

섬 熔岩洞窟 生物의 進化**

— 昆蟲을 中心으로 —

李 炳 勛*

火山섬인 제주도에는 熔岩동굴이 많이 알려져 있다. 일반적으로 섬이 새로 생긴 이후에는 여러가지 외부 생물들이 새로 침입해와 適應放散이라는 진화과정을 거쳐 새로운 種들을 출현시킨다. 더우기 제주도는 화산분출로 생긴 후에 이차적으로 동굴이 많이 형성된 것으로 생각되므로 섬에 들어온 생물들이 또다시 동굴내부로 침입하여 거듭 적응방산의 진화를 수행한 장소가 된다. 따라서 이 섬의 용암동굴 생물은 진화의 과정과 기작을 이해하는데 매우 중요한 연구재료가 되며 이와같은 관점의 연구사례와 극적발견들을 하와이 제주도에서 볼 수 있다(Howarth, 1987; Simon, 1987).

일반적으로 지하 생태계에는 광선이 없고 기온은 10°C 정도이나 외부 年平均 기온에 가깝고 습도는 95~100%로 비교적 日中, 年中 변동이 없는 것이 특징이다. 더우기 營養源이 매우 희박한 점은 생물의 서식을 어렵게 만드는 결정적인 요인이 되고 있다.

이러한 물리적 조건은 특히 용암동굴의 경우 그 연령에 따라 다소 차이를 나타낸다. 그러나 이러한 不利한 조건에도 불구하고 동굴 내에는 多少間에 여러 가지 小形동물들과 박쥐류 등이 살고 있는데 이 가운데 동굴 내에서

* 全北大 生物教育科 教授

** Evolution of Island Lava Cave Organisms

Lee, Byung Hoon

Dept. of Biology Education

Jeonbuk National University, Jeonju 560-756, Korea

生活史를 모두 보내는 이른바 “眞洞窟性” 동물은 외부의 近緣生物들과는 형태, 생리 및 발생에서 매우 다른 양상을 보이고 있다.

이와 같은 眞洞窟性動物이 나타내는 특징 몇가지를 들어보면 첫째로, 이들에게는 눈이 퇴화되거나 없으며 다른 감각기관도 소실되는 경우가 많다.

필자가 강원도 영월, 정선 지역의 동굴에서 채집한 ‘굴가시톡토기’는 보통 7개 있어야 할 홑눈이 모두 퇴화되어 완전한 장님이었다.

둘째로, 이들은 더듬이나 강모가 더 길게 발달되어 있다. 이것은 앞서 눈이 없어지는 현상과는 상대적으로 발달된 상태를 말한다. 필자가 강원도에서 채집한 ‘가시톡토기’라는 한 신종 곤충에서는 여섯 번째 배 마디의 강모가 몸길이의 3분의 1을 넘게 길었다(Lee, 1974).

더우기 영월고씨굴에서 처음 보고되고(Yosii, 1966) 필자가 그후 정선의 산호동굴에서 채집한 굴톡토기(*Gulgastrura reticulosa*)는 다른 토크토기에 있는 감각기관들(눈, 제 3 절감기, 촉각후기)이 완전히 소실되어 있는 반면에 다른 토크토기에는 없는 첨단기관이 촉각말단에 매우 발달되어 있음을 볼 수 있었다.

세째로, 이들에게는 몸의 색소가 없다. 그래서 내장의 여러 기관이 보일 만큼 맑다.

이 밖에도 날개가 퇴화되어 없어졌거나 다리가 길어지고 몸집이 매우 길쭉해지는 등의 차이를 볼 수 있다.

이러한 외부 형태적 변화 이외에 더욱 흥미로운 것은 이들의 산란, 수명, 행동태위이다. 딱정벌레에서 연구된 바에 의하면, 동굴入口 가까운 곳에 사는 好洞窟性的 *Bathysciola*는 한 번에 10여개 이상의 알을 낳고, 알·애벌레·번데기·성충의 구분이 확실한데 반해 진동굴성 딱정벌레인 *Speonomus*는 꼭 1개의 비교적 큰 알을 낳고 애벌레도 겹질을 쓴 상태로 있다가 번데기의 시기로 직접 옮겨지는 특이한 생활사를 나타낸다는 것이다. 이른바 K-전략가로서 산란수가 적은 이들은 발생에 걸리는 기간도 길어서 보통 옆새우의 경우 2~3주만에 성체가 되는데 비해 동굴산 종류에서는 70~90일이 걸려 거의 4배가 걸리며 이들의 수명도 보통 옆새우의 성체는 보통 1년 반을 사

나, 동굴산은 10년 이상을 산다는 것이 알려졌다. 극단적인 예로, 프랑스 지하동굴연구소의 실험실에서 산란 부화되었던 양서류인 *Proteus*는 11년이 지나도록 성체에 이르지 못하였다는 보고가 있다. 또 가장 극적인 경우로 미국 알라바마주의 Shelta 동굴산인 가재 1종은 그 성장 속도로 보아 생식 시기에 이르려면 105년이 걸릴 것이라는 추정이 나와 있다(Culver, 1982).

