

강원도에서 채집된 등가시치아목 1미기록종, *Cryptacanthodes bergi* 자어의 분자동정 및 형태기재

최시원 · 이수정¹ · 김진구*

부경대학교 자원생물학과, ¹국립수산과학원 동해수산연구소

Molecular Identification and Morphological Description of Larvae of the Previously Unrecorded Species *Cryptacanthodes bergi* (Zoarcoidei: Cryptacanthodidae) collected from Gangwon Province, Korea

Si-Won Choi, Soo-Jeong Lee¹ and Jin-Koo Kim^{2*}

Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 48513, Korea

¹East Sea Fisheries Research Institute, National Institute of Fisheries Science, Gangneung 25435, Korea

On March 13, 2018 two postflexion larval specimens (18.28 mm and 16.80 mm in standard length) belonging to the family Cryptacanthodidae, suborder Zoarcoidei were collected from Sokcho and Gangneung in Gangwon Province. The family Cryptacanthodidae comprises 4 species worldwide: 3 in the North Pacific Ocean and 1 in the western North Atlantic Ocean. As a result of analyzing 620 bp of the mtDNA COI region, the two postflexion larvae collected in this study were identified as *Cryptacanthodes bergi* by 99.5% agreement with *C. bergi* adult registered in NCBI. Postflexion larvae of *C. bergi* are compressed with large eyes and radial pectoral fins and the anus located in front of the center of the body. Melanophores were intensively distributed along the dorsal midline, except for caudal peduncle, and sporadically distributed on the back of the anus. In addition, there were limited star-like melanophores on the back of the gut. This species showed 0.058 genetic distance when compared mtDNA COI region of *C. aleutensis*, and it was well distinguished in the distribution pattern of black vesicles of the head, count and measurement traits. Considering the morphological and ecological characteristics of this species, we suggest a new Korean name, " Gwi-sin-jang-gaeng-i ".

Keywords: *Cryptacanthodes bergi*, Cryptacanthodidae, New record, Larvae, Korea

서 론

등가시치아목(Zoarcoidei)에 속하는 Cryptacanthodidae과 어류는 전세계적으로 한대해역에 1속 4종이 보고되어 있으며 3종은 북태평양, 1종은 북서대서양에 분포하고 우리나라에는 아직 보고된 종이 없다(Mecklenburg, 2003; MABIK, 2019). 과거 *Cryptacanthodes* 속은 장갱이과(Stichaeidae)에 속하였으나 Makushok (1961), Anderson (1984), Nawojchik (1986)의 연구에 따라 현재 독립된 과(Cryptacanthodidae)로 분류된다. 그리고 Cryptacanthodidae과에 속하는 모든 종들이 다른 속으로 분류되었지만 다른 속으로 분류할 만한 유의미한 형태학적 차

이가 부족하다고 판단되어 해부학적인 증거를 기반으로 현재 모두 *Cryptacanthodes*속으로 정리되었다(Nawojchik, 1986; De Forest, 2013; Nelson et al., 2016). Cryptacanthodidae과 어류는 모두 저서성으로 대륙붕의 조간대와 대륙사면 상부의 부드러운 기질에 3-8 cm 깊이의 여러 출구를 가진 정교한 터널을 파고 그 안에서 서식하며 수심 350 m에서 발견되기도 하고 최대 595 m까지 서식한다고 보고되어 있다(Makushok, 1961; Radchenko et al., 2011; De Forest, 2013). 작은 새우와 같은 소형 갑각류를 섭식하며 산란기는 초봄으로 알려져 있다(Sokolovskii and Sokolovskaya, 1996; Radchenko et al., 2011). Cryptacanthodidae과 어류의 성어는 평평한 머리와 비스듬한

*Corresponding author: Tel: +82. 51. 629. 5927 Fax: +82. 51. 629. 5931

E-mail address: taengko@hanmail.net



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.2021.0188>

Korean J Fish Aquat Sci 54(2), 188-193, April 2021

Received 16 November 2020; Revised 26 November 2020; Accepted 3 March 2021

저자 직위: 최시원(대학원생), 이수정(연구사), 김진구(교수)

입, 배지느러미와 요대(pelvic girdle)의 부재로 등가시치아목 내 다른 과들과 구별되며, Cryptacanthodidae과 어류의 자치어는 장성베도라치과(Zaproridae)를 제외한 등가시치아목 내 다른 과 자치어들과 달리 짙은 흑색소포의 분포를 보이는 것이 특징이다(Matarese et al., 1984; Okiyama, 2014; Nelson et al., 2016).

