

## 한국산 제비꽃속 식물의 엽맥상에 관한 연구\*

\*김 경식 · \*\*이재우

(\*전북대학교 자연대 생물학과 · \*\*성균관대학교 이과대학 생물학과)

## The systematic value of leaf venation patterns of *Viola* species in Korea

Kyung Sik Kim\* and Chai Doo Lee\*\*

(\*Department of Biology, Chonbuk National University and

\*\*Department of Biology, Sung Kyun Kwan University)

### Abstract

Examination by soft-reontgenography and light microscopy was carried out on the leaf venation of 27 *Viola* species in Korea. The delimitation of infrageneric groups and their relationship were discussed on the bases of leaf venation patterns.

A basic pattern of the venations was shown to have one mid-vein and two lateral veins. The three veins were possible to be traced to three leaf traces via the petiole. Each lateral vein was diverged to laminar and lobal veins. A wide variety of venation patterns due to the modification of these basic veins were divided into the followings:

1. Venation reticulate actionodromous and primary vein dichotomously branching—*V. biflora* L.
2. Venation acrodromous and midvein not secondarily branching—*V. orientalis* Beck.
3. Venation brochidodromous—*V. websteri* Hemsl.
4. Venation actino-brochidodromous—*V. acuminata* Led., *V. blandaeformis* Nak., *V. boissieuana* Mak., *V. collina* Bess., *V. diamantiaca* Nak., *V. gypoceras* A. Gray, *V. keiskei* Miq., *V. kusanoana* Mak., *V. ovato-oblonga* Mak., *V. rossii* Hemsl., *V. selkirki* Pursh., *V. variegata* Fisch., *V. verecunda* A. Gray, *V. violacea* Mak., *V. yazawana* Mak.

\* 본 연구는 한국과학재단 1987년도 상반기 신진연구비 지원에 의하여 수행되었음.

5. Venation eucamptodromous—*V. albida* Pal., *V. hirtipes* S. Moore, *V. japonica* Lang., *V. lactiflora* Nak., *V. mandshurica* Beck., *V. phalacrocarpa* Max., *V. raddeana* Regel, *V. yedoensis* Mak.
6. Leaf palmately compound and leaflet venation eucamptodromous—*V. chaerophylloides* Beck.

Leaf venation patterns well supported that Korean *Viola* species were to be classified three sections, that is, Sect. Dischidium, Sect. Chamaemelium and Sect. Nomimium. Among them, Sect. Dischidium and Sect. Chamaemelium may be primitive by having actinodromous and acrodromous venations, respectively. It can be suggested that brochidodromous and eucamptodromous venations in Section Nomimium were derived from the two primitive ones.

## 서 론

제비꽃속은 제비꽃과 중에서 가장 진화된 속으로 간주되며(Melchior, 1925), 대부분 다년생 초본으로 주로 남북반구 온대지방에 분포한다. 특히 한국, 중국, 일본등 동아시아 온대지역에는 특산종들이 비교적 잘 보존되어 있는 것으로 알려져있다(Hashimoto, 1967). 본 속 식물은 온대지방에 광범위하게 분포하고 형태 및 생육습성이 다양하기 때문에 분류 및 계통학적으로 매우 흥미가 있는 분류군이다. 그러나 근연종간에 형태적으로 매우 비슷하고 또한 종내의 변이가 심하여 종의 범위 설정이 어려우며, 생육습성에 대한 상세한 연구가 미흡하고, 근연종간에는 거의 자유롭게 교잡이 일어나 매우 다양한 형태의 중간형들이 출현하는등 분류학적으로 취급하기 어려운 분류군이기도 하다(Russell & Risser, 1960). 특히 자연상태에서 잡종의 출현은 생태적 지위의 차이에 의하여 억제되는 것으로 알려져 있으나 인위적인 자연환경의 변화는 새로운 잡종의 출현을 가능하게 하여 분류에 혼란을 초래하게 된다(Russell, 1958, Russell and Risser, 1960).

한편 한국에 생육하는 제비꽃속 식물에 대하여는 분포종의 수도 보고자에 따라 차이를 보이고 있으며(Nakai, 1952; 정, 1957, 1959; 이, 1969, 1980a), 식물상 조사나 개발적인 도감적 기재외에는 아직까지 분류학적 처리도 미흡한 실정이다.

잎의 형태적특징들은 식물의 종을 식별하고 분류하는데 경험으로는 중요한 기준으로 사용되어 왔으나 환경에 따른 변화가 크고 또한 이의 기재에 있어서도 상세하고 표준화된 체계의 설립이 미흡하여 계통학적 연구에서는 비교적 가볍게 다루어져 왔다. 그러나 Hickey (1973) 및 Hickey & Wolfe(1975) 등은 쌍자엽식물의 잎형태에 대한 광범위한 조사를 통하여 잎의 형태적 특징들도 목 이상의 수준에서 계통학적으로 유용함을 밝힌 바 있고, 국내 목본식물을 대상으로 그 유용성이 확인된 바도 있다(김과 김, 1984).

본 연구는 한국산 제비꽃속 식물에 대한 계통학적 연구의 일환으로 우선 대표적인 종들을 대상으로 지금까지 피상적으로만 조사되어온 잎의 형태적 특징들중 염액상의 유형이 본 속 식물의 분류 및 계통학 연구에 기여하는 바를 확인하고자 시도되었다.

## 재료 및 방법

본 연구에 사용된 재료 및 이에 관한 자료는 Table 1에 나타내었다. 채집된 재료는 석엽 표본을 제작하여 전북대학교 표본관에 보관하였고, 기존 표본실의 표본들로는 성균관대학교, 강원대학교, 서울대학교 표본관의 표본들을 조사하였다. 모든 표본에서 잎은 결실기에 나타나는 충분히 성숙한 잎을 사용하였다.

염액상 조사는 석엽표본의 잎을 김과 김(1987)의 방법에 따라 soft X-ray로 촬영하였으며, 미세한 염액의 관찰은 Berlyn & Miksche(1976)의 방법에 따라 잎을 투명화하여 현미경으로 관찰하였다.

잎의 형태에 관한 용어와 이의 번역은 Hickey(1973)와 이(1980b)를 참조하였다.

## 결 과

제비꽃속 식물 잎의 염액상은 근본적으로는 방사맥으로 3개의 엽적이 엽병을 거쳐 엽병상부에서 3분지하여 엽신부로 뻗어 간다. 이중 엽선을 향하는 중앙맥(midvein)은 2차맥을 우상분지 하는 경우가 많으며, 엽신의 좌, 우로 뻗은 2개의 측맥(lateral vein)도 다시 분지하여 아랫쪽 엽이부로는 엽이부맥(lobal vein)이, 윗 쪽 엽신부로는 엽신부맥(laminar vein)이 된다. 또한 이들은 각기 중앙맥에서 우상분지된 2차맥과 연결되어 엽연환을 형성하거나, 엽이부 또는 엽선으로 뻗어 가기도 한다(Fig. 1). 따라서 제비꽃속 식물의 염액상은 엽병상부에서 분지된 3맥 즉 1개의 중앙맥과 2개의 측맥이 변화하는 형태에 따라 다양한 유형을 나타낸다.

