

소백산국립공원 아고산지역 모데미풀 (*Megaleranthis saniculifolia* Ohwi, Ranunculaceae)의 교배체제와 개화특성

이학봉 · 이해선¹ · 강혜순*

성신여자대학교 자연과학대학 생명과학·화학부, ¹강원대학교 산림환경과학대학 산림경영학과

Mating Systems and Flowering Characteristics of *Megaleranthis saniculifolia* Ohwi in a Subalpine Zone of Sobaeksan National Park. Lee, Hakbong (0000-0002-5864-2220), Hyeseon Lee¹ (0000-0001-8536-2403) and Hyesoon Kang* (0000-0003-3476-4570) (School of Biological Sciences and Chemistry, Sungshin University, Seoul, Republic of Korea; ¹Department of Forest Management, College of Forest and Environmental Sciences, Kangwon National University, Chuncheon, Republic of Korea)

Abstract Alpine plants with a scarcity of pollinators in harsh environments have been believed to undergo selfing for reproductive assurance; however, contradictory evidence is also available. Snowmelt regimes in alpine areas function to change life history characteristics of alpine plants such as flowering time and duration; yet the effects of snowmelt regimes have never been tested in alpine plants in Korea. This study was conducted to investigate the dichogamy, mating systems, and flowering characteristics of *Megaleranthis saniculifolia* populations [early and late snowmelt plots (ESP and LSP, respectively)] in a subalpine area of Sobaeksan Mountain in Korea. *M. saniculifolia* exhibited incomplete protogyny in that despite early maturation of pistils, maturation times of pistils and stamens within flowers were partly overlapped. Control and hand-outcrossing treatments produced significantly higher number of follicles and seeds per flower than autonomous and hand-selfing treatments. Based on the aggregate fruit set, the auto-fertility index (AI) and self-compatibility index (SI) were 0.33 and 0.50, respectively. Snowmelt occurred 10 days earlier in ESP than in LSP, thereby ESP and LSP showed distinct differences with regard to flower longevity and season, but showing no difference in peak flowering dates. We concluded that *M. saniculifolia* is an incomplete protogynous and largely outcrossing plant requiring pollinator service. Temporal variation in snowmelt time and subsequent changes in flowering characteristics under climate change may further threaten the population persistence of *M. saniculifolia* which has already been designated as endangered species in Korea.

Key words: flowering phenology, incomplete protogyny, mating systems, *Megaleranthis saniculifolia*, snow regime

서 론

고도가 높아질수록 수분매개자가 드물어지기 때문에 (Arroyo *et al.*, 1981) 고산식물은 자가수정률이 높을 것으로 믿어졌다 (García-Camacho and Totland, 2009; Körner and Paulsen, 2009). 실제로 몇 고산식물은 매개자가 부

Manuscript received 18 January 2017, revised 10 February 2017, revision accepted 27 February 2017
* Corresponding author: Tel: +82-2-920-7475, E-mail: hkang@sungshin.ac.kr

족할 경우 자가수정으로 종자를 생산하는(Arroyo *et al.*, 2006; Zhang and Li, 2008; Ai *et al.*, 2013) ‘번식보장 전략’(reproductive assurance strategy)을 구사한다(Eckert and Schaefer, 1998). 그러나 고산식물의 자웅이숙성(dichogamy)과 자가불화합성(self-incompatibility) 등의 교배체제와 크고 화려한 꽃, 긴 개화기간, 방문 횟수가 낮아도 효율적인 수분매개자 활동은 매개자 부족과 유전다양성 감소의 문제를 상쇄한다는 연구도 적지 않다(Bingham and Orthner, 1998; Fabbro and Körner, 2004; Arroyo *et al.*, 2006). 예를 들어, 고산식물인 *Eritrichium namum*은 보다 높은 고도의 서식지에서 자가수정률이 현저하게 낮아졌다(2,435 m와 3,055 m asl.에서 각기 50% vs. 30%)(Wirth *et al.*, 2010).

고산식물의 번식 성공은 교배체제와 함께 변동성이 높고 극한적인 기후조건에 영향을 받는다. 고산지역에서 겨울부터 초봄까지 내리는 눈은 지형과 식생 조건에 따라 적설층의 깊이와 용설 시기가 달라지는 매우 이질적인 적설체제를 형성한다(Balk and Elder, 2000; Körner, 2003). 이들 연구자에 의하면, 상록성 침엽수 군락에서는 수관 아래 비교적 얇은 적설층이 쌓이지만, 활엽수 군락에서는 가지 사이로 많은 눈이 통과해서 보다 두꺼운 적설층이 만들어진다. 이러한 적설 분포 양상의 차이는 다양한 미소환경을 구성하고, 후속적으로 식물의 생장과 생물계절을 포함하는 생활사에 영향을 줄 수 있다(Billings and Bliss, 1959; Isard, 1986). 특히 눈 덮인 이른 봄철에 개화하는 식물에서는 용설이 개화를 유도한다. 개화의 시작, 종료, 개화기간, 개화빈도에 이르는 개화특성들은 대체로 상관되어 있기 때문에 개화 시작은 다른 개화특성에도 영향을 미칠 수 있다(Kang and Bawa, 2003). 비교적 최근에 고산지역에서 인접한 개체군 또는 아개체군 간의 개화계절의 차이가 적설체제 또는 용설 시기의 차이와 상관되었음이 확인되었으나(Hirao and Kudo, 2004; Hülber *et al.*, 2010) 일련의 개화특성을 동시에 고려한 연구는 극히 제한되어 있다(Hülber *et al.*, 2010). Pederson *et al.* (2011)은 최근 들어 세계적으로 산악지역의 적설량이 현저하게 감소하고 있음을 우려하였다. 적설량 감소와 용설 시기의 변이로 인한 개화특성의 변화는 이들 식물, 특히 충매화의 번식에 부정적 영향을 미칠 수 있다.

모데미풀(*Megaleranthis saniculifolia* Ohwi, 미나리아재비과)은 소백산, 점봉산, 광덕산, 태백산, 덕유산, 한라산 등 해발 770~1,435 m 산지에 분포하는 한국의 희귀특산식물이다(Yoo *et al.*, 1999; Han *et al.*, 2010). 모데미풀의 희귀성에도 불구하고 생태, 특히 번식특성에 대한 연구는 매우 미비한 반면 집단유전 연구는 일부 수행된 바 있다. 이들 연구에 의하면, 소백산을 비롯한 대부분의 모데미풀 개체

군에서 근친교배 및 자가수정의 가능성이 있으며(Choi, 2002; Jeong *et al.*, 2010) 개체군 크기 축소와 단편화로 인한 유전자 부동이 현저하다(Jeong *et al.*, 2010; Jeong and Kim, 2012). 희귀식물의 보전 시 가장 핵심적인 정보는 유전적 다양성을 창출하는 자웅이숙성과 자가불화합성을 통한 타가수정의 기작과 그 수준에 대한 이해이다. 미나리아재비과 식물은 대체로 자웅이숙성[웅예선숙성(protandry) 또는 자예선숙성(proto gyny)]이며 자웅동숙성(adichogamy)인 경우는 드물다(Bertin and Newman, 1993). 지중해 서부 지역의 미나리아재비과 20종도 대부분 조건부타가수정종(facultative xenogamy)으로 부분적으로 자가수정이 가능하였다(Bosch *et al.*, 2001). 모데미풀이 미나리아재비과 또는 근연 속과 유사한 교배체제를 보이는지의 여부에 따라 이미 희귀특산식물인 모데미풀의 보전전략이 달라질 수 있다.

