements in Norway spruce in relation to biotic and abiotic factors. New Phytol 197: 1173–1184
Fan H, McGuire MA, Teskey RO (2017) Effects of stem size on stem respiration and its flux components in yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) trees. Tree Physiol 37: 1536–1545
Gansert D (2003) Xylem sap flow as a major pathway for oxygen supply to the sapwood of birch (*Betula pubescens* Ehr.). Plant Cell Environ 26: 1803–1814
Gartner BL, Moore JR, Gardiner BA (2004) Gas in stems: abundance and potential consequences for tree biomechanics. Tree Physiol 24: 1239–1250
Gruber A, Wieser G, Oberhuber W (2009) Intra-annual dynamics of stem CO_2 efflux in relation to cambial activity and xylem development in *Pinus cembra*. Tree Physiol 29: 641–649
Hamilton JG, Thomas RB, Delucia EH (2001) Direct and indirect effects of elevated CO_2 on leaf respiration in a forest ecosystem. Plant Cell Environ 24: 975–982
Han F, Wang X, Zhou H, Li Y, Hu D (2017) Temporal dynamics and vertical variations in stem CO_2 efflux of *Styphnolobium japonicum*. J Plant Res 130: 845–858
原　襄 (1994) 植物形態学. 朝倉書店
Hesketh J, Baker D, Duncan W (1971) Simulation of growth and yield in cotton: respiration and the carbon balance. Crop Sci 11: 394–398
Hogberg P (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. Nature 411: 789–792
Hölttä T, Kolari P (2009) Interpretation of stem CO_2 efflux measurements. Tree Physiol 29: 1447–1456
Ito A, Oikawa T (2002) A simulation model of the carbon cycle in land ecosystems (Sim-CYCLE) : a description based on dry-matter production theory and plot-scale validation. Ecol Model 151: 143–176
Katayama A, Kume T, Ohashi M, Matsumoto K, Nakagawa M, Saito T, Kumagai T, Otsuki K (2016) Characteristics of wood CO_2 efflux in a Bornean tropical rainforest. Agric For Meteorol 220: 190–199
Kunert N (2018) A case study on the vertical and diurnal variation of stem CO_2 effluxes in an Amazonian forest tree. Trees 32: 913–917
Kuptz D, Fleischmann F, Matyssek R, Grams TEE (2011) Seasonal patterns of carbon allocation to respiratory pools in 60-yr-old deciduous (*Fagus sylvatica*) and evergreen (*Picea abies*) trees assessed via whole-tree stable carbon isotope labeling. New Phytol 191: 160–172
Lavigne MB (1996) Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations. Tree Physiol 16: 847–852
Lendzian KJ (2006) Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellems and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. J Exp Bot 57: 2535–2546
Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007) Carbon allocation in forest ecosystems. Global Change Biol 13: 2089–2109
Levy PE, Jarvis PG (1998) Stem CO_2 fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). Func Ecol 12: 107–116
Levy PE, Meir P, Allen SJ, Jarvis PG (1999) The effect of aqueous transport of CO_2 in xylem sap on gas exchange in woody plants. Tree Physiol 19: 53–58
McCree KJ (1970) An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Setlik I (ed) Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, p 221–229
Mcguire MA, Teskey RO (2004) Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external fluxes of CO_2. Tree Physiol 24: 571–578
Mcguire MA, Teskey RO (2002) Microelectrode technique for in situ measurement of carbon dioxide concentrations in xylem sap of trees. Tree Physiol 22: 807–811
Mancuso S, Marras AM (2003) Different pathways of the oxygen supply in the sapwood of young *Olea europaea* trees. Planta 216: 1028–1033
Maier CA, Clinton BD (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
Maier CA, Johnsen KH, Clinton BD, Ludovici KH (2010) Relationships between stem CO_2 efflux, substrate supply, and growth in young loblolly pine trees. New Phytol 185: 502–513
Maier CA, Zarnoch SJ, Dougherty PM (1998) Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. Tree Physiol 18: 11–20
Moore DJP, Gonzalez-Meler MA, Taneva L, Pippen JS, Kim HS, DeLucia EH (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
Mori S, Hagihara A (1988) Respiration in stems of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) trees. J Jpn For Soc 70: 481–187
Mori S, Hagihara A (1995) Branch respiration in hinoki (*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.) trees, with reference to branch positions within tree crowns. Bull Nagoya Univ For 14: 25–34
根岸賢一郎 (1970) 樹木の非同化器官の呼吸—森林の物質収支と関連して—. 日林誌 52: 331–345
Negisi K (1972) Diurnal fluctuation of CO_2 release from the bark of a standing *Magnolia obovate* tree. J Jpn For Soc 54: 257–263
Negisi K (1978) Daytime depression in bark respiration and radial shrinkage in stem of a standing young *Pinus densiflora* tree. J Jpn 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

