

참느릅나무의 개화, 수분 및 결실 특성에 관한 연구^{1a}

김갑태^{2*} · 김희진³ · 추갑철⁴

Study on Flowering, Pollination and Samara Characteristics of Chinese elm, *Ulmus parvifolia* in Wonju, Korea^{1a}

Gab-Tae Kim^{2*}, Hoi-Jin Kim³, Gab-Cheul Choo⁴

요약

참느릅나무가 많은 쭉정이 시과를 생산하는 원인을 구명하고자 원주지역에서 생육하는 22그루의 참느릅나무 성목의 개화, 수분 및 시과특성을 3년간 조사하였다. 참느릅나무는 당년지 엽액에 양성화가 달리는 화서를 형성하고, 꽃은 응예선숙, 자예선숙 및 응예이숙 하는 등의 독특한 성 형태를 가지고 있었다. 참느릅나무는 대부분의 느릅나무속 수종들과는 달리 타가수분하며 부분적이나마 충매한다는 사실이 새롭게 밝혀졌다. 충실시과의 비율의 평균값은 연도별로 고도의 통계적 유의차가 인정되었으며, 2009년 65.6%로 가장 높았으며, 2010년 42.9%, 2011년 37.5%로 현저히 낮아졌다. 이는 화분비산에 영향하는 강수량이나 강우일수, 화아분화기인 봄철의 저온 등에 영향을 받은 것이라 사료된다. 이상의 결과를 통하여 참느릅나무는 자가불화합성을 지니고 수분실패로 많은 쭉정이시과를 생산하는 것이라 사료된다. 앞으로 쭉정이시과를 생산하는 주요 수목의 전략, 수분시스템 등에 대한 많은 연구가 필요할 것이라 판단된다.

주요어: 쭉정이시과, 충실시과, 자가불화합성, 꿀벌

ABSTRACT

To examine the reason of empty samara production of Chinese elm, *Ulmus parviflora*, twenty two planted trees in Wonju-si were monitored for three years in terms of their flowering, pollination system and samara characteristics. Inflorescences with bisexual flowers of Chinese elm are developed in the leaf axils on the twigs. Dichogamous flowers are varied with protogynous and protandrous flower, and stamens in some bisexual flowers are developed in separated time on a inflorescence or a tree. It is revealed newly that the flower of Chinese elm is out-crossed and partially insect(*Apis mellifera*) pollinated. The ratios of sound samara are significantly differed among years, the highest values 65.5% were shown in 2009, lowered 42.9% in 2010, and the lowest 37.5% in 2011. This result might be affected by mean daily precipitation and number of rainy days during the flowering date, and lower temperature during the floral initiation stage, especially in 2011. These findings suggest that Chinese elm has self-incompatibility strategy and much pollination failure resulted in a production of much empty samaras. Further researches on the empty-seed production strategies and pollination

1 접수 2012년 6월 26일, 수정(1차: 2012년 8월 29일), 계재확정 2012년 8월 30일

Received 26 June 2012; Revised(1st: 29 August 2012); Accepted 30 August 2012

2 상지대학교 산림과학과 Dept. of Forest Sciences, Sangji Univ., Wonju(220-702), Korea

3 국립산림품종관리센터 Dept. of Seed and Seedling Management, Kor. For. Seed and Var. Center, Chungju(380-941) Korea

4 경남과학기술대학교 산림자원학과 Dept. of Forest Resources, Gyeongnam Nat'l Univ. Jinju(660-758), Korea

a 이 논문은 본 학회 학술대회 제22권 1호에 발표(Kim et al., 2012)한 내용을 보완 후 심사를 거쳐 발전시킨 것임.

* Corresponding author(gtkim@sangji.ac.kr)

system of major tree species might be needed.

