



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

이 학 석 사 학 위 논 문

*Chrysophrys*속(도미과) 어류의 부활



2023년 8월

부 경 대 학 교 대 학 원

해 양 생 물 학 과

배 재 경

이 학 석 사 학 위 논 문

*Chrysophrys*속(도미과) 어류의 부활

지도교수 김 진 구

이 논문을 이학석사 학위논문으로 제출함.



2023년 8월

부 경 대 학 교 대 학 원

해 양 생 물 학 과

배 재 경

배재경의 이학석사 학위논문을 인준함.

2023년 8월 18일



위 원 장 이학박사 백 혜 자



위 원 이학박사 송 영 선



위 원 이학박사 김 진 구



목 차

표목차 -----	ii
그림목차 -----	iii
부록목차 -----	vi
논문요약 -----	vii
I. 서론 -----	1
II. 재료 및 방법 -----	5
1. 실험표본 -----	5
2. 분자분석 -----	9
3. 형태분석 -----	12
III. 결과 -----	18
1. 분자분석 -----	18
1) Mitochondrial DNA cytochrome <i>b</i> 영역 -----	18
2) Mitochondrial DNA 16S rRNA 영역 -----	19
3) Maximum likelihood tree & Bayesian inference tree -----	19
2. 형태분석 -----	27
1) 외부형태 형질 -----	27
2) 내부골격 형질 -----	37
IV. 고찰 -----	47
1. <i>Chrysophrys</i> 속의 부활 -----	48
2. 참돔과 금색돔의 진화역사 -----	63
V. 참고문헌 -----	66
VI. 부록 -----	80

List of Tables

Table 1. List of the specimens in the present study -----	8
Table 2. The measurements of specimens -----	14
Table 3. The cranium measurements of specimens -----	17
Table 4. Pairwise genetic distances among eleven sparid species based on mtDNA cytochrome <i>b</i> sequences with one outgroup, <i>Lateolabrax japonicus</i> -----	21
Table 5. Pairwise Genetic distances among eleven sparid species based on mtDNA 16S rRNA sequences with one outgroup, <i>Lateolabrax japonicus</i> -----	22
Table 6. Comparisons of meristic characters for three <i>Pagrus</i> species and <i>E. cardinalis</i> -----	29
Table 7. Comparisons of measurements for three <i>Pagrus</i> species and <i>E. cardinalis</i> in Standard length -----	30
Table 8. Comparisons of measurements for three <i>Pagrus</i> species and <i>E. cardinalis</i> in Head length -----	32
Table 9. Comparisons of Head bump for <i>P. major</i> and <i>P. auratus</i> -----	35
Table 10. Comparisons of measurements for three <i>Pagrus</i> species and <i>E. cardinalis</i> in Cranium length -----	39

List of Figures

Fig. 1. Map of the sampling areas of three <i>Pagrus</i> specimens and <i>E. cardinalis</i> -----	7
Fig. 2. The measurements (a) lateral and (b) frontal of specimens -----	13
Fig. 3. The Head bump measurements of specimens by soft X-ray -----	15
Fig. 4. The cranium measurements (a) lateral and (b) frontal of specimens -----	16
Fig. 5. Neighbor joining tree based on mtDNA cytochrome <i>b</i> Sparidae registered in NCBI. Sequences arranged by Cluster W. NJ constructed by 1,000 bootstrap replications. Scale indicate genetic sequences tree a distance of 0.02 -----	20
Fig. 6. Single Nucleotide Polymorphism (SNP) based on mtDNA cytochrome <i>b</i> sequences between <i>Pagrus major</i> and <i>P. auratus</i> -----	23
Fig. 7. Single Nucleotide Polymorphism (SNP) based on mtDNA 16S rRNA sequences between <i>Pagrus major</i> and <i>P. auratus</i> -----	24
Fig. 8. Maximum-likelihood tree based on mtDNA cytochrome <i>b</i> and 16S rRNA sequences. The constructed by 1,000 bootstrap replications using. Scale indicate genetic sequences tree a distance of 0.05 -----	25
Fig. 9. Bayesian inference tree based on mtDNA cytochrome <i>b</i> and 16S rRNA sequences. The constructed by 1,000 bootstrap replications. Scale indicate genetic sequences tree a distance of 0.02 -----	26

Fig. 10. Relationships between (a) Body depth (b) Eye-Origin of dorsal fin (c) Eye-Head (d) Eye-Head vertical related proportion (% of SL) -----	33
Fig. 11. Relationships between Eye-Origin of dorsal fin related proportion (% of HL) - -----	34
Fig. 12. Comparisons of Head bump for <i>P. major</i> and <i>P. auratus</i> -----	36
Fig. 13. Relationships between (a) Cranium height (b) Supraoccipital width (c) Supraoccipital crest-First point (d) Supraoccipital crest-Middle point (e) Frontal length (f) Frontal width (g) Vomer width related proportion (% of CL) -----	40
Fig. 14. Supraoccipital interface anterior part comparison of (a) <i>P. major</i> and (b) <i>P. auratus</i> -----	41
Fig. 15. Pterosphonoid comparison of (a) <i>P. major</i> and (b) <i>P. auratus</i> -----	42
Fig. 16. Fig. 16. Epiotic lateral comparison of (a) <i>P. major</i> and (b) <i>P. auratus</i> . Epiotic upper comparison of (c) <i>P. major</i> and (d) <i>P. auratus</i> . -----	43
Fig. 17. Cranium lateral comparison of (a) <i>P. major</i> (b) <i>P. auratus</i> (c) <i>P. pagrus</i> (d) <i>E. cardinalis</i> -----	44
Fig. 18. Cranium frontal comparison of (a) <i>P. major</i> (b) <i>P. auratus</i> (c) <i>P. pagrus</i> (d) <i>E. cardinalis</i> -----	45
Fig. 19. Nasal comparison of (a) <i>P. major</i> (b) <i>P. auratus</i> (c) <i>P. pagrus</i> -----	46

Fig. 20. Photos of *Chrysophrys auratus* (a) PKU 21812, 343.0 mm SL and (b) PKU 21813, 333.0 mm SL ----- 61

Fig. 21. Photos of *Chrysophrys major* (a) PKU 20901, 357.0 mm SL and (b) Jeju, Korea, 620.0 mm SL ----- 62



Supplementary data

Fig. S1. A strict consensus of 3 equally parsimonious trees derived from parsimony analysis of combined data. Subfamilies are labeled as follows: BO, boopsinae; DE, denticinae; DI, diplodinae; PA, pagrinae; PE, pagellinae; and SP, sparinae. The two major sparid clades are designated A, B (Orrell and Carpenter, 2004) ----- 80

Fig. S2. Maximum likelihood tree derived from combined data. Subfamilies are labeled as in Fig. S1. Values at nodes represent bootstrap support (given for bootstrap values P 50%). The two major sparid clades are designated A, B (Orrell and Carpenter, 2004) ----- 81

Fig. S3. Phylogenetic tree of Maximum likelihood analyses conducted on 123n data set under the GTR + I + Γ model (Chiba et al., 2009) ----- 82

Fig. S4. Phylogenetic tree of Bayesian analysis conducted on 123n data set under the GTR + I + Γ model (Chiba et al., 2009) ----- 83

