

## 植物の呼吸と地球環境変動：モデルの観点から<sup>‡</sup>

<sup>1</sup> (独) 国立環境研究所

<sup>2</sup> 東京大学 大学院理学系研究科

伊藤 昭彦<sup>1,\*</sup> 野口 航<sup>2</sup>

植物の呼吸はグローバルな炭素循環における主要フローの1つであり、地球環境に与える影響も大きい。その量を正確に把握し予測するには、観測データの収集だけでなく、代謝プロセスとそれに影響を与える諸要因を考慮した適切なモデルが必要である。ここでは使用例が多い維持呼吸-構成呼吸の2要素モデルを例にあげて説明し、それを導入した生態系モデルによるシミュレーション結果を示す。最後に、ミクロからマクロまでの知見を統合した、より高度な呼吸モデルの構築に向けた課題について議論を行う。

### 1. はじめに

地球の炭素循環の中で、陸上生物の呼吸による二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) の大気への放出は最も大きなフローの1つである。地球温暖化に関する最新の研究成果をとりまとめた「気候変動に関する政府間パネル (IPCC)」は、2013年9月末に第5次報告書<sup>1)</sup>を公表したが、そこでは陸域生物による総呼吸量は、近年の平均として年間118.7 Pg C (Pg [ペタグラム]は10<sup>15</sup>グラム) とされている。これは光合成 (年間123 Pg C) とほぼ同規模であり、人間活動による放出量 (年間8.9 Pg C) の約13倍に及んでいる。このように呼吸に伴って大量の炭素が移動している事実は、もし地球環境の変化によって呼吸速度が多少の割合でも増減すれば、陸域のCO<sub>2</sub>収支に相当規模の変化が生じて、大気中のCO<sub>2</sub>濃度の増加速度と気候変化の進み方にも影響が及ぶことを予想させる<sup>2,3)</sup>。しかし、この陸域生物の総呼吸量は、直接的な観測によって求められた数値ではない。もとより世界各地の動植物や微生物の呼吸を漏れなく測定するのは不可能であるが、たとえば市町村のような100平方キロ程度のスケールですら、陸域生物によるCO<sub>2</sub>の収支を精密に把握することは非常に困難である。この事実は、温暖化の進行に重要な影響を与えるといわれる地球の炭素循環の定量的評価において大きな妨げとなっている。

本特集の飯尾 (18ページ)、森 (27ページ)、斎藤 (34ページ) の記事にあるように、植物の器官・

個体・群落のスケールであれば、呼吸によるCO<sub>2</sub>放出 (同様に光合成によるCO<sub>2</sub>吸収) を観測することは可能である。これらのデータに基づいて、何らかの推定モデルを作成し、それをより大きいスケールに適用する方法がとられる。実際には、呼吸量のみを推定することはまれで、光合成・分配・枯死・分解などの主要な炭素フローを包括した炭素循環モデルによるシミュレーションを行うことになる。本稿では、このような群落以上のスケールで用いられるモデルにおける呼吸 (ここでは植物の暗呼吸を主に扱う) の評価について、専門外の方にもなるべく分かりやすく解説する。また、地球環境の変動に対する植物や生態系の応答を予測する上で、呼吸のモデルについて解決すべき課題について議論を行う。

### 2. 植物の呼吸のモデル化

生態系の炭素循環をシミュレートするほとんどのモデルにおいて、植物の呼吸は大気へのCO<sub>2</sub>放出プロセスとして組み込まれている<sup>4)</sup>。しかし、生化学ベースのモデル<sup>5,6)</sup>が標準的に用いられる光合成とはだいぶ状況が違っている。

図1は呼吸速度に影響を与える諸要因との関係をまとめたものである。ここでは呼吸は大きく分けて、基質となる炭水化物の供給による制限 (PUSH要因) と、還元力・ATP・炭素骨格など代謝産物の需要 (PULL要因) の、2つの要因で決定されている<sup>7)</sup>。こ

