

한국 연안에 출현하는 *Aidanosagitta crassa* 형태 유형에 따른 분류학적 고찰 및 계절별 출현 특성

추서휘¹, 정만기², 서민호³, 정영석⁴, 박종준⁵, 신아영⁵, 서호영^{1,4,5,*}

¹전남대학교 빅데이터수산자원관리협동과정, ²전남대학교 스마트수산자원관리학과, ³바다생태연구소(주),

⁴전남대학교 환경해양학과, ⁵전남대학교 해양융합과학과

Seasonal occurrence characteristics of *Aidanosagitta crassa* morphotypes in coastal waters of Korea

Seohwi Choo¹, Man-Ki Jeong², Min Ho Seo³, Young Seok Jeong⁴, Jongjun Park⁵, A-Young Shin⁵ and Ho Young Soh^{1,4,5,*}

¹Interdisciplinary Program of Bigdata Fishery Resources Management, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

²Department of Smart Fisheries Resources Management, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

³Marine Ecology Research Center, Yeosu 59697, Republic of Korea

⁴Department of Environmental Oceanography, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

⁵Department of Ocean Integrated Science, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

Contribution to Environmental Biology

- This research provides valuable insights into seasonal occurrence patterns of morphological types of *Aidanosagitta crassa* in Pyeongtaek port.
- By integrating morphological and genetic analyses, this study enhances our understanding of intraspecific diversity and environmental adaptation of this key marine species.

*Corresponding author

Ho Young Soh
Tel. 061-659-7147
E-mail. hysoh@jnu.ac.kr

Received: 5 July 2024

Revised: 14 August 2024

Revision accepted: 9 September 2024

Abstract: *Aidanosagitta crassa*, a key species in South Korea's coastal waters, exhibits three morphological types: Type C with a collarette-containing trunk, Type N lacking a collarette, and an intermediate Type I. Limited research studies have been conducted on their ecological patterns, prompting this study to elucidate seasonal occurrence patterns of *A. crassa* types in Pyeongtaek. Field surveys at six stations in Pyeongtaek port were conducted in winter (Feb.), spring (May), summer (Aug.), and autumn (Nov.) of 2010. Water temperature and salinity were measured and zooplankton samples were collected for abundance analysis. Type C predominated in winter and autumn. Type I predominated in summer and Type N predominated in summer and autumn. Occurrence patterns were influenced by water temperature. Type C showed a negative correlation with water temperature. Type N was positively correlated with water temperature. However, Type I showed no significant correlation with water temperature. In 2013, genetic sampling using the mtCOI marker was conducted in winter and summer. Despite morphological differences, genetic analysis revealed intraspecific diversity due to seasonal environmental changes.

Keywords: *Aidanosagitta crassa*, Chaetognatha, chaetognath community, intraspecific diversity, morphological polymorphism

1. 서 론

Sagittidae는 모약동물에 속하는 반 젤라질(semi-gelatinous)의 동물플랑크톤으로, 현재까지 기록된 Sagittidae는 해양의 연안, 외양, 심해 등 모든 해역에 분포한다(Müller *et al.* 2019). 부유성 모약류 다수는 범세계종으로, 인도-태평양뿐만 아니라 북극과 남극까지 분포하는 것으로 보고되었다(WORMS Editorial Board 2024). 여러 연구에서는 전 세계의 해류 및 수괴에서 모약류의 분포를 조사하였으며, 이들의 분포가 수온, 염분 및 수괴의 특성에 민감하게 반응하기 때문에 수괴 지표종으로서의 중요성이 강조되었다(Srinivasan 1979; Ulloa *et al.* 2000; Karati *et al.* 2022). 또한, 모약류는 요각류에 이어 높은 생물량을 보이며, 해양 부유 생태계에서 2차 포식자로서 중요한 생태적 지위를 차지하고 있다(Grigor *et al.* 2020).

*Aidanosagitta*속은 과거에 분류학적으로 *Sagitta*속에 속했지만, 섬모환(corona ciliate)이 눈의 전단부를 넘지 않고, 두 쌍의 지느러미에 무기조대(layless zone)가 없고, 포상조직(collarette)이 잘 발달되어 있다는 형태적 특징을 근거로 독립된 속으로 명명되었다(Tokioka 1965). 그중 *A. crassa*는 인도-태평양 연안에 광범위하게 출현하는 종이며, 우리나라 연안에서도 연중 출현하는 종으로 알려져 있다(Park 1967; Kim 1987). 일본 연안에 출현하는 *A. crassa*는 연간 3개의 하위 개체군으로 구성되며 한 개체군이 성체가 되기 위한 시간은 약 한 달에서 세 달 정도 소요되며, 성장에 따라 요각류나 크릴과 같은 크기가 큰 먹이를 섭식할 수 있다(Uye and Liang 2022).

*Aidanosagitta crassa*의 분류, 분포, 생태적 특성에 대한 이전 연구들에서, 연구자들은 포상조직의 분포에 따라 이 종을 3가지 유형으로 분류하였다. 첫 번째는 몸 전체에 포상조직이 분포하는 C형, 두 번째는 목 주위에만 존재하는 N형, 세 번째는 C형과 N형의 중간 특성을 띠는 I형이다(Park 1970). 또한 Murakami (1959, 1966)는 포상조직의 발달 단계에 따라 4유형 또는 *A. crassa* I형 포상조직의 분포상태에 따라 7단계로 구분하기도 하였다. 형태적 차이를 유발하는 원인으로는 수온에 따른 즉각적인 반응(eupharmy)이나 염분과 수온에 따른 환경변화에 대한 순응(acclimatization)이 제시되었으며, 수시로 변하는 연안의 환경이 중요한 요인으로 언급되었다(Hirota 1959). 이러한 형태적 차이와 포상조직의 특성을 바탕으로 *A. crassa* f. *naikaiensis*, *A. crassa* f. *tumida*와 같은 아종이 보고되

었으나, 최신 분류체계에서는 이 아종들은 생태 타입(ecotype)으로 간주하여, 주변 환경에 따라 변화하는 형태 특성을 지닌 것으로 분류하고 있다(Kitou 1967; Tokioka 1974).

우리나라에 출현하는 *Aidanosagitta crassa*는 Park (1970)에 의해 모식도와 형태측정표로 유형 간의 차이가 보고되었으며, 이들이 서해 연안에 연중 우점하는 종임이 밝혀졌다. 그러나 이러한 형태적 차이에 대한 후속 연구가 부족하여 *A. crassa*의 형태적 변이를 이해하기 위해서는 다양한 분석기법의 활용이 필요한 상황이다. 이와 관련하여, 최근 분자생물학 연구는 화살벌레의 진화와 생태를 이해하는데 중요한 수단이 되고 있다. Gasmí *et al.* (2014)은 모약류의 다양성이 모자이크 진화의 결과임을 보여주며, 이들이 주로 신체 구조를 단순화하는 진화 과정을 거쳤음을 설명하였다. 또한 기록종들 간의 유전적 관계는 그룹을 설명하는 새로운 근거로 여겨지고 있다(Peijnenbug *et al.* 2005; Miyamoto *et al.* 2010). 이처럼 형태적 다양성과 유전적 다양성에 대한 보완적 접근법은 생물의 정확한 분류와 생태적 특성을 보다 세밀하게 이해할 수 있게 한다.

따라서, 본 연구는 국내 연안을 중심으로 *Aidanosagitta crassa*의 형태적 특성과 분자유전학적 특성을 동시에 분석함으로써, 기존의 형태적 분류에 대한 신뢰성을 높이고, 평택항에서 채집된 *A. crassa*의 세 가지 유형을 4계절에 걸쳐 조사하여 계절적 출현 특성을 분석하고, 각 유형별 형태적 특징과 DNA 정보를 비교함으로써 한국에서 출현하는 *A. crassa*의 분포 특성을 재검토하고자 한다.

