

잡종기원의 *Cobitis sinensis-longicorpus* complex (Pisces, Cobitidae)에 대한 생식소의 조직학적 연구

김 익 수 · 박 종 영
전북대학교 자연과학대학 생물학과

낙동강 상류에서 서식하는 기름종개 *Cobitis sinensis*와 왕종개 *C. longicorpus* 사이의 잡종에서 유래된 집단이라고 생각되는 *C. sinensis-longicorpus* complex의 생식소에 대하여 조사하였다. 이들 집단은 조사기간 중 272개체가 채집되었는데 그 가운데 암컷이 266개체로 거의 대부분을 차지하였고 수컷은 오직 6개체만 발견되었다. 암컷의 난소조직은 정상적인 발달단계를 보이는 생식능력있는 난소였다. 그러나 수컷의 정소는 testicular lobule에 텅 빈 vacuole 구조가 많이 포함된 조직에 정원세포나 정모세포는 있지만 정세포와 정자가 생기지 않는 점으로 보아 생식능력이 없는 비정상적인 정소라고 생각한다. 이와같은 결과는 *C. sinensis-longicorpus* complex의 암컷 집단이 유연종들의 수컷의 도움으로 생식이 유지되는 독특한 체계를 지니고 있음을 시사해 주고 있다.

서 론

기름종개屬(*Cobitis*)어류는 아시아와 유럽의 담수역에 널리 분포하는 소형의 저서성 어류이다. 기름종개속 어류의 몸은 형태적으로 다양하여 분류학적으로 많은 논란이 있었지만 그들의 체측반문과 수컷 가슴지느러미 기부에 나타나는 2차 성징의 특징은 종 분류에 있어서 중요한 검색기준으로 이용되어 왔다(Kim and Son, 1984). 지금까지 국내에서 출현하는 기름종개속 어류는 모두 9種 및 亞種이 보고되었는데 이들은 형태적 특징에 있어서 뿐만 아니라 생태적 및 지리적으로 구별되어 있어 생물학적으로 주목되어 왔다(崔等, 1990).

우리나라의 낙동강수계에 서식하는 기름종개屬 어류는 기름종개 *Cobitis sinensis* Sauvage and Dabryi, 왕종개 *C. longicorpus* Kim *et al.*, 새코미꾸리 *C. rotundicaudata* Wakiya and Mori의 3종이 보고되었으나 최근 낙동강의 일부수역에서 *C. sinensis*와 *C. longicorpus*의 잡종에서 유래되었다고 생각되는 특이한 집단이 발견되어 이들은 *C. sinensis-longicorpus* complex라 하여 그들의 출현과 형태학적 특징 및 핵형이 Kim and Lee(1990)에 의해 보고된 바 있다.

본 조사에서는 이 집단의 생식적인 양상을 구명하는데 기초자료를 얻기 위하여 이 집단의 생식소를 조직학적으로 조사하여 구조와 기능적인 면을 논의하였다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 어류의 표본은 1991년 12월부터 1993년 4월까지 낙동강 상류의 한 수역인 임천강에서 족대(망목 5mm×5mm)와 투망(망목 5mm×5mm)을 사용하여 *C. sinensis* 379개체, *C. longicorpus* 490개체, *C. sinensis-longicorpus* complex 272개체를 채집하여 10% 포르말린액에

고정하였다. 이들 3집단으로부터 적출된 모든 생식소는 일반적인 paraffin 매몰법을 이용하여 5 μ m과 7 μ m으로 section, Hematoxylin-Eosin으로 염색하여 관찰하고 日比谷(1982)의 생식소 발달단계에 따라 정소 및 난소를 비교 조사하였다. *Cobitis*속 어류의 동정은 崔等(1990)과 Kim and Lee(1990)에 따랐다.

