

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

生物代謝のスケールアップ：個体から生態系へ

福森香代子¹・奥田 昇²

¹ 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

² 京大大学生態学研究センター

Scaling organismal metabolisms from individuals to ecosystems

Kayoko Fukumori¹ and Noboru Okuda²

¹Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

²Center for Ecological Research, Kyoto University

要旨：生物代謝のサイズスケーリング則は、生物学における最も普遍的な規則の一つである。近年、個体の代謝を生態系レベルにスケールアップして生態系の構造と機能の関係を理解する試みが注目されている。本稿では、スケーリング則を用いた生態系代謝に関する理論的枠組みと実証研究を紹介する。特に、生態系代謝を決定する主要因とみなされている生物群集の体サイズ分布が生態系代謝に及ぼす影響を検証する我々の実験的研究の概要を紹介するとともに、その実験結果から見えてきた新たな理論の展開について考察する。最後に、生物代謝をマクロ生態学の視点から理解しようと試みる「生態学の代謝理論」の将来展望について述べる。

キーワード：マクロ生態学、生態学の代謝理論 (MTE)、生態化学量論 (EST)、生態系代謝、スケーリング則

生物学の普遍則

生物学で最も普遍的な規則 (rule) は何であろうか。ネズミや植物の実生のような小さな生物からクジラやセコイアに至る巨大な生物まで、あるいは、肉眼で捉えるのが難しいバクテリアや原生動物から、ミトコンドリアや呼吸鎖複合体のような分子化合物まで体サイズの 10^{27} 乗のスケールで成り立つ代謝のサイズスケーリング則は、おそらく生物学の中で最も普遍性が高い規則の 1 つと言ってよいだろう。代謝のサイズスケーリング則とは、生物の代謝速度が体サイズの $3/4$ 乗に比例して増加することを示す経験則で、Kleiber (1932) が最初に提唱して以来、「 $3/4$ 乗則」や「クライバー則」などと呼ばれている。 $3/4$ という数字は、生物個体によって単位時間あたりに消費されるエネルギー量とその体サイズとともに増える一方、単位体重当たりのエネルギー消費量は相対的に減少するというアロメトリー関係を表している。

生物の体サイズに対する代謝速度の傾きが $3/4$ になる理論的根拠については長い間議論されてきたが、現在、最有力候補となっているのは West, Brown, Enquist によるフラクタル理論に基づく説明である (West et al. 1997)。West et al. (1997) は、生物体内で代謝物質 (Metabolite) を運搬する循環器系 (血管など) が次々と枝分かれする階層的なフラクタル様構造をもつことに着目し、この物質輸送ネットワークの物理的制約によって、各細胞に運搬される代謝物質の供給速度が体サイズの $3/4$ 乗に比例して減少することを理論的に導いた。この理論は、3 人の著者の名前の頭文字をとって「WBE 理論」と呼ばれている (WBE 理論の詳細は小山ほか (2013) を参照)。

興味深いことに、West et al. (2002) は、さまざまな哺乳類の種の細胞をバラバラにして培養することにより、細胞当たりの代謝速度が本来の体サイズとは無関係に一定の値を示すことを発見した (図 1)。哺乳類は体サイズの大小にかかわらず、細胞の大きさが種間でほぼ等しい。個々の細胞が培養液から直接に代謝物質を取り込める条件において、乖離 (かいり) された細胞の示す代謝速度

2012 年 7 月 2 日受付、2012 年 10 月 24 日受理

¹e-mail: fukumori.kayoko@nies.go.jp

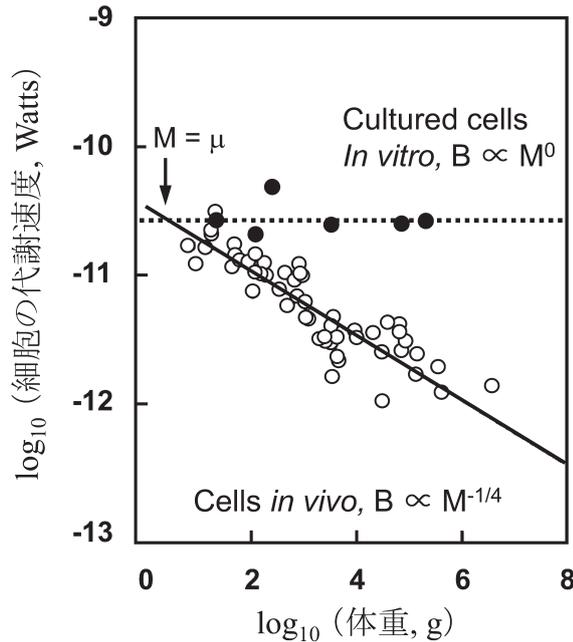


図1. 哺乳類における個体重と細胞の代謝速度の関係。白丸は *in vivo* で測定した細胞の代謝速度。黒丸は6種の哺乳類（マウス、ハムスター、ラット、アカゲザル、ヒト、ブタ）の細胞を乖離して *in vitro* で測定された代謝速度を示す。実線と点線はそれぞれ *in vivo* と *in vitro* の細胞代謝に対応し、 $M^{1/4}$ と M^0 の傾きを示す。West et al. (2002) の図を改変。

に種間差（体サイズの違いによる差）は存在しなかったのである。言い換えれば、細胞は個体の一部に組み込まれることで、その代謝速度が個体のサイズ規則によって律速されていると解釈できる。個体内部の物質輸送速度が体サイズの3/4乗に比例して減少するため、代謝の担い手である細胞が受け取る代謝物質もまた体サイズの3/4乗に比例して減少すると予測される。各細胞の代謝速度はこの物質供給速度に依存するため、細胞の総和として実現される個体の代謝速度もまた体サイズの3/4乗に比例して減少する。この物質輸送ネットワークのフラクタル様構造は、脊椎動物の血管系や維管束植物の導管組織など生物に広くみられる特徴であり、代謝のべき乗則が生物界に普遍的に見られる所以と考えられている（ただし、単細胞生物の代謝がなぜ3/4乗則に当てはまるのか、この理論から説明することはできない）。