재료 및 방법

채집

2018년 3월 13일에 강원도 속초 주변 해역(38°N, 128°E)과 강릉 주변 해역(37°N, 129°E)에서 Cryptacanthodidae과 후기 자어(postflexion) 2개체가 국립수산물과학원 시험조사선에 의해 봉고네트(망구 60 cm, 망목 330 µm)로 채집되었다. 채집된 표본은 즉시 5% 중성 해수-포르말린수용액으로 1시간 동안 고정 한 후 세척하여 99% 알코올에 보관하였다. 이후 표본은 부경대학교 어류학실험실(PKU)과 국립해양생물자원관(MABIK)에 등록 및 보관하였다.

형태분석

자치어의 부위별 용어와 명칭은 Nakabo (2013)와 Okiyama (2014)을 따랐으며, 계수형질 5개[등지느러미(dorsal-fin rays, D), 뒷지느러미(anal-fin rays, A), 가슴지느러미(pectoral-fin rays, P1), 배지느러미(pelvic-fin rays, P2), 꼬리지느러미(caudal-fin rays, C)]와 계측형질 9개[전장(total length, TL), 체장(standard length, SL), 항문전장(preanus length, PAL), 체고(body length, BD), 두장(head length, HL), 안경(orbit diameter, OD), 주둥이길이(snout length, SNL), 위턱길이(upper jaw length, UJL), 아래턱길이(lower jaw length, LJL)]를 측정하였다. 외부형태는 입체 해부현미경(SZH16, Olympus, Tokyo, Japan)을 이용하여 관찰하고, 현미경용 사진촬영장치(Active measure program, Mosaic 2.0; Fuzhou Tucsen photonics, Fuzhou, China)를 이용하여 0.01 mm까지 측정된 뒤 스케치하였다.

분자분석

Cryptacanthodidae과 자치어 2개체의 total DNA는 눈알에서 MG tissue Genomic DNA extraction SV kit (Doctor protein INC, Korea)를 이용하여 추출하였다. 추출된 total DNA는 PCR 실험 전까지 5°C 냉장고에서 보관하였다. Mitochondrial DNA (mtDNA) Cytochrome oxidase subunit I (COI)영역의 증폭을 위해 VF2 (5'-TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC-3') 와 FishR2 (5'-ACT TCA GGG TGA CCG AAG AAT CAG AA-3') primer (Ward et al., 2005)를 이용하였다. Polymerase chain reaction (PCR)은 10 X PCR buffer 2 µL, 0.02 mM dNTP 0.5 µL, VF2 primer 0.25 µL, FishR2 primer

0.25 µL, Taq polymerase 0.625 U를 섞은 혼합물에 total DNA 2 µL를 첨가한 후, 총 25 µL가 될 때까지 3차 증류수를 넣고 Mastercycler® Eppendorf gradient thermal cycler (Brinkmann Instruments, Inc.)를 이용하여 다음과 같은 조건에서 PCR을 수행하였다[Initial denaturation 95°C에서 2분; PCR reaction 35 cycles (denaturation 94°C에서 30초, annealing 54°C에서 30초, extension 72°C에서 1분), final extension 72°C에서 10분]. PCR products는 Millipore plate MSNU030 (Millipore SAS, Molsheim, France)을 이용하여 정제하였으며, 정제된 PCR products는 BigDye terminator v3.1 sequencing kit 와 3730xl automated sequencer (Applied Biosystems, Foster City, CA)를 이용하여 염기서열을 분석하였다. MtDNA COI 염기서열은 BioEdit version 7 (Hall, 1999)의 clustal W (Thompson et al., 1994)를 이용하여 정렬하였다. 유전거리는 MEGA 6 프로그램(Tamura et al., 2013)을 이용하여 kimura-2-parameter model(Kimura, 1980)로 계산하고 근린결합수(neighbor joining tree)는 1,000번의 bootstrap을 수행하여 작성하였다.

