

## 피라미속(잉어목, 잉어과) 어류의 계통분류학적 연구 II. *Zacco*속 및 *Candidia*속 어류의 계통적 유연관계

민미숙 · 양서영

인하대학교 이과대학 생물학과

잉어과(Cyprinidae)의 *Zacco*속 어류 4종과 *Candidia*속 어류 1종에 대한 중간 유연관계와 종분화 연대측정 및 이들의 지질학적 분포경로를 밝히기 위하여 한국, 일본 및 대만에서 채집된 개체를 대상으로 전기영동법에 의한 유전자 분석을 하였다.

각 종의 지역별(한국, 일본, 대만) 집단간 유전적 유연관계를 분석한 결과 평균 유전적 근연치는 90% 이상이었다. *Z. temmincki*의 경우 일본집단들은 한국의 A-type 집단과는 유연관계가 가까웠으나 한국의 B-type과는 유전적 차이가 현저하였다. *Z. platypus*의 경우 한국집단과 일본집단사이의 유연관계는  $\bar{S} = 0.852$ 였고, 한국집단과 대만집단 사이는  $\bar{S} = 0.672$ , 일본집단과 대만집단 사이는  $\bar{S} = 0.751$ 로서 지리적으로 현저한 차이를 보였다. *Z. pachycephalus* 3개 집단간의 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.963$ 이었고 *Candidia barbata* 2개 집단간은  $\bar{S} = 0.946$ 이었다.

종간의 유전적 근연관계를 비교한 결과 *Candidia barbata*와 *Z. temmincki*사이는  $\bar{S} = 0.608$ , *Z. platypus*와 *Z. pachycephalus*사이는  $\bar{S} = 0.612$ 였으나, *Z. temmincki*와 *Z. platypus*사이는  $\bar{S} = 0.441$ , *Z. temmincki*와 *Z. pachycephalus* 사이는  $\bar{S} = 0.380$ 이었고, *Z. platypus*와 *Candida barbata*사이는  $\bar{S} = 0.328$ 로서 이들 사이에는 현저한 유전적 차이가 있었다.

각 종간의 종분화 연대를 추산한 결과 이들은 약 480만년 전인 Pliocene 초기에 공통 조상종에서 분화하여 *Z. temmincki*, *Candidia barbata* group과 *Z. platypus*, *Z. pachycephalus* group으로 분리되었고 약 260만년 전인 Pliocene 후기에 *Z. temmincki*와 *Candidia barbata*로 분화되었다고 추산되며 약 80만년 전인 Pleistocene 시기에 *Z. temmincki* B-type에서 A-type이 분화되었다고 여겨진다. 한편 또 다른 한 group은 약 230만년 전인 Pliocene 후기에 대만 지역의 *Z. platypus*에서 *Z. pachycephalus*가 분화된 후 현재에 이르렀다고 추정된다. *Z. platypus*는 약 150만년 이전인 초기 Pleistocene 시기에 대만지역에서 한국 및 일본집단으로 분리되었다고 보며 이들 한국집단과 일본집단은 약 50만년 전 Pleistocene의 Mindle기에 고황하 수계를 거쳐 현재의 분포 상황에 이르렀다고 여겨진다. 한편 *Z. temmincki*의 B-type에서 저온 적응으로 분화되었다고 추측되는 A-type은 약 20만년 전인 Pleistocene의 Riss기에 역시 고황하 수계를 통하여 한국과 일본으로 분포하여 현재에 이르렀다고 사료된다.

**KEY WORDS:** *Zacco*, *Candidia*, Cyprinidae, Electrophoresis, Speciation, Phylogeny

동위효소를 이용한 척추동물의 계통진화 연구로는 포유동물의 경우 Sarich와 Cronin(1977)이 영장류 선종에 대한 분자수준에서의 계통진화를 확립하였고 그밖에도 개과(Canidae)(Wayne and Obrien, 1987), 박쥐류(Robbins and Sarich, 1988), 설치류(Rodentia)(Selander *et al.*, 1971;

Patton *et al.*, 1972; Patton and Yang, 1977) 등을 대상으로 연구가 행해지고 있다. 조류의 경우 Yang과 Patton(1981)은 galapagos 군도에 서식하는 방울새 4종을 대상으로 이들의 진로경로를 구명한 바 있고 이 밖에도 참새목의 여러과에 대한 계통진화 연구(Marten and Johnson, 1986; Cracraft and Prum, 1988; Johnson *et al.*, 1988; Park *et al.*, 1990)와 닭목에 속하는 여러과에 대한 계통진화 연구가 이루어지고 있다(Gutierrez *et*

본 연구는 1985-1988년도 문교부 기초과학 육성연구비 지원에 의한 것임.

al., 1983). Busack(1988)은 파충류의 *Blanus* 속에 속하는 종들의 분화에 대해 보고한 바 있고 도마뱀류(Sites *et al.*, 1987)에 대한 계통적 유연관계가 연구되어졌다. 양서류의 경우 Heges(1986)는 청개구리의 진화를 분자수준에서 분석하였고 도롱뇽류(Wake and Yanev, 1986; Rafinski and Arntzen, 1987) 등을 대상으로 분자수준에서의 연구가 이루어지고 있다. 어류의 경우 Buth(1984a, b)는 잉어과 어류의 isozyme data를 종합하여 이들의 변이와 적응에 대하여 계통 진화학적인 추정을 하였으며 Crabtree와 Buth(1987)는 유인종 사이의 분류학적 문제점을 생화학적인 분석에 의해 해결하였다.

국내에서도 여러 분류군을 대상으로 전기영동법을 이용한 계통분류학적 연구가 수행되어지고 있으며 특히 담수어류중 잉어과와 기류중계과에 대한 종의 분류, 유전적 변이 및 계통진화적 연구가 활발히 이루어지고 있다(Yang and park, 1982; Yang, 1983; Yang *et al.*, 1984; Kim *et al.*, 1985; Min and Yang, 1986; Yang and Min, 1987, 1988, 1989a; Park, 1988; Yang *et al.*, 1991).

한국산 담수어류중 잉어목(Cypriniformes), 잉어과(Cyprinidae)의 피라미아과(Danioninae)에 속하는 *Zacco*속 어류는 중국, 대만, 일본 및 한반도에 분포하는 소형 담수어류로서 제 4 기 어류이다. Min과 Yang(1991)은 *Zacco*속 어류 4종과 *Candidia*속 어류 1종에 대한 전기영동법을 이용한 유전자 분석을 통하여 대만, 일본 및 한반도에 서식하는 5종(*Zacco temmincki* A-type, B-type, *Z. platypus*, *Z. pachycephalus*, and *Candidia barbata*)에 대한 집단 및 종간 지리적 변이를 조사한 바 있다.

본 연구는 Min과 Yang(1991)의 유전자 분석을 통하여 얻은 결과를 토대로 하여 *Zacco*속과 *Candidia*속 어류의 집단 및 종간의 유전적 근연관계와 이들의 계통진화적 유연관계 및 생물지리학적 분포경로를 구명하고자 하였다.

## 재료 및 방법

본 연구에 사용된 재료는 Min과 Yang(1991)이 조사한 한국, 일본, 대만지역의 28개 집단과 동일한 것으로(Fig. 1) 동본문의 Table 2의 값을 이용하여 Rogers(1972)의 유전적 근연치(S)와 Nei(1972)의 유전적 차이치(D)를 구하였고 *Zacco*속 어류와 *Candidia*속 어류의 각 집단 및 종간 유전적 근연 관계를 조사하였다. 또한 S값을 토대로 Sneath와 Sokal(1973)의 방법에 따라 UPGMA 방법으로 dendrogram을 작성하였으며, D값을 이용하여 Nei(1975)의 분화연대 산출공식인  $t = 5 \times 10^6 \cdot D$ 에 따라 각 종 및 집단간의 분화연대와 분화경로를 추정하였다.

