형태학적 분계분석에 의한 한국산 쑥의다리속(*Thalictrum* L.) 식물의 계통학적 연구

박성준 · 박선주*
영남대학교 생물학과

Systematics of Korean *Thalictrum* L. based on a morphological cladistic analysis

Seongjun Park and Seon-Joo Park*

Department of Biology, Yeungnam University, Gyeongsan 712-749, Korea

적 요: 한국산 쑥의다리속 식물의 계통 및 유연관계를 밝히기 위해 39개의 형태 형질을 바탕으로 Maximum parsimony와 Neighbor-joining을 분석하였다. 식물재료는 한국 고유종을 포함해 내군 21분류군과 외군 1분류군이 사용되었다. 쑥쑥의다리절과 금쑥의다리절은 각각 100% 부트스트랩 값과 83% 부트스트랩 값으로 단계통군을 형성하였고, 금쑥의다리절은 쑥쑥의다리절의 자매군으로 나타났다. 꽃쑥의다리절과 산쑥의다리절은 측계통군을 형성하였다. 그늘쑥의다리를 제외한 산쑥의다리절은 방사상분지로 나타났다. 쑥의다리절과 발톱쑥의다리절은 각각 독립적인 분계군을 형성하였다. 쑥의다리속 식물에서 주요한 형질인 수술의 모양은 곤봉형이 가장 원시적이며, 원시적인 곤봉형에서 봉형, 그리고 싹형으로 파생되는 것으로 나타났다. 수술의 형태는 수분방법(충매, 풍매), 개화시 꽃받침의 존재유무 등 쑥의다리속 식물의 꽃 진화에도 관련되어 있다고 판단된다.

주요어: 쑥의다리속, 분계분석, 진화, 형태형질

ABSTRACT: We used Maximum parsimony and Neighbor-joining to investigate phylogenetic relationship of the genus *Thalictrum* in Korea with 39 morphological characters. The plant materials were used for ingroup 21 taxa and outgroup 1 taxon including a Korean endemic plant. This study confirmed that Sect. *Thalictrum* and Sect. *Camptonotum* formed monophyletic group by 100% and 83% bootstrap values respectively, and Sect. *Camptonotum* appeared to be Sect. *Thalictrum*'s sister group. Sect. *Erythrandra* and Sect. *Physocarpum* formed paraphyletic groups. Sect. *Physocarpum* except *T. osmorhizoides* appeared to be polytomy. Sect. *Tripterium* and Sect. *Omalophysa* formed an independent clade. The shape of stamen is the important character representing the phylogenetic pattern of the genus *Thalictrum*; the bat and filiform types might be derived from clavate type. The pollination patterns (entomophily, anemophily), and presence of calyx at flowering time may also be related to the evolution of the *Thalictrum* flowers.

Keywords: cladistic analysis, evolution, morphological characters, *Thalictrum* L.

쑥의다리속(*Thalictrum* L.) 식물은 미나리아재비과(Ranunculaceae Juss.)에 속하며, 쑥의다리아과(Thalictrioideae Heintze)에 포함되는 다년생 초본이다. 약 200여종이 유라시아, 아프리카, 말레시아(Malesia), 아메리카 등의 온대에서 한랭대 또는 고산대까지 분포하며, 드물게 아열대에 분포한다. 꽃잎이 없고, 배주가 거꾸로 달리며, 수과 측면에 뚜

렷한 가로 맥이 있는 특징으로 과 내에서 다른 속과 뚜렷이 구분된다(Tamura, 1995).

쑥의다리속의 절을 구별하기 위해서는 수술대의 확장 정도, 약의 모양, 약의 털의 유무, 수과의 날개와 능선의 유무, 수과의 팽창 정도 등이 식별형질로 사용되었으며, 종 동정에는 뿌리의 모양, 잎의 모양, 수술과 암술의 모양, 수과의 부리 및 과병의 길이, 수과와 잎의 털 유무의 형질이 사용되었다(Boivin, 1944; Tamura, 1992, Park and Park, 2008).

*Author for correspondence: sjpark01@ynu.ac.kr

평의다리속 식물은 De Candolle (1818)이 주로 수과의 형질을 기초로 Sect. *Tripterium*, Sect. *Physocarpum*, Sect. *Thalictrum*으로 분류하였으며, Lecoyer (1885)는 암술과 꽃받침의 길이를 비교하여 Sect. *Macrogyne*s와 Sect. *Microgyne*s로 분류하였고, Prantl (1888, 1891)은 수과의 배측과 복측의 굴곡 정도에 따라 Sect. *Camptonota*와 Sect. *Camptogastra*으로 분류하였다. Boivin (1944)는 암술과 꽃받침의 길이비교와 성별을 기준으로 Subg. *Thalictrum*, Subg. *Lecoyerium* 등 2개의 아속으로 분류하였다. Tamura (1968, 1992, 1995)는 Boivin (1944)의 분류체계에서 2아속을 기본으로 절을 수정하여 최종적으로 Subg. *Thalictrum*은 Sect. *Camptonotum*, Sect. *Erythrandra*, Sect. *Thalictrum*, Sect. *Platycarpa*, Sect. *Dipterium*, Sect. *Anemonella*, Sect. *Physocarpum*, Sect. *Omalophysa*, 및 Sect. *Tripterium*으로 정리하고, Subg. *Lecoyerium*은 Sect. *Macrogyne*s, Sect. *Camptogastrum*, Sect. *Pelteria*, Sect. *Heterogamia*, 및 Sect. *Leucocoma*로 분류체계를 정리하였다(Table 1). 한편적으로는 Emura (1972)가 일본산 및 유라시아산 평의다리속을 대상으로 특히, 수과의 구조를 재검토하여 Subg. *Thalictrum*을 Sect. *Camptonotum*, Sect. *Physocarpum*, Sect. *Omalophysa*, Sect. *Baicalensia*, Sect. *Thalictrum*, Sect. *Purpurea*, Sect. *Erythrandra*, Sect. *Actaeofolia*, 및 Sect. *Tripterium*으로 구분한 바 있다.