KEY WORDS: EMPTY SAMARA, SOUND SAMARA, SELF-INCOMPATIBILITY, *Apis mellifera*

서 론

참느릅나무(Chinese elm, *Ulmus parvifolia* Jacq.)는 공모양의 수관을 갖는 낙엽소교목으로 중국, 한국, 일본에 자생한다. 꽃은 엽액에 8-9월 모여 피며 엽병은 2-4mm이고, 시과는 난형으로 1cm 정도의 타원형 열매의 가운데 위치한다. 참느릅나무는 늦게까지 녹색을 유지하며, Dutch Elm Disease에 저항성을 가진다(Krüssmann, 1978). Hans(1981)는 아놀드 수목원의 느릅나무속 11종- *U. americana*, *U. carpinifolia*, *U. glabra*, *U. japonica*, *U. laciniata*, *U. laevis*, *U. procera*, *U. rubra*, *U. pumila*, *U. thomasii* and *U. wilsonia*-을 조사하여 11종은 자가수분을 하고, 자옹이 숙은 다른 종간의 화합성과 관련되어 있을 것이라 보고하였다. 느릅나무과 수목들은 바람에 의한 수분을 하며, 화서는 눈이 떨어져 꽃만 피우는 유한화서형(Kim and Lee, 1989)이다. Charlesworth and Charlesworth(1987)는 자가수분은 식물의 유전적 다양성과 적응성을 떨어뜨린다고 하였으며, Freeman *et al.*(1997)은 자식약세를 피하기 위한 식물의 진화에서 보이는 성형태의 이형성, 성전환 등의 정도는 풍매, 충매의 수분방법과 생태적 특성에 관련되어 있음을 보고하였다. Sijacic *et al.*(2004)은 많은 현화식물은 자가불화합성 기작을 통해 자가수분을 막고 타가수분을 조장하며, S-RNase가 화분의 S-allele와 상호작용하여 동일개체의 화분판이 암술에서 생장을 억제함을, Takayama and Isogai(2005) 자가불화합성은 다수의 현화식물에서 자가수분을 막아 종내의 유전적 다양성을 확보하는 데 매우 중요하며, 이는 다형성을 보이는 S유전자좌에 의해 조절된다고 보고하였다. Lopez-Almansa and Gil(2003)는 느릅나무속에 속하는 유럽느릅나무(*U. minor*)는 야외에서 78.9%가 쭉정이 열매였으며, 수분이 이루어지지 않은 가지에서 특히 많았고, 유전변이가 낮은 집단에서 단위결실한다고 하였고, Lopez-Almansa *et al.*(2003)은 유럽느릅나무 자성불임현상과 이는 정상적으로 화분을 날리지만 자에는 수분 전에 괴사하는 형태와 꽂가루도 정상적으로 날리고 상당한 시과도 결실하는 개체가 있음을 밝혔다. Ghazoul and Satake(2009)는 목본식물은 충실히 열매 생산량보다 훨씬 많은 꽃을 피우고 발육과정에서 다수가 소실되며, 모수가 조기에 불화합성이거나 근교약세 열매를 소실시키는 것은 자원손실을 최소화한다고 보고하

였다.. 그러나 일부의 목본식물에서 자가수분 또는 근교약세 열매가 발육단계의 후반까지 남아있다. 이런 열매는 종실가해 해충의 싱크로 역할하여 활력있는 시과의 비산전 피식율을 줄이는 중요한 역할을 하며, 즉 자가수분된 시과가 해충의 공격이 활발한 시기까지 발육하여 타가수분된 시과를 위하여 희생한다는 희생적 자매 가설(sacrificial sibling hypothesis)을 주장하였다. 이러한 예는 유타 향나무(*Juniperus osteosperma*)의 쭉정이 시과 생산은 박새류(*Parus inornatus*)에 의한 종자피식율을 줄이고(Fuentes and Schupp, 1998), 야생의 설탕당근(*Pastinaca sativa*)의 쭉정이 종자생산은 설탕당근 종자 가해해충(*Depressaria pastinacella*)에 대한 유인 방어전략 (Zangerl and Berenbaum, 1991)이라는 보고 등이 있다.

이에 이 연구는 참느릅나무가 많은 쭉정이 시과를 생산하는 원인을 구명하고자 원주지역에서 생육하는 22그루의 참느릅나무 성목을 대상으로 개화, 수분 및 시과특성을 3년간 조사하였다.

재료 및 방법

1. 화기 조사

원주 시내 일원- 우산동 상지대학교 구내, 단구동 근린공원 및 신림면-에 생육중인 참느릅나무 성목 22 그루에 대하여 3년간 해마다 8월 하순부터 9월 초순까지 개체목의 화기구조를 조사하고 필요시 채취하여 화기구조를 10-80x 실체현미경(V8 Discovery, Zeiss, Germany) 하에서 관찰하고 필요한 사진을 촬영하였다.

2. 수분시스템 조사

참느릅나무의 수분시스템을 파악하고자 화서가 자라기 시작한 2011년 8월 14일 5 개체목에 대나무와 망사천(tulle, mesh size 1mm)으로 만든 봉지를 씌우고, 9월 30일 봉지를 걷어내고 시과의 착생여부와 시과활력을 조사하였다. 또한 개화기의 참느릅나무 꽃을 찾아드는 화분매개총을 관찰, 조사하였다.

