

섬기린초에서 엽록체 DNA 염기서열의 종내 변이와 지리적 분포 양상 연구

이 웅 · 박재홍*

경북대학교 자연과학대학 생물학과 및 울릉도 · 독도 연구소

Intraspecific sequence variation of *trnL/F* intergenic region (cpDNA) in *Sedum takesimense* Nakai (Crassulaceae) and aspects of geographic distribution

Woong Lee and Jae-Hong Pak*

Department of Biology, College of Natural Science, Kyungpook National University, Daegu 702-701, Korea
Research Institute for Dokdo and Ulleungdo Island, Kyungpook National University, Daegu 702-701, Korea

(Received 27 July 2010 : Accepted 8 September 2010)

적 요: 우리나라의 울릉도와 독도에 분포하는 한국특산종인 섬기린초는 해안암석지대를 터전으로 넓게 분포하여 울릉도 생태계의 중요한 부분을 차지하고 있다. 본 연구는 섬기린초에 대한 엽록체 DNA의 *trnL/F* intergenic spacer 염기서열을 총 32개체에 대하여 조사하였다. 그 결과, 정렬된 염기서열 중 하나의 6-bp indel (-ATTCAC-)에 의하여 두 개의 type (TYPE01: 297bp과 TYPE02: 291bp)을 확인하였다. 확인된 두 개의 엽록체 DNA type은 울릉도와 독도에서 뚜렷한 지리적 분포양상을 보여주었다. TYPE01은 울릉도(15개체)에서만 관찰되었고 TYPE02는 울릉도(12개체)와 독도(5개체)에서 확인되었다. 섬기린초는 하나의 6-bp indel에 의하여 서로 다른 두 개의 엽록체 DNA haplotype이 확인되고 뚜렷한 지리적 분포양상을 보여주기 때문에, 울릉도와 독도에 자생하는 개체군 내에 진화적으로 서로 다른 두 개의 계통이 있음을 추정할 수 있고 울릉도와 독도 간 원거리 분산 기작의 가능성을 지지하였다.

주요어: 섬기린초, *trnL/F* intergenic spacer, haplotype, 지리적 분포양상, 원거리 분산

ABSTRACT: Sequences of the *trnL/F* intergenic spacer of chloroplast DNA were used to investigate the intraspecific evolution and phylogeography of *Sedum takesimense* (Crassulaceae). The *trnL/F* intergenic spacer sequences from 32 individuals of *S. takesimense* were either 291 bp (17 samples “without indel” in the following) or 297 bp (15 samples “with indel 1”) in length due to an indel of 6 bp. Two main cpDNA haplotypes were detected within *S. takesimense*. The haplotype with indel was found on Ulleung Island and without indel on Ulleung Island and Dok Island. This confirmed the existence of two cpDNA lineages with different geographical distributions. The cpDNA sequence analysis also suggested a putative long-distance dispersal event between Ulleung Island and Dok Island.

Keywords: *Sedum takesimense*, *trnL/F* intergenic spacer, haplotype, intraspecific evolution, phylogeography, long-distance dispersal

섬기린초(*Sedum takesimense* Nakai)는 돌나물과(Crassulaceae) 돌나물속(*Sedum* L. 1753)에 속하는 다년생 초본으로서 우리나라 울릉도와 독도에 분포하는 특산식물종이다(Nakai, 1919;

Chung and Kim, 1989). 돌나물속은 북반구 전역에 분포하고 내건성 및 내한성이 강하며 왕성한 번식력으로 군집을 이루어 자라는 특징을 보인다(Ohba, 1978). 섬기린초는 주로 울릉도 전 지역에 해안가를 따라 고르게 분포하고 있으며 바위틈과 암석지에서 군락을 이루어 쉽게 관찰된다. 독도에서는 동도의 해

*Author for correspondence: jhpak@knu.ac.kr

안경비대 막사 주변으로 넓은 자생지를 형성하는 반면 서도에서는 물골지역의 경사면에서 소수의 개체만이 육안으로 확인이 가능하다. 서도의 경우, 동도와 비교하여 꿩이갈매기의 서식지와 배설물에 의하여 생육환경이 좋지 못하고 경사면의 토양유실에 의하여 소멸될 가능성이 높은 것으로 판단된다.

