

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 8 月 9 日現在

機関番号：82101

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2016

課題番号：26550018

研究課題名（和文）変動環境下での植物の暗呼吸を表現するモデルの高度化に向けた研究

研究課題名（英文）Improvement of model estimating plant dark respiration under changing environment

研究代表者

伊藤 昭彦 (Ito, Akihiko)

国立研究開発法人国立環境研究所・地球環境研究センター・主任研究員

研究者番号：70344273

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,000,000円

研究成果の概要（和文）：本課題では、植物の暗呼吸を推定し陸域生態系の炭素循環モデルに組込可能なスキームの開発を主たる目的とした。生態系スケールの植物呼吸量に関するメタ分析を行い、個体の代謝スケールと組み合わせた推定手法の開発を試みた。変動環境下での呼吸速度の順化に関しても、全球スケールの陸域生態系炭素循環モデルにおいて感度分析を行った。温度順化の扱いを変えることで、正味CO₂収支の季節変動や経年的な炭素収支変動に関する推定結果を高度化するなど、植物の暗呼吸に関するモデル開発と高度化を進めた。

研究成果の概要（英文）：In this study, we aimed at developing a new scheme of plant dark respiration, which is applicable to global terrestrial carbon cycle models. We conducted a meta-analysis and tried to develop a new method of estimation of ecosystem-scale dark respiration on the basis of the metabolic scaling theory. For the improved estimation of dark respiration under changing environment, we conducted a series to sensitivity analysis with the terrestrial ecosystem model. By including acclimation-like response into the dark respiration scheme, it was implied that the interannual and seasonal changed in net ecosystem CO₂ exchange can be improved in comparison with former models.

研究分野：物質循環モデリング

キーワード：炭素循環 地球温暖化 植物生理生態 生物地球化学 生態系モデリング

1. 研究開始当初の背景

大気中の二酸化炭素 (CO₂) 濃度増加は地球温暖化の原因として最も寄与が大きいと考えられ、そこで陸域生態系は炭素の正味吸収源として重要な役割を果たしている。申請者は、グローバルな陸域生態系モデル開発を10年以上続けており、そのモデルを用いた陸域生態系の温室効果ガス交換に関する推定結果は IPCC (気候変動に関する政府間パネル) の第5次報告書に引用されるなど評価されている。しかし、申請者のものを含め陸域生態系モデルには多くの未解明プロセスが残されているため、推定結果には大きな不確実性があることがモデル相互比較の結果などから指摘されている。本課題では、これまでのモデル研究の経験を踏まえ、モデル化が不十分なプロセスの一つである植生の呼吸 (特に暗呼吸とし、光呼吸は反応過程が異なるため含めない) に着目した。植生の呼吸による CO₂ 放出は、量的には光合成固定のおよそ半分に達するが、代謝過程は複雑なため定量的なモデル化は進んでいない。

グローバルな炭素循環において、生物圏の代謝による CO₂ 放出 (暗呼吸) は最も規模的に大きなフローの一つである。そのため、将来予測される大気中の温室効果ガス濃度の上昇とそれに伴う気候変動によって、生物圏の呼吸量が多少とも変化すれば、それは人為的な地球温暖化に対して大きなフィードバック効果をもたらすことが容易に予想される。しかし、暗呼吸は複雑な代謝経路の一部であり、その全容を表現するメカニスティックなモデルは構築されてこなかった。多くの陸域炭素循環モデルでは、簡便な2成分 (維持呼吸・構成呼吸) モデルが使用されてきた。本申請課題では、近年の植物の代謝・呼吸に関する理解の進展を踏まえ、呼吸モデルに新たなブレイクスルーをもたらそうという点に新規性があると考えている。2成分モデルが構築されたのは1970~1980年代であるが、それ以降、植物の形質・機能に関する観測例は大幅に増えてデータベース化されている (例: TRY、GLOPNET)。また、ガスクロマトグラフィーや高速液体クロマトグラフィーなどの手法の発達により、細胞内の代謝産物を網羅的に解析するメタボローム解析も長足の進歩を遂げている。これら近年の情報と手法を駆使することで、2成分モデルに代わる新しい定量的な呼吸モデルを構築することは、これまで誰も挑んでこなかった挑戦的な課題である。

