

# 생화학 및 생물리 모수들의 도출과 생권 모형 (SiB2)에의 적용

채남이· 김준  
연세대학교 대기과학과/지구환경연구소  
(1999년 8월 11일 접수)

## Derivation of Biochemical and Biophysical Parameters and Their Application to the Simple Biosphere Model (SiB2)

Nam-Yi Chae· Joon Kim  
Department of Atmospheric Sciences, Global Environment Laboratory,  
Yonsei University, Seoul, Korea, 120-749  
(Manuscript received 11 August 1999)

### ABSTRACT

Vegetation canopy plays an important role in CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O exchange between the biosphere and the atmosphere by controlling leaf stomata. In this study, rice (*Oryza sativa* L.), a staple crop in Asia was investigated to formulate its single leaf model of photosynthesis and stomatal conductance. Photosynthesis and stomatal conductance were measured with a portable infrared gas analyzer system. Other plant and meteorological variables were also measured. To evaluate empirical constants in this biochemical leaf model, nonlinear least squares technique was used. The maximum catalytic activity of enzyme and the maximum rate of electron transport were 100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  and 140  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (@ 35°C), respectively. The empirical constants, *m* and *b*, associated with stomatal conductance model were 9.7 and 0.06  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectively. On a leaf scale, agreements between the modeled and the measured values of photosynthesis and stomatal conductance were on average within 20%, and the simulation of diurnal variation was also satisfactory. On a canopy scale, the Simple Biosphere model (SiB2) was tested using the derived parameters. The modeled energy fluxes were compared against the micrometeorologically measured fluxes over a rice canopy. Agreements between the modeled and the measured values of net radiation, sensible heat and latent heat fluxes, and CO<sub>2</sub> flux (i.e., net canopy photosynthesis) were on average within 25%.

Key words : Photosynthesis, stomatal conductance, rice, biochemical model, SiB2

### 서론

지표 모수화를 위하여 다양한 생권 모형의 개발이 이루어지고 있다. Simple Biosphere model (SiB2)은 대기와 식생간의 이산화탄소와 수증기의 교환을 묘사할 수 있는 차세대 모형으로 그 특징은, 광합성과 전도도가 접합된 생화학 모형을 도입함으로써 사실적인

식물 군락의 광합성과 증발산의 산출이 가능하다는 점이다(Sellers 등, 1996).

SiB2의 생화학 모형과 관련된 과정을 이해하기 위하여 식생의 대부분을 차지하는 C<sub>3</sub>식물 중 아시아 농업 생태계를 대표하는 벼(*Oryza sativa* L.)를 대상으로 생화학 및 생물리 모수들을 도출하고 SiB2의 근간이 되는 생화학 단엽모형을 이용하여 단엽의 광합성과 기공전도도의 일변화를 묘사하여 검증하였다. 또한 이 모수들을 SiB2에 적용하여 묘사된 에너지 플럭스

Corresponding Author :

Nam - Yi Chae(cny@atmos30.yonsei.ac.kr)

와 이산화탄소 플럭스를 미기상학적 방법을 사용하여 관측한 실측값과 비교하였다.

## 이론적 배경과 관측

### 1. 이론적 배경

광합성(A)은 식물의 생화학 효소와 광합성 유효복사의 영향 중 제한되는 요소에 의해 결정된다(Farquhar 등, 1980). 이 때 효소의 활동에 관련된 가장 중요한 변수는 효소의 최대 촉매 활동율( $V_{cmax}$ )이며 온도의 함수로 나타낼 수 있다. 한편 광합성 유효복사, 즉 빛의 영향에 관련된 주요 변수는 전자의 최대 이동율( $J_{max}$ )이다. 기공전도도는( $g_{sw}$ ) 광합성, 잎 표면의 상대습도와 이산화탄소 농도 그리고 기압의 선형 함수로 표현할 수 있다. 이 함수의 기울기( $m$ )와 절편( $b$ )은 식물의 종류에 따라 다르나,  $C_3$ 와  $C_4$ 식물에 대하여  $m$ 은 약 4~9이고,  $b$ 는 약 0.01~0.04 mol  $m^{-2}s^{-1}$ 이다(Sellers 등, 1996).

#### (1) 광합성 모형

외부로부터 유입되는 공기, 기공, 그리고 잎 경계층의 상태를 고려하면 광합성, A는 다음과 같이 나타낼 수 있다(Farquhar 등, 1980; Leuning 등, 1995).

$$A = \min[A_v, A_j] - R_d \quad (1)$$

여기서  $\min[a,b]$ 는  $a, b$  둘 중에서 작은 값을 선택함을 의미한다. 따라서 광합성 A는  $A_v$ 와  $A_j$  중 작은 값에 의해 결정되고,  $R_d$ 는 호흡으로 주로 잎의 온도의 영향을 받는다.  $A_v$ 는 Rubisco에 의해 제한 받는 광합성 값으로 다음과 같이 계산된다.

