

## 취나물속 (Genus *Saussurea*)에서 보이는 비약적 종분화에 관하여

임 형 탁

(전남대학교 자연과학대학 생물학과)

### An instance of quantum speciation seen in *Saussurea nipponica* (Compositae)

Hyoung-Tak Im

(Department of Biology, Chonnam University, Kwangju 500-757, Korea)

#### Abstract

This study was designed to interpret the speciation process of *Saussurea nipponica* Miquel ssp. *yoshinagae* (Kitamura) Kitamura and ssp. *hokurokuensis* Kitamura. Among seven subspecies of *S. nipponica*, which is ecologically and geographically diversified polymorphic species, ssp. *yoshinagae* and ssp. *hokurokuensis* are distributed in serpentine region and heavily snowy coastal region respectively, and have peculiar morphological characters which can not be found in other five subspecies. On account of their characteristic appearance, they are still closely related to other five subspecies genetically. Above discordance between morphological and genetic differentiation is interpreted as a result of "quantum speciation". Ssp. *yoshinagae* and ssp. *hokurokuensis* were isolated from other populations of *S. nipponica*, and rapidly got high morphological differentiation within short period of time while adapting to peculiar environment such as serpentine or heavily snowy coastal region. Moreover, ssp. *hokurokuensis* is similar in some appearances to *S. sugimurai* Honda which also grows in heavily snowy region adjacently to ssp. *hokurokuensis*. The morphological similarity between apparently different two taxa, *S. nipponica* ssp. *hokurokuensis* and *S. sugimurai*, is considered to be the result of "convergent adaptation" to similar habitat.

#### 서 론

취나물속 (Genus *Saussurea*)은 북반구, 특히 아시아의 산지에 널리 생육하고 있는 국화과

(Compositae)의 식물로서 약 380종(Lipschitz, 1979)이 있다. 한반도에만 30종(이, 1980)이 보고 되어 있는데 몇몇 종(각시취, 큰각시취, 은분취, 버들분취, 당분취 등)을 제외한 많은 종의 지리적, 생태적 분포가 한정되어 있어 종분화의 연구대상으로 적합한 분류군이다. *Saussurea nipponica* Miquel은 일본의 Honshu, Shikoku, Kyushu에 걸쳐서 생육하고 있는 일본고유종(endemic species)으로 해안절벽(5m)에서부터 고산의 정상부근(1,900m)까지 다양한 환경에 적응분화한 식물이다. 일본의 기온이 지금보다 7-8°C 정도 더 낮았던 시기(Ulm빙기가 끝나는 10,000년전까지)에는 그 분포가 보다 연속적이었으나, 지금은 특히 서남지역에 있어서 그 분포가 한정되어 지리적, 생태적으로 격리되어 있는 것으로 추정된다(Kitamura, 1950b; Im, 1988).

1983년 부터 1988년 까지의 형태적 및 분자생물학적 연구결과(Im, 1988), *S. nipponica*는 지리적으로 격리된 7아종으로 이루어진 다형종(polymorphic species)으로 인식되었다(Fig. 1). 이 7아종들은 형태적, 유전적으로 분화되어 있음이 판명되었는데, 이는 종래의 형태적 특징에 주로 근거한 분류학적 견지와는 몇군데 상이한 점을 가지고 있다. 그 중에서도 특히 *S. nipponica* ssp. *yoshinagae*와 ssp. *hokurokuensis*의 두 아종은 외부형태가 특수하게 분화되어 있어서 연구자에 따라서는 별종으로 다루어 왔던 분류군들이나, 기실 그들의 유전적 분화는 그다지 진행되지 않았음이 밝혀졌다. 본연구의 목적은 *S. nipponica*의 두 아종에서 보이는 형태적 분화와 유전적 분화의 상이점을 종분화의 관점에서 설명하는데에 있다.

