

나비목의 계통분류체계: 지난 10년 간의 혁신적인 변화

In Memory of Dr. Charles Mitter

조수원^{1*}

요약: 10여 년 전 국내 나비목의 분류체계가 재정립되는 계기를 마련하기 위해 나비목의 계통분류체계를 리뷰한 바 있다. 그 후 특히 유전자 염기서열 정보의 획득 기법의 발전을 통한 주요 데이터의 확보 및 데이터 대량화, 그리고 분석방법의 빠르고 효율적인 발전으로 인해, 나비목 전체를 대상으로 한 많은 연구결과들이 보고되었다. 이에 이들을 토대로 나비목의 진화적 계통분류체계를 다시 업데이트하고 이와 함께 구기, 날개 및 생식기의 진화나 먹이원 등 생태적 특성의 진화 등, 진화적 요소들에 대한 설명을 곁들였으며, 이와 함께, 앞으로의 연구방향에 대한 견해를 제시한다.

키워드: 진화, 계통수, 심식나방상과, 유리나방상과, 옛나방상과, 좁은날개나방상과, 뉴질랜드외공상과, 호주잔날개나방상과, 안데스나방상과, 열대나방상과, 자루나방상과, 미국나방나비과, 부전네발나비과

¹충북 청주시 서원구 충대로 1, 충북대학교 식물의학과

*Corresponding author: chosoowon@gmail.com

I. 서론

저자가 처음 국내 나비목(Lepidoptera)의 분류체계에 대한 리뷰를 한 것은 2013년으로, 당시까지 국내외 나방 신종만 500종 이상을 밝혀낸 박규택 교수의 국제적 업적을 모아 정리한 책(박, 2015), “숨겨진 생명체들 -나방 신종 500여 종을 찾아서-”가 출판될 때 포함되었던 “나비목의 새로운 계통분류체계”라는 논고(조, 2015)가 그것이다. 당시 그러한 리뷰가 필요했던 이유는 국내에는 나비목의 분류체계가 나오는 한국곤충명집(한국곤충학회, 한국응용곤충학회, 1994)이 그나마 유일한 기준이 되고 있는 반면, 국제적으로는 2011년에 나비목의 각 분야 전문가 수십 명이 참여하여 정리한 나비목 분류군 목록이 Zootaxa에 발표(van Nieukerken et al., 2011)되었기 때문이다. 이 목록집은 당시까지 정리된 과 수준 이상의 분류군과 분류체계에 각각 몇 속, 몇 종이 포함되는지와 함께, 분류 및 계통체계를 적절히 반영하여 리스트를 만든 것으로, 참여한 저자 51명 중에는 Lee S(이상미), Park KT(박규택), 그리고 Sohn JC(손재천), 이렇게 세 명의 우리나라 학자도 포함되어 있다. 이에 저자는 그간의 나비목 계통분류체계에 대한 주요 문헌들을 정리하고 이를 바탕으로 대략의 계통체계를 설명함과 함께, 과 및 상위 분류체계에 대한 국제적 분류체계 리스트와 우리의 분류체계를 비교하면서 변화에 대한 설명과 제안을 담은 리뷰논문을 작성했던 것이다.

이제 다시 나비목의 계통분류체계를 리뷰하고자 하는 이유는, 우선 국내에서

한국곤충명집(한국응용곤충학회, 한국곤충학회, 2021)이 다시 출간되었고, 특히 대상 분류군의 전체가 아닌 일부에 대한 유전자 데이터의 추가가 계통관계를 더 강화해주는 반면 나머지 분류군에서의 데이터 누락으로 인한 문제점은 나타나지 않음이 확인되었고(Cho et al., 2011), NGS 기법에 새로이 전사체학(transcriptomics) 기법이나 Anchored Hybrid Enrichment (AHE)와 같은 표적 농축(target enrichment) 기법이 더해지면서(Breinholt et al., 2018) 지난 10여 년간 대용량 유전체 정보를 이용한 계통분류연구가 나비목 전체를 대상으로 이루어졌기 때문이다(Regier et al., 2013, 2015; Heikkilä et al., 2015; Bazinet et al., 2017; Mitter et al., 2017; Kawahara et al., 2019, 2023; Mayer et al., 2021; Rota et al., 2022; Liao et al., 2023). 이 중에서 특히 Mitter et al. (2017)의 나비목 전체의 계통체계 및 진화에 대한 리뷰와 Kawahara et al. (2019)의 종 당 약 225만개 염기서열, 나비목 내 34 상과 186종을 포함한 대용량 염기서열을 비교, 분석한 연구는 현재까지 제시된 나비목 전체에 대한 계통분류체계로는 가장 많은 데이터와 다양한 분석이 이루어진 것이다. 이에 따라 본 연구에서는 나비목의 계통분류체계를 Kawahara et al. (2019)를 기준으로 구성하되, 다른 몇몇 연구결과들도 일부 반영하여 계통체계를 작성하였으며, 이 계통체계를 기준으로 나비목의 계통진화에 대한 설명을 더함과 함께, 이를 우리나라의 현재의 나비목 구성체계와 비교하여 그 차이점이나 반영할 점 등을 알아보고자 한다. 내용 구성은 최대한 간략하게 하고자 하였으며, 이 논문에서 생략된 설명은 이전에 리뷰한 연구(조, 2015)를 참고하면 좋을 것이다.

