

### 절지동물 계통에 관한 논쟁

황 의 옥\*

(경북대학교 사범대학 생물교육과)

#### 요 약

백만종을 넘어 천만종에 이를 것으로 추산되는 절지동물 (Phylum Arthropoda)은 지구상에 현존하는 가장 번성한 동물군 중의 하나로서 캄브리아기 생물의 빅뱅 이후, 급변하는 환경속에서도 멸종의 길을 걷지 않고 성공적으로 살아남아 오늘날의 다양성을 유지하고 있다. 멸종한 절지동물인 삼엽충 (Trilobita)을 제외하면, 현재 서식하고 있는 절지동물들은 다섯 아문으로 나누어진다: 육각류 (Hexapoda), 갑각류 (Crustacea), 다지류 (Myriapoda), 협각류 (Chelicerata), 바다거미류 (Pycnogonida). 계통분류학자들은 절지동물과 인접분류군들 (arthropod relatives)-유조동물 (Onychophora), 완보동물 (Tardigrada), 오구동물 (Pentastomida)-의 상호 유연관계와 선구동물 내에서의 계통학적 위치들, 절지동물의 단계통성 혹은 다계통성, 절지동물의 주요 다섯 아문들 간의 계통유연관계 등에 관한 논쟁들을 지난 세기 내내 이어왔다. 최근에 선구동물을 크게 탈피동물 (Ecdysozoa)과 촉수담륜동물 (Lophotrochozoa)로 나누고 탈피동물 내에서 절지동물의 인접분류군 중의 하나가 선형동물 (Nematoda)일 수 있다는 새로운 동물 계통이 발표된 바 있다. 본 중설에서는 이 체계를 기본으로하여 선구동물 내에서의 절지동물과 그 인접분류군들의 계통학적 위치 및 상호유연관계를 우선적으로 언급하므로써 문 (Phylum) 준위에서의 절지동물 계통에 관한 논쟁들을 소개하고자 한다. 그 연후에 절지동물의 단계통성에 관한 논쟁, 절지동물 주요 네 그룹 (아문)간의 계통유연관계에 관한 논쟁들에 초점을 맞추어 논하고자 한다. 절지동물의 주요 다섯 아문 중 하나인 바다거미류 (상대적으로 작은 분류군임)의 경우, 다른 주요 네 그룹 (Euarthropoda)의 자매군으로서 가장 원시적인 형태의 절지류인지, 아니면 협각류의 자매군인지가 논란이 되고는 있을지라도 본 중설에서는 비중있게 다루지 않았다. 주요 네 그룹간 계통유연관계 중 논란의 핵심으로 1) 갑각류, 다지류, 육각류의 근연성 (대약류설), 2) 갑각류와 협각류의 근연관계

---

This research was supported by Kyungpook National University Research Fund, 2001.  
 \* Tel: 82-53-950-5911, Fax: 82-53-950-6809, E-mail: uhwang@knu.ac.kr

(TCC 혹은 Schizoramia설), 3) 갑각류와 육각류의 근연성 (범갑각류설), 4) 갑각류의 단계통성과 다지류의 단계통성에 대한 논란, 5) 다지류와 협각류의 근연성 등을 들 수 있다. 이러한 논쟁들은 최근에 출간된 몇 편의 논문으로 인해 더욱 가속화 되어지는 양상을 보이고 있다. 이 종설에서는 절지동물과 관련하여 형태 형질이나 화석의 증거들을 통해 확립된 기존의 가설들과, 다양한 분자 정보들과 새로운 분석기법들을 토대로 산출해낸 최신의 연구결과들을 종합적으로 비교·고찰함으로써 절지동물과 관련한 다양한 논쟁들의 현 주소를 파악하고 관련 연구의 미래를 예측, 조망해 보고자 한다.

Key words: arthropod phylogeny, morphological character, mitochondrial genome, Hox

## 서 론

지구상에서 현존하는 가장 번성한 동물군 중의 하나가 절지동물이다. 육각류(Hexapoda, 툽토기, 낫발이, 중다맹이, 곤충류), 갑각류(Crustacea, 게, 새우, 물벼룩, 따개비, 쥐며느리), 협각류(Chelicerata, 거미, 전갈, 응애, 진드기, 투구게), 다지류(Myriapoda, 지네, 노래기), 바다거미류(Pycnogonida, 바다거미) 등을 포함하는 절지동물은 체절화된 몸, 키틴으로 된 큐티클 층의 체벽, 체절화된 부속지로 특징 지어 진다. 절지동물은 농업, 보건위생, 약재, 식품, 관상용, 교육 등 다양한 분야에서 귀중한 자원이자 때로는 방제해야 할 대상으로서 인간의 생활과 밀접한 관계를 맺고 있다. 절지동물은 그 세대가 짧고 많은 수의 자손을 생산할 뿐만 아니라 적은 비용으로 실험실에서의 사육이 가능한 경우가 많아(예: 모기, 초파리, 바퀴, 거미, 진드기) 다양한 연구분야에서(유전학적, 발생학적 연구 등) 인기있는 실험 동물로 쓰이고 있는 종이 많다. 그 중에서도 파리목에 속하는 곤충인 초파리(*Drosophila melanogaster*)는 우리에게 생물의 유전과 발생 과정에 관련한 많은 지식을 선사한 대표적인 실험동물이다. 예쁜꼬마선충(*Caenorhabditis elegans*)에 이어 동물에서는 두 번째로 1999년에 초파리의 전체 지놈의 염기서열이 밝혀진 것도 초파리의 중요성을 얼마나 크게 인식하고 있는가와 무관하지 않다.

이와 같이 일상생활에서 뿐만 아니라 생물학분야에서도 그 중요성이 큰 절지동물들임에도 불구하고 절지동물 중 가장 원시적인 형태를 지니고 있는 것으로 여겨지는 바다거미류를 제외한 주요 네 분류군들(육각류, 갑각류, 협각류, 다지류)간의 계통유연관계가 아직까지 명확히 밝혀지지 않았다. 심지어 이 네 분류군이 공통 조상을 공유하고 있는지(단계통군인지)의 여부조차도 불투명한 상태이다. 과거에 형태적 특성(입틀의 모양, 곤충의 호흡기인 기관의 유무 등)들을 근거로 하여 작성한 절지동물 주요 네 그룹간의 계통유연관계와 분자적인 자료들(DNA 염기서열, 미토콘드리아 DNA에 있는 유전자의 배열순서, 발생에 관여하는 Hox 유전자 등)을 근거로 추정된 계통유연관계는 서로 매우 상이하여 학자들간에 심각한 대립과 갈등을 야기시켰다. 분자적인 자료들을 계통학에 이용하기 시작한 후 지난 10여년동안 이 문제를 해결하기위해 여러 가지 새로운 시도들이 지속적으로 이루어졌으나 어떠한 의견의 일치도 도출해 내지 못하고 있다. 절지동물 내의 주요 네 그룹간 계통유연관계에 관한 이러한 논쟁은 다른 어떠한 절지동물 관련 논쟁보다도 심각한 대립 양상을 보이고 있는데, 대표적인 것으로는 1) 갑각류, 다지류, 육각류의 근연성(Mandibulata설), 2) 갑각류와 협각류의 근연관계(TCC 혹은 Schizoramia설), 3) 갑각류와 육각류의 근연성(범갑각류설), 4) 갑각류의 단계통성과 다지류의 단계통성에 대한 논란, 5) 다지류와 협각류의 근연성 등을 들 수 있

다.