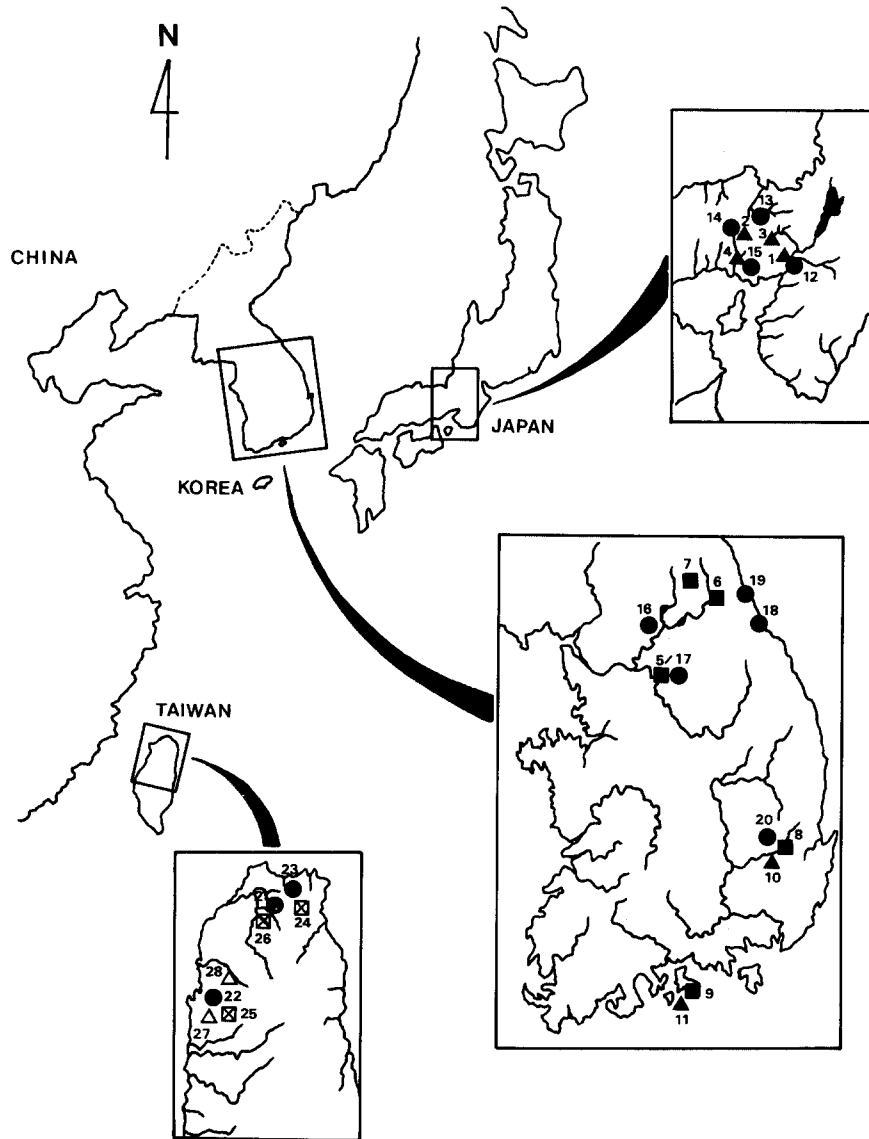
## 결 과

### 1. 계통적 유연관계

Min과 Yang(1991)의 유전자 빈도(Table 2) 중에서 *Mpi-2*, *Mc-2*, *Got-3*, *Pept-1*을 제외한 24개 유전자를 이용, 각 집단 및 종간의 유전적 근연치(S)와 유전적 차이치(D)를 Rogers(1972)와 Nei(1972)의 방법으로 각각 구한 결과는 Table 1과 같다.

*Z. temmincki*의 경우 한국 *Z. temmincki* B-type의 양평과 남해집단 사이가  $S = 1.00$ 으로 유전적 차이가 전혀 없었고, *Z. temmincki* B-type 5개 집단의 평균 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.991(0.983-1.000)$ 로서 집단간 근연치가 가장 가깝게 나타났으며 일본의 *Z. temmincki* 4개 집단은 평균  $\bar{S} = 0.981(0.967-0.990)$ , 한국 *Z. temmincki* A-type의 집단간 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.906$ 이었다.

*Z. platypus*의 경우는 일본 *Z. platypus* 4개 집단의 평균 유전적 근연치가  $\bar{S} = 0.974(0.960-0.983)$ , 대만 *Z. platypus* 3개 집단은  $\bar{S} = 0.962(0.954-0.967)$ , 한국의 *Z. platypus* 5개 집단은  $\bar{S} = 0.914(0.839-0.977)$ 로 나타났으며, 한국의 영천 집단은 나머지 4개 집단과 유전적으로 차이를 나타내어(Min and Yang, 1991, Table 2) 나머지 4개 집단과의 평균 유연관계는  $\bar{S} = 0.840$ 으로 차



**Fig. 1.** Map of the sample localities of 28 populations of the genera *Zacco* and *Candidia* species. Numbers refer to sample localities listed in Table 1 (Min and Yang, 1991).  
 ▲: *Z. temmincki* A-type    ■: *Z. temmincki* B-type    ●: *Z. platypus*    ⊠: *Z. pachycephalus*  
 △: *C. barbata*

이들 보였다.

*Z. pachycephalus* 3개 집단의 평균 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.963(0.953-0.981)$ , *C. barbata* 2개 집단은  $S = 0.946$ 로서 각 종내의 집단간 평균 유전적 근연치는  $\bar{S} > 0.90$  이상으로서 집단간에 매우 가까운 유연관계를 나타내었다.

일본의 *Z. temmincki* 4개 집단과 한국의 *Z. temmincki* A-type 간의 평균 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.935$ 로서 가까운 유전적 근연관계를 보이는 반면, 한국 *Z. temmincki* A-type과 B-type, 일본 *Z. temmincki*와 한국 *Z. temmincki* B-type 간의 근연관계는 각각  $\bar{S} = 0.847$ ,  $\bar{S} = 0.842$ 로 나타났다.

*Z. platypus*의 경우 일본집단과 한국집단 사이는  $\bar{S} = 0.852$ 로서 한국집단과 대만집단( $\bar{S} = 0.672$ ), 일본집단과 대만집단( $\bar{S} = 0.751$ ) 간의 유연관계보다 가깝게 나타났으나 각 지역간의 유연관계는 지리적으로 차이를 보였다.

가장 근연관계가 먼 종은 *Z. pachycephalus*와 *C. barbata*로서 평균 유전적 근연치가  $\bar{S} = 0.279$ 로 큰 차이를 보이는 반면 별개 속의 *C. barbata*는 일본 갈겨니 집단( $\bar{S} = 0.639$ ) 및 한국 *Z. temmincki* A-type( $\bar{S} = 0.634$ )과는 비교적 가까운 유연관계를 나타내었다(Table 2). *Zacco*속 어류와 *Candidia*속 간의 평균 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.441$ ( $\bar{D} = 0.882$ )로 나타났다(Table 1).

Table 1의 유전적 근연치를 이용하여 UPGMA 방법에 따라 dendrogram을 작성한 결과는 Fig. 2와 같다.

Fig. 2에서와 같이 일본 *Z. temmincki* 4개 집단과 한국 *Z. temmincki* A-type이  $\bar{S} = 0.926$ 에서 clustering되어 가깝게 나타났으며, 한국 *Z. temmincki* B-type은  $\bar{S} = 0.844$ 에서 일본집단과 한국의 A-type과 구별되었다. *Candidia barbata* 집단은 유전적으로 *Z. temmincki* 집단들과 유사하여(Min and Yang, 1991, Table 2)  $\bar{S} = 0.598$ 에서 *Z. temmincki* 집단과 clustering되었다.

일본, 대만, 한국지역의 *Z. platypus* 집단들은 각 지역별로 종내 집단간 유전적 근연치( $S > 0.950$ )를 나타내고 있었으나 일본 집단들과 한국 집단들 사이의 유전적 근연치는  $\bar{S} = 0.849$ 로 종내 집단간 차이보다 크게 나타났으며, 대만 *Z. platypus* 집단은  $\bar{S} = 0.707$ 에서 일본 및 한국의 *Z. platypus* 집단들과 clustering되어 역시 유전적으로 차이를 보였다.

대만 *Z. pachycephalus*는 *Z. platypus* 집단들과  $\bar{S} = 0.609$ 에서 연결되며 또 다른 하나의 group으로 나타났다. *Z. temmincki*, *C. barbata* group과 *Z. platypus*, *Z. pachycephalus* group간은 유전적으로 큰 차이를 나타내며  $\bar{S} = 0.389$ 에서 clustering되었다.

*Zacco*속과 *Candidia*속 어류의 계통적 분화 연대 추정 결과는 Fig. 3과 같다.

Fig. 3에서와 같이 약 480만년 전에 조상종으로부터 *Z. platypus*와 *Z. pachycephalus*가 1 group

으로, *Z. temmincki*와 *C. barbata*가 또 다른 group으로 분화된 후 약 260만년 전에 *C. barbata*와 *Z. temmincki* B-type이 분화되고 약 80만년 전에 *Z. temmincki* B-type에서 다시 A-type이 분화된 것으로 추정되며 또 다른 한 group에서는 약 230만년 전에 대만의 *Z. platypus*에서 *Z. pachycephalus*가 분화된 후 현재에 이른 것으로 추정된다.