한편 필자는 앞서 언급한 굴톡토기의 탈피과정을 조사한 바 있는데 탈피 주기가 9.5°C에서 약 110일로서 이제까지의 동굴산톡토기 기록의 약 2배가 되는 긴 기간을 갖는다는 것을 알아냈다(Lee & Thibaud, 1987).

이러한 洞窟生物이 출현되는 地下환경으로서의 동굴은 일반적으로 入口, 薄明帶, 그리고 暗帶로 나뉘며 이 암대는 다시 移行部와 深部로 나뉜다. 薄明帶는 동굴入口에서 가까운 곳으로, 광선이 희미하고 생물상이 풍부하다. 移行部는 캄캄하긴 하나 온도 변화가 있으며 외부로 출입하는 동물들("好洞窟性")이 산다. 그러나 특히 동굴생태계에 많이 볼 수 있는 眞洞窟性動物은 캄캄한 것은 물론 온도와 습도가 매우 균일한 深部に 산다. 그리고 이들은 주로 동굴의 바닥, 고인 물, 흐르는 물, 그리고 돌틈 사이에 산다. 이들에게는 영양원은 지하수와 고인 물 속의 플랑크톤 그리고 외부로부터 천정을 통해 내려온 나무뿌리와 入口를 통해 들어온 각종 유기물, 무기물들이 되며 가장 큰 몫으로는 박쥐똥, 즉 구아노가 된다.

한 동굴에 얼마나 많은 종류의 생물이 사느냐는 侵入과 絶滅사이에 어떤 균형을 이루느냐에 달려 있다. 동굴형성의 初期는 주로 地下溶解단계이므로 생물의 동굴내 침입은 별로 일어나지 못한다. 외부와의 연결이나 동굴과 동굴 사이의 연결이 거의 없어서 들어간 생물이라도 이동을 거의 못한다. 그러나 외부와, 그리고 동굴들 사이에 상호 연결이 다소 이뤄지기 시작하는 동굴형성의 중간단계의 경우에는 진동굴성동물의 출현을 가장 많이 볼 수 있다. 그러나 이 보다 좀 더 오래되면 동굴 내부가 침식으로 細分되나 퇴적물로 메워지고 또 여기 저기 천정이 꺼져서 외부동물이 침입하기는 쉬워지고 먹이 침투가 많아지나 동굴들 사이의 연결이 막힐 뿐 아니라 동굴 내부 환경상으로 변화가 심해져서 진동굴성동물의 생성은 어려워진다.

진동굴성동물이 동굴들 사이를 이동하느냐 앉느냐는 주로 몸의 크기에 따라 좌우되는데 작은 종류일수록 지하수의 細流를 따라, 또는 바위 틈새를 따라 쉽게 이동한다. 그 예로 응애, 특토기, 옆새우 따위를 들 수 있고 그래서 이들은 비교적 분포범위가 넓은 것이 보통이다. 반면에 몸이 큰 종류는 그렇지 못하다. 어찌면 이들에게서 큰 형태적 분화를 볼 수 없을 경우 이것은 곧 이들이 사는 동굴들이 서로 연결되어 있음을 뜻한다. 반대로 현저한 형태적 분화를 볼 수 있다면, 그 정도는 곧 이 동굴들이 얼마나 오랫동안 서로 차단되어 있었는지를 말하는 指標가 될 수 있다.

결국 진동굴성동물군집의 구성은 동굴간의 연결이 어떻게 되어 있으며 침입과 절멸의 균형상태가 어떻게 되어 있느냐에 달려있다고 할 수 있다.

