



저작자표시 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.
- 이차적 저작물을 작성할 수 있습니다.
- 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#) 

강 혜 순 교수지도
석사학위 청구논문

CO₂ 농도 증가에 따른 사초과
C3 와 C4 식물의 기공 반응

2012

성신여자대학교 교육대학원

교육학과 생물교육전공

김 차 연

CO₂ 농도 증가에 따른 사초과
C3 와 C4 식물의 기공 반응

강 혜 순 교수지도

이 논문을 석사학위논문으로 제출함

2012 년 5 월

성신여자대학교 교육대학원

교육학과 생물교육전공

김 차 연

논문개요

산업혁명 이전까지 대기의 CO₂ 농도는 약 280 ppm이었으나 1959년 Mauna Loa에서 측정한 농도는 315.8 ppm, 현재(2012)는 396.8 ppm이다. 우리나라에서는 지난 20년간(1990 - 2010) CO₂가 45.8 ppm 증가하였고, 연간 평균 증가율은 1.81 ppm(1991 - 2000년)에 이른다. 세계 평균보다 1.2배 더 높은 이러한 CO₂ 농도 증가율은 우리나라에서 CO₂ 증가에 대한 식물의 반응 연구가 시급함을 강조한다.

CO₂농도의 증가는 식물의 발달, 식물계절, 형태학적 구조뿐만 아니라 식물의 광합성과 생장을 촉진한다. 기공은 CO₂흡수와 증산속도를 조절하므로 CO₂증가는 기공에도 영향을 미칠 것으로 보인다. 특히 CO₂증가의 효과는 C4 보다는 C3 식물에서 보다 현저한 것으로 알려져 있다. 그러나 우리나라에서는 CO₂ 증가에 따른 생물량 변화, 식물계절 변화 등에만 초점이 맞춰져 있으며, CO₂ 증가에 따른 기공특성의 변화에 대한 연구는 존재하지 않는다. 따라서, 본 연구에서는 CO₂ 농도의 증가가 우리나라에서 흔한 사초과 C3와 C4 식물의 기공특성 - 기공밀도, 표피세포 밀도, 기공지수, 기공크기 -에 미치는 영향을 조사하였다. 계통효과를 통제하기 위해 사초과에서 두 번째로 큰 속이며 C3와 C4 종이 섞인 *Cyperus*에서 C3 1종(*C. difformis*)과 C4 2종(*C. iria*와 *C. microiria*)을 선택하였다. 특히 본 연구에서는 1) CO₂농도가 증가하면서 C3와 C4 식물이 보인 시간적 반응을 조사하기 위해 중부지방(36-38°N)에서 1950-1999년에 채집된 *C. difformis*, *C. iria*, *C. microiria*의 표본을 이용하였다. 2) 공간적으로 널리 분포하는 C4 식물의 기공특성이 지역에 따라 다른 반응을 보이는지를 확인하기 위해, 일정 시간대에(1970-1999) 중부

(36 - 38°N)와 남부(33-36°N) 지방에서 채집된 *C. microiria*의 기공특성을 비교하였다.

1950년대에서 현재까지 CO₂ 농도는 80 ppm이 증가하였고, 그 동안에 사초과 C3와 C4 식물 표본의 기공밀도와 기공지수는 감소하였다. 이에 반해, 표피세포 밀도와 기공크기는 최근으로 올수록 증가하는 경향을 보였다. C3와 C4 식물의 시간적 변이 양상은 상당한 차이를 보인다. 즉, 지난 50년간 C3 식물은 C4 식물에 비해 기공밀도 변화의 폭이 컸으나(55.6%와 32.9%) 기공 크기는 반대의 양상을 보였다(9.3%와 18.3%). 다시 말해, C3 식물은 많은 수의 작은 기공들로, C4 식물은 소수의 큰 기공들로 특징지어 진다. 또한 기공의 밀도는 크기와 역으로 상관되어 있었고 이는 선행연구들에서 보고된 바와 일치한다. 기공크기의 증가는 기공밀도 감소로 인해 가스교환과 증산의 감소를 보상하려는 생리학적 반응으로 보인다.

중부와 남부지역에서 채집된 C4 식물인 *C. microiria*의 모든 기공특성 - 기공밀도, 표피세포 밀도, 기공지수, 기공크기 -은 지역에 따라 유의한 차이를 보이지 않았다. 기공특성의 변이가 서식지의 국지적 환경에 대한 반응이라면 본 연구에서 설정된 중부와 남부지역간 기공특성의 차이를 확인하기 어려울 것으로 보인다. 기공 변이의 지역적 차이를 확인하기 위해서는 아마도 보다 많은 종에서, 서식지 정보를 고려한 자료 분석이 필요할 것으로 보인다.

목 차

논 문 개 요

표목록(List of Tables)

그림목록(List of Figures)

I. 서론	1
II. 재료 및 방법.....	6
III. 결과.....	19
1. 국내 CO ₂ 농도와 기상 변화	
2. <i>Cyperus</i> 기공특성의 시간적 변이 양상	
3. <i>C. microiria</i> 기공특성의 지역적 양상	
IV. 고찰.....	40

참고문헌

영문초록(ABSTRACT)

부록(APPENDIX)

List of Tables

Table 1.	Stomatal traits(mean \pm 1SD) of the three <i>Cyperus</i> species in Korea according to photosynthetic pathway and year categories.The three species consisted of one C3 species (<i>C. diformis</i>) and two C4 species(<i>C. iria</i> and <i>C. microiria</i>)	22
Table 2.	Two-way ANOVA of the effects of photosynthetic pathway and year on stomatal traits of the three <i>Cyperus</i> species in Korea	23
Table 3.	Stomatal traits(mean \pm 1SD) of <i>C. microiria</i> according to region and year categories	24
Table 4.	Two-way ANOVA of the effects of region and year on stomatal traits of <i>C.microiria</i> in Korea	25

List of Figures

Figure 1. Location of <i>C. difformis</i> , <i>C. iria</i> and <i>C. microiria</i> specimens used in this study	28
Figure 2. Annual mean atmospheric CO ₂ concentrations in Korea, Japan, and Mauna Loa	30
Figure 3. Annual mean temperature(a) and precipitation(b) in Korea over the last 50 years	32
Figure 4. Variation in stomatal traits of the three <i>Cyperus</i> species in Korea over the last 50 years. Values are means \pm 1 SE. <i>C. difformis</i> represents a C3 species, while <i>C. iria</i> and <i>C. microiria</i> are C4 species	34
Figure 5. Relationship between abaxial stomatal density and stomatal size of the three <i>Cyperus</i> species examined. Different symbols for both groups of C3 and C4 species represent data for 1950 – 1980(filled) and 1981 – 1999(empty)	38

List of Plate

Plate 1. SEM of the leaf surface of *C. difformis*(a), *C. iria*(b)and
C. microiria(c) 26

I. 서론

산업혁명 이전까지 대기의 CO₂ 농도는 약 280 ppm이었으나 1959년 Mauna Loa에서 측정한 농도는 315.8 ppm, 현재(2012)는 396.8 ppm이다 (NOAA, <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>). 우리나라에서는 지난 20년간(1990 - 2010) CO₂가 45.8 ppm 증가하였고, 연간 평균 증가율은 1.81 ppm(1991 - 2000년)에 이른다. 세계 평균보다 1.2배 더 높은 이러한 CO₂ 농도 증가율(기상청 2010)은 우리나라에서 CO₂ 증가에 대한 적응연구가 시급함을 강조한다.

CO₂농도의 증가는 많은 생물의 생활사 특성에 영향을 미친다. 특히 식물의 경우 발달, 식물계절, 형태학적 구조뿐만 아니라(Dippery et al. 1995, Lee 2011), 식물의 광합성과 생장을 촉진한다(Wheeler et al. 1995, Morison and Lawlor 1999, Wand et al. 1999, Usami 2001). 그러나 CO₂ 농도 증가에 따른 생물량의 증가는 종마다 다르며, 특히 C3와 C4 식물은 상당한 차이를 보인다. 예를 들어, CO₂ 농도가 340ppm에서 680ppm으로 증가했을 때, C3 작물(*Glycine max*, *Medicago sativa*, *Gossypium hirsutum*, *Solanum tuberosum*, *Ipomoea batatas*)의 생물량은 약 28% 증가한 반면, C4 작물(*Zea mays*, *Sorghum bicolor*)은 9% 증가하였다(Cure and Acock 1986). 다른 연구에 의하면 CO₂ 농도 700ppm에서 생장시켰을 때 C4 식물(*Amaranthus retroflexus*)의 생물량에는 변화가 없었으나, C3 식물(*Abutilon theophrasti*)은 350ppm일 때보다 뿌리 생물량이 54% 더 증가하였다(Dippery et al. 1995). 이들 식물들은 대개 작물로서 대기 중 CO₂ 농도 증가가 C4 식물과 C3 야생 식물에 미치는 영향에 대한 연구는 비교적 제한

되어있다.

식물표본은 대기 중 CO₂ 농도 증가가 기공밀도와 크기 등 기공특성의 변화에 미친 영향을 점검할 좋은 기회를 제공한다. 예를 들어, CO₂농도가 60 ppm 증가한(Friedli et al. 1986) 지난 200년(1787-1987)에 걸쳐서 축적된 식물 표본 8종(*Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur*, *Rumex crispus*, *Vaccinium myrtillus*, *Lycopersicon esculentum*, *Liquidambar styraciflua*, *Rhamnus catharticus*, *Tilia cordata*)을 조사한 Woodward(1987)는 이들 종에서 기공밀도가 약 40% 감소하였음을 밝혔다. 유사하게, 1991년 채집된 *Olea europaea*는 이집트 투탕카멘 왕 무덤(BC 1327년)에 발견된 *O. europaea*에 비해(BC 1327년 CO₂ 농도 약 270 ppm[Barnola et al. 1987]; 1991년, 360 ppm) 기공밀도가 33% 감소하였다(Beerling and Chaloner 1993). *Betula pendula*(Betulaceae)의 표본에서도 CO₂ 농도가 1ppm 상승할 때 마다 기공밀도는 0.6%씩 줄어들었다(Wagner et al. 1996).

빛, 온도, 습도 등 환경적 조건이 표피세포 크기를 변화시켜 기공밀도 변이를 가져올 수 있기 때문에 여러 저자들은 표피세포를 반영한 기공지수를 산출하였다(Wagner et al. 1996, Wagner et al. 2005, Finsinger and Wagner 2009). CO₂ 농도가 60 ppm 증가한 기간 동안 축적된 5종(*Myrica cerifera*, *Ilex cassine*, *Osmunda regalis*, *Acer rubrum* and *Quercus nigra*)의 표본에서 모든 종의 기공지수가 감소하였다는 사실은 CO₂ 농도의 증가가 기공밀도를 감소시킴을 더 확실히 입증한다(Wagner et al. 2005). 기공밀도의 감소는 잎을 통한 증산량을 감소시키고 결국에는 기공을 통과하는 물의 속도 ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)인 기공전도도가 감소한다. Lammertsma et al(2011)에 따르면 지질학적 시간 동안 CO₂ 농도가 100 ppm 증가할 때 마다 7종(*Acer rubrum*, *Ilex cassine*, *Myrica cerifera*, *Osmunda regalis*, *Pinus taeda*,

Quercus nigra, *Taxodium distichum*)의 기공밀도는 26-42%, 기공전도도는 30-55% 감소하였다. 그러나 최근의 연구들이 보여주듯이(Hetherington and Woodward 2003, Franks and Beerling 2009, Franks et al. 2009, Miller-Rushing et al. 2009), 기공밀도의 감소가 기공크기의 증가를 동반한다면, 기공밀도에서 크기에 이르는 다양한 기공특성의 공변이를 확인해야 기공특성들의 적응적 반응을 이해할 수 있다.

CO₂농도증가에 따라 기공밀도가 대체로 감소하기는 하나(Woodward 1987; Woodward and Bazzaz 1988, Beerling and Chaloner 1993, Knapp et al. 1994, Kouwenberg et al. 2003), 일부 종에서는 증가(Thomas and Harvey 1983)또는 아무 변화가 없다(Thomas and Harvey 1983, Oberbauer et al. 1985). 또한 여러 연구들에서 C3와 C4 식물의 기공밀도 변화 양상이 차이가 있음이 밝혀졌다. CO₂ 농도가 배증되자(350 ppm에서 700 ppm으로), C4식물인 *Andropogon gerardii*는 기공밀도가 28% 감소하였고, C3식물인 *Salvia pitcher*는 오히려 기공밀도가 40% 증가하였다(Knapp et al. 1994). 또는 CO₂ 배증 시, C4 식물 간에도 종에 따라 기공밀도와 지수가 동시에 감소하거나(*Amaranthus retroflexus*) 기공밀도에는 변화없이 기공지수만 감소하였다(*Setaria faberi*)(Woodward and Bazzaz 1988). 따라서 다양한 종을 이용한, 광합성체제와 생육형, 계통, 종의 특성을 고려한 연구가 필요하다.

우리나라에서도 CO₂ 증가에 따른 식물의 반응을 조사하고 있다. 그러나 이들 연구는 대개 생물량 변화, 식물계절 변화 등(e.g. 김해란과 유영한 2010, 정중규 등 2010, 한심희 등 2011)으로서 CO₂ 증가에 따른 기공특성의 변화에 대한 연구는 존재하지 않는다. 기공특성에 대한 최근의 한 연구(이동곤 등 2011)는 한라산의 해발고도가 증가함에 따라 좁쌍쌍나무(*Ilex crenata* var. *microphylla*) 잎의 기공 수가 증가함을 관찰하였다. 고

도에 따른 기공 수 증가는 딱히 CO₂가 아니라 높은 적설 하에 호흡을 증가시키기 위한 반응으로 해석되었다. 우리나라 식물 종들의 기공반응에 대한 연구는 CO₂ 농도 증가에 따른 위협종, 위기종의 파악과 더불어 생태계 보전 대책에 기여할 것이다.

사초과식물은 전 세계적으로 약 106속 5387종이 히말라야부터 툰드라, 열대림에 이르는 광역에 분포하며(Hodkinson et al. 2011) 많은 종들이 습지에 서식한다(오용자 2006). 사초과 식물은 또한 속에 따라 C3와 C4 종의 비율이 다르다. 예를 들어, 우리나라 사초과에서 13속 중 7속(53.8%)이 C4 식물로 이루어져 있고 몇 속에는 두 체제가 혼재한다(김명현 등 2011). 예를 들어, 사초과의 방동사니속(*Cyperus*, 국내 종 수: 20종)에서 80%가 C4 식물이고 나머지는 C3 식물이다(Ueno and Takeda 1992, Mei-Rong et al.1999). 많은 종들이 광범위한 서식지에 분포할 뿐만 아니라, C3와 C4 종이 섞인 사초과는 CO₂ 증가에 따른 기공반응 연구에 있어서 좋은 대상이다. CO₂ 증가가 C3와 C4 식물의 기공반응에 미치는 효과를 정확히 파악하기 위해서는 한 속에 속하는 C3와 C4 식물을 비교하여 계통효과를 통제할 필요가 있다. 그러나 사초과 식물에 대한 연구는 아직까지 기온상승으로 인한 *Cyperus longus*의 분포(Jones et al. 1981), 사초과 식물의 지리적 분포(Ueno and Takeda 1992), 온도에 따른 *Cyperus* C3와 C4 종의 분포(Mei-Rong et al. 1999) 등 제한되어 있다.

본 연구에서는 CO₂ 농도의 증가가 우리나라 C3와 C4 식물의 기공특성 - 기공밀도, 표피세포밀도, 기공지수, 기공크기 -에 미치는 영향에 대해서 살펴보고자 한다. 계통효과를 통제하기 위해 사초과에서 두 번째로 큰 속이며 C3와 C4 종이 섞인 *Cyperus*에서 C3 1종(*C. difformis*)과 C4 2종(*C. iria*와 *C. microiria*)을 선택하였다. CO₂농도가 증가하면서 C3와 C4 식물이 보인 시

간적반응을 조사하기 위해 중부지방(36-38°N)에서 1950-1999년에 채집된 *C. difformis*, *C. iria*, *C. microiria*의 표본을 이용하였다. 공간적으로 널리 분포하는 C4 식물의 기공특성이 지역에 따라 다른 반응을 보이는지를 확인하기 위해, 일정 시간대에(1970-1999) 중부(36 - 38°N)와 남부(33-36°N) 지방에서 채집된 *C. microiria*의 기공특성을 비교하였다. 따라서 본 연구에서는 두 의문을 조사하였다: 1) 1950년 이후 CO₂농도 증가에 따라 C3 식물(*C. difformis*)과 C4 식물(*C. iria*, *C. microiria*)의 기공특성- 기공밀도, 표피세포 밀도, 기공지수, 기공크기 - 이변화했는가? 2) C4 식물인 *C. microiria*의 기공특성은 지역에 따른 차이를 보이는가?

