

プロセスモデルを使用した日本における潜在的な 自然植生分布の推定

石神靖弘・清水 庸・大政謙次

(東京大学大学院農学生命科学研究科)

Estimation of Potential Natural Vegetation Distribution in Japan Using a Process Model

Yasuhiro ISHIGAMI, Yo SHIMIZU and Kenji OMASA

(Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo,
Tokyo, 113-8657 Japan)

Abstract

In this paper, potential distribution of natural vegetation in Japan is estimated using a modified model of BIOME3, which is a process-based biogeographical model. The estimation was performed using $1 \times 1 \text{ km}^2$ mesh data of monthly climate (temperature, precipitation, solar radiation), soil class (modified from the data attached in BIOME3) and minimum temperature for the year, calculated from the AMeDAS data. The type of plant vegetation distribution in the model was modified to that of ordinary classification in Japan. In this model, *NPP* contributes to determine the vegetation type. Comparison with *NPP* calculated by the Chikugo model showed that this model could simulated *NPP* distribution in Japan successfully. The hitting ratio for estimated the vegetation type was similar to that estimated by other statistical models (Tsunekawa *et al.*, 1996; Nogami, 1994) in comparison with vegetation survey data (Ministry of the Environment) and potential natural vegetation map data (Miyawaki *et al.*, 1994).

Key words: BIOME3, Climate change, Process-based model, Vegetation distribution.

キーワード: 気候変化, 植生分布予測, プロセスモデル, BIOME3

1. はじめに

IPCC (気候変動に関する政府間パネル) の 2001 年の報告 (IPCC, 2001) によると, 産業革命以降 (1750 年頃以降), 大気中の温室効果ガスの濃度の増加により, 1990 年と比較して 2100 年までに地球全体の平均地表温度が $1.4 \sim 5.8^\circ\text{C}$ 上昇し, それに伴って, 海面が約 $0.09 \sim 0.88 \text{ m}$ 上昇すると予測されている。地球規模での予測の信頼性は依然として低く, 気候変動の程度も不確かであるが, 一部の地域における極端な高温現象, 洪水, 旱魃の頻度の増加, その結果としての火災, 疫病の発生, さらに, 生態系の構成, 構造, 一次生産力などの機能に大きな変動を与える可能性が指摘されている。その中でも植生は, 光合成を通じて地球上の炭素循環に多

大な影響を与えている。温暖化と大気中の二酸化炭素濃度の増加は, 植生の生態に影響を与え, また, 逆に植生も大気中の二酸化炭素濃度の増減に影響を与える (Woodward *et al.*, 1995)。

温暖化が植生に与える影響を予測するために, さまざまな種類の植生モデルが開発されている。群落内での物質循環の推定を目的としたものや, 分布する植生の種類の推定を目的としたモデルなどがある。近年, プロセスベースによる植生地理モデルが注目されている。このモデルは, 温度, 水, 光条件など植物種の生理学的条件および資源制約条件に基づき, 異なる環境下においてどの植物種が潜在的に分布するかを推定するモデルであり, 光合成などの植物の生産プロセスを含んだものなど, これまで多くの全球モデルが開発されている (VEMAP Members, 1995)。

2001年9月11日 受付, 2002年5月20日 受理

これまで、わが国においては、植生の分布を推定する場合、統計的手法を用いる場合がほとんどであり、植物の内部の機構や、生産プロセスを含んだモデルは開発されていない。地球の温暖化は、大気中の二酸化炭素濃度の増加と平行して進行するため、植生のように温度だけでなく、水分状態や、二酸化炭素の濃度の変化などにも影響を受けるような対象について、影響評価を行うためには、より植物の生理的側面を考慮したモデルを用いる必要がある (Woodward *et al.*, 1995)。そこで本研究では、温暖化が日本の植生に与える影響を予測するために、プロセスベースのモデルである BIOME3 (Haxeltine and Prentice, 1996a) に、日本付近で予測を行うために改良を加え、潜在的な自然植生の分布を推定し、精度の検証を行った。

2. 植生モデル

植生に対する地球温暖化の影響評価モデルはモデルの対象と構造により分類されている。モデルの対象としては、①森林などがつくり出す純一次生産力 (net primary productivity; NPP) や窒素・炭素などの物質循環の推定、②植生帯、植物群落や個体の地理分布の推定が挙げられる。モデルの対象と関連して、方法論もいくつか分類されており (IPCC, 1992)、代表的なものとして、統計的手法を用いた経験的モデル、植物生理的なプロセスに基づいて構築されるプロセスモデルが挙げられる。

①を対象とするモデルとしては、BIOME-BGC (Hunt and Running, 1992; Running and Hunt, 1993), CENTURY (Parton *et al.*, 1987; Parton *et al.*, 1988; Parton *et al.*, 1993), TEM (Raich *et al.*, 1991; McGuire *et al.*, 1992; Melillo *et al.*, 1993) などがある。Biogeochemistry model (生物地球化学モデル) と呼ばれ、あらかじめ与えられた植生分布のもとで、生態系内における各種の生物化学物質のフラックス、および蓄積量を推定するモデルである。物質循環のうち、炭素循環に着目した Sim-CYCLE モデル (Oikawa, 1985; Ito and Oikawa, 2000) では、葉 (キャノピー)、幹、根、枯死物、土壌有機物の5つからなるコンパートメントモデルを考え、光合成 (gross primary productivity; GPP)、植物の呼吸、土壌有機物の分解による CO₂ フラックスを通して、GPP と NPP、そして NPP から土壌有機物の分解 (土壌呼吸) を差し引いた生態系純生産量 (net ecosystem production; NEP) を求め、さらに、陸上生態系全体としての炭素の正味の収支を求めている。

NPP 推定モデルである筑後モデル (Uchijima and Seino, 1985; Seino and Uchijima, 1985) は、植生の NPP とバイオマス量を評価する目的で、世界各地の森林の純一次生産力に関する資料および気候データ (日

射量、降水量) を解析し、導き出された統計モデルである。このモデルを用い、日本の気候データによって計算された国内の純一次生産力は、森林の年間生産力の分布と高い相関を示している。

