JMLS 한국해양생명과학회지[Journal of Marine Life Science]
April 2016; 1(1): 8-17
http://jmls.or.kr

북서태평양 톱상어(톱상어과, 연골어강)의 분류학적 재검토

명세훈[1] · 김진구[1*] · 송춘복[2] · Yoshiaki Kai[3]

[1]부경대학교 자원생물학과
[2]제주대학교 해양의생명과학부
[3]교토대학교 마이즈루수산연구센터

Taxonomic Review of *Pristiophorus japonicus* Complex (Pristiophoridae, Chondrichthyes) in the Northwest Pacific

Se Hun Myoung[1], Jin-Koo Kim[1*], Choon Bok Song[2], Yoshiaki Kai[3]

[1]Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 48513, Korea
[2]Feculty of Marine Biomedical Sciences, Jeju National University, Jeju 63243, Korea
[3]Maizuru Fisheries Research Station, Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Maizuru, Kyoto 625-0086, Japan

Corresponding Author
Jin-Koo Kim
Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 48513, Korea
E-mail : taengko@hanmail.net

Received : March 23, 2016
Revised : April 02, 2016
Accepted : April 06, 2016

톱상어과는 톱상어목에 속하며 지금까지 2속 8종이 보고되었다. 우리나라에 서식하는 톱상어과 어류는 톱상어 1종으로 알려져 있다. 톱상어과는 주둥이 양쪽에 작고 큰 이빨이 나있으며 납작하고 긴 것이 특징이다. 톱상어의 집단구조를 알기 위해서 4개의 지역(한국, 개체수=6; 미야기현, 개체수=1; 고치현, 개체수=1; 오키나와, 개체수=8)에서 채집된 16개체를 대상으로 형태와 분자분석을 실시하였다. 형태분석결과 3가지의 유형으로 구분되었으며, 그 중 톱상어 A 유형은 한국과 일본에 서식하며 짧은 주둥이(전장의 26.8%), 폭넓은 주둥이(주둥이 길이는 주둥이 폭의 4.5배)를 가지며, 톱상어 모식표본과 유사한 점에서 톱상어(*Pristiophorus japonicus*)로 추정된다. 톱상어 B 유형은 오키나와에 서식하며 긴 주둥이(전장의 31.7%), 폭넓은 주둥이(5.2배)를 가져 *Pristiophorus* sp. 1로 제안한다. 톱상어 C 유형은 오키나와에 서식하며 긴 주둥이(전장의 31.7%), 폭좁은 주둥이(6.3배)를 가져 *Pristiophorus* sp. 2로 제안한다. 나아가 톱상어 A 유형과 C 유형의 mtDNA cyt*b* 영역을 비교한 결과 2.1~2.7% 차이를 보여 형태결과를 지지해 주었다. 향후 *Pristiophorus* sp. 1 및 *Pristiophorus* sp. 2의 분류학적 위치를 구명하기 위한 추가 연구가 필요하다.

The family Pristiophoridae belonging to the order Pristiophoriformes consists of about 8 species and 2 genera in the world. Among them, only one species (*Pristiophorus japonicus*) is distributed in northwestern Pacific. The family is characterized by having an elongated and flattened rostrum with laterally projecting a low of sharp teeth. In order to clarify variability of local populations of *P. japonicus*, we investigated 16 individuals collected from four locations (Korea, n=6; Miyagi, n=1; Kochi Pref., n=1; Okinawa, n=8) for morphological and molecular analyses. Morphological analysis showed that there may exist three morphotypes, of which A morphotype (Korea, Miyagi, Kochi Pref.) has a short snout (26.8% of TL), being most similar to syntypes of *P. japonicus*. On the other hand, B morphotype (Okinawa) has a long (31.7% of TL) and wider snout (snout width at nostrils 5.2 times pre-oral length) and, C morphotype (Okinawa) has a long (31.7% of TL) and narrower snout (6.3 times). Molecular analysis using mitochondrial DNA cytochrome *b* DNA sequences (386 base pairs) showed that the K2P distance between A and C morphotypes were 2.1~2.7%, but those within A morphotype were 0.0~0.5%. We identified A morphotype as *P. japonicus*, and designated B and C morphotypes as *Pristiophorus* sp. 1 and *Pristiophorus* sp. 2, respectively. Further studies are required to elucidate the taxonomic status of two morphotypes of the sawshark in Okinawa.

Keywords: Saw shark(톱상어), Count(계수형질), Measurement(계측형질), Mitochondrial DNA(미토콘드리아DNA), Northwest Pacific(북서태평양)

서 론

톱상어과(Pristiophoridae) 어류는 전세계적으로 2속 8종이 알려져 있고(Ebert et al., 2013; Ebert and Wilms, 2013), 북서대서양, 남동대서양, 서인도양 및 서태평양에 걸쳐 분포하며, 온대 및 열대 해역의 모래나 진흙 바닥에 서식한다(Compagno, 1998; Compagno et al., 2005; Nelson, 2006; Wang et al., 2009). 이들 각각의 종들은 비교적 좁은 분포 범위를 보인다. 즉, *Pliotrema warren*, *Pristiophorus nancyae*는 서인도양, *Pristiophorus cirratus*, *Pristiophorus delicatus*, *Pristiophorus nudipinnis*는 호주, *Pristiophorus schroederi*는 북서대서양, *Pristiophorus lanae*는 필리핀, 그리고 *Pristiophorus japonicus*(국명: 톱상어)는 북서태평양에 국한되어 서식한다(Compagno et al., 2005).

톱상어과 어류는 톱처럼 생긴 긴 주둥이를 가지며, 주둥이의 측면 가장자리를 따라 날카로운 이빨이 1열로 나 있고, 먹이를 사냥하거나 포식자로부터 자신을 보호할 때 사용한다(Compagno et al., 2005; Lange et al., 2015). 본과 어류는 주둥이 밑에 1쌍의 긴 수염을 가지는데 먹이를 탐색할 때 미각 기관으로 사용한다(Ebert et al., 2013).