II. 재료 및 방법

1. 연구 재료

사초과(Cyperaceae)는 히말라야부터 툰드라, 열대림까지 전 지구적으로 분포하는 5387종(106속)으로 이루어지며(Simpson and Govaerts 2007) 피자식물 중 7번째, 외떡잎식물강에서 3번째로 큰 과이다(Hodkinson et al. 2011). 우리나라에 있는 246종(13속)은 대부분 자웅동주이며 드물게 자웅이주인 다년생 또는 1년생 식물이다. 거의 풍매화이고 지하경이 있거나 없으며 흔히 습지나 물가에서 자란다(오용자 2006, Naczi and Ford 2008). 줄기는 보통 삼각형이며 드물게 둥글다. 화서는 수상화서로 작은 이삭화서가 때때로 정생 또는 화서줄기 끝에 붙거나 측생하기도 한다. 열매는 수과이고 배유는 풍부하고 분질 또는 육질로 되어 있다. 개화기와 결실기는 종마다 다양하다. 개화기가 4 - 6월인 종은 결실기가 보통 6 - 7월이고, 개화기가 8 - 10월인 종은 9 - 11월에 결실한다(오용자 2006).

사초과에서 가장 큰 속은 사초속(*Carex*)으로 세계적으로 2000여종이 알려져 있으며, 주로 북반구의 온대와 한대 지방에 분포되어 있다. 우리나라에는 148종이 있으며, 거의 대부분이 다년생이고 주로 습지에 분포한다. 사초과에서 총 17종이 한국 고유종이며 이중 16종이 사초속에 속한다(환경부 2005). 사초속의 종들은 모두 C3식물로 알려져 있다(Naczi and Ford 2008). 사초과의 고유종과 위기종 양상은 일본의 경우와 상당히 대비된다. 일본의 경우 사초 종 수가 매우 많고(약 26속 500종), 이중

약 300종이 사초속(*Carex*)이고, 사초속의 반 이상이 일본의 고유종이다(Takuji and Tomomi 2011). 일본의 대부분 사초 종들도 환경 변화에 민감하며 인간 간섭에 매우 취약한 습지에서 서식한다. 사초과에서 두 번째로 큰 속은 방동사니속(*Cyperus*)으로서, 전 세계적으로 700여종이, 우리나라에는 20종이 분포한다. 이들 대부분은 1년생 식물로(Naczi and Ford 2008), 물가, 중습지, 건조지에 분포한다(Ueon and Takeda 1992). 사초속과 달리 방동사니속은 80%의 종이 C4이고, 나머지는 C3 식물이다(Ueno and Takeda 1992, Mei-Rong et al. 1999). 방동사니속에서 C3 식물인 알방동사니(*Cyperus difformis*)와 C4 식물인 참방동사니(*C. iria*)와 금방동사니(*C. microiria*)를 선발하였다. 세 종 모두 일년생으로, 알방동사니는 습지와 논에, 참방동사니는 논과 양지쪽 습지, 경작지에, 금방동사니는 공한지와 경작지, 재배지에 서식한다(오용자 2006).

사초과의 일부 종들은 논외 잡초이지만(Naczi and Ford 2008), 일부 종은 긍정적인 생태적 기능을 하고 있다. 습지에서우세한 분포를 나타내고 있으며, 전체 질소의 92%를 제거하여 수질을 개선시키고(Tanner 1996) 구리와 같은 금속을 감소시키는 역할을 한다(Murray-Gulde et al. 2005). 품종개량이나 재배식물 (동남아시아에서는 *Cyperus corymbosus*를 경작하여 바구니나 옷감재료로 사용)로도 이용된다(Simpson and Inglis 2001). 지하경이 발달된 종은 녹말이 풍부하여 식용과 약용으로 쓰이는 경우도 있다(오용자 2006).

2. 연구 방법 및 분석

1) 시간적 · 공간적 양상

CO₂ 농도 증가에 따른 기공특성의 시간적 변화 양상을 알아보기 위해 중부지방(36-38°N)에서 채집된 C3식물인 *C. difformis*와 C4 식물인 *C. iria*와 *C. microiria*의 1950 - 1990년대의 표본을 이용하여 기공특성 - 기공밀도, 표피세포밀도, 기공지수, 기공크기 - 을 측정하였다. *C. microiria*의 경우 우리나라 남단인 제주도까지 위도상 널리 분포한다. *C. microiria*의 남부(33-36°N) 지역 표본을 확보하여 중부와 남부 지역간 기공반응에 차이가 있는지를 확인하였다. 이때 1970 - 1990년대의 *C. microiria* 표본만을 이용하였다. 시간적 변화 양상과 공간적 양상을 관찰함에 있어 1950 - 1960년대의 표본 수가 적었기 때문에, 1950년에서 1960년대 사이에 채집된 표본들은 모두 1960년으로 병합하였다.

2) 기공특성 관찰

상당수의 표본에서 근생엽이 존재하지 않거나 파손 또는 심한 굴곡으로 관찰에 부적절하여, 본 연구에서는 화서 아래 경생엽의 기공특성을 측정하였다. 완전히 성장한 개체의 두 잎(가장 긴 두 잎)에서 중간 부분을 선택하여 기공밀도(잎의 단위 면적당 기공의 수)를 측정하였다. 잎의 앞면과 뒷면에 투명 매니큐어를 얇게 칠한 후, 매니큐어가 마르면 그 위에 투명테이프를 붙인 후 벗겨내어 슬라이드글라스에 접착시킨다. 광학현미경(Olympus BX60, 100배)하에서 micrometer를 이용하여

1mm²안에 들어오는 기공의 수를 산출했다. 두 잎에서 중간 부분 3곳을 임의적으로 선택하고, 3곳에서 각각 2지점을 골라 총 12지점을 관찰하였다. 기공과 표피세포의 크기는 빛, 온도, 습도의 영향을 받는다(Kürschner 1997). Salisbury(1927)를 따라, 온도상승에 따른 표피세포의 팽창효과(Salisbury 1927)를 통제할 기공지수를 산출하였다.

$$\text{기공지수(\%)} = \frac{\text{기공밀도}}{\text{기공밀도} + \text{표피세포밀도}} \times 100$$

표피세포밀도와 기공크기는 매니큐어 처리를 통해 관찰할 수 없어 오용자와 성언수(2003)에 따라 측정하였다. 완전히 성장한 개체의 두 잎에서 중간 부분을 선택하여 증류수에서 100℃로 20분 끓여 연화시켰다. 면도칼로 표피를 긁어 0.025% safranin 용액으로 염색한 후 광학현미경으로 관찰하였다. 두 잎에서 임의의 3곳을 선택하여 micrometer 로 표피세포밀도를 관찰하였다(광학현미경 Olympus BX60, 100 배). 또한 두 잎에서 총 5개의 기공을 임의적으로 선택하여 micrometer 로 기공의 장축 길이(μm)를 측정하였다(광학현미경 Olympus BX60, 1000 배). 방동사니 잎 앞면에서 기공은 잎 가장자리에 주로 분포하고 뒷면의 경우 잎에 전반적으로 분포한다. 따라서 표피세포밀도와 기공크기는 잎의 뒷면에서만 확인하였다.

3) 기상 자료와 데이터 분석

국내 안면도(36.3°N, 126.2°E) CO₂ 관측 자료(측정 연도: 1999 - 2010년)는 기상청의 기후변화정보센터(Climatic Change Information

Center, <http://www.climate.go.kr>)에서, 제주의 고산(33.2°N, 126.1°E)과 태안반도(36.7°N, 126.3°E)의 CO₂ 농도 자료는(측정 연도: 1990 - 2010년) WMO World Data Centre for Greenhouse Gases(Japan Meteorological Agency, <http://ds.data.jma.go.jp/gmd/wdcgg>)에서 획득하였다. 대기 중 CO₂ 농도는 기후변화를 동반하는 경향이 있으므로 온도와 강수량 자료도 추출하였다. 1960년부터 2011년도까지 서울, 인천, 강릉, 광주, 전주, 부산의 총 6곳에서 측정한 온도와 강수량의 평균값을 산출하였다(기상청, <http://www.kma.go.kr>). 지구적 CO₂ 농도 자료를 획득하여 우리나라 CO₂ 농도의 증가율과 세계의 평균 증가율을 비교하였다. 전 세계 CO₂ 관측 자료는 NOAA GMD (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>)에서 수집하였다. 또한 일본의 Ryori(39.0°N, 141.8°E)에서 측정된 CO₂ 농도 자료(측정 연도: 1987 - 2012년)도 획득하였다(WMO WDCGG, <http://ds.data.jma.go.jp/gmd/wdcgg>).

기공특성이 두 C4 종(*C. iria*와 *C. microiria*)과 연도 간 차이가 있는지를 확인하기 위해 종과 연도의 두 요인을 주요인으로 처리한 이원분산분석을 수행한 결과, 모든 기공특성(기공밀도, 표피세포밀도, 기공지수, 기공크기)에서 종 × 연도 이차상호작용이 유의하지 않았다. 이후 분석에서는 *C. iria*와 *C. microiria*를 C4 식물로 무리화하였다. 기공특성에 대한 시간적 효과를 알기 위해 광합성체제와 연도를 주요인으로 설정하여 이원분산분석을 수행하였다. 이차상호작용이 나타난 뒷면기공밀도, 표피세포밀도, 뒷면기공지수, 기공크기에 대해서는 광합성체제 별로 연도 효과를 분석하였다. *C. microiria*의 기공특성이 지역간 차이를 보이는지를 확인하기 위해 지역과 연도를 주요인으로 설정한 이원분산분석을 수행하였다. 모든 통계처리에는 SAS(Version 9.2, 2008)를 이용하였다.

4) 관찰 표본

알방동사니(*C. difformis*), 참방동사니(*C. iria*), 금방동사니(*C. microiria*)는 대부분 성신여자대학교(SWU) 자연사박물관에 소장된 표본을 사용하였다. 알방동사니(*C. difformis*)와 참방동사니(*C. iria*)의 일부 표본은 이화여자대학교 자연사박물관에서 대여하였다. 알방동사니(*C. difformis*)는 중부지방에서 채집한 50년대 표본 9점, 70년대 표본 10점, 80년대 표본 7점, 90년대 표본 14점의 총 40점을 조사하였다. 참방동사니(*C. iria*)는 중부지방에서 채집한 50년대 표본 3점, 60년대 표본 8점, 70년대 표본 10점, 80년대 표본 18점, 90년대 표본 17점의 총 56점을 연구하였다. 금방동사니(*C. microiria*)는 중부지방과 강원·남부지방에서 채집한 50년대 표본 2점, 70년대 표본 20점, 80년대 표본 29점, 90년대 표본 41점의 총 92점을 이용하였다.

5) 관찰 표본 목록

C. difformis 알방동사니

Gyeonggi-do: Namyangju-si Gwangneung(Aug. 24 1956, Cha Dongseok, SWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Sept. 18 1974, Oh Yeongsuk, EWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Oct. 5 1974, Ahn Yeongae, EWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Oct. 5 1974, Oh Jinnyeo, EWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Oct. 5 1974, Kim Sodam, EWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Oct. 12 1974, Yu Seonhui, EWU), Ilsan-si(Aug. 29 1977, Chang Boyeong, SWU), Gwacheon-si(Sept. 17 1977, SWU), three sheets; Pyeongtaek-si(Oct. 10 1982,

Lee Yeongno, EWU), Goyang-si Deogyang-gu Seoreung(Sept. 26 1983, Lee Eunju, EWU), Pyeongtaek-si(Oct. 9 1983, Lee Namsuk, EWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Sept. 20 1987, Lee Migyeong, SWU), Hanam-si Gami-dong Namhansanseong(Aug. 10 1993, Yang Jeongsuk, SWU), Namyangju-si Maseok(Oct. 9 1995, Go Gyeongmi, SWU), nine sheets; Namyangju-si Migeum-dong(Oct. 21 1995, Go Gyeongmi, SWU), two sheets; Namyangju-si Sudong-myeon Chungnyeongsan(Sept. 11 1996, Oh Yongja, SWU). **Seoul:** two sheets; Seongbuk-gu Anam-dong(Sept. 15 1958, Cha Dongseok, SWU), Seongbuk-gu Anam-dong(Oct. 12 1958, Cha Dongseok, SWU), five sheets; Seongbuk-gu Anam-dong(Oct. 22 1958, Cha Dongseok, SWU), two sheets; Gangdong-gu Amsa-dong(Sept. 24 1972, Oh Yongja *et al.*, EWU), Seodaemun-gu Daehyeon-dong Ewha womans university(Oct. 14 1984, Kwon Haesu, EWU), Gangdong-gu Myeongil-dong(Oct. 13 1996, Im Inhui, SWU). **Incheon:** Ganghwa-gun Ganghwa-eup Ganghwado(July 23 1970, Kim Jincheol, SWU).

C. iria 참방동사니

Gyeonggi-do: Yangji(July 23 1959, Kim Gunja, EWU), Namyangju-si Gwangneung(Aug. 13 1960, Kim Gisuk, EWU), Suwon-si Seocho(Aug. 24 1960, Kang Gyeongok, EWU), Yeoncheon-gun(Aug. 26 1960, Kim Yeoneung, EWU), Yeoncheon-gun(Aug. 27 1960, Kim Aesun, EWU), Namyangju-si Cheonmasan(Sept. 29 1962, Yun Songjuk, EWU), Bucheon-si Ojeong-gu Gyesan(Aug. 10 1964, Han Yeongja, EWU), Paju-si Jeokseong-myeon(Oct. 3 1973, Oh Yongja, SWU), Pocheon-si(Sept. 24 1975, Mo Myeongja, SWU), Yangpyeong-gun Yangseo-myeon Yangsu-ri(Aug. 16 1977, Lee Changsuk, SWU), Ilsan-si(Aug. 29 1977, Jang Boyeong, SWU), Gwacheon-si(Sept. 17 1977, SWU), Dongducheon-si Wangbangsan(Oct. 3 1978, Kim Seongwon, SWU), Dongducheon-si

Wangbangsan(Oct. 3 1978, Lee Jongsun,SWU), Gapyeong-gun Cheongpyeong-myeon
 Godongsan(Sept. 15 1979, Jang Gyeongae, SWU), Gapyeong-gun Cheongpyeong-myeon
 Godongsan(Aug. 7 1979, Lee Hyeonsuk, SWU), Gapyeong-gun Cheongpyeong-myeon
 Godongsan(Aug. 7 1979, Lim Huisuk, SWU), Namyangju-si Sudong-myeon
 Chungnyeongsan(Aug. 16 1980, Oh Yongja, SWU), Namyangju-si Sudong-myeon
 Bigeum-ri(Sept. 13 1980, Oh Yongja, SWU), Namyangju-si Gwangneung(Sept. 20 1980,
 Cho Sunna, SWU), Gapyeong-gun Cheongpyeong-myeon Daeseong-ri(Oct. 9 1980,
 Kang Gwisuk, SWU), Namyangju-si Pyeongnae-dong(Sept. 18 1981, Jeong Ogon, SWU),
 Gapyeong-gun Cheongpyeong-myeon Daeseong-ri(Sept. 4 1982, Uhm Gyeongsuk,
 SWU), Namyangju-si Donong-ri(Sept. 22 1983, Im Sugyeong, SWU), two sheets;
 Namyangju-si Sudong-myeon Chungnyeongsan(Sept. 8 1984, Lee Yeonnyeo, SWU),
 Namyangju-si Maseok Chungnyeongsan(Oct. 3 1986, Park Hyeonmi, SWU), Namyangju-
 si Gwangneung(Oct. 11 1986, Yu Hyewon, SWU), Paju-si Beobwon-eup Beobwon-
 ri(Sept. 5 1987, Hwang Seongwon, SWU), Yangpyeong-gun Yongmun-myeon
 Yongmunsan(Sept. 13 1987, Kang Jinyeong, SWU), Yongin-si Myongji University(Oct. 2
 1990, Choi Soyeong, SWU), Yangju-gun Bong am-myeon(Aug. 24 1993, Lim Ginam,
 SWU), Songpa-gu Ogeum-dong Ogeum park(Sept. 18 1993, Shim Hwail, SWU),
 Pyeongtaek-si Hyeondeok-myeon Hwayang-ri(Oct. 1 1993, Lee Jayeong, SWU),
 Namyangju-si Migeum-dong(Oct. 21 1995, Go Gyeongmi, SWU), Gwangju-si(July 25
 1997, Kim Haejeong, SWU), Yongin-si Baegam-myeon(Oct. 3 1997, Han Sinjeong,
 SWU), two sheets; Gwacheon-si Makgye-dong Cheonggyesan(Oct. 6 1997, Lee Jihyeon,
 SWU). **Seoul:** Seongbukgu Jeongneung(Aug. 5 1959, Yoon Bongja, EWU), Seongbukgu
 Jeongneung(Aug. 17 1959, Han Seunghui, EWU), Seongbukgu Jeongneung(Aug. 25 1960,
 Seong Seongji, EWU), Taereung(Aug. 20 1962, Lee Mija, EWU), Dongdaemun-gu

