

버들치屬(잉어科) 어류의 遺傳的 變異 및 種紛化

梁瑞榮 · 閔煥淑

仁荷大學校 生物學科

한국 및 일본산 버들치屬 어류의 遺傳的 變異, 種의 분류학적 위치 및 系統進化를 구명하기 위하여 電氣泳動法을 이용, 26개 遺傳子를 검출 분석하였다. 버들치屬 어류의 평균 遺傳的 變異 정도는 타 어류군에 비하여 낮은 편이었다. 분류상 문제시 되어 오던 한국산 *M. lagowskii* 와 *M. oxycephalus* 및 일본산 *M. steindachneri* 와 *M. jouyi* 는 각 種 특유의 genetic markers를 갖고 있어 각기 독립된 별종으로 확인되었다. *M. lagowskii* 의 분포지역인 경포호집단은 유전적으로 뚜렷한 차이가 있고 형태적 특징으로 보아 *M. percnurus* 로 추정된다. 각 種의 分化年代를 추정할 결과 이들은 鮮新世후기에서 洪積世 초기에 걸쳐 種紛化가 되었고 古 Amur 河 수계를 통하여 이주, 분포한 것으로 추측된다.

KEY WORDS: The genus *Moroco*, Genic variation, Species comparison, Speciation

잉어科 (Cyprinidae)의 황어亞科 (Leuciscinae)에 속하는 1차 담수어류인 버들치屬 (*Moroco*)어류는 한국, 일본 및 중국대륙에 분포하는 어종으로 한국에는 *Moroco lagowskii* (버들개), *M. oxycephalus* (버들치), *M. semotilus* (버들가지), *M. sp.* (금강모치), *M. percnurus* (동버들개) 등 5種이 보고되어 있고 일본에는 *M. steindachneri*, *M. jouyi*, *M. percnurus* 등 3種이 분포되어 있다 (Miyadi *et al.*, 1976; Chung, 1977; Nakamura, 1979).

상기 7種 중 *M. percnurus*는 한국과 일본의 공통종이고 *M. sp.*와 *M. semotilus*는 한국 특산종으로 形態形質에 뚜렷한 차이가 있어 種 구별이 용이하나 한국산 *M. oxycephalus*와 *M. lagowskii* 그리고 일본의 *M. steindachneri*와 *M. jouyi*는 형태적으로 매우 유사하여 이들의 분류에 대하여는 많은 논란이 있어 왔다 (Uchida, 1939; Aoyagi, 1957; Chung, 1977; Chung *et al.*, 1986).

Kim 등(1985)은 한국산 황어亞科의 系統分類學的 연구를 통하여 버들치屬 어류 4種에 대한 근연관계를 밝힌 바 있고 최근 Chung 등(1986)은 한국 및 일본산 버들치屬 4種에 대한 遺傳的 變異

연구에서 한국산 *M. lagowskii*와 *M. oxycephalus*는 유전적으로 구별할 수 없으며 일본산 *M. steindachneri*와 *M. jouyi*도 유전적으로 매우 유사하며 이들 4種은 공히 同一種 또는 亞種수준에 있다고 보고한 바 있다. 그러나 Min과 Yang (1986), Yang과 Min (1988)의 보고에 의하면 한국산 *M. lagowskii*와 *M. oxycephalus* 2種은 형태적으로 뚜렷이 다르고 유전적으로도 2種을 쉽게 분류할 수 있으며 특히 이들 2種의 동서지역에서 雜種이 전혀 형성되지 않는 점등을 들어 生殖的 隔離가 완전히 형성된 별종으로 결론 지었다.

본 연구는 상기 4種에 대한 種의 위치를 재검토하는 한편 한국산 및 일본산 버들치屬 전종에 대한 계통적 유연관계를 밝히고 아울러 이들의 種 分化 경로를 구명하고자 하였다.

材料 및 方法

본 연구에 사용한 실험재료는 Table 1과 같다. 이중 일본산 2種은 상명여자대학교 전상린교수를 통하여 제공 받았고 한국산 버들치屬 어류는 투망 및 어항으로 채집하였다.

채집된 표본은 채집즉시 Dry ice에 급냉동시켜 실험실로 운반한 후 체측에서 근육을 적출하여

본 연구는 한국과학재단 연구비(1981-1983)지원금에 의하여 수행된 것임.

Table 1. Collecting localities, date, and number of specimens for this study.

