

소나무 개체군의 이산화탄소 교환 모델

서 계 홍

대구대학교 자연과학대학 생물학과

A Model for Carbon Dioxide Exchange of *Pinus densiflora* Population

Suh, KyeHong

Department of Biology, Taegu University

ABSTRACT

The model PINUSCO₂ based on physiology was created to simulate carbon dioxide budget in a population of red pine (*Pinus densiflora*) which is one of the dominant species in Korea.

Driving forces of PINUSCO₂ are global radiation, maximum and minimum air temperatures. State variables of the model are standing crops of leaf, branch, trunk and root of the red pine population. PINUSCO₂ calculates net photosynthesis of canopy and respiration of each organ with 1 hour time step.

PINUSCO₂ estimated the annual gross productivity, respiration and net productivity of the red pine population as 43.99, 24.55, and 19.44 ton CO₂ · ha⁻¹ · yr⁻¹, respectively, at the study site (35° 58' 00"N, 128° 35' 35"E). PINUSCO₂ showed that the red pine population grew mainly in spring and fall, and that in summer daily net population productivity frequently became negative.

Key words: Carbon dioxide budget, Model, PINUSCO₂, *Pinus densiflora*

서 론

생태계에서 생산자의 광합성을 통하여 유기물로 고정된 태양 에너지는 먹이사슬에 따라 전달 되면서 생산자 뿐 아니라 모든 소비자의 에너지원이 되므로, 생산자의 광합성 및 호흡은 생태계의 기능을 이해하는데 가장 기초적이며 중요한 요소이다. 육상 생태계에서 생산자에 의한 광합성 및 호흡의 총화는 물질생산으로 나타나므로 여러 지역의 식물을 대상으로 물질생산이 추정되어 왔다 (Ovington *et al.* 1963, Kira and Shidei 1967, 채와 김 1977, Graumlich *et al.* 1989, Kwak and Kim 1992).

최근 식물생리생태학 분야에서 잎의 기체교환을 묘사하는 모델 (Farquhar and Caemmerer 1982)과 Penman-Monteith의 식(Jarvis 1985) 등의 이론 개발과, 각종 미소환경요인을 측정하는 기기의 발전으로 환경에 대한 식물의 반응을 보다 잘 이해할 수 있게 되었다 (Mooney *et al.*

이 논문은 1993년도 학술진흥재단의 자유공모과제 연구비에 의하여 연구되었음.

1987). 이에 따라 작물과 초본식물의 생장을 추정하는 모델 BLUEGRAMA (Detling *et al.* 1979), 삼림의 생장 및 수분수지를 추정하는 모델 FORGRO (Mohren *et al.* 1984), FOREST-BGC (Running and Coughlan 1988) 및 BIOMASS (McMurtrie *et al.* 1990), 그리고 삼림 수관의 동화 및 증산을 추정하는 모델 MAESTRO(Wang 1988)가 개발되어 광합성 및 호흡의 최종 결과로서 장기간에 걸친 물질생산 뿐 아니라 단기간에 고정된 이산화탄소량의 추정도 가능하게 되었다.

한편 인간 활동에 의한 대기 중 온실 기체의 증가는 지구표면의 연평균 기온을 차후 50~100년에 걸쳐 2~5°C정도 상승시킬 것으로 예상되는 등 (Hansen *et al.* 1981), 지구적 규모의 기후변화에 관한 우려가 심각해짐에 따라서 그 결과를 예상할 수 있는 다양한 모델의 개발이 요청되고 있다.

그런데 기존에 제시된 모델은, 여러 지역의 대기후 자료와 식물의 연간 생장 사이의 직접적인 상관관계를 이용하거나 (Lieth 1972), 1일 이상의 계산 단위에 따라 식물의 생산성을 추정함으로써 식물의 생리적 반응을 반영하지 못하였으며, MAESTRO는 1 시간 단위로 삼림 수관의 동화를 계산하였으나 여타 기관의 호흡이 고려되지 않아 총생산의 추정이 불가능한 문제점을 가지고 있다 (Agren *et al.* 1991).

따라서 본 연구에서는 한국의 중부 이남에서 우점하는 소나무를 대상으로 수평면일사량, 일최고 및 최저 기온, 그리고 현존량을 초기 입력자료로 하여 각 기관별 이산화탄소 교환량을 1 시간 단위로 계산함으로써 소나무 개체군의 일차 총생산, 순생산 및 호흡을 추정하는 모델, PINUSCO₂를 개발하여 소나무 개체군의 이산화탄소 수지를 파악하고자 하였다.