Jeonnong-dong(Nov. 18 1982, Han Sangil, SWU), Eunpyeong-gu Galhyeon-dong(Sept. 14 1986, Jeong Uiok, SWU), Gangseo-gu Mok-dong(Aug. 18 1987, Park Jeongmin, SWU), Gangseo-gu Mok-dong(Aug. 19 1987, Park Jeongmin, SWU), Gangnam-gu Cheonggyesan(Aug. 21 1987, Kim Huijeong, SWU), Dobong-gu Dobong-dong Jahyeonam(Sept. 12 1990, Son Suyeon, SWU), Dobong-gu Dobong-dong Dobongsan (Sept. 16 1990, Kwon Hyegyong, SWU), Songpa-gu Munjeong-dong(Oct. 23 1994, Shin Jihyeon, SWU), Seocho-gu Wonji-dong Cheonggyesan(Aug. 22 1995, Ahn Jeonghui, SWU), Nowon-gu Gongneung-dong Sahmyook University(Oct. 3 1996, Ham Eunju, SWU), Seongbuk-gu Donam-dong(Oct. 20 1997, Yeom Hwayeong, SWU). **Incheon:** Ganghwa-gunHwado-myeonManisan(Nov. 1991, Lee Insuk, SWU), Nam-gu Hagik-dong(Aug. 21 1996, Lee Yeonghae, SWU)

*C. microiria*금방동사니

Gyeonggi-do: two sheets; (Sept. 22 1957, SWU), Gwangju-si Jungbu-myeon Namhansanseong(Oct. 14 1975, Lee Gyeongae, SWU), Namyangju-si Gwangneung(Sept. 4 1976, Park Sinyeong, SWU), Namyangju-si Gwangneung(Sept. 11 1976, Jang Hyeongran, SWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Sept. 18 1976, Kim Hyesuk, SWU), Yangpyeong-gun Yangseo-myeon Yangsu-ri(Aug. 10 1977, Jo Seongsuk, SWU), two sheets; Yangpyeong-gun Yangseo-myeon Yangsu-ri(Aug. 16 1977 Lee Changsuk, SWU), Paju-si Gwangtan-myeon Bogwangsa(Oct. 8 1978, Lee Wiyeong, SWU), Yangpyeong-gun Seojong-myeon Suip-ri Godongsan(Sept. 15 1979, Oh Yeonghye, SWU), Yangpyeong-gun Seojong-myeon Suip-ri Godongsan(Sept. 15 1979, Lee Wiyeong, SWU), Gapyeong-gun Sang-myeon Chungnyeongsan(Sept. 28 1980, Im Hyeonju, SWU), Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Oct. 9 1980, Gu Hyesuk, SWU),

Namyangju-si Pyeongnae-dong Cheonmasan(Sept. 4 1981, Kim Yeong, SWU),
 Gwangju-si(Sept. 4 1981, Lee Ilsuk, SWU), Gwangju-si(Sept. 11 1981, Choi Hwaja,
 SWU), Gwangju-si Jungbu-myeon Namhansanseong(Sept. 16 1981, Kim Hyeonmi,
 SWU), Namyangju-si Byeollae-myeon Buramsan(Sept. 18 1982, Choi Yunhui, SWU),
 Namyangju-si Hwado-eup Cheonmasan(Sept. 17 1983, Song Myeongeun, SWU),
 Namyangju-si Gwangneung(Sept. 18 1983, Oh Myeonggyeong, SWU), Namyangju-si
 Sudong-myeon Chungnyeongsan(Sept. 8 1984, Lee Sueun, SWU), Gwangju-si(Oct. 7
 1986, Jang Mungyeong, SWU), Gapyeong-gun Ha-myeon hyeon-ri(Sept. 5 1987, Yun
 Hyewon, SWU), Namyangju-si Toegyewon-myeon(Aug. 26 1989, Jo Hyeongsun, SWU),
 Gapyeong-gun Buk-myeon Myeongjisan(Sept. 23 1989, Park Jeongmi, SWU),
 Seongnam-si(Sept. 5 1993, Yun Eunyeong, SWU), Gapyeong-gun(Oct. 29 1995, Go
 Gyeongmi, SWU), Gapyeong-gun Buk-myeon Myeongjisan(Aug. 23 1996, Lee Chunhye,
 SWU), Yangju-si Hoecheon-dong(Aug. 17 1997, Lee Jiyun, SWU), Seongnam-si
 Jungwon-gu Sangdaewon-dong Namhansanseong(Sept. 28 1997, Jang Jeongyun, SWU),
 Yeosu-gun Neungseo-myeon(Oct. 3 1997, Park Myeongjin, SWU), Yongin-si Cheoingu
 Baegam-myeon(Oct. 3 1997, Park Yunsin, SWU).**Seoul:** Gangbuk-gu Ui-dong(Aug. 24
 1976, Seok Yeongae, SWU), Yongsan-gu Cheongpa-dong(Aug. 5 1977, Shin Eunju,
 SWU), Dobong-gu Dobong-dong Dobongsan(Aug. 29 1981, Kim Sinjeong, SWU),
 Dobong-gu Ui-dong(Sept. 11 1981, Kim Yeong, SWU), Dobong-gu Ui-dong(Sept. 11
 1981, Jeon Minsu, SWU),), Dobong-gu Ui-dong(Sept. 11 1981, Jeong Huisuk, SWU),
 two sheets; Gangnam-gu Cheonggyesan (Oct. 9 1985, Kang Hyojeong, SWU), Gangnam-
 gu Cheonggyesan(Sept. 12 1987, Lee Jinhui, SWU), Songpa-gu Ogeum-dong(Aug. 15
 1993, Shim Hwail, SWU), Gangnam-gu Gaepo-dong(Aug. 17 1993, Hong Hyegyeeong,
 SWU), Songpa-gu Munjeong-dong(Oct. 23 1994, Shin Jihyeon, SWU), Yeongdeungpo-

gu Yeouido-dong Hangang(Aug. 15 1995, Oh Yongja, SWU), Gangseo-gu Gayang-dong(Sept. 11 1996, Yu Jieun, SWU), Dobong-gu Dobong-dong Dobongsan(Sept. 14 1996, Park Seon, SWU), Dobong-gu Dobong-dong Dobongsan(Sept. 15 1996, Jang Hyejin, SWU), Gangdong-gu Myeongil-dong(Oct. 13 1996, Im Inhui, SWU), two sheets; Nowon-gu Sanggye-dong Suraksan(Sept. 7 1997, Jang Jiyeon, SWU). **Chungcheongnam-do**: Seosan-si(July 15 1975, Jeong Yusuk, SWU), Gyeryong-si Gyeryongsan(July 20 1976, Kim Sukgi, SWU), Cheonan-si Seonggeo-eup(Sept. 5 1993, Kim Yunseon, SWU), Gongju-si Jeongan-myeon(Sept. 27 1996, Kim Pansun, SWU), Buyeo-gun Oksan-myeon(Sept. 7 1997, Lee Eunmi, SWU). **Chungcheongbuk-do**: Jecheon-si Hansu-myeon Woraksan(Aug. 9 1978, Oh Yongja, SWU), Cheongwon-gun Naesu-eup(Aug. 11 1993, Kim Eunhui, SWU). **Gangwon-do**: ChunCheonsi(Oct. 16 1976, Kim Hyebyeong, SWU), Chuncheon-si Namsan-myeon Gangchon(Sept. 18 1982, Kim Yeongsuk, SWU), Samcheok-si Geundeok-myeon(Aug. 18 1987, Yun Sukyeong, SWU), four sheets; Yeongwol-gun Nam-myeon Cheongnyeongpo(Aug. 15 1996, Oh Yongja, SWU), Gangneung-si(July 17 1997, Choi Yunjeong, SWU). **Jeollabuk-do**: Wanju-gun(Sept. 17 1978, Song Gyuseon, SWU), Namwon-si Jusaeng-myeon(July 2 1981, Yun Hyeonyeong, SWU). **Jeollanam-do**: Yeongam-gun Gunseo-myeon(Aug. 24 1986, Park Suyeon, SWU), Naju-si Dado-myeon(Sept. 24 1996, Choi Jihui, SWU). **Gyeongsangnam-do**: Hapcheon-gun Gaya-myeon Chiaksan(Sept. 30 1978, Lee Sunyong, SWU), Hapcheon-gun Gaya-myeon Chiaksan(Oct. 1 1978, Lee Seunghun, SWU), Hapcheon-gun Gaya-myeon Chiaksan(Oct. 1 1978, Jang Gyeongae, SWU), Changnyeong-gun Yeongsan-myeon(Oct. 7 1987, Yun Hyewon, SWU), Masan-si Muhaksan(Sept. 30 1993, SWU). **Gyeongsangbuk-do**: Mungyeong-si Mungyeong-eup(July 19 1986, Jeong Misuk, SWU), two sheets; Mungyeong-si Mungyeong-eup(Sept. 18 1986, Jeong Misuk, SWU), three

sheets; Yeongdeok-gun(Aug. 15 1996, Oh Yongja, SWU), two sheets; Uljin-gun(Aug. 16 1996, Oh Yongja, SWU) **Daejeon**: two sheets; Seo-gu Nae-dong(Sept. 1 1997, Lee Nayeong, SWU). **Jeju-do**: two sheets; Seogwipo-si Seongsan-eup(Aug. 23 1995, Go Gyeongmi, SWU), Jeju-si Aewol-eup(Sept. 30 1995, Oh Yongja, SWU), two sheets; Jeju-si Hangyeong-myeon(Nov. 7 1995, Go Gyeongmi, SWU), Jeju-si Hangyeong-myeon(Oct. 18 1996, Oh Yongja, SWU).

연구목적	CO ₂ 농도 증가에 따른 사초과 C3와 C4 식물의 기공 반응
사전연구	<ul style="list-style-type: none"> ▶ CO₂ 농도가 증가할수록 기공밀도, 기공지수는 감소 - Woodward 1987, Kouwenberg 2003 ▶ CO₂ 농도가 증가할수록 기공밀도는 감소하나 기공크기는 증가 - Franks and Beerling 2009 ▶ 기공밀도, 기공지수의 변화는 C3와 C4 식물 종마다 다르게 반응 - Knapp 1994, Tipping and Murray 1999
재료선택	<ul style="list-style-type: none"> ▶ 사초과(Cyperaceae) - 많은 종(세계적으로 약 106속 5387종)과 광범위한 서식지 - <i>Cyperus</i> 속의 80%는 C4종, 20%는 C3종. 계통효과를 통제하기 위해 한 속에서 C3 식물 <i>C. difformis</i>와 C4 식물 <i>C. iria</i>, <i>C. microiria</i> 선택
연구방법	<ul style="list-style-type: none"> ▶ <i>Cyperus</i> 기공특성의 시간적 양상 - 중부[36-38°N]에서 채집된 C3와 C4 식물의 1950-1990년대 표본을 이용하여 기공특성-기공밀도, 기공지수, 표피세포밀도, 기공크기 -차이 확인 ▶ <i>C. microiria</i> 기공특성의 공간적 양상 - 일정 시간대에(1970-1990) 채집된 C4 식물인 <i>C. microiria</i>의 중부[36-38°N]와 남부[33-36°N] 표본을 이용하여 기공특성-기공밀도, 기공지수, 표피세포밀도, 기공크기 - 차이 확인
가설	<ul style="list-style-type: none"> - 1950년대 이후 CO₂ 농도 증가에 따라 C3와 C4 식물 모두 기공특성이 변화하나, 그 양상은 다를 것이다. - C4 식물인 <i>C. microiria</i>의 기공특성은 지역에 따른 차이를 보일 것이다.
예측	<ul style="list-style-type: none"> - C3와 C4 식물 모두 기공밀도, 기공지수는 감소하고, 표피세포밀도와 기공크기는 증가한다. - C4 식물 <i>C. microiria</i>의 기공특성은 지역에 따른 차이를 보이지 않는다.

<연구 흐름도>

Ⅲ. 결과

1. 국내 CO₂ 농도와 기상 변화

제주에 위치한 고산기상대와 충남 태안반도(한중대기과학연구센터) 2 곳의 평균값에 근거했을 때 우리나라 CO₂ 농도는 지난 20년간(1990 - 2010) 357.3 ppm에서 397.6 ppm으로 40 ppm 증가하였다(Fig. 2). 국내 기온과 강수량도 연도에 따라 증가 추세를 보였다. 연평균 기온은 지난 50년간 최저 11.8℃, 최고 14.4℃로 약 1.2℃ 증가하였고(기상청 기후변화정보센터, <http://www.climate.go.kr>; 100년[1912-2008]동안 약 1.5℃ 상승, 40년 [1950-1990]동안 약 1℃ 상승)(Fig. 3a), 같은 기간 동안 연평균 강수량도 최저 884.6 mm, 최고 1995.8 mm로 약 182 mm 증가하였다(기상청 기후변화정보센터, <http://www.climate.go.kr>; 100년[1912-2008]동안 최소 712 mm, 최고 1929 mm 기록, 약 219.8 mm 증가)(Fig. 3b).

2. *Cyperus* 기공특성의 시간적 변이 양상

조사된 세 종의 기공특성은 광합성체체간, 연도간 다양한 변이를 보였다(Table 1, Figs 4 and 5). 기공특성에 따라 광합성체체 × 연도의 이차상호작용 효과가 유의하게 나타났다(Table 2). 앞면기공밀도는 광합성체체 × 연도의 이차상호작용 없이 광합성체체간, 연도간 유의한 변이를 보였다(Table 2). 앞면기공밀도는 C3 식물이 23.6(± 5.4) 개/mm², C4 식물이 11.5(± 3.9) 개/mm²로, C3 식물이 2배 더 많았다. C3 식물의 앞면기공밀도는 최근으로 올수록 감소하여 1990년대에는 지난 50년 전보다 16.9%, C4 식물은

29.5% 감소하였다(Table 1). 뒷면기공밀도의 연도간 변이 양상은 광합성체제에 따라 달랐다(Table 2). 일원분산분석 수행 시 C3와 C4 식물 모두 뒷면기공밀도가 연도간 유의하게 감소하였으나(C3, $F_{3,36} = 25.44$, $P < 0.0001$; C4, $F_{3,144} = 10.01$, $P < 0.0001$), 그 감소 양상은 C3 식물에서 더 현저하게 나타났다. 즉, C3 식물의 뒷면기공밀도는 지난 50년 전보다 55.6%, C4 식물은 32.9% 감소하였다(Table 1). 지난 50년 평균으로 볼 때 C3와 C4 식물에서 잎 뒷면:앞면 기공의 비는 각기 9.4배(221.9:23.6), 7.5배(80.6:10.8)로 뒷면에 기공이 더 집중되어 있었다.

표피세포밀도에 대한 연도 효과는 광합성체제에 따라 달랐다(Table 2). 후속적인 일원분산분석에 의하면 C3와 C4 식물 모두 표피세포밀도가 연도간 유의한 차이를 보였다(C3, $F_{3,36} = 12.37$, $P < 0.0001$; C4, $F_{3,144} = 43.05$, $P < 0.0001$). 즉, C3 식물의 표피세포밀도는 지난 50년간 30.0%, C4 식물은 54.8% 증가하였다(Table 1). 앞면기공지수에 대한 광합성체제 \times 연도의 이차상호작용 효과는 유의하지 않았다(Table 2). 앞면기공지수는 C3 식물이 7.1%, C4 식물이 3.3%로 C3 식물이 약 2배 더 높았으나, 두 광합성체제 모두에서 앞면기공지수가 크게 감소하였다(C3 = 33.7%, C4 = 52.5%). 반면, 뒷면기공지수에 대한 연도 효과는 광합성체제에 따라 차이가 있었다(Table 2). 각 광합성체제에 대한 일원분산분석에 의하면 연도 효과는 C3, C4 식물 모두에서 유의하였다(C3, $F_{3,36} = 44.23$, $P < 0.0001$; C4, $F_{3,144} = 57.12$, $P < 0.0001$). C3 식물의 뒷면기공지수 감소는 조사기간의 전반부(1960 - 1970)와 후반부(1980 - 1990)에만 유의하였으나, C4 식물은 연도에 따라 지속적으로 감소하였다. 그러나 C3와 C4 식물의 지난 50년간 뒷면기공지수 감소율은 동일하였다(각기 46.2%와 46.9%)(Table 1).