## 재료 및 방법

*S. nipponica*의 주요생육지(Fig. 1)에서 population sampling(population당 20개체 이상)에 의해 얻어진 석엽표본으로부터 종래의 분류에서 사용되었던 형질을 포함한 25항목의 외부형태를 조사하여, 이들 population간의 형태적 분화를 추정하였다(Im, 1987, 1989). 유전적 분화를 추정하기 위해서, 각 population에서 채집한 식물들을 동일한 환경하에 재배하여 전기영동의 재료로 사용하였다. PGI, PGM, TPI, LAP, SkDH, ACN의 6효소종류에 관여하는 10 유전자좌에서의 유전자빈도에 근거하여 population간의 유전적 거리(D)를 계산하였다(Im, in prep.). 총포(invulcre)와 총포편(invulcral bracts)의 모양, 두화의 배열상태등의 외부형태에 대해 조사하였다. *S. nipponica* ssp. *yoshinagae*와 ssp. *hokurokuensis*에서 보이는 형태적 분화와 유전적 분화를 비교하고, 두 측면에서 보이는 서로 다른 결과를 두 아종의 생태적 특징과 지리적 분포를 고려하여 해석하였다.

## 결과 및 고찰

### 1) *S. nipponica* ssp. *yoshinagae* (Kitamura) Kitamura (Plate B)

이 분류군은 Kitamura(1934)에 의해 *S. yoshinagae*라는 이름으로 발표되었는데, Ohwi(1953, 1965a, b)와 Lipschitz(1979)는 *S. nipponica*와는 별도의 종으로 취급하고 있다. 특히