## 고 찰

### 1. *Zacco*속 4종과 *Candidia*속 어류의 계통적 유연관계

한국산 *Z. temmincki* B-type 5개 집단의 유연관계가  $\bar{S} = 0.991$ 로 가장 가깝게 나타났으며 일본 *Z. temmincki* 4개 집단, 일본 *Z. platypus* 4개 집단, 대만 *C. barbata* 2개 집단, *Z. platypus* 3개 집단, *Z. pachycephalus* 3개 집단 등 각 지역에서의 종내 집단간 유전적 근연치가 평균 약 95% 이상으로서 이 값은 동일종내에서의 집단간 평균 유전치 값이었다(Avise, 1977). 한국 *Z. platypus* 집단의 경우 평균 유전적 근연치가  $\bar{S} = 0.914$ 의 값을 나타내었으나 이는 영천 *Z. platypus* 집단이 *Gp-4* 유전자에서 나머지 *Z. platypus* 집단이 공유하는 *Gp-4'* 인자와 뚜렷한 차이를 나타내는 *Gp-4<sup>b</sup>* 인자로 타 집단과 유전적 차이를 나타내고 있기 때문이다(Min and Yang, 1991, Table 2).

영천집단에서 발견되는 *Gp-4<sup>b</sup>* 인자의 분포범위를 조사하기 위하여 한국 *Z. platypus* 28개 집단을 대상으로 조사한 결과(Table 3), *Gp-4<sup>b</sup>* 인자를 갖는 집단이 경상남·북도 지역으로서 16개 집단이 나머지 12개 집단(*Gp-4'*)과 차이를 나타내었다(Table 4). Table 4에서 보는 바와 같이 *Gp-4<sup>b</sup>* 인자가 발견되는 경상도 남부지역 일대는 생물지리학적으로 매우 뜻이 있다고 보며 이 지역은 가시고기속(*Pungitius*) 어류에서도 *Z. platypus*와 유사한 양상을 보이고 있어 이 지역에 분포하는 *Pungitius kaibarae*는 타 지역 집단들과 *Mdh-2*, *Mpi*, *Pgm-1*, *Pgm-3* 등의 유전자에서 뚜렷한 차이가 있어 별종으로 간주한 바 있다(Yang and Min, 1990). 앞으로 이지역에 대한 생물상을 보다 면밀히 조사하므로써 지질학적 변천과정과 연

**Table 1.** Rogers' (1972) coefficients of genetic similarity (S)(sbove diagonal) and Nei's (1972) coefficients of genetic distance (D)(below diagonal) of 28 populations of the genera *Zacco* and *Candida*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28			
<i>Z. temminckii</i> (Japan)																															
1. Yono	0.985	0.158	0.158	0.166	0.158	0.158	0.166	0.158	0.158	0.158	0.158	0.166	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158		
2. Sasayama	0.001																														
3. Anima	0.003	0.001																													
4. Hikami	0.009	0.007	0.002																												
<i>Z. temminckii</i> B-type(Korea)																															
5. Yangpyong	0.158	0.155	0.158	0.166	0.158	0.158	0.166	0.158	0.158	0.158	0.158	0.166	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	0.158	
6. Inje	0.158	0.153	0.155	0.164	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
7. Yanggu	0.161	0.159	0.162	0.170	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	
8. Yongchon	0.156	0.153	0.156	0.165	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
9. Namhae	0.518	0.155	0.158	0.166	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
<i>Z. temminckii</i> A-type(Korea)																															
10. Yongchon	0.063	0.052	0.054	0.061	0.103	0.103	0.106	0.101	0.103	0.906	0.416	0.408	0.431	0.422	0.314	0.317	0.306	0.327	0.437	0.436	0.439	0.409	0.353	0.384	0.364	0.364	0.627	0.661	0.624	0.624	
11. Namhae	0.048	0.049	0.051	0.058	0.212	0.210	0.217	0.211	0.212	0.093	0.397	0.358	0.397	0.394	0.306	0.308	0.300	0.320	0.405	0.477	0.480	0.450	0.346	0.377	0.358	0.623	0.624	0.624	0.624	0.624	
<i>Z. platypus</i> (Japan)																															
12. Yono	0.893	0.878	0.869	0.873	0.777	0.775	0.777	0.782	0.777	0.873	0.919	0.974	0.960	0.970	0.845	0.855	0.852	0.865	0.860	0.764	0.758	0.757	0.614	0.656	0.616	0.349	0.365	0.365	0.365	0.365	
13. Yona	0.938	0.921	0.913	0.917	0.780	0.779	0.781	0.785	0.780	0.876	0.957	0.974	0.981	0.981	0.855	0.864	0.861	0.874	0.865	0.748	0.742	0.740	0.594	0.636	0.596	0.356	0.371	0.371	0.371	0.371	
14. Sasayama	0.889	0.873	0.864	0.867	0.735	0.736	0.735	0.740	0.735	0.821	0.921	0.912	0.905	0.983	0.830	0.839	0.837	0.849	0.852	0.757	0.744	0.743	0.581	0.623	0.583	0.360	0.379	0.379	0.379	0.379	
15. Hikami	0.919	0.903	0.895	0.898	0.752	0.753	0.753	0.757	0.752	0.843	0.935	0.910	0.904	0.002	0.840	0.849	0.846	0.859	0.847	0.756	0.750	0.749	0.589	0.631	0.591	0.354	0.367	0.367	0.367	0.367	
<i>Z. platypus</i> (Korea)																															
16. Keopyong	1.193	1.177	1.168	1.172	1.021	1.023	1.023	1.029	1.021	1.130	1.165	1.126	1.103	1.127	1.024	0.957	0.955	0.960	0.830	0.674	0.61	0.675	0.574	0.585	0.570	0.276	0.283	0.283	0.283	0.283	
17. Yangpyong	1.195	1.175	1.166	1.172	1.025	1.029	1.033	1.025	1.140	1.175	1.122	1.090	1.114	1.113	0.009	0.977	0.970	0.840	0.672	0.662	0.667	0.582	0.590	0.577	0.277	0.286	0.286	0.286	0.286	0.286	
18. Kangung	1.228	1.211	1.202	1.206	1.056	1.058	1.058	1.064	1.056	1.175	1.199	1.110	1.088	1.122	0.111	0.014	0.003	0.961	0.839	0.667	0.656	0.578	0.584	0.572	0.284	0.291	0.291	0.291	0.291	0.291	
19. Yangyang	1.166	1.147	1.137	1.144	1.001	0.999	1.005	1.008	1.001	1.111	1.135	1.103	1.081	1.105	0.104	0.012	0.006	0.961	0.852	0.697	0.689	0.690	0.602	0.616	0.599	0.282	0.289	0.289	0.289	0.289	
20. Yongchon	0.815	0.799	0.791	0.794	0.699	0.696	0.698	0.703	0.699	0.813	0.887	0.966	0.993	1.004	0.112	0.145	0.121	0.955	0.830	0.674	0.61	0.675	0.574	0.585	0.570	0.276	0.283	0.283	0.283	0.283	
<i>Z. platypus</i> (Taiwan)																															
21. Pinglin	0.736	0.727	0.719	0.720	0.736	0.734	0.735	0.740	0.736	0.824	0.730	0.242	0.256	0.245	0.246	0.363	0.365	0.373	0.322	0.345	0.966	0.967	0.628	0.656	0.624	0.338	0.306	0.306	0.306	0.306	
22. Dahu	0.740	0.730	0.722	0.724	0.730	0.728	0.729	0.735	0.730	0.828	0.733	0.262	0.267	0.257	0.257	0.377	0.378	0.386	0.334	0.358	0.010	0.954	0.629	0.671	0.631	0.334	0.302	0.302	0.302	0.302	
23. Raylong	0.788	0.781	0.774	0.765	0.781	0.779	0.777	0.786	0.781	0.885	0.784	0.255	0.270	0.259	0.260	0.370	0.377	0.379	0.335	0.361	0.010	0.023	0.607	0.644	0.602	0.352	0.320	0.320	0.320	0.320	
<i>Z. pachycephalus</i> (Taiwan)																															
24. Raylong	1.052	1.044	1.035	1.038	0.913	0.911	0.909	0.919	0.913	1.035	1.307	0.455	0.478	0.499	0.538	0.524	0.532	0.485	0.437	0.454	0.440	0.472	0.954	0.981	0.266	0.271	0.271	0.271	0.271	0.271	
25. Dahu	0.971	0.964	0.955	0.959	0.845	0.843	0.840	0.850	0.845	0.956	0.969	0.407	0.427	0.446	0.441	0.510	0.578	0.518	0.460	0.404	0.410	0.393	0.428	0.024	0.953	0.292	0.298	0.298	0.298	0.298	
26. Shihlin	1.022	1.014	1.055	1.010	0.887	0.884	0.885	0.893	0.887	1.005	1.017	0.449	0.471	0.492	0.486	0.537	0.525	0.534	0.483	0.433	0.445	0.434	0.471	0.003	0.020	0.272	0.276	0.276	0.276	0.276	
<i>C. kerata</i> (Taiwan)																															
27. Dahu	0.468	0.471	0.478	0.477	0.636	0.629	0.630	0.636	0.636	0.463	0.472	1.068	1.055	1.040	1.059	1.292	1.281	1.255	1.257	1.127	1.077	1.100	1.030	1.314	1.229	1.302	0.916	0.916	0.916	0.916	0.916
28. Cholan	0.400	0.398	0.404	0.403	0.552	0.545	0.543	0.551	0.552	0.404	0.469	0.994	0.986	0.957	0.994	1.253	1.229	1.216	1.228	0.990	1.177	1.198	1.120	1.293	1.203	1.288	0.043	0.043	0.043	0.043	0.043