Collection locality	No. of specimens	Collection date
<i>M. Steindachneri</i>		
1. Hirai-river (Japan)	20	July 13, 1986
<i>M. jouyi</i>		
2. Shigenobu-river (Japan)	16	Mar. 28, 1986
<i>M. oxycephalus</i>		
3. Kangjong-dong, Sogwipo-shi, Cheju-do	20	July 2, 1986
4. Chinbu-ri (Chinbu 1st Br.), Kansong-up, Kosong-gun, Kangwon-do	18	Aug. 14, 1987
5. Chinbu-ri (Chechu Br.), Kansong-up, Kosong-gun, Kangwon-do	18	Aug. 14, 1987
<i>M. lagowskii</i>		
6. Chinbu-ri (Chechu Br.), Kansong-up, Kosong-gun, Kangwon-do	14	Aug. 14, 1987
7. Changshin-ri, Kansong-up, Kosong-gun, Kangwon-do	20	Aug. 13, 1987
8. Kunpo-ri, yangyang-up, Yangyang-gun, Kangwon-do	20	Sep. 27, 1987
9. Kusan-ri, Songsan-myon, Myongju-gun, Kangwon-do	20	Sep. 27, 1987
10. Kwangmun-dong (Kyungpo-lake), Kangnung-shi, Kangwon-do	20	Sep. 27, 1987
<i>M. semotilus</i>		
11. Komjang-ri, Hyonae-myon, Kosong-gun, Kangwon-do	7	June 12, 1987
<i>M. sp.</i>		
12. Kuchon-dong, Solchon-myon, Muju-gun, Chollabuk-do	10	Aug. 16, 1987
13. Nodong-ri, Pongpyong-myon, Pyongchang-gun, Kangwon-do	8	Aug. 10, 1987

4°C에서 glass homogenizer (Braun Co.)로 마쇄한 후 Sorvall RC-5B 원심분리기를 이용 49,000 x g (20,000 rpm)로 30분간 저온원심분리하여 상층액을 얻고 電氣泳動 시료로 사용하였다.

電氣泳動은 Yang과 Min (1988)의 방법에 따라 horizontal starch gel electrophoresis를 실시하였으며 이때 starch는 Sigma starch (S-4501), Connaught starch (Lot #425-1)를 사용하였다. 電氣泳動방법 및 조건은 Yang과 Min(1988)에 따라 실시하였다.

電氣泳動후 얻어진 각 효소 및 단백질의 pattern을 이용하여 각 개체의 genotype을 확인하고 Biosys program 및 MV 10,000 computer를 이용 각 집단의 遺傳子 頻度 (allele frequency), 平均多型形 頻度 (polymorphism) 및 異形接合子 頻度 (heterozygosity) 값을 구하여 집단 및 種間 遺傳的 變異 정도를 조사하였고 (Selander, 1976), 遺傳子 頻度を 토대로 하여 Rogers(1972)의 遺傳的 近緣值 [genetic similarity coefficients (S)]와 Nei (1972)의 遺傳的 差異值 [genetic distance coefficients (D)]를 구하고 S값을 토대로 UPGMA방법 (Sneath and Sokal, 1973)으로 dendrogram을 작성하였고 D값을 이용하여 Nei (1975)의 공식에

따라 각 種의 분화연대를 추정하였다.

結 果

한국 및 일본산 버들치屬어류의 遺傳子 분석을 위하여 電氣泳動을 실시한 결과 19종류의 효소 및 단백질에서 총 26개의 遺傳子를 검출하였고 이들의 집단별 遺傳子 頻度を 구한 결과는 Table 2와 같다.

26개 遺傳子중 *Got-1*은 전종이 동일한 遺傳子였으며 變異가 없었고 나머지 25개 遺傳子は 중간 차이를 나타내었다.

한국 특산종인 *M. semotilus*의 경우 전체 遺傳子 중 7개 (*Aco*, *Fum*, *Gp-3*, *G6Pdh*, *Pept-1*, *Pept-2*, *6Pgd*) 遺傳子は 종 특유의 因子를 가지고 있으며 *Mpi*에서는 전 개체가 heterozygote였다.

역시 한국 특산종인 *M. sp.*도 *Est*, *Gp-1*, *Ldh-1*, *Pept-2*, *Pgi-1*의 5개 遺傳子は 종 특유의 因子들이었고 무주집단은 變異가 없이 전 遺傳子가 monomorphic하였으나 봉평집단은 *Me*, *6Pgd*, *Pgi-2*에서 약간의 變異를 나타내었다. *Pgm*의 경우는 2집단 사이에 차이가 있었다.

