

한국산 바위솔속(돌나물과) 5종에 대한 유전적 변이

김형덕·박기룡*

경남대학교 생물학과

한국산 돌나물과 바위솔속 식물의 동위효소 변이와 분류군의 실체를 알아보기 위해 5종 24개 집단을 대상으로 전분전기영동을 실시하였다. 동위효소 분석 결과로 나타난 전형질도에 의하면 5종의 한국산 바위솔속 식물은 2개의 주요 군으로 나누어졌다. 그리고 이들 두 군은 기존에 분자 형질과 형태 형질을 기초로 한 결과에서 바위솔속을 *Appendiculatae* 아절과 *Orostachys* 아절로 나누는 처리와 일치하였다. 한국산 바위솔속 종간의 낮은 유전적 동질성은 본 속의 종들이 지리적 종분화 과정을 통해 점진적으로 분화되었음을 시사한다. 유사한 생활사와 생식 양상을 갖고 있는 종들의 유전적 자료와 비교해 보면, 넓게 분포하는 바위솔이 좁게 분포하는 다른 종들에 비해 상대적으로 높은 유전자 변이를 나타내고 있으나, 바위솔속 식물들은 매우 낮은 유전적 변이를 보여주고 있으며, 이는 격리된 서식처, 집단 내 적은 수의 개체, 서식처의 파괴, 근친교배, 무성생식 등의 결과일 가능성이 크다. 정동진에서 채집된 둥근바위솔 집단(POP 21)은 다른 둥근바위솔과는 유전적으로는 이질적인 군으로 기존의 화학적, 형태학적 연구 결과와도 일치하고 있다. 본 동위효소 자료는 최근 신분류군으로 발표된 울릉연화바위솔과 진주바위솔의 분류학적 처리를 지지하고 있다.

주요어: 바위솔속, 동위효소변이, 종간 유연관계, 유전적 분화

돌나물과(Crassulaceae) 바위솔속(*Orostachys* Fischer) 식물은 약 13-18여 종으로, 우리나라를 포함하여 몽고, 카작스탄, 중국, 일본, 러시아의 산악지역에 분포한다(Ohba 1990; Kunjun and Ohba 2001; Ohba 2003). 본 속은 de Candolle(1828)에 의해 *Umbilicus* 속내에 *Orostachys* 절로 설정되었다가 이후 Berger (1930), Borissova(1969), Ohba(1978)에 의해서 독립된 속으로 분리되었으며, Ohba(1978)는 잎의 형태, 수술의 수, 분비선의 털의 유무, 그리고 화서의 형태에 의해서 *Orostachys* 절과 *Schoenlandia* 절로 구분하였고, *Orostachys* 절 내에 경생엽 부속물의 유무에 의해서 *Orostachys* 아절과 *Appendiculate* 아절로 구분하였다.

*교신저자: 전화: (055) 249-2240, 전자우편: park@kyungnam.ac.kr

접수: 2005년 9월 10일, 완료: 2005년 11월 18일

자방의 유사성을 기초로 평의비름속(*Hylotelephium* H. Ohba)과 유연관계가 깊은 군으로 여겨져 왔다(Fröderström, 1931; Moran, 1972; Ohba, 1977, 1978). 분자적 수준의 연구에서도 바위솔속과 평의비름속은 유연관계가 깊은 것으로 나타났다(Hart and Eggli, 1995; Mort *et al.*, 2001). 특히, 최근 분자적 연구에서 *Orostachys*절 내 *Orostachys*아절에 속하는 종들은 평의비름속 내에 포함되고 있으나, *Appendiculate*아절에 속하는 종들은 난쟁이바위솔속(*Meterostachys* Nakai)과 자매군을 형성하고 있어 이들 두 아절이 서로 다른 기원임을 시사하고 있다(Mayuzumi and Ohba, 2004).

남한에 서식하는 바위솔속 종들은 모두 *Orostachys*절에 속하며, *Appendiculate*아절에는 바위솔[*O. japonica* (Maxim.) A. Berger], 쯤바위솔[*O. minutus* (Komar.) A. Berger]이, *Orostachys*아절에는 둥근바위솔[*O. malacophyllus* (Pallas) Fischer], 연화바위솔[*O. iwawange* (Makino) Hara]이 서식한다(Lee, 1980; Lee, 1998). 그리고 Oh(1985)에 의한 식물지리학적 연구에서는 북한에 서식하는 애기바위솔[*O. filifera* (Nakai) Nakai], 갈미바위솔(*O. kanboensis* Ohwi), 모란바위솔[*O. saxatilis* (Nakai) Nakai]의 3종을 고유종으로 보고하고 있다. 최근 Lee(1998)는 쯤바위솔에 비해 꽃에 흰빛이 도는 개체를 흰쯤바위솔[*O. minutus* (Komarov) A. Berger for. *albus* Y. Lee]로 신종 기재하였고, 또 최근 들어 바위솔속 식물의 종속지적 연구(Lee and Lee, 2000)를 통해 울릉도에 서식하고 잎이 넓고 타원형인 것을 울릉연화바위솔[*O. iwawange* (Makino) Hara for. *magnus* Y. Lee]로 신종종으로 기재하였으며, 둥근바위솔과 유사하나 줄기가 가지 치지 않는 것을 포천바위솔(*O. latiellipticus* Y. Lee)로 신종기재하였고, 둥근바위솔과 유사하나 정선에서 채집된 잎 표면에 연자주색을 띠는 개체를 정선바위솔(*O. chongsunensis* Y. Lee)로, 잎은 주걱 모양이고, 끝에 가시가 있으며 가장자리가 주색을 띠는 것을 진주바위솔(*O. margaritifolius* Y. Lee)로 신종 기재하였으나, 최근 Ohba(2003)는 위에 언급한 종들을 바위솔, 둥근바위솔, 연화바위솔, 쯤바위솔의 동종 이명 처리하였다.

우리나라에 자생하는 바위솔속 식물에 대한 분류학적 연구로 Uhl and Moran(1972) 그리고 Kim(1996)에 의해서 바위솔속에 대한 세포학적 연구가 수행되었는데, 기본염색체 수는 $x=12$ 로 나타났으며, 바위솔은 $n=12$, $2n=36$, 둥근바위솔은 $n=12$, 쯤바위솔은 $n=12$, $2n=48$, 36으로 나타나, 바위솔과 쯤바위솔에서 다배체가 존재함을 시사해 준다. 또한 Kim(1995)은 엽육 조직 특성을 조사하여 환경적응에 대한 진화적 위치와 유연관계에 대한 연구를 수행하였으며, 분자적 연구로는 RAPD를 이용하여 종 간 유연관계에 대한 연구가 수행되었다(Lee *et al.*, 2001). 최근 Lee *et al.*(2003)에 의해서 형태형질을 이용한 수리분류학적 분석을 통해 종간 유연관계에 대한 연구를 수행하였고, Sin *et al.*(2002)은 화분학적 연구를 통해 바위솔속 종들이 평의비름속 종들과 유연관계가 깊어 기존의 분자적 연구 결과와 일치하는 견해를 밝힌바 있다.

