

농업생태계 (밭 경작지)의 경작환경에 따른 C₄ 식물의 출현 양상

양동우 · 이은정¹ · 이진주² · 김민섭² · 한동욱³ · 김명현⁴ · 조광진⁵ · 오영주⁶ · 박상규*

아주대학교 생명과학과, ¹에코코리아, ²국립환경과학원 환경측정분석센터, ³국립해양생물자원관, ⁴농촌진흥청 국립농업과학원, ⁵국립생태원, ⁶(주)미래환경생태연구소

Occurrence Patterns of C₄ Plants in Agroecosystems (farming fields) in South Korea. Yang, Dongwoo (0000-0002-7335-2352), Eunjeong Lee¹ (0000-0001-9296-0532), Jinju Lee² (0000-0002-4164-668X), Min-Seob Kim² (0000-0002-0365-7468), Donguk Han³ (0000-0001-5991-258X), Myung-Hyun Kim⁴ (0000-0002-5590-6622), Kwang-Jin Cho⁵ (0000-0003-1796-7050), Young-Ju Oh⁶ (0000-0001-8861-8558) and Sangkyu Park* (0000-0001-3049-0728) (Department of Biological Science, Ajou University, Suwon 16499, Korea; ¹NPO ECO Korea, Goyang 10484, Korea; ²Department of Fundamental Environment Research, National Institute of Environmental Research, Incheon 22689, Korea; ³National Marine Biodiversity Institute of Korea, Seocheon 33662, Korea; ⁴National Academy of Agricultural Science, Rural Development of Administration, Wanju 55365, Korea; ⁵National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Korea; ⁶Institute for Future Environmental Ecology Co., Ltd, Jeonju 54883, Korea)

Abstract To elucidate occurrence patterns of C₄ plants in agroecosystems, we surveyed flora inside fields and embankments in 222 sites in farming lands in summer and fall, 2013. We also observed Kranz anatomy and analyzed carbon stable isotope to classify photosynthesis types. Our study observed total 54 species of C₄ plants in 33 genera and 9 families of vascular plants besides cultivated crops occurring in farming fields. The most common species was *Portulaca oleracea* L. followed by *Digitaria ciliaris* and *Echinochloa crusgalli* (L.) P. Beauv. var. *crusgalli* among the C₄ plants. The ratios of C₃ and C₄ species number to total number of species tended to maintain constant regardless of survey times and habitat types. The proportion of C₄ species to the total number of species were more influenced by the number of C₃ species than those of other types in the surveyed sites. Sizes of cultivation areas did not affect the proportions of C₄ plants. Increasing number of simultaneous weeding methods, especially with cutting method, appeared to decrease the number of C₃ plants. On the other hand, as the number of cultivated crops increased, both C₃ and C₄ plants increased but the proportions of C₄ species remained. We interpret our results that proportion of C₄ species in agroecosystems, appear to be dependent on the number of C₃ species, which in turn, appear to be affected by cultivation methods.

Key words: carbon stable isotope, C₄ species, farming fields, Kranz anatomy, occurrence patterns

서론

지구상의 고등 식물은 광합성 유형에 따라 C₃ 식물, C₄

식물, CAM (Crassulacean acid metabolism) 식물로 구분되며, C₄ 식물은 다른 유형의 식물과 구분지을 수 있는 해부적, 생리적인 특징을 가지고 있다(Ehleringer and Monson, 1993). 해부적 특징으로 Kranz 구조라 불리는 독특한 잎의 단면 구조를 가지고 있으며 높은 수분 이용 효율, 낮은 CO₂ 보상점, 높은 광포화점, 고온 및 CO₂에 대한 높은 적응력을 보인다(Ehleringer and Monson, 1993; Gowik and

Manuscript received 20 August 2015, revised 15 May 2016,
revision accepted 31 May 2016
* Corresponding author: Tel: +82-31-219-2967, Fax: +82-31-219-1615,
E-mail: daphnia@ajou.ac.kr

Westhoff, 2011). 전 세계 25만 종의 육상 식물 중, 약 3%가 C₄ 식물로 이 중 벼과(4,500종), 사초과(1,500종)가 대부분을 차지하며(Sage, 2004; Sage *et al.*, 2011) 국내의 C₄ 식물은 4,476종의 관속식물 중, C₃-C₄ 중간형 식물을 포함하여 4.6%인 21과 84속 206종으로 역시 벼과(102종), 사초과(45종)가 대부분을 차지한다(Kim *et al.*, 2011). C₄ 식물은 생리적 특성을 바탕으로 비교적 고온, 건조한 환경에 잘 적응하며 다른 유형의 식물에 비해 기온이 높고 수분 함량이 낮은 환경에서 경쟁력을 갖는다(Ehleringer and Monson, 1993). 이와 연관되어 대부분의 C₄ 식물의 분포에 대한 연구는 고도, 위도와 같은 생육지의 지리적 위치와 CO₂ 증가, 기온 상승 및 강수량 변화 등의 기후 변화에 초점을 맞추어 수행되어 왔다(Teeri and Stowe, 1976; Ehleringer and Monson, 1993; Collatz *et al.*, 1998). 이러한 연구를 통해 C₃/C₄ 분포비율은 생육지의 기온, 강수량 등의 기후요인과 높은 상관관계를 보이며 생육지의 특성을 반영하는 것으로 알려져 있다(Ehleringer *et al.*, 1997). 하지만 C₄ 식물의 출현 및 분포는 기후적인 요인뿐만 아니라 산불, 벌목, 경작 등의 생육지 교란에 의해서도 영향을 받는다(Matthews, 1983; Foster, 1992).

우리나라의 경우, 좁은 국토 면적으로 지리적 위치(위도)보다 생육지의 특성이 C₄ 식물의 분포에 더 큰 영향을 주는 것으로 알려져 있다(Chang and Lee, 1983a). 자세히 살펴보면 여러 토지 이용 유형 중, 해안간석지, 초지 등에 비해 인간의 교란에 의해 파괴된 산림이나 경작지에서 높은 분포율을 보이며(Chang and Lee, 1983a), 농업생태계 유형 중에서도 밭 경작지에서 가장 다양한 C₄ 식물이 출현하였다(Cho *et al.*, 2013). 이렇듯 C₄ 식물의 분포 연구는 기후변화 및 환경교란에 따른 생태계 군집변화를 이해하는데 중요하지만, 우리나라에서의 C₄ 식물의 분포에 관한 연구는 미흡한 실정이다(Chang and Lee, 1983a; Cho *et al.*, 2013). 우리나라의 토지는 임야(64%)가 차지하는 면적 비중이 가장 크며, 다음으로 농업지역인 논(11.6%)과 밭(7.7%)으로 많이 이용되고 있다(Ministry of environment Korea, 2014). 생물들의 서식지 및 생육지의 관점에서 산림 생태계와 더불어 농업생태계를 연구하는 것은 넓은 이용 면적만큼 우리나라 육상생태계를 이해하는데 중요하다. 아울러, 휴경 면적 증가, 경작방법의 변화, 귀화 식물의 유입 증가 및 기후 변화와 같은 농업생태계 환경변화는 농업생태계 내 생물상 변화에 중요한 영향을 끼치며 이러한 생물상 변동에 대한 연구는 농업생태계 변화를 파악하는데 중요하다.

농업생태계의 경우, 경작활동에 의한 인위적 교란이 빈번히 발생하게 되어 다른 생태계에 비해 군집 변화가 쉽게

일어날 수 있는 곳이며, 출현 식물상은 생육지 유형 및 재배작물 등의 환경적인 영향을 받게 된다(Oh *et al.*, 2002; Cho *et al.*, 2013, 2014). 따라서 본 연구의 목적은 다른 생태계에 비해 높은 C₄ 식물 출현율을 보인 농업생태계를 대상으로 출현율에 영향을 미치는 경작 환경 요인을 살펴보고자 한다. 또한 광합성 유형의 직접적인 분류 방법인 Kranz 구조 확인 및 탄소 안정동위원소비 확인(Sternberg *et al.*, 1984) 등을 통해 C₄ 식물을 구분한 국내 자료는 드물며(Chang and Lee, 1984b), 참고문헌을 이용한 종 분류에서도 학자마다 이견을 보이고 있어(Kim *et al.*, 2011) 농업생태계에 출현하는 주요종에 대한 Kranz 구조 유무 및 탄소 안정동위원소 분석 값을 제시하여 광합성 유형 분류에 대한 기초자료를 제공하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 조사지점

농업생태계 중, 벼, 보리 등의 단일 작물을 재배하는 논에 비해 다양한 작물이 재배되는 밭 경작지를 대상으로 식물상 조사를 실시하였다. 현장조사는 행정구역을 중심으로 전국에 분포하고 있는 밭 경작지를 대상으로 수행하였으며 각 도별로 4개의 시, 군을 선정하여 실시하였다(제주도는 제주시와 서귀포시에서 2지역씩 선정). 세부적인 조사 범위는 각 지역별로 동일한 경계로 구분되어 있는 5개 이상의 밭 경작지가 인접해 위치하고 있는 곳을 선정하였으며 총 222 지점에서 여름과 가을, 2차례 조사하였다(Fig. 1).