3. 시과 조사

조사대상 참느릅나무 22그루의 개체목에서 해마다 10월 초순에 개체목당 시과가 달린 가지를 고르게 채취하여 100립씩 2반복으로 충실시과와 쭉정이시과의 수를 측정하였다. 대조구와 봉지 내의 시과는 50립씩 6반복으로 충실시과와 쭉정이시과 수를 조사하였다. 충실시과의 배의 구조를 10-80x 실체현미경 하에서 관찰하고 사진을 촬영하였다.

4. 개화기의 기상인자

2009, 2010 및 2011년, 3년간의 화분비산에 영향하는 개화기, 8월 25일부터 9월 15일까지의 강수량, 강우일수, 일평균 기온 및 상대습도 등 기상인자는 기상청 원주기상대의 자료를 받아서 활용하였다.

5. 통계 분석

화분비산에 영향하는 개화기의 기상자료, 충실시과와 쭉정이시과의 측정치는 연도별 및 봉지 씌우기 유무별로 평균 비교와 유의성 검증은 SPSS(Ver 10.1)를 이용하여 분석하였다.

결과 및 고찰

1. 참느릅나무의 개화 및 수분 특성

참느릅나무는 느릅나무속의 다른 종들이 이른 봄에 개화하는 것과 달리 8월 하순~여 달리나 유한화서형(Kim and Lee, 1989)이나 취산화서는 아니었다. 수술은 보통 4개이며 꽃밥은 자황색이며, 암술머리가 둘로 갈라지고 자방은 시과의 중앙에 1개가 발달한다. 화서내의 꽃들은 암꽃이 먼저 성숙하는 자예선숙(Figure 1B), 수술이 먼저 성숙하는 웅예선숙(Figure 1C)의 꽃들이 있으며, 한 꽃에서 수술의 성숙시기를 달리하는 웅예이숙(Figure 1D) 현상을 보이는 등



Figure 1. Flower of *U. parviflora*

(A: Inflorescence including protogynous and protandrous flowers, B: Protogynous flower, C: Protandrous flower, D: Protoandrous flower showing female developed lately)

화서 내에서도 변이가 심하였다(Figure 1A). 따라서 참느릅나무의 개화는 개체 내에서 다양한 성형태의 꽃이 함께 피는 독특한 성 형태로 판단되었다. 이러한 개화특성은 자가 불화합성이 없다면 바람에 의한 이웃 꽃가루가 암술머리에 안착할 확률은 매우 높을 것이라 판단된다.

참느릅나무 소지에 봉지를 씌운 것(Figure 2A)과 씌우지 않은 소지(Figure 2B, 2D)의 시과를 조사한 결과를 Table 1에 나타내었다. 개화시기에 참느릅나무를 관찰한 결과, 주로 꿀벌(*Apis mellifera*)에 의한 수분이 부분적으로 이루어지는 것을 확인할 수 있었다. 봉지씌우기 유무에 따른 충실시과의 비율은 대조구(봉지를 씌우지 않은)에서 20.2%, 처리구(봉자를 씌운)에서 14.7%로 나타났고, 통계적 유의차는 없었으나, 대조구가 처리구보다 충실시과가 평균 5.5% 가량 많았다. 이러한 차이가 곤충에 의한 수분이 기여하는 부분이라 사료된다. 조사 대상목 중에서 신림면에 생육중인 독립목에서는 해마다 충실시과가 거의 없었다. 이러한 결과는 아놀드 수목원의 봄에 개화하는 비술나무를 비롯한 느릅나무속 11종이 자가수분함을 밝힌 보고(Hans, 1981)와 달리 참느릅나무는 타가수분하며, Kim and Lee(1989)의

Table 1. Means of sound and empty samaras by treatment

Treatment	Control	Bagged	Mean	F-values
Samara status	Sound	20.2±4.83	14.7±5.92	3.11 ^{NS}
	Empty	79.8±4.83	85.3±5.92	
Replications	6	6	12	

^{NS} indicate not significant at 5% level



Figure 2. Pollination and fruiting of *U. parviflora*
(A: Bagging, B: Pollinator, *Apis mellifera*, visiting the flower, C: Young ovules, D: Ripened samaras)

느릅나무속의 수종들은 풍매한다는 보고와 달리 8,9월에 개화하는 참느릅나무는 풍매와 더불어 부분적이나마 충매한다는 사실이 새롭게 밝혀졌다는 의미를 지닌다.