②を対象とするモデルのなかで、潜在的な自然植生の分布を予測するモデルがいくつか作られている。植生の分布を予測するための経験的な手法として、植生の分布の境界を気候、特に気温と結びつけて説明付けているものや、潜在的な自然植生を降雨と生長期間の温度で説明しているものが知られている。

一方、プロセスベースのモデルとしては代表的なものに BIOME3, MAPSS (Neilson, 1995), DOLY (Woodward and Smith, 1994; Woodward *et al.*, 1995) などがあり、Biogeography model (生物地理モデル) とも呼ばれている。このうち BIOME3 は、これまで別々に開発が進んできた2種類のプロセスモデル、Biogeochemistry model と Biogeography model とを融合させることを目的として作られたモデルである。温暖化などの気候変動が植生に与える影響を予測する場合、この両者を考慮したモデルが必要であると考えられる。

国内の研究としては、整備が進みつつある植生データや、気象データなどメッシュデータを利用した統計モデルが作られている。植生分布とその分布を規定する環境要因の統計的関連性を用いて、温暖化時の植生分布を推定し、現状の分布と比較することにより、温暖化の影響評価を行っている。日本の残存自然植生分布の影響評価モデル (Tsunekawa *et al.*, 1996) では、気温・降水条件といった環境要因と植生の種類との関連性を、多項ロジットモデルやファジーモデルにより表現し、その関連性が温暖化時においても大きく変化しないという仮定のもと、モデル式の気温条件を変化させることにより、温暖化シミュレーションを行っている。また、アジア・太平洋地域においても、温度条件、降水量条件を環境要因とした多項ロジットモデルにより、温暖化時の植生分布の予測を行っている (Omasa *et al.*, 1999)。Kira (1948) が提案した積算気温の一種である暖かさの指数 (温量指数) は、植生の地理分布を規定する要因のひとつとして用いられているが、メッシュデータを用いて、温量指数と植生の種類の関連性が統計的に検証されている (Nogami and Oba, 1991; Nogami, 1994)。

3. 手 法

3.1 BIOME3 の構造

BIOME3 が従来の統計的なモデルと異なっている最大の点は、植物に対する CO₂ の直接的な効果を考慮していることである。これにより気候変化に対する植生の応

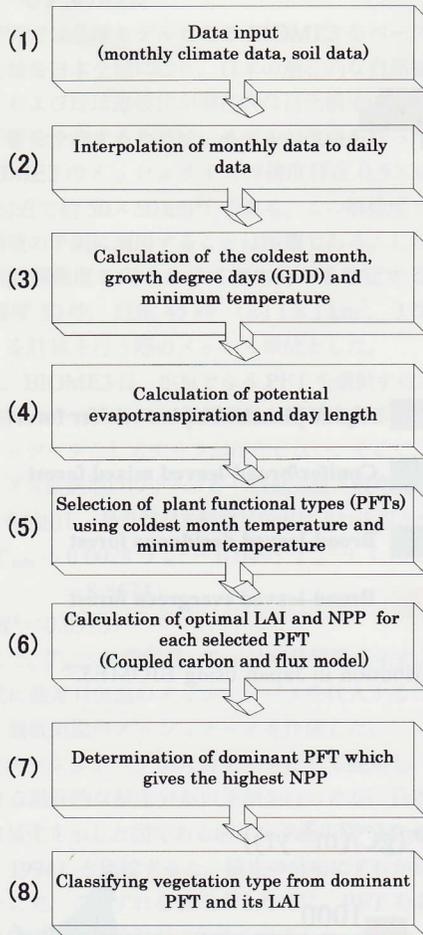


Fig. 1. The outline of simulation.

答をより実際に近い形で、予測することが可能になるといえる。Fig. 1 に BIOME3 のフローチャートを示す。BIOME3 ではまず、草本・木本の種別や葉の形態によるフェノロジー（常緑・落葉）、光合成経路（C3・C4）など、植物生理学のプロセスに影響を与える特性を考慮して、植物機能タイプ（plant functional type; PFT）をあらかじめ作成しておき、生理生態学的見地から、入力された気象データから導き出される、最寒月気温と最低気温の閾値を基に、その場所に生息できる PFT をいくつか選び出しサブセットを作成する。次にこのサブセット中の各 PFT について、それぞれのフェノロジーを考慮にいれながら、サブモデルである Coupled carbon and water flux model (Haxeltine and Prentice, 1996 b) によって最大の NPP と、そのときの葉面積指数 (leaf area index; LAI) を計算する (Fig. 2)。

このサブモデルでは、まず群落に吸収される光の量を

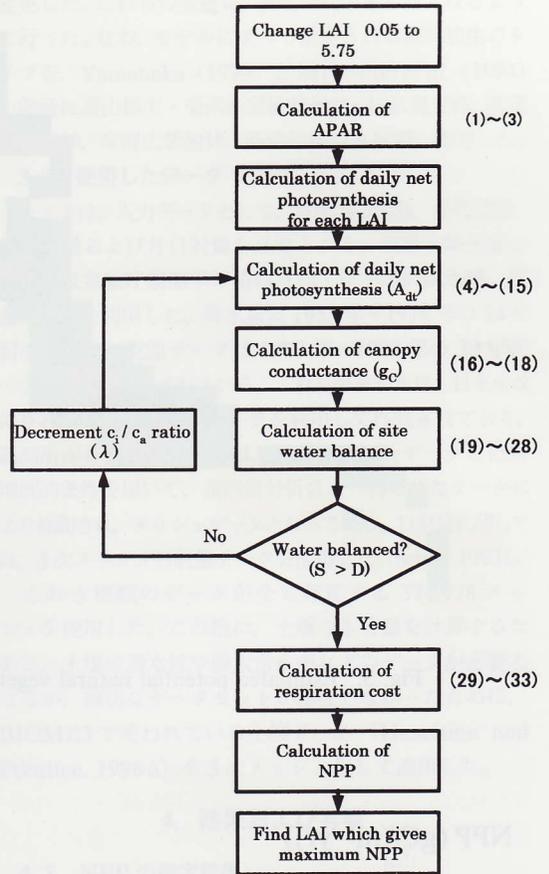


Fig. 2. The flowchart of coupled carbon and water flux model. The number in the figure shows the mathematical expression in the Appendix.

