KOREAN JOURNAL OF ICHTHYOLOGY, Vol. 34, No. 4, 231-243, December 2022
ISSN: 1225-8598 (Print), 2288-3371 (Online). DOI: https://doi.org/10.35399/ISK.34.4.2

Received: September 1, 2022
Revised: November 16, 2022
Accepted: December 21, 2022

한강 지류 달천에서 발견된 *Acheilognathus* sp. HR (Cypriniformes: Acheilognathidae)의 분류학적 위치

*김용휘 · 윤봉한 · 성무성 · 방인철**

순천향대학교 생명과학과

Taxonomic Status of *Acheilognathus* sp. HR (Cypriniformes: Acheilognathidae) Found in the Dalcheon River, a Tributary of Hangang River, Korea ***by Yong Hwi Kim, Bong Han Yun, Mu Sung Sung and In-Chul Bang****
(Department of Biology, College of Natural Sciences, Soonchunhyang University, Asan 31538, Republic of Korea)

ABSTRACT To investigate the taxonomic status of undescribed species *Acheilognathus* sp. HR from Korean Acheilognathidae discovered from the Dalcheon River, a tributary of the Hangang River, molecular phylogenetic and morphological characteristics were compared and analyzed with previous studies. As a result of molecular phylogenetic analysis, *A.* sp. HR formed the same genetic clade as the five subspecies of *Acheilognathus tabira*, but formed a separate monophyletic group based on the unique genotype, showing clear differences. As a result of morphological analyses, the dorsal fin color in males is grayish and the nuptial coloration of the outer edge of the anal fin is white. The outer edges of the dorsal and anal fins are convexly rounded. A black blotch is present on the dorsal fin of the juvenile, but there is a black blotch absent on the dorsal fin of the small adult female. In the counts, the number of branched dorsal rays is 12~13. In the measurements, the length of the barbels is short and the body depth is deep. Therefore, the *A.* sp. HR of Hangang River is considered at the level of a distinct species distinguished from each other by the five subspecies of *A. tabira* by molecular phylogenetic, morphological, and limited distributional characteristics.

Key words: Acheilognathidae, *Acheilognathus* sp. HR, taxonomic status, undescribed species, Hangang River, Korea

서 론

잉어목(Cypriniformes) 납자루과(Acheilognathidae) 어류는 우리나라를 비롯한 일본, 중국, 대만, 베트남 북부, 시베리아 남부 및 유럽 등지에 분포하며(Chae *et al*., 2019), 세계적으로 6속 81종이 유효명(valid name)으로 인정받고 있다(Fricke *et al*., 2022a). 납자루과 어류는 몸이 매우 납작하고 체고가 높은 소형 담수어류로서 암컷은 산란기가 되면 기다란 산란관을 통하여 담수 이매패류의 새강에 산란하고, 수컷은 아름다운 혼인색을 띠는 특성을 나타낸다(Kim, 1997). 우리나라에 서식하는 납자루과 어류는 현재 3속 16종이 알려져 있으며(Chae *et al*., 2019), 본 과에 속하는 *Acheilognathus*속 어류는 전 세계에 42종이 유효명으로 알려져 있다(Fricke *et al*., 2022b). 현재 우리나라에는 납지리 *Acheilognathus rhombeus* (Temminck and Schlegel, 1846), 큰납지리 *Acheilognathus macropterus* (Bleeker, 1871), 가시납지리 *Acheilognathus chankaensis* (Dybowski, 1872), 줄납자루 *Acheilognathus yamatsutae* (Mori, 1928b) 및 큰줄납자루 *Acheilognathus majusculus* (Kim and Yang, 1998) 등 5개의 유효종(Chae *et al*., 2019)과 Chae *et al*. (2014)에 의하여 금강에서 발견된 미기재종인 *Acheilognathus* sp.이 서식하고 있다. 과거에는 다비라납지리 *Acheilognathus tabira* (Jordan and Thompson, 1914)와 일자납자루 *Acheilognathus cyanostigma* (Jordan and

저자 직위: 김용휘(박사 후 연구원), 윤봉한(석·박사통합과정), 성무성(석·박사통합과정), 방인철(교수)
*Corresponding author: In-Chul Bang Tel: 82-41-530-1286, Fax: 82-41-530-1493, E-mail: incbang@sch.ac.kr

Fowler, 1903)도 출현하였다는 보고가 있으나(Mori, 1928a, 1935; Choi and Jeon, 1974), 현재는 문헌상에 기록으로만 남아 있어 그 실체가 불분명한 것으로 알려져 있다(Chyung, 1954, 1961, 1977; Arai *et al*., 2007).

*Acheilognathus*속은 Bleeker (1860)에 의하여 일본의 도쿄에서 채집된 *Acheilognathus melanogaster* (Bleeker, 1860)를 모식종(type species)으로 창설된 속군명칭으로서 측선이 완전하거나 불완전한 점, 입수염이 존재하거나 존재하지 않는 점, 등지느러미에 흰색 반점으로 이루어진 2개의 가로띠가 존재하는 점, 인두치가 1열로 5-5인 점, 치어의 등지느러미에는 검은색 반점이 존재하거나 존재하지 않는 점, 부화 자어는 익상돌기가 발달하지 않는 점, 2배체 염색체 수는 42개 또는 44개인 점 등의 형태적 및 세포유전학적 특징에 의하여 납자루과 내의 나머지 5개 속과 구분된다(Arai and Akai, 1988; Li *et al*., 2017).

본 연구에서 저자들은 순천향대학교의 자연과학관에 위치한 어류표본수장고에 보관되어 있는 한국산 *Acheilognathus*속 표본들을 동정하고 정리하는 과정에서 2012년 4월부터 2021년 10월까지 충청북도 충주시와 괴산군 일대를 관류하는 한강 지류인 달천에서 채집된 납자루과 표본 5개체가 국내에 서식하는 납지리, 큰납지리, 가시납지리, 줄납자루, 큰줄납자루 및 금강의 *A*. sp. 등 6개 종보다 일본에 서식하는 *A. tabira*의 5개 아종과 분자계통학적으로 근연관계에 있음을 발견하였다. 이후, 해당 표본들은 Arai *et al*. (2007)이 정리한 *A. tabira*의 아종 간 표징 형질(diagnostic character)과의 비교에서도 별도로 구분될 수 있을 정도의 분류군임을 발견하였다. 이에 따라, 본 연구에서는 해당 표본들의 분류학적 위치를 알아보기 위하여 형태학적 특징을 원기재를 비롯한 선행 연구와 비교하고, 분자계통학적 분석을 수행하여 *Acheilognathus*속 내에서 계통학적 유연관계를 알아보고자 하였다.

재료 및 방법

본 연구에서는 2012년 4월에서 2021년 10월까지 충청북도 충주시와 괴산군 일대를 관류하는 한강 지류인 달천에서 채집된 한국산 납자루과 표본 5개체(SUC7087~7089, SUC25881~SUC25882)를 대상으로 분자계통학적 및 형태학적 분석을 수행하였다. 달천 일대에서 채집된 한국산 납자루과 표본들은 유사종인 *A. tabira*를 구성하는 일본산 5개 아종과 형태학적 및 분자계통학적으로 구분되므로 이들과의 비교를 위하여 명칭을 *Acheilognathus* sp.로 설정하고 voucher name (Hangang River type, HR)을 부여하여 *Acheilognathus* sp. HR을 사용하였다.

Genomic DNA (gDNA)는 어체 표본의 한쪽 배지느러미 일부 조직을 절단한 후, HiGene™ Genomic DNA Prep Kit (BIOFACT Co., Ltd., Daejeon, Korea)를 이용하여 추출하였다.