장백제비꽃은 중앙맥과 측맥들이 굵기가 같고 1차맥이며, 이들 모두 엽신중앙부와 엽연부에서 차상분지를 하여 염액상은 망상방사맥(reticulate actinodromous)의 유형을 나타낸다(Plate 1—Fig.1). 노랑제비꽃도 중앙맥과 측맥이 1차맥이고, 중앙맥에서는 2차맥이 우상분지하지 않으며, 측맥은 분지각이 좁고 엽선을 향하여 길게 뻗어 염액상은 정주맥(acrodromous)의 유형을 나타낸다(Plate 1—Fig. 2). 조사된 종들중 이들 2종을 제외한 타 종들은 수의 차이는 있으나 모두 중앙맥에서 2차맥을 우상분지하고 측맥은 2차맥 수준으로 약화되는 경향을 보인다. 즉 심장형, 신장형 또는 원형의 잎을 가지는 진잎제비꽃, 각시제비꽃, 자주잎제비꽃, 큰줄방제비꽃, 낙시제비꽃, 콩제비꽃, 줄방제비꽃, 외제비꽃, 고깔제비꽃, 개금강제비꽃, 얇은잎제비꽃, 금강제비꽃, 등근털제비꽃, 알록제비꽃, 잔털제비꽃등은 중앙맥에서 비교적 소수의 2차맥이 분지되며 측맥은 2차맥 수준이고 또한 차상부 중앙2차맥과 엽연환을 형성하며 중앙2차맥들도 서로 연결되어 엽연환을 형성한다. 따라서 염액상은 방사상환주맥(actino-brochidodromous)의 유형을 나타낸다(Plate 1—Figs. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, Plate 2—Figs. 13, 14, 15, 16, 17). 그러나 피침형, 난형 또는 도란형의 잎을 가지는 태백제비꽃, 텔제비꽃, 흰털제비꽃, 선제비꽃, 호제비꽃, 왜제비꽃, 제비꽃, 흰젖제비꽃 등은 중앙맥에서 비교적 다수의 2차맥을 분지하고 측맥은 완전한 2차맥 수준으로 중앙2차맥과 동일한 굵기를 나타내며, 측맥을 비롯한 2차맥들이 뚜렷한 엽연환을 형성하지 않아 염액

Table 1. Collection data of Korean *Viola* species under study

Scientific name (Korean name)	Locality (Date)
<i>V. acuminata</i> Led. (촉방제비꽃)	Mt. Gongjak (Kwangweon) (79-06-01) Mr. Chiri (83-06-05)
<i>V. albida</i> Pal. (태백제비꽃)	Mt. Dukyu (86-05-11) Kwangreung (54-05-09, 65-04-25, 73-05-25) Mt. Daeryong (Kwangweo) (75-08-12) Mr. Chiri (86-04-20)
<i>V. biflora</i> L. (장백제비꽃)	? (34-07-17)
<i>V. blandaeformis</i> Nak. (엷은잎제비꽃)	Gongju (Chungnam) (57-08-04) Is. Ulneung (65-08-24)
<i>V. boissieuana</i> Mak. (각시제비꽃)	Is. Cheju (60-08-04, 64-11-10, 69-08-09)
<i>V. chaerophylloides</i> Beck (남산제비꽃)	Is. Cheju (82-05-24, 86-04-30) Kwangreung (86-04-27) Gapyung (Kyunggi) (86-04-29)
<i>V. collina</i> Bess. (동근털제비꽃)	Mt. Bukhan (62-04-24) Kwangreung (65-04-11) Is. Daenanji (Chungnam) (65-05-18) Paldang (Kyunggi) (65-06-06) Mt. Chunma (Kyunggi) (65-06-11)
<i>V. diamantiaca</i> Nak. (금강제비꽃)	Mt. Sulak (62-07-31, 62-08-01, 74-05-12) Mt. Daeryong (Kwangweon) (75-05-06, 76-06-06) Mt. Yonghwa (Kwangweon) (77-05-05)
<i>V. grypoceras</i> A. Gray (낙시제비꽃)	Is. Cheju (69-08-07, 82-05-24, 85-05-01, 85-05-27, 86-04-04)
<i>V. hirtipes</i> S. Moore (흰털제비꽃)	Kwangreung (54-05-11, 59-05-10, 86-04-27) Is. Cheju (82-05-24) Sangjung Lake (Kyunggi) (83-05-07)
<i>V. japonica</i> Langs. (왜제비꽃)	Gochang (Chonbuk) (86-04-13) Mt. Mudeung (Chonnam) (86-04-18) Is. Cheju (86-04-30)
<i>V. keiskei</i> Miq. (잔털제비꽃)	Kwangreung (54-05-01, 65-04-20, 86-04-27) Mt. Chunma (Kyunggi) (65-06-11) Mt. Sobaek (69-05-11) Mt. Samak (Kwangweon) (74-04-13, 83-04-23) Mt. Unjang (Chonbuk) (76-08-13)
<i>V. kusanoana</i> Mak. (큰풀방제비꽃)	Is. Ulneung (62-08-17, 64-04-24, 64-07-15, 73-07-23)
<i>V. lactiflora</i> Nak. (흰젖제비꽃)	Mt. Dobong (55-04-27) Mt. Bukhan (62-05-07) Seoul (73-05-06) Gochang (Chonbuk) (86-04-13)
<i>V. mandshurica</i> Beck. (제비꽃)	Is. Anmyun (Chungnam) (56-08-20) Mt. Obong (Kwangweon) (76-05-02) Sanjung Lake (Kyunggi) (83-05-07) Is. Cheju (85-05-08, 86-04-04) Kwangreung (86-04-27)
<i>V. orientalis</i> Beck. (노랑제비꽃)	Mt. Bukhan (62-04-22) Mt. Chunma (Kyunggi) (65-06-11) Mt. Sulak (72-07-30) Mt. Dukyu (86-05-11)
<i>V. ovato-oblonga</i> Mak. (긴잎제비꽃)	Is. Cheju (86-04-04)
<i>V. phalacrocarpa</i> Mak. (털제비꽃)	Kwangreung (65-04-26, 86-04-27) Mt. Chunma (Kyunggi) (65-06-11) Gurye (Chonnam) (74-04-20) Mt. Samak (Kwangweon) (75-08-06) Is. Cheju (85-05-08, 86-04-13) Seonunsa (Chonbuk) (86-04-13)
<i>V. raddeana</i> Reg. (선제비꽃)	?
<i>V. rossii</i> Hensl. (고깔제비꽃)	Kwangreung (65-04-26, 86-04-27) Mt. Keumbyung (Kwangweon) (75-05-08) Is. Cheju (85-05-08) Gochang (Chonbuk) (86-04-13)
<i>V. selkirki</i> Pursh (외제비꽃)	Mt. Dukyu (64-05-16) Mt. Myungji (Kyunggi) (73-05-13) Mt. Samyung (Kwangweon) (76-05-23) Mt. Younghwa (Kwangweon) (76-07-06) Mt. Chiri (83-06-05)