も、水ストレスがかかっていない状態での光合成量を求める。次に、求められた光合成量を基に、群落のコンダクタンスを計算する。同時に、土壤中の利用可能な水分と、蒸発にかかるコストを計算する。利用可能な水分が群落の蒸発散量を下回る場合は、葉内と周囲の CO_2 濃度の比率を変え、再度光合成量とコンダクタンスを計算し、実際の光合成量を算出する。このようにして、計算された、光合成量から呼吸にかかるコストを差し引くことにより、NPP を求める。この計算をさまざまな大きさの LAI の条件のもとで行い、最大の NPP とそのときの LAI を導き出す。

こうして計算された各 PFT の NPP をサブセットの中で比較し、最も大きな NPP を得る PFT を優先 PFT と仮定する。この優先 PFT とその LAI と NPP を基に、植生の種類が決定される。BIOME3 の実行結果のうち、日本付近のみを抽出したものを Fig. 3 に示す。

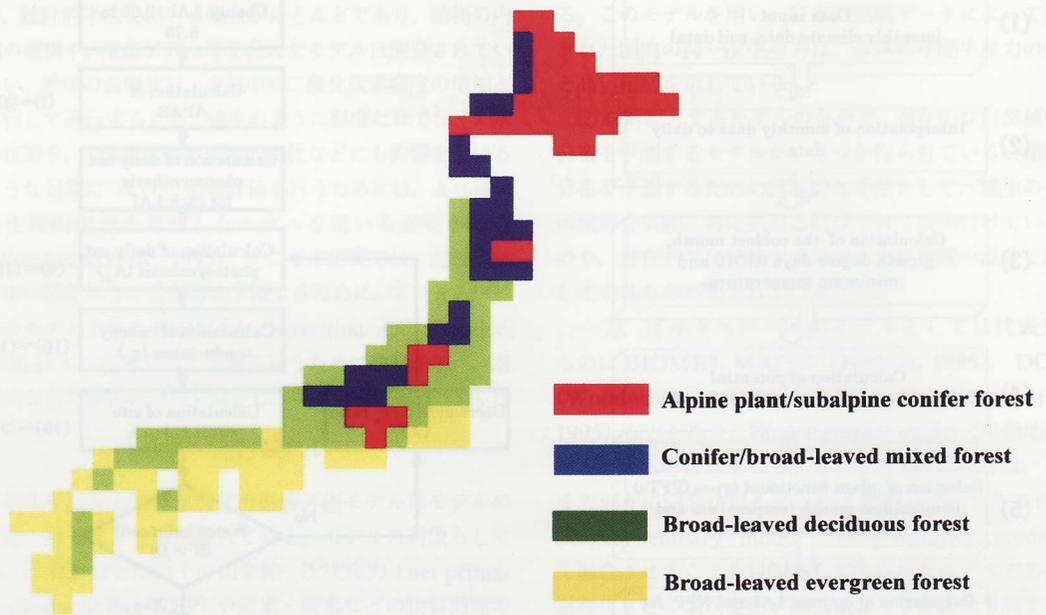


Fig. 3. Estimated potential natural vegetation distribution in Japan using BIOME3.

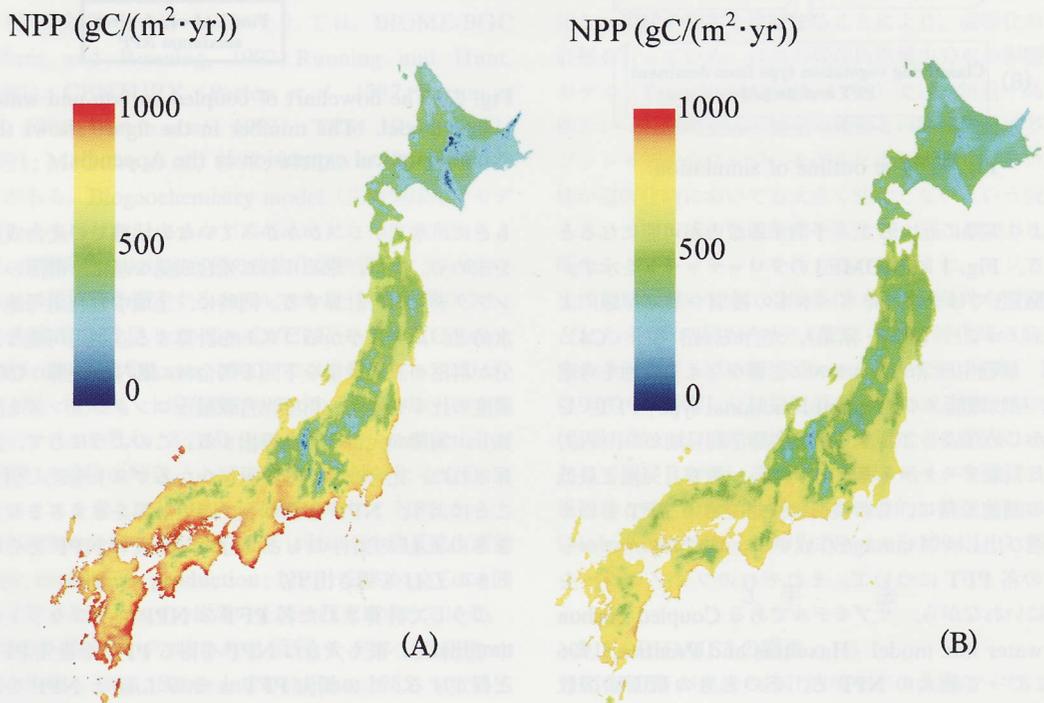


Fig. 4. Distribution of calculated NPP by (A) modified model and (B) Chikugo model.

