

## 한국산 가시톡토기 과 (곤충 강: 톡토기 목)의 문제 2아속의 계통분화

박 경 화 · 이 병 훈

(전북대학교 생물과학부)

### 적 요

가시톡토기 과에서 분류학적으로 문제되는 2아속 3종의 유연관계를 밝히기 위해 형태형질 및 효소유전자분석을 실시하였다. 형태형질분석과 효소의 분석에서 서로 다른 계통수가 만들어졌다. 형태형질분석에서는 아속간에 분리가 이루어지지 않았으나 효소분석의 경우 아속간에 확실히 구분되었으며 유전적 차이도 매우 컸다. 그러나 이들 계통수들은 distance method나 분지분석방법에서 모두 같은 분지순서를 나타냈는데 특히 형태형질분석의 경우에 형질평가방법과 형질비평가 방법을 사용했음에도 불구하고 결과는 같았다. 본 연구 결과 어떤 중요한 형태적인 형질이 효소분석에서처럼 유전적 분화를 나타내면 강력한 분류형질이 될 수 있다고 생각된다.

Key words: Phylogeny, morphology, allozyme, Tomoceridae, Collembola, Insecta

### 서 론

가시톡토기 과 (Tomoceridae Schäffer, 1896)는 톡토기 목의 2개 아목중 분절 아목 (Arthropleona)에 드는 털보톡토기 상과 (Entomobryoidea)의 1개 과로써 속각 3쌍 마디가 다른 마디보다 매우 길고 도약기의 단절이 긴 특징을 갖고 있다. 본 가시톡토기 과는 아종분화율이 23.3%로서 톡토기 목 가운데 가장 높으며 (Rapoport, 1971), 학자에 따라 여러 가지 분류체계를 제시하고 있고 대체로 다계통성으로 알려져 있다 (Denis, 1929; Gisin, 1944). 즉, Folsom은 본 과를 털보톡토기 과의 1개 아과 (Tomocerinae)로 제시 (Folsom, 1913) 했으나, Christiansen은 털보톡토기 과 내의 1개 속으로 두고 이 속내에 *Pogonognathellus*와 *Tomocerus*의 2개 아속을 두었다 (Christiansen, 1964). 그러나 Yosii는 반대로 이 분류군을 하나의 독립된 과로 제시하고 이 과안에 6개 속을 두었으며 (Yosii, 1967), Uchida는 5개 속으

본 연구는 1995년도 교육부 기초과학연구소 학술조성비 (BSRI-95-4128) 지원에 의해 수행되었음

로 나누었다 (Uchida, 1972). 그 후 Massoud와 Ellis (1977)는 *Tomocerus* 속과 *Pogonognathellus* 속을 구분하는 형질의 애매함을 근거로 2속을 통합하였으며, Lee (1983)는 Christiansen의 2개 아속을 2개 속으로, Yosii의 6개 속을 2개 속 5개 아속으로 제시하는 등 학자마다 분류체계를 다르게 제시하여 계통학적 검토와 정리가 진척이 요망된다.

가시복토기 과로써 한국산으로 알려진 것은 가시복토기 과 2개 속 가운데 *Tomocerus* 속 뿐이며 이 속에 5개 아속 (*Tomocerus*, *Monolamellus*, *Plutomurus*, *Aphaenomurus*, *Monodontocerus*)이 밝혀졌다. 이 가운데 본 실험에 사용된 *Tomocerus*와 *Monolamellus* 아속은 거의 모든 형질이 유사하나 단선의 일난 수의 차이로 인해 서로 다른 아속으로 구분된다 (Lee, 1983). 그러나 형질의 차이가 일난의 수에 한정되어 있어 분류기준으로서의 가치가 의문시 되었다. 따라서 본 실험에서 또 하나의 재료가 되는 기노시다복토기 (*T. (T.) kinoshitai*)는 형태적으로는 같은 아속에 속하는 왕가시복토기 (*T. (T.) cuspidatus*)보다 오히려 다른 아속에 속하는 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*)와 유사하여 형태적인 애매함을 유전적 형질이 얼마나 뒷받침해 주는지를 확인해 보고자 하였다. 본 연구의 목적은 가시복토기 과가 갖는 진화 및 유전적 상태를 확립함으로써 이들에 대한 계통유연관계를 파악하는데 필요한 기초 정보를 확보하는데 있다.

## 재료 및 방법

본 연구를 위해 다음과 같이 3종을 사용하였다.

Tomoceridae (가시복토기 과)

왕가시복토기 (*Tomocerus (Tomocerus) cuspidatus* Börner, 1909): Mt. Palkong-san, Paegwoon-myeon, Chinan-gun (Chöllabuk-do).

기노시다복토기 (*Tomocerus (Tomocerus) kinoshitai* Yosii, 1954): Mt. Namgosan, Chönju-shi, Chöllabuk-do.

포장가시복토기 (*Tomocerus (Monolamellus) laxalamella* Lee, 1975): Mt. Könjisan, Chönju-shi, Chöllabuk-do; Mt. Namgosan, Chönju-shi, Chöllabuk-do.