전세계 톱상어과 어류 8종 중 6종은 보호가 필요한 종으로 분류되어 있고, 2종은 자료 미비종으로 분류되어 있다(IUCN, 2015). 톱상어과 어류에 관한 연구는 전 세계적으로 신종에 대한 보고만 있을 뿐 종 보존을 위한 다양한 연구가 부족한 실정이다(Yearsley et al., 2008; Ebert and Cailliet, 2011; Ebert and Wilms, 2013). 톱상어(*Pristiophorus japonicus*)는 최초로 Günther (1870)에 의해 보고되었으며, 사진과 간단한 형태 기재만 보고되었다(Nakaya and Shirai, 1984; Hatooka et al., 2013). 톱상어의 한국 분포는 Mori (1928)에 의해서 처음으로 소개되었으며, 그 후에는 톱상어의 간단한 형태 기재만 있을 뿐(Chyung, 1961; Chyung, 1977; Son, 1980; Kim et al., 2005) 표본이 희귀하여 거의 알려지지 않은 종으로서(Wang et al., 2009) 자료 미비종으로 등재되어 있다(IUCN, 2015). 따라서, 본 연구는 북서태평양에 서식하는 톱상어 16개체를 대상으로 형태 및 분자 특징을 면밀히 분석하여 지역집단 간 차이 유무를 파악하고자 한다.

재료 및 방법

1. 실험표본

본 연구에 사용된 톱상어 시료는 부산에서 2013년 3월에 1개체(PKU 8400)가 채집되어 DNA 분석용 근육을 절취한 후 95% 에탄올에 넣어 -20℃ 냉동고에 보관하였고 어체는 10% 포르말린에 보관하여 분석에 이용하였다. 기타 표본은 제주대학에서 1개체(JNU 0380) 및 근육 1개체(JNU 0380), 부경대 박물관에서 4개체(85, 85-1, 542, 542-1), 북해도대학에서 6개체(HUMZ 49477, HUMZ 149007, HUMZ 149008, HUMZ 149014, HUMZ 149015, HUMZ 1472), 일본 오키나와 박물관에서 4개체(OKI 680, OKI 814, OKI 1118, URM-P7480) 및 근육 1개체(URM-P7480), 일본 교토대학에서 근육 1개체(FAKU 134951)를 각각 대여 또는 제공받아 분석에 이용하였다(Table 1). 또한, 톱상어 3개체의 모식표본(BMNH 1867.2.20.1, BMNH 1867.2.20.2, BMNH 1862.11.1.37)의 사진(Fig. 1), 전장 및 일부 측정 자료를 제공받아 분석에 이용하였다.

2. 형태분석

본 연구에서는 톱상어 16개체를 주둥이의 형태 특징에 따라서 3가지 유형으로 구분하였고, 그 중 A 유형은 한국과 일본 본토에서 채집된 8개체로 주둥이가 짧고 폭이 넓은 특징을 보였으며, B 유형은 일본 오키나와에서 채집된 4개체로 주둥이가 길고 폭이 넓은 특징을 보였고, C 유형은 일본 오키나와에서 채집된 4개체로 주둥이가 길고 폭이 좁은 특징을 보였다(Table 1). 본 연구에서 사용된 모든 개체는 6개의 계수형질과 68개의 계측형질을 조사하였으며, 계측부위는 Compagno (2001), Yearsley et al. (2008) 및 Ebert and Cailliet (2011)의 방법을 따랐다. 계수형질은 Kruskal-Wallis test를 실시하여 지역집단간 차이 유무를 파악하였고, 계측형질은 Cabral et al. (2003)의 방법에 따라 자료 변환 후 정준판별분석(Canonical Discriminant Analysis)을 실시하여 지역집단 차이 유무를 파악하였다. 모든 통계분석은 SPSS 12.01 (SPSS Inc., Chicago, Illinois)을 사용하였다.

3. Genomic DNA 추출, 중합효소연쇄반응

Total DNA는 95% 에탄올에 보관된 톱상어의 근육조직에서 Chelex 100 resin을 이용하여 추출하였다. 미토콘드리아 cytochrome *b* gene (cyt*b*) 일부 영역을 증폭하기 위해 프라이머 CB4aL-15040과 CB6ThrH-15930를 사용했다(Kitamura et al., 1996). Total DNA 1 μl, 10X PCR buffer 2 μl, 2.5 mM dNTP 2 μl, 각 프라이머 1 μl, Ex-Taq polymerase 0.1 μl를 섞은 혼합물에 3차 증류수 12.9 μl를 넣어 총 20 μl를 만든 다음 Thermal cycler (Bio-rad MJmini PTC-1148, USA)를 이용하여 PCR 증폭을 수행하였다. PCR 조건으로는 Initial denaturation 94℃에서 2분; PCR reaction 34 cycles (denaturation 94℃에서 30초, annealing 59℃에서 60초, extension 72℃에서 60초); final extension 72℃에서 3분 실시한 후, 정제는 ExoSAP-IT (United States Biochemical Corporation, USA)을 이용하였다. 염기서열은 ABI 3730xl DNA Analyzer (Applied biosystems Inc., USA)에서 ABI PRISM Big-Dye Terminator v3.1 Ready Reaction Cycle Sequencing Kit (Applied Biosysterms Inc., USA)를 이용하여 얻었다.

4. 자료분석

미토콘드리아 cyt*b* DNA 염기서열은 BioEdit version 7의 ClustalW (Thompson et al., 1994)를 이용하여 정렬하였으며, NCBI GenBank에

Table 1. List of *Pristiophorus japonicus* in the present study

Voucher number	Collection date	Collection locality	Total length (mm)	Morphotype	Male (M) Female (F)	Specimen (S) Tissue (T)
85	Unknown	Korea	667	A	M	S
85-1	Unknown	Korea	1110	A	M	S
542	Unknown	Korea	572	A	M	S
542-1	Unknown	Korea	608	A	M	S
PKU 8400	2013. 3.	Busan, Korea	754	A	F	S, T
JNU 0380	Unknown	Jeju Is., Korea	842	A	F	S, T
HUMZ 1472	Unknown	Miyagi, Japan	612	A	F	S
HUMZ 49477	1975. 11.	Kochi Pref., Japan	497	A	M	S
FAKU 134951	Unknown	Miyako, Japan	973	A	–	T
HUMZ 149007	1994. 8.	Okinawa, Japan	797	B	M	S
HUMZ 149008	1994. 8.	Okinawa, Japan	765	B	F	S
HUMZ 149014	1994. 8.	Okinawa, Japan	488	B	M	S
HUMZ 149015	1994. 8.	Okinawa, Japan	550	B	F	S
OKI 680	Unknown	Okinawa, Japan	680	C	M	S
OKI 814	Unknown	Okinawa, Japan	814	C	F	S
OKI 1118	Unknown	Okinawa, Japan	1118	C	M	S
URM-P7480	2003. 1.	Okinawa, Japan	1110	C	M	S, T
BMNH 1867.2.20.1	1867. 2. 20.	Japan	1295	A	F	–
BMNH 1867.2.20.2	1867. 2. 20.	Japan	1405	A	F	–
BMNH 1862.11.1.37	1862. 11. 1.	Japan	732	A	M	–
BMNH 1953.8.10.6	1953. 8. 10.	Japan	615	A	F	–