代謝のサイズスケール則は、生物個体の生理学的研究を出発点とする。そのメカニズムの探求は、細胞から分子へと還元主義的なアプローチによって進展した。他方、生物をマイクロからマクロな方向へと俯瞰することによって代謝スケール則を生態系スケールに敷衍し

て理解しようとする試みが、海外を中心に展開されつつある。しかし、残念ながら、日本では代謝研究というと「生理学の研究」というイメージが強く残っており、「生態学の研究」としてはあまり普及していない。また、生態系の代謝を理解する試みは国内外を通じて萌芽の域を出ていない。本稿では、まず生態学の代謝理論について解説し、続いて、生態系の代謝に関する最新の研究事例を紹介する。

生態学の代謝理論

マクロ生態学という新しい分野を確立した James Brown は、生態学の代謝理論 (MTE: Metabolic Theory of Ecology) を提唱し、生態学における代謝の統一理論を構築しようと試みた (Brown et al. 2004)。以下に、マクロ生態学のアプローチによってパターンが見出され、生態学の代謝理論によって機構論的な説明がなされたサイズスケール則以外の代表的な規則を紹介しよう。

温度は、体サイズと並んで、生物の代謝量を決定する主要因とみなされている (Arrhenius 1889; Krogh 1916; Kleiber 1961; Allen & Gillooly 2007)。温度が生物の代謝速度を制御するメカニズムは、熱力学的なモデルによって説明することができる (West et al. 1997, 1999, 2002; Gillooly et al. 2001; Allen & Gillooly 2007)。代謝は細胞内の化学反応であり、環境中の温度が上がるほど分子運動のエネルギーが高くなるため、代謝の化学反応が起こりやすくなるのである。

様々な体サイズの生物の代謝速度をプロットすることによって得られる3/4の傾きをもつサイズスケール則は、巨視的には1本の直線上に乗っているように見え

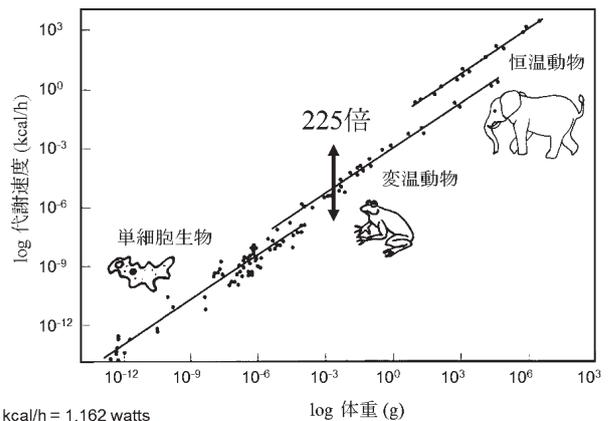


図2. 微生物から大型動物まですべての生物のサイズレンジをカバーする個体重と代謝速度の関係。Hemmingsen (1960) を改変。

る。しかし、これは対数軸上にプロットされたものであり、微視的に見ると単細胞生物、変温動物、恒温動物のそれぞれのプロットに対して引かれた回帰直線の切片には大きな隔たりがあり、同じサイズに補正して代謝速度を比較すると、それらの代謝速度の間には約 200 倍のばらつきがあることがわかる (図 2)。Gillooly et al. (2001) は、このばらつきがそれぞれの生物の生息温度で説明できると考え、温度とエネルギーの関係を表すボルツマン定数を代謝のアロメトリー式に組み込んだ改良モデル ($B_i = b_0 e^{-E/kT} M_i^{3/4}$) を考案した。このモデルを用いて、それぞれが経験する環境温度 (T) で代謝速度を補正したところ、3つのグループ間の代謝速度のばらつきを 200 倍から 20 倍まで縮めることに成功した。

この発見は、「体サイズ」と「温度」という 2 つの変数を用いて、代謝の種間変異のかなりの部分が説明できることを意味する。しかし、温度補正してもなお、単細胞生物と恒温動物の間には 20 倍の代謝速度の違いがあるという事実に注意を払わねばならない。換言すれば、体サ

イズと温度以外に代謝速度の 20 倍のばらつきを説明する要因が存在するということである。

生態系の代謝

近年、マクロ生態学の理論構築と実証データの蓄積が進むにつれて、個体レベルで測定されてきた代謝のサイズスケールリング則を生態系レベルに適用して生態系の構造と機能の関係を理解しようという試みが注目されつつある (Brown et al. 2003)。生態系代謝の研究が脚光を浴びる背景には、昨今の温暖化問題が関係している。グローバルな炭素循環を予測するために個々の生態系の二酸化炭素収支を推定する必要が生じたためである。このような生態系の代謝研究には、還元主義的なアプローチ、すなわち、個を積み上げて全体を知るという方法論が一般的に用いられる (例えば、森ほか (2013) を参照)。この方法は、個体代謝を測定することによって生態系全体の代謝を予測できるという点で利便性が高い。しかし、実

Box 1. 個体の代謝スケールリングに基づく生態系代謝の一般モデル。Enquist et al. (2003) のモデルを改変。

個体の代謝速度はサイズと温度のスケールリング指数で表すことができる (Gillooly et al. 2001)。

$$B_i = b_0 e^{-E/kT} M_i^{3/4} \quad \text{式 1)}$$

式 1 の B_i : 個体 i の代謝速度、 b_0 : 定数、 e : 自然体数の底、 E : 平均活性化エネルギー、 k : ボルツマン定数、 T : 絶対温度、 M_i : 個体 i のサイズである。生態系の代謝速度 (B_e) はサイズ階級 j の個体代謝の総和として表され、資源供給率 (R) に比例する。

$$R \propto B_e \approx \sum_{j=1}^n \{(B_j)(N_j)\} \quad \text{式 2)}$$

式 2 の B_j : 体サイズ m_j の個体代謝、 N_j : サイズ階級 j の個体群密度である。式 1)、2) より、

$$B_e = \left\{ \sum_{j=1}^n (e^{-E/kT} b_0 m_j^{3/4}) (N_j) \right\}$$

ここで、サイズ階級 j のバイオマスを $M_j^{tot} = m_j N_j$ とおくと

$$= e^{-E/kT} b_0 \left\{ \sum_{j=1}^n (m_j^{3/4}) \left(\frac{M_j^{tot}}{m_j} \right) \right\}$$

$$= e^{-E/kT} b_0 \left\{ \sum_{j=1}^n (m_j^{-1/4}) (M_j^{tot}) \right\}$$

さらに、生態系全体の総バイオマス (M_j^{tot}) に対するサイズ階級 j のバイオマスの割合を $\alpha_j = m_j N_j / M_e^{tot}$ とおくと

$$= e^{-E/kT} b_0 \left\{ M_e^{tot} \left(\sum_{j=1}^n \alpha_j m_j^{-1/4} \right) \right\} \quad \text{式 3)}$$