어쨌든, 동물이 “安定된” 동굴생태계로 침입하면 변화가 많은 환경조건에 적응할 능력은 이미 선택되지 않는다. 따라서 일단 유전적 변이성의 감소와 개체군 크기의 저하 그리고 생식율과 대사조절 능력의 감소가 뒤따르면서 자연히 수명과 발생속도의 연장 현상이 일어난다는 가설을 세울 수 있다. 미국의 Poulson과 White는 이 가설을 통가리 科(Amblyopsidae)의 진동굴성 魚類 *Amblyopsis*와 好洞窟性으로 그의 근연종인 *Chologaster*를 비교하여 입증한 바 있다. 즉 진동굴성의 *Amblyopsis*는 호동굴성의 *Chologaster*보다 적은 수의 알을 낳으나 알의 크기는 훨씬 컸으며 따라서 발생 기간이 훨씬 길었다고 한다. 더우기 *Amblyopsis*는 도피반응도 보이지 않았고 대사 속도도 水溫을 10°C에서 15°C로 올리는데 따라 근연종은 1~2배 올라가는 데 비해 4배가 올라갔으며, 먹이 찾기에 있어서 5리터 水槽에 10마리의 물벼룩을 넣었을 때 먹이를 첫번째로 찾은 것은 호동굴성의 *Chologaster*였으나 100리터 수조에 단 한 마리의 물벼룩을 넣었을 때 이를 먼저 찾아낸 것은 진동굴성의 *Amblyopsis*였음을 관찰하고 기능형태적으로 후자가 전자에 비해 體表에 感丘(neuromast)와 접촉수용기(tactile receptor)를 많이 갖고 조정중추로서의 뇌도 훨씬 크다는 사실과 對應됨을 알게 되었다.

그러면 이렇게 특이한 생물은 어떻게 시작된 것일까? 이에 대한 종래의 몇 가지 학설 가운데 하나는(Barr, 1968) 그 기원을 3단계로 구분하고 있다.

즉 먼저 인접동굴들에 사는 好洞窟性들이 地表生物들의 前適應過程을 통해서 나타나는데 이들은 外部地表集團들을 통해 유전적으로 상호 연결되어 있어 여전히 동일한 유전자 풀에 속하며 비교적 높은 變異性을 보인다. 다음은 外部의 地表集團이 絶滅됨으로써 동굴 내 집단은 격리되고, 따라서 同系交配만 일어나 변이성이 낮아진다. 마지막의 제 3 단계는 그 전단계의 집단에서 epigenotype의 재구성이 일어나 동굴환경에 보다 긴밀한 적응이 일어나고 따라서 동굴환경의 수용능력이 허락하는 個體群 크기에 따라 변이성의 증가가 일어난다. 이 때 生殖隔離가 이루어진다.

이러한 모형에서 제시되는 제 3 단계와는 다르게 Poulson과 White는 유전적 변이성이 동굴환경에서의 강력한 安定性 選擇으로 인해 낮은 수준을 계속 유지한다고 주장한 바 있다(Poulson and White, 1969). 그러나 異型接合性(heterozygosity)의 수준이 개체군의 크기와 진화시간, 그리고 bottle neck에 좌우된다는 neutralist model에 의하여 동굴생물의 유전적 변이성에 대한 예언이 가능하며 이 가운데 개체군의 크기와 이형접합성의 관계에 대해서는 $He = 4Ne\mu / (4Ne\mu + 1)$ 식 (He : 이형접합성, Ne : 효과 개체군 크기, μ : 돌연 변이율)에 따라 이태리의 Sbordoni 등이 동굴 귀뚜라미 *Dolichopoda*를 재료로 15개의 효소유전자좌에 대한 조사를 시행하여 이형접합성과 개체군 크기 사이에는 유의 있는 상관성이 있다는 점을 확인하였다(Sbordoni et al., 1982). 그 후 그들은 이형접합성의 bottle neck 시기와의 관계에 대해서도, 그리고 진화기간, 즉 동굴동물 개체군의 연령과 이형접합성과의 관계에 대해서도 역시 긴밀한 상관성이 있음을 확인하여 동굴동물의 연령 즉, 진화시간으로 그 생물의 이형접합성의 수준을 예측할 수 있음을 알아냈다. 이러한 일련의 자료는 앞에 언급한 Poulson 및 White의 가설을 부정하고 Barr와 neutralist의 이론을 지지하는 결과를 나타내고 있다. 그러나 Barr의 모형 가운데 제 2 단계가 말하는 遺存種으로서의 起源說에 대해서는 최근 Howarth가 하와이 諸島에서 熔岩洞窟생물을 연구한 자료를 토대로 부정적인 견해를 표명한 바 있다(Howarth, 1973, 1982). 즉, 진동굴성생물의 형성은 반드시 氷河 등에 의한 외부집단의 절멸을 전제하는 것은 아니라는 것이다. 즉, 비교적 어린

용암동굴에 서식하는 진동굴성동물들을 보면 매우 가까운 근연종들이 외부 地表에 아직도 살고 있어 결코 遺存種일 수 없으며 진화의 다른 경우에서와 같이 適應의 移動(adaptive shift)에 의해 진화되었음이 틀림없다는 것이다. 결국 우리는 동굴생물의 기원과 種分化문제에서 종래의 학설이 새로운 정보와 관점으로 일부 수정되고 있음을 엿보고 있다. 한편 Howarth는 최근 Hawaii의 용암동굴 생물의 기원은 열대림토양서식종과 耐風性(aeolian)종들의 前適應에 있다는 주장을 제안하였다(Howarth, 1987).