Fig. S5. Cranium upeer and lateral comparison of *Pagrus* specimens (a) *P. major* and (b) *P. pagrus* (Akazaki, 1962) ----- 84

Resurrection of the genus *Chrysophrys* (Sparidae)

Jae kyung Bae

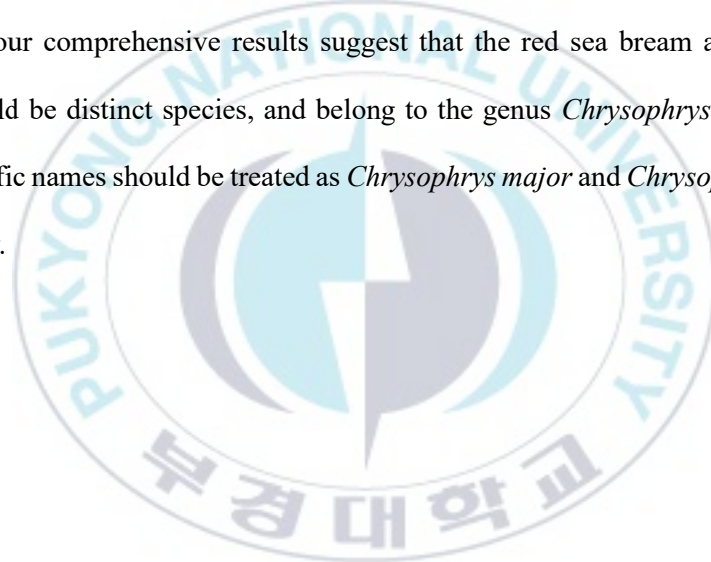
Department of Marine Biology, The Graduate School

Pukyong National University

Abstract

Previous studies on molecular phylogeny of the genus *Pagrus* (Sparidae) have shown polyphyletic. Of which, red sea bream in the northern Pacific Ocean and silver sea bream in the southern Pacific Ocean have ambiguous taxonomic status due to their extremely morphological similarity, i.e., they are recognized as distinct species, but some ichthyologists are considering them as single species. To resolve their complex taxonomic problems, we conducted the molecular and morphological comparison of the red sea bream from Korea, Japan and China, silver sea bream from Australia and New Zealand, and *Pagrus pagrus* (type species of the genus *Pagrus*) from Argentina and USA. The genetic distance between red sea bream and silver sea bream shows a very close relationship, but it shows a far distance with the Atlantic species of the genus *Pagrus*. Neighbor joining, Maximum likelihood, and Bayesian inference trees showed that red sea bream and silver sea bream in the Pacific Ocean are closely clustered with *Evynnis cardinalis*, and next with *P. pagrus*, accordingly supported the validity of the genus *Chrysophrys*. Also, we found potential morphological evidence distinguishing

the red sea bream and silver sea bream with *P. pagrus* such as the eye-origin of dorsal fin, frontal (length, width, convex), vomer width, supraoccipital crest, and nasal. Also, the red sea bream and silver sea bream can be distinguished by using the head bump, supraoccipital (width, crest- middle point, slope, interface anterior part), pterosphenoid and epiotic. The red sea bream and silver sea bream might have passed through equatorial sea during the last glacial maximum, and subsequent boundaries of high seawater temperature in equatorial sea may be due to their allopatric speciation. Therefore, our comprehensive results suggest that the red sea bream and silver sea bream should be distinct species, and belong to the genus *Chrysophrys*, accordingly, their scientific names should be treated as *Chrysophrys major* and *Chrysophrys auratus*, respectively.



I. 서론

농어목(Perciformes) 도미과(Sparidae) 어류는 전세계적으로 열대 및 온대 해역의 바위, 암초, 모래 서식지에 분포하고 있다(Hanel and Sturmbauer, 2000; Santini et al., 2014). 주로 연안 해역에서 수심 200m까지 서식하며, 대륙붕 암초지대에서 대륙사면까지 매우 광범위하게 서식한다(Roberts et al., 2015). 현재 전세계적으로 38속 162종이 알려져 있으며(Fricke et al., 2023), 일본에는 7속 16종(Nakabo and Yamada, 2013; Motomura, 2020), 우리나라에는 6속 8종(MABIK, 2022)이 보고되어 있다.

도미과 어류는 주로 저서 무척추동물을 섭식하며, 껍질을 부수기 위해서 어금니가 발달되어 있다(Hanel and Sturmbauer, 2000, Roberts et al., 2015). 유어기에는 무리를 짓는 경향이 있으며, 성어가 되면 수심 깊은 곳에서 단독생활을 한다(Roberts et al., 2015). 도미과 어류는 상업종으로써 어획량과 양식량이 증가하여 높은 경제적 가치를 지니며, 수산자원학적으로도 매우 가치가 있어 생태적으로 중요한 지위를 차지하고 있다(Akazaki, 1962; Bauchot, 1983; Smith and Heemstra 1986; Iwatsuki and Heemstra, 2018). 또한 팔레오세 초기까지 거슬러 올라가는 많은 화석 기록 연구를 통해 도미과 어류가 오랫동안 해양 생태계에서 중요한 구성 요소임을 보여준다(Day, 2002; Santini et al., 2014; Lin et al., 2022).

도미과 어류는 상업적으로 중요하기 때문에 전세계적으로 다양한 연구가 활발히 이루어지고 있다. 양식업 현황 및 번식에 관한 연구(Basurco et al., 2011; Pavlidis and Mylonas, 2011), 사료 영양 및 성장속도에 관한 연구(Takagi et al., 2001; Cook et al., 2003), 집단 구조(Perez-Enriquez and Taniguchi, 1999; Marengo et al., 2001; Bernal-Ramírez et al., 2003; Ball et al., 2007), 자치어 및 초기생활사(Matsuoka, 1985; Pankhurst and Eagar, 1996; Machinandiaarena et al., 2003), 골격학적 구조(Yasuda and Mizuguchi, 1969; MacDonald, 1980; Matsuoka, 1982, 1985; Lin et al., 2022) 등 많은 분야에서 연구가 선행되었다. 국내에서는 식성에 관한 연구(Huh et al., 2006), 성숙과 산란 연구(Jin et al., 2020)가 선행되었다. 나아가 계통분류학적 연구(Day, 2002; Orrell et al., 2002; Orrell and Carpenter, 2004; Chiba et al., 2009)도 다양하게 이루어지고 있음에도 불구하고 아직까지도 해결되지 않은 복잡한 분류체제를 가진다.

도미과 어류의 분자계통연구 중 Orrell and Carpenter (2004)의 연구에서는 6개 아과(Boopsinae, Denticinae, Diplodinae, Pagellinae, Pagrinae, Sparinae) 중 어느 아과도 단계통성을 나타내지 않았다(Figs. S1-S2). Chiba et al. (2009)의 연구에서도 마찬가지로 6개 아과 모두 단계통성을 나타내지 않았으며, 7개 속이 다계통을 나타냈다(Figs. S3-S4).