II. 나비목 내 분류체계에서의 분류계급, 그리고 분류군

생물학적 분류체계의 구성요소에는 계급체계(hierarchy), 분류계급(category), 분류군(taxon), 계급(rank) 등의 표현이 나온다. 간단히 요약하자면, 계(Kingdom), 문(Phylum) 등의 분류계급들로 계-문-강-목-과-속-종과 같은 계급체계를 이루는 것이고, 나비목(Lepidoptera), 흰나비과(Pieridae)와 같은 어떤 분류군은 그 계급체계 내에서 나비목은 흰나비과의 상위 계급이라는, 하나의 상대적인 계급을 갖는다. 그런데 여기 제시한 나비목에서의 분류체계(Fig. 1)를 보면 상목-목-아목-하목-상과-과라는 분류계급들로 구성된 계급체계를 기준으로 하면서도 그와 별도의 계통군(clade)의 명칭들이 분류군처럼 사용된 것을 볼 수 있다. 계통군은 특별히 계급체계 내에서 정해진 계급에 해당하는 분류계급을 갖지 않지만 종종 계통분류 연구에서 단계통군(monophyletic group)을 지칭하기도 하고 계통분류체계에서 볼 때 이들 각각의 계급의 위치는 알 수 있으며, 궁극적으로는 이러한 계통군으로 표현된 그룹이 널리 인정될 만큼 신뢰할만한 수준에 이르게 되면 그 계통군에 적합한 분류계급이 계급체계 내에서 정해지는 것이 맞겠다. 하지만 당분간은 두 가지 방식이 혼재된 상태로 유지될 것으로 보인다.

II.1. 나비목 계통체계에 대한 기본 설명

나비목의 계통체계는 서론에 언급한 바와 같이 Kawahara et al. (2019)을 기준으로 하되, 몇몇 최신 논문들을 참조하여 일부 추가 및 수정을 기하였다. 국내 분류군은 한국곤충명집(2021)을 참고하여 국내에 분포하는 상과의 국명을 볼드체로 표기하였다. 이 계통수에 포함되지 않은 국내 상과로는 피용군에 속하는 미나리좁나방상과(Epermenioidea), 심식나방상과(Carposinoidea), 그리고 팔랑나비불이상과(Hyblaeoidea)가 있다. 미나리좁나방상과는 흔히 깃털나방상과와 근연 분류군으로 취급되며, 심식나방상과는 털날개나방상과와, 또는 [깃털나방상과+ 미나리좁나방상과]와 근연

분류군으로 나타난다. 팔랑나비붙이상과는 계통적으로 명나방상과와 가깝게 나타나는 편이나 배에 고막이 없다는 점에서 구분된다.