3.2 モデルの改良

本研究では全球モデルである BIOME3 をベースに、対象地域を日本全域に絞り、日本の潜在的な自然植生の推定、および地球温暖化が潜在的な自然植生の分布に与える影響を予測するために、モデルの改良を行った。

BIOME3 のメッシュサイズは緯度経度 0.5×0.5 度 (日本付近で約 $50 \times 50 \text{ km}^2$) である。この解像度では、日本地域の予測に適用することは困難である。したがって、空間解像度を向上させて植生分布を推定するために、緯度 30 秒、経度 45 秒 (約 $1 \times 1 \text{ km}^2$, 3 次メッシュ) を計算を行う際のメッシュ単位とした。

また、BIOME3 は、生息できる PFT を選択するときの制約条件の一つとして、最低気温が必要であるが、3 次メッシュデータとしてデータが存在しない。そこで、全国のアメダス観測地点のデータから最低気温と最寒月気温のデータを抽出し、最低気温を最寒月気温により近似させた。

$$T_{\min} = 0.0028 T_m^3 - 0.0495 T_m^2 + 1.1867 T_m - 8.8674$$

$$(R^2 = 0.8993)$$

ここで、 T_{\min} : 最低気温、 T_m : 最寒月気温を示す。この近似式に最寒月気温のメッシュデータを代入することにより、最低気温のメッシュデータを作成した。

3 次メッシュデータを入力データとして使用し、日本における潜在的な植生分布の予測を行ったが、日本の潜在的な植生を示した図である潜在自然植生図 (Miyawaki *et al.*, 1994) と比較すると、植生の分布にずれが見られた。そこで、このずれを修正するために、PFT を選択する際に使用する最低気温の条件を変更した。このとき、植生の分布と相関が高いとされている温量指数 (暖かさの指数) や、Sakai (1982) による植物の耐寒温度のデータを参考に修正した。変更前と変更後の温度条件を Table 1 に示す。また、針広混交林が成立するための NPP の閾値を、 $600 \text{ (gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr}))$ から $550 \text{ (gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr}))$ に

変更した。これらの変更は、後述の的中率が高くなるように行った。なお、モデルによって推定される森林植生のタイプを、Yamanaka (1979) と Miyawaki *et al.* (1994) を参考に高山植生・亜高山帯針葉樹林、針広混交林、落葉広葉樹林、常緑広葉樹林、亜熱帯林の 5 分類に変更した。

3.3 使用したデータ

モデルは、入力データとして、月平均の気温、最低気温、月降水量および月日射量を必要とする。気温と降水量に関しては気象庁観測平年値の月別・年平均の降水量、気温データを利用した。降水量は 1953 年～1976 年の 24 年間のデータ、気温データは 1953 年～1982 年の 30 年間のデータから作成されている。これらのデータは、日本全域に存在する各観測所のデータを利用して作成されており、観測所が存在しない地域は、近隣の観測所データと自然地理的条件を用いて、重回帰分析により得られたデータにより補間され、メッシュデータとなっている。日射量に関しては、3 次メッシュ日射量データを使用した (Seino, 1993)。

この 3 種類のデータが全て存在する 374,978 メッシュを使用した。この他に、土壌の水分量を計算するために、土壌の透水性や最大含水率などのデータが必要となるが、適切なデータセットが存在しなかったために、BIOME3 で使われている土壌データ (Haxeltine and Prentice, 1996 a) を 3 次メッシュ化して適用した。

4. 結果および考察

4.1 NPP の推定結果

植物は光合成によって、大気中の二酸化炭素を有機物として同化する能力を持つ。二酸化炭素の濃度増加が問題となっている現在、植生の二酸化炭素吸収能力を正確に評価することは、重要な問題となっている。また、本モデルでは植生タイプの決定に NPP が大きな役割を果たす。そこでモデルによって算出される NPP を評価検討するために、NPP 推定モデルである筑後モデルの

Table 1. The minimum temperature conditions of before and after modification for each PFT in BIOME3. The blanks mean no limit of minimum temperature for that PFT.

PFT	Before modification		After modification	
	Minimum (°C)	Maximum (°C)	Minimum (°C)	Maximum (°C)
Tropical evergreen	0.0		2.2	
Tropical raingreen	0.0		2.2	
Temperate broadleaved evergreen	-10.0	0.0	-7.8	2.2
Temperate summergreen	-45.0	0.0	-32.5	2.2
Temperate evergreen conifer	-45.0	0.0	-32.5	2.2
Boreal evergreen	-60.0		-60.0	
Boreal deciduous	-10.0			
Temperate grass				
Tropical/warm-temperate grass				

NPP 推定結果と比較を行った。筑後モデルでは乾物重 ($t/(\text{ha} \cdot \text{yr})$) を単位としており、一方、本研究で使用したモデルは、炭素重量 ($\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$) を単位としているために、炭素係数 0.47 を筑後モデルの結果に適用し、両者の単位を炭素重量にそろえた上で比較を行った。乾物中の炭素量は植物種および植物の年齢などによって異なるが、今回は文献から 0.45 を代表値とした (Hatano and Sasaki, 1987)。

Fig. 4 に本モデルと、筑後モデルによって算出された NPP の空間分布を示す。本モデルによって算出された NPP は、北海道山岳地帯で $300 \sim 400 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$ 、四国・九州の南岸部太平洋側で $850 \sim 950 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$ であった。Fig. 5 に筑後モデルによって算出された NPP と、本モデルによって算出された NPP の相関図を示す。メッシュ数が多いために全メッシュのうち、10% をランダムサンプリングして図を作成した。筑後モデルとの相関を求めると、決定係数 R^2 で 0.898、標準誤差は 54 であった。筑後モデルの NPP 推定結果と、ある程度一致しているといえる。Fig. 5 において、本モデルで求めた NPP の分布が、 $700 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$ 付近において不連続になっていることがわかる。これは NPP の推定に使われる光合成に関するパラメータに起因していると考えられる。本モデルにおいて NPP が $700 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$ 以上の地域には、おもに常緑広葉樹林が、 $600 \text{ gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{yr})$ 前後の地域には、落葉広葉樹林が分布すると推定されている。しかし、この両者の分布は温度条件のみによって決定されている。さらに、光合成量を計算する際には 2 つの植生の基となる PFT のパラメータは、常緑樹であるのか、落葉樹であるのかという点だけが異なっており、また、落葉樹は冬季には落葉するために光合成を行うことができない。したがって常緑広葉樹と落葉広葉樹が算出する NPP の間で、不連続な部分が生じていると考えられる。