결 과

1. *C. sinensis*-*longicarpus* complex의 외부형태 및 성비

일반적으로 *Cobitis*속 어류는 몸 체측반문의 형태로 구분하고 있다. 낙동강 지역에서 동소적으로 출현하는 *C. sinensis*의 등쪽 반문은 반원형 모양이며 중앙부분의 체측에는 갈색의 타원형으로 구성되는 반문이 한줄로 꼬리지느러미까지 나열되어 있다. *C. longicarpus*의 체측에는 아가미 뚜껑부터 꼬리지느러미까지 굵은 수직반문이 배열하고 있으며 처음 1-2개의 반문은 뚜렷하고 짙은 흑갈색이다. 그리고 *C. sinensis*-*longicarpus* complex는 위 두 종의 중간적인 반문의 형태를 보일 뿐 아니라 체측 중앙의 위쪽에 불규칙한 반문을 보여 주고 있다.

본 조사 지역에서 채집된 *Cobitis*속 어류는 Table 1에서 보는 바와 같이 모두 1,141개체로써 그 가운데 *C. sinensis*는 379개체로 전체의 33.2%를 차지하고 있었으며, *C. longicarpus*는 490개체가 채집되어 전체 가운데 42.9%로 비교적 많은 개체가 출현하였다. 한편 이 두 종이 채집되는 수역에

Table 1. Sex-related occurrence frequencies in the *C. sinensis*, *C. longicarpus* and *C. sinensis*-*longicarpus* complex collected from Inwol-myon, Nam-won-gun, Chollabuk-do, Korea in 1991-1993

collection date	<i>C. sinensis</i>		<i>C. longicarpus</i>		<i>C. sinensis</i> - <i>longicarpus</i>	
	males	females	males	females	males	females
Dec. 22, 1991	8	19	10	21	-	18
Jan. 27, 1992	10	5	12	22	-	15
Feb. 23, 1992	12	15	19	37	-	20
Mar. 24, 1992	10	6	15	20	-	15
Apr. 30, 1992	14	21	13	26	1	25
May. 24, 1992	11	10	9	10	1	14
Jun. 28, 1992	17	19	9	16	2	13
Jul. 19, 1992	7	27	33	5	-	20
Aug. 30, 1992	27	21	20	26	1	23
Sep. 27, 1992	15	20	12	16	1	20
Oct. 13, 1992	5	7	17	27	-	21
Nov. 29, 1992	20	24	22	22	-	22
Jan. 31, 1993	5	7	1	10	-	15
Feb. 28, 1993	4	7	5	5	-	7
Mar. 28, 1993	3	5	5	7	-	10
Apr. 25, 1993	8	10	8	10	-	8
Total number(%)	379(33.2%)		490(42.9%)		272(23.8%)	
percent females	53.6%		56.7%		97.8%	

서 *C. sinensis-longicorpus* complex가 모두 272개체 채집되었는데 그것은 전체의 23.8%를 차지하였다. 그리고 *C. sinensis*와 *C. longicorpus*의 암, 수 성비는 각각 1 : 0.87, 1 : 0.76으로 암컷이 약간 높은 비율로 출현하였으나 272개체의 *C. sinensis-longicorpus* complex는 거의 대부분이 암컷이고 수컷은 오직 6개체로 전체의 2.2%에 불과하였다(Table 1).

2. 난소의 형태와 정상적인 난 발생

성숙한 *C. sinensis-longicorpus* complex의 난소는 *C. sinensis* 및 *C. longicorpus* 구조와 마찬가지로 융합된 하나의 기관으로 체강의 앞부분에서 소화관의 등쪽 후반부까지 길게 연장되어 있고 난소의 끝부분은 생식공(genital pore)에 연결되어 있다. 난 형성은 우선 난소막판에서 난원세포(oogonium)의 증식으로 시작하며(Fig. 1, A), 증식기(multiplication)를 지나 난원세포는 1차난모세포(primary oocyte)로 된다. 즉 핵은 비대해져 배포(germinal vesicle)를 형성하고 작아진 여러개의 인(nucleolus)은 핵막의 안쪽에 배열하는 주변인기(perinucleolus stage)를 형성하면서 세포는 커지게 된다(Fig. 1, B). 다음으로 난황물질의 축적 즉 난황형성(vitellogenesis)이 현저하면서 난모세포의 성장이 가속화된다. 주요한 난황 구성물질인 난황포(yolk vesicle)와 난황구(yolk granules)단계의 난모세포가 형성된다(Fig. 1, C, D, E). 난황형성이 완료된 후 배포의 이동과 함께 난황구의 융합이 일어나 난모세포의 크기가 급격히 커지면서 성숙단계에 이르게 된다(Fig. 1, F).