2. 재료 및 방법

2.1. 해양환경 및 동물플랑크톤 조사

평택항 환경조사는 6개 정점을 대상으로 총 4회 2010년 2월, 5월, 8월, 11월에 걸쳐 계절 조사를 실시하였다(Fig. 1A). 조사시기별 수온, 염분은 CTD (model 63; YSI, Yellow Springs, USA)를 이용하여 측정하였다. 엽록소-*a* 농도 측정을 위해 Van Dorn 채수기를 이용하여 각 정점에서 채수한 시료 200 mL를 GF/F (직경 25 mm, pore size 0.7 µm, Whatman, UK)로 여과한 후 분석을 위하여 90% 아세톤 10 mL가 담긴 차광시험관에 넣고, 12시간이 지난 후 원심분리기로 분리된 상등액을 UV Spectrophotometer (Optizen 2120UV; Mecasys Co. Ltd., Korea)를 이용하여 측

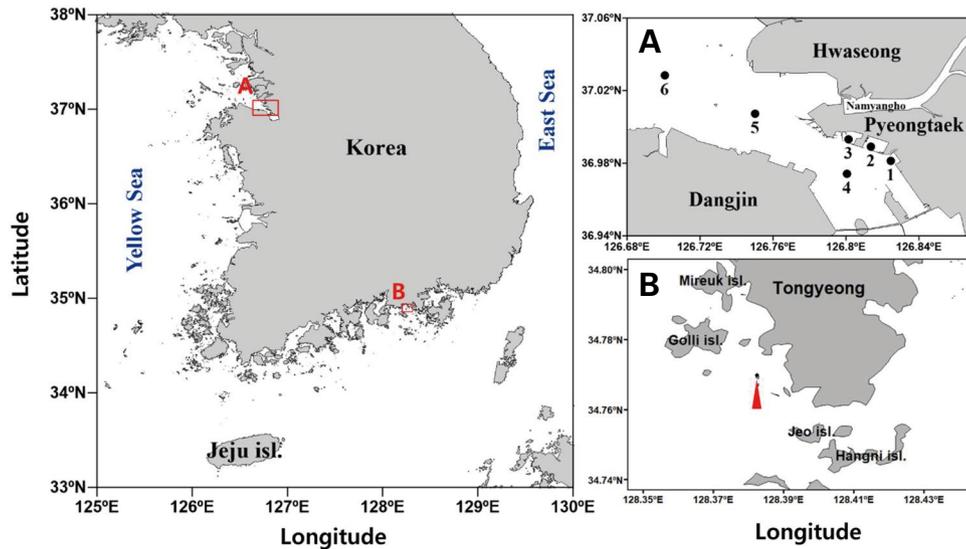


Fig. 1. Map of sampling sites of chaetognaths. (A) Pyeongtaek port in the western coast of Korea; (B) Tongyeong and adjacent regions of the southern coast of Korea.

정하였다.

동물플랑크톤은 원추형 네트(망구 직경 45 cm, 망목 크기 200 μm)를 이용하여 채집하였다. 원추형 네트는 각 정점별 수심을 고려하여 저층에서 표층까지 수직채집을 실시하였으며, 채집한 시료는 즉시 선상에서 최종농도 5%가 되도록 중성 포르말린으로 고정하였다. 시료의 정량분석을 위하여 네트 입구에 유량계(Model 488115; Hydro-Bios Co., Germany)를 부착하여 여과 해수량을 산출하였다. 고정된 시료는 연구실로 운반하여, Folsom식 시료분할기를 사용하여 1/2~1/64까지 시료를 분할하였으며, UNESCO 식 계수판에 옮겨 계수하였다. 동물플랑크톤 계수 및 종 동정은 해부현미경(SMZ1000; Olympus, Japan)과 고배율 광학현미경(ECLIPSE 80i; Nikon, Japan)을 이용하였다. 시료에서 모악류를 분리하여 계수하였고, 계수된 모악류 자료는 10 m^{-3} 당 출현 개체수로 환산하였다.

2.2. *Aidanosagitta crassa* 형태 분석

모악류 동정은 Tokioka (1940), Thomson (1947), Alvarino (1967), Park (1970), Kim (1987)을 따랐으며, 분류체계는 WoRMS Editorial Board (2024)에 따라 배치하였다. *Aidanosagitta crassa*의 형태 특징을 관찰하고, 형태적 특징을 정량하기 위하여 카메라가 부착된 스테레오 현미경(SMZ25; Nikon, Japan)을 사용하였다. 분류학 용어와 관련하여 영어는 Choo *et al.* (2022)을 따랐고, 한국어는 Park

(1970)에 따라 표기하였다. 출현한 모악류는 종 수준까지 동정하였고, *A. crassa*는 유형을 구분해서 동정했다. 유형별 동정은 안색소의 형태, 몸의 형태, 기관의 위치나 크기, 포상조직의 정도, 난포를 관찰하여 유형 수준에서 분류하였다(Murakami 1957, 1959, 1966; Park 1967, 1970).

2.3. 분자유전학적 분석

유형별 *A. crassa*의 DNA 분석을 위해 2013년 2월과 7월에 경남 통영시 인근 해역에서 원추형 네트(망구 직경 30 cm, 망목 크기 200 μm)를 이용하여 약 10회의 경사채집을 반복하는 정성 채집을 실시하였다(Fig. 1B). 채집된 시료는 살아있는 채로 즉시 해부현미경(SMZ1000; Nikon, Japan) 하에서 유형별 동정을 수행하였으며, 유전자 분석을 하기에 적합한 형태가 분명하고 손상이 적은 성체를 선별하였다. 선별된 *A. crassa*는 유형별로 각 25개체씩 확보하였으며, 분석까지 -20°C 에 냉동보관하였다.

시료의 DNA는 DNA 추출 키트(Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit; Qiagen Inc., CA, USA)의 매뉴얼에 따라 추출되었다. 확보한 *A. crassa*의 염기서열은 가장 보편적으로 사용되는 DNA 영역인 mitochondrial cytochrome C oxidase I (mtCOI)을 증폭할 수 있는 universal primer가 사용되었다(Table 1). mtCOI 타겟 지역을 증폭하기 위하여 주형 DNA 1 μL , ddH₂O 22 μL , forward primer와 reverse primer 각각 1 μL (5 pmole μL^{-1}), 25 μL 의 2X TOP

Table 1. List of PCR primer for amplifying the mitochondrial COI gene

Primer	Sequence (5'-3')	Reference
LCO1490	GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G	Folmer <i>et al.</i> 1994
HCO2198	TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA	

Table 2. Collection information and GenBank accession number of chaetognath analyzed for this study

Genus	Species	Accession number	Locality
<i>Aidanosagitta</i>	<i>A. crassa</i>	HQ700935	Jiaozhou Bay, China
		HQ700945	
		HQ700946	
		Q700947	
<i>A. neglecta</i>	<i>A. neglecta</i>	JN258020	Andaman Sea, Miyanma
		JN258021	
		JN258022	
		JN258023	
<i>Zonosagitta</i>	<i>Z. bedoti</i>	JN258001	Andaman Sea, Miyanma
		JN258002	
		JN258003	
		JN258004	
		JN258005	
<i>Z. nagae</i>	<i>Z. nagae</i>	FJ648783	Cochin Estuary, India
		FJ648784	
		EU407234	
<i>Z. nagae</i>	<i>Z. nagae</i>	AB505684	Sagami Bay, Japan
		NC013810	
		AP011545	

simple DyeMix-Tenuto (Enzynomics, Korea)를 포함한 전체 용량 50 µL의 혼합물을 만들어 PCR을 실시하였다. PCR 반응조건은 94°C에서 5분간 initial denaturation 후, 94°C에서 1분간 denaturation, 40°C에서 1분간 annealing, 72°C에서 1분간 extension 과정을 35회 반복한 후 72°C에서 7분간 elongation을 수행하였다. PCR 결과를 확인하기 위하여 전기영동을 수행하였으며, PCR 반응산물을 정제하였다(HiYield Gel/PCR DNA fragments extraction kit; RBC bioscience Corp., Taiwan).