Table 1. Continued

Scientific name (Korean name)	Locality (Date)
<i>V. variegata</i> Fisch. (알록제비꽃)	Mt. Daeryong (Kwangweon) (75-05-06) Mt. Gongjak (Kwangweon) (79-05-14) Sanjung Lake (Kyunggi) (83-05-07)
<i>V. verecunda</i> A. Gray (콩제비꽃)	Mt. Sulak (69-07-20) Mt. Sulak (82-05-24, 82-05-25) Sanjung Lake (Kyunggi) (83-05-07) Gochang (Chunbuk) (86-04-14)
<i>V. violacea</i> Mak. (자주잎제비꽃)	Mt. Dobong (55-04-27) Is. Namhae (Kyungnam) (55-08-13) Is. Cheju (64-11-10, 73-04-31, 73-05-02)
<i>V. websteri</i> Hemsl. (왕제비꽃)	Mt. Yumyung (Kyunggi) (86-05-19)
<i>V. yazawana</i> Mak. (개금강제비꽃)	Mt. Sulak (62-07-31, 74-05-12, 77-06-16) Mt. Daeryong (Kwangweon) (75-05-06) Mt. Yonghwa (Kwangweon) (76-09-19)
<i>V. yedoensis</i> Mak. (호제비꽃)	Seoul (67-04-23, 73-05-29) Is. Cheju (73-04-30, 73-05-09) Mt. Samak (Kyunggi) (75-10-08) Mt. Hwaak (Kwangweon) (77-05-01)

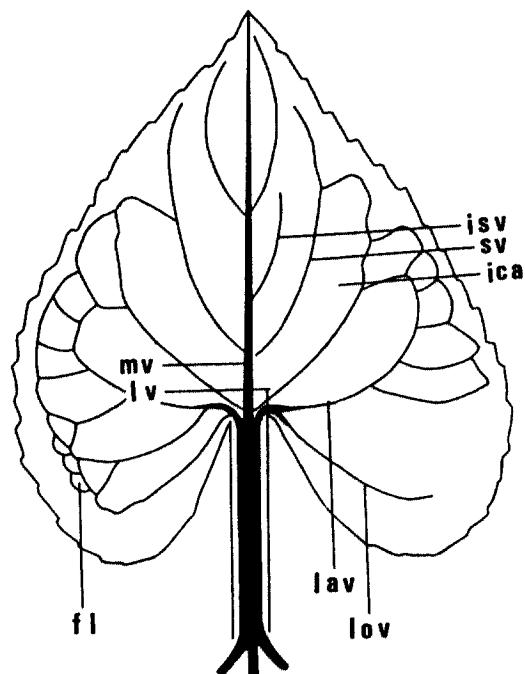


Fig. 1. Diagram of basic venation pattern and terminologies of a *Viola* leaf  
 fl: festooned loop (花紋狀葉緣環) ica: intercoastal area (脈間他域)  
 isv: intersecondary vein (脈間二次脈) lav: laminar vein (葉身部脈)  
 lov: lobal vein (葉耳部脈), lv: lateral vein (側脈), mv: midvein (中央脈)  
 sv: secondary vein (中央二次脈)

상은 진정곡주맥 (eucamptodromous)의 유형을 나타낸다 (Plate 3—Figs. 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 27). 한편 왕제비꽃은 엽병이 극히 짧고 측맥은 식별이 어려울 정도로 미약하며 중앙맥에서는 다수의 2차맥이 분지되고 이들 중앙2차맥들은 서로 차상부 2차맥들과 연결되어 뚜렷한 엽연환을 형성한다. 따라서 왕제비꽃의 엽맥상은 거의 완전한 환주맥 (brochidodromous)의 유형을 나타낸다 (Plate 3—Fig. 26). 남산제비꽃은 양쪽 측맥과 중앙맥을 중심으로 잎이 분열하여 3출엽인 장상복엽이며, 또한 양쪽의 측맥을 중심으로 형성된 소엽들은 엽신부맥과 엽이부맥을 중심으로 잎이 깊게 분열하여 5출엽의 형태를 나타내기도 한다. 한편 각 소엽은 난형 또는 도란형으로 엽맥상은 진정곡주맥의 유형을 나타낸다(Plate 3—Fig. 25).

이상 조사된 27종의 제비꽃속 식물들은 엽맥상의 특징들에 따라 다음과 같이 유집이 가능하였다. 또한 각 군의 대표적인 엽맥상의 형태를 Fig. 2에 나타내었다.

1. 엽맥상은 망상방사맥이며 1차맥은 차상분지한다. : 장백제비꽃
2. 엽맥상은 정주맥이며 중앙맥에서 2차맥이 분지하지 않는다. : 노랑제비꽃
3. 엽맥상은 환주맥이며 측맥은 발달이 미약하다. : 왕제비꽃
4. 엽맥상은 방사상환주맥이다. : 낙시제비꽃, 진잎제비꽃, 줄방제비꽃, 큰줄방제비꽃, 콩체비꽃, 외제비꽃, 각시제비꽃, 자주잎제비꽃 등 근털제비꽃, 얇은잎제비꽃, 알록제비꽃, 잔털제비꽃, 고깔제비꽃, 금강제비꽃, 개금강제비꽃
5. 엽맥상은 진정곡주맥이다. : 호제비꽃, 제비꽃, 선제비꽃, 털제비꽃, 흰털제비꽃, 왜제비꽃, 태백제비꽃, 흰젖제비꽃
6. 잎은 장상복엽이며 각 소엽의 엽맥상은 진정곡주맥이다. : 남산제비꽃

