

## 韓國產 느릅나무科的 分系的 分析

金 茂 烈 · 李 相 泰

(全北大學校 生物教育科, 成均館大學校 生物學科)

## A cladistic analysis of the Korean Ulmaceae

Muyeol Kim and Sangtae Lee

(Department of Biology Education, Chonbuk National University, Chonju 560-756 and  
Department of Biology, Sung Kyun Kwan University, Suwon 440-746, Korea)

### Abstract

As an attempt to clarify a phylogenetic relationship of some ulmaceous genera, a cladistic analysis based on 24 characters of nine genera including two outgroups was undertaken.

The resulted cladistic tree supported that the Barbeyaceae occupies the lower position, and that the Celtidoideae is related more closely to the Moraceae (*Broussonetia*) rather than to the Ulmoideae. It was confirmed that the Celtidoideae is a heterogenous group and the Ulmoideae is a homogenous one, and that the latter is more primitive than the former. *Aphananthe* was suggested to belong to an isolated evolutionary line which was early diverged from the ancestral Celtidoideae. The result also supported the view in which *Zelkova* as a sister group of *Ulmus* and *Hemiptelea* should be placed in the Ulmoideae.

### 緒 論

느릅나무科(Ulmaceae)는 세계적으로 約 18屬 150餘種이 溫帶, 熱帶, 亞熱帶地方에 분포하며(Cronquist, 1981) 이 중 5屬 16種 9變種 5品種이 韓國에 서식한다(李, 1980).

---

본 연구는 한국과학재단에서 지원한 1990년도 일반기초연구사업의 것임(KOSEF 903-0409-010-1).

느릅나무과는 전통적으로 췌기풀目に 속하고 느릅나무亞科와 팽나무亞科로 나누어진다고 (Engler, 1893; Hutchinson, 1967; Sweitzer, 1971). Nakai(1952)는 느티나무屬(*Zelkova*)과 시무나무屬(*Hemiptelea*)이 半倒生胚珠와 彎生胚를 가지고 있는 점에서 팽나무亞科에 속하나 果實의 特徵으로는 두 亞科 어디에도 속하지 않으므로 이들 屬을 느티나무亞科(*Zelkovoideae*)로 독립시켰다. 한편 Grundzinskaya(1967)는 형태적 특징으로 시무나무屬과 느티나무屬을 팽나무亞科(Engler, 1893; Hutchinson, 1967; Sweitzer, 1971)에서 느릅나무亞科로 옮기고, 느릅나무亞科에 없는 核果와 胚乳없는 種子와 만생배 등을 뽕나무과와 팽나무亞科가 공통으로 가지고 있어, 팽나무亞科는 느릅나무亞科보다는 뽕나무과와 더 類似하다고 생각하여 두 亞科를 각각 독립된 科로 승격시켰다.

최근 分系分析은 分類群간의 質的 形質을 토대로 분계적 관계를 정리하는데 많이 이용되고 있다. 느릅나무과의 類緣群에 대한 분계분석의 예를 보면, Hufford & Crane(1989)은 하등 조록나무亞綱(*Hamamelidae*)의 系統學的 類緣關係를 밝히기 위해 分系分析을 한 結果 여러 개의 姊妹群(*sister group*)을 찾고 또 이들간의 類緣關係를 밝혔으며, Nixon(1989)은 形態學的 形質과 解剖學的 形質을 사용하여 참나무과(*Fagaceae*)를 分系分析한 結果 *Nothofagus*가 참나무과의 다른 屬들과 뚜렷하게 分離됨을 보여주었다. Humphries & Blackmore(1989)는 뽕나무과의 分類體系를 평가하기 위해 分系分析한 結果 뽕나무과는 單系源(*monophyletic*)이 아님을 지적하였다. 이처럼 分系的 分析은 系統學的 類緣關係를 파악하는 방법으로 많이 사용되고 있다.

따라서 本 研究은 亞科의 소속에 문제가 있던 느티나무屬과 시무나무屬을 포함하는 韓國產 屬들과, 느릅나무과와 근연으로 보고 있는 뽕나무과의 1屬인 탁나무屬(*Broussonetia*), 그리고 느릅나무과에서 떼어 췌기풀目的 원시적인 科로 승격시킨(Cronquist, 1981) 單型科(*monotypic*) *Barbeyaceae*의 基準屬인 *Barbeya*屬의 여러가지 형질을 조사하여, 分系分析을 함으로서 느릅나무과의 屬間的 系統과 近緣群과의 類緣關係를 分析하고자 시도되었다.

## 材料 및 方法

### 1. 材料

材料는 頭崙山, 儒達山, 君子山, 雪嶽山, 逍遙山 등에서 채집한 生體와 全北大學校 標本室(JNU), 미국 Missouri Botanical Garden 標本室(MO), 미국 New York Botanical Garden 標本室(NY), 미국 Chichago Field Museum 標本室(F) 등의 腊葉標本을 이용하였다. 또한 中國과 日本에 서식하는 *Pteroceltis*, *Trema*屬들을 韓國의 屬들과 比較研究하기 위하여 포함시켰다. 조사한 標本의 수는 9속 20종이었으며 목록과 채집정보는 Table 1에 요약되어 있다.