정제된 PCR 반응산물은 마크로젠(Macrogen, Korea)에 염기서열 분석을 의뢰하였고, 분석이 완료된 염기서열 데이터는 Geneious v.6.1.6 (Drummond *et al.* 2010)을 이용하

여 최종 데이터를 확보하였다. 계통수 분석을 위해 NCBI 데이터베이스에 등록된 모악류 염기서열 자료를 활용하였으며(Table 2), 계통수는 Tamura-nei model로 유전적 거리를 산출하고 Neighbor-joining 방법으로 생성하였다. 계통수 내 지지도를 확인하기 위하여 10,000회 bootstrap으로 검증한 후 50% 이상의 값을 표기하였다.

2.4. 자료 분석

조수간만의 차가 큰 서해의 특성에 따라 만조 시기에 모든 조사를 수행하였다. 평택항의 평균 수심은 약 11 m였으며, 표층과 저층의 혼합이 활발하기 때문에 환경자료는 표층에서 획득한 자료를 사용하였다. 계절별 평균 수온, 염분, 엽록소-*a* 농도의 차이를 확인하기 위하여 항목별로 분산분석(Analysis of variance, ANOVA)을 사용하였고, 정규성을 만족시키기 위하여 측정 값을 log(x)로 변환 후 평균의 차이가 유의한 경우 Turkey HSD 사후분석을 수행하였다. 각 변수 간 차이는 유의확률(*p*-value) 0.05 수준에서 검정하였다. 계절에 따라 모악류 분포에 영향을 주는 요인을 파악하기 위하여 정준대응분석(Canonical Correspondence Analysis, CCA)을 수행하였다. 정준대응분석에 사용된 자료 중 수온, 염분과 엽록소-*a* 농도의 경우 *z*-score 표준화를 수행하였으며, 모악류와 그 외 동물플랑크톤 현존량은 log₁₀(x + 1)로 변환하여 분석에 사용하였다. 데이터 처리와 통계분석 및 시각화는 R (version 4.3.2, R Core Team 2024)에서 dplyr (Wickham *et al.* 2023), reshape2 (Wickham 2007), vegan (Oksanen *et al.* 2022), ggplot2 (Wickham 2016) 패키지를 활용하여 수행하였다.

3. 결 과

3.1. 환경요인과 동물플랑크톤의 계절변동

수온은 조사기간 동안 2.3~25.3°C의 범위를 보였고, 정점 간 평균의 차이보다 계절적 차이를 보였다(*p* < 0.05;

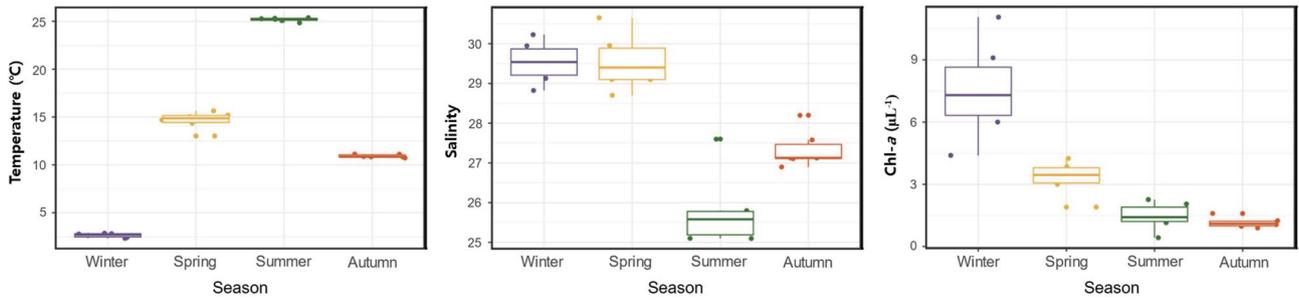


Fig. 2. Seasonal variations of environmental factors (sea surface water temperature, salinity, chlorophyll-a) at Pyeongtaek port stations in 2010.

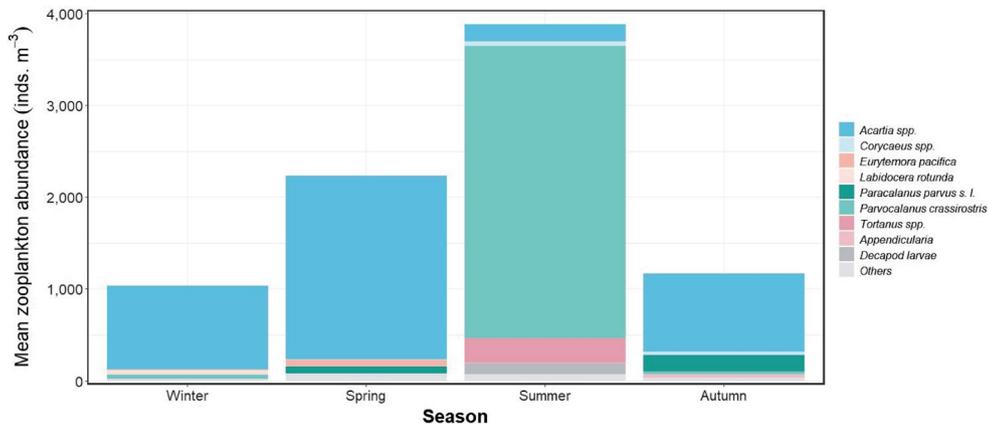


Fig. 3. Seasonal variations of mean zooplankton abundance at Pyeongtaek port stations during different seasons in 2010.

Fig. 2). 겨울(2.3~2.9°C)과 여름(24.7~25.3°C)의 수온의 차이가 가장 컸으며, 봄과 가을의 수온은 각각 13.0~15.7°C와 10.7~11.1°C로 나타났다. 계절별 정점의 수온차가 가장 컸던 봄은 2.7°C의 폭을 보였다. 여름은 조사기간 동안 25.11~30.68의 값을 보였고, 계절별로, 겨울(28.84~30.23)과 봄(28.74~30.68)의 염분 차이를 확인할 수 없었지만 여름(25.11~27.65)과 가을(26.91~27.97)은 봄과 겨울 염분과 평균의 유의한 차이가 있었다($p < 0.05$; Fig. 2). 엽록소-a는 조사기간 동안 0.42~11.06 $\mu\text{g L}^{-1}$ 의 값을 보였고, 겨울을 제외한 나머지 계절에서는 정점 간의 차이를 보이지 않았다(Fig. 2). 평균 엽록소-a는 겨울(4.39~11.06 $\mu\text{g L}^{-1}$)과 봄(1.90~4.25 $\mu\text{g L}^{-1}$) 순으로 높게 관측되었고, 여름(0.42~2.26 $\mu\text{g L}^{-1}$)과 가을(0.89~1.59 $\mu\text{g L}^{-1}$)의 엽록소-a는 유의한 차이를 확인할 수 없었다.