중합효소연쇄반응(polymerase chain reaction, PCR)은 Chang *et al*. (2014)의 방법에 따라 미토콘드리아 DNA의 cytochrome *b* (*cytb*, 1,126 bp) 유전자 영역에 대한 forward와 reverse primer (*Cyt b*-F, 5′-GAYTTGAAGAACCATCGTTGTA-3′; *Cyt b*-R, 5′-CTTCGGATTACAAGACCGATGC-3′)를 각각 10 pmol/μL로 희석하여 준비된 gDNA 100 ng과 3차 증류수를 총 볼륨 20 μL인 *AccuPower*® PCR PreMix Kit (BIONEER Corp., Daejeon, Korea)에 넣고, 94°C에서 4분간 초기 변성(initial denaturation) 반응과 94°C에서 1분간 변성(denaturation) 반응을 유도한 후, 55°C에서 1분간 결합(annealing) 및 72°C에서 1분간 신장(extension) 반응을 35회 실시하였으며, 최종 신장(elongation) 반응을 72°C에서 5분간 수행하였다. 이후, 증폭된 PCR 산물은 1.5% agarose gel에서 전기영동하고 Gel Doc™ XR + Imager (Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, CA, USA)를 이용하여 올바른 위치에 증폭 여부를 확인한 후, MG PCR Purification Kit (Cancer Rop Co., Ltd., Seoul, Korea)를 사용하여 정제하였다.

Sequencing 반응은 BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems Inc., Waltham, MA, USA)를 사용하여 DNA Engine Tetrad® 2 Peltier Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, CA, USA)로 PCR 반응을 진행한 후, ABI PRISM 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems Inc., Waltham, MA, USA)로 로딩하여 염기서열을 생산하였다.

생산된 미토콘드리아 DNA의 *cytb* (1,126 bp) 유전자 염기서열들은 Geneious Prime® v2022.1.1 (Biomatters Ltd., Auckland, New Zealand)을 이용하여 양방향의 염기서열들을 직접 trimming하고 조립한 후, 미국 국립생물공학정보센터(National Center for Biotechnology Information, NCBI)에서 서비스하는 GenBank®에서 accession number (OP314873~OP314899)를 부여받아 사용하였다(Table 1). 이외의 염기서열 데이터는 Yang *et al*. (2011), Kitamura *et al*. (2012), Chang *et al*. (2014), Kawamura *et al*. (2014) 및 Kim *et al*. (2014)에서 사용된 염기서열들과 일부 unpublished 염기서열 정보들을 GenBank®에서 내려받아 사용하였다(Table 1). 수집된 염기서열들은 MAFFT v7.490 (Kuraku, 2013; Katoh *et al*., 2019)을 사용하여 다중염기서열정리(multiple sequence alignment)를 수행한 후 분자계통학적 분석에 사용하였다.

Maximum-likelihood (ML) 방법에 따른 분자계통도는 RAxML v8.0.0 (Stamatakis, 2014)을 사용하여 작성되었으며, 최적 치환 모델은 PartitionFinder v2.1.1 (Lanfear *et al*., 2017)에 따라 GTR + G 모델을 적용하여 rapid bootstrapping 방법으로 1,000번 반복하여 분석하였다. Bayesian inference (BI) 방법에 따른 분자계통도는 MrBayes v3.2.7 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003; Ronquist *et al*., 2012)을 사용하여 작성되었으며, 최적 치

Table 1. Detailed information of samples and genes used in the molecular phylogenetic analysis in the present study

Species/Locality	Specimen voucher	River system	GenBank® accession no.	References
			cytb	
Acheilognathidae				
Acheilognathus barbatulus				
Shanghai, China	–	–	KF410699.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus chankaensis				
Anhui Province, China	–	–	KF410713.1	Chang *et al.* (2014)
Yeoju-si, Gyeonggi-do, Korea	SUC17953	Hangang River	OP314873	Present study
Gongju-si, Chungcheongnam-do, Korea	SUC26241	Geumgang River	OP314874	Present study
Sangju-si, Gyeongsangbuk-do, Korea	SUC26721	Nakdonggang River	OP314875	Present study
Gurye-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC11830	Seomjingang River	OP314876	Present study
Damyang-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26404	Yeongsangang River	OP314877	Present study
Jangheung-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26762	Tamjingang River	OP314878	Present study
Acheilognathus cyanostigma				
Matsusaka, Mie Province, Japan	–	–	AB620134.1	Kitamura *et al.* (2012)
Acheilognathus deignani				
Phongsali Province, Laos	–	–	KF410715.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus imberbis				
Anhui Province, China	–	–	KF410718.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus lanchiensis				
Lanxi, Zhejang Province, China	–	Fuchunjiang River	AB366481.1	Kawamura *et al.* (2014)
Acheilognathus longibarbatus				
Cao Bang Province, Vietnam	–	Bang Giang River	AY952335.1	Unpublished
Acheilognathus longipinnis				
Japan	–	–	KF410722.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus macropterus				
Hubei Province, China	–	Lake Kasumigaura	KF410728.1	Chang *et al.* (2014)
Yeoju-si, Gyeonggi-do, Korea	SUC17950	Hangang River	OP314879	Present study
Sejong-si, Korea	SUC15166	Geumgang River	OP314880	Present study
Boseong-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC19543	Seomjingang River	OP314881	Present study
Damyang-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC18013	Yeongsangang River	OP314882	Present study
Jangheung-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26765	Tamjingang River	OP314883	Present study
Acheilognathus majusculus				
Korea	–	–	LC006056.1	Unpublished
Imsil-gun, Jeollabuk-do, Korea	–	Seomjingang River	AB366461.1	Kawamura *et al.* (2014)
Acheilognathus melanogaster				
Japan	–	Lake Kasumigaura	KF410730.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus meridianus				
Gvangjsih, China	–	–	KF410732.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus omeiensis				
Leshan, Sichuan Province, China	IHB:0307265	–	HQ113256.1	Yang *et al.* (2011)
Acheilognathus polylepis				
Huangshan, Anhui Province, China	IHB:0504223	–	HQ113251.1	Yang *et al.* (2011)
***Acheilognathus* sp.**				
Okcheon-gun, Chungcheongbuk-do, Korea	SUC25094	Geumgang River	OP314884	Present study
Acheilognathus rhombeus				
Japan	–	Lake Kasumigaura	KF410738.1	Chang *et al.* (2014)
Yeoju-si, Gyeonggi-do, Korea	SUC22754	Hangang River	OP314885	Present study

Table 1. Continued

Species/Locality	Specimen voucher	River system	GenBank® accession no.	References
			cytb	
Acheilognathus rhombeus				
Gongju-si, Chungcheongnam-do, Korea	SUC15478	Geumgang River	OP314886	Present study
Mungyeong-si, Gyeongsangbuk-do, Korea	SUC12383	Nakdonggang River	OP314887	Present study
Gurye-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26571	Seomjingang River	OP314888	Present study
Damyang-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26418	Yeongsangang River	OP314889	Present study
Jangheung-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26751	Tamjingang River	OP314890	Present study
Acheilognathus tabira tabira				
Mie Prefecture, Japan	–	Harai River	AB620141.1	Kitamura *et al.* (2012)
Kusatsu, Shiga Prefecture, Japan	–	Lake Biwa	AB620138.1	Kitamura *et al.* (2012)
Joyo, Kyoto Prefecture, Japan	–	Kizu River	AB620159.1	Kitamura *et al.* (2012)
Setouchi, Okayama Prefecture, Japan	–	–	AB620150.1	Kitamura *et al.* (2012)
Acheilognathus tabira tohokuensis				
Gojome, Akita Prefecture, Japan	–	–	AB620139.1	Kitamura *et al.* (2012)
Yokote, Akita Prefecture, Japan	–	–	AB620157.1	Kitamura *et al.* (2012)
Kisakata, Nikaho, Akita Prefecture, Japan	–	–	AB620144.1	Kitamura *et al.* (2012)
Nishime, Yurihonjo, Akita Prefecture, Japan	–	–	AB620148.1	Kitamura *et al.* (2012)
Odate, Akita Prefecture, Japan	–	–	AB620153.1	Kitamura *et al.* (2012)
Yuza, Yamagata Prefecture, Japan	–	–	AB620140.1	Kitamura *et al.* (2012)
Tsuruoka, Yamagata Prefecture, Japan	–	–	AB620145.1	Kitamura *et al.* (2012)
Shibata, Niigata Prefecture, Japan	–	–	AB620151.1	Kitamura *et al.* (2012)
Acheilognathus tabira erythropterus				
Isawa, Oshu, Iwate Prefecture, Japan	–	–	AB620143.1	Kitamura *et al.* (2012)
Hanamaki, Iwate Prefecture, Japan	–	–	AB620155.1	Kitamura *et al.* (2012)
Natori, Miyagi Prefecture, Japan	–	–	AB620147.1	Kitamura *et al.* (2012)
Itako, Ibaraki Prefecture, Japan	–	–	AB620158.1	Kitamura *et al.* (2012)
Acheilognathus tabira jordani				
Oda, Shimane Prefecture, Japan	–	–	AB620149.1	Kitamura *et al.* (2012)
Oda, Shimane Prefecture, Japan	–	Ohara River	AB366468.1	Kawamura *et al.* (2014)
Yonago, Tottori Prefecture, Japan	–	Kamo River	AB366470.1	Kawamura *et al.* (2014)
Himi, Toyama Prefecture, Japan	–	–	AB620142.1	Kitamura *et al.* (2012)
Kaga, Ishikawa Prefecture, Japan	–	Lake Shibayamagata	AB620152.1	Kitamura *et al.* (2012)
Echizen, Nyu, Fukui Prefecture, Japan	–	–	AB620156.1	Kitamura *et al.* (2012)
Acheilognathus tabira namakurae				
Tamana, Kumamoto Prefecture, Japan	–	Meishin River	AB620146.1	Kitamura *et al.* (2012)
Hisayama, Kasuya, Fukuoka Prefecture, Japan	–	–	AB620154.1	Kitamura *et al.* (2012)
Yanagawa, Fukuoka Prefecture, Japan		Chikugo River	AB366471.1	Kawamura *et al.* (2014)
***Acheilognathus* sp. HR**				
Chungju-si, Chungcheongbuk-do, Korea	SUC07087	Hangang River	OP314891	Present study
Chungju-si, Chungcheongbuk-do, Korea	SUC07088	Hangang River	OP314892	Present study
Chungju-si, Chungcheongbuk-do, Korea	SUC07089	Hangang River	OP314893	Present study
Goesan-gun, Chungcheongbuk-do, Korea	SUC25881	Hangang River	OP314894	Present study
Goesan-gun, Chungcheongbuk-do, Korea	SUC25882	Hangang River	OP314895	Present study
Acheilognathus tonkinensis				
Taiwan	–	–	KF410745.1	Chang *et al.* (2014)
Acheilognathus typus				
Wakayanagi, Miyagi Prefecture, Japan	–	Kitakami River	AB366474.1	Kawamura *et al.* (2014)