$$A_v = V_{cmax} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c(1 + O_i/K_o)} \quad (2)$$

$$V_{cmax} = \frac{V_{cmax0} \exp[(H_v/R T_0)(1 - T_0/T_l)]}{1 + \exp[(S_v T_l - H_d)/(R T_l)]} \quad \dots\dots\dots (3)$$

$V_{cmax}$ 는 효소 Rubisco의 최대 촉매 활동율이고  $\Gamma^*$ 는 호흡이 없을 때  $CO_2$  보상점이며,  $O_i$ 는 세포간 산소 농도,  $C_i$ 는 세포간 이산화탄소 농도이다.  $K_c$ 와  $K_o$ 는 각각  $CO_2$ 와  $O_2$ 에 대한 Michaelis 계수이다. 식 (3)에서  $T_0$ 는 기준 온도(293.2 K)이고  $T_l$ 은 잎 온도이며,

$H_v$ 는 활성화에너지,  $H_d$ 는 불활성에너지 그리고  $S_v$ 는 엔트로피를 나타낸다. 또한  $V_{cmax0}$ 는  $T_0$ 에서의  $V_{cmax}$  값을 의미한다.  $R$ 은 보편 기체상수(8314.3 J kmol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>)이다. 대부분의 변수들은 경험 상수이므로,  $V_{cmax}$ 는 온도의 함수로 계산된다 (Farquhar 등, 1980, Harley 등, 1992).

전자의 이동율에 의해 제한 받는 광합성,  $A_j$ 는 다음 식으로 표현된다.

$$A_j = \frac{J}{4} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + 2\Gamma^*} \quad (4)$$

$J$ 는 흡수된 광합성 유효 복사에 대한 전자 이동율이다.  $J$ 는 Smith (1937)에 의해 다음과 같이 구할 수 있다.

$$J = \frac{\alpha PAR}{(1 + \frac{\alpha^2 PAR^2}{J_{max}^2})^{1/2}} \quad (5)$$

$$J_{max} = \frac{J_{max0} \exp[(H_j/R T_0)(1 - T_0/T_l)]}{1 + \exp[(S_j T_l - H_d)/(R T_l)]} \quad \dots\dots\dots (6)$$

여기서  $\alpha$ 는 태양에너지 전환 효율이며, PAR은 광합성 유효복사이다.  $J_{max}$ 는 전자의 최대 이동율이고  $J_{max0}$ 는  $T_0$ 에서의  $J_{max}$  값을 의미한다. 식 (3)의 경우와 같이 식 (6)의 경우도  $J_{max}$  값이 온도에 의해 결정되는 것을 알 수 있다. 변수  $K_c, K_o$ 와  $\Gamma^*$ 도 온도의 함수로 계산된다(Brooks와 Farquhar, 1985).

#### (2) 기공 전도도 모형

기공은 기공주위의 환경(광합성 유효 복사, 온도, 습도, 근락권 경계층의 상태, 그리고  $CO_2$ 의 농도 등)에 영향을 받는다. 수증기에 대한 기공 전도도  $g_{sw}$ 는 다음과 같이 나타내어진다(Ball 등, 1987; Collatz 등, 1992).

$$g_{sw} = m \frac{A h_s P}{C_s} + b \quad (7)$$

여기서,  $h_s$ 와  $C_s$ 는 각각 잎 표면에서의 상대습도와 이산화탄소의 농도이며, P는 대기 압력이다.  $m$ 과  $b$ 는 경험계수로서 선형회귀분석으로부터 유도된다.

$m$ 은  $C_3$  식물인 경우 대략 9, 그리고  $C_4$  식물인 경우는 약 4이고,  $b$ 는  $C_3$ 는 약 0.01 mol  $m^{-2}s^{-1}$  그리고  $C_4$ 는 약 0.04 mol  $m^{-2}s^{-1}$ 이다(Ball, 1988).

### (3) 광합성과 기공 전도도의 접합

$C_i$ 는 광합성 모형의 입력 자료이며  $C_i$ 와  $g_{sw}$ 의 함수로 표현된다.  $A$ 와  $g_{sw}$ 를 알면 다음 식으로부터  $C_i$ 를 계산할 수 있다.

$$C_i = C_s - \frac{1.6AP}{g_{sw}} \quad (8)$$

식 (1), (2), (4), (7)과 함께 식 (8)을 풀면 동시에 광합성과 기공전도도가 계산된다. 초기  $C_i$ 는 임의 값으로 설정한 후 반복해법(iterative solution method)을 통해 초기의 임의 값  $C_i$ 와 식 (8)에 의해 계산된  $C_i$ 값의 차가  $0.1 \mu\text{mol mol}^{-1}$  보다 작으면 계산을 멈춘다. 이때의  $A$ ,  $g_{sw}$ 와  $C_i$ 값이 최종값으로 결정된다.