울릉도는 한반도에서 동쪽으로 140 km 떨어진 동쪽 바다에 위치하고 관속식물은 약 550-650종으로 그 중 특산식물은 30여 종이 자생하는 것으로 보고되고 있다(Yang, 1956; Oh, 1978). 독도는 울릉도에서 동남쪽으로 89 km 떨어져 있으며 관속식물은 약 48분류군으로 조사되었다(Lee et al., 2007). 울릉도와 독도는 각각 200만년과 400만 년 전 신생대 제3기에 해저 화산활동으로 기원된 대양섬으로 지사학적으로 대륙과 한 번도 연결된 적이 없는 것으로 추정된다(Kim, 1985). 그러나 섬이 생성된 이후에 한반도, 중국, 러시아 대륙과 일본 열도에 둘러싸여 있는 독특한 지리학적 위치 때문에 식물의 주요 근원지로부터 다양한 방법의 원거리 이주활동이 가능하여 지금의 독특한 생물학적 환경이 형성되었을 것으로 추정된다.

울릉도, 독도와 같은 대양섬은 섬고유식물의 독특한 생물학적 진화양상과 종분화 과정을 연구하기에 최적의 장소로 평가되어 생물상 및 식생 등에 대한 자료가 축적되어 있다. 최근에는 상기의 대양섬 식물의 진화양상과 종분화 과정을 밝히기 위해 분자생물학, 집단유전학 및 식물지리학적 접근이 시도되고 있다. 하와이섬(Carlquist et al., 2003), 카나리섬(Mort et al., 2002), 보닌섬(Ito et al., 1998) 등은 대표적인 대양섬으로 섬고유식물과 관련된 연구가 수행되었다.

특히 울릉도의 경우는 섬 내에 생육하고 있는 약 30여 종류의 고유 관속식물 대부분이 대륙 선구종의 원거리 분산에 의하여 정착한 후 향상진화(anagenesis)를 거쳐 진화한 것으로 추정되기 때문에 더욱 중요성이 부각되고 있다(Sun and Stuessy, 1998). 전 세계의 주요 대양섬(oceanic island) 가운데 분기진화(cladogenesis)가 우세한 하와이섬, 갈라파고스섬, 카나리섬 등과 달리 향상진화가 절대적인 비율을 차지하는 경우는 지극히 드물다(Sun and Stuessy, 1998; Stuessy et al., 2006).

식물종이 가지는 현재의 분포 패턴은 이주와 멸종의 결과이며(Hewitt, 2000), 돌연변이와 선택, 지리적 격리, 유전자부동 및 유전자확산 등 여러 가지 요인에 의하여 그 유전적 변이의 분포양상이 다양하게 나타난다. 섬고유식물의 연구에서 식물종 및 집단간 유전적 변이를 면밀히 비교하여 지리적 분포 양상과 연결시키면, 관련 종들의 분포 유형의 기원과 이동 경로, 종분화 양상 및 정도 등을 파악하여 진화 역사에 대해 해석이 가능하도록 한다. 엽록체 DNA를 이용한 분자생물지리학적 연구는 유럽과 북미, 일본 등지에 분포하는 식물들의 마지막 빙하기 이후의 이주 경로를 재현하는데 기여하였다(Soltis et al., 1997; Petit et al., 2002). Pfosser et al. (2002, 2006)는 울릉도에 자생하는 특산식물인 섬단풍나무(*Acer takesimense*)와 우산고로쇠(*Acer okamotoanum*)를 대상으로 엽록체 DNA의 염기서열을 이용하여 분자생물지리학적 연구를 수행한 결과, 울릉도의 섬단풍나무는 한반도의 당단풍

나무(*Acer pseudo-sieboldianum* (Paxton) Kom.)를 기원종으로 하여 향상진화 하였을 가능성이 높다는 연구결과를 제시하였으며, 우산고로쇠 역시 한반도의 고로쇠나무(*Acer mono Max.*)에서 유래하였을 가능성이 높다고 하였다. 또한, 섬바디(*Dystaenia takesimana*)는 엽록체 DNA와 AFLP를 이용하여 일본에 자생하고 있는 *Dystaenia ibukiensis*가 울릉도에 유입되어 다양한 유전적 현상을 거친 후 향상진화의 과정을 밟았다는 가설을 제시한 바 있다.