조사기간 동안 평균 동물플랑크톤 현존량은 1,033~3,884 inds. m^{-3} 의 범위를 보였고, 겨울에 가장 낮았으며, 여름에 가장 높은 현존량을 나타냈다(Fig. 3). 평택항의 전

계절 *Acartia* spp., *Parvocalanus crassirostris*, *Tortanus* spp., *Paracalanus parvus* s. 1. 순으로 우점하는 경향을 보였다. *Acartia* spp.는 186~1,998 inds. m^{-3} 의 범위로 봄에 가장 많은 현존량을 보였고, 여름에 가장 적은 현존량을 보였다. *Pa. crassirostris*는 0~3,182 inds. m^{-3} 의 범위를 보였으나 봄에는 출현하지 않았고, 여름에 극우점하는 경향을 보였다. *Tortanus* spp. 역시 0~261 inds. m^{-3} 의 범위를 보였으나, 다른 계절에는 출현하지 않았고, 여름에만 출현하였다. *Paracalanus parvus* s. 1.은 봄과 가을에만 출현하였는데, 봄은 75 inds. m^{-3} , 가을은 172 inds. m^{-3} 로 출현하였다. 그 외 우점 분류군으로는 십각류 유생(0~117 inds. m^{-3}), *Corycaeus* spp. (0.8~52 inds. m^{-3})와 유형류(0~31 inds. m^{-3})가 차우점 그룹이었다.

3.2. 모악류의 계절변동

조사기간 중 모악류는 3종이 출현하였고, *Aidanosagitta crassa*는 3가지 유형이 모두 출현하였다(Fig. 4). 모악류의

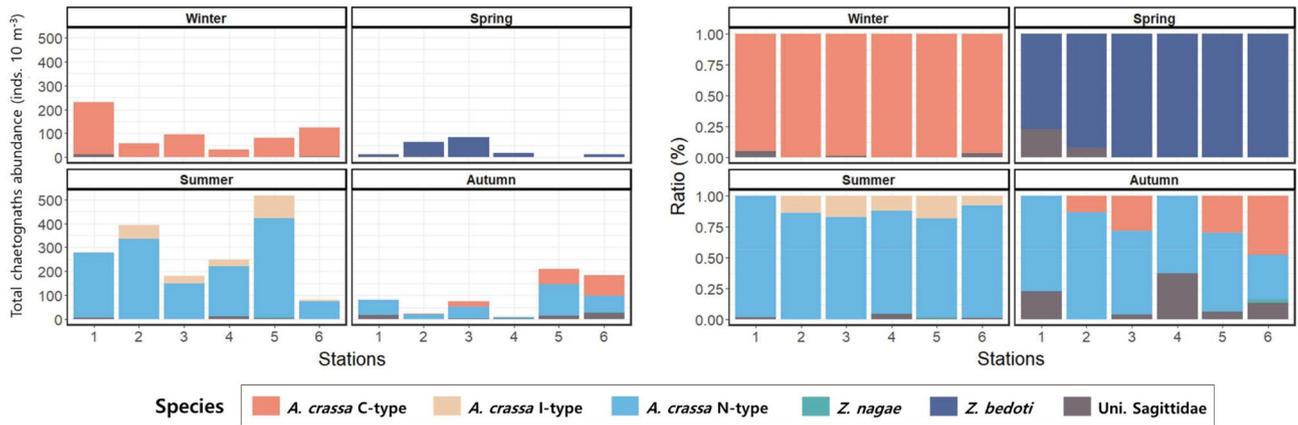


Fig. 4. Temporal-spatial variations in abundance (inds. 10 m⁻³) and relative contributions of chaetognaths abundance (%) at Pyeongtaek port stations during different seasons.

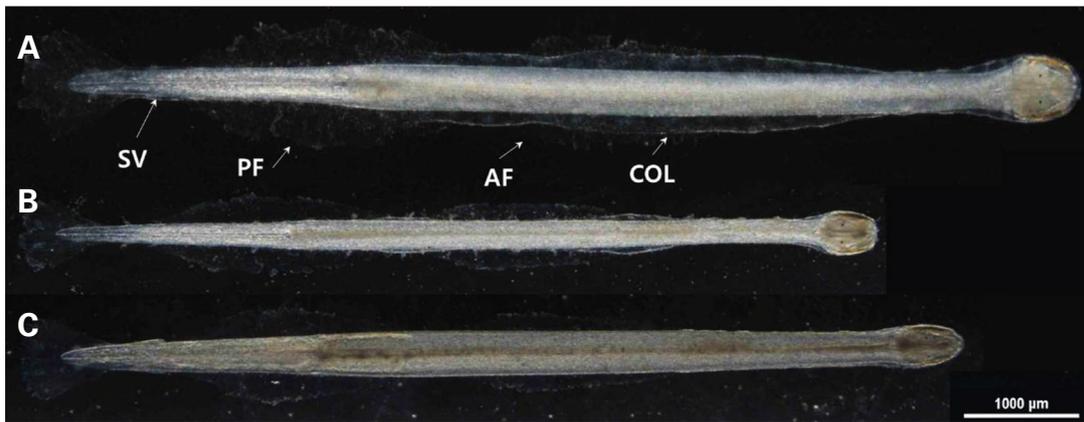


Fig. 5. Three types of *Aidanosagitta crassa*. (A) *A. crassa* C type, (B) *A. crassa* I type, (C) *A. crassa* N type. Abbreviations: AF, anterior fin; COL, collarette; PF, posterior fin; SV, seminal vesicle.

현존량은 1~516 inds. 10 m⁻³ 범위로 변동을 보였으며, 여름과 봄 사이에서만 유의한 차이를 보였다($p < 0.05$). 여름은 80~516 inds. 10 m⁻³의 범위로 가장 높은 평균 현존량(283 inds. 10 m⁻³)을 보였으며, 봄의 평균 현존량(평균: 32 inds. 10 m⁻³, 범위: 1~85 inds. 10 m⁻³)과 비교하였을 때, 약 8배 정도 많이 출현하였다.

계절별로 우점하는 분류군은 상이하였는데, 겨울에 *Aidanosagitta crassa* C형이 32~218 inds. 10 m⁻³로 94.8~100.0%로 최우점하였다. 봄에 *Zonosagitta bedoti*가 1~85 inds. 10 m⁻³로 76.9~100.0%로 최우점하였고, 여름은 *A. crassa* N형과 I형(73~415 inds. 10 m⁻³과 0~93 inds. 10 m⁻³) 순으로 각각 82.9~98.2%와 0~17.1%로 출현비율을 보였으며, 가을에는 *A. crassa* C형과 N형(5~133 inds. 10 m⁻³

과 0~88 inds. 10 m⁻³) 순으로 각각 36.2~87.0%와 0~47.6%로 우점하였다(Fig. 4).