## 2. 관측

1997년과 1998년의 8월 동안 경기도 병점의 논에서 벼에 대한 관측을 실시하였다. 8월 말(등숙기) 관측된 벼 군락 높이는 평균 1.0m이고, LAI는 대략 5.0 이었다. 이 연구에 사용된 관측 기기는 휴대용 적외선 기체 분석기(LICOR, Model LI-6400)를 사용하였다.

본 연구는 식물의 생화학 및 생물리 요소의 변동을 알아보기 위하여 환경변화를 인위적으로 조절하여 관측하였다. 특히 광량의 조절은 인공적인 광원(LED)을 이용하였고, 외부로부터 유입되는  $\text{CO}_2$  농도를 조절하여 세포간  $\text{CO}_2$  농도를 조절하였다. 각각의 변화에 대하여 온도(25, 30, 35°C)와 포차의 변화에 따른 광합성과 기공 전도도의 반응을 관측하였다. 또한 기상 변수들을 인위적으로 조절하지 않은 상태에서 12시간 동안의 광합성, 기공 전도도와 각종 식물 및 기상변수들을 관측하였다.

## 결과 및 토의

### 1. 관측결과

그림 1은 외부 이산화탄소 농도가  $320(\pm 10)$  ppm, 포차 2 kPa인 환경에서 온도가 25°C, 30°C, 35°C일 때, PAR 증가에 대한  $A$ 의 반응을 나타낸 것이다. PAR이 증가함에 따라  $A$ 가 비선형적으로 증가한다. 그림 2는 각각 다른 온도에서, 세포내 이산화탄소 농도,  $C_i$ 의 변화에 따른  $A$ 의 변화를 나타낸 것이다.  $A$ 는 온도 변화에 대하여 큰 차이를 보이며 그림 1과 같이, 높은 온도에서  $A$ 의 값이 커지고  $C_i$ 가 증가함에 따라  $A$ 가 비선형적으로 증가한다. 이 비선형 반응 곡

선은 효소에 의해  $A$ 가 조절되는 부분( $A$ 가 초기의 최대 기울기를 보이는 부분)과 빛에 의해  $A$ 가 조절되는 부분( $A$ 가 더 이상 증가하지 않는 부분)으로 나눌 수 있다.

그림 3은 대체적으로 맑은 날, 오전 7시에서 오후 7시까지 12시간 동안 PAR, 광합성, 기공 전도도, 그리고 잎 온도 변화에 대한 관측 결과이다. 관측 방법은 인위적인 환경 조절을 하지 않은 상태에서 잎을 챔버에 장치한 후, 15분간의 관측값을 평균하여 기록하였다. PAR의 변화에 따라 광합성, 기공 전도도 그리고 잎 온도의 반응은 같은 양상을 갖고 나타나지만, 잎 온도의 경우 광합성과 기공 전도도에 비해 상대적으로 덜 민감함을 알 수 있다.

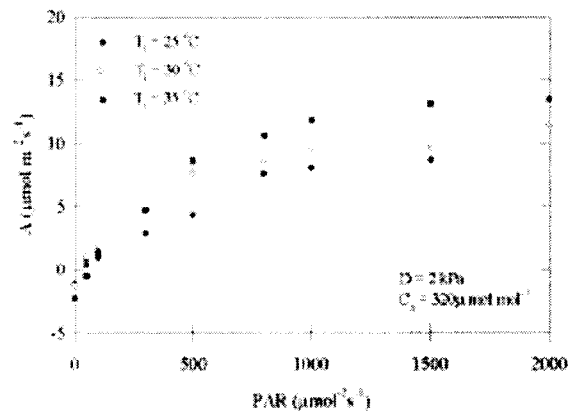


Fig. 1. Photosynthesis( $A$ ) and photosynthetically active radiation(PAR) at 25°C, 30°C and 35°C measured from 8 to 15 August 1997 ( $D$  is vapor pressure deficit and  $C_s$  is ambient  $\text{CO}_2$  concentration)

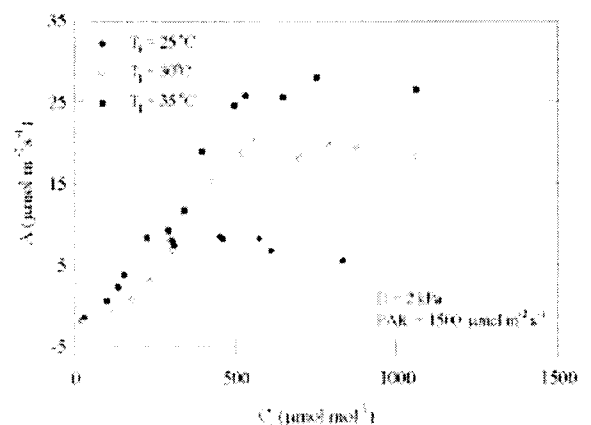


Fig. 2. Photosynthesis( $A$ ) and  $\text{CO}_2$  concentration( $C_i$ ) at 25°C, 30°C and 35°C measured from 7 to 12 August 1997.