서 일본 스루가만산 톱상어 1개체와 전자리상어(*Squatina japonica*) 1개체의 cyt*b* 염기서열을 다운받아 분석에 이용하였다. 유전거리는 Mega 5 (Tamura et al., 2011)에서 Kimura-2-parameter 모델(Kimura, 1980)을 이용하여 구하였고, 분지도는 근린결합법(neighbor-joining method)으로 작성하였으며 이 때 bootstrap은 1,000번 수행하였다.

결 과

1. 형태분석

톱상어는 전방으로 길게 돌출된 주둥이의 형태적 특징에 따라 3가지 유형으로 구분되었다(Fig. 2). 톱상어 3가지 유형간 계수형질 차이를 알기 위해 Kruskal-Wallis test를 실시한 결과, A 유형과 B 유형은 주둥이 측면의 큰 이빨수에서 차이를 보였고 나머지 형질에서는 차이가 없었다. 반면에 A, B 유형은 C 유형과 주둥이 측면의 큰 이빨수, 수염 전후의 주둥이 아래 이빨수에서 유의한 차이를 보였다(Table 2). 한편, 68개의 계측형질 중에서 가장 큰 차이를 보인 형질은 주둥이 끝에서 입 앞까지의 길이로 A 유형은 전장의 26.8%, B와 C 유형은 전장의 31.7%로 잘 구분되었다. 입 앞까지의 길이를 제외하고도 주둥이와 관련된 형질인 주둥이 끝에서 분수공까지의 거리(A 유형: 27.3%, B 유형: 32.1%, C 유형: 32.4%), 가슴지느러미 앞까지의 거리(34.9%, 39.1%, 39.2%), 첫 번째 등지느러미 앞까지의 거리(46.7%, 50.6%, 50.1%)에서 A 유형과 B, C 유형간에 명백한 차이를 나타내었다. 그러나 주둥이 아래에 1쌍의 수염 사이의 길이(3.0%, 3.1%, 2.4%)와 두 폭(6.0%, 6.1%, 5.0%)에서는 A, B 유형과 C 유형간 차이를 보였다(Fig. 3). 주둥이를 제외한 형질에서는 비슷한 값을 나

타내었다. 주둥이의 형태 특징에 따라 구분된 3가지 유형 중 B와 C 유형은 분수공 앞까지의 길이와 주둥이의 길이가 비슷한 형태를 보였지만 주둥이의 폭에서는 B 유형(5.9~6.4)이 C 유형(4.7~5.3)보다 다소 넓어 차이를 보였다(Figs. 1, 2).

톱상어 3가지 유형간 계측형질 차이를 알기 위해 정준판별 분석을 실시한 결과, 3가지 유형은 100% 판별적중률을 나타내었다. 2개의 판별함수가 산출되었으며 제1판별함수의 고유치와 기여율은 각각 81.9와 80.5%, 제2판별함수는 각각 19.8과 19.5%였다(Table 3). 톱상어 3가지 유형은 1, 2축으로 잘 분리되었으며, 1축으로는 A 유형이 음의 값을, B와 C 유형이 양의 값을 나타내었고, 2축으로는 A와 C 유형이 양의 값을, B 유형이 음의 값을 나타내었다(Fig. 4). 제 1 판별함수에서 꼬리지느러미의 말단이 양의 값으로, 등지느러미 사이 길이와 미병부의 넓이는 음의 값으로 큰 영향을 나타내었다. 제 2 판별함수에서는 제 2등지느러미 높이가 양의 값으로, 음의 값으로는 가슴지느러미 높이가 큰 영향을 주는 요인으로 확인되었다.

2. 분자분석

톱상어 4개체(부산, 제주도, 미야기현, 오키나와)의 미토콘드리아 cyt*b*의 염기서열 정보는 NCBI에 등록하였고(KU566508-KU566511), 이들 정보와 GenBank에서 다운받은 톱상어 1개체(스루가만)와 전자

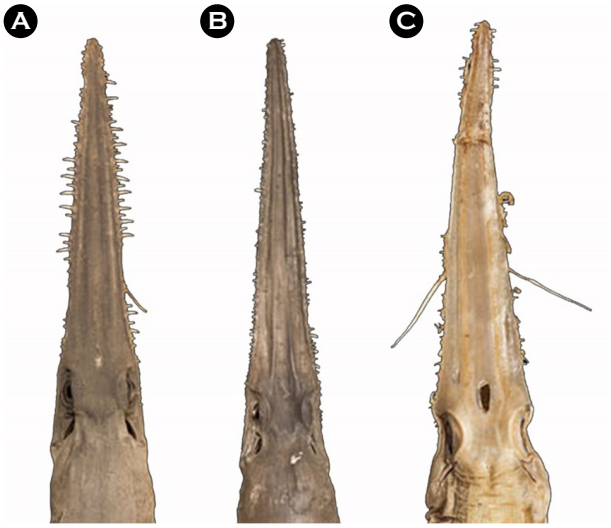

Fig. 1. Dorsal views of rostrums of a syntype of *Pristiophorus japonicus*: A, BMNH 1867.2.20.1 (Total length: 1,295 mm); B, BMNH 1867.2.20.2 (1,405 mm); C, BMNH 1862.11.1.37 (732 mm).

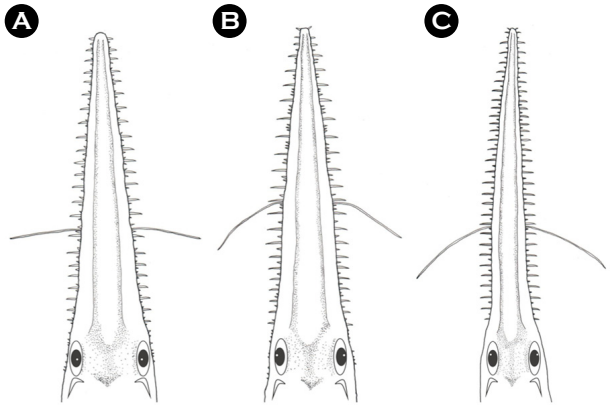

Fig. 2. Dorsal views of rostrums of *Pristiophorus japonicus*: A, A morphotype, PKU 8400 (Total length: 754 mm); B, B morphotype, HUMZ 149014 (488 mm); C, C morphotype, URM-P7480 (814 mm).