3. 정소의 형태와 비정상적인 정소조직

*C. sinensis*와 *C. longicorpus*의 정소는 채집된 모든 개체에서 대부분의 경골어류에서와 같이 2개의 소엽으로 구성된 주머니 모양으로 구성된 정상적인 발달단계를 보였다. 즉 *C. sinensis*와 *C. longicorpus*는 정원세포(spermatogonium), 정모세포(spermatocyte), 정세포(spermatid)를 형성한 후 정자변태(spermiogenesis)과정을 통해 정상적인 정자(sperm)를 만든다(Fig. 2, A). 그러나 아주 희소하게 출현된 *C. sinensis-longicorpus* complex의 수컷 6개체는 해부학적으로 위 2종과 똑같은 2개의 소엽으로 이루어진 정소를 가지고 있었다. 그리고 생식시기인 5월과 6월에 채집된 *C. sinensis-longicorpus* complex의 수컷 개체는 같은 시기에 채집된 다른 2종의 성숙한 정소와 비슷하여 구별이 어려웠다. 그러나 실제 이 complex 집단이 정소조직은 Fig. 2에서 보는 바와 같이 비정상적인 lobule모양의 구조에 텅빈 腔을 형성(Fig. 2, B)하고 있어 정원세포 및 정모세포들이 lobule의 세정관(semiferous tubule) 가운데로 모이지 않고 느슨한 구조로 흩어져 산재하고 있었다(Fig. 2, C-E). *C. sinensis*와 *C. longicorpus* 정소에서는 정세포와 정자를 쉽게 관찰할 수 있었으나 이 complex에서는 정모세포 이후의 발달단계에서 나타나는 精細胞와 精子는 관찰할 수 없었다. 그리고 채집된 수컷 6개체 중 2개체는 이러한 비정상적인 정소조직에 주변인기 단계(perinucleolus stage)의 초기 난모세포가 하나 또는 두개가 混在하고 있는 間性(intersex)의 생식소를 가지고 있었으며(Fig. 2, F) 역시 이 조직에도 정원세포와 정모세포만 존재할 뿐 정세포와 정자는 관찰되지 않았다.

