

황복(*Takifugu obscurus*♀)과 자주복(*T. rubripes*♂) 교잡종의 형태 비교 및 분자분석

양서경 · 김형선¹ · 이진 · 한경호*

전남대학교 수산과학과, ¹아쿠아토피아 인터내셔널

Morphological Characteristics and Molecular Analysis of the Hybrid *Takifugu obscurus*♀ × *T. rubripes*♂

Seo-Gyeong Yang, Hyung-Sun Kim¹, Jin-Lee and Kyeong-Ho Han*

Department of Aquaculture, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

¹Aquatopia International, Tongyeong 53066, Republic of Korea

Hybridization is a major production method used to combine beneficial traits from two different species to obtain a potentially dominant trait. In China, *Takifugu obscurus* and *T. rubripes* were artificially crossed, and the resulting hybrids had an average body weight 38.06–8.93% higher than that of the parental species, which enabled the hybrids to be grown in freshwater. This study aimed to provide the basic data necessary for the classification of *T. obscurus*♀ × *T. rubripes*♂ hybrids in terms of economic value and market potential. Morphological comparing the morphology of hybrids and parental species, we discovered that the hybrids had intermediate traits of the parental species. In morphometrics, the hybrid index (HI) value of head length against standard length was close to the trait of *T. rubripes*, and the HI values of preanal length and predorsal length were close to those of *T. obscurus*; however, the HI values of nasal length, snout length, length of anal fin, length of pectoral fin, caudal peduncle depth and caudal peduncle length were found to be unique characteristics of the hybrids. Regarding molecular analysis, a 99.8% nucleotide sequence similarity was found between the hybrid and *T. obscurus*.

Keywords: Hybrid, Morphology, Molecular analysis, *Takifugu obscurus*, *Takifugu rubripes*

서론

복어류는 수산자원으로 매우 중요하고 어류 중에서 가장 진화한 분류군이며, 그 중 몸에 비늘이 없거나 작은 가시로 덮여있는 참복과(Tetrodontidae)는 전 세계적으로 약 196종, 우리나라에는 30종이 알려져 있고(Nelson et al., 2016; NIBR, 2022), 식용으로 이용되는 복어는 주로 참복과에 속하는 자주복(*Takifugu rubripes*)을 비롯하여 황복(*T. obscurus*), 까치복(*T. xanthopterus*), 줄복(*T. pardalis*) 및 복섬(*T. niphobles*) 등 21종이 있다(Han et al., 2017). 지난 10년간 복어류의 국내 생산량과 수입량은 각각 평균 3,839톤(KOSIS, 2021)과 6,303톤(KOSIS, 2021)으로 전체 평균 10,000톤 이상 소비되는 어종 중 하나이다. 그 중 자주복은 연승어업, 저인망, 정치망 등에 의해 어획되

고, 황복의 경우 통발 등으로 어획되고 있으나, 두 종 모두 최근 남획 및 연안 환경 악화에 따라 자원감소가 심각한 문제로 대두되었다(Yang et al., 1994; Chang et al., 1999). 따라서 늘어나는 시장 수요를 충족하기 위해 양식산 복어의 확대 및 생산 물량 증가가 요구되고 있으나, 2021년 양식 복어 생산량은 6톤으로 지난 10년간 평균 24톤에 비해 매우 적었으며, 생산 추이로 보았을때도 그 양이 현저히 낮아지고 있다(KOSIS, 2021). 교잡생산은 어류에 있어 진화학적인 연구뿐 아니라 산업적 측면에서도 매우 중요한 역할을 하며, 다른 두 종의 유익한 형질을 결합하여 잠재적인 우성형질을 얻기 위해 이용되는 주요한 생산방식이다(Park and Oh, 2021). 대표적으로 바리과에서의 교잡생산은 빠른 성장과 뛰어난 환경 적응력 등 장점을 증대시키고 낮은 부화율 등의 단점을 줄이기 위해 양식에서 이용되고 있

*Corresponding author: Tel: +82. 61. 659. 7163 Fax: +82. 61. 659. 7163

E-mail address: aqua05@jnu.ac.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2023.0708>

Korean J Fish Aquat Sci 56(5), 708-715, October 2023

Received 22 May 2023; Revised 25 July 2023; Accepted 7 September 2023

저자 직위: 양서경(대학원생), 김형선(대표), 이진(대학원생), 한경호(교수)

다(Feliner and Aguilar, 1998; James et al., 1999). 동남아시아의 말레이시아 지역에서는 내병성과 성장 등 장점을 활용하기 위해 적극적인 교잡생산 연구를 추진 중이며(Ch'ng and Senoo, 2008; Addin and Senoo, 2011), 중국에서는 암컷 황복과 수컷 자주복을 인공적으로 교배하여 성장 이점이 있는 새로운 품종을 연구하였다(Gao et al., 2021). 황복과 자주복 교잡종의 평균 체중은 기존 종보다 38.06–38.93% 우위를 나타내었고, 담수를 이용하여 키울 수 있기 있으며(Gao et al., 2021), 같은 사육기간 동안 부모종보다 성장이 빠르기 때문에(Yoo et al., 2018) 교잡종은 경제적 가치와 시장 잠재력을 가져 기존 양식어류의 대체 어종으로 기여할 수 있다(Park et al., 2017; Dou et al., 2019).