2. 현장 조사 및 정리

식물상 조사는 밭 경작지에서 재배작물에 대해 직접적으로 영향을 받는 밭 내부(inside of dry field: IDF)와 그 영향이 상대적으로 덜한 밭둑(embankment around the end of a dry field: EDF)으로 생육지 유형을 구분하여 2013년, 2차례에 걸쳐 조사를 실시하였으며(1차 조사: 5월 21일~6월 30일, 2차 조사: 8월 21일~9월 25일), 현장에서 도별로 이동하면서 육안으로 재배작물 및 출현 식물을 확인한 후 야장에 기록하였다. 조사지역에서 미동정된 식물은 채집 후, 식물도감(Lee, 1996; Lee, 2003; Park, 2009)을 이용하여 실험실에서 동정하였다. 식물명은 국가표준식물목록(Korea National Arboretum and The Plant Taxonomic Society of Korea, 2007)을 기준으로 하였으며, 식물상 목록은 과(family) 이하의 분류군으로 속명, 학명과 같이 알파

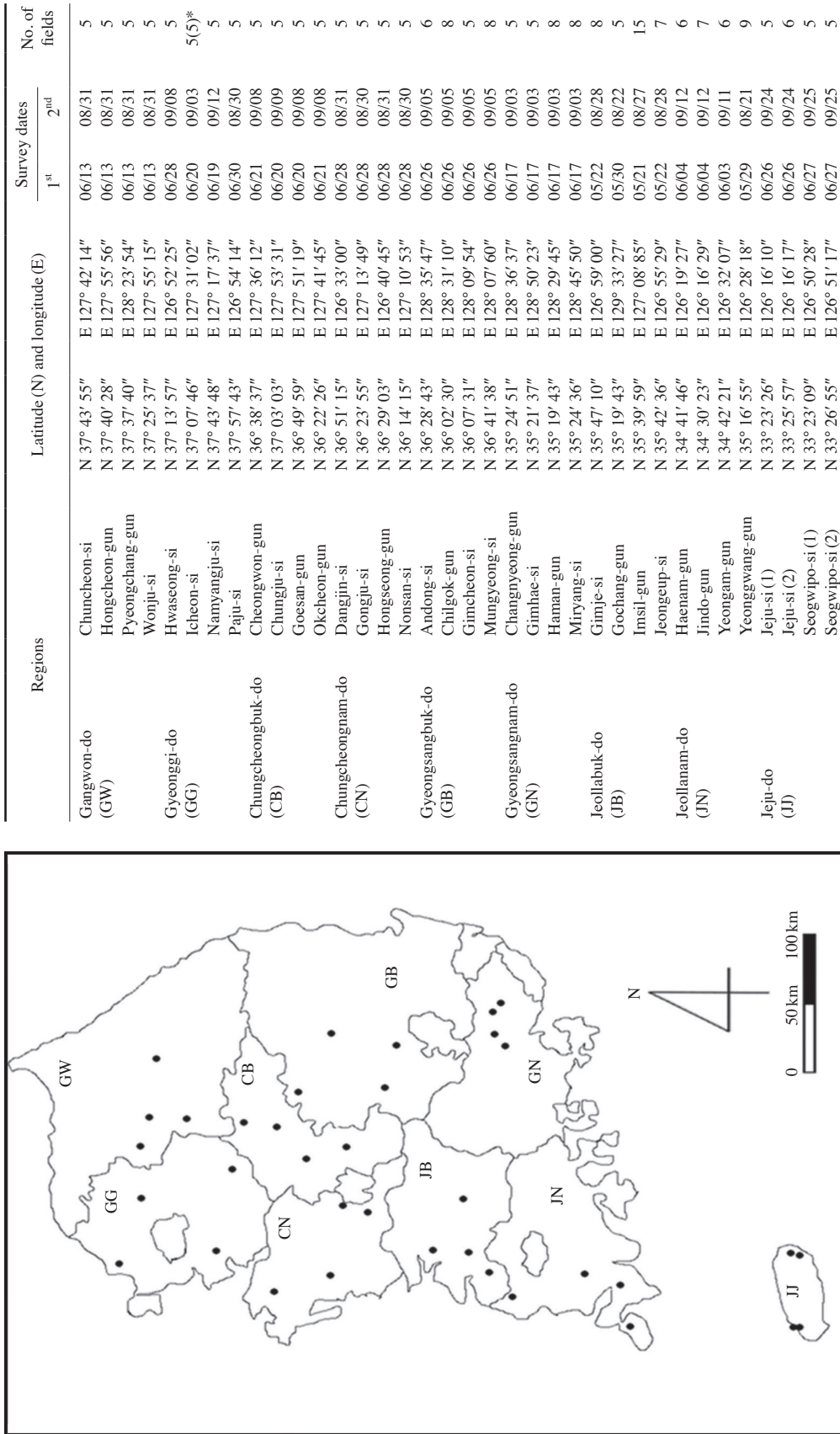


Fig. 1. Geographical information of the surveyed sites. Each subdivision is letter-coded on a map, with names as province given in table. *Surveyed fields of Icheon-si are different between summer and fall survey. Some additional fields were surveyed in fall.

벡순으로 나열하였다. 종의 출현빈도는 전체 조사지점에서 출현종이 나온 지점을 백분율(%)로 표시하였으며, C₄ 식물의 출현율은 각 조사지점에서 출현한 전체 종 중, C₄ 식물이 차지하는 비를 백분율(%)로 표시하였다. 재배작물은 주요 재배작물과 기타 재배작물로 구분하여 기록하였으며 제조방법은 제조제 사용, 예취, 손제초, 멀칭의 4가지 유형으로 구분하여 기록하였다.

3. Kranz 구조 확인

밭 경작지의 주요 출현 종을 현장에서 채집한 후, 아이스 박스를 이용하여 저온을 유지한 채 실험실로 운반하였다. 조직절편기(microtome)를 이용하여 잎을 얇게 자른 후, 프레파라트를 제작하였으며 광학현미경(Olympus, CX21)을 이용하여 100 배의 배율에서 단면을 관찰하였다. 채집 식물의 광합성 유형은 잎 단면 내, 엽록체의 분포 형태를 기준으로 결정하였다.

4. 탄소 안정동위원소 비 분석

현장에서 채집한 주요 출현 종의 잎은 60°C 오븐에 48 시간 이상 건조 후, 진동 불 밀(Retsch MM301, Dusseldorf, Germany)을 이용하여 분쇄하였다. 분쇄된 시료는 주석박(Perkin Elmer, Waltham, USA)에 포장한 후, 원소분석기와 연계된 연속 흐름 방식의 안정동위원소 분석기(EA-IRMS: Elemental Analyzer - Isotope Ratio Mass Spectrometry, Euro EA 3000-D, Italy - Isoprime. GV Instrument, UK)를 이용하여 분석하였다. 시료의 안정동위원소 값은 분석시료와 표준물질 간의 안정동위원소비 차이를 δ (‰)로 나타내며, 탄소 안정동위원소 값($\delta^{13}\text{C}$)의 계산식은 다음과 같다.

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[\frac{R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \right] \times 10^3$$

$$R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$$

안정동위원소 값 계산의 표준물질로 VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite)를 사용하였으며, 분석에 대한 정밀도는 0.2‰이었다

5. 광합성 유형(C₄ 식물)의 구분

밭 경작지에 출현하는 식물의 광합성 유형 분류는 가장 최근에 보고된 우리나라 C₄ 식물 목록(Kim *et al.*, 2011)을 기준으로 하였으며, 본 연구의 Kranz 구조 확인 및 안정동위원소 분석을 통해 다른 결과를 얻은 종은 본 연구 결과를 토대로 재분류하였다.

6. 통계분석

경작환경(재배면적, 재배작물수, 제조방법수)과 출현 식물 종수 및 C₄ 식물 출현율에 대하여 상관분석을 실시하였으며 재배 작물 종류 및 제조 방법에 따른 출현 식물의 영향을 파악하기 위해 일원 분산분석(One-way ANOVA)을 실시하였다. 통계분석은 S-plus 6 (Insightful Corp., Seattle, USA)와 R (www.r-project.org) 패키지를 사용하여 수행하였다.

