

울릉도 고유식물의 기원과 진화

김승철^{1*}

요약: 대양섬은 ‘자연의 실험실’ 이라 불리며, 많은 대양섬의 고유생물은 진화 기작 및 패턴을 연구하는데 이상적인 모델 시스템이다. 대양섬의 식물 고유종 또한 식물의 기원 및 진화를 연구하고 이해하는데 큰 기여를 하고 있다. 한반도의 대양섬인 울릉도는 약 180만년전 화산활동을 통해 형성됐으며, 약 500여 종의 자생식물들이 분포하고, 그중에 약 50여종이 특산식물이다. 울릉도 특산식물은 분지진화와 상반되는 향상진화의 종분화 기작을 규명하는데 있어 중요한 모델 시스템이 된다. 본 리뷰 논문은 지금까지 연구된 울릉도 특산식물들의 기원과 진화에 관해서 전반적으로 나타나는 기원 및 진화 패턴과 향상진화에서 기대되는 유전적 결과에 대해서 종합하고, 추후 연구에 필요한 몇 가지 고려할 점을 논의하였다.

키워드: 고유종, 계통분류학, 대양섬, 분지진화, 섬 지리학, 울릉도, 종보존, 향상진화

¹경기도 수원시 장안구 서부로 2066 성균관대학교 생명과학과

*Corresponding author: sonchus96@skku.edu or sonchus2009@gmail.com

대양섬(oceanic islands)은 화산폭발로 섬이 생성된 후에 단 한 번도 인근 대륙과 연결된 적이 없는 고립된 장소로써 대양섬에 분포하는 고유 생물들의 기원과 진화 기작을 밝히는 것은 종의 탄생 배경을 이해하는데 중요한 단서를 제공해 준다(Darwin, 1859; Wallace 1880; Whittaker et al., 2017). 이러한 과정을 통해 생물학 및 진화생물학의 개념이 새롭게 정립되고, 기존의 학설들을 검증하거나

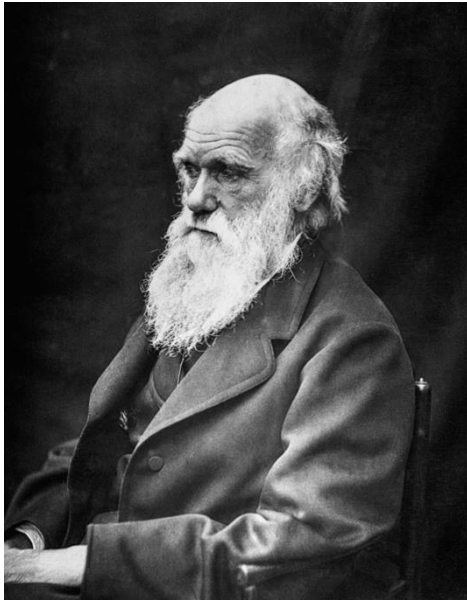


그림 1. 찰스 다윈 (Charles Darwin)
출처: 위키피디아

재정립해 나갈 수 있다. 진화론을 정립한 찰스 다윈(Charles Darwin)은 갈라파고스 섬에서 핀치새를 관찰하고 연구함으로써 종분화 기작을 제시하였다(Darwin, 1859; 그림 1). 지금까지도 생물학의 근간이 되는 찰스 다윈의 진화론의 개념과 이론은 섬 생물에 대한 그의 연구가 있었기에 가능했다(Lomolino, 2010). 대표적인 대양섬으로는 하와이 제도(Hawaiian Islands), 카나리 제도(Canary Islands), 갈라파고스 제도(Galápagos Islands), 후안페르난데스 제도(Juan Fernández Islands), 오가사와라 제도(Ogasawara Islands, Bonin Islands), 세인트헬레나(St. Helena) 등이 있으며, 우리나라에는 유일하게 울릉도와 독도가 있다(Carlquist, 1965, 1970, 1974; Baldwin et al., 1998; Sun and Stuessy, 1998). 대양섬은 생물의 진화사 연구에 매우 이상적인 모델 시스템으로 인정받아 ‘자연의 실험실(natural laboratory)’로 불리며,

이곳에 분포하는 섬 고유종들은 생물학자들에게 있어 훌륭한 연구 대상이 된다(Crawford et al., 1987; Anderson, 1991; Crawford and Stuessy, 1997; Losos and Ricklefs, 2009). 따라서 다양한 생태환경을 보유한 대양섬은 생태적으로나 학술적인 관점에서 그 가치가 매우 뛰어나다. 대양섬에 생육하는 고유 생물종들은 전 지구상에서 섬이라는 매우 한정된 공간에 분포하는 존재이지만 각종 개발에 따른 서식지 훼손, 외래종 침입, 기후 변화와 같은 요인에 의한 위협으로 개체수가 현저하게 감소해 많은 분류군들이 멸종위기에 직면해 있는 실정이다(Kreft et al., 2008; Caujapé-Castells et al., 2010).

대양섬 식물 고유종들의 연구에 필수불가결한 몇 가지 중요한 질문들이 있다 (Baldwin et al., 1998; Crawford and Archibald, 2016). 첫 번째로 형태적, 해부학적, 생태적으로 상당한 차이를 보이는 섬 고유종들이 어떻게 섬에서 진화가 일어났는지에 대한 질문이다. 다시 말해, 어떤 특정 섬 고유 그룹들이 하나의 공동 조상(common ancestor)에서 기원하였는지(단계통성, monophyly)에 대한 물음인데, 특히 종들의 다양성이 클수록, 인근 대륙(continental source)에 가까울수록 이를 검증하려는 노력은 매우 중요하다. 태평양에 위치한 하와이 제도의 경우, 가장 가까운 대륙으로부터 약 3,500km 떨어져 있어 대양섬 중 대륙과 가장 멀리 떨어진 섬이다. 이곳에 생육하는 몇몇의 섬 식물 그룹들은 형태적, 생태적 다양성이 매우 크기 때문에 이들의 단계통 형성 여부는 매우 중요한 화두이다. 이것과 관련한 대표적인 예로 하와이 제도의 국화과 식물인 Silversword alliance (*Argyroxiphium*, *Dubautia*, *Wilkesia*; 그림 2), 도깨비바늘속(*Bidens*; 그림 3), *Tetramolopium* (그림 4) 등을 꼽을 수 있다(Helenurm and Ganders, 1985; Robichaux et al., 1990; Baldwin et al., 1991; Lowrey, 1995; Carlquist et al., 2003). 특히 이들은 적응방산(adaptive radiation)을 통해 진화한 식물 그룹으로 종분화 기작을 연구하는데 매우 중요한 대상이 된다. 하와이 제도의 경우, 주변 대륙과는 멀리 떨어져 있기 때문에(3,500km) 대륙으로부터 이루어진 여러 번의 독립적 분산에 의하여 기원되었을 가능성이 적으므로, 섬 고유식물 그룹들이 하나의 공동 조상에서 비롯된 단계통군(monophyletic group)을 형성할 가능성이 크다. 반면에 아프리카 대륙에서 약 100km 정도 떨어진 카나리 제도에 분포하는 고유식



