

Original article

## 낙동강 수변 공원 지역에 서식하는 초본 식물의 기공 형질 분석

송명근 · 남기정<sup>1,\*</sup>

경상대학교 생물교육과, <sup>1</sup>경상대학교 농업생명과학연구원

**Analysis of Stomatal Traits of Non-woody Plant Species Present in a Riparian Park Area in Nakdong River.**  
Myeong-geun Song (0009-0006-9456-0325) and Ki-jung Nam<sup>1,\*</sup> (0000-0003-0040-1595) (Department of Biology Education, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Republic of Korea; <sup>1</sup>Institute of Agriculture & Life Science, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Republic of Korea)

**Abstract** Stomatal pore is an important physiological trait that is closely linked to photosynthesis and transpiration as carbon dioxide and water vapor move through it between the atmosphere and plants. The present study investigated stomatal traits, such as stomatal density, index and size, of herbaceous native and alien plant species living in a riparian park on the Nakdong River to understand how those traits vary and to know if successful settlement of alien plants is attributed to those traits. There was no difference in stomatal density, index and size between native and alien plants with kidney-shaped stomata, suggesting that an empty ecological niche is not an essential prerequisite for the successful settlement of alien plants. Stomatal density showed a negative correlation with leaf thickness and leaf dry weight content (LMDC), but there was no correlation with Specific leaf area (SLA). All plants with kidney-shaped stomata had amphistomatous leaves, and the density and size of dumbbell-shaped stomata were lower than those of kidney-shaped stomata.

**Key words:** ecological niche, naturalized alien plants, native plants, stomatal traits

### 서 론

생물이 가진 다양한 형질들이 오랜 기간에 걸친 자연 선택 과정을 통해 형성된 것임을 근거하여, 생물의 형질과 생태적 과정, 원리의 상호 연관성을 파악하고, 그 연관성을 통해 생태적 과정 및 원리를 더 깊이 이해하고자 하는 연구가 근래 다양하게 시도되고 있다(Funk *et al.*, 2017).

외래생물이 새로운 곳에 정착 번성하는 기작을 이해하는 것은 침입생태학 연구에서 매우 중요하다(Funk, 2013). 새로

운 장소에 도착한 외래식물 중 일부만이 그 지역에서 성공적으로 정착, 번성하는 것으로 알려져 있는데 이들의 성공 원인을 설명하기 위한 다양한 가설들이 존재한다. 그중 주요한 두 가설 중 하나인 ‘try harder’ 가설에 따르면, 외래종의 생태적 지위가 도착한 지역 군집의 구성원들과 충분히 다를 경우 경쟁을 피할 수 있기 때문에 정착에 성공할 가능성이 높다(Catford *et al.*, 2009). 즉, 정착하고자 하는 군집의 구성원들과 기능적으로 다른 외래식물은 생태적 지위(niche)가 겹치지 않기 때문에 군집 내에 정착하여 비어있는 생태적 지위(niche)를 이용할 수 있다. 반면, ‘joining the locals’ 가설에 따르면 정착하고자 하는 지역에서 생존하기 위해서는 그 지역의 환경 조건에 적응하여 생활하고 있는 그 지역 군집 구성원들과 기능면에서 유사해야 한다(Hulme and Bernard-

Manuscript received 7 December 2023, revised 15 December 2023, revision accepted 18 December 2023

\* Corresponding author: Tel: +82-55-772-2238 Fax: +82-55-772-2239  
E-mail: prin225@gnu.ac.kr

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provide the original work is properly cited.

Verdier, 2017). 즉, 외래식물이 특정 지역의 군집에 성공적으로 정착할 수 있기 위해서는 그 지역 환경 조건에서 생존하기 유리한 기능적 형질을 가지고 있어야 하며, 이는 자연선택으로 형성된 특정 지역 군집 구성원들의 형질과 유사할 것이다.

그간 두 가설의 타당성을 시험하고자 다양한 연구가 시도되었는데, 결과는 어느 한 가설이 지지받기보다는 두 가설 모두 나름의 지지 근거를 가지거나(Drenovsky *et al.*, 2012; Zeballos *et al.*, 2014), 두 가설 모두가 중요하다는 증거도 보고되어(Scharfy *et al.*, 2011; Tecco *et al.*, 2013), 여전히 다양한 생태계 유형 및 생물분류군을 대상으로 더 많은 실험적 검증이 필요하다. 특히 국내의 경우, 우리 생태계를 대상으로 한 기능 형질 관련 연구가 상대적으로 많이 부족하고 이용가능한 관련 자료 역시 거의 없는 실정이다.

본 연구는 낙동강변에 서식하는 외래식물과 자생식물을 대상으로, 대표적인 생리적 형질인 기공 형질을 조사하여 공통점과 차이점을 파악함으로써 1) 군집 내 생리적 형질의 변이 양상을 이해하고, 2) 다른 잎 형질들(잎두께, 엽면적비, 잎

건조중량)과의 관련성을 파악하며, 3) 외래식물의 성공 기작과 관련한 두 가설의 타당성을 시험하고, 4) 더불어 생리적 형질의 변이 양상이 외래식물의 성공적 정착과정에서 중요한 역할을 할 수 있는지 알아보려고 하였다.

### 재료 및 방법

본 연구를 위해 낙동강 중하류에 위치한 수변 공원 2지역(경남 합천 창녕보 근처 수변공원, 경남 밀양 명례공원)을 선정하였다(Kim and Nam, 2022). 이 지역은 이전의 농경지를 4대강 사업 혹은 4대강 살리기 사업으로 생태공원화 한 곳으로, 자전거도로 주변 및 공원 입구, 주차장 등 일부 지역 위주로 관리되고 그 외 지역은 다양한 귀화 초본 및 자생 초본들이 군집을 형성하여 서식하고 있다(Son and Nam, 2021).