울릉도와 독도의 섬기린초 생육환경은 강풍에 비산되는 해수와 짙은 해수에 의해 늘 염분이 공급되고 토양유실이 심각하여 최악의 여건이라 할 수 있다. 그러나 *Sedum*속 식물은 내건성 및 내한성이 뛰어나고 왕성한 번식력을 가지고 있기 때문에, 섬기린초는 해안암석지대를 터전으로 넓게 분포하여 울릉도 생태계의 중요한 부분을 차지하고 있다(Ohba, 1978; Chung and Kim, 1989). 따라서 섬기린초는 울릉도, 독도 생성이후 유입된 개척식물로서의 충분한 가능성과 가치를 가지고 있다고 판단하여 다음의 연구를 수행하였다.

본 연구는 울릉도와 독도에 자생하는 섬기린초에서 엽록체 DNA 염기서열의 종내 변이를 관찰하고 분자생물지리학적 분포 양상을 파악함으로써 최종적으로 섬고유식물의 진화 역사를 연구하고, 울릉도와 독도의 식물지리학적 중요성과 보존의 필요성을 설명하는데 필요한 기초자료를 제시하고자 한다.

재료 및 방법

재료

섬기린초는 울릉도와 독도(동도, 서도)의 주요 서식지 11개소에 대하여 현지 조사를 수행하였다. 총 32개체를 2006년부터 2009년까지 울릉도(27개체)와 독도(5개체)에서 채집하여 관찰하고 엽록체 DNA 염기서열 분석에 이용하였다. 추가로 이전 형태적 특성(Lee et al., 2003)과 RAPD 분석(Kwon et al., 1999) 등의 연구를 통해 섬기린초와 가까운

Table 1. Numbering and localities of 32 samples of *Sedum takesimense* and of two samples of *S. kamtschaticum* in the analysis of *trnL/F* (cpDNA) sequences.

Sample No.	Species	Localities
TAK01	<i>S. takesimense</i> (섬기린초)	Is. Ulleung, Hyeonpo
TAK02~10	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Namyang
TAK11, 12	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Cheonbu
TAK13, 14, 15	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Seokpo
TAK16, 17, 18	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Nari
TAK19~22	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Taehwa
TAK23	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Naestu-jeon
TAK24~26	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Dodong
TAK27	<i>S. takesimense</i>	Is. Ulleung, Sadong
TAK28~31	<i>S. takesimense</i>	Is. Dokdo, Dong-do
TAK32	<i>S. takesimense</i>	Is. Dokdo, Seo-do
KAM01	<i>S. kamtschaticum</i> (기린초)	Mt. Jiri
KAM02	<i>S. kamtschaticum</i>	Mt. Gaya

유연관계를 나타낸 기린초(*S. kamschaticum*)를 지리산과 가야산에서 각각 1개체를 채집하여 염기서열을 비교하였다 (Table 1). 채집된 개체는 식엽표본으로 제작하여 경북대학교 표본관(KNU)에 보관하였다. 일부 개체는 야장에 이식하여 재배하였다. 표본은 원기재문(Nakai, 1919)과 원색대한식물도감(Lee, 2003), 원색한국기초식물도감(Lee, 1996) 등을 참고하여 동정하였다. 실험에 사용한 모든 개체의 잎은 야외에서 채집한 즉시 silica gel을 이용하여 건조하였다.

DNA 추출

DNA 추출은 생체 및 건조표본을 이용하였다. Plant PCR Kit (SIGMA, USA)을 사용하여 추출하였으며, 모든 과정은 manual을 따라 수행하였다. 추출한 DNA는 1% agarose gel에 전기영동하고 ethidiumbromide (EtBr)로 staining 한 후, UV 조명하에서 밴드를 확인하였다.

PCR

엽록체DNA의 *trnL/F* intergenic region의 증폭을 위하여 template DNA 4 µl, Water (PCR grade) 4 µl, REExtract-N-Amp PCR reaction mix 10 µl, primer *trnL* (5'-AGGGITCAAGTCCCTCTATCCC-3') 1 µl (10 pmol/ul), primer *trnF* (5'-GATTTGAAGTGGTGACACGAGG-3') 1 µl (10 pmol/ul) (Taberlet et al., 1991)를 포함한 총 20 µl의 반응액을 제작하였다. 증폭과정은 95°C에서 3분동안 initial denaturation 시킨 후, 95°C에서 60초의 denaturation, 55°C에서 90초간 annealing, 72°C에서 60초간의 extension으로 이루어지는 thermal cycle을 35회 반복하였으며, 72°C에서 10분간 final extension 과정을 거쳤다. PCR 산물은 1% agarose gel에 전기영동한 뒤, EtBr로

staining하여 밴드를 확인하고, Quick Gel Extraction kit (Invitrogen, USA)을 이용하여 정제한 후 염기서열을 확인하였다. 각각의 개체에 대하여 위의 과정을 2회 반복 수행하였다.