4.2 植生分布の推定結果

Fig. 6 に 3 次メッシュデータを導入し、温度と NPP の閾値を変更した結果を示す。Fig. 3 と比較するとメッシュが細かくなり、詳細な植生分布の予測図が得られたことがわかる。

改良したモデルの植生分布の推定精度を検討するために、2 種類の植生データを用いて、的中率を算出した。1 つは環境省作成の第 3 回植生調査 (調査年度 1983~1987 年) のメッシュデータ (以下、植生調査データ) を利用した。メッシュサイズは 3 次メッシュである。植生区分としては自然植生と代償植生の区分、加えて高山帯、亜高山帯といった垂直分布に対応した区分により 10 分類されており、それぞれの植生はさらに植物群落レベルに分けられている。このうち自然植生に分類されているカテゴリー (高山

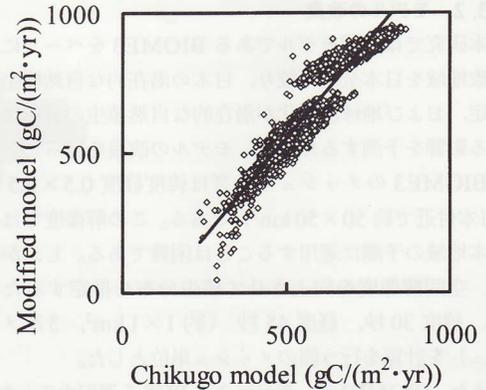


Fig. 5. Comparison between the estimated NPP by the modified model and the Chikugo model. The solid line shows a linear regression of the modified model against the Chikugo model.

植生、亜高山帯植生、ブナクラス域自然植生、ヤブツバキ域自然植生、メッシュ数計 42,118) のメッシュのみを使用した。今回使用したメッシュに関しては、人為的な影響が極めて少なく、潜在的な植生分布に近いものと判断した。もう 1 つは潜在自然植生図 (Miyawaki *et al.*, 1994) を筆者らがデジタルデータ化した、3 次メッシュデータ (以下、潜在自然植生データ) を使用した。植生区分は、コケモートウヒクラス (高山・亜高山帯)、ブナクラス (夏緑広葉樹林帯)、ヤブツバキクラス (常緑広葉樹林域)、その他の植生 (水生植生など) があり、植物群落レベルでのさらに細かい分類があり、今回はその他の植生を除いた 3 クラスを使用した (メッシュ数計 374,850)。

モデルにおける植生の分類と合わせるために、2 つのデータの植生区分を Miyawaki *et al.* (1994) を参考に、以下のように分類しなおした上で、的中率の算出を行った。植生調査データの高山植生と亜高山帯植生、および潜在自然植生データのコケモートウヒクラスを高山植生・亜高山帯針葉樹林とした。

植生調査データのブナクラス域自然植生からブナ群落、カシワ群落を抜き出し、落葉広葉樹林とし、それ以外を針広混交林とした。潜在自然植生データのブナクラスから、オオバボダイジュ・ミズナラ群落を抜き出し、針広混交林として、それ以外を落葉広葉樹林とした。植生調査データのヤブツバキ域自然植生、および潜在自然植生データのヤブツバキクラスを常緑広葉樹林とした。Fig. 7 に植生調査データおよび潜在自然植生データを図示化したものを示す。

的中率の算出は使用した 2 つのデータの植生分布を基準とし、モデルによって分類された植生が、どの程度の中しているかを計算した。なお、亜熱帯林については、

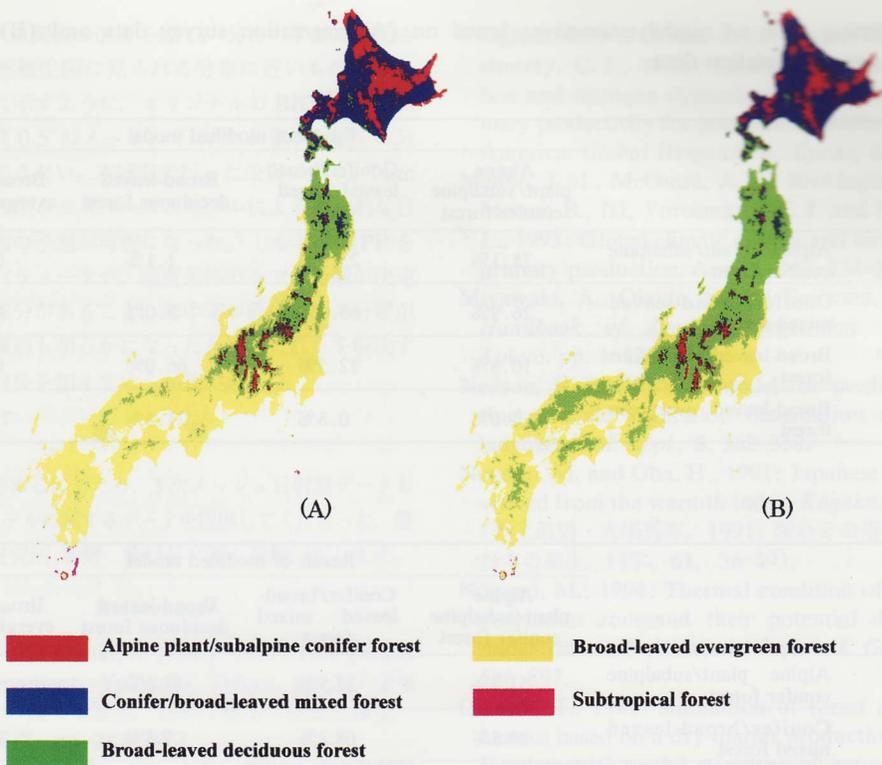


Fig. 6. Results of simulation after (A) changing the grid size and (B) changing thresholds of the minimum temperature and NPP for PFTs.