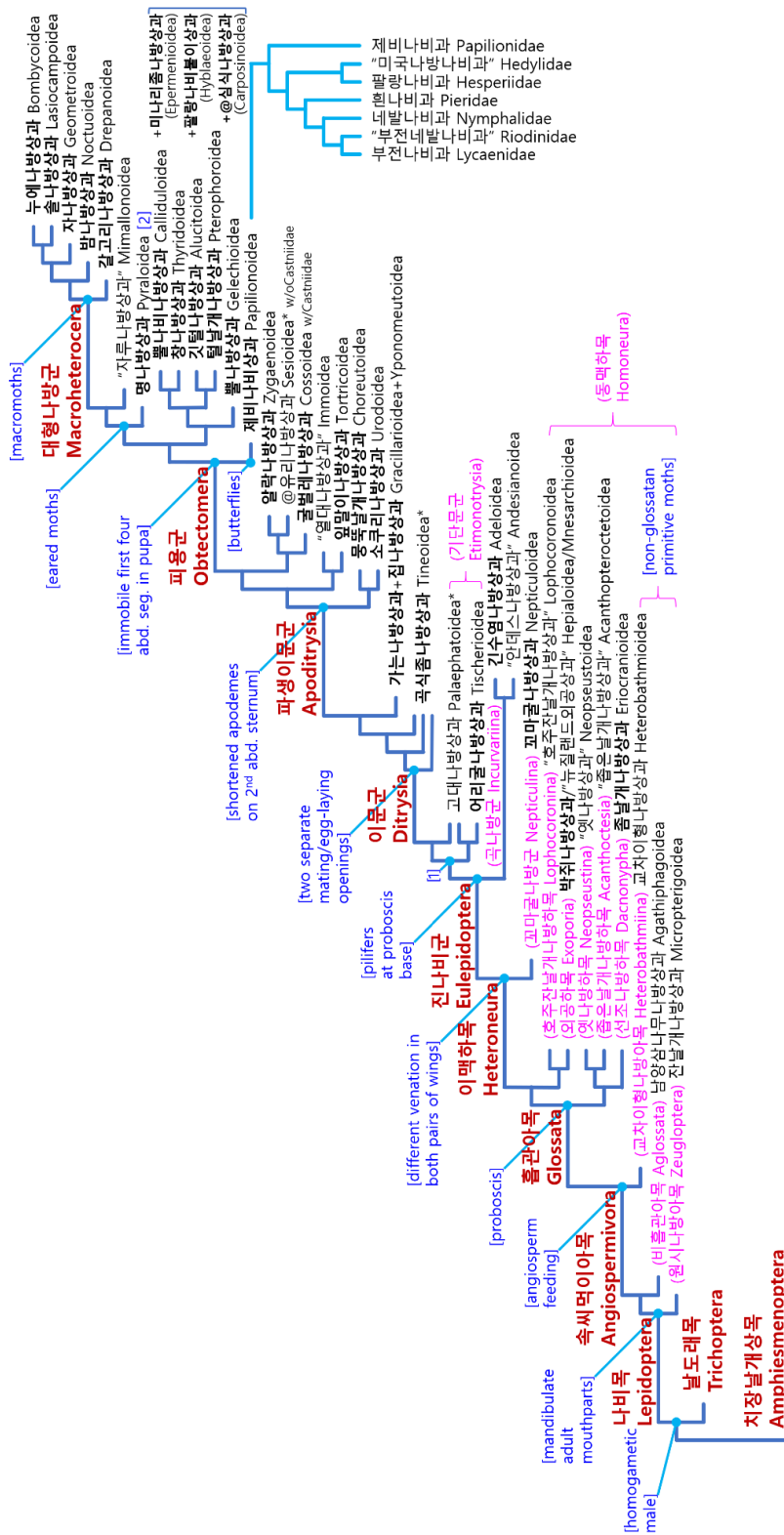


Figure 1. Phylogenetic system of the Lepidoptera.

Major taxa and clades and their evolutionary characteristics are indicated on the branches and nodes.

*: Asterisk indicates that the monophyly of the superfamily is not supported.

(): Names in parentheses are either not monophyletic, or once proposed but rarely used.

" ": Korean names in double quotation marks are newly proposed this time.

[1]: Clade name **Euheteroneura (진이맥군)** was proposed based on molecular support (Regier et al., 2017) and has been well supported by subsequent studies.

[2]: **Microlepidoptera**, an artificial group of moths is a name for smaller moths, usually including all except Immoidea, Papilionoidea, Calliduloidea, Mimalloinoidea, and Macroheterocera.

심식나방상과(Carposinoidea)의 학명은 Carposinoidea Walsingham, 1897 (*Carposina* Herrich-

Schäffer, 1853)이 명명법상 우선함에도 불구하고 일부에서 여전히 Copromorphaidea Meyrick, 1905 (*Copromorpha* Meyrick, 1886)를 사용하는 오류를 범하고 있다. 심식나방상과(Carposinoidea)에는 두 개의 과(Carposinidae와 Copromorphidae)가 존재하는데, 국내에는 Carposinidae (심식나방과)만 존재한다. 형태학적으로는 일반적인 특징을 갖는 Copromorphidae에 비해 여러 파생형질을 갖는 Carposinidae가 더 진화한 유형으로 보이지만, 특별히 Copromorphidae가 갖는 파생형질이 거의 없어 Carposinidae를 Copromorphidae에 병합시켜 이 두 과를 하나의 과로 봐야 한다는 의견도 있으나(Dugdale et al., 1999), 만약 두 과를 병합한다면 Carposinidae Walsingham, 1897이 Copromorphidae Meyrick, 1905보다 우선하므로 병합된 과명은 명명규약상 Carposinidae로 하는 것이 타당하다. 그런 점에서 한국곤충명집(2021)에서 심식나방상과(Carposinoidea) 내에 Carposinidae에 포함되어 오던 *Carposina* 속 등을 Copromorphidae로 옮기고 이를 심식나방과로 표기한 것은 단순한 오기이거나 또는 명명규약을 위반한 오류이다. 따라서 'Family Copromorphidae Meyrick, 1905 심식나방과'는 'Family Carposinidae Walsingham, 1897 심식나방과'로 수정되어야 한다.

그 외에도, **유리나방상과(Sesioidea)**는 일부 연구에서 굴벌레나방상과(Cossoidea)와의 유사성 및 근연성을 근거로 굴벌레나방상과 내 유리나방과로 취급하기도 하는데(van Nieukerken et al., 2011), 국내의 경우 한국곤충명집(2021)은 한발 더 나아가 굴벌레나방과(Cossidae) 내 유리나방아과(Sesiinae)로 취급하고 있으나 이는 근거가 희박한 오류이거나 'Family Sesiidae Boisduval, 1828 유리나방과' 라는 표기가 'Subfamily Sesiinae Boisduval, 1828 유리나방아과' 바로 앞에 표기되어야 타당하나, 과명(family name)이 누락된 단순 오기로 판단된다. 오히려 1994년 출간되었던 한국곤충명집에는 유리나방상과(Sesioidea) 및 유리나방과(Sesidae [sic])를 포함하고 있어 더 적합해 보인다.