2. 研究の目的

グローバルな炭素循環における主要な構成要素の一つであり、生態系の CO₂ 収支に大きな影響を与える植生の呼吸について、プロセスを記述しその速度をより高い精度で定量化するモデルを開発することが、本研究課題の主たる目的である。高度化した呼吸モデルを開発することで、現在のグローバルな炭

素収支推定、そして将来の気候変動下での陸域生態系の応答推定をより高い信頼度で行うことが可能になると期待される。新たに高度な呼吸を記述するモデルが開発されれば、基礎科学として独自の成果となるだけでなく、気候変動予測や温暖化緩和策検討などへの応用も期待される。挑戦的萌芽研究として、既存モデルの再検討から出発して問題点を明確化し、それを克服するための植物の生化学から生態学の連携、そして植物科学と地球科学の連携による応用までの展望を考察することを長期的な目的とする。

暗呼吸に関する細胞レベルの生化学に関する概要 (解糖系~クエン酸回路~電子伝達系) は教科書に記載されるほど明らかにされている。本研究は、そのような基本的な生化学的プロセスを念頭に置きつつ、より大きな生物学的スケールで呼吸を記述するモデルの高度化を図る。これまで用いられてきたのは、生化学の素過程でなく、呼吸速度とバイオマス量および生長量との間の経験的關係に基づく、維持呼吸・構成 (成長) 呼吸の2成分モデルであった。これは個体以上のスケールに適用可能な簡便さを備えていたが、生態系構造の変化や環境変動に対する応答を推定するには精度が不十分であった。そこで本研究では、2成分モデルから出発しつつ、野外実験による呼吸応答の観測結果についてメタ分析を行い、生化学的な最近の知見も参照してモデル高度化を図る。その改良モデルをグローバルな陸域生態系モデルに導入し、全球 CO₂ 収支の推定にもたらす影響を考察する。その過程で明らかになった主要な問題点について、学際的プロジェクトへの展開を検討する。

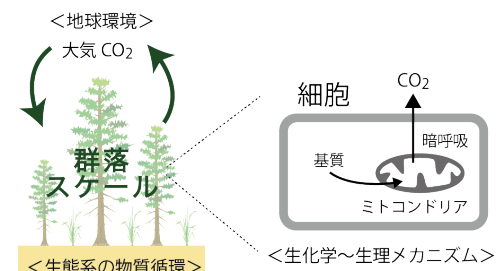


図1: 暗呼吸と物質循環の関係。

特に広域スケールの陸域炭素循環モデル研究においては、光合成による CO₂ 固定に注目が集まっており、放出過程である呼吸は推定例が少なく使用されるモデルも簡便なままであった。本研究では、量的には同等レベルの寄与がありながら十分に検討されてこなかった呼吸プロセスに焦点を当てた点が特筆される。また、生化学スケールの知見から全球スケールにわたる CO₂ 収支推定につながるスケール横断的な研究への萌芽となる点でも意義が大きいと考える。

3. 研究の方法

植生の呼吸プロセスを記述し、その CO₂ 放

出速度を定量化するモデルの高度化を図るため、1：維持呼吸と構成呼吸の2成分モデルを改良するための代謝過程と定式化の再検討、2：呼吸速度とそのパラメータに関する測定データ収集とメタ分析、3：改良した呼吸モデルをグローバルな陸域生態系モデルに適用した感度実験、を実施する。野外および実験室で植物呼吸を測定している研究者と連携し、できるだけ暗呼吸の生化学プロセスに即しつつ、野外で観測された現象を再現可能なモデルの開発を目指す。また、解決するにはより深化した長期的取組が必要な課題を明確化し、今後の学際的な展開につながる研究の萌芽を生み出す。より具体的には以下のような手順で実施する。