Table 2. Continues

Locus		<i>M. ste.</i>		<i>M. jou.</i>			<i>M. oxy.</i>			<i>M. lag.</i>			<i>M. sem.</i>		<i>M. sp.</i>	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
<i>Lhd-2</i>	a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.95	1.00	1.00	1.00					
	b							0.05				1.00	1.00	1.00		
<i>Mdh-1</i>	a	0.60			0.11	0.19										
	b	0.30	1.00	1.00	0.89	0.81	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	c	0.10														
<i>Mdh-2</i>	a	0.70														
	b	0.30	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Me</i>	a		1.00	1.00	1.00	1.00								1.00	0.19	
	b	1.00					1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00			0.81	
<i>Mpi</i>	a							0.28				0.50				
	b	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.75	0.45	1.00	1.00	1.00	0.50	1.00	1.00	1.00	
	c						0.25	0.27								
<i>Pept-1</i>	a	1.00	0.06								1.00		1.00	1.00		
	b		0.94	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00						
	c											1.00				
<i>Pept-2</i>	a												1.00	1.00		
	b											1.00				
	c	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00					
<i>6Pgd</i>	a											1.00				
	b															0.44
	c	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		1.00	0.56		
<i>Pgi-1</i>	a															
	b	1.00														
	c		1.00	0.03	0.22	0.33	0.96	0.98	0.95	0.05	1.00	1.00				
	d			0.97	0.78	0.67	0.04	0.02	0.05	0.95						
<i>Pgi-2</i>	a			0.22								1.00				
	b										0.17				0.06	
	c	0.88	1.00	0.78	0.97	1.00	0.18	0.23	0.88	0.98	0.83		1.00	0.94		
	d	0.12			0.03		0.82	0.77	0.12	0.02						
<i>Pgm</i>	a	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		1.00		1.00			
	b										0.50	1.00				
	c										0.50					

M. lagowskii 5개 집단중 경포호집단은 *Aco*, *Est*, *Fum*, *Got-2*, *α Gpd*, *Ipo*, *Pept-1*, *Pgm* 등에서 나머지 4개 집단과는 전혀 다른 遺傳子로 나타났으며, 變異를 나타낸 *α Gpd*와 *Pgm*에서는 모든 개체가 heterozygote 상태로 존재하고 있어 나머지 *M. lagowskii* 집단들과는 유전적으로 뚜렷한 차이가 있었다.

M. oxycephalus 3개 집단의 경우 본토집단과 지

리적으로 격리된 제주집단은 *Est-1^c* 因子와 *Pgi-2^a* 因子를 갖고 있어 나머지 두 집단과 차이가 있었다.

일본산 *M. jouyi*의 경우 *Idh*, *Ldh-1* 因子가 이종 특유의 因子였으며 *M. steindachneri*는 *G6Pdh*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Pgi-1*이 종 특유의 遺傳子였다. 이들 2종간에는 *Est*, *G6Pdh*, *Idh*, *Ldh-1*, *Me* 및 *Pgi-1*이 서로 다른 遺傳子로서 뚜렷이 구별되었

Table 3. Genetic variations of 13 populations of the genus *Moroco*.

	Number of specimens (N)	Mean No. of alleles per locus(A)	% of loci polymorphic (P)	Mean heterozygosity(H)	
				Direct count (H _D)	By gene freq. (H _G)
<i>M. steindachneri</i>					
1. Hirai-river	20	1.2	11.5	0.042	0.046
<i>M. jouyi</i>					
2. Shigenobu-river	16	1.1	7.7	0.002	0.007
<i>M. oxycephalus</i>					
3. Cheju	20	1.1	7.7	0.019	0.016
4. Chinbu 1 Br.	18	1.1	11.5	0.019	0.024
5. Chechu Br.	18	1.1	7.7	0.036	0.030
<i>M. lagowskii</i>					
6. Chechu Br.	14	1.2	15.4	0.033	0.044
7. Changshin-ri	20	1.3	23.1	0.056	0.062
8. Yangyang	20	1.1	7.7	0.013	0.012
9. Söngsan	20	1.1	7.7	0.006	0.006
10. Kyungpo-lake	20	1.1	11.5	0.060	0.051
<i>M. semottilus</i>					
11. Kosöng	7	1.0	3.8	0.038	0.021
<i>M. sp.</i>					
12. Muju	10	1.0	0.0	0.000	0.000
13. Pyöngchang	8	1.1	11.5	0.043	0.037
Average		1.1	9.8	0.028	0.027

다.