Table 1. Collection data of the materials

Scientific name	Locality	Date	Collector	Herbarium
<i>Aphanathe aspera</i> (Thunb.) Planch.	Korea (Mt. Duryun)	May 8, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Mt. Duryun)	Aug. 22, 1987	M. Kim	JNU
<i>Celtis auranthiaca</i> Nakai	Korea (Mt. Gunja)	Apr. 27, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Mt. Worak)	Nov. 5, 1987	M. Kim	JNU
<i>C. biondii</i> var. <i>heterophylla</i> Schneider	Korea (Mt. Yudal)	May 1, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Baekyang-sa)	Aug. 2, 1987	M. Kim	JNU
<i>C. bungeana</i> Bl.	Korea (Mt. Soyo)	Apr. 24, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Mt. Soyo)	Aug. 20, 1987	M. Kim	JNU
<i>C. choseniana</i> Nakai	Korea (Mt. Gwanak)	Apr. 24, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Gwangrung)	Sep. 20, 1987	M. Kim	JNU
<i>C. sinensis</i> Person	Korea (Chonju)	Apr. 8, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Chonju)	Sep. 27, 1987	M. Kim	JNU
<i>Pteroceltis tatarinowii</i> Maxim.	China	Jul. 3, 1907	E.H. Wilson	MO
	China	Feb. 16, 1916	R.P. Farges	NY
<i>Trema orientalis</i> Bl.	Japan	Jul. 6, 1971	F.R. Fosberg	NY
	Japan	Oct. 4, 1977	D.E. Boufford	MO
<i>Hemiptelea davidii</i> (Hance) Planch.	Korea (Chonju)	May 22, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Chonju)	Sep. 2, 1987	M. Kim	JNU
<i>Ulmus davidiana</i> Planch.	Korea (Mt. Yumong)	May 24, 1987	M. Kim	JNU
<i>U. davidiana</i> var. <i>japonica</i> (Rehder) Nakai	Korea (Anyang)	Feb. 20, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Anyang)	May 16, 1987	M. Kim	JNU
<i>U. laciniata</i> (Trautv.) Mayr	Korea (Mt. Odae)	May 22, 1987	M. Kim	JNU
<i>U. macrocarpa</i> Hance	Korea (Anyang)	Feb. 20, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Anyang)	May 16, 1987	M. Kim	JNU
<i>U. parvifolia</i> Jacq.	Korea (Suwon)	Sep. 10, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Chonju)	Oct. 4, 1987	M. Kim	JNU
<i>U. pumila</i> L.	Korea (Suwon)	Feb. 20, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Seoul)	Apr. 4, 1987	M. Kim	JNU
<i>U. x mesocarpa</i> M. Kim & S. Lee	Korea (Mt. Sorak)	May 16, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Mt. Sorak)	Sep. 20, 1987	M. Kim	JNU
<i>Zelkova serrata</i> (Thunb.) Makino	Korea (Chonju)	Apr. 11, 1987	M. Kim	JNU
	Korea (Chonju)	May 27, 1987	M. Kim	JNU
<i>Broussonetia kazinoki</i> Sieb.	Japan	May 18, 1974	I. Sato	MO
<i>B. papyrifera</i> (L.) Vent.	USA	Apr. 20, 1969	W.G. Darcy	MO
<i>Barbeya oleoides</i> Schweif.	Ethiopia	May 18, 1963	W. Burger	F
	Ethiopia	Oct. 2, 1970	J. de Wilde	MO
	Ethiopia	Nov. 11, 1976	H. le Houerou	MO

## 2. 方法

本實驗을 통해 얻은 21개의 形質과, 文獻을 통해 얻은 木材의 放射組織(Sweitzer, 1971), flavonoids(Giannasi, 1978, 1989), sieve-tube plastids(Behnke, 1989)의 形質을 합하여 모두 24개의 形質을 취하여 原資料(Table 3)를 만들고 이를 기초로 分系的 分析을 실시하였다. Program은 Farris(1970)의 方法을 이용한 WT77을 사용하였고 모든 처리는 成均館大學校 電子計算所에 설치된 Digital VI 100으로 수행하였다.

群外群(outgroup)으로 팽나무亞科와 近緣關係를 나타내는 뽕나무科의 1屬인 다나무屬(*Broussonetia*)을 택했다(Grundzinskaya, 1967). 또 하나의 群外群으로 Barbeyaceae科의 單型屬인 *Barbeya*屬을 택했는데 이 科는 췌기풀目(Urticales)과의 類緣關係에 대한 애매한 견해를 갖는 學者(Berg, 1989)도 있지만, 느릅나무科에 포함되었다가 췌기풀目的 가장 原始的인 科로 처리된 分類群이다(Cronquist, 1981). 또한 모든 특징에 있어서 원시적인 상태만을 갖는다고 假想한 共通祖先(hypothetical common ancestor)을 넣어 分系關係를 조사하기도 하였다.

## 3. 原始形質의 選定

本 分系分析을 위해 사용된 論理는 Ross(1973)를 따랐고, 각 特徵들의 原始狀態의 決定(Table 2)은 文獻에 의거하였다.