국외에서는 황복과 자주복의 교잡종 성장 우월성을 밝힌 연구(Gao et al., 2021), 복어 교잡종의 독성 분포(Tatsuno et al., 2019), *Takifugu obscurus* (♀) × *Takifugu rubripes* (♂) 잡종의 완전한 미토콘드리아 계승(Dou et al., 2019) 등 교잡종에 관한 연구가 활발히 진행되고 있으나, 최근 국내 복어 교잡종에 관한 연구는 황복과 자주복의 잡종 및 그들의 삼배체의 다양한 특성(Park et al., 2017), 황복과 자주복의 잡종 및 삼배체 잡종의 형태학적 특성 비교에 관한 연구(Park and Oh, 2021) 외에는 미비한 실정이다. 복어목 어류는 형태가 특이하고 다양할 뿐 아니라 종의 구분이 어렵고(Abe, 1949; Kim and Lee, 1990), 분류가 명확하게 되지 않아 현재까지도 종별로 논란이 되고 있으며(Baek, 2017), 특히 복어목에 관한 식품 안전성 확보(Han et al., 2017)를 위해 복어류에 대한 분류는 매우 필요하다.

형태학적 특성은 각 종이 가지고 있는 고유한 모양, 크기, 반문, 지느러미, 계수에 의해 분류학적으로 분석되고(Strauss and Bond, 1990; Douglas and Matthews, 1992; Huang et al., 2016), 그 중 형태 계측은 주로 성별과 종을 구별하고 교잡종과 같이 분류에 혼란을 주는 종을 식별하는데 사용되며(Park et al., 2017), 최근에는 형태학적 연구뿐 아니라 유전적 관계를 분석하여 어류의 분류체계를 정립하는 연구가 제시되고 있다(Kim et al., 2020).

따라서 이 연구는 교잡종의 외부형태를 비교하여 형태적 자료를 축적하는 동시에 cytochrome oxidase 1 (CO1) 분석을 통해 교잡종의 유전적 특징을 밝혀 교잡종 분류에 있어 필요로 하는 기초자료를 제공하고자 한다.

재료 및 방법

표본채집

표본은 경상남도 거제시 해상가두리 양식장에서 전장 295.4–308.2 mm (299.6 mm)인 5년생 자주복과 전장 266.7–275.5 mm (270.8 mm)인 3년생 교잡종 각각 10개체를 구하였고, 황복은 경기도 파주시 임진강 양식장에서 전장 253.8–284.2 mm (269.3 mm)인 3년생 10개체를 확보하였다. 표본의 형질을 조사하기 위하여 어체의 등쪽, 옆쪽 및 배쪽을 사진 촬영하였고,

외부형태를 확인하였다.

계수 및 계측

종의 동정 및 학명은 Masuda et al. (1984)와 Han (1995)을 따랐고, 표본의 등, 가슴, 뒷지느러미 및 꼬리지느러미 연조수를 계수하였다. 계측형질은 Abe et al. (1984)와 Han (1995)의 기준에 따라 1/10 mm 버니어캘리퍼스로 0.01 mm까지 측정하였고, 체장(standard length, SL)에 대한 두장(head length, HL), 체고(body depth, BD), 문장(snout length, SNL), 등지느러미 길이(length of dorsal fin, DL), 뒷지느러미 길이(length of anal fin, AL), 가슴지느러미 길이(length of pectoral fin, PL), 미병장(caudal peduncle length, CPL), 등지느러미기점거리(predorsal length, PDL), 뒷지느러미기점거리(preanal length, PAL)의 비를 구하였으며, HL에 대한 눈지름(eye diameter, ED), 양안간격(interorbital width, IW)의 백분율을 산출하였다. 계측한 결과를 바탕으로 교잡종과 부모종 간 외부형태를 비교하기 위해 Nikoljukin (1972)이 제안한 잡종지수(hybrid index, HI)로 환산하였다. HI는 아래와 같이 계산하였다.

$$\text{Hybrid index (HI)}=100 \text{ (H-M1)/(M2-M1)}$$

$$\text{Hybrid index (HI)}=100 \text{ (H-M1)/(M2-M1)}$$

H, 잡종 개체 특정 형질의 수치; M1, 제 1 부모종 특정 형질의 수치(*T. rubripes*); M2, 제 2 부모종 특정 형질의 수치(*T. obscurus*)

분자분석

분석에 사용된 시료는 각각의 어류 등지느러미 조직 약 25 mg 채취 후 Exgene™ Clinic SV (Geneall, Seoul, Korea)의 프로토콜에 따라 DNA를 추출하였다. 간략히 요약하면 1.5 mL micro tube & pestle (Biomasher, Torideshi, Japan)에 등지느러미 조직을 넣고 200 µL CL (lysis buffer I) buffer를 첨가하여 homogenizer로 조직을 분쇄하였으며, 이후 200 µL CL buffer를 첨가하여 15초간 vortex 하였다. proteinase K 20 µL를 더해 56°C에서 3시간 처리한 후 200 µL BL (lysis buffer II) buffer를 첨가하여 vortex 하였고, 70°C에서 10분간 반응시킨 다음 에탄올 200 µL 첨가하여 다시 vortex 하였다. Column type G (mini) 튜브에 mixture를 넣어주고 8,000 rpm에서 1분간 원심분리 후 침전액을 제거하였으며, 600 µL BW (column wash buffer B) buffer를 column tube에 넣어 8,000 rpm에서 1분간 원심분리 하였다. 침전액 제거 후 700 µL TW (column wash buffer T) buffer를 column tube에 넣어 8,000 rpm에서 1분간 원심분리 하였고, 남은 잔여액을 제거하기 위하여 15,000 rpm에서 1분간 원심분리 후 새로운 1.5 mL micro tube를 끼워주었다. 마지막으로 200 µL AE (elution buffer) buffer를 column tube에 넣고 15,000 rpm에서 1분간 원심분리 하였으며 추출된 mtDNA는 실험에 사용하기 전까지 -20°C에서 보관하였다.