한국산 평의다리속 식물에 대한 연구는 Matsumura (1895)가 *Thalictrum coraiense*를 신종으로 기재한 이후, Palibin (1898), Komarov (1903), Nakai (1909, 1911, 1914)에 의하여 분포 또는 신종이 발표되었고, Nakai (1952)는 한국 식물을 총정리하면서 평의다리속을 12종 9변종 1품종으로 정리하였다. 그 외에 Mori (1921), Chung *et al.* (1937, 1949), Park (1949), Chung (1957), Lee and Ahu (1963), Lee (1969), Park (1974), Kitagawa (1979), Lee (1980), Yang (1986), Lee (1996a), Lee (1996b), Park (2007) 등 주로 향명

집이나 명감류에 기재하거나 도감류에 기록하는 정도였다. 그리고 분류학적 연구로는 Tamura (1953)가 일본, 쿠릴, 사할린, 및 한국의 평의다리속 식물에 대해 분류학적 연구를 수행하였고, Lee (1970)가 남한에 분포하는 6분류군을 대상으로 뿌리, 줄기, 잎 표면의 해부학적 연구를 수행하였으며, 그 후 Lee (1971)는 남한에 분포하는 7분류군을 대상으로 세포학적 연구를 수행하였다. 또한, Lee (1973)는 한국산 *T. thunbergii* var. *hypoleucum*에 대하여 세포학적 연구를 수행하였으며, Jeon *et al.* (2007)은 한국산 평의다리속 식물의 화분학적 연구 및 분류학적 재검토를 수행하였다. 최근 Park and Park (2008)은 한국산 평의다리속 식물에 대해 뿌리, 잎, 화서, 꽃, 수술, 암술, 열매 등 형태 형질의 종합적인 검토를 통하여 학자들 간의 종구별에 관한 혼동 등의 문제점을 해결하였고, 수술의 모양을 기준으로 새로운 검색표를 작성하였다.

이와 같이 한국산 평의다리속 식물의 연구는 해부, 세포, 화분, 형태 등 분류학적 연구만 일부 수행되었을 뿐이고 계통 또는 유연관계에 대한 연구는 전무하다. 따라서 본 연구는 형태 형질을 이용한 분계학적 분석을 통해 한국산 평의다리속 식물의 계통유연관계를 규명하고, 형질의 분류학적 가치를 확인하며, 분계도로부터 평의다리속 식물의 주요 형질의 변화를 추적하고자 하였다.

재료 및 방법

분류군: 본 연구에 사용된 내군(ingroup)은 Park and Park (2008)에 의해 사용된 분류군들을 바탕으로 선정하였으며, 연구기간에 발견된 *T. minus*의 polymorphic species인 2개체를 추가하였다. 외군(outgroup)은 Watrous and Wheeler (1981)에 의거하여 Fu (1990)에 따라 한국에 자생하고 있는 만주바람꽃속(*Isopyrum* L.)의 만주바람꽃을 선정하였다(Table 2).

Table 1. Comparison of Classification system of *Thalictrum* L.

De Candolle (1818)	Lecoyer (1885)	Prantl (1888)	Boivin (1944)	Tamura (1968)	Tamura (1992)	Tamura (1995)
Sect. <i>Tripterium</i>	Sect. <i>Macrogyne</i> s	Sect. <i>Camptonotum</i>	Subg. <i>Thalictrum</i>	Subg. <i>Thalictrum</i>	Subg. <i>Thalictrum</i>	Subg. <i>Thalictrum</i>
Sect. <i>Physocarpum</i>	Sect. <i>Microgyne</i> s	Sect. <i>Camptogastrum</i>	Sect. <i>Homothalictrum</i>	Sect. <i>Piuttia</i>	Sect. <i>Piuttia</i>	Sect. <i>Camptonotum</i>
Sect. <i>Euthalictrum</i>			Sect. <i>Genuina</i>	Sect. <i>Camptonotum</i>	Sect. <i>Camptonotum</i>	Sect. <i>Erythrandra</i>
			Sect. <i>Leptostigma</i>	Sect. <i>Erythrandra</i>	Sect. <i>Erythrandra</i>	Sect. <i>Thalictrum</i>
			Sect. <i>Erythrandra</i>	Sect. <i>Anemonella</i>	Sect. <i>Thalictrum</i>	Sect. <i>Platycarpa</i>
			Sect. <i>Physocarpum</i>	Sect. <i>Thalictrum</i>	Sect. <i>Platycarpa</i>	Sect. <i>Dipterium</i>
			Sect. <i>Omalophysa</i>	Sect. <i>Physocarpum</i>	Sect. <i>Dipterium</i>	Sect. <i>Anemonella</i>
			Sect. <i>Tripterium</i>	Sect. <i>Omalophysa</i>	Sect. <i>Anemonella</i>	Sect. <i>Physocarpum</i>
				Sect. <i>Tripterium</i>	Sect. <i>Physocarpum</i>	Sect. <i>Omalophysa</i>
					Sect. <i>Omalophysa</i>	Sect. <i>Tripterium</i>
					Sect. <i>Tripterium</i>	
			Subg. <i>Lecoyerium</i>	Subg. <i>Lecoyerium</i>	Subg. <i>Lecoyerium</i>	Subg. <i>Lecoyerium</i>
			Sect. <i>Cincimeria</i>	Sect. <i>Macrogyne</i> s	Sect. <i>Macrogyne</i> s	Sect. <i>Macrogyne</i> s
			Sect. <i>Camptogastrum</i>	Sect. <i>Boivinia</i>	Sect. <i>Camptogastrum</i>	Sect. <i>Camptogastrum</i>
			Sect. <i>Pelteria</i>	Sect. <i>Pelteria</i>	Sect. <i>Pelteria</i>	Sect. <i>Pelteria</i>
			Sect. <i>Heterogamia</i>	Sect. <i>Lecoyerium</i>	Sect. <i>Heterogamia</i>	Sect. <i>Heterogamia</i>
			Sect. <i>Leucocoma</i>	Sect. <i>Leucocoma</i>	Sect. <i>Leucocoma</i>	Sect. <i>Leucocoma</i>

Table 2. Materials and Collection date of the Korean *Thalictrum* L.