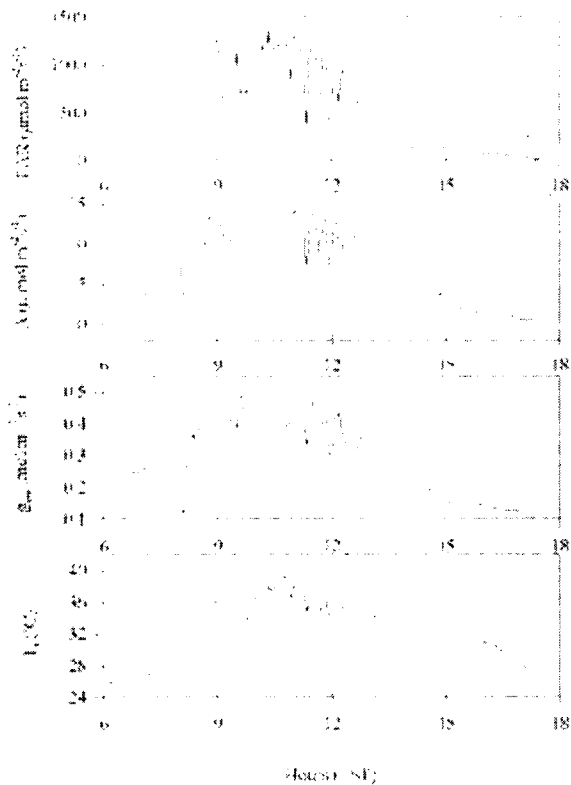


Fig. 3. Diurnal patterns of photosynthetically active radiation (PAR), photosynthesis(A), stomatal conductance( $g_{sw}$ ) and leaf temperature( $T_l$ ) (23 August 1997).

## 2. 생화학 모수의 도출

그림 2의 관측자료로부터 비선형 회귀방법을 이용하여 생화학 모수인  $V_{cmax}$ 와  $J_{max}$ 를 도출하였다. 즉, 식 (2)를 식 (1)에 대입한 후 곡선의 기울기가 급격히 변화하는 경계점 이전의 자료로부터 비선형 회귀방법에 의해  $V_{cmax}$ 를 도출하고, 식 (4)와 식 (5)를 식 (1)에 대입한 후, 그림 2의 전 범위의 자료를 이용하여 비선형 회귀방법으로  $J_{max}$ 를 도출하였다 (Wullschlegel, 1993). 이 때 PAR은  $1500 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  이었고, 각 온도( $25^\circ\text{C}$ ,  $30^\circ\text{C}$ ,  $35^\circ\text{C}$ )에 대한 A와  $C_s$ 의 변화 관측자료로부터 도출된  $V_{cmax}$ 와  $J_{max}$ 는 각 온도에 대하여  $35 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $77 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $100 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 와  $42 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $113 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $141 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었다. 이 값들은 Wullschlegel(1993)의 연구에서 온도  $34^\circ\text{C}$ , PAR  $1800 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 도출한  $V_{cmax}$  ( $91 \pm 5$ ,  $83 \pm 13$ ,  $108 \pm 15 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )와  $J_{max}$  ( $190 \pm 3$ ,  $184 \pm 6$ ,  $229 \pm 12 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )의 값과 크게 다르지 않다.

Table 1. Values of  $J_{max}$ ,  $V_{cmax}$  and the ratios of  $J_{max}$  to  $V_{cmax}$  at  $25^\circ\text{C}$ ,  $30^\circ\text{C}$  and  $35^\circ\text{C}$ .

Temperature ( $^\circ\text{C}$ )	$J_{max}$ ( $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$V_{cmax}$ ( $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$J_{max}/V_{cmax}$
25	42	35	1.2
30	113	77	1.5
35	141	100	1.4

## 3. 생물리 모수의 도출

Ball & Berry 상수인  $m$ 과  $b$ 의 도출은 식 (9)에서 관측된 자료의 선형회귀분석( $r^2 = 0.83$ )으로부터 얻어진 기울기와 절편 값이다(그림 4). 즉  $g_{sw}$ 는  $A h_s P / C_s$  대하여 선형적인 관계를 갖고 있다.  $m$ 과  $b$ 를 도출하는 과정 중 PAR이  $50 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 보다 작은 경우, 외부 이산화탄소 농도,  $C_s$ 가  $100 \mu \text{mol mol}^{-1}$ 보다 작은 경우와 A가  $0 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  일 때의 자료는 제외되었다 (Ball and Berry, 1992).  $m$ 과  $b$ 의 값은 각각 9.7과  $0.06 \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 일반적인  $C_3$  식물의 경우( $m = 9$ ,  $b = 0.01 \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )와 비교하여 매우 비슷한 값이다.