모델의 구조

모델의 개괄

소나무 개체군의 CO₂수지를 추정하는 모델로서 개발된 PINUSCO₂는 환경요인과 생물요소로 구성되어 있다 (Fig. 1). 환경요인 중 대기후 요인은 초기자료로서 모델에 입력되는 수평면일사량(GR)과 일최고기온(TDX) 및 일최저기온(TDN)이며, 미기후 요인은 소나무 개체군 수관 내부의 광합성 광자속밀도(PPFD)이다. 생물요소는 소나무 개체군의 잎(W_l), 가지(W_b), 줄기(W_t), 그리고 뿌리(W_r)로 구분된 각 기관의 현존량인데 각각 상태변수(state variable)로 정의되어 있다.

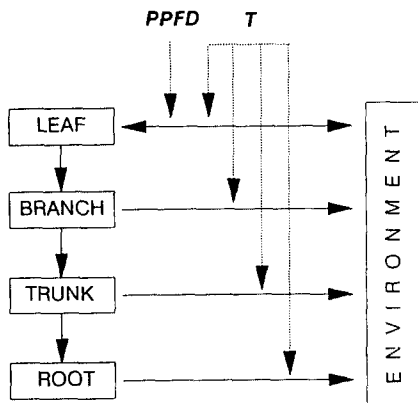


Fig. 1. Compartment diagram of PINUSCO₂. Arrows with solid and dotted lines represent flow of CO₂ and environmental factors that control the rate of CO₂ flow, respectively. (Abbreviations are shown in Appendix.)

일출시(TSR)부터 일몰시(TSS)까지 나지의 수평면에 입사되는 특정시각의 PPFD는 기후자료로 입력된 해당 일의 GR 로 부터 환산된다. 나지에 조사되는 PPFD가 소나무 수관 내에서 감소되는 정도는 10개의 단계로 구분된다. 한편 기온(T)이 해당 일의 최고 및 최저에 이르는 시각은 각각 14:00 및 TSR 이며, 그 값은 기후자료로 입

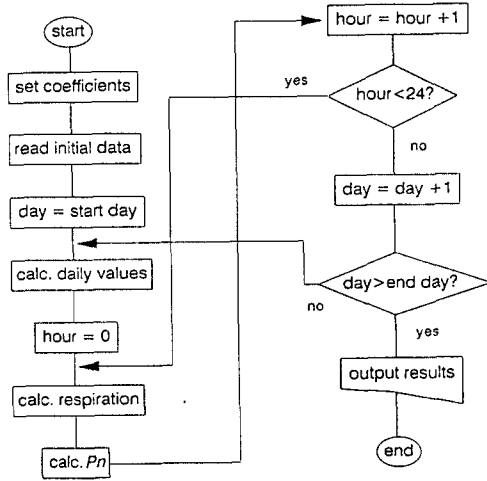


Fig. 2. Flowchart of the computer program PINUSCO2 to simulate the carbon dioxide budget of a red pine population. (Abbreviations are shown in Appendix.)

력된 해당일의 *TDX* 및 *TDN*이 된다.

소나무 수관의 순광합성량은 수관 내의 각 단계별 PPF_D에서의 순광합성률(*P_n*)에 *W_i*의 해당 비율이 곱해져 합산된다. 소나무 개체군의 각 기관별 호흡량은 온도에 따른 호흡률을 나타내는 지수 식에 특정 시각의 기온을 적용한 후 각 기관의 현존량이 곱해져 계산된다.

주 프로그램은 각 기관별 기체교환 수식의 계수를 정의하고, 사용할 자료 배열의 크기를 결정한 후, 기후 자료와 소나무 개체군의 기관별 현존량을 읽는다. 그리고 매 시간마다 각 기관의 기체교환량을 산출한다. 이 과정이 24회 반복된 일 기체교환량은 출력용 자료 배열에 기록되고 계산 종료일에 이르면 누적된 결과가 출력된다 (Fig. 2).

광합성 광자선속밀도 (PPFD)

나지의 수평면에 조사되는 PPF_D(*Q₀*)는 태양의 고도 (*α*) 및 태양상수(*C*), 그리고 잠재 수평 면일사량(*I₀*) 및 실제 수평면일사량(*I*)을 이용하여 식(1)에 따라 매 시간 계산하였다 (서 1996).

$$Q_0 = 2.2359 \times C \times \sin(\alpha) \times I / I_0 \dots\dots\dots \text{식(1)}$$

수관 내에서 PPF_D(*Q*)의 감소정도는 나지의 PPF_D(*Q₀*)에 대하여 5%에서 95%까지 10% 단계로 증가하는 총 10 개 등급으로 나누어 구분하였다. 전체 수관의 광합성량은 각 상대 PPF_D에서의 광합성률에 그 PPF_D를 받는 잎의 양을 곱한 후 누적하여 산출하였다.

