

## BIOME-BGC 모형을 이용한 국내 소나무 고사의 기후 및 토심 영향 분석

강신규<sup>1</sup> · 임종환<sup>2\*</sup> · 김은숙<sup>2</sup> · 조남현<sup>1</sup>

<sup>1</sup>강원대학교 농업생명과학대학 환경융합학부

<sup>2</sup>국립산림과학원 기후변화연구센터

(2016년 11월 13일 접수; 2016년 11월 14일 수정; 2016년 12월 13일 수락)

## Modelling Analysis of Climate and Soil Depth Effects on Pine Tree Dieback in Korea Using BIOME-BGC

Sinkyu Kang<sup>1</sup>, Jong-Hwan Lim<sup>2\*</sup>, Eun-Sook Kim<sup>2</sup> and Nanghyun Cho<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Division of Environmental Science, Kangwon National University, Chuncheon, Korea

<sup>2</sup>Center for Forest & Climate Change, National Institute of Forest Science, Seoul, Korea

(Received November 13, 2016; Revised November 14, 2016; Accepted December 13, 2016)

### ABSTRACT

A process-based ecosystem model, BIOME-BGC, was applied to simulate seasonal and inter-annual dynamics of carbon and water processes for potential evergreen needleleaf forest (ENF) biome in Korea. Two simulation sites, Milyang and Unjin, were selected to reflect warm-and-dry and cool-and-wet climate regimes, where massive diebacks of pines including *Pinus densiflora*, *P. koraiensis* and *P. thunbergii*, were observed in 2009 and 2014, respectively. Standard Precipitation Index (SPI) showed periodic drought occurrence at every 5 years or so for both sites. Since mid-2000s, droughts occurred with hotter climate condition. Among many model variables, Cpool (i.e., a temporary carbon pool reserving photosynthetic compounds before allocations for new tissue production) was identified as a useful proxy variable of tree carbon starvation caused by reduction of gross primary production (GPP) and/or increase of maintenance respiration (R<sub>m</sub>). Temporal Cpool variation agreed well with timings of pine tree diebacks for both sites. Though water stress was important, winter- and spring-time warmer temperature also played critical roles in reduction of Cpool, especially for the cool-and-wet Uljin. Shallow soil depth intensified the drought effect, which was, however, marginal for soil depth shallower than 0.5 m. Our modeling analysis implicates seasonal drought and warmer climate can intensify vulnerability of ENF dieback in Korea, especially for shallower soils, in which multi-year continued stress is of concern more than short-term episodic stress.

**Key words:** Pine tree dieback, BIOME-BGC, Drought, Warmer temperature, Temporary carbon pool

### I. 서 론

기후변화로 인한 기온상승으로 인해 전 지구적으로 모든 대륙의 다양한 숲의 가뭄 스트레스를 악화시켜 이

들이 쇠퇴하고 있다(IPCC, 2014). 기온상승 그 자체만으로도 수목의 수명을 단축시키며, 이것이 가뭄스트레스 및 병해충 등 생물적 요소와 결합하여 수목이 고사에 까지 이를 수 있다. 가뭄과 관련된 수목의 고사 메커니즘



\* Corresponding Author : Jong-Hwan Lim  
(limjh@korea.kr)

은 극단적인 가뭄에 의한 수분이동 단절(hydraulic failure), 또는 물관 공동화(cavitation of water columns) (Rennenberg *et al.*, 2006), 만성적인 수분스트레스로 인한 식물체 탄소결핍과 대사장애로 인한 탄소기아(carbon starvation)와 이로 인한 병해충의 공격에 대한 방어능력 저하 그리고 가뭄기간 동안의 기온상승으로 인한 병해충 개체군의 증가로 스트레스를 입은 기주 수목이 고사하는 생물적 요소가 있으며 때로는 이들 각각이 독립적이거나 보다는 복합적으로 작용하는 것으로 알려져 있다(McDowell *et al.*, 2008; Allen *et al.*, 2010; Anderegg *et al.*, 2011).

아울러 Adams *et al.*(2009)은 에둘리스소나무(*P. edulis*)에 대한 기후변화 유형의 가뭄 실험에서 탄소기아와 수분이동 단절에 관한 실험에서 기온상승이 증산량을 자극하고 탄소저장량을 고갈시켜 고사가 빨라지는 것을 밝힌 바 있다. 이러한 기후변화 유형의 가뭄에 의한 산림식되는 산림생태계의 구조와 동태, 탄소순환, 먹이사슬, 목재생산과 목재의 질적 변화를 비롯한 생태계서비스에 크게 영향을 미친다(Adams *et al.*, 2011; Carnicer *et al.*, 2011; Ciais *et al.*, 2005).

기후변화 추세에 대한 불확실성에도 불구하고 미래 기온의 상승은 분명한 것으로 보인다. 우리나라의 기온도 빠르게 상승하여 왔고 계절적으로는 겨울철이 가장 빠르게 상승하였으며 다음으로는 가을과 봄의 순이었다. 강수량은 여름철에는 증가한 반면 다른 계절은 매년 변동성을 가지면서 증감의 추세는 없었다(Lim, 2016). 따라서 연중 잎을 달고 있는 상록침엽수의 생육에 있어 겨울과 봄철 기온의 상승은 큰 영향을 미칠 수 있다.

낙엽수와 달리 상록수는 겨울철의 저온 정도에 따라 토양 결빙에 의한 물흡수 저해와 저온에 의한 기공개폐 조절 등 다양한 방식으로 생육이 저해된다. 온난화는 중위도 지방에서 겨울철에 토양 결빙을 감소시키는 한편 증산에 의한 상록침엽수림 토양수 저하를 초래하여 본격적으로 생육이 크게 증가하는 봄철의 가뭄 가능성을 높일 수 있다. 특히 전년도 여름 이후 가뭄이 발생한 경우 겨울 가뭄과 이듬해 봄철 가뭄으로 연장될 가능성이 높아진다.

통상 가뭄은 기공의 열림을 저감시켜 엽내 CO<sub>2</sub> 양이 감소함으로써 식생의 총일차생산성(Gross Primary Production, GPP)이 작아지는 결과를 초래한다(Farquhar and Sharkey, 1982; Wagle *et al.*, 2014). 한편 수목의 살아 있는 세포는 광합성 산물을 분해하여 생존에 필요한 에너지를 생산하는 유지호흡(maintenance respiration,

Rm)을 수행한다. 수목의 생장은 새로운 세포조직이 만들어지는 과정인데 여기에 광합성 산물, 즉 GPP가 사용되며 매년 생산된 조직이 누적되어 수목의 생체량을 구성한다. 한편 수목 생체량 중 살아 있는 조직의 양은 유지호흡의 양, 즉 Rm을 결정하며, 이 중에서도 엽량은 특히 GPP를 조절하는 주요 인자이다(Poulter *et al.*, 2009). 이처럼 GPP와 Rm, 새로운 조직의 생산과 생체량은 서로 영향을 주고 받는 관계이며 이들 관계는 기후 변동의 영향을 받으며 동적으로 변화하기 때문에 기후 변동에 따른 소나무 생육 과정을 실증적으로 연구하기란 매우 어렵다. 때문에 소나무 생육과 고사에 주요하게 작용하는 탄소 혹은 물수지 과정을 편별하고 기후 변동과의 동적 연관성에 대한 가설을 도출하는 탐색적 연구가 필요하다. 복잡한 생태생리학적 과정을 단순화하고 가설화하는 것은 실증적 연구를 위한 자료 수집과 실험 설계의 단초를 제공할 것이다.