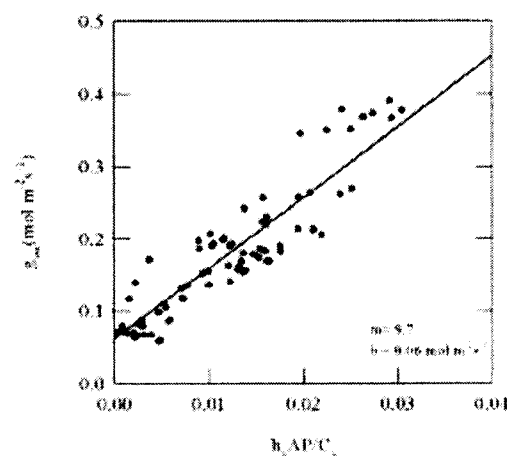


Fig. 4. Relationship between stomatal conductance( $g_{sw}$ ) and the empirical function of photosynthesis(A), leaf surface relative humidity( $h_s$ ), atmospheric pressure(P) and leaf surface  $\text{CO}_2$  partial pressure( $C_s$ ).

#### 4. 일변화의 모사와 검증

단엽 모형의 모사와 검증은 일변화 관측 자료를 이용하여 모형의 일변화 모사 결과와 비교하였다. 그림 5는, 변수 유도에 사용된 자료가 아닌 독립적으로 관측된 일변화 자료를 이용하여, 두 가지 방법에 의해 계산된  $A$ 와  $g_{sw}$ 를 모형 결과와 비교하여 나타내었다.  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 의 값을 온도 함수(식 (3)과 식 (6))를 사용하여 계산하였고, 또 다른 방법은  $J_{m\max}$ 와  $V_{cm\max}$ 의 비례관계(Table I)를 이용하여 계산하였다.

첫 번째 방법은,  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 에 대한 식 (3)과 식 (6)에서 변수들의 대부분이 경험상수이므로  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 가 온도에 의해 결정되어  $A_v$ 와  $A_j$ 가 계산되고, 두 값 중 제한되는 값이 광합성으로 선택되어 계산된다. 두 번째 광합성 계산 방법은  $A$ 와  $C_i$ 의 관계의 관측 자료(그림 2)에서 유도된  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 를 각각의 온도에 따라 구한 비를 이용하여 광합성을 계산한다. 그러나 단엽 모형의 계산 결과에 있어 주목해야 할 점은 광합성을 제한하는 값이  $A_j$ 라는 점이다. 즉, 대부분의 광합성의 값은 빛에 의해 조절된다. 따라서 두 방법의 경우에서도 마찬가지로 결국은  $J_{m\max}$ 가 큰 영향을 주는 요인으로  $A$  값을 결정한다. 단엽 모형의 두 방법에 의한 계산 결과를 비교해 보면, 오전 10시에서 오후 2시 사이의 계산 값이 뚜렷이 다른 양상을 보인다. 그것은 온도식 (6)에 의해  $J_{m\max}$  값은 기온이 35 °C를 전후로 하여 감소하므로,  $J_{m\max}$ 는 챔버안의 잎의 온도가 35°C 이상이 되는 정오를 중심으로 하여 값이 작아진다. 따라서  $J_{m\max}$ 의 계산으로  $A$ 의 값은 작게 계산된다. 그러나  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 의 비를 이용한 계산의 결과는 온도식에 의한 결과와는 달리 정오에서 최고값을 나타내며,  $g_{sw}$ 의 경우도 같은 결과이다. 즉 비를 이용한 계산 결과가 일변화를 상대적으로 잘 나타내었다.

일변화의 관측 결과를 이용한  $A$ 과  $g_{sw}$ 의 검증에 있어서,  $J_{m\max}$ 와  $V_{cm\max}$ 의 비를 적용한 경우가 온도식을 이용한 경우보다 관측값과 비교하여 더욱 일치함을 알 수 있었다. 보다 반복적이고, 다양한 관측 자료를 이용한다면 단엽 모형을 검증하는데 보다 효과적일 것이다.

#### 5. SiB2 생권 모형을 이용한 생화학 및 생물리 모수의 적용

##### (1) 위성자료를 이용한 단엽에서 군락 규모 확장

SiB2에서는 단엽에서 군락 규모로 확장하기 위하여 군락을 하나의 큰 잎(big leaf)으로 가정하고, LAI를 고려하여 단엽에서 일어나는  $A$ 와  $g_{sw}$ 의 계산 과정을