Table 2. Result of Kruskal-Wallis test for meristic characters among three morphotypes of *Pristiophorus japonicus*

Character	A morphotype	B morphotype	C morphotype
Sample size	8	4	4
Teeth rows (upper jaw)	43.1[a]	41.3[a]	46.3[a]
Large lateral rostral saw-teeth (anterior of barbel)	14.4[a]	13.3[a]	20[b]
Large lateral rostral saw-teeth (posterior of barbel)	8.4[a]	9.3[b]	9.3[b]
Rostral ventral teeth (anterior of barbel)	14.4[a]	14.4[a]	20[b]
Rostral ventral teeth (posterior of barbel)	8.6[a]	9.25[a]	9.5[b]
Smaller teeth (between large lateral saw-teeth)	2.3[a]	3[a]	3[a]

Note: Values and different superscript letters indicate that they are statistically different between morphotypes at a 5% significant level ($p < 0.05$)

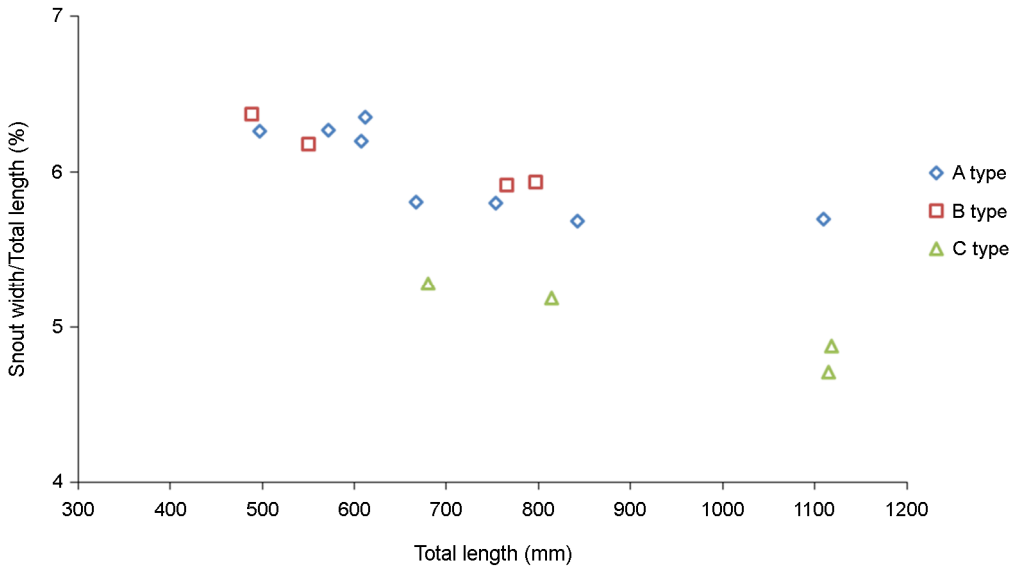

Fig. 3. Relationship between snout width and total length in *Pristiophorus japonicus*.

리상어의 cyt*b* 염기서열 386 bp를 이용하여 계통수를 작성한 결과, 외집단인 전자리상어는 톱상어와 24.4~24.8%의 큰 차이를 보였다. 톱상어는 2개의 그룹으로 나누어졌으며, A 유형은 1개의 clade에 유집되었으며, C 유형 1개체는 A 유형과는 떨어져 위치하였다(Fig. 5). 부산과 제주도산 톱상어의 유전거리(genetic distance)는 0.0%, 부산/제주도산 톱상어와 미야기현산 톱상어의 유전거리는 0.5% 수준이었다. 부산/제주도산 톱상어와 스루가만산 톱상어의 유전거리는 0.0%로 계산되었다. 반면 부산/제주도/미야기현산 톱상어와 오키나와산 톱상어의 유전거리는 2.1~2.7%로 비교적 컸다.

고 찰

북서태평양(한국, 일본)에서 채집된 톱상어(*P. japonicus*) 16개체의 형태 특징을 분석한 결과 주둥이길이와 폭에서 3가지 유형으로 잘 구분되었다(Table 4). A 유형은 주둥이가 짧고 폭이 넓으며, B 유형은 주둥이가 길고 폭이 넓고, C 유형은 주둥이가 길고 폭이 좁은 형태를 나타내었다(Fig. 1). 톱상어과 어류의 경우 종간 분류형질로 주둥이 길이와 폭을 사용하고 있으며(Compagno et al., 2005; Ebert and Cailliet, 2011; Ebert and Wilms, 2013), 주둥이 길이는 전장의 26~30%의 범위에 있는 것으로 알려져 있다(Compagno et al., 2005). 또한, Ebert and Wilms (2013)에 의하면 주둥이 길이가 전장의 31%보다 길면, *Pristiophorus schroederi*, 31%보다 짧으면 *P. japonicus*로 동정된다. 본 연구에서 3가지 유형 중 A 유형만 주둥이가 짧아(전장의 26.8%) 톱상어로 동정되었고, 나머지 B와 C 유형은 주둥이가 전장의 31.7%로 길어서 Compagno et al. (2005)이나 Ebert and Wilms (2013)의 동정 기준에 따른다면 톱상어로 동정하기 어려웠다.

최근, 더 다양한 형태 특징을 비교 분석한 결과에 의하면, 주둥이 길이가 주둥이 폭의 4.4배에서 6.1배 사이를 나타내면 톱상어로 동정 가능하다는 연구결과가 있다(Ebert and Wilms, 2013). 이 연구결과를 토대로 우리결과를 검토해 보면, A, B 유형은 주둥이 길이가 폭에 비해서 각각 4.5배와 5.2배로 나타나 톱상어로 동정할 수 있지만, C 유형은 주둥이 길이가 폭의 6.3배로 톱상어로 동정하기 어려웠다. 따라서 3가지 유형은 주둥이의 길이와 폭의 형태형질 특징에 따라 구분지을 수 있는 유형으로 생각되며 향후 충분한 수의 표본을 대상으로 분류학적 위치 구명이 필요하다고 생각된다.