본 연구는 전분 전기 영동분석(starch gel electrophoretic analysis)을 이용하여 본 속 종 내 유전적 변이를 알아보고, 종 간 유연관계를 밝혀 기존의 분류학적 처리와 비교하며, 최근 기재된 일부 신분류군에 대한 타당성을 검증하고자 한다.

재 료 및 방 법

한국산 바위솔속 식물들의 유전적 분화와 유연관계를 밝히기 위해 2002년 4월에서 2003년 9월까지 채집된 중국산 *O. spinosus* (L.) C. A. Meyer을 포함한 5종 24집단(Fig. 1)을 대상으로 각 집단 당 10개체 이상으로부터 어린잎을 채취하여 효소원으로 사용하였다. 본 실험에 사용된 5종은 형태적 특징으로 볼 때 뚜렷한 불연속이 존재하여 육안으로 명확히 구분되며, 최근 신분류군으로 기재된 종들로 생각되는 집단들은 기존의 종들의 집단에 포함시켜 처리하였다. 즉, 연화바위솔 집단의 경우 Lee and Lee(2000)에 의해 신품종 울릉연화바위솔로 기재한 울릉도집단(POP11)을 함께 포함하였으며, 좀바위솔 집단의 경우 진주바위솔로 생각되는 앞가장자리가 자주색인 집단(POP10)을 정선에서 채집하여 본 실험에 포함시켰다. 강원도 정동진 지역의 둥근바위솔 집단의 경우 동일한 지역에서 상이한 형태적 변이를 나타내는 4개의 군을 구분하여 실험재료로 이용하였다. 각 집단별로 석엽표본을 제작하여 경남대학교 식물표본관(KNUH)에 보관하였다(Table 1).

전분 전기영동 분석에 사용한 어린잎은 1mM EDTA (tetrasodium salt), 10mM MgCl₂, 10mM KCl, 14mM 2-mercaptoethanol과 5-10mg/ml solid polyvinylpyrrolidone(PVP-40)을 이용한 pH 7.5의 0.1M tris-HCl 완충용액(Gottlieb, 1981)을 약간 변형한 PVP 2배를 넣은 완충용액으로 막자사발에 간 후, 1.5ml tube에 담아 -70℃에 보관 후 해동시켜 6000rpm에서 1분간 원심분리하여 상층액을 paper wick에 흡수시켜 전기영동에 사용하였다. Soltis *et al.*(1983)에 의한 방법을 약간 변형한 11% starch gel을 이용하여 3개의 buffer systems으로 7개의 효소를 분리하였다. System I은 0.0065M L-histidine과 0.007M citric acid monohydrate을 이용하여 pH 6.5로 적정한 electrode buffer, 증류수와 electrode buffer를 3:1로 희석한 gel buffer를 이용하여 30mA에서 30-40분 동안 전기영동을 한 후에 wick을 제거한 다음 35mA에서 4-5시간 전기영동 하였다. System II는 0.135M tris에 0.004M citric acid anhydrous를 가지고 pH 7.0으로 적정한 electrode buffer와 0.995M DL-histidine, 0.0135M tris에 0.004M citric acid anhydrous를 가지고 pH 7.0으로 적정한 gel buffer를 이용하여 30mA에서 30-40분 동안 전기영동을 한 후에 wick을 제거한 다음 35mA에서 4-5시간 전기영동 하였다. System III는 0.18M tris, 0.004M EDTA에 0.1M boric acid를 가지고 pH 8.6으로 적정한 electrode buffer, 증류수와 electrode buffer를 3:1로 희석한 gel buffer를 이용하여 40mA에서 4-5시간 전기영동 하였다. System I은 ALD(aldehyde), MDH(malate dehydrogenase), System II는 PGM(phosphoglucosmutase), System III는 PGI(phosphoglucosomerase), ME(malic enzyme)를 분리하는데 사용하였다.

젤로부터 얻은 유전자형 자료를 BIOSYS-1 program(Swofford and Selander, 1981)에 입력하여 집단의 대립인자 빈도(allele frequencies), 각 좌위에 대한 대립 인자의 평균수(mean number of alleles per locus; *A*), 다형질 좌위의 백분율(percentage of polymorphic loci; *P*), 평균 측정 이형접합자(mean observed heterozygosity; *H_o*), 평균 기대 이형접합자 (mean

Table 1. Collection data of 24 populations of five Korean *Orostachys* species for isozyme study. Korean name in parentheses.

| Scientific name | Population | Locality | Voucher |
|--|------------|------------------|----------|
| <i>O. japonicus</i> (JAP) (바위솔) | POP 01 | Island Anmyon | Kim 001 |
| | POP 02 | Island Kadeok | Kim 002 |
| | POP 03 | Island Hachuja | Kim 003 |
| | POP 04 | Youngdong | Kim 004 |
| | POP 05 | Island Sangchuja | Kim 005 |
| | POP 06 | Hyunpung | Park 025 |
| | POP 07 | Kaegsanri | Kim 007 |
| | POP 08 | Kaegsanri II | Kim 008 |
| <i>O. minutus</i> (MIN) (좁바위솔) | POP 09 | Mt. Dobong | Kim 009 |
| | POP 10 | Jungsun | Kim 010 |
| <i>O. iwarenge</i> (IWA) (연화바위솔) | POP 11 | Island Ullung | Lee 011 |
| | POP 12 | Island Jeju | Kim 012 |
| <i>O. malacophyllus</i> (MAL) (둥근바위솔) | POP 13 | Island Nulcha | Kim 013 |
| | POP 14 | Simgok | Kim 014 |
| | POP 15 | Simgok II | Kim 015 |
| | POP 16 | Uiryong | Kim 016 |
| | POP 17 | Chungdonjin II | Kim 017 |
| | POP 18 | Chungdonjin III | Kim 018 |
| | POP 19 | Chungdonjin IV | Kim 019 |
| | POP 20 | Kampo | Kim 020 |
| | POP 21 | Chungdonjin I | Kim 021 |
| <i>O. spinosus</i> (SPI) (잎새바위솔) | POP 22 | Domun, China | Park 022 |
| | POP 23 | Suguchon, China | Park 023 |
| | POP 24 | Jukrim, China | Park 024 |

expected heterozygosity; H_e)를 구하였고, 집단 간 Nei(1972)의 유전적 동질성(genetic identity)을 구하여 UPGMA 전형질도를 작성하였다.