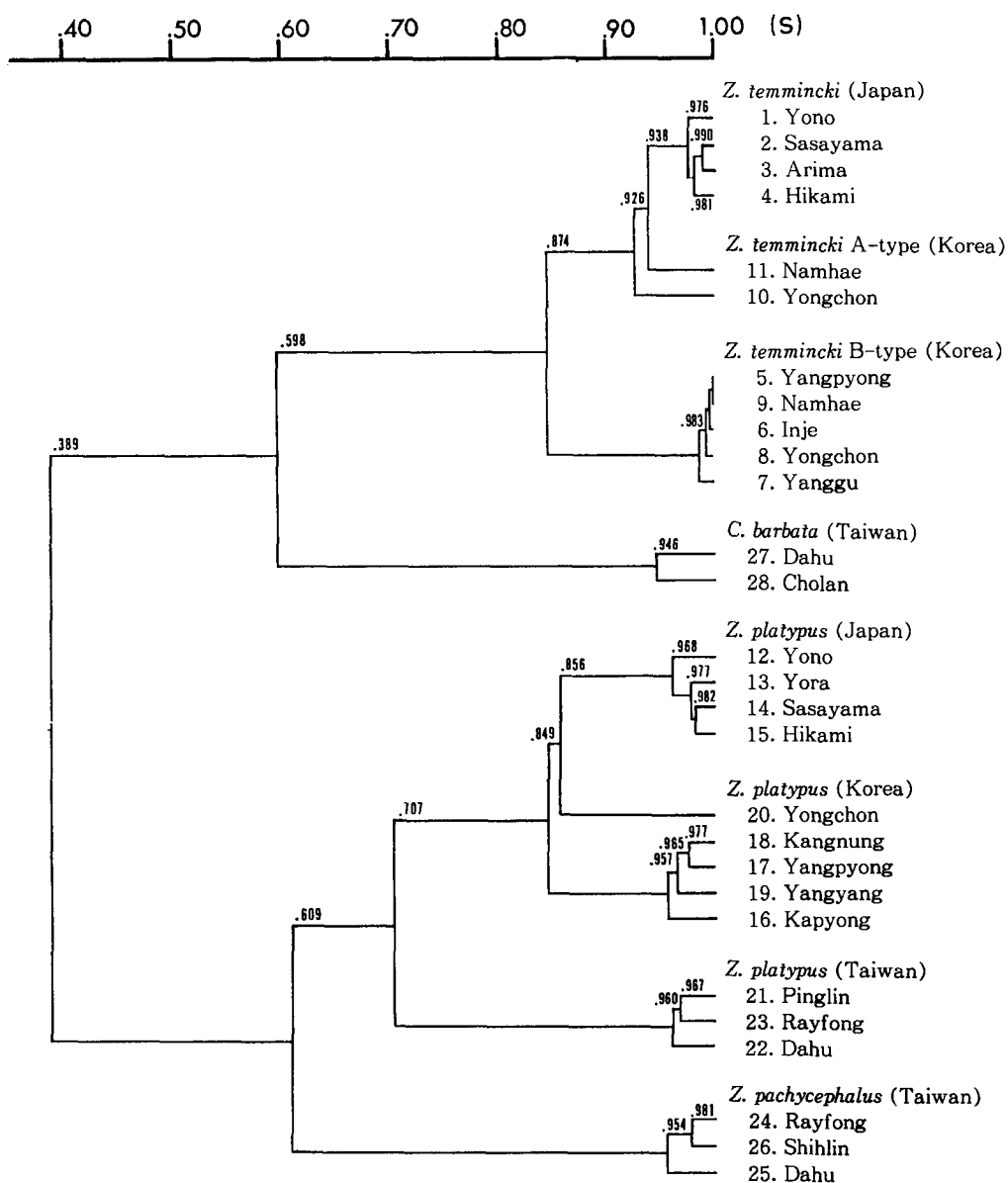


Fig. 2. Dendrogram of 28 populations of the genera *Zacco* and *Candidia* based on Rogers' (1972) genetic similarity coefficients (S).

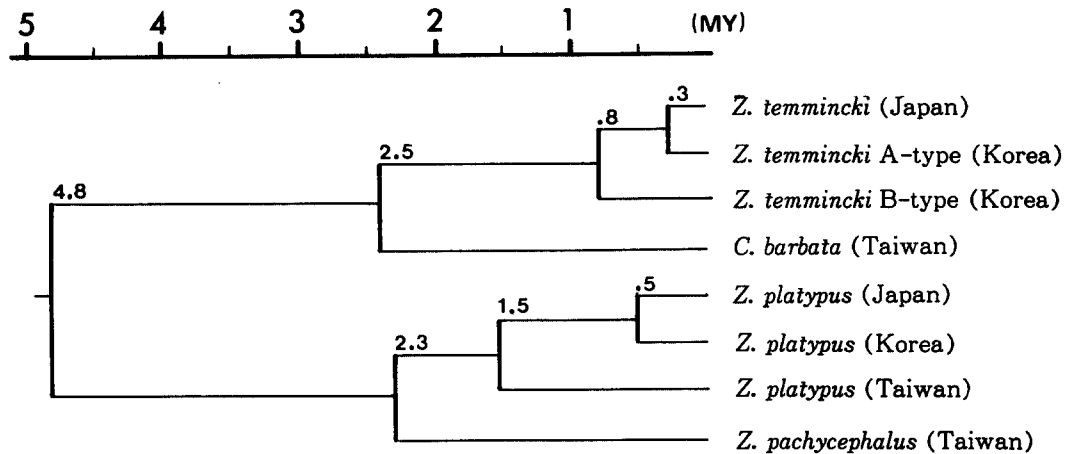
관하여 종 분화의 구명이 필요하다고 여겨진다.

*Z. temmincki*의 경우 일본 *Z. temmincki* 집단은 Mdh pattern상 한국 *Z. temmincki* A-type과 같은 종으로서 한국 *Z. temmincki* A-type과는  $\bar{S} = 0.935$ 로서 지리적으로 동해를 사이에 두고 떨어져 있으나 유연관계가 가깝게 나타났으며, Yang과

Min(1987)에 의해 형태적으로 매우 유사하여 사 매종으로 밝혀진 한국 *Z. temmincki* B-type과는 유연관계가  $\bar{S} = 0.842$ 로 차이를 나타내었고 한국 *Z. temmincki* 2 type간의 유연관계( $\bar{S} = 0.853$ )와 유사하였다(Yang and Min, 1987). 본 연구에서의 A-type과 B-type 간의 유연관계와도 잘 일

**Table 2.** Average Rogers' (1972) coefficients of genetic similarity (S)(above diagonal) and average Nei's (1972) coefficients of genetic distance (D)(below diagonal) of the genera *Zacco* and *Candidia* species.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1. <i>Z. temmincki</i> (Japan)		0.842	0.935	0.400	0.473	0.334	0.364	0.639
2. <i>Z. temmincki</i> B-type (Korea)	0.159		0.847	0.455	0.471	0.379	0.411	0.551
3. <i>Z. temmincki</i> A-type (Korea)	0.053	0.158		0.406	0.449	0.334	0.364	0.634
4. <i>Z. platypus</i> (Japan)	0.894	0.762	0.893		0.751	0.852	0.609	0.363
5. <i>Z. platypus</i> (Taiwan)	0.744	0.749	0.797	0.256		0.672	0.632	0.352
6. <i>Z. platypus</i> (Korea)	1.103	0.962	1.093	0.106	0.362		0.594	0.296
7. <i>Z. pachycephalus</i> (Taiwan)	1.006	0.882	1.005	0.462	0.439	0.495		0.279
8. <i>C. barbata</i> (Taiwan)	0.437	0.591	0.452	1.019	1.117	1.214	1.271	



**Fig. 3.** Estimated time divergences among 5 species of the genera *Zacco* and *Candidia* based on Nei's (1972) genetic distance coefficients (D) and Nei's formula (Nei, 1975).

치되었으나 일반적인 자매종의 유전적 근연치 보다는 매우 가깝게 나타나(Ferguson, 1980; Case, 1978; Yang *et al.*, 1988; Yang and Park, 1988), Yang과 Min(1987)은 이들 2 type이 최근에 분화되어 유전적으로 유사하다고 추정하였다.