두 지역을 포함한 낙동강 중하류 지역의 연 평균 기온은 13.2°C (7.5~20.1°C), 연 평균 강수량 1289.9 mm, 여름 평균 기온은 24.4°C (19.9~30.0°C), 평균 강수량은 731

**Table 1.** Names and stomatal types of plants investigated in this study.

Species	Korean name	Native or not	Types of stomata
<i>Oenothera odorata</i> Jacq.	달맞이꽃	Non-native	Kidney
<i>Erigeron canadensis</i> L.	망초	Non-native	Kidney
<i>ster pilosus</i> Willd.	미국쑥부쟁이	Non-native	Kidney
<i>Diodia teres</i> Walter	백령풀	Non-native	Kidney
<i>Coreopsis lanceolata</i> L.	큰금계국	Non-native	Kidney
<i>Bidens subalternans</i> DC.	큰도깨비바늘	Non-native	Kidney
<i>Euphorbia maculata</i> L.	큰땅빈대	Non-native	Kidney
<i>Andropogon virginicus</i> L.	나도솔새	Non-native	Kidney
<i>Bidens pilosa</i> L.	울산도깨비바늘	Non-native	Kidney
<i>Persicaria blumei</i> Gross	개여뀌	Native	Kidney
<i>Acalypha australis</i> L.	깨풀	Native	Kidney
<i>Mentha arvensis</i> var. <i>piperascens</i> Malinv.	박하	Native	Kidney
<i>Vigna minima</i> (Roxb.) Ohwi & H. Ohashi	좁돌팔	Native	Kidney
<i>Euphorbia maculata</i> L.	쥐꼬리망초	Native	Kidney
<i>Eclipta prostrata</i> L.	한련초	Native	Kidney
<i>Glycine soja</i> S. et Z.	돌콩	Native	Kidney
<i>Arthraxon hispidus</i> (Thunb.) Makino	조개풀	Native	Dumbell
<i>Miscanthus sinensis</i> var. <i>purpurascens</i> Rendle	억새	Native	Dumbell
<i>Panicum bisulcatum</i> Thunb.	개기장	Native	Dumbell
<i>Pennisetum alopecuroides</i> (L.) Spreng.	수크령	Native	Dumbell
<i>Setaria faberi</i> R. A. W. Herrm.	가을강아지풀	Native	Dumbell
<i>Cyperus microiria</i> Steud.	금방동사니	Native	Dumbell
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	바랭이	Native	Dumbell
<i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv.	금강아지풀	Native	Dumbell

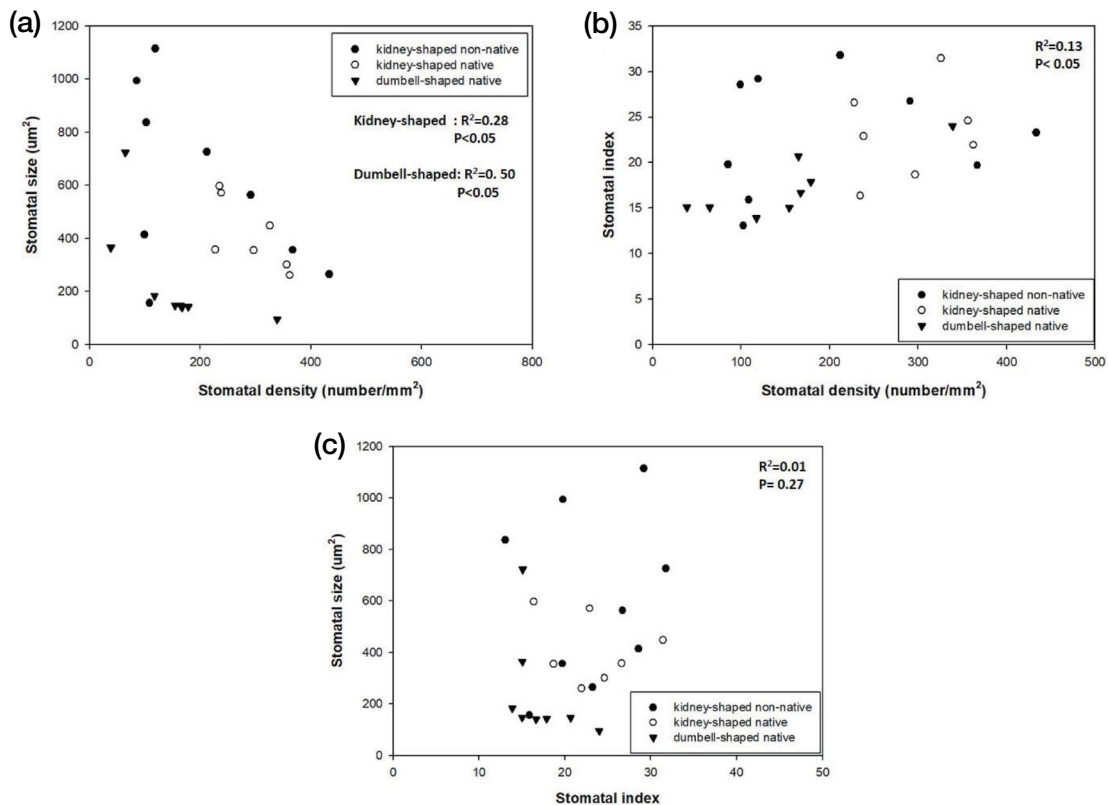
mm이다. 토양은 사토, 양질사토(모래 62~93%, 미사 10%, 점토 13.8%)이고, 유기물 함량 1.85%, 전 질소함량 0.1%,  $\text{NH}_3^{3+}\text{-N}$  80.1  $\text{mg kg}^{-1}$ ,  $\text{NO}_3^{3-}\text{-N}$  166.6  $\text{mg kg}^{-1}$ , 유효인산 112.18  $\text{mg kg}^{-1}$ , 치환성 칼륨 0.09  $\text{mg kg}^{-1}$ , 치환성 칼슘 5.01  $\text{mg kg}^{-1}$ , 양이온치환용량 10.3  $\text{cmol} + \text{kg}^{-1}$ 이며, pH는 6.8이다(Kim and Nam, 2022).

형질 조사를 위해 2023년 8월말~9월초 비가 오지 않은 날을 선택하여 식물을 채집하였다. 2022년 방형구 조사를 한 지점(Kim and Nam, 2022)을 선택하여 종리스트를 작성한 후, 종별로 병충해를 입지 않은 건강한 다섯 개체를 임의로 선택하여 채집봉투에 담아 실험실로 운반하였다. 개체수가 다섯 개체 미만인 종은 채집에서 제외하였으며, 채집 시 각 개체간 거리가 최소 10 m 이상 되도록 유의하였다.