염기서열의 정렬과 분석

Direct sequencing을 통하여 얻어진 섬기린초 32개체, 기린초 2개체의 염기서열을 Clustal X program (Thompson et al., 1997)을 이용하여 정렬하였다. 최종적으로 육안으로 확인하여 염기서열을 결정하였다. *S. takesimensis* 개체들 간에는 단지 한 개의 6-bp indel 차이와 *S. takesimensis* 개체들과 *S. kamschaticum* 개체들 사이에는 한 개의 염기변이를 발견하였기 때문에 통계적인 처리는 적용하지 않았다. *trnL/F* 염기서열의 GenBank accession number는 다음과 같다. HM370512: 291-bp 기린초(KAM01, 02), HM370513: 291-bp 섬기린초(TAK02~05, 08, 14~17, 21, 24, 25, 28~32), HM370514: 297-bp 섬기린초(TAK01, 06, 07, 09~13, 18~20, 22, 23, 26, 27).

결과 및 고찰

울릉도, 독도에 자생하는 섬기린초 32개체에서 엽록체 DNA의 *trnL/F* intergenic spacer 염기서열을 조사한 결과, 정렬된 염기서열 중 76번부터 81번까지 위치하는 하나의 6-bp indel (-ATTAC-)에 의하여 두 개의 type (*S. takesimensis*¹: 297bp와 *S. takesimensis*²: 291bp, 이후 내용에서 TYPE01과 TYPE02로 표시)을 확인할 수 있었다. 가야산과 지리산에서 채집한 기린초 2개체의 *trnL/F* intergenic spacer 염기서열은 291bp로 결정되었으며 정렬된 염기서열에서 6-bp indel을 가지 않고 210번 위치에서 한 개의 염기변이(섬기린초:T/기

	1	60
<i>S. takesimensis</i> ¹	GATTACCTAATCTTTTTCTCATACTCCCGTTTCTTTTCATTAGTGGTTTCAAGCTTATT	
<i>S. takesimensis</i> ²	GATTACCTAATCTTTTTCTCATACTCCCGTTTCTTTTCATTAGTGGTTTCAAGCTTATT	
<i>S. kamschaticum</i>	GATTACCTAATCTTTTTCTCATACTCCCGTTTCTTTTCATTAGTGGTTTCAAGCTTATT	
	61	120
	Indel	
<i>S. takesimensis</i> ¹	ATCTTTCTTATTACATTCACCCTATTATTTTACAAAGAGATCCTATAAAAAATTGGATTTC	
<i>S. takesimensis</i> ²	ATCTTTCTTATTACAC-----CCTATTATTTTACAAAGAGATCCTATAAAAAATTGGATTTC	
<i>S. kamschaticum</i>	ATCTTTCTTATTACAC-----CCTATTATTTTACAAAGAGATCCTATAAAAAATTGGATTTC	
	121	180
<i>S. takesimensis</i> ¹	TCTTTTCACAAACTTAGAAAGTCTAGGAACTGTATAAGACTTTAATAAATACCCTTTCAT	
<i>S. takesimensis</i> ²	TCTTTTCACAAACTTAGAAAGTCTAGGAACTGTATAAGACTTTAATAAATACCCTTTCAT	
<i>S. kamschaticum</i>	TCTTTTCACAAACTTAGAAAGTCTAGGAACTGTATAAGACTTTAATAAATACCCTTTCAT	
	181	240
<i>S. takesimensis</i> ¹	TTTTTTAATTGACATAGCCTCAAGTCATATAGTAAAATTAGACTGATACGGAGAGGATGG	
<i>S. takesimensis</i> ²	TTTTTTAATTGACATAGCCTCAAGTCATATAGTAAAATTAGACTGATACGGAGAGGATGG	
<i>S. kamschaticum</i>	TTTTTTAATTGACATAGCCTCAAGTCATACAGTAAAATTAGACTGATACGGAGAGGATGG	
	241	297
<i>S. takesimensis</i> ¹	TCGGGATAGCTCAGCTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATCCTCGTGTACCAGTTCAA	
<i>S. takesimensis</i> ²	TCGGGATAGCTCAGCTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATCCTCGTGTACCAGTTCAA	
<i>S. kamschaticum</i>	TCGGGATAGCTCAGCTGGTAGAGCAGAGGACTGAAAATCCTCGTGTACCAGTTCAA	

Fig. 1. The *trnL/F* cpDNA sequences obtained from 32 samples of *Sedum takesimensis* and 2 samples of *S. kamschaticum*. *S. takesimensis*¹ sequence with indel; *S. takesimensis*² sequence without indel.