계통체계에서 주요 분류군은 해당하는 가지(branch) 위에 굵은 글씨로 표기하였고(Fig. 1), 주요 분기점(node)에는 해당 그룹의 주 특징을 대괄호 안에 영문으로 요약 표기하였다. 진나비군과 이문군 사이에 있는 대괄호 내 번호 1은 **진이뿔군(Euheteroneura)**이라는 계통군을 뜻하는데, 이문군에 더불어 고대나방상과와 어리굴나방상과를 포함하는 분류군이며, 이는 Regier et al. (2015)의 분자계통연구에서 제시된 이후 몇몇 연구에서도 지지되고 있는 계통군이다. 괄호 안에 있는 계통군명은 사용된 적이 드물거나 단계통군이 아닌 분류군명이다. 따옴표가 붙은 국명은 이번에 저자의 리뷰(2015) 이후 처음으로 제시된 명칭이며, 그 외의 명칭은 한국곤충명집(2021)과 조(2015)의 논고를 참고하면 된다. 참고로, 대괄호 내 번호 2가 명나방상과 옆에 표기된 것은 미소나방류(microlepidoptera)를 설명하기 위함이다. 한때 계통군의 의미를 갖기도 했으나 계통적으로는 매우 인위적인 그룹명으로, 작은 나방류는 모두 여기에 해당되는데, 일반적으로 열대나방상과(Immoidea), 제비나비상과(Papilionoidea), 빨나비나방상과(Calliduloidea), 자루나방상과(Mimallonoidea), 그리고 대형나방군(Macroheterocera)을 제외한 모든 나방들을 포함하는 그룹명이다(Microlepidoptera in *Wikipedia*). 명나방상과 역시 비록 크기가 큰 종류도 상당수 있지만 미소나방류에 속한다.

II.2. 나비목의 시작, 잔날개나방상과

나비목(Lepidoptera)은 날도래목(Trichoptera)과 함께 치장날개상목(Amphiesmenoptera: dressed-up wing 즉, 날개에 털이나 인편 등의 장식이 많이 덮여 있다는 뜻)에 속하며, 일반적인 곤충과 달리 수컷이 동형배우자(homogamete)라는 점이나, 염색체수가 기본적으로 많다는 점 등의 공유과생형질들을 가진다. 나비목을 날도래목으로부터 구분 짓는 과생형질은 매우 많은데, 그 중에는 인편(scale)의 발달, 미모(cerci)나 홀눈(ocellus)의 상실 등이 있다(Kristensen and Skalski, 1999).

초기 나비목 분류군들은 흡관(빨대주둥이 proboscis)이 발달하지 않고 씹는 입에 해당하는 한 쌍의 큰턱(mandible)을 가지고 있다. 이러한 비흡관형 원시 나방(non-glossatan primitive moths)으로는 잔날개나방상과(Micropterigoidea)가 대표적인데, 이들은 성충이 되어도 씹는 입을 유지하며 꽃가루나 양치식물의 포자를 먹는다. 반면, 남양삼나무나방상과(Agathiphagoidea)는 성충의 큰턱이 기능을 하지 못 한다. 한편 또 다른 비흡관형 원시 나방으로 교차이형나방상과(Heterobathmioidea)가 있는데, 성충은 씹는 입을 가졌고, 유충은 잎에 굴을 파는 leaf miner이다(Kristensen, 1999). 이들 원시 나방류는 아직 국내에 보고된 적이 없다.

II.3. 속씨식물의 진화

Kawahara et al. (2019)에 의하면 나비목의 진화 시기는 대략 고생대(Paleozoic Era)의 석탄기(Carboniferous Period)에서 페름기(Permian Period)로 넘어갈 무렵 시작되었다고 한다. 또한 식물의 진화도 페름기를 전후한 석탄기에서 중생대(Mesozoic Era)의 트라이아스기(Triassic Period) 사이에 속씨식물(angiosperm)이 나타났고, 페름기에서 트라이아스기로 넘어갈 무렵 속씨식물의 분기가 본격적으로 진행되면서(=crown age, 공통조상시기) 나비목 유충이 속씨식물을 섭식하는 방향으로 속씨먹이아목(Angiospermivora)의 진화가 일어났다. 여기에는 비흡관형 원시 나방의 하나인 교차이형나방상과(Heterobathmioidea)도 포함된다. 속씨먹이아목에 속하는 거의 모든 종의 유충이 속씨식물을 먹이원으로 한다.

또한, 속씨식물의 꽃은 트라이아스기 초기에 속씨먹이아목에서 교차이형나방상과를 제외한 모든 분류군이 전형적인 흡관형 빨대주둥이(proboscis)를 가지도록 하면서 흡관아목(Glossata)을 형성하고 있다. 국내에는 흡관아목에 이맥하목을 포함하여 좀날개나방상과(Eriocranioidea)와 박쥐나방상과(Hepialoidea)가 존재한다.

II.4. 날개와 생식기의 진화

이전까지 앞날개와 뒷날개가 거의 동일한 크기와 시맥 유형을 가지고 있었으나, 비행기의 앞날개와 뒷날개가 기능적 차이에 기인하여 서로 크기와 모양이 다른 것처럼, 나비목의 앞날개와 뒷날개도 그 차이가 형태적으로 구분되기 시작하였다. 이처럼 차이를 보이는 날개를 가지는 분류군인 이맥하목(Heteroneura)은 뒷날개의 시맥 유형이 경맥(R, radius)의 축소 통합에 의해 앞날개의 시맥 유형과 다르다는 특징과 날개가시(frenulum)를 이용한 날개걸이방식의 진화를 특징으로 한다(Davis, 1999). 이맥하목에는 진나비군을 포함하여 보다 원시적인 꼬마굴나방상과(Nepticuloidea)가 포함된다.