3.3. *Aidanosagitta crassa*의 형태와 분자생물학적 분석 결과

Aidanosagitta crassa 각 유형이 가지고 있는 공통적인 특징은 몸이 불투명하고, 머리의 너비가 몸통의 너비와 같거나 작고, 앞과 뒤 지느러미에서 무기조대가 없는 것이 특징이다(Fig. 5). 또한 장의 전단부가 두 개로 갈라져 있고, 저장낭이 몸의 방향으로 길게 신장되어 있으며, 크게 부풀지 않는다. 몸 표면에 포상조직이 관찰되는데, 세 형의 차이는 포상조직의 분포에서 쉽게 구분이 가능하다(Fig. 5). C형의 *A. crassa*의 특징은 머리부터 꼬리부분까지 두꺼

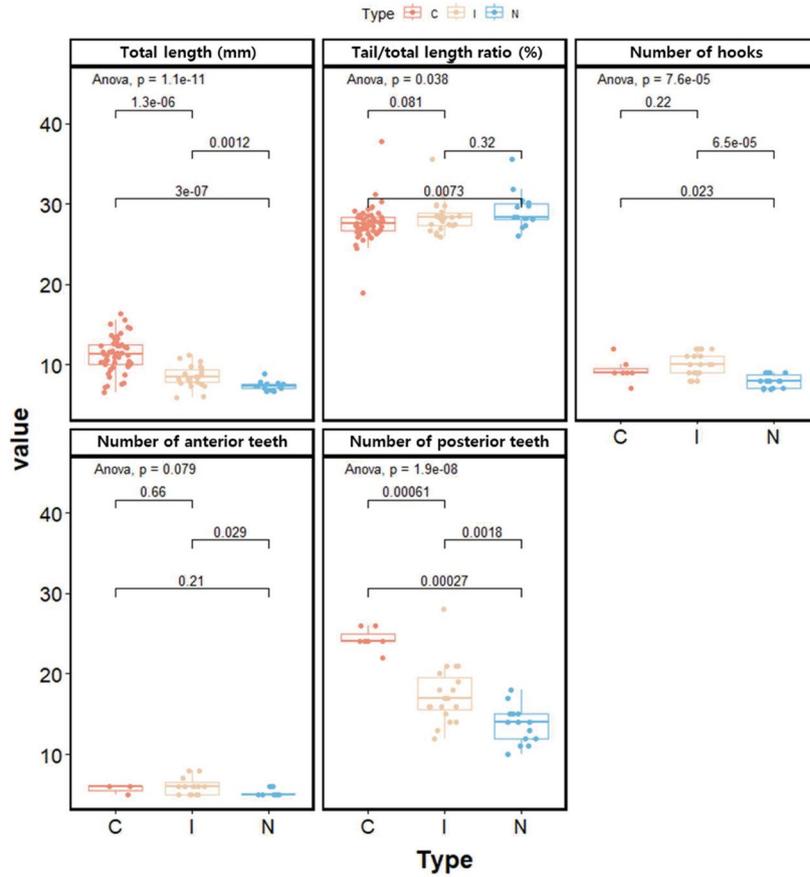


Fig. 6. Statistical difference of diagnosis features among types of *Aidanosagitta crassa*.

Table 3. Diagnosis features of each type of *Aidanosagitta crassa*

Type of <i>A. crassa</i>	Total length (mm)	Trunk/tail ratio (%)	Number of hooks	Number of anterior teeth	Number of posterior teeth	Position of collarette
C type (n=52)	13.17 (6.60–16.34)	27.6 (18.9–37.7)	7–12	5–6	22–26	From head to tail
I type (n=23)	8.53 (5.93–11.1)	28.4 (25.8–35.5)	8–12	5–8	12–28	On the ventral nervous system and between anterior and posterior fin
N type (n=15)	7.37 (6.65–8.81)	29.2 (26.0–35.6)	7–9	5–6	10–18	On the ventral nervous system

은 포상조직이 체표면에서 관찰된다(Fig. 5A). N형의 *A. crassa*의 특징은 포상조직이 복부신경절(ventral nervous system)에만 존재하며, I형은 포상조직이 복부신경절과 앞과 뒤지느러미 사이에서 관찰된다는 차이를 보인다(Fig. 5B, C). 유형 간에 정량적인 특징에서 차이를 확인하기 위하여 ANOVA를 수행하였는데, 체장에서는 C형, I형, N형 순으로 크기가 작아짐을 확인하였다($p < 0.001$; Fig. 6). 몸

에 대한 꼬리의 비율은 각 C형과 N형 사이에서의 차이만 통계적으로 유의하였다($p < 0.05$). 악모의 개수는 C형과 I형 사이에서는 유의하지 않았으나 C형과 N형, I형과 N형 사이에서는 유의하였다. 전치는 세 유형 간의 차이가 없었고($p > 0.05$), 후치의 경우 C형, I형, N형 순으로 적은 개수를 확인하였다($p < 0.001$).

*Aidanosagitta crassa*의 세 가지 유형에 따른 유전적 변

화 정도를 확인하기 위하여 mtCOI 유전자를 확보했으며, 확보한 mtCOI의 길이는 655 bp였다. *A. crassa*의 세 유형별 유전적 거리를 계산한 결과, Tamura-nei parameter 값의 유전적 평균 거리 값은 $D=0.033$ 이었다 (Table 4). 또한 *A. crassa*의 mtDNA COI 유전자에서 확보한 655 bp의 부분 염기서열과 GenBank database에서 얻은 염기서열을 가지고 종내 유형 간, 종간의 유전적 거리를 비교를 수행하였다 (Table 5). 본 연구에서 채집된 *A. crassa*와 중국산 *A. crassa*의 유전적 거리는 0.030으로 유형 간 유전적 거리와 비슷하게 나타났으며, *A. neglecta*, *Zonosagitta bedoti*, *Z. nage* 종간의 유전적 거리는 각각 0.233, 0.318, 0.263으로 종간의 차이보다 종내 변이 수준이 작게 나타났다 (Table 5).

3.4. *Aidanosagitta crassa* 유형별 출현 특성

계절별로 얻어진 수온과 염분자료를 바탕으로 수온-

Table 4. Genetic distance differences for mtCOI sequences among three types of *Aidanosagitta crassa*

Species	Type	Mean genetic distance (minimum - maximum) Pairwise % identity	
<i>A. crassa</i>	C type (n=25)	0.033 (0-0.071) 97.4%	
	I type (n=25)	0.034 (0.052) 97.0%	0.033 (0-0.071) 96.9%
	N type (n=25)	0.031 (0.060) 96.7%	

염분 분포도 (TS plot, temperature and salinity plot)에서 *Aidanosagitta crassa*는 유형별로 구분되는 출현 특성을 따른다 (Fig. 7). C형은 수온 2.3~11.1°C와 염분 27.1~30.2의 범위에서 주로 나타났으며, I형은 수온 24.8~25.4°C와 염분 25.1~27.6의 범위에서 출현하였고, N형은 수온 10.7~25.38°C와 염분 25.1~28.2의 범위에서 주로 출현하였다.

평택항에서 출현한 *A. crassa*의 유형별 출현 양상을 보면, C형은 겨울에서 최우점하지만 봄과 여름에는 출현하지 않았으며, 가을에 N유형과 함께 차우점군으로 출현하였다. I형은 여름에만 출현하는 양상이었고, N형은 조사기간 동안 여름과 가을에 우점하는 경향을 보였지만 겨울과 봄에는 출현하지 않았다.

3.5. 계절별 모악류 분포에 미치는 환경요인

정준대응분석을 실시하여 각 계절별로 환경요인과 잠

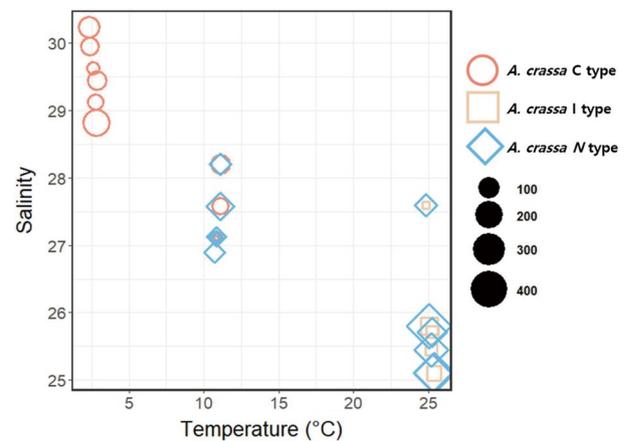


Fig. 7. Temperature and salinity plot of each type of *Aidanosagitta crassa*. Each shape and color of point indicate different types of *A. crassa*.