참돔속(*Pagrus*) 어류는 전세계적으로 6종(Fricke et al., 2023)이 보고되어 있으며, 일본과 우리나라에는 참돔(*P. major*) 1종만이 보고되어 있다(Nakabo

and Yamada, 2013; Motomura, 2020; MABIK, 2022). *Pagrus*속 어류 중 4종(*P. pagrus*, *P. auriga*, *P. caeruleostictus*, *P. africanus*)은 지중해 및 대서양에 서식하며(Harris and McGovern, 1997; Pajuelo et al., 2006; Wirtz et al., 2013; Ismail et al., 2018), 2종(*P. major*, *P. auratus*)은 태평양에 서식한다(Tabata and Taniguchi, 2000; Blanco et al., 2015).

Chiba et al. (2009)의 연구에서 *Pagrus*속 어류가 분자계통학적으로 단계통이 아닌 다계통성을 보여줌에 따라 분류학적으로 문제가 있음을 시사하였다. 이러한 *Pagrus*속이 다계통성을 보이며 분류체계의 혼란으로 인해 Gomon (2008)은 *Pagrus*속의 이전 속명인 *Chrysophrys*속이 다시 부활되어야 한다는 주장을 제시하기도 하였으며, 호주와 뉴질랜드의 금색돔의 생활사(Parsons et al., 2014) 및 유전체학 연구(Bertram et al., 2022) 등 다양한 연구에서는 금색돔을 *Chrysophrys* 속명을 사용하여 *Chrysophrys auratus*로 사용한다(Gomon et al., 2008; Malcolm et al., 2015; Harasti et al., 2019; Parenti, 2019; Wellenreuther et al., 2019; Oosting et al., 2023).

태평양 북반구에 서식하는 참돔과 남반구에 서식하는 금색돔은 별종으로 분류되어오고 있지만, 단일종이나 아종 가능성이 지속적으로 제기되어 왔다. Taniguchi (1986)의 전기영동 분석에 의한 유전학적 연구와 Paulin (1990)의 형태학적 연구는 두 종이 동일종일 가능성을 보여주었다. Paulin (1990)은 금색돔이 참돔의 senior synonym으로써 북반구와 남반구의

개체군은 서로 독립적이고 생식적으로 격리되었음을 주장하였다. 이후, Tabata and Taniguchi (2000)의 연구에서 형태 형질 비교 결과 금색돔이 참돔보다 머리 혹(Head bump)이 더 발달하였지만, RFLP 분석 결과는 두 종의 유전적 차이가 아주 수준 차이라고 주장하였다. 여러 학자들에 의한 연구가 지속적으로 진행되어오고 있음에도 불구하고 두 종의 명확한 분류학적 위치에 대한 문제는 여전히 남아있다.

따라서 본 연구에서는 참돔과 금색돔의 해결되지 않는 복잡한 분류학적인 문제를 해결하기 위하여 mtDNA cytochrome *b* 영역과 16S rRNA 영역 분석을 통해 두 종의 분자계통학적인 관계를 비교하고, 외부형질 및 내부골격을 비교하여 형태학적인 차이를 보다 명확히 확인하고자 한다. 나아가 *Pagrus*속과 *Chrysophrys*속의 재검토를 통해 참돔과 금색돔의 분류학적 위치를 명확하게 하고자 한다.

II. 재료 및 방법

1. 실험표본

본 연구에서 사용된 참돔은 2013년부터 2022년까지 우리나라 완도, 제주, 통영 및 일본, 중국 5개 지역에서 총 25개체를 확보하였고, 금색돔은 2013년부터 2022년까지 뉴질랜드에서 29개체, 호주박물관(Australian Museum, Sydney, Australia)에서 어체 표본(I.45763-005) 3개체와 이에 해당하는 근육조직 3점(I.45763.006, I.45763.007, I.45763.008)을 분양 받아 분석에 이용하였다. *Pagrus pagrus*는 2023년 아르헨티나에서 6개체를 확보하였으며, 코넬대학교 박물관(Cornell University Museum of Vertebrates, New York, USA)에서는 골격 표본 3개체(CUMV 95450, CUMV 95453, CUMV 95454)의 사진을 제공받아 분석에 이용하였다. 외집단으로 사용된 녹줄돔(*Evynnis cardinalis*)은 2023년 우리나라 제주에서 1개체를 채집하여 분석에 이용하였다. 종분류는 Nakabo (2013) 및 Carpenter (2001, 2003)를 따랐다.

본 연구에서 사용된 표본들은 근육 조직을 떼어낸 후, 95% 에탄올(Ethanol)에 보관한 후 DNA 추출에 이용하였다. 어체는 10% 포르말린(Formalin)에 고정한 다음 70% 에탄올에 넣은 후 액침 표본 제작 및 보관하였다. 본 연구에 사용된 표본들은 부경대학교 어류학

실험실(Pukyong National University, Busan, Korea)에 등록 및 보존하였다. 본 연구에 사용된 표본들의 자세한 정보는 Table 1와 Fig. 1에 나타냈다.





Fig. 1. Map of the sampling areas of three *Pagrus* specimens and *E. cardinalis*.

Table 1. List of the specimens in the present study.

Species	Voucher number	Locality	Date
<i>Pagrus auratus</i>	PKU 9142 - 9146 (5ind.)		2013.06.21
	PKU 21795 - 21807 (13ind.)	New Zealand	2021.08.00
	PKU 21808 - 21818 (11ind.)		2022.07.22
	I.45763.006 - 008 (3ind.)	Sydney, Australia	2011.11.20
<i>Pagrus major</i>	PKU 20901 - 20905 (5ind.)	Wando, Korea	2021.12.13
	PKU 20906 - 20909 (4ind.)	Jeju, Korea	2021.12.14
	PKU 21819 - 21823 (5ind.)	Tongyeong, Korea	2022.11.08
	PKU 11355 - 11360 (6ind.)	Japan	2014.09.30
	PKU 9137 - 9141 (5ind.)	China	2013.06.21
<i>Pagrus pagrus</i>	PKU 21862 - 21867 (6ind.)	Argentina	2023.03.03
	CUMV 95450, 95453, 95454 (3ind.)	Dauphin Island, USA	2002.06.30
<i>Evynnis cardinalis</i>	PKU 22211 (1ind.)	Jeju, Korea	2023.04.23

2. 분자분석

표본의 근육조직을 떼어 DNA extraction kit (accuprep genomic DNA extraction kit, Bioneer, Republic of Korea)을 이용하여 Total genomic DNA를 추출하였다. Mitochondrial DNA cytochrome *b* 영역을 증폭하기 위해 GLUDG-L (5'-TGA CTT GAA RAA CAY CGT TG-3') (Palumbi et al., 1996)과 H15915 (5'-AAC TGC AGT CAT CTC CGG TTT ACAAGA C-3') (Irwin et al., 1991) primer를 이용하였다. 16S ribosomal RNA영역을 증폭하기 위해 16SarL (5'-CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT-3')과 16SbrH (5'-CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG T-3') (Palumbi et al., 1996) primer를 이용하였다. PCR (Polymerase chain reaction) 증폭은 10X PCR buffer 2 μ L, dNTP 1.6 μ L, primer 각 0.5 μ L, Ex-Taq polymerase 0.1 μ L를 섞은 mixture에 Genomic DNA 2 μ L를 분주한 후, 3차 증류수 13.3 μ L를 넣어 총 volume 20 μ L를 만든 후 실험을 수행했다. Thermal Cycler (Bio-rad T100™, USA)를 이용하여 다음과 같은 조건으로 PCR을 수행하였다: cytochrome *b* 영역[Initial denaturation 95°C, 3분; PCR reaction 35 cycles (Denaturation 95 °C, 30초; Annealing 50~56°C, 45초; Extension 72°C, 1분), Final extension 72°C, 7분], 16S ribosomal RNA 영역[Initial denaturation 95°C, 3분; PCR reaction 35 cycles (Denaturation 94 °C, 30초; Annealing 52~56°C, 45초; Extension 72°C, 45초), Final extension 72°C, 7분].