진나비군(Eulepidoptera)은 흡관형 입이 빨대주둥이의 진화적 특성을 주 근거로 하는데, 예를 들면,

빨대주둥이 기부에 나타나는 모생편(pilifer)의 존재나 빨대주둥이 좌우를 연결해주는 진화된 매커니즘을 들 수 있다(Regier et al., 2015).

진나비군에서 **긴수염나방상과(Adeloidea)**+ **안데스나방상과(Andesianoidea**; 국내 미존재), 그리고 **어리굴나방상과(Tischerioidea)**와 **고대나방상과(Palaephatoidea**; 국내 미존재)를 제외한 나머지가 **이문군(Ditrysia)**을 구성하는데, 이들은 교미를 위한 생식공과 알을 낳기 위한 산란공이 따로 존재하며 구분된다. 이들은 생식공과 산란공을 이어주는 체내 연결 관이 없어 생식공을 통해 유입된 정자가 체외 흡을 따라 다시 산란공쪽으로 이동해야 하는 외공성 박쥐나방상과와 달리, 체내에서 정관(ductus seminalis)에 의해 연결되면서 생식공을 통해 유입된 정자가 수정을 위해 이동할 수 있도록 진화되었다(Kristensen and Skalski, 1999). 이문군에는 **과생이문군** 외에 **가는나방상과(Gracillarioidea)**, **집나방상과(Yponomeutoidea)**, 그리고 **곡식좀나방상과(Tineoidea)**가 포함된다. 가는나방상과와 집나방상과의 계통적 구분이나 곡식좀나방상과의 단계통성은 여전히 명확하지 않은 상태이다.

이문군에 비해 좀 더 진화된 분류군으로 알려진 **과생이문군(Apoditrysia)**은 잎말이나방류의 복부 제2하판에서 볼 수 있는 전형적인 형태들을 근거로 한다(Kristensen and Skalski, 1999). 과생이문군에는 **피용군** 외에 **소쿠리나방상과(Urodoidea)**, **몽뚝날개나방상과(Choreutoidea)**, **잎말이나방상과(Tortricoidea)**, **열대나방상과(Immoidea**; 국내 미존재), **굴벌레나방상과(Cossoidea)**, **유리나방상과(Sesioidea**; II.1. 참조), 그리고 **알락나방상과(Zygaenoidea)**가 포함된다.

II.5. 피용, 나비, 그리고 대형화

피용군(Obtectomera)은, 다리나 큰턱에서 번데기의 움직임이 가능한 나용(exarate pupa)의 번데기에서, 움직임이 줄어든 피용(obtect pupa)으로 진화된 형태로, 이 clade의 구성원들이 나타내는 공유파생형질로서 번데기의 복부 첫 네 마디가 움직이지 않는다는 특징으로 표현되었다(Mitter et al., 2017). 피용군에서 먼저 분기되어 나와 진화된 **나비류(butterflies)**는 **제비나비상과(Papilionoidea)**로 분류되는데, 주간 활동을 통한 생태적 지위 확보의 특성은 시기적으로 박쥐의 초음파 회피를 위한 진화적 선택 훨씬 전에 진화된 것으로 확인되었다(Kawahara et al., 2019, 2023). 나비류는 한때 대형나방군과 함께 Macrolepidoptera로 간주되기도 하였으나 계통적으로 하나의 분류군으로 묶이지 않기 때문에 이러한 분류 체계는 후속 연구들에 의해 지지되지 못 했다.

나비류의 경우, Kawahara et al. (2023)에 의해 수행된 연구 결과, 나비류는 **제비나비과(Papilionidae)**에서 출발하여 나머지가 분지되었고, 이는 다시 [**팔랑나비과(Hesperiidae)**+ **미국나방나비과(Hedylidae)**]와 [**흰나비과(Pieridae)** [**네발나비과(Nymphalidae)** [**부전나비과(Lycaenidae)**+ **부전네발나비과(Riodinidae)**]]로 분지되었다는 사실이 제시되었다. 이 생물지리학적 연구 결과에 따르면 나비류의 기원은 백악기(Cretaceous Period) 중기인 약 1억 년 전 무렵 아메리카 대륙에서 시작되어 전세계로 퍼져 나가면서 나비목에서 가장 큰 계통군으로 발전했다. 참고로, 국내에는 미국나방나비과와 부전네발나비과는 존재하지 않는다. 미국나방나비과는 중미를 중심으로 북미 남부에서 남미 북부에 걸쳐 *Macrosoma* 1속에 30여 종이 알려져 있다. 부전네발나비과는 전세계에 분포하지만 주로 신열대구(Neotropical Realm)에 많이 분포한다. 부전나비과의 유사성으로 인해 한때 부전나비과의 한 아과로 취급되었으나 지금은

부전나비과의 자매군이라는 것이 정설로 받아들여진다. 부전네발나비과의 수컷은, 비록 일부 부전나비과에서도 유사한 특징을 볼 수 있지만, 네발나비과처럼 앞다리가 축소된 특징을 가지고 있다.