<sup>‡</sup> 解説特集「植物の呼吸」

\* 連絡先 E-mail: itoh@nies.go.jp

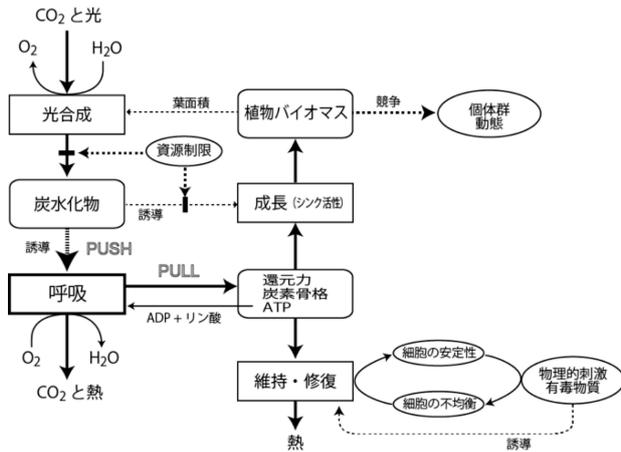


図1 植物の呼吸に影響を与える諸要因<sup>7)</sup>。出典の図より改変

こに含まれる相互作用は非常に複雑であり、解糖系・クエン酸回路・電子伝達系といった呼吸の素過程までブレークダウンして、全ての要因を数値化・数式化して組み込むことは簡単ではない。近年のシミュレーションとデータ解析技術の発展を背景に、生物の代謝ネットワークを網羅的に扱おうとする試みはいくつか行われている。モデル生物では、例えば酵母についてYeastモデル<sup>8)</sup>、シロイヌナズナではAraGEMモデル<sup>9)</sup>などが開発されている。しかし、これらは遺伝子と代謝ネットワークの包括的シミュレーションを目指すため、極めて多くの化学物質と反応過程を含んでおり、細胞以上のスケールにそのまま適用することは困難と考えられる。個葉スケールでの検討を行った少ない例として、植物の呼吸に関する需要 (PULL要因) と供給 (PUSH要因) の化学量論的バランスに基づくモデルを提示した例もある<sup>10)</sup>。このようなモデルは異なる光条件下での暗呼吸量の変化を説明することができ、光合成モデルとも親和的であるが、多様な生態系を扱うモデルに導入されるまでには多くの課題がありそうである。呼吸は、植物に限らず動物や微生物まで共通する代謝プロセスであるが、これほど普遍的なプロセスであるにもかかわらず標準的なモデルが普及していない理由は、いくつか考えられる。第1に、呼吸にはグルコースなど単糖類だけでなく様々な炭水化物や脂質・アミノ酸が基質として使用されるため、基質による制限を評価することが難しい。これは専らCO<sub>2</sub>を基質とする光合成と大きく異なる点である。第2に、呼吸はサイトゾル (細胞質基質) からミトコンドリアまで細胞内で広く反応が行われるため、鍵となる過程や酵素を絞

り込むのが難しい。この点も、C<sub>3</sub>植物ではRubiscoが鍵酵素であることが確立している光合成と異なる点である。第3に、呼吸は生命に不可欠の代謝活動であり、多くの環境要因や生物要因に影響を受ける (図1参照) という複雑さのためである。

現在、多く用いられているのは植物の呼吸を維持呼吸と成長呼吸 (または構成呼吸) の2要素に分離して評価するモデルである。このような、呼吸を光合成/成長に関係する要素と現存するバイオマスの維持に関する要素に分けて考える概念は、1970年頃にK.J. McCreeによって提唱され<sup>11)</sup>、J.H.M. Thornleyの理論モデル研究<sup>12)</sup>や、F.W.T. Penning de Vriesの構成呼吸の測定<sup>13)</sup>などの研究を経て確立されてきたものである<sup>14,15)</sup>。モデルの種類でいえば、呼吸の生化学的な素過程を扱うのではなく、観測事実をある理論・概念に則って説明する現象論的モデルに分類される。その基本的な形式は以下のようなものである (図2に示した関係を参照)。

$$R = R_m + R_g \quad (1a)$$

$$= m \cdot W + g \cdot \Delta W / \Delta t \quad (1b)$$

ここでRは呼吸速度、R<sub>m</sub>は維持呼吸、R<sub>g</sub>は成長呼吸、Wは現存するバイオマス重、ΔW / Δtは成長速度、mは単位バイオマス重あたりの維持呼吸係数、gは成長量あたりの成長呼吸係数を示す。mやgが呼吸活性を表すパラメータとなり、植物の種類や器官、齢や環境条件によって変化することが知られている。典型的にはmは0.5~4.0 mg CO<sub>2</sub> g-乾物重<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>、gは100~1000 mg CO<sub>2</sub> g-合成された乾物重<sup>-1</sup> くらいの値をとる<sup>16)</sup>。ただし、後述するように維持呼吸係数mは温度に対して