Polymerase chain reaction (PCR)은 AccuPower® GoldHot-Start Taq PCR PreMix (Bioneer, Daejeon, Korea)를 이용하였고, 1 µL의 지느러미 DNA template, forward와 reverse primers 각 1 µL (10 pmol), 2 µL sterile distilled water (dH₂O), Taq PCR PreMix 15 µL를 혼합하여 총 반응량 20 µL가 되도록 제작하였다. 실험에 사용된 primer는 Table 1로 나타내었다. PCR은 PCR Thermal Cycler Dice (Takara, Shiga, Japan)를 이용하여 95°C에서 5분 1 cycle, 95°C에서 30초, 58°C에서 30초 35 cycles, 72°C에서 1분, 72°C에서 5분 1 cycle 순으로 진행하였다.

증폭된 샘플은 1.2% Agarose gel을 이용하여 전기영동을 실시한 후 증폭된 밴드 부분을 잘라내었고, Expin™ Gel SV (Geneall, Seoul, Korea)으로 증폭된 DNA를 정제하는 과정을 진행하였으며, 이후 시퀀싱하였다(Macrogen, Seoul, Korea).

염기서열 분석은 NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)의 BLAST service를 이용하여 분석되었고, Nucleotide sequence 나열은 Jal view soft ware를 사용하여 진행하였으며, 시퀀스 유사성은 Sequence Identity And Similarity (SIAS) 프로그램을 통해 확인하였다.

결과 및 고찰

모계종인 황복은 등 쪽이 짙은 갈색으로 검은색 반점이 가슴지느러미 뒤쪽과 등지느러미에 한쌍씩 있었고, 몸의 옆쪽에는 주둥이 아래에서부터 꼬리지느러미 전까지 노란색 띠로 넓게 둘러싸여있었다. 배 쪽은 흰색을 띠고 있었고, 등지느러미는 몸통과 비슷한 짙은 갈색, 가슴지느러미, 뒷지느러미 그리고 꼬리지느러미는 황색을 띠고 있었다(Fig. 1). 부계종인 자주복의 등 쪽은 짙은 검은색으로 가슴지느러미 뒤쪽에 검은색 반점이 흰색으로 둘러싸여 있었고, 몸의 옆쪽은 흰색으로 검은색 반점들이 꼬리지느러미 전까지 산재해 있었으며, 배 쪽은 흰색을 띠었다. 등지느러미, 가슴지느러미 및 꼬리지느러미는 짙은 검은색이었고, 뒷지느러미만 흰색으로 나타났다(Fig. 2).

교잡종의 외부형태를 부모종과 비교한 결과 교잡종은 자주복과 동일한 위치에 반문이 있었으나 반문 주위로 자주복은 흰색, 교잡종은 노란색으로 둘러싸여 있었다. 이는 교잡종의 주둥이 아래에서부터 꼬리지느러미 전까지 노란색 띠로 넓게 둘러싸여 황복과 같은 형태를 띠었기 때문이라 생각된다. 또한 교잡종의 등 쪽과 등지느러미, 가슴지느러미, 꼬리지느러미는 자주복과 같은 검은색을 띠었으나 뒷지느러미는 황복과 같은 황색을

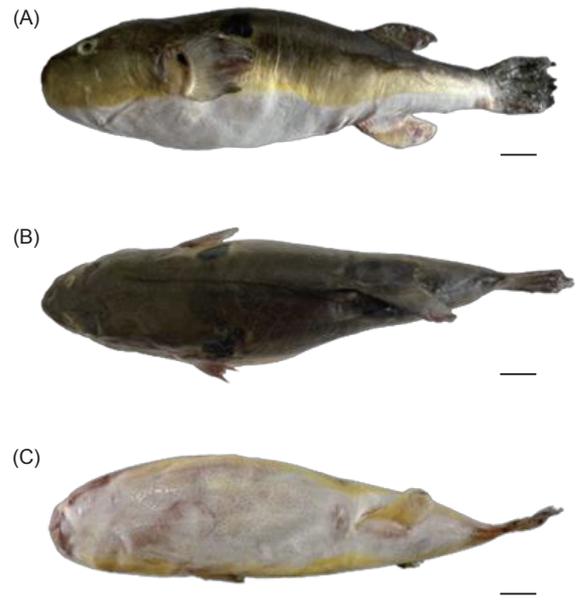


Fig. 1. External view of *Takifugu obscurus* (A, lateral; B, dorsal; C, ventral). Scale bars indicate 20 mm.

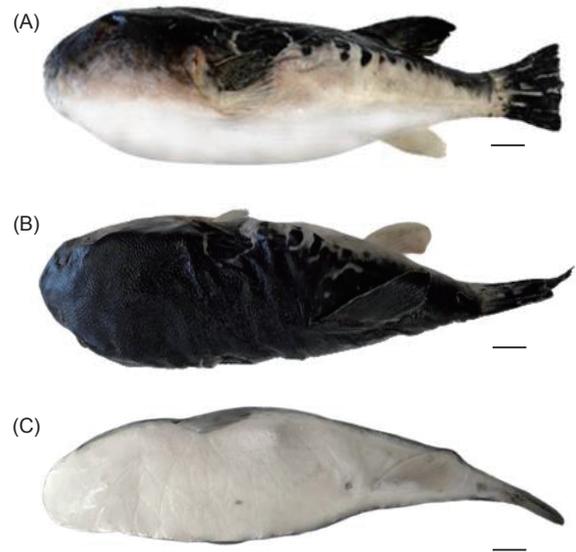


Fig. 2. External view of *Takifugu rubripes* (A, lateral; B, dorsal; C, ventral). Scale bars indicate 20 mm.