그림 2. The silversword alliance in the Hawaiian Islands (Asteraceae)

그림 3. *Bidens* in the Hawaiian Islands (Asteraceae)



그림 4. *Tetramolopium* in the Hawaiian Islands (Asteraceae) 그림 5. Violets in the Hawaiian Islands (Violaceae)

물들은 두 개 이상의 조상을 갖는 다계통(polyphyly)일 가능성이 높기 때문에 이에 대한 면밀한 연구가 요구된다 (Kim et al., 1996; Baldwin et al., 1998). 단계통인지 다계통인지에 대한 기원 규명이 명확해지면, 두 번째로 섬 고유종들의 대륙 조상종과 이들의 지리적 기원지를 밝히는 것이 필요하다. 예를 들어 하와이 제도에 생육하는 Silversword alliance는 미국 캘리포니아의 tarweeds에서 기원되었고, 목본성 제비꽃은(그림 5) 극지방에 분포하는 초본성 제비꽃으로부터 기원된 것으로 보고되었다 (Baldwin et al., 1991; Ballard and Sytsma, 2000). 멀리 떨어진 대양섬에 분포하며 적응방산을 통해 진화한 고유종들은 대륙 조상종과는 형태적으로 큰 차이가 있을 수 있다. 따라서 대륙 조상종을 규명하는 것과 이들의 기원지를 추적하는 것은 쉽지 않은데, 이때 대륙 근연종들의 분포역을 고려한 충분한 샘플링은 연구 결과의 성패를 좌우하는 결정적 요소가 된다. 세 번째로는 고유식물들이 언제 섬에서 시작되었는지에 관한 질문이다. 분자시계(molecular dating) 분석을 통해 약 500만 년 전에 Silversword alliance가 섬에 기원한 것으로 제시되었고 (Baldwin et al., 1991), Hawaiian lobeliads의 (그림 6) 경우 흥미롭게도 하와이 제도의 생성시기 보다 훨씬 더 오래전인 약 1,300만 년 전에 기원한 것으로 추정되었다 (Givnish et al., 2009). 여기서 주목할 점은 하와이 제도에서 가장 오래된 섬은 카우아이(Kauai)로 약 500만 년 전에 생성되었다는 것이다. 이러한 연대 측정 결과를 통해 Hawaiian lobeliads는 북서쪽 해수면 아래에 잠겨 있던 오래된 이전의 하와이 제도에서 기원이 되었음을 제시한다. 네 번째로는 섬 고유종이 어떠한 속도(템포, tempo)로 진화하였는지, 또한 어떠한 기작(모드, mode)에 의해 진화하였는지에 관한 질문이 될 수 있다 (Kim et al., 2008). 마지막으로 섬 고유종이 갖는 상당한 형태적, 생태적 다양성이 어떤 분자적 메커니즘에 의해 결정이 되고, 또한 종분화 기작에 영향을 미치는 여러 메커니즘을 밝히는 것이 될 수 있다.

Charles Darwin이 제시한 진화의 정의에는 두 가지 중요한 핵심 개념이 있다. 하나는 분지진화(cladogenesis)로 초기에 이주한 하나의 계통 또는 계열(리니지, lineage)이 두 개 또는 그 이상으로 나누어진다는 개념이고, 또 다른 하나는 향상진화(anagenesis)로 한 종이 여러 종으로 분화되지 않고 서서히 진화가 일어나 다른 종으로 변하는 경우이다. 물론 생물의 종 다양성 측면에서는 분지진화가 기여하는 바가 크다. 이 두 개의 상반된 진화적 메커니즘을 오하이오 주립대학교의 Tod Stuessy 교수와 Daniel Crawford 교수가 섬 식물학에 접목하여 군도/제도에 분포하는 식물 고유종의 기원과 진화 기작을 연구함으로써 섬생물지리학 분야에 기여한 바가 크다. 특히 이 두 연구자들은 여러 대양섬

*Brighamia**Delissea**Clermontia**Lobelia**Cyanea**Trematolobelia*

그림 6. Hawaiian lobeliads (Campanulaceae)

에 분포하는 다양한 고유식물 그룹들을 연구함으로써 약 3/4이 분지진화(cladogenetic speciation)를 통해, 그리고 나머지 1/4이 향상진화(anagenetic speciation)에 의해 기원되었다고 밝혔다(Stuessy et al., 2006). 특히 전 세계의 다른 대양섬들에 비해 우리나라 울릉도가 향상진화에 의한 종분화가 차지하는 비율(약 88%)이 월등히 높다는 것을 처음으로 제시하였고, 향상진화의 종분화 기작을 규명하는데 있어 울릉도의 중요성과 우수성을 강조했다(Sun and Stuessy, 1998; Pfosser et al., 2006, 2011; Takayama et al., 2012, 2013; Gil and Kim, 2016; Oh et al., 2016; Yang et al., 2019; Cheong et al., 2020; Gil et al., 2020; Park and Park, 2020; Seo et al., 2020; Cho et al., 2021). 지금으로부터 약 180만 년 전 화산활동을 통해 형성된 울릉도는 대륙과 단 한번도 연결된 적 없으며, 위치상 가장 가까운 한반도 대륙(continental source area)과는 약 137km 정도 떨어져 있다(Kim, 1985). 좁은 면적에도 불구하고 약 500여 종의 자생식물들이 분포하며, 이중에 약 10%인 50여 종은 지구상에서 울릉도에서만 유일하게 존재하는 고유식물이다(Sun and Stuessy, 1998; Sun et al., 2014). 이들의 기원과 진화 연구를 위해서는 앞서 설명한 바와 같이 섬 고유종이 단계통을 형성하는지, 대륙 조상종이 어떤 종인지, 지리적 기원지가 어디인지, 기원 시점은 언제인지 등을 규명해야 하고, 각 고유종들의 유전적 다양성과 집단 간의 분화 정도를 파악해야 하고 대륙 조상종과의 비교를 통해 향상진화의 일반적인



그림 7. 섬나무딸기 (*Rubus takesimensis*)
Rosaceae



그림 8. 섬현삼 (*Scrophularia takesimensis*)
Scrophulariaceae

집단유전학적 결과와 일치하는지 종합적으로 고찰해 봐야 한다(Stuessy et al., 2014). 이러한 일련의 연구과정을 통해 울릉도 고유종들의 기원에 대한 해답을 찾을 수 있으며, 분지진화와 상반되는 향상진화의 중분화 기작에 따른 보편적인 집단유전학적 결론을 제시할 수 있게 된다.