Nepstad DC, Moutinho P, Dias-Filho MB, Davidson E, Cardinot G, Markewitz D, Figueiredo R, Vianna N, Chambers J, Ray D, Guerreiros JB, Lefebvre P, Sternberg L, Moreira M, Barros L, Ishida FY, Tohlver I, Belk E, Kalif K, Schwalbe K (2002) The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. J Geophys Res 107: D20, 8085

二宮生夫 (2004) 呼吸作用. 樹木生理生態学. 小池孝良編, 朝倉書店, 89-103

大畠誠一, 四手井綱英, 辻 英夫, 畠山伊佐男 (1967) 切り取り前後の樹木の呼吸変化について. 京都大学農学部演習林報告 39: 100-109

Oohata S, Shidei T (1972) Seasonal changes in respiratory rate of stems and their growth. Bull Kyoto Univ For 43: 63-72

Oohata S, Yamakura T, Saito H, Shidei T (1971) A study on the vertical distribution of respiratory activity of a 40 -year-old stand of *Chamaecyparis obtusa*. Bull Kyoto Univ For 42: 103-116

Paembonan SA, Hagihara A, Hozumi K (1991) Long-term measurement of CO_2 release from the aboveground parts of a hinoki forest tree in relation to air temperature. Tree Physiol 8: 399-405

Pfanz H, Aschan G, Langenfeld-Heyser R, Wittmann C, Loose M (2002) Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. Naturwissenschaften 89: 147-162

Pruyn ML, Gartner BL, Harmon ME (2002) Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. New Phytol 154: 359-372

Pruyn ML, Harmon ME, Gartner BL (2003) Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the central cascades of Oregon. Oecologia 137: 10-21

Reich PB, Tjoelker MG, Pregitzer KS, Wright IJ, Oleksyn J, Machado JL (2008) Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. Ecol Letters 11: 793-801

Rodríguez-Calcerrada J, López R, Salomón R, Gordaliza GG, Valbuena-Carabaña M, Oleksyn J, Gil L (2015) Stem CO_2 efflux in six co-occurring tree species: underlying factors and ecological implications. Plant Cell Environ 38: 1104-1115

Rodríguez-Calcerrada J, Martin-StPaul NK, Lempereur M, Ourcival J-M, Rey MdCd, Joffre R, Rambal S (2014) Stem CO_2 efflux and its contribution to ecosystem CO_2 efflux decrease with drought in a Mediterranean forest stand. Agric For Meteorol 195-196: 61-72

Rodríguez-Calcerrada J, Salomón RL, Gordaliza GG, Miranda JC, Miranda E, de la Riva EG, Gil L (2019) Respiratory costs of producing and maintaining stem biomass in eight co-occurring tree species. Tree Physiol 39: 1838-1854

Ryan MG, Hubbard RM, Clark DA, Sanford Jr. RL (1994) Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. Oecologia 100: 213-220

Ryan MG, Gower ST, Hubbard RM, Waring RH, Gholz HL, Cropper Jr. WR, Running SW (1995) Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. Oecologia 101: 133-140

Saveyn A, Steppe K, 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

Saveyn A, Steppe K, Ubierna N Dawson TE (2010) Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants. Plant Cell Environ 33: 1949-1958

Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT (2014) How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. Plant Cell Environ 37: 153-161

Slot M, Kitajima K (2015) General patterns of acclimation of leaf respiration to elevated temperatures across biomes and plant types. Oecologia 177: 885-900

Smith NG, Dukes JS (2013) Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: incorporating acclimation to temperature and CO_2. Global Change Biol 19: 45-63

Sorz J, Hietz P (2006) Gas diffusion through wood: implications for oxygen supply. Trees 20: 34-41

Spicer R, Holbrook NM (2005) Effects of carbon dioxide and oxygen on sapwood respiration in five temperate tree species. J Exp Bot 58: 1313-1320

Spicer R, Holbrook NM (2007) Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: does metabolic activity decline with cell age? Plant Cell Environ 30: 934-943