결과 및 고찰

1. 광합성 유형의 분류

전체 조사지점에서 출현 빈도가 높았던 23과 50속 63종의 출현 식물에 대하여 Kranz 구조 확인과 탄소 안정동위원소 분석을 실시하였으며 Kranz 구조의 유무 및 $\delta^{13}\text{C}$ 값을 기준으로 광합성 유형을 판단하였다(Table 1). 잎의 단면을 관찰한 결과, C₃ 식물은 엽록체가 엽육세포 전체에 넓게 분포하고 C₄ 식물은 유관속초 주변에 분포하는 Kranz 구조를 나타내는 것을 확인하였다(Fig. 2). C₃ 식물과 C₄ 식물은 광합성 기작에 의해 일정한 범위의 $\delta^{13}\text{C}$ 값을 가지므로 광합성 유형의 구분이 가능하며(Waller and Lewis, 1979; Sternberg *et al.*, 1984), 본 연구 결과 C₃ 식물은 -33.50‰에서 -26.31‰까지의 $\delta^{13}\text{C}$ 값을 나타냈으며, C₄ 식물은 -14.64‰에서 -12.41‰까지의 $\delta^{13}\text{C}$ 값을 나타냈다. Kranz 구조 확인과 탄소 안정동위원소 분석을 동시에 실시한 모든 종에 대하여 각각의 분석에 의해 판단한 광합성 유형의 분류 결과가 모두 일치하였다. 한편 CAM 식물로 알려져 있는 돌나물은 CAM 식물의 특성대로 C₃ 식물과 같은 잎의 단면 구조를 가지고 있었으나 $\delta^{13}\text{C}$ 값은 C₄ 식물의 범위가 아닌 C₃ 식물의 범위를 가지고 있었다(Sternberg *et al.*, 1984). 이는 돌나물이 건조기나 토양함수량이 낮은 생육지에서 C₃형에서 CAM 식물로 전환 가능한 잎의 CAM 식물로, 이 연구에서 채집된 돌나물이 토양함수량이 높은 환경에서 생육한 것으로 보인다(Lee and Kim, 1994).

본 연구에서 C₄ 식물로 판단한 종은 국내 출현 종에 대해 직접 광합성 유형을 비교한 Chang and Lee (1986b)의 결과와 모두 일치하였으며, 주로 Kranz 구조 확인을 통해 유형을 판단한 선행연구에서 제시하지 않았던 안정동위원소 분석 값을 본 연구에서는 판단 결과로 제시하였다. 또한 Chang and Lee (1986b)의 연구에서 확인하지 않은 방동사니, 참방동사니, 금방동사니, 가을강아지풀 등의 C₄ 식물

Table 1. The results showing Kranz anatomy occurrence and stable carbon isotope ratios of major species in surveyed sites. Photosynthesis types were classified based on existence of Kranz structure and $\delta^{13}\text{C}$ values in this study.

Family	Genus	Species	Kranz anatomy	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Classification	
Amaranthaceae	Achyranthes	<i>A. japonica</i> (Miq.) Nakai 쇠무릎	×	-28.83	C ₃	
	Amaranthus	<i>A. lividus</i> L. 개비름		-13.89	C ₄	
		<i>A. viridis</i> L. 청비름			-13.98	C ₄
Asclepiadaceae	Metaplexis	<i>M. japonica</i> (Thunb.) Makino 박주가리		-28.61	C ₃	
Boraginaceae	Trigonotis	<i>T. peduncularis</i> (Trevir.) Benth. ex Hemsl. 꽃마리	×	-30.98	C ₃	
Cannabaceae	Humulus	<i>H. japonicus</i> Sieboid & Zucc. 환삼덩굴	×	-27.84	C ₃	
Caryophyllaceae	Stellaria	<i>S. aquatica</i> (L.) Scop. 쇠별꽃		-30.15	C ₃	
Chenopodiaceae	Chenopodium	<i>C. album</i> L. 흰명아주	×	-27.35	C ₃	
		<i>C. album</i> var. <i>centrorubrum</i> Makino 명아주	×	-28.91	C ₃	
		<i>C. ficifolium</i> Smith 좁명아주	×	-30.74	C ₃	
Commelinaceae	Commelina	<i>C. communis</i> L. 닭의장풀	×	-30.18	C ₃	
Compositae	Artemisia	<i>A. princeps</i> Pamp. 쑥	×	-30.29	C ₃	
	Aster	<i>A. pilosus</i> Willd. 미국쑥부쟁이	×	-29.08	C ₃	
		<i>A. frondosa</i> L. 미국가막사리	×	-31.23	C ₃	
	Bidens	<i>B. tripartita</i> L. 가막사리			-31.00	C ₃
		<i>B. frondosa</i> L. 가막사리			-31.00	C ₃
	Centipeda	<i>C. minima</i> (L.) A.Br. & Asch. 중대가리풀	×	-31.07	C ₃	
	Conyza	<i>C. canadensis</i> (L.) Cronquist 망초	×	-29.73*	C ₃	
	Eclipta	<i>E. prostrata</i> (L.) L. 환련초	×	-28.86	C ₃	
	Erigeron	<i>E. annuus</i> (L.) Pers. 개망초	×	-31.63	C ₃	
		<i>E. philadelphicus</i> L. 봄망초			-29.84	C ₃
	Galinsoga	<i>G. ciliata</i> (Raf.) S.F.Blake 털별꽃아재비	×	-30.27	C ₃	
	Lactuca	<i>L. indica</i> L. 왕고들빼기			-27.02*	C ₃
	Senecio	<i>S. vulgaris</i> L. 개쑥갓	×	-31.46*	C ₃	
	Taraxacum	<i>T. officinale</i> Weber 서양민들레	×	-30.73	C ₃	
Youngia	<i>Y. japonica</i> (L.) DC. 뽕리랭이	×	-29.45	C ₃		
Convolvulaceae	Calystegia	<i>C. hederacea</i> Wall. 애기메꽃	×	-29.90	C ₃	
		<i>C. sepium</i> var. <i>japonicum</i> (Choisy) Makino 메꽃			-29.71*	C ₃
		<i>C. sepium</i> var. <i>japonicum</i> (Choisy) Makino 메꽃			-29.71*	C ₃
Crassulaceae	Sedum	<i>S. sarmentosum</i> Bunge 돌나물	×	-31.54	CAM	
Cruciferae	Cardamine	<i>C. flexuosa</i> With. 황새냉이	×	-28.58	C ₃	
	Rorippa	<i>R. indica</i> (L.) Hiern 개갓냉이	×	-30.22	C ₃	
Cyperaceae	Cyperus	<i>R. palustris</i> (Leyss.) Besser 속속이풀			-28.95	C ₃
		<i>C. amuricus</i> Maxim. 방동사니	○	-13.16	C ₄	
		<i>C. iria</i> L. 참방동사니			-12.59	C ₄
		<i>C. microiria</i> Steud. 금방동사니	○	-13.25	C ₄	
Equisetaceae	Equisetum	<i>E. arvense</i> L. 쇠뜨기		-30.28	C ₃	
Euphorbiaceae	Acalypha	<i>A. australis</i> L. 깨풀	×	-29.83*	C ₃	
	Euphorbia	<i>E. humifusa</i> Willd. ex Schldt. 땅빈대		-13.49	C ₄	
Gramineae	Digitaria	<i>D. ciliaris</i> (Retz.) Koel. 바랭이	○	-12.77	C ₄	
	Echinochloa	<i>E. crusgalli</i> (L.) P.Beauv. var. <i>crusgalli</i> 돌피	○	-14.16	C ₄	
		<i>E. crusgalli</i> var. <i>oryzicola</i> (Vasinger) Ohwi 물피	○	-13.64	C ₄	
	Eleusine	<i>E. indica</i> (L.) Gaertn. 왕바랭이	○	-14.64	C ₄	
	Eragrostis	<i>E. ferruginea</i> (Thunb.) P.Beauv. 그렁	○		C ₄	
	Miscanthus	<i>M. sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth. 물억새	○	-13.34	C ₄	
	Panicum	<i>P. dichotomiflorum</i> Michx. 미국개기장	○	-13.52*	C ₄	
	Pennisetum	<i>P. alopecuroides</i> (L.) Spreng. var. <i>alopecuroides</i> 수크령	○	-12.54	C ₄	
	Setaria	<i>S. faberii</i> Herrm. 가을강아지풀			-12.41	C ₄
		<i>S. glauca</i> (L.) P.Beauv. 금강아지풀	○	-12.44*	C ₄	
<i>S. viridis</i> (L.) P.Beauv. var. <i>viridis</i> 강아지풀		○	-13.74	C ₄		
Labiatae	Lamium	<i>L. amplexicaule</i> L. 광대나물		-32.83	C ₃	
	Leonurus	<i>L. japonicus</i> Houtt. 익모초	×	-29.23	C ₃	
	Mosla	<i>M. dianthera</i> (Buch.-Ham. ex Roxb.) ex Maxim. 쥐깨풀	×	-31.81	C ₃	
	Salvia	<i>S. plebeia</i> R.Br. 배암차즈기		-31.44	C ₃	
Leguminosae	Amorpha	<i>A. fruticosa</i> L. 족제비싸리	×	-28.51*	C ₃	
	Trifolium	<i>T. repens</i> L. 토끼풀	×	-26.31	C ₃	

Table 1. Continued.