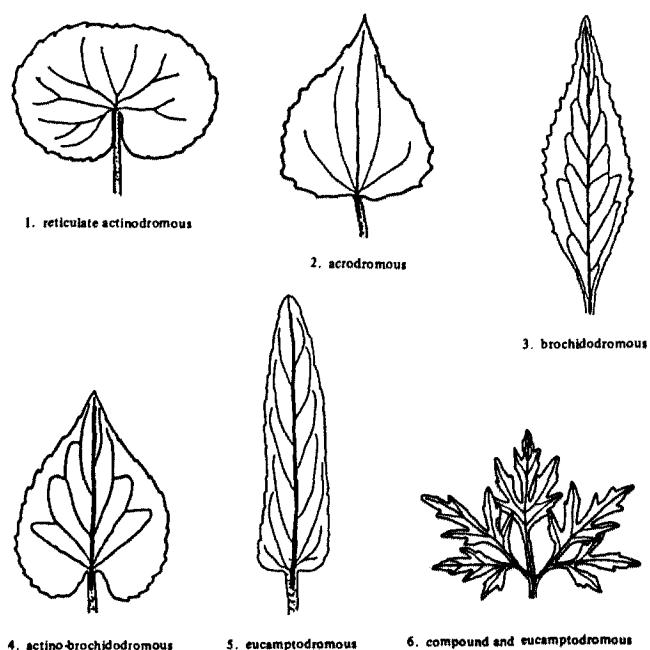


Fig. 2. Venation patterns of Korean *Viola* leaves.

Table 2. A comparison of infrageneral classifications of genus *Viola*

Gingins (1823)	Becker (1925)	Ishidoya (1929)	Takemouchi (1955)	Mackawa & Hashimoto (1963)	Anonymous (1977)
Sect. Dischidium	Sect. Dischidium	Sect. Dischidium	Sect. Dischidium	Sect. Dischidium	Sect. Dischidium
Sect. Chamaemelanium	Sect. Chamaemelanium	Sect. Chamaemelanium	Sect. Chamaemelanium	Sect. Chamaemelanium	Sect. Chamaemelanium
Sect. Nomimum	Sect. Nomimum		Sect. Nomimum		Sect. Nomimum
Subsect. Uncinatae					
Ser. Eflagellatae	Sect. Curvo-pedunculata	Ser. Eflagellatae	Sect. Nomimum	Sect. Hypocarpea	
Subsect. Rostratae			Sect. Trigonocarpae	Subsect. Trigonocarpae	
Ser. Rosulantes			Ser. Campylostylae	"	
♂. Campylostylae	Sect. Sylvestres	Ser. Sylvestres	Ser. Rostratae	"	
Ser. Arosulatae					
β. Eucaeninae	Sect. Canninae	Ser. Acuminatae	Ser. Campylostylae		
Subsect. Stolonosae		Ser. Stolonosae	Sect. Plagiostigma	Subsect. Plagiostigma	
Subsect. Vaginatae	Sect. Vaginatae	Ser. Vaginatae	Sect. Vaginatae	Subsect. Vaginatae	
Subsect. Bilobatae	Sect. Bilobatae	Ser. Bilobatae	Sect. Bilobatae	Subsect. Bilobatae	
"	"	"	"	"	
"	"	"	"	Subsect. Bilobatae	
Subsect. Adnatae	Sect. Plagiostigma	Sect. Patellares	Sect. Patellares	Subsect. Raddeanae	
				"	
V. yedoensis Typus		Ser. Mandsjuricae	Ser. Chinensis	Subsect. Chinensis	"
V. hirtipes Typus		Ser. Phalacrocarpae	"	"	"
V. patrinii Typus		Ser. Betonicifoliae	"	"	"
		Ser. Variegatae	"	"	"
V. pinnata Typus		Ser. Pinnatae	Ser. Pinnatae	"	"
Sect. Umbrosae		Ser. Selkirkii	Subsect. Patellares	"	"
		"	"	"	"
V. selkirkii Typus		"	"	"	"
V. boissieuana Typus		"	"	"	"
V. variegata Typus		"	"	"	"
V. okuboi Typus		"	"	"	"

## 고 찰

제비꽃속 식물은 종류 및 생육습성이 다양하여 속내분류가 많이 시도된 바 있다(Table 2). 즉 Gingins(1823)는 최초로 본 속 식물의 주두형태가 다양함에 차안하여 주두공의 위치와 정단부의 형태에 따라 5절로 분류하였다. 이중 *Melanium*절과 *Leptidium*절은 국내에 분포하지 않으므로 본 연구에서는 다루지 않았다. 이후 Becker(1925)는 보다 많은 종을 대상으로 조사하여 본 속식물의 다양한 생육습성에 비하여 Gingins(1823)의 분류가 너무 광범위함을 지적하고 본 속을 14개의 절로 세분하였다.

동아시아산 제비꽃속에 대하여는 Nakai(1916, 1922, 1928)가 부분적으로 분류를 시도하였으나 종합적인 분류체계는 작성한 바 없고, Ishidoya(1929)는 만주 및 한국에 분포하는 제비꽃속 식물을 9절로 분류하고 또한 형태적으로 비슷한 종들끼리 다시 묶어 계열 수준의 분류를 시도하였다. 한편 Takenouchi(1955)는 만주지방을 중심으로 동북아시아산 제비꽃속에 대한 종합적인 연구를 정리하면서 기존의 아절들을 계열로 다루었고 또한 보다 세분하여 19계열로 분류하였다. 근자에 이르러 Maekawa & Hashimoto(1963)는 일본산 제비꽃속 식물을 정리하면서 8절 6아절 2계열로 분류하였으며 또한 동북아시아산 제비꽃속을 3절 5아절로 분류한 시도도 이루어진 바 있다(Anonymous, 1977).

이상의 분류체계들은 모두 노랑제비꽃군을 *Chamaemelanium*절로 그리고 장백제비꽃군을 *Dischidium*절로 분류함에는 일치하고 있다(Table 2). 그러나 Clausen(1929)은 이 2절에 속하는 종들은 꽃색이 황색이라는 공통점이 있고 그가 조사한 종들에서는 염색체수가 모두 같았으며 주두의 형태도 점진적으로 변화하여 뚜렷한 구분이 어렵다는 점을 들어 이 2절을 하나의 분류군으로 통합하여야 한다고 하였다. 본 조사에서 확인된 장백제비꽃의 염액상은 망상방사상이며(Plate 1—Fig. 1), 노랑제비꽃의 염액상은 염병에서 분지된 3개의 1차맥이 염선을 향하여 뻗는 정주맥이다(Plate 1—Fig. 2). 따라서 염액상의 유형에 기준하여 보면 이 2절을 통합하여야 한다는 Clausen(1929)의 견해보다는 장백제비꽃군을 *Dischidium*절로 그리고 노랑제비꽃군을 *Chamaemelanium*절로 분류한 기존의 분류체계들이 타당한 것으로 생각된다.