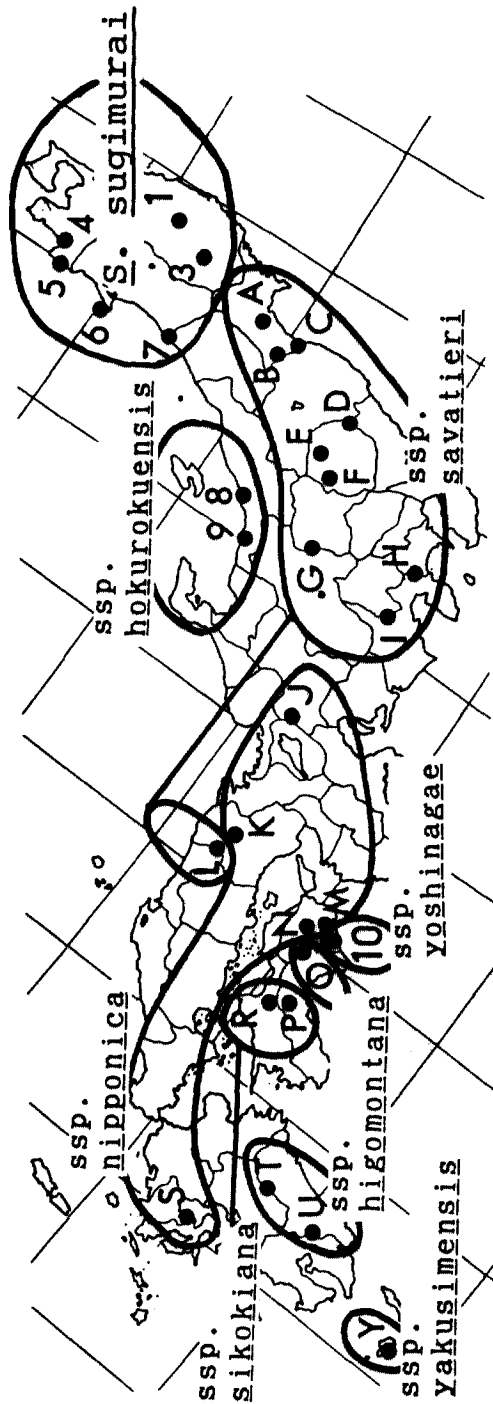


Fig. 1. Localities of 30 populations explored, and distribution range of *S. nipponica* and *S. sugimurai*. 1, Hiraniwa-kogen (900m); 3, Mt. Himegami (850m); 4 Mt. Oikami (100m); 5, Ogonzaki (15m); 6, Nyudo-zaki (20m); 7, Misaki-toge (20m); 8, Senzoku-iwa (10m); 9, Saio-ji (100m); 10, Tochidaira (600m); A, Sendai (120m); B, Mt. Hubo (850m); C, Mt. Tenmyo (400m); D, Mt. Yamizo (600m); E, Mt. Takahara (700m); F, Nikko (850m); G, Karuizawa (950m); H, Mt. Kintoki (700m); I, Abetoge (1,400m); J, Mt. Ryozen (800m); K, Ten-taki (450m); L, Mt. Hyonosen (1,300m); M, Takahoko (850m); N, Mt. Togu (900m); O, Mt. Tsurugi (1,920m); P, Mt. Tebako (1,750m); R, Mt. Ishizuchi (1,900m); S, Mt. Tara (900m); T, Mt. Shiraiwa (1,640m); U, Mt. Wanitsuka (1,050m) Y, Mt. Nagata (1,880m).

세계의 *Saussurea* 속을 집대성한 소련의 Lipschitz(1979)는 타원형 잎을 가진 *S. yoshinagae*를 Subsect. *Saussurea* (Sect. *Saussurea*)에, 심장형 잎을 가진 *S. nipponica*를 Subsect. *Cordifoliae* (Sect. *Saussurea*)에 위치시킴으로서, 두 분류군을 확연히 다른 종으로 인식하였다. 그러나 Kitamura(1950b)가 자세한 언급 없이 이 분류군을 *S. nipponica*의 아종(*S. nipponica* ssp. *yoshinagae* (Kitamura) Kitamura, comb. nud.)으로 rank를 떨어뜨려 취급한 이래, Hara(1952), Kitamura et al.(1957)은 이 변경된 Kitamura의 견해에 따르고 있다.

Ssp. *yoshinagae*는 Shikoku의 사문암지대에만 분포하는 유존식물(relic species)로서 깊게 절각이 지기도 하는 숙존성 근생엽, 타원형의 경생엽, 엽병에 발달하는 넓은 wing, 잎 뒷면의 실처럼 긴 털, 길게 발달하는 화서축의 끝에 성기게 붙는 두화 등의 특이한 외형으로 *S. nipponica*의 타아종들과 쉽게 구별된다(Im, 1989). 그러나 효소다형에 근거한 유전적 분화의 조사결과, ssp. *yoshinagae*와 지리적으로 인접한 서남일본의 ssp. *nipponica* (Plate A), ssp. *shikokiana*와의 유전적 거리는 그다지 멀지 않은 것( $D=0.09$ )으로 나타났다(Fig. 2). 고등식물의 경우 종내 population간(intraspecies)의 유전적 거리( $D$ )는 0.17이하라는 Crawford(1983)의 견해에 따르면, ssp. *yoshinagae*는 아직 종의 level로까지의 분화를 이루지는 못한 것으로 추정된다. 이는 또한 ssp. *yoshinagae*의 population이 *S. nipponica*의 다른 population들로부터 격리된 후, 그다지 많은 시간이 경과하지 않았음을 의미하고 있다. 비슷한 유전적 거리에 있는 서남일본의 *S. nipponica*의 타아종들(ssp. *nipponica*, ssp. *shikokiana*)이 외형에 있어서 확연히 구별되지 못하고 있는데 비해(Im, 1987), ssp. *yoshinagae*만이 별종으로 다루어질 정도로 특수한 외형을 가지게 된 이유는 사문암지대라는 특수환경에 적응하는 과정에서 급속한 형태적 분화를 이룬 때문으로 추정된다. 사문암지대에는 ssp. *yoshinagae* 이외에도 인접한 지역의 분류군에 대응하는 식물들(*Heteropappus leptocladus* Matsumura, *Gymnaster savatieri* ssp. *pygmaeus* Kitamura 등)이 유존하고 있는 예가 보고되고 있다(Kitamura, 1950b).