(1) 予備検討：暗呼吸の定式化およびメタ分析のデータ収集方針を決定する準備のため、現在の陸域植生・生態系の炭素循環モデルで行われている呼吸の推定方法を調査する。各モデルで採用されている暗呼吸推定式と、パラメータ（維持コスト、構成コスト、環境応答特性など）を収集して一覧表にし、比較を行う。

(2) メタ分析：植物の暗呼吸速度と、モデル推定に用いられるパラメータについて、実験室やフィールドでの観測データを収集する。データ抽出に当たっては、対象となる植物タイプと器官、測定手法、測定時期と条件、サンプル数、単位など関連情報も同時に収集する。そのデータを、植生タイプ別、器官別に集計し、平均的な暗呼吸速度（単位重量あたり）をその測定範囲を求める。その結果を投稿論文にまとめる。

(3) 感度実験：申請代表者が開発している陸域生態系モデル（VISIT：図2参照）を用いて、暗呼吸の定式化とパラメータに関する感度実験を行う。現在用いられている式(1)の推定法に加え、他モデルで使用されている定式化があれば、それを採用した場合の推定結果の差を解析する。また、(2)メタ分析で求められたパラメータ値とその範囲に基づいて、パラメータの変動（例えば±10%の変化）が推定結果に与える影響を評価し、感度の高いパラメータを特定する。ここでの感度実験は、国内外で代表的な複数の生態系サイトを対象として実施する。

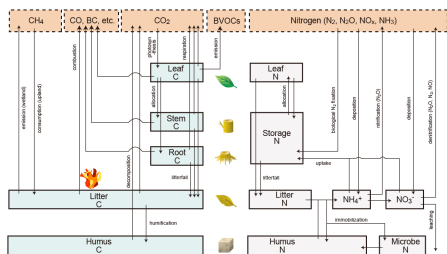


図2：陸域生態系モデル VISIT の構造図。

(4) 研究体制と分担：上記の(1)～(3)は研究代表者が計画を立て、本課題予算から人件費を負担する研究補助員と共同で、メタ

分析やモデル計算を実施する。メタ分析のデータ収集は、文献数が膨大な数に上る場合は、他の研究代表者らと作業を分担して効率的に進める。連携研究者（東京大学大学院理学研究科・野口航准教授（現職：東京薬科大学・教授））は、植物生理生態学の見地から、暗呼吸の定式化及びデータ収集について指針を示し、メタ分析やモデル感度実験の結果を共同で検討する。

(5) 植物生態学および炭素循環に関するフィールド研究を実施している東北大学や岐阜大学の研究者と議論を行う（国内旅費を計上）。研究の必要性和進展度合いに応じて、観測データやモデル実験データの交換・比較を行う。

(6) 収集したメタ分析データおよび植物生化学・生理学的知見に基づいて、植物の暗呼吸を表現し、そこから発生するCO₂量を個体から群落以上の空間スケールで定量的に予測するモデルを構築する。ここでは、データの統計的解析、呼吸代謝の生化学的プロセスの両アプローチからの改良を試みる。

(7) 呼吸代謝の生化学的プロセスに基づくアプローチでは、暗呼吸が解糖系〜クエン酸回路〜電子伝達系から構成される原点に立ち返り、呼吸速度に対する基質制限、還元力（NADH）およびATPの需要と消費といった要因がどのように暗呼吸モデルに導入されるべきかを検討する。

(8) 暗呼吸の環境応答については、従来知られていた温度に対する指数関数的応答だけでなく、外気CO₂分圧など近年の観測例に基づいて他の要因についても導入を検討する。また、長期的な環境変動に伴う呼吸応答の順化については、メタボローム解析による研究例を踏まえて、酵素活性の変化や基質制限などの発生メカニズムを検討し、暗呼吸モデルへの反映を試みる。

(9) 改良された暗呼吸モデルを、陸域生態系モデル VISIT に導入し、現在から将来の環境条件における植物の暗呼吸速度を推定する。陸域生態系におけるCO₂交換フラックスが観測されているサイトに適用し、観測データとの比較検証を行う。現在に対するシミュレーションでは、IPCC 報告書などで使用されている将来の大気CO₂濃度および気候シナリオ（例えばCMIP5 データセット）を用いて計算を行う。これらの条件について、暗呼吸モデルを従来のもの（2成分モデル）と改良版を用いた場合で結果を比較する。