Table 1. Primers used for PCR

Gene (Accession no.)	Primer	DNA sequences
FISH_F1	Forward	TCAACCAACCACAAGACATTGGCAC
FISH_R1	Reverse	TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA

PCR, Polymerase chain reaction.

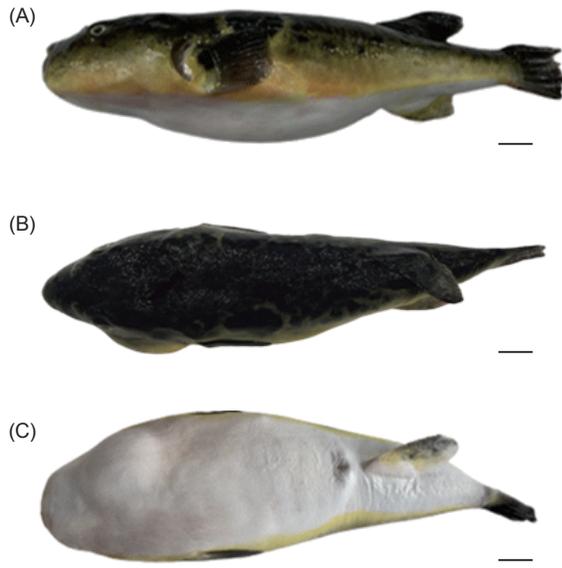


Fig. 3. External view of *Takifugu obscurus*♀×*T. rubripes*♂ (A, lateral; B, dorsal; C, ventral). Scale bars indicate 20 mm.

피어 부모종의 외부형태적 특성을 모두 나타냈는데 교잡종의 외부 형질이 양친의 중간 형질을 나타낸다는 결과(Chevassus, 1983; Kim et al., 2014)와 일치하였다(Fig. 3).

피부극은 분포위치와 유무에 따라 참복과 어류의 분류형질로 사용되고, 부모종의 등쪽 피부극은 비공 위부터 있었으나 교잡종은 눈 위부터 있어 부모종과는 다른 피부극을 나타냈다. 옆쪽은 황복의 등쪽과 배쪽 피부극이 가슴지느러미 앞쪽에서 연결되었으나 자주복과 교잡종의 등쪽과 배쪽 피부극은 분리되어

있었다. 배쪽 피부극은 세 종 모두 아래턱에서 시작되었으나 황복과 교잡종은 항문장 전까지 연결되어 있었고, 자주복은 뒷지느러미 기저부 전까지 연결되어 있었다. 옆줄은 부모종과 교잡종 모두 유사하였으나, 황복의 등쪽분절(dorsal segment)은 자주복과 교잡종에 비해 뚜렷하게 나타났다(Fig. 4).

지느러미 연조수는 황복의 등지느러미가 16-18개, 가슴지느러미 17-18개, 뒷지느러미 15개, 꼬리지느러미가 11개였고, 자주복은 등지느러미 17-18개, 가슴지느러미 16-18개, 뒷지느러미 13-15개, 꼬리지느러미 11개로 부모종의 지느러미 연조수는 Han (1995)의 연구 결과와 일치하였다. 교잡종의 지느러미 연조수는 등지느러미가 16개로 황복과 유사하였고, 가슴지느러미는 16개로 자주복과 유사한 형태를 띠었으며, 뒷지느러미는 14-15개로 부모종의 중간 형질을 띠었으나 꼬리지느러미는 11개로 부모종과 같은 결과를 나타냈다(Table 2).

이 연구에 사용된 시료의 전장은 253.8-308.2 mm 사이인 개체들을 대상으로 측정하였고, 황복이 253.8-284.2 mm

Table 2. Comparison of fin rays of *Takifugu obscurus*, *T. rubripes* and hybrid (*T. obscurus*♀×*T. rubripes*♂)

	<i>T. obscurus</i>	<i>T. rubripes</i>	Hybrid (<i>T. obscurus</i> ♀× <i>T. rubripes</i> ♂)
Number of specimens	10	10	10
Dorsal fin	16-18	17-18	16
Anal fin	15	13-15	14-15
Pectoral fin	17-18	16-18	16
Caudal fin	11	11	11