피용군에는 제비나비상과와 대형나방군 외에도 **뿔나방상과(Gelechioidea)**, **털날개나방상과(Pterophoroidea)**, **깃털나방상과(Alucitoidea)**, **창나방상과(Thyridoidea)**, **뿔나비나방상과(Calliduloidea)**, **명나방상과(Pyraloidea)**, 그리고 **자루나방상과(Mimallonoidea**; 국내 미존재)가 포함된다.

피용군 중에서 **갈고리나방상과(Drepanoidea)**, **밤나방상과(Noctuoidea)**, **자나방상과(Geometroidea)**, **솔나방상과(Lasiocampoidea)**, 그리고 **누에나방상과(Bombycoidea)**를 포함하는 계통군을 **대형나방군(Machoheterocera)**이라고 한다. 흔히 대형의 나방들이란 의미로 macromoths라는 일반명을 사용하기도 한다. 대형나방군에 자루나방상과와 명나방상과를 더한 계통군 역시 강력히 지지되고 있는데, 대개의 대형나방군 및 거의 모든 명나방상과의 종들은 뒷가슴과 배 사이에 한 쌍의 좌우 고막기관(tympanic organ)을 가지고 있어서 이 계통군에 대해 우선 **귀나방류(eared moths)**라는 속칭을 사용한다(Mitter et al., 2017).

III. 결론

Mitter et al. (2017)의 나비목 계통에 대한 리뷰와 Kawahara et al. (2019)의 대단위(186종, ~225만 bp) 연구 결과 이후에도, 그만큼의 데이터는 아니지만 여전히 엄청난 양의 데이터를 기반으로, 나비목 전체를 대상으로 질적 향상을 위해 노력한 논문들이 있는데, 대표적으로 Mayer et al. (2021)과 Rota et al. (2022)의 논문을 들 수 있다.

Mayer et al. (2021)의 연구(175종, 코돈 상의 NT3를 제외한 NT12 기준 ~47만 bp)는 나비목 전체의 계통분류체계를 위해 필요하지만 박물관 표본 외에는 쉽게 구하기 어려운 종의 정보를 표적 농축 방법(target enrichment method)를 활용하여 데이터를 확보하였다. 그 결과, Kawahara et al. (2019)의 연구에 포함되지 않은 3개 과, 즉 더글라스나방과(Douglasiidae)는 소쿠리나방상과와 자매군을 이루며 더글라스나방상과(Douglasioidea)의 가능성을 확인하였고, 미나리줄나방상과와 심식나방상과는 깃털나방상과 및 털날개나방상과와 근연 그룹을 이룬다는 점을 확인하였다. 아쉽게도 팔랑나비붙이상과는 데이터의 질적, 양적 확보를 이루지 못 하여 포함되지 않았다. 그 외에는 대체로 Kawahara et al. (2019)의 연구와 유사한 계통체계 결과를 보였으며, 나름의 심도 있는 분석과 상기 세 상과들의 추가를 통해 좀 더 지지되는 계통수를 얻었다고 볼 수 있으며, 이런 점에서 박물관유전체학(museumomics)적 접근은 향후 나비목의 계통진화 연구에 활용 가치가 높다고 하겠다.

Rota et al. (2022)의 대표 계통수(200종, 29만 bp)에 의하면, Kawahara et al. (2019)의 결과와 일부 다른 결과도 보인다. 긴수염나방상과는 안테스나방상과와 자매군이기보다 긴수염나방상과의 바깥쪽에서 측계통을 형성한다. 또한 어리굴나방상과와 고대나방상과의 경우, 계통체계 그림에서 고대나방상과의 가지 하나와 [고대나방상과+ 어리굴나방상과] 가지 하나를 서로 자리바꿈한 유형이 나온다. Kawahara et al. (2019)에는 포함되지 않은 심식나방상과(Carposinoidea)는 털날개나방상과와 자매군을 이루고, 다시 이들이 [몽뚝날개나방상과+ 소쿠리나방상과]와 자매군을 이룬다. 피용군과 그 자매군인 [알락나방상과+ 굴벌레나방상과]를 포함하는 계통군 바로 전에 먼저 뿔나방상과가 분지되며,

털날개나방상과는 피용군의 바깥쪽에 위치한다. 즉, Rota et al. (2022)에 따르면 일부 상과의 계통상의 위치가 올바르지 않거나 또는 피용군이 단계통군으로 지지되지 않는다. 그 나머지 하위 군에서도 크게 두 그룹으로 나뉘는데, 하나는 대형나방군이고, 나머지는 [빨나비나방상과+창나방상과]가 제비나비상과와 자매군을 형성한 계통군으로 나타난다. 그리고 대형나방군에서 밤나방상과와 자나방상과의 위치가 서로 바뀌었다. Rota et al. (2022)의 결과에서, 피용군을 제외한 모든 계통군(진이맥군 Euheteroneura 포함)이 Kawahara et al. (2019)의 결과와 같이 지지되고 있음을 알 수 있다. Rota et al. (2022)의 연구결과에서 강조되는 점은, 계통분석에 있어서 데이터의 선택 조건은 물론, GC 함량(GC content), 구성 이질성(compositional heterogeneity)에 따른 구성 편향(compositional bias), 유전자 및 사이트의 일치 인자(concordance factor, CF) 값 등의 다양하고 깊이 있는 모델링 및 비교 분석이 필요하며, 특히 빨나방상과의 측계통성의 미해결을 예시로, 많은 데이터양도 중요하지만 대형 분류군의 샘플링(taxon sampling)의 확대가 반드시 필요함을 지적하고 있다.

