

森林生態系における水・炭素・窒素循環の研究に役立つProcess-Based Model

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	小松,光 橋本,昌司
発行元	日本林學會
巻/号	84巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 54-62
発行年月	2002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



総 説

森林生態系における水・炭素・窒素循環の研究に役立つ Process-Based Model

小松 光^{*1}・橋本昌司¹

小松 光・橋本昌司：森林生態系における水・炭素・窒素循環の研究に役立つ Process-Based Model 日林誌 84: 54~62, 2002 Process-based model (PBM) とは、森林生態系における水・炭素・窒素循環を循環のプロセスにしたがってシミュレートし、森林成長や森林の水利用などを予測するためのモデルである。PBM は、海外において盛んに使われてきた。そして、PBM の利用を通して、それまで個別・細分化されていた森林生態系に関する理解・情報が統合・体系化され、森林生態系の総合的理解がすすんできた。現在では、PBM は、気候変動に対応した森林管理戦略の提案など、実際の問題に対しても使われるようになってきている。このように、PBM は森林生態系研究において重要な役割を果たす。それにもかかわらず、わが国において、PBM はほとんど使われていない。そこで、わが国における PBM の理解・利用を促進するために、PBM の解説を行った。本論では、あらたに PBM を理解・利用しようとする場合にとくに重要となるつぎの2点について、説明を加えた。その2点とは、1) PBM は、従来の水文学における水循環モデル、生態学における炭素循環モデルとどのように異なるか、また、2) PBM にはさまざまなものがあるが、それはなぜなのか、である。この2点を説明することを通じて、PBM を理解・利用するための基礎を示した。

キーワード：森林生態系、炭素循環、窒素循環、PBM、水循環

Komatsu, H. and Hashimoto, S.: Process-based Models, Useful Tools to Investigate Water, Carbon, and Nitrogen Cycles in Forest Ecosystems. J. Jpn. For. Soc. 84: 54~62, 2002 Process-based model (PBM)s are tools to simulate water, carbon, and nitrogen cycles in forest ecosystems, and to predict forest growth or forest water use. PBMs have been used in foreign countries. Then, they have synthesized and systemized each individual understanding or information about forest ecosystems. As a result, a more comprehensive understanding of forest ecosystems has been established. PBMs are now applicable to practical problems, such as a suggestion of a forest management strategy to cope with climate change. Thus, PBMs are useful tools to investigate forest ecosystems. However, they have been rarely used in our country. To promote understandings and use of PBMs in our country, concepts of PBMs are, therefore, described in this review. This review focuses on the following two points that are important for beginners of PBMs: 1) what is the difference between PBMs and water cycle models or between PBMs and carbon cycle models, and 2) why there are many kinds of PBMs? By answering these two points, this review established a basis to understand and use PBMs.

Key words: carbon cycle, forest ecosystems, nitrogen cycle, PBM, water cycle

I. はじめに

森林科学分野における重要な研究課題に、気候変動に対する森林生態系の反応を予測すること、あるいは、気候変動に伴う森林管理法を提示することなどがある。こうした課題は複雑で、答えを出すのが難しい。その複雑さは、気候変動に対する森林生態系の反応を予測することを考えてみるとよくわかる。今後起こりうる気候変動として、大気中二酸化炭素濃度の上昇、それに伴う気温上昇、また、多くの地域で降雨量増加が予想されている (Houghton *et al.*, 1996; 真鍋, 1999)。大気中二酸化炭素の増加は樹木の光合成効率を上昇させる。一方で、気温上昇が樹木の蒸散量を増加させ、土壤水分の不足を引き起こし、それによって樹木の光合成を阻害することも考えられる。また、気温上昇は土壤有機物の無機化を促進し、森林の栄養状態を改善させるかもしれない。しかし、降雨量増加が樹木や土壤からの養分溶脱を促進し、栄養状態を悪化させることも考えられる。このように、森林生態系の反応は多くの要素の相互作用の総合された結果として現れる、という点で複雑である。そのため、こうした複雑な課題に対応するた

めには、水・炭素・窒素循環などの各過程を詳しく知ることに加え、各循環の間にある相互作用を含め、森林生態系を総合的に理解することが必要である。また、こうした総合的理解は森林管理・施業などの基礎となると考えられる。

これまで、さまざまな観測・実験研究によって、水・炭素・窒素循環過程が明らかにされてきた (たとえば、Monteith, 1965; Wong *et al.*, 1979; Berg, 1984)。こうした研究の成果に基づき、実際の物質循環過程を組み込んで総合したモデルが、1980年代後半から作られるようになってきた (たとえば、Parton *et al.*, 1988; Running and Coughlan, 1988; McMurtrie *et al.*, 1990 a; Aber and Federer, 1992)。こうしたモデルは、注目する現象や反応のもととなるプロセスを取りこもうとしていることから、process-based model (PBM) と呼ばれる (Landsberg and Gower, 1997)。PBM は、実際の物質循環過程を取り込むことで、森林生態系の現状把握のみならず、現在までに観測で得られていない条件 (高温、高 CO₂ 濃度など) における予測を目指している (Landsberg and Gower, 1997; Battaglia and Sands, 1998)。PBM はこの

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: komatsu@fr.a.u-tokyo.ac.jp

¹ 東京大学大学院農学生命科学研究科 (113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1)

Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan.

点で、旧来からある（観測データからの回帰により得られた）応答モデル（たとえば、Campbell *et al.*, 1979; Ek and Monserud, 1979）と異なる。

物質循環過程を組み込んで総合したPBMを使うことで、それまで個別・細分化されていた森林生態系に関する理解・情報が、物質循環という観点から統合・体系化され、森林生態系をより総合的に理解することが可能になってきた。そして、現在ではPBMを用いて、気候変動に伴う森林成長・樹種分布などの変化予測（Comins and McMurtrie, 1993; Wang and Polglase, 1995; Kellomaki *et al.*, 1997; Weinstein *et al.*, 1997; Kirschbaum, 1999, 2000; Kramer *et al.*, 2000）、気候変動に対応した森林管理戦略の提案（Linder, 2000）などが行われるようになってきている。また、森林施業の森林成長への影響評価（Garcia *et al.*, 1997; Bartelink, 2000; Courbaud, 2000; Ditzer *et al.*, 2000）も行われており、さらに、PBMを実際の森林管理へ応用することも検討されはじめている（Landsberg and Gower, 1997; Battaglia and Sands, 1998; Makela *et al.*, 2000; Sands *et al.*, 2000）。