Family	Genus	Species	Kranz anatomy	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Classification
Onagraceae	Oenothera	<i>O. biennis</i> L. 달맞이꽃		-30.83	C ₃
Oxalidaceae	Oxalis	<i>O. corniculata</i> L. 켈이밥	×	-33.50	C ₃
Plantaginaceae	Plantago	<i>P. asiatica</i> L. 질경이	×	-33.03	C ₃
Polygonaceae	Persicaria	<i>P. longiseta</i> (Brujin) Kitag. 개여뀌	×	-29.02*	C ₃
		<i>P. thunbergii</i> (Siebold & Zucc.) H.Gross ex Nakai 곶마리	×	-30.83	C ₃
	Polygonum	<i>P. aviculare</i> L. 마디풀	×	-31.02	C ₃
	Rumex	<i>R. crispus</i> L. 소리쟁이	×	-29.96	C ₃
Portulacaceae	Portulaca	<i>P. oleracea</i> L. 쇠비름	○	-13.31	C ₄
Solanaceae	Solanum	<i>S. nigrum</i> L. var. <i>nigrum</i> 까마중	×	-30.57	C ₃

* indicates average of stable carbon isotope ratios of duplicated samples.

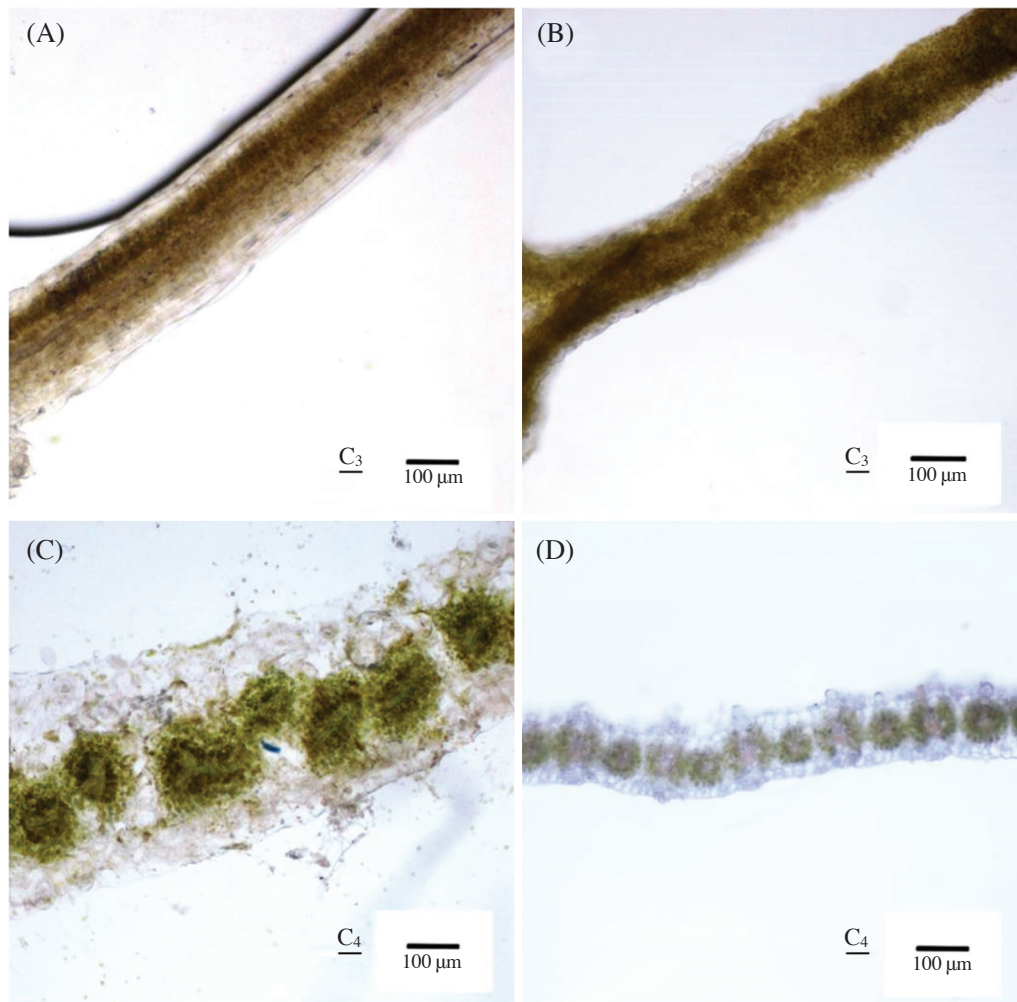


Fig. 2. Cross sections of leaves of (A) *Acalypha australis* (C₃), (B) *Conyza canadensis* (C₃), (C), *Portulaca oleracea* (C₄), and (D) *Setaria viridis* (C₄). C and D show typical Kranz anatomy, $\times 100$.

과 다른 광합성 유형인 C₃ 식물에 대한 판단 결과를 본 연구에서 새로 제시하였다.

한편 참고 문헌을 기준으로 C₄ 식물을 분류한 Kim *et al.*

(2011)의 연구에서 C₄형으로 분류한 흰명아주, 명아주 및 닭의장풀은 본 연구 결과를 통해 C₃ 식물로 판단되었다. 이는 연구자에 따라 광합성 유형의 구분 결과가 다를 수

도 있겠으나 여러 선행 연구를 통해서도 명아주, 닭의장풀 등이 C₃ 식물임이 보고되어 있어 본 연구에서는 C₃ 식물로 분류하였다(Boutton *et al.*, 1978; Willmer and Firth, 1980; Nishida *et al.*, 1981; Wang *et al.*, 2003).

2. C₄ 식물의 분류 및 출현 양상

본 연구에서 확인되지 않은 종의 광합성 유형 분류는 Kim *et al.* (2011)의 C₄ 식물 목록을 기준으로 하였으며 재배작물은 출현 식물에서 제외하였다. 이를 통해 조사기간 동안 전국 222개 밭 경작지에서 출현한 C₄ 식물은 9과 33속 54종으로 확인되었다(Table 2). 이는 조사지점수의 차이가 있기는 하지만 약 10년 전의 조사(26종, Cho *et al.*, 2013)에 비해 두 배 이상의 출현 종수를 보인 결과로 본 연구에서 C₃ 식물로 분류한 3종과 재배작물을 제외한 결과를 감안하면 더 다양한 C₄ 식물이 밭 경작지에 새로 출현한 것이다. C₄ 식물의 출현 종수가 10년 전에 비해 증가한 원인은 앞으로 추가적인 연구가 필요할 것이다. 조사시기 및 생육지 유형별로 살펴보면 여름보다는 가을에, 밭 내부(IDF)보다는 밭둑(EDF)에 더 다양한 C₄ 식물이 출현하였다(Table 3). 이는 정기적인 경운과 주기적인 제초제 살포 및 손 제초, 비닐 멀칭에 의한 토양 피복 등의 경작활동으로 밭 내부에서는 다년생 초본이 정착할 수 있는 생육환경이 조성되지 않아 다양성에 영향을 주는 것으로 사료된다(Cho *et al.*, 2014). 출현한 C₄ 식물은 벼과(55.6%), 사초과(22.2%)가 대부분이었으며 쇠비름, 바랭이 및 돌피 등이 거의 모든 조사지에서 출현하였다(Table 3). 여름에 비해 가을에 이 종들의 출현 지점수가 늘어나는 것은 5월 하순부터 우점하는 바랭이, 돌피 등 하계 일년생 식물들의 계절적 천이에 따른 것으로 해석된다(Lee *et al.*, 2014). 특히 밭둑에서 여름에 비해 가을에 주요 출현종의 출현 지점수가 늘어났는데 이는 2단계 천이 종인 썩, 개망초 등이 경작 초기에는 우점하며 제거되지 않다가 경작이 시작된 후, 제초 등에 의해 일년생 단계 종인 쇠비름, 바랭이 등의 출현이 가능해진 것으로 생각된다(Lee, 2006). 또한 선행연구(Cho *et al.*, 2013, 2014)에서 쇠비름, 바랭이와 더불어 농업생태계 주요 C₄ 식물로 보고되었던 닭의장풀, 명아주는 본 연구에서 C₃로 구분되어 광합성 유형에 대한 검토가 필요할 것으로 보인다.