植物: 줄기에 가시가 있거나, 乳液이 나오는 것(形質 1, 2)은 本科에서 드물고 또한 일반적으로 드문 현상임으로 그렇지 않은 것보다 派生型으로 보았다. 節의 葉隙數(形質 3)는 單葉隙을 원시적으로 보았는데 近緣群인 뽕나무科에서 이 같이 처리한 것을 따랐다(Humphries & Blackmore, 1989).

잎: 잎(形質 4, 5)은 互生, 全緣인 것이 원시적임은 피자식물의 일반적인 경향이며(Bessey, 1915; Thorne, 1968; Takhtajan, 1969), 췌기풀目 내에서는 삼科와 Barbeyaceae科를 제외한 모든 科가 互生이고, 느릅나무科내에서도 아주 드문(1屬) 特徵이다. 葉脈(形質 6, 7)의 型은 이 特徵에 대한 광범위한 化石연구 결과 環走脈(brachidodromous)이 원시적이고, 三出葉은 羽狀脈에서 파생되었다는 견해를 따랐다(Hickey & Wolfe, 1975).

材: 木部 特徵(形質 8, 9)을 보면, 느릅나무科에서도 다른 피자식물에서와 마찬가지로 放射組織은 異形細胞에서 同形細胞로, 散孔材에서 環孔材로 進化된다고 알려졌다(Sweitzer, 1971; Fahn, 1982).

꽃: 花序(形質 10)와 꽃의 性(形質 11, 12)은 일반적인 경향(Bessey, 1915; Thorne, 1968; Takhtajan, 1969)을 이용하여 總狀花序나 聚散花序를 원시적으로 葇荑花序와 頭狀花序는 派生型으로 보았고, 兩性花와 雌雄同株를 單性花와 雌雄異株보다 원시적으로 보았다. 花筒의 길이(형질 13)에 대해서는, 일반적인 경향에서 蟲媒花는 밀선을 갖고 있고 風媒花보다 원시적으로 보는데 무리가 없을 것이며, 본 科에서 蜜腺을 가지고 있는 屬(느릅나무屬)이 긴 花筒을 가져 원시적이라고 보았다.

수술: 수술의 數(形質 14)는 많은 것에서 적은 數로 進化되는 것이 일반적이라고 받아들여지고 있으며, 어떤 屬은 수술이 소실된 證據가 管束痕에 의해 확인되었다. 花絲의 型(형질

15)에 대해서는, 팽나무亞科와 대부분의 쟈기풀科 그리고 다수의 뽕나무科的 花絲는 바깥쪽으로 탄력성있게 굽어 갑작스럽게 꽃가루를 터뜨리는 屈曲型을 갖는데 이런 花絲는 흔히 派生型으로 보는 單性花와 聯關되어 있다(Berg, 1989).

암술: 心皮(形質 16)는 離生인 것이 원시적이며 心皮는 派生된 것이다.

花粉: 花粉(形質 17-20)에 있어서, 發芽口는 溝型에서 孔溝型을 거쳐 孔型으로 進化된다는 것을 많은 學者들이 이미 인정한 사실이며, 發芽口數가 3개인 것에서 많아지거나 2개로 줄었다고 보며, 表面무늬는 이 科에서 뿐 아니라 많은 風媒花粉에서 亂線狀은 아주 드물어 派生型으로 보았다(Walker & Doyle, 1975; Zavada, 1983; 李·金, 1985).

胚: 胚의 形態(形質 21)는 느릅나무科에서 直生胚에서 螺旋形胚로 分化경향을 보인다고 지적하였다(Grundzinskaya, 1967).

**Table 2.** Presumed evolutionary steps of the investigated characters

Character	Evolutionary steps
1. Spine	unarmed (0), armed (1)
2. Latex	absent (0), present (1)
3. Stem node	unilacular (0), trilacular (1)
4. Leaf arrangement	alternate (0), opposite (1)
5. Leaf margin	entire (0), single serrate (1), double serrate (2)
6. Principle venation	brachidodromus (0), brachi- and craspedodromous (1), craspedodromous (2)
7. Secondary vein	pinnate vein (0), 3-nerved vein (1)
8. Wood	diffuse porous (0), diffuse and ring porous (1), ring porous (2)
9. Rays	heterocellular (0), heterocellular and homocellular (1), homocellular (2)
10. Inflorescence	cyme or raceme (0), ament or head (1)
11. Sex of flowers	bisexual (0), polygamous (1), unisexual (2)
12. Distribution of sexes	monoecious (0), monoecious or dioecious (1), dioecious (2)
13. Perianth lobeness	shallow (0), deep (1)
14. Stamen number	twice many as sepals (0), same as sepals (1)
15. Filament type	straight (0), inflexed (1)
16. Gynoecium	apocarpous (0), syncarpous (1)
17. Pollen aperture 1	tricolporate (0), di- or triporate (1), stenoporate (2)
18. Pollen aperture 2	non-diporate (0), diporate (1)
19. Pollen surface 1	scabrate (0), verrucate (1)
20. Pollen surface 2	non-rugulate (0), rugulate (1)
21. Embyo	straight (0), curved (1)
22. Fruit	drupe with wing (-1), drupe (0), nut or achene (1), samara (2)
23. Flavonoids	flavonols (0), glycoflavones (1)
24. Sieve-element plastids	s-type (0), p-type (1)

果實: 果實(形質 22)은 本科의 化石증거에 의하면 核果가 원시적임을 보여주고 있고, 날개가 있는 核果나 翅果는 第4期(Tertiary) 前期나 中期에 진화해 適應放散했음을 지적했다(Manchester, 1989).