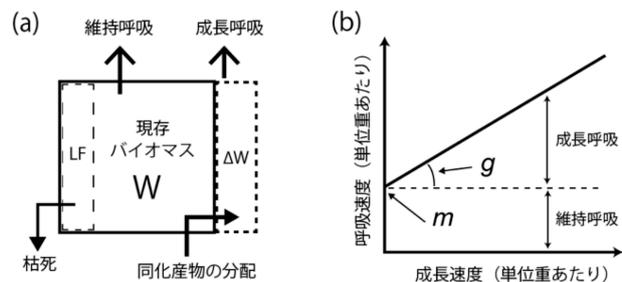


図3 維持呼吸と成長呼吸の説明<sup>16)</sup>

(a) 植物器官のコンパートメントにおける炭素の流れ。(b) 成長速度と呼吸速度の関係。W: 現存バイオマス、ΔW: 新たなバイオマス生産、LF: 枯死・脱落、g: 単位バイオマス生産量あたりの成長呼吸係数、m: 単位バイオマスあたりの維持呼吸係数。

応答するので、上記は20°C前後の条件での値となっている。一方、構成呼吸は温度に直接は依存せず、生成されたバイオマス量 $\Delta W$ によって決まるが、基質の供給に依存する応答(図1参照)が起ころうる点には注意が必要である。なお、根からのイオン吸収・同化は相当の代謝コスト(CO<sub>2</sub>放出)を伴う過程であり、別に第3の呼吸要素として扱った例<sup>17)</sup>もある。しかし、多くの場合でイオン吸収と成長は相関することから、構成コストの一部に含め、上記の2要素モデルで通常十分と考えられている。また、近年の呼吸速度の測定法については別の解説<sup>18)</sup>を参照されたい。

群落など大きな空間スケールでの呼吸量を求める場合は、まず葉、幹、根などの機能的に異なる器官を表すコンパートメントを用いた単純化を行う。広大かつ複雑な生態系では、異なる呼吸活性を持つ様々な部位が混在していると考えられるが、それらを逐一評価することは不可能だからである。そして、各コンパートメントに上の式(1)をあてはめて呼吸量を計算するが、ここで問題となるのはバイオマスやパラメータをどうやって決めるかである。まず成長呼吸係数 $g$ は、多くの場合、植生タイプと器官ごとに、代表的な観測値などを参照してあらかじめ決めておいた値を用いる。単位重あたりの維持呼吸係数 $m$ についても、基準となる温度(例えば $T_0 = 20^\circ\text{C}$ )での値( $m_0$ )は、 $g$ と同様に適切な測定データや文献値を参照して決めておく。次に、維持呼吸の温度依存性を考える。多くの観測データから、外部の温度が10°C上がるごとに、呼吸速度はほぼ倍増することが示されている。この温度応答は温度 $T$ (°C)に対する指数関数式(2a)やアレニウス式(2b)を用いて表される。

$$f(T) = Q_{10}^{(T-T_0)/10} \quad (2a)$$

$$f(T) = \exp\left[\frac{E_a \cdot (T - T_0)}{R \cdot (T + 273.15) \cdot (T_0 + 273.15)}\right] \quad (2b)$$

ここで $Q_{10}$ は経験的パラメータ、 $E_a$ は活性化エネルギー、 $R$ は気体定数である。この $f(T)$ を上記の $m_0$ に乗じることで、任意の温度 $T$ での維持呼吸係数 $m$ の値を得ることができる。最後に 現存バイオマス量( $W$ )および成長速度( $\Delta W / \Delta t$ )であるが、これは観測値があればそれを入力すればよいが、多くの場合はそれを得ることができない。生態系の炭素循環モデルを

用いる場合は、同化産物の分配から $\Delta W$ を、また枯死量との質量バランスで $W$ の変化を求めることができる。このような枠組みを用いることで、図1に示された、光合成からの同化産物分配による呼吸の制御、そして呼吸が植物の炭素バランスに与える影響を比較的簡単に扱うことができるのである。一方、このような現象論的モデルに伴う限界もあり、それについては6節で論じることとする。

### 3. 植物の呼吸と生態系炭素循環

陸域の生態系においては、植物だけでなく動物や微生物による呼吸も行われており、その総量は「生態系呼吸」と呼ばれる。植物の呼吸は、光合成によって自ら同化した炭素とエネルギーを使用しているため「独立栄養的呼吸」と呼ばれている(その他の動物や微生物の呼吸は「従属栄養的呼吸」と呼ばれる)。これは、葉・幹枝・根の植物全体で行われているため、特に森林のようなサイズの大きい生態系では測定が困難であるし、たとえ草原のように丈が低い生態系でも根の呼吸量を測定することは技術的に簡単ではない(飯尾ら、森らの記事参照)。