기온

기온의 일변화는 14:00 및 *TSR*에 각각 그 날의 최고 및 최저가 되므로, 전날의 14:00 부터 *TSR*까지, *TSR*부터 14:00까지, 그리고 14:00부터 익일 *TSR*까지를 각각의 초기위상 및 반주기로 하는 3개의 cosine 곡선으로 나타낸다. 여기에서 *TSR*은 항도 상에서 *α*의 값이 0이 되는 시각으로 간주하였다. 따라서 하루중 특정 시각(*H*)의 기온(*T*)은 *TSR*, *TSS*, *TDX* 및 *TDN*으로 나타낸 식 (2)~(5)를 이용하여 계산하였다.

$$T = (TDX + TDN) / 2 + \cos(\omega) \times (TDX - TDN) / 2 \dots\dots\dots \text{식 (2)}$$

$$\omega = \pi \times (H + 24 - TSS) / (TSR + 24 - TSS) \quad (0 \leq H < TSR) \dots\dots\dots \text{식 (3)}$$

$$\pi \times (H - 14) / (14 - TSR) \quad (TSR \leq H < 14) \dots\dots\dots \text{식 (4)}$$

$$\pi \times (H - 14) / (TSR + 24 - TSS) \quad (14 \leq H < 24) \dots\dots\dots \text{식 (5)}$$

각 기관의 기체교환

온도(T)에 따른 각 기관의 호흡률은 지수함수를 이용하여 계산하였다. 잎의 광합성은 온도와 광합성 광자선속밀도가 동시에 변하는 조건에서 일어나므로 PPF D 가 Q , 엽온이 T 일 때의 순광합성률 (P_n)은 Potvin 등(1990)의 식을 다음과 같이 수정하여 계산하였다 (식 6).

$$P_n(Q, T) = (K + R_i) \times \{1 - \text{EXP}(fQ)\} - R_i \dots\dots\dots \text{식 (6)}$$

여기서 K 는 엽온이 T 일 때의 최대 순광합성률, R_i 는 잎의 암호흡, 그리고 f 는 음의 상수이다.

모수의 추정

PINUSCO 2 를 구성하는 각 수식의 모수(parameter)를 추정하기 위하여 야외 및 실험실 작업을 병행하였다. 실험실에서는 CO 2 교환법에 따라 소나무의 잎, 가지, 줄기 및 뿌리의 호흡률과 잎의 광합성률을, 그리고 야외에서는 소나무 개체군의 각 기관별 현존량과 수관 내 PPF D 를 측정하였다.

호흡률 및 광합성률

소나무 각 기관의 CO 2 교환률은 개방계를 구성하여 측정하였다. (임 등 1993). 습도, CO 2 농도 및 유속이 일정하게 제어된 공기를 호흡 및 동화상자에 유입시켰으며, 적외선 기체분석기 (LCA2, ADC, UK)로 측정된 유입 및 유출 공기 중의 CO 2 농도는 자료기록기(Data Logger, Delta-T Devices, UK)에 일시 기록한 후 컴퓨터로 전송하여 처리하였다. 측정 재료의 온도는 T형 열전대 온도계로 감지하였으며, 5℃로 부터 40℃ 까지 5℃간격으로 수온을 조절한 물을 호흡상자 및 동화상자 주위에 순환시켜 각각의 측정 온도를 제어하였다. 기체교환률은 Long과 Hallgren(1985)의 식에 따라 계산하였다.

온도 (T)에 따른 소나무 잎(R_i), 가지(R_b), 줄기(R_s) 및 뿌리(R_r)의 호흡률은 Table 1과 같이 각각의 지수 식에 회귀되었다.

소나무 줄기의 호흡률(R_s)은 25℃에서 0.0165 mg CO 2 · g DM $^{-1}$ · hr $^{-1}$ 으로서, 직경 6 cm인 잣나무의 0.012 mg CO 2 · g DM $^{-1}$ · hr $^{-1}$ (김 등 1988)의 137.5%에 해당하였으나, 일본의 소나무에서 보고된 0.04 mg CO 2 · g DM $^{-1}$ · hr $^{-1}$ (Negisi 1974)의 41.3%에 지나지 않았다. 한편 25℃에서의 뿌리 호흡률(R_r)은 0.1973 mg CO 2 · g DM $^{-1}$ · hr $^{-1}$ 로서, 그 값이 1.8~5.0 mg CO 2 · g DM $^{-1}$ · hr $^{-1}$ 인 김의털속 식물이나 (Poskuta and Nelson 1986), 0.33~0.55 mg

Table 1. Constants and coefficients of respiration equations ($R = \text{EXP}(a + bT)$) in PINUSCO 2 (r^2 , coefficient of determination; n, sample size)

Organ	a	b	r 2	n
Leaf	-2.0911	0.07207	0.9713	334
Branch	-4.0984	0.06818	0.9676	310
Trunk	-5.8184	0.06864	0.9238	287
Root	-3.3863	0.07052	0.8224	243

CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹인 갈대, 천일사초 및 갯잔디(Kim *et al.* 1986)보다 작았으나, 0.800~0.118 mg CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹인 물오리나무나 상수리나무의 R_i 보다는 큰 값이었다(채와 김 1977). 그리고 25°C에서 잎의 호흡률(R_i)은 0.7488 mg CO₂ · g DM⁻¹ · ha⁻¹으로서, 김(1976)이 0.9~1.0 mg CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹으로 측정하였던 리기다 소나무 및 리기테다 소나무 R_i 의 74.9~83.2%에 해당하였다.