일반적으로 대륙에서 멀리 떨어진 섬은 지리적 격리, 그리고 화산섬인 경우엔 용암의 퇴적으로 인해 생물 서식에 부적합한 환경을 만들고 절지동물의 경우 자연히 간극에 적응한 생물들을 둔화시키고 용암동굴 형성에 따라 다시 지하 환경적응동물을 만들어내는 “자연의 실험실”이 되고 있다.

이밖에 포식자의 결여와 지형의 복잡성 등이 생태적 지위의 다양화를 가져와 섬에 새로 침입한 여러가지 생물들의 적응방산을 효과적으로 유도하고 있다. 그 실례로 하와이 제도의 固有種으로서 초파리(*Drosophila*)는 약 350 종이 알려져 있는데(Simon, 1987) 이것은 전세계 초파리의 약 1/4을 나타내고(Kaneshiro & Boake, 1987) 게다가 그 대부분이 하와이 고유종임을 들 수 있다. 이밖에 하와이에는 꿀새(honey creeper)가 43종이 보고되어 있는데 이것은 Galapagos 제도의 방울새의 14종보다 훨씬 큰 방산진화를 나타내고 있다.

이밖에 하와이 제도에서는 앞에서 말한 초파리와 꿀새 이외에도 여러가지 생물에서 높이 固有度(endemism)를 나타내고 있다. 즉 고사리류는 고유도가 65%에 그치나 현화식물은 94%, 담수산 연체동물은 99%, 곤충 역시 99%, 새도 99%(모두 인위적으로 도입된 종을 제외했을 경우)를 나타냈다(Dobzhansky *et al.*, 1977).

이렇듯 동굴생물의 형태와 생물학은 특수한 생태계와 정교한 진화적 메카니즘에 의해 동굴이라는 “自然의 實驗室”에서 형성, 유지되어 오고 있다. 그러나 이러한 귀중한 학술자료가 우리나라의 경우 어떻게 방치되고 있는가를 보자. 필자는 한국의 동굴생물 자원의 학술적 가치와 그 대책에 대해 자

연보존(14호, 31호)(李, 1976, 1980, 1985)과 기타誌(「자연보호」 11호)(李, 1981)에서 이미 논의 한 바 있거니와 남한의 동물상이 조사된 것은 석회암 동굴 125개소와 제주도의 용암동굴 32개소로서 모두 157개소이며 알려진 동물은 12綱 34目 212種이라는 集計가 있다(南宮, 1979). 이 밖에 眞菌類 등 40여종과 약간의 地球細菌類가 보고된 바 있다. 한편, 필자가 조사한 바에 의하면 이른바 地下性動物에 대한 연구보고는 약 50편이고 그 가운데 분류군별 책임분류자가 명시되고 참고문헌이 인용되는 등의 학술보고는 33편에 불과하였으며 이렇게 同定된 동물은 7綱 53科 109種으로 종합된 바 있다(李, 1974, 1978). 이들 보고 33편 가운데 27편은 日, 獨, 美, 英, 佛 및 폴란드의 6個 외국학자들에 의해 발표된 것이다. 이것은 1930년에 일본학자 모리(森)씨가 平北 寧邊의 鍊龍窟을 답사 발표한지 반세기가 지난 이 시점에서 우리나라의 동굴생물학 발전이 얼마나 지체된 상태에 있는가를 단적으로 나타내주고 있다.

이제 다시 이제까지 확인된 한국산 동굴동물 110여종을 살펴보면 이른바 眞洞窟性이 약 55%에 이르고 신종 비율은 58%, 그리고 남한 고유종이 역시 58%로서 결국 보고된 종의 과반수가 동굴 밖에서는 물론 우리나라 이외에는 그 서식이 알려지지 않은 우리나라 고유종들이다. 이렇게 높은 고유도를 나타내는 것은 앞서서도 언급한 바와 같이 侵入, bottle necking, 격리에 의한 종분화 현상에 의한 것으로 생각되고 있다.