결 과

Family Cryptacanthodidae

(New Korean family name: Gwi-sin-jang-gaeng-i-gwa)

기재: 본 과는 성어 시기에 긴 체형을 가지며 전반부는 둥글고 후반부로 갈수록 측면되어 있다. 머리는 위아래로 편평하고 눈은 위를 향하고 돌출된 아래턱과 수직에 가깝게 기울어진 입을 가진다. 배지느러미와 요대가 없고 두부감각관은 외부에 노출되어 있지 않다(Mecklenburg, 2003). 한편, 본 과는 자어 시기에 체고가 높고 몸통이 짧다. 큰 눈을 가지며 주둥이는 짧고 항문은 몸의 중앙부보다 약간 앞쪽에 위치한다. 흑색소포 패턴은 몸통과 두정부에 나타나며 몸통의 등쪽을 따라 흑색소포군이 매우 길고 길게 분포한다(Okiyama, 2014).

비고: 본 과는 *Cryptacanthodes* 1속 4종만으로 구성되어 있으며 과거 장갱이과(Stichaeidae)에 속했지만 비골(nasal)의 앞쪽이 원통형이고 뒤쪽은 편평하며, 두부 감각관이 피부로 덮여 있음과 동시에 크게 확장되어 있고, 부설골(parasphenoid)이 위로 신장되는 과정에서 전방으로 확장되며, 간새개골(interopectacle)에 발달된 소켓(socket)을 가지는 등 7개의 공유 파생형질(synapomorphy)을 통해 독립된 과로 인정받았다(Makushok, 1961; Anderson, 1984; Nawojchik, 1986; Mecklenburg, 2003). 또한 등가시치아목내 계통분류학적으로 가까운 장성베도라치과(Zaproridae)는 4개의 하미축골(hypural)을 가지고 Cryptacanthodidae과 어류들은 3개의 하미축골을 가지며, 자어시기의 경우, 장성베도라치과 어류는 전체적으로 흑색소포를 조밀하게 가지는 반면 Cryptacanthodidae 어류는 부분적으로 흑색소포를 가져 차이를 보인다(Matarese et al., 1984; Schnell and Hilton, 2015).

Genus *Cryptacanthodes* Storer, 1839

(New Korean genus name: Gwi-sin-jang-gaeng-i-sog)

Cryptacanthodes Storer, 1839:322 (type species: *Cryptacanthodes maculatus*)

기재: 본 속의 형태적 특징은과의 특징과 같다.

비고: 본 속에는 전세계적으로 4종, *C. bergi*, *C. aleutensis*, *C. giganteus*, *C. maculatus*가 보고되어 있다(Mecklenburg, 2003).

Cryptacanthodes bergi Lindberg in Soldatov and Lindberg, 1930 (Table 1, Fig. 2, Fig. 3A)

(New Korean species name: Gwi-sin-jang-gaeng-i)

Cryptacanthoides bergi Lindberg, 1930 (Type locality: Peter the Great Bay, Russia); Sokolovskii and Sokolovskaya, 1996: 119 (Russia); Nakabo, 2002: 1054 (Japan).

Cryptacanthodes bergi: Mecklenburg, 2003: 2 (USA); Antonenko et al., 2011: 173 (Russia); Radchenko et al., 2011: 487 (Russia); Nakabo, 2013: 1252 (Japan); Okiyama, 2014: 1131 (Japan); Schnell and Hilton, 2015: 189 (France).