절지동물 내 주요 분류군들간 계통유연관계의 논쟁 이외에도 절지동물과 관련한 다양한 논쟁들이 존재한다. 절지동물의 선구동물 내에서의 계통학적 위치, 절지동물과 그 인접분류군들 (arthropod relatives) -유조동물 (Onychophora), 완보동물 (Tardigrada), 오구동물 (Pentastomida)-과의 유연관계 (절지동물과 절지동물의 인접분류군들을 아울러 범절지동물이라고 함), 절지동물의 단계통성 등이 바로 그것이다. 본 종설을 통하여 필자는 형태형질이나 화석의 증거들을 근거로, 혹은 다양한 분자 정보들과 새로운 분석기법들을 근거로, 때로는 두 가지 이상의 상이한 형질들 (형태 형질과 분자 자료)을 통합한 자료들을 근거로 제기된 절지동물 계통과 관련된 다양한 주장(가설)들을 절지동물 내의 주요 네 그룹간 계통유연관계를 중심으로 하여 논하므로써 절지동물 계통의 논쟁들에 관한 이해를 심화시키고자 한다.

### 범절지동물 (Panarthropoda)의 계통유연관계

범절지동물 (Panarthropoda, 절지동물+오구동물+완보동물+유조동물)로 일컬어질 정도로 근연한 관계에 있는 절지동물과 그 인접분류군들과의 진정한 계통유연관계는 어떤 것일까? 절지동물의 인접분류군으로서 지금까지 제안된 주된 분류군들 중 가장 근연한 유연관계를 나타내는 것들은 절지동물을 포함하여 범절지동물로 함께 분류되는 세 분류군들 (오구동물, 완보동물, 유조동물)이다. 오구동물은 현재 별도의 문으로서 인식되어지고 있으나 Abele *et al.* (1989)에 의하여 수행된 부분적인 18S rRNA 염기서열을 근거로 한 계통분석은 절지동물의 주요 네 그룹 중 하나인 갑각류의 잉어빈대 (*Argulus*)류와 묶이는 것으로 나타나 오구동물이 문준위의 분류군이 아니라 절지동물 중 갑각류의 일종일 가능성을 제시한 바 있다. 이후 이와 유사한 연구결과들이 18S rRNA 혹은 rDNA 염기서열에 근거하여 얻어진 바 있다 (Wheeler *et al.*, 1993; Garey *et al.*, 1996; Giribet *et al.*, 1996; Min *et al.*, 1998). 일반적으로 오구동물을 갑각류의 일종으로 생각하는 것이 주된 흐름이나 이와 관련된 부가적인 증거들과 보다 종합적이고도 체계적인 연구가 필요한 실정이다. 완보동물을 보면, 범절지동물에서 나타나는 일반적인 특징들인  $\alpha$ -chitin으로 이루어진 큐티클이나 후신관 (nephridia), 혈관계 (haemal system), 발생학적 특징 등에 관련한 연구가 완보동물에서는 미비하여 범절지동물로서 그룹짓기 어려운 점이 있으나, 중추신경계의 구조에 관한 연구 뿐만 아니라 (Dewel and Dewel, 1998), rRNA에 근거한 분자적인 자료들 (Garey *et al.*, 1996; Giribet *et al.*, 1996; Moon and Kim, 1996) 역시 절지동물과 완보동물의 근연관계를 명백히 보여주고 있다. 유조동물에 관해서는 다음 주제인 절지동물 단계통성과 관련한 논의를 통해서도 다루어지겠지만, 지금까지의 보고된 결과들을 간단히 살펴보면, 이용한 자료가 형태적인 자료인지, 분자적인 자료인지에 따라, 그리고 분석방법과 사용한 유전자에 따라 서로 양립할 수 없는 다양한 결과들을 낳았다. 따라서 유조동물은 범절지류에서 그 위치가 가장 불분명하며 논쟁이 많이 되고 있는 분류군이라 할 수 있겠다 (Regier and Shultz, 1997). 유조동물은 탈피를 할 뿐만 아니라, 혈체강 (hemocoel)의 배열이 절지동물과 동일하다 (Boudreaux, 1979; Ballard *et al.*, 1992). 유조동물이 절지동물과 매우 밀접한 유연관계를 갖는 것은 형태적 형질과 부분적인 미토콘드리아 12S rDNA 염기서열분석을 통한 결과들에 의하여 지지된다 (Weygoldt, 1986; Ballard *et al.*, 1992). 하지만 형태적인 자료와 분자적인 자료들로부터 얻어진 유조동물의 계통학적 위치는 약간의 차이를 보이는데, 형태적인 자료들에 근거한 계통분석 결과들은 Manton (1973)에 의하여 제기된 육각류+다지류+유조동물을 묶는 Uniramia설이나 혹은 유조동물이 절지동물의 자매군 (예: Boudreaux, 1979)이라는 두가지 가설들 중 어느 하나를 지지하였으나, 분자적인 자료들은 Unirania설을 지지하는 결과를 산출한 예가 지금까지 없었으며 일반적으로 유조

동물이 절지동물의 자매군이라고 하는 주장에 무게를 실어주는 결과들을 주로 보여 주었다(예: Wheeler *et al.*, 1993). 절지동물, 유조동물, 완보동물로부터 지금까지 보고된 다양한 자료들(형태적인 자료와 분자적인 자료를 포함하여)을 통합하여 막대한 양의 자료를 분석하여 얻은 최근 계통도(Giribet *et al.*, 2001)에 따르면, 완보동물이 유조동물보다는 절지동물에 가까운 유연관계를 가지고 있으며, 유조동물은 절지동물과 완보동물 그룹의 자매군으로서의 계통학적 위치를 나타내었다.

### 선구동물 내에서 절지동물의 계통학적 위치

지금까지 언급한 범절지동물들간의 계통유연관계와 더불어 또 하나의 중요한 논쟁은 바로 범절지동물과 가장 근연한 선구동물들이 무엇일까? 하는 것인데, 이 논쟁은 선구동물 내에서 절지동물의 계통학적인 위치가 어디일까? 하는 물음과 밀접하게 연관되어 있다. 전통적으로 범절지동물과 가장 근연한 것으로 알려진 분류군은 환형동물(Annelida)이다. 환형동물은 유조동물과 절지동물들에서 보여지는 체절화된 신관과 근육을 가지고 있어 매우 근연한 분류군으로 인식되어 왔다. 이렇게 체절화되어 있는 범절지동물들과 환형동물을 단계통군으로 보고 Articulata라고 명명하기도 하였었다. 하지만 형태 형질 뿐만 아니라 분자적인 자료(주로 18S rDNA 염기서열)를 면밀히 분석한 최신의 많은 결과들이 거의 일관되게 범절지동물과 환형동물의 근연성을 부인하고 있으며(Kim *et al.*, 1996; Aguinaldo *et al.*, 1997; Peterson and Eernisse, 2001), 환형동물은 연체동물(Mollusca)과 근연관계를 이루어 좁게는 진담륜동물(Eutrochozoa), 넓게는 축수담륜동물(Lophotrochozoa)의 가설을 지지하였을 뿐 아니라, 범절지동물은 환형동물이 아닌 선형동물등 탈피하는 동물군들과 근연관계를 가지고 있음을 보여 주고 있다(Aguinaldo *et al.*, 1997; Holland, 1999; Adoutte *et al.*, 2000; Peterson and Eernisse, 2001).