Taxon	Locality	Date	Voucher
Genus <i>Thalictrum</i> L. 쑥의다리속			
Subgenus <i>Thalictrum</i>			
Section <i>Tripterium</i> DC. 쑥의다리절			
<i>T. aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i> Regel & Tiling	GW: Hyangrobong	20040716	P010 (YNUH)
아시아쑥의다리	GW: Mt. Seolak	20050815	P063 (YNUH)
Section <i>Erythrandra</i> B.Boivin 꽃쑥의다리절			
<i>T. baicalense</i> Turcz. 바이칼쑥의다리	China: Mt. Jangbaek	20010730	s.n. (SKK)
	HN: Seoheung-gun	19350815	179 (SKK)
<i>T. petaloideum</i> L. 꽃쑥의다리	GN: Busan	20050616	P036, P037 (YNUH)
	JN: Yeosu-si	20060521	P134, P135 (YNUH)
	GW: Yeongwol-gun	20070702	P171-P178 (YNUH)
<i>T. sachalinense</i> Lecoy. 뫇쑥의다리	YG: Mt. Baekdu	19710713	11630 (KH)
	HN: Bujeongwon	19340715	2785 (SNU)
Section <i>Actaeofolium</i> (Tamura) Emura 은쑥의다리절			
<i>T. actaeofolium</i> Siebold et Zucc.			
var. <i>actaeofolium</i> 은쑥의다리	GN: Mt. Gaya	20040817	P021 (YNUH)
	Japan: Mt. Samga	20041019	P030-P035 (YNUH)
var. <i>brevistylum</i> Nakai 참쑥의다리	CB: Mt. Minjuji	20040730	P013-P017 (YNUH)
	CN: Mt. Daedun	20050803	P053-P054 (YNUH)
	GB: Mt. Unmun	20060828	P159 (YNUH)
Section <i>Camptonotum</i> Prantl 금쑥의다리절			
<i>T. rochebrunianum</i> Franch. et Sav.			
var. <i>rochebrunianum</i> 금쑥의다리	GW: Pyeongchang-gun	20050816	P066-P071 (YNUH)
var. <i>grandisepalum</i> (H.L.év.) Nakai 큰금쑥의다리	GW: Changdo-gun	19020809	s.n. (TI)
Section <i>Thalictrum</i> 쑥쑥의다리절			
<i>T. minus</i> var. <i>hypoleucum</i> Miq. 쑥쑥의다리	GW: Samcheok-si	20050728	P051 (YNUH)
	GW: Pyeongchang-gun	20050816	P072 (YNUH)
<i>T. minus</i> sp1.	GB: Yeongwol-gun	20060812	Pa02 (YNUH)
<i>T. minus</i> sp2.	GB: Yeongwol-gun	20060812	Pb05 (YNUH)
<i>T. minus</i> var. <i>stipellatum</i> Tamura 긴쑥쑥의다리	JJ: Jeju-si	20060909	P171-P175 (YNUH)
Section <i>Omalophysa</i> Turcz. & Fisch. & C.A.Meyer			
발톱쑥의다리절			
<i>T. sparsiflorum</i> Turcz. & Fisch. & C.A.Meyer 발톱쑥의다리	YG: Mt. Baekdu	19710703	11632 (KH)
	China: Jilin	20010729	s.n. (SKK)
Section <i>Physocarpum</i> DC. 산쑥의다리절			
<i>T. osmorhizoides</i> Nakai 그늘쑥의다리	HB: Mt. Jangbaek	19180719	183 (SKK)
	HB: Gwanmobong	19360717	2838 (SNU)
		19360719	2788 (SNU)
<i>T. tuberiferum</i> Maxim 산쑥의다리	GW: Mt. Jeombong	20040624	P001-P002 (YNUH)
	JN: Mt. Deokyu	20050619	P041-P045 (YNUH)
	JJ: Mt. Halla	20050901	P106-P114 (YNUH)
<i>T. coreanum</i> H. Lév. 연잎쑥의다리	GW: Mt. Seolak	20010701	s.n. (SKK)
	HB: Sansa-myeon	19390801	6245 (KH)
	GW: Pyeongchang-gun	20070825	P181-P184 (YNUH)
<i>T. ichangense</i> Lecoy. ex Oliv. 꼭지연잎쑥의다리	GW: Pyeongchang-gun	20050816	P064-P065 (YNUH)
	CB: Danyang-gun	20050617	P038-P040 (YNUH)
<i>T. punctatum</i> H. Lév. 큰잎산쑥의다리	JJ: Samdo	20050624	51705 (KH)
	JJ: Supseom	20060529	s.n. (KH)
<i>T. uchiyamai</i> Nakai 자주쑥의다리	GN: Mt. Gaya	20040926	P025-P029 (YNUH)
	GB: Mt. Biseul	20050818	P073-P077 (YNUH)
<i>T. sp.</i>	JJ: Mt. Halla	20050831	JJa102 (YNUH)
<i>Isopyrum mandshuricum</i> Kom. 만주바람꽃	GB: Gyeongsan-si	20060326	IM02 (YNUH)

YG: Yanggang-do, HB: Hamgyeongbuk-do, HN: Hamgyeongnam-do, GW: Gangwon-do, CB: Chungcheongbuk-do, CN: Chungcheongbuk-do, GB: Gyeongsangbuk-do, GN: Gyeongsangnam-do, JN: Jeollanam-do, JJ: Jeju-do

형질: 형질과 형질상태의 선택은 Park and Park (2008)의 형태형질을 기본으로 하였으며, 평의다리속 식물의 분류에 중요한 형질(Boivin, 1944; Emura, 1972; Tamura, 1992; Fu and Zhu, 2001)을 검토하여 추가적으로 적용하였다(Table 3).