실험실로 운반한 식물체는 채집 봉투에 분무기로 소량의 물을 넣고 밀봉한채로 하루 동안 두어 수분 포화가 되도록 하였다. 이후 식물체 잎 3개를 선택하여 2개는 잎 윗면과 아랫면 자국표본(imprint)를 제작하였고, 1개는 잎의 두께, 면

적, 생중량, 건중량을 측정하는 데 사용하였다. 잎 자국표본을 만들기 위해, 떼어낸 잎을 잘 고정한 후 투명 매니큐어를 붓으로 잎 표면에 골고루 바르고 흡후드에서 20~30분 동안 두어 충분히 건조시킨 후, 건조된 매니큐어를 투명 셀로판테이프로 잎 표면으로부터 조심히 떼어내었다. 떼어낸 테이프는 슬라이드글라스에 붙여 이후 분석 시까지 보관하였다.

제작한 자국표본이 분석 가능한 질(quality)이 아닌 경우 이전과 같은 방법으로 식물체를 다시 채집하여 표본을 새로 제작하였으나 일부 종은 4개체 표본만 가능하였다. 또한, 표면에 털이 많은 참쑥(*Artemisia lavandulaefolia* DC.), 쑥(*Artemisia princeps* var. *orientalis* (Pamp.) Hara), 황해쑥(*Artemisia argyi* Lévl. et Vant.), 그리고 복잡한 모양의 겹잎인 더위지기(*Artemisia iwayomogi* Kitamura), 돼지풀(*Ambrosia artemisiifolia* var. *elatior* (L.) Desc.) 등은 자국표본 내 세포들의 모양이 표본 제작 과정에서 변형되어 정상적인 표면을 측정하는 것이 가능하지 않았고, 그리고 잎 표면이 울룩불룩하거나 고르지 않은 큰도꼬마리(*Xanthium orientale* L.)



**Fig. 1.** Relationships between (a) stomatal density and size, (b) stomatal density and index, (c) stomatal index and size of native and alien plants with kidney-shaped stomata, and native plants with dumbbell-shaped stomata. Closed circles represent kidney-shaped alien plants, closed inverted triangles kidney-shaped native plants, and open triangles dumbbell-shaped native plants;  $N=7$  for kidney-shaped natives,  $N=9$  for kidney-shaped aliens, and  $N=8$  for dumbbell-shaped natives; Adjusted  $R^2$  and  $p$ -value resulting from linear regression analysis are inserted in each scatter plot.

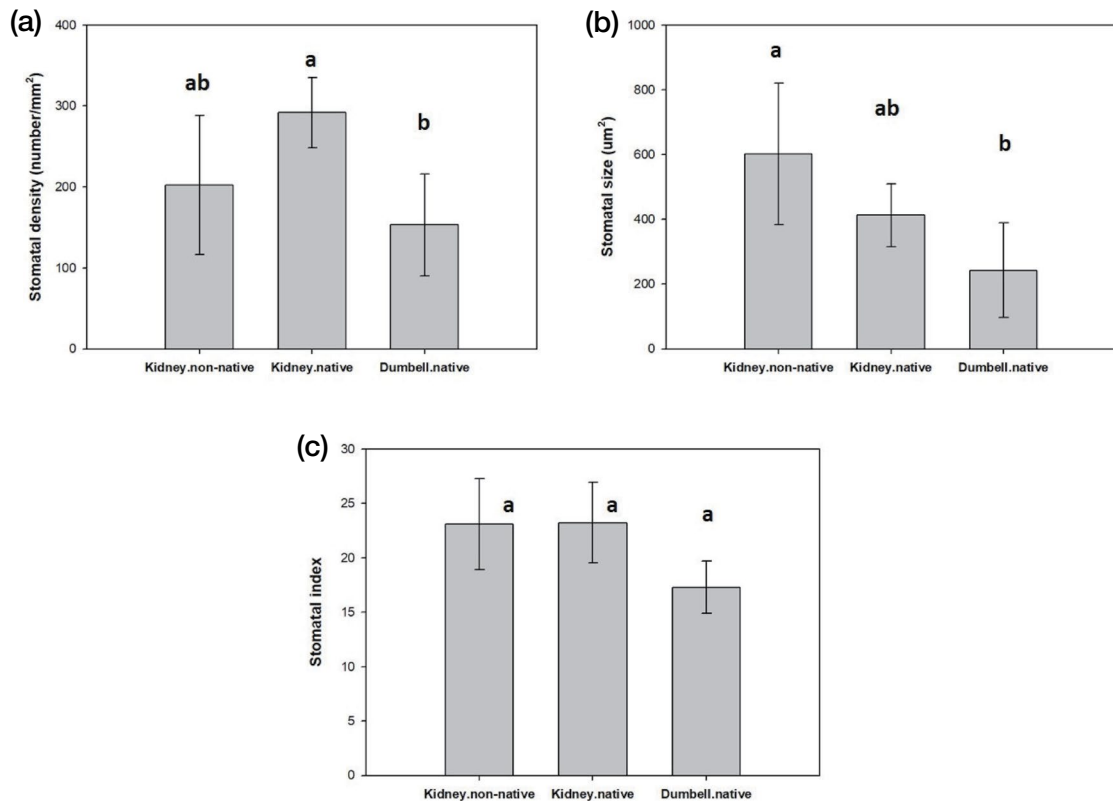
와 현미경 관찰 시 초점을 맞추어 표면적을 계산하기 어렵거나 세포수를 계수하기 어려운 외떡잎 식물의 잎 윗면은 분석에서 제외하였다. 본 연구에 포함된 식물종 및 기공 형태를 Table 1에 제시하였다.

만들어진 자국표본은 광학현미경 (Nikon, Japan)을 이용하여 표피세포의 수를 세었고, 센 값을 이용하여 기공밀도 (stomatal density; stomata number  $\text{mm}^{-2}$ ), 기공지수 (stomatal index; stomata number / (stomata number + epidermal cell number))를 계산하였다 (Zheng *et al.*, 2013). 기공의 크기 (stomatal size; guard cell의 가로 길이  $\times$  세로 길이  $\mu\text{m}^2$ )는 공변세포의 긴 축(세로 길이)과 짧은 축(가로 길이 혹은 너비)을 이용하여 계산하였다 (Xiong and Flexas, 2020).