PPFD의 변화에 따른 소나무 잎의 순광합성률(P_n)과 온도변화에 따른 최대순광합성률(K)은 각각 $P_n = (K + R_i)(1 - \text{EXP}(-6.3531Q)) - R_i$ ($r^2 = 0.9215$, $n = 233$) 및 $K = 1.2110 + 0.4332T - 0.01047T^2$ ($r^2 = 0.9401$, $n = 264$)에 회귀되었다.

최적온도 20.7°C에서 소나무 잎의 K 는 6.548 mg CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹으로 그 값이 6.34 mg CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹인 스트로브 잣나무(Lee 1993)나 6.02 mg CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹인 서양추백나무(Larcher 1969)보다는 3.2~8.7%만큼 큰 값이었으나, 8.71 mg CO₂ · g DM⁻¹ · hr⁻¹(54.98 μmol CO₂ · kg⁻¹ · s⁻¹에서 환산)으로 측정된 리기다소나무(지 1996)의 133.1%에 해당하는 값이었다. 광합성의 최적온도는 북방 침엽수가 10~20°C (Jarvis and Sandford 1986), C₄ 식물이 30~48°C (Long *et al.* 1975)의 범위에 있으며, 최저온도는 *Abies alba*와 같은 침엽 식물이 -18°C (Jarvis and Sandford 1986), C₄ 초본식물이 7~12°C (Long *et al.* 1975)로 알려져 있는데, 본 연구에서 소나무 순광합성의 최저, 최적 및 최고온도는 각각 3.0°C, 20.7 및 38.4°C이었다.

기관별 현존량

소나무 개체군의 지상부 기관별 현존량은 1993년 11월 및 1994년 10월에 경북 칠곡군 동명면 덕산리 일대에 생육하는 16년생 소나무 동령림을 대상으로 측정된 입목밀도, 흉고직경 및 수고의 자료를 김과 윤(1972)의 상대생장식에 적용하여 추정하였다.

1993년 11월의 입목밀도, 평균 흉고직경 및 수고가 각각 934 stem/ha, 11.06 cm 및 8.23 m로 추정된 소나무 개체군의 잎, 가지, 줄기 및 뿌리의 현존량은 각각 2.75, 4.51, 20.19 및 5.49 ton DM/ha, 그리고 1994년 10월에는 각각 3.41, 5.54, 26.52 및 7.09 ton DM/ha로 추정되었으며, 건조중량의 증가로 나타낸 해당 기간 동안의 순생산성은 9.62 ton DM · ha⁻¹ · yr⁻¹로 계산되었다.

수관 내의 PPFD 분포

소나무 개체군의 수관 내의 PPFD는 1994년 5월에서 10월까지 월 1 회씩 총 6 회에 걸쳐 일출시부터 일몰시까지 측정하였다. 수관 내 PPFD 분포의 측정을 위하여 수관의 상단에서 하단까지 총 12개의 갈리움-비소형 광소자 (type GaAsP, Hamamatsu Co., Japan)를 설치하고 매분 측정된 12 개의 값을 자료기록기에 일시 저장한 후 휴대용 PC로 전송하여 처리하였다. 광소자로 감지된 값은 표준 PPFD 감지기 (type QS, Delta-T Devices, UK)로 눈목조정하여 PPFD로 환산하였다. 수관 내의 PPFD(Q) 측정과 동시에 대조 PPFD(Q_0)로서 나지의 1.5m 높이에 PPFD 감지기를 수평으로 설치하여 PPFD를 측정하였다. 수관 내의 상대 PPFD는 나지의 PPFD에 대한 백분율로 계산하였다.

소나무 개체군의 수관 내의 상대 PPFD 분포는 40~50%의 상대 PPFD를 받는 잎이 전체의 16.38%를 차지하여 가장 많았고, 상대 PPFD 20~30%가 13.57%, 상대 PPFD 30~40%가 12.42%, 상대 PPFD 50~60%가 11.81%, 상대 PPFD 10~20%가 11.72%, 상대 PPFD

60~70%가 10.81%, 상대 PPFD 70~80%가 9.88%, 상대 PPFD 80~90%가 8.85%, 상대 PPFD 90~100%가 5.83%, 그리고 상대 PPFD 0~10%가 0.63%의 순으로 나타났다. 전체 수관의 잎이 받는 상대 PPFD의 평균은 50.9%로 계산되었는데 이는 미국 서부의 초지에서 보고된 40%보다 큰 값이었다(Valentini *et al.* 1995).