Aguinaldo *et al.* (1997)은 18S rDNA 중 매우 염기치환 속도가 빨라 긴가지 끌림(long branch attraction)현상과 같이 분석에 오류를 가져 올 수 있는 종은 제외하고 가장 보존적인 18S rDNA 염기서열을 가지고 있는 종들을 중심으로 선별한 다음, 선택된 종들의 염기서열을 배열한 후, 세밀한 계통분석을 수행하였다. 그 결과 매우 원시적일 것이라고 여겨져왔던 선형동물이 절지동물의 자매군일 것이라는 가설을 세우고, 탈피(ecdysis)를 한다는 공통점을 들어 '탈피동물군'(Ecdysozoa)을 새롭게 제창하였다. 탈피동물군에는 선형동물과 절지동물 이외에도 범절지동물에 속하는 완보동물, 유조동물등이 포함되어있으며 유선형동물, 새예동물, 동문동물, 복모동물 등이 포함되어 있다. 다른 환형동물, 연체동물, 편형동물 등과 같은 선구동물들은 축수담륜동물 그룹에 포함되어 탈피동물군과는 전혀 다른 또 하나의 그룹을 형성하였다. 이 결과는 형태형질과 rDNA 염기서열을 근거로 하여 재분석한 여러 결과에서도 재차 지지된 바 있다(Holland, 1999; Adoutte *et al.*, 2000; Giribet *et al.*, 2001; Peterson and Eernisse, 2001; Kim and Kim, 2002). De Rosa *et al.* (1999)은 후구동물, 선구동물에서 탈피동물과 축수담륜동물의 세 그룹들에서 각각의 그룹을 특징짓는 독특한 Hox 유전자들을 발견하여 이러한 그룹의 실재를 강력하게 보여주었다.

절지동물의 인접분류군이 무엇인지를 파악하는 일은 매우 중요하다. 그 이유는 이전에는 절지동물을 연구하는 많은 학자들이 절지동물의 공통조상이 환형동물과 유사한 형태였을 것이라고 가정하고, 이 가정 하에서 절지동물들의 특정 형질의 변이에 대한 방향성(polarity)을 부여한 다음, 이를 해석하여 어떤 결론에 도달한 것이다. 그 때문에 만약 절지동물의 인접 분류군이 환형동물이 아닌 선형동물로 새롭게 바뀐다면, 환형동물이 지나고 있는 형질들을 절지동물의 원시적 형질들로 보고 분석을 했던 기존 연구 결과들은 모두 재분석되어야만 한다. 즉, 절지동물의 인접 분류군이 달라지게 되면, 절지동물 내의 주요 네 그룹들간 계통유연관계를 규명하는 데에 사용되는 외군(outgroup)

이 달라지게 되고 이에따라 네 그룹들간 계통유연관계가 바뀔 수도 있다는 것을 의미한다.

### 절지동물은 단계통군인가?

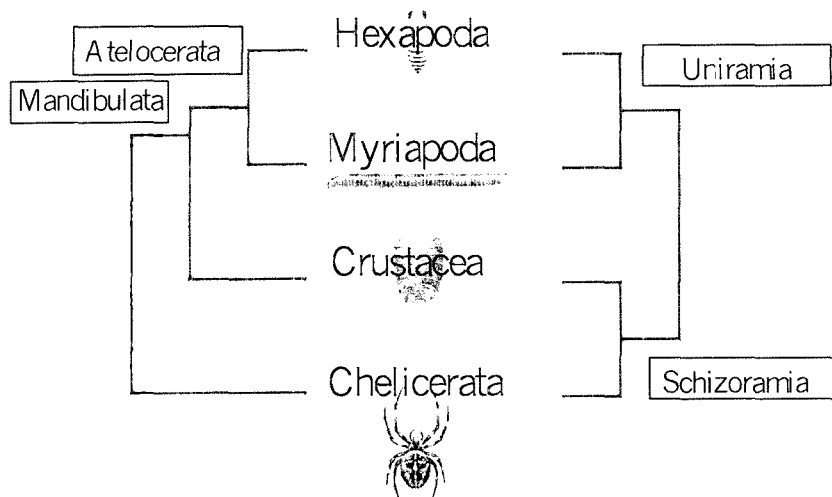
형태형질의 분기론적 분석들은 대체적으로 절지동물의 단계통성을 지지하고 있지만(Brusca and Brusca, 1990), 몇몇 기능적 형태 연구들에 따르면 절지동물들이 갖는 체절화(arthropodization)가 다양한 경로를 통해 여러번 일어났으며, 결과적으로 절지동물은 다계통의 기원을 가지고 있다고 주장하고 있다(Manton, 1973, 1977, 1979). Manton(1979)은 다분지형의 부속지가 부족한 특징을 들며 곤충형머리류(Atelocerata, 육각류+다지류)를 유조동물과 묶어 Uniramia라고 하는 새로운 문 준위의 그룹을 제창하였으며, 나머지 협각류와 갑각류를 각각 별도의 문 준위 분류군으로 규정하였다. 하지만 이러한 Manton의 견해는 그 이후 많은 학자들에 의하여 비판을 받았으며(Kukalová-Peck, 1992; Shear, 1992; Wheeler *et al.*, 1993), 특히 분석 방법에 있어 그 신뢰성을 입증 받지 못했다. 그럼에도 불구하고 절지동물의 다계통설은 그 이후에도 끊임없이 설득력 있게 제시되어져 오고 있다(Bergström, 1979; Whittington, 1985; Willmer, 1990; Ballard *et al.*, 1992; Budd, 1993). 하지만 형태 형질의 분기론적 분석(Brusca and Brusca, 1990; Wheeler *et al.*, 1993)이나 많은 분자계통학적 연구 결과들(Friedrich and Tautz, 1995; Boore *et al.*, 1998; Giribet *et al.*, 2001; Hwang *et al.*, 2001)은 일관되게 절지동물의 단계통성을 지지하고 있어 이와 관련한 논쟁은 어느 정도 정리되어가는 것처럼 보인다. 즉, 소수의 다계통설을 지지하는 학자들이 여전히 남아있을지라도(Wills *et al.*, 1995, 1998; Regier and Shultz, 1997) 최근 대다수의 주류를 형성하고 있는 이 분야의 계통분류학자들은 절지동물의 단계통성에 대해서 일반적으로 의견일치를 이루고 있다.

### 형태 형질들에 근거한 절지동물 주요 네 그룹들간 계통유연관계

기존의 형태 형질에 근거한 절지동물 주요 네 그룹들간 계통유연관계에서 가장 근연한 관계에 있는 것으로 인지되고 있는 분류군은 육각류와 다지류이다. 두부(head) 구조의 유사성(특히 제2촉각 부재-즉 한쌍의 촉각만 지님), 말피기관과 기관(trachea)의 존재 등을 공유파생형질(synapomorphic character)로 간주했기 때문이다. 이 그룹은 또한 입의 구조상 큰턱(대악)을 가지고 있다는 특성에 근거하여 협각류보다는 갑각류와 근연관계를 가지고 있다고 여겼다(Mandibulata설). 마지막으로 거미, 전갈, 진드기, 투구게 등과 같이 협각(chelicera)을 가지고 있는 협각류는 바다거미류와 더불어 절지동물에서 가장 원시적인 분류군으로서 여겨져 왔었다(Brusca and Brusca, 1990). 그러나 다른 몇몇 연구들은 형태 형질이나 화석 등으로부터 얻은 증거들을 근거로 제시하며 다분지형 부속지를 지니고 있는 갑각류와 협각류를 자매군으로 보면서 Schizoramia설을 제창하거나 지지한 바 있다(Tiegs and Manton, 1958; Cisne, 1974; Hessler and Newman, 1975; Valentine, 1989). Fig. 1은 위의 기술을 간단히 도식화해 보여주고 있다.