조사한 전종의 遺傳的 變異정도는 Table 3과 같다.

각 遺傳子 당 平均 對立因子數는 $\bar{A}=1.10$, 平均 多型形 頻度는 $\bar{P}=9.8\%$ 로 타어류의 평균값에 비해 낮게 나타났다. 異型接合子 頻度는 직접 관찰된 異型接合子 頻度(H_D)와 遺傳子 頻도에 의한 異型接合子 頻度(H_G)(Yang, 1983)를 산출하였다.

異型接合子 頻도가 가장 높은 집단은 *M. lagowskii*의 경포호 집단으로 H_D=0.060, H_G=0.051 이었으며 *M. sp.*의 무주집단은 變異가 전혀 없었다.

일본산 *M. jouyi*는 H_D=0.002, H_G=0.007로 *M. steindachneri* (H_D=0.042, H_G=0.046)에 비해 變異가 적었다.

전체적으로 보아 遺傳的 變異가 제일 높은 집단은 *M. lagowskii*의 장신리 집단으로 A=1.3, P=23.1%, H_D=0.056, H_G=0.062였다.

Table 2의 遺傳子 頻度を 이용하여 집단 및 종

간의 遺傳的 近緣值 (S) (Rogers, 1972)와 遺傳的 差異值 (D) (Nei, 1972)를 구한 결과는 Table 4와 같다.

M. lagowskii 5개 집단 및 *M. oxycephalus* 3개 집단의 종내 집단간 遺傳的 近緣值는 각기 $\bar{S}=0.831$, $\bar{S}=0.956$ 으로서 *M. lagowskii*의 종내 집단간 근연치가 낮게 나타났다. 이는 *M. lagowskii* 집단에 포함된 경포호집단에 의한 것으로 고찰에서 다시 언급이 되겠으나 이 집단은 타종으로 인정되며 경포호집단을 제외한 나머지 4개 집단의 平均 近緣值는 $\bar{S}=0.942$ 로 *M. oxycephalus*의 종내 집단간 근연치와 차이가 없었다. *M. sp.*의 집단간 근연치는 $\bar{S}=0.911$ 였다.

종간 遺傳的 近緣值를 비교한 결과 근연관계가 가장 가까운 종은 *M. jouyi*와 *M. oxycephalus*로서 $\bar{S}=0.870$ 이며 다음은 *M. lagowskii*와 *M. oxycephalus*로서 $\bar{S}=0.712$ 였고 일본산 *M. steindachneri*와 *M. jouyi* 사이는 $\bar{S}=0.677$ 이었다. 한편 유전적 근연관계가 제일 적은 종은 *M.*

Table 4. Rogers'(1972) coefficients of genetic similarity(S)(above diagonal) and Nei's(1972) coefficients of genetic distance(D)(below diagonal) among 13 populations of the genus *Moroco*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>M. steindachneri</i>													
1. Hirai-river		0.677	0.787	0.760	0.763	0.595	0.586	0.641	0.637	0.529	0.315	0.289	0.343
<i>M. jouyi</i>													
2. Shigenobu-river	0.367		0.837	0.886	0.888	0.652	0.636	0.684	0.653	0.507	0.290	0.388	0.376
<i>M. oxycephalus</i>													
3. Cheju	0.218	0.168		0.942	0.934	0.686	0.676	0.726	0.760	0.542	0.337	0.376	0.368
4. Chinbu 1Br.	0.254	0.107	0.044		0.991	0.687	0.677	0.733	0.758	0.547	0.332	0.383	0.372
5. Chechu Br.	0.248	0.101	0.048	0.001		0.687	0.677	0.733	0.750	0.547	0.332	0.382	0.370
<i>M. lagowskii</i>													
6. Chechu Br.	0.481	0.410	0.355	0.344	0.341		0.973	0.953	0.915	0.653	0.475	0.431	0.485
7. Changshin-ri	0.493	0.427	0.364	0.352	0.349	0.005		0.944	0.906	0.645	0.497	0.425	0.479
8. Yangyang	0.433	0.372	0.313	0.296	0.291	0.024	0.027		0.962	0.695	0.481	0.458	0.511
9. Söngsan	0.431	0.421	0.268	0.269	0.274	0.065	0.069	0.032		0.660	0.445	0.462	0.513
10. Kyungpo-lake	0.620	0.673	0.610	0.588	0.581	0.401	0.410	0.355	0.405		0.417	0.441	0.443
<i>M. semotilus</i>													
11. Kosöng	1.133	1.230	1.072	1.084	1.077	0.734	0.696	0.721	0.799	0.872		0.404	0.480
<i>M. sp.</i>													
12. Muju	1.223	0.946	0.971	0.958	0.960	0.882	0.831	0.778	0.773	0.806	0.897		0.911
13. Pyöngchang													

*steindachneri*와 *M. sp.*의 무주 집단으로서 $S = 0.289$ 였다.