지역 개체군 중 소백산국립공원 천동계곡 정상부의 아고산지역(1,360~1,435 m)에 분포하는 모데미풀 개체군은 국내 모든 개체군 중에서 최고도에 위치하고, 개체군 규모도 최대이다(Yoo *et al.*, 1999). 소백산 정상부의 모데미풀 개체군은 이른 봄철에 강한 탁월풍의 영향을 받아 4월 말까지 눈으로 덮여 있기 때문에 다른 지역의 개체군보다 개화가 지연된다. 특히 모데미풀 개체군이 위치한 지역은 침엽수인 주목과 활엽수인 층층나무를 비롯한 다양한 수종이 상층부를 구성하고 있다(Yoo *et al.*, 1999). 상층부 식생의 차이는 인접한 구역 간에 이질적인 적설체제를 형성하고 후속적으로 용설 시기의 차이가 발생한다. 이러한 이질적 적설과 용설의 체제는 모데미풀의 여러 개화특성에도 영향을 미칠 것이다.

본 연구에서는 소백산의 아고산지역에서 서식하는 모데미풀의 번식생태에 관련된 다음과 같은 세 가지 의문을 조사하였다: (1) 모데미풀 꽃은 자예선숙성 또는 웅예선숙성을 보이는가?; (2) 모데미풀 꽃은 어느 정도의 자가화합성을 보이는가?; (3) 아고산지역에서 용설체제가 이질적인 두 인접 구역의 모데미풀 개체군은 개화특성의 차이를 보이는가?

재료 및 방법

1. 연구대상지

본 연구는 소백산국립공원 천동계곡 정상부 일대(36° 57'31" N, 128° 28'35" E, 1,345~1,371 m asl.)에서 수행하였다. 이곳 임상의 상층에는 주목과 층층나무가 우점하고 하

Table 1. Flowering stages and codes applied to flowering phenology of *Megaleranthis saniculifolia* in a subalpine area of Sobaeksan Mountain, Korea. This coding system is based on Dafni *et al.* (2005).

Stage	Code	Description
Small bud	A	Small bud covered with involucre, sepals not present
Large bud	B	Large bud with white sepal, not expanded
Flower opening	C	Half-opened sepals, pistils and stamens present
Full blooming	D	Fully opened
Before pollen exposure	D ₁	Fully opened sepals without anther dehiscence, partially matured pistils present
Pollen exposure	D ₂	Pollen exposed, fully matured pistils
After pollen exposure	D ₃	Both interior and exterior filaments lied on sepals
Flower wilting	E	All sepals dropped out

층에는 홀아비바람꽃, 눈개승마, 현호색, 박새, 별개덩굴 등이 자라고 있다(Yoo *et al.*, 1999; Choi, 2002). 입지 면에서 주로 계곡을 따라 분포하는 점봉산, 태기산, 광덕산 등지의 개체군과는 달리 소백산 개체군은 산정부 또는 사면에 분포하며(Choi, 2002) 토양 내 유기물과 양이온이 풍부하다(Yoo *et al.*, 1999). 2013년도 개화기간 동안(4월 18일~5월 23일) 평균 온도 및 습도는 각각 8.7°C와 70.7%였다(Onset HOB0® U12-013).

2. 모데미풀의 꽃 구조

모데미풀의 꽃은 흰색의 꽃잎처럼 생긴 5~6개의 꽃받침잎(길이 $\bar{x} \pm SD = 14.37 \pm 2.19$ mm; 너비 9.49 ± 2.06 mm)(Yoo *et al.*, 1999)이 가장 바깥 부분에 위치하는 양성화이다. 꽃받침잎 안쪽에 노란 곤봉 모양의 꿀샘 8~12개가 있으며, 그 안쪽에 다시 수술 13~42개가 모인 수술군(Son *et al.*, 2011)과 심피 3~11개($\bar{x} \pm SD = 5.98 \pm 1.92$, N=80)로 이루어진 암술군이 존재한다. 소백산에서는 4월 중하순부터 5월 중순까지 개체당 1~7개의 꽃을 피우나 5개의 꽃을 피우는 경우가 가장 흔하다(N=183). 수분 후 5월 말~6월 초에 꽃 내 심피가 각기 골돌(follicle)로 익는다. 따라서 모데미풀 꽃이 수정되면 최대 11개의 골돌이 모인 취과(aggregate fruit)가 형성된다. 본 연구에서는 모데미풀의 한 꽃 내 각 심피가 성숙한 열매는 골돌로, 한 꽃 내 이러한 골돌의 모임은 취과로 기술하였다.

3. 교배체제

모데미풀의 개화는 꽃눈의 출현부터 꽃잎의 열개, 꽃받침과 암술의 성숙, 수분 후 낙화에 이르는 여러 단계를 거친다. Dafni *et al.* (2005)에 따라 모데미풀의 개화를 5단계(A~E)로 구분하였다(Table 1). 넷째 단계인 만개(D)는 꽃받침과 암술의 성숙 정도(자웅이숙성)에 따라 다시 D₁, D₂, D₃ 세 단계로 세분한다. 이 중 D₁은 꽃밥이 열개되지 않은

상태로 일부 심피가 성숙하는 시기, D₂는 자성과 웅성기관이 모두 성숙하는 시기, D₃는 꽃밥에서 꽃가루가 완전히 이탈하고 모든 수술대가 누운 시기이다.

교배체제 조사에 앞서 꽃밥이 터진 개체들과 터지지 않은 개체들(N=각기 10)을 대상으로 자웅이숙성을 조사하였다. 두 무리 모두 방문 곤충에 의한 수분을 방지하기 위해서 수분망으로 보호하였다. Peroxidase test paper (Perox-tesmo KO, Macherey-Nagel 90606, Germany)를 사용해서 심피의 성숙을 확인하였다. 증류수에 침지한 test paper를 만개한 꽃의 암술머리에 접촉하였을 때 자주색으로 변하면 수용(receptivity), 즉 성숙상태로 보았다.

이후 소백산 천동계곡 일대 탐방로 주변에 서식하는 모데미풀을 대상으로 다음과 같은 인공수분을 수행하였다.