PBMが果たす役割は、モデル化を課題とする研究者によって森林生態系の総合的理解が深まることにとどまらない。PBMの利用によって、長期生態系モニタリングなど、フィールドにおいて森林動態を計測するうえで、計測に必要とされる項目とその精度を知ることができる。このことは、計測によって得られるデータの将来にわたる有効性を高めることにつながる。

このように、PBMは森林生態系研究において重要な役割を果たす。しかしながら、わが国では、物質循環の間に存在する相互作用の重要性が十分には認識されておらず、PBMの利用がきわめて少ない。そのため、森林生態系についての情報・理解が個別・細分化されたままであり、森林生態系の総合的理解がすすんでいない。一方で、森林科学分野の主要な研究課題は複雑なものであり、現在の個別・細分化された情報・理解では、こうした課題に十分な対応をすることができない。したがって、わが国でも、これまでに得られた情報・理解をPBMによって統合・体系化して、森林生態系の総合的理解をすすめていく必要がある。そこで、わが国におけるPBMの利用を促進するために、本論ではPBMの解説を行う。

II. 焦点と構成

PBMの解説はすでにいくつか存在し（Agren *et al.*, 1991; Titak and Grinsven, 1995; Ryan *et al.*, 1996 a, b; Landsberg and Gower, 1997; Tian *et al.*, 1998; Waring and Running, 1998）、それらにおいては、PBMの構造やパフォーマンスなどが重点的に説明されてきた。もちろん、PBMの構造やパフォーマンスを知ることは、PBMを理解・利用するために重要である。しかし、これらの解説では、PBMのより基本的な特徴であるつぎの2点が十分には説明されていない。その2点とは、

1. PBMは、従来の水文学における水循環モデル（たとえば、Fukushima, 1988）、生態学における炭素循環モデル（たとえば、Oikawa, 1985）とどのように異なるか、
2. PBMにはさまざまなものがあるが、それはなぜか、また、それらはどのように整理されるか、

である。上に挙げた第1点を知ることは、なぜPBMが開発され、使用されているのかを理解するために重要である。また、第2点を知ることは、さまざまなPBMを整理して理解するために重要である。そして、これら2点を知ることは、PBMに関する既存の解説（Agren *et al.*, 1991; Titak and Grinsven, 1995; Ryan *et al.*, 1996 a, b; Landsberg and Gower, 1997; Tian *et al.*, 1998; Waring and Running, 1998）を読むうえでも必要と思われる。というのは、既存の解説において、これら2点を読者が理解していることが前提となっている場合が多いからである。したがって、以上の2点を十分に説明した文献が、ぜひとも必要なのである。そこで本論では、以上の2点を焦点としたPBMの解説を行う。この2点について十分な説明をすることを通じて、PBMを理解・利用するための基礎を示したい。

本論は、つぎのように構成されている。まず、PBMを理解する前提として、森林生態系における水・炭素・窒素循環の知識をまとめる（「III. 水・炭素・窒素循環の概要」）。そのうえで、PBMが従来の水循環モデルや炭素循環モデルと概念的にどのように異なるかを説明する（「IV. PBMの概念」）。こうしてPBMの概念を知ったのち、その概念がPBMの構造にどのように反映されているのかを説明し（「V. PBMの構造」）、PBMの概念の理解を深める。その後、なぜさまざまなPBMがあるのかを説明する（「VI. さまざまなPBM」）。

III. 水・炭素・窒素循環の概要

PBMを理解するために、森林生態系において水・炭素・窒素がどのように循環しているかをおおまかに知っておく必要がある。そこで、森林生態系における水・炭素・窒素循環を簡単に説明することにする。なお、森林生態系における水・炭素・窒素循環についてすでに知識をお持ちの方は、この節をとばして、つぎの節（「IV. PBMの概念」）からお読みいただきたい。

水は森林生態系を図-1のように循環している。森林生態系への水の入力は降雨である。降雨の一部は樹冠に捕捉され、残りは樹冠を通過し、林床に到達する。樹冠によって捕捉された降雨は、幹を伝って林床に達する樹幹流と、樹冠から直接大気にかえる遮断蒸発の二つに分かれる。林床に到達した降雨は土壤に浸透していくが、土壤に浸透しきれない水は表面流となって系外に排出される。土壤に供給された水は、樹木による蒸散、林床面蒸発、流出という三つの経路によって系外へ出る。

炭素は森林生態系を図-2のように循環している。大気

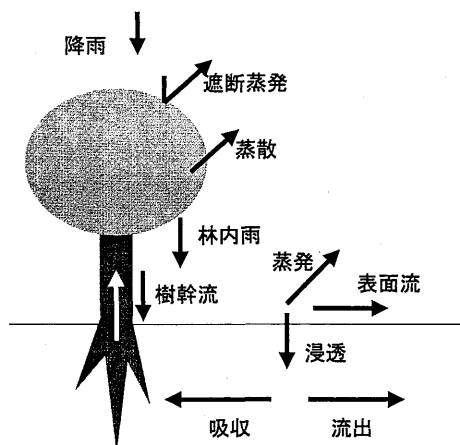


図-1. 森林生態系での水循環

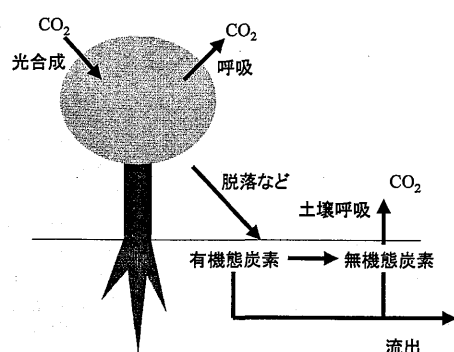


図-2. 森林生態系での炭素循環

中の二酸化炭素は、光合成によって樹体内にとりこまれる。その一部は樹木の呼吸によって、二酸化炭素として大気にかえり、残りは樹体をつくる。樹体をつくった炭素の一部（葉、枝、幹、根など）は、やがて脱落し、あるいは被食され、リターとして有機態炭素を土壌に供給する。有機態炭素は土壌生物活動によって無機化され、土壌呼吸によって大気にかえる。また、土壌炭素の一部は、流出とともに系外へ運びだされる。

窒素は森林生態系を図-3のように循環している。大気中の窒素は、窒素を含んだ乾性降下物（粉塵など）・降雨、また、微生物の窒素固定によって森林生態系内に入る。一方、系外への排出経路としては、流出とともに系外へ運びだされるもの、土壌で気体となって大気にかえるもの（脱窒とアンモニア揮散）がある。森林生態系にとりこまれた窒素は樹木に吸収され、成長に使われる。樹体の一部は脱落し、あるいは被食され、リターとして有機態窒素を土壌に供給する。有機態窒素は無機化されて、ふたたび樹木によって吸収される。窒素循環は、森林内での再循環経路がある点で炭素循環と大きく異なる。