지금부터는 분자계통학적, 집단유전학적, 계통지리학적 연구를 통해 밝혀진 울릉도 고유종들의 연구 사례들을 살펴보고자 한다. 울릉도 전역에 광범위하게 분포하는 섬나무딸기(*Rubus takesimensis*; 그림 7)의 대륙 조상종으로 추정되는 종은 육지에서 흔히 관찰되는 산딸기(*Rubus crataegifolius*)이다. 이 두 종은 식물체의 크기 및 가시의 유무에서 뚜렷한 차이를 보인다. 섬나무딸기에서 보여지는 식물체의 대형화(gigantism) 현상과 초식동물이 선택압(selection pressure)에서 벗어날 때 방어기작의 하나인 가시가 사라지는 것은 섬 식물에서 일어날 수 있는 특징들이다(Givnish et al., 1994). 최근에 폭넓은 샘플링과 분자 마커를 이용한 분자계통학적 연구를 통해 섬나무딸기(*R. takesimensis*)의 자매종은 산딸기(*R. crataegifolius*)인 것으로 밝혀졌고, 섬나무딸기는 최소 2번의 독립적인 진화 과정을 거쳐 다계통 기원을 갖는 것으로 제시되었다(Yang et al., 2019). 대륙 내의 지리적 기원지로는 크게 두 개의 지역으로 압축할 수 있다. 대부분의 섬나무딸기는 한반도 북부 지역의 산딸기와 최근의 공동 조상을 공유하고 있는 반면에, 일부 섬나무딸기 개체는 독특하게 한반도 남부 지역, 제주도, 그리고 일본의 산딸기 집단에서 기원한 것으로 밝혀졌다. 또한 울릉도 추산 집단의 경우, 한반도 산딸기 집단에서 독자적인 진화 과정을 거쳐 독립적으로 기원한 것으로 밝혀졌다. 섬나무딸기의 종자 산포는 이동 반경이 큰 새에 의해 매개되는데, 과실의 종류(취과, aggregate of drupelets)와 작은 종자의 크기는 여러 차례의 장거리 분산을 용이하게 하고 이런 특징은 섬나무딸기의 다계통 기원을 설명하는데 충분한 근거가 될 수 있다. 또한 분자시계를 이용한 연대 측정을 통해 울릉도가 형성된 직후에 바로 섬나무딸기가 섬 내에 기원 되었음을 제시했다(Yang JY., unpublished data). 또한 섬나무딸기는 매우 높은 유전적 다양성을 보유하고 있지만, 뚜렷한 지리적인 유전적 구조(geographical structuring)는 보여주지 못했다. 선행연구를 통해 단계통 기원으로 밝혀진 우산고로쇠(*Acer okamotoanum*), 섬단풍나무(*Acer takesimensense*)와는 다른 유전적 패턴을 보여주었지만(Takayama et al., 2012, 2013), 향상진화를 통해 기대되는 유전적 패턴과는 상당히 일치하는 경향을 볼 수 있었다.

한반도에서 기원이 된 울릉도 고유종의 예시가 섬나무딸기라고 한다면, 섬현삼(*Scrophularia takesimensis*; 그림 8)은 한반도 이외의 지역에서 기원이 된 고유종의 좋은 예가 될 수 있다. 해변가 저지대에 분포하며 각종 개발로 인해 자생지가 감소하고 있어 멸종 위기종(critically endangered; CR)으로 지정된 섬현삼은 종 보전 대책 마련이 절실히 필요하다. 섬현삼 기원에 직접적인 역할을 한 것으로 추정되는 대륙 조상종은 개현삼(*S. alata*)과 *S. grayanoides*이다. 개현삼(*S. alata*)은 한반도 동부,

일본, 러시아에 분포하는 반면 *S. grayanoides*는 일본의 혼슈의 동북부 지역에 제한적으로 분포한다. 분자계통학적 연구를 통해 섬현삼은 단계통군(monophyletic group)을 형성하는 것으로 나타났지만, 분포하는 지역의 지리적 양상을 잘 반영하는 엽록체 유전자를 통해 두 번의 독립적인 전파 과정을 통해 기원 되었음을 또한 제시해 주었다 (Gil et al., 2020). 특히 울릉도 섬현삼의 직접적인 기원에는 한반도에 분포하는 개현삼이 아닌, 일본 북서부 해안과 사할린에 분포하는 개현삼 집단이 영향을 미친 것으로 입증되었다. 섬나무딸기의 종자가 동물(새)에 의해 산포될 것으로 예측된다면, 섬현삼은 해류를 통한 종자 산포 방식을 통해 기원 되었을 것으로 추정된다. 또한 엽록체 유전자의 유전적 구조가 북부/남서부 해안, 북동부/동부 해안, 남동부 해안으로 구조화되는 양상을 보여주었는데, 본 연구를 통해 확보된 섬현삼의 유전적 정보는 추후 종 보존 및 복원에 유용한 기초자료로 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

섬기린초(*Phedimus takesimensis*; 그림 9)는 또 다른 흥미로운 울릉도 고유종 중 하나인데, 한 종으로 인식하기 어려울 만큼 개체 마다 형태적 변이가 굉장히 다양하다. 이러한 형태적 변이는 섬에 이주한 후, 엽색체 변이와 여러 서식처 환경이 상호작용하면서 생긴 것으로 추정된다. 섬기린초의 종자의 크기는 작기 때문에 장거리 산포 가능성이 적어 단계통일 것으로 예측되지만, 현재까지 심도 깊은 분자계통학적 연구가 없었기 때문에 단지 추정만 가능하다. 형태적 특징에 근거해 기린초(*P. kamschaticus*) 또는 가는기린초(*P. aizoon*)가 대륙 조상종으로 추정되는데, 이 두 종들 또한 다양한 형태적, 세포학적 변이가 종 내, 집단 내에 존재한다. 최근 핵과 엽록체 유전자를 이용한 분자계통학적 연구를 통해 섬기린초의 단계통성이 입증되었는데, 이러한 결과는 조상 집단이 울릉도에 이주하여 종으로 분화한 이후에 형태적 다양성과 엽색체 변이가 형성되었다는 가설을 잘 뒷받침해 준다(Seo et al., 2020). 또한 이 연구를 통해 대륙 조상종으로 가는기린초 또는 기린초가 제시되었으나, 추가적으로 일본 및 중국/러시아 집단을 포함한 후속 연구가 수행된다면 대륙 조상종에 대한 더 명확한 정보를 얻을 수 있을 것으로 기대된다. 집단유전학적 결과 측면에서 예외적인 부분은 항상진화를 경험한 대부분의 고유종은 전체 유전적 변이 중 상당 부분이 집단 내에 존재하고 집단 간의 변이는 적은 것이 일반적이는데, 섬기린초의 경우 대부분의 변이가 집단 간의 차이에 기인한 것으로 나타났다. 즉, 섬



그림 9. 섬기린초(*Phedimus takesimensis*)
Crassulaceae



그림 10. 섬벚나무(*Prunus takesimensis*)
Rosaceae

기린초 집단 간의 유전적 분화도가 매우 높은 것으로 드러났다 (Seo et al., 2020). 이는 빗물을 통해 섬기린초의 종자가 분산되는 방식(splash rain dispersal)으로 인해 종자의 이동 반경이 제한된 것이 영향을 미친 것으로 추정된다. 또 다른 흥미로운 결과는 울릉도에서 동쪽으로 약 90km 떨어진 독도에 분포하는 섬기린초는 울릉도의 남서쪽(구암, 남양)과 남동쪽(저동, 도동)의 집단에서 두 번의 독립적인 진화과정을 거쳐 기원한 것으로 나타났다. 또한 독도 집단에서 관찰되는 흔하지 않은 엽록체 유

전자형은 울릉도에서 독도로 유입된 후에 새롭게 생성된 유전자형으로 추정되었다. 따라서 섬기린초의 경우, 한반도(대륙)-울릉도-독도로의 종자 분산 과정을 거쳤고, 울릉도가 대륙으로부터 독도 사이를 연결하는 징검다리(stepping stone) 역할을 한 것을 확인할 수 있다.