염기서열은 ABI PRISM 3730XL Analyzer (Applied Biosystems Inc., USA)에서 ABI BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit version 3.1 (Applied Biosystem Inc., USA)를 이용하여 확보하였다. 염기서열은 BioEdit version 7 (Hall, 1999)의 Clustal W multiple alignment (Thompson et al., 1994)를 이용하여 정렬하였다. 정렬된 염기서열을 이용하여 Single Nucleotide Polymorphism (SNP)을 비교하였다.

Neighbor joining (NJ) tree를 작성하기 위해 유전거리는 MEGA X 프로그램 (Kumar et al., 2018)를 이용하여 Kimura-2-parameter 모델(Kimura, 1980)을 이용하여 계산하여 계통도를 작성하였으며 Bootstrap은 1,000번 수행하였다. 최적의 진화 모델을 설정하기 위하여 j model test (Darriba et al., 2012)을 이용하여 Akaike Information Criterion (AIC)을 기반으로 GTR+I+G (Generalised time reversible with invariable site and gamma distribution) 모델을 추정하였다(Tavaré, 1986). MEGA X 프로그램을 이용하여 bootstrap을 1,000번 수행하여 Maximum likelihood (ML) tree를 이용하여 최적의 진화 모델을 기반으로 계통도를 작성하였다.

BEAST version 1.7.5 (Drummond and Rambaut, 2007)를 이용하여 bootstrap을 1,000번 수행하여 GTR+I+G 모델을 기반으로 Bayesian inference (BI) tree를 이용하여 사후확률이 가장 높은 확률을 바탕으로 계통도를 작성하였다. BEAUti (Drummond and Rambaut, 2007)를 사용하여 분류군 정보를 이용하여

진화모델을 지정하였으며, Uncorrelated relaxed clock를 이용하여 로그모델로 변환한 후 진화속도를 계산했다. Markov Chain Monte Carlo (MCMC) 분석은 각 영역마다 1000만 세대 수행하였으며(Yang and Rannala, 1997), Fig Tree version 1.4.4. (Rambaut and Drummond, 2010)를 이용하여 BI tree를 나타냈다.



3. 형태분석

계수 및 계측 형질은 Paulin (1990), Tabata and Taniguchi (2000), Nakabo (2013)를 일부 따랐으며, 새로운 형태 형질을 추가하여 계측형질 28개, 계수형질 8개를 측정하였다. 자세한 계측부위는 Table 2와 Fig. 2에 나타냈다. 각 부위는 버니어 캘리퍼스(Vernier calipers)로 0.01 mm 단위까지 측정하였다. 측정한 값은 체장(Standard length, SL)과 두장(Head length, HL)에 대한 비율(%)로 계산하였다. 참돔(*P. major*)과 금색돔(*P. auratus*)의 머리 혹(Head bump)을 측정하기 위하여 Soft X-ray (SOFTX HA-100, Japan)을 이용하여 각도를 측정하였다. 자세한 측정 부위는 Fig. 3에 나타냈다.

두개골의 계측형질은 12개를 측정하였다. 각 부위는 버니어 캘리퍼스(Vernier calipers)로 0.01 mm 단위까지 측정하였다. 측정한 값은 두개골 길이(Cranium length, CL)에 대한 비율(%)로 계산하였다. 자세한 계측부위는 Table 3와 Fig. 4에 나타냈다.

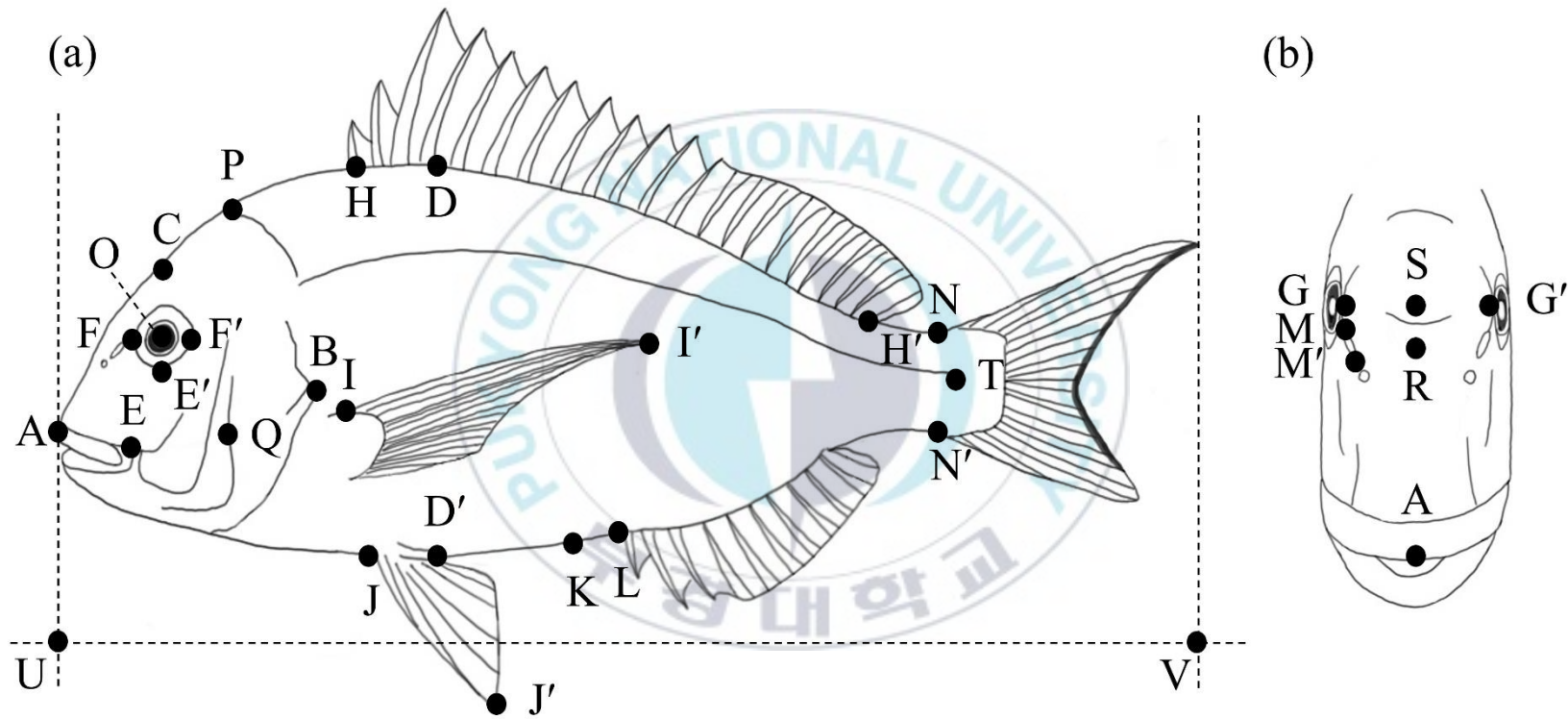


Fig. 2. The measurements (a) lateral and (b) frontal of specimens.