Flavonoids: flavonols(형질 23)는 원시적인 雙子葉植物에 존재하는 반면에 glycoflavones는 발달된 科에서 나타난다(Harborne, 1977; Crawford, 1978).

篩部要素의 色素體: 이 특징(形質 24)은 조록나무亞綱에서 방대한 조사를 했는데 일반적인 경향과 같이 S-type이 P-type보다 원시적이다(Behnke, 1989).

## 結 果

느릅나무과에 속하는 7屬과 群外群(outgroup) 2屬 그리고 假想的 共通祖上의 10分類群으로부터 24개 形質의 原始-派生狀態를 파악하여(Tables 2, 3) 分系分析을 실시하였다. 假想的 共通祖上(ANC)을 넣되 닥나무屬(*Broussonetia*)과 *Barbeya*屬을 둘 다 포함시켜 分析하거나(Fig. 1) 둘 다 빼고 分析하였다(Fig. 2). 한편 둘 중 하나를 빼고 分析을 하였으나 그 結果는 둘 다 포함시킨 것과 같아 結果의 提示는 생략하였다. 또한 ANC를 넣지 않고 姊妹群으로 닥나무屬과 *Barbeya*屬을 함께(Fig. 3) 또는 닥나무屬은 빼고 *Barbeya*屬만 넣어(Fig. 4) 分析하였다.

분석된 分系圖를 보면(Figs. 1-4), ANC와 모든 群外群을 넣은 分系樹의 最小進化段階數는 47이었으며(Fig. 1), ANC를 넣지 않고 모든 群外群을 넣은 경우는 43이었다(Fig. 3).

Table 3. Raw data matrix for the cladistic study

OTU*	Character**																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ANC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BAR	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
APH	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
CEL	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0
PTE	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	-1	1	0
TRE	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
HEM	1	0	1	0	1	2	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	2	0	0
ULM	0	0	1	0	2	2	0	2	2	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	2	0	1
ZEL	0	0	1	0	1	2	0	2	1	0	2	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1
BRO	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	2	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0

\* Abbreviation of the OTU's. ANC: Hypothetical common ancestor, BAR: *Barbeya*, APH: *Aphananthe*, CEL: *Celtis*, PTE: *Pteroceltis*, TRE: *Trema*, HEM: *Hemiptelea*, ULM: *Ulmus*, ZEL: *Zelkova*, BRO: *Broussonetia*.

\*\* Character numbers and states are represented in Table 2.

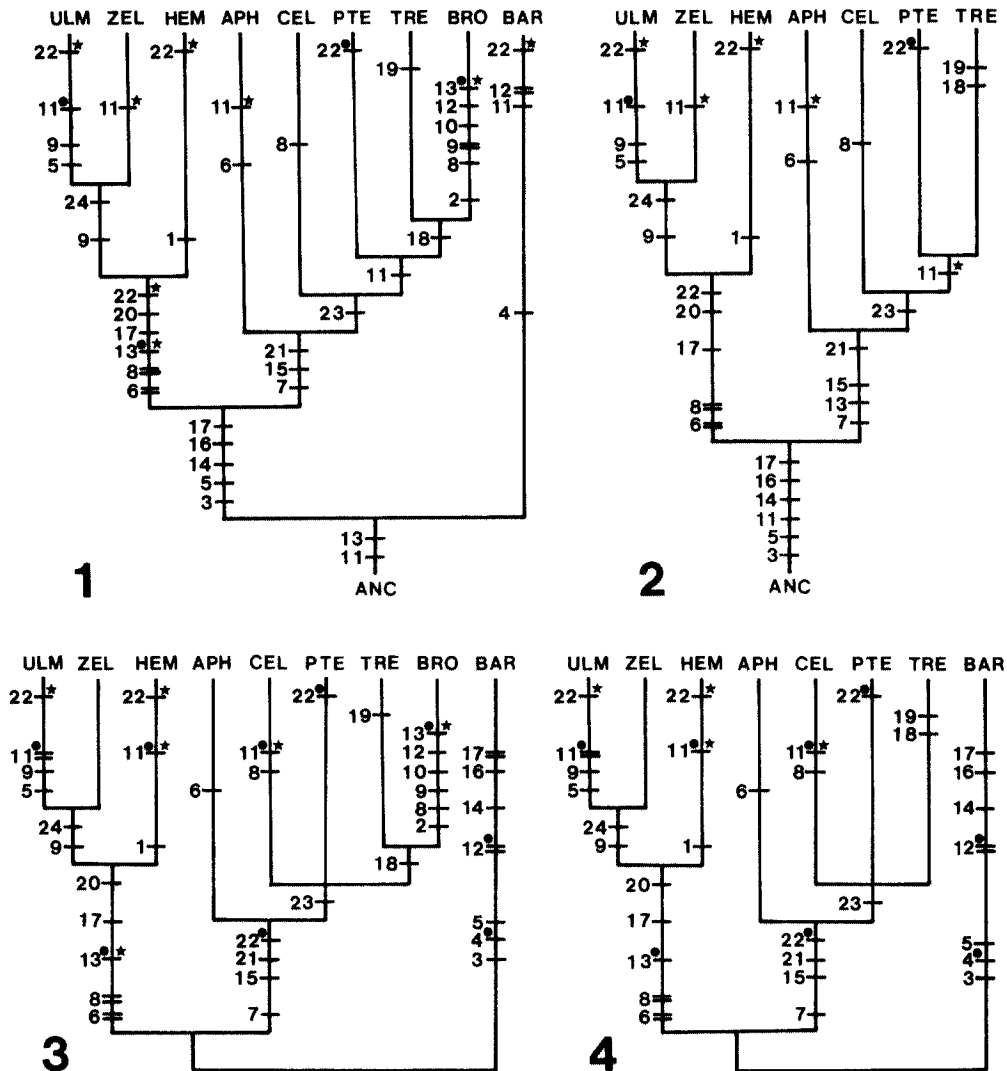
네 分系樹를 비교해 볼 때, ANC나 群外群을 뺀 어느 경우도 넣은 경우와 근본적인 分枝樣相은 다를 바 없었다.