### 1. 형태적 형질조사

95% 에탄올에 보관했던 개체를 Marc André I에 담귀 탈색시킨 후 Marc André II 용액에 침투하여 프레파라아트를 만들어 (Massoud, 1967) 광학현미경으로 관찰하였으며, Lee (1983)의 모노그라프를 참조하였다. 조사재료에 대하여 26개의 일반 형질을 선택하였으며, 이때 outgroup으로는 가시복토기과와 이웃해 있는 털복토기 과내에서 원시그룹인 *Orchesellides* 속을 선택하였다. Uchida (1971)와 Wiloy (1981)의 기준에 따라 원시형질과 파생형질로 나누어 진화상태를 결정하여 (Table 1) 형질표로 나타내었다 (Table 2). 각 형질은 Hecht와 Edwards (Hecht, 1976; Hecht and Edwards, 1976)가 제안한 방법에 따라 다음과 같이 비중을 두었다: (1) 형질상태 소실, (2) 형질이 퇴화나 융합에 의해 단순화, (3) 형질발달단계가 개체발생이나 비례성 등과정과 연관됨, (4) 기능적으로 통합된 형질복합체, (5) 독특하고 혁신적인 형질복합체.

이 자료를 토대로 각 분류군간의 유연관계를 측정하기 위하여 PAUP program ver. 2.4 (Swofford, 1985)를 이용하여 분지분석하였고, 이외에도 NTSYS program ver. 1.70 (Rohlf, 1992)의 neighbor-joining method로 처리하여 분류군간 거리를 측정하고 분석하여 결과를 비교하였다.

**Table 1.** Transformation series of morphological characters.

No.	Characters	Weights	Character States
1	body pattern	V	absent (0), with usually striking pattern (1)
2	body scale	V	absent (0), present (1)
3	head chaetotaxy (anterior part)	II	with many macrosetae (0), 2, 4 (1), 2, 2 (2)
4	head chaetotaxy (posterior part)	II	with many macrosetae (0), 2, 2 (1), 2, 0 (2)
5	head chaetotaxy (posterior margin)	II	numerous setae (0), arranged sparsely (1)
6	antenna segments	II	4 segments (0), 5 segments (1)
7	antenna annulate	V	not annulated (0), annulated (1)
8	III AO	I	present, simple type (0), absent (1)
9	at the tip of Ant. 4	IV	w/o sensory papilla (0), with papillae (1)
10	antenna length	II	antenna < furcula (0), antenna = furcula (1), antenna > furcula (2)
11	innerteeth of unguis	II	multiple (0), one (1)
12	innerteeth of unguiculus	II	absent (0), one (1)
13	outerteeth of unguiculus	II	absent (0), one (1)
14	tenent hair (length)	II	< inner side of unguis (0), > inner side of unguis (1)
15	tenent hair (form)	V	usual (spatulate) (0), well developed (1)
16	trochanteral organ	IV	only in trochanter (0), in trochanter & femur (1/multisetae) (1), in trochanter & femur (1/1) (2)
17	spinose setae of tibiotarsus (L <sub>1</sub> , L <sub>2</sub> )	IV	absent (0), present (1)
18	spinose setae of tibiotarsus (L <sub>3</sub> )	IV	one (0), two (1), multiple (2)
19	Abd. III: Abd. IV	III	subequal (0), Abd. III > Abd. IV (1)
20	setae of retinaculum	II	< 10 setae (0), > 10 setae (1)
21	lateral setae of manubrium	II	10+10 or < (0), less than 8+8 (1)
22	dens: mucro	II	> 10 times (0), = 5 times (1), = 3 times (2)
23	dental spines	II	absent (0), with small denticles (1), compound (2)
24	mucro (basal teeth)	IV	absent (0), w/o toothlet (1), with toothlet (2)
25	mucro (intermediate teeth)	IV	absent (0), 1-3 (1), 5-10 (2)
26	lamella of mucro	V	absent (0), present, two (1), present, specialized (2)

O, plesiomorphy; 1-2, apomorphies.

## 2. 효소유전자 분석

효소유전자 분석을 위하여 Selander *et al.* (1971) 및 Ayala *et al.* (1972)의 방법을 변형한 수평 전분 전기영동을 실시하였다.

-70°C의 초저온 냉동기에 보관해 둔 실험재료를 각 종별로 한 개씩 아크릴판 위에 올려 놓은 다음 그 위에 grinding buffer (중류수)를 한방울씩 떨어뜨려 같이 거친 유리봉으로 잘 갈아준 후 0.8×0.3 cm로 가늘게 자른 거름종이 (Watmann No. 3)에 흡수시켜 starch gel에 심었다.

**Table 2.** Morphological character matrix of four species of *Orchesellides* and *Tomocerus*.

No.	<i>Orchesellides</i>	<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>
1	1	0	0	0
2	0	1	1	1
3	0	1	2	1
4	0	1	2	1
5	0	0	1	0
6	1	0	0	0
7	0	1	1	1
8	0	1	1	1
9	1	0	0	0
10	1	2	0	1
11	0	0	1	0
12	0	0	0	1
13	1	0	0	0
14	1	0	1	1
15	0	0	0	1
16	0	1	2	2
17	1	1	0	0
18	2	2	1	0
19	1	0	0	0
20	0	1	0	0
21	0	0	0	1
22	0	1	2	2
23	0	2	2	1
24	0	2	2	1
25	0	2	1	1
26	0	1	1	2

이것을 electrode buffer를 사용하여 약 4°C의 냉장실에서 80V의 정전류로 약 15분간 영동한 후 gel에 심었던 거품종이를 빼고 계속해서 1시간 간격으로 100V, 120V, 150V, 180V로 차례로 전압을 높여주면서 약 3시간 30분에서 5시간 동안 전개 하였다. 이렇게 전개가 끝난 gel을 kit에서 색내어 4장의 slice를 만들어 염색, 처리하였다.