### 분자적 자료들에 근거한 절지동물 주요 네 그룹들간 계통유연관계

형태적인 형질들로부터 추정된 결과들과 달리 분자적인 자료(발생에 관여하는 Hox 유전자의 cluster 종류, 아미노산 서열과 발현 양상, 리보솜 RNA와 미토콘드리아 지놈의 유전자 배열 순서 등)

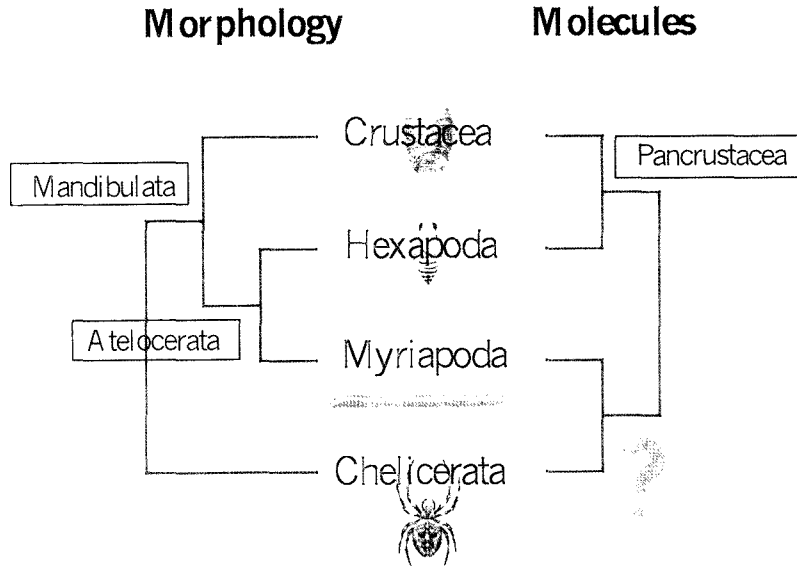


**Fig. 1.** Two major traditional views of arthropod phylogeny based on morphological characters and fossil evidences.

를 이용한 계통분석 결과는 육각류와 갑각류가 근연한 관계를 보인다는 견해를 일관되게 지지하고 있다(예: Friedrich and Tautz, 1995; Boore *et al.*, 1998; Cook *et al.*, 2001; Giribet *et al.*, 2001; Hwang *et al.*, 2001). 육각류와 갑각류가 자매군임을 주장하는 연구들에서 때때로 일부 갑각류들이 다른 갑각류보다 오히려 육각류와 더 근연한 계통학적 위치를 나타내는 경우가 있다는 것(즉, 갑각류가 측계통군 - paraphyletic group)이 밝혀졌다. 측계통군이라고 하는 것은 한 그룹이 가장 오래된 조상으로부터 유래하는 모든 자손들을 다 포함하지 않는 그룹을 의미한다(예: 공룡류는 공룡의 조상으로부터 유래한 새를 포함하지 않기 때문에 측계통군이다). 범갑각류 단계통군 내에서는 기저부에 갑각류 중 원시적인 형질을 많이 지니고 있다고 여겨지는 새각류(Branchiopoda)들이 위치하고 그 다음은 연갑류(Malacostraca), 그리고 육각류 순으로 출현하는 것으로 보는 시각이 우세하다(예: Hwang *et al.*, 2001).

갑각류와 육각류가 자매군임을 제외하고 나머지 절지동물 아문들의 관계성은 아직도 모호하다. 갑각류와 육각류 그룹은 범갑각류(Pancrustacea)라 칭하고 있으며 이견이 있을지라도 현재 계통분류학자들은 이 범갑각류 그룹에 대한 신뢰성이 매우 높다고 보고 있다. 범갑각류설을 받아들인다고 전체하면 기존의 곤충형머리류(Atelocerata, 다지류와 육각류 그룹)는 부정된다. 그렇다면 이제는 전혀 새로운 문제점에 봉착하게 된다. 과연 다지류의 위치는 어디일까 하는 것이다. 다지류의 단계통성의 진위와 함께 절지동물내에서 다지류의 계통학적 위치를 규명하는 것이 작금의 절지동물계통 연구에서 가장 중요한 문제로 급부상하게 되었다(Fig. 2).

육각류와의 근연관계설이 부정되어 육각류로부터 떨어져 나온 다지류가 범갑각류와 자매군을 형성할지(Mandibulata설), 아니면 협각류와 자매군을 형성할지가 현 상태에서는 논란의 핵심이다. 다지류와 협각류와의 관계는 분석에 이용한 유전자나 분석 방법에 따라 심각한 갈등 양상을 불러 일으키는 결과들을 산출해 내었다. 최근 Hwang *et al.* (2001)과 Giribet *et al.* (2001)의 논문과 이 두 논문을 정리하여 논평한 Blaxter(2001)의 논문은 이 논쟁을 극명하게 보여 주고 있다. Hwang *et al.* (2001)은 다지류에서 최초로 *Lithobius forficatus*(돌지네과)로부터 전체 미토콘드리아 유전체의 염기서열을 결정하였다. 지금까지 밝혀진 절지동물들의 전체 미토콘드리아 유전체로부터 유전자 배



**Fig. 2.** Two conflicting hypotheses of arthropod phylogeny inferred from morphology and molecular data. Pancrustacea has been recently and rapidly accepted by a number of arthropod systematists and thus myriapod phylogenetic position within the phylum Arthropoda becomes one of the most contentious issues.

열 순서를 비교하여 논하였고, 이와 더불어 13 단백질 암호화 부위중 ATPase8 부위를 제외한 12부위의 염기서열들로부터 단백질 서열을 유추하고 이를 이용하여 다양하고도 정밀한 계통분석을 실시하였다. 그 결과, 갑각류가 육각류에 의해 측계통군으로 나타나는 양상을 띄는 범갑각류설을 지지하였고, 다지류와 협각류의 근연관계를 확인하는 결과를 얻어 냈다. 미토콘드리아 유전체의 단백질 암호화 부위의 유추된 아미노산 서열을 가지고 절지동물의 계통을 다룬 논문들이 이전에도 발표되긴 하였으나(예: Garcia-Machado, 1999), 다지류의 미토콘드리아 유전체 정보가 전무하였던 까닭에 나머지 세 그룹에 관한 부분적인 분석에 그쳤었다. 절지동물의 주요 네 그룹간의 계통유연관계를 미토콘드리아 유전체 전체의 정보들을 비교 분석하여 다룬 최초의 논문이다. 또한 이 논문의 결과를 보다 신뢰성있게 볼 수 있는 이유는 다룬 자료의 양이다. 미토콘드리아 유전체라고 하는 단일 정보에서 3,400여개에 달하는 아미노산 서열을 비교 분석하여 얻은 결과로서 자료의 부족으로 인하여 일어날 수 있는 오분석의 가능성을 최대한 희석시켰다. 하지만 그들의 분석은 절지동물들과는 근연관계가 비교적 먼 그룹들을 가지고 뿌리잡기(rooting)을 하였다. 그 이유는 지금까지 절지동물의 근연그룹인 유조동물이나 완보동물들에서 미토콘드리아 유전체의 염기서열이 결정된 바 없고, Ecdysozoa(Aguinaldo *et al.*, 1997)를 형성하면서 탈피하는 동물군들을 하나로 묶는 최근의 계통학적 흐름을 감안할 때 가장 이상적인 외군 중의 하나인 선형동물의 경우에는 유전자의 배열 순서나 염기서열이 차이가 너무 심해(진화의 속도가 매우 빠름) 외군으로 사용하기에 부적절했기 때문이다. 바다거미, 완보동물, 유조동물들의 미토콘드리아 유전체 염기서열 분석이 완료되면 이러한 연구에 매우 유용하게 사용될 수 있을 것으로 사료된다.