Table 5. Genetic distance differences for mtCOI sequences among each species

	<i>Aidanosagitta crassa</i> (655 bp)	<i>A. crassa</i> (632 bp)	<i>A. neglecta</i> (564 bp)	<i>Zonosagitta bedoti</i> (556 bp)	<i>Z. nage</i> (464 bp)
<i>Aidanosagitta crassa</i> (this study)	-	-	-	-	-
<i>A. crassa</i>	0.030^a	-	-	-	-
<i>A. neglecta</i>	0.233 ^b	0.284	-	-	-
<i>Zonosagitta bedoti</i>	0.318 ^c	0.238	0.301	-	-
<i>Z. nage</i>	0.263 ^c	0.236	0.318	0.236	-

Alphabet defines each comparison group: a, the same species from a different locality; b, different species belonging to the same genus from a different locality; and c, different species belonging to a different genus from a different region.

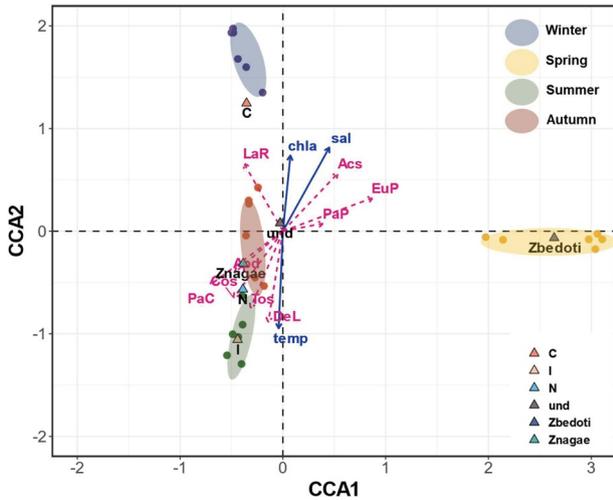


Fig. 8. Ordination plot of canonical correspondence analysis (CCA) showing variations in chaetognaths in relation to environmental factors. Colored circles indicate season stations. Triangles indicate chaetognath taxa. Arrow type indicates abiotic (blue, solid line) and biotic factors (pink, dashed line). Abbreviations are as follows: chl a, chlorophyll-*a*; temp, temperature; sal, salinity; Aas, *Acartia* spp.; Cos, *Corycaeus* spp.; DeL, Decapoda larvae; EuP, *Euphausia pacifica*; LaR, *Labidocera rotunda*; PaC, *Parvocalanus crassirostris*; PaP, *Paracalanus parvus* s. l.; Tos, *Tortanus* spp.; C, *Aidanosagitta crassa* C type; N, *A. crassa* N type; I, *A. crassa* I type; und, unidentified sagittidae; Zbedoti, *Zonosagitta bedoti*; Znacgae, *Z. nageae*.

Table 6. Summary of canonical correspondence analysis (CCA) for the chaetognath matrix with environmental factors used as constraints

	CCA1	CCA2
Eigenvalue	0.8614	0.6265
Proportion (%)	50.5	36.8
Cumulative proportion (%)	50.5	87.3

재적 먹이원으로 고려된 각 계절별 동물플랑크톤 우점종을 사용하여 모악류의 현존량과 상관성을 나타냈다(Fig. 8). 제1, 2축의 전체 자료에 대한 기여율은 각각 50.5%와 36.8%를 보였고, 모악류 현존량 변동의 87.3%를 설명하였다(Table 6). *A. crassa* N과 I형은 수온과 양의 상관관계, 염분과는 음의 상관관계를 보였으며, *A. crassa* C형은 수온과 음의 상관관계, 염분과는 양의 상관관계로 정반대의 출현 특성을 보였다. *Zonosagitta nageae*는 표층 수온과 양의 상관관계를 보였으며, *Z. bedoti*는 수온보다 염분과 엽록소-*a*의 영향을 받는 경향을 보였다.

Zonosagitta nageae, *A. crassa* N과 I형은 *Parvocalanus*

crassirostris, *Corycaeus* spp., *Tortanus* spp., Decapoda larvae와 양의 상관관계를 보였으며, *Acartia* spp., *Paracalanus parvus* s. l., *Eurytemora pacifica*와는 음의 상관관계를 보였던 반면 *Z. bedoti*는 반대의 경향을 보였다. *A. crassa* C형은 *Labidocera rotunda*와 양의 상관관계를 보였다.

4. 고찰

본 연구는 국내 연안을 중심으로 4계절 조사를 통해 한국에서 채집된 *Aidanosagitta crassa*의 유형에 따라 다른 출현 특성을 밝혔으며, *A. crassa*의 타입별 형태 특징 기재와 이들의 DNA 정보를 동시에 비교하는 시도를 통해 분석 결과의 신뢰성을 높이고자 하였다. *A. crassa*는 포상조직 발달에 따라 일본에서 기본형(C형) 이외에 *A. crassa* f. *naikaiensis* (N형)와 *A. crassa tumida* (I형)가 보고되었으나 이러한 형태적 차이는 수온과 염분의 변화에 기인한 것으로 나타났다(Kitou 1967). 또한, 국내에서도 *A. crassa*의 포상조직의 위치와 크기에 따라 세 가지 유형으로 구분하였지만 이 역시 한 종으로 취급할 것을 제안하였다(Park 1970; Kim 1987). 본 연구는 평택항에 출현하는 *A. crassa*의 형태학적 차이점을 확인하였으며, Park (1970)이 제시한 세 유형으로 나누어 계절에 따른 유형별 출현 양상을 밝혔다. 또한 분자유전학적 고찰을 실시하여 분류학적 재검토를 실시하였다.

평택항에서 연중 출현하는 *A. crassa*의 mtCOI의 염기서열을 분석한 결과, 모든 유형 간의 유사도가 96% 이상의 높은 지지율을 보였으며, 유전적 거리가 0~7.1%로 종내 변이(intra-specific) 수준이 비교적 큰 것을 알 수 있었다(Table 4). 모악류의 mtCOI의 염기서열을 이용한 계통 분석 결과에서 북동태평양에 출현하는 *Sagitta setosa* (= *Parasagitta setosa*)는 종내에서 평균 6.30±2.74%, *Sagitta bedoti* (= *Zonosagitta bedoti*)는 2.08±0.95%의 변이율을 보이며 (Peijnenburg et al. 2005), *Eukrohnia hamata*는 1.6~3.0%의 변이율 범위를 보이는 것으로 알려져 있다(Kulagin et al. 2014). 이처럼 mtCOI를 대상으로 계통 분석을 실시한 연구 결과에서 종에 따라 종내 유전적 거리는 서로 상이하게 나타나지만 중간 변이(inter-specific) 수준 이하로 나타난 점에서 이들은 동일 종으로 판단된다.