생태계 모형은 위 목적을 위한 과학적 수단을 제공한다. 특히 수목의 생육과정을 생태생리학적으로 모의하고, 기후 및 토양과 식생과의 영향 관계를 메커니즘 수준에서 기술하는 과정-기반 생태계 모형(process-based ecosystem model)의 경우 기후-식생-토양 간의 탄소와 질소, 물수지를 지금까지 알려진 실증적 지식을 토대로 모의할 수 있는 능력을 가지고 있다(Thornton *et al.*, 2002). 다만, 생태계 모형은 실제 자연에서 발견되는 생물적 다양성과 환경적 변이를 극도로 단순화하여 기술하기 때문에, 모형의 결과를 해석함에 세심한 주의가 필요하다(White *et al.*, 2000). 무엇보다 모형의 주요 가정과 한계를 바탕으로 한 제한적인 모형 결과의 해석이 필요하다. 한편 역으로 모형 결과의 비구체성에도 불구하고 현실 생태계 과정과 구조에 대한 함의적 추론을 수행하기 위한 이론적 고찰 방법을 고안할 필요가 있다.

이 연구에서는 기후-식생-토양 간 에너지 수지와 탄소, 질소, 물순환과정의 상호작용을 기술한 BIOME-BGC 모형(Thornton, 1998)을 이용해 국내 상록침엽수림에 대한 탄소수지 시뮬레이션 연구를 수행하여, 기후 변동과 토양조건이 식생 생육에 미치는 과정을 이해하여 국내의 소나무 고사 현상에 대한 기후 및 토양 영향 가설을 제안하였다. 이를 위해 소나무 고사와 관련한 모형 해석의 개념적 틀을 제안하였다. 아울러 이 연구에서 제안한 소나무 고사 현상 가설을 추가 분석하기 위한 BIOME-BGC 모형의 개선점을 발굴하였다.

## II. 재료 및 방법

### 2.1. 연구지역 및 자료 수집

이 연구의 공간적 범위는 각각 2009년과 2014년에 큰 규모의 소나무 고사가 발생하였던(Lim, 2015; Lim, 2016) 경상남도 밀양과 경상북도 울진이다. 모형의 구동은 연구 지역의 기상 자료가 가용한 1988년부터 2015년까지 28년간을 대상으로 하였다. BIOME-BGC는 균일한 임분을 가정하며, 모형의 공간 해상도는 임분의 크기와 지형에 따라 상이하게 결정할 수 있다(Thornton, 1998; White *et al.*, 2000). 이 연구는 모형을 이용한 가상적 소나무 군락지의 생육 과정을 추적하여 기후-토양이 소나무 고사에 미치는 영향을 분석하기 때문에 임분의 위치와 면적을 명시하는 대신에 각 지역의 기상 자료가 대표할 수 있는 공간적 범위로 모형 예측의 의미를 한정하였다.

밀양의 경우 2009년도에 광범위하게 소나무가 고사하는 현상이 발생하였기에 기상청 밀양 기상대 자료를 이용해 모형을 구동하였다. 반면, 경북 울진의 경우엔 울진군 소광리 금강송 군락지의 자연 유산적 가치가 높으며, 이 지역에서 2014년 소나무 고사가 집중된 점을 고려하여 소광리 금강송 군락지의 기상 자료를 이용해 모형을 구동하였다. 소광리 기상 자료의 경우 2015년부터 현지에 설치 운영한 자동기상관측기의 기온, 강수량과 인근 기상청 기상대 자료와의 회귀모형을 개발하여 소광리 지역의 과거 기상을 추정하는 방식을 취하였다. 기온 추정에는 인근 봉화화 태백의 기상청 기상대 자료와의 중회귀모형을, 강수량 추정에는 태백 기상대 자료와의 단순회귀모형을 사용하였다. 각 회귀모형의 결정계수(coefficient of determination,  $r^2$ )는 최고기온 0.98, 최저기온 0.93, 강수량 0.78로 상당히 높은 값을 보였다( $p < 0.001$ ). 단 회귀모형 개발에 사용한 소광리 기상 자료가 1년에 불과한 점은 향후 개선 사항이다.

두 지역에서 발생산 건조 시기를 정량적으로 파악하기 위해 표준강수지수(Standard Precipitation Index, SPI)를 산출하였다. SPI는 장기 강수 자료를 토대로 기후학적 가뭄의 발생을 파악하는 데에 널리 사용되는 가뭄 지수이다(Mckee *et al.*, 1993). 각 월별로 평년 대비 누적 강수량의 변이를 확률적으로 계산하며, 수문학적 목적에는 12개월을 작물학적 목적에는 3개월의 선형 강수량 적산값을 이용한다. 이 연구에서는 수목의 가뭄 영향을 고려하여 3개월 선형 강수량 적산값을 사용한 SPI-3를 산출하였다.

### 2.2. BIOME-BGC 식생 생육 알고리즘

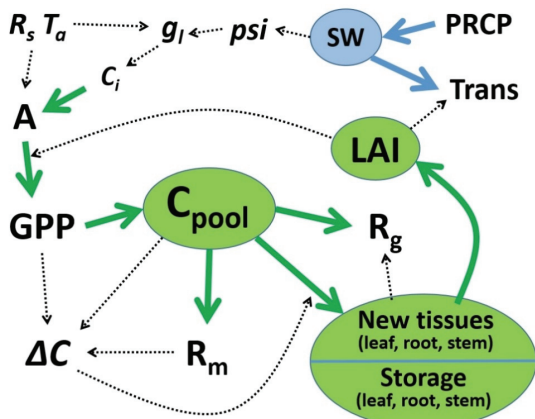
이 연구에서 소나무 생육과 기후-토양 간의 관계를 분석하는 데에 BIOME-BGC (version 4.12) 모형을 사용하였다. BIOME-BGC는 동적 생태계 과정 모형(dynamic ecosystem process model)의 일종으로, 기후-식물-토양 간의 에너지, 탄소, 물, 질소 흐름 과정을 일 단위로 모의한다(White *et al.*, 2000; Thornton *et al.*, 2002). 이 모형은 육상 식생을 구조와 기능적 유사성에 따라 상록침엽수, 낙엽활엽수 등으로 집단화 한 후, 각각의 식생 유형에 적합한 생태생리학적 특성을 반영하는 방식을 취한다. 국내에서는 Eum *et al.*(2005)와 Kang *et al.*(2006)이 BIOME-BGC를 이용해 경기도 광릉과 강원도 점봉산을 대상으로 산림의 탄소-물 거동을 모의하였으며, Kim *et al.*(2007), Lee *et al.* (2007), Hwang *et al.*(2008)은 BIOME-BGC의 유사모형인 RHESSys를 적용한 바 있다. 이들 선행 연구를 통해 모형의 주요 모수값이 개발되어 국내 상록침엽수림과 낙엽활엽수림에 대한 현실적 모의가 가능하게 되었다.