2. 참느릅나무의 시과 특성

참느릅나무의 시과는 충실시과와 쭉정이시과가 함께 성숙하며, 날개를 포함한 시과의 직경은 약 1cm 정도이고 (Figure 3A, 3B), 시과의 중심부에 직경 5mm 정도의 종자 (Figure 3C, 3D)가 들어 있다. 종자에는 1mm 정도의 배가 배젖에 둘러싸여 있다(Figure 3E). 3년간 조사한 참느릅나무의 시과특성 측정치의 평균과 통계처리 결과를 Table 2에 보였다. 개화결실한 조사대상 참느릅나무 개체당 100립씩, 2반복으로 조사한 충실시과의 비율의 평균값은 연도별로 고도의 통계적 유의차가 인정되었으며, 2009년 65.6%로 가장 높았으며, 2010년 42.9%, 2011년 37.5%로 현저히 낮아졌다. 3년간 평균은 쭉정이시과가 50.7%로 충실시과가 49.3%보다 많은 것으로 나타났다. 이러한 결과는 유럽느릅나무(*U. minor*)는 야외에서 78.9%가 쭉정이시과였으며, 수분실패한 가지에서 보다 많았다는 Lopez-Almansa and

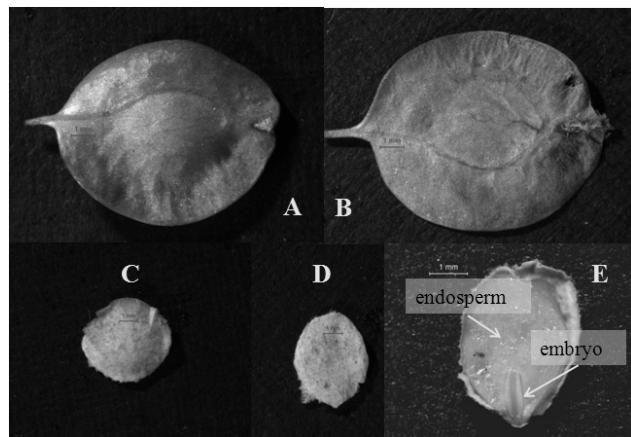


Figure 3. Samara of *U. parviflora*

(A: Sound samara, B: Empty samara, C: Sound seed, D: Empty seed, E: Cross sectional view of the seed)

Gil(2003)의 보고와 유사한 경향이었다. 3년간의 관찰에서 참느릅나무 열매를 가해하는 해충이나 야생동물은 관찰할 수 없어, Ghazoul and Satake(2009), Zangerl *et al.*(1991) 등의 보고처럼 충실종자의 피식율을 줄이기 위한 전략으로 쪽정이 종자를 생산하는 것이 아님을 확인하였다.

참느릅나무는 Hans(1981)가 보고한 비술나무를 비롯한 이른 봄에 개화하는 느릅나무속 11종과 달리 자가불화합성을 가지며, 충실종자 생산에는 타가수분이 필요하다는 사실을 확인하였다. 참느릅나무의 개화기(8월 25일부터 9월 15일까지) 화분비산에 영향하는 기상인자(3년간의 일평균기온, 강수량, 강우일수 및 상대습도)의 평균과 통계처리 결과를 Table 3에 보였다. 기상자료는 기상청 원주기상대의 자료를 활용하였다. 참느릅나무 충실종자는 2009년에 가장 많았고 2010년 2011년에는 상대적으로 적었으며, 이는 화분비산에 영향하는 강수량이나 강우일수 등에 영향을 받은 것이라 사료된다. 2009년에 비하여 개화기의 일평균 강수량이나 강우일수가 2010, 2011년에 높았음은 이를 뒷받침 하며, 2011년의 경우 봄철의 저온과 잦은 강우로 광합성량이 부족하여 가장 낮은 충실종자율을 보인 것이라 추정된다.