Table 2. Allele frequencies of seven polymorphic loci of 24 populations of Korean *Orostachys*.

| Locus | JAP | | | | | | | |
|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | POP 1 | POP 2 | POP 3 | POP 4 | POP 5 | POP 6 | POP 7 | POP 8 |
| ALD-1 | | | | | | | | |
| a | --- | 0.038 | 0.071 | 0.067 | --- | 0.050 | 0.063 | 0.333 |
| b | 1.000 | 0.962 | 0.929 | 0.933 | 1.000 | 0.950 | 0.938 | 0.667 |
| PGI-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | 1.000 | 1.000 | 0.714 | 0.773 | 1.000 | 0.900 | 0.750 | 1.000 |
| c | --- | --- | 0.286 | 0.227 | --- | 0.100 | 0.250 | --- |
| MDH-1 | | | | | | | | |
| a | 0.200 | 0.115 | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | 0.800 | 0.885 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| MDH-2 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 0.583 |
| b | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.417 |
| c | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| PGM-1 | | | | | | | | |
| a | 0.100 | 0.115 | --- | 0.033 | --- | --- | 0.063 | 0.167 |
| b | --- | 0.231 | 0.071 | 0.600 | --- | 0.050 | --- | --- |
| c | 0.900 | 0.654 | 0.857 | 0.333 | 1.000 | 0.900 | 0.938 | 0.833 |
| d | --- | --- | 0.071 | 0.033 | --- | 0.050 | --- | --- |
| PGM-2 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | --- | 0.077 | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| c | 0.800 | 0.846 | 1.000 | 0.950 | 1.000 | 1.000 | 0.938 | 1.000 |
| d | 0.200 | 0.077 | --- | 0.050 | --- | --- | 0.063 | --- |
| ME-1 | | | | | | | | |
| a | 0.100 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | 0.900 | 0.885 | --- | 0.667 | 1.000 | --- | --- | --- |
| c | --- | --- | 0.500 | 0.167 | --- | 0.500 | 0.500 | 0.500 |
| d | --- | 0.115 | 0.286 | --- | --- | --- | --- | --- |
| e | --- | --- | 0.214 | 0.167 | --- | 0.500 | 0.500 | 0.500 |
| ALD-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| b | 1.000 | 1.000 | --- | --- | --- | --- | --- | --- |

Table 2. continued.

| Locus | MIN | | IWA | | MAL | | | |
|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | POP 09 | POP 10 | POP 11 | POP 12 | POP 13 | POP 14 | POP 15 | POP 16 |
| PGI-1 | | | | --- | | | | |
| a | 1.000 | --- | --- | 0.917 | 0.500 | 1.000 | 1.000 | --- |
| b | --- | 1.000 | 1.000 | 0.083 | 0.500 | --- | --- | 1.000 |
| c | --- | --- | --- | | --- | --- | --- | --- |
| MDH-1 | | | | | | | | |
| a | 1.000 | 0.500 | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | --- | 0.500 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| MDH-2 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | 1.000 | 1.000 | --- | --- | --- | 1.000 | 0.500 | --- |
| c | --- | --- | 1.000 | 1.000 | 1.000 | --- | 0.500 | 1.000 |
| PGM-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | 1.000 | --- | --- | 1.000 | 0.600 | 1.000 |
| b | --- | --- | --- | 0.500 | 1.000 | --- | 0.400 | --- |
| c | 1.000 | 1.000 | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| d | --- | --- | --- | 0.500 | --- | --- | --- | --- |
| PGM-2 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | 0.500 | --- | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| b | 1.000 | --- | --- | 0.417 | 1.000 | --- | --- | --- |
| c | --- | 1.000 | 1.000 | 0.083 | --- | --- | --- | --- |
| d | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| ME-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| c | --- | 0.500 | 1.000 | 1.000 | 0.500 | --- | --- | --- |
| d | --- | --- | --- | --- | 0.500 | --- | 0.400 | --- |
| e | 1.000 | 0.500 | --- | --- | --- | 1.000 | 0.600 | 1.000 |
| ALD-1 | | | | | | | | |
| a | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.938 | --- | --- | --- |
| d | --- | --- | --- | --- | 0.063 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| PGI-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | 0.269 | --- | 1.000 | 1.000 | --- |
| b | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.500 | 1.000 | --- | --- | 1.000 |
| c | --- | --- | --- | 0.231 | --- | --- | --- | --- |

Table 2. Continued.

| Locus | MAL | | | | | SPI | | |
|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | POP 17 | POP 18 | POP 19 | POP 20 | POP 21 | POP 22 | POP 23 | POP 24 |
| MDH-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 0.500 |
| b | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.500 |
| MDH-2 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | --- | --- | --- | --- | --- | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| c | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | --- | --- | --- |
| PGM-1 | | | | | | | | |
| a | 1.000 | 1.000 | 1.000 | --- | 0.375 | --- | --- | --- |
| b | --- | --- | --- | 1.000 | 0.500 | --- | --- | 0.833 |
| c | --- | --- | --- | --- | --- | 1.000 | 1.000 | --- |
| d | --- | --- | --- | --- | 0.125 | --- | --- | 0.167 |
| PGM-2 | | | | | | | | |
| a | 1.000 | 1.000 | 0.875 | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | --- | --- | 0.125 | 1.000 | 0.500 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| c | --- | --- | --- | --- | 0.500 | --- | --- | --- |
| d | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| ME-1 | | | | | | | | |
| a | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| b | --- | --- | --- | --- | 0.500 | 1.000 | 1.000 | --- |
| c | --- | --- | --- | 0.462 | 0.500 | --- | --- | 0.500 |
| d | --- | --- | --- | 0.538 | --- | --- | --- | --- |
| e | 1.000 | 1.000 | 1.000 | --- | --- | --- | --- | 0.500 |

결 과

한국산 바위솔속 5종 24개 집단 의 동위효소 분석결과 활성을 나타내지 않은 6PGD, GA3PD, TPI의 유전좌위를 제외한 ALD-1, PGI-1, MDH-1, MDH-2, PGM-1, PGM-2, ME-1의 7개 유전좌위를 이용하여 각 유전좌위의 대립유전자 빈도를 구하였다(Table 2). 모든 집단 에 있어 PGI-1^b와 MDH-1^b좌위에서 높은 빈도의 대립인자를 보여주었으며, 둥근바위솔과 연화바위솔 집단에서는 바위솔, 쯤바위솔, 그리고 잎새바위솔과는 달리 ALD-1^a, MDH-2^c에서 높은 대립인자 빈도를 나타내었다. 바위솔, 쯤바위솔, 그리고 잎새바위솔 집단 에