조사지당 C₄ 식물의 평균 출현 종수는 밭 내부와 밭둑에서 비슷하거나 밭둑에서 약간 높지만, 평균 출현율은 밭둑에 보다 다양한 C₃ 식물이 출현함에 따라 밭둑에서 낮은 출현율을 보인다(Table 3). C₄ 식물의 출현율은 다른 광합성 유형 식물의 종수에 의해 결정되며 본 연구에서는 조

사된 CAM 식물이 말뚝비름과 돌나물 2종으로 종수가 미비하기 때문에 C₃ 식물의 출현 종수가 결정적 영향을 미치게 된다. 또한 2종의 CAM 식물이 동시에 출현한 조사지는 없었으며, 1종이라도 출현한 곳은 전체 조사지 중 밭 내부: 1.7%, 밭둑: 8.1%에 불과하여 밭 경작지의 C₄ 식물 출현율은 C₃/C₄ 분포 비율과 유사하다. 본 연구 결과, 전체 출현 종수에서 C₃ 및 C₄ 식물이 차지하는 비율은 조사시기별, 생육지 유형별로 약간의 차이를 보이거나 대체적으로 비슷한 양상을 나타냈다(Fig. 3). 조사지에서 전체 출현 종수가 증가함에 따라 일정한 비율로 C₃ 식물과 C₄ 식물의 종수가 증가하며, C₄ 식물의 다양성이 낮은 만큼 C₄ 식물 출현 종수의 증가폭도 훨씬 좁게 나타났다. 이는 우리나라 밭 경작지에서 C₄ 식물의 출현율은 C₄ 식물의 출현 종수보다 C₃ 식물의 출현 종수에 의한 영향이 더 크다는 것을 의미한다. 전체 조사지에 출현하는 C₃ 식물의 종수는 비교적 다양한 분포를 보이지만 C₄ 식물의 출현율이 30% 이상인 지역은 조사시기와 생육지 유형에 상관없이 C₃ 식물의 출현 종수가 적은 지역에 집중되었다(Fig. 4). 이 지역의 평균 C₄ 식물 출현 종수는 전체 조사지의 평균 출현 종수와 비슷한 수준을 보이거나, C₃ 식물의 출현 종수는 전체 평균에 비해 훨씬 적었다.

Chang and Lee (1984a)의 연구에서 다른 생육지에 비해 높은 C₄ 식물 출현율을 보인 경작지(밭과 논)는 평균 C₄ 식물 종수가 1.9종으로, C₄ 식물이 거의 출현하지 않은 산림이나 강변 지역에 비해 출현 종수가 많기는 하지만 초지에 비해 C₃, C₄ 식물 모두 출현 종수가 적었다. 그럼에도 초지에 비해 높은 C₄ 식물 출현율을 보이는 것은 적은 C₃ 출현 종수(2.83±4.30종)에 기인한 것으로 보여진다. 또한 본 연구 결과와 비슷하게 경작지뿐만 아니라 생육지에 상관없이 다른 조사지점에서도 전체 종수가 증가하면 일정한 비율로 C₃ 및 C₄ 식물이 증가하는 양상을 보였다.

반면, 넓은 조사 범위로 여러 생육지에서 위도에 따른 C₄ 식물 출현율을 조사한 국외 연구에서는 C₄ 식물의 출현율의 변화는 C₄ 출현 종수의 변동에 기인하였다(북미: Paruelo and Lauenroth, 1996; 호주: Hattersley, 1983; 일본: Takeda *et al.*, 1985). 출현 식물의 다양도(종수)는 조사 면적의 영향을 받으며 조사면적이 늘어나면 출현 종수도 증가한다(Steinmann *et al.*, 2011). 본 연구의 조사지 한 개의 크기는 밭 1필지로 다른 국외 조사에 비해 출현 식물의 양상을 대표하기에 부적합할 수 있어 조사면적을 시 단위, 도 단위, 전국 단위로 확대하면 C₃, C₄ 식물의 출현 종수는 모두 점차 증가하지만, C₄ 식물의 출현 종수 증가보다 C₃ 식물 출현 종수의 증가도가 더 크기 때문에 오히려 C₄ 식물의 출현율은 점차 감소하였다.

Table 2. The list of C₄ plants in surveyed sites.

Family	Genus	Species
Amaranthaceae	Amaranthus	<i>A. lividus</i> L. 개비름 <i>A. mangostanus</i> L. 비름 <i>A. patulus</i> Bertol. 가는털비름 <i>A. viridis</i> L. 청비름
Commelinaceae	Commelina	<i>C. communis</i> var. <i>angustifolia</i> for. <i>leucantha</i> Nakai 흰꽃좁닭의장풀 <i>C. communis</i> var. <i>angustifolia</i> Nakai 좁닭의장풀
Convolvulaceae	Cuscuta	<i>C. australis</i> R.Br. 실새삼
Cyperaceae	Bulbostylis	<i>B. barbata</i> (Rottb.) Kunth. 모기골
	Cyperus	<i>C. amuricus</i> Maxim. 방동사니 <i>C. brevifolia</i> Rottb. 파대가리 <i>C. hakonensis</i> Franch. & Sav. 병아리방동사니 <i>C. iria</i> L. 참방동사니 <i>C. microiria</i> Steud. 금방동사니 <i>C. nipponicus</i> Franch. & Sav. 푸른방동사니 <i>C. orthostachyus</i> Franch. & Sav. 쇠방동사니
	Eleocharis	<i>E. acicularis</i> for. <i>longiseta</i> (Svenson) T.Koyama 쇠털골
	Fimbristylis	<i>F. dichotoma</i> (L.) Vahl for. <i>dichotoma</i> 하늘지기 <i>F. miliacea</i> (L.) Vahl 바람하늘지기
	Lipocarpa	<i>L. microcephala</i> (R.Br.) Kunth 세대가리
Euphorbiaceae	Euphorbia	<i>E. humifusa</i> Willd. ex Schldt. 땅빈대 <i>E. supina</i> Raf. 애기땅빈대
Gramineae	Arthraxon	<i>A. hispidus</i> (Thunb.) Makino 조개풀
	Arundinella	<i>A. hirta</i> (Thunb.) Koidz. 새
	Cleistogenes	<i>C. hackelii</i> (Honda) Honda 대새풀
	Cymbopogon	<i>C. tortilis</i> var. <i>goeringii</i> (Steud.) Hand.-Mazz. 개솔새
	Cyndon	<i>C. dactylon</i> (L.) Pers. 우산잔디
	Digitaria	<i>D. ciliaris</i> (Retz.) Koel. 바랭이 <i>D. radicata</i> (Presl) Miq. 좀바랭이 <i>D. violascens</i> Link 민바랭이
	Echinochloa	<i>E. crusgalli</i> (L.) P.Beauv. var. <i>crusgalli</i> 돌피 <i>E. crusgalli</i> var. <i>oryzicola</i> (Vasinger) Ohwi 물피 <i>E. utilis</i> Ohwi & Yabuno 피
	Eleusine	<i>E. indica</i> (L.) Gaertn. 왕바랭이
	Eragrostis	<i>E. ferruginea</i> (Thunb.) P.Beauv. 그렁 <i>E. japonica</i> (Thunb.) Trin. 각시그렁 <i>E. multicaulis</i> Steud. 비노리
	Imperata	<i>I. cylindrica</i> var. <i>koenigii</i> (Retz.) Pilg. 띠
Gramineae	Leptochloa	<i>L. chinensis</i> (L.) Nees 드렁새
	Microstegium	<i>M. vimineum</i> (Trin.) A.Camus var. <i>vimineum</i> 나도바랭이새
	Miscanthus	<i>M. sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth. 물억새 <i>M. sinensis</i> var. <i>purpurascens</i> (Andersson) Rendle 억새
	Panicum	<i>P. dichotomiflorum</i> Michx. 미국개기장
	Paspalum	<i>P. thunbergii</i> Kunth ex Steud. 참새피
	Pennisetum	<i>P. alopecuroides</i> (L.) Spreng. var. <i>alopecuroides</i> 수크렁
	Pseudoraphis	<i>P. ukishiba</i> Ohwi 물잔디
	Setaria	<i>S. × pycnocoma</i> (Steud.) Henrard ex Nakai 수강아지풀 <i>S. faberii</i> Herrm. 가을강아지풀 <i>S. glauca</i> (L.) P.Beauv. 금강아지풀
Gramineae	Setaria	<i>S. viridis</i> (L.) P.Beauv. var. <i>viridis</i> 강아지풀
	Themeda	<i>T. triandra</i> var. <i>japonica</i> (Willd.) Makino 솔새
	Zoysia	<i>Z. japonica</i> Steud. 잔디
Liliaceae	Allium	<i>A. macrostemon</i> Bunge 산달래
Molluginaceae	Mollugo	<i>M. verticillata</i> L. 큰석류풀
Portulacaceae	Portulaca	<i>P. oleracea</i> L. 쇠비름