Table 2. The measurements of specimens.

Total length	U - V	Predorsal length	A - H	Eye - Origin of dorsal fin	O - H
Standard length	A - T	Prepectoral length	A - I	Eye - Head	O - P
Head length	A - B	Prepelvic length	A - J	Eye - Head vertical	O - C
Body depth	D - D'	Preanus length	A - K	Eye - Preopercle	O - Q
Upper jaw length	A - E	Preanal length	A - L	Snout - Preopercle	A - Q
Snout length	A - F	Nostril length	M - M'	Snout - Nostril	A - R
Orbital diameter	F - F'	Dorsal fin length	H - H'	Snout - Interorbital	A - S
Suborbital width	E - E'	Pectoral fin length	I - I'	Snout - Head	A - P
Interorbital width	G - G'	Pelvic fin length	J - J'		
Postorbital length	B - F'	Caudal peduncle depth	N - N'		

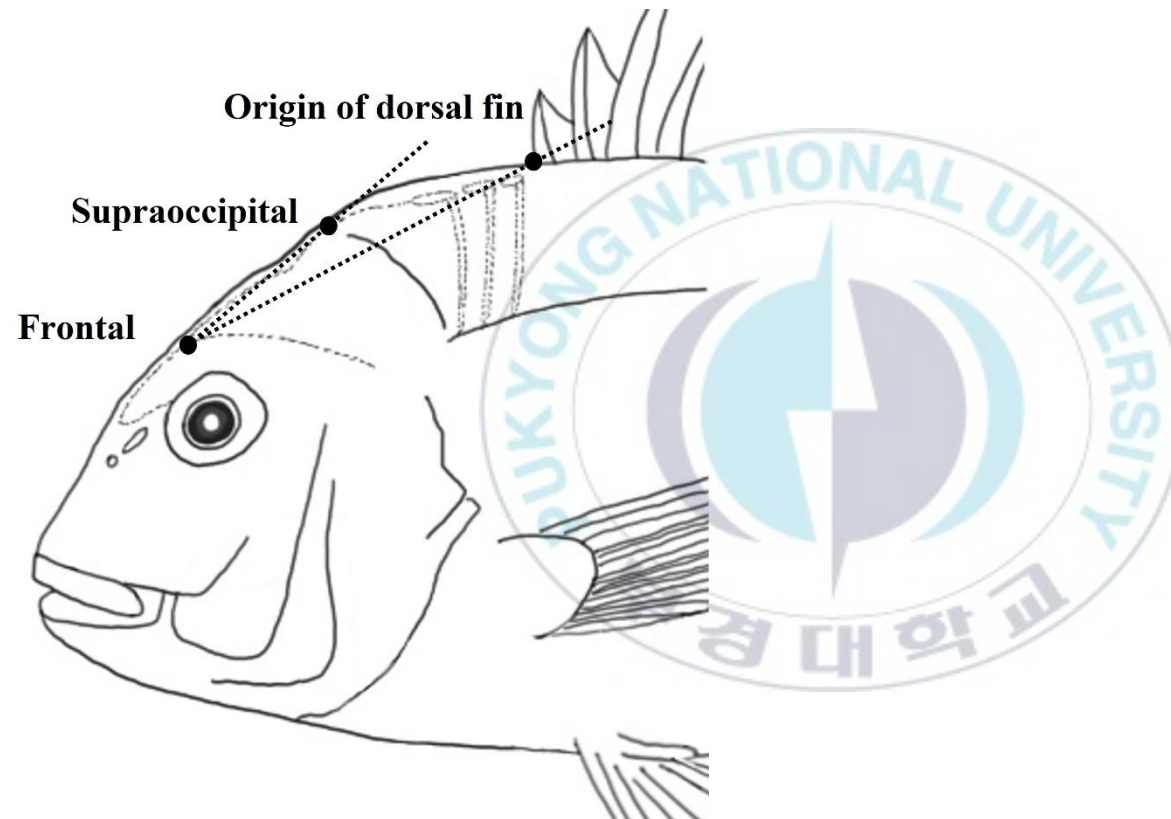


Fig. 3. The Head bump measurements of specimens by soft X-ray.

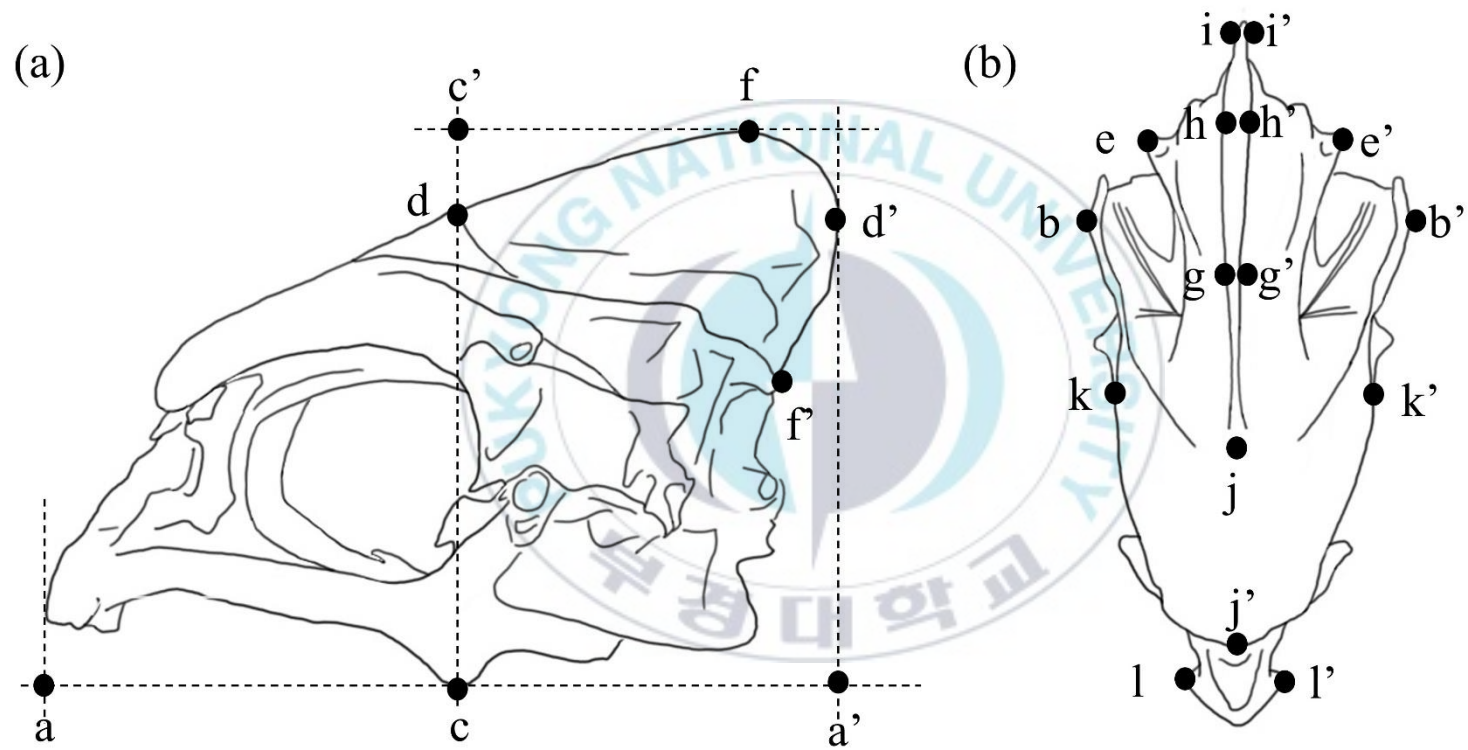


Fig. 4. The cranium measurements (a) lateral and (b) frontal of specimens.