서는 ALD-1^b, MDH-2^b에서 둥근바위솔, 연화바위솔 집단에 비해 높은 대립인자 빈도를 나타내었다. 정동진에서 채집된 둥근바위솔(POP 21)은 나머지 둥근바위솔 집단과는 다르게 ALD-1^b, PGM-1^d, PGM-2^c, 그리고 ME-1^b에서 대립인자가 나타내었으며, 잎새바위솔은 PGI-1^a, PGM-2^b에서 바위솔과는 달리 높은 대립인자 빈도가 나타났으며, 쯤바위솔에는 나타나지 않는 ME-1^b가 두 집단에서 고정되어 나타났다(Table 2).

종내 대립인자의 분포를 보면, 쯤바위솔 집단 중 정선집단(POP10)의 경우 PGI-1^b, PGM-2^c의 독특한 고정 대립인자를 보여 주며, 나머지 집단에서는 나타나지 않는 MDH-1^b, ME-1^c가 높은 빈도로 나타나고 있으며, 위의 두 좌위에서 고정 이형접합자(fixed heterozygosity)가 나타나고 있다. 연화바위솔 집단들을 비교해 보면, 울릉도에서 채집된 집단(POP11)은 PGM-1^a의 독특한 고정 대립인자를 갖고 있으며 제주집단(POP12)에서는 낮은 빈도로 나타나는 PGI-1^b, PGM-2^c에서 고정 대립인자를 보여 준다(Table 2).

각 분류군에 대한 유전적 변이는 Table 3에 나타냈으며, 좌위당 대립인자의 평균수(A)에서 바위솔 집단이 1.63(1.0-2.0)로 가장 높았고, 잎새바위솔은 1.13(1.0-1.4)으로 가장 낮게 나타났다. 다형질 좌위의 백분율(P)에서도 바위솔이 48.44로 가장 높게 나타났으며, 둥근바위솔(20.83%), 연화바위솔(18.75%), 쯤바위솔과 둥근바위솔(12.5%)의 순으로 나타났다. 이형접합자의 비율(H_o)은 바위솔이 0.15으로 가장 높았으며, 둥근바위솔이 0.02으로 가장 낮게 나타났다. 이형접합자의 평균기대치(H_e)는 바위솔과 잎새바위솔이 0.16으로 가장 높았고, 둥근바위솔(0.100), 연화바위솔(0.083), 쯤바위솔(0.069)의 순으로 나타났다.

유전적 동질성 분석 결과(Table 4), 바위솔은 종내의 유전적 동질성이 0.823로 가장 높게 나타났고, 쯤바위솔은 0.539로 가장 낮게 나타났다. 종간에는 연화바위솔과 둥근바위솔이 0.63으로 가장 높게 나타났으며, 쯤바위솔과 잎새바위솔이 0.628로 쯤바위솔 종내 유전적 동질성보다 더 높은 수치를 보여 주었다. 연화바위솔과 쯤바위솔은 유전적 동질성이 0.223으로 가장 낮은 수치를 나타냈다(Table 4).

Nei(1972)의 유전적 동질성에 의한 집단 간 UPGMA phenogram을 보면 크게 두 개의 군으로 나뉘는데, 첫 번째는 바위솔, 쯤바위솔, 잎새바위솔을 포함하는 군(I)이고, 두 번째는 둥근바위솔+연화바위솔 군(II)으로 묶여진다(Fig. 2). 죽림에서 채집된 잎새바위솔(POP 24)은 동일 종의 다른 집단과 유집되지 않고 바위솔과 유집되었다. 나머지 잎새바위솔 집단(POP 22, 23)들은 쯤바위솔(POP 09)집단과 유집되었으며, 쯤바위솔 POP 10은 다른 쯤바위솔(POP 09)과 묶이지 않고 바위솔 집단(POP 06, 07, 08)과 유집되었다. 둥근바위솔과 연화바위솔의 유집 중 정동진에서 채집된 둥근바위솔(POP 21)의 경우 다른 정동진 둥근바위솔 집단(POP 17, 18, 19)과 달리 연화바위솔(POP 11)과 유집되었다.

고 찰

바위솔속 식물의 유전적 변이와 분화: 피자식물에 있어 일반적으로 지리적 분포, 생식양상, 식물형, 종자 산포방법 등에 따라 집단 내, 집단 간 유전적 변이가 큰 차이를 보이는데(Hamrick *et al.*, 1991), 특히 넓게 분포하고, 다년생이며, 풍매화로 타가수분을 하며, 천이의

Table 3. Mean genetic variation for seven isozyme loci among 24 populations of five *Orostachys* species. M = mean sample size; A = mean number of alleles per locus; P = percentage of loci polymorphic; H_o = observed heterozygosity; H_e = expected heterozygosity.

| Species | M | A | P | Mean heterozygosity | |
|-------------------------|-----|------|-------|---------------------|-------|
| | | | | H_o | H_e |
| <i>O. japonicus</i> | 8.3 | 1.63 | 48.44 | 0.150 | 0.160 |
| <i>O. minutus</i> | 4.5 | 1.15 | 12.50 | 0.125 | 0.069 |
| <i>O. iwawenge</i> | 5.5 | 1.25 | 18.75 | 0.021 | 0.083 |
| <i>O. malacophyllus</i> | 5.7 | 1.24 | 20.83 | 0.020 | 0.100 |
| <i>O. spinosus</i> | 2.0 | 1.13 | 12.50 | 0.100 | 0.160 |

Table 4. Nei's (1972) genetic identity for five species of Korean *Orostachys*.

| Species | JAP | MAL | IWA | MIN | SPI |
|---------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| JAP | 0.823 | | | | |
| MAL | 0.335 | 0.676 | | | |
| IWA | 0.445 | 0.630 | 0.685 | | |
| MIN | 0.635 | 0.273 | 0.223 | 0.539 | |
| SPI | 0.614 | 0.318 | 0.289 | 0.628 | 0.750 |

후기 단계에 있는 종들은 그렇지 않은 식물들에 비해 상대적으로 높은 유전적 변이를 보여준다(Hamrick, 1989). 대부분의 바위솔속 식물의 경우 2년생이며 국소적으로 분포하고 총매화와 무성생식을 겸하는 생식양상 때문에 높은 근친교배 가능성을 갖고 있어 비교적 낮은 유전적 변이가 기대된다. 결론적으로 좀바위솔이나 연화바위솔처럼 집단 간에 지리적으로 뚜렷이 격리되어 있고 높은 근친교배 가능성을 고려한다면 서로 다른 집단 간에 많은 유전좌위에서 독특한 대립인자의 고정을 기대할 수 있고 또한 낮은 유전적 변이를 설명할 수 있다(Crawford, 1990). 하지만 이와 같은 이유 외에도 집단의 분획화와 이에 따른 유전적 부동에 의해 유전적 변이의 감소와 대립인자의 고정을 초래했을 가능성도 배제할 수 없다.