모델의 적용

대구 기상관측소에서 1994년 측정된 수평면일사량, 일최고 및 최저기온 등의 기상자료와 경북 칠곡군 동명면 덕산리 일대의 소나무림에서 측정된 자료를 입력하고, 계산 개시일 및 종료일을 각각 1994년 1월 1일 및 12월 31일로 하여 모델 PINUSCO2를 실행시킨 결과 소나무 개체군의 일 총생산(GPP), 호흡(PR) 및 순생산(NPP)의 연변화는 Fig. 3과 같았다.

소나무 개체군의 절기별 일 순생산은 춘분, 하지, 추분 및 동지에 각각 74.1, 80.5, 86.2 및 41.6 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹로 계산되었다. 연중 일 NPP의 최고 및 최저는 각각 5월 19일의 135.48 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹ 및 7월 21일의 -187.24 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹이었다. 각 절기의 일 NPP는 미국 서부 초지에서 4월의 평균 일 NPP로 보고된 66 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹ (150 mmol CO₂ · m⁻² · day⁻¹에서 환산)과 유사한 값이었다 (Valentini *et al.* 1995).

소나무 개체군의 절기별 일 총생산은 춘분, 하지, 추분 및 동지에 각각 102.48, 154.35, 162.77 및 66.05 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹로 계산되었다. 연중 일 GPP의 최고 및 최저는 각각 5월 30일의 206.26 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹ 및 7월 21일의 -1.30 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹인 것으로 나타났다. 소나무 개체군의 최고 일 GPP는 206.26 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹로서 미국의 서부지역에 생육하는 상록 참나무류(*Quercus durata* 및 *Q. agrifolia*)의 수관에 의한 6월의 평균 일 GPP 값인 230 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹보다 작은 값이었다 (Gamon *et al.* 1995).

소나무 개체군의 절기별 일 호흡은 춘분, 하지, 추분 및 동지에 각각 28.36, 73.83, 76.56 및

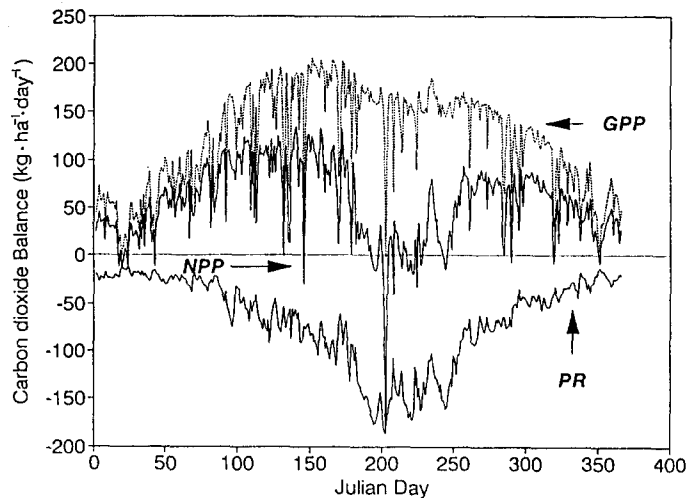


Fig. 3. Daily gross population productivity (GPP), net population productivity (NPP), and population respiration (PR) at the study site (35° 58' 00"N, 128° 35' 35"E) in the year 1994. (Abbreviations are shown in Appendix.)

Table 2. Monthly carbon dioxide budget (kg CO₂ · ha⁻¹ · month⁻¹) of the red pine population at the study site

Month	GPP	(%)	NPP	(%)	PR	(%)
Jan.	1,271	2.9	656	3.4	615	2.5
Feb.	1,935	4.4	1,290	6.6	645	2.6
Mar.	3,094	7.0	2,205	11.3	889	3.6
Apr.	4,565	10.4	2,875	14.8	1,690	6.9
May	5,024	11.4	2,840	14.6	2,185	8.9
Jun.	5,271	12.0	2,511	12.9	2,760	11.2
Jul.	4,760	10.8	22	0.1	4,738	19.3
Aug	4,809	10.9	436	2.2	4,373	17.8
Sep.	4,642	10.6	1,818	9.4	2,824	11.5
Oct.	3,913	8.9	2,063	10.6	1,849	7.5
Nov.	2,963	6.7	1,737	8.9	1,226	5.0
Dec.	1,740	4.0	983	5.1	757	3.1
Sum	43,986	100.0	19,435	100.0	24,550	100.0

24.50 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹로 계산되었다. 연중 일 PR의 최고 및 최저는 각각 7월 21일의 185.94 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹ 및 1월 23일의 12.16 kg CO₂ · ha⁻¹ · day⁻¹로서 기온이 연중 최고 및 최저로 나타난 날과 일치하였다.