Table 4의 遺傳的 近緣值 (S)를 이용하여 dendrogram을 작성한 결과는 Fig. 2와 같다.

일본산 *M. jouyi*와 한국산 *M. oxycephalus*가 가장 가깝게 clustering되고 *M. steindachneri*는 *M. oxycephalus*, *M. jouyi* group에 clustering되며 *M. lagowskii*는 이들 group과 가깝게 clustering되나 *M. lagowskii*의 경포호 집단은 현저한 차이를 보였다. 전체적으로 보아 크게 5개의 group으로 나누어 짐을 볼 수 있었다.

考 察

1. 遺傳的 變異

한국 및 일본산 버들치屬 어류에 대한 遺傳的 變異정도를 조사한 결과 각 집단 및 種의 평균 遺傳的 變異정도는 $\bar{A}=1.1$, $\bar{P}=9.8\%$, $\bar{H}_D=0.028$, $\bar{H}_G=0.027$ 로서 이는 타 어류군의 변이 정도보다 현저히 낮았다 (Avisé and Selander, 1972; Avisé and Smith, 1974; Buth and Burr, 1978; Yang

and Son, 1986). 이 점은 Min과 Yang (1986)의 보고와도 대체로 일치한다.

그러나 Chung 등 (1986)은 버들치屬 4種에 대한 遺傳的 變異를 조사한 결과 $\bar{A}=1.37$, $\bar{P}=30\%$, $\bar{H}=0.12$ 로서 그 값이 현저히 높았으며 특히 *M. steindachneri*의 경우는 $A=1.75$, $P=56\%$, $H=0.28$ 로서 동일종에 대한 본 연구의 $A=1.2$, $P=11.56\%$, $H_D=0.042$, $H_G=0.046$ 에 비하여 현저한 차이가 있었다. 이 값은 기존에 보고된 어류를 포함한 척추동물군의 遺傳的 變異 (Selander, 1976)보다도 매우 높은 값으로 이와 같은 차이가 생긴 이유는 다음의 원인에 기인한다고 본다. 첫째, Chung 등 (1986)이 적용한 電氣泳動조건이 단순하여 2종류의 buffer system에서 16개의 遺傳因子만 분석한 결과 遺傳子 수에서 sampling error가 있었다고 보여지며, 둘째, 이들 16개 遺傳子중 PGI와 MDH의 분석은 잉어科 어류의 gene duplication 현상에 대한 이해 부족으로 遺傳子 판독에 오류가 있었다고 보며 (Chung et al., 1986, Fig. 2, Fig. 3) 결과적으로 PGI의 경우는 4개의 遺傳的子로 잘못 처리하였고 높은 遺傳的 變異가 있는 것으로 해석한 점이다. MDH의 판독도 동일