전기영동으로 분석한 동위효소의 종류, 그리고 buffer system은 Table 3과 같으며, 이때 여러가지 효소를 분석하기 위해 3가지 다른 buffer system을 사용하였다. 이렇게 얻은 전기영동상으로 개체별 유전자형 (genotype)을 조사하고 각 종 또는 개체군의 대립인자 빈도 (allele frequency)를 구하여 이를 토대로 NTSYS program (Rohlf, 1992)을 이용하여 Nei (1972)의 유전적 차이치 (D) 및 Wright (1978)에 의해 변형된 Rogers (1972)의 유전적 차이치 (D)를 계산하였다. 이 값을 Sneath와 Sokal (1973)의 방법에 따라 UPGMA로 처리하여 dendrogram을 작성하였다. 이밖에 Mickevich와 Johnson (1976)이 제안한 방법에 따라 대립인자-각

**Table 3.** Buffer systems used to resolve 14 different enzyme activities in three species of Tomoceridae (Collembola, Insecta) investigated.

E.C.No.	Enzyme	Locus	Buffer System
1.1.1.37	Malate dehydrogenase	<i>MDH-1</i> <i>MDH-2</i>	C
1.1.1.40	Malic enzyme	<i>ME</i>	C
1.1.1.42	Isocitrate dehydrogenase	<i>IDH</i>	C
1.1.1.49	Glucose-6-phosphate dehydrogenase	<i>G6PD</i>	A
1.6.99.2	Menadion reductase	<i>MNR</i>	A
1.11.1.6	Catalase	<i>CAT</i>	B
3.1.1.1	Esterase	<i>EST-1</i> <i>EST-2</i>	A
3.1.3.1	Alkaline phosphatase	<i>ALP-1</i> <i>ALP-2</i>	B
3.1.3.2	Acid phosphatase	<i>ACP</i>	B
3.4.11.1	Leucine aminopeptidase	<i>LAP</i>	A
4.2.1.2	Fumarase	<i>FUM</i>	A
5.3.1.8	Mannose-6-phosphate isomerase	<i>MPI</i>	A
5.3.1.9	Phosphoglucose isomerase	<i>PGI</i>	A
	General protein	<i>GP</i>	A

A, Lithium hydroxide (LiOH, pH 8.3); B, discontinuous tris citrate (Poulik, pH 8.0); C, continuous tris citrate (TC, pH 6.2).

각을 하나의 독립된 형질로 보고 이들의 빈도가 0.05 이상인 경우 "present"로 보아 1의 값을 주고 0.05 미만인 경우 "absent"로 보아 0을 주어 (independent allele model) 행렬표를 만든 다음 PAUP program으로 처리하여 분지분석하였다.

이렇게 얻어진 결과는 형태형질을 분지분석한 결과와 서로 비교하여 일치성 여부를 조사하였다.

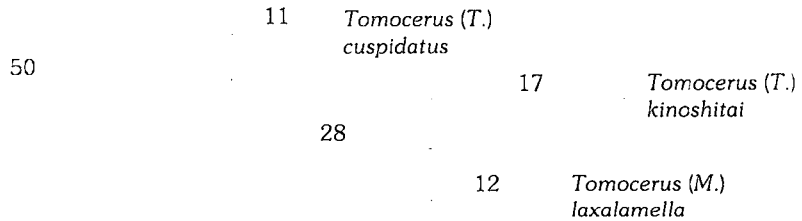
## 결 과

일반형태형질 26개에 대해 PAUP program을 이용하여 형질평가방법에 의해 분지분석 (Fig.1) 하였으며, 아울러 NTSYS의 neighbor-joining method를 이용하여 분석하였다 (Fig. 2). 이 2가지 분석 결과는 서로 같았으며, 분지도에 의하면 기노시다뿔토기 (*T. (T.) kinoshitai*)와 포장가시뿔토기 (*T. (M.) laxalamella*)가 먼저 유집이 되었고 다음으로 왕가시뿔토기 (*T. (T.) cuspidatus*)가 유집되었다. Outgroup으로 설정된 털보뿔토기과의 Orchesellides는 가시뿔토기 과의 종들과는 분리되었다.