소나무 개체군의 일 GPP, 일 NPP 및 일 PR을 월별로 누적하여 Table 2에 열거하였다. 월 NPP의 최대 및 최소는 4월의 2,875 및 7월의 22 kg CO₂ · ha⁻¹ · month⁻¹로, 그리고 월 GPP의 최대 및 최소는 6월의 5,271 및 1월의 1,271 kg CO₂ · ha⁻¹ · month⁻¹로 계산되었다. 3월에서 10월 사이 8개월 동안의 월 NPP가 연 NPP의 75.9%에 이르고 있었으며, 낙엽수의 비생육기인 12월, 1월 및 2월 동안의 월 NPP도 연 NPP의 15.1%를 차지하고 있었다. 한편 7월 및 8월에는 기온의 상승에 의한 호흡의 증가와 맑은 날 수의 감소에 따른 광합성의 저하가 소나무 개체군의 이산화탄소 수지를 악화시켜 2개월 동안의 NPP는 연 NPP의 2.3%에 불과한 것으로 계산되었다. 따라서 소나무 개체군의 연생장은 봄과 가을의 생장에 의하여 주도되는 것으로 보인다.

소나무 개체군의 연 GPP, 연 PR 및 연 NPP는 43,986, 24,550 및 19,435 kg CO₂ · ha⁻¹ · yr⁻¹으로서 연 PR이 연 NPP보다 약 26% 만큼 많았다. 소나무 개체군의 연 GPP에 대한 연 PR의 비율 44.2%는 조림 후 6년 이상된 잣나무 유럽에서 보고된 43~45%와 일치하였으나 (김 등 1988), 갈대, 천일사초 및 갯잔디 군락의 71~85% 보다는 낮았다 (Kim *et al.* 1986).

1994년 중 소나무 개체군에 조사된 GR의 총량 5,060.10 MJ · m⁻² · yr⁻¹은 11,314 mol · m⁻² · yr⁻¹의 PPFD에 해당하며, 소나무 개체군의 연 GPP는 43,986 kg CO₂ · ha⁻¹ · yr⁻¹로서 99.97 mol CO₂ · m⁻² · yr⁻¹로 환산할 수 있다. 이에 따라 빛에너지가 GPP 전환된 효율을 계산하면 0.00884 mol CO₂ / mol PPFD 가 된다. 이는 New England의 삼림에서 보고된 빛에너지 이용 효율 0.01 mol CO₂ / mol PPFD와 유사한 값이었다 (Ruimy *et al.* 1994).

녹색식물이 순광합성으로 흡수한 1 g의 CO₂는 0.65 g의 건조유기물량에 해당하므로 (Larcher 1980), 소나무 개체군의 연 NPP인 19,435 kg CO₂ · ha⁻¹ · yr⁻¹을 건조 유기물량으로 환산하면 12.63 ton DM · ha⁻¹ · yr⁻¹이 된다. 그런데 수확법으로 추정된 연 NPP는 9.62 ton DM · ha⁻¹ · yr⁻¹이었다. 따라서 본 연구에서 PINUSCO2를 실행시킨 결과를 물질 생산량으로 환산한 연 NPP는 수확법으로 추정된 것보다 31.3%만큼 과다한 것으로 나타났다. 모델 PINUSCO2가 수

확범보다 연 NPP를 과다하게 추정하는 원인의 일부는 PINUSCO2에서는 4~5월에 야외에서 빈발할 것으로 예상되는 수분결핍에 따른 소나무의 광합성 저하가 고려되지 않기 때문으로 추측되며, 이 점은 PINUSCO2가 개선되어야 할 부분으로 판단된다. 수관 내의 소나무 잎에 조사되는 PPFD는 바람 등의 영향으로 짧은 시간 동안에도 급격히 변할 수 있는데 반하여 PINUSCO2에서는 PPFD가 일정하게 지속되는 것으로 가정한 것도 Gross(1982)가 지적인 바와 같이 소나무 NPP의 과다 추정에 기여했을 것으로 사료된다. 그리고 PINUSCO2에서는 뿌리의 온도를 기온과 동일하다는 가정에 따라 뿌리의 호흡을 계산하였으나 기온과 지온의 차이를 감안할 때 추정된 뿌리의 호흡량은 실제와 상당한 차이가 있을 것으로 판단된다.

한편 PINUSCO2의 초기 입력자료의 하나인 소나무 현존량의 전국 분포에 관한 자료를 원격탐사 등의 기법으로 얻는다면 모델 PINUSCO2를 전국에 적용하여 한국에 생육하는 소나무 개체군의 이산화탄소 교환량도 추정이 가능할 것이다.