BIOME-BGC는 연구 대상지의 균일한 식생형을 가정하며, 개별 식물과 개별 식물 기관을 구분하지 않기 때문에, 마치 연구 대상지가 하나의 잎과 줄기와 뿌리를 가진 가상적 식물로 덮여 있는 것으로 모의한다. 따라서 식생의 광합성과 증산은 빛, 온도, 대기건조도, 토양수분 등의 환경과 이에 영향 받아 결정되는 잎의 기공전도도(leaf stomata conductance,  $g_l$ )에 따라 매일매일 계절에 따라 변화한다. 엽면적 지수(leaf area index, LAI,  $m^2 m^{-2}$ )는 계산된 광합성과 증산을 임관 수준으로 확장하는 역할을 담당한다. LAI는 생육과정 모의 중에 계산되는 엽중량(foliage mass)으로부터 환산되어 결정된다. White *et al.*(2000)은 BIOME-BGC 모형의 구조와 열개, 모수화 과정을 자세히 설명하였다.

BIOME-BGC 모형은 총 34개의 생태생리학적 모수(Thornton, 1998)를 가지며, 이 연구에서는 Eum *et al.*(2005)이 국립산림과학원 광릉 시험림에 대해 적용 평가한 바 있는 상록침엽수림에 대한 모수값을 사용하였다. 한편 상록침엽수림에 대한 모형 결과 분석을 소나무 고사 현상 설명에 적용하는 방식을 취하였다. BIOME-BGC 구동을 위해 필요한 기상 항목 중, 일최저, 최고기온과 강수량 자료는 실측값을, 기타 대기수증기포차, 주간 평균 일사량, 일장시간 등은 산악 미기상 모형인 MTCLim (version 4.3)을 이용하여 추정된 값을 사용하였다(Bohn *et al.*, 2013). 결과적으로 1988년부터 2015년까지 총 28년간의 일 단위 입력 기상자료를 준비하였다.

### 2.3. 모형분석

BIOME-BGC는 약 600여개의 다양한 변수를 생산하며, 선택적으로 필요한 변수를 출력하도록 설계되었다. 모형 소스 코드 수준의 상세 분석을 통해, 소나무 고사에 대한 기후-토양 영향에 대한 분석틀을 개발하였다. 즉, 식생의 탄소 기아(carbon starvation) 현상과 관련된 모형의 식생 탄소-물 흐름 과정을 아래와 같이 열거화하였다(Fig. 1).



**Fig. 1.** A schematic diagram of BIOME-BGC photosynthesis-allocation processes. Circles are state variables. Bold and italics are flux and control variables, respectively. The thick solid lines are processes of mass flux. The dotted lines are control processes.

식생의 임시탄소저장소(Cpool)은 BIOME-BGC의 일 단위 식생 탄소 거동의 거점 요소로 작용한다. 개별 잎 수준의 광합성(A)이 잎분수준의 총일차생산성(GPP)로 확장되어 Cpool에 저장된다. Cpool은 유지호흡(Rm)과 성장호흡(Rg), 광합성 산물의 분배(allocation of photosynthate)에 사용된다. 광합성 분배는 새로운 조직의 생산(new tissue) 및 내년도 성장을 위한 저장(storage) 등을 포함하며, 대략 반반씩 분배되도록 고안되었다. 매일 매일의 광합성 분배는 조건부로 발생한다. 즉 그 날의 GPP가 Rm과 Cpool이 과도하게 감소하는 것을 방지하기 위해 고안된 Cpool 회복량을 제한한 것보다 큰 경우( $\Delta C > 0$ )에만, 그 차액만큼( $\Delta C$ ) 분배된다. 분배된 탄소가 잎, 뿌리, 줄기 생산에 사용되는 정도는 내적으로 설정된 상대성장 규칙(allometric rule)에 따른다. BIOME-BGC의 분배규칙은 연중 일정하여 자연에서 흔한 동적 분배(dynamic allocation) 현상을 모의하지 못하는 한계가 있다.

광합성(A)은 Farqua 모형에 따라 기술되어, 효소 제한(enzyme-limited)과 에너지 제한(energy-limited)에 따라 결정되는데, 이 과정은 일사량( $R_s$ ), 온도( $T_a$ ), 대기 건조도(VPD), 엽내  $CO_2$  농도( $C_i$ )에 따라 값이 달라진다(Farquha and Sharkey, 1982). 이 중  $R_s$ ,  $T_a$ , VPD는 기상 조건인 반면에  $C_i$ 는 잎의 기공전도도( $g_l$ )가 관여하는 생물리 변수이다. 연중 잎을 보유한 상록수의 경우 낙엽수와 달리 한 겨울철에도 조건이 충족될 경우 광합성이 발생할 수 있다. 계절적으로 보아 겨울에는 낮은 온도가, 봄/가을에는 건조가, 여름에는 잦은 강우로 인한 일사량 저하가  $g_l$ 를 제한하여  $C_i$ 를 낮춤으로써 광합성을 저해하는 결과를 보인다. 위 기상 요소 중 기온은  $R_m$ 을 결정하는 주요 인자이기도 하다.

한편 토양수(SW)는 토양의 수분포텐셜( $\psi$ )을 결정하고,  $\psi$ 는  $g_l$ 을 조절하는 주요 요인으로 작용하기 때문에, BIOME-BGC의 탄소와 물 거동은 밀접하게 연관되어 있다. SW는 강수(PRPC)로 보충되며 식물의 증산(Trans)과 토양 증발, 배수로 저장된다. BIOME-BGC는 일 단위에서 토양과 잎의 수분포텐셜이 동일하다고 가정한다. 즉 잎이 증산(Trans)에 필요로 하는 만큼 뿌리가 토양수를 흡수한다는 가정이다. 이 가정은 두 가지 측면에서 현실을 잘 반영하지 못하는 한계가 있다. 근근의 발달이 충분하지 않을 경우와 심한 건조기에 토양과 잎 간의 수분포텐셜 경사가 발생할 경우이다. 두 경우 모두  $g_l$ 의 감소를 과소평가하여 결과적으로 광합성(A) 과대평가를 초래할 수 있다.

탄소-물 흐름 모식도를 이용해 주요한 상태변수, 흐름변수, 조절인자 등 주요 변수들을 판별한 후 모형 구동시 출력하여 분석하였다. 모형 결과의 분석은 우선 연 단위 결과에 대해 다년 간의 변동 추이 분석으로부터 각 지역별 상세 분석 기간을 설정하여 월 단위로 다시 분석하였다.