한국내에 분포하는 종들중 가장 많은 종이 포함되는 *Nomimium*절의 분류는 분류자에 따라 차이를 보이고 있다(Table 2). 즉 Gingins(1823)가 *Nomimium*절을 설정한 이래, Becker(1925)는 주두의 형태를 보다 세분하고 지상경의 유무 및 종류, 턱엽의 형태등 타 생육습성을 고려하여 *Nomimium*절을 18아절로 세분하였으며, Takenouchi(1955)도 본 절내에 여러 계열을 두어 세분하였고(Table 2), 근자에 동북아시아산 제비꽃속에 대한 연구에서도 이러한 절내분류를 따르고 있다(Anonymous, 1977). 그러나 Ishidoya(1929) 및 Maekawa & Hashimoto(1963)는 Becker(1925)와 Takenouchi(1955)가 세분한 *Nomimium*절내의 분류군들중 일부를 절로 승격시켜 차이를 보이고 있다(Table 2). 본 연구에서 조사된 27종의 제비꽃은 염액상의 유형에 따라 중앙맥과 측맥이 1차맥이며 차상분지를 하는 망상방사상인 장백제비꽃, 중앙맥과 측맥이 1차맥이며 중앙맥에서 2차맥을 분지하지 않고, 모두 염선을 향하여 뻗는 정주맥인 노랑제비꽃, 그리고 중앙맥은 1차맥이나 측맥은 2차맥 또는 그 이하 수준이며

중앙맥에서는 2차맥을 우상분지하여 환주맥 또는 진정곡주맥인 나머지 종류들로 크게 3분 된다. 즉 *Dischidium*절과 *Chamaemelanium*절은 중앙맥에서 2차맥을 우상분지하지 않으나 *Nomimium*절에 속하는 모든 종들은 중앙맥에서 2차맥을 우상분지한다는 공통점을 가지고 있다. 따라서 *Nomimium*절 내의 아절들을 절로 승격시킨 분류체계를 보다는 (Ishidoya, 1929; Maekawa & Hashimoto, 1963), 본 절을 인정하고 본 절내에서 아절 또는 계열로 세분하는 분류체계들이 (Becker, 1925; Takenouchi, 1929; Anonymous, 1977) 염액상의 특징과도 일치하여 타당한 것으로 생각된다. 따라서 한국산 제비꽃속의 절 수준의 분류는 *Dischidium*절, *Chamaemelanium*절, *Nomimium*절의 3절로 분류함이 타당한 것으로 생각된다.

한편 *Nomimium*절 내의 분류에서 유경종들에 대하여 살펴보면, Becker(1925)는 *Rostratae*아절에 속하는 종들중 낙시제비꽃군과 졸방제비꽃군을 각각 *Rosulantae*계열과 *Arosulantae*계열로 나누었으며, Takenouchi(1955)는 *Sylvestres*계열과 *Acuminatae*계열로, Maekawa & Hashimoto(1963)는 *Trigonocarpae*절, *Campylostylae*아절의 *Campylostylae*계열과 *Rostratae*계열로 분류하였다. 그러나 Ishidoya(1929)는 이들을 모두 *Sylvestris*절로 통합하였으며, 이 2군을 *Trigonocarpae*아절로 통합한 시도도 있다(Anonymous, 1977). 본 아절에 속하는 종들중 본 조사에서는 긴잎제비꽃, 큰졸방제비꽃, 낙시제비꽃, 졸방제비꽃등 모두 4종이 조사되었으며 이들은 모두 염액상의 유형이 방사상환주맥으로 동일하여(Plate 1-Figs. 3, 6, 7, 9) 절내의 분류군간에 차이를 볼 수 없었다. 그러나 이들의 아절 또는 계열 수준의 분류는 보다 많은 종을 대상으로 주두의 형태를 위시한 타 형질들에 대한 광범위한 조사가 수행되어야만 확실한 결론을 얻을 수 있을 것으로 생각된다.

*Bilobatae*아절에 대하여 기존의 분류체계들에서는 대부분 아절내의 분류를 시도하지 않고 있으나, Maekawa & Hashimoto(1963)는 본 아절을 절로 승격시키고 *Bilobatae*아절과 *Raddeanae*아절로 나누어 콩제비꽃군과 선제비꽃군을 따로 분류하였다. 본 조사에서는 *Bilobatae*아절에 속하는 종으로 콩제비꽃과 선제비꽃을 조사하였다. 콩제비꽃은 잎이 신장형 또는 편상심장형이며 염액상은 방사상환주맥이고(Plate 1-Fig. 8), 선제비꽃은 잎이 삼각상파침형이며 염액상은 진정곡주맥이다(Plate 3-Fig. 21). 따라서 염액상의 유형은 이들 2종이 완전한 차이를 보여 이들을 2개의 군으로 나눈 Maekawa & Hashimoto(1963)의 분류를 지지하고 있다. 따라서 본 아절은 *Bilobatae*계열과 *Raddeanae*계열로 분류함이 타당한 것으로 생각된다.

한편 왕제비꽃에 대하여 Becker(1925)는 선제비꽃, 콩제비꽃등과 함께 *Bilobatae*아절에 소속시켰으며, Ishidoya(1929)는 선제비꽃과 함께 *Canninae*절로 묶고 콩제비꽃은 *Bilobatae*아절로 분리하였고, Maekawa & Hashimoto(1963)는 졸방제비꽃과 함께 *Campylostylae*계열로 분류하였고, Takenouchi(1955)는 졸방제비꽃과 함께 *Acuminatae*계열에 포함시켰다. 그러나 염액상은 다른 종들과는 달리 측맥의 발달이 매우 미약하여 거의 식별이 불가능하며 따라서 모든 2차맥은 중앙맥에서 분지하는 전형적인 우상맥으로 염연환이 뚜렷한 환주맥이며 (Plate 3-Fig. 26), 일반적인 생육습성은 졸방제비꽃과 매우 흡사하다(김, 1987). 따라서 왕제비꽃을 콩제비꽃이나 선제비꽃과 함께 통합한 Becker(1925)나 Ishidoya(1929)의 분류보다는 왕제비꽃을 졸방제비꽃과 동일한 군으로 묶고 이 군을 낙시제비꽃과는 분리시킨

Takeouchi(1955)의 분류가 타당한 것으로 생각된다.