적 요

소나무 개체군의 광합성 및 호흡에 따른 이산화탄소 수지의 추정을 위하여 식물 생리가 반영된 모델 PINUSCO2를 개발하였다. PINUSCO2는 환경요인과 생물요소로 구성되어 있다. 환경요인은 수평면일사량과 일최고 및 일최저기온이며, 생물요소는 개체군의 잎, 가지, 줄기, 및 뿌리로 구분된 각 기관의 현존량이 상태변수로 정의되어 있다. 소나무의 순광합성량은 수관 내의 PPFD에서의 순광합성률과 잎의 현존량을 이용하여 계산되며, 각 기관의 호흡량은 온도에 따른 호흡률을 나타내는 지수 식에 따라 1시간 단위로 추정된다.

PINUSCO2를 1994년 대구지방의 기후자료로 경북 칠곡군 동명면 덕산리(35° 58' 00"N, 128° 35' 35"E) 일대의 소나무림에 적용한 결과, 소나무 개체군의 연 총생산, 순생산 및 호흡은 각각 43,986, 19,435 및 24,550 kg CO₂ · ha⁻¹ · yr⁻¹으로 추정되었다. 소나무 개체군의 연생장은 봄과 가을의 이산화탄소 수지에 의하여 주도되지만 동절기의 성장도 연생장의 15%에 이르고 있었으며, 하절기의 이산화탄소 수지는 심각하게 악화되었던 것으로 나타났다.

인용문헌

- 김용택 · 이승우 · 김준호. 1988. 잣나무 유림의 수령에 따른 생산량 및 태양에너지 이용효율 비교. 식물학회지 11:83-95.
- 김준호. 1976. 삼림의 생산구조와 생산력에 관한 연구. III. 리기다 소나무와 리기테다 소나무의 비교. 식물학회지 19:85-91.
- 김준호 · 윤성모. 1972. 삼림의 생산구조와 생산력에 관한 연구. II. 춘천지방의 소나무림과 신갈나무림의 비교. 식물학회지 15:71-78.
- 서계홍. 1996. 일조시간을 이용한 대구지방 광합성 광자선속밀도의 추정. 한국생태학회지 19:65-70
- 임병선 · 서계홍 · 이점숙. 1993. 나도해 해상 국립공원 상록활엽수의 수분상태와 광합성능. 한국생태학회지 16:353-364.
- 지광재. 1996. 대기오염지역과 대조지역에서 대기오염물질에 대한 리기다소나무 바늘잎의 생태적 반응 비교. 석사학위논문. 서울대학교, 서울. 87p.

- 채명인 · 김준호. 1977. 물오리나무와 상수리나무 숲의 생산력 비교. 한국생태학회지 1:57-65.
- Agren, G.I., R.E. McMurtrie, W.J. Parton, J. Pastor and H.H. Shu. 1991. State-of-the-art of models of production-decomposition linkage in conifer and grassland ecosystems. *Ecological Applications* 1:118-138.
- Detling, J.K., W.J. Parton and H.W. Hunt. 1979. A simulated model of *Bouteloua gracilis* biomass dynamics on the north American shortgrass prairie. *Oecologia* 38:167-191.
- Farquhar, G.D. and S. von Caemmerer. 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler (eds.), *Physiological Plant Ecology. II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Encyclopedia of Plant Physiology, New series, Volume 12B. Springer-Verlag, Berlin, pp. 549-587.
- Gamon, J.A., C.B. Field, M.L. Goulden, K.L. Griffin, A.E. Hartley, G. Joel, J. Penuelas and R. Valentini. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological Applications* 5:28-41.
- Graumlich, L.J., L.B. Brubaker and C.C. Grier. 1989. Long-term trends in forest net primary productivity: Cascade mountain, Washington. *Ecology* 70:405-410.
- Hansen, J., D. Johnson, A. Lacis, S. Lebedeff, P. Lee, D. Rind and G. Russell. 1981. Climatic impact of increasing atmospheric carbon dioxide. *Science* 213:957-966.
- Jarvis, P.G. 1985. Transpiration and assimilation of tree and agricultural crops: the 'omega factor'. In M.G.R. Cannell and J.E. Jackson (eds.), *Attributes of Trees as Crop Plants*. Institute of Terrestrial Ecology, Monks Wood Experimental Station, Abbots Ripton, Huntingdonshire, England. pp.460-480.
- Jarvis, P.G. and A.P. Sandford. 1986. Temperate Forests. In N.R. Baker and S.P. Long (eds.), *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Elsevier, Amsterdam, pp.199-236.
- Kim, J.H., K.J. Cho, H.T. Mun and B.M. Min. 1986. Production dynamics of *Phragmites longivalvis*, *Carex scabrifolia* and *Zoysia sinica* stand of a sand bar at the Nagdong river estuary. *Korean J. Ecol.* 9:59-71.
- Kira, T. and T. Shidei. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Japanese J. Ecol.* 17:70-80.
- Kwak, Y. and J. Kim. 1992. Secular changes of density, litterfall, phytomass and primary productivity in mongolian oak (*Quercus mongolica*) forest. *Korean J. Ecol.* 15:19-33.
- Larcher, W. 1969. Photosynthetic approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. *Photosynthetica* 3:150-166.
- Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, New York. 303p.
- Lee, W.S. 1993. Gas exchange rates and ascorbate and glutathione concentrations of *Pinus strobus* needles exposed to ambient ozone. *Korean J. Ecol.* 16:397-408.
- Lieth, H. 1972. Modelling the primary productivity of the world. *Nature and Resources*