Sprugel DG, Ryan MG, Brooks JR, Vogt KA, Martin TA (1995) Respiration from the organ level to the stand. In Resource Physiology of Confers. Acquisition, Allocation, and Utilization. Smith WK, Hinckley TM (eds) Academic Press. 255-291

Steppe K, Saveyn A, McGuire MA, Lemeur R, Teskey RO (2007) Resistance to radial CO_2 diffusion contributes to between-tree variation in CO_2 efflux of *Populus deltoides* stems. Funct Plant Biol 34: 785-792

Stockfors J (2000) Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modeling and scale-up. Tree Physiol 20: 1057-1062

Stockfors J, Linder S (1998) Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. Tree Physiol 18: 155-166

Tarvainen L, Räntfors M, Wallin G (2014) Vertical gradients and seasonal variation in stem CO_2 efflux within a Norway spruce stand. Tree Physiol 34: 488-502

Teskey RO, McGuire MA (2005) CO_2 transported in xylem sap affects CO_2 efflux from *Liquidambar styraciflua* and *Platanus occidentalis* stems, and contributes to observed wound respiration phenomena. Trees 19: 357-362

Teskey RO, McGuire MA (2007) Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO_2 and possible transport of CO_2 from roots. Plant Cell Environ 30: 570-579

Teskey RO, Saveyn A, Steppe K, McGuire MA (2008) Origin, fate and significance of CO_2 in tree stems. New Phytol 177: 17-32

Thornley JHM (1970) Respiration, growth and maintenance in plants. Nature 227: 304-305

Tjoelker MG, Oleksyn J, Reich PB (1999) Acclimation of respiration to temperature and CO_2 in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. Glob Change Biol 49: 679-691

Tjoelker MG, Oleksyn J, Reich PB (2001) Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10}. Global Change Biol 7: 223-230

Ubierna N, Kumar AS, Cernusak LA, Pangle RE, Gag PJ, Marshall JD (2009) Storage and transpiration have negligible effects on $\delta^{13}C$ of stem CO_2 efflux in large conifer trees. Tree Physiol 29: 1563-1574

Wang WJ, Zu YG, Wang HM, Li XY, Hirano T, Koike T (2006) Newly-formed photosynthates and the respiration rate of girdled stems of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.). Photosynthetica 44: 147-150

Wang X, Mao Z, McGuire MA, Teskey RO (2019) Stem radial CO_2 conductance affects stem respiratory CO_2 fluxes in ash and birch trees. J For Res 30: 21-29

Wittmann C, Pfanz H (2018) More than just CO_2 -recycling: corticular photosynthesis as a mechanism to reduce the risk of an energy crisis induced by low oxygen. New Phytol 219: 551-564

Yang J, He Y, Aubrey DP, Zhuang Q, Teskey RO (2016) Global patterns and predictors of stem CO_2 efflux in forest ecosystems. Glob Change Biol 22: 1433-1444

依田恭二 (1971) 森林の生態学 (生態学研究シリーズ 4. 沼田真監修, 築地書館)

Yoda K, Shinozaki K, Ogawa H, Hozumi K, Kira T (1965) Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and forest communities. J Biol Osaka City Univ 16: 15-26

Yokota T, Ogawa K, Hagihara A (1994) Dependence of the aboveground respiration of hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) on tree size. Tree Physiol 14: 467-479

Yokota T, Hagihara A (1995) Maintenance and growth respiration of the aboveground parts of young field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*). Tree Physiol 15: 387-392

横田岳人, 森 茂太 (2003) 樹木における呼吸消費：器官レベルから個体レベルを経て群落レベルの呼吸消費へ (〈特集〉植物と動物におけるエネルギー消費). 日生態誌 53: 61-65

Zha TS, Kellomäki S, Wang KY (2003) Seasonal variation in respiration of 1-year-old shoots of Scots pine exposed to elevated carbon dioxide and temperature for 4 years. Ann Bot 92: 89-96

Zha TS, Kellomäki S, Wang KY, Ryyppö A (2005) Respiratory responses of Scots pine stems to 5 years of exposure to elevated CO_2 concentration and temperature. Tree Physiol 25: 49-56

Zha TS, Kellomäki S, Wang KY, Ryyppö A, Niinistö S (2004) Seasonal and annual stem respiration of scots pine trees under boreal conditions. Ann Bot 94: 889-896