한편 Lee 등(1986)은 *Z. temmincki* 2 type의 핵형 분석에서 2 type의 염색체 수는  $2n = 48$ 로서 동일하나 염색체 구성에서 제 7 번째 염색체에 뚜렷한 차이가 있다고 보고한 바 있으나 Lee와 Lee (1988)는 8 번째 차중부염색체(submetacentric chromosome)와 16 번째 차단부염색체(subtelocentric chromosome)의 크기가 2 type 간에 차이가 있어 구별된다고 보고하였다. 그러나 이같은 차이는 염색체를 분석하는 방법상의 이전에 기인한다고 보며 근연종 사이의 genome size는 거의

일정한 것으로 보아(Pathal *et al.*, 1973) *Z. temmincki* 2 type은 염색체상으로도 매우 유사종임을 알 수 있다.

*Z. platypus*의 경우는 한국과 일본집단 사이에 6Pgd, Got-2, Pept-2, Pept-3 등에서 빈도상의 차이를 보여(Min and Yang, 1991, Table 2) 이들의 유연관계가  $\bar{S} = 0.852$ 로서 동일 종내의 집단간 유연관계 보다는 낮은 값이었다. 다만 *Z. platypus*의 경우 일본과 한국집단들과의 유전적 유연관계는  $\bar{S} = 0.752$ , 대만-한국집단은  $\bar{S} = 0.672$ 로서 종내 집단간 차이치 보다 낮았으며(Avise, 1976), Min과 Yang(1986)이 보고한 *Moroco lagowskii*와 *M. oxycephalus*의 종간 근연치와 유사하게 나타나 이들 3지역에 분포하는 *Z. platypus* 집단들이 오래전에 지리적 격리가 있었음을 시사

**Table 3.** Collecting localities, date, and number of specimens of *Z. platypus* for analysis of general protein.

Collection locality	No. of specimens	Collection date
1. Ansong: Kongdo-myon, Ansong-gun, Kyonggi-do	20	June 21, 1989
2. Yongok: Yongok-myon, Myongju-gun, Kangwon-do	24	July 5, 1989
3. Chinbu: Chinbu-myon, Pyongchang-gun, Kangwon-do	31	July 6, 1989
4. Samchok: Kundok-myon, Samchok-gun, Kangwon-do	20	June 21, 1989
5. Chongwon: Kangnae-myon, Changwon-gun, Chungchongbuk-do	20	June 22, 1989
6. Okchon: Okchon-up, Okchon-gun, Chungchongbuk-do	20	June 22, 1989
7. Yosan: Yosan-myon, Iksan-gun, Chollabuk-do	20	June 21, 1989
8. Puan: Wido-myon, Puan-gun, Chollabuk-do	20	June 29, 1990
9. Chongju: Sigi-dong, Chongju-shi, Chollabuk-do	20	June 21, 1989
10. Sunchang: Sunchang-up, Sunchang-gun, Chollabuk-do	20	June 22, 1989
11. Changsong: Puka-myon, Changsong-gun, Chollanam-do	13	June 21, 1989
12. Naju: Nampyong-myon, Naju-gun, Chollanam-do	21	June 22, 1989
13. Kumnung: Choma-myon, Kumnung-gun, Kyongsangbuk-do	20	June 22, 1989
14. Yongchon: Puga-myon, Yongchon-gun, Kyongsangbuk-do	17	Aug. 26, 1989
15. Kyongsan: Hayang-myon, Kyongsan-gun, Kyongsangbuk-do	20	Aug. 26, 1989
16. Kochang: Kochang-up, Kochang-gun, Kyongsangnam-do	20	June 22, 1989
17. Hamyang: Sudong-myon, Hamyang-gun, Kyongsangnam-do	20	June 22, 1989
18. Chogye: Chogye-myon, Hapchon-gun, Kyongsangnam-do	20	Aug. 27, 1989
19. Hapchon: Taeyang-myon, Hapchon-gun, Kyongsangnam-do	20	Aug. 27, 1989
20. Samga: Samga-myon, Hapchon-gun, Kyongsangnam-do	4	Aug. 27, 1989
21. Kyongju: Tapchong-dong, Kyongju-shi, Kyongsangnam-do	20	Aug. 26, 1989
22. Miryang: Miryang-up, Miryang-gun, Kyongsangnam-do	14	Aug. 27, 1989
23. Sanoe: Sanoe-myon, Miryang-gun, Kyongsangnam-do	1	Aug. 27, 1989
24. Yangsan: Yangsan-up, Yangsan-gun, Kyongsangnam-do	3	Aug. 28, 1989
25. Ulchu: Pomso-myon, Ulchu-gun, Kyongsangnam-do	5	Aug. 27, 1989
26. Uiryong: Uiryong-up, Uiryong-gun, Kyongsangnam-do	9	Aug. 27, 1989
27. Haman: Kaya-up, Haman-gun, Kyongsangnam-do	5	Aug. 28, 1989
28. Hadong: Hwagae-myon, Hadong-gun, Kyongsangnam-do	20	Aug. 4, 1989

한다.

*Z. temmincki*와 동종 이명으로 알려졌던 대만산 *Z. pachycephalus*는 *Z. temmincki* 집단들 보다 *Z. platypus* 집단들과 유연관계가 더 가깝게 나타났고 동일한 수계에 서식하며 형태적으로 유사한 대만 *Z. platypus* 집단과  $\bar{S} = 0.632$ 로 가깝게 나타났으나 종간 수준의 차이를 나타냈으며 *Z. temmincki* 2종과는 평균  $\bar{S} = 0.380$ 으로 종간 수준을 넘어 속간의 차이를 보이고 있었다(Avise, 1976). *Z. temmincki*와 *Z. platypus*의 경우는 *Z. temmincki* B-type과 *Z. platypus*집단이  $\bar{S} = 0.435$ , 일본, 한국 *Z. temmincki* A-type과 *Z. platypus*의 유연관계는  $\bar{S} = 0.399$ 로 유연적으로 차이를 나타내었고 Yang과 Min(1989c)이 보고한 피라미아과의 계통 분류학적 연구에서 *Z. platypus*와 *Z. temmincki*의 유연

관계와 일치하고 있다. 또한 Cho(1985)는 한국산 *Z. platypus*와 *Z. temmincki* 2종에 대한 C-banding, R-banding 및 NOR 염색에 의해 염색체를 분석한 결과 2종은 편동원체 역위(paracentric inversion)에 의해 염색체 구조상의 차이를 나타낸다고 보고하였고, Lee 등(1989)은 mtDNA 분석결과 *Z. platypus*와 *Z. temmincki*는 종간 이상의 차이( $p = 10.8$ )가 있음을 보고한 바 있는데 이 결과는 본 실험 결과와도 일치한다.

속이 다른 *Candidia barbata*는 생태적 서식환경이 유사한 *Z. temmincki* A-type과  $\bar{S} = 0.637$ , B-type과는  $\bar{S} = 0.551$ 로서 같은 *Zacco*속 내의 종들간의 유연관계 보다도 더 유사하게 나타났으며 이 유연치는 한국산 뚝가리속(*Liobagrus*) 어류인 *L. andersonii*(뚝가리)와 *L. obesus*(뚝사리)의 종간



**Table 4.** Genotype and allele frequencies of *Gp-4* of *Z. platypus* in Korea.

Locality	<i>Gp-4</i>						
	Genotype				Gene		
	BB	BC	CC	CD	B	C	D
1. Ansong			20			1.00	
2. Yongok			24			1.00	
3. Chinbu			31			1.00	
4. Samchok		01	19		0.02	0.98	
5. Chongwon		01	19		0.02	0.98	
6. Okchon			20			1.00	
7. Yosan			20			1.00	
8. Puan			20			1.00	
9. Chongju			20			1.00	
10. Sunchang		03	17		0.07	0.93	
11. Changsong			13			1.00	
12. Naju			19	02		0.95	0.05
13. Kumnung	20				1.00		
14. Yongchon	17				1.00		
15. Kyongsan	20				1.00		
16. Kochang	19	01			0.98	0.02	
17. Hamyang	20				1.00		
18. Chogye	13	06	01		0.80	0.20	
19. Hapchon	18				1.00		
20. Samga	04				1.00		
21. Kyongju	20				1.00		
22. Miryang	14				1.00		
23. Sano	01				1.00		
24. Yangsan	03				1.00		
25. Ulchu	05				1.00		
26. Uiryong	09				1.00		
27. Haman	04				1.00		
28. Hadong		20				1.00	

유연치( $\bar{S} = 0.556$ )와 유사한 값이었다(Yang and Son, 1986; Son *et al.*, 1987). Tzeng(1986a)은 *Candidia*속을 Bagridae로 분류하였으나 후에 Leuciscinae로 재분류하였고(Tzeng, 1986b), Cheng과 Zheng(1987)은 *Candidia*속을 Danioninae로 분류하고 있는데 *Candidia barbata*가 *Zacco temmincki*(A-type, B-type)와 유연관계가 비교적 높은 것으로 보아(Table 2, Fig. 2) *Candidia*속은 Danioninae로 분류하는 것이 타당하다고 본다. 그러나 참새복 조류의 경우 종간의 유전적 근연치를 비교할 때 이들 사이는 유전적으로 매우 가까워(Avise *et al.*, 1980a, 1980b; Barrowclough *et al.*, 1981; Zink and Johnson, 1984; Johnson *et al.*, 1989) 조류의 속간 근연치가 양서류 및 포유류의 집단간(Avise and Aquadro, 1982) 또는 아종간(Barrowclough and Corbin, 1978) 근연치와 유사한 경우도 있으며 양서류인 참개구리과(Ranidae)(Kim, 1988)나, 어류인 송개아과(Noemacheilinae)(Yang *et al.*, 1991)와 큰가시고기과(Gasterosteidae)(Yang and Min, 1990)의 경우와 같이 유전적으로 종간이나 속간의 근연치가  $\bar{S} = 0.30$  이하인 경우도 있어 분류군의 위치를 정하는 것은 유전적인 면과 형태 및 생태적인 면 등을 병행함이 타당하리라 본다.