Table 3. The number of C₃ and C₄ species, the number of C₄ species per field, C₄ percentages in a field (mean ± SD) and list of C₄ species showing high frequency of occurrence in surveyed sites on different times. A number in parentheses is rates of occurrence among surveyed sites. IDF: inside of dry field, EDF: embankment around the end of a dry field

Surveyed time	Habitat type	No. of species		No. of C ₄ species per field	% C ₄ per field	C ₄ species of high frequency of occurrence
		C ₃	C ₄			
1 st survey (n = 204)	IDF	178	20	2.72 ± 1.86	27.58 ± 20.00	<i>Portulaca oleracea</i> L. (67.2%) <i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel. (52.0%) <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P.Beauv. var. <i>crusgalli</i> . (36.8%)
	EDF	316	31	2.77 ± 2.13	13.21 ± 13.79	<i>Portulaca oleracea</i> L. (48.5%) <i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel. (47.1%) <i>Setaria viridis</i> (L.) P.Beauv. var. <i>viridis</i> (42.7%)
2 nd survey (n = 217)	IDF	141	36	4.36 ± 3.05	36.84 ± 21.55	<i>Portulaca oleracea</i> L. (80.7%) <i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel. (72.4%) <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P.Beauv. var. <i>crusgalli</i> . (47.0%)
	EDF	274	43	5.86 ± 3.53	25.60 ± 10.93	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel. (82.0%) <i>Portulaca oleracea</i> L. (72.4%) <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P.Beauv. var. <i>crusgalli</i> . (58.5%)
Total		372	54	3.97 ± 3.04	25.96 ± 19.03	<i>Portulaca oleracea</i> L. (67.5%) <i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koel. (63.8%) <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P.Beauv. var. <i>crusgalli</i> . (44.4%)

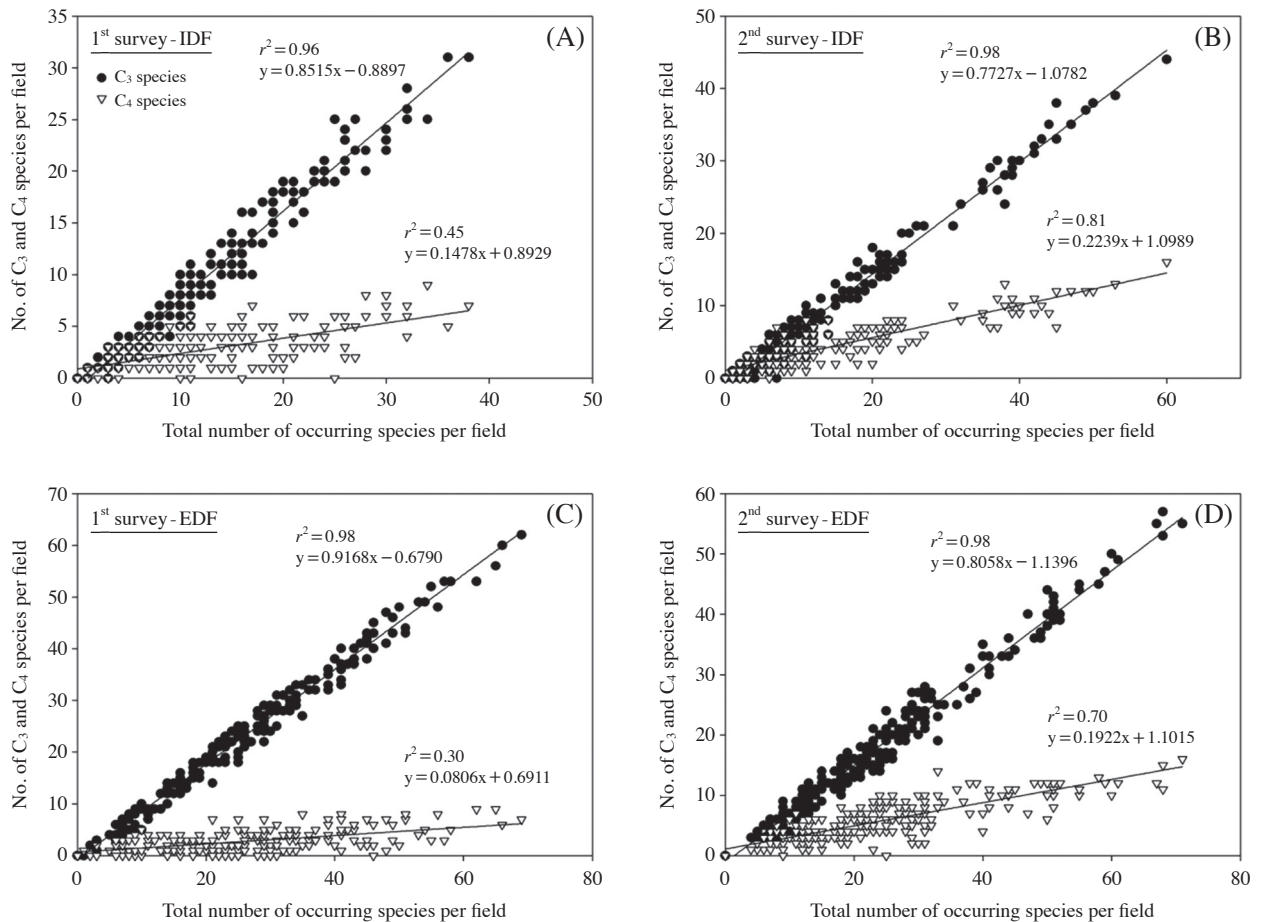


Fig. 3. Relationships between the number of C₃ and C₄ species and the number of total species per field in surveyed sites. (A) on 1st survey at IDF, (B) on 2nd survey at IDF, (C) on 1st survey at EDF and (D) on 2nd survey at EDF. IDF: inside of dry field, EDF: embankment around the end of a dry field.

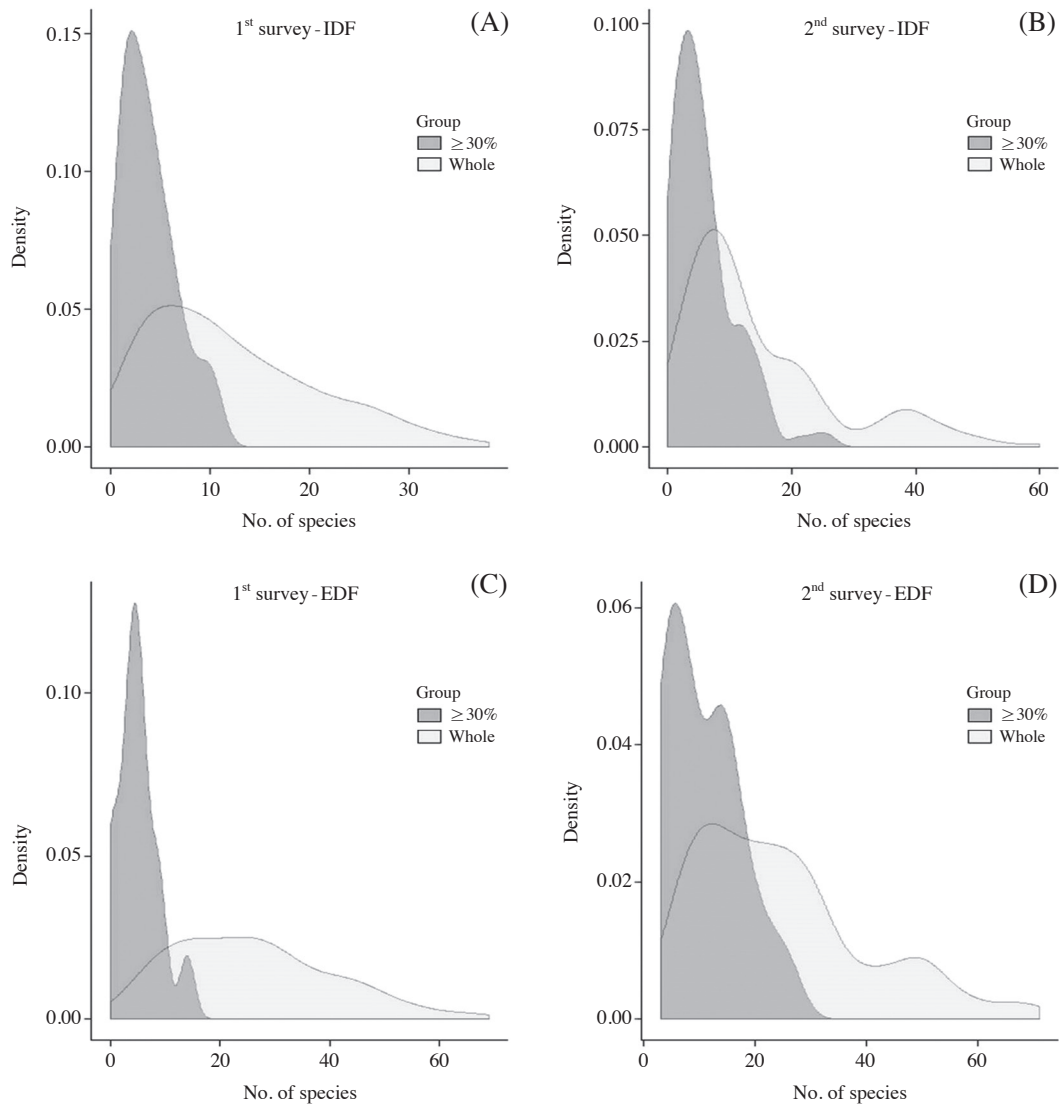


Fig. 4. Distributions of the number of C₃ type species in whole surveyed sites and more than 30% of C₄ type among total species. (A) on 1st survey at IDF, (B) on 2nd survey at IDF, (C) on 1st survey at EDF and (D) on 2nd survey at EDF. IDF: inside of dry field, EDF: embankment around the end of a dry field.