IV. PBM の 概 念

以上、森林生態系における水・炭素・窒素循環を概観した。ここからは、PBM が従来の水循環モデルや炭素循環

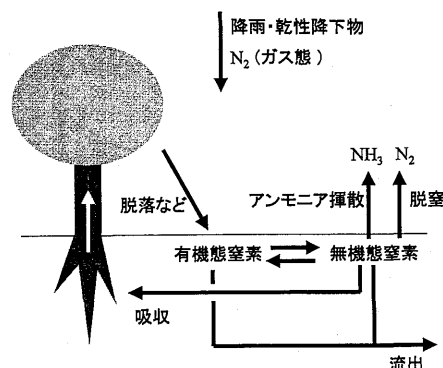


図-3. 森林生態系での窒素循環

モデルと概念的にどのように異なるかを説明する。

従来の水循環モデルや炭素循環モデルは、一つの物質に注目して森林生態系を見ていた。これに対して、PBM は水・炭素・窒素という三つの物質に同時に注目している。つまり、PBM は水・炭素・窒素循環を同時に扱うのである（ただし、すべてのPBMが水・炭素・窒素の三つの物質を扱っているわけではない。PBMの中には、水・炭素の循環のみを扱い、窒素循環を扱わないものなどもある）。ただ、PBMが水・炭素・窒素の各循環を並列に組み合わせただけのものならば、PBMの概念は従来の水循環モデルや炭素循環モデルの概念と変わらない。つまり、PBMは従来のモデルの延長上にあることになる。しかし、PBMは水・炭素・窒素循環を同時に扱うだけでなく、各循環の間の相互作用を考慮しようとしているため、この点で、PBMは従来のモデルと概念的に異なるのである。

PBMと従来の水循環モデルや炭素循環モデルとの違いをより深く理解していただくために、簡単な例の一つあげる。気温上昇が森林成長に与える影響を考えてみる（図-4）。気温上昇は一般に炭素同化を促進する（Overdieck *et al.*, 1998；内嶋, 1999）ため、気温上昇は森林成長を促進することになりそうである。一方で、気温上昇は森林からの蒸発散も促進する。その結果、土壌水分が減少して樹木に水ストレスがかかり、逆に炭素同化が阻害されることも考えられる。つまり、気温上昇によって森林成長が阻害されるということもありうるのである。ここで重要なのは、気温上昇による森林成長阻害という現象は、水循環過程が炭素循環過程に影響した結果である点である。言いかえると、この現象は、水循環と炭素循環の間の相互作用によって生じているのである。このため、この現象は従来の炭素循環モデルによっては説明されず、PBMによってはじめて説明されるのである。このことからわかるように、各循環の間の相互作用から生じる現象を説明できるかどうか、PBMと従来の水循環モデルや炭素循環モデルとの違いである。

V. PBM の 構 造

前の節で、PBMの概念が従来の水循環モデルや炭素循

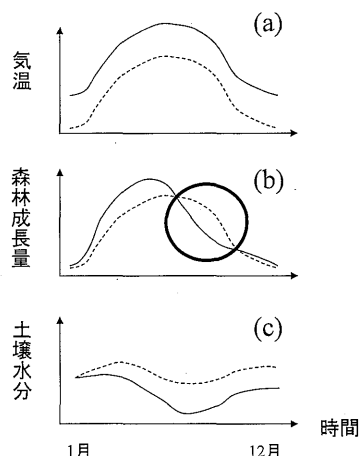


図-4. 気温上昇にともなう森林成長の変化の例

(a)気温, (b)森林成長量, (c)土壌水分量。実線: 気温上昇後, 点線: 気温上昇前。丸で囲った部分において, 気温上昇後の成長量が気温上昇前の生長量より小さくなっていることに注意していただきたい。

環モデルの概念と異なることを説明した。モデルの概念はそのモデルの構造に反映されるので, PBM の概念もまた, PBM の構造に反映されることになる。そこで, こんどは PBM の構造をその概念との関係から説明する。

ここでは, PBM の代表的なものの一つである FOREST-BGC (Running and Coughlan, 1988; Running and Gower, 1991; Korol *et al.*, 1994; Milner *et al.*, 1996) を例にとって説明をしていく。FOREST-BGC は, 流域・地域スケールでの数年間の森林成長, また, 水・炭素・窒素循環のシミュレーション (Panak and Waring, 1997; Cienciala *et al.*, 1998 a, b; Hasenauer *et al.*, 1999; Lucas *et al.*, 2000) に使われるモデルであるこのモデルは Hunt *et al.* (1991), Korol *et al.* (1991), Running (1994) によって観測データとの比較が行われ, モデルの再現性が確認されている。FOREST-BGC において, 植生は針葉樹と広葉樹に分類され, 樹冠は LAI のみによって表現される (このように植生を簡単に表現するのは, 流域・地域スケールにおいて, 植生を樹冠構造, 樹種などによって詳しく記述することが不必要なためである)。FOREST-BGC に必要な気象データは, 1 日の最高・最低気温, 平均相対湿度, 降水量, 日射量である。

FOREST-BGC の構造を図-5 に示した。PBM の重要な特徴は, 水・炭素・窒素循環の間にある相互作用を考慮しようとする点だった。図-5 をみると, 水・炭素・窒素循環がともに含まれていて, 各循環が相互に影響しあっていることがわかる。たとえば, 炭素循環のコンポーネントである光合成は, 水循環のコンポーネントである蒸散と相互作用をもっているし, 窒素循環のコンポーネントである葉内窒素濃度にも影響されている。

図-5 に, もう一つ PBM 特有の構造的特徴をみてとれる。それは, このモデルが異なる二つの時間ステップを持っていることである (この特徴は, 必ずしもすべての