관찰표본

MABIK PI00049727 (이전번호: PKU 62823), 1개체, 체장 18.41 mm, 속초 주변 해역(38°N, 128°E), 2018년 3월 13일, 봉

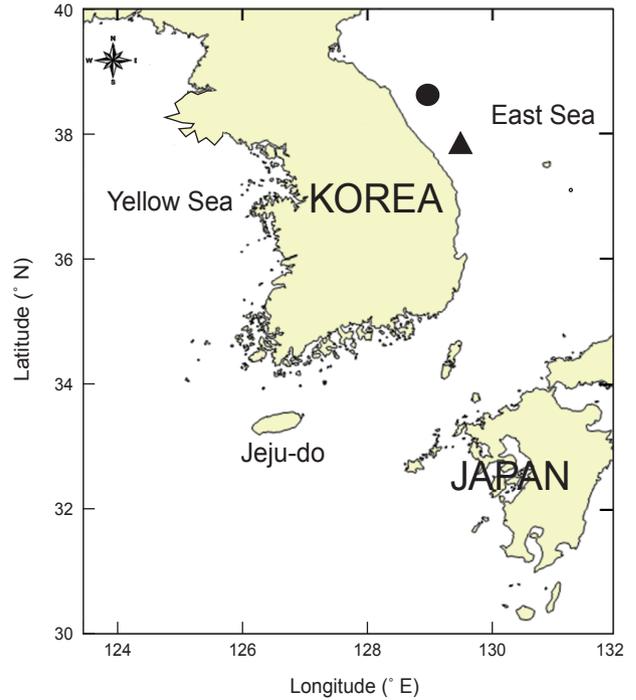


Fig. 1. Map showing the sampling area of postflexion larvae of *Cryptacanthodes bergi* (●, MABIK PI00049727; ▲, PKU 62824).

Table 1. Measurements and counts of *Cryptacanthodes bergi* postflexion larvae and two *Cryptacanthodes* species

	<i>C. bergi</i>		<i>C. aleutensis</i>	<i>C. giganteus</i>
	Present study		Okiyama (2014)	De Forest (2013)
	MABIK PI00049727	PKU 62824		De Forest (2013)
Stage	Postflexion	Postflexion	Postflexion	Postflexion
Total length (TL, mm)	21.15	19.11	-	-
Standard length (SL, mm)	18.41	17.29	15.75	-
Counts				
Dorsal-fin rays (D)	LXV	LXVI	LXVII-LXXII	LX-LXIX
Anal-fin rays (A)	II, 46	II, 45	II, 44-48	II, 43-49
Pectoral-fin rays (P1)	15	15	11-15	13
Pelvic-fin rays (P2)	absent	absent	absent	absent
Caudal-fin rays (C)	4,7+8,5	3,7+8,4	-	1-6,7+8,1-7
Measurements (in SL)				
Head length (HL)	20.20	20.30	21.9	15.6±1.4
Preanus length (PAL)	49	48.90	48.7	45.5±2.9
Body depth (BD)	11	11.60	10.97	11.8±0.8
Measurements (in HL)				
Orbit diameter (OD)	38.50	39.59	35.41	37.7±5.9
Snout length (SNL)	19	19.10	20.70	28.0±4.2
Upper jaw length (UJL)	31.8	31.1	-	-
Lower jaw length (LJL)	40.4	40.7	-	-

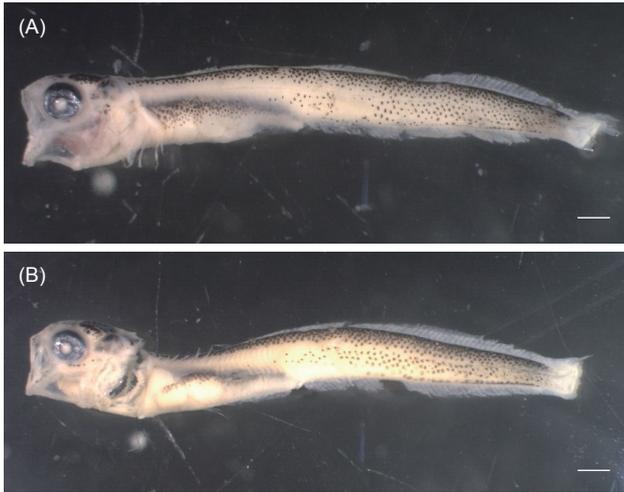


Fig. 2. Photos showing two postflexion larvae of *Cryptacanthodes bergi*. A, PKU 62824 (17.29 mm SL); B, MABIK PI00049727 (18.41 mm SL). Scale bars=1.0 mm. SL, standard length.