前項で説明したモデルは、使用するパラメータや独立変数(この場合、バイオマスや温度)が少なく、はじめに適当な観測データに基づいてパラメータを決めることができれば、比較的簡便に植物の呼吸量を生態系スケールで推定することができる。図3に示したのは、岐阜県高山市郊外の冷温帯落葉広葉樹林における、陸域生態系モデル(VISIT)<sup>19)</sup>で推定された生態系呼吸によるCO<sub>2</sub>放出の大きさとその内訳である。図3aに明らかなように、生態系呼吸量の大きさは、冬季の0.8 g C m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>から夏季の5 g C m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>まで明瞭な季節変化を示している。年間を通じて、全呼吸量(年間 890 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>)のうち65~80%が植生による独立栄養的呼吸となっており、その割合は植生の生育期間である春~秋に高まっていることが分かる。維持呼吸の割合は、季節を通して比較的一定だが、このような落葉樹林では春季の展葉時の葉や生育期間中の幹などで、成長呼吸量が顕著に増加していることが分かる。また、根の呼吸と土壌微生物による従属栄養呼吸の和は「土壌呼吸」と呼ばれるが、それが全生態系呼吸量の約80%を占めている点も注目される。地上部(葉+幹枝)の呼吸は、生育期間中は増加するものの生態系呼吸のせいぜい約30%で

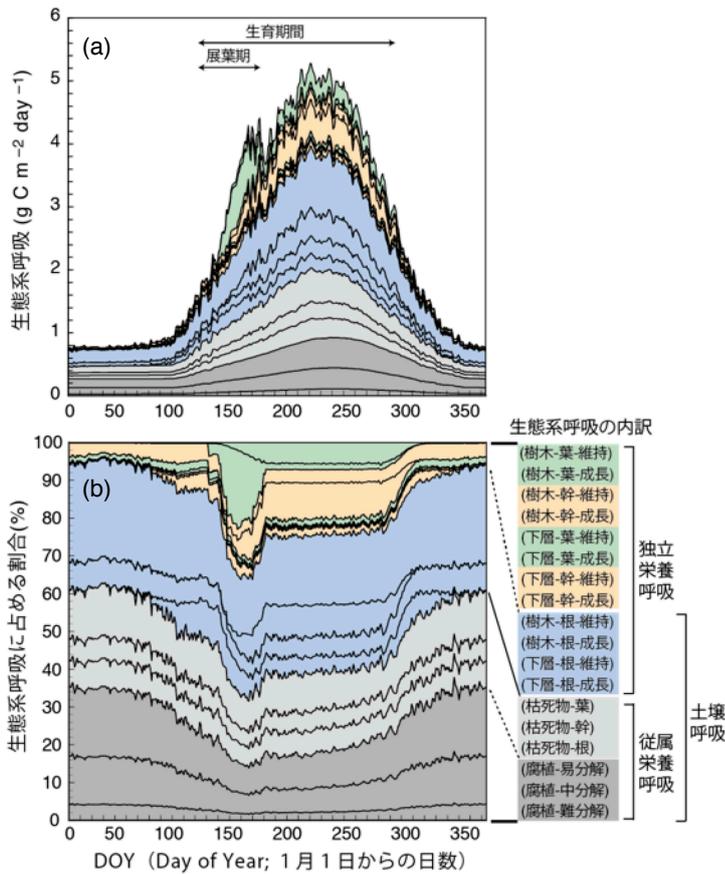


図3 生態系全体の呼吸量における内訳とその季節変化  
岐阜県高山市の冷温帯落葉広葉樹林におけるモデル推定例。樹木は林冠を構成する高木、下層は林床の低木や草本などの下層植生、枯死物は枯葉や倒木など、腐植は有機質の土壌を指す。

あり、生態系の炭素収支を求める上での地下部の重要性が示唆されている。詳しくは触れないが、ここで示した生態系モデル計算では、葉における展葉から落葉までの時間経過に伴う光合成活性および呼吸活性の変化が考慮されている<sup>20)</sup>。これは1地点における計算例だが、同様なモデル計算は森林だけでなく様々な生態系において実施可能であり、生態系炭素循環モデルを用いることで生理生態のプロセスの寄与を詳しく解析可能であることを示している。

#### 4. グローバル炭素循環と植物の呼吸

ここでは生態系モデルを用いたグローバルな植生呼吸に関する推定例を示す。図4は陸域生態系モデルVISITを用いたシミュレーション<sup>21)</sup>に基づく、植生の1平方メートルあたりの年間呼吸量、炭素利用効率 (carbon use efficiency, CUE)、そして植物の総呼吸量に占める維持呼吸の割合の分布である。炭素利用効率は  $CUE = 1 - \text{独立栄養呼吸} / \text{光合成}$  と定義され、光合