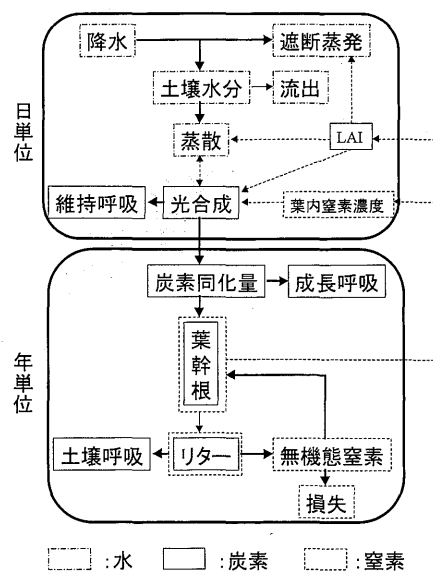


図-5. FOREST-BGC の構造

実線矢印: 物質の移動, 点線矢印: 影響の伝播。水・炭素・窒素循環のコンポーネントがそれぞれ異なった枠で囲われていることに注意していただきたい。

PBM に見られるわけではないが, PBM に特有のものである。実際, このような特徴は, 従来の水循環モデルや炭素循環モデルではほとんど見られない。この特徴は, PBM が水・炭素・窒素循環のさまざまな時間スケールのプロセスを扱っていることによる。このことをもう少し詳しく説明する。図-5 には, 大きな枠で囲まれた部分が上下に二つあるが, それぞれ異なった時間ステップで計算される。上枠の中は日単位で計算される。こちらでは, おもに蒸発散・炭素同化過程が扱われる。一方下枠の中は年単位で計算される。こちらでは, 土壌炭素・窒素動態などが扱われる。蒸発散・炭素同化が1日という短い時間ステップで計算されるのは, 蒸発散・炭素同化が土壌炭素・窒素動態などの過程に比べてずっと短い時間スケールの現象だからである。逆に, 土壌炭素・窒素動態などが1年という長い時間ステップで計算されるのは, それらの過程が蒸発散・炭素同化に比べてずっと長い時間スケールの現象であり, 土壌炭素・窒素動態などを1日という短い時間ステップで計算するのが無駄だからである。つまり, 二つの異なる時間ステップを設けることによって, 不要な計算を避けているのである。

以上, PBM の構造をその概念に関連しておおまかに説明した。ここから, 図-5 に基づいて FOREST-BGC の構造を詳しくみてみる。上で説明した, 水・炭素・窒素循環の相互作用, また, 二つの時間ステップの使い分けに注意して, 以下を読みすすめていただきたい。図-5 の左上から流れに沿って説明していく。降水の一部は LAI に応じて樹冠に遮断されてそこで蒸発し, 残りは土壌に供給される。土壌に供給された水の一部は流出, 蒸発散によって失われる。蒸発散量は気象条件, LAI, 土壌水分条件によ

て決定される。光合成量は蒸散量と相互作用を持ち、さらに、気象条件、LAI、土壤水分条件、樹木の栄養状態を表す葉内窒素濃度に影響される。光合成によって同化された炭素の一部は維持呼吸に使われる。以上が1日のサイクルである。このサイクルを1年間繰り返す、得られた光合成量・呼吸量を合計することによって、年間の炭素同化量が計算される。年間の炭素同化量がわかったところで、計算は下枠内にうつる。同化された炭素の一部は成長呼吸に費やされ、残りは光条件と土壤の水分・窒素条件に応じて、葉・幹・根に配分される。葉・幹・根はそれぞれの現存量に対して一定の割合で脱落し、リターとして炭素・窒素を土壤に供給する。土壤に供給された炭素・窒素は分解されやすいものと分解されにくいものに分けて計算される。リターが分解される際、一部の炭素は土壤生物の分解呼吸によって大気にかえる。残った炭素・窒素は土壤に貯蔵される。以上で1年間の計算が終了し、炭素・窒素配分によって、LAI、葉内窒素濃度などが更新された森林において、翌年の水循環・炭素同化過程（上枠内）が計算される。

VI. さまざまなPBM

前節での説明において、FOREST-BGCを例にとったが、FOREST-BGC以外にも多くのPBMが存在する。この節では、このようにさまざまなPBMがある理由について考える。

さまざまなPBMがある理由の一つは、PBMの歴史が浅く、モデル間の淘汰が十分に進んでいないということであろう。しかしながら、もっと本質的な理由がある。それは、各モデルの対象とする時間・空間スケールによって重要となる過程が異なり、一つのモデルによって全スケールをカバーすることができないということである（図-6）。このため、それぞれの時間・空間スケールごとにモデルが必要となるのである。つまり、複数のモデルが本質的に必要となるわけである。したがって、モデル間の淘汰が今後十分進んでも、やはり複数のPBMが存在しつづけると思われる。

以上のように、それぞれのPBMは対象とする時間・空間スケールを持つため、各モデルの構造も対象とする時間・空間スケールに合ったものになる。モデルの対象とする時間スケールによって、詳しく扱われる過程、簡単に扱われる過程が異なる（図-6）。これは、時間スケールによって重要となる過程が異なるためである。一般に、短い時間スケールでは、蒸発散・炭素同化過程が重要となり、長い時間スケールでは、土壤炭素・窒素循環が重要となる。一方、空間スケールはモデルの解像度と関係を持つ（図-6）。小さい空間的スケールではモデルの解像度が高くなり、物質循環過程がより詳しく扱われる。その結果、パラメータの項目が多くなる。逆に、大きい空間的スケールではモデルの解像度が低くなり、物質循環過程がより簡単に表現される。その結果、パラメータの項目が少なくなる。ただ、この場合には、入力するパラメータの空間

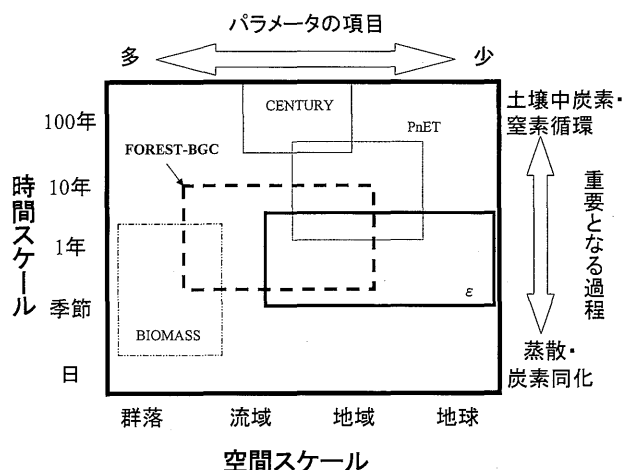


図-6. 各PBMの対象とする時間・空間スケール

ここには、代表的ないくつかのPBMのみを示した。ここに示したPBMがすべてではなく、これらのほかにも多くのPBMが提案されている。

分布について、多くの情報が必要となる。

このように、各モデルはその対象とする時間・空間スケールに対応した構造を持っている。以下に図-6に挙げた各モデルの構造の概要をまとめるが、各モデルの対象とする時間・空間スケールを考慮したものであることがわかれると思う。また、各モデルの構造の違いをみることで、さまざまなPBMがある理由を理解できると思う。