(10) 上記の結果を、連携研究者および外部の共同研究者とともに検討し、妥当性や更なるデータ収集・モデル改良の必要性について議論を行う。暗呼吸モデルの改良とそれが陸域炭素循環のモデル推定にあたるインパクトについて、主要な結果を論文にまとめて投稿する。また、アメリカ生態学会などの学術集会で成果発表を行う。

4. 研究成果

(1) メタ分析に基づくモデル開発

生態系スケールの呼吸量と炭素ストックに関するメタ分析を行うための文献収集を行った。年間の植生による（独立栄養的）呼吸量とバイオマス量の両方を測定した研究文献を収集した。実際には土壌の従属栄養的呼吸量と有機物ストックに関するデータも同時に収集し、将来の解析のために整理を行った。過去からの文献を精査し 231 件のデータを集めたが、その中には草原から森林までの多様な植生が含まれている。温度の効果は、炭素ストック低下の中に含まれていると考えてここでは補正は行っていない。スケリングの観点から植生の暗呼吸速度に関するモデルを導くため、生態系スケールの炭素ストック量 (W , Mg C ha⁻¹) と単位重量あたりの暗呼吸速度 (r , g C kg⁻¹ C yr⁻¹) に関する関係を調べたところ、下記のような式が導かれた：

$$r = 1703 \cdot W^{-0.62} \quad (R^2 = 0.693)$$

つまりバイオマス量が大きくなるほど単位重量あたりの暗呼吸速度は低下する傾向が見られた。

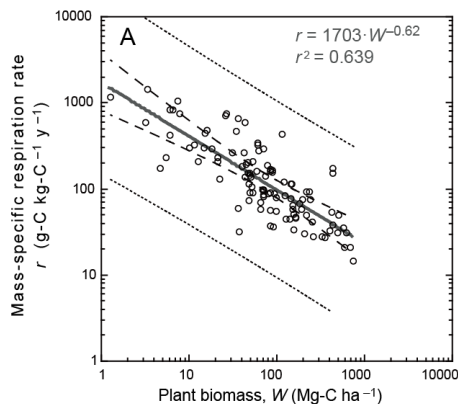


図3：メタ分析による植生のバイオマス（炭素ストック）と単位重量値の年間呼吸量の関係。太線は回帰式、破線は95%信頼区間、点線は95%予測区間を示す。

このようなバイオマスと呼吸活性の関係は、植物の代謝と生物間相互作用（自己間引きなど）の結果として生じるものと考えられた。従来の2要素モデルでは維持コストと構成コストのみを考慮していたため、このような生態系スケールの代謝が炭素循環に与える影響を十分考慮することはできていなかったと考えられる。そのため、このメタ分析によって得られた関係式を導入することで、炭素循環モデルの高度化が可能と期待される。また、従来の植生モデルがここで示されたような関係を再現できるかは、モデルの検証材料として有効であることも示唆された。ただし、メタ分析のデータ数が十分かどうかは改めて検討する必要があり、現在実施中の観測