섬벚나무(*Prunus takesimensis*; 그림 10)는 여러 장미과 식물 중 대표적인 울릉도의 고유종 중 하나이다. 형태적으로는 대륙에 분포하는 산벚나무(*P. sargentii*)와 가장 가까운 종으로 알려져 있다. 벚나무속(*Prunus*)은 형태적 특징이 종 간에 서로 중첩되고 식별 형질이 충분하지 않을 뿐만 아니라 잡종화가 빈번히 발생하기 때문에 종 간의 유연관계가 매우 복잡하고 분류학적 어려움이 있다. 산벚나무 외에 벚나무(*P. serrulata*) 등이 대륙의 근연 분류군으로 추정되며, 일본 이즈 반도(Izu Peninsula)의 고유종인 *P. speciosa*와도 가깝게 연관되어 있다. 광범위한 샘플링과 다수의 유전자를 포함한 가장 최근의 분자계통학적 연구는 섬벚나무가 단계통임을 밝힌 바 있다 (Cho et al., 2021). 이는 소수의 유전자만을 이용한 선행연구에서는 확인할 수 없었던 의미 있는 중요한 결과이다. 대륙 조상종인 산벚나무와는 유전적으로 분화가 되어 있음을 확인하였고, 어떠한 특정 지역을 기원지로 규정짓지는 못했지만 한반도 조상 집단에서 기원되었을 가능성이 크다는 것을 제시하였다. 또한 섬벚나무는 대륙 조상종에 비해 유전적 다양성이 크게 감소하지 않았고, 집단 간의 분화는 적고, 지리적인 유전적 구조가 형성되지 않은 것으로 확인되어 향상진화에서 기대되는 집단유전학적 패턴과 잘 일치하는 것을 확인할 수 있었다.

또 다른 향상진화의 예는 섬초롱꽃으로, 울릉도와 독도에 분포하는 섬초롱꽃의 연구는 한반도 다양성의 섬생물지리학 분야의 과학적 이해를 돕는 기회를 제공해 준다. 섬초롱꽃(*Campanula takesimana*; 그림 11)은 울릉도에 넓게 분포하고, 독도의 서도에도 분포한다. 형태학적 특징과 지리적 분포 양상에 근거해서 섬초롱꽃의 근연 분류군은 초롱꽃(*C. punctata*)으로 알려져 있다. 엽록체 유전자를 이용한 최근의 계통지리학적 연구를 통해 두 종의 유전적 분화도는 높고, 섬초롱꽃은 대륙 조상종인 초롱꽃에 비해 유전적 다양성이 낮은 것으로 밝혀졌다(Cheong et al., 2020). 이는 창시자 효과(founder effect)에 의한 병목 현상(genetic bottleneck)에 기인한 결과로 추정된다. 다른 섬 고유종과 비교했을 때 본 연구의 흥미로운 결과는 다음과 같다. 첫째로 위치상 가장 근접한 경상북도 봉화군에 분포하는 초롱꽃 집단이 섬초롱꽃의 기원에 직접적인 영향을 주었다. 또 다른 주목할 만한 점은 관측되는 엽록체 유전자형의 관계를 통해서 독도 섬초롱꽃이 울릉도 섬초롱꽃 기원에 관여했을 가능성이 있다는 것을 제시해 준다. 이러한 결과는 울릉도와 독도에 공통적으로 분포하는 울릉도 고유종이 지질학적으로 더 오래된 독도에서 먼저 기원하여 울릉도로 유입되었을 가능성을 처음으로 제시하였다. 따라서 섬 고유종의 기원적 측면에서 독도가 징검다리(stepping stone)의 구심점 역할을 했을



그림 11. 섬초롱꽃 (*Campanula takesimana*)
Campanulaceae



그림 12. 우산제비꽃 (*Viola woosanensis*)
Violaceae

가능성이 존재한다. 비록 이 연구에서는 일본 초롱꽃의 집단을 포함하지 않았지만, 일본 집단을 포함한 예비 연구에서도 일본 초롱꽃은 섬초롱꽃의 기원에 관여하지 않았다는 것을 확인할 수 있었다 (Kim S.-H., unpublished data). 이와 같이 울릉도와 독도에 분포하는 고유종의 연구는 한반도 대양섬의 종 분화 기작과 진화를 규명하는 좋은 연구 모델이 될 수 있다. 섬기린초, 섬초롱꽃, 섬피불나무 (*Lonicera insularis*) 등과 같이 울릉도와 독도에 공통적으로 분포하는 섬 고유종들은 드물기 때문에 한반도의 섬생물지리학적 연구를 위해서는 섬 고유종은 아니지만 대륙-울릉도-독도의 분포 패턴을 보이는 자생 식물들의 연구도 반드시 필요하다고 판단된다.

지금까지는 울릉도 고유종의 향상진화 중분화 기작에 대해 집중적으로 살펴보았다면 이제부터는 분지진화, 향상진화 이외에 식물의 중분화에 중대한 역할을 하는 종 간의 유전자 교류를 통한 중분화 (hybrid speciation)를 살펴보려고 한다. 종 간의 유전자 교류(hybridization)를 통한 중분화 기작 연구에 있어서 주의할 점은 현화식물에서 흔히 일어날 수 있는 자연발생적 잡종화(spontaneous hybridization)와 그 이후 생식적, 생태학적 격리를 통한 중분화(hybrid speciation)와는 구별해야 한다는 점이다. 우산제비꽃(*Viola woosanensis*; 그림 12)은 형태적으로 남산제비꽃(*V. chaerophylloides*)과 울릉제비꽃(*V. ulleungdoensis*)의 잡종화로 생성된 종이다. 핵과 엽록체 유전자를 이용한 연구에서, 두 부모종이 우산제비꽃 기원에 관여했음을 잘 지지해 주었고, 부계는 남산제비꽃이, 모계로는 울릉제비꽃이 기여했음을 밝혔다 (Gil and Kim, 2016). 또한 남산제비꽃은 화분(꽃가루, pollen) 공여자의 역할을 했으며, 남산제비꽃의 화분이 울릉제비꽃의 암술로 여러 차례 한 방향으로 이동하였고, 우산제비꽃에서 두 부모종의 핵 리보솜 리보타입(nuclear ribosomal ribotype)이 관측되어 대부분의 우산제비꽃 개체들이 잡종 초기 1세대임을 잘 제시해 주었다. 역교배(backcrossing)와 이입 교잡(introgressive hybridization)이 자연에서 일어나지 않는 것은 우산제비꽃의 불임성(sterility)에 기인한 것으로 추정되며, 우산제비꽃이 종을 유지하는 전략으로 제시되었다. 두 부모종은 근경(뿌리줄기, rhizome)이 없거나(남산제비꽃) 발달이 미약(울릉제비꽃)하기 때문에 유성생식을 통해 번식하지만, 우산제비꽃은 잘 발달한 근경으로 무성생식을 한다. 두 부모종과 동소적(sympatric)으로 분포하며 생태적으로도 격리되어 있지 않기 때문에 잡종화 과정을 통해 생성된 우산제비꽃의 향후 진화적 운명에 관한 예측은 쉽지 않다. 잡종 리니지를 잘 유지할 수 있고, 우산제비꽃만의 새로운 진화적 궤적(evolutionary trajectory)을 가질 가능성도 있다. 우산제비꽃의 진화적 최종 운명은 울릉도 섬 내에서 자연적으로 시험될 것으로 기대된다. 국화과의 추산쭈부쟁이(*Aster chusanensis*; 그림 13) 또한 잡종화를 통해 중분화한 울릉도 고유종의 좋은 예이다. 핵과 엽록체 유전자를 이용한 연구를 통해