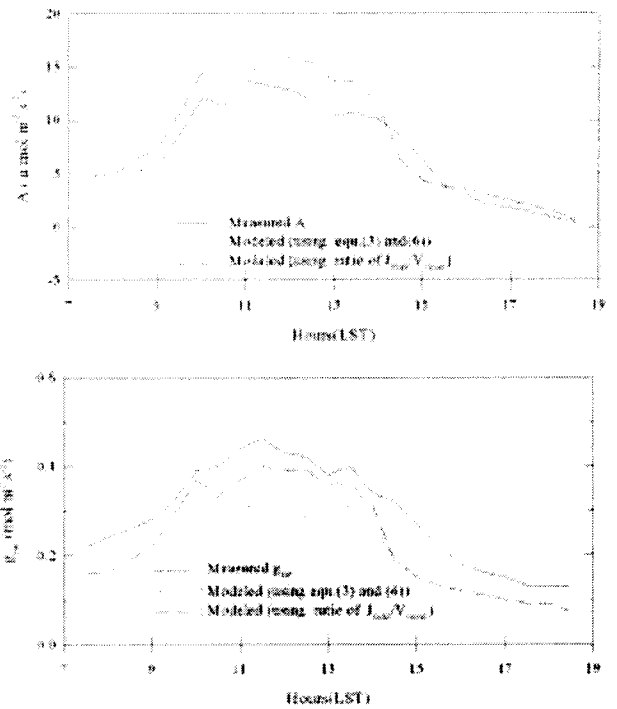


Fig. 5. Comparison of modeled diurnal variations those of measured photosynthesis( $A$ ) stomatal conductance( $g_{sw}$ )

군락 규모로 확장하여 군락 전체에서의 광합성( $A_c$ )과 기공 전도도( $g_c$ )를 계산한다. Sellers 등 (1992)은 잎의 질소 함유량과  $V_{m\max}$ 의 군락내의 수직 변화가 군락내로 투과되는 PAR의 시간 평균된 수직 분포를 따른다고 가정하고, 군락 규모의  $V_{m\max}$ 와 군락으로 들어오는 PAR을 다음과 같이 계산하였다.

$$V_{\max L} = V_{\max 0} e^{-\bar{k}L} \quad (9)$$

$$F_{\pi} \cdot n \approx F_{\pi 0} \left[ \frac{G(\mu)}{\mu} \right] e^{-\bar{k}L} \quad (10)$$

여기서  $V_{\max L}$ 와  $F_{\pi}$ 은 각각 엽면적 지수가  $L$ 일 때의  $V_{m\max}$ 와 PAR의 값이며,  $V_{\max 0}(=V_{cm\max})$ 와  $F_{\pi 0}$ 은 군락 상층부에서의  $V_{m\max}$ 와 PAR의 값이다.  $\bar{k}$ 는 시간 평균된 PAR의 소산계수이다.  $F_{\pi 0}$ 은 직달 복사와 산란복사를 포함하고,  $G(\mu)$ 는 입사하는 복사( $\mu$ ) 방향의 잎의 투영이다. 위의 식을 단엽 규모에서의 광합성과 기공 전도도 방정식들에 대입한 후, 군락의 높이에 따라 적분하면, 군락에서의  $A_c$ 를 계산한다.

$$A_c = A_{n0} \Pi \quad (11)$$

Table 2. Definition of components of the canopy-scale photosynthesis - conductance equations

군락의 생물리적 변수	=	잎의 생리학적 또는 복사율의 한계(상층잎)	환경적인 강제력 또는 되먹임 항	군락의 PAR-사용 변수
$A_c, g_c$	.	$[V_{max0}, F_{x0}]$	$[B1 \dots B6]$	$[\Pi]$

$$\Pi = \frac{VN(1 - e^{-\bar{k}L_T/V})}{k} \approx FPAR/\bar{k} \quad (12)$$

$\Pi$ 는  $FPAR/\bar{k}$ 로 나타낼 수 있고, FPAR은 식생에 의해 흡수되는 PAR의 부분을 나타내며, V는 식생이 지면을 덮고 있는 비율을 나타낸다. 이렇게 계산된  $A_c$ 는  $g_c$ 를 계산하는데 사용된다.

$$g_c = m \frac{A_c}{c_s} h_s P + bL_T \quad (13)$$

요약하면, 군락 전체의 광합성과 기공 전도도를 아래와 같이 간략하게 표현할 수 있다.

여기서 [B1 ...B6]는  $A_c$ 와  $g_c$ 에 영향을 미치는 온도, 습도, 이산화탄소 농도, 토양 수분 스트레스 등의 환경 변화에 관련된 항들이다. 이 식은 군락 상층부에 있는 잎의 역할과  $\Pi$ 의 기여도가 중요함을 나타낸다. 특별히,  $A_c$ ,  $g_c$ ,  $\Pi$ , 그리고 FPAR 등이 식생 지수인 Simple Ratio (SR)가 선형관계를 가지고 있기 때문에, 인공위성 자료로부터 끌어낼 수 있는 중요한 항들이다 (Sellers 등, 1992).

$$FPAR \propto SR = \frac{a_n}{a_v} \quad (14)$$

$a_n$ 과  $a_v$ 는 각각 근 적외선 반사율과 가시광선 반사율을 나타낸다. 지구 규모로 확장하는데 있어서, 식생과 관련된 SR, NDVI, FPAR과 같은 위성자료의 사용은 지속적이고 일관성 있는 생권의 감시를 가능하게 한다.