조사기간 동안 평택항에서 출현한 모악류는 *Aidano-*

sagitta crassa 세 유형과 *Zonosagitta bedoti*와 *Z. nagae*가 출현하였으며, *A. crassa*는 총 모악류 현존량의 약 90.2%로 극우점하였다(Fig. 4). 평택항의 *A. crassa*의 세 유형별 TS plot은 계절에 따라 출현한 각 유형의 출현 특성을 잘 설명했다(Fig. 7). 겨울에 *A. crassa* C형이 우점하고, 여름에 C형이 출현하지 않으면서 N형과 I형이 혼재해서 나타났다. N형이 고수온기에 우점하면서 가을에는 다시 N형과 C형이 동시에 출현하는 특성을 보였다. 정준대응분석에서도 수온과 염분의 영향을 강하게 받은 것을 확인할 수 있었다. C형은 수온과 음의 상관성을 보여 가을-겨울 그룹에 속하며 수온과 양의 상관성을 보인 I형과 N형은 여름 그룹에 속하는 것으로 확인되었다(Fig. 8).

Park (1970)의 연구에서는 서해에서 우점하는 *A. crassa*는 유형별로 계절에 따라 출현이 분리되는 특징을 보였다. 각 유형별로 C형은 겨울의 진해만(85.0%)과 서해안(65.0%)에서 높은 출현비율을 보였던 반면, 봄 이후에 C형의 현존량이 점차적으로 낮아지고 N형의 출현비율이 높아졌으며, 여름에는 N형이 우점하고, 가을에는 I형이 우점하여 출현한다고 보고하였다. 진해만 개체군과 비교하였을 때, 평택항에서 출현하는 *A. crassa*의 계절별 출현 양상은 겨울과 여름에는 유사하고, 가을에는 다소 차이가 나는 것으로 나타났다. 평택항과 진해만에서 *A. crassa* 유형의 출현 시기에 차이를 보였지만, 전반적인 출현 양상은 유사함을 보여준다. 이러한 결과는 *A. crassa* 유형별 출현 특징이 수온과 염분을 포함한 조사해역의 계절별 환경변화에 민감하게 반응한다는 것을 알 수 있었다.

국내 연안에서 출현하는 모악류의 현존량은 동물플랑크톤의 현존량과 유효한 상관성을 보인다. 모악류는 전형적인 육식자로서 요각류, 단각류, 난바다곤쟁이류, 치어류와 같은 다양한 동물플랑크톤을 먹이로 한다(Liang and Vega-Pérez 1995; Kruse *et al.* 2010). 또한, 모악류의 표면에서 관찰되는 형태적 특징인 지느러미는 유형속도나 정확한 움직임과 관련된 기관인 반면 포상조직은 개체가 부력을 받을 수 있도록 하는 기관이다(Pierrot-Bults 2017). 평택항에 출현하는 *A. crassa* 세 유형 중 C형은 가장 넓은 범위에 두꺼운 포상조직을 가진다. 반면, I형과 N형은 상대적으로 포상조직이 좁은 범위에 있으며, 얇은 포상조직을 가진다(Fig. 5). 이러한 형태적 특징은 수온이나 염분이 외에도 계절별로 나타나는 먹이생물의 크기나, 우점도가 이들의 분포에 영향을 미쳤음을 간접적으로 시사한다. N형과 I형은 수온이 높은 환경에서 출현하였으며, 고 수온기

에 우점한 요각류를 살펴보면 *Parvocalanus crassirostris*, *Corycaeus* spp., *Tortanus* spp. 등과 같은 크기가 작은 요각류와 양의 상관성을 가진 것을 확인할 수 있었다(Fig. 8). 반면, C형은 *Labidocera rotunda*와 같은 크기가 상대적으로 큰 요각류와 양의 상관성을 보였다(Fig. 8). 그러나 우리 결과에서는 위 내용물 분석이나, 동위원소 결과와 같은 직접적인 자료를 제시할 수 없었기 때문에, 먹이관계가 형성되었는지는 여전히 알 수 없다.

따라서 향후 유형 간의 환경요인 이외에도 먹이생물과의 관계를 밝히기 위한 추가적인 연구가 필요하다. 특히, 각 유형별 먹이생물의 다양성과 우점도에 대한 정밀한 분석, 위내용물 분석, 그리고 안정동위원소 분석 등을 통해 *A. crassa*의 생태적 역할과 먹이망 내 위치를 보다 명확히 할 필요가 있다. 본 연구를 통해 *A. crassa*의 형태적 및 유전적 다양성에 대한 중요한 정보를 제공하였으며, 이는 향후 모악류의 생태학적 연구 및 관리에 있어 유용한 기초자료가 될 것이다. 이러한 결과는 *A. crassa*의 진화생태학적 연구를 통해 종의 적응 및 진화 과정을 이해하는 데 중요한 통찰을 제공하며, 생물 다양성과 생태계의 복잡성을 보다 깊이 있게 이해하는 데 기여할 것이다.

5. 결 론

우리는 국내 연안을 중심으로 4계절 조사를 통해 한국에서 채집된 *Aidanosagitta crassa*의 유형에 따른 출현 특성을 밝혔으며, *A. crassa*의 유형별 형태 특징 기재와 이들의 DNA 정보를 비교하여 분석 결과의 신뢰성을 높였다. 평택항의 *A. crassa*는 계절에 따라 유형별 출현 특성이 달라졌으며, 수온과 염분의 영향을 강하게 받았다. 유형별로 C형은 겨울과 가을에, I형은 여름에, N형은 여름과 가을에 주로 출현하였다. 정준대응분석 결과, C형은 수온과 음의 상관성을, N형은 양의 상관성을, I형은 큰 상관성을 보이지 않았다. 또한, mtCOI 염기서열 분석을 통해 유형 간 높은 유사도(96% 이상)를 확인하였으며, 이는 종내 변이 수준으로 판단되었다.

적 요

한국 연안 해역의 핵심 종인 *Aidanosagitta crassa*는 세

가지 형태적 유형을 보인다. 지느러미의 포상조직이 머리부터 꼬리까지 분포하고 있는 C형, 포상조직이 몸 일부에만 분포하는 N형, 그리고 C형과 N형의 중간 형태인 I형이다. 유형에 따른 *A. crassa*의 출현 특성에 대한 생태적인 연구가 부족하기 때문에 이 연구에서는 *A. crassa* 유형의 계절적 발생 패턴을 밝히고자 했다. 평택항의 여섯 정점에서 현장 조사는 2010년 겨울(2월), 봄(5월), 여름(8월), 가을(11월)에 실시하였다. 수온과 염분을 측정하였으며, 동물플랑크톤을 수집하였다. *A. crassa* C형은 겨울과 가을에, I형은 여름에, N형은 여름과 가을에 우점하는 경향을 보였다. 이들의 출현은 수온에 큰 영향을 받은 것으로 확인되었다. 각 유형별로 C형은 음의 상관관계를 보였고, N형은 양의 상관관계를 보였으며, I형은 유의한 상관관계를 보이지 않았다. 2013년에는 mtCOI 마커를 이용한 분자생물학적 분석이 겨울과 여름에 실시되었다. 형태학적 차이에도 불구하고, 유형 간의 유전적 분석 결과는 계절적 환경 변화로 인한 종내 다양성임을 보였다.

CRedit authorship contribution statement

S Choo: Software, Formal analysis, Visualization, Writing-Original draft. **M-K Jeong:** Methodology, Validation, Writing-Review & editing. **MH Seo:** Conceptualization, Investigation, Resources, Validation. **YS Jeong:** Software, Formal analysis, Visualization, Writing-Review & editing. **J Park:** Investigation, Writing-Review & editing. **A-Y Shin:** Conceptualization, Investigation, Resources, Writing-Original draft. **HY Soh:** Conceptualization, Methodology, Resources, Writing-Original draft, Writing-Review & editing, Supervision, Funding acquisition.

Declaration of Competing Interest

The authors declare no conflicts of interest.