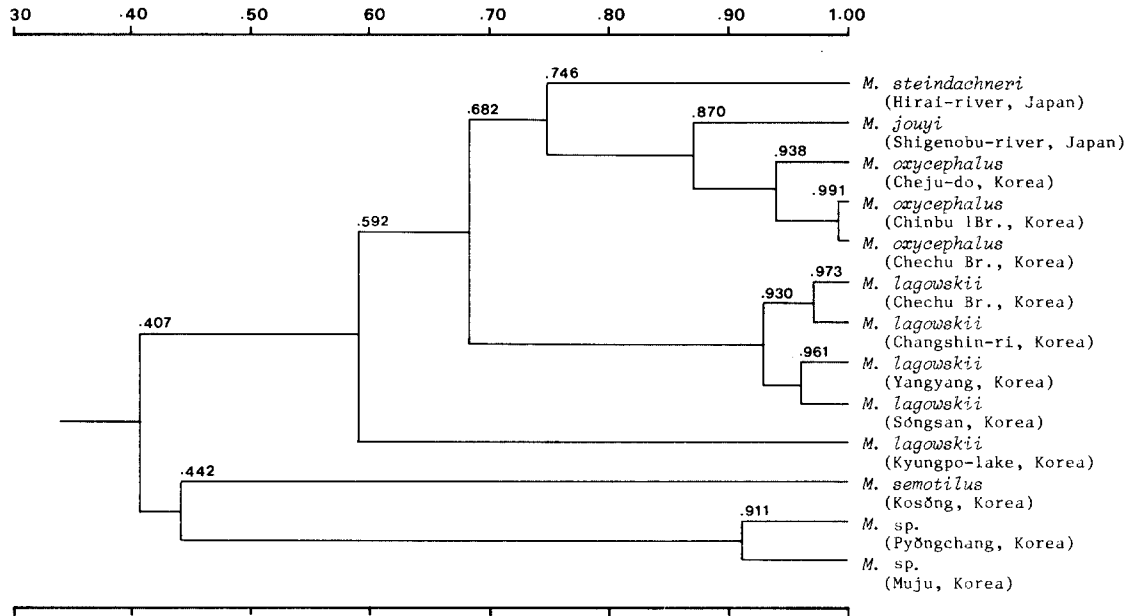


Fig. 1. Dendrogram among the 13 populations of the genus *Moroco* based on Rogers'(1972) genetic similarity coefficients.

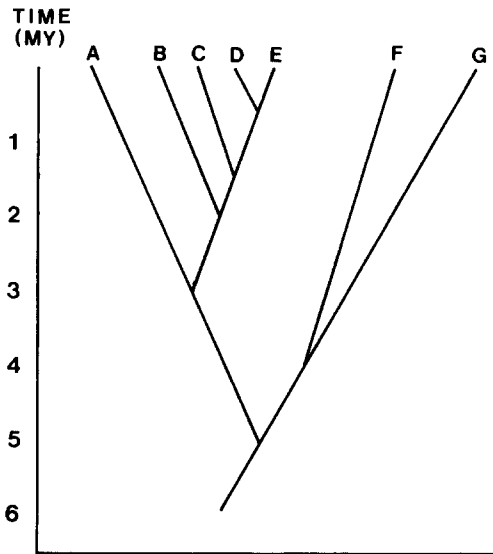


Fig. 2. Estimated divergence time based on genetic distance (Table 4) using Nei's formula (Nei, 1975). A: *M. percunus*, B: *M. lagowskii*, C: *M. steindachneri*, D: *M. jouyi*, E: *M. oxycephalus*, F: *M. sp.* G: *M. semotilus*. Time (Million yr)

한 오류를 범하고 있다 (Chung *et al.*, 1986, Fig. 4).

버들치屬 어류의 遺傳的 變異정도가 낮은 이유는 이들의 서식지 및 분포에 따른 집단의 크기에 원인이 있다고 여긴다 (Soulé, 1976).

2. 種間의 類緣關係

버들치屬 어류중 종분류에 논란이 되어 왔던 일본산 *M. steindachneri*와 *M. jouyi* 그리고 한국산 *M. lagowskii*와 *M. oxycephalus* 사이의 평균 遺傳的 近緣値는 각기 $S=0.677$, $\bar{S}=0.721$ (*M. lagowskii*의 경포호집단 제외)였고 일본산 *M. steindachneri*와 한국산 *M. lagowskii* 및 *M. oxycephalus* 사이는 각기 $\bar{S}=0.615$ 및 $\bar{S}=0.770$ 였으며 일본산 *M. jouyi*와 한국산 *M. lagowskii* 및 *M. oxycephalus* 사이의 평균 遺傳的 近緣値는 각기 $\bar{S}=0.656$, $\bar{S}=0.870$ 으로서 이들은 뚜렷한 중간 차이를 보였다 (Table 4). 또한 이들 4종은 각기 그들 중 특유의 遺傳子 (genetic marker)를 갖고 있었다 (Table 2). 遺傳的 近緣關係가 제일 가까운 *M. jouyi*와 *M. oxycephalus* 사이에도 *Idh* 및

*Ldh-1*은 종 특유의 遺傳子였다.

Itai (1977, 1978, 1980)는 일본산 *M. steindachneri*와 *M. jouyi*에 대한 연구결과 이들 2종 사이에는 형태적 차이가 있고 동서지역에서 생태적 격리가 뚜렷하여 독립된 종으로 결론 지은 바 있는데 본 연구의 결과와도 잘 일치된다.