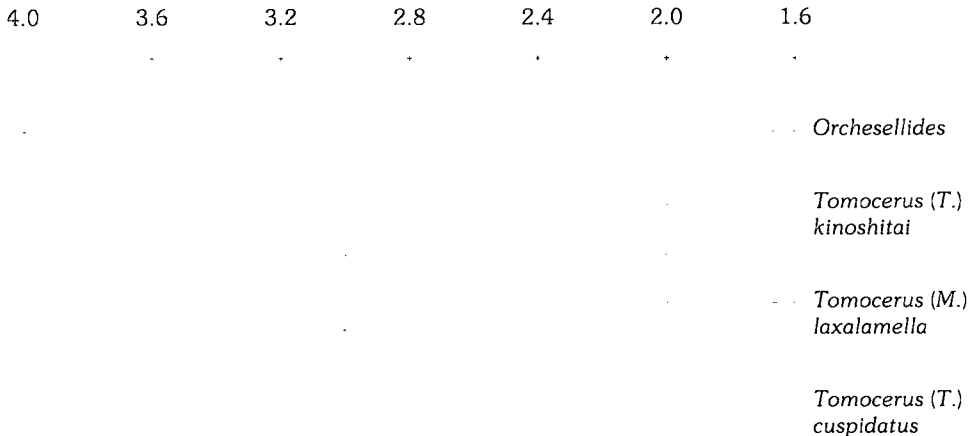
유전적 유연관계를 알아보기 위해 총 14개 효소에 대해 17개의 유전자좌를 조사하였으며 각 유전자좌에 대한 대립인자의 빈도는 Table 4와 같다. 본 연구결과 대체로 종간에 유전적 차이가 크게 나타났다. 왕가시뿔토기 (*T. (T.) cuspidatus*)의 경우 *MDH-1*, *G6PD* (11.8%)를 제외한 나머지 유전자(88.2%)는 변이가 없이 모두 동일한 대립인자였고, 기노시다뿔토기 (*T. (T.)*

*kinoshitai*)는 *ACP*, *MDH-1*, *FUM*, *G6PD*, *ALP-1* (29.4%)을 제외한 나머지 (70.6%)는 변이없이 모두 다 동일한 대립인자였다. 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*)의 경우는 *ACP*, *MDH-1*, *G6PD*, *ALP-1*, *ALP-2* (29.4%)를 제외한 나머지 (70.6%)가 변이 없이 모두 동일한 대립인자를 가지고 있었다. 특히 3종 모두에서 다형현상을 보이는 *MDH-1*의 경우 조사한 모든 개체가 3개의 band pattern을 보이고 있었다. 조사한 전체 17개 유전자중 3종이 공통으로 공유하는 대립인자는 *EST-2<sup>a</sup>*와 *MDH-1<sup>b</sup>*, *MDH-1<sup>c</sup>*였다. 또한 같은 *Tomocerus* 아속에 속하는 왕가시복토기 (*T. (T.) cuspidatus*)와 기노시다복토기 (*T. (T.) kinoshitai*)는 *LAP<sup>b</sup>*, *GPI<sup>a</sup>*, *EST-2<sup>a</sup>*, *MDH-1<sup>b</sup>*, *MDH-1<sup>c</sup>*, *MDH-2<sup>a</sup>*, *MPI<sup>b</sup>*, *PGI<sup>b</sup>*, *G6PD<sup>a</sup>*, *G6PD<sup>c</sup>*, 및 *ALP-2<sup>b</sup>* 대립인자를 공유하고 있었으며 왕가시복토기 (*T. (T.) cuspidatus*)와 *Monolamellus* 아속에 속하는 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*)종은 *EST-2<sup>a</sup>*, *MDH-1<sup>b</sup>*, *MDH-1<sup>c</sup>* 및 *MDH-1<sup>c</sup>* 대립인자를 공유하고 있었으며, 기노시다복토기 (*T. (T.) kinoshitai*)와 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*)는 *ACP<sup>d</sup>*, *EST-2<sup>a</sup>*, *MDH-1<sup>b</sup>*, *MDH-1<sup>c</sup>* 및 *FUM<sup>c</sup>* 대립인자를 공유하였다.

Orchesellides



**Fig. 1.** Phylogenetic relationship of four species of Collembola generated from the character weighting method of maximum parsimony analysis based on morphological characters using PAUP. Numbers at nodes indicate the branch lengths at each node (Length = 118,000, Consistency index = 0.839).



**Fig. 2.** Dendrogram of four species of Collembola generated from neighbor-joining analysis based on morphological characters using NTSYS.

**Table 4.** Allele frequencies obtained from three species in *Tomocerus*, Tomoceridae.

Locus	Allele	Taxa	<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>
ACP	N <sup>o</sup>		18	39	31
	a			0.49	
	b				0.67
	c		1.00		
	d			0.51	0.33
MNR	N		26	154	24
	a			1.00	
	b				1.00
CA	N		36	29	13
	a			1.00	
	b		1.00		
	c				1.00
LAP	N		24	20	22
	a				1.00
	b		1.00	1.00	
GP-1	N		16	19	26
	a		1.00	1.00	
	b				1.00
EST-1	N		25	23	20
	a		1.00		
	b			1.00	
	c				1.00
EST-2	N		25	23	20
	a		1.00	1.00	1.00
MDH-1	N		56	189	50
	a		0.47		0.09
	b		0.50	0.50	0.50
	c		0.03	0.50	0.41
MDH-2	N		23	62	25
	a		1.00	1.00	
	b				1.00
MPI	N		23	32	27
	a				1.00
	b		1.00	1.00	
PGI	N		36	164	25
	a				1.00
	b		1.00	1.00	

Table 4. Continued.

Locus	Allele	Taxa	<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>
FUM	N		24	26	23
	a			0.50	
	b		1.00		
	c			0.50	1.00
IDH	N		28	58	19
	a			1.00	
	b		1.00		
	c				1.00
ME	N		30	108	24
	a			1.00	
	b				1.00
	c		1.00		
G6PD	N		35	55	29
	a		0.77	0.18	
	b				0.86
	c		0.23	0.82	
	d				0.14
ALP-1	N		21	40	29
	a			0.32	
	b			0.68	
	c				0.61
	d		1.00		
	e				0.39
ALP-2	N		22	25	24
	a				0.25
	b		1.00	1.00	
	c				0.75

\* N, Number of the genome sampled.