우선 Barbeyaceae(BAR)는 分系樹의 가장 밑부분에 연결되어 조사된 느릅나무과의 모든 屬 및 닳나무屬과 姊妹群이며 공통조상과 가장 가까운 分類群이었다. 나머지 분류군은 두개의 큰 分系組(clade)로 나뉘는데 한쪽 것은 *Ulmus*(ULM), *Zelkova*(ZEL), *Hemiptelea*(HEM)를 포함하고; 다른 한쪽은 나머지를 포함하였으며 닳나무屬(BRO)은 *Trema*(TRE)와 자매군을 형성하였다. 그리고 두 분계조 안에서 각 분류군의 분지양상은 대개 비슷하나 다소 차이도 있었다.

ANC를 넣은 두개의 分系樹에서 보면 *Barbeya*(BAR), *Broussonetia*(BRO) 두 屬을 넣고 뺀 것은 분지양상에 전혀 영향을 주지 않았다. 그러나 形質의 진화방향에 있어서 두 分系樹의 차이는 形質 13(花筒의 길이: 길다-짧다)이 Fig. 1에서는 ANC에서 바로 진화되고 대신 ULM쪽 분계조와 닳나무屬(BRO)에서 逆進化되는 반면, Fig. 2에서는 푸조나무屬(APH)쪽 분계조에서 한번 進化가 일어나고 逆進化는 없다는 점이다. 따라서 닳나무屬을 함께 분석한 것이 좀 자연스럽지 못한 것 같은 감이 들게한다. 이 점은 ANC가 포함되지 않은 分系樹(Fig. 3)에서도 잘 感知된다. 그러나 나머지 形質(3, 5, 11, 14, 16, 17)은 Fig. 1과 2에서 모든 느릅나무과의 屬에서 進化가 일어난 데 비해, *Barbeya*屬에서는 11(꽃의 性分布: 兩性花-雜性花-單性花)을 빼곤 완전히 다른 形質(4, 12, 22)을 갖는 것으로 보아, *Barbeya*屬과 느릅나무과는 서로 잘 區別되며 異質의이고, 느릅나무과는 상당히 同質의 또는 自然的인 分類群이라고 해석할 수 있을 것이다. 이 점에서 形質 11(꽃의 性分布)은 많은 分類群(ULM, ZEL, APH, PTE, TRE, BRO, BAR)에서 獨立의으로 進化가 일어나 收斂性이 강한 形質로 평가된다.

한편 닳나무屬(BRO)은 Fig. 1과 3에서 똑같이 *Trema*屬(TRE)과 연결된 姊妹群이지만 여러 형질(2, 8, 9, 10, 12, 13, 19)차이에 의해 구별된다. 原資料(Table 3)에서 BRO와 가까운 분류군간의 類似度指數(similarity index)를 계산해 보면, 形質差異(character difference)가 CEL, TRE, PTE, APH, ZEL과 각각 7, 8, 9, 10, 15로서 팽나무亞科의 屬들과 아주 가깝고 특히 TRE, CEL과 가까운 것을 알 수 있다. 그러나 分系樹에서는 CEL보다 TRE에 가까운 姊妹群으로 연결되어 있다. 하지만 이 둘의 近緣性은 형질의 追加나 削除에 의해 달라질 수 있을 것으로 생각되고, 絕對的인 것이 되지 못할 것으로 보인다.