Giribet *et al.* (2001)은 8개의 핵내 유전자들과 2개의 미토콘드리아 유전체 유전자들의 염기서열들과 303개의 형태적인 형질들의 정보를 사용하여 절지동물계통 문제를 조명하였다. 그들은 총 48개의 분류군들을 다루었는데 여기에는 유조동물과 완보동물 뿐만 아니라 바다거미까지 포함되

었다. 그들의 결과에 의하면 범갑각류의 형성에 관해서는 Hwang *et al.* (2001)과 동일한 결론을 얻었으나, 협각류와 다지류는 자매군이 아니며, '대악을 가진 (mandibulate)' 절지동물들(육각류, 갑각류, 다지류)이 단계통군이라는 것에서 차이를 보였다. 바다거미류는 계통도에서 절지동물의 기저부에 위치해 이 동물의 염기서열이나 형태 형질들이 절지동물 계통을 작성하는 데에 뿌리로서 유용하게 사용될 수 있다는 것을 보여 주었다. 이는 바다거미류가 Euarthropoda(주요 네 절지동물군)의 자매군이라는 설을 지지하는 것이다. 이들의 분석 결과를 보면 초파리(*Drosophila melanogaster*), 물벼룩(*Daphnia pulex*), 딱개비등을 함께 묶음으로서 갑각류의 측계통성을 지지하였다. 하지만 이러한 분류군들은 매우 빠른 속도로 염기치환이 일어나는 것들로서 분석의 오류가 일어날 가능성이 매우 컸으므로 이 결과에 대한 신뢰성을 부여하지 않았다. 즉 그들은 갑각류의 측계통성보다는 단계통성에 무게를 실어 결과를 논하였다. 이들이 수행한 분석의 장점은 기존의 어떤 분석들 보다도 막대한 양의 형태 및 분자 자료를 가지고, 256대의 컴퓨터를 병렬로 연결하여 계산능을 극도로 향상시킨 시스템을 이용하였다는 점이다. 주요 네 그룹 간의 계통과 관련하여 획기적인 연구 방법론의 도입이 이루어지고 이용자료의 다양화 및 거대화등의 시도들이 수행되고 있다. 그럼에도 불구하고 위의 최근 두 연구에서처럼 산출된 결과들은 매우 중요한 부분에서 조차(다지류의 위치) 이견이 존재하고, 그로 인해 논쟁이 해결되기 보다는 오히려 가속화되고 있는 실정이다.

### Hox 유전자를 이용한 절지동물의 주요 네 그룹들간 계통유연관계

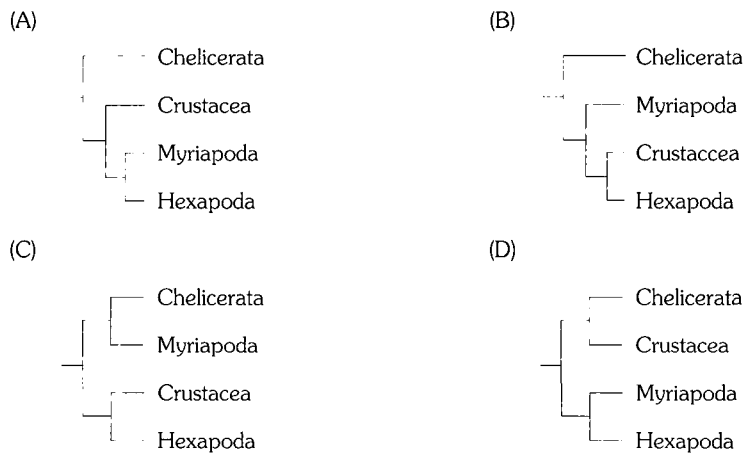
Hox 유전자들은 배발생과정에서 전·후축을 따라 서로 다르게 발현되어지며, 이를 통해 절지동물의 체절 형성이나 합체절화 등이 조절되어진다(Akam, 2000). 발생의 시기에 따라 특정 Hox 유전자들이 발현되거나 발현이 억제되는 양상들이 축을 따라 다르게 일어나는데, 이러한 발현 양상의 차이를 비교하여 절지동물 네 그룹들간 계통유연관계를 조명하려는 시도들이 있어 왔다(예: Hughes and Kaufman, 2002). 지금까지 Hox 유전자들에 관한 연구는 절지동물의 주요 네 그룹 중 주로 육각류, 갑각류, 협각류 등을 중심으로 이루어져 왔으며, 다지류에 관한 Hox 유전자의 연구는 거의 이루어지지 않다가 최근에와서야 체계적으로 연구가 이루어져(Cooks *et al.*, 2001; Hughes and Kaufman, 2002) 비로서 절지동물 주요 네 그룹 전체에 관한 계통유연관계를 Hox 유전자를 이용하여 논할 수 있게 되었다. Hox 유전자들은 좌우대칭성 동물들의 초기 출현 이후로 매우 보편적으로 유지되어 왔다. 그 까닭에 Hox 유전자들의 염기서열들은 캄브리아기나 혹은 그 이전 선캄브리아기의 생명의 진화 역사를 파악하고 그들의 계통을 이해하는 데에 매우 유용하다고 알려진 바 있다(De Rosa *et al.*, 1999). Cook *et al.* (2001) 등은 다지류인 *L. forticatus* (돌지네과)로부터 13개의 Hox 유전자를 보고하였고, 이중 12개는 기존에 곤충을 중심으로하여 보고된 10종류 중 9종류에 해당하는 것이었다. 그들은 절지동물 주요 네 그룹들 간에 존재하는 Hox 유전자 종류(cluster 갯수)의 차이를 비교하였으며, 또한 얻어낸 모든 Hox 유전자들의 아미노산 서열들을 합하여 이를 근거로 계통학적 분석을 수행하였다. 그들의 결과는 육각류와 갑각류가 범갑각류를 형성하며 하나로 묶임을 보여주었을 뿐 아니라 다지류가 협각류와 근연관계일 가능성을 제시하였다. 이는 미토콘드리아 유전체 전체에서 12개의 단백질 암호화 영역들의 아미노산서열들을 가지고 수행된 Hwang *et al.* (2001)의 연구결과와 완전히 동일하다. 한편, Hughes and Kaufman (2002)은 *L. atkinsoni* (돌지네과)로부터 10개의 Hox 유전자의 발현양상을 조사하여 다른 절지동물들에서 Hox 유전자의 발현 양상을 조사한 선행연구들의 결과들과 비교하여 절지동물 네 그룹간 계통유연관계를 추정하였다. 그 결과 지네에서 일어나는 Hox 유전자의 발현 양상은 범갑각류와 협각류 사이의 중간적인 위치를 갖는다는 것을 확인하였다. 일례로서 지네의 *fushi tarazu* 유전자의 발현 양상을 살펴보면 육각류에서처럼



체절화에 관여할 뿐만 아니라, 협각류의 응애(mite)에서처럼 Hox-like 역할을 수행하기도 하는 다기능성이면서 중간적인 양상을 띠고 있다. 이는 계통적으로는 다지류가 협각류와 단계통군을 형성하는 것이 아니라 범갑각류의 자매군이 되어 대악류(Mandibulata)설을 지지하는 것으로 해석할 수 있다. 이 결과는 형태 형질들과 다양한 분자적인 자료들을 통합하여 얻어진 Giribet *et al.* (2001) 등의 결과와 일치한다. 종합하면, Hox 유전자의 아미노산서열에 근거하였을 때와 발현양상을 비교하였을 때 서로 다른 결과들을 도출하였고, 흥미롭게도 두 대립되는 결과들은 미토콘드리아 유전체를 이용한 Hwang *et al.* (2001)과 형태형질과 다양한 분자자료를 통합하여 이용한 Giribet *et al.* (2001)의 사이에 존재하는 갈등 양상과 한치의 다름도 없이 동일한 양상이다.