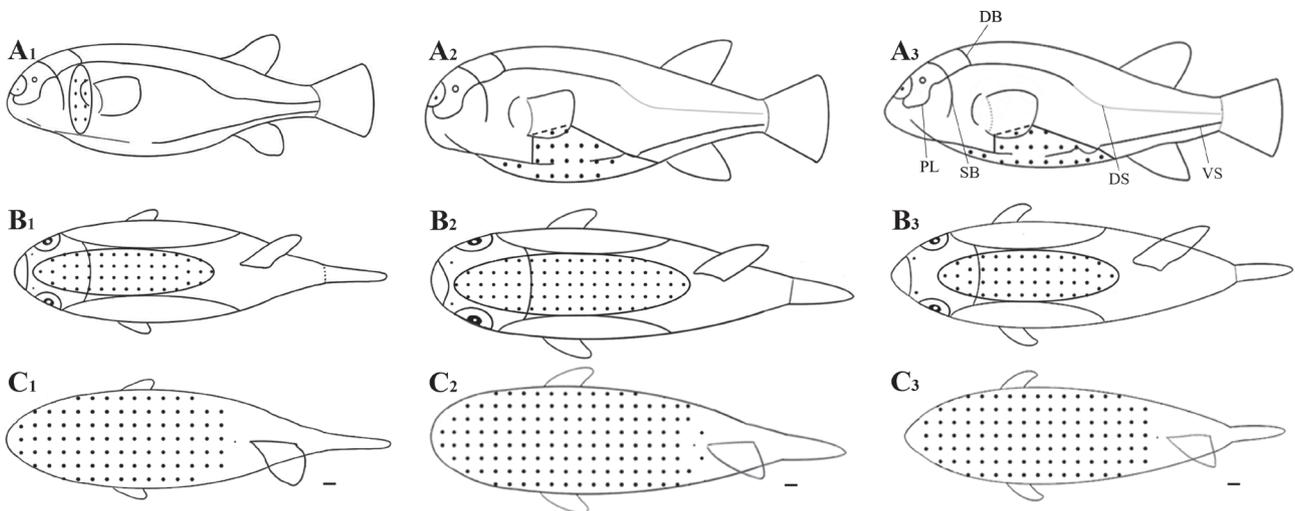


Fig. 4. Comparison of characters of the spinous scale (prickles) and lateral line. A, Lateral; B, Dorsal; C, Ventral view; DB, Dorsal branch; DS, Dorsal segment; PL, Preocular loop; VS, Ventral segment; SB, Subocular branch; A1-C1, *Takifugu obscurus*; A2-C2, *T. rubripes*; A3-C3, Hybrid. Scale bars indicate 10 mm.

(269.3 mm), 자주복이 295.4–308.2 mm (299.6 mm), 교잡종이 266.7–275.5 mm (270.8 mm)로 중량은 각 황복 310–470 g, 자주복 850–900 g, 교잡종 750–800 g 으로 형태적 형질을 이용하여 계측하였다.

SL에 대한 HL과 CPL의 비율은 황복이 각각 29.1–29.9% (29.5%), 18.6–19.4% (19.0%)로 가장 낮았고, 교잡종이 31.2–31.4% (31.3%), 20.5–21.3% (20.9%)로 가장 높았다. PL의 비율은 자주복이 64.5–65.3% (65.0%)로 가장 낮았고, 황복이 66.7–67.8% (67.5%)로 가장 높았으며, 나머지 전장에 대한 비율은 황복이 낮았고, 자주복이 높은 비율을 나타냈다. ED의 비율은 황복이 14.4–14.9% (14.7%)로 가장 높았고, 자주복과 교잡종이 13.9–14.3% (14.1%), 14.0–14.1% (14.1%)로 유사하였다. IW 비율은 황복이 44.7–45.2% (45.0%)로 가장 높았고, 교잡종이 41.9–42.5% (42.1%)로 가장 낮았다(Table 3).

교잡종의 형태분석에서 HI의 수치가 30–70 일 때 부모종의

중간 형질로 여겨지고(Ross and Cavender, 1981; Šorić, 2004), 0에 근접할수록 제1 부모종인 자주복에 가까우며, 100에 근접할수록 제2 부모종인 황복의 형질에 가깝다는 것을 의미하지만 HI가 0보다 작거나 100보다 큰 값을 나타내면 교잡종의 고유한 특성이 발현된 것으로 간주된다(Witkowski et al., 2015). SL에 대한 HL의 HI 값은 20.7로 자주복의 형질에 가까웠고, PDL, PAL의 HI 값은 각각 81.8, 77.4로 황복의 형질과 가깝게 나타났으며, 콧구멍까지의 길이(nasal length), SNL, AL, PL, 미병고(caudal peduncle depth), CPL은 모두 0보다 작아 교잡종 고유의 특성 형질로 나타났다. 반면 SL에 대한 DL과 BD의 HI 값이 각각 50.7, 68.9로 부모종의 중간 형질로 나타났고, ED와 IW는 0보다 작아 교잡종의 고유한 형질로 나타났다(Table 3).

미토콘드리아는 생물학적 진화, 유전적 다양성, 종 규명 연구에 중요한 역할을 하기 때문에 교잡종의 미토콘드리아에 대한 과학적 연구가 필요하다(Jiang et al., 2016; Li et al., 2016). 미

Table 3. Comparison of morphometric about standard length and head length of *Takifugu obscurus*, *T. rubripes* and hybrid