유연치( $\bar{S} = 0.556$ )와 유사한 값이었다(Yang and Son, 1986; Son *et al.*, 1987). Tzeng(1986a)은 *Candidia*속을 Bagridae로 분류하였으나 후에 Leuciscinae로 재분류하였고(Tzeng, 1986b), Cheng과 Zheng(1987)은 *Candidia*속을 Danioninae로 분류하고 있는데 *Candidia barbata*가 *Zacco temmincki*(A-type, B-type)와 유연관계가 비교적 높은 것으로 보아(Table 2, Fig. 2) *Candidia*속은 Danioninae로 분류하는 것이 타당하다고 본다. 그러나 참새복 조류의 경우 종간의 유전적 근연치를 비교할 때 이들 사이는 유전적으로 매우 가까워(Avise *et al.*, 1980a, 1980b; Barrowclough *et al.*, 1981; Zink and Johnson, 1984; Johnson *et al.*, 1989) 조류의 속간 근연치가 양서류 및 포유류의 집단간(Avise and Aquadro, 1982) 또는 아종간(Barrowclough and Corbin, 1978) 근연치와 유사한 경우도 있으며 양서류인 참개구리과(Ranidae)(Kim, 1988)나, 어류인 송개아과(Noemacheilinae)(Yang *et al.*, 1991)와 큰가시고기과(Gasterosteidae)(Yang and Min, 1990)의 경우와 같이 유전적으로 종간이나 속간의 근연치가  $\bar{S} = 0.30$  이하인 경우도 있어 분류군의 위치를 정하는 것은 유전적인 면과 형태 및 생태적인 면 등을 병행함이 타당하리라 본다.

## 2. 종분화 및 분포

생물지리학적인 측면에서의 종분화 경로에 관한 연구로는 Kim(1980)의 한국산 *Cobitis* 종에 대한 연구로서 형태분석과 지리적 분포 등을 토대로 *Cobitis* 종의 분화 경로 및 형태적 유연관계를 밝힌 바 있다. Park(1988)은 이들 *Cobitis*의 유전적 분석과 형태분석을 통하여 유전적 차이에 의한 분화 경로를 밝혔으며, Kim(1988)은 한국산 양서류의 유전적 변이 및 진화에 관한 연구에서 도롱뇽(*Hynobius leechii*) 집단의 분화 과정과 개구리속 5종의 계통진화를 중점으로 밝힌 바 있고 Park(1990)은 한국산 무미류의 염색체와 mtDNA 등을 분석하여 세로 유전학적 방법으로 종분화경로를 밝힌 바 있다.

Yang 등(1984)은 한국산 피라미아과 3속 4종에 대한 유전적 분석에서 *Z. temmincki*의 cytosol malate dehydrogenase(cMDH)에 AA동형접합자와 AB이형접합자인 2 type만이 존재함을 보고하면서 피라미아과 4종의 유연관계를 추구한 바 있는데 이들에 의하면 피라미아과 어류의 분화과정은 *Aphyocypris*속에서 *Opsariichthys*속이 먼저 분화된 후 *Opsariichthys*속에서 *Zacco*속이 분화되었으리라 추정하였고, *Zacco*속의 *Z. platypus*와 *Z. temmincki*는 약 100만년 전에 분화된 것으로 추정한 바 있다. 그 후 Yang과 Min(1987)은 Yang 등(1984)이 보고한 *Z. temmincki* 2 type에 대한 유전자 분석과 형태 분석을 통해 형태적으로 매우 유사하나 유전적으로 차이를 보이는 자매종(*Z. temmincki* A-type, B-type)임을 확인하였고 *Z. platypus*에서 *Z. temmincki* B-type이 먼저 분화된 후 상류성 환경으로 저온 적응된 A-type이 2차적으로 분화된 것이라 추정하였다(Yang and Min, 1989b). Yang과 Min(1989c)은 피라미아과 어류는 기원종으로부터 *Aphyocypris*속과 나머지 2속(*Zacco*, *Opsariichthys*)이 약 760만년 전인 선신세(Pliocene) 초기에 분화되었으며, *Zacco*속은 약 480만년 전인 선신세 중기에 *Z. platypus*에서 *Z. temmincki* B-type이 1차적으로 분화된 후 100만년 후인 약 380만년 전인 선신세 말기에 *Z. platypus*에서 다시 2차적으로 *Opsariichthys*속이 chromosomal fission에 의해 분화된 것으로 추정하였고,

Lee 등(1989)도 mtDNA 분석에 의한 연구에서 분화의 시기는 다소 차이가 있으나 분화 양상은 Yang과 Min(1989c)의 연구 결과와 일치하고 있다.

*Zacco*속 어류 중 *Z. platypus*는 한반도, 일본, 중국 및 대만의 여러 하천에 분포하는 어종이며(Uchida, 1939; Miyadi *et al.*, 1976; Chyung, 1977; Jeon, 1980; Kawanabe and Mizuno, 1989) 형태적, 생태적으로 *Zacco*속 어류와 유사한 *Candidia barbata*와 *Z. pachycephalus*는 중국 본토와 대만 등지에 분포 서식하는 어종이다(Tzeng, 1986b; Cheng and Zheng, 1987). 또한 *Z. temmincki*는 한반도, 일본 및 중국 등지에 분포한다고 하였으나(Chyung, 1977; Miyadi *et al.*, 1976), Cheng and Zheng(1987)에 의한 기록에는 중국에는 서식하지 않는 것으로 알려져 있다.

전기영동에서 얻어진 동위효소의 유전적 변이는 자연선택과는 거의 무관하며 각 유전자의 돌연변이율에 따라 일정한 비율로 변한다는 소위 Molecular clock theory가 여러 학자들에 의하여 제창된 이후(Wilson *et al.*, 1974, 1977; Fitch, 1976; Sarich, 1977; Thorpe, 1982), 이를 근거로 하여 Nei(1975), Gutierrez 등(1983), Marten과 Johnson(1986) 등에 의하여 각 분류군간의 분화연대 추정이 시도되었다. Nei(1975)는 여러 구조 유전자의 단위시간(년)당 치환율을 평균하여 유전자의 변화율을 산출하고  $t = 5 \times 10^6 \cdot D$  ( $t =$  분화 연대,  $D =$  유전적 차이)의 공식을 유도하였다. 이 공식은  $D$ 의 값이 1정도 또는 그 이하의 유전적 차이를 갖는 생물군 사이에서는 이들의 분화 연대 추정이 정확함을 예를 들어 증명하였다. Gutierrez 등(1983)은 조류의 닭목(Galliformes)에 대한 계통진화 연구에서 이들의 조상종으로 알려진 화석의 연대를 추정하고 이 화석에서 분화되었으리라 여기는 현생종인 2종간의  $D$ 값을 구한 결과  $t = 26.3 \times 10^6 \cdot D$ 의 공식을 유도하였으나, 후에 Marten과 Johnson(1986)은 동일 화석에 대한 연대 추정을 재 시도한 결과 Gutierrez 등(1983)의 화석 연대 추정에 오류가 있음을 지적하고 이를 정정하여  $t = 19.7 \times 10^6 \cdot D$ 로 수정한 바 있다. 이와 같이 현존 생물군에 대한 분화 연대 추정은 여러면에서 문제점이 많으며 따라서 정

확한 연대 추정이 불가능하다고 보나, 지질변화의 시기와 비교하는 의미에서 분화 연대 추정은 뜻이 있다고 보여 각 종들의 상대적 분화 양상은 파악이 되리라 여긴다. 본 연구에서는 각 분류군 간의 유전적 차이치(D)가 평균 1.0 이하이고 (Table 2) 이들에 대한 화석 기록이 없어 Nei (1975)의 공식을 이용하여 각 종의 분화 연대를 추정하고 지질변동에 따른 분포경로를 추정하였다.