무경종들에 대하여, *Vaginatae*아절은 Becker(1925) 이후 기존의 모든 분류체계에서도 이를 따르고 있다(Table 2). 본 조사에서는 고깔제비꽃, 개금강제비꽃, 금강제비꽃등 3종의 염액상을 조사한 결과 3종 모두 방사상환주맥으로 동일하여(Plate 1—Figs. 11, 12, Plate 2—Fig. 14) 염액상의 특징들은 기존의 분류체계와 잘 일치한다. 짧은잎제비꽃을 제외한 타무경종들은 Becker(1929)의 분류에 의하면 모두 *Adnatae*아절에 속한다. 그러나 동아시아산 제비꽃속 식물 중 비교적 많은 종이 속하는 *Adnatae*아절에 대하여는 기존의 분류체계들에서 차이를 보이고 있다(Table 2). 즉 Ishidoya(1929)는 본 아절을 2군으로 분류하고 이들을 각각 절로 승격시켰으며, Takenouchi(1955)는 6계열로 분류하였으며, Maekawa & Hashimoto(1963)는 본 아절을 절로 승격시킨 후 다시 2아절 2계열로 분류하였다. 근자에 이들을 다시 1아절로 묶은 시도도 있다(Anonymous, 1977). 본 조사에서는 *Adnatae*아절에 속하는 종류로 13종의 염액상을 조사하였다. 그 결과 각시제비꽃, 자주잎제비꽃, 외제비꽃, 알록제비꽃, 잔털제비꽃 등은 염액상이 방사상환주맥이었고(Plate 1—Figs. 4, 5, 10, 16, 17), 태백제비꽃, 털제비꽃, 흰털제비꽃, 호제비꽃, 왜제비꽃, 제비꽃, 흰꽃제비꽃 등은 진정곡주맥이었다(Plate 3—Figs. 18, 19, 20, 22, 23, 24, 27). 따라서 염액상의 특징들은 본 아절을 2개의 군으로 나눈 Ishidoya (1929) 및 Maekawa & Hashimoto(1963)의 분류를 지지한다.

한편 남산제비꽃의 경우 Becker(1925)는 타 무경종들과 함께 *Adnatae*아절에 포함 하였으나, Ishidoya(1929)는 타 무경종들과 함께 *Plagiostigma*절로 묶고 절내에서 태백제비꽃과 함께 *V. pinnata* Typus로 세분하였다. Takenouchi(1955)는 태백제비꽃과 함께 *Pinnatae*계열로 독립시켰으며, Masekawa & Hashimoto(1963)는 태백제비꽃과 함께 *Patellares*절 *Chinensis*아절 *Pinnatae*계열로 분류하였으며, 근자에 다시 타 무경종들과 함께 같은 아절로 통합시킨 분류도 있다(Anonymous, 1977). 남산제비꽃의 잎은 결각의 정도에는 개체마다 차이를 보이나, 중앙맥과 측맥을 중심으로 염병이 형성되어 3출장상복염의 염형을 하고 있어 타 제비꽃들과는 완전히 구별이 된다(Plate 3—Fig. 25). 그러나 제비꽃속 식물의 분류에 있어 가장 중요한 특징으로 인정되는 주두를 위시한 꽃의 형태는 태백제비꽃과 거의 같으므로 본 종을 별개의 절 또는 아절 수준으로 분류하기에는 무리가 있다고 생각된다. 따라서 본 종을 계열수준으로 구분한 Maekawa & Hshimoto(1963)의 분류가 타당한 것으로 생각된다.

*Plagiostigma*아절과 *Hypocarpaceae*아절은 다소 명칭의 변화는 있으나 기존의 분류체계에서 모두 절 또는 아절수준의 분류군으로 취급하고 있다(Table 2). 본조사에서 확인된 염액상은 *Plagiostigma*아절에 속하는 짧은잎제비꽃과 *Hypocarpaceae*아절에 속하는 등근털제비꽃 모두 방사상환주맥으로(Plate 2—Figs. 13, 15), 염액상의 특징만으로는 분류체계를 논의하기가 곤란하였다.

한편 본 속식물의 속내 계통추정에 대하여, Clausen(1927, 1929)과 Miyaji(1929)는 염색체수에 대한 연구에서 *Dischidium*절과 *Chamaemelium*절의 종들은 염색체의 기본수가 6이며, *Nomimium*절중 무경종인 *Patellares*아절과 *Vaginatae*아절에 속하는 종들은 염색체 기본수가 12이고 유경종인 *Trigonocarpaceae*아절의 종들은 기본수가 10임을 확인하고, 제비꽃속 식물중에서 유경종이며 황색꽃이 피는 *Dischidium*절과 *Chamaemelium*절에 속하는 종들이

가장 원시적인 군으로 추정하였으며 이는 식물지리학적 연구결과와도 일치함을 밝힌 바 있다 (Clausen, 1929). 따라서 염색체 기본수가 6인 제비꽃군으로부터 배수성에 의하여 염색체 기본수가 12인 종들이 기원되었을 것이라 추정하였다. 그러나 염색체 기본수가 10인 *Trigonocarpae*아절은 염색체만으로는 그 기원추정이 불가능하다고 하였다. 또한 Beattie (1969a, b, 1971, 1972, 1974, 1976)는 본 속 식물의 화생물학적 연구에서 꽃의 구조와 수분매개체들과는 밀접한 관계가 있음을 밝히는 한편 Clausen(1929)의 계통추정과 수분매개체의 종류에 따른 꽃형태의 변화를 연관지어 서로 잘 일치함을 밝힌 바 있다.

한편 Hickey(1963)는 제비꽃과의 개괄적인 염액상 조사를 통하여 본 과는 기본적으로 염액상이 방사맥이나, 중앙맥을 제외한 측맥들이 점차 감소해가는 경향을 볼 수 있음을 밝힌 바 있다.