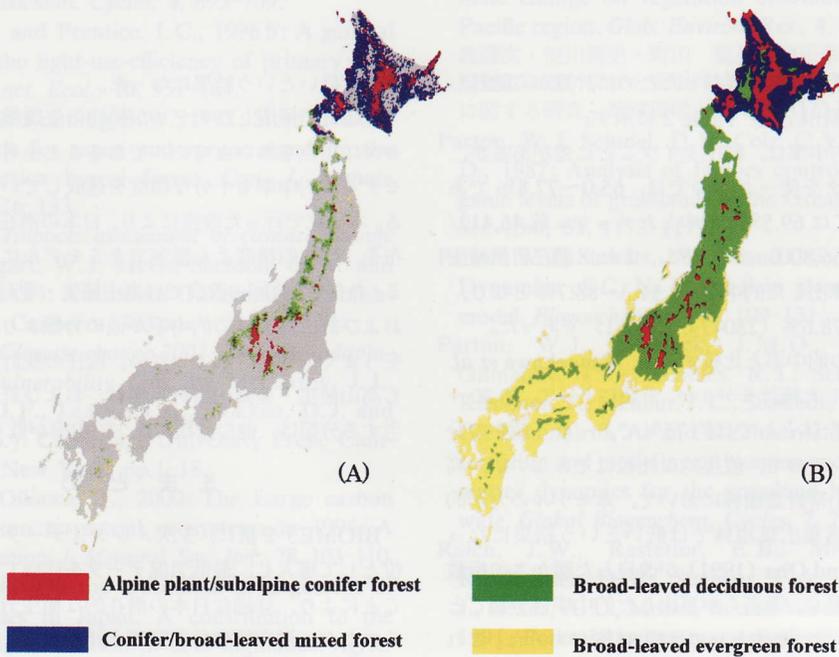


Fig. 7. Data for calculation of hit ratio. (A) is the vegetation survey data and (B) is potential natural vegetation data.

Table 2. Hitting ratio of model estimations based on (A) vegetation survey data and (B) potential natural vegetation data.

(A)		Result of modified model			
		Alpine plant/subalpine conifer forest	Conifer/broad-leaved mixed forest	Broad-leaved deciduous forest	Broad-leaved evergreen forest
Vegetation survey data	Alpine plant/subalpine conifer forest	75.1%	23.9%	1.1%	0.0%
	Conifer/broad-leaved mixed forest	26.9%	65.0%	8.0%	0.0%
	Broad-leaved deciduous forest	10.8%	22.5%	66.0%	0.7%
	Broad-leaved evergreen forest	0.0%	0.8%	21.5%	77.8%

(B)		Result of modified model			
		Alpine plant/subalpine conifer forest	Conifer/broad-leaved mixed forest	Broad-leaved deciduous forest	Broad-leaved evergreen forest
Potential natural vegetation data	Alpine plant/subalpine conifer forest	51.3%	37.5%	11.2%	0.0%
	Conifer/broad-leaved mixed forest	24.5%	68.2%	7.3%	0.0%
	Broad-leaved deciduous forest	3.4%	8.8%	78.4%	9.4%
	Broad-leaved evergreen forest	0.0%	0.0%	11.3%	88.7%

算出の基とするデータがなかったために計算から除外した。的中率の算出結果を Table 2 に示す。

算出された的中率は、植生タイプごとに差があるが、植生調査データを使ったものでは、65.0~77.8%であり、全体としては69.5% (的中したメッシュ数 46,412/総メッシュ数 66,800) であった。また、潜在自然植生データを基に算出した的中率は、51.3~88.7%となり、全体としては78.6% (280474/356661) であった。

他のモデルの的中率と比較すると、Tsunekawa *et al.* (1996) の作成した統計モデルが、分類によって、約30~90%であり、全体としては約75%であった。植生の分類が異なっているので、直接的な比較はできないが、高山植生・亜高山帯針葉樹林において、本モデルの方が的中率が高く、落葉広葉樹林では低いという結果になった。Nogami and Oba (1991) が改良した暖かさの指数 (温量指数) を基に、筆者らが算出した的中率は分類ごとに約50~95%で、全体としては約85%であった。これに関しても、高山植生・亜高山帯針葉樹林において、本モデルの方が的中率が高く、落葉広葉樹林、常緑広葉樹

林では低いという結果になった。

本研究で使用したモデルが植物の生理機構などのプロセスに重点をおいたモデルであることを考慮すれば、本モデルの的中率も十分な精度を達成していると考えられる。本研究で行った改良により、日本の潜在自然植生の分布を、比較的精度よく推定できるモデルになったといえる。ただし、今回の改良では高山植生・亜高山帯針葉樹林および針広混交林の的中率が他の分類よりも低く、両者をうまく分類しきれていない。既往の統計的なモデルでも高山植生・亜高山帯針葉樹林、および針広混交林に相当する分類は、他の分類に比べの的中率が低くなっている。

5. ま と め

BIOME3 を基に、3 次メッシュデータをメッシュ単位として導入し、最低気温データを作成し予測を行ったことにより、詳細な日本の潜在的な植生分布予測図が得られたが、潜在植生分布図等と比較すると、各植生の分布の境界域に差が見られた。そのために温度および NPP の閾値を変更し、そのずれの修正を行った。温度

および NPP の閾値の変更を経て、分布のずれは修正され、潜在自然植生図に見られる分布に近いものとなった。Fig. 3 に示すように、オリジナルの BIOME3 における緯度経度 0.5° のメッシュでは、おおまかな植生の分布しか推定できない。本研究で行った改良により、1 km メッシュでのプロセスベースのモデルによる潜在的な自然植生の分布の予測が可能になった。しかし、NPP を求める際のパラメータや、温度条件のみで、分類が決定されている部分があること、的中率が低い植生の分類があるなどの課題も明らかになったため、これらを解決するために、改良を加えていく必要がある。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、3 次メッシュ日射量データおよび、筑後モデルに関するデータを提供くださった、農業環境技術研究所 清野 勲科長に深く感謝いたします。