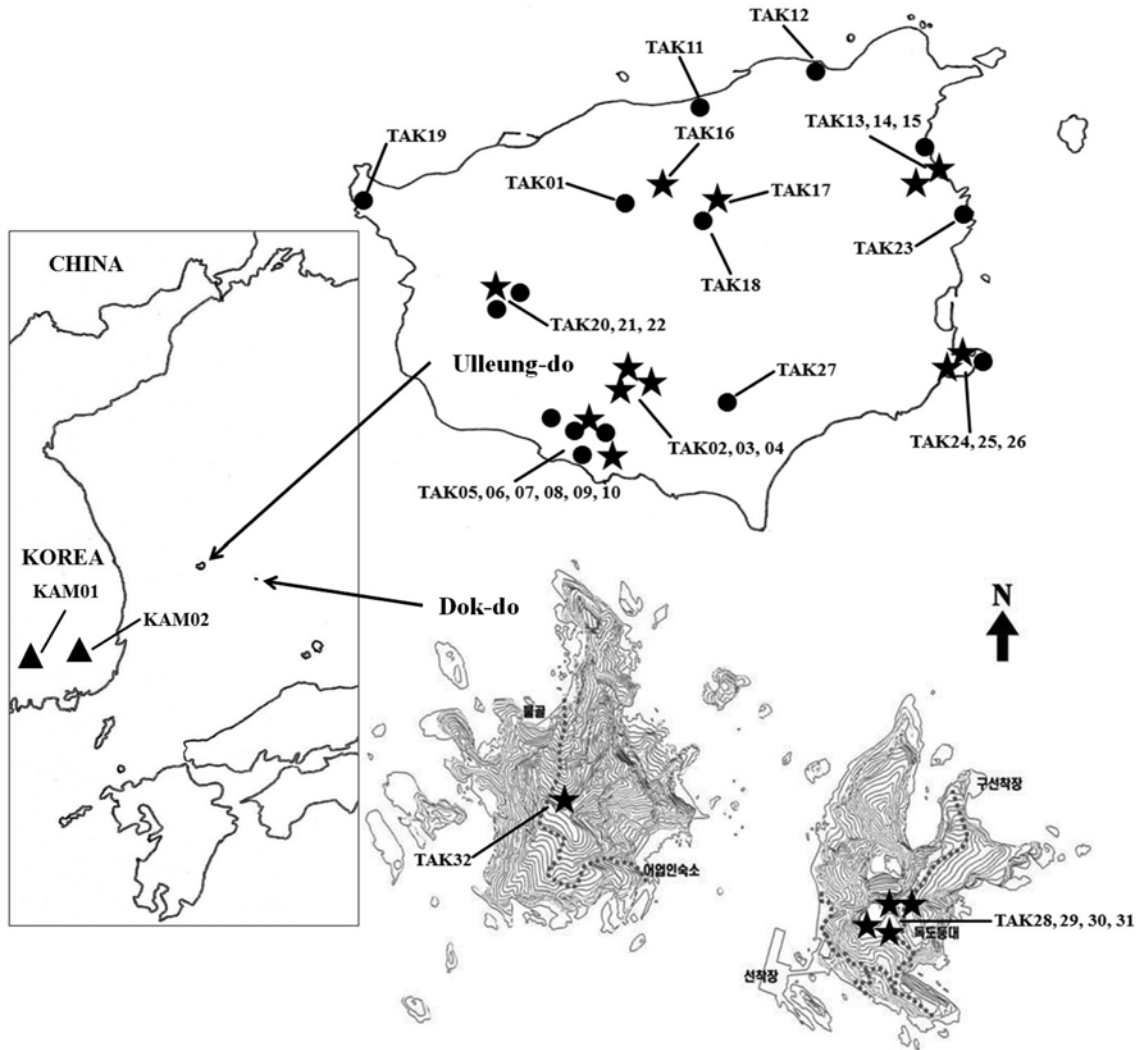


Fig. 2. Localities and distribution of two *trnL/F* cpDNA haplotypes of 32 samples of *Sedum takesimense* (circles or stars) and of 2 sample of *S. kamschaticum* (triangles). Detailed information of samples were listed in Table 1.