式 3 の $\left(\sum_{j=1}^n \alpha_j m_j^{-1/4} \right)$ は群集の体サイズ分布を反映する。

ここで、式 3 の $\left\{ M_e^{tot} \left(\sum_{j=1}^n \alpha_j m_j^{-1/4} \right) \right\}$ を C とおき両辺の自然対数をとると

$$\ln(B_e) = \frac{-E}{1000k} \left(\frac{1000}{T} \right) + \ln\{(b_0)(C)\} \quad \text{式 4)}$$

式 4) は化学反応速度が温度に反比例することを示すアレニウス式の形をとり、生態系代謝速度は傾き $-E/k$ をもつ温度スケールリング指数で表される。また、同じ温度で比較した場合の生態系代謝速度の変異 (式 4 の切片) は群集の体サイズ分布 (C) の影響を受ける。

際に生態系でおこなわれている代謝を理解するには、生態系全体として代謝速度を実測する全体主義的なアプローチによる検証が不可欠である。これは、陸上生態系のような開放系における代謝研究の大きなハードルとなっている（しかし、後述の Enquist et al. 2003 を参照）。

生態系代謝を測定するという研究は、マクロ生態学が発展するかなり以前から存在する。生態系代謝という概念を世に広めたのは、Hutchinson (1941) である。彼は、湖沼の溶存二酸化炭素の鉛直プロファイルから、湖沼生態系が有機生命体のように代謝活動を営むというアイデアを着想した。生態系代謝の提唱者は Hutchinson と語られることが多いが、実は違う。最初に論文を公表したのが日本の陸水研究者であることは、あまり知られていない。Hutchinson (1941) の論文発表から遡ること 2 年前、Sugawara (1939) は湖沼水中の溶存酸素濃度をウィンクラー法によって測定する手法を用いて、「湖沼代謝」という概念を提案している。ちなみに、Hutchinson (1941) の論文に Sugawara (1939) への言及はなく、当時、彼がこの研究内容を知っていたかどうか定かではない。いずれにせよ、陸上生態系とは対象的に生態系の境界が明瞭な湖沼は、生態系代謝を捉えるのに格好のシステムであったことは確かである。彼らのアイデアは、Forbes (1887) が提唱した「小宇宙としての湖 (The Lake as a Microcosm)」の概念に通ずるものがある。

生態系代謝のサイズスケーリング

次に、生態学の代謝理論の観点から生態系の代謝を捉えてみたい。個々の生物の代謝速度は、たとえ 20 倍のばらつきがあるにせよ、体サイズのアロメトリー関係からかなり正確に予測することが可能である。もし、ある群集中に存在する生物の体サイズ分布が既知であるなら、その生態系の代謝速度を体サイズ分布から推定することができるかもしれない。

生態系代謝のサイズスケーリングについて理論的なモデルを初めて提唱したのは Enquist et al. (2003) である (Box 1)。彼らの研究の特筆すべき成果は、モデルの予測を検証するために陸上生態系の代謝速度を実測した点にある (図 3)。陸上生態系と大気とのガス交換量をモニタリングするフラクスタワーを用いて、さまざまな地域、さまざまなタイプの生態系の代謝速度を測定した。興味深いことに、対象とした陸上生態系が不毛な砂漠から肥沃な農地まで多様な生態系のタイプを含むにもかかわらず、それぞれの生態系の代謝速度はアレニウスの化学反応式

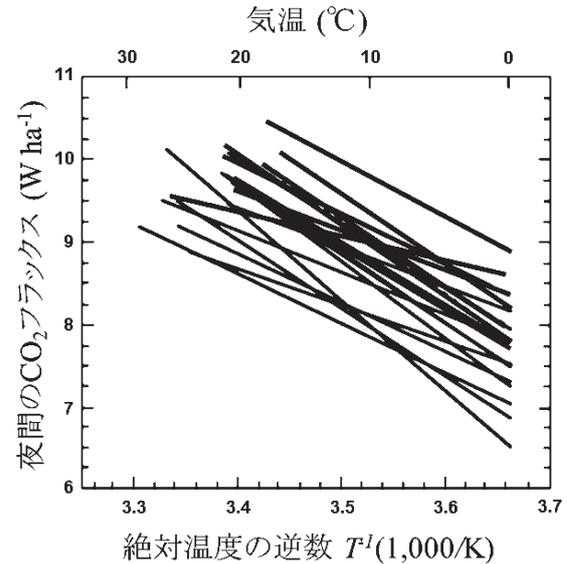


図 3. 19 の観測サイトにおける陸上生態系の夜間の CO₂ フラックスと絶対温度の逆数 T^{-1} (1000/K) の関係。直線の傾きは、Box 1 の式 4 における $-E/1000k$ 、切片は $\ln\{(b_0)(C)\}$ を示す。詳細な説明は本文を参照。Enquist et al. (2003) の図を改変。

に従って (Box 1、式 4)、温度スケーリングを示した。さらに、その温度スケーリングの回帰直線は、生態系のタイプや緯度とは無関係に、みな同様の傾きを示したのである。この結果は、生態系代謝が温度によって制約されており、活性化エネルギー (Box 1、式 1 の E) が陸上生態系の主要構成員である植物と微生物ではほぼ一定であるという先行結果 (Gillooly et al. 2001, 2002) と整合する。式 4 に示されるように、生態系代謝の温度スケーリングの傾きは生物の体サイズに依存しないことに注意していただきたい。