한편 한국산 *M. lagowskii*와 *M. oxycephalus* 사이에도 뚜렷한 유전적 차이가 있어 Min과 Yang (1986), Yang과 Min (1988)의 연구와 일치한다. 특히 Yang과 Min (1988)의 보고에서 밝힌 바와 같이 이들 2종이 동서지역에서 형태 및 유전적으로 뚜렷한 차이를 보이며 잡종개체가 전혀 발견되지 않는 점등을 고려할때 이들은 독립된 별종임이 재확인 되었다. Chung 등 (1986)과 Kang (1987)은 유전적으로 상기 4종을 확일할 수 없다고 하였으나 이는 전술한 바와 같이 유전자 분석의 오류에 기인 한다고 여긴다.

*M. lagowskii*로 간주되었던 강원도 경포호집단은 타집단들과 유전적으로 큰 차이를 보이며 *Aco*, *Est*, *Fum*, *aGpd*, *Ipo* 및 *Pgm* 등 6개 遺傳子는 이 집단 특유의 遺傳子인 점으로 보아 (Table 2) 경포호집단은 별개의 종으로 간주되며 예비조사결과 Chung(1977)의 *M. percnurus*(동버들개)라고 예측된다. 이 점은 앞으로 면밀한 조사를 요한다.

한국 특산종인 *M. semotilus*와 *M. sp.*는 타종들과는 현저한 유전적 차이를 보였다 (Table 4, Fig. 1).

3. 系統分化

Jeon (1980)에 의하면 버들치屬 어류는 北方系 기원으로서 古 Amur 河 수계와 연관이 있다고 보며 해면의 수위가 낮았던 洪積世(Pleistocene)후기에 한국, 일본 등지에 분포하였다고 추측한 바 있다.

본 연구에서 이들 버들치屬 어류의 분화연대 추정은 Table 4의 遺傳的 差異值 (D)를 이용 Nei (1975)의 공식에 따라 계산하였다 (Fig. 2).

M. steindachneri, *M. lagowskii*, *M. oxycephalus*는 新生代 (Cenozoic)의 제3기말 鮮新世 (Pliocene)에서 제4기 洪積世 초기에 걸쳐 古 Amur 河 수계의 계통에서 분화되어 *M. steindachneri*는 일본지역으로, *M. lagowskii*와 *M. oxycephalus*는 한반도 지역

으로 분포되었다고 보며 그 후 洪積世의 제1빙하기인 Gunz 빙기에 *M. oxycephalus*와 *M. jouyi*가 분화되어 후자는 일본지역에 분포되어 현재의 분포 상황을 이룬것으로 사료된다.

*M. percnurus*로 추정되는 경포호집단 역시 古 Amur 河 계통의 상기 4종과의 공동조상에서 약 300만년전인 鮮新世후기에 분화된 것으로 추정된다. 한국 특산종인 *M. semotilus*와 *M. sp.*는 타종들과 현저한 遺傳的 차이를 나타내는데 이는 특산종으로 분화되면서 유발된 遺傳的 차이일 가능성이 있으며 이들의 분화시기는 약 500만년전으로 추정된다.

謝 辭

본 연구를 위하여 일본산 버들치屬 2種을 제공하여 주신 상명여자대학교 전상린교수님에게 심심한 사의를 표한다.

引 用 文 獻

- Aoyagi, H., 1957. General Notes on the Freshwater Fishes of the Japanese Archipelago. Seizensha, Osaka, pp. 272.
- Avise, J. C. and R. K. Selander, 1972. Evolutionary genetics of cavedwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution* 26:1-19.
- Avise, J. C. and M. H. Smith, 1974. Biochemical genetics of sunfish. I. Geographic variation and subspecific intergradation in the bluegill, *Lepomis macrochirus*. *Evolution* 28:42-56.
- Buth, D. G. and B. M. Burr, 1978. Isozyme variability in the cyprinid genus *Campostoma*. *Copeia* 1978:298-311.
- Chung, M. K., 1977. The Fishes of Korea. Il-Ji Sa, Seoul, pp. 181-184.
- Chung, P. R., Y. H. Kang, S. R. Jeon, and N. Mizuno, 1986. Allozyme variations in local populations of four species of genus *Moroco*(Cyprinidae) in Korea and Japan. *Kor. J. Limno.* 19:71-81.
- Itai, T., 1977. On the two types of the fishes of genus *Phoxinus*(Pisces: Cyprinidae) in the river Takami of Nara prefecture. *Bull. Shizuoka Women's Univ.* 10:201-220.
- Itai, T., 1978. On the two types of the fishes of genus