고네트(망구 60 cm, 망목 330 μ m); PKU 62824, 1개체, 체장 17.29 mm, 강릉 주변 해역(37°N, 129°E), 2018년 3월 13일, 봉고네트(망구 60 cm, 망목 330 μ m).

형태기재

채집된 후기자어 2개체의 계수 및 체측형질은 Table 1에 나타났다. *C. bergi* 후기자어는 측편형의 긴 체형을 보인다. 큰 머리와 눈을 가지며 주둥이는 짧으며 약간 둥글다. 주상악골(maxillary) 후단은 안구의 앞까지 도달한다. 항문은 몸 중앙보다 앞에 위치하였고 큰 방사형 가슴지느러미를 가진다. 등지느러미는 모두 극조(MABIK PI00049727, 65개; PKU 62824, 66개)로 이루어져 있으며 두부 뒤부터 미병부 앞까지 등지느러미가 길게 늘어섬며 미병부로 갈수록 지느러미의 골화가 더 많이 진행된다. 뒷지느러미는 2개의 극조와 나머지 연조(MABIK PI00049727, 46개; PKU 62824, 45개)로 이루어져 있으며 항문 뒤부터 미병부까지 길게 늘어섬다. 꼬리지느러미는 등지느러미, 뒷지느러미와 함께 막지느러미로 연결되어 있다. 몸통부분은 흑색소포가 등쪽면에 조밀하게 분포하고 소화관 등쪽에 한정적으로 분포했다. 꼬리부분은 흑색소포가 미병부를 제외하고 근절을 따라 조밀하게 분포하는데 측면보다 등쪽에 더 많은 흑색소포 밀도를 보인다. 등쪽 정중선은 흑색소포의 부재로 등지느러미를 따라 좌우로 백색띠가 존재하고 등지느러미 앞에서 뒤로 갈수록 그 폭이 줄어든다. 주둥이와 전뇌부에 일련의 흑색소포가 존재했고 후뇌부에는 전면을 덮을 정도의 많은 흑색소포가 조밀하게 분포했다(Fig. 2, Fig. 3A).

분자동정

Cryptacanthodidae 후기자어 2개체의 mtDNA COI영역 620

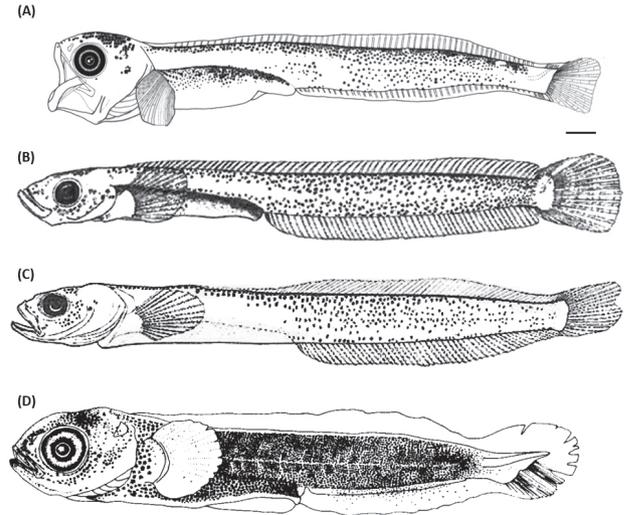


Fig. 3. Illustrations showing diagnostic characters. A, *Cryptacanthodes bergi* (PKU 62824, 17.29 mm SL, postflexion larva); B, *Cryptacanthodes aleutensis* (De Forest, 2013: 27.5 mm SL, postflexion larva); C, *Cryptacanthodes giganteus* (De Forest, 2013: 36.3 mm SL, postflexion larva); D, *Zaprora silenus* (Okiyama, 2014: 36.3 mm SL, postflexion larva). Scale bars=1.0 mm.

base pair의 염기서열과 National center for biotechnology information (NCBI)에 등록된 *Cryptacanthodes bergi*의 염기서열과 비교하였다. 그 결과, *Cryptacanthodidae* 후기자어 2개체는 *C. bergi* 성어와 유전거리 0.009-0.012로 가장 가깝게 유집되었다. 그 다음으로 *C. aleutensis*와 유전거리 0.058, *C. giganteus*와 유전거리 0.061, *C. maculatus*와 유전거리 0.063 순으로 유집되었고 외집단 *Zaprora silenus*와 0.111로 가장 멀리 유집되었다(Fig. 4).