분계분석: 형질과 형질상태는 MacClade 4.08 (Maddison and Maddison, 2005)을 사용하여 자료행렬(data matrix)을 작성하였다. 자료의 분계적 분석은 PAUP 4.0b10 (Swofford, 2003)을 통하여 최대절약분석(Maximum parsimony analysis)과 Neighbor-joining analysis를 수행하였다. Most parsimonious tree를 위한 heuristic searches는 1000 Random-addition-sequence replications와 TBR branch swapping, ACCTRAN, MulTrees를 사용하였다. 이원(Binary)과 다원형질(multistate character)의

형질상태 변환들은 'unordered'로 설정하고 모든 형질은 'unweighted'로 설정하였다. 또한, Consistency index (CI), Retention index (RI)와 Rescaled consistency index (RC)을 산출(Farris, 1989)하였다. Clades의 지지정도를 평가하기 위한 bootstrap (Felsenstein, 1985) 분석은 PAUP 4.0b10 (Swofford, 2003)을 이용하여 산출하였으며(1000 replicates), Character State Distributions의 최적화는 MacClade 4.08 (Maddison and Maddison, 2005)을 이용하였다.

결 과

한국산 평의다리속 식물의 22개 분류군에 대한 39개 형태학적 형질을 바탕으로 분계분석을 수행하였다. 분계분

Table 3. Characters and character states used in the Cladistic analysis.

1. Plants size (excluding inflorescence)	21. Length of pedicel
0-medium sized (10~60 cm high)	0-less than 15 mm 1-more than 15 mm
1-large (more than 70 cm high)	22. bract
2. Root type	0- absent 1-ovate
0-fibrous 1-tuberous 2-tuberoïd	2-linear to lanceolate
3. Terminal root tuber	23. Anther shape
0-absent 1-present	0-oblong to elliptic 1-linear
4. Hair of Stem	24. Anther hair
0-glabrous 1-pubescent 2-glandular	0-glabrous 1-pubescent
5. Stem striate	25. Anther color
0-absent 1-present	0-white
6. Stem specialized	1-yellow to yellowish green
0-no specialized 1-rhizome 2-stolon	2- purple
7. Leaf stipel	26. Anther apex shape
0-absent 1-present	0-obtuse 1-mucronate
8. Leaf stipule	27. Filament hair
0-absent 1-repand 2-denate	0-glabrous 1-pubescent
9. Length of Petiolule	28. Filament color
0-less than 5 mm 1-more than 10 mm	0-white 1-yellow to yellowish green
10. Domes(papillae) of leaflet adaxial	2 purple
0-absent 1-present	29. Filament epidermis
11. Domes(papillae) of leaflet abaxial	0-smooth 1-rugose 2-papilla
0-absent 1-present	30. Filament shape
12. Glandular of leaflet abaxial	0-filiform 1-weakly dilated 2-clavate
0-absent 1-present	31. Stigma winged
13. Pubescent of leaflet abaxial	0-absent 1-present
0-absent 1-present	32. Style morphology
14. Leaflet base peltate	0-erect 1-incurved 2-reflexed
0-no 1-yes	33. Style Length
15. Leaf epicuticular wax	0-less than 0.5 mm 1-more than 0.5 mm
0-axillary 1-corymbs 2-panicles	34. Ovary surface on pubescent
16. Ratio of length/width in leaflet	0-absent 1-present
0-less than 2 : 1 1-more than 2 : 1	35. Ovary surface on glandular
17. Number of lobes	0-absent 1-present
0-less than 10 1-more than 10	36. Achenes stipe
18. Inflorescence morphology	0-sessile to nearly sessile
0-axillary 1-corymbs 2-panicles	1-stipitate
19. Flowering sepal	37. Achenes expansion
0-present 1-absent	0-fat 1-flat
20. Sepal color	38. Achenes on lateral faces
0-white	0-ribs 1-wings
1-yellow to yellowish green	39. Pericarp thickness
2 purple	0-thin (2 layers) 1-thick (5-6 layers)

Table 4. Data matrix of the 40 informative characters used in the cladistic analysis. * = 0 or 1.

Taxa	Character number and character states																																									
	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3																																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
<i>T. aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	1	1	0			
<i>T. baicalense</i>	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	
<i>T. petaloideum</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	2	2	0	2	0	0	1	0	1	0	1	
<i>T. sachalinense</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	2	2	0	2	1	0	1	0	1	0	1	
<i>T. actaeifolium</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	0	0	0	0	2	1	2	0	2	1	0	1	0	1	0	1		
<i>T. actaeifolium</i> var. <i>brevistylum</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	0	0	0	0	2	1	2	0	2	0	0	1	0	1	0	1		
<i>T. rochebrunianum</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1		
<i>T. rochebrunianum</i> var. <i>grandisepalum</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1
<i>T. minus</i> var. <i>hypoleucum</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1		
<i>T. minus</i> var. <i>stipellatum</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1		
<i>T. minus</i> sp1.	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	
<i>T. minus</i> sp2.	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1		
<i>T. simplex</i> var. <i>brevipes</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	0	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1		
<i>T. sparsiflorum</i>	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0			
<i>T. osmorhizoides</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0			
<i>T. tuberiferum</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. coreanum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	2	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. ichangense</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	2	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. punctatum</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	2	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. uchiyamai</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	2	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. sp.</i>	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Isopyrum mandshuricum</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