기공크기에 대한 연도 효과는 광합성체제에 따라 달랐다(Table 2).

일원분산분석 결과 연도 효과는 C3, C4 식물 모두에서 유의하였다(C3, $F_{3,36} = 4.59$, $P < 0.01$; C4, $F_{3,144} = 15.97$, $P < 0.0001$). C3 식물의 기공크기는 지난 50년간 $35.4(\pm 3.4)\mu\text{m}$ 에서 $38.7(\pm 2.8)\mu\text{m}$ 로, C4 식물의 경우 $41.2(\pm 4.0)\mu\text{m}$ 에서 $48.7(\pm 4.2)\mu\text{m}$ 로 증가하였다. 즉, 지난 50년간 C4 식물은 C3 식물에 비해 기공크기가 두 배 더 증가하였다(각기 18.3%와 9.3%). 또한 모든 종을 포함했을 때 기공크기는 뒷면기공밀도와 반비례 관계를 보였다(Fig. 6).

3. *C. microiria* 기공특성의 지역적 양상

기공특성을 종속변수로, 지역과 연도를 주요인으로 처리한 이원분산분석에서, 모든 기공특성에 대한 연도 효과가 지역에 따라 다르지 않았다(Table 4). 모든 기공특성에서 지역간 차이가 유의하지 않았으나, 표피세포밀도와 뒷면기공지수는 연도에 따른 차이를 보였다(Table 4). 중남부에 걸쳐 지난 30년간 표피세포밀도는 $285.9(\pm 16.9)\text{개}/\text{mm}^2$ 에서, $413.0(\pm 69.8)\text{개}/\text{mm}^2$ 로 44.5% 증가하였다(Table 3). 그 결과 지난 30년간 *C. microiria*의 뒷면기공지수는 평균 28.5% 감소하였다(Table 3).

Table 1. Stomatal traits (mean \pm 1SD) of the three *Cyperus* species in Korea according to photosynthetic pathway and year categories. The three species consisted of one C3 species (*C. difformis*) and two C4 species (*C. iria* and *C. microiria*)

	C3 plant						C4 plant																	
	Stomatal density (no/mm ²)			Stomatal index (%)			Stomatal size (μ m)			Stomatal density (no/mm ²)			Stomatal index (%)			Stomatal size (μ m)								
	Adaxial	Abaxial		Adaxial	Abaxial		Adaxial	Abaxial		Adaxial	Abaxial		Adaxial	Abaxial		Adaxial	Abaxial							
1960-1969	27.2 \pm 5.5(9)	339.2 \pm 64.7(9)	267.3 \pm 27.0(9)	9.2 \pm 1.4(9)	55.6 \pm 5.1(9)	35.4 \pm 3.4(9)	15.6 \pm 3.5(13)	112.0 \pm 29.0(13)	252.0 \pm 24.1(13)	5.9 \pm 1.4(13)	30.5 \pm 5.0(13)	41.2 \pm 4.0(13)	9.6 \pm 3.0(30)	83.8 \pm 14.9(30)	277.1 \pm 24.7(30)	3.3 \pm 0.9(30)	23.2 \pm 3.5(30)	44.5 \pm 3.3(30)	9.9 \pm 2.7(47)	76.4 \pm 14.6(47)	298.6 \pm 34.7(47)	3.2 \pm 0.8(47)	20.4 \pm 3.7(47)	47.0 \pm 4.2(47)
1970-1979	22.9 \pm 6.5(10)	226.7 \pm 49.2(10)	308.3 \pm 23.0(10)	6.9 \pm 2.0(10)	42.0 \pm 4.3(10)	40.0 \pm 3.6(10)	11.0 \pm 5.1(58)	75.2 \pm 29.2(58)	390.2 \pm 82.2(58)	2.8 \pm 1.1(58)	16.2 \pm 4.0(58)	48.7 \pm 4.2(58)	11.0 \pm 5.1(58)	75.2 \pm 29.2(58)	390.2 \pm 82.2(58)	2.8 \pm 1.1(58)	16.2 \pm 4.0(58)	48.7 \pm 4.2(58)	11.0 \pm 5.1(58)	75.2 \pm 29.2(58)	390.2 \pm 82.2(58)	2.8 \pm 1.1(58)	16.2 \pm 4.0(58)	48.7 \pm 4.2(58)
1980-1989	21.7 \pm 5.3(7)	206.7 \pm 48.0(7)	307.3 \pm 18.9(7)	6.5 \pm 1.1(7)	39.8 \pm 4.7(7)	40.3 \pm 2.2(7)	9.9 \pm 2.7(47)	76.4 \pm 14.6(47)	298.6 \pm 34.7(47)	3.2 \pm 0.8(47)	20.4 \pm 3.7(47)	47.0 \pm 4.2(47)	9.9 \pm 2.7(47)	76.4 \pm 14.6(47)	298.6 \pm 34.7(47)	3.2 \pm 0.8(47)	20.4 \pm 3.7(47)	47.0 \pm 4.2(47)	9.9 \pm 2.7(47)	76.4 \pm 14.6(47)	298.6 \pm 34.7(47)	3.2 \pm 0.8(47)	20.4 \pm 3.7(47)	47.0 \pm 4.2(47)
1990-1999	22.6 \pm 4.4(14)	150.6 \pm 42.8(14)	347.6 \pm 41.4(14)	6.1 \pm 1.2(14)	29.9 \pm 6.1(14)	38.7 \pm 2.8(14)	11.0 \pm 5.1(58)	75.2 \pm 29.2(58)	390.2 \pm 82.2(58)	2.8 \pm 1.1(58)	16.2 \pm 4.0(58)	48.7 \pm 4.2(58)	11.0 \pm 5.1(58)	75.2 \pm 29.2(58)	390.2 \pm 82.2(58)	2.8 \pm 1.1(58)	16.2 \pm 4.0(58)	48.7 \pm 4.2(58)	11.0 \pm 5.1(58)	75.2 \pm 29.2(58)	390.2 \pm 82.2(58)	2.8 \pm 1.1(58)	16.2 \pm 4.0(58)	48.7 \pm 4.2(58)

The number within parenthesis represents the number of specimens examined.

Table 2. Two-way ANOVA of the effects of photosynthetic pathway and year on stomatal traits of the three *Cyperus* species in Korea

Source of variation	Stomatal density (no/mm ²)						Stomatal index (%)						Stomatal size (µm)					
	Adaxial			Abaxial			Adaxial			Abaxial			Adaxial			Abaxial		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Photosynthetic pathway(PP)	1	223.98	***	1	619.09	***	1	0.10	NS	1	258.29	***	1	587.58	***	1	85.41	***
Year	3	8.41	***	3	66.56	***	3	25.68	***	3	38.39	***	3	113.65	***	3	10.63	***
PP × year	3	0.30	NS	3	30.45	***	3	3.48	*	3	0.10	NS	3	9.31	***	3	3.44	*
Model	7, 180	44.77	***	7, 180	128.88	***	7, 180	23.59	***	7, 180	69.78	***	7, 180	155.48	***	7, 180	28.51	***

** P < 0.01; *** P < 0.0001; NS = not significant.

Table 3. Stomatal traits (mean \pm 1 SD) of *C. microiria* according to region and year categories

	Southern (33 – 36°N)						Central (36 – 38°N)					
	Stomatal density (no/mm ²)		Stomatal index (%)		Stomatal size (μ m)	Epidermal cell density (no/mm ²)	Stomatal density (no/mm ²)		Stomatal index (%)		Stomatal size (μ m)	
	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial			Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial		
1970– 1979	8.0 \pm 0.5(4)	74.7 \pm 4.4(4)	277.5 \pm 16.3(4)	2.8 \pm 0.2(4)	21.2 \pm 0.7(4)	48.5 \pm 2.9(4)	294.3 \pm 17.5(16)	3.7 \pm 0.8(16)	21.9 \pm 3.3(16)	45.6 \pm 1.9(16)		
1980– 1989	12.2 \pm 1.9(3)	73.9 \pm 8.4(3)	309.6 \pm 17.4(3)	3.8 \pm 0.7(3)	19.2 \pm 1.1(3)	50.3 \pm 5.2(3)	319.9 \pm 25.4(26)	3.3 \pm 0.6(26)	18.9 \pm 2.4(26)	48.5 \pm 3.6(26)		
1990– 1999	11.2 \pm 3.3(8)	73.1 \pm 11.1(8)	406.8 \pm 60.5(8)	2.7 \pm 0.9(8)	15.4 \pm 2.8(8)	49.8 \pm 4.8(8)	419.1 \pm 79.1(33)	2.9 \pm 1.4(33)	15.4 \pm 4.5(33)	49.4 \pm 4.6(33)		

The number within parenthesis represents the number of specimens examined.

Table 4. Two-way ANOVA of the effects of region and year on stomatal traits of *C. microiria* in Korea

Source of variation	Stomatal density (no/mm ²)				Epidermal cell density (no/mm ²)				Stomatal index (%)				Stomatal size (µm)					
	Adaxial		Abaxial		Adaxial		Abaxial		Adaxial		Abaxial		Adaxial		Abaxial			
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Region (Reg)	1	0.60	NS	1	0.35	NS	1	0.63	NS	1	0.33	NS	1	0.01	NS	1	2.01	NS
Year	2	1.03	NS	2	0.13	NS	2	27.89	***	2	2.39	NS	2	14.49	***	2	1.90	NS
Reg × year	2	0.98	NS	2	0.08	NS	2	0.01	NS	2	1.59	NS	2	0.08	NS	2	0.44	NS
Model	5, 84	0.95	NS	5, 84	0.31	NS	5, 84	18.85	***	5, 84	2.26	NS	5, 84	9.88	***	5, 84	2.35	*

* P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.0001; NS = not significant.

Plate 1. SEM of the leaf surface of *C. difformis*(a), *C. iria*(b)and *C. microiria*(c).

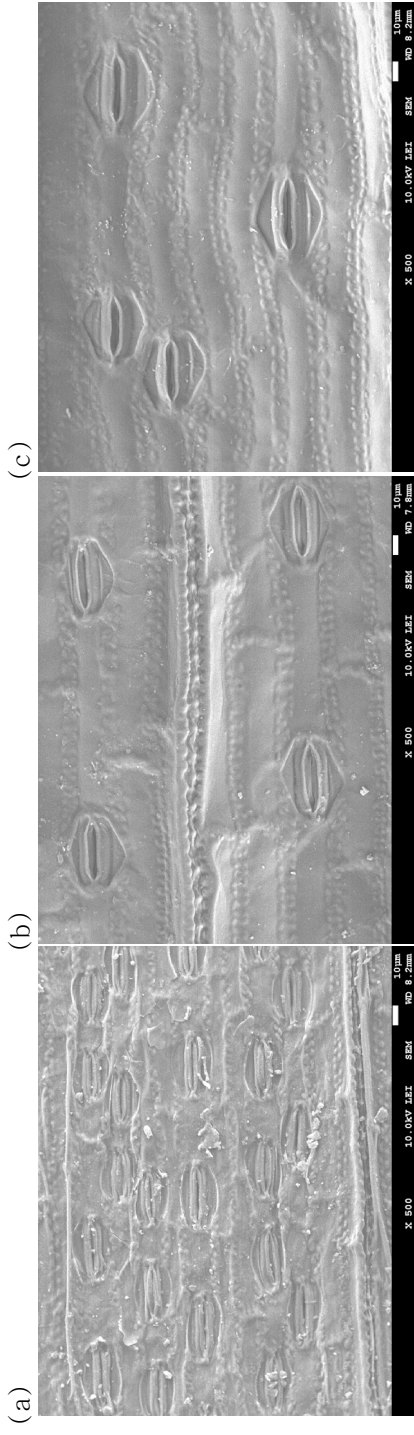
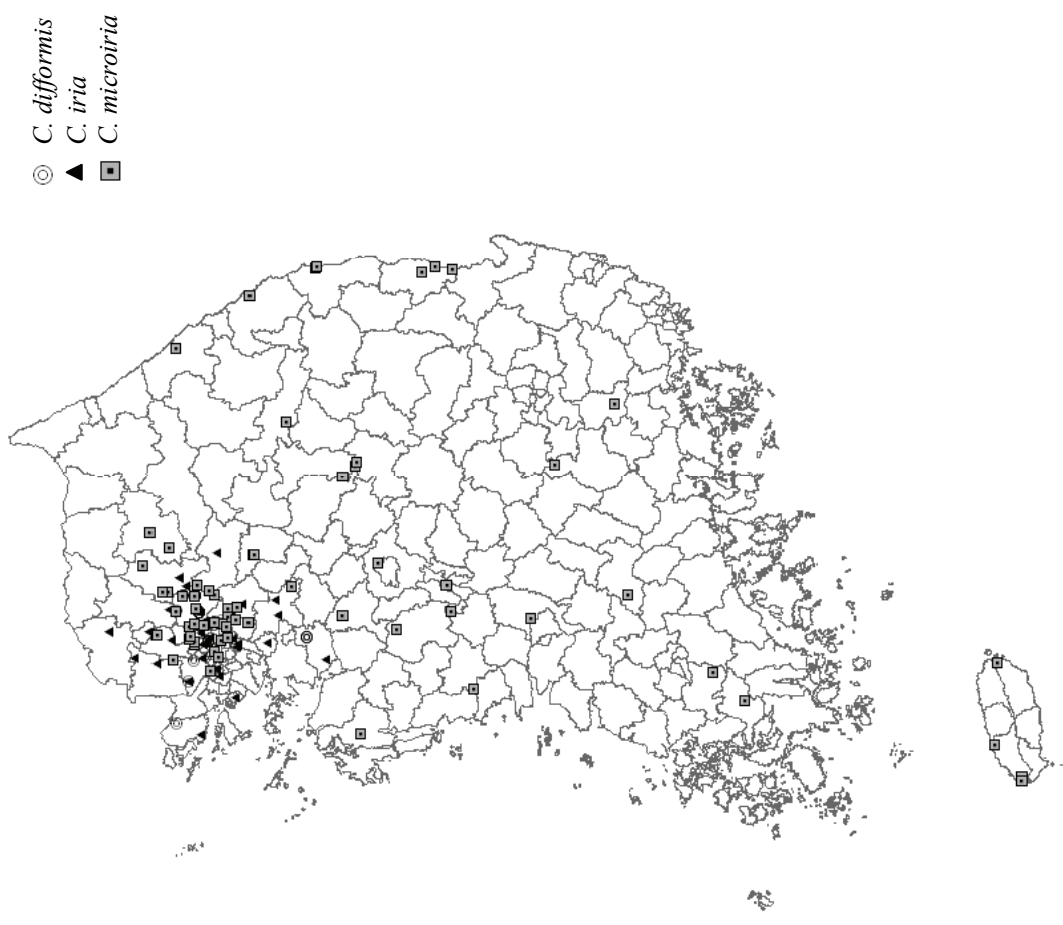


Fig. 1. Location of *C. difformis*, *C. iria* and *C. microiria* specimens used in this study.



- *C. difformis*
- ▲ *C. iria*
- *C. microiria*

Fig. 2. Annual mean atmospheric CO₂ concentrations in Korea, Japan, and Mauna Loa.