잎 두께 (mm)는 버니어캘리퍼 (Mitutoyo, Japan)로 두꺼운 잎맥을 피해 측정하였고, 생중량 (mg)은 저울을 이용하여 측정하였다. 두께와 무게를 측정한 잎은 스캐너 (Epson, USA)로 스캔한 뒤, Image J (v.1.53) 프로그램을 이용하여 잎 면적 (한쪽면,  $\text{mm}^2$ )을 계산하였다. 스캔한 잎은 건조오븐을 이용하여  $70^\circ\text{C}$  조건하에서 3일간 건조한 후 잎의 건

중량 (mg)을 측정하였다. 잎 면적과 건중량을 이용하여 잎 면적비 (specific leaf area, SLA,  $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ )를 계산하였고, 생중량과 건중량을 이용하여 잎 건조중량 (leaf dry matter content, LDMC, %)을 계산하였다. 형질 측정 방법은 Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013)을 참조하였다.

본 연구에서는 자생식물이 아닌 식물을 침입성 여부에 상관 없이 외래식물로 일원화하여 분석하였으며, 연구지역에서 식하는 외래식물은 그 지역에 성공적으로 정착한 외래식물로 간주하였다. 각 식물종들의 기공 형질 및 잎 두께, 면적, 중량 값은 일부 식물종의 표본 개체 수가 4개체임을 고려하여 4개체 값의 평균값을 구하여 분석에 사용하였다. 기공 형질들 사이 그리고 기공 형질과 잎 면적비, 건조중량 등의 기능형질들 사이의 연관성 및 경향성을 파악하기 위해 회귀 분석을 실시하였고 (데이터 도구 in Excel), 잎 윗면과 아랫면의 기공 형질의 차이 유무를 파악하기 위해 평균 및 95% 신뢰구간 값을 구하여 이용하였다. 기공 형태에 따른 기공밀도, 기공크기의 차이 유무는 분산분석 및 사후검정 방법을 이용하여 분석하였다.



**Fig. 2.** Comparison of stomatal density, stomatal size and stomatal index of native and alien plants with kidney-shaped stomata and native plants with dumbbell-shaped stomata. N = 7 for kidney-shaped natives, N = 9 for kidney-shaped aliens, and N = 8 for dumbbell-shaped natives. Different letters mean significant statistical difference ( $p < 0.05$ ) between groups.

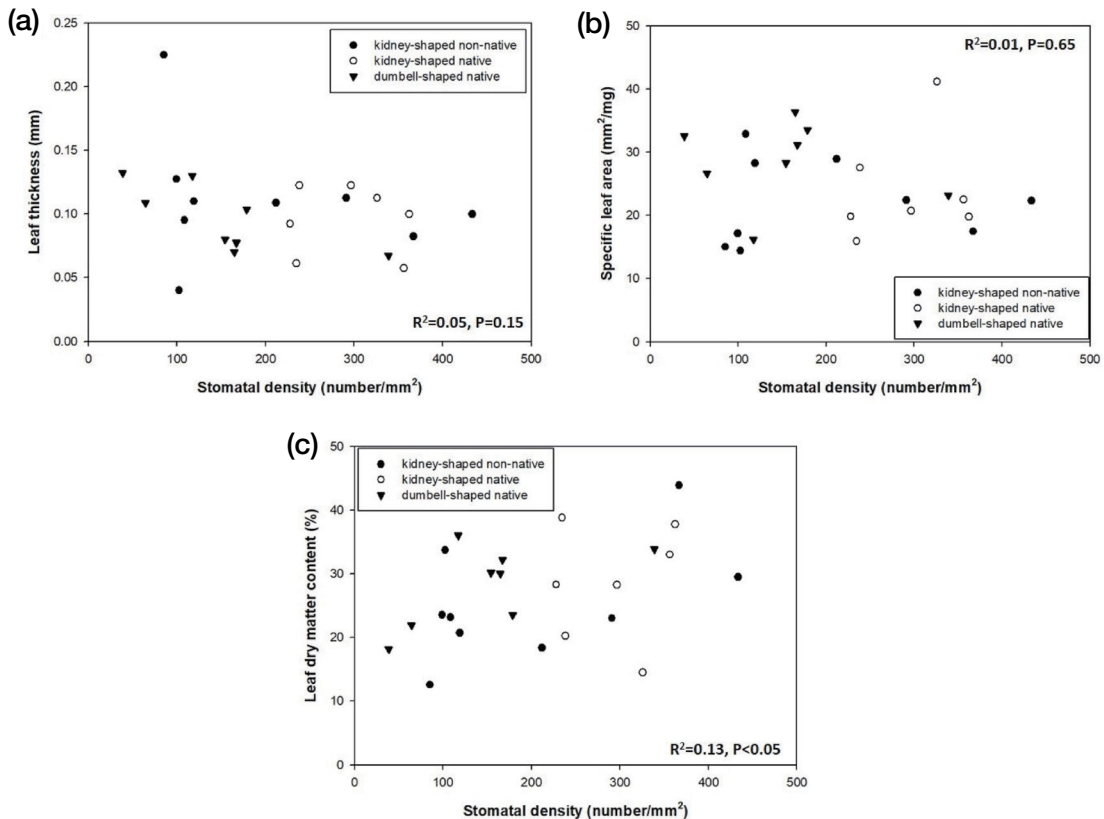
## 결과 및 고찰

본 연구에서, 기공밀도와 기공크기는 기공의 형태 및 자생 식물 여부와는 상관 없이 대략적으로 음의 상관관계를 나타냈고, 기공밀도와 기공지수는 양의 상관관계를 나타냈다. 기공지수와 기공크기 간에는 통계적으로 유의한 관계가 없었다(Fig. 1).