그림 13. 추산쭈부쟁이 (*Aster chusanensis*)
Asteraceae



그림 14. 울릉바늘꽃 (*Epilobium ulleungensis*)
Onagraceae



그림 15. 섬노루귀 (*Hepatica maxima*)
Ranunculaceae



그림 16. 너도밤나무 (*Fagus multinervis*)
Fagaceae

추산썩부쟁이는 섬썩부쟁이(*A. pseudoglehni*)와 왕해국(*A. oharai*)의 유전자형이 모두 관찰되어 추산썩부쟁이는 섬썩부쟁이와 왕해국의 잡종화를 통해 기원된 고유종임이 밝혀졌다 (Shin et al., 2014). 대부분의 추산썩부쟁이 개체의 모계로 섬썩부쟁이가 작용했지만, 한 개체는 왕해국이 역할을 한 것으로 나타나 우산제비꽃과는 다르게 유전자 교류가 양방향으로 일어나 고유종 탄생에 기여했음을 제시해 주었다. 두 부모종의 역교배를 통한 잡종 군락(hybrid swarm)이 형성되지 않고, 추산썩부쟁이만의 새로운 생태적 위치를 갖게 되면 이후에 서식처 적응에 따른 생식적 격리가 발생할 수도 있을 것으로 판단된다. 따라서 이 분류군의 진화적 운명 또한 울릉도 섬에서 자연적으로 시험될 것으로 기대된다. 잡종화의 또 다른 예인 울릉바늘꽃(*Epilobium ulleungensis*; 그림 14)은 중간적인 형태적 특징에 근거해 큰바늘꽃(*E. hirsutum*)과 바늘꽃(*E. pyrriholophum*) 또는 돌바늘꽃(*E. amurense* subsp. *cephalostigma*) 과의 잡종화로 형성된 종으로 추정된다 (Chung et al., 2017). 마찬가지로 울릉바늘꽃도 부모로 추정되는 종들과 동소적(sympatric)으로 분포하기 때문에 어떠한 진화적 방향으로 나아갈지는 추후 울릉도의 자연환경 아래서 그 운명이 결정될 것으로 예상된다. 비록 앞에서 언급한 잡종화를 통해 형성된 세 분류군들이 진화 초기단계의 종으로 인식될 수 있지만, 잡종화를 통해 종분화가 된 여러 분류군들과 마찬가지로 시간이 흐름에 따라 어떠한 방향으로 진화가 전개될지는 살펴봐야 할 것이다. 또한 이러한 분류군들을 분류학적으로 새로운 종 또는 보존 대상 종으로 인식해야 할지도 논의되어야 할 것이다. 이들 세 분류군의 기원이 잡종화의 초기 단계에 해당된다면, 섬노루귀(*Hepatica maxima*; 그림 15)는 그 반대의 사례이다. 섬노루귀는 오래 전에 노루귀(*H. asiatica*)와 일본의 *H. nobilis* var. *japonica*의 리니지가 형성된 이후에 유전자 이입(introgression)이 일어났고, 섬노루귀 기원 이후에 최근의 유전자 이입이 또 한 차례 발생하였음을 제시하였다(Park and Park, 2020). 두 차례의 유전자 이입은 섬노루귀의 유전적 다양성을 높였고, 울릉도 환경에 대한 적응을 돕는 촉진 요소로 작용했을 것으로 추정되었다.

울릉도 고유식물의 연구에 대한 위의 기술된 내용들을 정리하면 다음과 같다. 첫째, 울릉도가 한반도 동쪽 해안선으로부터 약 140km 정도 떨어져 다계통 가능성이 높지만, 대부분의 고유식물은 단계통 기원을 갖는다[예: 너도밤나무 (Oh et al., 2016), 섬기린초 (Seo et al., 2020), 섬노루귀 (Pfosser et al., 2011), 섬단풍나무 (Takayama et al., 2013), 섬바다 (Pfosser et al., 2006), 섬벚나무 (Cho et al., 2021), 섬초롱꽃 (Cheong et al., 2020), 우산고로쇠 (Takayama et al., 2012.) 등]. 예외적인 다계통 기원은 섬나무딸기 (Yang et al., 2019), 섬현삼 (Gil et al., 2020) 등이 있다. 둘째, 지리적 기원으로는 울릉도와 지리적으로 가장 가까운 한반도가 대다수의 섬 고유종의 기원지로서 큰 역할을 하였다