Table 1. Continued

Species/Locality	Specimen voucher	River system	GenBank® accession no.	References
			cytb	
Acheilognathus yamatsutae				
Yeoju-si, Gyeonggi-do, Korea	SUC17968	Hangang River	OP314896	Present study
Mungyeong-si, Gyeongsangnam-do, Korea	SUC12394	Nakdonggang River	OP314897	Present study
Damyang-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC18015	Yeongsangang River	OP314898	Present study
Jangheung-gun, Jeollanam-do, Korea	SUC26741	Tamjingang River	OP314899	Present study
Tanakia koreensis				
Jinan-gun, Jeollabuk-do, Korea	–	Geumgang River	KF866182.1	Kim *et al*. (2014)
Tanakia lanceolata				
Japan	–	Lake Kasumigaura	KF410807.1	Chang *et al*. (2014)
Rhodeus atremius				
Fukuoka Prefecture, Japan	–	–	KF410759.1	Chang *et al*. (2014)
Rhodeus notatus				
Icheon-si, Gyeonggi-do, Korea	–	Hangang River	AB366487.1	Kawamura *et al*. (2014)
Rhodeus sericeus				
East Russia	–	Amur River (Lake Kenon)	KF410785.1	Chang *et al*. (2014)
Rhodeus sinensis				
Wuhan, Hubei province, China	–	–	KF410794.1	Chang *et al*. (2014)

환 모델은 jModelTest v2.1.10 (Guindon and Gascuel, 2003; Darriba *et al*., 2012)의 Akaike information criterion (AIC)에 따라 TrN+I+G 모델을 적용하여 1×10^8 세대의 Markov Chain Monte Carlo (MCMC) 분석을 진행한 후, 1,000회마다 무작위로 샘플링하고 초기 25%는 burn-in으로 제거하였다. 이후, 분석된 데이터는 TRACER v1.7.1 (Rambaut *et al*., 2018)을 사용하여 effective sample size (ESS) 값의 200 초과 여부를 확인한 후, BI 분자계통도 작성에 사용하였다. 분석된 ML과 BI 분자계통도는 Figtree v1.4.4 (Rambaut, 2018)를 통해 시각화하였다.

형태학적 분석은 Jordan and Thompson (1914)과 Arai *et al*. (2007)에서 사용된 형태 형질과 측정 방법을 따랐다. 성체 표본(SUC7087~7089; SUC25881)에 대한 계수·계측치는 1/100 mm digital caliper (Mitutoyo Corp., Tokyo, Japan)와 SMZ-171 BLED Stereo Zoom Microscope (Motic Inc., Xiamen, China)를 사용하여 측정되었다. 또한, 등지느러미와 뒷지느러미 기조수를 비롯한 척추골 수와 등지느러미의 첫 번째 담기골 삽입 위치는 Selenia® Dimensions® Mammography System (Hologic Inc. Bedford, MA, USA)을 이용하여 X-ray 촬영 후, 관찰하고 기록하였다. 치어 표본(SUC25882)의 경우, 체장을 측정하고 사진 촬영하여 기록하였다. 관찰된 모든 whole-body 표본은 10% 포르말린 수용액에 고정한 후 70% 에탄올로 치환하였으며, 가슴지느러미와 배지느러미 조직 표본은 99.9% 에탄올에 고정하였다. 모든 관찰 표본과 조직 표본은 순천향대학교 어류 표본 수장고(Soonchunhyang University Collection, SUC)에 voucher number를 부여하여 기탁·등록·보존하였다.

결과 및 고찰

1. 분자계통학적 분석

미토콘드리아 DNA의 *cytb* 유전자 영역을 이용한 분자계통학적 분석 결과, ML과 BI 분자계통도는 거의 유사한 분기 패턴을 나타내었다(Fig. 1). *Acheilognathus*속은 높은 부트스트랩 값(bootstrap values, BP)과 베이지안 사후 확률(bayesian posterior probabilities, BPP)을 기반으로 지지되었으며(100 BP/1.00 BPP), 크게 4개의 유전적 clade (clade I~clade IV)를 형성하고 있는 것으로 나타났다(Fig. 1). 그중에서 Clade I은 중국에 서식하는 종들로 이루어져 있었으며(Fig. 1), 함께 비교된 한강, 금강, 낙동강, 섬진강, 영산강 및 탐진강 등 우리나라의 주요 수계별 *Acheilognathus*속 어류들은 clade III를 제외한 clade II (줄납자루)와 clade IV (납지리, 큰납지리, 가시납지리, 큰줄납자루 및 금강의 *A*. sp.)에 속하는 것으로 나타났다(Fig. 1). 한편, clade III는 우리나라에 서식하는 *A*. sp. HR과 일본에 서식하는 *Acheilognathus tabira tabira* (Jordan and Thompson, 1914), *Acheilognathus tabira nakamurae* (Arai, Fujikawa and Nagata, 2007), *Acheilognathus tabira erythropterus* (Arai, Fujikawa