Table 2. Means of sound and empty samaras by the year

Year		2009	2010	2011	Mean	F-values
Samara status	Sound	65.6a±3.86	42.9b±4.36	37.5b±4.44	49.3±2.66	12.79**
	Empty	34.4a±3.86	57.1b±3.86	62.5b±4.44	50.7±2.66	
Replications		42	40	38	118	

** indicate significances at 1% level

Differences in letters in horizontal rows indicate significant difference at 5% level for Duncan test

Table 3. Means of precipitation and relative humidity, and rainy days during the flowering date of *U. parviflora*, from Aug. 25 to Sept. 15 by the year

Year	2009	2010	2011	F-values
Precipitation/day (mm)	1.6a±4.5	15.9b±26.8	3.0a±9.6	4.46*
Relative humidity (%)	67.6a±6.7	78.2b±7.3	70.9a±8.9	11.0**
Rainy days	3/22	16/22	8/22	

* and ** indicate significances at 5% and 1% levels, respectively

Differences in letters in horizontal rows indicate significant difference at 5% level for Duncan test

참느릅나무는 유전적 다양성과 적응성을 확보(Charlesworth and Charlesworth, 1987)하기 위하여 자가수분을 회피하고, Matton *et al.*(1994), Takayama and Isogai (2005)의 보고와 같이 암술 조직에서 동일개체의 화분이 수정하는 것을 방해하는 것이라 사료된다. 유럽 느릅나무에서 Lopez-Almansa *et al.*(2004)의 주장처럼 자가수분된 배는 발육이 지연되고 배로 저장양료가 축적되지 못하거나, Sijacic *et al.*(2004)이 밝힌 S-RNase가 화분의 S-allele와 상호작용하여 동일개체의 화분관이 암술에서 생장을 억제함을 통하여 쪽정이종자가 생기는 것이라 추정된다.

이상의 결과를 통하여 참느릅나무는 자가불화합성을 지니며, 당년지 엽액에 양성화가 달리나 웅예선숙, 자예선숙 및 웅예이숙 등의 잡성화이고 일부 충매하나 바람에 의한 타가수분을 선택하고 있음을 확인하였다. 참느릅나무는 많은 쪽정이종자를 생산하며, 이는 대부분이 타가수분의 실패로 인한 것임을 확인하였다. 앞으로 쪽정이종자를 생산하는 국내 자생수종들에 대한 수분시스템, 충실종자 보호전략 등에 대한 많은 연구가 필요할 것이라 판단된다.

인용문헌

- Charlesworth, D. and B. Charlesworth(1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 137-168.
- Freeman, D.C., J.L. Doust, A. Ali-Kebawy, K.J. Miglia and E.D. McArther(1997) Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy. The Botanical Review 63(1): 65-92.
- Fuentes, M. and E.W. Schupp(1998) Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. Evolutionary Ecology 12: 823-827.
- Ghazoul, J. and A. Satake(2009) Nonviable seed set enhances plant fitness: the sacrificial sibling hypothesis. Ecology 90(2):

- 369-377.
- Hans, A.S(1981) Compatibility and crossability studies in *Ulmus*. Silvae Genetica 30(4-5): 149-152.
- Kim, G.T., H.J. Kim and G.C. Choo(2012) A Study on Flowering, Pollination and Samara Characteristics of Chinese elm, *Ulmus parvifolia* in Korea. Pro. Kor. Soc. Env. Eco. Con. 22(1): 99-102. (in Korean)
- Kim, M.Y. and S.T. Lee(1989) Taxonomical study of the Korean Ulmaceae. Korean Journal of Plant Taxonomy 19(1): 31-78.
- Krüssmann, G.(1978) Manual of Cultivated Broad-leaved Trees & Shrubs. Timber Press, Portland, Oregon, 510pp.
- Lopez-Almansa, J.C. and L. Gil(2003) Empty samara and parthenocarpy in *Ulmus minor* s.l. in Spain. Silvae Genetica 52(5-6): 241-243.
- Lopez-Almansa, J.C., Pannell, J.R. and L. Gil(2003) Female sterility in *Ulmus minor*(Ulmaceae): A hypothesis invoking the cost of sex in a clonal plant. American Journal of Botany 90(4): 603-609.
- Lopez-Almansa, J.C., Yeung, E.C. and L. Gil(2004) Aberrant seed development in *Ulmus minor* (Ulmaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 145: 455-467.
- Matton, D.P., N. Nass, A.E. Clarke and E. Newbigin(1994) Self-incompatibility: How plants avoid illegitimate offspring. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 91: 1,992-1,997.
- Sijacic, P., X. Wang, A.L. Skirpan, Y. Wang, P.E. Dowd, A.G. McCubbin, S. Huang and T. Kao(2004) Identification of the pollen determinant of S-RNase-mediated Self-incompatibility. Nature 429: 302-305.
- Takayama, S. and A. Isogai(2005) Self-incompatibility in plants. Annual Review of Plant Biology 56: 467-489.
- Zangerl, A.R. and M.R. Berenbaum(1991) Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defence against a specialist herbivore. Evolutionary Ecology 5: 136-145.