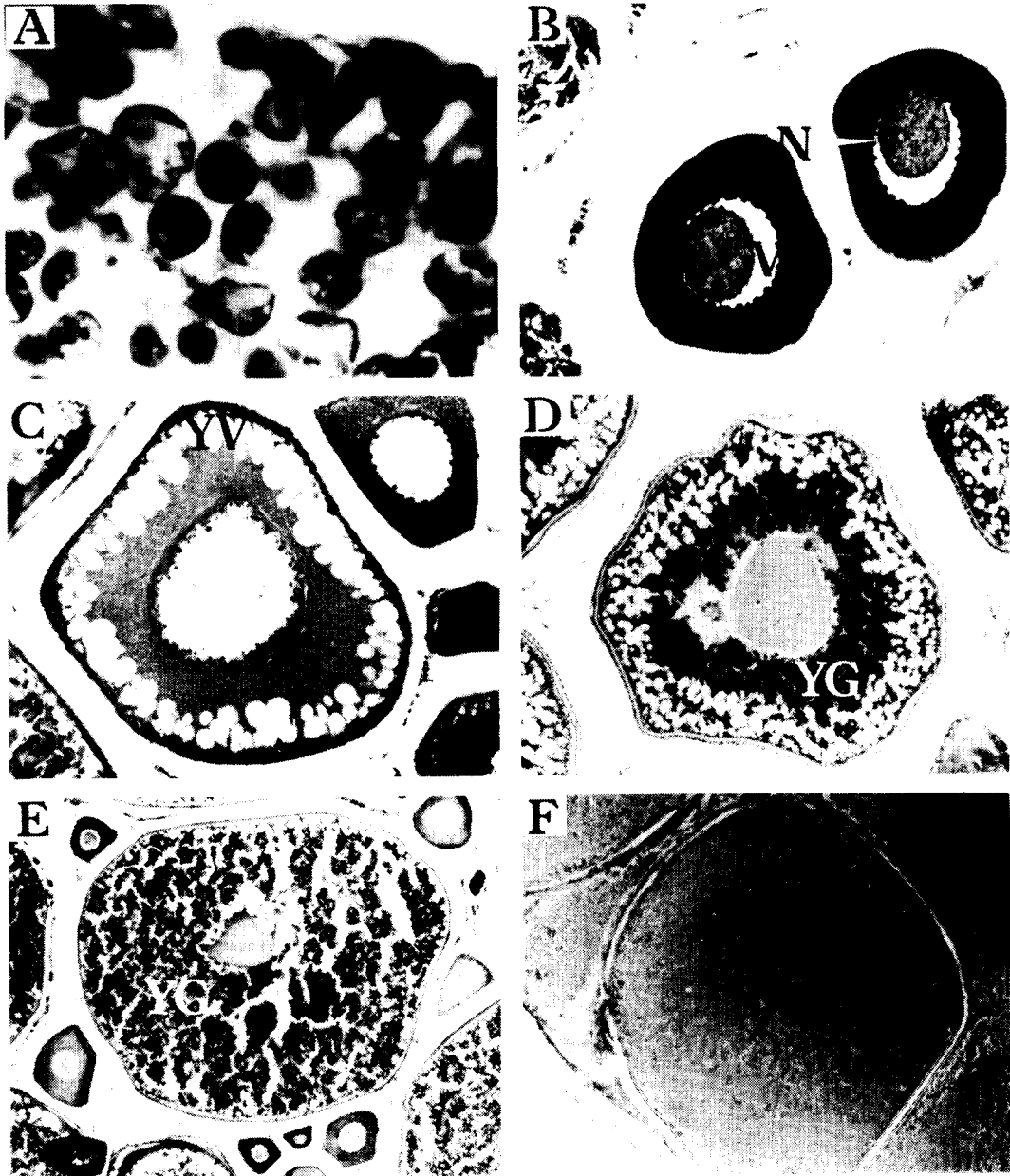


Fig. 1. Developmental stages of ova in *C. sinensis-longicarpus* complex.

A. oogonium stage. $\times 200$; B. early perinucleolus stage(N, nucleolus; GV, germinal vesicle). $\times 400$; C. yolk vesicle stage(YV, yolk vesicle stage). $\times 400$; D. early yolk granule(YG, yolk granule). $\times 150$; E. late yolk granule. $\times 80$; F: ripe stage. $\times 40$