동일속의 종을 대상으로 한 실험에서 지리적 분포와 유전적 다양성의 상관관계에 대한 연

구 결과는 일반적으로 좁게 분포하는 고유종이 넓게 분포하는 종에 비해 낮은 유전자 변이를 나타내는 것으로 보고되고 있다(Karron, 1991; Hamrick and Godt, 1989). 즉 좁게 분포하는 종의 경우 유전적 부동과 창시자효과 등에 의해 대립인자의 빈도가 쉽게 변화되고 근친교배와 자연선택 등에 의해 유전적 변이가 단순화 될 수 있기 때문이다. 바위솔속 식물들은 대체적으로 낮은 유전적 변이를 보여주고 있으나, 넓게 분포하는 바위솔이 좁게 분포하는 다른 종들에 비해 상대적으로 높은 유전자 변이를 나타내고 있다. 즉 바위솔은 광범위하게 분포하는 현화식물($A = 1.72$, $P = 43.0$, $H_e = 0.159$)의 수치에 가장 근접한 수치를 보고 있으나, 좁게 분포하고 있는 연화바위솔, 쯤바위솔, 둥근바위솔, 잎새바위솔의 경우 좁게 분포하는 고유종의 평균수치($A = 1.54$, $P = 26.3$, $H_e = 0.063$; Hamrick and Godt, 1989)보다 유전적 변이가 낮게 나타나고 있어 지리적 분포영역 이외의 다양한 원인이 유전적 변이의 감소에 영향을 주었을 가능성이 크다고 생각된다. 연화바위솔의 경우 제주도와 울릉도에만 제한적으로 소수개체만이 서식하고 있어, 창시자 효과에 의한 유전적 유동과 자연선택, 근친교배에 대한 높은 압력을 받았을 것으로 생각되며, 이와 같은 원인들과 함께 최근 남획에 의해서도 유전적 변이가 상당히 감소되었을 것으로 생각된다. 쯤바위솔의 경우도 고산지대의 정상 바위틈에 소수개체들이 집단을 이루고 있을 뿐 아니라 채집 당시 이들이 대부분 성체와 뿌리로 연결된 다양한 크기의 개체들이 군체를 형성하고 있어(개인적 관찰) 무성생식에 의한 유전적 변이 감소가 급속도로 진행되었을 가능성이 크며, 다른 집단들로부터의 유전적 변이의 유입이 고산이라는 지리적 격리에 의해 차단되어 유전적 변이가 매우 낮게 유지되었을 가능성이 크다.

식물에 있어 동일 속에 속하는 종간 유전적 동질성을 보면 일반적으로 0.67 이상으로 보고되고 있는데(Gottlieb, 1977, 1981; Crawford, 1989), 기존의 돌나물과 식물 중 돌나물속(*Sedum* L.)에 속하는 종간 유전적 동질성 0.74-0.60 수치와 비교해 보아도 본 실험에 사용된 바위솔속 종 간 수치는 상대적으로 매우 낮게 나와 예외적이라 할 수 있다. 이와 같은 결과는 바위솔속 종간에 유전적으로 뚜렷이 구분됨을 보여주며 형태적으로 명확히 구분되는 특징과도 일치한다. 결론적으로 종간에 점진적으로 오랜 시간의 경과를 통해 분화되었을 가능성이 크며, 이를 통해 종간에 뚜렷한 생식적 격리가 형성되는 지리적 종분화가 이루어 졌음을 시사한다(Warwick and Gottlieb, 1985; Crawford, 1989).

울릉연화바위솔과 진주바위솔의 타당성: Lee and Lee(2000)는 최근 바위솔속 식물의 종속지적 연구를 통해 울릉도에 서식하고 있어 넓고 타원형이고 화병의 길이가 1mm 이내이며 포의 길이가 5.2mm 가량이고 수술이 주황색인 것을 신품종인 울릉연화바위솔로 기재하였다. 최근 Ohba(2003)는 정선바위솔과 울릉연화바위솔을 연화바위솔의 동종이명으로 처리하였다. 본 연구 결과에 의하면 울릉도 집단(울릉연화바위솔)과 제주집단(연화바위솔) 간에 유전적 동질성이 0.676으로 매우 낮은 수치를 나타낼 뿐 아니라, 울릉도 집단은 PGM-1^a의 독특한 고정 대립인자를 갖고 있고, 제주집단에서 낮은 빈도로 나타나는 PGI-1^b, PGM-2^c에서 고정 대립인자를 보여 주고 있어 두 집단 간에 유전적 교류가 없을 뿐 아니라 뚜렷한 생식적 격리가 있음을 시사하기 때문에 Ohba(2003)의 이명처리 보다는 Lee and Lee(2000)의 신 분류군 처리를 지지한다.

진주바위솔의 경우, Lee and Lee(2000)가 진주와 지리산 암석지에서 채집한 잎 끝에 가시가 있으며 가장 자리가 자주색을 띠는 것을 진주바위솔로 신종 기재하였으나, 기준표본의 상세한 채집지나 번호가 누락되어 있고, 최근 저자가 발행한 도감 상(Lee, 2002)의 보유편에 제시한 사진이 정선바위솔로 잘못 기술되어 있어 실체의 확인이 불분명하다. 더욱이 본인들이 진주바위솔이라 생각되는 집단을 채집한 곳이 정선 국도변이고 보면 정선바위솔과 진주바위솔의 채집지에 혼란을 초래하고 있다. 동위효소 분석에 의하면 좀바위솔 집단 중 정선집단(진주바위솔)의 경우 PGI-1^b, PGM-2^c의 독특한 고정 대립인자를 보여 주며, 나머지 집단에서는 나타나지 않는 MDH-1^b, ME-1^c가 높은 빈도로 나타나고 있어 정선집단이 기존의 좀바위솔 집단과는 뚜렷한 유전적 차이가 있음을 보여주고 있어 Lee and Lee(2000)의 신종처리를 지지한다. 또한 MDH-1, ME-1에서 고정이형접합자가 나타나고 있어 본 집단이 타가다배체일 가능성이 크고 기존에 Uhl and Moran(1972)이 보고한 좀바위솔 내 타가다배체가 존재한다는 세포학적 연구 결과와 일치한다고 할 수 있다. 하지만 진주바위솔 실체의 확인이 불분명하고 원 기재와 사진이 정선바위솔과 혼동되고 있어 이에 대한 더 명확한 형태학적, 세포학적 연구가 필요하다.