사 사

본 논문은 2024년 환경부의 재원으로 국립생물자원관의 지원(NIBRE202405)과 해양수산부 재원으로 해양수산과학기술진흥원의 지원(RS-2018-KS181192, 수산전문인력양성)을 받아 수행된 연구입니다.

REFERENCES

- Alvariño A. 1967. The Chaetognatha of the NAGA Expedition (1959–1961) in the South China Sea and the Gulf of Thailand. 1. Systematics. NAGA Rep. 4:1–197.
- Choo S, MK Jeong and HY Soh. 2022. Taxonomic reassessment of chaetognaths (Chaetognatha, Sagittoidea, Apheroglossata) from Korean waters. Zookeys 1106:165–211. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1106.80184>
- Drummond AJ, B Ashton, S Buxton, M Cheung, A Cooper, C Duran, M Field, J Heled, M Kearse, S Markowitz, R Moir, S Stones-Havas, S Sturrock, T Thierer and A Wilson. 2010. Geneious v6.1.6. <http://www.geneious.com>. Accessed July 30, 2013.
- Folmer O, M Black, W Hoeh, R Lutz and R Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 3:294–299.
- Gasmi S, G Néve, N Pech, S Tekaya, A Gilles and Y Perez. 2014. Evolutionary history of Chaetognatha inferred from molecular and morphological data: A case study for body plan simplification. Front. Zool. 11:1–25. <https://doi.org/10.1186/s12983-014-0084-7>
- Grigor JJ, MS Schmid, M Caouette, VS Onge, TA Brown and RM Barthélémy. 2020. Non-carnivorous feeding in Arctic chaetognaths. Prog. Oceanogr. 186:102388. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102388>
- Hirota R. 1959. On the morphological variation of *Sagitta crassa*. J. Oceanogr. Soc. Jpn. 15:191–202.
- Karati KK, G Vineetha, RP Devassy, AM Al-Aidaros and MM El-Sherbiny. 2022. Role of ecohydrographical barriers on the spatio-temporal distribution of Chaetognath community in the Gulf of Aqaba during summer. Water 14:822. <https://doi.org/10.3390/w14050822>
- Kim WR. 1987. Taxonomical study on the chaetognaths in Korean waters. M.S. Thesis. University of Hanyang. Seoul, Korea.
- Kitou M. 1967. Chaetognatha. pp. 40–51. In: Illustration Book of Japanese Marine Plankton (Motoda S, ed.). Soyo-sha. Tokyo, Japan.
- Kruse S, T Brey and U Bathmann. 2010. Role of midwater chaetognaths in Southern Ocean pelagic energy flow. Mar. Ecol. Prog. Ser. 416:105–113. <https://doi.org/10.3354/meps08773>
- Kulagin DN, AN Stupnikova, TV Neretina and NS Mugue. 2014. Spatial genetic heterogeneity of the cosmopolitan chaetognath *Eukrohnia hamata* (Möbius, 1875) revealed by mitochondrial DNA. Hydrobiologia 721:197–207. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1661-z>
- Liang TH and LA Vega-Pérez. 1995. Studies on chaetognaths off Ubatuba region, Brazil. II. Feeding habits. Bol. Inst. Oceanogr.

- 43:35–48. <https://doi.org/10.1590/S0373-55241995000100003>
- Miyamoto H, RJ Machida and S Nishida. 2010. Genetic diversity and cryptic speciation of the deep sea chaetognath *Caecosagitta macrocephala* (Fowler, 1904). Deep-Sea Res. II: Top. Stud. Oceanogr. 57:2211–2219. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.09.023>
- Müller CH, S Harzsch and Y Perez. 2019. Chaetognatha. pp. 163–282. In: Miscellaneous Invertebrates (Schmidt-Rhaesa A, ed.). Handbook of Zoology. De Gruyter. Berlin, Germany. <https://doi.org/10.1515/9783110489279-007>
- Murakami A. 1957. Value of chaetognaths preferring low salinity as indicator forms of water masses. Bull. Plankton Soc. Jpn. 5:8–10.
- Murakami A. 1959. Marine biological study of the planktonic chaetognaths in the Seto Inland Sea. Bull. Naikai Reg. Fish. Res. Lab. 12:1–186.
- Murakami A. 1966. Rearing experiments of Chaetognatha, *Sagitta crassa*. Inf. Bull. Planktol. Soc. Jpn. 13:62–65.
- Oksanen J, G Simpson, F Blanchet, R Kindt, P Legendre, P Minchin, R O'Hara, P Solymos, M Stevens, E Szoecs, H Wagner, M Barbour, M Bedward, B Bolker, D Borcard, G Carvalho, M Chirico, M De Caceres, S Durand, H Evangelista, R FitzJohn, M Friendly, B Furneaux, G Hannigan, M Hill, L Lahti, D McGlenn, M Ouellette, E Ribeiro Cunha, T Smith, A Stier, C Ter Braak and J Weedon. 2022. vegan: Community ecology package. R package version 2.6-4.
- Park JS. 1967. Note sur les chaetognathes indicateurs planctoniques dans la mer Coréenne en hiver. J. Oceanogr. Soc. Korea. 2:34–41.
- Park JS. 1970. The chaetognaths of Korean waters. Ph.D. dissertation. Pukyong National University. Busan, Korea.
- Peijnenburg KTCA, EK van Haastrecht and C Fauvelot. 2005. Present-day genetic composition suggests contrasting demographic histories of two dominant chaetognaths of the North-East Atlantic, *Sagitta elegans* and *S. setosa*. Mar. Biol. 147:1279–1289. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0041-2>
- Pierrot-Bults AC. 2017. Chaetognatha. pp. 551–560. In: Marine Plankton (Castellani C and M Edwards, eds.). Oxford University Press. Oxford, UK.
- R Core Team. 2024. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>. Accessed September 3, 2024.
- Srinivasan M. 1979. Taxonomy and ecology of Chaetognatha of the west coast of India in relation to their role as indicator organisms of water masses. Zool. Surv. India Techn. Monogr. 3:1–47.
- Thomson JM. 1947. The Chaetognatha of South-Eastern Australia. Bull. Counc. Sci. Ind. Res. 222:4–43.
- Tokioka T. 1940. Phylum Chaetognatha. pp. 1–129. In: Fauna Nipponica. Vol. 5. Sanseido. Tokyo, Japan.
- Tokioka T. 1965. The taxonomical outline of Chaetognatha. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 12:335–357.
- Tokioka T. 1974. Morphological differences observed between the generations of the same chaetognath population. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 21:269–279.
- Ulloa R, S Palma and N Silva. 2000. Bathymetric distribution of chaetognaths and their association with water masses off the coast of Valparaiso, Chile. Deep-Sea Res. I: Oceanogr. Res. Pap. 47:2009–2027. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00020-0](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00020-0)
- Uye SI and D Liang. 2022. Seasonal population dynamics, production, and feeding of the chaetognath *Aidanosagitta crassa* in a temperate eutrophic inlet. Plankton Benthos Res. 17:312–326. <https://doi.org/10.3800/pbr.17312>
- Wickham H. 2007. Reshaping data with the reshape package. J. Stat. Softw. 21:1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v021.i12>
- Wickham H. 2016. ggplot2. Elegant Graphics for Data Analysis. Springer. Cham, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wickham H, R François, L Henry, K Müller and D Vaughan. 2023. dplyr: A grammar of data manipulation. R package version 1.1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>. Accessed December 14, 2023.
- WoRMS Editorial Board. 2024. World Register of Marine Species. Vlaams Instituut voor de Zee. <https://www.marinespecies.org>. Accessed September 3, 2024. <https://doi.org/10.14284/170>