한편 제주도에 조사된 용암동굴 32개소에서는 19목 81종의 동물이 확인되었는데 그 가운데 37%인 30종이 진동굴성으로 알려졌다(남궁, 1971). 이에 관련하여 일본의 Ueno는 제주도 용암동굴생물에 대해서는 아직 연구가 미흡하므로 특히 제주도 북쪽 동굴에 대한 조사가 요구된다고 하였다(Ueno, 1973).

이러한 관점에서 볼때 제주도는 섬으로서의 생물의 다양성과 진화의 실험장으로서 연구되어야 할 지역일뿐 아니라(Gorman, 1979) 남방계와 북방계 동물이 전파되어 공존하는 장소로서 연구의 여지가 매우 큰 곳이다. 이밖에 제주도 연안을 따라 많이 발달되어 있을 것으로 보이는 海蝕洞窟에 대한 생

때, 분류 및 진화 생물학적 연구 역시 앞으로의 큰 과제가 아닐 수 없다. 이러한 도서 생태계 연구의 실례로 하와이에는 The Hawaiian Evolutionary Biology Program이 있어 하와이 대학을 중심으로 활발히 연구사업이 진행되고 있으므로 이를 참고함이 좋을 것 같다(Simon, 1987).

결국 이러한 지하환경은 모두 귀중한 학술자료들을 만들어내는 “자연의 실험실”이므로 동굴이 잘 보존되고 연구되어야 함은 너무나 당연한 과제가 아닐 수 없다. 이러한 동굴생물의 출현과 進化機作을 연구하기 위해서는 동굴 내 種間 및 種內變異와 集團구성 및 動態에 관한 분류와 생태적인 연구가 先行되어야 하며, 아울러 保存에 관한 연구가 적극 이뤄져야 할 것이다.

참 고 문 헌

- Barr, T.C. Jr. 1968. Cave ecology and the evolution of troglodites. *Evol. Biol.* 2:35-102.
- Culver, D.C. 1982. *Cave Life: Evolution and Ecology*. Harvard Univ. Press. p.189.
- Gorman, M. 1979. *Island Ecology*. Chapman & Hall Ltd., London. p.79.
- Howarth, F.G. 1973. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 1. Introduction. *Pac. Ins.* 15, 1:139-151.
- Howarth, F.G. 1982. Bioclimatic and geologic factors governing the evolution and distribution of Hawaiian cave insects. *Entomol. Gen.* 8, 1:17-26.
- Howarth, F.G. 1987. Evolutionary ecology of aeolian and subterranean habitats in Hawaii. *TREE.* 2, 7:220-223.
- Kaneshiro, K.Y. and C.R.B. Boake. 1987. Sexual selection and speciation: issues raised by Hawaiian *Drosophila*. *TREE.* 2, 7:207-212.
- Lee, B.-H. 1974. Etude de la faune coréenne des insectes Collembolés. V. Inventaires des grottes de Corée et étude sur les Tomoceridae cavernicoles avec la description d'une nouvelle espèce. *Ann. Spéléol.* 29, 3:403-418.
- Lee, B.-H. and J.-M. Thibaud. 1987. A critical review of the taxonomy of *Gulgastrura reticulosa* (Collembola: Hypogastruridae), a cave springtail from Korea. *Syst. Entomol.* 12:73-79.

- 李炳勛, 1976. 洞窟資源의 保護와 對策, 자연보존, 14:1-3.
- 李炳勛, 1980. 우리나라 洞窟生物의 現況과 保存對策, 자연보존, 31:21-25.
- 이병훈, 1981. 동굴생물은 왜 보호되어야 하나? 자연보호, 11:64-70.
- 李炳勛, 1985. 洞窟生態系와 洞窟生物의 進化, 자연보존 52:4-7.
- 南宮煥, 1971. 제주도용암동굴의 동물군집에 대하여, 청운, pp.24-41.
- 南宮煥, 1979. 韓國의 洞窟生物, 文化財, 12:141-148.
- Poulson, T.L. and W.B. White. 1969. The cave environment. *Science*. 165, 3897:971-980.
- Sbordoni, V. 1982. Advances in speciation of cave animals. *In: Mechanisms of Speciation*. 219-240. Proc. Int. Meeting on Mechanisms of Speciation. (Ed.) C. Barigozzi. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Simon, C. 1987. Hawaiian evolutionary biology: an introduction. *TREE* 2, 7:175-178.
- Ueno, S.-I. 1976. Actes du 6e Congrès international de Spéléologie. Olomouc-CSSR. (Ed.) V. Panos. pp.237-242.
- Yosii, R. 1966. Results of the Speleological survey of South Korea 1966. IV. Cave Collembola of South Korea. *Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo*. 9, 4: 541-561.