(예: 섬나무딸기, 섬단풍나무, 섬벚나무, 섬초롱꽃 등). 예외적으로 섬현삼은 일본에 분포하는 종이 기원에 관여했으며, 섬바디의 근연종은 일본에만 분포한다. 이런 연구결과들은 한반도가 일본에 비해 울릉도 식물상과 더 가깝게 연관되어 있다는 통계와도 일치한다. 너도밤나무(*Fagus multinervis*; 그림 16)의 경우, 한반도에는 근연 분류군이 없고, 일본의 *F. japonica*와 중국의 *F. engleriana* 분류군을 포함한 분계조(clade)와 가장 최근의 공통 조상을 공유하고 있는 결과를 통해 현존하는 근연 분류군 중에 두 종이 너도밤나무의 기원과 진화에 관여했음을 제시하고, 지리적 기원지를 추정하는 확률 분석을 통해 동남아시아 또는 북동 아시아가 지리적 기원지로 제시되었다 (Jiang et al., 2022). 또한 분류학적으로도 독립적인 실체임이 잘 제시되어 울릉도 고유종으로 인식하는데 도움이 됐다. 셋째, 항상 진화를 경험한 분류군에서 나타날 것으로 예측되는 유전적 다양성의 미비한 감소, 집단 간의 낮은 분화도는 여러 고유종 들에서 관찰되었다. 예외적인 섬 고유종은 섬초롱꽃, 섬현삼, 섬기린초 등이 될 수 있으며, 각각 협소한 지역에서의 기원, 독립적인 기원에 따른 유전적 다양성의 감소, 종자 산포 방식 등이 예외적인 집단유전학적 결과를 이끌어낸 원인 요소들로 추정된다. 너도밤나무의 경우 핵 유전자의 변이는 많지만 엽록체 유전자에서는 유전적 변이가 상당히 감소된 것으로 관찰되었다. 이것은 비슷한 지역에서 조상종의 종자가 전파된 이후에, 조상종과의 지속적인 꽃가루 이동을 통한 활발한 유전자 교류에 의해 야기될 수 있다고 추정되었다 (Oh et al., 2016). 넷째, 잡종화를 통한 유전자 침투(introgression) 현상이 울릉도 고유종(예: 섬노루귀)의 기원과 적응에 기여했음을 제시한다. 현재 인식되는 잡종 초기 세대 고유종들이 어떠한 진화 과정을 밟아 나갈지는 추후에 자연적으로 시험될 것이다. 위와 같은 울릉도 섬 고유식물의 연구들의 축적을 통해 도출된 유전적 경향성이 다른 고유식물 분류군에서도 관찰되는지 알고자 하는 노력은 반드시 필요하며, 보다 광범위한 분류군의 샘플링과 다수의 고 해상력 분자 마커를 이용한 연구를 수행한다면 선행연구의 단점들을 보완할 수 있고, 보다 심도 있는 결론에 도달할 수 있을 것이다.

마지막으로, 울릉도 고유식물의 기원 및 진화 연구에 있어 몇 가지 고려해 볼 점을 논의하고자 한다. 첫째, 울릉도 고유종과 근연 분류군들을 포함한 포괄적인 계통분류학적 연구를 통해 울릉도 자생종들의 분류학적 실체 및 한계 설정을 재검토할 필요가 있다. 다시 말해, 충분한 형태 연구 사례의 부재로 인해 그 동안 간과되었던 새로운 고유종들의 실체를 확인할 수 있기 때문이다. 울릉도에 분포하는 울릉산마늘(*Allium ulleungense*)이 그것의 한 예가 될 수 있다. 그동안 울릉도에 분포하는 개체들은 극동산마늘(*Allium ochotense*)로 인식되어 왔으나 인접 국가에 분포하는 여러 부추속(*Allium*) 종들의 분자계통학적 연구를 통해 근연 분류군인 산마늘(*A. microdictyon*)은 극동산마늘(*A. ochotense*)과는 계통학적으로 완전히 다른 독립된 분류군으로 나타나 최근에 울릉산마늘(*A.*



그림 17. 울릉산마늘 (*Allium ulleungense*)
Amaryllidaceae



그림 18. 두메부투 (*Allium dumebuchum*)
Amaryllidaceae

ulleungense; 그림 17)로 새롭게 기재되었다 (Choi et al., 2019). 또한 그동안 *Allium senescens*로 인식되어 온 울릉도의 두메부추는 형태학적, 분자계통학적 연구를 통해 최근 새로운 고유종인 두메부추 (*A. dumebuchum*; 그림 18)로 기재되었다 (Jang et al., 2021). 이러한 결과는 동일 종의 집단이 대륙에서 울릉도로 전파된 이후, 오랜 고립과 유전적 부동(genetic drift) 또는 자연 선택(natural selection)에 의해 대륙종과는 다른 형태적 변화를 통해 새로운 독립된 리니지로 진화하였기에 가능한 결과이다. 따라서 자생 분류군들을 포함시킨 폭넓은 샘플링과 미세한 형태적 차이를 찾아내는 형태 연구는 기존에 인지하지 못했던 새로운 종들을 발견하고 울릉도 고유종의 다양성을 높이는데 도움을 준다. 둘째는 울릉도 섬 내에 존재할 가능성이 있는 숨겨진 변이(cryptic variation)를 찾는 것이다 (Crawford and Stuessy, 2016). 울릉도가 다른 대양섬에 비해 향상진화의 비율이 높은 이유는 짧은 섬의 연령과 생태적으로 다소 단조로운 서식지 환경과 관련이 있다. 조상집단이 울릉도에 정착한 후에 생태적 이질성(ecological heterogeneity)이 있으면, 서식지별 생태적 지위(niche)에 적응하며 유전적, 형태적 고립이 일어날 수 있지만, 생태적 다양성이 적으면 이런 현상이 일어나지 않고, 집단의 분화 없이 오랜 기간 동안에 유전자 재조합과 세대를 거쳐 획득한 돌연변이로 유전적 다양성을 축적하게 된다. 또한 집단 간에 지속되는 유전자 교류를 통해서 섬에서 마치 한 집단인(범생식개체군, panmictic population) 듯 행동하게 된다. 울릉도의 여러 지형과 미세서식처(microhabitat)에 분포하는 집단을 포함한 계통학적/계통지리학적 연구가 수행된다면 우리가 그동안 인지하지 못했던 새로운 종을 발굴하는데 도움이 되고, 숨겨진 변이를 내포하고 있는 집단들은 종 보전에 있어 중요한 보존 단위(conservation unit)가 될 수 있다.

새로운 분류군을 발굴하는 것 못지않게 기존에 있는 종들을 보호하고 잘 유지하는 것 또한 매우 중요하다. 따라서 마지막으로 섬 고유종의 보전학적 관점에서 재고해 보아야 할 것들에 대해 기술하고자 한다. 서두에서 언급한 바와 같이 현재 울릉도의 여러 고유종들은 기후 변화와 외래종 침입으로 인해 경쟁에서 밀리는 등 자연적 요인들에 의해 위협받고 있음과 동시에, 무분별한 개발에 따른 서식지 파괴와 같은 인위적 위협에 직면해 있다. 섬 고유종의 보호 및 보존을 위해 위협 요인을 정확히 파악한 후에 제거하고, 연구를 통해 확보된 유전학적 결과들과 식물체 특성에 기반한 과학적이고 체계적인 제도적 장치와 정책 수립이 그 어느 때보다 필요하다. 울릉도의 고유종들은 지구상에서 오직 울릉도에만 존재하는 유일무이한 존재로, 한번 멸종되면 다시는 지구상에서 볼 수 없는 소중한 자연의 보물들이다. 이들이 제공하는 경이로운 아름다움과 생물의 다양성, 또한 숨겨진 여러 활용적 가치들은 이들의 존재의 이유를 설명하기에 충분하다. 울릉도 생태계가 잘 유지되고 섬 고유종들이 잘 보호되어 모든 인류의 미래 세대들에게 식물이 주는 아름다움과 지속 가능한 발전에 이용할 수 있는 기회를 제공하는 것이 우리의 의무와 책임이라는 사실을 잊지 말아야 할 것이다. 앞으로도 지속적이고 꾸준한 관심 속에서 각자의 위치에서 생태계 보호와 종 보존 등을 위해 해야 할 일들을 성실히 수행해야 한다는 사실을 잊지 말아야 할 것이다.