Characters	Species			HI*
	<i>T. obscurus</i>	<i>T. rubripes</i>	Hybrid	
Total length (mm)	253.8–284.2 (269.3)	295.4–308.2 (299.6)	266.7–275.5 (270.8)	
Standard length (mm)	204.5–239.7 (220.6)	240.8–257.5 (247.9)	226.5–235.6 (230.3)	
In percentage of standard length (%)				
Head length	29.1–29.9 (29.5)	30.7–31.1 (30.9)	31.2–31.4 (31.3)	20.7
Body depth	29.8–31.7 (30.7)	34.5–35.5 (34.9)	31.7–32.3 (32.0)	68.9
Nasal length	8.0–10.0 (8.6)	9.7–10.3 (10.1)	9.7–10.0 (9.9)	-19.7
Snout length	5.5–6.1 (5.9)	8.2–8.5 (8.4)	8.0–8.3 (8.2)	-6.9
Dorsal fin length	12.3–12.5 (12.4)	15.4–17.3 (16.1)	13.9–14.5 (14.2)	50.7
Anal fin length	13.7–15.0 (14.5)	18.2–18.5 (18.3)	14.6–15.1 (14.9)	-843.9
Pectoral fin length	12.5–13.1 (12.8)	17.4–17.4 (17.4)	14.2–14.6 (14.5)	-175.9
Caudal peduncle depth	5.2–5.6 (5.4)	10.7–11.1 (10.9)	5.4–6.0 (5.7)	-2170.8
Caudal peduncle length	18.6–19.4 (19.0)	20.3–21.2 (20.6)	20.5–21.3 (20.9)	-17.1
Predosal Length	66.7–67.8 (67.5)	64.5–65.3 (65.0)	66.9–67.4 (67.0)	81.8
Preanal length	67.6–72.2 (69.1)	78.0–78.9 (78.4)	71.0–71.4 (71.2)	77.4
Head length (mm)	64.1–65.6 (64.9)	76.2–77.0 (76.7)	71.9–72.4 (72.2)	
In percentage of head length (%)				
Eye diameter	14.4–14.9 (14.7)	13.9–14.3 (14.1)	14.0–14.1 (14.1)	-6.8
Interorbital width	44.7–45.2 (45.0)	41.8–44.1 (42.4)	41.9–42.5 (42.1)	-10.0

*Hybrid index.

Table 4. Sequence identity and similarity percentage

	Percent identity (%)			Percent similarity (%)		
	<i>Takifugu rubripes</i>	<i>T. obscurus</i>	Hybrid	<i>T. rubripes</i>	<i>T. obscurus</i>	Hybrid
<i>T. rubripes</i>	100			100		
<i>T. obscurus</i>	98.1	100		98.1	100	
Hybrid	98.3	99.8	100	98.3	99.8	100

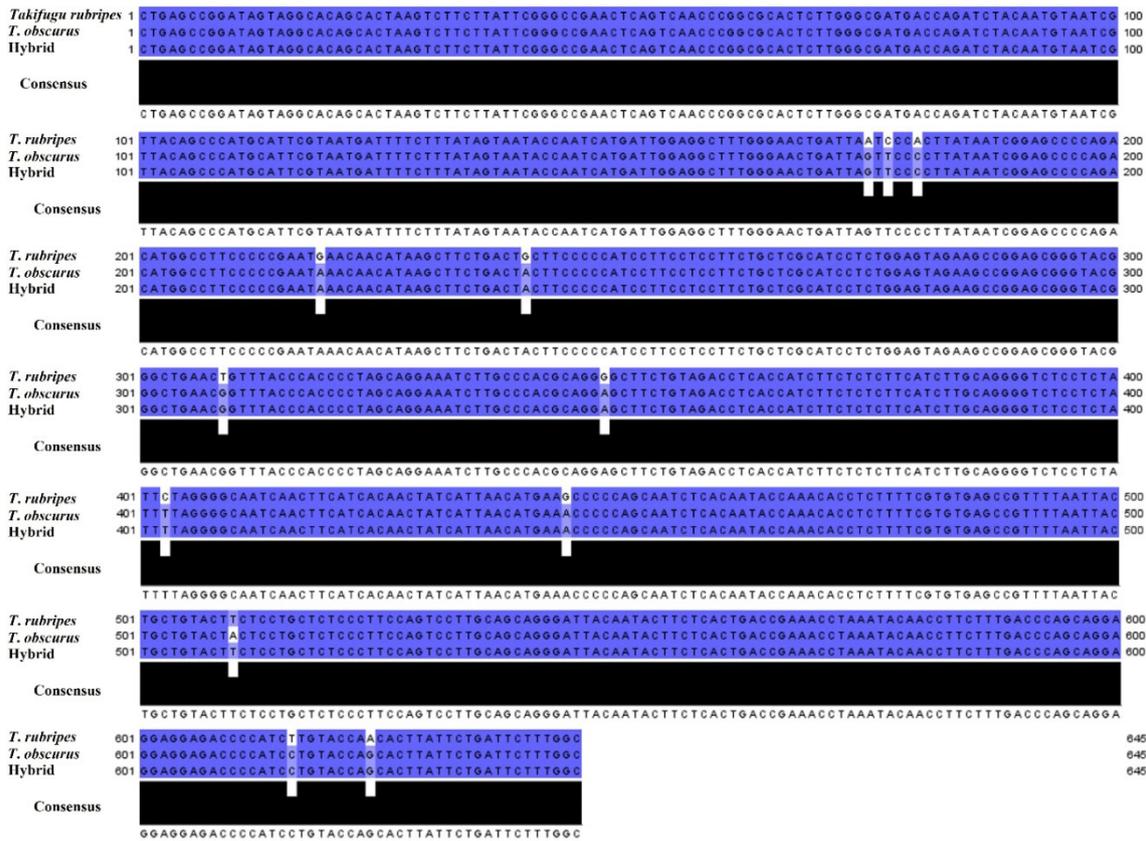


Fig. 5. Multiple alignment of CO1 sequences in *Takifugu obscurus*, *T. rubripes* and Hybrid. CO1, Cytochrome oxidase 1.