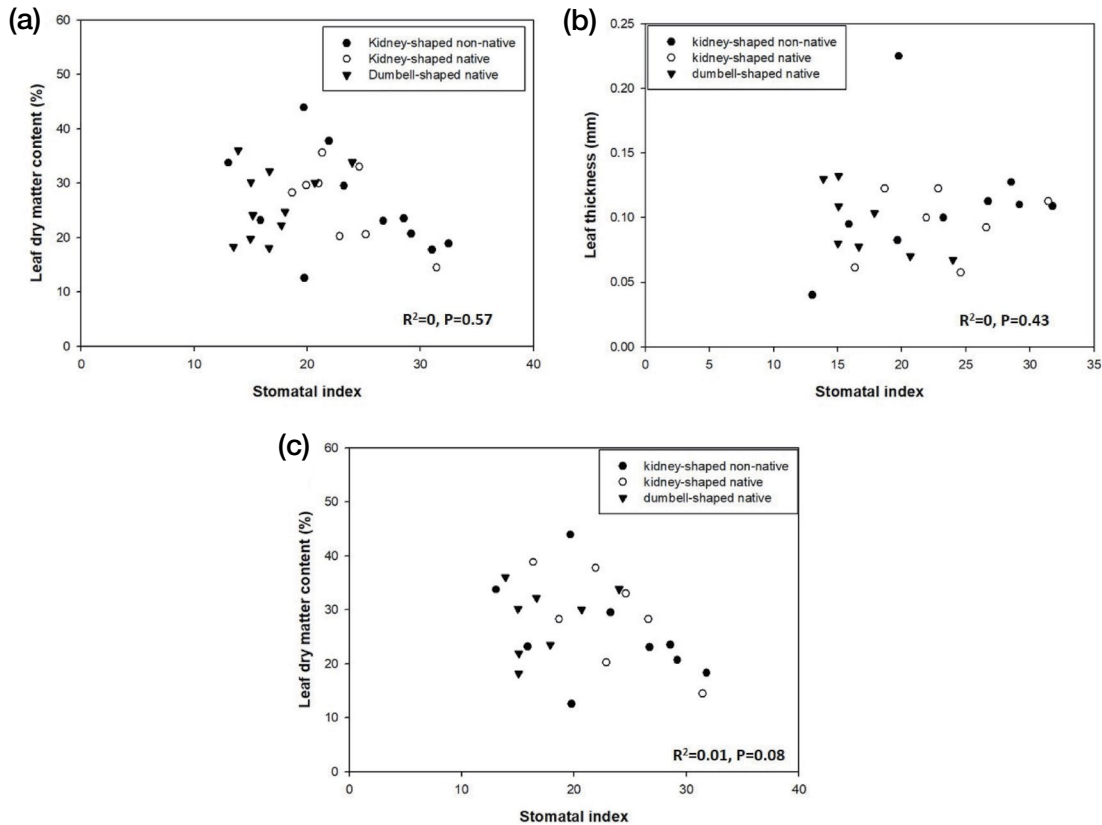
본 연구를 포함한 여러 연구들을 통하여 단위면적당 기공의 수(기공밀도)와 기공의 크기가 양치식물, 겉씨식물, 외떡잎식물, 쌍떡잎식물 모두에서 비선형 음의 상관관계를 보임이 알려져 있으나, 그러한 음의 상관관계의 원인이 무엇인지는 아직 명확히 알지 못하고 있다(Hetherington and Woodward, 2013; Harworth *et al.*, 2023). 구조적으로 단순히, 작은 기공이 큰 기공보다 기공밀도를 높이는 것이 용이하므로 기공밀도가 높은 곳에 큰 기공보다 작은 기공이 있을 확률이 높을 수 있다는 견해가 있는 반면, 대기 중의 이산화탄소 농도와 기공의 밀도, 크기가 기능적으로 관련 있

을 수 있다는 견해도 있는데 상대적으로 낮은 농도의 이산화탄소 조건에서 키운 식물의 기공밀도가 커지고 기공크기가 작아지는 연구 결과들이 그 견해를 뒷받침한다(Franks and Beerling, 2009). 표피세포가 기공으로 분화하는 비율을 의미하는 기공지수 역시 기공빈도(stomatal frequency) 값의 한 형태로 기공밀도와 유사하게 다뤄지는데, 본 연구에서 기공지수가 기공밀도와는 달리 기공크기와 상관관계를 나타내지 않는 이유는 알 수 없으나 아마도 표피세포의 수를 계수하는 실험과정에서 때로 세포의 경계를 정하기 어려운 경우 등에서 발생하는 오차 때문일 수 있다.

집단간 기공밀도 및 기공크기와 관련하여, 대략적으로는 아령 모양의 기공이 신장 모양의 기공보다 기공밀도가 낮고 기공크기가 작았다. 신장 모양의 기공을 가진 자생식물과 외래식물의 경우 기공밀도, 기공지수, 기공크기에서 서로 통계적으로 차이가 없었다(Fig. 2). 기공밀도는 자생식물의 신장 모양 기공의 밀도가 자생식물의 아령 모양 기공의 밀도보다 컸으나, 외래식물과 자생식물 간 차이는 없었다(전체 분



**Fig. 3.** Relationships between (a) stomatal density and leaf thickness, (b) stomatal density and specific leaf area, (c) stomatal density and leaf dry matter content of native and alien plants with kidney-shaped stomata, and native plants with dumbbell-shaped stomata. Closed circles represent kidney-shaped alien plants, open circles kidney-shaped native plants, and closed inverted triangles dumbbell-shaped native plants;  $N=7$  for kidney-shaped natives,  $N=9$  for kidney-shaped aliens, and  $N=8$  for dumbbell-shaped natives; Adjusted  $R^2$  and  $p$ -value resulting from linear regression analysis are inserted in each scatter plot.