한편으로는 형태적 특징을 유전자 데이터와 함께 적용하는 시도도 주목할 만하다. Heikkilä et al. (2015)는 422개 분류군에 대하여 500개의 형태적 형질에 8가지 유전자 염기서열 정보를 더한 데이터를 분석한 결과, 일부 분자생물학적 데이터만으로는 해결되지 않던 Tineoidea의 단계통성을 재현하기도 하였다. 이러한 형태적 분석결과는 대용량의 분자생물학적 데이터와 함께 통합적 자료의 분석이 필요하며, 이를 통해 형태적 특징과 분자생물학적 특징의 연관성 또는 형태적 진화의 체계를 알아가는 단초가 될 것으로 생각된다.

나비목의 계통진화 연구는 앞으로 유연관계가 현재까지도 잘 해결되지 않은 그룹 또는 분류군을 대상으로 하는 시도가 주를 이룰 것으로 보인다. 그 중에서 과거 기단문군(Etimonotrysia)으로 구분되었던 어리굴나방상과와 고대나방상과, 가는나방상과와 집나방상과, 그리고 특히 곡식좀나방상과는 주요 연구 대상이 될 것으로 보인다. 또 다른 연구 대상으로는 파생이문군 내에 또는 피용군 내에 위치한 빨나방상과를 필두로, 털날개나방상과 및 관련 상과들의 진화계통상의 위치를 파악하는 일일 것이다. 특히 Kawahara et al. (2023)의 연구 결과가 상위 분류군들 사이의 계통체계의 확립에 획기적인 기여를 하게 됨으로써, 앞으로 나비목의 계통연구는 아마도 계통수의 큰 줄기(deep branch) 보다는 하위 분류군에서의 분기 양상과 계통적 유연관계에 대한 탐구가 중점적으로 이루어질 것을 시사하고 있다

계통학 연구를 통해 도출된 정확한 계통수는 형태, 유전, 생리 및 생태적 진화 패턴과 형성 체계를 알 수 있게 하는 바탕을 제공한다. 예컨대, 밤나방과에는 유형1 페로몬과 유형2 페로몬의 사용이 혼재되어 있다고 알려졌으나, 최근 밤나방상과가 계통분석 결과, 밤나방과(Noctuidae)와 태극나방과(Erebidae)로 나뉘면서(Zahiri et al., 2012) 유형1 페로몬은 밤나방과에서, 그리고 유형2 페로몬은 태극나방과에 속함을 알게 되었다는 사실은 곧 장거리 교배 페로몬의 생화학적 다양화에 대한 연구에 계통진화가 그만큼 중요하다는 것을 깨닫게 하는 것이다(Mitter et al., 2017). 그런 점에서 앞으로 더 많은, 그리고 더 유용한 데이터의 확보 및 분석을 통한 계통체계 확립이 추진될 것이며, 이러한 대용량 정보에 기반한 연구는 전세계 학자들의 협력과 노력이 함께 이루어져야 가능할 것으로 판단된다. 한편, 계통수라는 커다란 줄기와 가지에서 말단쪽 분류군들 또한 계통수의 완성을 위해 필요한데, 이 부분에서 작지만 상세한, 나름 길지 않은 시간 동안에 일어난 진화적 역사(종 분화 및 계통지리학적 분포 양상 등)를 잘 반영할 수 있는 계통 연구들이 필요할 것이다.

결국 나비목에 대한 계통 연구는 과거에서 현재에 이르는 시간 속을 여행하게 하지만 이는 또한 미래를 위한 투자일 것이다. 이 글의 마무리는 이 리뷰의 작성을 시작한 지 얼마 안 된 2024년 2월, 75세를 일기로 작고한 저자의 영원한 지도교수, Dr. Charles Mitter의 2017년 리뷰 논문의 마지막 문장으로 정리한다.

“Phylogeny-enabled study of lepidopteran evolution is a limitless enterprise for the future”.