成で獲得した炭素のうち乾物生産に用いられる割合を示している。つまり、呼吸によるCO<sub>2</sub>放出としての消費割合が大きくなるとCUEは低下する。陸上植物(植生)による呼吸の総量は、図4aの例では年間67.1 Pg Cと推定されている。このような全陸域の呼吸量に関する推定例は、光合成生産で250件以上の推定例<sup>22)</sup>が発表されているのに比して非常に少なく、数例<sup>23,24)</sup>しか無い。実際には炭素循環の構成要素としてモデル計算は行われているが、光合成生産よりも注目が集まりにくく、論文としての発表数が少ないことも理由の1つであろう。図4aでは、高温湿潤な熱帯多雨林の分布域で高く、乾燥域や高緯度帯に向かって呼吸量が低下している傾向が明らかだが、これは光合成生産量の分布と非常に類似している。すなわち、光合成生産が多い生態系では、多くのバイオマスの維持と新しい器官の成長のために多量の炭素を費やしている。図4bは、光合成により同化された炭素のうち呼吸に費やされる割合は地域ごとに一定ではないことを示している(メタ分析の結果<sup>25)</sup>も参照)。

CUEが高いのは高緯度の落葉針葉樹林(東シベリア)や常緑針葉樹林、ツンドラの低木林などである。これらの地域は概して気温が低く代謝に伴う呼吸速度が抑えられている。また、光合成による生産力が低いことから、炭素消費を抑制することは適応的意義の観点からも合理的と考えられる。逆に、低緯度の特に乾燥地の生態系ではCUEが低いが、これは高温による呼吸の促進や、コストの高い葉・根の割合が高いことで説明することができる。前述したように、維持呼吸は温度上昇とバイオマスの現存量の増加に従って大きくなる。そのため、図4cに示すように、高温でバイオマス量の大きい熱帯地域では呼吸量に占める維持呼吸の割合が高い傾向がある。また、低緯度の沙漠地域では、バイオマスは低いものの、乾燥ストレスで成長と構成呼吸が抑制される一方、高温のため維持呼吸の割合が高まっているとみなせる。別のメタ分析研究<sup>26)</sup>では現地観測データベースを用いて、森林における年平均気温とCUEを関係付けている。ここでは、年平均気温11°C近辺でCUEが最も高い値(約0.5)をとることが示されているが、その生理生態的理

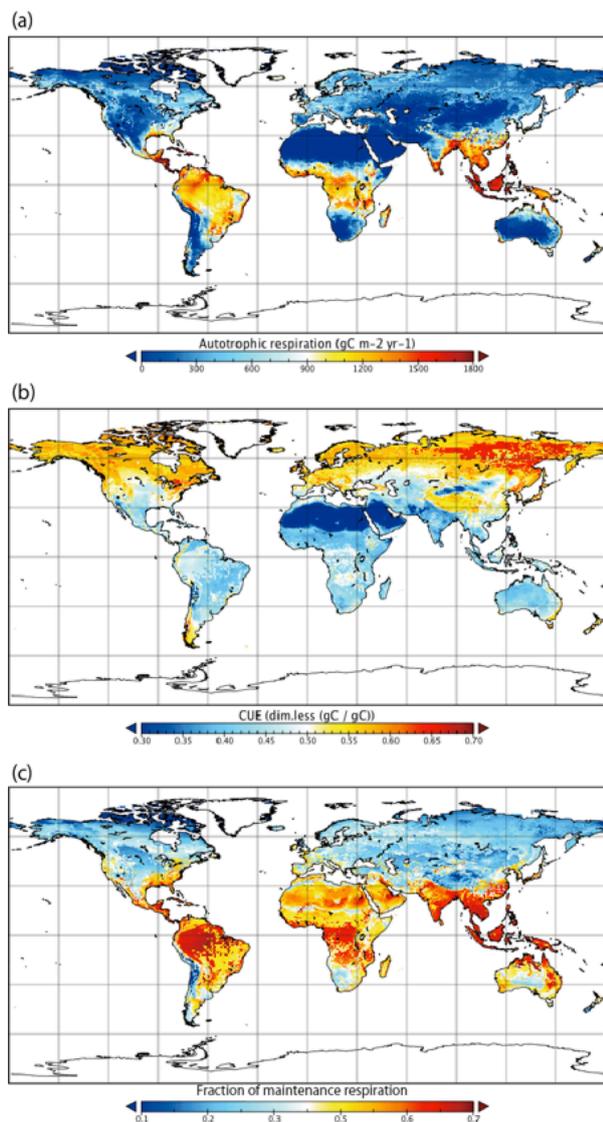


図4 陸域における植生呼吸の分布

(a) 年間の植生の呼吸（独立栄養呼吸）量、(b) 炭素利用効率 CUE (=1 - 呼吸/光合成)。(c) 植生の全呼吸量に対する維持呼吸の割合。陸域生態系モデルVISITによるシミュレーション結果に基づく。