本研究のもう 1 つの興味深い点は、生態系代謝の温度スケーリングの傾きが多様な生態系間でほぼ等しいのに対して、その切片 (式 4 の $\ln\{(b_0)(C)\}$) が生態系間で大きく異なっていることである。この切片は、生態系全体のバイオマス、サイズ階級 j のバイオマスの割合、サイズ階級 j の総バイオマスの 3 つの変数を含んでおり、同じ温度で比較した場合の生態系代謝速度の絶対値が生物群集の体サイズ分布に依存して変化しうることを示唆する。個体の代謝速度がサイズスケーリングから正確に予測できることを踏まえると、同じバイオマスの生態系で比較した場合、総バイオマス当たりの生態系代謝速度は大きな生物が卓越する生態系ほど低くなると予想される (個体のバイオマス当たり代謝速度は体サイズに比例して 1/4 の傾きで減少するため)。しかし、残念ながら、

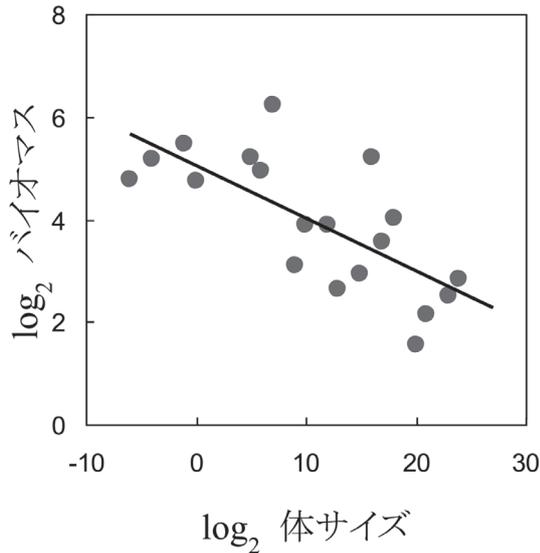


図4. プランクトンの体サイズ (M) と各サイズ画分の群集バイオマス (B) の関係を表すサイズスペクトル ($\log(B) = (1+a) \times \log(M) + b$)。縦横軸には常用対数 (\log_{10}) を用いることもある。Fukumori et al. (unpublished) を改変。

Enquist et al. (2003) は各観測場所における陸上群集の体サイズ分布に関するデータを用いてこの予測を検証しなかった。さらに、Box 1 に示されるように、生態系の代謝速度が資源供給率 (R) に比例するという大前提についても検討することはなかった。Enquist et al. (2003) が対象とした陸上生態系の肥沃度 (栄養塩類の利用可能量) が観測場所間で大きく異なることを考慮すると、生態系代謝速度の温度スケールングの切片が体サイズ分布によって規定されるのか、資源供給によって規定されるのか、一連の比較研究から結論を出すことは難しい。

湖沼生態系の体サイズ規則

このような研究背景のもと、我々は生態系代謝を制御するメカニズムの解明を試みる実験を実施した。Enquist et al. (2003) が陸上生態系を対象としたのに対し、我々は湖沼生態系に着目した。一般に、陸上生態系は大きな木本植物を昆虫のように小さくて数の多い消費者が食べる系もあれば、個体数の多い草本植物を少数の大きな哺乳類が食べる系もあり、生物群集の体サイズ分布を統一的な尺度で表すことが難しい。他方、植物プランクトンやバクテリアなどの微生物を出発点とする海洋や湖沼のような水界生態系では、その捕食・被食関係において体サイズおよびバイオマスに関するある規則性が存在する。

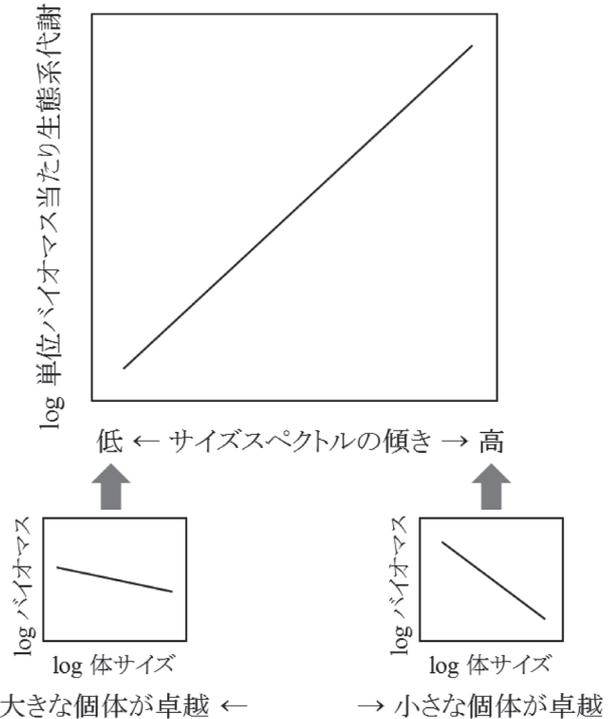


図5. 群集のサイズスペクトルの傾き (図4の $1+a$) と単位バイオマス当たりの生態系代謝の関係の予想図。小さな生物が卓越する群集 (右下) ほどサイズスペクトルの傾きは急勾配となり、個体代謝のサイズスケールングに従って単位バイオマス当たりの生態系代謝速度は高くなると予測される。

すなわち、小さい者が大きい者に食べられ、そのバイオマスは栄養段階とともに減少するという関係である。この水界生物群集の体サイズ分布は「サイズスペクトル」という関係式で記述でき、その傾向はサイズスペクトルの傾き ($1+a$) で表すことができる (図4)。小さな個体が卓越する系ほど傾き ($1+a$) は急勾配となる。また、小さな個体が卓越する系ほど単位バイオマス当たりの生態系の代謝速度が高くなるため、横軸をサイズスペクトルの傾き ($1+a$)、縦軸を単位バイオマス当たり生態系代謝速度としたスケールングが成り立つと予測される (図5)。

湖沼生態系での実験的検証

このような研究は過去に全く試みられなかったわけではない。例えば、Smith and Kemp (2001) はプランクトンのサイズ画分ごとに代謝速度を測定し、相対的に小さなプランクトンが卓越するほど群集の生産:呼吸比 (P:R比) が低くなることを見出した。しかし、実際に、生物群集が現場でどのような代謝を実現しているか、このア



図6. 実験に用いたメソコスム。容量 2000L (1 × 2 × 1 m)、明暗周期 14:10h、水温は 20℃ に設定。実験開始前までタンク間をホースでつないで水を流し、水質を均一にしている。