References

- Hatano, K. and Sasaki, S. (eds.), 1987: *Tree growth and environment*. Yokendo, Tokyo, pp. 247-296 (畑野健一・佐々木恵彦, 1987: 樹木の生長と環境. 養賢堂, 東京, pp. 247-296).
- Haxeltine, A. and Prentice, I. C., 1996a: BIOME3 An equilibrium terrestrial biosphere model based ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochem. Cycles*, **4**, 693-709.
- Haxeltine, A. and Prentice, I. C., 1996b: A general model for the light-use-efficiency of primary production. *Funct. Ecol.*, **10**, 551-561.
- Hunt, E. R and Running, S. W., 1992: Simulated dry matter yields for aspen and spruce stands in the North America boreal forest. *Can. J. Remote Sens.*, **18**, 126-133.
- IPCC, 1992: *Impacts assessment of climate change* (ed. by Tegart, W.J. McG., Sheldon, G.W. and Griffiths, D.C.). Australian Government Publishing Service, Canberra, 365 pp.
- IPCC, 2001: *Climate change 2001: Impacts, adaptation, and vulnerability* (eds. by McCarthy, J.J., Canziani, O.F., Leary, N.A., Dokken, D.J. and White, K.S.). Cambridge University Press, Cambridge and New York, pp.1-18.
- Ito, A. and Oikawa, T., 2000: The Large carbon emission from terrestrial ecosystems in 1998: A model simulation. *J. Meteorol. Soc. Jpn.*, **78**, 103-110.
- Kira, K., 1948: On the altitudinal arrangement of climate zones in Japan. A contribution to the rational land utilization in cool highlands. *Agric. Sci. North Temperate Region*, **2**, 143-173.
- McGuire, A. D., Melillo, J. M., Joyce, L. A., Kickloghter, D. W., Grace, A. L., Moore, B. and Vorosmarty, C. J., 1992: Interaction between carbon and nitrogen dynamics in estimating net primary productivity for potential vegetation in North America. *Global Biogeochem. Cycles*, **6**, 101-124.
- Melillo, J. M., McGuire, A. D., Kickloghter, D. W., Moore, B., III, Vorosmarty, C. J. and Schloss, A. L., 1993: Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, **363**, 234-240.
- Miyawaki, A., Okuda, S. and Fujiwara, R., 1994: *Handbook of Japanese vegetation*. Shibundo, Tokyo, pp. 1-122.
- Neilson, R. P., 1995: A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecol. Appl.*, **5**, 362-358.
- Nogami, M. and Oba, H., 1991: Japanese vegetation viewed from the warmth index. *Kagaku*, **61**, 36-49 (野上道男・大場秀章, 1991: 暖かさの指数からみた日本の植生. 科学, **61**, 36-49).
- Nogami, M., 1994: Thermal condition of the forest vegetation zones and their potential distribution under different climate in Japan. *J. Geogr.*, **163**, 886-897.
- Oikawa, T., 1985: Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model I. Fundamental model structure of a tropical rain-forest ecosystem. *Bot. Mag.*, **98**, 225-238.
- Omasa, K., Tsunekawa, A., Machida, S. and Yoshioka, M., 1999: Prediction of effects of climate change on vegetation distribution in Asia-Pacific region. *Glob. Environ. Res.*, **4**, 105-113 (大政謙次・恒川篤史・町田 聡・吉岡正泰, 1999: 気候変動によるアジア・太平洋地域の植生分布の将来予測に関する研究. 地球環境, **4**, 105-113).
- Parton, W. J. Schmel, D. S., Cole, C. V. and Ojima, D., 1987: Analysis of factors controlling soil organic levels of grasslands in the Great Plains. *Soil. Soc. Am.*, **51**, 1173-1179.
- Parton, W. J., Stewart, J. 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, J. M. O., Ojima, D., Gilmanov, T. G., Scholes, R. J., Schimel, D. S., Kirchner, T., Menaut, J. C., Seastedt, T., Moya, E. G., Kamnalrut, A. and Kirchner, J. I., 1993: Observation and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochem. Cycles*, **7**, 785-809.
- Raich, J. W., Rastetter, E. B., Melillo, J. M., Kickloghter, D. W., Steudler, P. A., Peterson, B. J., Grace, A. L., Moore, B. and Vorosmarty, C. J., 1991: Potential net primary productivity in South America. Application of a global model. *Ecol. Appl.*, **1**, 399-429.

- Running, S.W. and Hunt, E.R., 1993: Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BGC, and an application for global-scale models. In *Scaling physiological processes: Leaf to globe* (eds. by Ehrlinger, J.R. and Field, C.B.). Academic Press Inc., San Diego, CA, pp. 141-158.
- Sakai, A., 1982: *Cold resistance and adaptation of plant*. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, pp. 313-418 (酒井 昭, 1982: 植物の耐寒性と寒冷適応, 学会出版センター, 東京, pp. 313-418).
- Seino, H., 1993: An estimation of distribution of meteorological elements using GIS and AMeDAS data. *J. Agric. Meteorol.*, **48**, 379-383.
- Seino, H. and Uchijima, Z., 1985: Agroclimatic evaluation of net primary productivity of natural vegetation (2) Assessment of total net primary production of Japan. *J. Agric. Meteorol.*, **41**, 139-144.
- Tsunekawa, A., Ikeguchi, H. and Omasa, K., 1996: *Prediction of Japanese potential vegetation distribution in response to climate change. Climate change and plants in East Asia*. Springer-Verlag, Tokyo, pp. 57-65.
- Uchijima, Z. and Seino, H., 1985: Agroclimatic evaluation of net primary productivity of natural vegetation (1) Chikugo Model for evaluating net primary productivity. *J. Agric. Meteorol.*, **40**, 343-352.
- VEMAP Members, 1995: Vegetation/ecosystem modeling and analysis project: Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO₂ doubling. *Global Biogeochem. Cycles*, **9**, 407-437.
- Woodward, F.I. and Smith, T.M., 1994: Predictions and measurement of the maximum photosynthetic rate at the global scale. In *Ecological studies*, Vol. 100 (eds. by Schulze, E. and Caldwell, M.). Springer-Verlag, New York, pp. 491-509.
- Woodward, F.I., Smith, T.M. and Emanuel, W.R., 1995: A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochem. Cycles*, **9**, 471-490.
- Yamanaka, T., 1979: *Forest vegetation in Japan*. Tsukijisyokan, Tokyo, 223 pp. (山中二男, 1979: 日本の森林植生, 築地書館, 東京, 223 pp.).