린초:C)에 의해 구분되었다(Fig. 1).

섬기린초에서 확인된 두 개의 엽록체 DNA type은 울릉도와 독도에서 뚜렷한 지리적 분포양상을 보여준다(Fig. 2) 6 bp indel 염기서열을 가지는 TYPE01은 울릉도에서 관찰되었고, 6 bp indel 염기서열을 가지지 않는 TYPE02는 울릉도와 독도 개체에서 확인되었다. 6-bp indel 염기서열을 가지는 섬기린초(297 bp, 15개체)는 울릉도의 천부, 나리, 현포, 태하, 석포, 내수전, 도동, 사동, 남양 일대에서 관찰되었다. 6-bp indel 염기서열을 가지지 않는 섬기린초(291bp, 17개체)는 울릉도의 태하, 나리, 석포, 도동, 남양 일대와 독도의 동도, 서도 개체에서 확인하였다.

섬기린초와 연관중에 대한 연구를 살펴보면, Nakai (1919)는 섬기린초에 대하여 가는기린초(*S. aizoon*)의 대형화 된 모양을 하고 있으나 기린초(*S. kamschaticum*)처럼 분지한다는 특징으로 구분하여 한국고유종으로 발표하였다. 이후에 외

부형태학적 연구, RAPD에 의한 분석, 화분분류학적 연구, 엽색체 비교 등의 유연관계 분석을 통해 섬기린초와 연관중에 대한 연구가 이루어져 왔다. *Sedum*속과 가는기린초아속 식물의 형태적 특성에 기초한 연구결과는 서로 다른 분류군 뿐만 아니라 같은 분류군내에서 그리고 같은 집단 내에서도 잎이나 전체적인 외형, 꽃 등의 주요한 식별형질에서 변이가 빈번하게 나타나 종의 경계가 불분명하다고 보고되고 있다 (Chung and Kim, 1989; Kwon and Jeong, 1999; Lee et al., 2003). 형태적 유연관계 분석에서 섬기린초는 속리기린초(*S. zokuriense*), 넓은잎기린초(*S. ellacombianum*)와 함께 기린초의 집단에 포함되는 양상을 보여주고(Lee et al., 2003), 섬기린초 안에서도 다수의 외부형태학적 유형이 관찰되었다(Chung and Kim, 1989). 화분분류학적 연구에서 섬기린초는 화분 표면 무늬가 유선상이며 과립상 돌기가 있으며 발아구연이 없다는 특징으로 애기기린초(*S. middendorffianum*)와 가까운 유

연관계를 나타내었다(Sin et al., 2002). RAPD에 기초한 *Sedum* 속 식물의 유연관계 분석에서는 가는기린초의 일부 집단과 가까운 유연관계를 보여주었으나 기린초, 가는기린초 그리고 섬기린초가 하나의 군으로 포함되어 종을 명확히 구분하기에는 어려움이 있다고 보고되었다(Kwon and Jeong, 1999).

이상의 연구 결과를 종합해 보면, 섬기린초와 관련종들에 대한 지금까지의 연구는 일관성 없는 모습을 보여준다. 이 같은 현상은 가는기린초아속에 속하는 종들은 다양한 배수체 양상을 보이고 유전자교류나 교잡이 종의 한계를 불분명하게 할 수 있는 가능성 때문이다(Amano, 1990; Amano and Ohba, 1992; Lee et al., 2003). 따라서 식물지리학적 분포양상과 이동 경로 등을 파악하고 종분화 양상과 진화 역사를 해석하기 위해서는 좀 더 객관적인 자료가 절실히 요구되고 있다. 엽록체 DNA는 재조합을 하지 않는 특성과 느린 진화율 때문에 군체형성 경로를 찾기 위한 유용한 marker로 쓰이고 있다. 또한 유전자내에 세대를 거치면서 극히 일부의 변화가 일어나고 haplotype이 보존되는 것이 확인되었다(Rendell and Ennos, 2003). 또한 엽록체 DNA는 피자 식물에서 모성유전하고, 한 marker에 대하여 많은 지리학적 분포양상을 포함하는 것으로 알려져 있다(Cavens et al., 2003).