전방으로 매우 길게 신장된 주둥이를 가지는 분류군은 톱가오리과(Pristidae), 톱상어과(Pristiophoridae), 황새치과(Xiphiidae) 그리고 Istiophoridae) 어류가 있다(Lange et al., 2015). 4개의 분류군 중에서 톱가오리과와 톱상어과는 주둥이 측면에 날카로운 이빨이 줄지어 있는 것이 특징인데, 이 두 과에 속하는 종들은 주둥이의 측면 이빨수에 따라 구분된다(Ebert and Cailliet, 2011; Ebert and Wilms, 2013; Compagno and Last, 1999). 톱상어속(*Pristiophorus*)의 분류형질에 따르면 주둥이 측면 이빨수(수염앞)가 15~26개면 톱상어로 간주하였다(Compagno et al., 2005; Ebert and Wilms, 2013). 본 연구에서 3가지 유형의 주둥이 측면 이빨수(수염앞)는 대부분 중복되는 범위에 있어 톱상어로 동정 가능하다. 그러나, A 유형(14~15개)과 B 유형(12~15개)과 달리 C 유형(19~21개)은 많은 주둥이 측면 이빨을 가지는 점에서 특이하다고 생각된다.

톱상어의 3가지 유형 중 어느 것이 *P. japonicus*인가를 알기 위해, 모식표본 3개체의 전장과 주둥이 비율을 비교한 결과, 모식표본은 A

Table 3. Standardized canonical (CAN) coefficients based on 66 morphometric characters of *Pristiophorus japonicus*

Character	CAN1	CAN2
Pre-barbel length	0.019	-0.045
Pre-narial length	0.055	-0.115
Pre-oral length	0.060	-0.137
Pre-spiracle length	0.061	-0.124
Head length	0.053	-0.117
Pre-pectoral length	0.056	-0.115
Pre-pelvic length	0.049	-0.076
Pre-first dorsal fin length	0.055	-0.133
Pre-second dorsal fin length	0.033	-0.078
Inter-dorsal fin length	-0.249	0.113
Dorsal-caudal length	-0.070	-0.023
Pectoral-pelvic length	0.001	0.122
Pelvic caudal length	-0.103	0.022
Eye length	-0.121	0.007
Inter-orbital length	-0.114	-0.085
Inter-barbel width	-0.047	0.077
Barbel length	-0.144	0.070
Barbel-nostril length	-0.035	-0.129
Nostril width	0.010	0.035
Internarial length	-0.073	-0.099
Anterior nasal flap length	-0.081	-0.018
Spiracle length	-0.095	0.097
Eye-spiracle length	-0.106	-0.102
Mouth length	-0.065	-0.090
Mouth width	-0.046	-0.060
1st gill height	-0.088	-0.082
5th gill height	-0.110	0.029
Head height at eye	0.002	0.002
Head height at mouth	-0.060	-0.031
Head width at eye	-0.085	-0.089
Head width at mouth	0.003	-0.087
Head width at nostril	-0.098	-0.100
Trunk height	0.041	0.021
Trunk width	-0.249	-0.023
Caudal peduncle height at caudal origin	-0.079	0.028
Caudal peduncle width at caudal origin	-0.218	0.088
Pectoral fin length	-0.052	0.004
Pectoral fin anterior margin length	-0.108	-0.017
Pectoral fin base length	-0.141	0.102
Pectoral fin height	-0.109	-0.225
Pectoral fin inner margin length	-0.077	-0.139
Pectoral fin posterior margin length	-0.034	-0.111
Pelvic fin length	-0.142	0.057
Pelvic fin anterior margin length	-0.062	-0.043
Pelvic fin base length	-0.125	0.011
Pelvic fin height	-0.096	-0.098
Pelvic fin inner margin length	-0.169	-0.032
Pelvic fin posterior margin length	-0.168	0.055
1st dorsal fin length	0.012	-0.094
1st dorsal fin anterior margin length	-0.042	-0.182
1st dorsal fin base length	-0.038	-0.120
1st dorsal fin height	-0.231	0.209
1st dorsal fin inner margin length	-0.087	0.127
1st dorsal fin posterior margin length	-0.112	0.041
2nd dorsal fin length	-0.072	0.103
2nd dorsal fin anterior margin length	-0.066	-0.057
2nd dorsal fin base length	-0.082	0.009
2nd dorsal fin height	-0.052	0.270
2nd dorsal fin inner margin length	-0.077	0.188
2nd dorsal fin posterior margin length	0.011	0.258
Caudal fin subterminal margin	0.124	0.156
Caudal fin terminal margin	-0.030	-0.023
Caudal fin terminal lobe	0.002	0.079
Inter eye space	-0.121	-0.018
Tail height	0.005	0.041
Barbel-oral length	-0.048	-0.128
Eigenvalue	81.963	19.834
Proportion	0.805	0.195
Cumulative	0.805	1