BIOMASS (McMurtrie *et al.*, 1990 a, 1992) は、群落スケールにおける森林成長の季節変化、数年間の変化のシミュレーション (McMurtrie *et al.*, 1990 b; Sheriff *et al.*, 1996; Hingston and Gallbraith, 1998; Hingston *et al.*, 1998) に使われるモデルである（図-6）。このモデルはMcMurtrie *et al.* (1990 a), McMurtrie and Landsberg (1992), McMurtrie *et al.* (1994) によって観測データとの比較が行われ、モデルの再現性が確認されている。BIOMASSはFOREST-BGCより短い時間スケールを対象とする（図-6）ため、蒸発散・炭素同化過程に直接関わる樹冠構造や日射伝達過程がFOREST-BGCより詳しく扱われる。一方、短い時間スケールにおいては、土壤炭素・窒素状態の変化は小さいので、土壤炭素・窒素循環は計算されない。なお、BIOMASSの計算は蒸発散・炭素同化過程の速度にあわせて、日単位で行われる。

PnET (Aber and Federer, 1992; Aber *et al.*, 1996, 1997) は、地域スケールにおける物質循環シミュレーション (McNulty *et al.*, 1996, 1998; Reich *et al.*, 1999; Vose and Bolstad, 1999) に使われるモデルである（図-6）。また、PnETは、無機元素（カルシウム、マグネシウムなど）循環のサブモデルを組み込むことで、水質形成の研究に使われることもある (Kram *et al.*, 1999; Gbondo-Tugbawa *et al.*, 2001)。PnETはAber and Federer (1992), Postek *et al.* (1995), Aber *et al.* (1997), Ollinger *et al.* (1998) によって観測データとの比較が行われ、

モデルの再現性が確認されている。PnET は FOREST-BGC より大きな空間スケールを対象とする (図-6) ため、モデル構造の簡略化によって、入力パラメータの項目が少なく保たれている。とくに、蒸散・炭素同化過程は植物生理学的過程の簡略化によって、FOREST-BGC より著しくシンプルに表現されている。なお、PnET の計算は、水循環が月単位で、炭素・窒素循環が年単位で行われる (このように、複数の時間ステップを計算に用いるというのは、従来の水循環モデルや炭素循環モデルにはあまりみられない特徴であった)。

CENTURY (Parton *et al.*, 1988, 1993) は長期間の物質循環シミュレーション (Parton *et al.*, 1987; Baron *et al.*, 1994; Motavalli *et al.*, 1994; Ojima *et al.*, 1996; Pan *et al.*, 1998; Peng and Apps, 1999; Prasad *et al.*, 2001) に使われるモデルである (図-6)。このモデルは Parton *et al.* (1988, 1996), Romanya *et al.* (2000) によって観測データとの比較が行われ、モデルの再現性が確認されている。CENTURY の対象とする時間スケールでは、蒸発散・炭素同化過程の重要性が低いため、これらの過程は FOREST-BGC よりずっと簡単に表現されている。一方、土壌物質循環過程は重要となるため、土壌炭素・窒素循環に加え、リン・硫黄循環も考慮するなど、FOREST-BGC より詳しく扱われる。なお、このモデルの計算は、土壌炭素・窒素循環の速度にあわせて月単位で行われる。

ϵ モデル (Monteith, 1972, 1977; Prince, 1991; Dewar, 1997; Landsberg and Waring, 1997) は、群落純生産量と日射量の比例関係 (たとえば, Monteith, 1977; Russel *et al.*, 1989; 黒岩, 1990) を仮定することで、パラメータの項目がほかのモデルより著しく少ないという特徴をもつ。このため、 ϵ モデルは空間的に大きなスケールのシミュレーションに適しており (Landsberg *et al.*, 1996; Landsberg and Gower, 1997), とくに、リモートセンシングデータを組み込んだ応用 (Prince and Goward, 1995; Waring *et al.*, 1995; Coop *et al.*, 1997; Goetz *et al.*, 1999) に使われることが多い。なお、農業生産推定のために、わが国の農業気象の分野で開発された筑後モデル (Uchijima and Seino, 1985) も、 ϵ モデルの一種といえる。

上で各モデルの構造を説明したが、モデルの詳しい構造に立ち入らなかった。というのは、ここでモデルの構造を説明したのは、モデルの構造とモデルの対象とする時間・空間スケールとの関係を見ていただくためだったからである。モデルの詳しい構造を知りたいかたは、この節であげた各論文、あるいは、さまざまな PBM の比較を行った解説 (Ryan *et al.*, 1996 a; Landsberg and Gower, 1997) を参照していただきたい。

VII. ま と め

本論では、PBM をあらたに理解・利用しようとする際

に重要となるつぎの2点について解説した。その2点とは、

1) PBM は水・炭素・窒素循環を同時に扱うが、その際、各循環の間の相互作用を考慮するという点で従来の水循環モデルや炭素循環モデルと異なること、

2) PBM にはさまざまなものがあるが、それは、各モデルの対象とする時間・空間スケールによって重要となる過程が異なり、一つのモデルによって全スケールをカバーすることができないためであること、であった。

以上の2点を解説することによって、PBM を理解・利用するための基礎を示した。第1点を知ることは、PBM を用いた研究の意図を理解することにつながる。また、森林生態系での現象をモデルによって理解・説明しようとする場合、従来の水循環モデルや炭素循環モデルで間に合うのか、それとも PBM が必要なのかを判断する基礎を与える。一方、第2点を知ることは、さまざまな PBM を整理して理解することにつながる。そして、自ら PBM を使おうとする場合に、モデル選択の助けとなる。

この総説の草稿に対して、堀田紀文助手 (東京大学大学院農学生命科学研究科)、熊谷朝臣助手 (九州大学大学院農学研究院)、鈴木雅一教授 (東京大学大学院農学生命科学研究科)、また、二人の査読者のかたがたからコメントをいただきました。以上の方々からのコメントは、原稿の価値を高めるのに役立ちましたのでここに感謝します。