*Saussurea*속의 분류에 있어서 중요한 형질중의 하나로 생각되어지는 총포 및 총포편의 형태를 비교해 보면 ssp. *yoshinagae*는 ssp. *nipponica*와 매우 유사함을 알 수 있다(Fig. 3). 이 분류군을 *S. nipponica*에 편입시킨 Kitamura(1950b)의 견해는, 주로 외형과 생태적, 지리적 특징에만 의존했던 당시의 연구상황을 생각해 볼 때, 예리한 관찰과 깊은 통찰만으로도 자연의 참모습에 근접할 수 있다는 좋은 보기라고 하겠다.

## 2) *S. nipponica* ssp. *kokurokuensis* Kitamura (Plate C)

이 식물은 Kitamura(1935)에 의해 *S. muramatsui*로서 발표되었는데, 그후 Kitamura(1950a)는 *S. muramatsui*를 둘로 나누어 이들을 *S. nipponica*의 아종(ssp. *kokurokuensis*와 ssp. *muramatsui*)으로 각각 편입시켰다. *S. nipponica* ssp. *kokurokuensis*에 대한 견해는 Ohwi(1953, 1956a, b) Lipschitz(1979), Im(1989) 등에 의해 지지되고 있다. 그러나 Lipschitz(1979)와 Im(1989)은 ssp. *muramatsui*를 Tohoku 지방의 *S. sugimurui* Honda (Plate D)로 인식하고 있다.