본 연구를 통해 섬기린초는 *trnL/F intergenic spacer* 염기서열에서 하나의 6-bp indel에 의하여 서로 다른 두 개의 엽록체 DNA haplotype이 확인되고, 각각의 haplotype 분포양상이 울릉도와 독도에서 뚜렷하게 구분되어 처음으로 밝혀졌다. 따라서 울릉도와 독도에 자생하는 개체군 내에 진화적으로 서로 다른 두 개의 계통(울릉도와 울릉도-독도)이 있음을 추정할 수 있다. 또한 우리는 울릉도와 독도 간 원거리 분산 기작의 가능성을 확인할 수 있었다. 섬기린초에서 확인된 TYPE01과 TYPE02의 두 엽록체 DNA haplotype은 울릉도에서 특별한 지리적 구분 없이 관찰되는 것에 비하여 독도에서는 TYPE02만을 확인할 수 있는 독특한 양상을 보여준다. 이전 연구를 살펴보면, 독도 섬기린초의 세포분류학적 특성에 기초한 연구에서 염색체 수는 울릉도산 섬기린초의 $2n=30$ (Sun and Stuessy, 1998)과 차이가 없다고 보고하고, 동도에 생육하는 섬기린초는 식재되었으나 서도 물골 사면의 군락은 자생 가능성이 있다고 판단하였다. 그러나 독도 섬기린초는 동도와 서도의 개체가 동일한 엽록체 DNA haplotype을 보이고 독도 유관속 식물상의 조사 자료를 살펴보면 섬기린초에 대한 언급이 1952년부터 지금까지 10여 차례의 조사 동안 이어져 오고 있음을 확인할 수 있다(Lee et al., 2007). 이는 독도 식재운동이 활발히 진행된 1970년도 보다 더 이전의 조사결과이기 때문에 섬기린초의 독도 자생가능성은 더욱 높다고 판단된다.

이상의 연구 결과를 통해 엽록체 DNA의 염기서열 변이는 외부형태 형질에 기초한 연구보다 섬기린초의 종내 다양성을 확인하고 독특한 지리적 분포 양상을 밝히는데 유용한 형질인 것으로 판단된다. 끝으로 본 연구에서 얻어진 울릉도, 독도 섬기린초의 분자생물지리학적 기초자료와 연관종의 추가 연구, 조사 지역의 확대, 실험방법의 다양화

와 연구 결과 해석의 객관화 등을 통해 추후 섬기린초와 관련종의 독특한 생물학적 진화양상과 종분화 과정이 연구되어야 하겠다.

사 사

본 연구는 2008년 한국학술진흥재단, 기초연구과제지원(C00345)의 지원으로 수행되었습니다.

인용문헌

- Amano, M. 1990. Biosystematic study of *Sedum* L. subgenus *Aizoon*. Bot. Mag. Tokyo 103: 67-85.
- Amano, M. and H. Ohba. 1992. Biosystematic study of *Sedum* L. subgenus *Aizoon*. Bot. Mag. Tokyo 105: 431-441.
- Carlquist, S., B. G. Baldwin and G. D. Carr. 2003. Tarweeds & silver-swords: evolution of the Madiinae (Asteraceae). Missouri Bot. Gard. Press, St. Louis.
- Cavens, S., C. Navarro and A. J. Lowe. 2003. Chloroplast DNA Phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela ocorata* L., in Mesoamerica. Mol. Ecology 12: 1451-1460.
- Chung, Y. H. and J. H. Kim. 1989. A taxonomic study of *Sedum* section *Aizoon* in Korea. Korean J. Pl. Taxon. 19: 189-227.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Ice Ages. Nature 405: 907-913.
- Ito, M., A. Soejima and M. Ono. 1998. Genetic diversity of the endemic plants of Bonin (Ogasawara) Islands. In Evolution and speciation of island plants. Stuessy, T. F., Ono, M. (eds.). Cambridge: Cambridge University Press, 141-154.
- Kim, Y. K. 1985. Petrology of Ulleung volcanic island, Korea - Part I. Geology. Journal of Jap. Ass. Minerolog. Petrolog. and Eco. Geolog. 80: 128-135.
- Kwon, S. T. and J. H. Jeong. 1999. Genetic relationship among *Sedum* species based on morphological characteristics and RAPD analysis. Kor. J. Hort. Sci. Technol. 17(4): 489-493.
- Lee, D. H., S. H. Cho and J. H. Pak. 2007. The analysis of vascular plant species composition in Dok-do island. Korean J. Pl. Taxon. 37: 545-563.
- Lee, G. B., Y. G. Yoo and K. R. Park. 2003. Morphological relationships of Korean species of *Sedum* L. subgenus *Aizoon* (Crassulaceae). Korean J. Pl. Taxon 33(1): 1-15.
- Lee, T. B. 2003. Coloured Flora of Korea. Hyangmoonsa, Seoul (in Korean).
- Lee, W. T. 1996. Standard Illustrations of Korean Plants. Academy press, Seoul (in Korean).
- Mort, M. E., D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. Francisco-Ortega and A. Santos-Guerra. 2002. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast

- sequence data. *Syst. Bot.* 27: 271-288.
- Nakai, T. 1919. Report on the Vegetation of the Island Ooryongto or Dagelet Isl., Korea.
- Nakai, T. 1919. The vegetation of Dagelet Island: Its formation and floral relationship with Korea and Japan. *Proc. 3rd Pan-Pacific Sci. Congr.* 1: 911-914.
- Ohba, H. 1978. Generic and infrageneric classification of the old world sedoideae. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 12: 139-198.
- Oh, S. Y. 1978. Floral studies on the vascular plants of the Dagelet Island. *Research Review of Kyungpook National University* 25: 131-201.
- Petit, R. J., U. M. Csaikl, S. Bordacs, K. Burg, E. Coart, J. Cottrell, B. van Dam, J. D. Deans, S. Dumolin-Lapegue, S. Fineschi, R. Finkeldey, A. Gillies, I. Glaz, P. G. Goicoechea, J. S. Jensen, A. O. Konig, A. J. Lowe, S. F. Madsen, G. Matyas, R. C. Munro, M. Olalde, M.-H. Pemonge, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, D. Turchini, S. G. M. de Vries, B. Ziegenhagen and A. Kremer. 2002. Chloroplast DNA variation in european white oaks. *Phylogeography and patterns of diversity based on data from more than 2006 populations. For. Ecol. Manage.* 156: 5-26.
- Pfossner, M. F., G. Jakubowsky, P. M. Schluter, T. Fer, H. Kato, T. F. Stuessy and B.-Y. Sun. 2006. Evolution of *Dystaenia takesimana* (Apiaceae) endemic to Ullung island, Korea. *Pl. Syst. Evol.* 256: 159-170.
- Pfossner, M. F., J. Guzy-Wrobelska and B.-Y. Sun. 2002. Origin of species of *Acer* (Sapindaceae) endemic to Ulleung Island, Korea. *Syst. Bot.* 27: 351-367.
- Rendell, S. and R. A. Ennos. 2003. Chloroplast DNA diversity of the dioecious European tree *Ilex aquifolium* L. (Englishholly). *Mol. Ecol.* 12: 2681-2688.
- Sin, J. H., Y. G. Yoo and K. R. Park. 2002. A palynotaxonomic study of the Korean Crassulaceae. *Korean J. Electron Microscopy* 32(4): 345-360.
- Soltis, D. E., M. A. Gitzendanner, D. D. Strenge and P. S. Soltis. 1997. Chloroplast DNA interspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America. *Pl. Syst. Evol.* 206: 353-373.
- Sun, B.-Y., M. R. Sul, J. A. Im, C. H. Kim and T. J. Kim. 2002. Evolution of endemic vascular plants of Ulleungdo and Dokdo in Korean - floristic and cytotoxic characteristics of vascular flora of Dokdo. *Korean J. Pl. Taxon.* 32(2): 143-158.
- Sun, B.-Y. and T. F. Stuessy. 1998. Preliminary observations on the evolution of endemic angiosperms of Ulleung Island, Korea. *In Evolution and speciation of island plants.* Stuessy, T. F., Ono, M. (eds). Cambridge: Cambridge University Press, 181-202.
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou and J. Bouvert. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin and D. G. Higgins. 1997. The CLUSTAL X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 25(24): 4876-4882.
- Yang, I. S. 1956. The flora of Ulleung Is. *Research Review of Kyungpook National University* 1: 245-274.