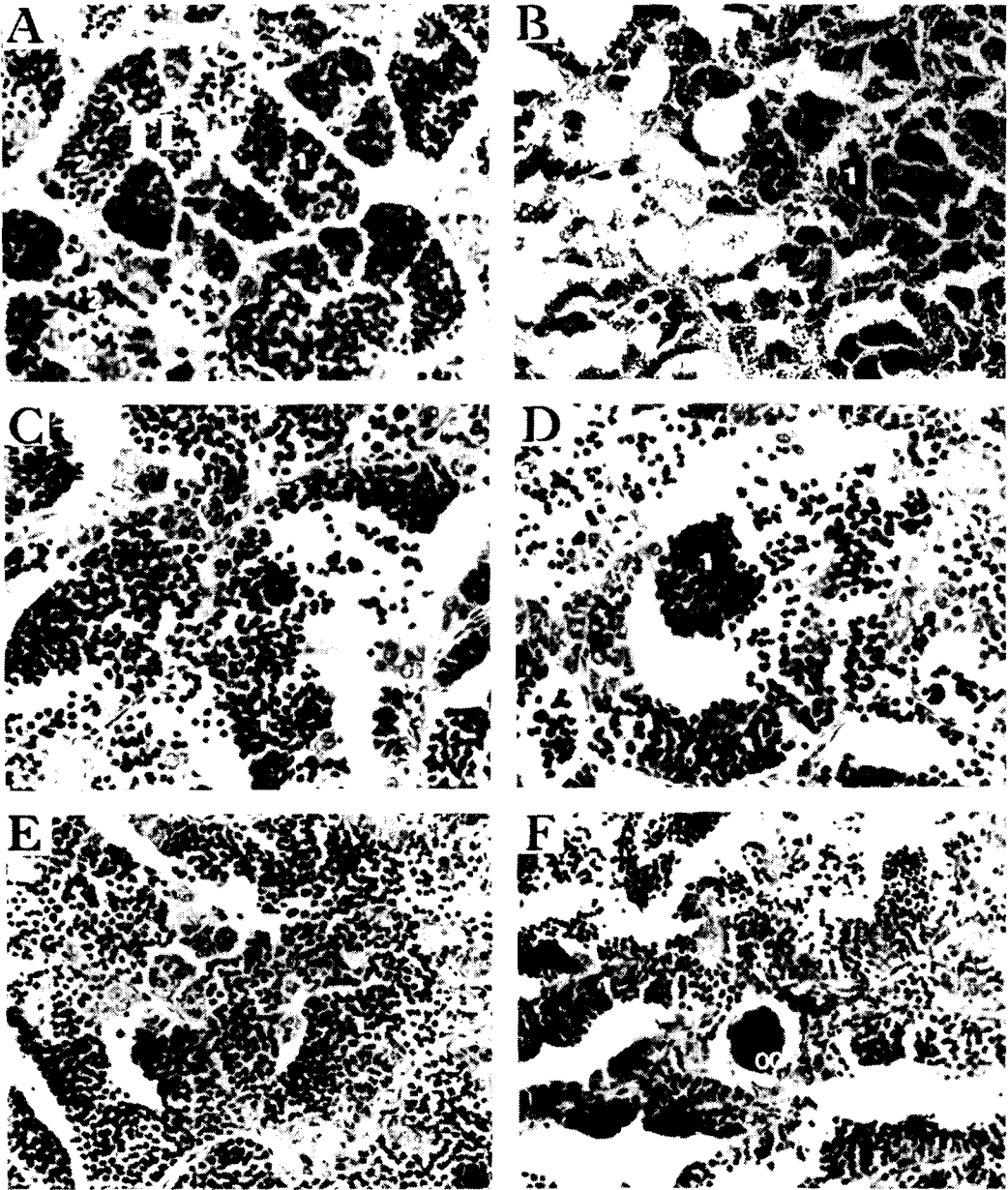


Fig. 2. Comparison with testes of *C. sinensis* and abnormal testes of *C. sinensis-longicorpus* complex. A. normal testis of *C. sinensis* contained testicular cells in different stages in cysts of their "lobules" (t1, testicular lobule : 1, spermatocytes : 2, spermatids). $\times 300$; B. abnormal structure with a vacant vacuole of *C. sinensis-longicorpus* complex. $\times 150$; C~E, developmental stages of spermatogenesis in *C. sinensis-longicorpus* complex showing above abnormal structure is not so normal as in other *Cobitis*, testicular cells are not located centrally and scattered, no spermatids and sperms were observed. C, D. $\times 400$, E. $\times 300$; F, intersex containing early oocytes in abnormal testes of *C. sinensis-longicorpus* complex(oo, early oocyte) $\times 300$.