BRO와 APH쪽 分系組의 最近距離(the closest distance)는 7, 느릅나무亞科(ULM쪽 분계조)와는 15, 느릅나무亞科와 팽나무亞科(APH쪽 分系組)와의 最近距離는 모든 분계수에서 9, 느릅나무亞科와 BAR의 최근거리는 15(Fig. 1), 12(Figs. 3, 4), 팽나무亞科와 BAR의 최근거리는 12(Fig. 1), 11(Figs. 3, 4)로 나타났다. 이들 거리로부터 推論할 수 있는 사실은: 첫째로, Barbeyaceae(BAR)와 느릅나무과의 최근거리가 11, 느릅나무亞科와 팽나무亞科와의 거리가 9인데, 과연 Barbeyaceae를 독립된 科로 둘 수 있겠느냐 하는 것이다. 둘째로, 느릅나무과의 두 亞科間의 차이가 9이고, 팽나무과(여기서는 BRO)와 팽나무亞科와의 거리가 7인데, 과연 팽나무과를 독립된 科로 인정할 수 있겠느냐는 것이다. 따라서 本 分系分析의 結果는 팽나무과, 팽나무亞科, 느릅나무亞科, Barbeyaceae를 (1) 독립된 네개의 科



Figures 1-4. Cladograms of some ulmaceous genera. Abbreviations of the specific names are the same as in Table 3. Numbers left to each cross bar represent those of character shown in Table 2. Single cross bar shows an evolution of one character state, while double cross bar shows that of two character states. Solid circles and stars represent reversal and parallel evolution, respectively.

Fig. 1. The cladistic tree of seven ulmaceous taxa, two outgroups (TRE and BAR) and a hypothetical common ancestor (ANC). Fig. 2. The cladistic tree of seven ulmaceous taxa and ANC. Fig. 3. The cladistic tree of seven ulmaceous taxa and two outgroups (TRE and BAR). Fig. 4. The cladistic tree of seven ulmaceous taxa and one outgroup (BAR)



로 두던가, (2) 뽕나무과와 팽나무과를 한 과에 통합하고 느릅나무과는 과로 승격하고 Barbeyaceae를 인정하던가, (3) Barbeyaceae를 한 과로 인정하고 나머지를 합해 하나의 과로 통합하던가, (4) 모두를 한 과로 통합하는 처리를 시사하고 있다.

느릅나무과의 세 屬間的 관계는 ANC의 포함 여부에 따라 다소 차이가 있다. 즉 포함할 때는 느티나무屬(ZEL)이 느릅나무屬(ULM)과 姉妹群인데 반해, 포함하지 않을 때는 느티나무屬이 느릅나무屬의 祖上의 位置에 놓이게 된다.

APH쪽 分系組에서 푸조나무屬(APH)은 모든 分系樹에서 가장 먼저 分枝되어 나온다. Fig. 3과 4를 보면 APH는 葉脈(형질 6)이 還走脈-緣走脈이고 flavonoids(형질 23)은 flavonols를 갖는데 반해, 나머지 속들은 환주맥과 glycoflavones를 가져, 명확하게 구별이 되나 Fig. 1과 2에서는 형질 11(꽃의 性 分布)에 있어서 모두 單性花이나 팽나무屬(CEL)만 雜性花를 가져 前述한 바와 같이 收斂性이 강한 형질로 看做해야 할 것이다. 나머지 세 속의 관계는 Fig. 1과 2에서는 팽나무屬(CEL)이 먼저 分枝되는 것으로, Fig. 3과 4에서는 세 속이 같은 뿌리에서 분지된 것으로 나와 차이가 있다. 原資料로 가서 이들 간의 類似度指數를 계산해보면 CEL과 PTE가 3, CEL과 TRE가 4, PTE와 TRE가 3으로 CEL의 나머지와 분리 및 PTE와 TRE가 서로 가장 가까운 姉妹群이라고 보는데 대해 큰 의미를 부여할 수 없을 것으로 보인다.

## 考 察

本 分系分析의 결과는 上位水準에서 뽕나무과의 닳나무屬, 팽나무과, 느릅나무과, Barbeyaceae의 單基準屬인 *Barbeya*屬의 네 그룹으로 나뉘고 이들의 類集順序는 기록된 순서와 같음을 보여주었다. 본 연구에서 조사된 24개의 質的形質에 의하면 이같은 그룹은 여러 形質差異에 의해 類推된 것임으로 標本誤差가 그리 크지 않을 것으로 믿어진다.

네 그룹중에서 가장 遠緣인 *Barbeya*屬은 分系樹의 가장 밑부분에 分枝되어 가장 原始的이며 假想的 共通祖上과 가장 가까운 分類群임을 보이고 있다. 또한 네 그룹에서 科를 分離시킨다면 제일 먼저 Barbeyaceae를 떼어내야 함을 알 수 있었다. 이 결과는 느릅나무과(Engler, 1897; Engler & Diels, 1936; Melchior, 1964)로부터 Barbeyaceae科를 분리시킨 處理(Rendle, 1916; Hutchinson, 1959; Takhtajan 1959; Cronquist, 1968)를 지지하는 한편, 췌기풀目(Urticales)의 가장 원시적인 科라는 見解(Cronquist, 1981)를 지지해 주었다.