분포

한국 강원도 동해(본 연구), 일본 북부 오토츠크해(Mecklenburg, 2003; Antonenko et al., 2011) 그리고 러시아의 피오트르대제만과 타타르 해협(Radchenko et al., 2011)에 분포하며 조건대에서 수심 60 m범위의 바닥에 서식한다(Antenenko et al., 2011).

고찰

2018년 3월 속초 주변 해역과 강릉 주변 해역에서 채집된 *Cryptacanthodidae* 후기자어 2개체를 대상으로 형태 및 분자동정을 실시한 결과 *Cryptacanthodes bergi* Lindberg (1930)로 동정되었다. 본종은 우리나라에 처음 보고되는 미기록종으로 본종을 포함하는 *Cryptacanthodidae*과 또한 국내에 아직 보고된 바가 없으며 일본에는 *C. bergi* 한 종이 보고되었다(Nakabo, 2013).

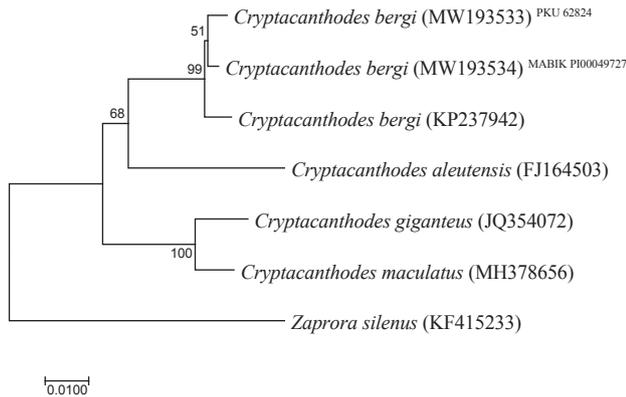


Fig. 4. Neighbor joining tree based on partial mitochondrial DNA COI sequences, showing the relationships among four *Cryptacanthodes* species and one outgroup *Zaprora silenus*. The tree was constructed using the kimura 2-parameter model and 1,000 bootstrap replications. The superscripts indicate NCBI registration number and voucher specimen number, respectively. The bottom bar indicates a genetic distance of 0.01. NCBI, National Center for Biotechnology Information.

본 종 2개체를 형태적으로 비교한 결과, PKU 62824 개체가 MABIK PI00049727 개체보다 소화관 위에서 조금 더 많은 흑색소포 밀도를 나타냈지만 계측형질과 흑색소포 분포패턴에서 일치하였고 Okiyama (2014)에 기재된 *C. bergi* 후기자어와 안경(orbit diameter)을 제외한 계측형질 및 흑색소포 분포패턴에서 일치하는 결과를 보였다.

분자동정 결과를 보았을 때 본종 두 개체는 *C. bergi* 성어와 mtDNA COI영역에서 0.85-1.19% 차이를 보여 종내 변이로 사료된다(Ward, 2009). 한편, 동종이명 가능성이 높은 *C. aleutensis*와는 유전거리 5.8%로 명확히 구분되어 두 종은 별종임이 확실하다. 또한 본 연구에서 작성한 계통수를 등가시치아목 내 Cryptacanthodidae과에 대한 계통분류 연구결과와 비교해보았을 때 mtDNA COI영역에서 *C. bergi*는 같은 분기군 내에 위치하였다(Fig. 4, Radchenko et al., 2011). 추가적으로 본 종 두 개체의 채집일시 역시 3월로 초봄으로 알려진 *C. bergi*의 산란시기와 일치하였다(Sokolovskii and Sokolovskaya, 1996).