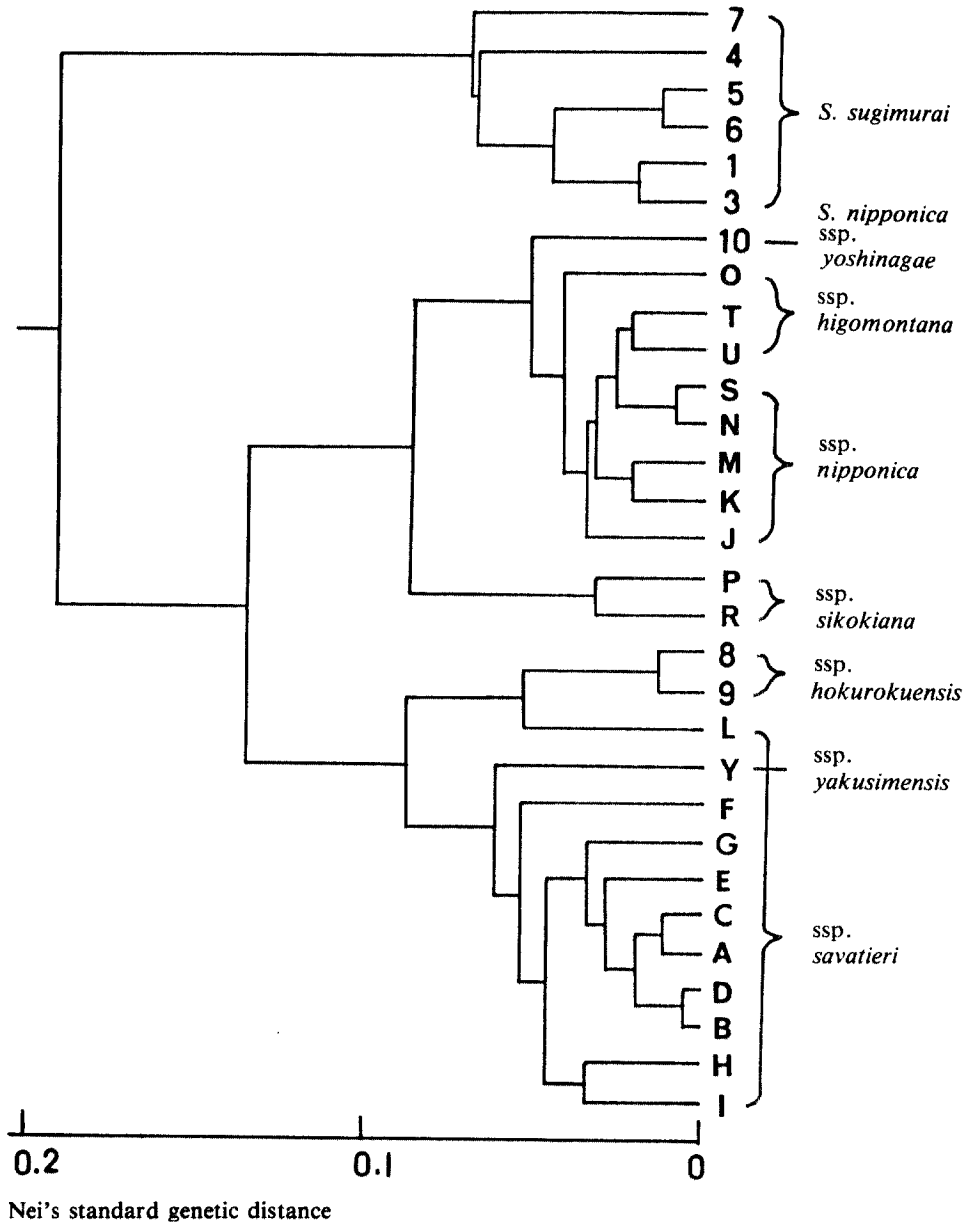


Fig. 2. Phenogram showing genetic distance of 30 populations based on Nei's genetic distance. Symbols correspond to those in Fig. 1.