### 절지동물 계통에 관한 새로운 관점과 남겨진 문제점

다지류의 단계통, 갑각류의 단계통에 관한 논쟁은 여전히 진행중에 있으나, 절지동물의 단계통성은 여러 연구를 통하여 지속적으로 지지되어지고 있다(특히 분자적인 자료, 혹은 형태 형질과 분자자료를 통합한 자료들에서). 절지동물의 단계통성, 다지류와 갑각류 각각의 단계통성들을 전제로 하고, 이를 단순화하여 지금까지 도출된 절지동물 주요 네 그룹간 계통유연관계와 관련한 다양한 주장들 중 대표적인 것들을 간추려 정리하면 Fig. 3과 같다. 이렇게 여러 가지의 주장들이 범람하고 있을지라도 최근의 결과들을 자세히 비교해 보면, 계통분류학자들 간에 비교적 의견의 일치를 보이고 있는 점들도 있다. 범갑각류 그룹(육각류와 갑각류)이 바로 그것이다. 이 그룹의 존재는 최



**Fig. 3.** Main hypotheses of interrelationships of four major arthropod groups (Chelicerata, Myriapoda, Crustacea and Hexapoda). A) Classical model: Hexapoda and Myriapoda form “Atelocerata” and Hexapoda, Myriapoda, and Crustacea form “Mandibulata” (Snodgrass, 1938; Wäygoldt, 1979; Wägele, 1993; Wheeler *et al.*, 1993; Wheeler, 1995, 1998a,b); B) Hexapoda and Crustacea form “Pancrustacea” and Mandibulata is also supported (Zrzavý *et al.*, 1998; Giribet *et al.*, 1996, 2001; Giribet and Ribera, 1998; Shultz and Regier, 2000); C) “Pancrustacea” and “Myriapoda+Chelicerata” are supported (Turbeville *et al.*, 1991; Friedrich and Tautz, 1995; Giribet *et al.*, 1996; Cook *et al.*, 2001; Hwang *et al.*, 2001; Kusche and Burmester, 2001; Regier and Shultz, 2001); D) Chelicerata and Crustacea form “Schizoramia” and “Atelocerata” is supported (Cisne, 1974; Briggs *et al.*, 1992; Budd, 1993).

근의 분자적인 자료들 뿐만 아니라(Boore *et al.*, 1998; Giribet *et al.*, 2001; Hwang *et al.*, 2001) 눈과 뇌에서 보여지는 초미세구조와 신경계의 유사성들(Strausfeld, 1998; Dohle, 2001)에 의해 일관되게 지지되고 있어, 현재 상태에서 범갑각류 그룹의 존재에 대한 신뢰성은 매우 높은 것으로 보인다. 그렇다면 공유파생형질로 인식되었던 육각류와 다지류 사이에서 나타나는 형태적인 유사성들(기관과 말피기관의 존재, 제2촉각의 부재)은 수렴진화를 통하여 획득된 것임에 틀림없다. 이러한 새로운 의견의 일치는 기존의 Uniramia(육각류+다지류+유조동물), Atelocerata(육각류+다지류), Schizoramia(갑각류+협각류), TCC(삼엽충류+갑각류+협각류)등과 같은 계통적으로 근연하다고 알려진 그룹들이 수렴진화를 통해 얻어진 유사형질들에 기초한 인위적인 그룹묶음을 보여주었다.

현재 남아있는 가장 큰 의문점은 앞서 간략히 언급한 바와 같이 다지류의 위치이다. Ballard *et al.*(1992)에 의해 미토콘드리아 12S rDNA의 부분적인 염기서열에 근거하여 다지류가 절지동물의 주요 네 그룹중 가장 원시적인 그룹이라고 주장한바 있으나, 이 주장은 그 뒤의 후속 연구들에 의하여 지지를 얻지 못했다. 다지류의 위치가 매우 혼란스러운 것 같지만 크게 두가지의 경우로 좁혀지고 있다. 그 두가지는 다지류의 위치가 범갑각류와 근연관계를 형성하여 Mandibulata설이 유효하게 남게 되거나, 다지류가 협각류와 자매군을 형성하여 Mandibulata설이 파기되는 경우이다. 즉 범갑각류설로 의견이 모아지고 있는 작금의 상황에서 Mandibulata그룹이 여전히 유효할지, 파기될지가 가장 큰 의문점이다. 육각류+갑각류+다지류를 대약을 가지고 있다는 특징으로 묶는 Mandibulata설은 형태형질로 보면 이견의 여지가 없어 보인다. 하지만 우리는 최근의 다수의 연구들(Friedrich and Tautz, 1995; Cook *et al.*, 2001; Hwang *et al.*, 2001; Kusche and Burmester, 2001)이 매우 신뢰할만한 자료들과 분석기법들을 이용하여 다지류+협각류 그룹을 반복적으로 지지하고 있는 것을 주시할 필요가 있다. 만약 Mandibulata설을 파기하는 후자의 주장이 옳다면, 협각류를 제외한 나머지 세 그룹(Mandibulata)에서 보여지는 "대약"이라고 하는 형질의 공유는 어떻게 설명해야 할까? 두 가지 경우가 있을 수 있다. 하나는 절지동물의 공통조상이 대약을 가지고 있었고, 협각류에서만 독자적으로 대약을 소실했을 가능성이 있고, 두 번째로는 범갑각류 그룹과 다지류 그룹에서 평행진화를 통해 대약을 얻었을 가능성도 있다. 어느 경우가 보다 더 가능성이 있을지는 현재 상태로서는 판단하기 어렵다. 이와 더불어 다지류+협각류의 주장이 좀더 설득력을 갖기 위해서는 협각류와 다지류가 지니고 있는 형태형질중 공유파생형질들을 찾아 뒷받침하는 것이 무엇보다도 중요하다(이를 주장하는 자료들이 지금까지는 대부분 분자자료였기때문에). 기존의 형태형질을 근거로한 계통유연관계에서는 전혀 언급된 바 없는 새로운 가설이기에 두 분류군 간에 이렇다 할 형태적 공유파생형질들에 관한 자료들이 부족한 실정이다. 다지류+협각류설을 주장하는 학자들에게는 향후 연구를 통해 보강해야 할 가장 중요한 과제이다.

### 절지동물계통 연구의 나아가야 할 방향

절지동물의 형태에 관한 진화의 역동성을 이해하기 위해서는 주요 네 그룹들의 유연관계를 먼저 이해하는 것이 필수적이다. 5억 4천만년전 이전에 일어난 절지동물 초기 진화적 사건들의 진정한 순서를 밝혀내는 것은 결코 쉬운 일이 아니다(Fortey, 2001). 기억해야 할 것은 초기의 다세포 생물 화석들이 5억 6천만년~5억 9천만년 전의 지질층에서 발견되어진다는 것이다. 이러한 화석들이 조상형 동물들이라면 절지동물(그리고 다른 현대적인 다세포 동물들)의 진화와 다양화를 위해서 불과 2천만년~5천만년 이라는 짧은 시간밖에는 주어지지 않았다고 볼 수 있다. 이렇게 짧은 시간동안 폭발적으로 출현한 절지동물들의 진화 과정과 유연관계들을 5억년이 넘게 지난 지금, 이를 규명하면서 다양한 반론과 갈등이 존재하는 것은 당연한 일이다. 그 당시에 진화의 역사를 보

여주는 단서들이 지난 50년이란 세월동안 수렴진화(조상이 다르면서도 명백한 유사성을 가지게 됨), 부동(drift, 중요한 정보를 제공할 수 있는 차이점 들을 퇴색시켜 균일하게 만듦), 반복된 염기의 치환, 서로 다른 진화의 속도등 다양한 요인들에 의하여 점차 희석되었거나 손실되어졌을 것이기 때문이다. 이렇게 밀접한 간격으로 일어난 사건들과 관련된 문제들을 해결하고자 할때, 사용하는 자료들이 만약 매우 제한적인 부분적 자료들 뿐이라면 분석의 오류를 가져올 가능성이 매우 높아지게 된다(Jenner, 2001). 이를 극복하기 위해서는 가능한 많은 분류군들로부터 많은 양의 자료들을 얻어 이용하는 것이 중요하다. 좀 더 많은 분류군들로부터 보다 많은 형질들(많은 유전자들에서 많은 염기서열들과 보다 광범위한 형태적인 자료들)을 추출하고, 보다 나은 진화 과정의 컴퓨터 모델링을 사용하므로써 공동조상으로부터 유래한 공유파생형질들을 찾아 내어 이를 계통수 작성에 이용해야 할 것이다.