또한 이들 중에 대해 평균 유전적 변이 정도를 비교해 본 결과 (Table 5), 왕가시톡토기 (*T. (T.) cuspidatus*)는  $A=1.2$ ,  $P=11.8$ ,  $H_o=0.059$ ,  $H_e=0.052$ 로 그 변이정도가 가장 낮았고 기노시다톡토기 (*T. (T.) kinoshitai*)는  $A=1.3$ ,  $P=29.4$ ,  $H_o=0.125$ ,  $H_e=0.13$ 이었고 포장가시톡토기 (*T. (M.) laxalamella*)는  $A=1.4$ ,  $P=29.4$ ,  $H_o=0.102$ ,  $H_e=0.124$ 였다. 3종 중 포장가시톡토기 (*T. (M.) laxalamella*)의 변이정도가 약간 높았으며, 그 평균은  $A=1.3 \pm 0.1$ ,  $P=23.5 \pm 10.2$ ,  $H_o=0.095 \pm 0.034$ ,  $H_e=0.102 \pm 0.044$ 이었다.

한편 Nei (1972)의 유전적 차이치 (D) 및 Wright (1978)에 의해 변형된 Rogers (1972)의 유전적 차이치 (D)를 구하여 (Table 6) 이들 값을 바탕으로 Sneath 및 Sokal (1973)의 방법에 따라 UPGMA로 dendrogram을 작성하였다 (Fig. 3). 이 결과 기노시다톡토기 (*T. (T.)*

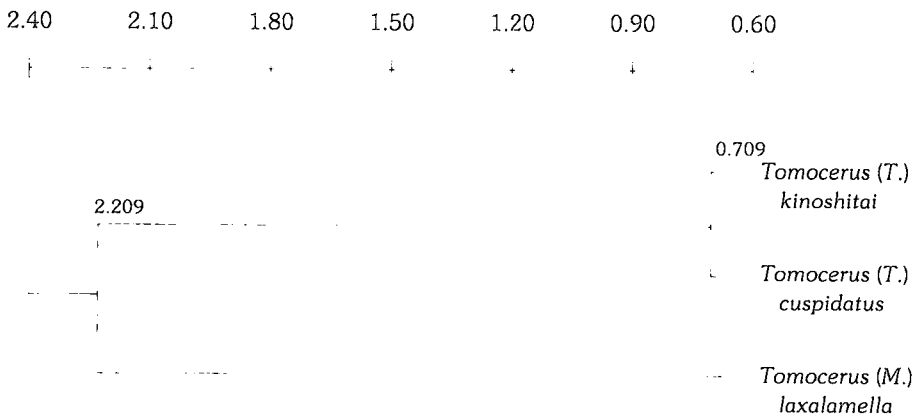


**Table 5.** Genetic variations of three species of *Tomocerus*, Tomoceridae.

Taxa	Mean number of alleles per locus (A)	% of loci polymorphism (P)	Mean heterozygosity ( $\bar{H}$ )	
			observed ( $H_o$ )	expected ( $H_e$ )
<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	1.2	11.8	0.059	0.052
<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	1.3	29.4	0.125	0.131
<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>	1.4	29.4	0.102	0.124
Mean $\pm$ SD	1.3 $\pm$ 0.1	23.5 $\pm$ 10.2	0.095 $\pm$ 0.034	0.102 $\pm$ 0.044

**Table 6.** Nei (1972)'s coefficients of genetic distance (D) (above diagonal) and Rogers (1978)' coefficients of genetic distance (D) (below diagonal) based on allele frequencies of 17 genetic loci among three species of Tomoceridae.

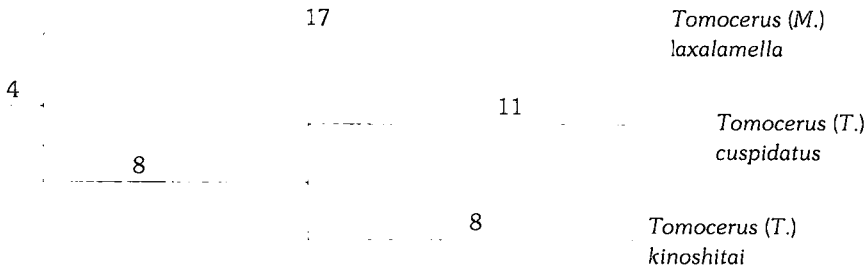
Taxa	<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>
<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	-	0.709	2.474
<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	15.703	-	1.944
<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>	28.401	25.416	-



**Fig. 3.** Dendrogram of three species of Tomoceridae based on genetic distance coefficients of Nei (1972) using UPGMA method (NTSYS).