引用文献

- Aber, J.D. and Federer, C.A. (1992) A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* 92: 463-474.
- Aber, J.D., Reich, P.B., and Goulden, M.L. (1996) Extrapolating leaf CO_2 exchange to the canopy: A generalized model of forest photosynthesis compared with measurements by eddy correlation. *Oecologia* 106: 257-265.
- Aber, J.D., Ollinger, S.V., and Driscoll, C.T. (1997) Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response to land use and atmospheric deposition. *Ecol. Model.* 101: 61-78.
- Agren, G.I., McMurtrie, R.E., Parton, W.J., Pastor, J., and Shugart, H.H. (1991) State-of-the art of models of production-decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems. *Ecol. Appl.* 1: 118-138.
- Baron, J.S., Ojima, D.S., Holland, E.A., and Parton, W.J. (1994) Analysis of nitrogen saturation potential in Rocky Mountain tundra and forest: Implications for aquatic systems. *Biogeochemistry* 27: 61-82.
- Bartelink, H.H. (2000) Effects of stand composition and thinning in mixed-species forests: A modeling approach applied to Douglas-fir and beech. *Tree Physiol.* 20: 399-406.
- Battaglia, M. and Sands, P.J. (1998) Process-based forest productivity models and their application in forest management. *For. Ecol. Manage.* 102: 13-32.
- Berg, B. (1984) Decomposition of root litter and some factors regulating the process long-term root litter decomposition in Scots pine forest. *Soil Biol. Biochem.* 16: 609-617.
- Campbell, R.G., Ferguson, I.S., and Opie, J.E. (1979) Simulating growth and yield of mountain ash stands: A deterministic model. *Aust. For. Res.* 9: 189-202.

- Cienciala, E., Kucera, J., Ryan, M. G., and Lindroth, A. (1998a) Water flux in boreal forest during two hydrologically contrasting years; species specific regulation of canopy conductance and transpiration. *Ann. Sci. For.* 55: 47-61.
- Cienciala, E., Running, S. W., Lindroth, A., Grelle, A., and Ryan, M. G. (1998b) Analysis of carbon and water fluxes from the NOPEX boreal forest: Comparison of measurements with FOREST-BGC simulations. *J. Hydrol.* 212: 62-78.
- Comins, H. N. and McMurtrie, R. E. (1993) Long-term response of nutrient-limited forests to CO₂ enrichment: Equilibrium behavior of plant-soil models. *Ecol. Appl.* 3: 666-681.
- Coop, N. C., Waring, R. H., and Landsberg, J. J. (1997) Assessing forest productivity in Australia and New Zealand using a physiologically-based model driven with averaged monthly weather data and satellite-derived estimates of canopy photosynthetic capacity. *For. Ecol. Manage.* 104: 113-127.
- Courbaud, B. (2000) Comparing light interception with stand basal area for predicting tree growth. *Tree Physiol.* 20: 407-414.
- Dewar, R. C. (1997) A simple model of light and water use evaluated for *Pinus radiata*. *Tree Physiol.* 17: 259-265.
- Ditzer T., Glauner, R., Forster, M., Kohler, P., and Huth, A. (2000) The process-based stand growth model Formix 3-Q applied in a GIS environment for growth and yield analysis in a tropical rain forest. *Tree Physiol.* 20: 367-381.
- Ek, A. R. and Monserud, R. A. (1979) Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth. *Can. J. For. Res.* 9: 231-244.
- Fukushima, Y. (1988) A model of river flow forecasting for a small forested mountain catchment. *Hydrol. Process.* 2: 167-185.
- Garcia, C. A., Sabate, S., and Tello, E. (1997) Modelling the response to climate change of a mediterranean forest managed at different thinning intensities: Effects on growth and water fluxes. *In* Impacts of global change on tree physiology and forest ecosystems. Mohren, G. M. J., Kramer, K., and Sabate, S. (eds.), 372 pp, Kluwer, Dordrecht, 243-252.
- Gbondo-Tugbawa, S. S., Driscoll, C. T., Aber, J. D., and Likens, G. E. (2001) Evaluation of an integrated biogeochemical model (PnET-BGC) at a northern hardwood forest ecosystem. *Water Resour. Res.* 37: 1057-1070.
- Goetz, S. J., Prince, S. D., Goward, S. N., Thawley, M. M., and Small, J. (1999) Satellite remote sensing of primary production: An improved production efficiency modeling approach. *Ecol. Model.* 122: 239-255.
- Hasenauer, H., Nemani, R. R., Schadauer, K., and Running, S. W. (1999) Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. *For. Ecol. Manage.* 122: 209-219.
- Hingston, F. J. and Gallbraith, J. H. (1998) Application of the process-based model BIOMASS to *Eucalyptus lobulus* spp. *globulus* plantations on ex-farmland in south western Australia. II. Stemwood production and seasonal growth. *For. Ecol. Manage.* 106: 157-168.
- Hingston, F. J., Galbraith, J. H., and Dimmock, G. M. (1998) Application of the process-based model BIOMASS to *Eucalyptus lobulus* spp. *globulus* plantations on exfarmland in south western Australia. I. Water use by trees and assessing risk of losses due to drought. *For. Ecol. Manage.* 106: 141-156.
- Houghton, J. T., Meira Filho, L. G., Callander, B. A., Harris, N., Katterberg, A., and Maskell, K. (1996) Climate change 1995: The science of climate change. 572 pp, Cambridge University Press, Cambridge.
- Hunt, E. R., Martin, F. C., and Running, S. W. (1991) Simulating the effects of climatic variation on stem carbon accumulation of a ponderosa pine stand: Comparison with annual growth increment data. *Tree Physiol.* 9: 161-171.
- Kellomaki, S., Karjalainen, T., and Vaisanen, H. (1997) More timber from boreal forests under changing climate? *For. Ecol. Manage.* 94: 194-208.
- Kirschbaum, M. U. F. (1999) Modelling forest growth and carbon storage under changed climatic conditions. *Tellus* 51 B: 871-888.
- Kirschbaum, M. U. F. (2000) Forest growth and species distribution in a changing climate. *Tree Physiol.* 20: 309-322.
- Korol, R. L., Running, S. W., and Milner, K. S. (1994) Incorporating intertree competition into an ecosystem model. *Can. J. For. Res.* 25: 413-424.
- Korol, R. L., Running, S. W., Milner, K. S., and Hunt, E. R., Jr. (1991) Testing a mechanistic carbon balance model against observed tree growth. *Can. J. For. Res.* 21: 1098-1105.
- Kram, P., Santore, R. C., Driscoll, C. T., Aber, J. D., and Hruska, J. (1999) Application of the forest-soil-water model (PnET-BGC/CHES) to the Lysina catchment, Czech Republic. *Ecol. Model.* 120: 9-30.
- Kramer K., Leinonen, I., and Loustau, D. (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystem: An overview. *Int. J. Biometeorol.* 44: 67-75.
- 黒岩澄雄 (1990) 物質生産の生態学. 147 pp, 東京大学出版会, 東京.
- Landsberg, J. J. and Gower, S. T. (1997) Applications of physiological ecology to forest management. 354 pp, Academic Press, San Diego.
- Landsberg, J. J. and Waring, R. H. (1997) A generalized model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance, and partitioning. *For. Ecol. Manage.* 95: 209-228.
- Landsberg, J. J., Prince, S. D., Jarvis, P. G., McMurtrie, R. E., Luxmoore, R., and Medlyn, B. E. (1996) Energy conversion and use in forests: An analysis of forest production in terms of radiation utilisation efficiency (ϵ). *In* The use of remote sensing in the modeling of forest productivity. Gholz, H. L., Nakane, K., and Shimoda, H. (eds.), 323 pp, Kluwer, Dordrecht, 273-298.
- Linder, M. (2000) Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiol.* 20: 299-307.
- Lucas, N. S., Curran, P. J., Plummer, S. E., and Danson, F. M. (2000) Estimating the stem carbon production of a coniferous forest using an ecosystem simulation model driven by the remotely sensed red edge. *Int. J. Remote Sens.* 21: 619-631.
- Makela, A., Landsberg, J., Ek, A. R., Burk, T. E., Ter-mikaelian, M., Agren, G. I., Oliver, C. D., and Puttonen, P. (2000) Process-based models for forest ecosystem management: Current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 20: 289-298.
- 真鍋淑郎 (1999) 温暖化は将来どうなるのか—結合モデルによる最新予測. *科学* 69: 595-600.
- McMurtrie, R. E. and Landsberg, J. J. (1992) Using a simulation model to evaluate the effects of water and nutrients on the growth and carbon partitioning of *Pinus radiata*. *For. Ecol. Manage.* 52: 243-260.
- McMurtrie, R. E., Rook, D. A., and Kelliher, F. M. (1990a) Modelling the yield of *Pinus radiata* on a site limited by water and nutrition. *For. Ecol. Manage.* 30: 381-413.
- McMurtrie, R. E., Benson, M. L., Linder, S., Running, S. W., Talsma, T., Crane, W. J. B., and Myers, B. J. (1990 b) Water/nutrient interaction affecting the productivity of stands of *Pinus radiata*. *For. Ecol. Manage.* 30: 415-423.
- McMurtrie, R. E., Comins, H. N., Kirschbaum, M. U. F., and Wang, Y. P. (1992) Modifying existing forest growth models to take account of effects of elevated CO₂. *Aust. J. Bot.* 40: 657-677.
- McMurtrie, R. E., Gholz, H. L., Linder, S., and Gower, S. T. (1994) Climatic factors controlling the productivity of pine stands: A model-based analysis. *Ecol. Bull.* 43: 173-188.