이외에도, 절지동물의 계통수에서 주요 네 그룹간의 계통유연관계를 올바르게 파악하기 위해서는 계통수의 뿌리(root)를 제대로 규정해야 한다. 뿌리의 위치는 다양한 형질들의 진화가 어떤 방식으로 일어났는지를 모델링하는 데에 영향을 미친다. 일반적으로 계통수는 가장 가까운 유연관계를 가지고 있는 분류군이나, 혹은 외군을 사용하여 뿌리를 설정하는 것이 일반적이다. 대부분의 분자자료나 형태자료에 근거한 진화적인 분석들에서 절지동물은 탈피동물(Ecdysozoa)의 일단임이 입증되고 있다(Aguinaldo *et al.*, 1997; Peterson and Eernisse, 2001). 탈피동물 그룹이 사실이라고 전제한다면, 절지동물의 진화를 살펴보기위해서 사용할 수 있는 가장 적절한 외군은 유조동물, 완보동물, 선형동물 등이라고 할 수 있다. 절지동물의 계통 분석시에 이러한 외군들을 사용한다면, 상당한 신뢰도를 가지고 원시적 절지동물의 구조와 생물학적인 특성들을 언급하는 것이 가능하게 될 것이다.

형태 형질 만으로, 혹은 화석만을 가지고, 혹은 하나의 유전자만으로 접근하던 초기의 분석들로부터 벗어나, 지금 이 분야는 전체 미토콘드리아 유전체나, 형태와 분자자료를 통합한 막대한 자료들을 이용하는 정도로까지 발전했다. 진실된 계통수는 오직 하나만이 존재한다. 절지동물이 걸어온 역사가 둘일 수 없기 때문이다. 따라서 현재까지 전개되어 온 절지동물의 계통과 관련한 여러 연구결과들 사이에 존재하는 불일치는 공존할 수 없으며 앞으로의 연구를 통하여 반드시 해결되어야만 한다. 컴퓨터의 급속한 발전과 계통분석을 위한 다양한 진화적 모델들의 개발이 빠르게 이루어지고 있는 작금의 상황을 볼때, 절지동물의 진화에 대한 논란은 멀지 않은 미래에 종식될 것으로 확신한다. 절지동물 계통은 21세기에 우리 계통분류학자들에게 던져진 가장 큰 과제임이 분명하다.

## 감사의 글

본 종설의 원고를 심사하면서 부족하였던 내용들과 오류들을 지적하여 보충, 교정할 수 있도록 해주신 세분의 심사위원들께 감사를 드리며, 논문의 교정을 기꺼이 도와준 대학원생 박신주양에게 감사를 드린다.

## 인 용 문 헌

- Abele, L. G., W. Kim and B. E. Felgenhauer, 1989. Molecular evidence for inclusion of the phylum Pentastomida in the Crustacea. *Mol. Biol. Evol.*, **6**: 685-691.

- Adoutte, A., G. Blavoine, N. Lartillot, O. Lespinet, B. Prud'homme and R. de Rosa, 2000. The new animal phylogeny: reliability and implications. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**: 4453-4456.
- Aguinaldo, A. M., J. M. Turbeville, L. S. Linford, M. C. Rivera, J. R. Garey, R. A. Raff and J. A. Lake, 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, **38**: 489-493.
- Akam, M., 2000. Arthropods: developmental diversity within a (super) phylum. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**: 4438-4441.
- Ballard, J. W. O., G. J. Olsen, D. P. Faith, W. A. Odgers, D. M. Rowell and P. W. Atkinson, 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science*, **258**: 1345-1348.
- Bergström, J., 1979. Morphology of fossil arthropods as a guide to phylogenetic relationships. In: *Arthropod Phylogeny* (Ed., A. P. Gupta). pp. 3-56. Van Nostrand, New York.
- Blaxter M., 2001. Sum of the arthropod parts. *Nature*, **413**: 121-122.
- Boore J. L., D. V. Lavrov and W. M. Brown, 1998. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, **392**: 667-668.
- Boudreaux, H. B., 1979. *Arthropoda phylogeny with special reference to insects*, John Wiley and Sons, New York.
- Briggs, D. E. G., R. A. Fortey and M. A. Wills, 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science*, **256**: 1660-1673.
- Brusca, R. C. and G. J. Brusca, 1990. *Invertebrates*, Sinauer Associates, Sunderland, 922 pp.
- Budd, G., 1993. A cambrian gilled lobopod from Greenland. *Nature* **364**: 709-711.
- Cisne, J. L., 1974. Trilobites and the origin of arthropods. *Science*, **186**: 13-18.
- Cook, C. E., M. L. Smith, M. J. Telford, A. Bastianello and M. Akam, 2001. Hox genes and the phylogeny of the arthropods. *Curr. Biol.*, **11**: 759-763.
- Dewel R. A. and W. C. Dewel, 1998. The place of tardigrades in arthropod evolution. In: *Arthropod Relationships* (Eds., R. A. Fortey and R. H. Thomas). pp. 109-123. Chapman & Hall, London.
- De Rosa, R., J. K. Grenier, T. Andreeva, C. E. Cook, A. Adotte, M. Akam, S. B. Carroll and G. Balavoine, 1999. Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature*, **399**: 772-776.
- Dohle, W., 2001. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea+Hexapoda. *Ann. Soc. Entomol.* **37**: 85-103.
- Fortey, R., 2001. Evolution. The Cambrian explosion exploded? *Science*, **293**: 438-439.
- Friedrich, M. and D. Tautz, 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, **376**: 165-167.
- Garey, J. R., M. Krotec, D. R. Nelson and J. Brooks, 1996. Molecular analysis supports a taedigrade-arthropoda association. *Inv. Biol.*, **115**: 79-88.
- Garcia-Machado, E., M. Pempera, N. Dennebouy, M. Oliva-Suarez, J.-C. Mounolou and M. Monnerot, 1999. Mitochondrial genes collectively suggest the paraphyly of Crustacea with respect to Insecta. *J. Mol. Evol.*, **49**: 142-149.
- Giribet, G., S. Caramza, J. Baguñà, M. Riutort and C. Ribera, 1996. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada+Arthropoda clade. *Mol. Biol. Evol.*, **13**: 76-84.
- Giribet G., G. D. Edgecombe and W. C. Wheeler, 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, **413**: 157-161.