8:5-10.

- Long, S.P. and J.-E. Hallgren, 1985. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. *In* J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long and J.M.O. Scurlock (eds.), *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*, Pergamon Press, Oxford, pp.62-94.
- Long, S.P., L.D. Incoll and H.W. Woolhouse, 1975. C₄ photosynthesis in cool temperate climates with reference to *Spartina townsendii*. *Nature* 257:622-624.
- McMurtrie, R.E., D.A. Rook and F.M. Kelliher, 1990. Modelling the yield of *Pinus radiata* on a site limited by water and nitrogen. *Forest Ecology and Management* 30:381-413.
- Mohren, G.M.J., C.P. Van Gerwen and C.J.T. Spitters, 1984. Simulation of primary production in even-aged stands of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 9:27-49.
- Mooney, H.A., R.W. Pearcy and J. Ehrlinger, 1987. Plant physiological ecology today. *BioScience* 37:18-20.
- Negisi, K. 1974. Respiration rates in relation to diameter and age in stem or branch sections of young *Pinus densiflora* trees. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 66:219-222.
- Ovington, J.D., D. Haitkamp and D.B. Lawrence, 1963. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystem in central Minnesota. *Ecology* 44:55-63.
- Poskuta, J.W. and C.J. Nelson, 1986. Role of photosynthesis and photorespiration and leaf area in determining yield of tall fescue genotypes. *Photosynthetica* 20:94-101.
- Potvin, C., M.J. Lechowicz and S. Tardif, 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71:1389-1400.
- Ruimy, A., G. Dediue and B. Saugier, 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *J. Geophysical Research* 99:5263-5284.
- Running, S.W. and J.C. Coughlan, 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling* 42:125-154.
- Valentini, R., J.A. Gamon and C.B. Field, 1995. Ecosystem gas exchange in a California grassland: Seasonal patterns and implications for scaling. *Ecology* 76:1940-1952.
- Wang, Y.P. 1988. Crown structure, radiation absorption, photosynthesis and transpiration. Dissertation, University of Edinburgh, Edinburgh.

(1995 년 2월 27일 접수)

Appendix. Definition of symbols and abbreviations with their units.

Term	Units	Definition
<i>C</i>	$\text{KJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Solar constant
GPP		Gross population productivity
<i>GR</i>	$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	Global radiation
<i>H</i>	hour	Time of a day
<i>I</i>	$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	Actual global radiation
<i>I₀</i>	$\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	Potential global radiation
<i>K</i>	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{g DM}^{-1} \cdot \text{ha}^{-1}$	Maximum photosynthetic rate
NPP		Net population productivity
<i>P₀</i>	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{g DM}^{-1} \cdot \text{ha}^{-1}$	Net photosynthetic rate
PPFD		Photosynthetic photon flux density
PR		Population respiration
<i>Q</i>	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	PPFD in canopy
<i>Q₀</i>	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	PPFD on a horizontal surface
<i>R_b</i>	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{g DM}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$	Respiration rate of branch
<i>R_l</i>	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{g DM}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$	Respiration rate of leaf
<i>R_r</i>	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{g DM}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$	Respiration rate of root
<i>R_t</i>	$\text{mg CO}_2 \cdot \text{g DM}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$	Respiration rate of trunk
<i>T</i>	°C	Air temperature
<i>TDN</i>	°C	Minimum air temperature of a day
<i>TDX</i>	°C	Maximum air temperature of a day
<i>TSR</i>	hour	Sunrise time of a day
<i>TSS</i>	hour	Sunset time of a day
<i>W_b</i>	kg DM /ha	Standing crop of branch
<i>W_l</i>	kg DM /ha	Standing crop of leaf
<i>W_r</i>	kg DM /ha	Standing crop of root
<i>W_t</i>	kg DM /ha	Standing crop of trunk
<i>α</i>	radian	Elevation angle of the sun