を含めてより多くのデータを用いた再解析を行うことが有効と考えられる。

(2) 順化に関する感度実験

温度に対して暗呼吸速度は指数関数的に増加することは、多くの観測例から明らかであるが、その定式化には不確実性が残されていた。一般的には、10 の温度上昇ごとに呼吸速度が倍増する $Q_{10} = 2.0$ の関係が多く使われてきたが、観測値は 1.5 未満から 3.0 以上までと大きな差が見られることも指摘されていた。この Q_{10} の設定により、地球温暖化に対する植生からの CO_2 放出速度応答は大きく変化することになるので、そのパラメタリゼーションの意義は大きい。従来の VISIT モデルでは、Yokota and Hagihara (1996) による観測データに基づいて、 Q_{10} 値の温度順化を導入していた。しかし、これは日本のヒノキ個体を用いた比較的短期の測定に基づく結果であり、世界の多様な条件にある異なる植物機能タイプに適用できる保証は無かった。Atkin and Tjoelker (2003) は、異なる植物機能タイプについて観測データをまとめ、温度条件と Q_{10} 値の関係を整理している。それらはいずれも高温条件で Q_{10} 値が低下することを示しており、つまり固定した Q_{10} を用いることで高温時に呼吸速度を過大評価する可能性がある。ここで注意しなければならないのは、長期的な評価を行う場合、呼吸の増加は炭素ストックの低下を招く点、そしてその結果として呼吸の総量は変化が小さい場合もある点である。ここでは、 Q_{10} 値を 1.5、2.0、2.5 の固定値を設定した場合、Yokota and Hagihara (1996) や Atkin and Tjoelker (2003; Atkin03) の回帰式を用いた場合、そして VISIT に導入されている評価式 (VISIT) を用いた場合で呼吸量を比較した。

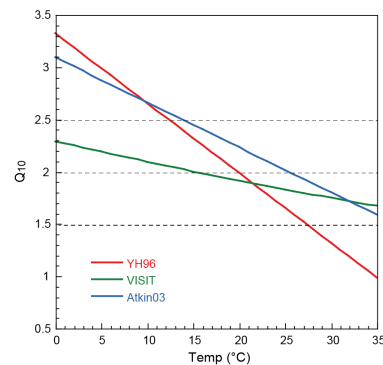


図4：感度実験で設定した Q_{10} 値の比較。

全球のシミュレーションは VISIT の 0.5 度メッシュ版を用い、気象条件には CRU TS3.24 の 1901–2015 年データを使用した。大気中の CO_2 濃度や土地利用に関しては全てのシミュレーションで同一条件を設定した。

従来の VISIT モデルでは、観測データに基づきつつも Q_{10} 値が 2.5 を超えるような高い温度依存性を示すことはないよう設定されていた。しかし、Yokota and Hagihara (1996)

や Atkin and Tjoelker (2003)の回帰式では、温度が 10 程度よりも低下する領域で 2.5 を上まわるなど、全体的に Q_{10} 値が高目になる。そのため、温度変化に対する暗呼吸速度変化の応答幅は大きくなる傾向があった。

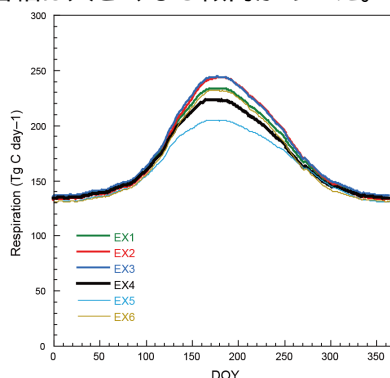


図 5：全陸域植生の暗呼吸速度の季節変化（1951–2010）。EX1：VISIT の既定モデル、EX2：Yokota and Hagihara (1996) 経験式、EX3：Atkin and Tjoelker (2003) 経験式、EX4： $Q_{10}=2.0$ 固定、EX5： $Q_{10}=1.5$ 固定、EX6： $Q_{10}=2.5$ 固定。

全陸域の呼吸量はシミュレーション間で差が見られ、2009 年の場合、 $Q_{10}=1.5$ 固定で $61.8 \text{ Pg C yr}^{-1}$ と最も小さく、Atkin and Tjoelker (2003) 経験式で $67.4 \text{ Pg C yr}^{-1}$ と最も大きくなった。ただし前述の理由により、 Q_{10} 値の差から予想されるほどの大差ではなかった。年間呼吸量の分布にも暗呼吸の温度依存性パラメータ設定による差が見られた。全体的なパターンは共通していたが、 $Q_{10}=1.5$ の場合には亜寒帯域で顕著に低く、逆に $Q_{10}=2.5$ の場合には熱帯域で顕著に高い傾向があった。