한편 토양의 유효토심(effective soil depth, 즉 토심에서 자갈 함량을 제외한 부분)은  $\psi$ 에 영향을 주는 주요 토양조건이며, 우리나라 산림의 생육을 모델링함에 있어 가장 불확실도가 높은 정보이기도 하다. 경사지에서 토심은 침식-퇴적의 영향으로 능선부와 경사면에서 얇고 계곡부에서 깊은 경향을 보인다. 얇은 토심에서 자라는 식물은 토양물 그릇의 크기가 작기 때문에 같은 강수량에도 건조 영향을 더 심하게 받게 된다. 이 연구에서는 토심의 차이에 따른 탄소-물 거동 특성 변화를 조사하기 위해 1 m, 0.5 m, 0.2 m 토심에 대한 모형 결과를 비교하였다. 경사지의 사향과 경사도 역시 미기상과 수문과정

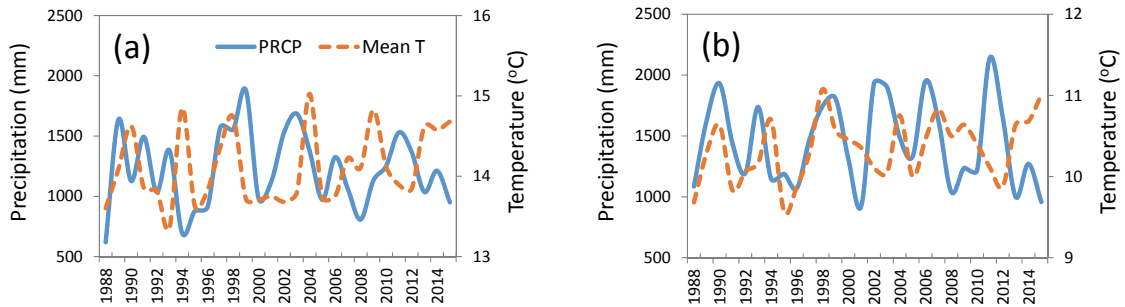


Fig. 2. Inter-annual variations of precipitation (mm) and temperature (°C) for (a) Milyang and (b) Uljin.

의 차이를 유발하여 식물 생육에 영향을 미치는 주요한 생육환경 인자이다(Kang *et al.*, 2006). 그러나 경사지 사면 간 미기상 자료의 생산에 불확실도가 크고, 현 BIOME-BGC에는 경사지 수문과정을 모의하는 기능이 없기 때문에 이 연구의 분석 대상에서 제외하였다.

### III. 결 과

#### 3.1. 연구 지역의 기후 및 건조 특성

두 지역 모두 강수와 기온은 수년의 폭을 두고 등락을 반복하였다(Fig. 2). 밀양과 울진은 강수( $r = 0.72$ )와 기온( $r = 0.75$ )의 연변화에서 모두 유의미한 상관성을 보였다( $p < 0.001$ ). 밀양은 울진에 비해 상대적으로 강수가 적었고 ( $1219 \pm 318 \text{ mm vs. } 1444 \pm 353$ ; T-test,  $p < 0.001$ ) 반면 기온이 높은 ( $14.1 \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C vs. } 10.3 \pm 0.4 \text{ }^\circ\text{C}$ ;  $p < 0.001$ ) 특성을 보였다. 반면 3~5월 봄철 강수의 경우 밀양이 256 mm, 울진이 255 mm로 매우 유사하였다.

연강수량의 변동계수(coefficient of variation, %)는 밀양 26%, 울진 24%로 비슷하였지만 봄철 강수량은 울진(26%)이 밀양(33%)에 비해 다소 높았다. 즉 밀양에 비해 울진은 연강수량이 높음에도 불구하고 건조기인 봄철 강수는 비슷한 수준으로 연간 변이가 더 컸다.

건조했던 해를 중심으로 강수-기온 간의 관계를 살펴 보면, 두 지역 모두 2006년 이후로 강수와 기온의 증감이 반대로 나타나는 역상관 변화를 보였다(밀양  $-0.53$ ,  $p = 0.11$ ; 울진  $-0.56$ ,  $p = 0.09$ ). 이러한 강수-기온 간의 역상관성은 울진 봄철 기후에서 가장 강하게 나타났다( $-0.75$ ,  $p = 0.01$ ). 밀양과 울진 모두 2008-2009년과 2013-2015년 기간에 뚜렷한 고온건조 기후를 보였다(Fig. 2).

3개월 표준강수지수(SPI-3)는 밀양과 울진의 기후학적 가뭄 발생 시기를 보여준다(Fig. 3). 월 단위 SPI-3에서 심각한 건조기( $< -1.5$ )가 밀양 24회, 울진 23회로 유사하였지만, 극심한 건조기( $< -2.0$ )는 밀양이 11회로 울진(5회)에 비해 두 배 더 빈번히 나타났다. 비록 건조기 지

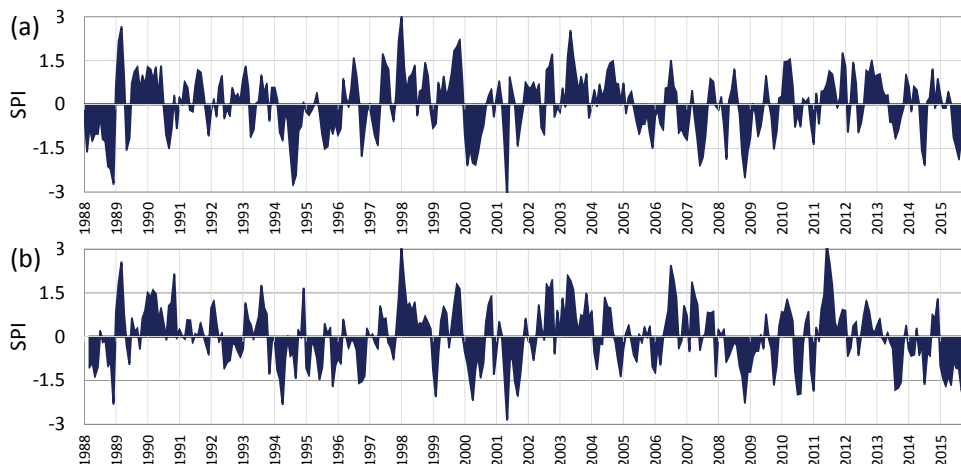


Fig. 3. Monthly time-series of SPI-3 index for (a) Milyang and (b) Uljin.

속 기간에 있어 지역간에 차이가 있지만 두 지역 모두 1988, 1994, 2000, 2008, 2014년 전후로 2-3년간 지속된 심각한 건조기를 경험하였다.