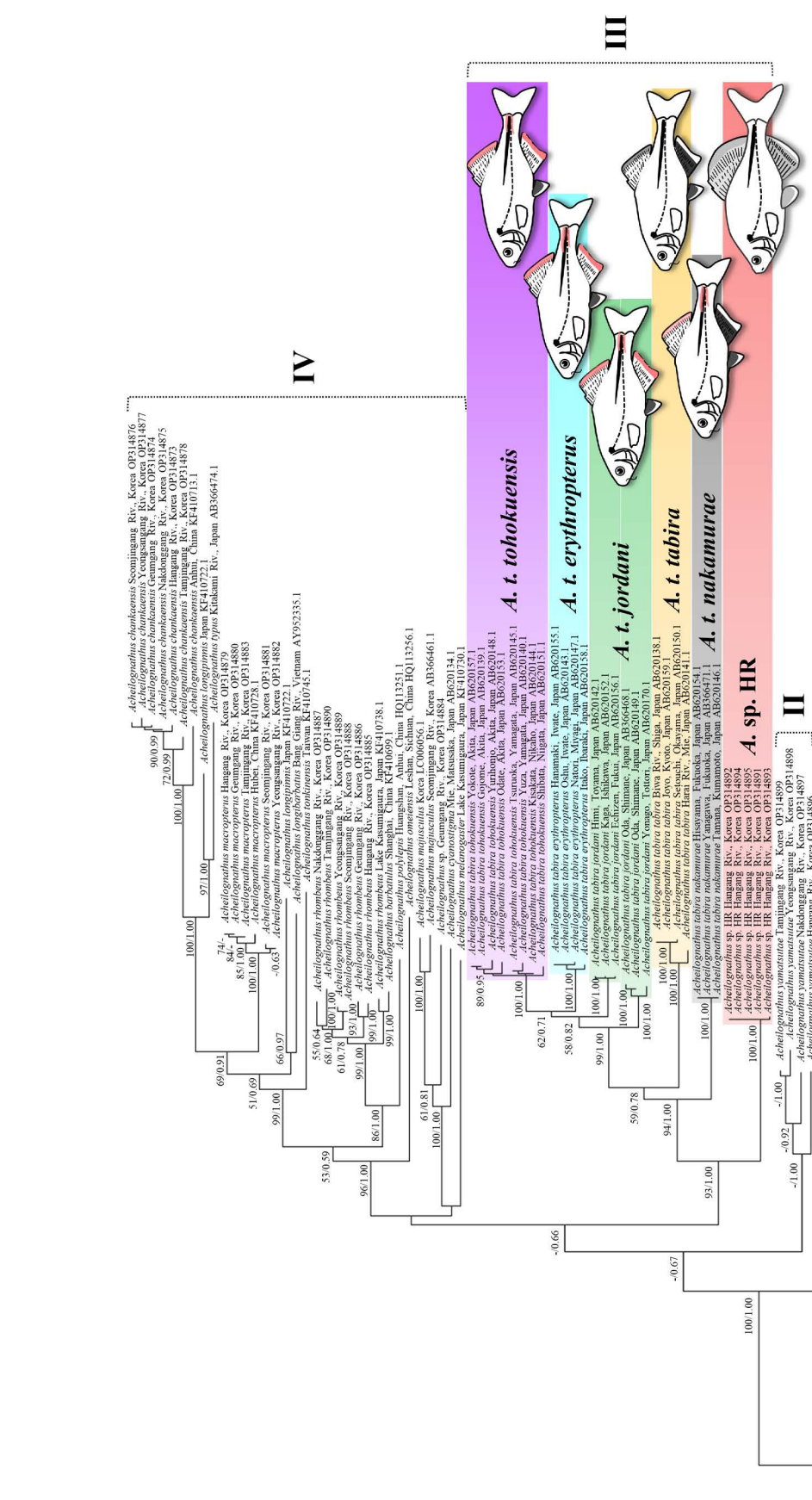

Fig. 1. The molecular phylogenetic tree of the Acheilognathidae was obtained from the maximum-likelihood (ML) analysis of the cytochrome *b* (*cytb*) gene of mitochondrial DNA (mtDNA). Bootstrap values (BP, left) to the ML analysis and Bayesian posterior probabilities values (BPP, right) to the Bayesian inference (BI) analysis are displayed at the base of each node. Collection localities and GenBank® accession numbers are provided after each scientific name.

and Nagata, 2007), *Acheilognathus tabira tohokuensis* (Arai, Fujikawa and Nagata, 2007) 및 *Acheilognathus tabira jordani* (Arai, Fujikawa and Nagata, 2007) 등 5개 아종 집단으로 구성되어 있었으며(Fig. 1), 그중에서도 우리나라에 서식하는 *A.* sp. HR의 모든 비교 개체들은 고유한 유전자형을 기반으로 높은 부트스트랩 값과 베이지안 사후 확률로 지지되어(93 BP/1.00 BPP), 일본에 서식하는 *A. tabira*의 5개 아종 집단과 명확히 구분되는 단계통군을 형성하였다(Fig. 1).

2. 형태학적 분석

한강 지류인 달천에서 발견된 *A.* sp. HR은 측선이 완전하고 입수염이 미약하게나마 존재하는 점, 등지느러미 상에 흰색 반점들로 이루어진 두 개의 가로줄이 존재하는 점 등에서 *Acheilognathus*속의 형태적 특징(Arai and Akai, 1988; Li *et al*., 2017)을 잘 따랐다(Fig. 2).

유사종인 *A. tabira*의 원기재(Jordan and Thompson, 1914)에 기록된 계수·계측치를 *A.* sp. HR과 비교한 결과, *A. tabira*의 등지느러미와 뒷지느러미 분기 연조 수는 각각 9~10개(vs. *A.* sp. HR, 각각 12~13개와 10~11개)로 더 적었고, 측선 비늘 수는 36~37개(vs. *A.* sp. HR, 33~36개)로 더 많았으며, 체장은 체고의 3.1배(vs. *A.* sp. HR, 2.4~2.8배)로 체고가 낮은 것으로 나타나, 계수·계측치에서 *A. tabira*의 원기재와 *A.* sp. HR은 서로 뚜렷한 차이를 보였다(Table 2). 또한, Mori (1935)가 서울시 부근에서 채집하여 보고한 한국산 *A. tabira* 1개체의 경우, 입수염 길이가 짧다고 묘사한 점에서 본 연구와 일치하였으나, 등지느러미와 뒷지느러미 분기 연조 수가 각각 9개(vs. *A.* sp. HR, 12~13개, 10~11개)로 적고, 체장은 체고의 2.9배(vs. *A.* sp. HR, 2.4~2.8배)로 체고가 낮아 본 연구 결과와 차이를 보였다(Table 2). Chyung (1977)은 *A. tabira*가 Mori (1935)에 의하여 우리나라에서 처음 출현 보고된 이후로 국내에서는 더 이상 확인된 기록이 없다고 기술하였으나, 간단한 분류학적 기재를 남기고 있어 본 연구와 비교한 결과, 아가미뚜껑 뒤에 흑청색 반점이 존재하고, 미병부 중심을 따라 흑청색의 체측 종대가 등의 중앙부까지 도달하며, 첫 번째 배지느러미 외연부가 흰색을 띤다고 묘사한 점에서 본 연구 결과와 일치하는 양상을 나타내었다(Fig. 2). 그러나, Chyung (1977)이 기술한 *A. tabira*의 등지느러미와 뒷지느러미 분기 연조 수는 각각 9~10개와 9~11개(vs. *A.* sp. HR, 각각 12~13개 및 10~11개)로 적고, 체장은 체고의 2.7~3.1배(vs. *A.* sp. HR, 2.4~2.8배)로 체고가 낮다고 묘사한 점에서 본 연구 결과와 차이를 보였다(Table 2). 따라서, 과거 우리나라에서 기록된 *A. tabira*에 대한 형태적 묘사는 본 연구에서 발견된 *A.* sp. HR의 형태적 특징보다 *A. tabira*의 원기재(Jordan and Thompson, 1914)를 비롯한 Arai *et al*. (2007)에 묘사된 *A. t. tabira*의 형태적 특징과 더 유사한 것으로 나타나, *A.* sp. HR과는 서로 다른 종인 것으로 판단되었다.