토콘드리아 DNA CO1 영역을 645 bp까지 증폭하여 분석한 결과, 교잡종의 염기서열은 황복과 유사하였는데(Fig. 5), 자주복과 교잡종 사이에서 염기서열 간의 상동성은 98.3%, 황복과 교잡종 사이에서는 99.8%로 나타났다(Table 4). 이는 미토콘드리아 DNA CO1이 모계의 유전을 따라가기 때문(April et al., 2011)이라고 생각된다. 황복과 자주복의 잡종 및 삼배체 잡종의 형태학적 특성 비교(Park and Oh, 2021) 연구에서 교잡종의 등 쪽은 모계 지배적인 경향으로 황갈색을 띠었다. 형태학적 특성은 유전자와 환경사이의 상호작용에 의해 결정되기 때문에 (Normala et al., 2017; Dou et al., 2019) 이 연구의 교잡종과 다른 체색이 나타났다고 생각되며, 교잡종의 형태가 일관된 특성으로 발생하지 않는다는 연구 결과와 일치하였다(Chevassus, 1983; Park et al., 2017; Yoo et al., 2018). 기존 양식어류의 대체 어종으로 기여할 수 있는 상업적 가치를 가진 만큼 추후 황복과 자주복의 암수를 정역교잡하여 교잡종의 형태 및 분류학적 연구가 지속적으로 이루어져야 할 것이다.

사 사

이 연구 내용 중 유전 분석에 도움을 주신 전남대학교 수산해

양대학 고강희 교수님과 박사과정 조유신 선생에게 감사의 마음을 전합니다.

References

Abe T. 1949. Taxonomic studies on the puffers (Tetraodontidae, Teleostei) from Japan and adjacent regions, V Synopsis of the puffers from Japan and adjacent regions. Bull Biogeogr Soc Japan 14, 1-15.

Abe T and O Tabeta. 1984. Pufferfishes Available in Japan. In: An Illustrated Guide to their Identification. Veterinary Sanitation Division, Environmental Health Bureau, Ministry of Health and Welfare, ed. Chuou Hoki Shuppan Press, Tokyo, Japan, 1-85.

Addin AM and Senoo S. 2011. Production of Hybrid Groupers: Spotted Grouper, *Epinephelus polyphekadion* × Tiger Grouper, *E. fuscoguttatus* and Coral Grouper, *E. corallicola* × Tiger Grouper. Borneo Marine Research Institute, Universiti Malaysia Sabah, Malaysia.

April J, Mayden RL, Hanner RH and Bernatchez L. 2011. Genetic calibration of species diversity among North America's freshwater fishes. Proc Natl Acad Sci 108, 10602-10607.