- (1) 자율자가수분(Autonomous selfing, AS): 아무 처리 없이 수분망을 씌움.
- (2) 인공자가수분(Hand-selfing, HS): 꽃 내 모든 암술머리에 자가 꽃밥을 접촉시킨 후 수분망을 씌움.
- (3) 인공타가수분(Hand-outcrossing, HO): 대상 꽃의 꽃밥을 모두 제거하고 5 m 이상 떨어진 다른 개체들의 꽃밥을 모든 암술머리에 묻힌 후 수분망을 씌움.
- (4) 대조구(Control, CN): 수분망 없이 자연적 수분을 이룸.

처리구별로 개화시기가 비슷한 20개체를 임의로 선정해서 개체당 1개의 꽃에 수분처리를 하였다. 개화단계 C와 D₂ 사이의 꽃에 인공자가수분 및 인공타가수분을 수행하였고, 2~3일 동안 일중 1000 h, 1200 h, 1400 h에 반복처리하였다. 대조구를 제외한 모든 처리구는 수분처리 이전에 수분망으로 보호되었다. 5월 말 골돌의 열개 직전에 각 처리구의 꽃에서 골돌(발육정지된 심피 포함)을 수확한 후 꽃당 배주와 골돌, 종자의 생산량을 조사하였다. 모데미풀 꽃이 이생심피(apocarpy)임을 반영해서 각 꽃의 심피와 수정 후 성숙한 골돌 수의 비를 꽃당 골돌성숙률(fruit set),

꽃당 총 배주 수와 종자 수의 비를 꽃당 종자성숙률(seed set)로 계산하였다.

이생심피 꽃이므로 한 꽃에서 골돌(들)이 형성되면 - 골돌의 수에 상관없이 - 취과 형성으로 간주하였다. 따라서 처리구별 취과성숙률은 20개 꽃 중에서 골돌을 형성한 꽃의 비로 산출하였다. 꽃당 종자성숙률은 처리구 간 골돌수의 변이를 포함하지 못하기 때문에 각 꽃의 골돌에 대해 골돌당 종자성숙률(골돌당 종자의 수/골돌당 배주의 수)을 구하고 처리구의 평균값으로 처리구 효과를 다시 검토하였다. 자가수분 후 생산된 취과의 수를 인공타가수분 후의 상응값과 비교해서 자가수분(자율과 인공 모두)의 상대적인 성공도를 평가하였다. 즉, 수분매개자 의존도를 나타내는 척도인 자율자가수정지수(auto-fertility index, AI) (Lloyd and Schoen, 1992)와 자가수분의 상대적인 성공도를 나타내는 자가화합성지수(self-compatibility index, SI) (Becerra and Lloyd, 1992)를 산출하였다.

$$\text{자율자가수정지수(AI)} = \frac{\text{자율자가수분 후 취과성숙률}}{\text{인공타가수분 후 취과성숙률}}$$

$$\text{자가화합성지수(SI)} = \frac{\text{인공자가수분 후 취과성숙률}}{\text{인공타가수분 후 취과성숙률}}$$

4. 응설 시기가 다른 두 개체군의 개화특성

천동계곡 정상부의 주목 구역과 사스래나무 구역(각기 1,355 m와 1,374 m asl., 구역 간 이격거리 50 m)에서 응설 시기에 따른 개화특성의 변이를 총 12회(4월 13일~5월 23일)에 걸쳐 조사하였다. 적설층이 얇은 주목 구역에서는 4월 중순에 이미 대부분의 눈이 녹았으나 많은 눈이 쌓인 사스래나무 구역에서는 4월 말에 응설이 시작되었다. 따라서 주목 구역을 이른 응설 구역(Early snowmelt plot, ESP), 사스래나무 구역을 늦은 응설 구역(Late snowmelt plot, LSP)으로 설정하고 각기 방형구(5×5 m)를 설치하였다. 개체 크기가 개화특성에 미치는 영향을 통제하기 위해 각 방형구당 5개의 꽃을 피우는 25개체를 선발하였다(총 125개 꽃/방형구).

각 방형구 내에서 꽃, 개체, 개체군(두 구역은 아개체군에 해당하나 본 논문에서는 편의상 개체군으로 처리하였음)의 세 수준에서 개화특성을 관찰하고 기록하였다. 방형구별로 D₂꽃의 비율에 근거해서 개화곡선과 개화절정 시기를 파악하였다. Elzinga *et al.* (2007)에 따라 꽃, 개체, 개체군의 개화지속기간을 각기 개화수명(flowering longevity), 개화기간(flowering period), 개화계절(flowering season)로 구분하였다. 개화수명은 각 꽃의 C에서 D₃까지

의 기간, 개화기간은 한 개체 내 최초 C꽃과 마지막 D₃꽃 사이의 기간, 개화계절은 개체군 내 최초 C꽃과 마지막 D₃꽃 사이의 기간으로 정의하였다. 이후 ESP와 LSP 간 평균 개화지속기간 - 꽃, 개체, 개체군의 세 수준 - 의 차이를 확인하였다.

꽃밥이 터지는 단계인 D₂를 기준으로 개체군 내 개체 간 개화동시성지수(flowering synchrony index, FSI) (Augsburger, 1983)를 산출하였다. 개체 *i*에 대한 개화동시성은 다음과 같이 계산하였다.

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1}\right) \left(\frac{1}{f_i}\right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

여기서 X_i는 개화동시성지수, e_{j≠i}는 개체 *i*와 *j*의 개화가 중첩되는 날의 수, f_i는 개체 *i*의 총 개화일 수, n은 관찰 개체 수이다. 한 구역에서 모든 꽃들의 개화시기가 완벽히 일치한다면 X는 1이며, 전혀 중첩되지 않는다면 0이다.

5. 통계분석

ESP와 LSP의 개화수명, 개화기간, 개화동시성, 꽃당 골돌성숙률과 종자성숙률 등 여러 변수들이 비정규적 분포를 보였다. 교배실험에서 처리구별 변수는 비정규적으로 분포하거나(꽃당 심피 수, 심피당 배주 수, 꽃당 골돌 수) 등분산 가정을 충족시키지 못하였다(골돌당 배주 수와 골돌당 종자 수). 따라서 Kruskal-Wallis test를 사용해서 수분처리의 전반적인 효과를 확인하고 필요한 경우 변수 평균값 쌍에 대한 다중비교를 수행하였다. 이때 Bonferroni correction으로 유의수준을 보정하였다(α=0.008). ESP와 LSP의 개화수명, 개화기간, 개화계절 차이는 Mann-Whitney U test로 검정하였다. 모든 통계분석은 SPSS Ver. 19.0 (IBM Corp., 2010)을 이용하였다.