## (2) 생화학 및 생물리 모수의 적용

도출된 생화학 및 생물리 모수를 SiB2에 적용하기 위하여 1996년의 IREX (International Rice Experiment: 최태진, 1998)의 논에서 관측한 자료를 입력자료로 사용하여 SiB2의 자립판을 실행하였다. 그림 6은 논에 물이 없었던 1996년 8월 8일의 순복사,

현열과 잠열 플럭스, 그리고  $CO_2$  플럭스(즉, 순 군락 광합성)의 관측 값과 모형 결과를 비교한 것이다. 순복사의 경우, 관측 값과의 비교에 있어 정오를 전후로 80 ~ 90  $Wm^{-2}$ 로 13%정도 과대 평가 하고, 따라서 현열과 잠열 플럭스도 정오를 전후로 과대 평가하고 있다. 전반적으로 모사된 값들은 평균 20%의 범위 내에서 관측 값과 일치하고 있다.  $CO_2$  플럭스 경우, 모형에서 모사된 값은 순 군락 (net canopy) 광합성인 반면에, 미기상학적으로 관측된  $CO_2$  플럭스는 토양  $CO_2$  플럭스가 포함되어 있다.

따라서, Kim 과 Verma (1991)에 제시된 바와 같이, 같은 날에 동시 관측된 토양  $CO_2$  플럭스 값을 관측된 군락의  $CO_2$  플럭스 값으로부터 제외한 후에 모형의 결과와 비교하였다. 이때 관측 값과 모사 결과는 정오를 전후로 약  $-40 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 로 매우 잘 일치하나, 늦은 오후 시간에는 감소율에 있어서 두드러진 차이를 보이고 있다. 3시 이후로 관측 결과는 점차적으로

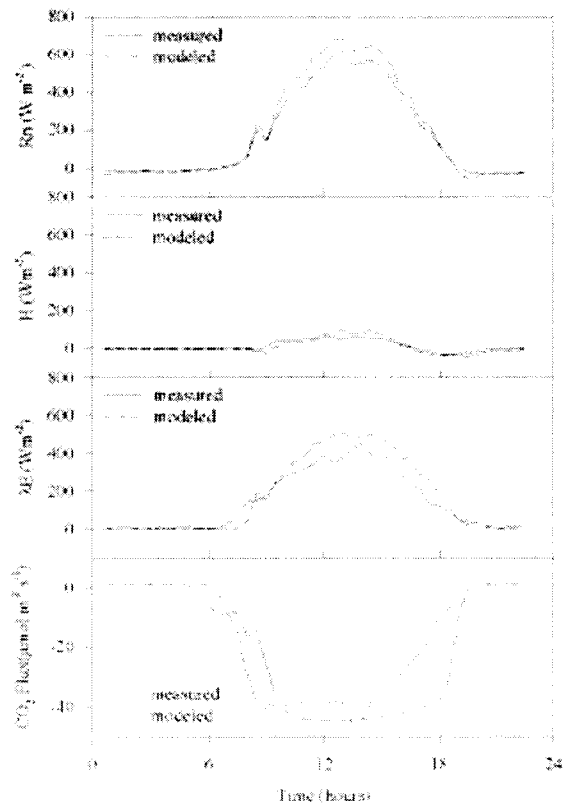


Fig. 6. Comparison of modeled and measured net radiation, sensible heat flux, latent heat flux and  $CO_2$  flux (8 August 1996).

감소하는 반면, 모형 결과는 오후 6시까지 일정한 값

을 유지하면서 미세하게 감소하다가 6시 이후에 큰 폭으로 감소되었다. 오전 6시 이후 복사량이 증가하는 순간부터 광합성은 빠르게 증가하여 곧 포화되어 한 낮에 일정한 값을 유지하고 있는 점에 있어서는 관측과 모형이 대체로 일치하고 있으나 늦은 오후에는 현격한 차이를 보인다. 실제 관측에서도, 광합성 유효복사량에 대한 단엽의 광합성 반응은 PAR이  $120 \sim 130 \text{ W m}^{-2}$  ( $500 \sim 600 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )되는 범위에서 빠르게 증가한다. 늦은 오후에 나타나는 차이점을 제외하면, CO<sub>2</sub> 플럭스의 경우, 모사결과는 25%의 범위내에서 관측값과 일치하였다.

### 요약 및 결론

아시아의 주요 농작물인 벼를 대상으로 복사, 습도, 온도, 그리고 대기 중 이산화탄소 농도 등의 환경변화에 따른 광합성과 기공 전도도의 측정을 야외에서 실시하였다. 벼의 경우,  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 는 각각 온도  $25 \sim 35^\circ\text{C}$ 의 범위에서  $35 \sim 100 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 와  $42 \sim 141 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었고, Wullschlger (1993)의 연구에 발표된 벼의 값과 크게 다르지 않았다. 기공 전도도와 관련된 경험 상수인  $m$ 과  $b$ 는 각각 9.7과  $0.06 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었다(그림 4). SiB2에서 사용하고 있는 C<sub>3</sub>식물의 평균값과 비교하면, 약간의 차이를 보인다.