### 3.2. 식생 탄소수지 거동

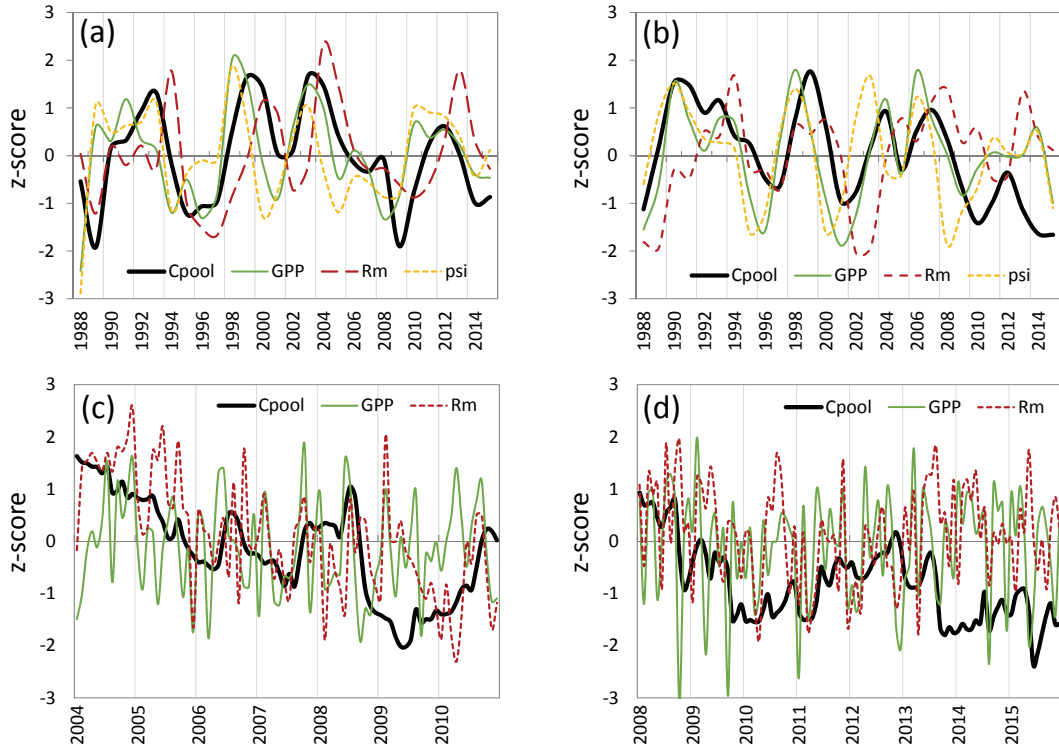
Fig. 1의 주요 탄소 거동 변수에 대한 지역간 차이를 분석한 결과 GPP 제외한 psi, Rm, NPP, Cpool에서 모두 평균값의 차이가 통계적으로 유의하였다( $p < 0.01$ ). 즉 GPP에 큰 차이가 없음에도 불구하고 밀양의 경우 Rm이 높아 NPP가 작아 Cpool이 낮은 수준으로 유지된 것으로 보인다(Table 1). 기온과 일사가 더 높음에도 불구하고 밀양의 낮은 psi로 인해 두 지역간 비슷한 수준의 GPP를 보였다 할 수 있다. 한편 두 지역에서 각 변수의 연간 변이는 모두 통계적으로 유의한 상관성을 보였다( $p < 0.05$ ).

표준점수(z score)를 이용한 변화 추이 분석에서 두 지역 모두 GPP, NPP와 psi 간의 높은 상관성을 보였다( $p < 0.001$ ) (Fig. 4a and 4b). 반면 Rm은 기온이 주요 인자로 작용하여 GPP와 무관하게 연간 변화하였다( $p > 0.05$ ). 두 지역에서 모두 NPP는 GPP와 매우 유사하게

**Table 1.** Mean and standard deviation of water and carbon variables for Milyang and Uljin

	psi	GPP	Rm	NPP	Cpool
Milyang	-1.24 (0.34)	1.67 (0.16)	1.06 (0.06)	0.46 (0.14)	-0.18 (0.03)
Uljin	-0.34 (0.18)	1.68 (0.08)	0.97 (0.04)	0.55 (0.06)	-0.07 (0.01)

변화하였고( $r > 0.87, p < 0.001$ ) 기온이 높았던 밀양의 경우에는 Rm과도 유의한 관계를 보였다( $r = 0.48, p < 0.05$ ). Cpool의 연변화는 psi와는 무관한 것을 제외하곤 대체로 NPP가 다른 변수들과 보인 상관성을 따랐다. 위 결과는 Fig. 1의 인접 변수들 간에, 그리고 인접 변수들 중에서도 상대적 기여도가 높은 변수들의 상관성이 높음을 의미한다. 한편 Cpool은 GPP, NPP에 비해 시간적으로 약 1년 정도 지연되며 선행값의 영향이 누적되어 느리게 변화하였다. 따라서 밀양은 2004년 이후, 울진은 2008년 이후 Cpool이 점차 감소하여, 각각 2009년과 2014년에 가장 낮은 값을 보였다. 반면 Cpool이 가장 낮



**Fig. 4.** Scaled anomaly (z-score) of water and carbon variables for Milyang and Uljin at annual (a, b) and monthly (c, d) scales, respectively.

있던 해에 강수(Fig. 2)와 SPI-3 (Fig. 3)는 최소값을 보이지 않았다.

연구 기간 최소 Cpool이 나타난 밀양 2004-2010년과 울진 2008-2015년에 대해 월 단위의 모형 결과를 도시한 결과, 월간 큰 변동을 보인 GPP, Rm과 달리, Cpool은 완만하고 느리게 변화하였다(Fig. 4). 밀양의 경우 2004-2005년間に 높은 Rm를 2007-09년間に 낮은 GPP를 보인 것이 특기할 만하다. 특히 2008년 중반 이후의 급격한 Cpool 감소는 수개월 간 지속된 낮은 GPP의 영향으로 보인다. 2010년에는 높은 GPP와 낮은 Rm 상황에서 Cpool이 점차 회복하였다. 밀양의 Cpool 거동은 비록 일시적인 반응이 있었지만, 2004년 이후 지속적으로 감소하여 2009년 중반에 최소값을 보인 후 다시 회복하는 양상이었고 Rm과 GPP가 교차하며 Cpool 감소를 견인하였다.

반면 2015년에 Cpool 최소값을 보인 울진의 경우, Cpool의 선행 변화 추이는 밀양과 다소 상이하였다. 2008년을 지나며 다년간 평년 수준보다 낮은 값을 유지하였다. 2009-2010년에 이미 -1.5 z값까지 낮아진 후, 비록 2011-2012년의 반등 시기가 있었으나, 2013년 여름 이후 다시 급락하여 2015년까지 지속하여 낮은 수준을 유지하였다. 울진의 경우 2009년의 Cpool 급락은 낮은 GPP 때문이었지만, 2013년의 급락은 낮은 GPP와 높은 Rm의 복합적 영향이었고, 2014년에 낮은 수준을 유지한 것은 Rm이 높았기 때문이다. 2015년 중반 다시 낮은 GPP 대비 높은 Rm 조건이 형성되어 Cpool이 최소값을 보였다. 위 결과를 종합하면 소나무 고사가 대량 발생하였던 밀양 2009년과 울진 2014년에 Cpool이 낮

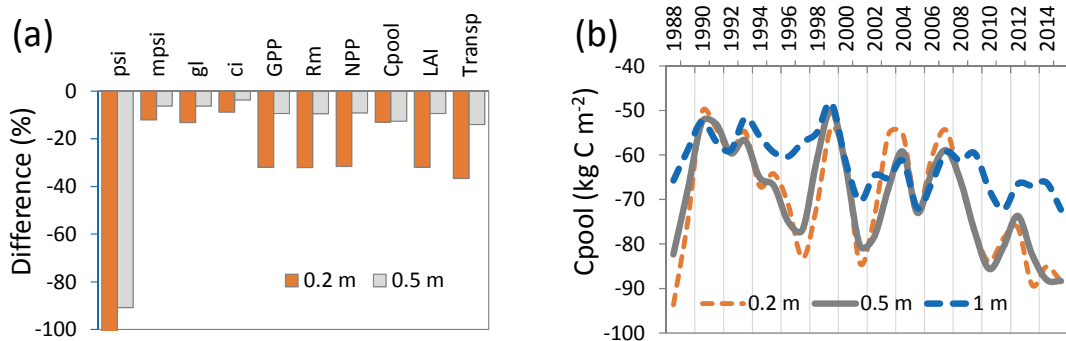
았으며, 밀양의 경우 2008-2009년 간 지속된 GPP 저하가, 밀양의 경우 2013년의 낮은 GPP와 함께 2013-2014년 간에 높았던 Rm이 각각 Cpool 저하의 주요 요인이었던 것으로 보인다.