*C. bergi*와 *C. aleutensis* 성어는 *C. maculatus* 그리고 *C. giganteus* 성어보다 현수골(suspensorium) 후단부의 각도차이로 인해 더 위로 향한 입, 매우 굴곡된 아래턱으로 큰 차이를 보이고 서골치(vomerine teeth)의 수는 *C. bergi*와 *C. aleutensis* 성어가 1개에서 5개 사이 가지지만 *C. maculatus* 성어는 3개에서 9개, *C. giganteus* 성어는 5개에서 16개 사이의 서골치 수를 가진다. 또한 구개골치(palatine teeth)의 수는 *C. bergi* 및 *C. aleutensis* 성어가 0개에서 2개 사이로 가지나 *C. maculatus* 성어는 4개에서 11개, *C. giganteus* 성어는 8개에서 20개 사이의 구개골치 수를 가져 *C. bergi* 및 *C. aleutensis* 성어가 구개골치

수 역시 더 적은 수를 가진다. *C. bergi*와 자매군인 *C. aleutensis* 성어는 구개골치가 거의 없는 반면 *C. bergi* 성어는 1개 또는 2개의 구개골치를 가진다. 또한 *C. bergi* 성어는 같은 속내 다른 종들과 달리 매우 신장된 방사형 지느러미 줄기를 가진다(Anderson, 1984; Nawojchik, 1986; Schnell and Hilton, 2015).

채집된 *C. bergi* 후기자어 2개체와 같은 속에 속하는 *C. aleutensis* 후기자어와 계수 및 계측형질을 분석한 결과, *C. bergi*는 *C. aleutensis*와 주둥이길이(snout length)와 두장(head length)에서 큰 차이를 보였고 *C. bergi*가 *C. aleutensis*보다 더 많은 가슴지느러미 줄기 수를 가졌다(Table 1). 또한 흑색소포 분포에서 *C. bergi*는 *C. aleutensis*와 달리 소뇌부와 후뇌부를 제외한 두부에서 매우 적은 흑색소포가 관찰되었다(Fig. 3). *C. bergi*는 *C. giganteus*와 주둥이길이와 안경에서 큰 차이를 보였으며 등지느러미 줄기 수에서 *C. giganteus*가 *C. bergi*보다 많아 유의미한 차이를 보였다(Table 1). 또한 *C. bergi*는 *C. giganteus*와 달리 주둥이, 소뇌부와 후뇌부를 제외한 두부에서 매우 적은 흑색소포가 관찰되었으며 소화관 등쪽면에 일련의 흑색소포가 관찰되어 차이를 보였다(Fig. 3).

본 종이 속하는 Cryptacanthodidae과 이외에도 등가시치아목에 속하고 북서태평양에 서식하는 장성베도라치(*Zaprora silenus*)의 자치어 또한 근절을 따라 조밀하게 분포하는 흑색소포를 가진다(Matarese et al., 1984; Okiyama, 2014). 본 종 2개체의 흑색소포 분포패턴을 장성베도라치 후기자어와 비교한 결과, 장성베도라치 후기자어는 미병부를 제외하고 꼬리의 근절을 따라 농밀한 흑색소포를 보여 본 종과 유사했으나 몸통의 흑색소포의 분포는 복측면을 포함하여 거의 전역에 이르고 항문의 위치가 본 종보다 더 뒤에 있다는 점에서 쉽게 식별되었다(Fig. 3; NOAA, 1989; Okiyama, 2014).

본 종은 돌출된 아래턱과 위쪽으로 향한 입, 날카로운 원뿔모양의 이빨 등의 형태적 특징을 가지고 저서에 굴을 파고 살아 쉽게 채집되지 않는 생태적 특성을 지니므로 새로운 국명 “귀신장갱이”를 제안한다.

사 사

본 연구는 2021년 국립수산물연구원 수산과학연구소(R2021032)과 2021년 국립해양생물자원관 재원(2021M01100)으로 지원을 받아 수행되었습니다. 본 논문을 세심하게 검토해 주신 심사위원께 감사드립니다.