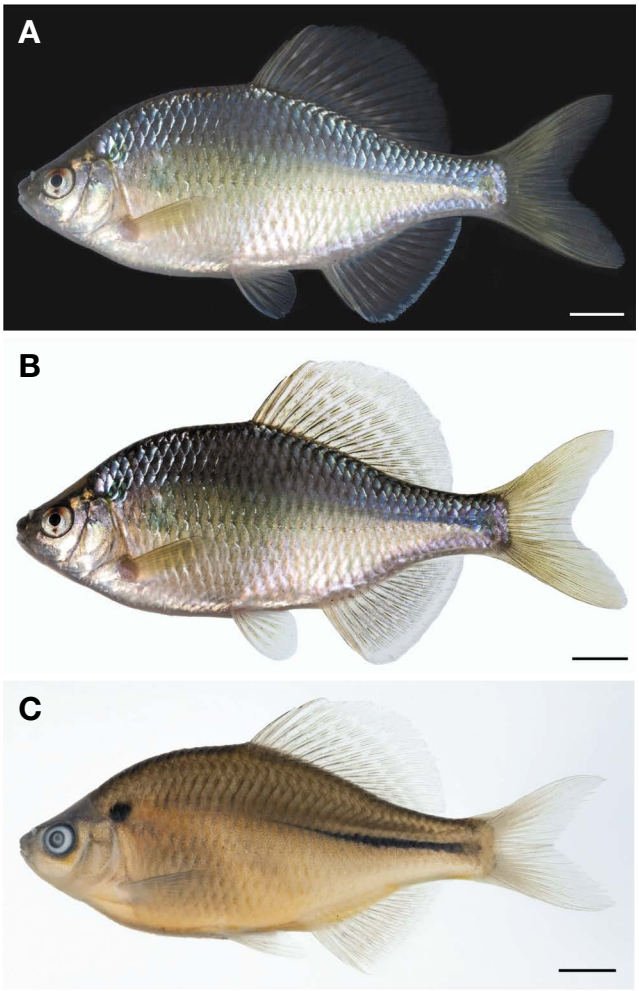

Fig. 2. Freshly collected (A and B) and preserved (C) of *Acheilognathus* sp. HR, SUC25881, male, 81.3 mm SL, collected from the Dalcheon River, a tributary of Hangang River near Goesan-gun, Chungcheongbuk-do, Korea, 3 October 2021. The bar indicates 10 mm.

현재 *A. tabira*는 Arai *et al*. (2007)에 의하여 4개의 새로운 아종이 추가 기재되어 총 5개의 아종명이 유효명으로 인정받고 있으므로(Fricke *et al*., 2022b), 이들에 대한 계수·계측 형질과 측정치를 인용하여 함께 비교 분석한 결과(Table 3), 대부분의 형질에서 측정 범위가 크게 중복되어 큰 차이점을 관찰할 수 없었으나, 등지느러미 분기 연조 수(branched dorsal rays)에서 *A.* sp. HR은 12~13개(평균 12.2개)로 나타나, Arai *et al*. (2007)이 조사한 *A. t. tabira* 9~11개(평균 10.1개), *A. t. nakamurae* 8~10개(평균 9.0개), *A. t. jordani* 8~10개(평균 9.1개), *A. t. erythropterus* 8~10개(평균 9.0개) 및 *A. t. tohokuensis* 9~10개(평균 9.0개)보다 등지느러미 분기 연조 수가 더 많은 것으로 나타났다(Table 3). 이러한 형태적 특징은 등지느러미 기조 수에서 뒷지느러미 기조 수를 소거한 수

Table 2. Comparison of major counts and measurements of *Acheilognathus tabira* and *Acheilognathus* sp. HR

	Present study	Jordan and Thompson (1914)	Mori (1935)	Chyung (1977)
	A. sp. HR	*A. tabira*		
	n = 4	n = 40	n = 1	n = ?
	Korea	Japan	Korea	Korea
Total length (mm)	69.4~107.3	?~85	82	–
Standard length (SL, mm)	51.3~81.3	–	–	–
Counts				
Dorsal fin rays	iii, 12~13	iii, 9~10	iii, 9	iii, 9~10
Anal fin rays	iii, 10~11	ii, 9~10	iii, 9	iii, 9~11
Lateral-line scales	33~36	36~37	36	36~39
Total vertebrae	36~37	–	–	34~36
Measurements				
SL/HL*	3.8~4.3	4	4.2	3.8~4.1
SL/Body depth	2.4~2.8	3.1	2.9	2.7~3.1
HL/Orbit diameter	2.9~3.3	–	3.2	2.8~3.2
HL/Interorbital width	2.6	–	2.7	–
HL/Snout length	3.6~3.8	3.7	3.5	–
HL/Caudal peduncle depth	1.9~2.0	–	2.0	–
HL/Caudal peduncle length	1.1~1.3	1.3	1.1	–

?: unknown; *HL: head length.

치(number of dorsal rays minus number of anal rays)에서 더욱 뚜렷한 차이를 보였다(Table 4). 또한, 안경에 대한 입수염 길이(barbel length/orbit diameter) 비율에서 *A*. sp. HR은 9~21 (평균 13.9)%로 나타나, Arai *et al*. (2007)이 조사한 5개 아종 중, 입수염 길이가 가장 짧은 것으로 조사된 *A. t. tohokuensis* 2~39 (평균 18.7)%보다 더 짧은 것으로 나타났다(Table 3). 체장에 대한 체고(body depth/standard length) 비율의 경우, *A*. sp. HR은 35.9~42.3 (평균 38.5)%로 나타나, Arai *et al*. (2007)이 조사한 *A. t. tabira* 28.2~38.0 (평균 34.3)%, *A. t. nakamurae* 29.6~37.2 (평균 33.1)%, *A. t. jordani* 28.0~37.3 (평균 31.9)%, *A. t. erythropterus* 29.6~35.8 (평균 31.9)% 및 *A. t. tohokuensis* 28.9~35.6 (평균 31.9)%보다 체고가 높은 것으로 나타났다 (Table 3).

체색 형질의 경우, 수컷 *A*. sp. HR의 등지느러미 색(color of dorsal fin in males)은 회색을 띠고, 뒷지느러미 외연부에 나타나는 혼인색(color of anal fin in nuptial males)은 흰색을 띤다는 점에서 *A. t. tabira*와 가장 유사한 체색 특징을 보였다(Fig. 2; Table 4). 그러나, *A*. sp. HR의 경우, 치어의 등지느러미 상에 흑색 반점(black blotch on dorsal fin in juveniles)이 나타나는 점(Fig. 3A)과 소형 암컷 성어의 등지느러미 상에 흑색 반점(black blotch on dorsal fin in small adult females)이 나타나지 않는 점(Fig. 3B)에서는 *A. t. jordani*와 가장 유사한 체색 특징을 보여 체색 형질 간의 조합 수준에서 *A*. sp. HR은 *A. tabira*를 구성하

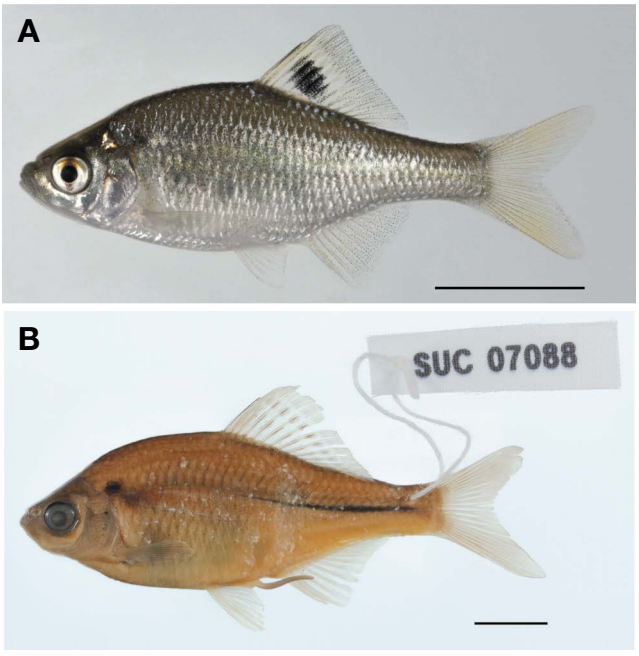

Fig. 3. Dorsal fin coloration in juvenile and small adult female of *Acheilognathus* sp. HR. A: Juvenile (black blotch present), SUC25882, 30.1 mm SL, collected from the Dalcheon River, a tributary of Hangang River near Goesan-gun, Chungcheongbuk-do, Korea, 9 August 2021; B: Adult female (black blotch absent), SUC7088, 56.7 mm SL, collected from the Dalcheon River, a tributary of Hangang River near Chungju-si, Chungcheongbuk-do, Korea, 18 April 2012. The bar indicates 10 mm.