결 과

1. 교배체제

모데미풀의 암술군은 수술군에 비해 일찍 성숙하였으나 11개에 이르는 암술의 성숙은 비동시적이었다. 꽃밥이 터지지 않은 D₁ 상태에서 꽃당 평균 심피 수($\bar{x} \pm SE = 5.98 \pm 1.92$, N=10)의 절반을 다소 상회하는 61.3%의 암술머리가 수용성을 나타냈으며(N=10), 꽃밥이 터지는 D₂ 상태에서는 모든 암술머리가 성숙하였다. D₁을 경과하고 꽃받침잎이 탈락하기 전까지 꽃의 바깥쪽에서 안쪽으로 순차적으로 꽃밥이 터지는 응성기관의 성숙이 계속되었다.

Table 2. Fruit and seed production of *M. saniculifolia* in Sobaeksan Mountain according to four pollination treatments.

Pollination treatment	No. of carpels per flower ($\bar{x} \pm SD$)	No. of ovules per carpel ($\bar{x} \pm SD$)	No. of follicles per flower ($\bar{x} \pm SD$)	No. of ovules per follicle ($\bar{x} \pm SD$)	No. of seeds per follicle ($\bar{x} \pm SD$)
Control (CN)	6.25 ± 1.80	6.09 ± 0.90	5.65 ± 2.52 ^a	6.22 ± 1.09 ^{bc} (N = 113)	5.05 ± 1.77 ^a (N = 113)
Hand-outcrossing (HO)	5.85 ± 1.46	5.76 ± 0.80	4.05 ± 2.31 ^b	5.85 ± 1.03 ^c (N = 81)	3.48 ± 1.84 ^b (N = 81)
Hand-selfing (HS)	5.3 ± 2.27	6.02 ± 0.87	1.60 ± 2.28 ^c	6.69 ± 1.20 ^{ab} (N = 32)	2.28 ± 1.11 ^c (N = 32)
Autonomous selfing (AS)	5.75 ± 1.92	6.20 ± 0.90	1.20 ± 2.44 ^c	7.33 ± 1.20 ^a (N = 24)	2.50 ± 0.93 ^c (N = 24)
χ^2	4.432, P=0.218	1.411, P=0.703	30.219, P<0.001	29.511, P<0.001	74.376, P<0.001

Kruskal-Wallis test was used to test for differences among the treatments. Different letters indicate statistically significant differences after Bonferroni's correction ($\alpha=0.008$). Initial sample size for each treatment is 20 flowers. Since the numbers of ovules and seeds per follicles were obtained from fully matured follicles in each pollination treatment, sample sizes for both variables are variable.

교배실험에 사용된 꽃(총 N=80)은 꽃당 심피 수, 심피당 배주 수, 꽃당 성숙한 골돌 수, 골돌당 배주 수, 골돌당 종자 수에서 상당한 변이를 보였다(Table 2). 각 수분처리구의 꽃들은 평균 심피 수(범위 5.30~6.25), 심피당 평균 배주 수(5.76~6.20)에 있어서 유의한 차이가 없었으나($P>0.05$) 수정 후 발달한 골돌 수(1.20~5.65)와 골돌당 종자 수(2.28~5.05)는 처리구 간에 유의한 차이를 보였다(모두 $P<0.001$).

꽃당 심피 수에 대한 골돌 수의 비율인 골돌성숙률은 CN(88.8%)>HO(69.6%)>HS(31.2%)>AS(16.8%) 순으로서 대조구 꽃의 골돌성숙률은 인공타가수분, 인공자가수분, 자율자가수분처리된 꽃들보다 각기 1.3, 2.8, 5.3배 더 높았다($\chi^2=35.776$, $P<0.001$)(Fig. 1). 꽃당 총 배주 수에 대한 종자 수의 비율인 종자성숙률은 CN(71.9%)>HO(42.8%)>HS(11.3%)>AS(5.8%) 순으로서 대조구 꽃의 종자성숙률은 인공타가수분, 인공자가수분, 자율자가수분 시보다 각기 1.7, 6.4, 12.4배 더 높았다($\chi^2=42.134$, $P<0.001$)(Fig. 1). 따라서 대조구 꽃은 인공타가수분 꽃보다 상대적으로 많은 심피와 배주가 각기 골돌과 종자로 성숙하였다. 또한 인공자가수분은 자율자가수분에 비해 종자의 성숙률이 2배 더 높았던 반면($P<0.008$), 골돌성숙률은 차이가 없었다($P>0.008$).

각 처리구의 꽃 중 취과를 형성한 꽃의 비율(취과성숙률)은 CN(95%)>HO(90%)>HS(45%)>AS(30%) 순으로서, 대조구 꽃은 거의 모두 취과를 형성했으나 자율자가수분처리된 꽃은 1/3만이 취과를 형성하였다. 취과성숙률에 근거한 자율자가수정지수(AI)는 0.33, 자가화합성지수(SI)는 0.50이었다.

2. ESP와 LSP의 개화특성

주목 구역(ESP)과 사스래나무 구역(LSP)에서 각기 4월 중순과 말에 눈이 녹기 시작해서, 두 개체군의 융설 시점

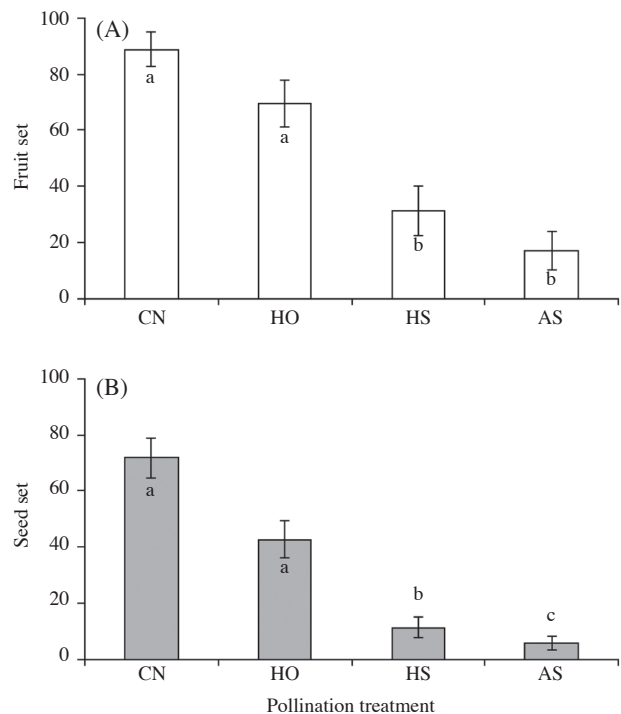


Fig. 1. Fruit (A) and seed set (B) of *M. saniculifolia* in four pollination treatments. Different letters on bars in each figure indicate significant differences after Bonferroni's correction ($P<0.008$) (CN: control, HO: hand-outcrossing, HS: hand-selfing, AS: autonomous selfing). Sample size for each treatment is 20 flowers.