Table 3. The cranium measurements of specimens.

Cranium length	a - a'	Supraoccipital crest First point	g - g'
Cranium width	b - b'	Supraoccipital crest Middle point	h - h'
Cranium height	c - c'	Supraoccipital crest End point	i - i'
Supraoccipital length	d - d'	Frontal length	j - j'
Supraoccipital width	e - e'	Frontal width	k - k'
Supraoccipital height	f - f'	Vomer width	l - l'

III. 결 과

1. 분자분석

1) Mitochondrial DNA cytochrome *b* 영역

본 연구에서는 Mitochondrial DNA cytochrome *b*영역 671 bp의 염기서열을 확보하여 NCBI에 등록된 염기서열과 비교하여 NJ tree로 나타내었다(Fig. 5). 참돔(*P. major*)과 금색돔(*P. auratus*) 두 종은 유전거리가 종간 1.1-2.0%로 가까움에도 불구하고 명확하게 구분되었으며, *Pagrus*속의 계통 유연관계를 비교해보면 다계통을 보였다(Table 4). 두 종은 각각 종내 유전적차이는 각각 참돔 0.0-0.6%, 금색돔 0.0-1.5%를 보였다. 동속의 다른 3종(*P. pagrus*, *P. caeruleostictus*, *P. auriga*)과 비교해보면 같은 속임에도 불구하고 종간 13.5-17.1%의 큰 유전적 차이를 보여 먼 유연관계를 나타냈다. 두 종은 *Evynnis*속인 녹줄돔과 7.6-8.3% 차이를 보여 동속의 다른 3종보다 더 가까운 유연관계를 나타냈다. 또한 참돔과 금색돔의 두 종간의 염기서열을 비교한 결과, 4개의 SNP가 뚜렷한 분자 식별기로 확인되었다(Fig. 6).

2) Mitochondrial DNA 16S rRNA 영역

본 연구에서는 Mitochondrial DNA 16S rRNA 영역 358 bp의 염기서열을 확보하여 NCBI에 등록된 염기서열을 이용하여 유전거리를 비교해보면 참돔과 금색돔은 종간 0.6-1.4%의 차이를 보여 매우 가까운 유연관계를 보인다(Table 5). 두 종은 각각 종내 참돔 0%, 금색돔 0.0-1.4%의 차이를 보였다. 동속의 다른 3종(*P. pagrus*, *P. caeruleostictus*, *P. auriga*)과 종간 2.6-5.0%의 유전적 차이를 보여 비교적 먼 유연관계를 보인다. 또한 참돔과 금색돔의 두 종간의 염기서열을 비교하였을 때, 2개의 SNP가 뚜렷한 분자 식별기로 확인되었다(Fig. 7).

3) Maximum likelihood tree & Bayesian inference tree

Mitochondrial DNA cytochrome *b* 영역과 16S rRNA 영역을 이용하여 ML tree와 BI tree의 계통도를 작성하였다(Figs. 8-9). 두 계통도 모두 참돔과 금색돔 두 종은 유전거리가 가까움에도 불구하고 명확하게 구분되었다. 동속의 다른 3종(*P. pagrus*, *P. caeruleostictus*, *P. auriga*)과의 유연관계를 비교해보면 같은 속임에도 불구하고 다계통을 나타냈다.

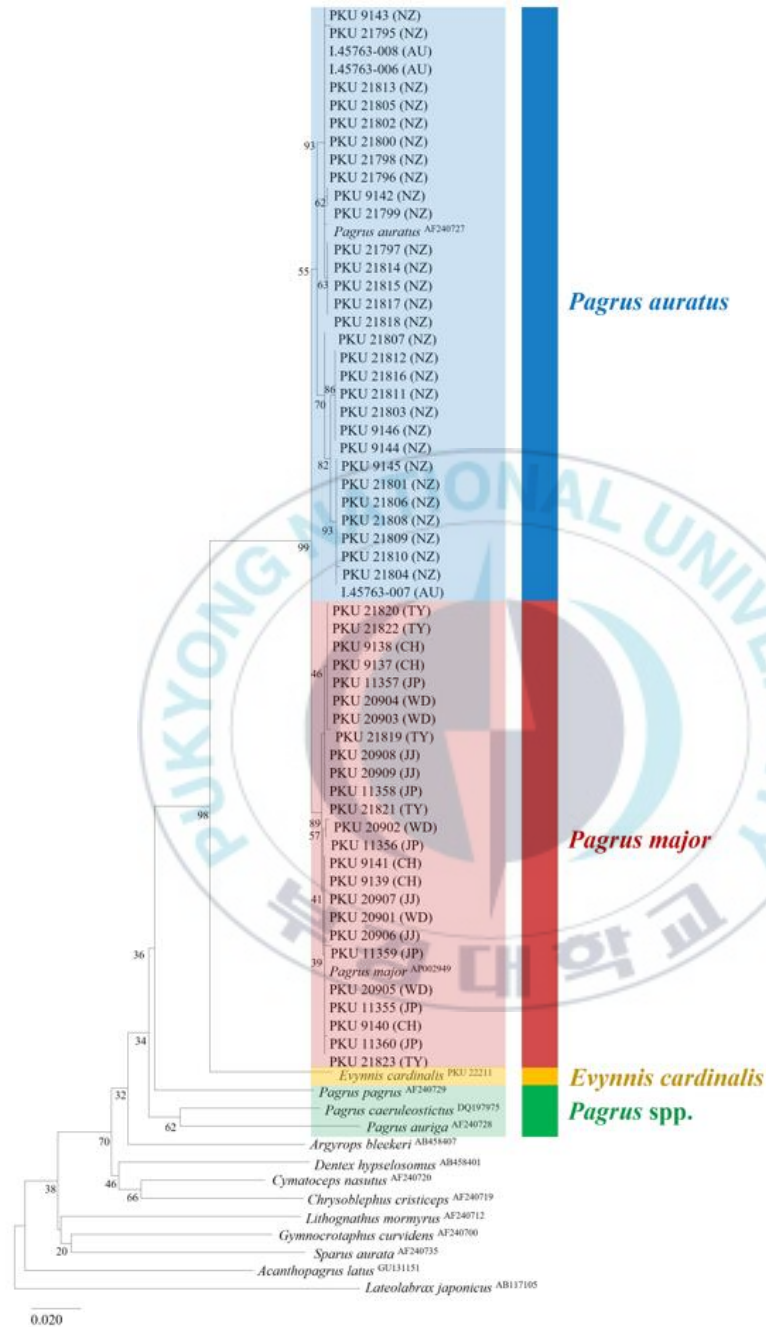


Fig. 5. Neighbor joining tree based on mtDNA cytochrome *b* Sparidae registered in NCBI. Sequences arranged by Cluster W. NJ constructed by 1,000 bootstrap replications. Scale indicate genetic sequences tree a distance of 0.02.