**Table 7.** Matrix of enzyme data states from three species of Tomoceridae (Collembola).

Locus	allele	No.	<i>Tomocerus (T.) cuspidatus</i>	<i>Tomocerus (T.) kinoshitai</i>	<i>Tomocerus (M.) laxalamella</i>
ACP	a	1	0	1	0
	b	2	0	0	1
	c	3	1	0	0
	d	4	0	1	1
MNR	a	5	0	1	0
	b	6	0	0	1
	c	7	1	0	0
CA	a	8	0	1	0
	b	9	1	0	0
	c	10	0	0	1
LAP	a	11	0	0	1
	b	12	1	1	0
GP-1	a	13	1	1	0
	b	14	0	0	1
EST-1	a	15	1	0	0
	b	16	0	1	0
	c	17	0	0	1
MDH-1	a	18	1	0	1
	c	19	0	1	1
MDH-2	a	20	1	1	0
	b	21	0	0	1
MPI	a	22	0	0	1
	b	23	1	1	0
PGI	a	24	0	0	1
	b	25	1	1	0
FUM	a	26	0	1	0
	b	27	1	0	0
	c	28	0	1	1
IDH	a	29	0	1	0
	b	30	1	0	0
	c	31	0	0	1
ME	a	32	0	1	0
	b	33	0	0	1
	c	34	1	0	0
G6PD	a	35	1	1	0
	b	36	0	0	1
	c	37	1	1	0
	d	38	0	0	1
ALP-1	a	39	0	1	0
	b	40	0	1	0
	c	41	0	0	1
	d	42	1	0	0
	e	43	0	0	1
ALP-2	a	44	0	0	1
	b	45	1	1	0
	c	46	0	0	1



**Fig. 4.** Phylogenetic relationship of three species of Tomoceridae generated from maximum parsimony analysis based on present/absent model of allozyme data using PAUP. Numbers at nodes indicate the branch lengths at each node (Length = 48.000, Consistency index = 0.917).

*kinoshitai*)와 왕가시복토기 (*T. (T.) cuspidatus*)가 먼저 유집이 되었고 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*)는 이들과는 유전적 차이가 매우 높게 나타났다. 이와같은 분지순서는 independent allele model에 의해 행렬표를 만든 다음 (Table 7) PAUP program으로 분석한 결과와 같았다 (Fig. 4).

## 논 의

복토기 목 곤충의 계통분화에 대한 연구는 종래 진화분류학적 관점에서 보통 주관적으로 이뤄져 여러 가지 계통수가 제시되어 왔다. 이러한 혼란을 해결하기 위하여 최근 들어 다양한 연구방법이 제안되고 있는데, Lee (1985)에 의한 형태형질을 분지계통학적으로 적용한 방법을 비롯해 전기영동 (Park *et al.*, 1996) 및 18S rDNA의 염기서열을 분석하여 과나 아과간의 유연관계를 검토한 것이 있다 (Lee *et al.*, 1995a, b). 그러나 이들 연구는 상위분류군간의 유연관계 확립에 대한 것이었고 하위분류군에 대한 연구로는 흑무늬복토기 과와 가시복토기 과 및 털보복토기 과의 몇 종에 대해 개체군간 또는 개체간 변이를 조사한 연구 (Dallai *et al.*, 1983; Lee *et al.*, 1984; Fanciulli *et al.*, 1985; Lee *et al.*, 1985; Frati *et al.*, 1989)가 있는데 모두 상당한 유전적 분화가 있음이 밝혀졌다. 이외에 본인들이 수행한 털보복토기 과 (Entomobryidae)내의 하위분류군에 대해 일반형태형질 및 모서식형질 그리고 전기영동 자료를 바탕으로 한 종합적인 계통을 세운 것이 있다 (Lee and Park, 1991). 그러나 가시복토기 과 (Tomoceridae)에 대해서는 분류학상 많은 문제점을 가지고 있음에도 불구하고 형태형질을 분지계통학적으로 분석하거나 또는 생화학 내지 유전자 수준에서의 유연성을 검토한 사례는 없었다. 따라서 본 연구에서 우선 일반형태형질을 분지분석하고, 14개 효소에서 17개의 유전자좌를 분석한 것은 좀더 객관적이며 유전학적 검토를 위한 첫 시도로서 뜻이 있다고 생각된다.

우선 일반형질을 분석했을때 outgroup으로 선정한 털보복토기 과 (Entomobryidae)의 *Orchesellides*와 가시복토기 과 (Tomoceridae)의 종들은 잘 분리 되었으나 기노시다복토기 (*T. (T.) kinoshitai*)는 같은 아속에 속하는 왕가시복토기 (*T. (T.) cuspidatus*) 보다 오히려 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*)와 유집되었다 (Fig. 1, 2). 사실상 포장가시복토기 (*T. (M.) laxalamella*) 1종만 갖는 *Monolamellus* 아속은 거의 모든 형질이 *Tomocerus* 아속과 비슷하나 단절의 앞날이 1개 뿐인 점에 의해 신아속으로 창설된 것이다. 이와같이 형질에 비중을 부

여하여 분석하였을 경우에도 *Monolamellus* 아속의 포장가시톡토기 (*T. (M.) laxalamella*)와 *Tomocerus* 아속의 기노시다톡토기 (*T. (T.) kinoshitai*) 사이에 아속 간의 구분이 명확하지 않은 것은 두 아속을 구분짓는 형질의 수가 너무 적기 때문으로 생각된다.