은 약 10일의 차이를 보였다. 눈이 녹은 후 ESP에서는 4월 24일(Julian day, 114일)~27일(117일)에, LSP에서는 5월 4일(124일)~7일(127일)에 개화가 시작되었다(Fig. 2). 각 꽃의 수준에서 ESP의 꽃은 2주일 이상 지속되어 LSP의 꽃보다 4일 더 오래 피었다(개화수명, flowering longevity)(중앙값 15일 vs. 11일, Mann-Whitney U test, $P<0.001$, $N=125$). 개체 수준에서, ESP의 개체들이 LSP의 개체들

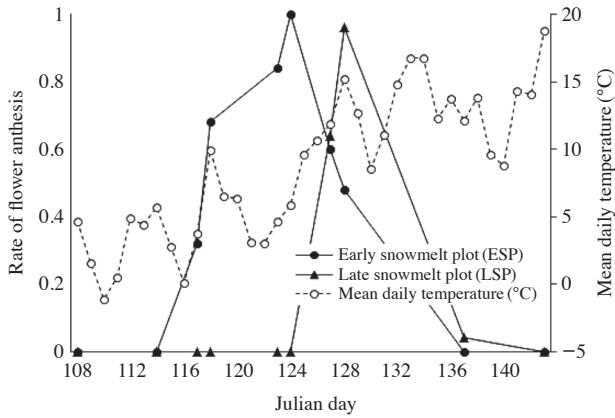


Fig. 2. The rate of flower anthesis of *M. saniculifolia* in early (ESP, ●-) and late (LSP, ▲-) snowmelt populations. Empty circles (-○-) represent the mean daily temperature during flowering at the study site (see text for detailed information). In each population, 25 plants were observed during flowering period.

보다 평균적으로 약 3일간 더 오래 피는 경향을 보였으나 (개화기간, flowering period) (중앙값 17일 vs. 14일) 표본 크기가 작아 통계적 비교는 수행하지 않았다. LSP에 비해 ESP의 꽃과 개체들이 오래 피면서 개체군 수준에서 볼 때 ESP는 26일, LSP는 14일간 개화하여 (개화계절, flowering season) 전자가 후자보다 10일 이상 오래 개화 상태를 유지하였다. 그러나 ESP와 LSP의 개화절정일은 각기 124일과 128일 (Julian day)로 불과 4일의 차이를 보였다. 결과적으로 두 개체군을 모두 포함하면 모데미풀은 약 한 달 동안 개화하다가 5월 17일 (137일) 전후로 꽃이 지는 양상을 보였다 (Fig. 2).

ESP와 LSP의 개화동시성지수 (FSI) 중앙값은 각기 0.88 (범위 0.83~0.94)과 0.98 (범위 0.58~0.98)로 후자의 개화동시성이 유의하게 더 높았다 (Mann-Whitney U test, $P < 0.001$, $N = 25$). 개화절정 시 LSP의 일평균온도는 ESP에 비해 9.4°C 더 높았다 (5.8°C vs. 15.2°C) (Fig. 1).

고찰

1. 교배체제

한 꽃 내에서 암술이 먼저 성숙하는 자예선숙성은 여러 생태적, 분류적 특성과 밀접한 상관관계를 보인다. 즉, 많은 자예선숙종은 수생종이거나 고산지역에 서식하고, 극지와 북반구 온대에서 이른 봄철에 개화하며, 단자엽식물과 원시현화식물에 속하는 목련류 등에서 흔히 출현한다

(Bertin and Newman, 1993; Sargent and Otto, 2004). 소백산 모데미풀은 서식지와 개화특성, 분류군 (미나리아재비과)에 있어서 전형적인 자예선숙종의 특성을 보인다. 번식생태 특성을 고려할 때 자예선숙종은 용예선숙종보다 개화기간이 길며 (Willmer, 2011), 효율적으로 자가수정을 억제하고 (Glover, 2007), 자가화합성이 높은 경향이 있다 (Bertin and Newmann, 1993). 예를 들어, 모데미풀과 같은 과이면서 역시 고산에 서식하는 *Ranunculus* spp. (e.g. *R. muelleri*, *R. dissectifolius*, *R. graniticola*)는 한 꽃이 9~13일 정도로 비교적 오래 개화하는 자예선숙종들이다 (Pickering, 1997). 그러나 많은 자예선숙종은 암술·수술의 성숙시기가 부분적으로 중첩되는 불완전 자용이숙의 양상을 보인다. 예를 들어, *Ranunculus* spp.는 자성형태로 1~3일, 이어 3~10일은 양성으로 작용하는 불완전 자예선숙 양상을 보인다 (Pickering, 1997). 모데미풀도 한 꽃에서 3~11개의 암술머리가 비동시적으로 발달하기 시작해서 (D₁) 꽃밥이 순차적으로 터지는 시기 (D₂)에 모든 암술이 성숙하는 불완전한 자예선숙식물이다. 불완전 자예선숙종이 암술 성숙기에 수분매개자에게 충분한 보상 (꿀 또는 꽃가루)을 제공하지 못하거나 (Klinkhamer and de Jong, 1990) 또는 꽃밥이 터진 후에도 암술이 성숙한 상태라면 자가수정이 일어날 수 있다 (Bawa and Beach, 1981; Pickering, 1997). 다시 말해, 불완전 자예선숙성이며 자가화합성이 있는 식물이라면 매개자 활동이 부족한 만약의 경우 자가수정을 통해 ‘번식보장’ (Eckert and Schaefer, 1998)을 이룰 수 있다.

다심피인 모데미풀 꽃에 수분매개자가 방문할 때 (대조구) 88.8%의 심피가 골돌로, 71.9%의 배주가 종자로 성숙해서, 특히 주두를 자가화분으로 포화시켰을 때보다도 (인공자가수분) 훨씬 더 높은 번식 성공을 보였다. 이 결과는 모데미풀이 조건부타가수정 식물임을 입증한다. 지중해 서부 지역의 미나리아재비과 20종도 일년생 식물을 제외하면 조건부타가수정 식물로 밝혀진 바가 있다 (Bosch *et al.*, 2001). 해발 1,300 m 이상의 눈이 많고 바람이 강한 극한 환경 하에서, 크고 화려한 꽃, 꿀샘, 비교적 긴 개화수명, 자예선숙성은 모데미풀의 타가수정에 기여하는 중요한 요인들로 사료된다. 이러한 모데미풀의 교배 특성들은 여러 고산식물들 (Fabbro and Körner, 2004; Wirth *et al.*, 2010)과 유사하다. 반면, 모데미풀과 근연종이며 고산에 서식하는 *Trollius ranunculoides*는 절대타가수정 식물이다 (Zhao and Du, 2003). 한국의 고산식물종들의 교배체제와 타가수정률의 수준을 확인하는 것은 매우 흥미로운 과제가 될 것이다.