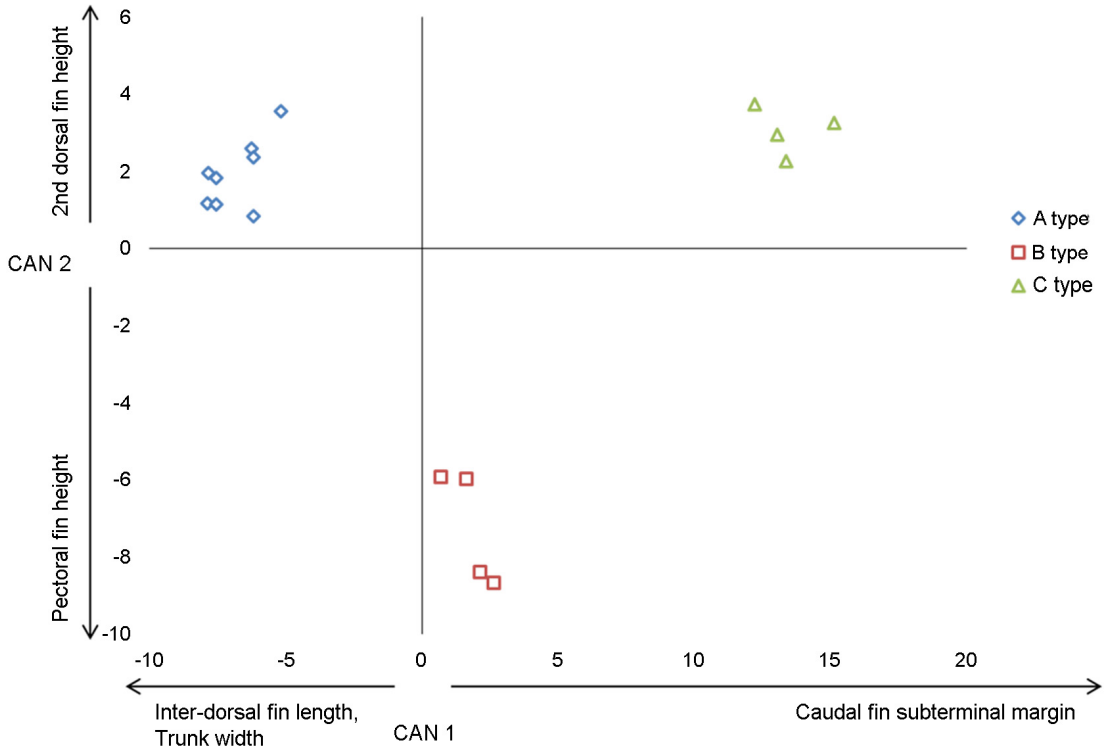

Fig. 4. Plots of discriminant scores on the first and second canonical (CAN) axes based on 66 morphometric characters of *Pristiophorus japonicus*.

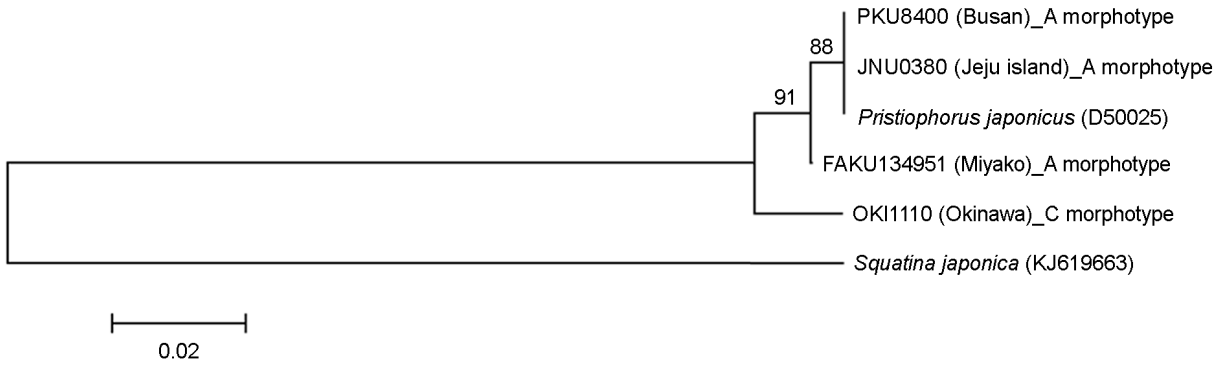

Fig. 5. Neighbor-joining (NJ) tree showing the relationships between 5 specimens of *Pristiophorus japonicus* and *Squatina japonica* (outgroup). Numbers at branches indicate bootstrap probabilities in 1,000 bootstrap replications. Bar indicates 0.002 of Kimura's (1980) genetic distance.

유형과 유사하게 짧은 주둥이를 가지고 있었다(Fig. 6). 따라서, A 유형이 *P. japonicus*인 것으로 판단된다. 일본 오키나와에서 채집된 B 유형 4개체는 긴 주둥이(전장의 31.7%)와 폭넓은 주둥이(주둥이의 길이는 주둥이 폭의 5.2배)를 가져 *Pristiophorus* sp. 1로 간주하였다. 역시 일본 오키나와에서 채집된 C 유형 4개체는 B 유형과 마찬가지로 긴 주둥이(전장의 31.7%)를 가지고 있지만 폭이 좁은 주둥이(주둥이의 길이는 주둥이 폭의 6.3배)를 가져 *Pristiophorus* sp. 2로 간주하였다.

Vélez-Zuao and Agnarsson (2011)은 분자계통연구에서 *P. cirratus*와 *P. nudipinnis*의 2종이 톱상어보다 상위 그룹에 속한다고 제안하

Table 4. Diagnostic characters among three morphotypes of *Pristiophorus japonicus* with syntype specimens

Character	A morphotype	B morphotype	C morphotype	Syntypes
Sampling site	Korea, Japan	Okinawa	Okinawa	Japan
Counts				
Large lateral rostral saw-teeth (anterior of barbel)	14.4	13.3	20	–
Large lateral rostral saw-teeth (posterior of barbel)	8.4	9.3	9.3	–
Rostral ventral teeth (anterior of barbel)	14.4	14.4	20.0	–
Rostral ventral teeth (posterior of barbel)	8.6	9.25	9.5	–
In % of TL				
Pre-oral length	26.8	31.7	31.7	23.9
Snout width	6.0	6.1	5.0	5.2
Pre-spiracle length	27.3	32.1	32.4	–
Pre-pectoral length	34.9	39.1	39.2	–
Pre-first dorsal fin length	46.7	50.6	50.1	–

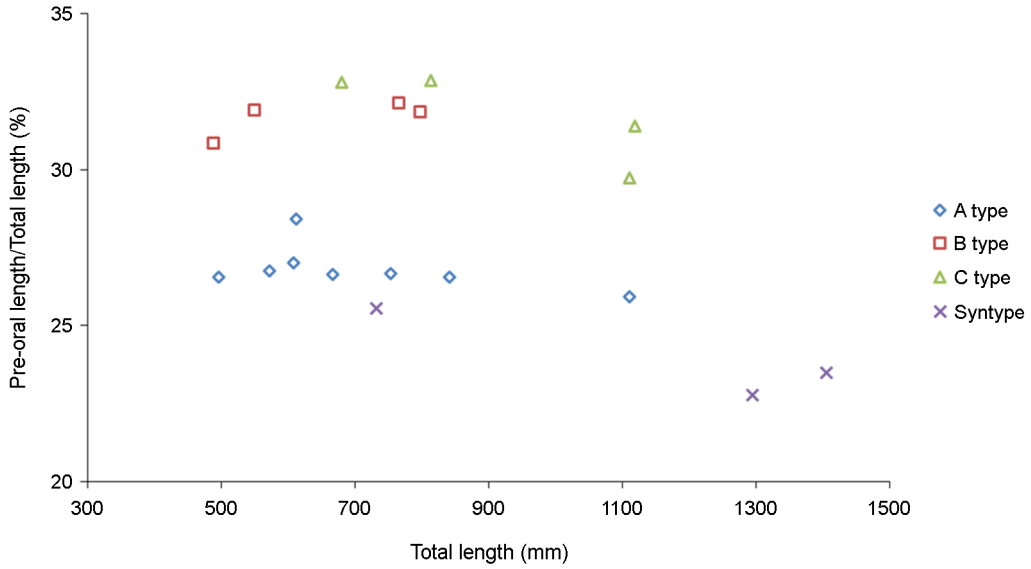

Fig. 6. Relationship between snout width and total length in *Pristiophorus japonicus*.