피라미아과에 속하는 *Zacco*속과 *Candidia*속 어류는 중국계 어류로서 이들은 조상종에서 제 3 기 선신세(Pliocene)인 약 480만년 전에 *Zacco*속의 *pachycephalus-platypus*의 한 group과 *Candidia barbata-Z. temmincki* group으로 분화되었고 후에 *pachycephalus-platypus* group은 약 230만년 전인 후기 선신세에 다시 분화하여 *Z. pachycephalus*는 현재의 분포에 이르렀다고 본다. 한편 *Z. platypus*는 대만 및 중국지역에 분포하면서 약 150만년 전인 홍적세(Pleistocene)의 Mindle기를 전후하여 이들 집단의 일부가 북상하여 한국과 일본 등지에 분포하였으리라 여기며 한국집단과 일본집단은 약 50만년 전인 홍적세의 Riss기에 분리된 것으로 추산되었다. 또 한편으로는 역시 250만년 전인 초기 홍적세에 *Z. temmincki* B-type과 *Candidia barbata*가 분화되었다고 보여 *C. barbata*는 현재의 대만과 중국 일대에 분포하여 오늘에 이르렀고 *Z. temmincki* B-type는 북상하여 한국 전역에 분포하였고 약 80만년 전인 제 4 기 홍적세에 *Z. temmincki* B-type에서 저온적응의 결과로 *Z. temmincki* A-type이 분화되어 남한 일대와 일본 등지에 분포하였다고 여겨진다.

중국계 기원인 *Zacco*속과 *Candidia*속 어류의 분포경로는 빙하기 시대에 해수면이 낮아진 결과로 형성되었던 고황하 수계(Paleo Hwang-Ho)를 통하여 현재의 분포를 이루었다고 추정된다(Mori, 1936; Darlington, 1957; Jeon, 1980).

### 인용문헌

- Avise, J. C., 1976. Genetic Differentiation During Speciation, In: Molecular Evolution (Ayala, F. J., ed.). Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 106-122.
- Avise, J. C., 1977. Genic heterozygosity and rate of speciation. *Paleontology* **3**: 422-432.
- Avise, J. C. and C. F. Aquadro, 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. *Evol. Biol.* **15**: 151-185.
- Avise, J. C., J. C. Patton, and C. J. Aquadro, 1980a. Evolutionary genetics of birds. I. Relationships among North American thrushes and allies. *Auk* **97**: 135-147.
- Avise, J. C., J. C. Patton, and C. F. Aquadro, 1980b. Evolutionary genetics of birds II. Conservative protein evolution in North American sparrows and relatives. *Syst. Zool.* **29**: 323-334.
- Barrowclough, G. F. and K. W. Corbin, 1978. Genetic variation and differentiation in the Parulidae. *Auk* **95**: 691-702.
- Barrowclough, G. F., K. W. Corbin, and R. M. Zink, 1981. Genetic differentiation in the Procellariiformes. *Comp. Biochem. Physiol.* **69B**: 629-632.
- Busack, S. D., 1988. Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of *Blanus* and the description of new species from Northern Morocco (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaeniidae). *Copeia* **1988**: 101-109.
- Buth, D. G., 1984a. Allozymes of the Cyprinid Fishes: Variation and Application, In: Evolutionary Genetics of Fishes (Turner, B. J., ed.). Plenum Press, New York, pp. 561-590.
- Buth, D. G., 1984b. The application of electrophoretic data in systematic studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 501-522.
- Case, S. M., 1978. Electrophoretic variation in two species of ranid frogs, *Rana boylei* and *Rana muscosa*. *Copeia* **1978**: 311-320.
- Cheng, Q. and B. Zheng, 1987. Systematic synopsis of Chinese fishes. Science Press. Beijing **1**: 120-123.
- Cho, J. W., 1985. Karyotypic analysis of Korean genus *Zacco* by banding technique. M. S. Thesis, Inha University.
- Chyung, M. K., 1977. The Fishes of Korea. Il-Ji Sa, Seoul, pp. 187-189.
- Crabtree, C. B. and D. G. Buth, 1987. Biochemical systematics of the catostomid genus *Catostomus*: Assessment of *C. clarki*, *C. plebeias* and *C. discoboluseid* including the zuni sucker, *C. d. yarvowi*. *Copeia* **1987**: 843-854.
- Cracraft, J. and R. O. Prum, 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* **42**: 603-620.
- Darlington, P. J., 1957. Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals. New York.
- Dowling, T. E. and W. M. Brown, 1989. Allozymes, mitochondrial DNA, and levels of phylogenetic resolution.

Avise, J. C., 1976. Genetic Differentiation During Speciation, In: Molecular Evolution (Ayala, F. J., ed.). Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp.

- tion among four minnow species (*Notropis*: Cyprinidae). *Syst. Zool.* **38**: 126-143.
- Ferguson, A., 1980. Biochemical Systematics and Evolution. Halsted Press, New York, pp. 1-187.
- Fitch, W. M., 1976. Molecular Evolutionary Clocks. In: Molecular Evolution (Ayala, F. J., ed.), Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 160-178.
- Gutierrez, R. J., R. M. Zink, and S. Y. Yang, 1983. Genic variation, systematic, and biogeographic relationships of some Galliform birds. *Auk* **100**: 33-47.
- Hedges, S. B., 1986. An electrophoretic analysis of Holaric hybrid frog evolution. *Syst. Zool.* **35**: 1-21.
- Jeon, S. R., 1980. Studies on the distribution of freshwater fishes from Korea. Ph.D. Dissertation, Chung Ang University.
- Johnson, N. K., J. A. Marten, and C. J. Ralph, 1989. Genetic evidence for the origin and relationships of Hawaiian honeycreepers (Aves: Fringillidae). *Condor* **91**: 379-396.
- Johnson, N. K., R. M. Zink, and J. A. Marten, 1988. Genetic evidence for relationships in the avian family Vireonidae. *Condor* **90**: 428-445.
- Kawanabe, H. and N. Mizuno, 1989. Freshwater Fishes of Japan. Yama-Kei Publ. Co. Tokyo, Japan. pp. 239-259.
- Kim, C. H., 1988. Genetic variation and evolution of Korean amphibians. Ph.D. Dissertation Inha University.
- Kim, I. S., 1980. A systematic study of the genus *Cobitis* from Korea. Ph.D. Dissertation, Chung Ang University.
- 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.
- Lee, H. Y., J. W. Cho, and S. Y. Yang, 1986. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temminckii*). II. Chromosome analysis of two types of Mdh. *Korean J. Zool.* **29**: 208-214.
- Lee, H. Y., S. Y. Yang, C. S. Chang, and C. S. Park, 1989. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temminckii*). VIII. Mitochondrial DNA analysis of the subfamily Danioninae (Pisces, Cyprinidae). *Korean J. Genet.* **11**: 175-187.
- Lee, H. Y. and H. S. Lee, 1988. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temminckii*). V. Geographical variation on the karyotypes between two allelotypes. *Korean J. Genet.* **10**: 93-99.
- Marten, J. A. and N. K. Johnson, 1986. Genetic relationships of North American cardueline finches. *Condor* **88**: 409-420.
- Min, M. S. and S. Y. Yang, 1986. Classification, distribution and geographic variation of two species of the genus *Moroco* in Korea. *Korean J. Syst. Zool.* **2**: 63-78.
- Min, M. S. and S. Y. Yang, 1991. Systematic study on the genus *Zacco* (Pisces, Cyprinidae) I. Genic variation. *Korean J. Zool.* **34**: 556-569.
- Miyadi, D., H. Kawanabe, and N. Mizuno, 1976. Coloured Illustration of the Freshwater Fishes of Japan. Hoikusha Pub. Co., Osaka, pp. 135-141.
- Mori, T., 1936. Studies on the geographical distribution of fresh water fishes in Korea. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan.* **6**: 35-61.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natural.* **106**: 283-292.
- Nei, M., 1975. Molecular Population Genetics and Evolution. North-Holland publ. Co., Amsterdam.
- Park, B. S., 1988. Systematic study on the genus *Cobitis* in Korea. Ph.D. Dissertation, Inha University.
- Park, B. S., J. B. Hyun, and S. Y. Yang, 1990. Systematic and evolutionary study on the genus *Parus* (Passeriformes: Paridae) in Korea. *Korean J. Syst. Zool.* **6**: 17-28.
- Park, C. S., 1990. Genetic studies on the Korean anurans (Amphibia, Anura): Chromosome and mitochondrial DNA analysis. Ph.D. Dissertation, Inha University.
- Pathal, S., T. C. Hsu, and F. E. Arrighi, 1973. Chromosome of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotype evolution. *Cytogenet. Cell Genet.* **12**: 315-326.
- Patton, J. L. and S. Y. Yang, 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* Pocket Gophers: Macrogeographic patterns. *Evolution* **31**: 697-720.
- Patton, J. L., R. K. Selander, and M. H. Smith, 1972. Genic variation in hybridizing populations of gopher (genus *Thomomys*). *Syst. Zool.* **21**: 263-270.
- Rafinski, J. and J. W. Arntzen, 1987. Biochemical systematics of the old world newts, genus *Triturus*: Allozyme data. *Herpetol.* **43**: 446-457.
- Robbins, L. W. and V. M. Sarich, 1988. Evolutionary relationships in the family Emballonuridae (Chiroptera). *J. Mammal.* **69**: 1-13.
- Roger, J. S., 1972. Measure of genetic similarity and genetic distance. *Studies in genetics VII. Univ. Texas Publ.* **7213**: 145-153.
- Sarich, V. M., 1977. Rates, sample sizes, and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. *Nature* **265**: 24-28.
- Sarich, V. M. and J. E. Cronin, 1977. Molecular Systematics of the Primates, In: Molecular Anthropology, Genes and Proteins in the Evolutionary Ascent of the Primates (Goodman, M. and R. E. Thasian, eds.). Plenum Press, New York.
- Selander, R. K., M. H. Smith, S. Y. Yang, W. E. Johnson, and B. Gentry, 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I: Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI., Univ. Texas Publ.* **7103**: 49-90.
- Sites, J. W., Jr., C. A. Porter, and P. Thompson, 1987.