- Phoxinus*(Pisces : Cyprinidae) in the river Takami of Nara prefecture. Bull. Shizuoka Women's Univ. **11**:263-274.
- Itai, T., 1980. On the two types of the fishes of genus *Phoxinus*(Pisces : Cyprinidae) in the Seto river system of Shizuoka prefecture. Bull. Shizuoka Women's Univ. **13**:153-175.
- Jeon, S. R., 1980. Studies on the distribution of fresh-water fishes from Korea. Ph. D. Thesis. Joong Ang Univ. pp. 7-90.
- Kang, Y. H. 1987. Taxonomical studies on the four species of genus *Moroco*(Cyprinidae) from Korea and Japan. M. S. Thesis, Sangmyung Women's Univ. pp. 1-49.
- Kim, I. S., G. Y. Lee, and S. Y. Yang, 1985. Systematic study of the subfamily Leuciscinae(Cyprinidae) from Korea. Bull. Kor. Fish. Soc. **18**:381-400.
- Min, M. S. and S. Y. Yang, 1986. Classification, distribution and geographic variation of two species of the genus *Moroco* in Korea. Kor. J. Syst. Zool. **2**:63-78.
- Miyadi, D., H. Kawanabe, and N. Mizuno, 1976. Colored Illustration of the Freshwater Fishes of Japan. Hoikusha Pub. Co., Osaka, pp. 128-134.
- Nakamura, M., 1979. Cyprinid Fishes of Japan. Res. Inst. Nat. Res., Tokyo, pp. 209-223.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. Amer. Natural. **106**:283-292.
- Nei, M., 1975. Molecular Population Genetics and Evolution. Amsterdam, North-Holand.
- Rogers, J. S., 1972. Measure of genetic similarity and genetic distance. Studies in genetics VII. Univ. Texas Publ., **7213**:145-153.
- Selander, R. K., 1976. Genic variation in natural populations. In: Molecular Evolution(Ayala, F. J. ed.). Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts, pp. 21-45.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal, 1973. Numerical Taxonomy. San Francisco, W. H. Freeman Co.
- Soulé, M., 1976. Allozyme variation: Its determinants in space and time. In: Molecular Evolution(Ayala, F. J. ed.). Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts, pp. 60-77.
- Uchida, K., 1939. The fishes of Korea. Bull. Fish. Exp. Sta. Gov. Gener. Korea, **6**:458.
- Yang, S. Y., 1983. Genic variation in natural populations of the subfamily Acheilognathinae(Cyprinidae). Ann. Rep. of Biol. Res. Jeonbug Univ. **4**:11-19.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1988. Sympatry and species status of *Moroco lagowskii* and *M. oxycephalus* (Cyprinidae). Kor. J. Zool. **31**:56-61.
- Yang, S. Y. and Y. M. Son, 1986. Genetic and morphological variation of the genus *Liobagrus* in Korea. J. Syst. Zool. **2**:1-12.

(Accepted February 1, 1989)

Genic Variation and Speciation of Fishes of the Genus *Moroco*(Cyprinidae)

Suh Yung Yang and Mi Sook Min (Dept. of Biology, Inha University, Inchon, 402-751, Korea)

Surveys of electrophoretic variation in isozymes and general proteins encoded by 26 loci were conducted to assess species recognition and to estimate the degree of genic variation and species divergence for seven species of the genus *Moroco* inhabiting in Korea and Japan. Estimates of the average calculated heterozygosity per species of *M. semotilus*, *M. sp.*, *M. percunurus*, *M. lagowskii*, *M. oxycephalus*, *M. steindachneri* and *M. jouyi* are low: 0.021, 0.019, 0.051, 0.031, 0.023, 0.046, and 0.007, respectively, and observed heterozygosities are 0.038, 0.022, 0.060, 0.027, 0.025, 0.042, and 0.002, respectively. Allozyme analyses show these species to be distinct genetically with the latter four species being more closely related one another than any one of them is to the rest of the species. However, these four species (*M. lagowskii*, *M. oxycephalus*, *M. steindachneri* and *M. jouyi*), had unique genetic markers in each species to be recognized as valid species. These results contrast to the previous report of Chung *et al.* (1986) mainly due to their error in analyzing the isozyme patterns, particularly in MDH and PGI analyses. The genetic distances among *M. semotilus*, *M. sp.*, and *M. percunurus* are near the high end of the scale of such estimate for freshwater fish congeners. Based on estimated divergent time of these species of the genus *Moroco* (5 to 0.6 million years) it is assumed that they are speciated during late Pliocene to middle Pleistocene epoch prior to migration to Korean and Japanese waters through Paleo Amur River system.