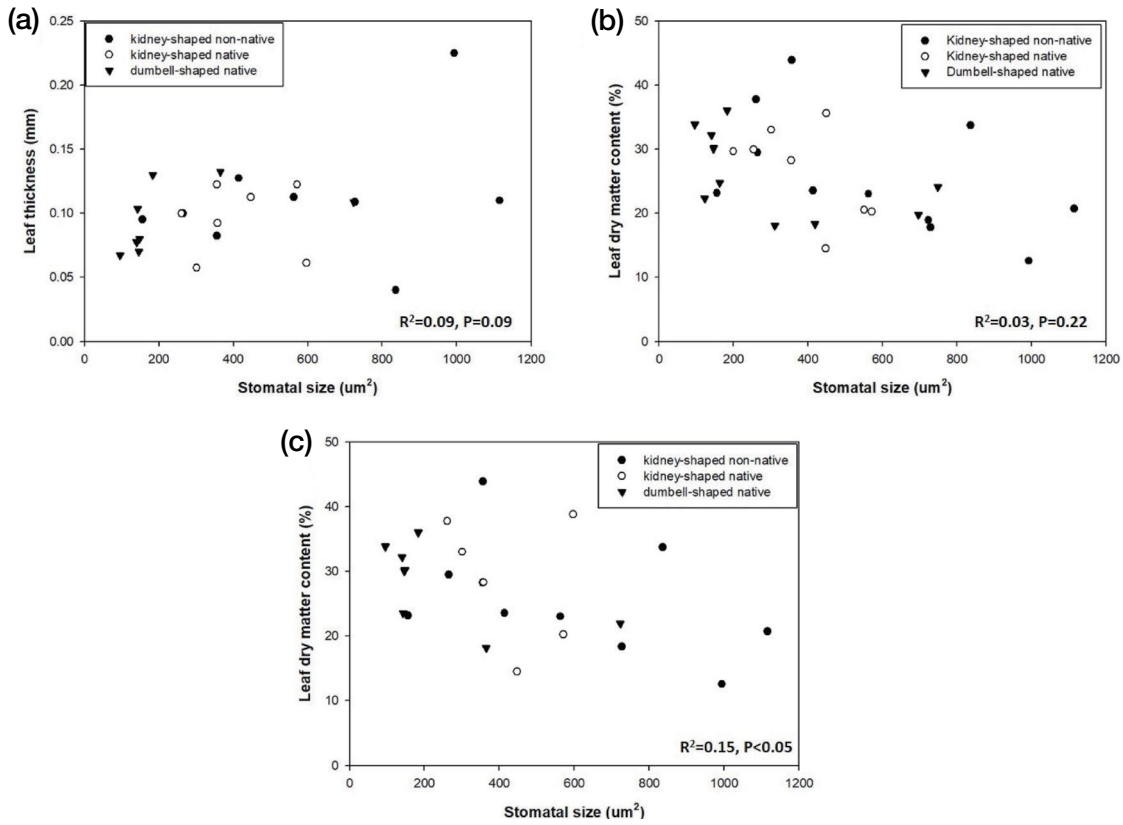


**Fig. 4.** Relationships between (a) stomatal index and leaf thickness, (b) stomatal index and specific leaf area, (c) stomatal index and leaf dry matter content of native and alien plants with kidney-shaped stomata, and native plants with dumbell-shaped stomata. Closed circles represent kidney-shaped alien plants, open circles kidney-shaped native plants, and closed inverted triangles dumbell-shaped native plants; N=7 for kidney-shaped natives, N=9 for kidney-shaped aliens, and N=8 for dumbell-shaped natives; Adjusted  $R^2$  and p-value resulting from linear regression analysis are inserted in each scatter plot.

산분석  $F=3.55, p<0.05$ ; 자생식물 신장 모양 기공 vs 자생식물의 아령 모양 기공  $p<0.05$ ). 기공크기는, 자생식물의 경우, 기공의 형태와 상관 없이 통계적으로 차이가 없는 반면, 외래식물과 자생식물 간에는, 외래식물의 신장 모양의 기공이 자생식물의 아령 모양의 기공보다 컸다(전체 분산분석  $F=4.41, p<0.05$ ; 외래식물 신장 모양 기공 vs 자생식물 아령 모양 기공  $p<0.05$ ). 기공지수는 전체적으로 큰 차이가 없었다(전체 분산분석  $F=3.41, p=0.052$ ). 본 연구에서 조사한 낙동강변 초본 중에는 아령 모양의 기공을 가진 외래식물이 없어서 아령 모양의 기공을 가진 자생식물과 외래식물 간의 비교는 하지 못하였다.

본 연구의 결과는 ‘try harder’ 가설에 반하는 듯하다. 연구 지역에 서식하는 외래식물의 기공밀도, 기공지수 그리고 기공크기가 같은 아령 모양 기공을 가진 자생식물과 크게 다르지 않으며, 이는 기존의 자생식물들과 생태적 지위가 겹치는 종들이 성공적으로 정착하고 있음을 의미하므로, 적어도 외

래식물의 성공적 정착을 위해 비어있는 생태적 지위가 꼭 필요한 것은 아님을 반증하는 것으로 볼 수 있다. 이용 가능한 자원이 충분한 환경에서는 자원을 효율적으로 획득할 수 있는 능력이, 반대로 자원이 부족한 조건에서는 자원을 덜 사용하며 견디는 능력이 유리한 형질이라 생각되어왔다(Funk, 2013). ‘try harder’ 가설에 따르면, 이용 가능한 자원이 충분한 환경에서는 자원을 빨리 획득하는 능력이, 이용 가능한 자원이 부족한 환경에서는 적은 자원으로 잘 견디는, 즉 적은 자원을 보다 효율적으로 활용하는 능력이 뛰어난 외래종이 성공적으로 정착할 수 있다(Lodge *et al.*, 2018). 기공의 주기능적 역할은 광합성에 필요한 이산화탄소를 얻는 통로이며 주어진 이산화탄소 농도 하에서 더 많은 이산화탄소를 통과시킬수록(기공전도도가 높을수록) 광합성 효율이 높아진다(Hetherington and Woodward, 2013). 낙동강변과 같은 개활지에서 광합성을 제한하는 요소는 종종 이산화탄소의 확산 속도이며, 이 경우 이산화탄소를 보다 효율적으로 이용