토 의

낙동강 상류에 서식하는 *Cobitis*속 어류인 *C. sinensis-longicarpus* complex 집단은 동소종인 *C. sinensis*와 *C. longicarpus*의 중간적인 형질을 가지고 있으면서 거의 대부분이 암컷이며, 2배체와 3배체를 보이는 점으로 보아 Kim and Lee(1990)는 이 집단을 잡종기원인 unisexual lineage일 것으로 추정한다. 본 조사에서도 *C. sinensis-longicarpus* complex는 거의 암컷이었고 수컷은 오직 6개체만 출현되어 Kim and Lee(1990)에 의해 보고된 결과와 일치된다. 또한 거의 대부분 암컷으로만 구성된 *C. sinensis-longicarpus* complex 난소는 융합된 하나의 기관으로 긴 자루모양을 하고 있으며 난소의 끝부분은 생식공(genital pore)에 연결되어 있다. 또한 보고된 다른 어류의 난 발생(Honma and Tamura, 1961; Umeda, *et al.*, 1971; Hayashi, 1972; Malhotra, 1978; Goto, 1978; 日比谷, 1982; Nagahama, 1983)에서 볼 수 있듯이 *C. sinensis-longicarpus* complex 암컷도 정상적인 난 발생(oogenesis)을 하고 있었다. 한편 대부분 경골어류의 수컷은 전형적인 lobular-type의 정소로서 정상적인 정자형성 과정을 보여 주는 정소조직을 가지고 있는데(Khanna and Pant, 1966; Hayashi, 1971; Kim and park, 1992; Rasotto, 1992), *C. sinensis-longicarpus* complex 수컷의 정소조직은 다음과 같이 비정상적인 구조를 보여 주었다. 즉 ① 정모세포 및 정세포의 수가 현저한 감소를 보이며 ② 최종 발달단계가 1차 정모세포로 멈추거나 2차정모세포로 멈추고 ③ 정소의 lobule 구조에 텅 빈 공간의 vacuole을 형성하고 있으며 ④ 이러한 vacuole 모양의 lobule속에 있는 testicular cell들은 "cyst"를 형성하지 못하며 ⑤ 정소조직에 난모세포가 포함된 間性(intersex)이 나타나고 있으며 ⑥ 세포의 농축(pycnosis)으로 세포덩어리 형성 및 식세포(phagocyte)의 증가등으로 정자가 형성되지 않는 비정상적인 정소조직을 가지고 있다. 이러한 현상들은 이미 보고된 다른 어류의 hybrid sterility의 조사 결과와 잘 일치하고 있다(Minamori, 1951; Matsui *et al.*, 1956; Ma and Yamazaki, 1986). 특히 Hamaguchi and Sakaizumi(1992)는 *Oryzias*屬의 중간잡종 실험에서 잡종 제 1대의 암컷은 알을 생산하는 雌性(fertility)이지만 수컷은 정자를 생산할 수 없는 완전한 불임(sterility)으로서 이들 수컷의 정소는 비정상적인 감수분열로 인하여 pachytene 시기가 방해받거나 spermatogenesis동안 유전자 차이등의 원인으로 불임이 된다고 보고한 바 있다. 그리고 Ma and Yamazaki(1986)는 *Oncorhynchus masou* x *O. gorbusha*의 hybrid에서 나타나는 불임은 두 종 사이의 염색체의 숫적 차이보다는 유전적 거리(genetic distance)의 차이로부터 생길 수 있으며, 그 결과로 나타나는 間性(intersex)을 잡종불임의 일반적인 현상으로 보면서 이러한 間性은 plasma에 성적 생리적 혼란(sexual physiological dearrangement)을 야기하는 어떤 factor가 작용할 것이라고 생각하였다. 또한 *Cyprinus carpio* x *Carassius carassius* hybrid 수컷의 경우에 있어서 그 불임 원인은 정모세포가 leptotene과 pachytene시기에 핵이 농축(pycnosis)되어 사멸하기 때문이라고 하였으나(Matusi *et al.*, 1957; 小島, 1972) 일본산 *C. biwae*류 중간잡종의 불임에서는 염색체의 비분리에 의한 것으로 설명되기도 하였다(Minamori, 1951). 한편 Kim(1988)등은 무지개 송어 *Salmo gairdneri*의 3배체 유도실험에서 형성된 3배체는 성숙기에 도달하여도 생식소가 성숙되지 않는다는 결과를 보고하였는데 이 조직도 비정상적인 생식소라고 생각된다.