석을 위해 사용된 형질은 27개의 이원형질들과 12개의 다원형질들로 구성된 자료행렬을 작성하였다(Table 4). 전체 39개 형질 중 34개가 계통학적으로 유효하였으며, 5개 형질은 계통학적으로 정보가 없는 형질(char. 11, 15, 27, 34, 38)이었다. 최대절약분석 결과 33개의 most parsimonious trees (length = 91 steps, CI = 0.5604, RI = 0.7619, RC = 0.4270)를 얻었다. Strict consensus tree는 Fig. 1A에 나타내었고, nodes에 50% 이상의 부트스트랩(bootstrap: BS) 값을 나타내었다. 산쑥의다리절과 꽃쑥의다리절은 측계통군(paraphyletic group)을 형성하였다. 산쑥의다리절은 한국 고유식물인 그늘쑥의다리를 제외하고 76%의 부트스트랩 값으로 단계통군을 형성하였다. 꽃쑥의다리절내의 꽃쑥의다리아절(BS 88%), 은쑥의다리아절(BS 86%), 바이칼쑥의다리아절은 각각 다른 clade를 형성하였고, 쑥의다리절과 발톱쑥의다리절은 각각 독립적인 clades를 형성하였다. 한편, 쑥쑥의다리절(BS 100%), 금쑥의다리절(BS 83%)은 단계통군(monophyletic group)을 각각 형성하였다.

거리자료에 기초한 Neighbor-joining tree에서 산쑥의다리절과 꽃쑥의다리절은 strict consensus tree와 유사한 topology를 나타내며 측계통군을 형성하였다(Fig. 2). 산쑥의다리절은 외군과 가장 가깝게 기부에 위치하였다. 연잎쑥의다리와 꼭지연잎쑥의다리는 유연관계가 깊은 것으로 나타났으며 자주쑥의다리를 자매군으로 두었다. 새롭게 발견된 분류군(*T. sp.*)은 산쑥의다리와 연관관계가 있는 것으로 나타났다. 발톱쑥의다리절은 꽃쑥의다리절, 쑥의다리절, 금쑥의다리절, 쑥쑥의다리의 자매군으로 나타났다. 쑥의다리절은 꽃쑥의다리아절, 바이칼쑥의다리아절과 단계통을 형성하여 이 두아절의 자매군으로 나타났다. 은쑥의다리아절은 쑥쑥의다리절과 금쑥의다리절의 자매군으로 나타났다. 쑥쑥의다리절은 99%의 높은 부트스트랩 값으로 단계통군을 형성하였고, 금쑥의다리절은 100%의 높은 부트스트랩 값으로 단계통군을 형성하였다. 금쑥의다리절은 쑥쑥의다리절과 단계통군을 형성하며 쑥쑥의다리절의 자매군으로 나타났다. 쑥쑥의다리절내에 *T. minus*

Fig. 1. A. Strict consensus tree of 33 equally most parsimonious trees resulting from morphological data set. Bootstrap values are indicated below branches. B. One of 33 equally most parsimonious trees resulting from morphological data set. The number of changes is indicated above branches.

의 polymorphic species는 좀팽의다리, 긴꼭지좀팽의다리 보다 긴잎팽의다리와 연관관계가 깊은 것으로 나타났다.

형태 형질을 바탕으로 나타난 parsimony tree (Fig. 1B)로부터 형질의 변화(Unambiguous changes only)를 추적하였다 (Fig. 3). 좀팽의다리절의 공유파생형질은 약의 털, 수술대의 색깔, 주두의 날개(chars. 24, 28, 31)로 나타났으며, 금팽의다리절의 공유파생형질은 포의 모양(char. 22)으로 나타났다. 그늘팽의다리를 제외한 산팽의다리절의 공유파생형질은 수술대의 표피형태(char. 29)으로 나타났다. 연잎팽의다리와 꼭지연잎팽의다리는 엽저가 순형인 형질(char. 14)에서 clade를 형성하였다. 긴잎팽의다리의 잎 배측면(abaxial)의 돌기(char. 11)와 잎 표피층의 왁스(char. 15), *T. minus* sp2의 수술대의 털(char. 27), 바이칼팽의다리의 주두의 형태(char. 32)와 탁엽의 모양(char. 8), 팽의다리의 수과의 날개(char. 38), 발톱팽의다리의 줄기의 선모(char. 4), *T. sp*의 줄기의 특수화(char. 6), 그늘팽의다리의 자방의 털(char. 34)은 각각 분류군들의 고유파생형질로 나타났다(Fig. 3). 팽의다리속 식물에서 주요한 형질인 수술은 곤봉형이 가장 원시적이며, 원시적인 곤봉형에서 봉형이 파생되고 봉형에서 실형으로 파생되는 것으로 나타났고(Fig. 4A), 수술대의 표

피형태는 추피형에서 평활형, 돌기형으로 파생된 것으로 나타났다(Fig. 4B). 줄기의 털, 줄기의 특수화, 포의 모양, 수술대 표피형태, 잎 배측면의 연모, 순형의 잎모양, 잎의 너비와 길이비, 약의 모양, 약의 털, 약의 정단모양, 주두의 날개, 과피의 두께, 잎 배측면의 돌기, 표피의 왁스발달정도, 수술대의 털, 자방의 털, 수과의 날개는 CI값이 1로 비상동 상태가 전혀 없음을 의미하고 속 내에서 유용한 형질이였다. 반면, 자방의 선모, 잎의 열편수, 주두의 길이, 수과의 과벽은 CI값이 0.20-0.25로 사용된 39개의 형질 중 가장 낮아 속 내에서 유용성이 낮은 것으로 나타났다(Table 5).

고 찰

한국산 팽의다리속에 대한 분계분석 결과, 계통유연관계를 파악할 수 있었고, 형질의 분류학적 가치와 형질의 변화를 확인할 수 있었다.