- McNulty, S. G., Vose, J. M., and Swank, W. T. (1996) Potential climate change effects on loblolly pine forest productivity and drainage across the southern United States. *Ambio* 25: 449-453.
- McNulty, S. G., Vose, J. M., and Swank, W. T. (1998) Projected impacts of global climate change across the southern United States. *In* The productivity and sustainability of southern forest ecosystems in a changing environment. Mickler, R. A. and Fox, S. (eds.), 892 pp, Springer-Verlag, New York, 391-406.
- Milner, K. S., Running, S. W., and Coble, D. W. (1996) A biophysical soil-site model for estimating productivity of forested landscapes. *Can. J. For. Res.* 26: 1174-1186.
- Monteith, J. L. (1965) Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 29: 205-234.
- Monteith, J. L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 9: 747-766.
- Monteith, J. L. (1977) Climatic and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281: 277-294.
- Motavalli, P. P., Palm, C. A., Parton, W. J., Elliot, E. T., and Frey, S. D. (1994) Comparison of laboratory and modeling simulation methods for estimating soil carbon pools in tropical forest soils. *Soil. Biol. Biochem.* 26: 935-944.
- Oikawa, T. (1985) Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model: I. Fundamental model structure of a tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag. (Tokyo)* 98: 225-238.
- Ojima, M. O., Parton, W. J., Coughenour, M. B., Scurlock, W. B., Kirchner, T. B., Kittel, T. G. F., Hall, D. O., Schimel, D. S., Garcia Moya, E., Gilmanov, T. G., Seastedt, T., Kamnalrut, A., Kinyamario, J. I., Long, S. P., Menaut, J., Sala, O. E., Scholes, R. J., and van Veen (1996) Impact of climate and atmospheric carbon dioxide changes on grasslands of the world. *In* Global change: Effects on coniferous forests and grasslands. Breymeyer, A. I., Hall, D. O., Melillo, J. M., and Agren, G. I. (eds.), 459 pp, Wiley, Chichester, 271-311.
- Ollinger, S. V., Aber, J. D., and Federer, C. A. (1998) Estimating regional forest productivity and water yield using an ecosystem model linked to a GIS. *Landscape Ecol.* 13: 323-334.
- Overdieck, D., Kellomaki, S., and Wang, K. Y. (1998) Do the effects of temperature and CO₂ interact? *In* European forests and global change. Jarvis, P. G. (ed.), 380 pp, Cambridge University Press, Cambridge, 236-273.
- Pan, Y., Melillo, J. M., McGuire, A. D., Kicklighter, D. W., Pitelka, L. F., Hibbard, K., Pierce, L. L., Running, S. W., Ojima, D. S., Parton, W. J., Schimel, D. S., and other VEMAP members (1998) Modeled responses of terrestrial ecosystems to elevated atmospheric CO₂: A comparison of simulations by the biogeochemistry models of the vegetation/ecosystem modeling and analysis project (VEMAP). *Oecologia* 144: 389-404.
- Panak, J. A. and Waring, R. H. (1997) Stable carbon isotopes as indicators of limitations to forest growth imposed by climate stress. *Ecol. Appl.* 7: 854-863.
- Parton, W. J., Schimel, D. S., Cole, C. V., and Ojima, M. O. (1987) Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grassland. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 1173-1179.
- Parton, W. J., Stewart, W. B., and Cole, C. V. (1988) Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: A model. *Biogeochemistry* 5: 109-131.
- Parton, W. J., Scurlock, W. B., Ojima, M. O., Gilmanov, T. G., Scholes, R. J., Schimel, D. S., Kirchner, T., Menaut, J., Seastedt, T., Garcia Moya, E., Kamnalrut, A., and Kinyamario, J. I. (1993) Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochem. Cycles* 7: 785-809.
- Parton, W. J., Coughenour, M. B., Scurlock, W. B., Ojima, D. S., Gilmanov, T. G., Scholes, R. J., Schimel, D. S., Kirchner, T. B., Menaut, J., Seastedt, T., Garcia Moya, E., Kamnalrut, A., Kinyamario, J. I., and Hall, D. O. (1996) Global grassland ecosystem modelling: Development and test of ecosystem models for grassland systems. *In* Global change: Effects on coniferous forests and grasslands. Breymeyer, A. I., Hall, D. O., Melillo, J. M., and Agren, G. I. (eds.), 459 pp, Wiley, Chichester, 229-269.
- Peng, C. and Apps, M. J. (1999) Modelling the response of net primary productivity (NPP) of boreal forest ecosystems to changes in climate and fire disturbance regimes. *Ecol. Model.* 122: 175-193.
- Postek, K. M., Driscoll, C. T., Aber, J. D., and Santore, R. C. (1995) Application of PnET-CN/CHESS to a spruce stand in Solling, Germany. *Ecol. Model.* 83: 163-172.
- Prasad, V. K., Kant, Y., and Badarinath, K. V. S. (2001) CENTURY ecosystem model application for quantifying vegetation dynamics in shifting cultivation areas: A case study from Rampa Forests, Eastern Ghats (India). *Ecol. Res.* 16: 497-507.
- Prince, J. D. (1991) A model of regional primary production for use with coarse-resolution satellite data. *Int. J. Rem. Sens.* 12: 1313-1330.
- Prince, S. D. and Goward, S. N. (1995) Global primary production: A remote sensing approach. *J. Biogeogr.* 22: 815-835.
- Reich, P. B., Turner, D. P., and Bolstad, P. (1999) An approach to spatially distributed modeling of net primary production (NPP) at landscape scale and its application in validation of EOS NPP products. *Remote Sens. Environ.* 70: 69-81.
- Romanya, J., Cortina, J., Falloon, P., Coleman, K., and Smith, P. (2000) Modelling changes in soil organic matter after planting fast-growing *Pinus radiata* on Mediterranean agricultural soils. *Eur. J. Soil Sci.* 51: 627-641.
- Running, S. W. (1994) Testing Forest-BGC ecosystem process simulations across a climate gradient in Oregon. *Ecol. Appl.* 4: 238-247.
- Running, S. W. and Coughlan, J. C. (1988) A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecol. Model.* 42: 125-154.
- Running, S. W. and Gower, S. T. (1991) FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamics carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiol.* 9: 147-160.
- Russel, G., Jarvis, P. G., and Monteith, J. L. (1989) Absorption of radiation by canopies and stand growth. *In* Plant canopies: Their growth and function. Russel, G., Marshall, B., and Jarvis, P. G. (eds.), 178 pp, Cambridge University Press, Cambridge, 21-40.
- Ryan, M. G., Hunt, E. R., Jr., McMurtrie, R. E., Agren, G. I., Aber, J. D., Friend, A. D., Rastetter, E. B., Pulliam, W. M., Raison, R. J., and Linder, S. (1996a) Comparing models of ecosystem function for temperate conifer forests. I. Model description and validation. *In* Global change: Effects on coniferous forests and grasslands. Breymeyer, A. I., Hall, D. O., Melillo, J. M., and Agren, G. I. (eds.), 459 pp, Wiley, Chichester, 313-362.
- Ryan, M. G., McMurtrie, R. E., Agren, G. I., Hunt, E. R., Jr., Aber, J. D., Friend, A. D., Rastetter, E. B., and Pulliam, W. M. (1996b) Comparing models of ecosystem function for temperate conifer forests. II. Simulations of the effect of climate change. *In* Global change: Effects on coniferous forests and grasslands. Breymeyer, A. I., Hall, D. O., Melillo, J. M., and Agren, G. I. (eds.), 459 pp, Wiley, Chichester, 363-387.
- Sands, P. J., Battaglia, M., and Mummery, D. (2000) Application of process-based models to forest management: Experience with PROMOD, a simple plantation productivity model. *Tree Physiol.* 20: 383-392.