참고문헌

- Bazinet, AL, Mitter KT, Davis DR, van Nieuwerkerken EJ, Cummings MP, Mitter C. 2017. Phylotranscriptomics resolves ancient divergences in the Lepidoptera. *Syst. Entomol.* 42(2):305–316.
- Breinholt JW, Earl C, Lemmon AR, Lemmon EM, Xiao L, Kawahara AY. 2018. Resolving relationships among the megadiverse butterflies and moths with a novel pipeline for anchored phylogenomics. *Syst. Biol.* 67(1):78–93.
- Cho S, Zwick A, Regier JC, Mitter C, Cummings MP, Yao J, Du Z, Zhao H, Kawahara AY, Weller S, et al. 2011. Can deliberately incomplete gene augmentation improve a phylogeny estimate for the advanced moths and butterflies (Hexapoda: Lepidoptera)? *Syst. Biol.* 60(6):782–796.
- Davis DR. 1999 [1998]. The monotrysian Heteroneura, Ch.6., pp. 65–90. In: Kristensen NP, editor. *Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics, and Biogeography. Handbook of Zoology. Volume IV, Arthropoda: Insecta. Part 35: 491 pp.* Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- Dugdale JS, Kristensen NP, Robinson GS, Scoble MJ. 1999 [1998]. The smaller microlepidoptera grade superfamilies, Ch.13., pp. 217–232. In: Kristensen NP, editor. *Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics, and Biogeography. Handbook of Zoology. Volume IV, Arthropoda: Insecta. Part 35: 491 pp.* Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- Heikkilä M, Mutanen M, Wahlberg N, Sihvonen P, Kaila L. 2015. Elusive ditrysian phylogeny: an account of combining systematized morphology with molecular data (Lepidoptera). *BMC Evol. Biol.* (currently *BMC Ecol. Evol.*) 15:260.
- Kawahara AY, Plotkin D, Espeland, M, Meusemann K, Toussaint EFA, Donath A, Gimmich F, Frandsen PB, Zwick A, dos Reis M, et al. 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. *PNAS* 116(45):22657–22663.
- Kawahara AY, Storer C, Carvalho APS, Plotkin DM, Condamine FL, Braga MP, Ellis EA, St Laurent RA, Li X, Barve V, et al. 2023. A global phylogeny of butterflies reveals their evolutionary history, ancestral hosts and biogeographic origins. *Nat. Ecol. Evol.* 7:903–913.
- Kristensen NP. 1999 [1998]. The non-glossatan moths, Ch.4., pp. 41–50. In: Kristensen NP, editor. *Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics, and Biogeography. Handbook of Zoology. Volume IV, Arthropoda: Insecta. Part 35: 491 pp.* Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- Kristensen NP, Skalski AW. 1999 [1998]. Phylogeny and palaeontology, Ch.2., pp. 7–26. In: Kristensen NP, editor. *Lepidoptera, moths and butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics, and Biogeography. Handbook of Zoology. Volume IV, Arthropoda: Insecta. Part 35: 491 pp.* Walter de

Gruyter, Berlin, New York.

Mayer C, Dietz L, Call E, Kukowka S, Martin S, Espeland M. 2021. Adding leaves to the Lepidoptera tree : capturing hundreds of nuclear genes from old museum specimens. *Syst. Entomol.* 46:649–671.

Microlepidoptera. 2023, Oct. 16. In Wikipedia. [accessed 2024 July 1]. <https://en.wikipedia.org/wiki/Microlepidoptera>.

Mitter C, Davis DR, Cummings MP. 2017. Phylogeny and Evolution of Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 62:265–283.

van Nieukerken EJ, Kaila L, Kitching IJ, Kristensen NP, Lees DC, Minet J, Mitter C, Mutanen M, Regier JC, Simonsen TJ, et al. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *In*: Zhang, Z.-Q. (ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa* 3138:212–221.

Regier JC, Mitter C, Zwick A, Bazinet AL, Cummings MP, Kawahara AY, Sohn JC, Zwickl DJ, Cho S, Davis DR, et al. 2013. A Large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the insect order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE* 8(3):e58568.

Regier JC, Mitter C, Kristensen NP, Davis DR, van Nieukerken EJ, Rota J, Simonsen TJ, Mitter KT, Kawahara AY, Yen SH, et al. 2015. A molecular phylogeny for the oldest (nonditrysian) lineages of extant Lepidoptera, with implications for classification, comparative morphology and life-history evolution. *Syst. Entomol.* 40:671–704.

Zahiri R, Holloway JD, Kitching IJ, Lafontaine JD, Mutanen M, Wahlberg N. 2012. Molecular phylogenetics of Erebidae (Lepidoptera, Noctuoidea). *Systematic Entomology* 37(1):102–124.

박규택. 2015. 숨겨진 생명체들 -나방 신종 500여 종을 찾아서-. 정행사, 서울. 355pp.

조수원. 2015. 나비목(Lepidoptera)의 새로운 계통분류체계. *In*: 박규택. 숨겨진 생명체들 -나방 신종 500여 종을 찾아서-. 정행사.

한국곤충학회, 한국응용곤충학회. 1994. 한국곤충명집. 건국대 출판부. 744 pp.

한국곤충학회, 한국응용곤충학회. 2021. 한국곤충명집. 한국응용곤충학회, 한국곤충학회. 1058 pp.

영문초록

Title:

Current Phylogenetic Systematics of Lepidoptera: Innovative changes in the last 10 years

In Memory of Dr. Charles Mitter

Abstract:

About 10 years ago, I reviewed the systematic classification system of Lepidoptera to provide an opportunity to re-establish the domestic Lepidoptera classification system. Afterward, high-level phylogenetic research results targeting the entire Lepidoptera were reported, especially through the development of techniques for obtaining genetic sequence information, the acquisition of key data and data massification, and rapid and efficient analysis methods. Accordingly, based on these, I have updated the evolutionary systematic classification system of Lepidoptera, along with an explanation of the evolutionary elements, and also present an opinion on the direction of future research.

Authors: Cho, Soowon^{1*}

Affiliation: Department of Plant Medicine, Chungbuk National University, Cheongju, 28644, KOREA

Corresponding author: *chosoowon@gmail.com