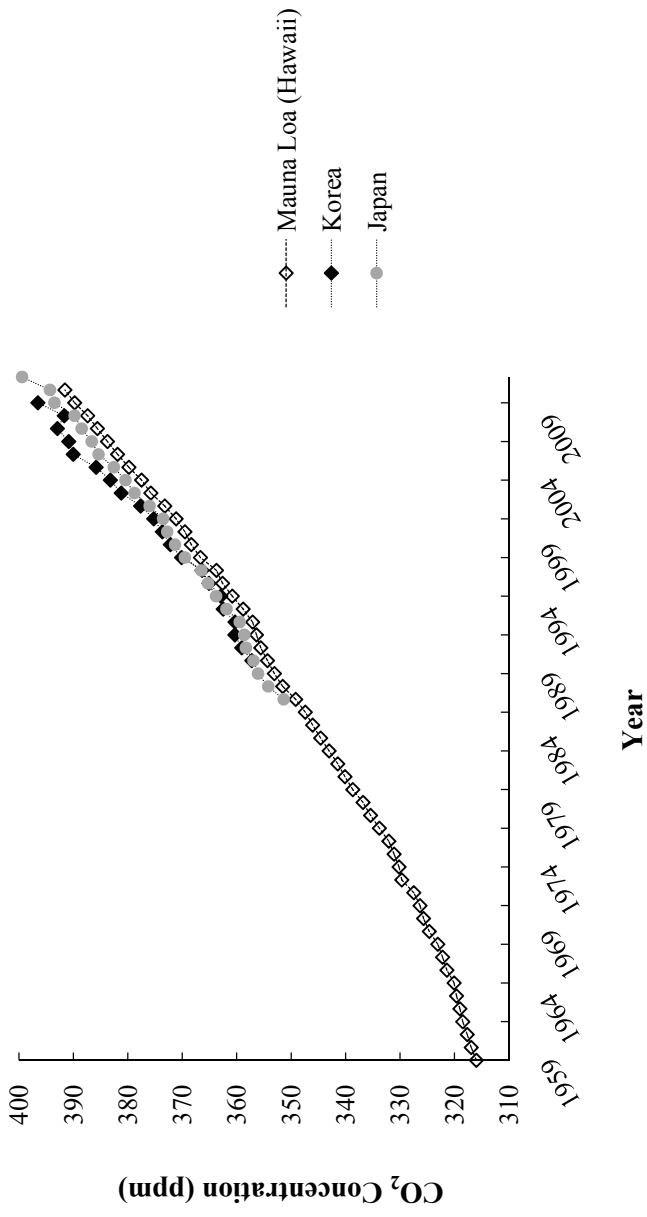


Fig. 3. Annual mean temperature(a) and precipitation(b) in Korea over the last 50 years.

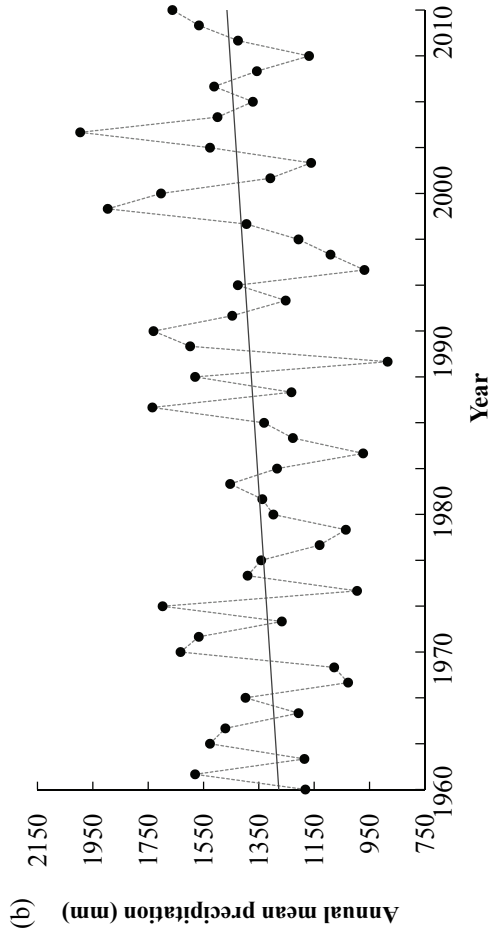
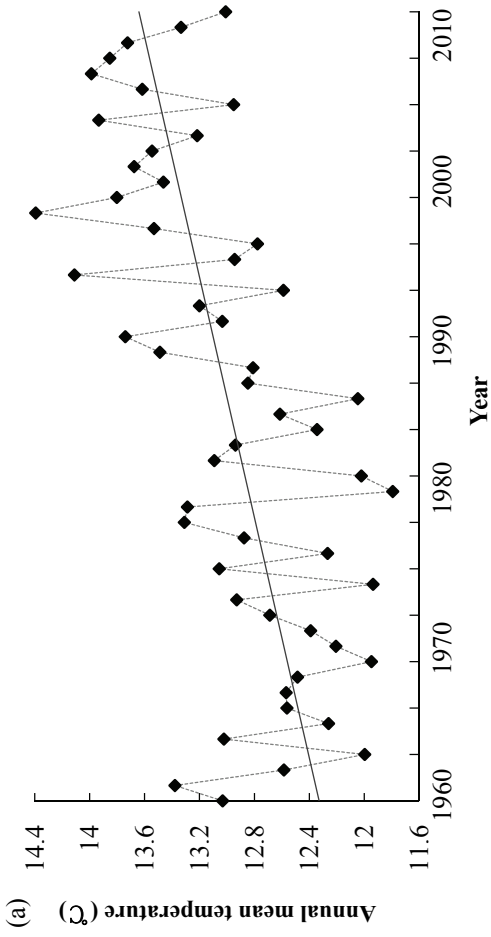


Fig.4. Variation in stomatal traits of the three *Cyperus* species in Korea over the last 50 years. Values are means \pm 1SE. *C. difformis* represents a C3 species, while *C. iria* and *C. microiria* are C4 species.

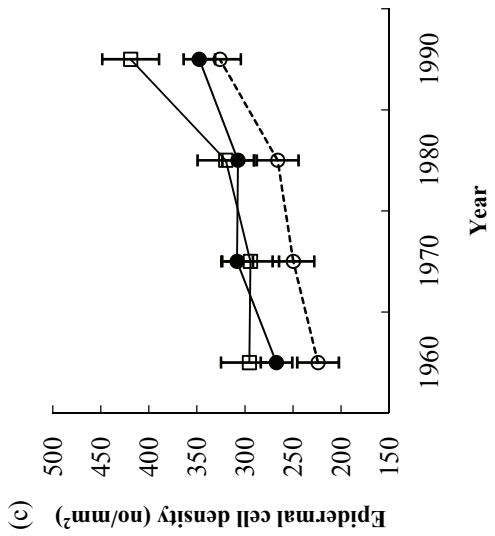
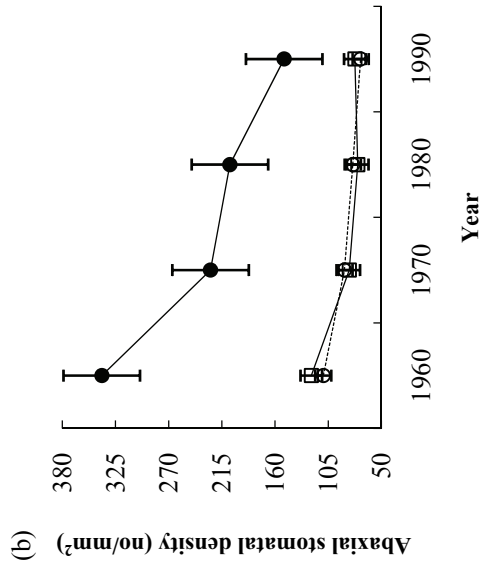
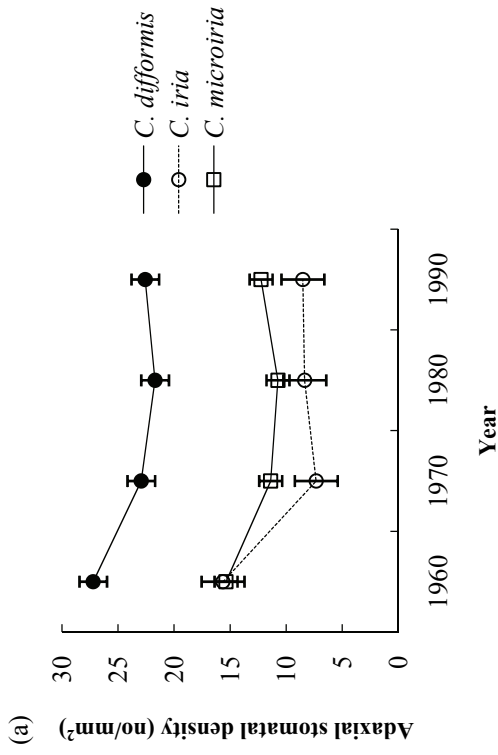


Fig. 4.Extended.

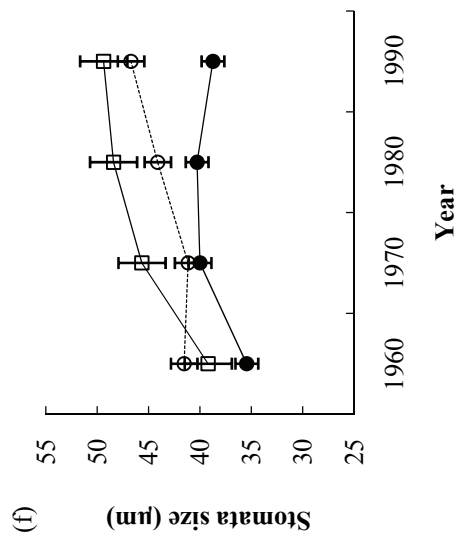
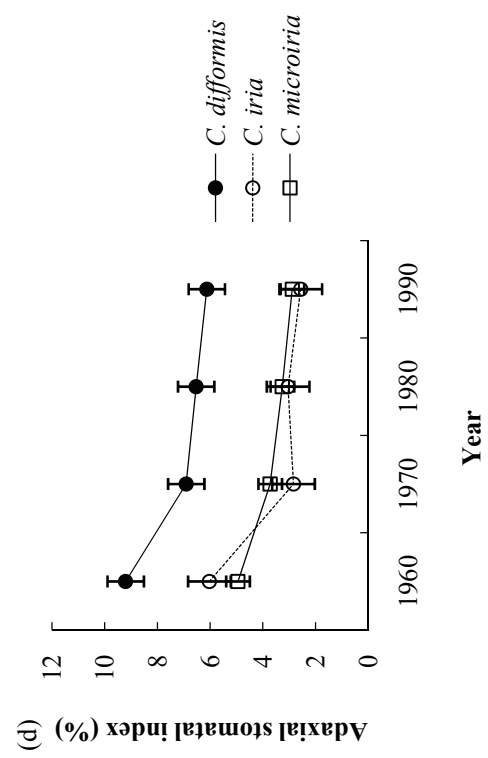
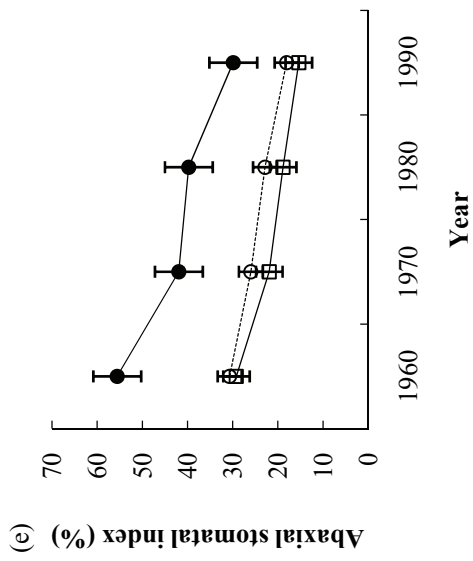
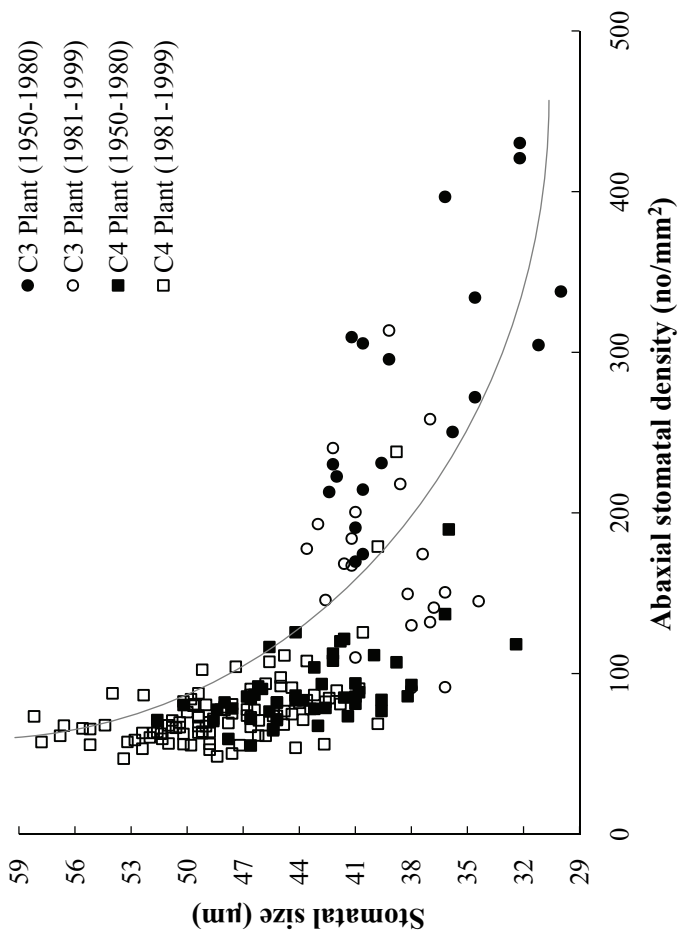


Fig. 5. Relationship between abaxial stomatal density and stomatal size of the three *Cyperus* species examined. Different symbols for both groups of C3 and C4 species represent data for 1950 – 1980 (filled) and 1981 – 1999 (empty).



IV. 고찰

1. *Cyperus* 기공특성의 시간적 변이 양상

본 연구에서는 사초과 방동사니속 3종의 표본을 이용하여 지난 50년간 사초들의 기공밀도와 기공크기에 커다란 변이가 발생하였음을 확인하였다. 선행연구들에서 주장한 바와 같이 이런 기공특성의 변이들은 CO₂ 농도 증가에 대한 적응적 반응으로 해석된다.

1950년대에서 현재까지 CO₂ 농도는 80 ppm이 증가하였고(Mauna Loa 관측치에 근거), 그 동안에 사초과 C3와 C4 식물 표본의 기공밀도와 기공지수는 감소하였다. 이러한 결과는 표본을 이용한 선행 연구들과도 일치한다(Woodward 1987, Beerling and Chaloner 1993, Wagner et al. 1996, Royer 2001, Miller-Rushing et al. 2009). Royer (2001)는 176종의 기공밀도와 기공지수에 대한 선행연구들을 실험연구, 표본연구, 화석연구로 나누어 CO₂ 농도 증가에 대한 기공반응을 재분석하였다. 그 결과 실험연구에서 화석연구로 갈수록 일관성 있는 기공반응이 나타났다. 표본연구에서는 95종 중 50%의 종들이 기공밀도가 감소했고, 34%의 종에서 기공지수가 감소하였으나, 화석연구에서는 28종 중 88%의 종에서 기공밀도가 감소했고, 94%의 종에서 기공지수가 감소하였다. 이에 근거하여 Royer는 기공밀도와 기공지수를 CO₂ 농도가 식물에 미치는 영향을 알 수 있는 지표라고 주장했다. 반면, 그가 분석한 실험연구에서는 기공반응에 있어 종간 상당한 차이를 보였기 때문에 기공반응이 적응적인 의미가 있는지를 확인하기는 어려웠다. 일관성 있는 기공반응을 확인하기 위해서는 아마도 계통과 생태적 특성을 통제된 실험

연구가 수행되어야 할 것으로 보인다.