ブローチからはわからない。通常、湖沼生態系の代謝速度は、ガラス瓶の中に隔離された湖水の溶存酸素の減少速度に基づいて測定される。しかし、この酸素消費をもたらしているのはガラス瓶内の微小プランクトンのみであり、湖沼生態系の構成員である魚やベントスといった大型生物の存在は全く反映されていない。微生物の代謝速度は、通常、捕食者や資源の存在などにより大きく影響を受けるため、この測定方法が湖沼生態系全体の代謝を反映しているとは言いがたい(後述の、「代謝の統合的理解」の項目を参照)。このような問題点を解消するために、我々は、大型生物を包含した生態系の代謝を測ることのできる湖沼メソコスム実験を考案した。

我々は、Enquist et al. (2003) が到達できなかった結論、すなわち、生態系代謝のサイズスケールを検証するために、温度・光量・資源供給量など生態系代謝に影響すると考えられる要因をできる限りコントロールした上で、生物群集の体サイズ分布の効果のみを評価することを試みた。実験設定として、まず、栄養塩類を全てのタンク(図6)に同量添加し、琵琶湖から採集したプランクトンを均等に分注した。プランクトン群集の体サイズ分布を変化させるために、動物プランクトンの捕食者となる魚(ホンモロコ (*Gnathopogon caerulescens*)・タモロコ (*Gnathopogon elongatus elongatus*)) の在・不在、および、その摂餌機能群の組み合わせを操作した。

実際に、各実験処理区におけるプランクトン群集の体サイズ分布を比較したところ、魚類の在・不在でサイズスペクトルは有意に異なるものの、魚類の種の組み合わせ

によって体サイズ分布を改変する効果は十分に得られなかった。続いて、我々は、個々のタンクの測定によって得られた単位バイオマス当たりの生態系代謝速度が、どのような要因によって説明可能か GLMM を用いて検討した。生態系代謝、すなわち生物群集全体による呼吸速度は、明期と暗期の溶存酸素濃度の変化量から推定した。予想に反し、体サイズ分布(サイズスペクトル)は生態系代謝にほとんど影響しておらず、代わりにプランクトンの C:N 比と DOP 濃度が生態系代謝を説明するのに大きな影響力をもつ変数であることが示唆された(福森 未発表)。つまり、プランクトンを構成するバイオマスの窒素の存在比が低下すると、生態系の代謝速度が減少したのである。これらの結果より、我々は生態系代謝に影響するいくつかのメカニズムを考察した。

生態学の代謝理論と生態化学量論

最も希少な生元素が植物の成長を制限するという、いわゆる「リービッヒの最小律」を植物学者の Sprengel (1828) が初めて発見して以来、生物の生元素の存在比と成長の関係は広く生物学の中心的課題として発展してきた。すべての生物は、環境と異なる独自の生元素比で構成され (Lotka 1925)、必要な生元素を獲得したり、不必要な生元素を排出したりすることによって体内の化学組成を維持するために代謝エネルギーを消費する。生物は、種間、ときには個体間でさえ異なる生元素比を示すことが知られている。例えば、生合成速度が高く、体サイズが小さな単細胞生物は、リンのほとんどをリボゾーム RNA に蓄えており、増殖速度の高い細胞ほどリンの含有率が高い (Elser et al. 2000b; Sterner and Elser 2002)。一方、生合成速度が低く、体サイズが大きな脊椎動物では、リボゾーム RNA よりも骨格構造の形成にリンが多く使われ、その含有率の個体間変異は比較的小さい。

化学反応における元素の量的関係を表す理論を「化学量論 (Stoichiometry)」とよぶことから、生物間相互作用における生元素のバランスに関する理論を「生態化学量論 (Ecological Stoichiometry)」とよぶ (e.g., Reiners 1986; Elser et al. 1996, 2000a; Sterner and Elser 2002)。生物の体を構成する生元素比は、体内における代謝回転率と、他個体や環境との生元素交換量によって決定される。一般に、生物の成長率や繁殖率は、環境中の窒素・リン・鉄などの元素量の影響を強く受けることが知られており、成長率と生元素比の関係についての知見が数多く集積されている。例えば、陸上植物では、その成長率が窒素や

リンによって制限されるという報告が多い (Tilman 1988; Vitousek and Howarth 1991; Elser et al. 2007)。窒素制限は植物の成長に必要な種々の酵素を生産するのに窒素が不可欠であることから説明できる。一方、リンもまたタンパク質の生産工場であるリボゾーム RNA の主成分として重要であり、成長速度が速く若い個体ほど相対的に N:P 比を低く保つことが知られている (Elser et al. 2010)。植物種のデータをメタ解析して得られる、葉のリン含量に対する窒素含量のスケールリング指数は 2/3 となり、植物界全体でみると高い成長率を示す種ほどリボゾーム RNA へのリンの配分比率が相対的に高くなるという理論的予測と一致する (Reich et al. 2010)。これまで、代謝と化学量比が共通の土俵で論じられることはあまりなかったが、生物のバイオマスを構成する生元素比と成長や繁殖を維持する代謝が不可分の関係にあるという見方は生物学の主流となりつつある (e.g., Reiners 1986, Sterner and Elser 2002; Elser and Hamilton 2007)。

このような代謝研究の流れを受けて、最近、代謝理論 (MTE) と生態化学量論 (Ecological Stoichiometry Theory: EST) を統合する新しい理論的枠組みが提唱された (Allen and Gillooly 2009; Elser et al. 2010)。この統合理論は、生物個体の代謝メカニズムを細胞や分子レベルに還元して説明することに成功した。例えば、葉緑体・ミトコンドリア・リボソームなどの小器官は、細胞内の生合成や異化作用をつかさどる代謝ユニットとして機能し、その生元素比は個体の成長率や光合成速度を大きく左右する (Elser et al. 2000a)。また、生物の単位体重あたり RNA 量は体サイズの -1/4 乗に比例して減少し、RNA 中のリン量も体サイズが大きくなるにつれて減少する (Gillooly et al. 2005)。昆虫で体サイズの大きな個体ほど体内リン濃度が低いのは、このメカニズムによるかもしれない (Woods et al. 2004)。