Table 4. Pairwise genetic distances among eleven sparid species based on mtDNA cytochrome *b* sequences with one outgroup, *Lateolabrax japonicus*.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	<i>Pagrus major</i>	0.000-0.006											
2	<i>Pagrus auratus</i>	0.011-0.020	0.000-0.015										
3	<i>Pagrus pagrus</i>	0.135-0.143	0.135-0.143										
4	<i>Pagrus caeruleostictus</i>	0.145-0.149	0.144-0.149	0.135									
5	<i>Pagrus auriga</i>	0.158-0.171	0.160-0.171	0.163	0.134								
6	<i>Evynnis cardinalis</i>	0.076-0.083	0.078-0.083	0.134	0.136	0.139							
7	<i>Argyrops bleekeri</i>	0.156-0.160	0.154-0.160	0.157	0.165	0.143	0.154						
8	<i>Cymatoceps nasutus</i>	0.147-0.160	0.153-0.161	0.168	0.167	0.145	0.158	0.188					
9	<i>Chrysoblephus cristiceps</i>	0.165-0.177	0.171-0.178	0.151	0.169	0.153	0.160	0.160	0.119				
10	<i>Dentex hypselosomus</i>	0.160-0.177	0.169-0.178	0.160	0.181	0.162	0.173	0.164	0.149	0.147			
11	<i>Sparus aurata</i>	0.207-0.222	0.207-0.217	0.212	0.203	0.205	0.208	0.175	0.208	0.209	0.190		
12	<i>Lateolabrax japonicus</i>	0.269-0.278	0.269-0.278	0.276	0.235	0.283	0.279	0.266	0.272	0.266	0.280	0.269	

Table 5. Pairwise Genetic distances among eleven sparid species based on mtDNA 16S rRNA sequences with one outgroup, *Lateolabrax japonicus*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 <i>Pagrus major</i>	0.000											
2 <i>Pagrus auratus</i>	0.006-0.014	0.000-0.014										
3 <i>Pagrus pagrus</i>	0.032-0.035	0.026-0.038										
4 <i>Pagrus caeruleostictus</i>	0.029	0.035-0.044	0.026-0.029									
5 <i>Pagrus auriga</i>	0.038	0.041-0.050	0.038-0.041	0.029								
6 <i>Evynnis cardinalis</i>	0.030	0.029-0.038	0.029-0.035	0.017	0.032							
7 <i>Argyrops bleekeri</i>	0.050	0.056-0.065	0.047-0.053	0.032	0.038	0.038						
8 <i>Cymatoceps nasutus</i>	0.044	0.050-0.059	0.050-0.055	0.041	0.035	0.035	0.059					
9 <i>Chrysoblephus cristiceps</i>	0.038	0.038-0.047	0.041-0.044	0.035	0.038	0.038	0.059	0.044				
10 <i>Dentex hypselosomus</i>	0.081	0.087-0.097	0.077-0.081	0.068	0.074	0.071	0.081	0.078	0.071			
11 <i>Sparus aurata</i>	0.110	0.110-0.112	0.100	0.103	0.103	0.103	0.123	0.107	0.107	0.110		
12 <i>Lateolabrax japonicus</i>	0.124	0.121-0.131	0.124-0.128	0.128	0.128	0.128	0.127	0.138	0.128	0.149	0.152	

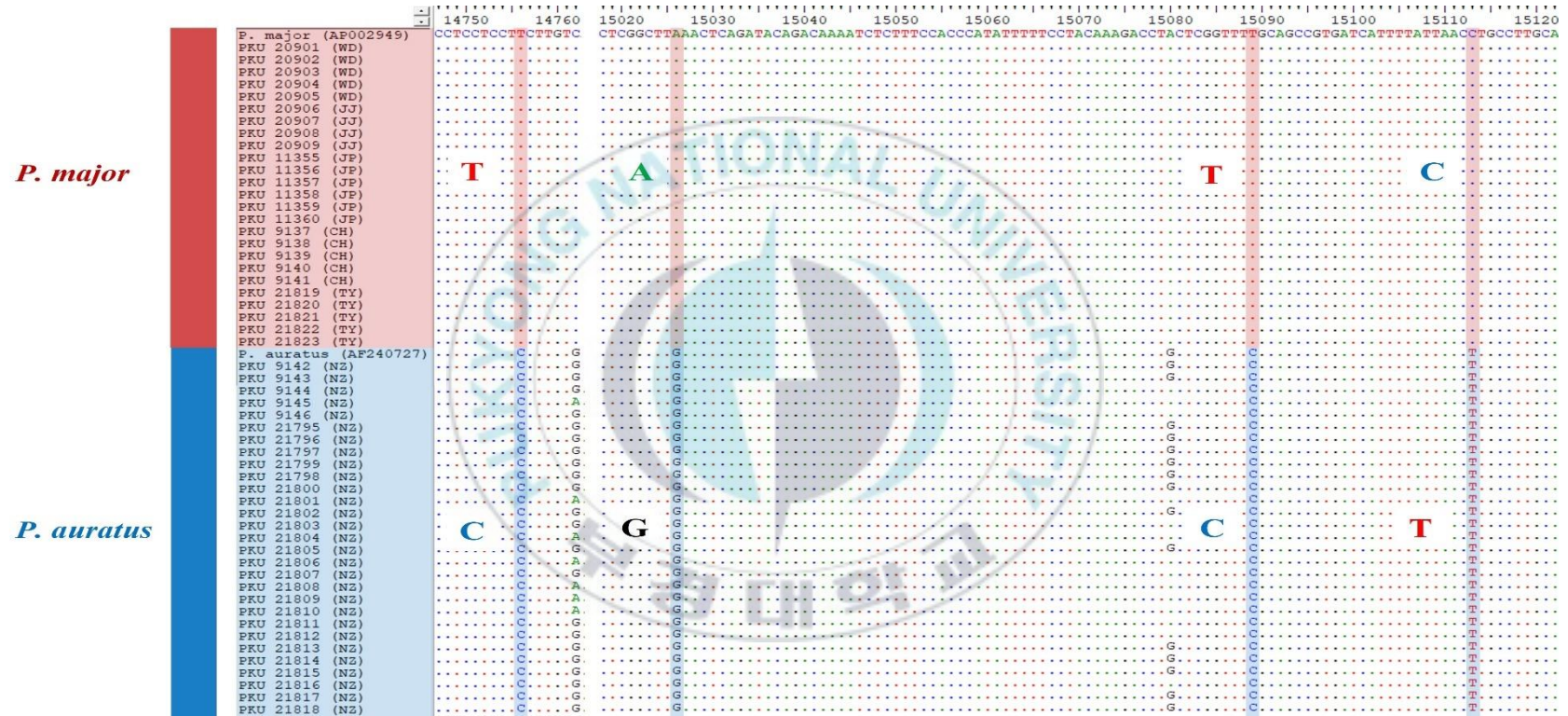


Fig. 6. Single Nucleotide Polymorphism (SNP) based on mtDNA cytochrome *b* sequences between *Pagrus major* and *P. auratus*.