본 실험 결과에서 본 바와 같이 *C. sinensis-longicarpus* complex 집단에서 아주 적은 수로 출현하는 수컷은 비정상적인 조직을 가지는 생식기능이 없는 정소를 가지고 있으나 암컷은 정상적인 난소를 가지고 있어서 이 집단의 생식체계가 정상적인 다른 어류와는 차이가 있음을 쉽게 예상할 수

있다. 한편 이 집단과 비슷한 양상을 보이는 unisexual species인 *Poecilia formosa*는 거의 대부분이 암컷이고 단 2마리의 수컷이 출현하였지만 수컷은 불임에 가깝거나 완전한 불임이어서 수컷의 존재를 무시하기도 하였다(Hubbs *et al.*, 1959). 그리고 이처럼 아주 드물게 출현하는 수컷의 존재는 암컷이 gynogenesis에 의한 생식기작에 의해 자손을 형성하는 동안 표현형적 결정변환의 결과로 보거나 혹은 이들 근연종간의 우발적인 잡종형성의 결과로 해석하고 있다(Kirpichnikov, 1981). 실제로 척추동물에서 암컷만으로 생식하는 unisexual species는 어류를 포함하여 약 50여종이 알려져 있는데 그 경우에 있어서 수컷은 가끔 아주 적은 빈도로 출현하고 *Phoxinus eos-neogaeus* hybrid도 거의 암컷으로 수컷은 1~3%의 적은 비율로 출현된다고 하였다(Dawley, 1989; Goddard and Schultz, 1993).

이와 같은 점에서 볼 때 *C. sinensis-longicarpus* complex 암컷 집단들은 이 집단과 동시적으로 서식하면서도 그들의 집단이 유지되고 있으므로 그들은 그들의 유연종인 *C. sinensis*나 *C. longicarpus*의 수컷과 관련을 가지면서 자손을 유지시키는 독특한 생식체계를 가지고 있다고 사료된다. 이와 같은 생식방법으로는 unisexual lineage에서 볼 수 있는 gynogenesis, hybridogenesis 및 parthenogenesis가 척추동물의 여러 종에서 알려진 바 있고(Tienhoven, 1983; Dawley, 1989). 최근에는 북미산 *Phoxinus eos-neogaeus* triploid와 mosaic hybrid의 생식은 gynogenesis의 변형된 방법에 의하여 자손이 유지된다고 보고된 바 있다(Goddard and Schultz, 1993). 앞으로 *C. sinensis-longicarpus* complex의 reproduction mode를 밝히기 위해 이 집단과 유연종과의 인공 교잡실험 및 유전적인 실험과 관련된 집중적인 연구가 필요하다고 본다.

인 용 문 헌

- Dawley, R.M. 1989. An introduction to unisexual vertebrates. pp. 1-18 In : Evolution and ecology of unisexual vertebrates, Ed. by R.M. Dawley and J.P. Bogart, Bulletin 466, New York State Museum, Albany, New York, USA, 1989.
- Goddard, K.A. and R.J. Schultz, 1993. A clonal reproduction by polyploid members of the clonal hybrid species *Phoxinus eos-neogaeus*(Cyprinidae). *Copeia* 1993 : 650 - 660.
- Goto, A. 1978. Comparative studies on the maturation process of two types of *Cottus nozawae* - I. The annual cycle of ovarian development. *Jap. J. Ichthyol.* 25 : 115 - 123.
- Hamaguchi, S. and M. Sakaizumi, 1992. Sexually differentiated mechanisms of sterility in interspecific hybrid between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus*. *J. Exp. Zool.* 263 : 323 - 329.
- Hayashi, I. 1971. On the process of the testicular maturation of the Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*. *Jap. J. Ichthyol.* 18 : 39 - 50.
- Hayashi, I. 1972. On the ovarian maturation of the Japanese sea bass, *Lateolabrax japonicus*, *Jap. J. Ichthyol.* 19 : 243 - 254.
- Honma, Y. and E. Tamura, 1962. Seasonal changes in the gonads of the land-locked salmonoid fish, Ko-ayu, *Plecoglossus altivelis* Temmick et Schlegel. *Jap. J. Ichthyol.* 9 : 135 - 152.
- Hubbs, C.L., G.E. Drewry and F.B. Warburton, 1959. Occurrence and morphology of a phenotypic male of gynotypic fish. *Science* 129 : 1227 - 1229.
- Khanna, S.S. and M.C. Pant, 1966. Structure and seasonal changes in the testes of a hill stream fish *Glyptosternum pectinopteron*. *Jap. J. Ichthyol.* 14 : 110 - 120.
- Kim, D.S. I.B. Kim and Y.G. Baik, 1988. Early growth and gonadal development of triploid