매개자가 부족한 고산의 극한 환경에서는 자율자가수정이 종종 발생할 수 있다 (Arroyo *et al.*, 1985; García-Camacho

and Totland, 2009; Körner and Paulsen, 2009). 일부 고산 식물들은 자가수정으로 상당한 양의 종자를 생산해서 번식을 한다(Wardle, 1989; Ai *et al.*, 2013; Peng *et al.*, 2014). 예를 들어, 북미의 *Corydalis caseana* ssp. *brandegei*는 자가수정 시에도 결실률이 42%에 달하는 혼합교배체제 식물이다(Maloof, 2000). 모데미풀의 경우 자가화합성을 통한 번식보장을 이를 가능성은 있으나 자율자가수분의 성공률이 극히 낮기 때문에 전형적인 혼합교배체제라고 보기는 어렵다. 소백산 모데미풀의 높은 타가수정률은 국내 최대 크기의 이 개체군에서 수분매개자 활동성이 높음을 시사하는 것으로 해석된다.

자율자가수정지수(AI, auto-fertility index)는 식물이 수분매개자의 도움 없이 자율적으로 이루어진 수분이 어느 정도의 결실을 보이는지를 나타낸 값이며 0은 완벽한 수분매개자 의존 식물, 1 이상은 자가수정식물로 구분된다(Lloyd and Schoen, 1992). 모데미풀의 AI는 0.3이었으므로 수분매개자 의존성이 높은 경향이 있다. 그러나 꽃당 수술이 많은(>5) 방사대칭의 갈래꽃인 식물의 AI가 대체로 0.5 이상이라는 Lloyd and Schoen(1992)의 진술과는 일치하지 않았다. 이들이 조사한 종 수가 비교적 작았기 때문에(N=66종) 꽃의 형태적 구조와 AI값의 관계를 일반화시키는 것은 어려울 것으로 보인다. 대조적으로, 모데미풀과 꽃의 구조는 유사하나 꿀샘이 없는 미나리아재비과 노루귀속의 *Hepatica asiatica* (Son, 2010)와 *H. americana* (Motten, 1986)의 AI값은 각기 0.71과 1로 상당히 높았다. 이들 근연종과의 AI값의 차이는 따라서 꿀샘의 유무와 밀접하게 관련된 것으로 보인다. 다시 말해, 모데미풀, *T. ranunculoides*, *R. weyeri*에서 꽃꿀은 매개자를 유인하는 필요조건으로 사료된다.

모데미풀의 SI는 0.5로써 근연 계통인 *Trollius ranunculoides* (SI=0; Zhao and Du, 2003), *Ranunculus weyeri* (SI<0.25; Cursach and Rita, 2012), *Anemone nemorosa* (SI: 0.01~0.11; Müller *et al.*, 2000)보다 높았다. 이들 종은 모두 꿀샘이 있고 Lloyd and Schoen(1992)의 자가불화합성 식물 범주(SI<0.75)에 속한다. Lloyd and Schoen(1992)의 연구에서 SI가 0.75보다 작은 29종은 평균 40%의 자가수정 결실률을 보였고, 45%의 초과성숙률을 보인 모데미풀도 이 같은 경향에 부합된다. 그러나 모데미풀의 인공 또는 자율자가수정을 통한 종자성숙률(11.3% vs. 5.8%)은 인공타가수정(42.8%)에 비해 매우 낮기 때문에 종자성숙률에 근거한 SI값은 0.5보다 훨씬 낮을 것이다. 이런 사실은 모데미풀이 전적은 아니더라도 주로 타가수정으로 번식하는 식물임을 강력히 지지한다.

본 교배실험은 전국적으로 산재하는 모데미풀 개체군

중 가장 큰 소백산 개체군에서만 이루어졌다. 산재하는 개체군들의 크기가 다르고 진화적 역사가 다르다면 교배체제도 개체군 간 적어도 어느 정도 다를 수 있다(Barrett, 2002). 또한 매개자가 없는 온실에서 관찰한 모데미풀은 개화 중 암술대가 바깥으로 휘면서 수술대 끝의 터진 꽃밥에 접하였고, 후속적으로 소량의 종자가 생산되었다(personal observation). 타가수정률이 개체군 간 차이가 있는지와 더불어 암술대의 이동에 따른 자율자가수정이 소백산 현장에서도 발생하는지에 대한 확인이 필요하다. 개체군에 따라 교배체제가 다르다면 개체군의 진화적 역사를 고려하는 개체군 특이적인 보전 방안이 제시되어야 한다.

대조구에 비해 인공타가수분 시 골돌과 종자의 생산량이 크게 감소한 것은 기대치 않았던 현상이었다. 본 연구에서는 1일 3회씩 2~3일 동안 수분처리를 하였으므로 자주 수분망을 열고 닫아야 했다. 이 과정 중에 암술머리가 손상되어 골돌과 종자 생산량이 낮았던 것으로 생각된다. 수분망 설치와 잦은 인공수분에 의해 결실률이 감소하는 현상은 많은 수분실험에서 확인되었으므로(Young and Young, 1992) 향후 모데미풀의 수분실험을 위해서는 1~2회의 처리가 적절할 것으로 사료된다.

2. ESP와 LSP의 개화특성

직선거리로 50m 떨어진 모데미풀 두 개체군(ESP, LSP)에서 개체들의 개화기간을 제외한 꽃의 개화수명(ESP와 LSP, 15일 vs. 11일)과 개체군의 개화계절(ESP와 LSP, 26일 vs. 14일)의 차이는 모데미풀의 개화지속기간을 반영하는 여러 특성이 융설에 민감하게 반응함을 시사한다.

전술한 개화특성 차이에도 불구하고, 두 개체군 간 개화절정일의 차이는 4일에 불과하였다. 두 개체군의 개화절정일 전·후로 1~2일 정도가 절정에 근접한 수준이므로 ESP와 LSP의 개화절정기는 사실상 거의 중첩되었다. 툰드라 수종인 *Empetrum hermaphroditum*에서도 유사한 현상이 관찰되었다(Bienau *et al.*, 2015). 저온에서 꽃의 수명이 길어지거나(Primack, 1985; Ladinig and Wagner, 2005), 곤충의 수분활동이 낮을 때 꽃의 노화가 지연되면(Arroyo *et al.*, 1985) 개화기간이 길어진다. 역으로, 상대적으로 활발한 매개자 활동에 노출된 꽃은 개화지속기간이 단축된다(O'Neill, 1997; Yasaka *et al.*, 1998). 모데미풀의 경우 꽃 수준에서의 개화수명이 10일 이상으로 비교적 긴데다 저온에 노출된 ESP 꽃은 평균 15일까지 지속된다. 그 결과 융설 시기의 차이에도 불구하고 두 개체군의 개화절정 시기는 거의 중첩되는 것으로 해석된다.