바위솔속 식물의 유전적 유연관계: 바위솔속은 꿩의비름속 유연관계가 깊은 군이나 화서의 차이와 로제트잎의 유무에 의해 독립된 분류군으로 여겨져 왔다(Ohba, 1978). 최근 *trnL-trnF* 와 ITS 지역의 염기서열을 기초로한 동아시아산 기린초아과에 대한 계통 분석에서 바위솔속은 *Orostachys*아절과 *Appendiculatae*아절로 나누어지고 연화바위솔과 둥근바위솔이 속한 *Orostachys*아절은 꿩의비름속 큰꿩의비름 [*H. spectabile* (Boreau) H. Ohba]과 자매군을 형성하였고, 바위솔, 좀바위솔이 속한 *Appendiculatae*아절은 난쟁이바위솔속 난쟁이바위솔 [*Meterostachys sikokiana* (Makino) Nakai]과 자매군의 관계를 보여주고 있어 바위솔속이 독립된 두 분류군으로 나누어짐을 보여 주었다(Mayuzumi and Ohba, 2004). 동위효소 분석결과도 한국산 바위솔속 종들은 크게 2개의 군으로 나누어지는데, 바위솔+좀바위솔+잎새바위솔 군과 둥근바위솔+연화바위솔 군으로 나누어지며, 이와 같은 결과는 최근 분자적 형질을 이용한 결과 뿐 아니라 전통적으로 경생엽 부속물의 유무에 의해서 *Orostachys*아절과 *Appendiculate*아절로 구분한 Borissova(1969)와 Ohba(1978)의 속내 분류체계와 일치하며 엽부속지가 속 하 분류군을 나누는데 타당한 형질임을 시사하고 있다.

바위솔속 내 종간 유전적 동질성은 아주 낮게 나타났으며, 이와 같은 결과로 볼 때 속을 구성하는 종간에 분화된지 상당한 시간이 경과되었을 것으로 추정된다. 예외적으로 *Appendiculate*아절 내 좀바위솔과 잎새바위솔 간의 유전적 동질성이 좀바위솔의 종내 동질성에 비해 높게 나타나는 것으로 보아 이들이 유연관계가 깊은 군임을 알 수 있다. 한편, Sin *et al.*(2002)의 화학적 연구 결과 좀바위솔이 둥근바위솔, 연화바위솔과 가까운 유연관계를 보여주고 있어 좀바위솔의 위치에 있어서는 본 연구 결과와 상반된 결과를 나타내었고, Lee *et al.*(2001)의 RAPD를 이용한 분석 결과에서도 연화바위솔은 둥근바위솔과 가깝게 유집되어 본 연구와 동일한 결과를 나타내고 있으나 좀바위솔은 바위솔과 상당히 떨어져 유집되어 본 연구에서의 결과와 상이하게 나타났다. 최근 Lee *et al.*(2003)의 수리분류학적 연구에서도

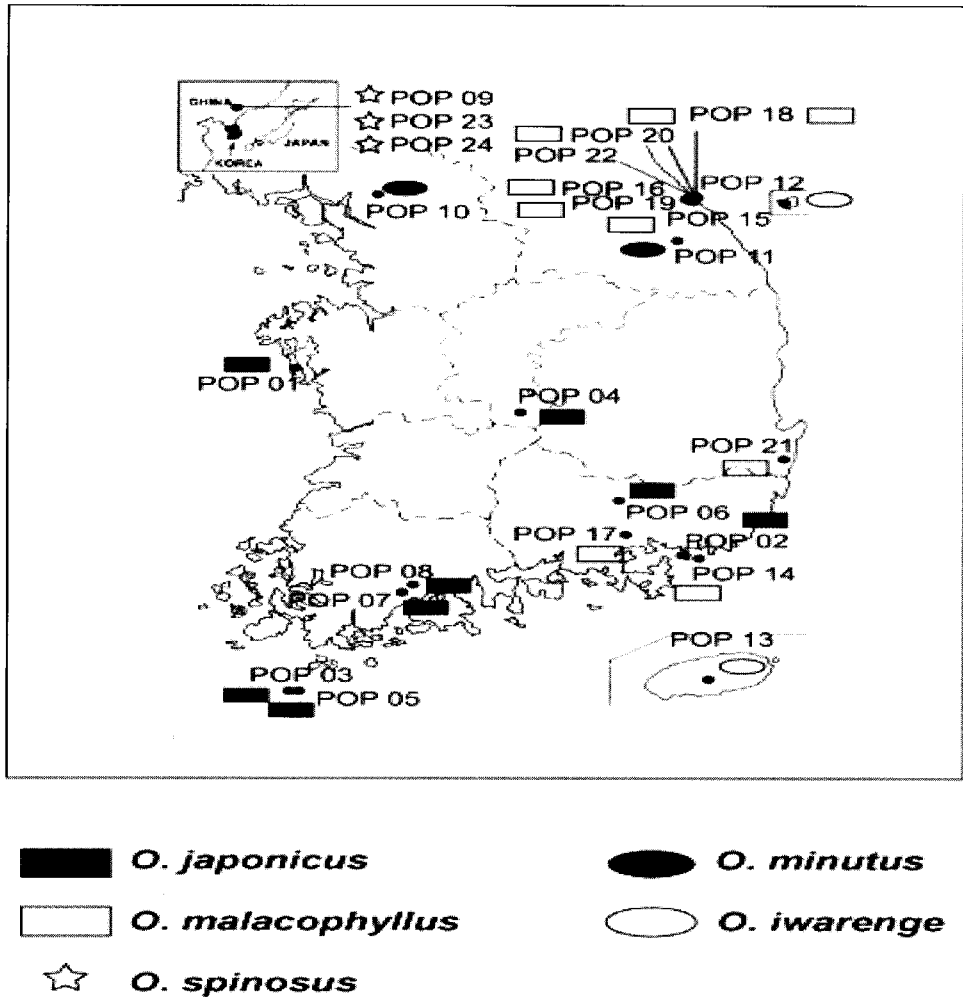


Fig. 1. Geographic distribution of 24 populations of five Korean *Orostachys* species for isozyme studies.