사초과 세 종에서 기공지수는 기공밀도와 유사하게 감소하는 경향을 보였다. 또한 기공밀도는 기공크기와 역의 관계를 갖고 있었다(Fig. 5). 여러 연구자들이 기공밀도와 기공크기간의 이러한 역상관 관계를 밝힌 바 있다 (Hetherington and Woodward 2003, Franks and Beerling 2009, Franks et al. 2009, Miller-Rushing et al. 2009). 기공크기의 증가는 기공밀도의 감소를 부분적으로 보완하려는 생리학적 효과로 추측되며(Wagner et al. 1996), 기공밀도 감소로 인해 가스교환과 증산이 저해 받지 않기 위한 일시적 효과라 할 수 있다(Ceulemans et al. 1995). Franks and Beerling(2009)은 기공밀도가 기공전도도와도 밀접하게 관련됨을 제시하였다. 여러 화석 잎들과 나자, 피자식물을 종합하여 봤을 때, 기공밀도가 800 개/mm² 일 때, 기공전도도는 5 mol · m⁻² · s⁻¹ 이나, 기공밀도가 200 개/mm²로 줄자 기공전도도는 2.5 mol · m⁻² · s⁻¹ 감소하였다. 또한 *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae)도 기공밀도가 증가할수록 기공전도도는 증가하였다(Franks et al. 2009). Franks et al(2009)의 결과를 다시 표현하자면, 기공밀도의 감소는 기공전도도를 감소시킨다. 이와 반대로, Lammertsma et al(2011)에 의하면 기공전도도의 감소는 기공밀도와 기공크기의 감소를 동반한다. 이들의 결과에서, 여러 피자식물과 침엽수들(*Acer rubrum*, *Ilex cassine*, *Myrica cerifera*, *Osmunda regalis*, *pinus taeda*, *Quercus nigra*, *Taxodium distichum*)은 CO₂ 농도가 100 ppm 증가할수록 기공밀도는 평균 27%, 기공크기는 평균 15%, 기공전도도는 평균 35% 감소하였다.

그러나 Tricker et al(2005)는 기공전도도의 감소에 대해 다른 결과를 제시하였다. 5년 동안 *Populus × euramericana*(Salicaceae)를 CO₂ 350 ppm과 550 ppm에서 각각 증가시켜 성장시켰으나, 두 농도에서 자란 식물들

의 기공밀도와 기공지수에는 큰 차이가 없었다. 5년 후, 350 ppm 보다는 550 ppm에서 기공전도도가 19 - 24% 감소하였으며, 수분이용효율은 40 - 45% 증가하였다. 이들은 기공밀도의 감소는 표피세포의 밀도 변화와 팽창에 따라 일어나는 현상이며, Ceulemans et al(1995)이 주장한 바와 같이 기공밀도의 감소보다는 기공 열림이 적어져 기공전도도가 감소하고 결국엔 수분이용효율이 증가했다고 주장한다. 하지만 본 연구에서는 C3와 C4 식물의 기공지수도 기공밀도와 유사한 양상으로 감소하였으므로 기공밀도 변화가 단지 표피세포의 밀도 변화와 팽창에 의한 결과가 아닌 것으로 판단된다. 기공밀도와 기공 크기의 역상관 관계는 기공전도도의 변이를 제한한다면(Franks et al. 2009), 사초과 종들의 경우도 기공전도도에 변화가 없었을 것으로 기대할 수 있다.

많은 선행연구의 결과들을 점검한 Wand et al(1999)에 의하면, 벼과(Poaceae)의 야생 C3와 C4 초본식물은 유사한 기공반응을 보였다. 즉, CO₂ 농도가 증가하자, C3와 C4 식물의 기공전도도는 각각 24%, 29% 감소하였다. 그러나 보다 많은 종들을 비교하였을 때, C3(24종)와 C4 초본식물(13종)의 기공전도도는 각각 31-41%, 18-37% 감소하여 종간 다양한 양상을 보였다(Ainsworth and Rogers 2007). 기공전도도 감소 양상은 C3와 C4 식물간 다양하지만, 여러 선행연구들을 종합한 Sage and Kubien(2003)에 따르면 C4 식물의 기공전도도의 감소 폭이 20%-50%으로 C3 식물에 비해 다소 크다고 밝혔다.

높은 CO₂ 농도는 기공전도도의 감소와 더불어 광합성 속도를 증진시킨다(Woodward and Bazzaz 1988, Ainsworth and Rogers 2007, Miller - Rushing et al. 2009). CO₂ 농도 증가시(366 ppm → 567 ppm) C3(62종)와 C4 초본식물(11종)의 광합성 속도는 각각 30-42%, 0 - 9% 증가한 것으로 보아 광합성 속도 증가는 C3에서 더 현저하다(Ainsworth and Rogers 2007).

기공전도도의 감소와 광합성 속도의 증가가 동시에 발생하면 수분이용효율이 높아진다. 수분이용효율의 증가는, C3 식물보다 고온과 건조한 지역에서 자라는 C4 식물에게 더 이득이 된다(Sage and Kubien 2003). 그러나 사초과의 C3와 C4 식물들이 대부분 습지에서 서식하기 때문에 이러한 일반적 경향이 사초과의 C4 식물에도 적용될지는 확실치 않다. 또한 기공밀도와 크기의 변화가 수분이용효율에는 큰 연관성이 없다는 연구 결과도 있다. 한 수목원에서 1893-2006년 동안 축적한 *Acer*, *Quercus*, *Carpinus* 속의 표본에서, 기공밀도는 감소하고, 기공크기는 증가하는 양상을 확인하였다. 그러나 같은 표본으로부터 $\delta^{13}\text{C}$ 을 이용하여 산출한 수분이용효율에는 큰 변화가 없었다(Miller-Rushing et al. 2009). 이들은 수목원의 인위적 관리가 기공밀도와 크기, 수분이용효율간의 관계에 영향을 주었을 것으로 유추하고 이를 고려한 후속적인 방법론을 제시한 바 있다.

기공밀도와 크기간의 역상관을 보여준 연구들은 C3와 C4 식물을 구별하지 않았다. Fig. 5는 사초과 세 종에서 지난 50년에 일어난 기공 특성의 세가지 변화 양상을 명확히 보여준다. 첫째, 다른 연구들에서 보고된 바와 같이 사초과 기공의 밀도는 크기와 역으로 상관되어 있다. 둘째, 최근으로 올수록, 즉 CO_2 증가에 따라 사초과 식물은 기공밀도는 감소하고 기공크기는 증가하는 반응을 보인다. 셋째, C3와 C4 식물의 시간적 변이 양상은 상당한 차이를 보인다. 즉, 지난 50년간 C3 식물은 C4 식물에 비해 기공밀도 변화의 폭이 컸으나(55.6%와 32.9%) 기공크기는 반대의 양상을 보였다(9.3%와 18.3%). 다시 말해, C3 식물은 많은 수의 작은 기공들로, C4 식물은 소수의 큰 기공들로 특징지어 진다. Franks and Beerling(2009)의 확산모델에 의하면 CO_2 농도가 낮을 때는, CO_2 의 확산거리를 줄이기 위해 기공크기가 감소하고 그 대신 기공밀도가 증가하며, 반대로 높은 CO_2 농도일 때는, 확산 거리를

줄일 필요성이 없기 때문에 기공크기가 줄지 않고 기공밀도가 감소한다. 그렇다면, 낮은 CO₂ 농도에 적응한 C4 식물은 기공크기를 감소의 선택에 처하지 않을 것이고, 그 결과 본 연구의 C4 식물도 상대적으로 큰 기공을 유지할 것으로 사료된다. 큰 기공은 기공 닫힘이 느려 수분 손실이 크므로 건조 지역에서 사는 식물에게는 문제가 될 수 있다(Hetherington and Woodward 2003). 하지만 사초과 C4 식물들은 대체로 습지와 물가에 적응한 식물(Jones et al. 1981, Mei-Rong et al. 1999)이기 때문에, 수분 손실의 문제에 처할 가능성이 낮다. 습기차고 그늘진 환경에서 자라는 양치식물 또한 기공밀도가 낮고 기공이 큰 것으로 보아(Hetherington and Woodward 2003), 사초과 C4 식물의 기공크기의 증가는 서식지 환경을 반영하는 것으로 판단된다. 기공이 작은 식물은 대신 기공밀도가 높으며, 기공크기가 작으면 기공 열림과 닫힘이 빨라 이로 인한 물 손실이 줄어든다(Hetherington and Woodward 2003). 또한 이들은 작은 기공은 CO₂의 확산이 빨라 광합성을 촉진시킬 것이라 예측했다. 이러한 주장들은 C4 식물과 달리 엽육세포 내 CO₂ 농도가 낮은 C3 식물은 많은 수의 작은 기공을 통해 가스 확산을 높여 광합성을 촉진시키는 것으로 해석된다.

표피세포밀도는 증가된 CO₂ 농도에서 감소 또는 증가한다. CO₂ 농도 배증 시(350 ppm → 700 ppm), *Zea mays*(Poaceae)의 표피세포크기는 43.3% 증가하였고, 표피세포밀도는 30.8% 감소하였다(Driscoll et al. 2006). 다른 양상으로는, CO₂ 농도를 증가시키자(400 ppm → 588 ppm) *Populus trichocarpa*(Salicaceae)의 표피세포 크기는 13.3% 증가하였고, 표피세포밀도도 142.9% 증가하였다(Ferris et al. 2002). 본 연구에서는 표피세포크기의 측정은 하지 않았으나, Ferris et al(2002)의 결과와 같이 표피세포밀도가 증가하였으며, 그 양상은 C4 식물의 표피세포밀도가 C3 식물보다 24.8% 더

증가하였다(Table 1, Fig 4c). 이는 C4 식물이 갖고 있는 특징적인 구조 때문 일 것이라 예측된다. C4 종인 *C. iria*는 여러 C4 식물의 형태 중 NADP-ME 형으로, 크란츠 구조를 갖고 있다. 크란츠 구조의 유무로 인하여 C4 식물의 세포간극은 35-50 μ m로 좁으나, C3 식물인 *Carex siderosticta* 경우 157-218 μ m로 큰 차이를 보인다(Kim et al. 1999). 본 연구에서 C4 식물의 표피 세포는 크기가 작고 수가 많았다. 이는 C4 식물의 좁은 공간으로 인해 표피 세포의 크기가 작고 밀도가 높은 형태를 취한 것으로 추측된다.

2.C. *microiria* 기공특성의 지역적 양상

C4 식물인 *C. microiria*의 모든 기공특성 - 기공밀도, 표피세포밀도, 기공지수, 기공크기 -은 지역에 따라 유의한 차이를 보이지 않았다(Table 4). C4 식물 종풍부도의 위도효과는 널리 알려진 현상이다. 예를 들어, 일반적으로 저위도에서는 C4 식물의 비율이 높고 고위도에서는 C3 식물의 비율이 증가한다(Kotze and Connor 2000). 고위도인 일본 Tokachi(43°N)에서 저위도 Ryukyus(18°N)로 갈수록 사초과 C4 식물이 비율이 6%에서 44%로 증가하였다(Ueno and Takeda 1992). C4 식물의 지역 또는 위도에 따른 상이한 분포가 기공특성에도 영향을 미쳤을 것이라 예상했지만, 본 연구 결과 차이가 없었다. 이런 결과는 영국에서 저온 서식지의 종들이 온난한 서식지의 종들보다 기공밀도 반응 폭이 더 크지 않다는 Franks et al(2009)의 결과와 일치한다. 특히, 기공특성의 변이가 서식지의 국지적 환경에 대한 반응이라면 본 연구에서 설정된 중부(36-38°N)와 남부(33-36°N) 지역간 기공특성의 차이를 확인하기 어려울 것으로 보인다. 예를 들어, 기공특성은 고도에 따라 차이가 있기도 하다(Qiang et al.

2003). 고도 3000 m 지점의 *Picea crassifolia*(Pinaceae)는 2300 m 지점의 식물보다 기공밀도가 56.2% 더 높았다. 후자보다는 전자 지점에서 CO₂ 농도는 18.6% 낮았기 때문에, 고도 증가에 따른 기공밀도의 감소는 CO₂ 농도의 감소로 인한 것으로 해석되었다. 기공 변이의 지역적 차이를 확인하기 위해서는 아마도 보다 많은 종에서, 서식지 정보를 고려한 자료 분석이 필요할 것으로 보인다.

참 고 문 헌

- 김명현, 한민수, 강기경, 나영은, 방혜선. 2011. 기후변화에 따른 국내 C4 식물 목록과 분포 변화: 고찰. 한국농림기상학회지 13: 123-139.
- 김해란, 유영한. 2010. CO₂ 농도와 온도증가에 따른 한국특산식물 섬자리공과 귀화식물 미국자리공의 발아, 식물계절 및 잎의 형태학적 반응연구. 한국환경생태학회지 24: 62-68.
- 오용자, 성연수. 2003. 한국산 사초屬 3 개屬(검정사초절, 대택사초절, 낚시사초절)의 분류학적 연구. 식물분류학회지 33: 91-133.
- 오용자. 2006. 한국동식물도감: 제 41 권 식물편(외떡잎식물: 사초과). 성신여자대학교출판부.
- 이동곤, 김용식, 성정원, 신현탁. 2011. 한라산 동·서사면의 해발고도에 따른 쭈뽕나무 잎의 기공수 변화. 건국대학교 기후연구 6: 254-262.
- 정중규, 김해란, 유영한. 2010. 지구온난화에 따른 상수리나무와 굴참나무의 생육반응에 관한 연구. 한국환경생태학회지 24: 648-656.
- 한심희, 김두현, 김길남, 이재천. 2011. 온도와 CO₂ 농도 증가에 따른 다릅나무와 백당나무의 생장, 광합성 및 광색소 함량 변화. 한국농림기상학회지 13: 115-122.
- 환경부 자연보전국 자연자원과. 2005. 한국 고유생물종 도감. 환경부.
- Ainsworth EA, Rogers A. 2007. The response of photosynthesis and Stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and Environmental interactions. Plant, Cell and Environment 30: 258-270.

- Barnola JM, Raynaud D, Korotkevich YS, Lorius C. 1987. Vostok ice core Provides 160,000-year record of atmospheric CO₂. *Nature* 329:408–414.
- Beerling DJ, Chaloner WG. 1993. Stomatal density responses of egyptial *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. *Annals of Botany* 71: 431–435.
- Beerling DJ, Chaloner WG. 1993. The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lammas leaves. *Annals of botany* 71: 231–235.
- Ceulemans RL, Praet LV, Jiang XN.1995. Effects of CO₂ enrichment and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*populus*). *New Phytologist* 131: 99–107.
- Cure JD, Acock B. 1986. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 127–145.
- Dippery JK, Tissue DT, Thomas RB, Strain BR. 1995, Effects of low and elevated CO₂ on C3 and C4annuals. *Oecologia* 101: 13–20.
- Driscoll SP, Prins A, Olmos E, Kunert KJ, Foyer CH. 2006. Specification of adaxial and abaxial stomata, epidermal structure and photosynthesis to CO₂ enrichment in maize leaves. *Journal of Experimental Botany* 57: 381–390.
- Ferris R, Long L, Bunn SM, Robinson KM, Bradshaw HD, Rae AM, Taylor G. 2002. Leaf stomatal and epidermal cell development: identification of putative quantitative trait loci in relation to

elevated carbon dioxide concentration in poplar. *Tree Physiology* 22: 633–640.

Finsinger W, Wagner CF. 2009. Stomatal-based inference models for reconstruction of atmospheric CO₂ concentration: a method assessment using a calibration and validation approach. *The Holocene* 19: 757–764.

Franks PJ, Beerling DJ. 2009. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 10343–10347.

Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ. 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globules*. *Plant, Cell and Environment* 32: 1737–1748.

Friedli H, Löttscher H, Oeschger H, Siegenthaler U, Stauffer B. 1986. Ice core record of the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂ in the past two centuries. *Nature* 324: 237–238.

Hetherington AM, Woodward FI. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908.

Hodkinson TR, Jones MB, Waldren S, Parnell JAN. 2011. *Climate Change, Ecology and Systematics: Climate change and Cyperaceae* (Simpson DA, Yesson C, Culham A, Couch CA and Muasya AM. eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp 439–456.

- Jones MB, Hannon GE, Coffey MD. 1981. C4 photosynthesis in *Cyperus longus* L., a species occurring in temperate climates. *Plant, Cell Environment* 4: 161–168.
- Kim IS, Pak JH, Seo BB, Song SD. 1999. Ultrastructure of leaves in C4 *Cyperus iria* and C3 *Carex siderosticta*. *Journal of Plant Biology* 42: 213–221.
- Knapp AK, Coker M, Hamerlynck EP, Owensby CE. 1994. Effect of elevated CO₂ on stomatal density and distribution in a C4 grass and a C3 forb under field conditions. *Annals of Botany* 74: 595–599.
- Kotze DC, Connor TGO. 2000. Vegetation variation within and among palustrine wetlands along an altitudinal gradient in KwaZulu–Natal, South Africa. *Plant Ecology* 146: 77–96.
- Kouwenberg LLR, McElwain JC, Kürschner WM, Wagner F, Beerling DJ, Mayle FE, Visscher H. 2003. Stomatal frequency adjustment of four conifer species to historical changes in atmospheric CO₂. *American Journal of Botany* 90: 610–619.
- Kürschner WM. 1997. The anatomical diversity of recent and fossil leaves of the durmast oak (*Quercus petraea* Lieblein/*Q. pseudocastanea* Goepfert) – implications for their use as biosensors of palaeoatmospheric CO₂ levels. *Review of Palaeobotany and Palynology* 96: 1–30.
- Lammertsma EI, Jan de Boer H, Dekker SC, Dilcher DL, Lotter AF, Wagner–Cremer F. 2011. Global CO₂ rise leads to reduced

maximum stomatal conductance in Florida vegetation.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108: 4035–4040.