References

- Anderson ME. 1984. On the anatomy and phylogeny of the Zoracidae (Teleostei: Perciformes). Ph.D. Thesis, The College of William and Mary Virginia, Williamsburg, VA, U.S.A.
- Antonenko DV, Solomatov SF and Panchenko VV. 2011. On occurrence and biology of Berg Wrymouth *Cryptacanthodes bergi* (Cryptacanthodidae) in the north-western part

- of the Sea of Japan. J Ichthyol 51, 173-177. <https://doi.org/10.1134/S0032945211010012>.
- De Forest LG, Matarese AC and Remple S. 2013. Larval descriptions of two eastern North Pacific cryptacanthodid species: *Cryptacanthodes aleutensis* and *Cryptacanthodes giganteus*. Northwestern Nat 94, 89-102. <https://doi.org/10.1898/12-29.1>.
- Hall TA. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/ NT. Nucleic Acids Symp 41, 95-98. https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-14998u1.29.
- 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. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>.
- MABIK (Marine Biodiversity Institute of Korea). 2019. National list of marine species. Namu Press, Seocheon, Korea, 58-60.
- Makushok VM. 1961. Additional information on the morphology and systematics of wrymouths (Cryptacanthodidae, Blennioidei, Pisces). Trudy Inst Okeanol Akad Nauk SSSR 43, 184-197.
- Matarese AC, Watson W and Stevens EG. 1984. Blennioidea: Development and relationships. In: Ontogeny and Systematics of Fishes. Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW Jr and Richardson SL, eds. Allen Press, Lawrence, KS, U.S.A, 565-573.
- Mecklenburg CW. 2003. Family Cryptacanthodidae gill 1861-wrymouths. Calif Acad Sci, Annotated Checklists Fishes 8, 1-4.
- Nakabo T. 2002. Fishes of Japan with pictorial keys to the species, 2nd ed. Tokai University Press, Tokyo, Japan, 1054.
- Nakabo T. 2013. Cryptacanthodidae. In: Fishes of Japan with pictorial keys to the species, 3rd ed. Tokai Univ Press, Tokyo, Japan, 1252.
- Nawojchik R. 1986. A systematic revision of zoarcoid fishes of the family Cryptacanthodidae (Teleostei: Perciformes). Ph.D. Thesis, University of Washington, Seattle, WA, U.S.A.
- Nelson JS, Grande TC and Wilson MV. 2016. Fishes of the World. 5th ed. John Wiley and Sons, Hoboken, NJ, U.S.A, 480.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 1989. Laboratory guide to early life history stages of north-east Pacific fishes. NOAA Technical Report NMFS 80, 652.
- Okiyama M. 2014. An atlas of the early stage fishes in Japan. 4rd ed. Tokai University Press, Tokyo, Japan, 1131-1132.
- Radchenko OA, Chereshnev IA, Petrovskaya AV and Antonenko DV. 2011. Relationships and position of wrymouths of the family Cryptacanthodidae in the system of the suborder Zoarcoidei (Pisces, Perciformes). J Ichthyol 51, 487-499. <https://doi.org/10.1134/S0032945211040163>.
- Schnell NK and Hilton EJ. 2015. Osteology and ontogeny of the wrymouths, genus *Cryptacanthodes* (Cottiformes: Zoarcoidei: Cryptacanthodidae). J Morphol 276, 185-208. <https://doi.org/10.1002/jmor.20366>.
- Sokolovsk AS and Sokolovskaya TG. 1996. Larval fish and fry of *Cryptacanthoides bergi* (Cryptacanthodi-dae) from Peter the Great Bay (the Sea of Japan). J Ichthyol 36, 119-123.
- Soldatov VK and Lindberg GU. 1930. A review of the fishes of the seas of the Far East. Bull Pacific Sci Inst 5, 1-15.
- Storer DH. 1839. A report on the fishes of Massachusetts. Boston J Nat Hist 2, 289-558.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipinski A and Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Mol Biol Evol 30, 2725-2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>.
- Thompson JD, Higgins DG and Gibson TJ. 1994. Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. Nucl Acids Res 22, 4673-4680.
- Ward RD, Zemlac TC, Innes BH, Last PR and Hebert PDN. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. Phil Trans Biol Sci 360, 1847-1857. <http://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>.
- Ward RD. 2009. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes. Mol Ecol Res 9, 1077-1085.