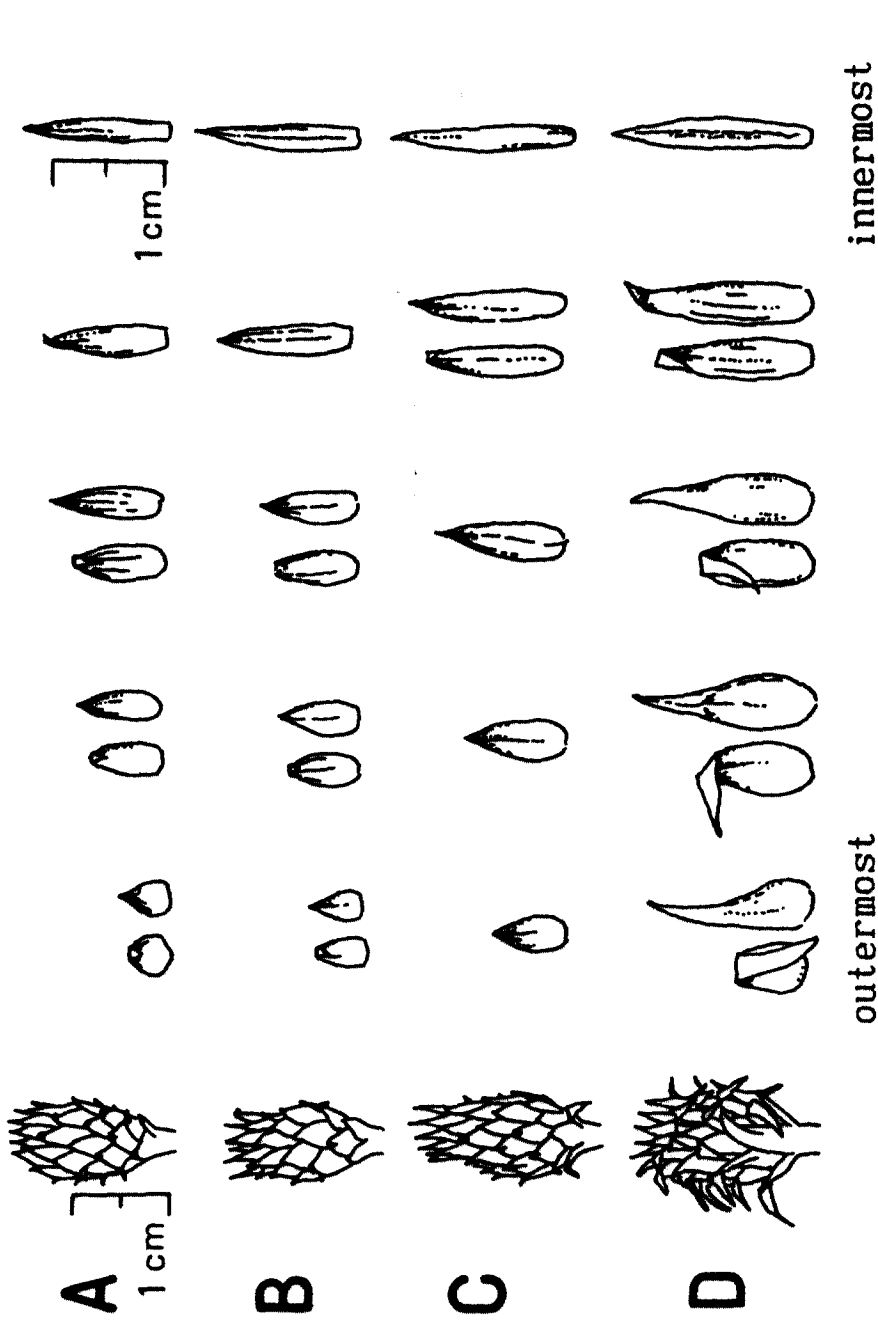


Fig. 3. Representative shape of involucre and involucral bracts. Five involucral bracts within a typical involucre in each taxon are arranged in order from outermost bract (left) to innermost one (right). Some involucral bracts with recurved tip (left in each pair) are straighten in order to exhibit their actual length (right).

A, *S. nipponica* ssp. *nipponica*; B, *S. nipponica* ssp. *yoshinagai*; C, *S. nipponica* ssp. *hokurokuensis*; D, *S. nipponica* ssp. *sugimurai*.

*S. nipponica* ssp. *hokurokuensis*는 동해에 면한 Hokuriku 지방의 해안지대(바닷가 절벽에서부터 인접한 산지까지)에 분포하는 식물로, 넓고 큰잎, 줄기와 엽병에 발달하는 wing, 1m 가 넘는 초장, 다수의 두화를 가진 큰화서 등의 전체의 외관은 Shikoku와 Kyushu의 1,000 m 이상의 산지 정상 부근의 ssp. *shikokiana*나 ssp. *higomontana*와 유사하다. 그러나 화서 위의 두화들이 배게 배열된 점, 표피세포의 크기가 크고, 총포 및 총포편에 단세포의 털이 많은 점, 잎에 털이 거의 없는 점 등으로 다른 아종으로부터 확연히 구별되고 있다(Im, 1989). 이상과 같은 높은 형태적 분화에도 불구하고 ssp. *hokurokuensis*와 Kanto지방의 ssp. *savatiери*, Yakushima의 ssp. *yakushimensis*와의 유전적 거리( $D=0.09$ )는 종내 분류군의 수준에 머물고 있다(Fig. 2). 이는 *S. nipponica*의 일부 population이 Hokuriku 지방에 격리된 후, 눈이 많은 해안 지대의 환경에 적응하여 급속한 형태적 분화를 일으킨 것으로 보여진다.