계통수의 평가

한국산 팽의다리속 식물은 대부분 Tamura (1992)의 분류체계를 지지하였으나, 일부 절에서는 다른 결과를 보여

Fig. 2. Neighbor-joining (NJ) tree of morphological data. Bootstrap values are indicated below the branches.

Fig. 3. Optimization of morphological characters on a parsimonious tree.

Table 5. Number of Steps, Consistency index(CI), Retention index(RI) and Rescaled consistency index(RC) of morphological characters estimated.

	Characters	Steps	CI	RI	RC
4	Hair of Stem	2	1.00	1.00	1.00
6	Stem specialized	2	1.00	1.00	1.00
22	bract	2	1.00	1.00	1.00
29	Filament epidermis	2	1.00	1.00	1.00
13	Pubescent of leaflet abaxial	1	1.00	1.00	1.00
14	Leaflet base peltate	1	1.00	1.00	1.00
16	Ratio of length/width in leaflet	1	1.00	1.00	1.00
23	Anther shape	1	1.00	1.00	1.00
24	Anther hair	1	1.00	1.00	1.00
26	Anther apex shape	1	1.00	1.00	1.00
31	Stigma winged	1	1.00	1.00	1.00
37	Achenes expansion	1	1.00	1.00	1.00
39	Pericarp thickness	1	1.00	1.00	1.00
11	Domes(papillae) of leaflet abaxial	1	1.00	0	0
15	Leaf epicuticular wax	1	1.00	0	0
27	Filament hair	1	1.00	0	0
34	Ovary surface on pubescent	1	1.00	0	0
38	Achenes on lateral faces	1	1.00	0	0
30	Filament shape	3	0.67	0.92	0.61
28	Filament color	3	0.67	0.86	0.57
32	Style morphology	3	0.67	0.8	0.53
8	Leaf stipule	3	0.67	0.75	0.5
2	Root type	3	0.67	0.67	0.44
25	Anther color	4	0.5	0.8	0.4
18	Inflorescence morphology	4	0.5	0.5	0.25
1	Plants size	2	0.5	0.86	0.43
9	Length of Petiolule	2	0.5	0.8	0.4
3	Terminal root tuber	2	0.5	0	0
7	Leaf stipel	2	0.5	0	0
10	Domes(papillae) of leaflet adaxial	2	0.5	0	0
20	Sepal color	5	0.4	0.73	0.29
12	Glandular of leaflet abaxial	6	0.33	0	0
19	Flowering sepal	3	0.33	0.75	0.25
5	Stem striate	3	0.33	0.6	0.2
21	Length of pedicel	3	0.33	0.5	0.17
35	Ovary surface on glandular	4	0.25	0.67	0.17
17	Number of lobes	4	0.25	0.25	0.06
33	Style length	4	0.25	0	0
36	Achenes stipe	5	0.2	0.5	0.1

주었다. 산평의다리절은 측계통군을 형성하였다. 한국 고 유식물인 그늘평의다리는 Tamura (1953)가 산평의다리절에 포함하였으나, 산평의다리절과 다른 독립적인 가치를 형성하였다. Park and Park(2008)은 잎 배측면의 선모와 연모를 동시에 가지고 있으며, 수술대의 표피형태가 추피형이고, 자방의 털 등으로 절 내에 다른 분류군과 차이점을 가지고 있어 분류학적 위치의 재검토가 필요함을 제시하였고 이는 본 연구와도 일치한다. 한편, 그늘평의다리를 제외한 산평의다리절은 단계통군을 형성하였고, 방사상분지(polytomy)로 나타나 모든 분류군들이 독립적으로 분지하였을 가능성을 보여주었다. 따라서, 절 내에 종간의 진화적 유연관계를

파악하기 위해서는 분류군의 형질을 재조사하여 추가적인 연구가 필요할 것으로 판단된다. 새롭게 발견된 분류군(*T. sp.*)은 자주평의다리와 비슷한 형태를 가지고 있으나, 지상경을 가지고 있으며, 수술의 색깔이 흰색을 하고 있는 특징을 가지고 있으며(Park and Park, 2008), 본 연구결과 자주평의다 리보다 산평의다리와 가까운 유연관계를 보여주었다. 산 평의다리절은 외군과 가장 가깝게 분지되어 속내에서 가장 원시형으로 판단되며, 산평의다리절에서 가장 멀리 분지된 쯤평의다리절이 진화형으로 추측할 수 있다. 산평의다리 절은 개체가 작고, 가지의 분지가 적고, 1-2회 출엽이며, 쯤평의다리절은 개체가 크고, 가지의 분지가 많고, 3-4회 3출엽으로 잎의 분화도 진행되어 있음을 확인할 수 있었다. 이는 미나리아재비과(Ranunculaceae)에서 초본성의 식물이 가지가 많이 나는 식물로 형태적인 전이가 일어난다는 Takhtajan (1980)의 피자식물의 진화 경향성의 견해와 부합 된다. 평의다리절과 발톱평의다리는 각각 독립적으로 분 지를 하였으며, 평의다리절은 3개의 날개를 가진 수과형태를 가지고 있고, 발톱평의다리절은 긴부리, 긴과병을 가진 납작한 반월모양인 수과형태를 가지고 있기 때문에 판 단된다. 꽃평의다리절은 측계통군으로 나타나 Tamura (1995)가 꽃평의다리절을 꽃평의다리아절, 은평의다리아 절, 바이칼평의다리아절로 구분한 분류체계보다 각 아절을 독립적인 절로 취급한 Emura (1972)의 분류체계를 지지하 였다. 쯤평의다리절과 금평의다리절은 각각 100%, 83%의 높 은 부트스트랩 값으로 단계통군을 형성하였고 또한, 이 두 절은 88%의 높은 부트스트랩 값으로 단계통군을 형성하였다. 이는 약의 정단이 예두이고 선형이며, 수술대의 모양이 실형 인 공통된 수술의 특징으로 인해 형성되었다고 판단된다.