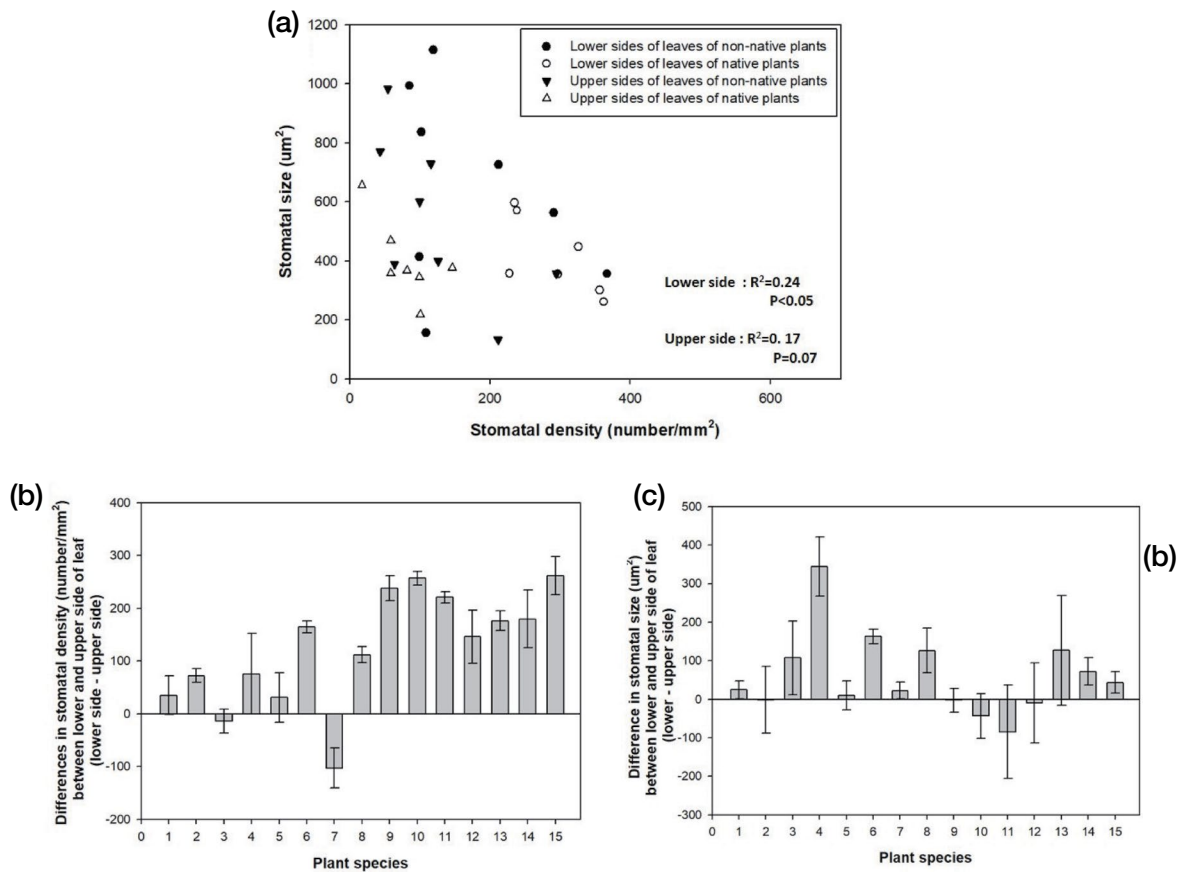
**Fig. 5.** Relationships between (a) stomatal size and leaf thickness, (b) stomatal size and specific leaf area, (c) stomatal size and leaf dry matter content of native and alien plants with kidney-shaped stomata, and native plants with dumbbell-shaped stomata. Closed circles represent kidney-shaped alien plants, open circles kidney-shaped native plants, and closed inverted triangles dumbbell-shaped native plants; N=7 for kidney-shaped natives, N=9 for kidney-shaped aliens, and N=8 for dumbbell-shaped natives; Adjusted R<sup>2</sup> and p-value resulting from linear regression analysis are inserted in each scatter plot.

할 수 있는 능력과 높은 기공전도도는 밀접하게 연관되어 있을 것이다(Drake *et al.*, 2019). 그러나 기공전도도가 높으면 물의 확산 속도도 빨라지며 더 빨리 체내의 물을 증산과정을 통해 잃을 수 있으므로 높은 기공전도도는 건조함에 견디는 능력을 제한할 수 있기 때문에 높은 기공전도도는 양날의 칼과 같다. 그러므로 건조함에 크게 손해보지 않으면서 광합성 효율을 높게 유지할 수 있는 수준의 기공전도도의 효율이 가장 높을 것으로 예상할 수 있으며 자연선택의 방향으로 설정될 것으로 추론 가능하며, 그 근방에 생물종들이 모여 있는 이유가 될 것이라 추론해 볼 수 있다.

기공밀도는 잎의 두께, 엽면적비와는 상관관계가 없었으며, 잎건조중량(LDMC)과는 양의 상관관계를 보였으나 결정계수가 0.2보다 작아 개체별로 변이가 심함을 시사하였다(Fig. 3). 기공지수는 잎두께, 엽면적비, 잎건조중량과 뚜렷한 상관관계가 없었다(Fig. 4). 기공의 크기는 잎두께, 엽면적비와는 상관관계가 없었으나, 잎건조중량과는 음의 상관관계가 있었고 이 경우에도 종별 변이가 심하였다(Fig. 5). 잎이 두

꺼울수록 기공전도도가 높은 것이 유리할 것이라 생각할 때 기공밀도와 잎의 두께가 음의 상관관계를 보이는 이유는 설명하기 어렵다. Loranger and Shipley (2010)의 경우 기공밀도와 잎 두께가 양의 상관관계를 보이며 엽면적비와는 음의 상관관계를 보인다. 엽면적비는 주로 상대생장률과 양의 상관관계를 보이고(Lambers and Poorter, 1992), 잎건조중량은 제한된 자원의 효율적인 이용능력과 연관된다(Wigley *et al.*, 2016).

신장 모양의 기공을 가진 식물종의 잎 윗면과 아랫면에 존재하는 기공의 밀도와 크기는 잎 윗면, 아랫면에 상관 없이 음의 상관관계를 보였다(Fig. 6). 연구에 포함된 15종 중 큰땅빈대 경우만 윗면의 기공밀도가 아랫면보다 더 높았고 나머지 식물종들은 아랫면의 기공밀도가 윗면의 기공밀도보다 높았다(Fig. 6). 기공크기는 종별로 윗면 아랫면의 차이 유무가 다양하여, 미국쑥부쟁이, 백령풀, 왕도깨비바늘, 울산도깨비바늘, 한련초, 돌콩의 경우 아랫면 기공이 윗면 기공보다 컸고, 나머지 종들은 아랫면 윗면 기공 크기에 큰 차이가 없었다.



**Fig. 6.** (a) Relationships between stomatal density and size of lower and upper sides of leaves on plants with kidney-shaped stomata. Closed circles represent lower side of leaves, open circles upper side of leaves; Adjusted  $R^2$  and p-value resulting from linear regression analysis are inserted in a scatter plot. (b), (c) Differences (lower side – upper side) in (b) stomatal density and (c) stomatal size between lower and upper sides of leaves on plants with kidney-shaped stomata. Error bars represent 95% confidence intervals of means. As for plant species, number 1 is *Oenothera odorata*, 2 *Erigeron canadensis*, 3 *Ster pilosus*, 4 *Diodia teres*, 5 *Coreopsis lanceolata*, 6 *Bidens subalternans*, 7 *Euphorbia maculata*, 8 *Bidens pilosa*, 9 *Persicaria blumei*, 10 *Acalypha australis*, 11 *Mentha arvensis* var. *piperascens*, 12 *Vigna minima*, 13 *Euphorbia maculata*, 14 *Eclipta prostrata*, 15 *Glycine soja*.