농업생태계의 출현 식물상은 지역 및 생육 환경(토양 수분 함량, pH 및 전기전도도 등)에도 영향을 받지만(Hwang *et al.*, 2011; Oh *et al.*, 2013), 다른 생태계에 비해 경작 활동에 따른 인위적인 교란(영양분의 외부 유입, 재배 작물, 제초 활동 등)에 의한 영향을 많이 받는다(Ryang *et al.*, 1984; Armengot *et al.*, 2011). 조사지의 출현 식물 종수 및 C₄ 식물 출현율과 경작요인(조사면적, 재배작물수 및 제초 방법수)간의 상관분석 결과, C₄ 식물의 출현율은 C₄ 식물의 종수보다 C₃ 식물의 종수에 대한 영향을 더 많이 받았다(Fig. 5, $p < 0.001$). 또한 재배작물 수는 C₃ 식물의 출현

보다 C₄ 식물의 출현 종수에 더 높은 양의 상관을 보이는 반면 제초방법 수의 증가는 C₃ 식물의 출현과 더 강한 음의 상관을 보였다. 이러한 관계는 시기별, 생육지별로 약간의 차이를 보이기는 하나 공통적으로 나타났다. 경작초기의 여러 제초방법의 동시 사용은 밭에 출현하는 C₃ 식물의 종수와 C₄ 식물 출현율에 크게 영향을 미치며(One-way ANOVA, $p < 0.001$), 한 가지 이상의 제초방법이 같이 사용되기도 하나, 예취로 제초된 조사지는 C₃ 식물의 출현 종수가 현저히 적었다. 재배면적 및 재배작물의 종류는 식물의 출현 종수에 크게 영향이 없었으며 Ryang *et al.* (1984)

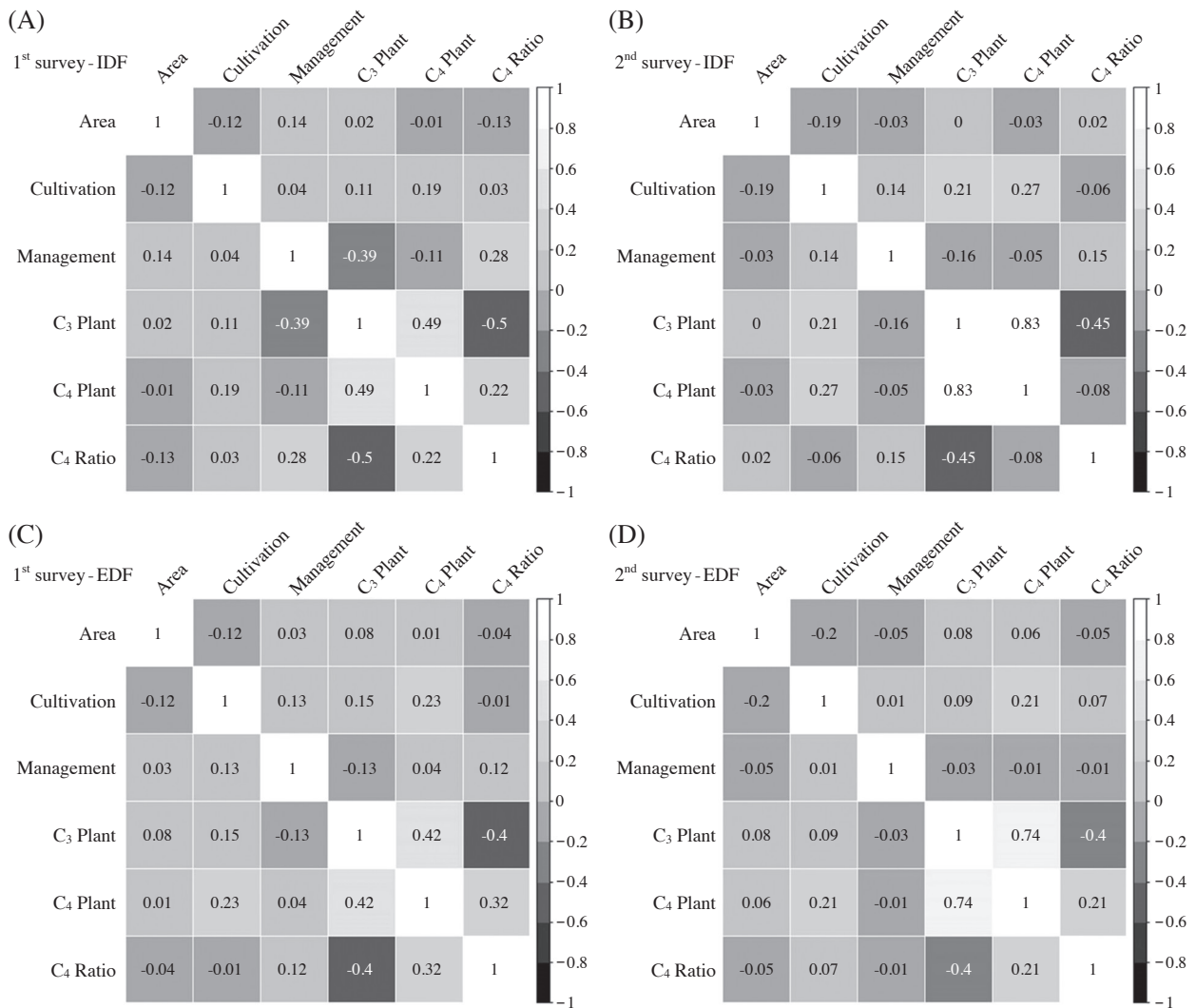


Fig. 5. Correlation coefficients between plant occurrences such as the number of C₃ and C₄ species (C₃ Plant and C₄ Plant) and the proportions of occurring C₄ species (C₄ Ratio), and environmental factors by cultivation such as size of cultivation areas (Area), the number of weeding methods (Management) and the number of cultivated crops (Cultivation) in surveyed sites. (A) on 1st survey at IDF, (B) on 2nd survey at IDF, (C) on 1st survey at EDF and (D) on 2nd survey at EDF. IDF: inside of dry field, EDF: embankment around the end of a dry field.

의 보고와 같이 재배작물의 종류에 상관없이 쇠비름, 바랭이가 우점종으로 출현하였다, 반면, 배추, 무 등의 작물이 재배된 경작지에서는 C₃ 식물의 출현 종수가 다른 지역에 비해 적었다. 이는 작물의 영향보다 배추, 무가 가을에 경작되는 작물로 재배 전 밭 내부를 경운 등으로 관리하였기 때문인 것으로 보인다. 본 연구는 출현 식물에 대한 정성적인 조사로 비교적 다양하지 않은 C₄ 식물이 상대적으로 경작요인에 의한 영향을 받지 않았을 수도 있다. 이를 보완하여 C₄ 식물의 출현 양상을 보다 세밀하게 파악하기 위해서는 C₄ 식물의 출현율뿐만 아니라 피도, 생물량과 같은

정량적인 조사도 필요할 것으로 생각된다.

본 연구를 통해 밭경작지 내 C₄ 식물의 출현율은 다른 광합성 유형 식물의 출현 변화와 더불어 생육지 유형 및 조사시기 별로 경작활동에 의해 차이를 보이는 것으로 나타났다. 또한 농업생태계 내 C₄ 식물의 출현율은 생육조건(기온, 강수량 및 토양 수분함량 등)에 의한 영향도 있겠지만 경작활동에 따른 C₃ 식물의 출현 종수 변화가 더 큰 영향을 주는 것으로 사료된다. 이를 통해 농경생태계의 C₄ 식물의 출현 양상 연구는 기후요인 변화뿐만 아니라 인위적 환경요인의 변화를 고려하여 다각도로 연구되어야 할 것이다.