- Sheriff, D. W., Mattay, J. P., and McMurtrie, R. E. (1996) Modeling productivity and transpiration of *Pinus radiata*: Climatic effects. *Tree Physiol.* 16: 183-186.
- Tian, H., Hall, C. A. S., and Qi, Y. (1998) Modeling primary productivity of the terrestrial biosphere in changing environments: Toward a dynamic biosphere model. *Crit. Rev. Plant Sci.* 15: 541-557.
- Titak, A. and Grinsven, H. J. M. (1995) Review of sixteen forest-soil-atmosphere models. *Ecol. Model.* 83: 35-53.
- 内嶋善兵衛 (1999) 気候変動と植生の変化—地球生態系を支える緑の巨人. *科学* 69: 632-638.
- Uchijima, Z. and Seino, H. (1985) Agroclimatic evaluation of net primary productivity of natural vegetations (1) Chikugo model for evaluating net primary productivity. *J. Agric. Met.* 40: 343-352.
- Vose, J. M. and Bolstad, P. V. (1999) Challenges to modelling NPP in diverse eastern deciduous forests: Species-level comparisons of foliar respiration responses to temperature and nitrogen. *Ecol. Model.* 122: 165-174.
- Wang, Y. P. and Polglase, P. J. (1995) Carbon balance in the tundra, boreal forest and humid tropical forest during climate change: Scaling up from leaf physiology and soil carbon dynamics. *Plant Cell Environ.* 18: 1226-1244.
- Waring, R. H. and Running, S. W. (1998) *Forest ecosystems*. 370 pp, Academic Press, San Diego.
- Waring, R. H., Law, B. E., Goulden, M. L., Bassow, S. L., McCreight, R. W., Wofsy, S. C., and Bazzaz, F. A. (1995) Scaling gross ecosystem production at Harvard Forest with remote sensing: a comparison of estimates from a constrained quantum-use efficiency model and eddy correlation. *Plant Cell Environ.* 18: 1201-1213.
- Weinstein, D. A., Cropper, W. P., Jr., and McNulty, S. G. (1997) Summary of simulated forest responses to climate change in the southern United States. *In* The productivity and sustainability of southern forest ecosystems in a changing environment. Mickler, R. A. and Fox, S. (eds.), 892 pp, Springer-Verlag, New York, 479-500.
- Wong, S. C., Cowan, I. R., and Farquhar, G. D. (1979) Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282: 424-426.

(2001年6月14日受付; 2001年11月2日受理)