개화지속기간이 감소하면 개체들 간 개화동시성은 반대로 증가하는 경향이 있다(Augspurger, 1983). ESP와 LSP의 개화동시성지수는 모두 0.8 이상으로 높은 편이었으나, 개화지속기간이 길었던 ESP보다 짧았던 LSP에서 동시성이 더 높았던 결과는(0.88 vs. 0.98) Augspurger (1983)의 주장과 일치한다. 용설이 아니더라도 고고도의 개체군은 저고도 개체군에 비해 개화동시성지수가 높다(Gómez, 1993; Buide *et al.*, 2002). 많은 꽃의 동시적 개화는 매개자의 유인도를 높여 타가수분을 촉진하는 선택적 이점이 있다(Augspurger, 1981, 1983; Bawa, 1983). 반면, 비동시적 개화는 수분매개자에 대한 경쟁을 감소시키고(Waser, 1978; Bawa, 1983), 비예측적 환경에서 타가수분을 높일 수 있다(Rather *et al.*, 2016). 따라서 개화동시성이 식물의 적응도에 미치는 영향에 대한 일반적 결론은 아직 없는 상태이다. 특히 급격한 기후변화 하에서 이미 위기종인 식물 개체군의 적응력을 높이기 위해서는 개화동시성과 그로 인한 적응도 변화를 확인할 필요가 있다.

고산식물의 자가수정률이 높다는 기존의 가설과 달리 소백산 아고산지역에 서식하는 모데미풀은 주로 타가수정으로 종자를 생산하였다. 고산식물인 모데미풀 꽃은 암술의 성숙이 선행되지만 많은 암술과 수술의 비동시적 발달로 인해 불완전 자예선숙성을 보였다. 교배실험의 결과 모데미풀은 자가수정이 가능하나 대체로 타가수정을 하는 조건부타가수정 식물로 밝혀졌고 이는 수분매개자의 다양성과 활동에 대한 조사가 필수적임을 시사한다. 소백산에서 용설 시점이 다른 두 개체군들은 개화수명과 개화계절이 각기 달랐으나 개화절정 시기는 거의 일치하였다. 전국적으로 몇 고산지역에 산재되어 있는 모데미풀 개체군의 개화특성은 적설과 용설체제의 변화에 민감하게 반응할 것으로 보인다. 따라서 이미 유전자 부동이 현저한(Jeong *et al.*, 2010; Jeong and Kim, 2012) 모데미풀의 보전에는 고산지역의 적설과 용설체제가 모데미풀의 개화계절과 수분매개자 네트워크에 미치는 영향에 대한 정보가 절실히 필요하다.

적 요

극한 기후에서 수분매개자가 부족한 고산식물은 번식보장을 위해 자가수정을 겪는 것으로 믿어졌다; 그러나 반대되는 증거도 있다. 고산지역에서 용설체제는 고산식물의 개화시기와 개화기간 같은 생활사 특성을 변화시키는 기능을 한다; 그러나 국내의 고산식물에 대한 용설체제 효과는 검증된 바 없다. 본 연구에서는 소백산 정상부의 아

고산식물인 모데미풀의 자웅이숙성, 교배체제, 두 개체군 [이른 용설 구역과 늦은 용설 구역(각기 ESP와 LSP)]의 개화특성을 조사하였다. 모데미풀은 암술과 수술의 성숙시기가 부분적으로 겹치는 불완전 자예선숙성을 나타냈다. 교배실험의 결과 대조구와 인공타가수분 처리구가 자율 및 인공자가수분 처리구보다 꽃당 골돌 및 종자를 유의하게 더 많이 생산하였다. 취과성숙률에 근거한 자율자가수정지수(AI)와 자가화합성지수(SI)는 각기 0.33, 0.50이었다. ESP의 용설이 LSP보다 10일 빨랐고 이에 따라 ESP와 LSP의 개화수명과 계화계절이 현저한 차이를 보였으나 두 개체군의 개화절정일은 거의 차이가 없었다. 결론적으로, 소백산 아고산지역 모데미풀은 수분매개자 서비스를 통해 거의 타가수정으로 번식하는 조건부타가수정 식물이다. 또한 기후변화로 인한 용설 시점(이른 vs. 늦은)과 후속적인 개화특성의 변동은 이미 희귀식물인 모데미풀을 더욱 위협할 가능성이 있다.

사 사

본 연구를 위해 출입을 허가해 주신 소백산국립공원관리소 북부지소와 초고에 좋은 의견을 주신 두 심사자에게 감사드립니다.

REFERENCES

- Ai, H., W. Zhou, K. Xu, H. Wang and D. Li. 2013. The reproductive strategy of a pollinator-limited Himalayan plant, *Incarvillea mairei* (Bignoniaceae). *BMC Plant Biology* **13**: 195.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto and C. Villagran. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* **69**: 205-223.
- Arroyo, M.T.K., J.J. Armesto and R.B. Primack. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* **149**: 187-203.
- Arroyo, M.T.K., M.S. Muñoz, C. Henríquez, I. Till-Bottraud and F. Pérez. 2006. Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-tree-line species in the high Andes of Chile. *Acta Oecologica* **30**: 248-257.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae).