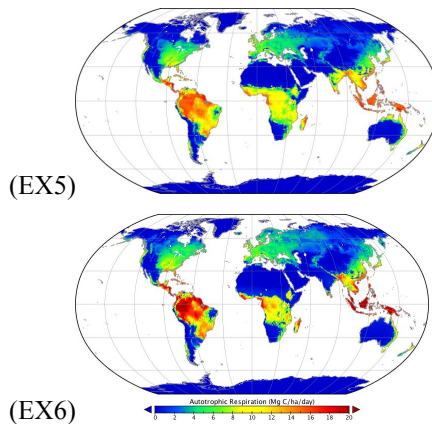
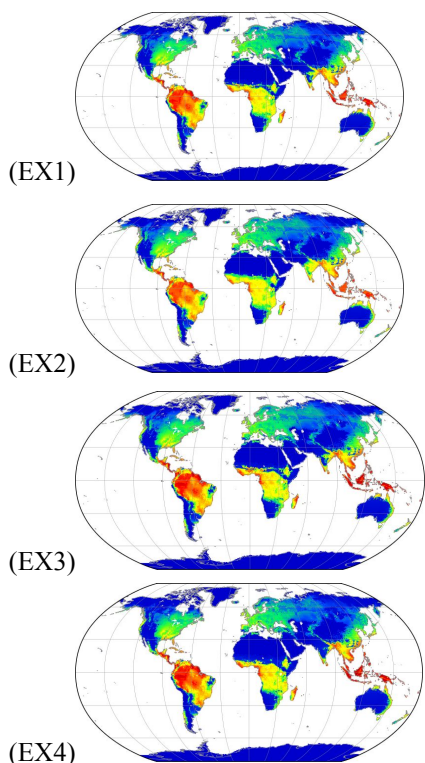


図 6：年間の植生暗呼吸量分布。温度依存性パラメータの設定を変化させた場合（EX1～6）。

これらの結果により、植物の暗呼吸モデルの改良、例えば温度依存性の順化の扱いは、陸域生態系の炭素収支推定の信頼性を向上させる上で効果的であることが明らかとなった。ここでは植物の代謝過程を念頭に置いたモデル改良を指向しており、観測データからの経験的關係に基づく方法よりも変動環境下での予測性に優れていることが期待される。しかし、植物の代謝過程は極めて複雑で有り、その全体像はもちろん鍵となる主要過程のみですら定量的なモデル構築に至るには多くの問題を解決する必要がある。特に生態系以上のスケールで推定を行うモデルに導入する場合、基礎的な観測データの蓄積も同時に進める必要があり、長期的な取り組みを戦略的に進めなくてはならない。本研究課題は、上記のような問題を洗い出し、より高精度なモデル開発に向けたステップとして大きな意義があった。

参考文献

Atkin, O.K., Tjoelker, M.G., 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 343–351.

Yokota, T., Hagihara, A., 1996. Seasonal change in the temperature coefficient Q_{10} for respiration of field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees. *Journal of Forest Research* 1, 165-168.

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計 0 件)

〔学会発表〕(計 3 件)

伊藤昭彦、2016、陸域生態系の温室効果ガス収支に関する統合評価モデル、地球惑星連合同大会、2016年5月25日、幕張メッセ（千葉県・幕張市）。

Ito, A. Overview of terrestrial ecosystem model, VISIT. Workshop on Land Surface Model Development for the Coming Decade, July 28, 2016, 東京大学 (東京都) .

Ito, A., MsTMIP members. Seasonal-cycle amplification of atmosphere-ecosystem CO₂ exchange in last decades: a model-based analysis. iLEAPS-Japan Workshop. October 2, 2015, 名古屋大学 (愛知県・名古屋市) .

6 . 研究組織

(1)研究代表者

伊藤 昭彦 (ITO, Akihiko)
国立研究開発法人国立環境研究所・地球環境研究センター・主任研究員
研究者番号： 70344273

(2)連携研究者

野口 航 (NOGUCHI, Ko)
東京薬科大学・生命科学部応用生命科学科
・教授
研究者番号： 80304004