他方、この統合理論を群集や生態系レベルにスケールアップした研究は、まだ発展途上の段階にある。統合モデルを用いて、個体レベルの代謝から生態系代謝を予測する試みも提案されているが、実際の生態系代謝を測定することによってその制御メカニズムを検証したわけではない。しかし、餌資源の元素比によって、消費者の成長率や摂食速度が変化することを報告する多くの実験研究は、2 種間の捕食・被食に伴う物質・エネルギーの運搬が生態化学量論的に制御されることを示唆しており (Sterner and Elser 2002)、群集・生態系レベルの物質代謝について考える際のアイデアを提供するだろう。

プランクトン代謝の黄金比

さて、人工的な湖沼生態系の代謝が、そのバイオマスの多くを占めるプランクトンの C:N 比によって制限されることを示した我々の実験結果について考察してみよう。プランクトンの増殖が主要生元素比 C:N:P=106:16:1 の時に最適となることは、湖沼や海洋などでよく知られた現象である。この比率は、発見者の Redfield (1958) にちなんで、レッドフィールド比とよばれる。北半球の温帯湖沼では、リンによってプランクトン生産が制限されるのが一般的である (Horne and Goldman 1994)。これは、雨量の多い温帯域では、大気からの窒素降下物量が多く、水系の N:P 比がレッドフィールド比に対して相対的に窒素過多となるためである。我々が研究対象とする琵琶湖もリンが欠乏した湖である。実際に、このようなリン制限の条件下で実験的にリンを添加するとミジンコ (*Daphnia magna*) の成長率が上昇することが報告されている (Urabe et al. 1997)。ところが、我々の実験で生態系の代謝を制限していたのは、リンではなく窒素であった。これは、貧栄養になりがちな人工生態系の代謝を高めるために実験の初期条件としてリンを過剰に添加したことに起因する。N:P 比がレッドフィールド比より低く設定されたことで、結果として、強い窒素制限が引き起こされたと考えられる。実際に、プランクトンの N:P 比は実験期間を通じて、レッドフィールド比より低い、つまり、相対的に窒素が欠乏した状態で推移していた。

C:N 比が低い (つまり窒素割合が高い) と生態系代謝が高まるという我々の実験結果とは対照的に、いくつかの研究では炭素割合が高いほど代謝速度が高くなることを報告している。例えば、ミジンコの *Daphnia magna* は、C:P 比が高く餌質が悪い条件では、C:P 比が低く餌質の良い条件よりも呼吸速度 (炭素排出量) が高くなる (Darchambeau et al. 2003)。また、*D. magna* は餌の C:P 比が増加するほど、エネルギーを消費してリンの不足分を補うために拍動数 (beat rate) が増加する (Plath and Boersma 2001)。さらに、真核性の植物プランクトンでは、液胞の中に炭素をある程度貯蔵することができ、炭素割合が高い状態では呼吸に使える炭素が増える。我々の実験結果がこれらの研究と逆の傾向を示した理由は、生物のエネルギー (炭素) 貯蔵量が体サイズに依存して種間で変異することと関係するかもしれない (Menden-Deuer and Lessard 2000)。上述の代謝研究で用いられたプランクトンは体サイズあるいは細胞サイズの大きな真核生物である。一方、我々の対象とするプランクトン群集において、

バイオマスが卓越するのは、真核生物よりはるかに小さな原核生物のバクテリアである。ほとんどのバクテリアは、真核生物と異なり、膜で包まれた細胞内貯蔵器官をもたない。そのため、バクテリアは、栄養環境に応じて代謝速度が大きく変動するという特徴をもつ (Makarieva 2005)。プランクトン群集において、バイオマスが相対的に多く、バイオマス当たり代謝速度の高いバクテリアが生態系代謝の大部分を占めていることを考えると、利用可能な炭素量よりも不足する生元素によって生態系代謝はより強く律速されているのかもしれない。

我々の実験において、琵琶湖の生物群集における生態系代謝が野外で観察されるようなリン律速でなく窒素律速であったという結果は、生態系レベルで実現される物質代謝プロセスを理解する上で意義深い。なぜなら、自然状況下で常にリン欠乏にさらされているプランクトン群集でさえ、窒素が相対的に不足する環境では、窒素の存在比率に応じて代謝速度を変化させていたからである。この結果は、生態系代謝が個々の生物種の生理特性のみならず、生物種間の捕食・被食速度の生態化学量論的な律速によって制御されるという新しいアイデアを想起させる。しかし、残念ながら、我々の実験では、プランクトンの捕食・被食速度がN:P比の初期条件に依存してどのように変化するか調べておらず、野外と同様なリン欠乏環境下で生態系代謝がリンによって律速されることを検証したわけではない。今回の結論は、あくまでも窒素律速環境下でのみ得られたものである。リン欠乏条件や最適条件（レッドフィールド比）で同様の実験を行った場合に体サイズ分布とN:P比が生態系代謝に及ぼす相対的影響を評価することが、生態系の代謝理論を構築する上で必要となるだろう。

代謝の統合的理解

先に述べたとおり、生態系代謝を扱った従来の理論・実証研究では、代謝のサイズスケールを個体から生態系に拡張する際、個体代謝の総和は生態系代謝に等しくなることを先験的に仮定していた (Enquist et al. 2003; Allen et al. 2005; López-Urrutia et al. 2006; Yvon-Durocher et al. 2010)。生態系は、さまざまな代謝速度をもつ個体の集合であるから、個体の代謝速度を足し合わせると生態系全体の代謝速度になるという仮定は一見もっともらしい。しかし、注意せねばならないのは、クライバー則に見られる個体の代謝速度が、生物の個体もしくは集団を隔離して好適な環境条件下で測定したもの、いわゆる安静代