이상의 사실에 근거하여 제비꽃속 식물 염액상의 진화경로를 추정하면 염색체 기본수가 6인 *Dischidium*절에 속하는 장백제비꽃은 측맥과 중앙맥의 굽기가 같고 차상분지하는 망상방사맥이고(Plate 1-Fig.1), *Chamaemelanium*절에 속하는 노랑제비꽃은 측맥과 중앙맥의 굽기는 같으나 분지하지 않고 엽선을 향하여 떨어가는 정주맥이다(Plate 1-Fig. 2). 즉 이 2절에 속하는 종들은 측맥이 1차맥 수준이며, 중앙맥에서 2차맥이 분지되지 않는다. 그러나 앞에서 살펴본 바와 같이 *Nomimium*절 중 염색체의 기본수가 12인 *Vaginatae*아절, *Plagiostigma*아절 그리고 *Patellares*아절에 속하는 종들은 위의 2절들과는 달리 측맥이 2차맥 수준으로 가늘며 중앙맥에서 2차맥이 우상분지하는 방사상환주맥 또는 진정곡주맥이다. 이러한 경향은 측맥이 점차 약화되어 방사맥에서 우상맥으로 전환되어 간다는 제비꽃과의 전반적인 염액상의 변화에 대한 Hickey(1963)의 결과와도 잘 일치한다. 따라서 염액상의 유형은 장백제비꽃과 노랑제비꽃에서와 같이 측맥이 1차맥 수준이며 망상방사맥 또는 정주맥인 유형이 원시적이며 여기로부터 무경종군인 *Plagiostigma*아절, *Vaginatae*아절과 *Patellares*아절에서 나타나는 유형 즉 측맥이 약화되고 중앙2차맥이 우상분지하는 환주맥 또는 진정곡주맥으로 발달되어 왔다고 추정이 가능하다. 한편 진잎제비꽃, 큰줄방제비꽃, 낙시제비꽃과 줄방제비꽃이 속하는 염색체의 기본수가 10인 *Trigonocarpae*아절에 대하여 Clausen(1929)은 외부형태적 특징들이 염색체 기본수가 6인 *Dischidium*절 또는 *Chamaemelanium*절의 종들과 흡사한 점에 근거하여 이들로부터 유래된 것으로 추정하였으나, Miyaji(1929)는 이들과는 별개의 선조에서 기원된 것으로 추정하여 차이를 보이고 있다. 그러나 *Bilobatae*아절의 경우 콩제비꽃은 체세포염색체수가 24로 기본수가 12이며 선제비꽃은 체세포 염색체수가 20으로 기본수가 10이다(Maekawa & Hashimoto, 1963). 한편 염액상은 콩제비꽃이 환주맥이고 (Plate 1-Fig. 8), 선제비꽃은 진정곡주맥이다(Plate 3-Fig. 21). 따라서 기존에 조사된 외부형태적 특징 및 염색체수 등과 염액상 유형의 변화를 연관지어보면 본 속 식물 염액상의 발달경로는 지상경이 있고 염색체 기본수가 6인 *Dischidium*절의 염액상 즉 측맥이 1차맥 수준이며 1차맥이 차상분지하는 망상방사맥 또는 *Chamaemelanium*절의 염액상 즉 중앙맥에서 2차맥이 우상분지하지 않는 정주맥으로부터, 지상경이 있고 염색체 기본수가 10 또는 12인 *Bilobatae*아절의 염액상 즉 환주맥과 진정곡주맥이 혼재하는 단계를 거쳐, 지상경이 있고 염색체 기본수가 10인 *Trigonocarpae*아절의 환주맥과 지상경이 없으며

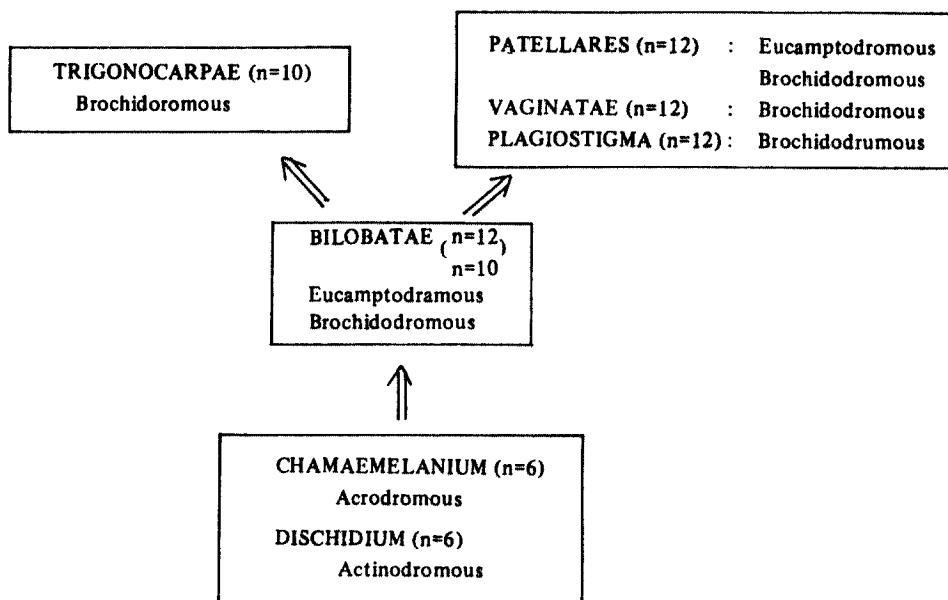


Fig. 3. A proposed phylogeny of venation patterns in the genus *Viola*.

염색체 기본수가 12인 *Plagiostigma*아절, *Patellares*아절, *Vaginatae*아절 등의 환주맥 또는 진정곡주맥이 서로 다른 경로로 유래되었다고 추정할 수 있다(Fig. 3).

적 요

한국산 제비꽃속 27종에 대하여 soft-X ray와 광학현미경을 이용하여 염색상의 유형을 조사하였으며 이를 근거로 속내분류를 논의하고 이들간의 유연관계를 추정하였다.

본 속 식물의 엽맥상은 기본적으로 엽병상부에서 3개의 엽맥이 분지되는 방사맥이며 이 중 중앙으로 뻗은 엽맥은 중앙맥으로 되며 여기에서 중앙2차맥을 분지하기도 한다. 또한 좌우로 분지된 2개의 측맥은 다시 분지하여 엽신부맥과 엽이부맥으로 된다. 이들 기본맥들의 변화에 따라 본 속 식물의 엽맥상은 다양한 유형을 나타내게 된다. 엽맥상에 따라 조사된 27종의 제비꽃속 식물들을 다음과 같이 유집할 수 있었다.

1. 엽맥상은 망상방사매이며 1차맥은 차상분지한다. : 장백제비꽃
  2. 엽맥상은 정주맥이며 중앙맥에서 2차맥을 분지하지 않는다. : 노랑제비꽃
  3. 엽맥상은 환주맥이며 측맥이 거의 없다. : 왕제비꽃
  4. 엽맥상은 방사상 환주맥이다. : 진잎제비꽃, 각시제비꽃, 자주잎제비꽃, 큰풀방제비꽃, 낙시제비꽃, 콩제비꽃, 졸방제비꽃, 뼈제비꽃, 고깔제비꽃, 개금강제비꽃, 엷은잎제비꽃, 금갑제비꽃, 둥근털제비꽃, 알록제비꽃, 잔털제비꽃

5. 염액상은 진정곡주맥이다. : 태백제비꽃, 털제비꽃, 흰털제비꽃, 선제비꽃, 호제비꽃, 왜제비꽃, 제비꽃, 흰꽃제비꽃

6. 장상복엽이며 소엽의 염액상은 진정곡주맥이다. : 남산제비꽃

염액상의 유형에 근거하면 한국산 제비꽃속 식물들은 *Dischidium*절, *Chamaemelanium*절, *Nomimium*절의 3절로 분류함이 타당한 것으로 생각되며, 또한 *Dischium*절과 *Chamaemelanium*절에서 나타나는 망상방사맥과 정주맥이 원시적인 유형의 염액상으로 추정되며, 이들로부터 방사상환주맥과 진정곡주맥이 혼재하는 *Bilobatae*절의 염액상을 거쳐 *Nomimium*절의 방사상환주맥과 진정곡주맥이 유래된 것으로 추정된다.