Lee JS. 2011. Combined effect of elevated CO₂ and temperature on the growth and phenology of two annual C3 and C4 weedy species.

Agriculture, Ecosystems and Environment 140: 484–491.

Mei-Rong L, Wedin DA, Tieszen LL. 1999. C3 and C4 photosynthesis in *Cyperus* (Cyperaceae) in temperate eastern North America.

Canadian Journal of Botany 77: 209–218.

Miller-Rushing AJ, Primack RB, Templer PH, Rathbone S, Mukunda S.

2009. Long-term relationships among atmospheric CO₂, stomata, and intrinsic water use efficiency in individual trees. American

Journal of Botany 96: 1779–1786.

Morison JIL, Lawlor DW. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. Plant, Cell and Environment 22: 659–682.

Murray-Gulde CL, Huddleston GM, Garber KV, Rodgers JH. 2005.

Contributions of *schoenoplectus californicus* in a constructed wetland system receiving copper contaminated wastewater.

Water, Air and Soil Pollution 163: 355–378.

Naczi RFC, Ford BA. 2008. Sedges: Uses, diversity, and systematic of the Cyperaceae: The significance of Cyperaceae as weeds

(Bryson CT, Cater R, eds). Missouri Botanical Garden Press,

Missouri, pp 15–101.

- Oberbauer SF, Strain BR, Fetcher N. 1985. Effect of CO₂-enrichment on seedling physiology and growth of two tropical tree species. *Physiologia Plantarum* 65: 352–356.
- Qiang WY, Wang XL, Chen T, Feng HY, An LZ, He YQ, Wang G. 2003. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains. *Trees* 17: 258–262.
- Royer DL. 2001. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology* 114: 1–28.
- Salisbury EJ. 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 216: 1–65.
- Sage RF, Kubien DS. 2003. *Quo vadis C4?** An ecophysiological perspective on global change and the future of C₄ plants. *Photosynthesis Research* 77: 209–225.
- Simpson DA, Inglis CA. 2001. Cyperaceae of economic, ethnobotanical and horticultural importance; a checklist. *Kew Bulletin* 56: 257–360.
- Simpson D, Govaerts R. 2007. *World Checklist of Cyperaceae*, Royal Botanic Gardens Kew, London.
- Takuji H, Tomomi M. 2011. *Illustrated sedges of Japan*. Heibonsha, Tokyo.

- Tanner CC. 1996. Plants for constructed wetland treatment systems—a comparison of the growth and nutrient uptake of eight emergent species. *Ecological Engineering* 7: 59–83.
- Thomas JF, Harvery CN. 1983. Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. *Botanical Gazette* 144: 303–309.
- Tricker PJ, Trewin H, Kull O, Clarkson GJJ, Eensalu E, Tallis MJ, Colella A, Doncaster CP, Sabatti M, Taylor G. 2005. Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO₂. *Oecologia* 143: 652–660.
- Ueno O, Takeda T. 1992. Photosynthetic pathways, ecological characteristics, and the geographical distribution of the Cyperaceae in Japan. *Oecologia* 89: 195–203.
- Usami T, Lee J, Oikawa T. 2001. Interactive effects of increased temperature and CO₂ on the growth of *Quercus myrsinaefolia* saplings. *Plant, Cell and Environment* 24: 1007–1019.
- Ward SJE, Midgley GF, Jones MH, Curtis PS. 1999. Responses of wild C4 and C3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. *Global Change Biology* 5: 723–741.
- Wagner F, Below R, Klerk PD, Dilcher DL, Joosten H, Kürschner WM, Visscher H. 1996. A natural experiment on plant acclimation: Lifetime stomatal frequency response of an individual tree to

annual atmospheric CO₂ increase. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 93: 11705–11708.

Wagner F, Dilcher DL, Visscher H. 2005. Stomatal frequency responses in hardwood–swamp vegetation from florida during a 60–year continuous CO₂ increase. American Journal of Botany 92: 690–695.

Wheeler TR, Ellis RH, Hadley P, Morison JIL. 1995. Effects of CO₂, temperature and their interaction on the growth, development and yield of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*). Scientia Horticulturae 60: 181–197.

Woodward FI. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre–industrial levels. Nature 327: 617–618.

Woodward FI, Bazzaz FA. 1988. The responses of stomatal density to CO₂ partial pressure. Journal of Experimental Botany 39: 1771–1781.

기상청([http:// www.kma.go.kr](http://www.kma.go.kr)). 우리나라 온도, 강수량 관측자료.

기상청기후변화정보센터(Climatic Change Information Center, [http://www.climate. go.kr](http://www.climate.go.kr)). 안면도 CO₂ 농도 자료.

NOAA GMD ([http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg /trends/global.html](http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html)). Mauna Loa CO₂ 농도 자료.

WMO World Data Centre for Greenhouse Gases(Japan Meteorological Agency, <http://ds.data.jma.go.jp/gmd/wdcgg>). 우리나라와 일본의 CO₂ 농도 자료.

ABSTRACT

Stomatal responses of C3 and C4 *Cyperus* species (Cyperaceae) in Korea to elevated CO₂ concentration

Kim, Chayeon

Department of Biology

Graduate School of Education

Sungshin Women' s University

Atmospheric CO₂ concentration was about 280 ppm before the Industrial Revolution, but rapidly increased since then and currently reaches 396.8 ppm. The fact that the rate of CO₂ increase over the past ten years in Korea is 1.2 times higher than the global mean emphasize that it is urgent to understand responses of plants to CO₂ increase.

Atmospheric CO₂ increases affect not only plant development, phenology, and morphology, but also photosynthesis and growth of plants. Stomata control the rate of CO₂ absorption and transpiration. Thus, CO₂ increase may affect stomatal traits as well. In particular, the effects of CO₂ increases tend to be greater in C3 than in C4 plants. Despite the importance of stomata in photosynthesis, little studies have been conducted in Korea regarding the relationship between CO₂ increases and stomatal traits. Thus, in this study, I examined variation in stomatal traits – stomatal density, epidermal cell density, stomatal index, and stomatal

size – among C3 and C4 *Cyperus* species, which are common in Korea. In order to control potentially confounding phylogenetic effects, three *Cyperus* (Cyperaceae) species were selected: one C3 (*Cyperus difformis*) and two C4 (*C. iria* and *C. microiria*) species. First, I examined the temporal pattern of stomatal traits using specimens of the three species collected between 1950 – 1999 from a number of sites (36 – 38°N). I then compared *C. microiria* specimens collected from the central and southern regions of Korea collected between 1970 – 1999.

Over the last 50 years, CO₂ concentration increased by 80 ppm. During this period stomatal density and index of both C3 and C4 plants declined, while epidermal cell density and stomatal size increased in more recent years. However, C3 and C4 plants exhibited quite different patterns. During the last 50 years, reduction in stomatal density was greater in C3 plants than in C4 plants (55.6% and 32.9%, respectively) with an opposite pattern in stomatal size (9.3% and 18.3%, respectively). Therefore, C3 plants are characterized by many, small sized stomata, and C4 plants are defined by smaller numbers of large sized stomata. Similarly to previous studies, stomatal density and size were inversely correlated among the three *Cyperus* species. The increase in stomatal size is likely to be a physiological response to compensate the decline of gas exchange and transpiration due to reduction in stomatal density. When comparing *C. microiria* plants collected from central and southern regions, none of stomatal traits showed significant differences. If stomatal traits vary with local environment, it may be difficult to find

significant differences in stomatal traits between regions. In order to assess the regional differences in stomatal variation, analyses incorporating habitat information for more number of species may be needed.

APPENDIX

Survey of stomatal responses to atmospheric CO₂ concentration

(Royer 2001)

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
Acanthaceae	<i>Hypoestes variegata</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	* ↓ 9%	* ↓ 6%
Adoxaceae	<i>Sambucus nigra</i> (sun)	Tree		Abaxial	↑ 18%	↔	–
	<i>Sambucus nigra</i> (shade)	Tree		Abaxial	↑ 18%	↔	–
Altingiaceae	<i>Liquidambar styraciflua</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 168%	↔	↑ 30%
Amaranthaceae	<i>Amaranthus retroflexus</i>	Herb	C4	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 35%	* ↓ 23%
	<i>Amaranthus retroflexus</i>	Herb	C4	Adaxial	↑ 100%	* ↓ 38%	* ↓ 26%
	<i>Amaranthus caudatus</i>	Herb		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Amaryllidaceae	<i>Allium sphaerocephalon</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	–
	<i>Allium ursinum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	–
Amaranthaceae	<i>Salsola kali</i>	Shrub	C4	Abaxial	↑ 23%	–	↔
Anacardiaceae	<i>Pistacia lentiscus</i>	Shrub		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Apiaceae	<i>Heracleum sphondylium</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 14%	–
	<i>Heracleum sphondylium</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↔	–
Aquifoliaceae	<i>Ilex aquifolium</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 31%	–
Araceae	<i>Arum maculatum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 61%	–
	<i>Arum maculatum</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	* ↓ 80%	–
	<i>Spathiphyllum cannifolium</i>	Herb		Abaxial	↑ 130%	↔	↔
	<i>Spathiphyllum cannifolium</i>	Herb		Adaxial	↑ 130%	* ↓ 72%	* ↓ 85%
Araliaceae	<i>Hedera helix</i>	Vine	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 10%	* ↓ 29%
	<i>Hedera helix</i>	Vine	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 101%	–
Asparagaceae	<i>Chlorophytum picturatum</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	* ↓ 7%	* ↓ 23%
	<i>Ruscus aculeatus</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	–

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↑ 56%	—
	<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↔	—
Asteraceae	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 11%	↔
	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 100%	* ↓ 24%	* ↓ 25%
	<i>Cirsium palustre</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 22%	—
	<i>Conyza canadensis</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	* ↓ 26%	↑ 21%
	<i>Pulicaria sicula</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Tussilago farfara</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	—	* ↓ 65%
Betulaceae	<i>Alnus glutinosa</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 132%	—
	<i>Alnus glutinosa</i>	Tree	C3	Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
	<i>Betula nana</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 20%	* ↓ 29%	—
	<i>Betula nana</i>	Tree	C3	Abaxial	↓ 29%	* ↑ 60%	—
	<i>Betula pendula</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↔
Betulaceae	<i>Betula pendula</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 15%	* ↓ 30%	* ↓ 32%
	<i>Betula pendula</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	* ↓ 39%	—
	<i>Betula pendula</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	* ↓ 43%	—
	<i>Betula pendula</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 20%	—	* ↓ 33%
	<i>Betula pendula</i>	Tree	C3	Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
	<i>Betula pubescens</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	* ↓ 56%	—
	<i>Betula pubescens</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 25%	* ↓ 45%	* ↓ 35%
	<i>Betula pubescens</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 20%	—	* ↓ 32%
	<i>Betula subpubescens</i>	Tree		Abaxial	↓ 20%	* ↑ 72%	* ↑ 45%
	<i>Betula subpubescens</i>	Tree		Abaxial	↔	* ↔	* ↔

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Carpinus betulus</i>	Tree		Abaxial	↑ 18%	↑ 13%	—
	<i>Carpinus betulus</i>	Tree		Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	—
	<i>Corylus avellana</i>	Shrub		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 50%	—
Brassicaceae	<i>Alliaria petiolata</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↑ 22%	—
	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 91%	↔	↔
Buxaceae	<i>Buxus sempervirens</i>	Shrub		Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Buxus sempervirens</i>	Shrub		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Caprifoliaceae	<i>Lonicera periclymenum</i>	Vein		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 27%	—
Caryophyllaceae	<i>Silene vulgaris</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Silene dioica</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 49%	—
	<i>Silene dioica</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 18%	* ↓	—
	<i>Stellaria holostea</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 28%	—
Cheirolepidiaceae	<i>Brachyphyllum crucis</i>	Tree		Abaxial	↑ 149%	* ↓ 54%	* ↓ 39%
	<i>Brachyphyllum mamillare</i>	Tree		Abaxial	↑ 149%	* ↓ 39%	* ↓ 52%
Chrysobalanaceae	<i>Maranthus corymbosa</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 14%	—
Combretaceae	<i>Laguncularia racemosa</i>	Tree		Abaxial	↑ 757%	* ↓ 31%	—
Commelinaceae	<i>Tradescantia fluminensis</i>	Herb		Abaxial	↑ 86%	↔	↔
Convolvulaceae	<i>Convolvulus arvensis</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↑ 26%
	<i>Convolvulus cantabrica</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	↔
Cornaceae	<i>Cornus sanguinea</i>	Shrub		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 16%	—
Cupressaceae	<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	Tree		Abaxial	↑ 15%	↔	* ↓ 17%
	<i>Chamaecyparis linguafolia</i>	Tree		Combined	↑	* ↓	—
	<i>Cunninghamia chaneyi</i>	Tree		Combined	↑	* ↓	—

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Metasequoia occidentalis</i>	Tree		Combined	↑	* ↓	—
	<i>Taxodium dubium</i>	Tree		Combined	↑	* ↓	—
	<i>Juniperus communis</i>	Shrub		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Cycadaceae	<i>Ctenis exilis</i>	Tree		Abaxial	↑ 149%	* ↓ 46%	↑ 14%
	<i>Ctenis sulcaulis</i>	Tree		Abaxial	↑ 149%	* ↓ 46%	↑ 14%
	<i>Ctenis kaneharai</i>	Tree		Abaxial	↑ 149%	* ↓ 46%	↑ 14%
	<i>Ctenis minuta</i>	Tree		Abaxial	↑ 69%	—	* ↓ 43%
	<i>Ctenis nilssonii</i>	Tree		Abaxial	↑ 69%	—	* ↓ 43%
	<i>Ctenis nilssonii</i>	Tree		Abaxial	↑ 69%	—	* ↓ 21%
	<i>Scirpus lacustris</i>	Herb		—	↑ 100%	* ↓ 19%	—
Cyperaceae	<i>Pteridium aquilinum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	—
Dennstaedtiaceae	<i>Scabiosa columbaria</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	↔
Dipsacaceae	<i>Dipsacus fullonum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↑ 54%	—
	<i>Dipsacus fullonum</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↑ 550%	—
Ericaceae	<i>Arbutus unedo</i>	Shrub		Abaxial	↑ 515%	* ↓ 29%	* ↓ 20%
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Abaxial	↓ 29%	↔	↔
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Adaxial	↓ 29%	* ↑ 548%	* ↑ 424%
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Abaxial	↑ 29%	↔	↔
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Adaxial	↑ 29%	↔	↔
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Abaxial	↓ 10%	↓ 20%	—
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Adaxial	↓ 10%	* ↑ 425%	—
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Abaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Adaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Shrub		Adaxial	↑ 18%	↔	—

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	Shrub		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Euphorbiaceae	<i>Mercurialis perennis</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 17%	-
Fabaceae	<i>Anthyllis vulneraria</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 71%	* ↓ 32%	* ↓ 17%
	<i>Anthyllis vulneraria</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 71%	↔	↔
	<i>Anthyllis vulneraria</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 68%	* ↓ 23%	↔
	<i>Arachis hypogaea</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 87%	* ↓ 12%	↔
	<i>Arachis hypogaea</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 87%	* ↓ 16%	* ↓ 8%
	<i>Glycine max</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 168%	↑ 38%	↔
	<i>Glycine max</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 168%	↔	↔
	<i>Lathyrus pratensis</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	-
	<i>Lathyrus pratensis</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	* ↓ 38%	-
	<i>Lotus corniculatus</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 71%	↑ 60%	↔
	<i>Lotus corniculatus</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 71%	↑ 40%	↔
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 300%	* ↓ 9%	-
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 300%	↔	-
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 80%	↔	↔
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 80%	↔	↔
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Trifolium pratense</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Vicia cracca</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 57%	-
	<i>Vicia cracca</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	* ↓ 20%	-
	<i>Vicia faba</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↔