Table 3. Comparison of counts and measurements between *Acheilognathus tabira* (five subspecies) and *Acheilognathus* sp. HR

	Present study		Arai *et al.* (2007)									
	A. sp. HR		*A. t. tabira*		*A. t. nakamurae*		*A. t. jordani*		*A. t. erythropterus*		*A. t. tohokuensis*	
	n = 4		n = 323		n = 144		n = 249		n = 85		n = 127	
	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD	Range
Standard length (mm)	62.4 ± 11.4	51.3~81.3	54.0 ± 8.7	40.1~79.3	55.0 ± 7.9	40.3~74.0	51.6 ± 6.2	40.1~71.2	48.1 ± 3.9	40.5~62.8	53.7 ± 6.4	42.9~71.2
Counts												
Branched dorsal rays	12.2 ± 0.4	12~13	10.1 ± 0.4	9~11	9.0 ± 0.2	8~10	9.1 ± 0.4	8~10	9.0 ± 0.2	8~10	9.0 ± 0.2	9~10
Branched anal rays	10.2 ± 0.4	10~11	9.1 ± 0.4	8~10	9.0 ± 0.3	8~10	9.0 ± 0.3	8~10	9.0 ± 0.3	7~10	9.0 ± 0.3	8~10
Abdominal vertebrae	18.2 ± 0.4	18~19	18.2 ± 0.6	17~20	18.6 ± 0.5	18~20	18.5 ± 0.5	17~20	17.9 ± 0.4	17~19	18.8 ± 0.5	18~20
Caudal vertebrae	17.2 ± 0.4	17~18	18.2 ± 0.6	17~20	18.0 ± 0.6	17~20	18.2 ± 0.6	17~20	18.1 ± 0.5	17~19	18.2 ± 0.6	17~19
Lateral-line scales	35.0 ± 1.2	33~36	36.2 ± 1.0	34~39	36.6 ± 1.2	33~40	36.2 ± 1.0	33~39	35.7 ± 0.8	33~38	36.6 ± 0.9	33~39
Measurements												
% Standard length												
Body depth	38.5 ± 2.3	35.9~42.3	34.3 ± 1.5	28.2~38.0	33.1 ± 1.5	29.6~37.2	31.9 ± 1.6	28.0~37.3	31.9 ± 1.1	29.6~35.8	31.9 ± 1.2	28.9~35.6
Head length	24.6 ± 1.1	23.3~26.1	24.1 ± 1.1	20.5~27.3	23.4 ± 1.0	20.8~26.2	23.9 ± 0.8	21.4~26.9	24.1 ± 0.7	22.6~26.3	24.6 ± 0.8	22.9~26.9
Predorsal length	54.3 ± 1.1	52.7~55.8	52.5 ± 1.4	48.8~57.2	53.8 ± 1.4	50.6~57.3	53.1 ± 1.2	49.7~59.1	52.8 ± 1.2	50.2~55.8	54.0 ± 1.3	51.2~57.9
Caudal peduncle depth	12.5 ± 0.6	11.7~13.1	11.8 ± 0.6	9.6~13.3	12.0 ± 0.6	10.0~13.6	11.7 ± 0.7	9.9~14.2	11.4 ± 0.6	10.2~13.0	11.2 ± 0.7	8.9~13.0
% Head length												
Orbit diameter	31.8 ± 1.4	31~34	32.2 ± 2.2	28~40	31.1 ± 2.1	25~37	30.6 ± 1.9	27~36	31.1 ± 2.0	27~35	30.2 ± 1.7	27~34
% Orbit diameter												
Snout length	85.6 ± 4.9	78~91	78.9 ± 11.7	40~109	87.8 ± 15.5	49~139	85.0 ± 9.8	56~113	88.6 ± 14.6	38~127	84.0 ± 11.4	53~111
Barbel length	13.9 ± 5.7	9~21	32.1 ± 8.4	9~60	38.1 ± 8.4	18~58	24.3 ± 8.6	8~65	35.8 ± 6.5	22~56	18.7 ± 7.8	2~39

Table 4. Comparison of diagnostic characters between *Acheilognathus tabira* (five subspecies) and *Acheilognathus* sp. HR

	Present study	Arai *et al.* (2007)				
	A. sp. HR	*A. t. tabira*	*A. t. nakamurae*	*A. t. jordani*	*A. t. erythropterus*	*A. t. tohokuensis*
	Korea	Japan	Japan	Japan	Japan	Japan
Egg shape (ratio of major axis to minor axis)	Unknown	Short ellipsoid (1.4 to 1.7)	Long ellipsoid (2.3 to 2.9)	Long ellipsoid (2.2 to 2.8)	Middle ellipsoid (1.4 to 2.2)	Long ellipsoid (2.0 to 3.3)
Black blotch on dorsal fin in juveniles	Present	Absent	Present	Present	Absent	Absent
Black blotch on dorsal fin in small adult females	Absent	Absent	Present	Absent	Absent	Absent
Color of dorsal fin in males	Grayish	Grayish	Red	Red	Red	Red
Color of anal fin in nuptial males	White	White	White	Red	Red	Red
Barbel length to orbit diameter (%)	Short (13.4 ± 6.8%)	Long (32.1 ± 8.4%)	Long (38.1 ± 8.4%)	Long (24.3 ± 8.6%)	Long (35.8 ± 6.5%)	Short (18.7 ± 7.8%)
Branched dorsal rays	12.2 ± 0.4	10.1 ± 0.4	9.0 ± 0.2	9.1 ± 0.4	9.0 ± 0.2	9.0 ± 0.2
Number of dorsal rays minus number of anal rays	2 ± 0.6	0.96 ± 0.43	− 0.01 ± 0.29	0.16 ± 0.41	0.01 ± 0.36	0.01 ± 0.29
Insertion of 1st pterygiophore in dorsal fin	11th	10th to 12th	11th to 13th	10th to 13th	10th to 12th	11th to 13th
Total vertebrae	(36.2 ± 0.4)	(36.4 ± 0.7)	(36.6 ± 0.8)	(36.7 ± 0.6)	(36.0 ± 0.6)	(36.7 ± 0.6)
Lateral-line scales	34.3 ± 1.0	36.2 ± 1.0	36.6 ± 1.2	36.2 ± 1.0	35.7 ± 0.8	36.6 ± 0.9

는 5개의 아종으로부터 잘 구분되었다(Table 4).

A. sp. HR의 등지느러미와 뒷지느러미 외연부 형태를 관찰한 결과, *A.* sp. HR 성어 표본의 등지느러미와 뒷지느러미 외연부는 볼록하게 둥근 형태를 나타내었다(Fig. 2). 그러나, Arai *et al.* (2007)에 제시된 *A. t. tabira*의 비교 표본과 나머지 *A. tabira*의 4개 아종에 대한 기준표본(type specimen) 사진상에서는 직선에 가까운 형태를 나타내거나 오목한 형태를 나타내어 본 연구에서 관찰된 *A.* sp. HR의 등지느러미 외연부 형태와는 분명한 차이를 보였다. 그러나, *A. tabira*의 원기재(Jordan and Thompson, 1914)를 비롯한 여러 선행 연구(Mori, 1935; Chyung, 1977; Arai *et al*., 2007; Hosoya, 2015)에서는 이와 같은 등지느러미와 뒷지느러미 외연부의 형태적 특징을 자세히 묘사하고 있지 않아, 추후 실물 표본에 따른 비교 검토가 요구된다.

본 연구에서 밝혀진 *A.* sp. HR과 우리나라에 서식하는 *Acheilognathus*속 어류 6종의 형태적 특징을 비교해 보면, 납지리(*A. rhombeus*)와는 측선 비늘 수[납지리는 37~39개(Kim and Park, 2002; Chae *et al*., 2019) vs. *A.* sp. HR은 33~36개] 및 가슴지느러미를 제외한 모든 지느러미의 수컷 혼인색[납지리는 선홍색(Kim and Park, 2002; Chae *et al*., 2019) vs. *A.* sp. HR은 선홍색을 띠지 않음] 차이, 큰납지리(*A. macropterus*)와는 등지느러미 분기 연조 수[큰납지리는 15~19개(Kim and Kim, 2009; Chae *et al*., 2019) vs. *A.* sp. HR은 12~13개] 및 뒷지느러미 분기 연조 수[큰납지리는 12~13개(Kim and Park, 2002; Kim and Kim, 2009; Chae *et al*., 2019) vs. *A.* sp. HR은 10~11개] 차이 그리고 가시납지리(*A. chankaensis*)와는 입수염의 유무[가시납지리는 없음(Kim and Park, 2002; Kim and Kim, 2009; Chae *et al*., 2019) vs. *A.* sp. HR은 있음] 차이에 의하여 서로 명확하게 구분된다. 또한, 줄납자루(*A. yamatsutae*), 큰줄납자루(*A. majusculus*) 및 금강의 *A.* sp.와는 등지느러미 분기 연조 수[줄납자루는 7~9개(Kim and Park, 2002; Kim and Kim, 2009; Chae *et al*., 2019) vs. 큰줄납자루는 8개(Kim and Park, 2002; Chae *et al*., 2019) vs. 금강의 *A.* sp.는 8~9개(Chae *et al*., 2014) vs. *A.* sp. HR은 12~13개] 및 뒷지느러미 분기 연조 수[줄납자루는 7~9개(Kim and Park, 2002; Chae *et al*., 2019) vs. 큰줄납자루는 7~8개(Kim and Park, 2002; Chae *et al*., 2014, 2019) vs. 금강의 *A.* sp.는 8개(Chae *et al*., 2014) vs. *A.* sp. HR은 10~11개] 차이에 의하여 쉽게 구분된다.