Cobitis sinensis - longicarpus complex에 대한 생식소

- rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J. Aquaculture 1 : 41 - 51.
- Kirpichnikov, V.S. 1981. Genetic bases of fish selection. Translated by G.D. Gause. Springer-velag Berlin, Heidelberg New York. pp. 410.
- Kim, I.S. and Y.M. Son. 1984. *Cobitis choii*, a new cobitid fish from Korea. Kor. J. zoll. 27 : 49-55.
- Kim, I. S. and J.H. Lee. 1990. Diploid-triploid Hybrid Complex of the Spined Loach *Cobitis sinensis* and *C. longicarpus*(Pisces, Cobitidae). Korean J. Ichthyol. 2 : 203 - 210.
- Kim, I. S. and J.Y. Park. 1992. Sex ratios and Hermaphroditism of *Cobitis lutheri*(Pisces, Cobitidae) from Korea. Korean J. Ichthyol. 4 : 72 - 76.
- Ma, H.F. and F.Yamazaki. 1986. Fertility of hybrids between female masu salmon, *Oncorhynchus masou* and male pink salmon, *O. gorbuscha*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 37 : 295 - 302.
- Malhotra, Y.R., M.K. Jyoti and K. Gupta. 1978. Ovarian cycle and spawning season of *Ophiocephalus punctatus*, inhabiting Jamu Waters, India. Jap. J. Ichthyol. 25 : 190 - 195.
- Matsui, Y., S. Makino and Y. Ojima. 1965. Some cytological observation on male sterility in the carp-funa hybrids. Jap. J. Ichthyol. 5 : 52 - 57.
- Minamori, S. 1951. Hybridization and classification in spinous loaches. Jap. J. Ichthyol. 1 : 215 - 225.
- Nagahama, Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. pp. 223 - 275. In : Fish physiology. IX. W.S. Hoar and D.J. Randall. Academic Press, New York, New York.
- Rasotto, M.B. 1992. Gonadal differentiation and the mode of sexuality in *Cobitis taenia* (Teleostei : Cobitidae). Copeia 1992 : 223 - 228.
- Tienhoven, A.V. 1983. Reproductive physiology of vertebrates. Cornell University Press, New York. pp. 491.
- Umeda, S. and A. Ochiai. 1971. On the maturation of the yellowtail in the floating net from the spawning season to post-spawning period. Jap. J. Ichthyol. 18 : 175 - 181.
- 小島吉雄. 1978. 魚類雜種の細胞遺傳學. 遺傳 32 : 11 - 21.
- 日比谷 京. 1982. 魚類組織圖說. 講談社. pp. 104 - 111.
- 崔基哲, 金益秀, 田祥燐, 孫永牧. 1990. 원색한국담수어류도감. 향문사. p. 277.

Histological Studies of Gonad in the Hybrid Species *Cobitis sinensis-longicorpus* Complex(Pisces, Cobitidae)

Ik - Soo Kim and Jong - Young Park

Dept. of Biology, Chonbuk National University, Chonju 560 - 756, Korea

Cobitis sinensis-longicorpus complex considered as hybrid origin between *C. sinensis* and *C. longicorpus* occurred commonly in the upper streams of the Nakdong River, Korea. Histological examinations of their gonad were accompanied with 272 individuals of *C. sinensis-longicorpus* complex collected. Most of fishes collected were females, however, only 6 individuals were found males. The ovarian tissues of females are completely fertile undergoing normal oogenesis.

In the male gonads, testicular lobule structure with abnormal vacuolar tissues were observed. Spermatogonia and spermatocytes were also observed of their testis however spermatids or sperms were not shown in their developmental stages. From these facts, we infer that female population of *C. sinensis-longicorpus* complex may be unique reproductive hierarchy accomplishing their reproduction with participation of males of their closely related bisexual species.