由や生態系モデルでの再現性については今後さらに検討する必要がある。

### 5. 地球環境の変化と植物の呼吸

将来の地球環境変動は、直接・間接に、植物の呼吸に影響を与えると考えられる<sup>27)</sup>。大気CO<sub>2</sub>濃度が上昇すると、光呼吸だけでなく暗呼吸も抑制されるという報告例<sup>28,29)</sup>がある。しかし、高CO<sub>2</sub>濃度処理に対する

葉の呼吸速度の応答に関するメタ分析<sup>30)</sup>によると、単位葉重量あたりの呼吸量は有意に減少するものの、単位葉面積あたりではむしろ増加している傾向があり、はっきりした結論は出ていない。長期的には、光合成と同じく植物体の窒素濃度が変化し、それに伴う呼吸速度の順化が生じるとも考えられる。現在のところ、大気CO<sub>2</sub>濃度上昇による呼吸の直接的な抑制効果は、生態系モデルに導入されるには至っていない（成長と構成呼吸の変化を介した間接的な応答は含まれる）。温度上昇に対する（維持）呼吸の応答は、ほとんど全てのモデルで考慮されている。ここで問題なのは、短期的な測定データに基づいて作成された応答関数（例えば式2a、2b）が、地球温暖化のような長期的な温度変化に適用できるかどうかである。具体的には、維持呼吸係数 $m$ は、窒素濃度など植物体の組成によっても変化しうるだろう。また、温度応答を決めるパラメータ $Q_{10}$ や $E_a$ も定数として扱えなくなるかもしれない。呼吸に長期的な温度順化が生じ、それが生態系の炭素バランスに影響を与える可能性があることは、いくつかの実験・モデル研究から示唆されている<sup>31-34)</sup>。

図5は、生態系モデル（式1、2aを含む）による過去から将来までのグローバルな植生の呼吸量に関する推定例である。ここでは4種類の温室効果ガス排出量想定に基づく異なる気候シナリオを入力しており、温度上昇幅の違いを反映して、呼吸量の変化も大きく異なっていることが分かる。<sup>1</sup>RCP2.6は、温度上昇幅を産業革命前と比べて2°C以内に抑えることを想定した、温暖化対策を強く推進するシナリオであり、その場合は呼吸量の増加は約11%である。一方、RCP8.5は温暖化対策よりも経済成長を重視するシナリオであり、21世紀末までの温度上昇幅は4°Cを超える場合もある。大気CO<sub>2</sub>濃度上昇による施肥効果とも相まって、総呼吸量は約57%増と、大幅に増加することが見込まれた。この増加幅は、光合成によるCO<sub>2</sub>固定の増加幅（この実験例では53%）を上回るものであり、気候変動に対する陸域植生の応答を評価する上で、呼吸が量的にも重要な寄与を持つことが示唆されている。このような理由から、広域スケールの炭素循環研究においても、より呼吸に注目した解析を進める必要がある。

<sup>1</sup>現在、世界の温暖化予測研究では代表的濃度パス (representative concentration pathway, RCP) という社会経済要素を考慮したシナリオを使用している。どの程度までの温度上昇（厳密には温室効果ガスによる放射吸収の強さ）を許すかにより2.6から8.5までの4種類が作成されている。

## 6. おわりに

本稿では、地球環境問題を念頭に置いて、グローバルなスケールで植物の呼吸の役割とその推定について概説した。本稿では触れなかったが、より長い地球史・進化史の観点から植物機能の意義を捉える視点もある<sup>35)</sup>。暗呼吸において主要な役割を果たすミトコンドリアが、真核生物の細胞内に共生を始めたのは約20億年前と考えられている。それは葉緑体の共生（約10億年前）よりはるかに古く、シアノバクテリアなどにより生成されたO<sub>2</sub>の利用と好氣的呼吸によるCO<sub>2</sub>の放出を通じて大気組成にも大きな影響を与えてきたはずである。我々が現在、目にしているのは長い地球史と生物進化の中で起こってきたダイナミックな変動の一部とも考えることができる。