3. *Acheilognathus* sp. HR의 분포

본 연구에서 발견된 *A.* sp. HR과 같은 형태적 특징을 나타내는 납자루과 어류는 현재까지 한강 수계에서만 출현하였으며, 한강 수계에서도 충청북도 충주시와 괴산군 일대를 관류하는 지류하천인 달천에 서식하고 있는 것으로 밝혀졌다(Fig. 4). 따라서, 우리나라에서는 과거 서울시 부근과 경기도 파주군 임진강 일대에 *A. tabira*가 출현하여 기록된 바 있으며(Mori, 1935; Choi

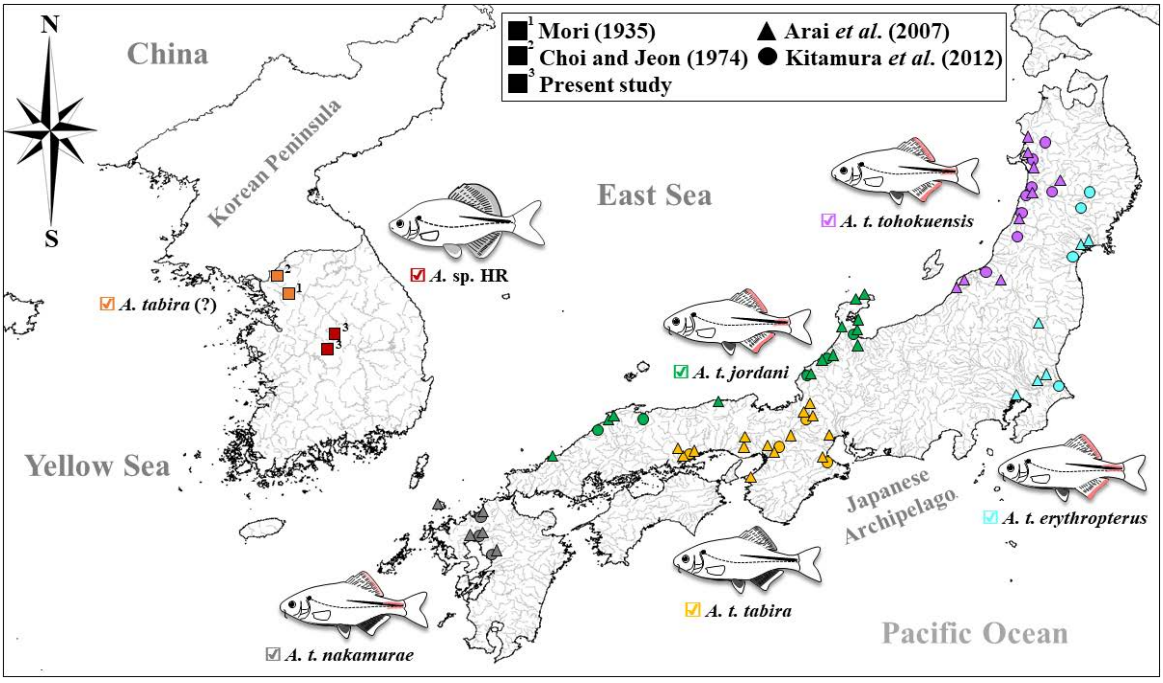

Fig. 4. The distribution range of *Acheilognathus tabira* (five subspecies) and *Acheilognathus* sp. HR. ■[1], Mori (1935); ■[2], Choi and Jeon (1974); ■[3], Present study; ▲, Arai *et al*. (2007); ●, Kitamura *et al*. (2012).

and Jeon, 1974), 일본의 혼슈 지방에는 *A. t. tabira*를 비롯한 *A. t. jordani*, *A. t. tohokuensis*, *A. t. erythropterus* 등 4개 아종이 분포하고, 규슈 지방에는 *A. t. nakamurae* 1개 아종이 분포하며 (Arai *et al*., 2007; Kitamura *et al*., 2012), 우리나라의 한강 수계에는 *A*. sp. HR이 서식한다고 판단된다(Fig. 4).

4. *Acheilognathus* sp. HR의 분류학적 위치

위 분석 결과에 따라 한강 지류인 달천에서 발견된 *A*. sp. HR은 유사종인 *A. tabira*의 5개 아종과 동일한 유전적 clade를 형성하면서도 고유한 유전자형을 기반으로 별도의 단계통군을 형성하고 있어 분포에 따른 유전적 차이가 분명하고, 형태학적으로도 계수·계측치, 등·뒷지느러미 외연부 형태 및 체색 특성 등에서 분류군 간의 차이가 명확하므로 서로 이종 관계에 있다고 판단된다. 그러나, 본 연구에서 비교된 *A. tabira*의 5개 아종에 대한 기준표본을 비롯하여 각 실물 표본 수준에서 충분히 검토되지 못하였고, 생활사를 비롯한 기타 생태적 특성들이 파악되지 않았으므로, 이에 관한 후속 연구가 진행된 후에 해당 종에 대한 명확한 분류학적 위치가 구명될 수 있을 것으로 판단된다.

요 약

한강 지류인 달천에서 발견된 한국산 납자루과 1미기재종 *Acheilognathus* sp. HR의 분류학적 위치를 알아보기 위하여 분자계통학적 및 형태학적 특성을 선행 연구와 비교 분석하였다. 분자계통학적 분석 결과에서 *A*. sp. HR은 *Acheilognathus tabira*의 5개 아종과 동일한 유전적 clade를 형성하면서도 고유한 유전자형을 기반으로 별도의 단계통군을 형성하여 *A. tabira*의 5개 아종과도 분명한 차이를 보였다. 또한, 형태학적 분석 결과에서 *A*. sp. HR은 수컷의 등지느러미와 뒷지느러미 외연부는 볼록하게 둥글고, 각각 회색과 흰색을 띠는 점, 치어의 등지느러미 상에는 흑색 반점이 존재하나 암컷 성어의 등지느러미 상에는 흑색 반점이 존재하지 않는 점, 등지느러미 분기 연조 수가 12~13개로 그 범위가 중복되지 않을 정도로 많은 점, 입수염 길이가 짧고, 체고가 높은 점 등에서 *A. tabira*를 구성하는 5개 아종과 잘 구분되었다. 따라서, *A*. sp. HR은 *A. tabira*의 5개 아종과 분자계통학적, 형태학적 및 제한적 분포 특성에 의하여 서로 구별되는 별도의 종 수준에 있다고 판단된다.

사 사

본 연구에서 일부 '*Acheilognathus* sp. HR' 표본 확보와 현지 채집에 도움을 주신 보령민물생태관의 조성장 관장님께 감사의 말씀을 전해 드리며, 낙동강 '가시납지리 *Acheilognathus chankaensis*' 표본을 제공해주신 국립낙동강생물자원관의 김상기 박사님께도 감사의 말씀을 전합니다. 이 논문은 순천향대학교의 연구비를 지원받아 수행된 연구입니다.

REFERENCES

Arai, R. and Y. Akai. 1988. *Acheilognathus melnogaster*, a senior synonym of *A. moriokae*, with a revision of the genera of the subfamily Acheilognathinae (Cypriniformes, Cyprinidae). Bull. Natn. Sci. Mus., 14: 199-213.

Arai, R., H. Fujikawa and Y. Nagata. 2007. Four new subspecies of *Acheilognathus* bitterlings (Cyprinidae: Acheilognathinae) from Japan. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A. Suppl., 1: 1-28.