- Giribet, G. and C. Ribera, 1998. The position of arthropods in the animal kingdom: A search of a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **9**: 481-488.
- Holland, P. W. H., 1999. The future of evolutionary developmental biology. *Nature, Suppl.*, **402**: C41-C44.
- Hessler, R. R. and W. A. Newman, 1975. A trilobitormorph origin for the Crustacea. *Fossils and Strata*, **4**: 437-59.
- Hughes, C. L. and T. C. Kaufman, 2002. Exploring the myriapod body plan: expression patterns of the ten Hox genes in a centipede. *Development*, **129**: 1225-1238.
- Hwang U. W., M. Friedrich, D. Tautz, C. J. Park and W. Kim, 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature*, **413**: 154-157.
- Jenner, R. A., 2001. Evolution of animal body plans: the role of metazoan phylogeny at the interface between pattern and process. *Evol. Dev.*, **2**: 208-221.
- Kim, C. B. and W. Kim, 2002. New animal phylogeny. *Kor. J. Syst. Zool.*, **17**: 263-275 (in Korean).
- Kim C. B., S. Y. Moon, S. R. Gelder and W. Kim, 1996. Phylogenetic relationships of annelids, molluscs, and arthropods evidenced from molecules and morphology. *J. Mol. Evol.* **43**: 207-215.
- Kukalová-Peck, J., 1992. The Uniramia do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can. J. Zool.*, **70**: 236-255.
- Kusche, K. and T. Burmester, 2001. Diplopod hemocyanin sequence and the phylogenetic position of the Myriapoda. *Mol. Biol. Evol.*, **18**: 1566-1573.
- Manton, S. M., 1973. Arthropod phylogeny - a modern synthesis. *J. Zool. (Lond.)*, **171**: 111-130.
- Manton, S. M., 1977. *The Arthropoda: habits, functional morphology and evolution*. Clarendon Press, London.
- Manton, S. M., 1979. Functional morphology and the evolution of the hexapod classes. *In: Arthropod Phylogeny* (Ed., A. P. Gupta). pp. 387-466. Van Nostrand, New York.
- Min, G. S., S. H. Kim and W. Kim, 1998. Molecular phylogeny of arthropods and their relatives: polyphyletic origin of arthropodization. *Mol. Cells*, **8**: 75-83.
- Moon, S. Y. and W. Kim, 1996. Phylogenetic position of the Tardigrada based on the 18S ribosomal RNA sequences. *Zool. J. Linn. Soc.*, **116**: 61-69
- Peterson, K. J. and D. J. Eernisse, 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences. *Evol. Dev.*, **3**: 170-205.
- Regier, J. C., Jeffrey and J. W. Shultz, 1997. Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. *Mol. Biol. Evol.*, **14**: 902-913.
- Regier J. C. and J. W. Shultz, 2001. Elongation factor-2: a useful gene for arthropod phylogenetics. *Mol. Phylogenet. Evol.*, **20**: 136-148.
- Shear, W. A., 1992. End of the Uniramia taxon. *Science*, **359**: 477-478.
- Shultz, J. W. and J. C. Regier, 2000. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean+hexapod clade. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **267**: 1011-1019.
- Snodgrass, R. E., 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda. *Smithson. Misc. Collect.*, **97**: 1-159.
- Strausfeld, N. J., 1998. Crustacean-insect relationships: The use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. *Brain Behav. Evol.*, **52**: 186-206.
- Tiegs, O. W. and S. M. Manton, 1958. The evolution of the Arthropoda. *Biol. Rev.*, **33**: 255-337.
- Turbeville, J. M., D. M. Pfeifer, K. G. Field, and R. A. Raff, 1991. The phylogenetic status of arthropods, as in

- ferred from 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, **8**: 669-686.
- Valentine, J. W., 1989. Bilaterians of the Precambrian-Cambrian transition and the annelid-arthropod relationship. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **86**: 2272-2275.
- Wägele, J. W., 1993. Rejection of the 'Uniramia' hypothesis and implication of the Mandibulata concept. *Zool. Jb. Syst.*, **120**: 253-288.
- Weygoldt, P., 1979. Significance of later embryonic stages and head development in arthropod phylogeny. In: *Arthropod Phylogeny* (Ed., A. P. Gupta). pp. 107-136. Van Nostrand, New York.
- Weygoldt, P., 1986. Arthropod interrelationships - the phylogenetic-systematic approach. *Zeitschrift für Zoologische, Systematik und Evolutionsforschung*, **24**: 19-35.
- Wheeler, W. C., P. Cartwright and C. Y. Hayashi, 1993. Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics*, **9**: 1-39.
- Wheeler, W. C., 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Syst. Biol.*, **44**: 321-331.
- Wheeler W. C., 1998a. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. In: *Arthropod Relationships* (Eds., R. A. Fortey and R. H. Thomas). pp. 87-96. Chapman & Hall, London.
- Wheeler, W. C., 1998b. Molecular systematics and arthropods. In: *Arthropod Fossils and Phylogeny* (Ed., G. D. Edgecombe). pp. 9-32. Cambridge Univ. Press, New York.
- Whittington, H. B., 1985. *The Burgess shale*. Yale University Press, New Haven, Conn.
- Willmer, P., 1990. *Invertebrate relationships: patterns in animal evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wills, M. A., D. E. G. Briggs and R. A. Fortey, 1998. Evolutionary correlates of arthropod tagmosis: Scrambled legs. In: *Arthropod Relationships* (Eds., R. A. Fortey and R. H. Thomas). pp. 57-65. Chapman & Hall, London.
- Wills, M. A., D. E. G. Briggs, R. A. Fortey and M. Wilkinson, 1995. The significance of fossils in understanding arthropod evolution. *Verh. Dtsch. Zool. Gesamte*, **88**: 203-215.
- Zrzavý, J., V. Hypša and M. Vlášková, 1998. Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets. In: *Arthropod relationships* (Eds., R. A. Fortey and R. H. Thomas). pp. 97-107. Chapman & Hall, London.

RECEIVED: 22 March 2002

ACCEPTED: 11 April 2002

## On the Debates of Arthropod Phylogeny

Ui Wook Hwang

(Department of Biology, Teachers College, Kyungpook National University, Taegu 702-701, Korea)

### ABSTRACT

*In spite of dramatic change of environmental condition since Cambrian big-bang (explosion) occurred ca. 540 mya, the phylum Arthropoda retains a great diversity, and it is estimated approximately that 1-10 million arthropod species are extant on the earth. Except for an extinct arthropod subphylum Trilobita, extant arthropods could be divided into five subphyla: Hexapoda, Crustacea, Myriapoda, Chelicerata, and Pycnogonida. During the last century, systematists have disputed about interrelationships among Arthropoda and its relatives (Onychophora, Tardigrada, and Pentastomida), arthropod phylogenetic position within protostome animals, monophyly or polyphyly of the phylum Arthropoda, and interrelationships among five arthropod subgroups (subphyla) etc. Recently, new animal phylogeny was reported that protostomes could be clustered into two groups, Lophotrochozoa and Ecdysozoa, and molting animals such as Nematoda and Arthropoda were included within the Ecdysozoa. On the basis of the new animal phylogeny, first of all, I would mention phylogenetic positions and relationships of Arthropoda and its relatives to introduce controversies of arthropod phylogeny in phylum level of animals. After that, I focused mainly on the controversies related to arthropod monophyly and phylogenetic relationships among four major arthropod groups except Pycnogonida. In this work, Pycnogonida which is a relatively small group and one of the five arthropod subphyla was not handled significantly although there are some controversies if it is a sister taxon of chelicerates or the most primitive arthropod group (namely, a sister of four remaining arthropod groups). The major controversies related with phylogenetic relationships among four major arthropod groups are as follows: 1) monophyly of Crustacea, Myriapoda, and Hexapoda (the Mandibulata hypothesis), 2) Monophyly of Crustacea and Chelicerata (TCC or Schizoramia theory), 3) Monophyly of Crustacea and Hexapoda (Pancrustacea theory), 4) Monophyly of Crustacea and Myriapoda, 5) Monophyly of Myriapoda and Chelicerata. Such disputes tend to be accelerated due to some related papers published recently. On the contentious issues of arthropod phylogeny, here, traditional hypotheses established with morphological characters and fossil evidences will be comprehensively compared with new results obtained with a variety of molecular data and new analysis methods and discussed, consequently which makes it helpful to understand controversies related to arthropod phylogeny and makes it possible to have perspectiveness on the issues.*