형질의 진화

꽃에 관한 형질은 평의다리속 식물의 아속, 절, 아절, 종을 구분하는데 유용한 형질로 알려져 있다(Lecoyer, 1885; Prantl, 1888; Boivin, 1944; Eumra, 1972; Tamura, 1953, 1992, 1995; Park and Park, 2008). 분계 분석 결과, 약의 모양, 약의 털, 약의 정단모양, 수술대 표피형태, 수술대의 털, 주두의 날개 등 꽃에 관련된 형질이 유용하게 나타났다. 한국산 평의 다리속 식물에서 수술의 모양은 곤봉형이 가장 원시적이고 원시적인 곤봉형에서 봉형이 파생되고 봉형에서 실형으로 파생되는 것으로 나타났다. 이는 수술대 형태에서의 진화 적 방향이지만 넓은 의미에서 Takhtajan (1991)이 제시한 수술의 진화적인 경향 즉, 현화식물의 수술은 폭이 넓고, 막이 얇은 것(가장 원시적인 형태의 수술)에서 가는 실형 으로 변화한다는 가설과 일치되는 경향을 보여주었다. 수 술의 진화적 경향성은 개화시기에 꽃받침의 유무와 관련이 있다고 추측할 수 있다. 개화시 꽃잎이 떨어지는 산평의 다리절은 수분매개자를 유인하기 위해 자신의 수술대를 부풀려서(곤봉형) 수분매개자에서 적극적으로 유인하려 고 진화한 것으로 추측되며, 금평의다리절과 쯤평의다리

Fig. 4. Optimization of selected characters of the Korean *Thalictrum* L. on one of the 48 most parsimonious trees based on the morphological data set. A. Filament shape (1. filiform 2. weakly dilated 3. clavate). B. Filament epidermis (1. rugose 2. papilla 3. smooth).

절은 개화시 꽃잎이 있어서 바람에 의해 수분이 잘 일어나도록 실형의 형질로 진화한 것으로 판단된다. 봉형을 가진 분류군은 곤봉형과 실형인 분류군 사이에 위치함에 따라 중간적 분류군으로 추측된다.

쑥쨍의다리는 근연 분류군인 긴꼭지쑥쨍의다리와 외부형태학적 특징이 비슷하여 많은 혼란이 있어 왔고, 일부

학자들은 이명으로 처리한 바 있다(Tamura, 1953; Emura, 1972; Nevskii, 1985). 화서의 밀집도와 화경의 유무 이외의 대부분의 형질들을 서로 공유하고 있어 종 한계 설정에 문제점을 초래해왔다. 분계분석 결과 화경의 길이(CI=0.33)는 속내에서 유용하지 않은 것으로 나타나 두 종의 실체에 대해 추가적인 연구가 필요하다고 생각된다. *T. minus*은

유럽과 아시아에 넓게 분포하는 polymorphic 분류군으로 한국 전역에 분포하며, 많은 변이를 나타내고 있다. 본 연구 기간 중에서도 좀꿩의다리의 개체 중 수술대에 털이 있고, 지하경이 있는 개체(*T. minus* sp2.)를 발견하였고, 좀꿩의다리와 유사하나 경생엽이 긴잎꿩의다리처럼 길었고 지하경을 가진 즉, 좀꿩의다리와 긴잎꿩의다리의 중간 형질을 가진 개체(*T. minus* sp1.)도 발견하였다. 따라서, 종 한계를 분명히 하기 위해서는 외부형태적인 검토뿐만 아니라 DNA를 이용한 집단유전학적 분석 등 종합적인 연구가 필요하다고 생각된다.

위의 결과를 종합해보면 형태 형질에 의해 꿩의다리속 식물의 계통유연관계 파악이 가능하였으며, 기존 검색표와 본 결과를 비교해 보면 수술 모양은 보조로 사용하고 수과의 형태 등을 기준으로 정리한 검색표(Boivin, 1944; Tamura, 1953; Emura, 1972; Nevskii, 1985; Fu and Zhu, 2001)보다 곧 봉형, 봉형, 싹형의 수술 모양을 기준으로 한 검색표(Jeon et al., 2007; Park and Park, 2008)가 계통학적으로 유용하다고 판단된다. 그리고 본 연구는 한국에 자생하는 종만을 대상으로 분석하였다는 점을 감안하더라도 꿩의다리속 식물은 수술에 관련된 형질이 계통학적으로 중요함을 보여주었다. 뿐만 아니라 수술의 형태는 수분방법(충매, 풍매), 개화시 꽃받침의 존재유무 등 꿩의다리속 식물의 꽃 진화에 또 관련되어 있다고 판단된다.

사 사

이 논문은 2006년 정부(교육과학기술부)의 재원으로 한국과학진흥재단의 지원(KRF-2006-331-C00527)을 받아 수행된 연구임.