- <https://doi.org/10.1073/pnas.1016437108>.
- Baek JI. 2017. Taxonomy and molecular phylogeny of the Tetraodontidae (Teleostei : Tetraodontiformes). Ph.D. Dissertation, Natl Univ Chonnam, Yeosu, Korea.
- Chang YJ, Lim HK, Chang YJ and Kim HS. 1999. Sperm cryopreservation and fertility of post-thaw sperm in river puffer, *Takifugu obscurus*. *J Aquacult* 12, 1-5.
- Chevassus B. 1983. Hybridization in fish. *Aquaculture* 33, 245-262. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(83\)90405-2](https://doi.org/10.1016/0044-8486(83)90405-2).
- Ch'ng CL and Senoo S. 2008. Egg and larval development of a new hybrid grouper, tiger grouper *Epinephelus fuscoguttatus* × giant grouper *E. lanceolatus*. *Aquaculture Sci* 56, 505-512.
- Dou D, Wang X, Zhu H, Bao Y, Wang Y, Cui J and Qiu X. 2019. The complete mitochondrial genome of the hybrid of *Takifugu obscurus* (♀)×*Takifugu rubripes* (♂). *Mitochondrial DNA Part B* 4, 3196-3197. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1669082>.
- Douglas ME and Matthews WJ. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos* 65, 213-224. <https://doi.org/10.2307/3545012>.
- Feliner GN and Aguilar JF. 1998. Hybrids and hybrid zones. *Trends Eco Evol* 13, 282. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01370-6](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01370-6).
- Gao FX, Lu WJ, Shi Y, Zhu HY, Wang YH, Tu HQ and Zhao Z. 2021. Transcriptome profiling revealed the growth superiority of hybrid pufferfish derived from *Takifugu obscurus*♀×*Takifugu rubripes*♂. *Comp Biochem Physiol Part D Genomics Proteomics* 40, 100912. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2021.100912>.
- Han KH. 1995. Morphology, osteology and phylogeny of the fishes of the family Tetraodontidae (Teleostei; Tetraodontiformes). Ph.D. Dissertation, Pukyong National University, Busan, Korea.
- Han KH, Baek JI, Shin LS, Kim HJ Yoon BI, Hwang JH and Lee SH. 2017. Morphological description of three species of Indian Tetraodontidae fish. *Korean J Fish Aquat Sci* 50, 77-84. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2017.0077>.
- Han KH, Lee SH, Hwang JH, Shin LS, Kim HJ and Yoon BI. 2017. An Illustrated Guide Book to the Detailed Puffer Fishes. Ministry of Food and Drug Safety, Cheongju, Korea, 1-141.
- Huang W, Liu Q, Xie J, Wang W, Xiao J, Li S, Zhang H, Zhang Y, Liu S and Lin H. 2016. Characterization of triploid hybrid groupers from interspecies hybridization (*Epinephelus coioides*♀×*Epinephelus lanceolatus*♂). *Aquacult Res* 47, 2195-2204. <https://doi.org/10.1111/are.12672>.
- James CM, Al-Thobaiti SA, Rasem BM and Carlos MH. 1999. Potential of grouper hybrid (*Epinephelus fuscoguttatus* × *E. polyphekadion*) for aquaculture. *Naga* 22, 19-23.
- Jiang HB, Bao J and Han Y. 2016. Mitochondrial DNA sequence of the hybrid of *Takifugu flavidus* (♀) × *Takifugu rubripes* (♂). *Mitochondrial DNA A DNA Mapp Seq Anal* 27, 2117-2118. <https://doi.org/10.3109/19401736.2014.982583>.
- Kim GW, Joe SD, Kim HY and Park HB. 2020. Phylogenetic analysis of *Carassius auratus* and *C. cuvieri* in lake Ye-dang based on variations of mitochondrial CYTB gene sequences. *J Life Sci* 30, 1063-1069. <https://doi.org/10.5352/JLS.2020.30.12.1063>.
- Kim HS, Yun SW, Ko JG and Park JY. 2014. Occurrence of a natural intergeneric hybrid between *Rhodeus pseudosericeus* and *Acheilognathus signifier* (Pisces: Cyprinidae) from the Namhangang (river), Korea. *Korean J Ichthyol* 26, 153-158.
- Kim IS and Lee WO. 1990. Synopsis of the suborder Tetraodontidae (Pisces; Tetraodontiformes) from Korea. *Korean J Ichthyol* 2, 1-27.
- KOSIS (Korean Statistical Information Service). 2021. Statistic Database for Fisheries Production. Retrieved from <http://www.fips.go.kr> on Oct 15, 2021.
- Li XR, Wu ZQ, Zhang GS, Zhao C, Zhang HY, Qian XM and Yin SW. 2016. The complete mitochondrial genome of the hybrid of *Takifugu fasciatus* (♀)×*T. flavidus* (♂). *Mitochondrial DNA Part B Resour* 1, 110-111. <https://doi.org/10.1080/23802359.2015.1137849>.
- Masuda H, Amaoka K, Araga C, Uyeno T and Yoshino T. 1984. The Fishes of the Japanese Archipelago. Tokai University Press, Tokyo, Japan, 513-523.
- National List of Species of Korea. 2022. National Institute of Biological Resources. Retrieved from <https://kbr.go.kr/> on Sep 3, 2023.
- Nelson JS, Grande TC and Wilson MVH. 2016. Fishes of the World. 5th ed. John Wiley and Sons, Hoboken, NJ, U.S.A., 454-455.
- NIBR (National Institute of Biological Resources). 2022. National List of Species of Korea. Retrieved from <https://kbr.go.kr/> on Sep 3, 2023.
- Nikoljukin NI. 1972. Distant hybridization in Acipenseridae and Teleostei, theory and practice. In: Otdalennay Gibridizashiy Osetrovyyh I Kostishty Ryb, Toriy I Praktika. Pishcheyaya Promyshlennost, Moskava, Russia, 335.
- Normala J, Mohd AA, Abol MAB, Nur AA, Khor W, Okomoda TV and Shahreza MS. 2017. Morphometric variations between triploid and diploid (Burchell, 1822). *Croat J Fish* 75, 113-121. <https://doi.org/10.1515/cjf-2017-0015>.
- Park IS and Oh JS. 2021. Comparison of morphological characteristics of the river puffer, *Takifugu obscurus*, the tiger puffer, *T. rubripes*, their hybrids, and their triploid hybrids. *Korean J Environ Biol* 39, 6-15. <https://doi.org/10.11626/KJEB.2021.39.1.006>.
- Park IS, Lim SY, Lee TH, Gil HW and Yoo GY. 2017. Various characteristics of hybrid between river puffer, *Takifugu obscurus* and tiger puffer, *T. rubripes*, and their hybrid trip-

- loid. Dev Reprod 21, 181-191. <https://doi.org/10.12717/DR.2017.21.2.181>.
- Ross MR and Cavender TM. 1981. Morphological analyses of four experimental intergeneric cyprinid hybrid crosses. *Copeia* 1981, 377-387. <https://doi.org/10.2307/1444226>.
- Šorić VM. 2004. A natural hybrid of *Leuciscus cephalus* and, *Alburnus alburnus* (Pisces, Cyprinidae) from the Ibar River, Western Serbia. *Arch Biol Sci* 56, 23-32. <https://doi.org/10.2298/ABS0402023S>.
- Strauss RE and Bond CE. 1990. Taxonomic methods: morphology. In: Methods for Fish Biology. Schreck CB and Moyle PB, eds. American Fisheries Society, Bethesda, MD, U.S.A., 109-140.
- Tatsuno R, Miyata Y, Yoshikawa H, Ino Y, Fukuda T, Furushita M and Takahashi H. 2019. Tetrodotoxin distribution in natural hybrids between the pufferfish species *Takifugu rubripes* and *Takifugu porphyreus*. *Fish Sci* 85, 237-245. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1265-7>.
- Witkowski A, Kotusz J, Wawer K, Stefaniak J, Popiolek M and Błachuta J. 2015. A natural hybrid of *Leuciscus leuciscus* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) (Osteichthyes: Cyprinidae) from the Bystrzyca River (Poland). *Annal Zool* 65, 287-293. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2015.65.2.010>.
- Yang SG, Lee YD and Pyen CK. 1994. A study on the gonadal maturation and egg-stripping by hormone treatments of tiger puffer, *Takifugu rubripes*. *J Aquac* 7, 189-205.
- Yoo GY, Lee TH, Gil HW, Lim SG and Park IS. 2018. Cytogenetic analysis of hybrids and hybrid triploids between the river puffer, *Takifugu obscurus*, and the tiger puffer, *Takifugu rubripes*. *Aquac Res* 49, 637-650. <https://doi.org/10.1111/are.13493>.