*S. nipponica*의 다른 아종들에서는 볼 수 없는 ssp. *hokurokuensis*의 전술한 형태적 특징들은 지리적으로 인접해 있는 *S. sugimurai*(*S. nipponica* ssp. *muramatsui* Kitamura를 포함한)에서도 나타나는 것들로, Kitamura(1935)가 ssp. *hokurokuensis*를 *S. muramatsui*의 한 형태로 생각했던 이유도 여기에 있었다. 그러나 이들의 유전적 분화정도도 보면, ssp. *hokurokuensis*와 *S. sugimurai*는 보통 종간(interspecies)에서 보이는 정도의 큰 유전적 거리( $D=0.195$ )를 나타내는데(Fig. 2), 이는 *S. sugimurai*를 별종으로 취급한 Lipschitz(1979)와 Im(1989)의 견해를 지지한다. *S. sugimurai*의 생육지인 Tohoku 지방도 Hokuriku 지방과 함께 일본 유수의 다설지방으로, *S. sugimurai*와 ssp. *hokurokuensis*에서 보여지는 몇몇 형태적 유사점은 이들 서로 다른 분류군의 동일한 환경에 적응한 결과로서의 수렴현상(convergence)으로 해석된다.

이들 두 분류군의 총포 및 총포편의 외형은 ssp. *hokurokuensis*가 ssp. *nipponica*와 마찬가지로 긴 내편과 현저히 짧은 외편을 가지는데 비해, *S. sugimurai*의 내편과 외편의 길이는 그다지 다르지 않다(Fig. 3). *S. nipponica* ssp. *yoshinagae*의 경우에서도 보았듯이, 총포 및 총포편의 특징은 다른 외부 형태에 비해서 환경에 의한 변화가 적은 보다 안정된 형질로, 분류군간의 근본적(유전적) 차이를 보다 잘 반영하고 있는 것으로 추정된다.

일본의 기후는 UIm빙기 이후, 아한대(약 60,000-42,000년전), 냉온대(42,000-25,000년전), 아한대(25,000-10,000년전), 그리고 온대(10,000년전 이후)로의 변동을 거쳤는데, 이 과정에서 북방계의 식물들은 고산지대, 사문암지대, 다설지대 등의 특수한 환경에 고립되게 되었다(Shinbori and Shibasaki, 1982). *S. nipponica*에 있어서도 이같은 지리적, 생태적 격리현상이 보여지는데, ssp. *yoshinagae*와 ssp. *hokurokuensis*는 *S. nipponica*의 다른 population들로부터 비교적 최근(일본의 기후가 현재와 같이 온난하게 되었을 즈음)에 격리되어, 특수한 환경하에서 급속한 형태적 분화를 일으킨, 종분화 과정중의 아직 젊은 분류군으로 추정된다. *S. nipponica* ssp. *yoshinagae*와 ssp. *hokurokuensis*의 충분한 유전적 분화를 수반하지 않는 높은 형태적 분화의 예도, 지리적, 생태적으로 특수한 환경(사문암지대, 석회암지대, 다설지대, 다습지대 등)에 격리된 population들이 각각의 환경에 적응하는 과정에 있어서 단 시간에 급속한 형태적 분화를 이룰 수 있다는 비약적 종분화(quantum speciation; Tateoka,

1983 참조)의 좋은 보기로 생각되어진다. *S. nipponica*의 7아종의 전체적 종분화에 관해서는 다른 논문에서 보다 상세히 다루어 질 것이다(Im, in prep.).

## 적 요

지리적, 생태적으로 다양하게 분화한 *S. nipponica*의 7아종중, ssp. *yoshinagae*와 ssp. *hokurokuensis*의 종분화과정을 형태적, 유전적 측면에서 해석하였다. Ssp. *yoshinagae*는 사문암지대에, ssp. *hokurokuensis*는 눈이 많은 해안지대에 각각 적응진화한 분류군으로 다른 아종에서는 볼 수 없는 특이한 외형을 발달시켰으나, 그에 상응하는 유전적 분화는 아직 이루지 못하고 있다. 이는 이 두 아종이 *S. nipponica*의 다른 population들로부터 격리되어, 특수한 환경하에서 급속한 형태적 분화를 이룬 비약적 종분화(quantum speciation)의 결과로 추정된다. 또한 ssp. *hokurokuensis*는 인접해 분포하는 *S. sugimurai*와 많은 형태적 유사점을 갖는데, 이는 서로 다른 두분류군이 다설지대라는 특수환경에 적응하는 과정에서 보여지는 수렴현상(convergence)으로 생각된다.