## 사            사

본 연구를 수행함에 있어 문현 및 표본의 조사에 큰 도움을 주신 강원대학교 생물학과 이우철 교수님과 표본실의 자유로운 출입을 허락하여 주신 서울대학교 생물학과 정영호 교수님, 성균관대학교 생물학과 이상태 교수님께 깊이 감사드린다.

## 참    고    문    헌

- Anonymous. 1977. *Flora Plantarum Herbacearum Chiae Boreali-Orientalis*. Tomus 6. pp79-129. Sci. Publ.
- Beattie, A.J. 1969a. The floral biology of three species of *viola*. *New Phytol.* 68: 1187-1201.
- \_\_\_\_\_. 1969b. Studies in the pollination ecology of *Viola* I. The pollen content of stigmatic cavities. *Watsonia* 7(3): 142-156.
- \_\_\_\_\_. 1971. Pollination mechanisms in *Viola*. *New Phytol.* 70: 343-360.
- \_\_\_\_\_. 1972. Insect-visitor to three species of violet (*Viola*) in England. *Entomologist's Monthly Magazine* 108: 1-11.
- \_\_\_\_\_. 1976. Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. *Oecologies (Berl.)* 25: 291-300.
- Becker, W. 1925. *Viola*. in Engler, A. & K. Plantl. *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*. 21: 363-377.
- Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State Univ. Press. Iowa. p. 326.
- Chung, T.H. 1957. *Flora of Korea*. II. Shinjisa. Seoul.
- \_\_\_\_\_. 1959. A key of the species of Violaceae from Korea. *Kor. J. Bot.* 2: 25-26.
- Clausen, J. 1927. Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. *Ann. Bot.* 41: 677-714.
- \_\_\_\_\_. 1929. Chromosome number and relationship of some North American species of *Viola*. *Ann. Bot.* 43: 741-764.
- Gingins, F. 1823. *Memorie sur la Famille des Violacees*. Mem. Soc. Phy. His. Natur. Geneve. Paschoul, Geneva.
- Hashimoto, T. 1967. *Violets of Japan*. Sungmoondang, Tokyo.

- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Amer. J. Bot. 60: 17-38.
- \_\_\_\_\_. and J.A. Wolfe, 1975. The basis of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 538-589
- Ishidoya, T. 1929. Review of *Viola* from Korean and Mandshuria. Jour. Chosen Nat. Hist. Soc. 8: 15-17.
- Kim, K.S. & M.H. Kim. 1984. Systematic studies on Korean woody plants.—Venation patterns of Lauraceae-. Kor. J. Bot. 27: 15-24.
- Kim, K.S. 1987. Studies of comparative morphology on the Korean *Viola* species. Ph. D. Thesis, Sung Kyun Kwan University.
- Lee, T.B. 1969. Plant resources on Korea. Bull. Seoul Nat. Univ. (Biol. Agr.) 20: 158-159.
- \_\_\_\_\_. 1980a. Illustrated Flora of Korea. Hyangmoonsa, Seoul.
- \_\_\_\_\_. 1980b. Plant Taxonomy. Hyangmoonsa, Seoul. pp. 50-58.
- Maekawa, F. & T. Hashimoto. 1963. Violes of Japan.
- Melchior, H. 1925. Die Phylogenetische Entwicklung der Violaceen und die Naturlichen verwandtschaftsverhaltnisse ihrer gattungen. pp. 83-125. In, F. Fedde, Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beitrage zur systematik und pflanzengeographie. Vol. 2.|Repertorioms. Dahlem, Berlin.
- Miyaji, Y. 1913. Untersuchungen über die chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-arten. Bot. Mag. Tokyo 27: 443-460.
- Nakai, T. 1916. *Viola coreanae*. Bot. Mag. Tokyo 30: 276-289.
- \_\_\_\_\_. 1922. Notes on *Viola*. Bot. Mag. Tokyo 37:52-61, 84-93, 118-121.
- \_\_\_\_\_. 1928. Violae ad Floram Japonicam Novae. Bot. Mag. Tokyo 42: 556-566
- \_\_\_\_\_. 1952. A Synoptical Sketch of Korean Flora. Bull. Nat. Sci. Museum 31: 1-152.
- Russell, N.H. 1958. The nature of *Viola missouriensis* Greene. Proc. Iowa Acad. Sci. 654: 96-101.
- \_\_\_\_\_. & A.C. Risser, Jr. 1960. The hybrid nature of *Viola emarginata* (Nuttall) Leconte. Brittonia 12(4): 298-305.
- Takenouchi, M. 1955. Brief notes on the taxonomy, ecology and geographic distribution of species of *Viola* indigenous to Manchuria and Inner-Mongolia. Sci. Contr. Tung-pei Teach. Univ. 5(1): 65-95.

#### Plate I-III. Soft-roentgenographs of *Viola* leaves

- |                                       |                                  |                                   |
|---------------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
| Fig. 1. <i>V. biflora</i> ,           | Fig. 2. <i>V. orientalis</i> ,   | Fig. 3. <i>V. ovato-oblonga</i> , |
| Fig. 4. <i>V. boissieuana</i> ,       | Fig. 5. <i>V. violacea</i> ,     | Fig. 6. <i>V. kusanoana</i> ,     |
| Fig. 7. <i>V. grypoceras</i> ,        | Fig. 8. <i>V. verecunda</i> ,    | Fig. 9. <i>V. acuminata</i> ,     |
| Fig. 10. <i>V. selkirkii</i> ,        | Fig. 11. <i>V. rossii</i> ,      | Fig. 12. <i>V. yazawana</i> ,     |
| Fig. 13. <i>V. blandaeformis</i> ,    | Fig. 14. <i>V. diamantiaca</i> , | Fig. 15. <i>V. collina</i> ,      |
| Fig. 16. <i>V. variegata</i> ,        | Fig. 17. <i>V. keiskei</i> ,     | Fig. 18. <i>V. albida</i> ,       |
| Fig. 19. <i>V. phalacrocarpa</i> ,    | Fig. 20. <i>V. hirtipes</i> ,    | Fig. 21. <i>V. raddeana</i> ,     |
| Fig. 22. <i>V. yedoensis</i> ,        | Fig. 23. <i>V. japonica</i> ,    | Fig. 24. <i>V. mandshurica</i> ,  |
| Fig. 25. <i>V. chaerophilloides</i> , | Fig. 26. <i>V. websteri</i> ,    | Fig. 27. <i>V. lactiflora</i>     |

## PLATE 1

**PLATE 2**

## PLATE 3