였다. 전자 2종은 톱상어보다 주둥이 길이가 짧기 때문에 톱상어속은 진화할수록 주둥이가 짧아지는 것으로 생각된다. 그러나, 톱모양의 주둥이가 길수록 사냥 또는 자신을 보호하는 수단으로서 (Compagno et al., 2005; Lange et al., 2015) 유리할 수 있으므로 주둥이의 진화 방향은 향후 과제로 남겨둔다.

미토콘드리아 DNA는 가까운 종간 차이를 확인하는데 유용한 방법으로(Brown et al., 1979), 많은 영역들 중 cytochrome *b* 영역이 지역간 변이가 많아 다양하게 적용되어 왔다(Sun et al., 2012; Wang et al., 2014; Zhu et al., 2014; Zheng et al., 2015). 본 연구에서 톱상어 A 유형 3개체와 C 유형 1개체, 그리고 추가적으로 GenBank에서 다운받은 톱상어 1개체의 총 5개체에 대해 분자 분석을 실시한 결과, A 유형 3개체 사이는 0.0~0.5%의 차이를 보였고 C 유형과는

2.1~2.7%의 차이를 보였다. Murray et al. (2008)은 sleep shark 3종(*Somniosus microcephalus*, *Somniosus pacificus*, *Somniosus antarcticus*)의 mtDNA cyt *b* 영역을 분석한 결과 2개 그룹으로 구분하였으며 그룹간 유전거리는 1.57%, 분화지수(Fst)는 0.7619로 *S. pacificus/antarcticus*와 *S. microcephalus*가 별종임을 주장하였다. López et al. (2006)은 *Mustelus*속 10종의 mtDNA 3개 영역을 비교한 결과 유전거리가 2.36~9.64%로 매우 다양하다고 보고한 바 있다. 미토콘드리아 DNA 진화속도는 종 특이적이며, 생활사, 생물학적 성숙연령, 물질대사속도 등 다양한 인자의 영향을 받는다(Martin and Palumbi, 1993; Musick et al., 2004). 따라서, 본 연구에서 톱상어 A 유형과 C 유형간에 2.1~2.7%의 유전적 차이를 보인 것은 서식 환경의 차이에서 비롯된 것이 아닌가 사료된다. 즉, A 유형은 온대 해역(한국과 일본 본토)에 서식하는 반면, B와 C 유형은 아열대 해역(오키나와)에 서식하기 때문이다. Kuriiwa et al. (2014)에 의하면, 홍바리(*Epinephelus fasciatus*)는 체색과 mtDNA에서 3개의 집단으로 구분되며 이는 쿠로시오 해류의 영향 때문이라고 주장하였다. 본 연구에서 톱상어 A 유형이 C 유형과 유전적으로 차이를 보인 것은 한국과 일본 본토에 서식하는 A 유형이 쿠로시오 해류의 영향을 받아 오키나와에 서식하는 C 유형과 연결성이 차단된 것에서 비롯된 것이 아닌가 추측된다. 톱상어 C 유형의 분류학적 위치를 밝히기 위해서는 오키나와에 가까운 곳에 서식하는 필리핀의 *P. lanae*와 호주북부의 *P. delicatus*의 추가적인 형태 및 분자 비교 연구가 필요하다.

John and Avise (1998)는 81속 어류의 mtDNA cty *b*를 분석한 결과 다양한 차이(0.0~35%)를 보였고 대부분 10% 내에서 종간 차이를 나타낸다고 언급하였다. 또한 자매종과의 유전적 차이는 속 내 차이보다 작은 1~2% 수준임을 제시하였다. John and Avise (1998)는 대부분 경골어류를 대상으로 조사하였는데 연골어류는 mtDNA의 치환속도가 경골어류보다 느리고 포유류보다 5배 이상 느린 것으로 알려져 있다(Martin et al., 1992; Martin, 1999; Cantatore et al., 1994). 그 이유는 연골어류가 한 세대가 길며, 낮은 번식능력을 가지기 때문이다(Dudgeon et al., 2009). 따라서 본 연구에서 톱상어 A와 C 유형간 형태 및 유전적 차이(2.1~2.7%)는 의미 있는 것으로 사료되며, 향후 더 많은 개체를 대상으로 상세한 비교 분석이 요구된다.

사 사

본 논문을 심사해 주신 익명의 두분 심사위원께 감사드립니다. 또한, 비교 표본을 대여해 주신 Imamura 교수(북해도대학교), Sato 박사(오키나와 아쿠아리움)에게 감사 드립니다. 본 논문은 해양수산부의 R&D 연구사업 "해양어류자원 기탁등록보존기관"의 연구비 지원을 받아 수행되었습니다.

참고문헌

Brown WM, George M, Wilson AC. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. P Natl A Sci 76: 1967-1971.

Cabral HN, Marques JF, Rego AL, Catarino AI, Figueiredo J, Garcia J. 2003. Genetic and morphological variation of Synaptura lusitanica Capello, 1868, along the Portuguese coast. J Sea Res 50: 167-175.

Cantatore P, Roberti M, Pesole G, Ludovico A, Milella F, Gadaletal MN, Saccone C. 1994. Evolutionary analysis of cytochrome *b* sequences in some erciformes: evidence for a slower rate of evolution than in mammals. J Mol Evol 39: 589-597.

Chyung MK. 1961. Illustrated Encyclopedia: The Fauna of Korea. 2. Fishes, Ministry of Education, Seoul, pp 861.

Chyung MK. 1977. The fishes of Korea. Ilji-sa, Seoul, pp 727.