### 3.3. 토심 영향

토심의 영향을 분석하기 위해 울진을 대상으로 토심 0.2, 0.5, 1.0 m에 대해 각각 모형을 구동하였다. 얇은 토심에서 Cpool을 비롯한 제반 변수들이 보다 낮은 값을 보였고, 특히 psi의 경우 1 m에 비해 0.2 m 토심에서 220%까지 감소하였다(Fig. 5a). 다만 Cpool은 0.5 m와 0.2 m 토심 간에 유사한 값을 보였는데, 이는 0.2 m 토심에서 GPP가 감소한 만큼 Rm도 함께 감소하였기 때문이다. 0.5 m 이하 토심에서는 광합성 분배를 저해하여 LAI 등 생체량 관련 변수를 작은 수준으로 유지하는 등 성장조절을 통해 과도한 Cpool의 감소를 방지하는 메커니즘이 작동한 결과이다. Cpool의 연간 변화를 살펴보면, 0.5 m와 0.2 m 토심 간에 큰 차이가 없었고 1 m 토심에 비해 연간 변동폭이 크게 나타났다(Fig. 5b). 건조하거나 고온-건조했던 해에 Cpool의 감소폭이 뚜렷이 높았고, 이런 양상은 제반 변수에서 모두 발견되었다. 동일한 기후 조건이라 하여도 토심이 얇을수록 식물 생육이 제한 받는 것을 암시하는 결과이다.

## IV. 고 찰

BIOME-BGC 모형은 숲을 하나의 수목 개체, 혹은 동일한 개체의 집합으로 간주하므로 숲을 구성하는 다양



**Fig. 5.** Effects of different soil depths (0.2, 0.5, and 1.0 m) on model predictions: (a) percent difference of 0.2 and 0.5 m simulations to 1.0 m soil depth; (b) inter-annual variations of Cpool at different soil depths. In (a), the psi difference (-220%) of 0.2 m simulation was drawn only to -100%. The mpsi and Trans are psi multiplier and transpiration, respectively. Other variables were illustrated in Fig. 1.

한 개별목의 생육상황을 구분하여 파악하지 못하는 한계가 있다(Thornton, 2008). 때문에 BIOME-BGC는 개별 수목의 고사를 명시적으로 모의하지 못한다. 다만 일 단위의 식생 탄소수지 결과를 바탕으로 탄소기아와 같이 수목 고사와 연관된 생육 장애 현상이 언제, 얼마 동안, 어느 정도로 발생했는가를 모의하는 과정을 통해 수목의 고사 위험성을 파악하는 수단으로 사용할 수 있다. LPJ-GUESS와 같은 개체중심적 식생모형(individual-based vegetation model)의 경우 식생 종간의 자원 경쟁을 반영하는 등 보다 현실적인 산림 식생동태, 특히 기후 변화에 따른 장기적인 식생구조 변화를 모의하는 수단을 제공한다(Smith *et al.*, 2014). 그러나 임분 식생을 기능적 식생형(functional vegetation type)으로 구분하므로 BIOME-BGC와 마찬가지로 개별 수목을 모의하는 데에 한계를 가지며, 더욱이 다중 식생형에 대한 복잡한 모수화 과정은 특정 식생형에 대한 기후-식생 관계 분석에 불확실도를 높이는 요인이 된다. 따라서 이 연구와 같이 목적을 소나무 고사에 대한 기후-토심 영향 분석으로 국한한 경우에는 BIOME-BGC와 같이 종간 경쟁 메커니즘을 배제하고 기후-식생-토양 간 물-탄소-질소 순환 과정에 집중하는 생태계 생지화학모형이 적합한 수단이다. 결과적으로 BIOME-BGC 모형에 대한 개념적 고찰과 모델링 분석을 통해 밀양, 울진의 소나무 대량 고사 시기와 임시탄소저장소인 Cpool 변수 동태간의 개연성을 발견하였고, 두 지역 간에 총일차생산성(GPP)과 유지 호흡량(Rm)이 다른 방식으로 Cpool의 동태를 결정함을 파악하였다.

SPI 건조지수 분석 결과 밀양과 울진 모두 약 5년 내외의 주기로 건조기가 발생하였고, 최근의 건조기는 2009년, 2014년 전후로 나타났다. 두 지역 모두 2000년 중반 이후 강수와 기온이 상반되게 변화하여, 위 두 기간은 고온건조한 기후를 보였다. 특히 울진은 2013-2014년 간에 가뭄은 일시적이었으나, 고온현상이 오래 지속된 특징을 보였다. 상록침엽수림의 GPP과 Cpool의 변동은 대략적으로 건조기 발생과 연관이 높아 밀양에서는 2009년 전후로, 울진에서는 2014-2015년 간에 Cpool이 매우 낮게 유지되었다. 밀양의 경우엔 GPP 저하가, 울진의 경우엔 GPP 감소와 Rm 증가가 함께 Cpool 감소를 주도하였다. 한편 토심의 영향을 분석한 결과 얇은 토심에서 생산성을 비롯한 제반 탄소수지 관련 변수가 감소하였지만 Cpool의 경우 0.5 m 이하 토심에서 큰 차이가 없었다. 이상의 결과를 종합하면 Cpool의 감소는 2009년 밀양, 2014년 울진에서 발생한 소나무 고사와 개연성이

높은 것으로 보이며, 이는 기후 변동에 따른 GPP 감소 혹은 Rm 증가의 영향으로 양자의 기여도는 지역간 상이하였고, 이러한 현상은 토심이 얇은 능선부 혹은 급경사지에서 더 심각하게 발생할 수 있다. 향후 이 연구의 모형분석 결과를 밀양과 울진 지역의 소나무 고사지 지형 현황과 비교 분석할 필요가 있다.

이 연구결과는 2009년 밀양과 2014년 울진에서 발생한 소나무 대량 고사에 대한 몇 가지 수목 생리학적 시사점을 제시한다. 첫째, Cpool의 거동은 탄소-물 과정을 종합적으로 반영하기 때문에 기후와 토심의 식생생육 영향을 파악하는 데에 적합한 상태변수이다. 이는 Cpool 변수의 실제적 의미를 파악하고 현장 조사 응용 가능성을 탐구하는 등의 후속 연구 필요성을 시사한다. 둘째, 상록침엽수의 Cpool 거동에 월 단위의 GPP, Rm 변동이 민감하게 반영된 것으로 보아 생육상황의 계절성 고찰이 중요한 것으로 보인다. 셋째, 지역간 기후 특성에 따라 건조와 고온은 상이한 방식으로 식생의 생육과 고사에 영향을 미칠 수 있다. 그럼에도 불구하고 두 지역 모두 평년 기후 대비 고온건조한 기후는 식생탄소수지의 악화를 야기하는 수준에 도달하였다고 판단된다. 특히 2013-2014년의 울진 고온 현상이 Cpool의 저하를 주도한 것은 온난화에 따른 국내 소나무 생육 영향에 시사하는 바가 크다. 넷째, 능선부, 급경사지와 같이 토심이 얇은 곳은 보다 빈번하게 건조 영향을 받으며 생태량이 낮게 유지되었다. 하지만 일정 수준 토심 이하에서는 Cpool의 감소가 미미한 것으로 보아 생산성-호흡-생체량 간의 균형을 통해 고사 조건을 낮추는 조절 메커니즘이 있는 것으로 보인다.