화분학적 분석과 마찬가지로 좀바위솔이 둥근바위솔과 유집되어 본 연구의 결과와 상이한 결과를 나타내었다. 이와 같은 결과는 화분형질에 있어 수렴진화의 결과이거나, 좀바위솔의 기원과정에서 교잡에 의한 유연관계의 불일치를 가져왔을 가능성도 있다.

정동진에서 채집된 둥근바위솔(POP 21)은 동일 장소의 POPs 17, 18, 19와는 다른 고정 대립인자가 나타날 뿐만 아니라 다른 둥근바위솔 집단들과도 유집되고 있지 않아 매우 이질적 집단으로 생각되어지며, 이와 같은 해석은 최근 화분학적(Sin *et al.*, 2002), 형태학적(Lee *et al.*, 2003) 연구 결과와도 일치하고 있다.

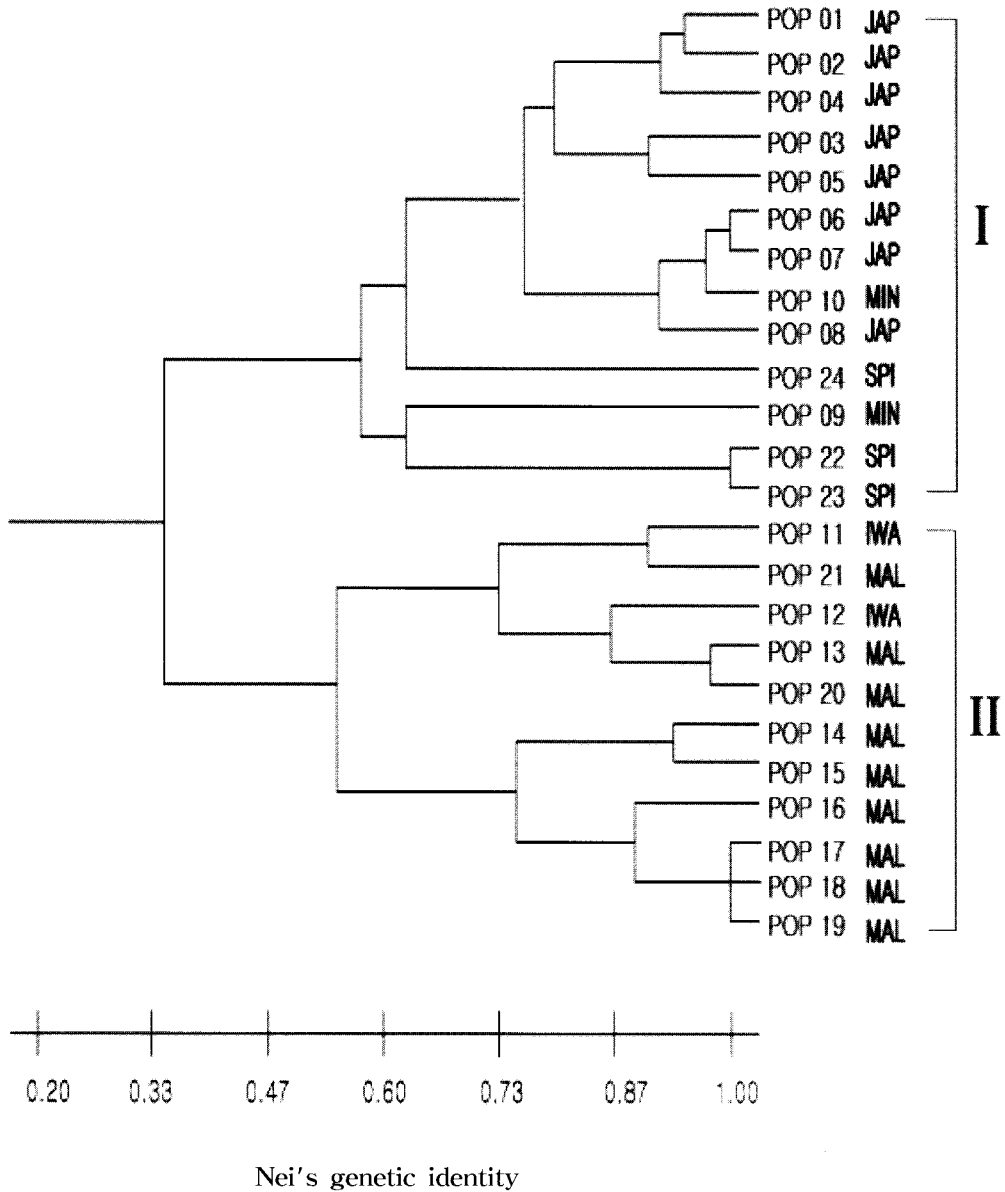


Fig. 2. UPGMA phenogram using Nei's genetic identity among 24 populations of five Korean *Orostachys* species.

결론적으로 본 연구를 통해 한국산 바위솔속에 속하는 종들은 유전적 변이가 매우 낮고 분화가 상당히 진행된 분류군으로 여겨지며, 동위효소 분석결과, 동근바위솔+연화바위솔 군과 바위솔+좁바위솔+잎새바위솔 군으로 구분되어 Ohba(1978)의 분류체계와 최근 분자적 연구

(Mayuzumi and Ohba, 2004)를 지지하였다. 최근 신분류군으로 기재된 울릉연화바위솔과 진주바위솔은 동위효소 분석 결과 독립된 분류군으로 인정하는 것이 타당하다. 북한과 중국 동북부에 서식하는 잎새바위솔은 좁바위솔과 유집이 형성되고 있는 것으로 볼 때 좁바위솔과 유전적으로 상당히 가까운 군으로 생각되어지며, 정동진에서 채집된 둥근바위솔(POP 21)집단은 동일 지역의 다른 둥근바위솔과는 이질적인 군이거나 다양한 변이의 결과로 여겨진다.

사 사

본 연구는 2004년도 경남대학교 학술논문게재연구비 지원으로 이루어졌습니다.