뽕나무과의 1屬인 닳나무屬은 팽나무과의 *Trema*屬과 姉妹群을 形成하며 팽나무과와 近緣關係를 보여준다. 이는 팽나무과가 느릅나무과보다는 오히려 뽕나무과와 더 밀접하게 관련이 있다는 견해(Grundzinskaya, 1967)와 잘 일치한다. 이같은 견해는 다른 췌기풀目的 몇개 科의 屬들(*Cannabis*, *Ficus*, *Boehmeria*)이 팽나무과에 혼한 *Celtis*-type의 開葉(vernation)을 하나, 느릅나무과는 그들만의 獨特한 型인 *Holoptelea*-, *Zelkova*-, *Ulmus*-type의 開葉을 하는 점(Terabayash, 1991)과 일치한다. 한편 核型을 보면 팽나무과가 뽕나무과와 마찬가지로 현저히 많은 中部 내지 次中部染色體를 가진 점(Oginuma *et al.*, 1990)도 이같은 견해와 잘 일치한다. 따라서 본 결과와 引用한 文獻에 依據한다면, 뽕나무과

는 느릅나무亞科보다는 팽나무亞科와 더 가까운 관계가 있으며, 이들을 亞科水準에 놓는다면 느릅나무亞科는 科의 水準으로昇格되어야 妥當함을 강력하게 示唆한다. 그러나 分類學的 處理를 위해서는 이들에 속하는 모든 또는 대부분의 分類群으로부터, 본 연구에서 사용한 형질은 물론 다른 여러가지 형질을 조사해서 結論을 내려야 할 것이다.

본 결과는 느릅나무亞科(Engler, 1893; Hutchinson, 1967; Sweitzer, 1971)가 상당히 同質的인 그룹임을 보여준다. 즉 팽나무亞科와는 9형질, Barbeyaceae와는 최소한 12형질, 뽕나무科와는 15형질이 차이가 있어, 형질을 列擧할 필요도 없이 獨立된 分類群으로의 처리를 지지하고, 따라서 果實 특징 하나 때문에 느티나무亞科를 獨立시킨 Nakai(1952)의 處理는 妥當성이 약한 것으로 判斷된다. 또한 본 연구는 많은 질적 형질의 차이로 위에서도 언급한 바와 같이 獨立된 느릅나무科로의 처리를 지지한다(Grundzinskaya, 1967).

한편 Grundzinskaya(1967)는 꽃 形態에서 느릅나무亞科가 팽나무亞科 보다 더 원시적임을 지적했으나, 本 結果에서는 가상적 共同조상으로부터 느릅나무亞科는 6개의 형질변화가 있는데 반해 팽나무亞科는 3개의 형질변화 밖에 보여주지 않아 느릅나무亞科가 좀 더 진화된 분류군임을 보여주었다. 이같은 사실은 느릅나무亞科가 細胞學的으로 유도된 형질인 非多孔性種皮(non-perforated seed coat)를 가진 점에서(Takaso & Tobe, 1990), 花粉學的으로도 유도된 완전히 顆粒性 外表壁(granular ectexine)을 가진 점에서(Takahashi, 1989), 花粉發生學的으로 특수화되고 복잡한 過程을 겪는 점에서(Rowley & Rowley, 1986) 지지해 준다.

푸조나무屬은 팽나무亞科 分系組에서 나머지 屬들보다 먼저 區別되는데, 이는 原始 팽나무亞科에서 초기에 分枝된 孤立된 分類群임을 指摘한 見解(Oginuma *et al.*, 1990; Takaso & Tobe, 1990)와 잘 一致한다.

中國 特産인 *Pteroceltis*屬과 日本과 東南亞에 分布하는 *Trema*屬은 팽나무屬과는 2가지 형질 차이가 있고, 여기에 한 두 형질이 더 변화해서 다소 發達한 것 처럼 보이나 그리 중요성을 부여하기에는 부족하다고 생각된다. 또한 이들은 닥나무屬과 상당히 가까운 類緣關係를 보여 앞으로 이들에 대해서 연구하면 흥미로울 것으로 생각된다.

本 研究는 韓國에 棲息하는 限定된 屬들과 일부 中國과 日本에 서식하는 屬들을 對象으로 했지만, 앞으로 다루지 않은 다른 세계적인 屬들을 포함시키고, 뽕나무科는 물론 췌기풀目に 속하는 近緣科를 調査한다면 느티나무科와 췌기풀目に 대한 系統을 이해하고 自然的인 分類體系를 樹立하는데 寄與할 수 있을 것이다.

## 摘 要

韓國産 느릅나무科의 屬間 類緣關係를 파악하기 위해 2개의 群外群을 포함하여 9屬으로부터 조사한 24形質을 토대로 分枝分析하였다.

本 結果는 Barbeyaceae科가 느릅나무科 보다 原始的이며, 팽나무亞科는 느릅나무亞科보다 닥나무屬(뽕나무科)과 더 가까운 類緣關係를 보여준다는 見解를 지지하였다. 또한 팽나무亞科는 異質的인 分類群으로 이루어진데 반하여 느릅나무亞科는 同質的인 分類群으로 이루어졌

으며, 後者는 前者보다 進化된 分類群임을 보여주었다. 푸조나무屬은 원시 팽나무亞科에서 進化 初期에 分枝된 孤立된 分類群임을 보여주었다. 느티나무屬은 느릅나무屬과 시무나무屬과 姊妹群을 이루어 느릅나무亞科에 包含되는 見解를 支持하였다.