인용문헌

- Boivin, B. 1944. American *Thalictra* and their old world allies. *Rhodora* 46: 337-377, 391-445, 453-487.
- Chung, T. H., B. S. Do, D. B. Lee and F. J. Lee. 1937. *Nominia Plantarum Koreanum*. Chosen Nat. Hist. Soc. Seoul. Pp. 69-70 (in Korean).
- Chung, T. H., B. S. Do and H. J. Sim. 1949. *Nomina Plantarum Koreanum I*. Chosen Biology Society. Pp. 54-55 (in Korean).
- Chung, T. H. 1957. *Illustrated flora of Korea*. Herb. Sinjisa (in Korean).
- De Candolle, A. P. 1818. *Regni vegetabilis systema naturale*. Treuttel et Wurtz, Paris. Pp. 168-187.
- Emura, K. M. H. 1972. Cytotaxonomical Studies on the Genus *Thalictrum* in Eurasia with Special Reference to Japanese Species. *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, III. 11(3): 93-133.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*. 5: 417-419.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Fu, D. Z. 1990. Phylogenetic considerations on the subfamily *Thalictrioideae* (Ranunculaceae). *Cathaya* 2: 181-190.
- Fu, D. and Zhu, G. 2001. *Thalictrum* L.. In *Flora of China*. Vol. 6. *Flora of China Editorial Committee*, eds. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Pp. 285-306.
- Jeon, K. S., Heo, K. I. and Lee, S. T. 2007. Palynological and Revisional Studies of *Thalictrum* L. in Korea. *Kor. Jour. Pl. Tax.* 37: 447-476.
- Kitagawa, M. 1979. *Neo-Lineamenta Florae Manchuricae*. J. Cramer, Vaduz. Pp. 311-314.
- Komarov, V. L. 1903. *Flora Manchuriae*. *Acta Horti Petropolitani*. translated into Japanese 1927. III. Pp. 113-126.
- Nakai, T. 1909. *Flora Koreana I*. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. 26: 13-17
- Nakai, T. 1911. *Flora Koreana II*. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. 31: 427-428, 516-517.
- Nakai, T. 1914. *Tyosen-Syokuhtu*. Seongmidang, Tokyo. Pp. 39-46.
- Nakai, T. 1952. A Synoptical Sketch of Korean Flora. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*. 25-26.
- Lecoyer, C. J. 1885. *Monographie du genre Thalictrum*. *Bull. Soc. Bot. Belg.* 24: 78-324, Pl. 1-5.
- Lee, C. R. and H. S. Ahn. 1963. *Nomina Plantarum Koreanum*. Pahaksa, Seoul. Pp. 45-47 (in Korean).
- Lee, I. R. 1970. Anatomical studies on the *Thalictrum* Species in Southern Korea. *J.K.R.I.B.L.* 4: 121-139.
- Lee, I. R. 1971. Cytotaxonomic Studies on the genus *Thalictrum* in South Korea. *J.K.R.I.B.L.* 7: 129-133.
- Lee, I. R. 1973. A Cytotaxonomical Study on *Thalictrum thunbergii* DC. var. *hypoleucum*. *J.K.R.I.B.L.* 10: 151-156.
- Lee, T. B. 1969. *Plant Resources of Korea*. Seoul Univ. J. 20: 89-228 (in Korean).
- Lee, T. B. 1980. *Illustrated Flora of Korea*. Hyangmunsa, Seoul. Pp. 354-357 (in Korean).
- Lee, W. T. 1996a. *Lineamenta Florae Koreae*. AcademyBook, Seoul. Pp. 342-348 (in Korean).
- Lee, Y. N. 1996b. *Flora of Korea*. Gyohaksa, Pp. 183-187 (in Korean).
- Maddison, D. R. and Maddison, W. P. 2005. *MacClade 4*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, U.S.A. Pp. 492.
- Matsumura, J. 1895. A new Korean *Thalictrum*. *Bot. Mag. Tokyo*. 9: 276.
- Mori, T. 1921. An Enumertion of Plants Hitherto Known from Korea. *Gov. Chos*. Pp. 161-163.
- Nevskii, S. A. 1985. *Thalictrum* L.. In *Flora of The U.S.S.R.* (Flora SSSR) Vol. 7. V. L. Komarov. (Ch. Ed.), Bishen Singh Mahendra Pal Singh and Koeltz Scientific Books. Pp. 389-403.
- Palibin, J. 1898. *Conspectus Florae Koreae*. Pp. 13-14.

- Park, C. W. (ed.). 2007. The genera of vascular plants of Korea. Academy Publ. Co., Seoul. Pp. 201-205.
- Park, M. K. 1949. An Enumeration of Korean Plants. Ministry of Education, Gov. Rep. Kor. Pp. 77-78 (in Korean).
- Park, M. K. 1974. Key to the Herbaceous Plants of Korean Dicotyledon. Chungumsa, Seoul. Pp. 150-152, 172-174 (in Korean).
- Park, S. and S. J. Park. 2008. The morphology of *Thalictrum* L. in Korea. Korean J. Pl. Taxon. 38: 433-458.
- Prantl, K. 1888. Beitrge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Bot. Jahrb. 9: 225-273.
- Prantl, K. 1891. Ranunculaceae. Die Natrlichen Pflanzenfamilien 3, 2: 43-66.
- Swoförd, D. L. 2003. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony('and other methods). Version 4.0b. Sunderland: Sinauer Associates.
- Takhtajan, A. L. 1980. Outline of the classification of flowering plants(Magnoliophyta). Bot. Rev. 46: 225-359.
- Takhtajan, A. L. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press. New York.
- Tamura, M. 1953. Thalictra of Japan, Kuriles, Saghalien and Corea. Acta Phytotax. Geobot. 15: 80-88 (in Japanese).
- Tamura, M. 1968. Morphology, Ecology and Phylogeny of the Ranunculaceae VIII. Sci. Rep. Coll. Educ. Osaka Univ. 17: 41-56.
- Tamura, M. 1992. A new classification of the family Ranunculaceae. Acta Phytotax. Geobot. 43: 53-58.
- Tamura, M. 1993. Ranunculaceae. In The Families and Genera of Vascular Plants II Flowering plant-Dicotyledons. Kubitzki, K., Rohwer, J. G. and Bittrich, V. (vol eds), Sringer-Verlag. Pp. 563-583.
- Tamura, M. 1995. Ranunculaceae. In Die Natrlichen Pflanzenfamilien vol 17 a IV. P. Hiepko(eds), Duncker & Humblot, Berlin, Germany. Pp. 223-497.
- Watrous, L. E. Wheeler, Q. D. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. Systematic Zoology. 30: 1-11.
- Yang, I. S. 1986. Keys to the Flora of Korea. Kyungpook Nat. Univ. Publ. pp. 19-20 (in Korean).