Compagno LJV. 1998. Pristiophoridae, sawsharks. In: Carpenter KE and Niem VH (eds), FAO species identification guide for fisheries purposes. The marine living resources of the Western Central Pacific, Vol. 2: Cephalopods, crustaceans, holothurians and sharks. FAO, Rome, pp 1233-1234.

Compagno LJV. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO, Rome, pp 269.

Compagno LJV, Last PR. 1999. Pristidae. Sawfishes. In: Carpenter KE and Niem V (eds), FAO Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific. FAO, Rome, pp 1410-1417.

Compagno LJV, Dando M, Fowler S. 2005. A field guide to the sharks of the world. Harper Collins Publishing Ltd., London, pp 368.

Dudgeon CL, Broderick D, Ovenden JR. 2009. IUCN classification zones concordwith, but underestimate, the population genetic structure of the zebra shark *Stegostoma fasciatum* in the Indo-West Pacific. Mol Ecol 18: 248-261.

Ebert DA, Cailliet GM. 2011. *Pristiophorus nancyae*, a new species of sawshark (Chondrichthyes: Pristiophoridae) from southern Africa. B Mar Sci 87: 501-512.

Ebert DA, Fowler S, Compagno LJV. 2013. Sharks of the world: a fully illustrated guide to the sharks of the world. Wild Nature Press, Plymouth, pp 528.

Ebert DA, Wilms HA. 2013. *Pristiophorus lanae* sp. nov., a new sawshark species from the Western North Pacific, with comments on the genus *Pristiophorus* Müller and Henle, 1837 (Chondrichthyes: Pristiophoridae). Zootaxa 3752: 86-100.

Günther A. 1870. Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Gymnotidae, Symbranchidae, Muraenidae, Pegasidae, and of the

Lophobranchii, Plectognathi, Dipnoi, ...[thru] ... Leptocardii, in the British Museum. Catalogue of the Fishes in the British Museum 8: 1-549.

IUCN. 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.4.<http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 6 January 2016.

Kim IS, Choi Y, Lee CL, Lee YJ, Kim BJ, Kim JH. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Kyo-Hak Publishing Co., Seoul, 615 p (in Korean)

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. J Mol Evol 16: 111-120.

Kitamura T, Takemura A, Watabe S, Taniuchi T, Shimizu M. 1996. Molecular Phylogeny of the Sharks and Rays of Superorder Squalea Based on Mitochondrial Cytochrome *b* Gene. Fisheries Sci 62: 340-343.

Kuriiwa K, Chiba SN, Motomura H, Matsuura K. 2014. Phylogeography of Blacktip Grouper, *Epinephelus fasciatus* (Perciformes: Serranidae), and influence of the Kuroshio Current on cryptic lineages and genetic population structure. Ichthyol Res 61: 361-374.

Lange T, Brehm J, Moritz T. 2015. A practical key for the identification of large fish rostra. Spixiana 38: 145-160.

López JA, Ryburn JA, Fedrigo O, Naylor GJ. 2006. Phylogeny of sharks of the family Triakidae (Carcharhiniformes) and its implications for the evolution of carcharhiniform placental viviparity. Mol Phylogenet Evol 40: 50-60.

Martin AP. 1999. Substitution rates of organelle and nuclear genes in sharks: impli-cating metabolic rate (again). Mol Biol Evol 16: 996-1002.

Martin AP, Palumbi SR. 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. P Natl Acad Sci 90: 4087-4091.

Martin AP, Naylor GJ, Palumbi SR. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. Nature 357: 153.

Mori T. 1928. A catalogue of the fishes of Korea. Journal of the Pan-Pacific Research Institution 3: 2-8.

Murray BW, Wang JY, Yang SC, Stevens JD, Fisk A, Svavarsson J. 2008. Mitochondrial cytochrome *b* variation in sleeper sharks (Squaliformes: Somniosidae). Mar Biol 153: 1015-1022.

Musick JA, Harbin MM, Compagno LJV. 2004. Historical zoogeography of the Selachii. In: Carrier JC, Musick JA and Heithaus MR (Eds), Biology of Sharks and their Relatives. CRC press, Boca Raton, pp 33-78.

Hatooka K, Yagishita N, Yamaguchi A. 2013. Pristiophoridae. In: Nakabo T (ed.), Fishes of Japan with Pictorial Keys to the Species. Tokai University Press, Tokyo, pp 198.

Nakaya K, Shirai S. 1984. Pristiophoridae. The fishes of the Japanese archipelago. Tokai University Press, Tokyo, pp 9-11.

Nelson JS. 2006. Fishes of the world. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey, pp 601.

Son YH. 1980. The fishes of East Sea of Cho-sen. Science Press, Pyongyang, pp 464.

Sun P, Shi Z, Yin F, Peng S. 2012. Population genetic structure and demographic history of *Pampus argenteus* in the Indo-West Pacific inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences. Biochem Syst Ecol 43: 54-63.

Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. Mol Biol Evol 28: 2731-2739.

Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Res 22: 4673-4680.

Vélez-Zuazo X, Agnarsson I. 2011. Shark tales: a molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). Mol Phylogenet Evol 58: 207-217.

Wang Y, Tanaka S, Nakaya K. 2009. *Pristiophorus japonicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T161634A-5469437.

Wang J, Sun P, Yin F. 2014. Low mtDNA Cyt *b* diversity and shallow population structure of *Eleutheronema tetradactylum* in the East China Sea and the South China Sea. Biochem Syst Ecol 55: 268-274.

Yearsley GK, Last PR, White WT. 2008. A new species of sawshark, *Pristiophorus delicatus* sp. nov. (Pristiophoriformes: Pristiophoridae), from northeastern Australia. In: Last PR, White WT and Pogonoski JJ (Eds), Descriptions of New Australian chondrichthyans. CSIRO Marine and Atmospheric Research Paper 22, pp 23-33.

Zheng W, Zou L, Han Z. 2015. Genetic analysis of the populations of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* from the Yellow Sea and East China Sea based on mitochondrial cytochrome *b* sequence. Biochem Syst Ecol 58: 169-177.

Zhu Y, Cheng Q, Rogers SM. 2014. Genetic structure of *Scomber japonicus* (Perciformes: Scombridae) along the coast of China revealed by complete mitochondrial cytochrome *b* sequences. Mitochond DNA 0: 1-9.