## 引用文獻

- 李相泰, 金茂烈. 1985. 韓國產 느릅나무과의 花粉學的 研究. 植物分類學會誌 15: 163-174.  
 李昌福. 1980. 大韓植物圖鑑. 鄉文社, 서울.
- Bechtel, A. R. 1921. The floral anatomy of the Urticales. *Amer. J. Bot.* 8: 386-410.
- Behnke, H.-D. 1989. Sieve-element plastids, phloem proteins, and the evolution of flowering plants. IV. Hamamelidae. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, Vol. 1. Introduction and "lower" Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40A: 105-128. Clarendon Press, Oxford.
- Berg, C. C. 1989. Systematics and phylogeny of the Urticales. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, Vol. 2: Higher Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40B: 193-220. Clarendon Press, Oxford.
- Bessey, C. E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109-164.
- Crawford, D. H. 1978. Flavonoid chemistry and angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 44: 431-456.
- Cronquist, A. 1968. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. Houghton Mifflin, Boston.  
 ———. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- Engler, A. 1893. Ulmaceae. *In* A. Engler (ed.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Vol. 3. Borntraeger, Berlin.  
 ——— and L. Diels. 1936. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Gebrueder Borntraeger, Berlin.
- Fahn, A. 1982. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- Giannasi, D. E. 1978. Generic relationships in the Ulmaceae based on flavonoid chemistry. *Taxon* 27: 331-344.  
 ———. 1989. Phytochemical aspects of phylogeny in Hamamelidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73: 417-437.
- Grundzinskaya, I. A. 1967. The Ulmaceae and reasons for distinguishing the Celtidoideae as a separate family Celtidaceae Link. *Bot. Zhur.* 52: 1723-1749.
- Harbone, J. B. 1977. Flavonoids and the evolution of the angiosperms. *Biochem. Syst. Ecol.* 5: 7-22.
- Hickey, L. J. and J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 538-589.
- Hufford, L. D. and P. R. Crane. 1989. A preliminary phylogenetic analysis of the "lower" Hamamelidae. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, Vol. 1: Introduction and "lower" Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40A: 175-92. Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J. and S. Blackmore. 1989. A review of the classification of the Moraceae. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*,

- Vol. 2: Higher Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40B: 221-251. Clarendon Press, Oxford.
- Hutchinson, J. 1959. The Families of Flowering Plants. Vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
- \_\_\_\_\_. 1967. The Genera of Flowering Plants. ed. 2. Vol. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Manchester, S. R. 1989. Systematics and fossil history of the Ulmaceae. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, Vol. 2: Higher Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40B: 221-251. Clarendon Press, Oxford.
- Melchior, H. 1964. Ulmaceae. *In* H. Melchior (ed.), A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. ed. 12. Vol. 2. Gebrueder Bornstraeger, Berlin.
- Nakai, T. 1952. A Synoptical Sketch of Korean Flora. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo 31: 42.
- Nixon, K. C. 1989. Origin of Fagaceae. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, Vol. 2: Higher Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40B: 23-43. Clarendon Press, Oxford.
- Oginuma, K., P. H. Raven and H. Tobe. 1990. Karyomorphology and relationships of Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). Bot. Mag. Tokyo 103: 113-131.
- Rendle, A. B. 1916. Barbeyaceae. *In* D. Prain (ed.), Flora of Tropical Africa. Vol. 6, sect. 2, pt. 1. L. Reeve and Col, London.
- Ross, H. H. 1973. Biological Systematics. Addison Wesley Publ., Reading, Mass.
- Rowley, J. R. and J. S. Rowley. 1986. Ontogenetic development of microspores of *Ulmus* (Ulmaceae). *In* S. Blackmore and I. K. Ferguson (eds.), Pollen and Spores: Form and Function. pp. 19-33. Academic Press, London.
- Sweitzer, E. M. 1971. Comparative anatomy of Ulmaceae. J. Arnold Arbor. 52: 523-585.
- Takahashi, M. 1989. Pollen morphology of Celtidaceae and Ulmaceae: a reinvestigation. *In* P. R. Crane and S. Blackmore (eds.), Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, Vol. 2: Higher Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40B: 253-265. Clarendon Press, Oxford.
- Takaso, T. and H. Tobe. 1990. Seed coat morphology and evolution in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). Bot. Mag. Tokyo 103: 25-41.
- Takhtajan, A. L. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Gustav Fisher, Jena.
- \_\_\_\_\_. 1969. Flowering Plants: Origin and dispersal. Smithsonian Inst., Washington D.C.
- Terabayashi, S. 1991. Vernation patterns in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales), and their evolutionary and systematic implications. Bot. Mag. Tokyo 103: 1-13.
- Thorne, R. F. 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso 6: 57-66.
- Walker, J. W. and J. A. Doyle. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: Palynology. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 664-723.
- Zavada, M. S. 1983. Pollen morphology of Ulmaceae. Grana 22: 23-30.