적 요

본 연구는 농업생태계에 출현하는 C₄ 식물의 출현 양상을 파악하기 위하여 2013년 여름과 가을, 2회에 걸쳐 전국 222 지점의 밭 경작지에서 식물상 및 경작환경을 조사하였으며, 광합성 유형을 판단하기 위해 주요 출현 종에 대한 Kranz 구조 확인과 탄소 안정동위원소 분석을 실시하였다. 밭 경작지에 출현하는 C₄ 식물은 9과 33속 54종이었으며 주요 출현종은 쇠비름, 바랭이, 돌피 등이었다. 조사 시기와 생육지 유형에 상관없이 밭 경작지에 출현하는 C₃, C₄ 식물은 출현하는 전체 종수의 일정 비율로 출현하는 경향을 보였다. C₄ 식물의 출현 종수의 변동폭은 크지 않았으며, C₄ 식물의 출현율은 C₄ 식물의 출현 종수보다 C₃ 식물의 출현 종수에 의한 영향을 크게 받았다. 경작면적은 C₄ 식물의 출현율에 영향을 미치지 않았으며 여러 제초방법의 동시 시행은 C₃ 식물의 출현 종수를 감소시켰다. 특히 예취는 C₃ 식물 출현 종수에 큰 감소를 가져왔다. 반면 재배작물수의 증가는 C₃, C₄ 식물의 출현 증가를 가져왔으나 C₄ 식물의 출현율에는 큰 영향을 주지 않았다. 본 연구를 통해 농업생태계에서 다른 생태계에 비해 높은 C₄ 출현율을 보인 이유는 경작활동에 의한 C₃ 식물 출현 종수의 감소에 따른 것으로 사료된다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국립농업과학원 (과제번호: PJ009198282015)의 지원을 받아 수행되었습니다.

REFERENCES

- Armengot, L., L. José-María, J.M. Blanco-Moreno, A. Romero-Puente and F.X. Sans. 2011. Landscape and land-use effects on weed flora in Mediterranean cereal fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **142**(3): 311-317.
- Boutton, T.W., G.N. Cameron and B.N. Smith. 1978. Insect herbivory on C₃ and C₄ grasses. *Oecologia* **36**(1): 21-32.
- Chang, N.K. and S.K. Lee. 1983a. Studies on the Classification, Productivity, and Distribution of C₃, C₄ and CAM Plants in Vegetations of Korea III. The Distribution of C₃ and C₄ Type Plants. *The Korean Journal of Ecology* **6**(2): 128-141.
- Chang, N.K. and S.K. Lee. 1983b. Studies on the Classification, Productivity and Distribution of C₃, C₄ and CAM Plants in Vegetations of Korea I. C₃ and C₄ Type plants. *The Korean Journal of Ecology* **6**(1): 62-69.
- Cho, K.J., M.H. Kim, M.K. Kim, Y.E. Na, Y.J. Oh and L.J. Choe. 2014. Ecological characteristics of vascular plants by habitat types of dry field in Jeolla-do, Korea. *Korean Journal of Environmental Agriculture* **33**(2): 86-102.
- Cho, K.J., Y.J. Oh, K.K. Kang, M.S. Han, Y.E. Na, M. Kim, L.J. Choe and M.H. Kim. 2013. Occurrence and distribution of C₄ plants under diverse agricultural field types in Korea. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **15**: 85-101.
- Collatz, G.J., J.A. Berry and J.S. Clark. 1998. Effects of climate and atmospheric CO₂ partial pressure on the global distribution of C₄ grasses: present, past, and future. *Oecologia* **114**(4): 441-454.
- Ehleringer, J.R. and R.K. Monson. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 411-439.
- Ehleringer, J.R., T.E. Cerling and B.R. Helliker. 1997. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia* **112**: 285-299.
- Foster, D.R. 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology* **80**(4): 753-771.
- Gowik, U. and P. Westhoff. 2011. The path from C₃ to C₄ photosynthesis. *Plant Physiology* **155**(1): 56-63.
- Hattersley, P.W. 1983. The distribution of C₃ and C₄ grasses in Australia in relation to climate. *Oecologia* **57**: 113-128.
- Hwang, J.B., E.S. Yun, K.Y. Jung, C.Y. Park, Y.D. Choi, Y.H. Lee and M.H. Nam. 2011. Yearly variation of ecological traits of weed flora on soils having different drainage property. *Korean Journal of Weed Science* **31**(1): 41-48.
- Kim, M.H., M.S. Han, K.K. Kang, Y.E. Na and H.S. Bang. 2011. Effects of climate change on C₄ plant list and distribution in South Korea: A review. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **13**: 123-139.
- Korean National Arboretum and the Plant Taxonomy Society of Korea. 2007. A Synonymic List of Vascular Plants in Korea. Korean National Arboretum, Korea.
- Lee, B.M., J.R. Jo, N.H. An, J.H. Ok and S.C. Kim. 2014. False seedbed weed control under different preparation date and method in organic corn field. *Weed and Turfgrass Science* **3**(4): 299-304.
- Lee, K.S. 2006. Changes of species diversity and development of vegetation structure during abandoned field succession after shifting cultivation in Korea. *Journal of Ecology and Environment* **29**(3): 227-235.
- Lee, K.S. and J.H. Kim. 1994. Changes in crassulacean acid metabolism (CAM) of *Sedum* plants with special reference to soil moisture conditions. *Journal of Plant Biology* **37**(1): 9-15.
- Lee, T.B. 2003. Illustrated flora of Korea. Hyangmunsa, Korea.
- Lee, W.T. 1996. Standard illustrations of Korean plants. Academy Press, Korea.

- Matthews, E. 1983. Global vegetation and land use: New high-resolution data bases for climate studies. *Journal of Climate and Applied Meteorology* **22**: 474-487.
- Ministry of Environment Korea. 2014. Environmental statistics yearbook.
- Nishida, K., Z. Roksandic and B. Osmond. 1981. Carbon isotope ratios of epidermal and mesophyll tissues from leaves of C₃ and CAM plants. *Plant and Cell Physiology* **22**(5): 923-926.
- Oh, S.M., C.S. Kim, B.C. Moon and I.Y. Lee. 2002. Inflow information and habitat current status of exotic weeds in Korea. *Korean Journal of Weed Science* **22**(3): 280-295.
- Oh, Y.J., S.H. Hong, W.J. Lee, C.S. Kim, and I.Y. Lee. 2013. Distribution Characteristics of Paddy Weeds in Northern Gyeonggi-do. *Weed and Turfgrass Science* **2**(4): 413-420.
- Park, S.H. 2009. New illustrations and photographs of naturalized plants of Korea. Ilchokak, Korea. pp. 1-575.
- Paruelo, J.M. and W.K. Lauenroth. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Applications* **6**(4): 1212-1224.
- Ryang, H.S., J.C. Chun and I.T. Hwang. 1984. Change in weed flora with season and cultivated crop and land. *Korean Journal of Weed Science* **4**(1): 4-10.
- Sage, R.F. 2004. The evolution of C₄ photosynthesis. *New Phytologist* **161**(2): 41-370.
- Sage, R.F., P.A. Christin and E.J. Edwards. 2011. The C₄ plant lineages of planet Earth. *Journal of Experimental Botany* **62**(9): 3155-3169.
- Steinmann, K., S. Eggenberg, T. Wohlge-muth, H.P. Linder and N.E. Zimmermann. 2011. Niches and noise - Disentangling habitat diversity and area effect on species diversity. *Ecological Complexity* **8**(4): 313-319.
- Sternberg, L.O., M.J. Deniro and H.B. Johnson. 1984. Isotope ratios of cellulose from plants having different photosynthetic pathways. *Plant Physiology* **74**(3): 557-561.
- Takeda, T., T. Tanikawa, W. Agata and S. Hakoyama. 1985. Studies on the ecology and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses. I. Taxonomic and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses in Japan with special reference to climatic conditions. *Japanese Journal of Crop Science* **54**: 54-64.
- Teeri, J.A. and L.G. Stowe. 1976. Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia* **23** (1): 1-12.
- Waller, S.S. and J.K. Lewis. 1979. Occurrence of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in North American grasses. *Journal of Range Management* **32**(1): 12-28.
- Wang, G., J. Han and D. Liu. 2003. The carbon isotope composition of C₃ herbaceous plants in loess area of northern China. *Science in China Series D: Earth Sciences* **46**(10): 1069-1076.
- Willmer, C.M. and P. Firth. 1980. Carbon isotope discrimination of epidermal tissue and mesophyll tissue from the leaves of various plants. *Journal of Experimental Botany* **31**: 1-5.