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Vicia faba</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Vicia sepium</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 43%	—
	<i>Bauhinia multinervia</i>	Tree		Abaxial	↑ 130%	↑ 62%	↑ 41%
	<i>Bauhinia multinervia</i>	Tree		Adaxial	↑ 130%	* ↓ 71%	* ↓ 73%
	<i>Ceratonia siliqua</i>	Tree	C3	Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 93%	↔	—
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 93%	* ↓ 7%	—
	<i>Pentaclethra macroloba</i>	Tree	C3	Adaxial	↑ 93%	↔	—
	<i>Prosopis glandulosa</i>	Tree	C3	Abaxial	↓ 32%	↔	—
	<i>Prosopis glandulosa</i>	Tree	C3	Adaxial	↓ 32%	↔	—
	<i>Castanea sativa</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	* ↓ 24%	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 33%	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 26%	* ↓ 43%	—
	<i>Fagus sylvatica</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	—
	<i>Fagus attenuata</i>	Tree		Abaxial	↓ 24%	—	* ↑ 41%
	<i>Quercus ilex</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 27%	—
	<i>Quercus ilex</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 114%	* ↓ 26%	—
	<i>Quercus ilex</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 26%	* ↓ 28%	—
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 27%	* ↓ 40%	* ↓ 31%
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 25%	* ↓ 14%
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	* ↓ 14%	—
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 24%	—	* ↓ 34%

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	–
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 4%	–	* ↓ 10%
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↓ 20%	–	* ↑ 55%
	<i>Quercus petraea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 4%	–	* ↓ 9%
	<i>Quercus pubescens</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 40%	↔	↔
	<i>Quercus robur</i>	Tree	C3	Abaxial	↓ 34%	* ↑ 131%	* ↑ 81%
	<i>Quercus robur</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	↑ –150%	–
	<i>Quercus robur</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↔	–
	<i>Quercus robur</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 27%	* ↓ 23%	–
	<i>Quercus robur</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	–
	<i>Quercus robur</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Gentianaceae	<i>Gentiana alpina</i>	Herb		Combined	↑ 100%	↔	↔
Geraniaceae	<i>Geranium molle</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	–
	<i>Geranium dissectum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	–
	<i>Geranium robertianum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 58%	–
	<i>Geranium robertianum</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↑	–
	<i>Pelargonium hortorum</i>	Shrub	C3	Abaxial	↑ 186%	↔	–
	<i>Pelargonium hortorum</i>	Shrub	C3	Adaxial	↑ 186%	* ↓ 50%	–
	<i>Pelargonium hortorum</i>	Shrub	C3	Abaxial	↑ 186%	↔	–
	<i>Pelargonium hortorum</i>	Shrub	C3	Adaxial	↑ 186%	↔	–
Ginkgoaceae	<i>Ginkgo acosmica</i>	Tree		Abaxial	↑ 69%	–	* ↓ 26%
	<i>Ginkgo biloba</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 27%	↔	* ↓ 44%
	<i>Ginkgo huttonii</i>	Tree		Abaxial	↑ 149%	* ↓ 32%	–
	<i>Ginkgo obovatus</i>	Tree		Abaxial	↑ 69%	–	* ↓ 57%

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index	
Griselinaceae	<i>Griselinia littoralis</i>	Tree		combined	↓ 6%	↔	—	
	<i>Hypericum perforatum</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	↔	
Hypericaceae	<i>Hypericum hirsutum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 11%	—	
	<i>Hypericum perforatum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 56%	—	
	<i>Luzula sylvatica</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 44%	—	
	<i>Coleus blumei</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 9%	* ↓ 4%	
Juncaceae	<i>Glechoma hederacea</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 23%	—	
	<i>Prunella vulgaris</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 47%	—	
	<i>Prunella vulgaris</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	* ↓ 55%	—	
	<i>Salvia pitcheri</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	↑ 40%	—	
	<i>Salvia pitcheri</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 100%	↑ 125%	—	
	<i>Stachys recta</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	* ↓ 11%	↔	
	<i>Lamium</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	—	
	Lauraceae	<i>Litsea bournensis</i>	Tree		Abaxial	↑ 43%	* ↓ 27%	* ↓ 38%
		<i>Litsea edwardsii</i>	Tree		Abaxial	↑ 43%	* ↓ 27%	* ↓ 38%
		<i>Litsea Hirsuta</i>	Tree		Abaxial	↑ 43%	* ↓ 27%	* ↓ 38%
<i>Lindera cinnamomifolia</i>		Shrub		Abaxial	↑ 43%	* ↓ 36%	* ↓ 47%	
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↔	
	<i>Gossypium hirsutum</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 100%	↔	↔	
	<i>Ochroma lagopus</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 93%	↔	—	
	<i>Ochroma lagopus</i>	Tree	C3	Adaxial	↑ 93%	↔	—	
	<i>Tilia cordata</i>	Tree		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 34%	—	
	<i>Tilia cordata</i>	Tree		Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	—	

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
Marsileaceae	<i>Marsilea vestita</i>	Herb		Abaxial	↑ 2067%	* ↓ 91%	—
	<i>Marsilea vestita</i>	Herb		Abaxial	↑ 2067%	↔	—
	<i>Marsilea vestita</i>	Herb		Abaxial	↑ 10 ⁻⁵ %	* ↓ 99%	—
	<i>Marsilea vestita</i>	Herb		Abaxial	↑ 10 ⁻⁵ %	↔	—
Musaceae	<i>Musa apiculata</i>	Herb		Abaxial	↑ 757%	↔	—
	<i>Musa apiculata</i>	Herb		Adaxial	↑ 757%	↔	—
Myrsinaceae	<i>Lysimachia nummularia</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 56%	—
	<i>Lysimachia nummularia</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	* ↓ 67%	—
Myrtaceae	<i>Eucalyptus pauciflora</i>	Tree	C3	combined	↓ 13%	* ↑ 26%	—
	<i>Eucalyptus tetrodonta</i>	Shrub		Abaxial	↑ 97%	* ↓ 20%	—
Nothofagaceae	<i>Nothofagus menziesii</i>	Tree		Abaxial	↓ 13%	* ↑ 21%	—
	<i>Fraxinus ornus</i>	Tree		Abaxial	↑ 100%	* ↓ 35%	↔
Oleaceae	<i>Fraxinus excelsior</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 39%	—
	<i>Olea europaea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 25%	* ↓ 24%	—
	<i>Olea europaea</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 22%	* ↓ 33%	—
	<i>Ligustrum vulgare</i>	Shrub		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 67%	—
Onagraceae	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Circaea lutetiana</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 25%	—
Oxalidaceae	<i>Epilobium montanum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 28%	—
	<i>Epilobium montanum</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↔	—
Papaveraceae	<i>Oxalis acetosella</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Papaver alpinum</i>	Herb		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
Pinaceae	<i>Picea sitchensis</i>	Tree	C3	—	↑ 98%	↔	—

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index	
	<i>Pinus banksiana</i>	Tree	C3	Abaxial	↑114%	↔	—	
	<i>Pinus flexilis</i>	Tree	C3	—	↓46%	* ↑31%	—	
	<i>Pinus harneyana</i>	Tree		Combined	↑	* ↓	—	
	<i>Pinus palustris</i>	Tree	C3	—	↑97%	↔	—	
	<i>Pinus pinea</i>	Tree		Combined	↑25%	* ↓17%	↔	
	<i>Pinus uncinata</i>	Tree		Combined	↑25%	* ↓17%	↔	
Plantaginaceae	<i>Globularia punctata</i>	Herb		Abaxial	↑100%	↔	↔	
	<i>Globularia punctata</i>	Herb		Adaxial	↑100%	↔	↔	
	<i>Plantago lanceolata</i>	Herb	C3	Abaxial	↑100%	↔	↔	
	<i>Plantago lanceolata</i>	Herb	C3	Adaxial	↑100%	↔	↔	
	<i>Plantago media</i>	Herb	C3	Abaxial	↑71%	* ↓20%	↔	
	<i>Plantago media</i>	Herb	C3	Adaxial	↑71%	* ↓36%	* ↓12%	
	<i>Plantago media</i>	Herb	C3	Abaxial	↑186%	↔	↔	
	<i>Plantago media</i>	Herb	C3	Adaxial	↑186%	↔	↔	
	Poaceae	<i>Andropogon gerardii</i>	Herb	C4	Abaxial	↑100%	* ↓28%	—
		<i>Andropogon gerardii</i>	Herb	C4	Adaxial	↑100%	↑75%	—
<i>Avena sativa</i>		Herb	C3	Abaxial	↓32%	↔	—	
<i>Avena sativa</i>		Herb	C3	Adaxial	↓32%	↔	—	
<i>Bromopsis erecta</i>		Herb		Abaxial	↑68%	↔	↔	
<i>Bromus erectus</i>		Herb	C3	Abaxial	↑71%	↔	↔	
<i>Bromus erectus</i>		Herb	C3	Adaxial	↑186%	↔	↔	
<i>Cynodon dactylon</i>		Herb		Combined	↑25%	* ↓17%	↔	
<i>Lolium perenne</i>		Herb	C3	—	↑94%	↔	—	

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Lolium perenne</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 89%	↑	* ↓
	<i>Lolium temulentum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 33%	↔	-
	<i>Nardus stricta</i>	Herb	C3	Abaxial	↓ 6%	↔	-
	<i>Nardus stricta</i>	Herb	C3	Adaxial	↓ 6%	* ↑ 19%	-
	<i>Oryza sativa</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 52%	↓ 29%	-
	<i>Oryza sativa</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 52%	↓ 17%	-
	<i>Oryza sativa</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 173%	↔	-
	<i>Oryza sativa</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 173%	↔	-
	<i>Panicum tricanthum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 157%	* ↓ 22%	-
	<i>Panicum antidotale</i>	Herb	C4	Abaxial	↑ 157%	↑ 23%	-
	<i>Phragmites australis</i>	Herb		Abaxial	↑ 71%	↔	-
	<i>Phragmites australis</i>	Herb		Adaxial	↑ 71%	* ↓ 45%	-
	<i>Schizachyrium scoparium</i>	Herb	C4	Abaxial	↓ 32%	↔	-
	<i>Setaria faberi</i>	Herb	C4	Abaxial	↑ 100%	↔	* ↓ 21%
	<i>Setaria faberi</i>	Herb	C4	Adaxial	↑ 100%	* ↓ 22%	* ↓ 21%
	<i>Triticum aestivum</i>	Herb	C3	Abaxial	↓ 32%	↔	-
	<i>Triticum aestivum</i>	Herb	C3	Adaxial	↓ 32%	↔	-
	<i>Triticum aestivum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 49%	↔	↔
	<i>Triticum aestivum</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 49%	↔	↔
	<i>Zea mays</i>	Herb	C4	Abaxial	↑ 168%	↔	↔
	<i>Zea mays</i>	Herb	C4	Adaxial	↑ 168%	↔	↔
Polygonaceae	<i>Rumex crispus</i>	Herb	C3	Abaxial	↓ 34%	* ↑ 71%	* ↑ 31%
	<i>Rumex crispus</i>	Herb	C3	Adaxial	↓ 34%	* ↑ 150%	* ↑ 400%

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Rumex obtusifolius</i>	Herb		Abaxial	↑ 71%	* ↓ 8%	—
	<i>Rumex obtusifolius</i>	Herb		Adaxial	↑ 71%	↔	—
Primulaceae	<i>Primula vulgaris</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 14%	—
Ranunculaceae	<i>Anemone nemorosa</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Helleborus foetidus</i>	Herb		Combined	↑ 25%	* ↓ 17%	↔
	<i>Ranunculus ficaria</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 21%	—
	<i>Ranunculus ficaria</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Ranunculus grahamii</i>	Herb		combined	↓ 8%	↔	—
Rhamnaceae	<i>Ranunculus catharticus</i>	Shrub		Abaxial	↓ 34%	* ↑ 117%	* ↑ 100%
	<i>Rhamnus catharticus</i>	Shrub		Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	—
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 757%	* ↓ 14%	—
	<i>Rhizophora mangle</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 16%	↔
Rosaceae	<i>Geum rubanum</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 21%	—
	<i>Geum rubanum</i>	Herb		Adaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Geum urbanum</i>	Herb		Abaxial	↓ 34%	* ↑ 31%	* ↑ 18%
	<i>Geum urbanum</i>	Herb		Adaxial	↓ 34%	* ↑ 214%	* ↑ 191%
	<i>Potentilla reptans</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Sanguisorba minor</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 71%	↑ 175%	↑ 36%
	<i>Sanguisorba minor</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 71%	↑ 150%	↑ 213%
	<i>Sanguisorba minor</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 68%	↔	↔
	<i>Sanguisorba minor</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 186%	↔	↔
	<i>Prunus avium</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	—
	<i>Prunus avium</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	—

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Prunus avium</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	* ↓ 20%	—
	<i>Sorbus aucuparia</i>	Tree		Abaxial	↑ 18%	↔	—
	<i>Crataegus monogyna</i>	Shrub		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 36%	—
	<i>Rosa canina</i>	Shrub		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 28%	—
Salicaceae	<i>Populus deltoides</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 27%	* ↓ 36%
	<i>Populus deltoides</i>	Tree	C3	Adaxial	↑ 100%	* ↓ 33%	↔
	<i>Populus euroamericana</i>	Tree	C3	—	↑ 100%	↑ 38%	↔
	<i>Populus nigra</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↑ 46%	—
	<i>Populus nigra</i>	Tree		Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	—
	<i>Populus trichocarpa</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Populus trichocarpa</i>	Tree	C3	Adaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Populus trichocarpa</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 100%	* ↓ 19%	* ↓ 31%
	<i>Populus trichocarpa</i>	Tree	C3	Adaxial	↑ 100%	↔	↔
	<i>Salix cinerea</i>	Tree		Abaxial	↓ 27%	* ↑ 57%	* ↑ 32%
	<i>Salix cinerea</i>	Tree		Abaxial	↑ 24%	* ↓ 22%	* ↓ 17%
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	combined	↓ 29%	* ↑ 28%	—
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	combined	↑ 100%	* ↓ 41%	—
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Abaxial	↓ 5%	↔	—
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Adaxial	↓ 5%	* ↑ 83%	—
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↑ 24%	—	* ↓ 21%
<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↑ 14%	* ↓ 22%	—	
<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↑ 14%	* ↓ 26%	—	
<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↓ 25%	—	* ↑ 55%	

Family	Species	Type	C3 or C4	Side of leaf	CO ₂ range	Stomatal density	Stomatal index
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↓ 25%	* ↑ 27%	–
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↓ 24%	* ↓ 46%	↔
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↓ 47%	* ↑ 54%	* ↑ 25%
	<i>Salix herbacea</i>	Tree	C3	Combined	↓ 47%	* ↑ 73%	* ↑ 39%
Sapindaceae	<i>Acer campestre</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↔	–
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Tree	C3	Abaxial	↓ 34%	* ↑ 220%	* ↑ 122%
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↔	–
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 24%	* ↓ 40%	–
Scrophulariaceae	<i>Scrophularia nodosa</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	* ↓ 18%	–
Solanaceae	<i>Lycopersicum esculentum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 86%	* ↓ 17%	↔
	<i>Lycopersicum esculentum</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 86%	* ↓ 14%	↔
	<i>Lycopersicum esculentum</i>	Herb	C3	Abaxial	↑ 814%	* ↓ 23%	↔
	<i>Lycopersicum esculentum</i>	Herb	C3	Adaxial	↑ 814%	* ↓ 36%	↔
Taxaceae	<i>Taxus baccata</i>	Tree	C3	Abaxial	↑ 18%	↔	–
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum major</i>	Herb		Abaxial	↑ 100%	* ↓ 4%	* ↓ 10%
Ulmaceae	<i>Ulmus glabra</i>	Tree		Abaxial	↑ 18%	↔	–
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i>	Herb		–	↑ 93%	↔	–
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i>	Herb		Abaxial	↑ 50%	↔	–
Violaceae	<i>Viola odorata</i>	Herb		Abaxial	↑ 18%	↔	–

*response inversely relates ($P < 0.05$) to CO₂ concentration.

↔ no significant change ($P > 0.05$).

–not reported.

감사의 글

부족한 저를 이끌어주시고 많은 가르침을 주신 강혜순 교수님께 먼저 감사의 인사를 드립니다. 바쁘신 가운데 와주셔서 부족한 논문 심사해주시고, 좋은 말씀 많이 해주신 장은미 박사님과 정혜근 교수님께 감사드립니다. 학부 때부터 지켜봐주시고 격려해 주신 박경숙 교수님, 윤진호 교수님, 전용필 교수님, 김상태 교수님, 강창수 교수님께 감사드립니다. 그리고 쉽게 표본 대어를 허락해 주신 자연사박물관 김아영 선생님께 감사의 인사 전합니다.