- Population genetics structure and chromosomal evolution in the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Iguanidae). *Nat. Geogr. Res.* **3**: 343-362.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal, 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman Co., San Francisco.
- Son, Y. M., I. S. Kim, and I. Y. Choo, 1987. A new species of torrent catfish, *Liobagrus obesus* from Korea. *Korean J. Lim.* **20**: 21-29.
- Thorpe, J. P., 1982. The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 139-168.
- Tzeng, C. S., 1986a. The Freshwater Fishes of Taiwan. Taiwan Prov. Educ. Dept. Press, pp. 66-69.
- Tzeng, C. S., 1986b. Distribution of the freshwater fishes of Taiwan. *J. Taiwan Museum* **39**: 127-146.
- Uchida, K., 1939. The Fishes of Korea. *Bull. Fish. Exp. Sta. Gov. Gener. Korea.* **1**: 330-346.
- Wake, D. B. and K. P. Yanev, 1986. Geographic variation in allozymes in a "ring-species" the plethodontid salamander *Ensatina escholtzii* of Eastern North America. *Evolution* **40**: 702-715.
- Wayne, R. K. and S. J. Obrien, 1987. Allozyme divergence within the Canidae. *Syst. Zool.* **36**: 339-355.
- Wilson, A. C., S. S. Carlson, and T. J. White, 1977. Biochemical evolution. *Annu. Rev. Biochem.* **46**: 573-639.
- Wilson, A. C., V. M. Sarich, and L. R. Maxson, 1974. The importance of gene rearrangement in evolution: Evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **71**: 3028-3030.
- Yang, S. Y., 1983. Genic variation in natural populations of the subfamily Acheilognathinae (Cyprinidae) in Korea. *Ann. Rep. Biol. Res., Jeonbuk Nat'l. Univ.* **4**: 11-19.
- Yang, S. Y. and B. S. Park, 1982. Genic variation and systematics of the subfamily Acheilognathinae (Cyprinidae) in Korea. *Ann. Rep. Biol. Res., Jeonbuk Nat'l. Univ.* **3**: 25-32.
- Yang, S. Y. and B. S. Park, 1988. Speciation of the two species of the genus *Hyla* (Anura) in Korea. *Korean J. Zool.* **31**: 11-20.
- Yang, S. Y. and J. L. Patton, 1981. Genic variability and differentiation in the Galapagos finches. *Auk* **98**: 230-242.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1987. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temmincki*) IV. Genetic variation, morphology, and artificial hybridization. *Korean J. Zool.* **30**: 417-431.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1988. Sympatry and species status of *Moroco lagowskii* and *M. oxycephalus* (Cyprinidae). *Korean J. Zool.* **31**: 56-61.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1989a. Genic variation and speciation of fishes of the genus *Moroco* (Cyprinidae). *Korean J. Zool.* **32**: 75-83.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1989b. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temmincki*) I. Geographic distribution and seasonal variation of two allelomorphs of MDH. *Korean J. Zool.* **32**: 232-241.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1989c. Evolutionary study on the Dark Chub (*Zacco temmincki*) IX. Phylogeny of the subfamily Danioninae (Pisces, Cyprinidae). *Korean J. Zool.* **32**: 393-403.
- Yang, S. Y. and M. S. Min, 1990. Genetic variation and systematics of the sticklebacks (Pisces, Gasterosteidae) in Korea. *Korean J. Zool.* **33**: 499-508.
- Yang, S. Y. and Y. M. Son, 1986. Genetic and morphological variation of the genus *Liobagrus* in Korea. *Korean J. Syst. Zool.* **2**: 1-12.
- Yang, S. Y., C. H. Yu, and B. S. Park, 1988. Natural hybridization and reproductive isolating mechanisms between two species of *Rana nigromaculata* and *Rana plancyi* (Anura). *Korean J. Zool.* **31**: 1-10.
- Yang, S. Y., S. R. Jeon, I. Y. Choo, and J. H. Kim, 1984. Genetic variation and systematics in the subfamily Danioninae (Fishes). *Bull. Inst. Basic Sci., Inha Univ.* **5**: 111-118.
- Yang, S. Y., H. Y. Lee, H. J. Yang, and J. H. Kim, 1991. Systematic study on the family Cobitidae (Pisces, Cypriniformes) I. Geographic variation of *Nemacheilus toni*, *Lefua costata* and *Niwaella multifasciata*. *Korean J. Zool.* **34**: 110-122.
- Zink, R. M. and N. K. Johnson, 1984. Evolutionary genetics of flycatchers. I. Sibling species in the genera *Empidonax* and *Contopus*. *Syst. Zool.* **33**: 205-216.

(Accepted June 1, 1991)

---

**Systematic Study on the Genus *Zacco* (Pisces, Cyprinidae).****II. Phylogenetic Relationships of the Genera *Zacco* and *Candidia***

Mi Sook Min and Suh Yung Yang

(Department of Biology, Inha University, Incheon 402-751, Korea)

Using starch gel electrophoresis of proteins, we examined variation at 24 genetic loci in four species of the genus *Zacco* and one species of the genus *Candidia* (Pisces, Cyprinidae) inhabiting in Korea, Japan, and Taiwan. The average genetic similarities among the populations of each species were higher than  $\bar{S} = 0.90$ . Korean and Japanese populations of *Z. platypus* were closer genetically ( $\bar{S} = 0.852$ ) than between Korean populations and Taiwanese populations ( $\bar{S} = 0.672$ ) or between Japanese populations and Taiwanese populations ( $\bar{S} = 0.751$ ). The genetic similarities among three populations of *Z. pachycephalus* and two populations of *C. barbata* were  $\bar{S} = 0.963$  and  $S = 0.946$ , respectively. *Z. temmincki* and *C. barbata* showed a congeneric level of genetic similarity ( $\bar{S} = 0.608$ ) and so was true between *Z. platypus* and *Z. pachycephalus* ( $\bar{S} = 0.612$ ). However the  $S$  value between *Z. temmincki* and *Z. platypus* ( $\bar{S} = 0.411$ ), between *Z. temmincki* and *Z. pachycephalus* ( $\bar{S} = 0.380$ ) and between *Z. platypus* and *C. barbata* ( $\bar{S} = 0.328$ ) were very low.

Based on the estimated divergent time (Nei, 1975) of these species of the genera *Zacco* and *Candidia* it is assumed that they were speciated and distributed during the early Pliocene to the late Pleistocene epoch prior to migration to Korea and Japan through Paleo-Hwang Ho river system. An initial split took place with one branch producing the lineage of *Z. platypus*-*Z. pachycephalus* group and the other giving rise in succession to *Z. temmincki*-*Candidia* group about five million years before present (MYBP) (early Pliocene). *Z. temmincki* group and *Candidia barbata* were later branched off 2.6 MYBP (late Pliocene) and A-type of *Z. temmincki* was differentiated from *Z. temmincki* B-type about 0.8 MYBP (Pleistocene). Korean and Japanese *Z. platypus* were isolated from Taiwanese population about 1.5 MYBP (Mindle period of Pleistocene). A-type of *Z. temmincki* which was speciated from B-type in Korea might have migrated to Japan through Paleo-Hwang Ho river system about 0.2 MYBP (Riss period of Pleistocene).