감사의 글

섬 특산식물의 기원과 진화에 큰 공헌을 하셨으며 교육자/연구자로 서의 role model 이 되시는 Daniel Crawford, Tod Stuessy 교수님께 이 논문을 헌정하고자 합니다. 또한 연구를 수행하는데 지원을 아끼지 않은 한국연구재단에 감사의 마음을 전하고자 합니다. 지금까지의 연구를 바탕으로 본 리뷰논문을 작성하는데 기여한 성균관대 식물분류학연구실원(조명숙, 김선희, 길희영 등), 경북대학교 독도 울릉도 연구소(양지영), Masayuki Maki 교수님, Elena Pimenova에게 감사를 드리며, 또한 울

릉도 고유종 사진을 제공한 박영봉(안드레아) 신부님, 서영우 사진작가님께 감사드립니다. 그리고 하와이 특산식물 사진을(Hawaiian Native Plant Genera, <http://www.botany.hawaii.edu/faculty/carr/natives.htm>) 사용하게 허락해주신 Gerald Carr 교수님께 감사의 마음을 전하고자 합니다. 마지막으로 부족한 한글 원고를 많은 시간을 들여 수정, 보안한 김선희박사, 양지영 박사에게 감사를 드립니다.

참고문헌

- Anderson, H. 1995. Research on islands: classic, recent and prospective approaches. In Vitousek, P.M., Loope, L.L., Andersen, H. (eds.), *Islands: biological diversity and ecosystem function*, Pp. 7–21. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Baldwin, B.G., Crawford D.J., Francisco-Ortega, J., Kim, S.-C., Sang, T., Stuessy, T.F. 1998. Molecular phylogenetic insights on the origin and evolution of oceanic island plants. In: Soltis D.E., Soltis P.S., Doyle J.J. (eds.), Pp. 410–441. *Molecular Systematics of Plants II*. Chapman and Hall.
- Baldwin, B.G., Kyhos, D.W., Dvorak, J., Carr, G.D. 1991. Chloroplast DNA evidence for a North American origin of the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 88: 1840–1843.
- Ballard, H.E., Sytsma, K.J. 2000. Evolution and biogeography of the woody Hawaiian violets (*Viola*, Violaceae): Arctic origins, herbaceous ancestry and bird dispersal. *Evolution*. 54: 1521–1532.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life. A natural history of the islands of the world*. New York: Natural History Press.
- Carlquist, S. 1970. *Hawaii. A natural history*. New York: Natural History Press.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. New York: Columbia University Press.
- Carlquist, S., Baldwin, B.G., Carr, G.D. (eds). 2003. *Tarweeds and silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Caujapé-Castells, J., Tye, A., Crawford, D.J., Santos-Guerra, A., Sakai, A., Beaver, K., Lobin, W., Vincent Florens, F.B., Moura, M., Jardim, R., Gómes, I., Kueffer, C. 2010. Conservation of oceanic island floras: present and future global challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 21: 107–129.
- Cheong, W.Y., Kim, S.-H., Yang, J.Y., Lee, W., Pak, J.-H., Kim, S.-C. 2020. Insights from the chloroplast DNA into the progenitor-derivative relationship between *Campanula punctata* and *C. takesimana* (Campanulaceae) in Korea. *J. Plant Biol.* 63: 431–444.
- Cho, M.-S., Takayama, K., Yang, J.Y., Maki, M., Kim, S.-C. 2021. Genome-wide single nucleotide polymorphism analysis elucidates the evolution of *Prunus takesimensis* in Ulleung Island: The genetic consequences of anagenetic speciation. *Front Plant Sci.* 12: 706195.
- Choi, H.-J., Yang, S., Yang, J.-C., Friesen, N. 2019. *Allium ulleungense* (Amaryllidaceae), a new species endemic to Ulleungdo Island, Korea. *Korean J. Pl. Taxon.* 49: 294–299.
- Chung, J.-M., Shin, J.-K., Sun, E.-M., Kim, H.-W. 2017. A new species of *Epilobium* (Onagraceae) from Ulleungdo Island, Korea, *Epilobium ulleungensis*. *Korean J. Pl. Taxon.* 47: 100–105.
- Crawford, D.J., Archibald, J.K. 2016. Island floras as model systems for studies of plant speciation: prospects and challenges. *J. Syst. Evol.* 55: 1–15.
- Crawford, D.J., Stuessy, T.F. 1997. Plant speciation on oceanic islands. In Iwatsuki, K., Raven, P.H. (eds.), *Evolution and diversification in land plants*, Pp. 249–267. Springer-Verlag, Tokyo, Japan.
- Crawford, D.J., Stuessy, T.F. 2016. Cryptic variation, molecular data, and the challenge of conserving plant diversity in oceanic archipelagos: the critical role of plant systematics. *Korean J. Pl. Taxon.* 46: 129–148.
- Crawford, D.J., Whitkus, R., Stuessy, T.F. 1987. Plant evolution and speciation on oceanic islands. In Urbanska, K.M. (ed.), *Differentiation patterns in higher plants*, Pp. 183–199. Academic Press, London, UK.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of*

- Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray.
- Gil, H.-Y., Kim, S.-C. 2016. *Viola woosanensis*, a recurrent spontaneous hybrid between *V. ulleungdoensis* and *V. chaerophylloides* (Violaceae) endemic to Ulleung Island, Korea. J. Plant Res. 129: 807–822.
- Gil, H.-Y., Maki, M., Pimenova, E.A., Taran, A., Kim, S.-C. 2020. Origin of the critically endangered endemic species *Scrophularia takesimensis* (Scrophulariaceae) on Ulleung Island, Korea: implications for conservation. J. Plant Res. 133: 765–782.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Mast, A.R., Paterson, T.B., Theim, T.J., Hipp, A.L., Henss, H.M., Smith, J.F., Wood, K.R., Sytsma, K.J. 2009. Origin, adaptive radiation, and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). Proc. R. Soc. B. 276: 407–416.
- Givnish, T.J., Sytsma, K.J., Smith, J.F., Hahn, W.J. 1994. Thorn-like prickles and heterophylly in *Cyanea*: Adaptations to extinct avian browsers on Hawaii? Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 91: 2810–2814.
- Helenurm, K., Ganders, F.R. 1985. Adaptive radiation and genetic differentiation in Hawaiian *Bidens*. Evolution 39: 753–765.
- Jiang, L., Bao, Q., He, W., Fan, D.-M., Cheng, S.-M., López-Pujol, J., Chung, M.G., Sakaguchi, S., Sánchez-González, A., Gedik, A., Li, D.-Z., Kou, Y.-X., Zhang, Z.-Y. 2022. Phylogeny and biogeography of *Fagus* (Fagaceae) based on 28 nuclear single/low-copy loci. J. Syst. Evol. 60: 759–772.
- Jang, J.E., Park, J.-S., Jung, J.-Y., Kim, D.-K., Yang, S., Choi, H.-J. 2021. Notes on *Allium* section *Rhizirideum* (Amaryllidaceae) in South Korea and northeastern China: with a new species from Ulleungdo Island. PhytoKeys. 176: 1–19.
- Kim, S.-C., Crawford, D.J., Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A. 1996. A common origin for woody *Sonchus* and five related genera in the Macaronesian islands: Molecular evidence for extensive radiation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93: 7743–7748.
- Kim, S.-C., McGowen, M.R., Lubinsky, P., Barber, J.C., Mort, M.E., Santos-Guerra, A. 2008. Timing and tempo of early and successive adaptive radiations in Macaronesia. PLoS ONE 3(5): e2139.
- Kim, Y.K. 1985. Petrology of Ulleung island, Korea Part 1. Geology. J. Japanese Assoc. Mineral. Petrol. Econ. Geol. 80: 128–135.
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J., Kier, G., Barthlott, W. 2008. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. Ecol. Lett. 11: 116–127.
- Lomolino, M.V. 2010. Four Darwinian themes on the origin, evolution and preservation of island life. J. Biogeogr. 37: 985–994.
- Losos, J.B., Ricklefs, R.E. 2009. Adaptation and diversification on islands. Nature, 457(7231): 830–836.
- Lowrey, T.K. 1995. Phylogeny, adaptive radiation, and biogeography of Hawaiian *Tetramolopium* (Asteraceae, Astereae). In Funk, V.A., Wagner, W.L. (eds.), Hawaiian biogeography: evolution on a hot spot archipelago. Washington (DC): Smithsonian Institution Press. Pp. 195–220.
- Oh, S.-H., Youm, J.-W., Kim, Y.-I., Kim, Y.-D. 2016. Phylogeny and evolution of endemic species on Ulleung Island, Korea: the case of *Fagus multinervis* (Fagaceae). Syst. Bot. 41: 617–625.
- Park, S., Park, S.J. 2020. Large-scale phylogenomics reveals ancient introgression in Asian *Hepatica* and new insights into the origin of the insular endemic *Hepatica maxima*. Sci. Rep. 10: 16288.
- Pfossner, M., Jakubowsky, G., Schlüter, P.M., Fer, T., Kato, H., Stuessy, T.F., Sun, B.-Y. 2006. Evolution of *Dystaenia takesimana* (Apiaceae), endemic to Ullung Island, Korea. Plant Syst. Evol. 256: 159–170.
- Pfossner, M., Sun, B.-Y., Stuessy, T.F., Jang, C.-G., Guo, Y.-P., Kim, T.J., Hwan, K.C., Kato, H., Sugawara, T. 2011. Phylogeny of *Hepatica* (Ranunculaceae) and origin of *Hepatica maxima* Nakai endemic to Ullung Island, Korea. Stapfia. 95: 16–27.
- Robichaux, R.H., Carr, G.D., Liebman, M., Pearcy, R.W. 1990. Adaptive radiation of the Hawaiian silversword alliance (Compositae-Madiinae): ecological, morphological, and physiological diversity. Ann. Missouri Bot. Gard. 77: 64–72.

- Seo, H.-S., Kim, S.-H., Kim, S.-C. 2020. Chloroplast DNA insights into the phylogenetic position and anagenetic speciation of *Phedimus takesimensis* (Crassulaceae) on Ulleung and Dokdo Islands, Korea. PLoS ONE. 15: e0239734.
- Shin, H., Oh, S.-H., Lim, Y., Hyun, C.-W., Cho, S.-H., Kim, Y.-I., Kim, Y.-D. 2014. Molecular evidence for hybrid origin of *Aster chusanensis*, an endemic species of Ulleungdo, Korea. J. Plant Biol. 57: 174–185.
- Stuessy, T.F., Jakubowsky, G., Salguero Gómez, R., Pfosser, M., Schlüter, P.M., Fer, T., Sun, B.-Y., Kato, H. 2006. Anagenetic evolution in island plants. J. Biogeogr. 33: 1259–1265.
- Stuessy, T.F., Takayama, K., López-Sepúlveda, P., Crawford, D.J. 2014. Interpretation of patterns of genetic variation in endemic plant species of oceanic islands. Bot. J. Linn. Soc. 174: 276–288.
- Sun, B.-Y., Stuessy, T.F. 1998. Preliminary observations on the evolution of endemic angiosperms of Ullung Island, Korea. In: Stuessy, T.F., Ono, M. (eds.) Evolution and speciation of island plants. New York: Cambridge University Press. Pp 181–202.
- Sun, B.Y., Shin, H., Hyun, J.O., Kim, Y.D., Oh, S.H. 2014. Vascular plants of Dokdo and Ulleungdo Islands in Korea. The National Institute of Biological Resources GeoBook Publishing Co., Korea.
- Takayama, K., Sun, B.-Y., Stuessy, T.F. 2012. Genetic consequences of anagenetic speciation in *Acer okamotoanum* (Sapindaceae) on Ullung Island, Korea. Ann. Bot. 109: 321–330.
- Takayama, K., Sun, B.-Y., Stuessy, T.F. 2013. Anagenetic speciation in Ullung Island, Korea: genetic diversity and structure in the island endemic species, *Acer takesimense* (Sapindaceae). J. Plant Res. 126: 323–333.
- Wallace, A.R. 1880. Island Life. Macmillan & Co., London.
- Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M., Matthews, T.J., Borregaard, M.K., Triantis, K.A. 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. Science. 357 (6354), eaam8326.
- Yang, J.Y., Pak, J.-H., Maki, M., Kim, S.-C. 2019. Multiple origins and the population genetic structure of *Rubus takesimensis* (Rosaceae) on Ulleung Island: implications for the genetic consequences of anagenetic speciation. PLoS ONE. 14: e0222707.

영문초록

Title: Origin and evolution of endemic plants on Ulleung Island, Korea.

Abstract: Oceanic islands are often considered ‘natural laboratories’ and many insular endemic species are ideal model system to study evolutionary patterns and processes. Our understanding of plant evolution has been greatly enhanced by the endemic plants on oceanic islands. In Korea, Ulleung Island is one of the oceanic volcanic islands and is home to approximately 500 native plant species, of which 50 species are endemic (10% endemism). Unlike typical cladogenetic speciation, these Ulleung Island endemic plants are characterized by anagenetic speciation. Thus, Ulleung Island endemic plants serve as a model system to better understand anagenetic speciation, compared to cladogenetic speciation. Based on recent phylogenetic and population genetic studies, this review paper summarizes some patterns and processes in the origin and evolution of Ulleung Island endemic plants, describes the genetic consequences of anagenetic speciation, and discusses future research directions.

Authors: Kim, Seung-Chul*

Affiliation: Department of Biological Sciences, Sungkyunkwan University, 2066 Seoburo, Suwon, 16419, Korea.

Corresponding author: *sonchus96@skku.edu or sonchus2009@gmail.com