이 연구는 국내의 소나무 고사와 관련한 기후-토양 영향에 대한 가설을 제공한 데에 의의가 있으나, 결과의 해석을 실제 산림의 고사 현상에 대한 것으로 해석하는 데에 경계할 필요가 있다. 무엇보다 모형은 모든 수목 개체가 동일 특성을 보인다고 가정한 반면, 실제 산림에서는 매우 다양한 수종과 연령, 미소서식처 등이 혼재하여 개별 수목의 생육 환경은 상당한 차이와 변이를 보인다. 모형에서는 이들 차이와 변이를 모두 반영하지 못한다(Thornton *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2014). 또한 모형은 모형에서 기술한 생태생리학적 과정에 의거해 생육상황을 모의하기 때문에 현 식생 성장에 관여하는 모든 메커니즘을 반영하지 못한다(Thornton, 1998). 또한 소나무 수림에 특화된 모형 모수화의 한계 역시 모형 결과의 구체적 해석을 저해하는 요인이다. 따라서 이 연구의 의의는 소나무 고사에 대한 실증적 원인 분석보다는 향후 연



구를 위한 가설의 제안에 있다고 판단된다. 또한 실제 현상과의 비교 검토를 통해 BIOME-BGC 모형의 개선 사항을 도출함으로써 향후 보다 실증적 모형 연구에 활용될 수 있는 기반을 제안하는 데에 있다.

모형 결과와 실제 현상과의 체계적 비교를 위해 필요한 주요 환경 및 식생 변수에 대한 다량의 모니터링 자료가 없기 때문에 이는 추후 연구의 과제로 남기고자 한다. 다만, 현 수준에서 단편적으로 확보된 울진 소광리 숲의 지온 자료와의 비교만을 보아도 우선 모형의 겨울철 지온이 높게 평가되어 엽 기공개폐와 토양수분 결빙으로 인한 물흡수 저해 등의 현상을 제대로 모의하지 못한 것으로 판단된다. 때문에 동절기 GPP가 과다 평가되어 결과적으로 겨울-이른 봄의 Cpool 저하를 실제보다 과소 평가할 수 있다. 또한 잔뿌리는 해빙 이후 봄철에 서서히 성장하므로 봄철의 물흡수능은 앞으로부터 요구하는 증산량과 함께 근권의 발달에 영향을 받는다. 그러나 BIOME-BGC는 식생의 물흡수는 증산량에 따를 뿐 근권 발달의 영향을 고려하지 않기 때문에 실제 봄철에 발생할 수 있는 수목의 물흡수 제한을 고려하지 못하여 결과적으로 가문 봄철의 GPP와 Cpool 저하를 과소 평가할 수 있다.

특히 소나무 뿌리가 토양수를 흡수하는 과정에서 소나무와 공생하는 균근균(mycorrhizal fungi)은 큰 역할을 담당한다. Jeong *et al.*(2015)의 실험에서 소나무와 공생하는 외생균근균(ectomycorrhizal fungi)의 균사가 10종 13균주 모두가 영상 8°C 이상에서 성장을 시작한 것을 밝혔고, 이를 바탕으로 Lim(2015)은 고온과 가뭄에 의한 소나무 고사 메커니즘에 대한 가설을 제시한 바 있다. 이에 따르면 봄철 지온은 기온에 비해 변이가 적고 서서히 증가하는데 2009년과 2014년의 경우 2월에서 5월까지 기온이 예년보다 크게 높아 여러 날 고온이 지속된 반면에 그 전년 가을부터 가뭄이 지속되어 토양수가 낮은 수준이었다. 그러나 5월까지의 아직 균근균이 충분히 발달하여 뿌리에 수분을 공급하기 이전이라 잔뿌리만으로 증산량을 지원할 만큼 충분한 토양수를 흡수하지 못하게 되고, 결과적으로 기공이 닫히고 상대적으로 따뜻한 기온에도 광합성은 낮은 수준을 유지하게 된다. 따라서 연중 잎을 달고 있는 소나무류는 호흡으로 탄소를 소비만하고 광합성을 하지 못해 탄소기아에 이르렀을 것으로 추정된다. 이는 당시 참나무류를 비롯한 낙엽활엽수와 낙엽송은 살아남은 반면 연중 잎을 달고 있는 소나무류만 고사하였던 것과 개연성이 있다. 따라서 이른 봄철의 고온건조 기후는 잔뿌리-균근균 발달의 시

간차와 맞물려 소나무의 근권 발달-물 흡수가 일시적으로 일치하지 않아 기공 열람-GPP를 저하하는 한편 Rm은 높은 수준으로 유지되어 생육에 매우 불리한 환경을 초래할 수 있다. 이 현상을 고려하기 위해선 BIOME-BGC의 지온모형을 개선하고(Kang *et al.*, 2000), 식생 물흡수 과정에 잔뿌리와 균근균 발달 영향을 고려할 필요가 있다. 새롭게 개선된 모형은 소나무 고사는 물론 구상나무, 잣나무 등 타 상록침엽수종의 고사 원인을 규명하고 예측하는 데에도 기여할 것으로 사료된다.

## 적 요

생태계 과정 모형인 BIOME-BGC를 이용해 국내 상록침엽수림의 탄소-물 순환 과정의 계절 및 연간 변화를 모의하여 국내의 소나무 고사 현상의 기후-토심 영향을 분석하였다. 연구지로 2009년과 2014년 각각 소나무 대량 고사가 발생한 밀양과 울진을 선정하였다. 두 지역의 표준강수지수를 산정한 결과 약 5년 내외의 주기의 가뭄현상을 판별하였다. 2000년 중반 이후 가뭄은 고온건조 기후 특성을 보였다. 모형의 여러 변수를 조사한 결과, 임시탄소저장소인 Cpool 변수가 탄소기아에 의한 소나무고사현상과 개연성이 큰 변수로 나타났다. Cpool의 감소는 총일차생산성(GPP) 감소 혹은 유지호흡(Rm) 증가의 결과로 발생하였고, 연구기간 중 Cpool이 최저 값을 보인 해는 각 연구지역에서 소나무 대량 고사가 발생한 해와 잘 일치하였다. 두 지역 모두 가뭄에 의한 GPP 감소와 고온에 의한 Rm 증가가 Cpool의 감소를 초래하였는데, GPP와 Rm의 상대적 기여도는 지역별로 상이하였다. 특히 저온다습한 울진의 경우 Rm 증가 영향이 중요한 요인이었다. 한편 낮은 토심에서 생산성, 생체량, 증산량, Cpool 등 제반 탄소-물 관련 변수가 감소하였고 연간 변동폭이 증가하였다. 그러나 0.5 m 이하 토심에서는 Cpool에 큰 차이가 없는 것으로 보아 일정 수준 이하의 토심에서 생체량-생산성-유지호흡 간의 균형에 따라 Cpool이 유지되는 적응 메커니즘이 나타난 것으로 보인다. 이 연구의 결과 소나무 고사와 관련한 고온건조-탄소기아가설을 제안하였고, 보다 현실적 분석을 위한 향후 모형 개선 방향을 제안하였다.