한편 전기영동방법은 속, 종이나 개체군 수준에서 이들의 유연성이나 차이를 규명하는데 효과적인 방법으로 알려져 있다. 본 연구에서 14개 효소에 대해 17개의 유전자좌를 조사하여 유전적 차이값으로 UPGMA 방법에 의해 dendrogram을 그려본 결과 (Fig. 3) 같은 아속에 속하는 기노시다톡토기 (*T. (T.) kinoshitai*)와 왕가시톡토기 (*T. (T.) cuspidatus*)가 아주 가까이 유집이 되었으며 ( $D=0.709$ ), 포장가시톡토기 (*T. (M.) laxalamella*)는 이 2종과는 아주 유연관계가 멀었다 ( $D=2.209$ ). 이러한 분지순서는 Mickevich와 Johnson (1976)이 주장한 "present/absent method"로 각각의 대립인자를 독립된 하나의 형질로 보고 분지분석한 결과와도 같았다. 이와같은 결과로 볼 때 형태형질이 의한 분석방법 보다는 유전자분석방법이 아속을 구분하는데 더 유용한 것 같다.

또한 각 종들의 유전적 변이정도는 왕가시톡토기 (*T. (T.) cuspidatus*)가  $A=1.2$ ,  $P=11.8$ ,  $H_0=0.059$ ,  $H_c=0.052$ 로 다른 두 종에 비해 비교적 낮았는데 이는 이 종이 다른 2종에 비해 제한된 지역에 한정되어 서식하기 때문에 병목현상 (bottle necking)의 결과로 유전적 변이 축적 기회가 적었기 때문으로 생각된다. 이들 3종에 대한 평균은  $A=1.3 \pm 0.1$ ,  $P=23.5 \pm 10.2$ ,  $H_0=0.095 \pm 0.034$ ,  $H_c=0.102 \pm 0.044$ 로 평균이형접합자 빈도는 톡토기 7개 과에 대한 평균  $H_0=0.118$   $0.065$  (Park *et al.*, 1996) 및 초파리 (*Drosophila*)의 평균  $0.157 \pm 0.009$  (Ayala *et al.*, 1972)에 비해 약간 낮았으며, 다형형빈도도 톡토기 7개 과에 대한 평균  $P=46.5 \pm 18.5$  (Park *et al.*, 1996) 보다 낮았다. 그러나 이 값은 한국산 가시톡토기 과에 속하는 종들 중 3종에 대한 값이기 때문에 가시톡토기 과 전체에 대해 논의하기에는 아직 이르나 지금까지의 소견으로 보면 왕가시톡토기 (*T. (T.) cuspidatus*)가 앞에서 설명한 바와 같이 유전적 변이 축적을 못했기 때문으로 생각된다.

지금까지의 분석결과 형태형질분석에 의해서는 아속간에 분리가 되지 않은 반면에 전기영동 분석에서는 아속간에 확실히 분리가 되었는데 이와 같은 결과로 볼 때 형태적으로 분류상 모호한 문제가 있는 경우 전기영동과 같은 유전학적방법을 이용하여 해결될 가능성이 크며, 외부형태적으로 유사한 종일지라도 관건형질 (key character)이 유전적 분화로서 뒷받침 될 경우 강력한 분류형질이 될 수 있다고 생각된다. 따라서 지금까지의 결과를 바탕으로 볼 때 앞으로 가시톡토기 과에 대한 재검토가 이루어져 가시톡토기 전체에 대한 계통검토와 수립이 바람직할 것이다.

## 참 고 문 헌

- Ayala, F. J., J. R. Powell, M. L. Tracey, C. A. Mourao and S. Perez-Salas, 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group IV. Genetic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics*, **70**: 113-139.
- Börner, V. C., 1909. Japans Collembolenfauna. *Sizb. Naturh. Freund. Berlin, Jg.*, **1909**: 99-135.
- Christiansen, K., 1964. A revision of the Nearctic members of the genus *Tomocerus*. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **1**: 639-678.
- Dallai, R., V. Sbordoni, M. C. Sbordoni and E. de Mattaeis, 1983. Chromosome and enzyme diversity in some species of Neanuridae (Collembola). *Pedobiologia*, **25**: 301-311.
- Denis, J. R., 1929. Collembolles d'Extrême-Orient. Notes sur les Collembolles récoltés dans ses voyages par le