인 용 문 헌

- Berger, A. 1930. Crassulaceae. In Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2nd edn, vol. 18a. Engler, A. and K. Prantl (eds.), Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig. Pp. 352-483.
- Borissova, A. G. 1969. Conspectus Systematis Fam. Crassulaceae DC. Florae URSS (addenda et corrigenda). Novit. Syst. Pl. Vasc. Acad. Sci. USSR 6: 112-121.
- Crawford, D. J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics. In Isozymes in Plant Biology. Soltis, D. and P. Soltis (eds.), Dioscorides Press, Washington, D. C. Pp. 146-164.
- _____. 1990. Plant molecular systematics: macromolecular approaches. John Wiley & Sons, New York.
- De Candolle, A. P. 1828. Crassulaceae DC. In Prodrômus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 3. Treuttel and Wurtz, Paris. Pp. 381-414.
- Fröderström, H. 1931. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Part 2. Acta Hort. Gothob. 6: 1-111.
- Gottlieb, L. D. 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 161-180.
- _____. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. Prog. Phytochem. 7: 1-46.
- Hamrick, J. L. 1989. Isozymes and analysis of genetic structure of plant populations. In Isozymes in Plant Biology. Soltis, D. and P. Soltis (eds.), Dioscorides Press, Washington, D. C. Pp. 87-105.
- _____. and M. J. W. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. In Plant Population

- Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Brown, A. H. D., M. T. Clegg, A. L. Kahler, and B. S. Weir (eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. Pp. 43-63.
- _____, M. J. W. Godt, D. A. Murawski and M. D. Loveless. 1991. Correlation between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. In *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.), Oxford University Press, New York. Pp. 75-86.
- Hart H and U. Eggli. 1995. Introduction: Evolution of Crassulaceae systematics. In *Evolution and systematics of the Crassulaceae*. Hart, H. and U. Eggli (eds.), Backhuys Publishers, Leiden. Pp. 7-15.
- Karron, J. D. 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. In *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Falk, D. A. and K. E. Holsinger (eds.), Oxford University Press, New York. Pp. 87-98.
- Kim, I. 1995. Foliar structure and mesophyll succulence in three Korean *Orostachys* species and its phylogenetic implication. *Korean J. Pl. Taxon.* 25: 209-220.
- _____. 1996. Chromosome studies of Korean *Orostachys* species (Crassulaceae). *Korean J. Pl. Taxon.* 26: 183-190.
- Kunjun, F. and H. Ohba. 2001. Crassulaceae. In *Flora of China*. Wu, Z. and P. H. Raven (eds.), Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. Pp. 202-268.
- Lee, B. A., H. H. Kim, Y. G. Cho and C. H. Lee. 2001. Analysis of genetic relationship among Korean native *Orostachys* species using RAPD. *Kor. J. Hort. Sci. & Technol.* 19: 159-162 (in Korean).
- Lee, K., H. Kim and K. Park. 2003. Numerical taxonomy of Korean *Orostachys* (Crassulaceae). *Korean J. Pl. Taxon.* 33: 359-371 (in Korean).
- Lee, T. B. 1980. *Illustrated Flora of Korea*. Hyangmunsa, Seoul (in Korean).
- Lee, Y. N. 1998. *Flora of Korea*. Kyo-Hak Publishing Co., Seoul (in Korean).
- _____. 2002. *Flora of Korea*. Kyo-Hak Publishing Co., Seoul (in Korean).
- _____ and K. A. Lee. 2000. *Orostachys* in Korea. *Bull. Korea Pl. Res.* 1: 31-47.
- Mayuzumi, S. and H. Ohba. 2004. The phylogenetic position of Eastern Asian Sedoideae (Crassulaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences. *Syst. Bot.* 29: 587-598.
- Moran, R. 1972. The genus *Meterostachys* Nakai (Crassulaceae). *Cact. Succ. J.* 44: 62-273.
- Mort, E. M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Francisco-Ortega, J. and A. Santos-Guerra. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from *matK* sequence data. *Amer. J. Bot.* 88: 76-91.
- Nei, I. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106: 283-292.

- Oh, S. 1985. The phytogeographical studies of family Crassulaceae in Korea. Res. Rev. Kyungpook Natl. Univ. 39: 123-159 (in Korean).
- Ohba, H. 1977. The taxonomic status of *Sedum telephium* and its allied species (Crassulaceae). Bot. Mag. (Tokyo) 90: 41-56.
- _____. 1978. Generic and infrageneric classification of the Old World Sedoideae (Crassulaceae). J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 12: 139-198.
- _____. 1990. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (Crassulaceae) (1). J. Jap. Bot. 65: 1-11.
- _____. 2003. *Orostachys*. In Illustrated Handbook of Succulent Plants: Crassulaceae. Egli, U. (ed.), Springer-Verlag, Heidelberg. Pp. 186-190.
- Sin, J., Y. Yoo and K. Park. 2002. A palynotaxonomic study of the Korean Crassulaceae. Korean J. Electron Microscopy 32: 345-360 (in Korean).
- Soltis, D. E., C. H. Haufler, D. C. Darrow, and G. J. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. Amer. Fern J. 73: 10-27.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. J. Heredity 72: 281-283.
- Uhl, C. H. and Moran R. 1972. Chromosomes of Crassulaceae from Japan and South Korea. Cytologia 37: 59-81.
- Warwick, S. I. and L. D. Gottlieb. 1985. Genetic divergence and geographic speciation in *Layia* (Compositae). Evolution 39: 1236-1241.

Genetic variation in five species of Korean *Orostachys* (Crassulaceae)

Kim, Hyung-Deok and Ki-Ryong Park*

Department of Biology, Kyung-Nam University, Masan 631-701, Korea

Starch gel electrophoretic studies using 24 populations of five Korean *Orostachys* species were conducted to investigate allozyme variation and to test hypotheses of systematic relationships among species. The resulting phenogram showed that the populations of five Korean *Orostachys* species were divided into two major groups. And they were concordant with molecular and morphological data in suggesting that *Orostachys* was divided into two groups corresponding to the subsect. *Appendiculatae* and subsect. *Orostachys*. The low genetic identities among Korean *Orostachys* species indicated that the species of *Orostachys* have diverged gradually through the model of geographical species. Comparing the previous genetic data from the species with similar life history and mode of reproduction, most of Korean *Orostachys* species revealed a significant low genetic variation, while the widespread *O. japonicus* showed a relatively high genetic variation among the Korean species. This kind of genetic variation pattern might be the results of the isolated habitats, limited numbers of individuals within the populations, destruction of habitats, inbreeding and asexual reproduction in Korean *Orostachys* populations. The Jungdongjin population (POP 21) of *O. malocophyllus* was genetically unrelated with remaining populations of the same species, and this interpretation was consistent to the results from the previous palynological and morphological studies. Our allozyme data supported the taxonomic treatment of recently proposed taxa, *O. iwarenge* (Makino) Hara for. *magnus* and *O. margaritifolius*.

Key words: *Orostachys*, allozyme variation, species relationship, genetic divergence

*Corresponding author: Phone: +82 55-249-2240, e-mail: park@kyungnam.ac.kr