謝や基礎代謝と呼ばれるものであるということだ。野外において、生物は常に競争者と資源をめぐって争い、捕食の危険にさらされ、時には餌を捕えることに全力を費やし、またある時には餌の欠乏を克服しながら生きている。めまぐるしく変化する物理・化学環境と生物間相互作用にさらされる自然条件下で、野生生物が安静代謝や基礎代謝を実現する機会は減多にないだろう。例えば、ミジンコの *Daphnia pulex* は、捕食者の存在下で被食を回避するために動作を静止することによって、酸素消費量を低下させることが知られている (Scheiner and Berrigan 1998)。また、ヨコエビの一種 *Gammarus minus* は、捕食魚であるカジカの有無や、魚密度によって代謝スケーリングの指数が0.75から0.5近くまで変化する (Glazier et al. 2011; 八木ほか 2013)。バクテリアは資源が欠乏すると代謝活動を低下させ、ときには完全停止することさえある。それゆえ、その代謝速度は栄養条件に応じて10-20倍も変動する (Makarieva et al. 2005)。

このような理由により、自然界では、資源量や生物間相互作用に依存して個体代謝が変動するため、生態系代謝は理論的に仮定されているような個体代謝の単純な足し合わせとはならないのである。下位の栄養段階における生態化学量論的な増殖速度の律速は、捕食・被食を通じた上位栄養段階への物質運搬速度にも影響を及ぼすはずである。このように生物相互作用を介して生態系内を循環する物質の運搬速度は、環境中の生元素比や食物網のネットワーク構造の影響を受けると期待される。個々の生物において実現される代謝は、生態系から供給される物質の循環効率の影響を受けるため、個体代謝の総体としての生態系代謝は個体内部の物質運搬システムと個体間の物質運搬システムの協同的メカニズムによって制御されると考えられる。

クライバー則を説明するために提唱された生物のポディプランのフラクタルネットワークに基づく仮説は、代謝の生理的メカニズムを解明するために有効であるが、自然環境下で実現される代謝速度の生態学的背景については何も語らない。環境や生物と相互作用している個体の代謝速度を現場環境 (*in situ*) で測定するのは容易なことでない。競争者や餌生物や捕食者が存在する環境下で生態系代謝を測定することを突き詰めていくと、生態系をそのまま再現することが必要になる。生態系代謝を理解するには、個を積み上げて全体を知るアプローチだけでなく、全体を全体として捉えるアプローチが必要なのである。生態学の代謝理論と生態化学量論の融合が、その制御メカニズムを解明する鍵を握っている。

地球環境問題の解決に向けて

近年の二酸化炭素濃度の急激な上昇と地球規模の温暖化傾向に対して、生物や生態系の応答を観測・予測することは、生態学が取り組まねばならない研究課題の1つと位置づけられている。このような研究は、二酸化炭素の主要な吸収源となりうる森林生態系で精力的に進められている。一般に、森林生態系では、大気中の二酸化炭素濃度が上昇すると、植物の光合成が促進され、植物体として固定される炭素量が増加すると予測されている (Parry et al. 2007)。また、二酸化炭素濃度の上昇は、植物の根:茎比 (地上バイオマスに対する地下部の割合) (Luo et al. 2006) や葉面積 (Ferris et al. 2001) を増加させ、植物個体全体の C:N:P 比や光合成能力に影響する (Ainsworth and Long 2005; Hyvönen et al. 2007)。二酸化炭素濃度が上昇することで植物の C:N 比が高くなる、つまり、植食者にとっての餌質が悪くなると、捕食・被食による栄養転送速度が低下するため、消費者に対する植物のバイオマスは相対的に増加することが示唆されている (Curtis and Wang 1998; Taub and Wang 2008; Taub et al. 2008)。一方、植物バイオマスの増加は林床に供給される物質を増加させ、二酸化炭素濃度の上昇と相まって、土壌微生物による代謝速度を高めるという予測もある (Zak et al. 2000)。地上部および地下部を含めた陸上生態系全体として、温暖化により二酸化炭素が吸収されるか放出されるか、その統一見解は得られていない。

陸上生態系の代謝速度を測る1つの方法として、先に紹介したフラックスタワーにより系内外の二酸化炭素収支を推定する技術は画期的である。しかし、その測定値の妥当性を検証するには、個葉や個体レベルなど異なるスケールで測定された代謝を統合化する試みが不可欠である。このような研究の進展は、生態系代謝の理論モデル構築を大いに加速させるだろう。

陸上生態系に比べると、水界生態系代謝の気候変動に対する応答予測の研究は解像度が粗く、ざっくりとしたものである。湖沼や海洋生態系では、二酸化炭素の吸収・放出源として主要な役割を担う植物プランクトンやバクテリアなどの微生物代謝にしばしば焦点が当てられる (Ask et al. 2009)。一方、生物間相互作用を介して気候変動が生態系代謝に及ぼす影響を評価・予測する研究はあまり行われていない (しかし、Urabe et al. 2003 参照)。水界生態系の代謝をスケールアップに基づいて理解する研究はまだ始まったばかりである (López-Urrutia et al. 2006)。

おわりに

本稿では生態学における代謝の理論および実証研究を紹介した。特に、代謝理論の生態系レベルへの適用については、研究例がまだまだ不足している。生態系の構造と機能の関係、あるいは、人為的環境変化に対する生態系の応答を理解するには、個々の生物の代謝を制御する生理的メカニズムだけでなく、生物間の相互作用の速度を制御するメカニズムを解明することが重要である。生理学の研究として出発した代謝理論は、今後、生態学の枠組みの中で発展する可能性を大いに秘めている。

謝辞

編集委員並びに2名の校閲者の方々、企画者の小山耕平氏、森茂太氏、八木光晴氏およびコメントの占部城太郎氏には、本稿に関し有益なコメントを頂きました。ここに深く御礼申し上げます。また、本研究は、京都大学グローバル COE プログラム「生物の多様性と進化研究のための拠点形成—ゲノムから生態系まで」、日本学術振興会海外特別研究員制度、文部科学省科学研究費補助金 (No.20370009, No.23657019)、環境省の環境研究総合推進費「アジア規模での生物多様性観測・評価・予測に関する総合研究」(S-9) による助成を受けて行われました。

引用文献

- Ainsworth EA, Long SP (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 165:351-372
- Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2005) Linking the global carbon cycle to individual metabolism. *Functional Ecology*, 19:202-213
- Allen AP, Gillooly JF (2007) The mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos*, 116:1073-1077
- Allen AP, Gillooly JF (2009) Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters*, 12:369-384
- Arrhenius S (1889) Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. *Zeitschrift für Physikalische Chemie*, 4:226-248
- Ask J, Karlsson J, Persson L, Ask P, Byström P, Jansson M (2009) Whole-lake estimates of carbon flux through algae