## 감사의 글

이 연구는 국립산림과학원의 “기후변화에 따른 산림 생태계 영향평가 및 적응연구(II)” 과제와 “강원대학교

학술연구조성비”의 지원으로 수행되었습니다.

## REFERENCES

- Adams, H. D., C. H. Luce, D. D. Breshears, C. D. Allen, M. Weiler, V. C. Hale, A. M. S. Smith, and T. E. Huxman, 2012: Ecohydrological consequences of drought- and infestation-triggered tree die-off: insights and hypotheses. *Ecohydrology* **5**(2), 145-159.
- Adams, H. D., M. Guardiola-Claramonte, G. A. Barron-Gafford, J. C. Villegas, D. D. Breshears, C. B. Zou, P. A. Troch, and T. E. Huxman, 2009: Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United State of America* **106**(17), 7063-7066.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb, 2010: A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**(4), 660-684.
- Anderegg, W. R. L., J. A. Berry, D. D. Smith, J. S. Sperry, L. D. L. Anderegg, and C. B. Field, 2011: The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United State of America* **109**(1), 233-237.
- Bohn, T. J., B. Livneh, J. W. Oyler, S. W. Running, B. Nijssen, and D. P. Lettenmaier, 2013: Global evaluation of MTCLIM and related algorithms for forcing of ecological and hydrological models. *Agricultural and Forest Meteorology* **176**(15), 38-49.
- Carnicer, J., M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sánchez, and J. Peñuelas, 2011: Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United State of America* **108**(4), 1474-1478.
- Ciais, Ph., M. Reichstein, N. Viovy, A. Granier, J. Ogee, V. Allard, M. Aubinet, N. Buchmann, Chr. Bernhofer, A. Carrara, F. Chevallier, N. De Noblet, A. D. Friend, P. Friedlingstein, T. Grunwald, B. Heinesch, P. Keronen, A. Knohl, G. Krinner, D. Loustau, G. Manca, G. Matteucci, F. Miglietta, J. M. Ourcival, D. Papale, K. Pilegaard, S. Rambal, G. Seufert, J. F. Soussana, M. J. Sanz, E. D. Schulze, T. Vesala, and R. Valentini, 2005: Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* **437**, 529-533.
- Eum, S., S. Kang, D. Lee, 2005: A simulation study to investigate climatic controls on net primary production (NPP) of a rugged forested landscape in the mid-western Korean Peninsula. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **7**(1), 66-77.
- Farquhar, G. D., and T. D. Sharkey, 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **33**, 317-345.
- Hwang, T., S. Kang, J. Kim, Y. Kim, D. Lee, and L. Band, 2008: Evaluating drought effect on MODIS gross primary production (GPP) with an eco-hydrological model in the mountainous forest, East Asia. *Global Change Biology* **14**(5), 1037-1056.
- Jeong, Y. S., J.-H. Lim, and K.-H. Ka, 2015: Effect of low temperature for mycelial growth of ectomycorrhizal mushrooms. *Proceedings of 2015 International Meeting of the Federation of Korean Microbiological Societies*. KINTEX, Ilsan, Korea. 265pp.
- Kang, S., D. Lee, J. Lee, and S. W. Running, 2006: Topographic and climatic controls on soil environments and net primary production in a rugged temperate hardwood forest in Korea. *Ecological Research* **21**(1), 64-74.
- Kang, S., S. Kim, S. Oh, and D. Lee, 2000: Predicting spatial and temporal patterns of soil temperature based on topography, surface cover and air temperature. *Forest Ecology and Management* **136**(1-3), 173-184.
- Kim, E. S., S. K. Kang, B. R. Lee, K. H. Kim, and J. Kim, 2007: Parameterization and application of Regional Hydro-Ecologic Simulation System (RHESys) for integrating the eco-hydrological processes in the Gwangneung headwater catchment. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **9**(2), 121-131.
- Lee, B.-R., S. Kang, E. Kim, T. Hwang, J.-H. Lim, and J. Kim, 2007: Evaluation of a hydro-ecological model, RHESys (Regional Hydro-Ecologic Simulation System): Parameterization and application at two complex terrain watersheds. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **9**(4), 247-259.
- Lim, J.-H., 2015: Status and hypothesis of dieback of pines due to climate change in Korea. *Proceedings of 2015 Second Half Conference of the Korean Society of Climate Change Research*, in Gwangju, 85pp.
- Lim, J.-H., 2016: Climate change-induced dieback of evergreen conifers in Korea and options for adaptation. *Proceedings of 2016 International Climate Change Adaptation Symposium on Forest Management for*

- Enhancing Resilience to Climate Change*, Seoul, Korea. 53-76.
- McDowell, N., W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams, and E. A. Yezzer, 2008: Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**(4), 719-739.
- McKee, T. B., N. J. Doesken, and J. Kleist, 1993: The relationship of drought frequency and duration to time scales. *Paper presented at the Proceedings of the 8th Conference on Applied Climatology* **17**(22), 179-183.
- Poulter, B., U. Heyder, and W. Cramer, 2009: Modeling the sensitivity of the seasonal cycle of GPP to dynamic LAI and soil depths in Tropical rainforests. *Ecosystems* **12**(4), 517-533.
- Rennenberg, H., F. Loreto, A. Polle, F. Brilli, S. Fares, R. S. Beniwal, and A. Gessler, 2006: Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology* **8**(5), 556-571.
- Smith, B., D. Warland, A. Arneeth, T. Hickler, P. Leadley, J. Siltberg, and S. Zaehle, 2014: Implications of incorporating N cycling and N limitations on primary production in an individual-based dynamic vegetation model. *Biogeosciences* **11**, 2027-2054.
- Thornton, P. E., 1998: Regional ecosystem simulation: combining surface- and satellite-based observations to study linkages between terrestrial energy and mass budgets. Ph.D. dissertation. School of Forestry, University of Montana, Missoula MT, 280pp.
- Thornton, P. E., B. E. Law, H. L. Gholz, K. L. Clark, E. Falge, D. S. Ellsworth, A. H. Goldstein, R. K. Monson, D. Hollinger, M. Falk, J. Chen, and J. P. Sparks, 2002: Modeling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needleleaf forests. *Agricultural and Forest Meteorology* **113**, 185-222.
- Wagle, P., X. Xiao, M. S. Torn, D. R. Cook, R. Matamala, M. L. Fischer, C. Jin, J. Dong, and C. Biradar, 2014: Sensitivity of vegetation indices and gross primary production of tallgrass prairie to severe drought. *Remote Sensing of Environment* **152**, 1-14.
- White, M. A., P. E. Thornton, S. W. Running, and R. R. Nemani, 2000: Parameterization and sensitivity analysis of the BIOME-BGC terrestrial ecosystem model: Net primary production controls. *Earth Interactions* **4**(3), 1-85.