## 인 용 문 헌

- 이창복. 1982. *Saussurea*. 대한식물도감. pp. 770-777. 향문사.
- Crawford, D.J. 1983. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In: S.O. Tanksley and T.J. Orton (eds.), *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*, pt. A. 257-287. Elsevier, Amsterdam.
- Hara, H. 1952. *Saussurea*. In: A bibliographic enumeration of flowering plants indigenous to or long cultivated in Japan and its adjacent islands (Pars Secunda), pp. 239-252. Iwanami Shoten, Tokyo. (in Japanese).
- Im, H.T. 1987. Principal component analysis on morphological variation in the *Saussurea nipponica* complex (Compositae). P1. Sp. Biol. 2: 117-126.
- \_\_\_\_\_. 1988. Taxonomic studies of the *Saussurea nipponica* complex (Compositae). Ph. D. Thesis. Tokyo University.
- \_\_\_\_\_. 1989. Taxonomic revision of the *Saussurea nipponica* complex (Compositae). J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sec. III, Vol. XIV, No. 4: 243-272.
- \_\_\_\_\_. (in prep.) Electrophoretic study of taxonomic relationships in the *Saussurea nipponica* complex.
- Kitamura, S. 1934. Compositae Novae Japonicae VI. Acta Phytotax. Geobot. 3:97-111.
- \_\_\_\_\_. 1935. Les *Saussurea* du Japon: Leur classification et leur distribution. Acta Phytotax. Geobot. 4:1-14.
- \_\_\_\_\_. 1950a. *Saussurea*. In: Icon. Pl. As. Orient. 5(1): 468-475.
- \_\_\_\_\_. 1950b. adaptation and isolation on the serpentine areas. Acta Phytotax. Geobot. 12:178-185. (in Japanese).
- \_\_\_\_\_, G. Murata, and Y. Hori. 1957. *Saussurea*. In: Coloured illustration of herbaceous plants of Japan I (Sympetalae), pp. 24-29. Hoikusha, Osaka. (in Japanese).



- Lipschitz, S. 1979. Genus *Saussurea* DC.: 192-193. Nauka, Leningrad.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. Amer. Nat. 105: 385-398.
- Ohwi, J. 1953. *Saussurea*. In: Flora of Japan, pp. 1229-1231. Shibundo, Tokyo. (in Japanese).
- \_\_\_\_\_. 1965a. *Saussurea*. In: Flora of Japan. rev. ed., pp. 1387-1397. Shibundo, Tokyo. (in Japanese).
- \_\_\_\_\_. 1965b. *Saussurea*. In: Flora of Japan. Eng. ed., pp. 913-918. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Shinbori, T. and T. Shibazaki (新堀友行, 柴崎達雄). 1982. 第四紀. pp. 83-99. 共立出版株式會社, 東京.
- Tateoka, T (館岡亞緒). 1983. 植物の種分化と分類. pp. 83-99. 養賢堂, 東京.

### Explanation of plate

- A, *Saussurea nipponica* Miq. ssp. *nipponica* (Sacaguchi 31, TI)
- B, *Saussurea nipponica* Miq. ssp. *yoshinagae* (Kitam.) Kitam. (Im 2393, TI)
- C, *Saussurea nipponica* Miq. ssp. *hokurokuensis* Kitam. (Im 5115, TI)
- D, *Saussurea sugimurai* Honda (Sugimura, holotype TI)

**A**

**B**

**C**

D