- Prof. F. Silvestri (I, II). Boll. Lab. Zool. Portici, **22**: 166-171, 305-332.
- Fanciulli, P. P., R. Dallai and R. Petrucci, 1985. A Preliminary study on enzyme diversity in *Tetradontophora bielaniensis* (Waga) (Insecta, Collembola). Rev. Ecol. Biol. Sol., **22**(4): 483-495
- Frati, F., P. P. Fanciulli and R. Dallai, 1989. Biochemical approach to the systematics of Collembola. In: "3rd Internat'l. Seminar on Apterygota" (Dallai R. ed.) Siena, 145-155.
- Folsom, J. W., 1913. North American Springtails of the Subfamily Tomocerinae. Proc. U. S. Nat. Mus., **46**: 451-472.
- Gisin, H., 1944. Hilfstabellen zum Bestimmen der holarktischen Collembolen. Basel, 130pp.
- Hecht, M. K., 1976. Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record. Evol. Biol., **9**: 335-363.
- Hecht, M. K. and J. L. Edwards, 1976. The determination of parallel or monophyletic relationships, the proteid salamanders-a test case. Am Nat., **110**: 653-677.
- Lee, B. -H., 1975. Etude de la fauna Coréenne des Insectes Collemboles VI. Sur la famille des Tomoceridae, édaphiques, avec la description de quatre nouvelles espèces et d'une nouvelle sous-espèce. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., **3**: 945-961.
- Lee, B. -H., 1983. Korean Collembola (Insecta ) Monograph II. Family Tomoceridae. Ann. Rep. Biol. Res., **4**: 27-57.
- Lee, B. -H., 1985. Cladistic analysis of Neanuridae (Collembola) using character weighted and character unweighted approaches. Kor. J. Syst. Zool., **1**: 3-20.
- Lee, B. -H., W. K. Lee and H. R. Kim, 1984. A Systematic investigation of Korean Tomoceridae (Collembola). Korean J. Entomol., **14**(2): 5-17.
- Lee, B. -H., Y. J. Kim, H. Y. Yang and K. -H. Park, 1985. A Systematic investigation of Korean Entomobryidae (Collembola). Korean J. Entomol., **15**(2): 7-16.
- Lee, B. -H. and K. -H. Park, 1991. A systematic study of Korean Entomobryidae (Collembola, Insecta) based on cladistic analysis of phenotypic and allozyme data. Kor. J. Zool., **34**: 265-288.
- Lee, B. -H., U. W. Hwang, W. Kim, K. -H. Park and J. -T. Kim, 1995a. Systematic position of cave Collembola, *Gulgastrura reticulosa* (Insecta) based on morphological characters and 18s rDNA nucleotide sequence analysis. Mémoires de Biospéologie, **22**: 83-90.
- Lee, B. -H., U. W. Hwang, W. Kim, K. -H. Park and J. -T. Kim, 1995b. Phylogenetic study of the suborder Arthropleona (Insecta: Collembola) based on morphological characters and 18S rDNA sequence analysis. Polskie Posmo Entomologiczne, **64**: 261-277.
- Massoud, Z., 1967. Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes pièces buccales modifiées. Ed. CNRS, pp. 399.
- Massoud, Z. and Ellis W., 1977. Proposition pour une classification et une nomenclature cohérente des phanères des Collemboles européennes. Rev. Ecol. Biol. Sol., **14**: 163-179.
- Mickevich, M. F. and M. S. Johnson., 1976. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. Syst. Zool., **25**: 260-270.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. Am. Nat., **106**: 283-292.
- Park, K. -H. J. -T. Kim and B. -H. Lee, 1996. Phylogeny and Speciation of Entomobryoidea (Collembola, Insecta) from Korea. Kor. J. Syst. Zool., **12**: 121-136.
- Rapoport, E. H., 1971. The geographical distribution of Neotropical and Antarctic Collembola. Pac. Insects Monograph, **25**: 99-118.

- Rogers, J. S., 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Studies in Genetics VII*. Univ. of Texas, **7213**: 145-153.
- Rohlf, F. J., 1992. NTSYS (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System) - pc version 1.70 manual. New York State Univ., U.S.A.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson and J. B. Gentry, 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI*. Univ. Texas, **7103**: 49-90.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy.: the principles and practice of numerical classification. Freeman, San Francisco.
- Schäffer, C., 1896. Aptertgiteb, Ganberger Magelhänsische Sammelreise, **1-3**: 1-48.
- Swofford, D. L., 1985. Phylogenetic analysis using parsimony (PAUP), version 2.4. Champaign: Illinois Natural History Survey (Computer program).
- Uchida, H., 1971. Tentative key of the Japanese genera of Collembola in relation to the world genera of this order. I. *Sci. Rep. Hirosaki Univ.*, **18**: 64-76.
- Uchida, H., 1972. Tentative key of the Japanese genera of Collembola, in relation to the world genera of this order. *Sci. Rep. Hirosaki Univ.*, **19**: 79-114.
- Wiley, E.O., 1981. *Phylogenetics*. John Wiley and Sons., pp. 439.
- Wright, S., 1978. *Evolution and the genetics of populations*, vol. 4. Variability within and among natural populations. U. Chicago Press. Chicago.
- Yosii, R., 1954. Springschwänze des ozé-Naturschutzgebietes. *Sc. Res. Oze. Moor. Tokyo*, pp. 777-830.
- Yosii, R., 1967. Studies on the Collembolan Family Tomoceridae, with Special Reference to Japanese Forms. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, **20**: 1-54.

RECEIVED: 15 December 1998

ACCEPTED: 19 February 1999

## **Phylogenetic Study of Two Problematic Subgenera of Tomoceridae (Insecta: Collembola) from Korea**

**Kyung-Hwa Park and Byung-Hoon Lee**

(Faculty of Biological Sciences, Chŏnbuk National University,  
Chŏnju 561-756, Republic of Korea)

### **ABSTRACT**

Two problematic subgenera of Tomoceridae (Collembola, Insecta) were investigated for their phylogenetic relationships based on morphological characters and allozyme study from three relevant species. Different dendrograms were obtained between morphological and allozyme studies. The morphological data did not give rise to any result distinctive enough to separate the two subgenera whereas the allozyme analysis produced a clear separation by the high genetic distance value. They were consistent, however, whether given rise to by using distance or cladistic methods and also whether character weighting or unweighting approaches employed in the morphological character analysis. As a consequence, it is strongly suggested that any prominent morphological trait might work as a good taxonomical character when supported by a strong genetic divergence as evidenced by allozyme analysis for instance.