Appendix

Symbols used in the model

$APAR$: Absorbed PAR	S	: Supply function
PAR	: Photosynthetically active radiation	D	: Non-water stressed evapotranspiration
$FPAR$: Fraction of PAR	E_q	: Daily total equilibrium evapotranspiration
κ	: Extinction coefficient	α_m	: Empirical parameter
R_s	: Daily net short wave radiation	g_m	: Empirical parameter
LAI	: Leaf area index	<i>Melt</i>	: Snow melt
A_{nd}	: Daily net photosynthesis	<i>Rain</i>	: Rainfall
θ	: Co-limitation parameter	<i>Perc</i>	: Percolation from the upper layer to the lower
R_d	: Daily leaf respiration rate	β_1	: Extraction of transpired water from upper layer
α_{C3}	: Intrinsic quantum efficiency for CO ₂ uptake	β_2	: Extraction of transpired water from lower layer
α_a	: Scaling parameter for α	W_1	: Soil water content for the previous day
C_{mass}	: Molar mass of carbon	W_2	: Soil water content for the previous day
Γ^*	: CO ₂ compensation point	W_r	: Average soil moisture in the rooting zone
τ	: CO ₂ /O ₂ specific ratio	AWC_1	: Available water holding capacity of upper layer
[O ₂]	: Partial pressure of oxygen	AWC_2	: Available water holding capacity of lower layer
K_C	: Michaelis constant for CO ₂	Z	: PFT specific parameter
K_O	: Michaelis constant for O ₂	T_d	: Quasi-daily temperature
p_i	: Internal partial pressure of CO ₂	S_m	: Degree day factor
p_a	: Ambient partial pressure of CO ₂	R_{total}	: Total annual plant respiration costs
λ	: Parameter	R_{leaf}	: Annual leaf respiration
Φ_{TC3}	: Effect of low temperature on C3 photosynthesis	$R_{transport}$: Annual maintenance respiration costs
T_c	: Monthly temperature (in degrees Celsius)	$R_{fine-root}$: Fine root respiration
Φ_C	: PFT specific parameter	R_{growth}	: Annual growth respiration
V_m	: Values for Rubisco capacity	C_s	: Total sapwood carbon content
b_{C3}	: R_d/V_m ratio	C_n	: Parameter for sapwood carbon per unit LAI
λ_{mc3}	: Optimal c_i/c_a ratio for C3 plant	K_r	: Sapwood respiration rate at T_{ref}
d_i	: Daily length (in hours)	E_0	: 308.56 K
A_{dt}	: Total day time net photosynthesis	T_o	: -46.02°C
g_c	: Average day time canopy conductance	T_{ref}	: Reference temperature (10°C)
g_{min}	: PFT specific canopy conductance	a	: Empirical parameter
g_p	: Potential maximum canopy conductance	L_r	: Annual litterfall carbon
		Ln	: Total annual litterfall per unit leaf area

$$\begin{aligned}
 APAR &= 0.5 FPAR \times PAR & (1) \\
 PAR &= (0.5/0.27)R_s & (2) \\
 FPAR &= 1 - \exp(-\kappa LAI) & (3) \\
 A_{nd} &= \frac{J_E + J_C - \{(J_E + J_C)^2 - 4 J_E J_C\}^{1/2}}{(2\theta)} - R_d & (4) \\
 J_E &= C1_{C3} APAR & (5) \\
 C1_{C3} &= \Phi_c \Phi_{TC3} C_{mass} \alpha_a \alpha_{C3} \frac{(p_i - \Gamma^*)}{(p_i + \Gamma^*)} & (6) \\
 J_C &= C2_{C3} V_m & (7) \\
 C2_{C3} &= \frac{(p_i - \Gamma^*)}{\{p_i + K_c(1 + [O_2]/K_o)\}} & (8) \\
 p_i &= \lambda p_a & (9) \\
 \Gamma^* &= \frac{[O_2]}{2\tau} & (10) \\
 \Phi_{TC3} &= \frac{1}{1 + \exp[0.2(10 - T_c)]} & (11) \\
 V_m &= (1/b_{C3})(C1_{C3})[(2\theta - 1)s - (C2_{C3} - \theta s)\sigma]APAR & (12) \\
 \sigma &= [1 - (C2_{C3} - s)(C2_{C3} - \theta s)]^{1/2} & (13) \\
 s &= (24/dt)b_{C3} & (14) \\
 R_d &= b_{C3} V_m & (15) \\
 A_{dt} &= A_{nd} + (1 - dt/24)R_d & (16) \\
 A_{dt} &= [(gc - g_{min})/1.6][c_a(1 - \lambda)] & (17) \\
 g_c &= g_{min} + 1.6A_{dt}/[c_a(1 - \lambda)] & (18) \\
 g_p &= g_{min} + 1.6A_{dt}/[c_a(1 - \lambda_{mc3})] & (19) \\
 W_1 &= (Melt + Rain - Perc - \beta_1)AWC_1 & (20) \\
 \Delta W_2 &= (Perc - \beta_2 AET)/AWC_2 & (21) \\
 \beta_1 &= ZW_1/W_r & (22) \\
 \beta_2 &= (1 - Z)W_2/W_r & (23) \\
 W_r &= [ZW_1 + (1 - Z)W_2] & (24) \\
 Perc &= KW_1^4 & (25) \\
 Melt &= (T_d - 2)S_m & (26) \\
 S &= E_{max} W_r & (27) \\
 D &= E_q \alpha_m [1 - \exp(-g_p/g_m)] & (28) \\
 R_{total} &= R_{leaf} + R_{transport} + R_{fine-root} + R_{growth} & (29) \\
 R_{transport} &= \sum_{m=1}^{m=12} K_r C_s \exp[E_0 f(T_c)] & (30) \\
 C_s &= LAI \times C_n & (31) \\
 f(T_c) &= (T_{ref} - T_0)^{-1} - (T_c - T_0)^{-1} & (32) \\
 R_{fine-root} &= aL_f & (33) \\
 L_f &= LAI \times L_n & (34)
 \end{aligned}$$