- Ecology* **62**: 775-788.
- Augsburger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* **15**: 257-267.
- Balk, B. and K. Elder. 2000. Combining binary decision tree and geostatistical methods to estimate snow distribution in a mountain watershed. *Water Resources Research* **36**: 13-26.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* **3**: 274-284.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants, p. 394-410. *In: Handbook of Experimental Pollination Biology* (Jones, C.E. and R.J. Little, eds.). van Nostrand Reinhold Company Inc., New York.
- Bawa, K.S. and J.H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**: 254-274.
- Becerra, J.X. and D.G. Lloyd. 1992. Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole flower level? *Evolution* **46**: 458-469.
- Bertin, R.I. and C.M. Newman. 1993. Dichogamy in angiosperms. *The Botanical Review* **59**: 112-152.
- Bienau, M.J., M. Kröncke, W.L. Eiserhardt, A. Otte, B.J. Graae, D. Hagen, A. Milbau, W. Durka and R.L. Eckstein. 2015. Synchronous flowering despite differences in snowmelt timing among habitats of *Empetrum hermaphroditum*. *Acta Oecologica* **69**: 129-136.
- Billings, W.D. and L.C. Bliss. 1959. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology* **40**: 388-397.
- Bingham, R.A. and A.R. Orthner. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature* **391**: 238-239.
- Bosch, M., J. Simon, J. Molero and C. Blanché. 2001. Breeding systems in tribe Delphinieae (Ranunculaceae) in the western Mediterranean area. *Flora* **196**: 101-113.
- Buide, M.L., J.A. Díaz-Peromingo and J. Guitián. 2002. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb. *Plant Ecology* **163**: 93-103.
- Choi, D.Y. 2002. Conservation strategy based on genetic structure and mating system of rare plants, *Kirengeshoma koraeana* Nakai and *Megaleranthis saniculifolia* Ohwi. M.Sc. Thesis. Seoul National University. Korea. 103p.
- Cursach, J. and J. Rita. 2012. Reproductive biology of *Ranunculus weyleri* (Ranunculaceae), a narrowly endemic plant from the Balearic Islands with disjunct populations. *Flora* **207**: 726-735.
- Dafni, A., P.G. Kevan and B.C. Husband. 2005. Practical Pollination Biology. Enviroquest, Ltd., Cambridge.
- Eckert, C.G. and A. Schaefer. 1998. Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? *American Journal of Botany* **85**: 919-924.
- Elzinga, J.A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A.E. Weis and G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22**: 432-439.
- Fabbro, T. and C. Körner. 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* **199**: 70-81.
- García-Camacho, R. and Ø. Totland. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **41**: 103-111.
- Glover, B. 2007. Understanding Flowers and Flowering: An Integrated Approach. Oxford University Press, Oxford.
- Gómez, J.M. 1993. Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology* **81**: 605-613.
- Han, J.W., G.H. Lee, S.G. Yang and S.H. Kang. 2010. Distribution of *Megaleranthis saniculifolia* Ohwi (Ranunculaceae) in Mt. Halla, Jeju island. *Korean Journal of Plant Resources* **23**: 179-186.
- Hirao, A.S. and G. Kudo. 2004. Landscape genetics of alpine-snowbed plants: comparisons along geographic and snow-melt gradients. *Heredity* **93**: 290-298.
- Hülber, K., M. Winkler and G. Grabherr. 2010. Intra-seasonal climate and habitat-specific variability controls the flowering phenology of high alpine plant species. *Functional Ecology* **24**: 245-252.
- IBM Corp. 2010. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 19.0. Amonk, New York.
- Isard, S.A. 1986. Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* **18**: 83-96.
- Jeong, J.H., E.H. Kim, W. Guo, K.O. Yoo, D.G. Jo and Z.S. Kim. 2010. Genetic diversity and structure of the endangered species *Megaleranthis saniculifolia* in Korea as revealed by allozyme and ISSR markers. *Plant Systematics and Evolution* **289**: 67-76.
- Jeong, J.H. and Z.S. Kim. 2012. Marked differences in genetic diversity and differentiation between the centre and edge of the geographical range of *Megaleranthis saniculifolia* (Ranunculaceae), a Korean endemic species. *Australian Journal of Botany* **60**: 582-591.
- Kang, H. and K.S. Bawa. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* **90**: 865-876.
- Klinkhamer, P.G.L. and T.J. de Jong. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare*. *Oikos* **57**: 399-405.
- Körner, C. 2003. Alpine Plant Life - Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer, Berlin.
- Körner, C. and J. Paulsen. 2009. Exploring and explaining mountain biodiversity: the role and power of geophysical information systems. p. 1-10. *In: Data Mining for Global Trends in Mountain Biodiversity* (Spehn, E.M. and C. Körner, eds.). CRC Press, Boca Raton.

- Ladinig, U. and J. Wagner. 2005. Sexual reproduction of the high mountain plant *Saxifraga moschata* Wulfen at varying lengths of the growing season. *Flora* **200**: 502-515.
- Lloyd, D.G. and D.J. Schoen. 1992. Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences* **153**: 358-369.
- Maloof, J.E. 2000. Reproductive biology of a North American subalpine plant: *Corydalis caseana* A. Gray ssp. *brandegei* (S. Watson) G.B. Ownbey. *Plant Species Biology* **15**: 281-288.
- Motten, A.F. 1986. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* **56**: 21-42.
- Müller, N., J.J. Schneller and R. Holderegger. 2000. Variation in breeding system among populations of the common woodland herb *Anemone nemorosa* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution* **221**: 69-76.
- O'Neill, S.D. 1997. Pollination regulation of flower development. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **48**: 547-574.
- Pederson, G.T., S.T. Gray, C.A. Woodhouse, J.L. Betancourt and D.B. Fagre. 2011. The unusual nature of recent snowpack declines in the North American Cordillera. *Science* **333**: 332-335.
- Peng, D.L., X.K. Ou, B. Xu, Z.Q. Zhang, Y. Niu, Z.M. Li and H. Sun. 2014. Plant sexual systems correlated with morphological traits: reflecting reproductive strategies of alpine plants. *Journal of Systematics and Evolution* **52**: 368-377.
- Pickering, C.M. 1997. Breeding systems of Australian *Ranunculus* in the alpine region. *Nordic Journal of Botany* **17**: 613-620.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 15-37.
- Rather, A.A., I.A. Nawchoo, K.A. Ganaie, P.A. Shabir and A. Bandy. 2016. Phenological attributes of *Ajuga bracteosa*: an unusual case from Kashmir Himalaya. *Tropical Ecology* **57**: 369-373.
- Sargent, R.D. and S.P. Otto. 2004. A phylogenetic analysis of pollination mode and the evolution of dichogamy in angiosperms. *Evolutionary Ecology Research* **6**: 1183-1199.
- Son, D.C., K.J. Cho and S.C. Ko. 2011. Comparison of the morphology and distribution of the genus *Megaleranthis* Ohwi with those of its relative genera (Ranunculaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy* **41**: 315-323.
- Son, H.D. 2010. A study on the species biology of pollination and myrmecochory. D. Sc. Thesis, Chonnam National University. Korea. 75p.
- Wardle, P. 1989. Australasian mountains - World apart? p. 21-34. *In: The Scientific Significance of the Australian Alps: The Proceedings of the First Fenner Conference on the Environment* (Goods, R., ed.). CPN Publications, Canberra.
- Waser, N.M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* **59**: 934-944.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Wirth, L.R., R. Graf, F. Gugerli, U. Landergott and R. Holderegger. 2010. Lower selfing rate at higher altitudes in the alpine plant *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). *American Journal of Botany* **97**: 899-901.
- Yasaka, M., Y. Nishiwaki and Y. Konno. 1998. Plasticity of flower longevity in *Corydalis ambigua*. *Ecological Research* **13**: 211-216.
- Yoo, K.O., W.T. Lee and Y.J. Oh. 1999. External morphology and vegetation of *Megaleranthis saniculifolia* populations in four different habitats. *Korean Journal of Plant Resources* **12**: 312-323.
- Young, H.J. and T.P. Young. 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. *Ecology* **73**: 639-647.
- Zhang, Z.Q. and Q.J. Li. 2008. Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae). *Annals of Botany* **102**: 531-538.
- Zhao, Z.G. and G.Z. Du. 2003. Mating system characters and the strategies of resource allocation in Ranunculaceae. *Journal of Lanzhou University* **39**: 70-74.