본 연구에서 신장 모양 기공을 가진 자생종, 외래종 모두 잎의 양면에 기공이 존재하였다. 기공이 잎의 아래에만 존재하는 경우 편면기공(hypostomatous) 잎 그리고 아래, 윗면 모두에 존재하는 경우 양면기공(amphistomatous) 잎이라 하며, 일반적으로 편면기공보다 양면기공이 기공전도도나 광합성 효율면에서 더 유리한 형질로 생각된다(Drake *et al.*, 2019; Xiong and Flexas, 2020). Haworth *et al.* (2018)은 기공개폐속도가 빠르고 광합성 능력이 뛰어난 종들의 경우 기공의 수가 아래 윗면에 비슷한 경향이 있음을 보였다.

새로 유입된 외래식물 중 일부만이 성공적으로 정착하므로 이러한 성공적 정착에 식물이 가진 어떤 기능 형질이 기여하는지 이해하는 일은 국내 생태계에 외래식물이 어떻게 정착하고 번성하는지 예측하는 데 꼭 필요한 일이다. 식물의 광합성 및 수분 이용 효율과 밀접한 관련이 있는 기공과 관

련된 형질이 어떻게 생태적으로 연관되는지 이해하는 일은 그런면에서 매우 중요하다고 할 수 있으며 향후 더 많은 연구가 수행될 필요가 있다.

## 적 요

식물의 기공은 이산화탄소와 수증기가 대기와 식물 사이를 이동하는 통로로 광합성 및 증산작용과 밀접하게 연관되는 중요한 생리적 기능 형질이다. 본 연구에서는 낙동강변에 서식하는 초본 식물종을 대상으로 자생식물과 외래식물 사이에 기공 형질에 차이가 있는지 조사 분석함으로써 낙동강변 식물 군집 내 기공 형질의 변이 양상을 파악하고, 또한 외래식물이 성공적으로 정착하는 이유를 알아보려 하였다.



조사 결과, 같은 신장 모양 기공 형태를 가진 외래식물과 자생식물의 경우 기공밀도, 기공지수, 기공크기에 차이가 없었고, 이는 외래식물의 성공적 정착에 비어있는 생태적 지위가 꼭 필요한 것은 아님을 시사하였다. 기공밀도는 잎의 두께와 음의 상관관계를, 잎진조중량(LMDC)과는 양의 상관관계를 보였으며, 잎면적비(SLA)와는 상관관계가 없었다. 신장 모양 기공을 가진 식물은 모두 양면기공형 잎을 가지고 있었고, 아령 모양 기공의 밀도 및 크기가 신장 모양 기공보다 작았다.

## REFERENCES

- Catford, J.A., R. Jansson and C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* **15**: 22-40.
- Drake, P.L., H.J.D. Boer, S.J. Schymanski and E.J. Veneklaas. 2019. Two sides to every leaf: water and CO<sub>2</sub> transport in hypostomatous and amphistomatous leaves. *New Phytologist* **222**(3): 1179-1187.
- Drenovsky, R.E., A. Khasanova and J.J. James. 2012. Trait convergence and plasticity among native and invasive species in resource-poor environments. *American Journal of Botany* **99**: 629-639.
- Franks, P.J. and D.J. Beerling. 2009. Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of National Academy of Science* **106**: 10343-10347.
- Funk, J.L. 2013. The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology* **1**: 1-17.
- Funk, J.L., J.E. Larson, G.M. Ames, B.J. Butterfield, J. Caverder-Bares, J. Firn, D.C. Laughlin, A.E. Sutton-Grier, L. Williams and J. Wright. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* **92**(2): 1156-1173.
- Haworth, M., C.P. Scutt, C. Douthe, G. Marino, M.T.G. Gomes, F. Loreto, J. Flexas and M. Centritto. 2018. Allocation of the epidermis to stomata relates to stomatal physiological control: stomatal factors involved in the evolutionary diversification of the angiosperms and development of amphistomaty. *Environmental and Experimental Botany* **151**: 55-63.
- Haworth, M., G. Marino, A. Materassi, A. Raschi, C.P. Scutt and M. Centritto. 2023. The functional significance of the stomatal size to density relationship: Interaction with atmospheric [CO<sub>2</sub>] and role in plant physiological behaviour. *Science of The Total Environment* **863**: 160908.
- Hetherington, A.M. and F.I. Woodward. 2013. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* **424**: 901-908.
- Hulme, P.E. and M. Bernard Verdier. 2017. Comparing traits of native and alien plants: Can we do better? *Functional Ecology* **32**: 117-125.
- Kim, M.J. and K.J. Nam. 2022. Comparison of sampling methods in biodiversity analysis of plant communities living in a riparian park area of Nakdong river. *Journal of Wetlands Research* **24**(4): 312-319.
- Lambers, H. and H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth-rate between higher-plants - a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances of Ecological Research* **23**: 187-61.
- Loranger, J. and B. Shipley. 2010. Interspecific covariation between stomatal density and other functional leaf traits in a local flora. *Botany* **88**(1): 30-38.
- Lodge, A.G., T.J.S. Whitfeld, A.M. Roth and P.B. Reich. 2018. Invasive plants in Minnesota are "joining the locals": A trait-based analysis. *Journal of Vegetation Science* **29**(4): 746-755.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry and J.H.C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234.
- Scharfy, D., A. Funk, H. Olde Venterink and S. Güsewell. 2011. Invasive forbs differ functionally from native graminoids, but are similar to native forbs. *New Phytologist* **189**: 818-828.
- Son, M.J. and K.J. Nam. 2021. Analysis of functional traits of non-woody native and naturalized plant species living in a riparian park area near the Hapcheon-Changyeong Weir in Nakdong River. *Korean Journal of Ecology and Environment* **54**(4): 327-333.
- Tecco, P.A., C. Urcelay, S. Diaz, M. Cabido and N. Perez-Harguindeguy. 2013. Contrasting functional trait syndromes underlay woody alien success in the same ecosystem. *Austral Ecology* **38**: 443-451.
- Wigley, B.J., J.A. Slingsby, S. Díaz, W.J. Bond, H. Fritz and C. Coetsee. 2016. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies. *Journal of Ecology* **104**: 1357-1369.
- Xiong, D. and J. Flexas. 2020. From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *New Phytologist* **228**: 1754-1766.
- Zeballos, S.R., M.A. Giorgis, A.M. Cingolani, M. Cabido, J.I. Whitworth-Hulse and D.E. Gurvich. 2014. Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy? *Austral Ecology* **39**: 984-991.
- Zheng, Y., M. Xu, R. Hou, R. Shen, S. Qiu and Z. Ouyang. 2013. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.). *Ecology and Evolution* **3**(9): 3095-3111.