その一方、急速に進みつつある温暖化などの地球環境変動に直面して、呼吸を表現する実用的なモデルを開発することが研究者に求められていることも事実である。そこでは、現象の背後にあるメカニズムの理解に根ざしつつも、適度な簡便さと一般性を兼ね備えたモデルが望ましい。本稿では、植物の呼吸を維持呼吸と成長呼吸の2要素で計算するモデルを紹介した。これは非常に簡易な数式で構成されており、実際に多くの生態系炭素循環モデルで使用されているが、いくつかの問題もある。例えば、呼吸係数 $g$ や $m_0$ は多くのモデルで定数値が与えられているが、植物のサイズや年齢、そして栄養状態など様々な条件によって変化・順化する可能性がある。また、植物の呼吸速度は、個体ベースで見るとサイズに対し非線形な関係性がある（森らの記事参照）ことが明らかにされているが、そのようなスケーリング則を広域スケールのモデルに導入する方法は確立されていない。これらの課題を克服し、呼吸モデルを確立することは、炭素循環の推定精度を向上させるだけでなく、植物あるいは生物全般の代謝に関するより深い理解につながると期待される。

## 謝辞

本研究は文部科学省科学研究費・新学術領域研究「植物の高CO<sub>2</sub>応答」を用いて行われた。本稿執筆の契機となった植物学会シンポジウム「環境変動への植物の呼吸の応答」で講演と議論を行ってくださった皆様に感謝します。

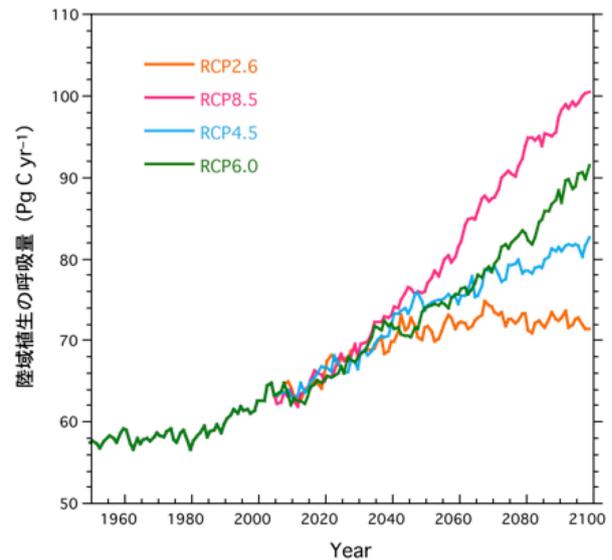


図5 全陸域の植生による総呼吸量の時間変化

陸域生態系モデルVISITを用いた4種類の気候シナリオ（RCP2.6～8.5は温室効果ガス排出量の違いを示す）に基づく推定結果。

Received March 3, 2014, Accepted March 11, 2014,  
Published April 30, 2014

## 参考文献

1. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*, p 1552, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
2. Amthor, J.S. (1991) Respiration in a future, higher CO<sub>2</sub> world. *Plant Cell Environ.* 14, 13–20.
3. Trumbore, S. (2006) Carbon respired by terrestrial ecosystems - recent progress and challenges. *Global Change Biol.* 12, 141–153.
4. Gifford, R.M. (2003) Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Func. Plant Biol.* 30, 171–186.
5. Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. and Berry, J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149, 78–90.
6. Collatz, G.J., Ribas-Carbo, M. and Berry, J.A. (1992) Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C<sub>4</sub> plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 519–538.
7. Amthor, J.S. (1994) Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance, in *Plant-Environment Interactions* (Wilkinson, R.E. ed.) pp 501–554, Marcel Dekker Inc, New York, US.
8. Österlund, T., Nookaew, I. and Nielsen, J. (2012) Fifteen years of large scale metabolic modeling of yeast: Developments and impacts. *Biotechnol. Adv.* 30, 979–988.
9. de Oliveira Dal'Molin, C.G., Quek, L.-E., Palfreyman, R.W., Brumbley, S.M. and Nielsen, L.K. (2010) AraGEM, a genome-scale reconstruction of the