- and bacteria in benthic and pelagic habitats of clear-water lakes. *Ecology*, 90:1923-1932
- Brown JH, Gillooly JF, West GB, Savage VM (2003) The next step in macroecology: from general empirical patterns to universal ecological laws. In: Blackburn TM, Gaston KJ (ed), *Macroecology: Concepts and Consequences*, 408-423. Blackwell, New York
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85:1771-1789
- Curtis PS, Wang X (1998) A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 113:299-313
- Darchambeau F, Faerøvig PJ, Hessen DO (2003) How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*, 136:336-346
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996) Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *BioScience*, 46:674-684
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, A. Folarin, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, Mc-Cauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW (2000a) Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408:578-580
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000b) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters* 3:540-550
- Elser JJ, Hamilton A (2007) Stoichiometry and the new biology: the future is now. *PLoS Biology*, 5:e181
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary production in freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10:1135-1142
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010) Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186:593-608
- Enquist BJ, Economo EP, Huxman TE, Allen AP, Ignace DD, Gillooly JF (2003) Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 423:639-642
- Ferris R, Sabatti M, Miglietta F, Mills RF, Taylor G. (2001) Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production. *Plant, Cell and Environment*, 24:305-315
- Forbes SA (1887) The lake as a microcosm. *Bulletin of the Peoria Scientific Association* (reprinted in *Illinois Natural History Survey Bulletin*, (1925) 15:537-550)
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293:2248-2251
- Gillooly JF, Charnov EL, West GB, Savage VM, Brown JH (2002) Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417:70-73
- Gillooly JF, Allen AP, West GB, Brown JH (2005) The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102:140-145
- Glazier DS, Butler EM, Lombardi SA, Deptola TJ, Reese AJ, Satterthwaite EV (2011) Ecological effects on metabolic scaling: amphipod responses to fish predators in freshwater springs. *Ecological Monographs*, 84:599-618
- Hemmingsen AM (1960) Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno Memorial Hospital Nordisk Insulinlaboratorium*, 9:1-110
- Horne AJ, Goldman CR (1994) *Limnology*, 2nd ed. McGraw-Hill, New York
- Hyvönen R, Ågren GI, Linder S, Persson T, Cotrufo MF, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens IA, Jarvis PG, Kellomäki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby RJ, Oren R, Pilegaard K, Ryan MG, Sigurdsson BD, Strömberg M, Van Oijen M, Wallin G (2007) The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist*, 173:463-480
- Hutchinson GE (1941) *Limnological studies in connecticut: IV. the mechanisms of intermediary metabolism in stratified lakes*. *Ecological Monographs*, 11:21-60
- Kleiber M (1932) Kleiber, M. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6:315-332
- Kleiber M (1961) *The Fire of Life*. John Wiley and Sons, New York
- 小山 耕平, 福森 香代子, 八木 光晴, 森 茂太 (2013) 生態学の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
- Krogh A (1916) *Respiratory Exchange of Animals and Man*. Longmans Green, London
- López-Urrutia A, San Martín E, Harris RP, Irigoien X (2006) Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103:8739-8744
- Lotka AJ (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland, USA
- Luo YQ, Hui DF, Zhang DQ (2006) Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: a meta-analysis. *Ecology*, 87:53-63
- Makarievva AM, Gorshkov VG, Li B-L (2005) Energetics of the smallest: do bacteria breathe at the same rate as whales? *Proceedings of the Royal Society B*, 272:2219-2214
- Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000) Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 45:569-579
- 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
- Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ, Hanson CE (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*, Contribution of Working Group

- II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge
- Plath K, Boersma M (2001) Mineral limitation of zooplankton: stoichiometric constraints and optimal foraging. *Ecology*, 82:1260-1269
- Redfield AC (1958) The biological control of chemical factors in the environment. *The American Scientist*, 46:205-221
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ, Niklas KJ, Hedin L, Elser JJ (2010) Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B*, 277:877-883
- Reiners WA (1986) Complementary models for ecosystems. *The American Naturalist*, 127:59-73
- Scheiner SM, Berrigan D (1998) The genetics of phenotypic plasticity. VIII. The cost of plasticity in *Daphnia pulex*. *Evolution*, 52:368-378
- Smith EM, Kemp WM (2001) Size structure and the production/respiration balance in a coastal plankton community. *Limnology and Oceanography*, 46:473-485
- Sprengel C (1828) Von Den Substanzen Der Ackerkrume Und Des Untergrundes (About the Substances in the Plow Layer and the Subsoil). *Journal für Technische und Okonomische Chemie*, 2 and 3:423-444, 42-99, 313-352, 397-421
- Sterner RW, Elser JJ (2002) *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Sugawara K (1939) Chemical studies in lake metabolism. *Bulletin of the Chemical Society of Japan supplement*, 14:375-451
- Tilman D (1988) *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Taub DR, Wang X (2008) Why are nitrogen concentrations in plant tissues lower under elevated CO₂? A critical examination of the hypotheses. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50:1365-1374
- Taub DR, Miller B, Allen H (2008) Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 14:565-575
- Urabe J, Clasen J, Sterner RW (1997) Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real? *Limnology and Oceanography*, 42:1436-1443
- Urabe J, Togari J, Elser JJ (2003) Stoichiometric impacts of increased carbon dioxide on a planktonic herbivore. *Global Change Biology*, 9:818-825
- Vitousek PM, Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea — how can it occur? *Biogeochemistry*, 13:87-115
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122-126
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400:664-667
- West GB, Woodruff WH, Brown JH (2002) Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99:2473-2478
- Woods HA, Fagan WF, Elser JJ, Harrison JF (2004) Allometric and phylogenetic variation in insect phosphorus content. *Functional Ecology*, 18:103-109
- 八木 光晴, 福森 香代子, 小山 耕平, 森 茂太, 及川 信 (2013) 代謝スケール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
- Yvon-Durocher G, Jones JI, Trimmer M, Woodward G, Montoya JM (2010) Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365:2117-2126
- Zak DR, Pregitzer KS, King JS, Holmes WE (2000) Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist*, 147:201-222