Bleeker, P. 1860. Ordo Cyprini, Karpers. Act. Soc. Sci. Indo-Neerl., 7: 1-492.

Bleeker, P. 1871. Memoire sur les cyprinoïdes de Chine. Verh. Akad. Amsterdam, 12: 1-91. pls. 1-14.

Chae, B.S., H.B. Song and J.Y. Park. 2019. A field guide to the freshwater fishes of Korea. LG Evergreen Foundation, Seoul, Korea, 355pp. (in Korean)

Chae, B.S., S.K. Kim, J.H. Lee and U.W. Hwang. 2014. Taxonomic status of *Acheilognathus* sp. (Cyprinidae) found in the Geum River, Korea. Korean J. Ichthyol., 26: 249-258. (in Korean)

Chang, C.H., F. Li, K.T. Shao, Y.S. Lin, T. Morosawa, S.M. Kim, H.Y. Koo, W. Kim, J.S. Lee, S. He, C. Smith, M. Reichard, M. Miya, T. Sado, K. Uehara, S. Lavoue, W.J. Chen and R.L. Mayden. 2014. Phylogenetic relationships of Acheilognathidae (Cypriniformes: Cyprinoidea) as revealed from evidence of both nuclear and mitochondrial gene sequence variation: evidence for necessary taxonomic revision in the family and the identification of cryptic species. Mol. Phylogenet. Evol., 81: 182-194. https://doi.org/10.1016/j.

Choi, K.C. and S.R. Jeon. 1974. Survey on the fresh-water fish fauna aside from the DMZ. In: The reports on the scientific survey of near the DMZ. Bureau of Cultural Property Ministry of Culture and Information Republic of Korea. The report of the Korean association for conservation of nature, pp. 258-285. (in Korean)

Chyung, M.K. 1954. Korean fishes. Department of Commerce and Industry, Republic of Korea, 14 + 1 + 48 + 517 + 12 + 16 + 12 + 4 + 13pp. (in Korean)

Chyung, M.K. 1961. Illustrated Encyclopedia: The Fauna of Korea. 2. Fishes, Ministry of Education, Seoul, Korea, 861pp. (in Korean)

Chyung, M.K. 1977. The fishes of Korea. Iljisa, Seoul, Korea, 727pp, 238pls. (in Korean)

Darriba, D., G.L. Taboada, R. Doallo and D. Posada. 2012. jModel Test 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nat. Methods, 9: 772. https://doi.org/10.1038/nmeth.2109.

Dybowski, B.I. 1872. Zur Kenntniss der Fischfauna des Amurgebietes. Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien v. 22: 209-222.

Fricke, R., W.N. Eschmeyer and J.D. Fong. 2022a. Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera/species by family/subfamily. Available at: http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp (accessed 23 Augst 2022).

Fricke, R., W.N. Eschmeyer and R. Van der Laan. 2022b. Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references. Available at: http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp (accessed 23 August 2022).

Guindon, S. and O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood". Syst. Biol., 52: 696-704. https://doi.org/10.1080/10635150390235520.

Hosoya, K. 2015. Freshwater fishes of Japan. Yama-kei Publishers Co., Ltd., Tokyo, Japan, 527pp. (in Japanese)

Jordan, D.S. and H.W. Fowler. 1903. A review of the cyprinoid fishes of Japan. Proc. U. S. Natl. Mus., 26: 811-862. https://doi.org/10.5479/si.00963801.26-1334.811.

Jordan, D.S. and W.F. Thompson. 1914. Record of the fishes obtained in Japan in 1911. Mem. Carnegie Mus., 6: 205-313, 24-42pls. https://doi.org/10.5962/p.38099.

Katoh, K., J. Rozewicki and K.D. Yamada. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. Brief. Bioinformatics, 20: 1160-1166. https://doi.org/10.1093/bib/bbx108.

Kawamura, K., T. Ueda, R. Arai and C. Smith. 2014. Phylogenetic relationships of bitterling fishes (Teleostei: Cypriniformes: Acheilognathinae), inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences. Zool. Sci., 31: 321-329. https://doi.org/10.2108/zs130233.

Kim, I.S. and H. Yang. 1998. *Acheilognathus majusculus*, a new bitterling (Pisces, Cyprinidae) from Korea, with revised key to species of the genus *Acheilognathus* of Korea. Korean J. Biol. Sci., 2: 27-31. https://doi.org/10.1080/12265071.1998.9647387.

Kim, D.M., H.B. Jeon and H.Y. Suk. 2014. *Tanakia latimarginata*, a new species of bitterling from the Nakdonggang River, South Korea (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyol. Explor. Freshwaters, 25: 59-68.

Kim, H.S. and I.S. Kim. 2009. *Acanthorhodeus gracilis*, a junior synonym of *Acheilognathus chankaensis* (Pisces: Cyprinidae) from Korea. Korean J. Ichthyol., 21: 55-60.

Kim, I.S. 1997. Illustrated Encyclopedia of Fauna & Flora of Korea, Vol. 37, Freshwater Fishes. Ministry of Education, Yeongi, 518pp. (in Korean)

Kim, I.S. and J.Y. Park. 2002. Freshwater fish of Korea. Kyohak Publishing Co., Seoul, Korea, 467pp. (in Korean)

Kitamura, J., N. Nagata, J. Nakajima and T. Sota. 2012. Divergence of ovipositor length and egg shape in a brood parasitic bitterling fish through the use of different mussel hosts. J. Evol. Biol., 25: 566-573. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02453.x.

Kuraku, S., C.M. Zmasek, O. Nishimura and K. Katoh. 2013. aLeaves facilitates on-demand exploration of metazoan gene family trees on MAFFT sequence alignment server with enhanced interactivity. Nucleic Acids Res., 41: W22-W28. https://doi.org/10.1093/nar/gkt389.

Lanfear, R., P.B. Frandsen, A.M. Wright, T. Senfeld and B. Calcott. 2017. PartitionFinder 2: new methods for selecting parti-

tioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. Mol. Biol. Evol., 34: 772-773. https://doi.org/10.1093/molbev/msw260.

Li, F., T.Y. Liao, R. Arai and L. Zhao. 2017. *Sinorhodeus microlepis*, a new genus and species of bitterling from China (Teleostei: Cyprinidae: Acheilognathinae). Zootaxa, 4353: 69-88. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4353.1.4.

Mori, T. 1928a. A catalogue of the fishes of Korea. J. Pan-Pacific Res. Inst., 3: 3-8.

Mori, T. 1928b. On the freshwater fishes from the Yalu River Korea, with descriptions of new species. J. Chosen Nat. Hist. Soc., 6: 54-70.

Mori, T. 1935. Description of three new cyprinoids (*Rhodina*) from Chosen. Japan. Zool., 47: 559-574. (in Japanese)

Nakamura, M. 1969. Cyprinid fish of Japan. Studies on the life history of cyprinid fishes of Japan. Res. Inst. For Natural Resources. Tokyo, Japan, 455pp. (in Japanese)

Rambaut, A. 2018. FigTree. Version 1.4.4. Available at: http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree (accessed 2 August 2022).

Rambaut, A., A.J. Drummond, D. Xie, G. Baele and M.A. Suchard. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. Syst. Biol., 67: 901. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032.

Ronquist, F. and J.P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19: 1572-1574. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180.

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Hohna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard and J.P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst. Biol., 61: 539-542. https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. Bioinformatics, 30: 1312-1313. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033.

Temminck, C.J. and H. Schlegel. 1846. Pisces. In: Siebold, P.F. de (ed.), Fauna Japonica, sive descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam suscepto annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustravit Ph. Fr. de Siebold. Lugduni Batavorum [Leiden] (A. Arnz et soc.). Parts 10-14, pp. 173-269. (in French) https://doi.org/10.5962/bhl.title.124951.

Yang, Q., Y. Zhu, B. Xiong and H. Liu. 2011. *Acheilognathus changtingensis* sp. nov., a new species of the cyprinid genus *Acheilognathus* (Teleostei: Cyprinidae) from Southeastern China based on morphological and molecular evidence. Zool. Sci., 28: 158-167. https://doi.org/10.2108/zsj.28.158.