- primary metabolic network in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 152, 579–589.
10. Buckley, T.N. and Adams, M.A. (2011) An analytical model of non-photorespiratory CO<sub>2</sub> release in the light and dark in leaves of C<sub>3</sub> species based on stoichiometric flux balance. *Plant Cell Environ.* 34, 89–112.
  11. McCree, K.J. (1970) An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. in *Prediction and Measurements of Photosynthetic Productivity* (Setlik, I. ed.) pp 221–229, PUDOC, London, UK.
  12. Thornley, J.H.M. (1972) A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Ann. Bot.* 33, 419–430.
  13. Penning de Vries, F.W.T., Brunsting, A.H.M. and van Laar, H.H. (1974) Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. Theor. Biol.* 45, 339–377.
  14. Amthor, J.S. (2000) The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.* 86, 1–20.
  15. 寺島一郎 (2013) 植物の生態, p. 268, 裳華房, 東京.
  16. Amthor, J.S. (1989) *Respiration and Crop Productivity*, p 215, Springer-Verlag, New York, US.
  17. Lambers, H., Szaniawski, K. and de Visser, R. (1983) Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiol. Plant.* 58, 556–563.
  18. 野口航 (2008) 呼吸速度 (CO<sub>2</sub>発生速度) 測定. 低温科学 67, 83–87.
  19. Ito, A., Saigusa, N., Murayama, S. and Yamamoto, S. (2005) Modeling of gross and net carbon dioxide exchange over a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan: Analysis of seasonal and interannual change. *Agr. For. Meteorol.* 134, 122–134.
  20. Ito, A., Muraoka, H., Koizumi, H., Saigusa, N., Murayama, S. and Yamamoto, S. (2006) Seasonal variation in leaf properties and ecosystem carbon budget in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest: simulation analysis at Takayama site, Japan. *Ecol. Res.* 21, 137–149.
  21. Ito, A. and Inatomi, M. (2012) Water-use efficiency of the terrestrial biosphere: a model analysis on interactions between the global carbon and water cycles. *J. Hydrometeorol.* 13, 681–694.
  22. Ito, A. (2011) A historical meta-analysis of global terrestrial net primary productivity: Are estimates converging? *Global Change Biol.* 17, 3161–3175.
  23. Bond-Lamberty, B. and Thompson, A. (2010) Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464, 579–582.
  24. Yuan, W. et al. (2011) Redefinition and global estimation of basal ecosystem respiration rate. *Global Biogeochem. Cycles*, 25, GB4002, doi: 10.1029/2011GB004150.
  25. DeLucia, E.H., Drake, J.E., Thomas, R.B. and Gonzalez-Meler, M. (2007) Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biol.* 13, 1157–1167.
  26. Piao, S., Luysaert, S., Ciais, P., Janssens, I.A., Chen, A., Cao, C., Fang, J., Friedlingstein, P., Luo, Y. and Wang, S. (2010) Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology* 91, 652–661.
  27. Ryan, M.G. (1991) Effects of climate change on plant respiration. *Ecol. Appl.* 1, 157–167.
  28. Amthor, J.S., Koch, G.W., and Bloom, A.J. (1992) CO<sub>2</sub> inhibits respiration in leaves of *Rumex crispus* L. *Plant Physiol.* 98, 757–760.
  29. González-Meler, M.A., Ribas-Carbo, M.R., Siedow, J.N. and Drake, B.G. (1996) Direct inhibition of plant mitochondrial respiration by elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 112, 1349–1355.
  30. Wang, X. and Curtis, P. (2002) A meta-analytical test of elevated CO<sub>2</sub> effects on plant respiration. *Plant Ecol.* 161, 251–261.
  31. Wythers, K.R., Reich, P.B., Tjoelker, M.G. and Bolstad, P.B. (2005) Foliar respiration acclimation to temperature and temperature variable Q<sub>10</sub> alter ecosystem carbon balance. *Global Change Biol.* 11, 435–449.
  32. Wythers, K.R., Reich, P.B. and Bradford, J.B. (2013) Incorporating temperature-sensitive Q<sub>10</sub> and foliar respiration acclimation algorithms modifies modeled ecosystem responses to global change. *J. Geophys. Res.* 118, 77–90.
  33. Atkin, O.K., Atkinson, L.J., Fisher, R.A., Cambell, C.D., Zaragoza-Castells, J., Pitchford, J.W., Woodward, I. and Hurry, V. (2008) Using temperature-dependent changes in leaf scaling relationships to quantitatively account for thermal acclimation of respiration in a coupled global climate-vegetation model. *Global Change Biol.* 14, 2709–2726.
  34. Smith, N.G. and Dukes, J.S. (2012) Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: incorporating acclimation to temperature and CO<sub>2</sub>. *Global Change Biol.* 19, 45–63.
  35. Beerling, D.J. and Woodward, F.I. (2001) *Vegetation and the Terrestrial Carbon Cycle*, p 405, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

## Plant Respiration and Global Environmental Change: Modeling Perspective

Akihiko Ito<sup>1,\*</sup>, Ko Noguchi<sup>2</sup>

<sup>1</sup>National Institute for Environmental Studies, <sup>2</sup>Graduate School of Science, University of Tokyo