생화학 모형을 이용한 단엽 규모 모사 및 검증에서, 광합성과 기공의 변화는  $V_{cm\max}$ 보다는  $J_{m\max}$ 에 의해서 주로 조절되었다. 이것은 광합성 유효복사의 영향이 상대적으로 더 중요함을 의미한다. 생권 모형 SiB2와 관련하여 주목해야 할 점은, 생화학 단엽 모형을 군락 내에서 다층 모형을 사용하여 군락규모로 확장하기보다는, 최상층의 값과 흡수된 광합성 유효복사를 규모 인자로 활용하여 군락의 광합성과 전도도를 계산한다는 것이다.

생화학 모형을 이용한 일변화 모사는  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 를 계산하는 두 가지 방법, 즉 (1)온도의 함수로 나타내는 방법과 (2)  $V_{cm\max}$ 와  $J_{m\max}$ 의 비례 관계를 이용하는 방법을 각각 사용하였다. 모사된 광합성과 기공 전도도의 일 변화는 각각 관측된 일 변화의 값과 비교하여, 평균 20%의 범위 내에서 일치하였고, 일변화의 양상도 만족할 만하였다. 두 모사 방법을 비교한 결과, 비례관계를 이용하여 모사된 광합성과 기공전도도 값이 크기와 일변화의 양상 면에서 실측값에 더 가까운 것으로 나타났다.

도출된 생화학 및 생물리 변수를 SiB2에 적용하여 관계되지 않은 논에서의 순복사, 현열과 잠열 플럭스에 대한 모사 값과 관측 값을 비교하였다. 생권 모형의 결과는 평균 20% 범위 내에서 관측 값과 일치하

였고, SiB2의 CO<sub>2</sub> 플럭스 모사결과에서는 광합성이 낮은 복사량에 민감한 반응을 보였으며 관측 결과와 평균 25%내에서 일치하였다.

### 사 사

이 연구는 98년도 교육부 학술 연구 조성비 연구 98-015-D00289, 첨단농업기술개발사업(295133-4)에 의한 농림부의 농림 특성과제에 따른 경희대학교와 협동 연구과제, 연세대학교 이과대학 대학원 중심대학의 기자재 구입의 지원과 환경부와 과학기술부가 공동으로 주관하는 지구 환경 감시 및 기후 변화 예측 기술 개발(G7 Project)의 지원에 수행되었으며 그 지원에 감사드립니다. 아울러 실험전반에 걸쳐 아낌없는 지원과 도움을 주신 경희 대학교의 윤진일 교수, 농촌진흥원의 김성기 계장, 서울대학교 박은우 교수께 감사드리며, 실험과 연구 과정 중에 귀한 도움과 조언으로 함께 하여 준 권효정에게 깊은 고마움을 전합니다.

### 인용문헌

- 최태진, 1998: 지표-대기 상호작용 연구를 위한 에디 공분산 시스템의 최적화, 연세 대학교 대학원 석사학위 논문, 56p.
- Ball J. T., I. E. Woodrow, J. A. Berry, 1987: A model prediction stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In *Progress in Photosynthesis Research* (ed. I. Biggins), p221-224, Martinus Nijhoff, Publishers, The Netherlands.
- Ball J. T., 1988: An analysis of stomatal conductance. Ph. D. thesis, Stanford University, 89p.
- Ball J. T. and J. A. Berry, 1992: An analysis and concise description of stomatal responses to multiple environmental factors, *P. lanta*.
- Brooks A. and G. D. Farquhar, 1985: Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. Estimates from gas-exchange measurements on spinach. *Planta*, 165:397-406.
- Collatz, G. James, Miquel Ribas-Carbo and Joseph A. Berry, 1992: Coupled Photosynthesis-Stomatal Conductance Model for Leaves of

- C<sub>4</sub> Plants. *Aust. J. Plant Physiol.*, **19**:519-38.
- Farquhar G. D., Caemmerer S. von, and Berry J. A., 1980: A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Planta*, **149**:78-90.
- Harely P. C., R. B. Thomas, J. F. Reynolds and B. R. Strain, 1992: Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell and environment*, **15**:271-282.
- Kim, J. and S. B. Verma, 1991: Modeling canopy photosynthesis: Scaling up from a leaf to a canopy in a temperate grassland ecosystem, *Agricultural and Forest Meteorology*, **57**:187-208.
- Leuning R., F. M. Kelliher, D. G. G. De Pury and E. D. Schulze, 1995: Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*, **18**:1183-1200.
- and Hall F. G. 1992: Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration.III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing Environment*, **42**:187-216.
- Sellers P. J., D. A. Randall, G. J. Collatz, J. A. Berry, C. B. Field, D. A. Dazlich, C.Zhang, G. D. Collelo, and Bounoua, 1996: A Revised Land Surface Parameterization (SiB2) for Atmospheric GCMs. Part1: Model Formulation. *J. Climate*, **9**:676-705.
- Wullschleger S.D., 1993: Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants - A retrospective analysis of the A/ci curve from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, **44**:907-920.