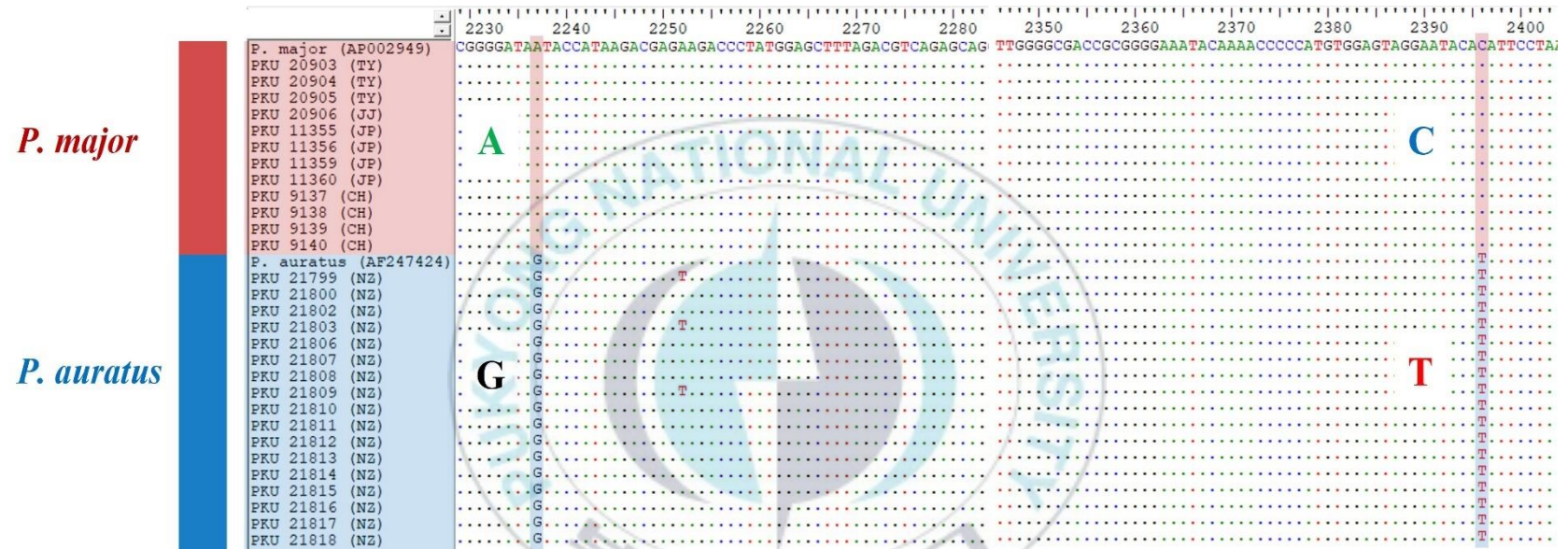


Fig. 7. Single Nucleotide Polymorphism (SNP) based on mtDNA 16S rRNA sequences between *Pagrus major* and *P. auratus*.

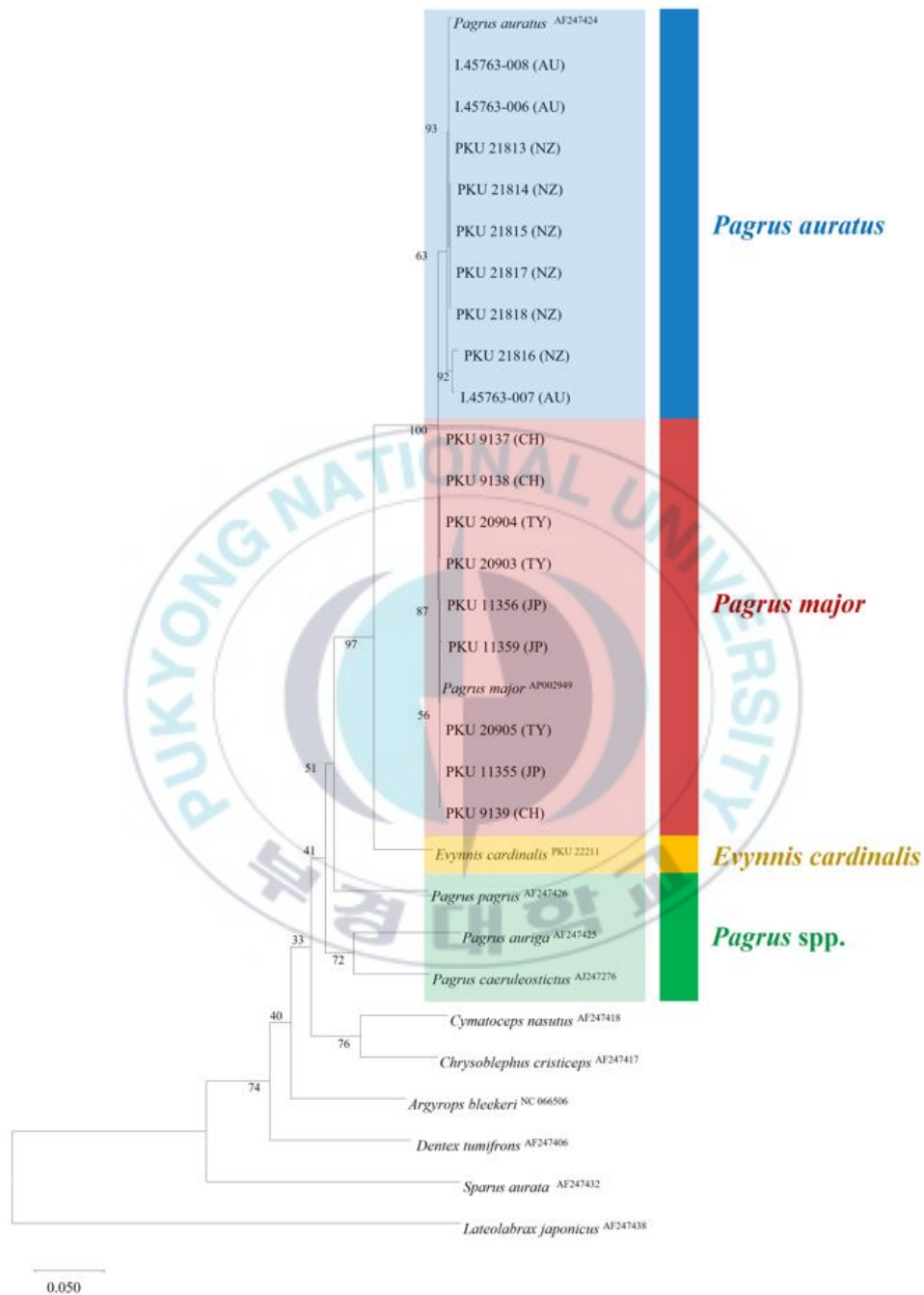


Fig. 8. Maximum-likelihood tree based on mtDNA cytochrome *b* and 16S rRNA sequences. The constructed by 1,000 bootstrap replications. Scale indicate genetic sequences tree a distance of 0.05.

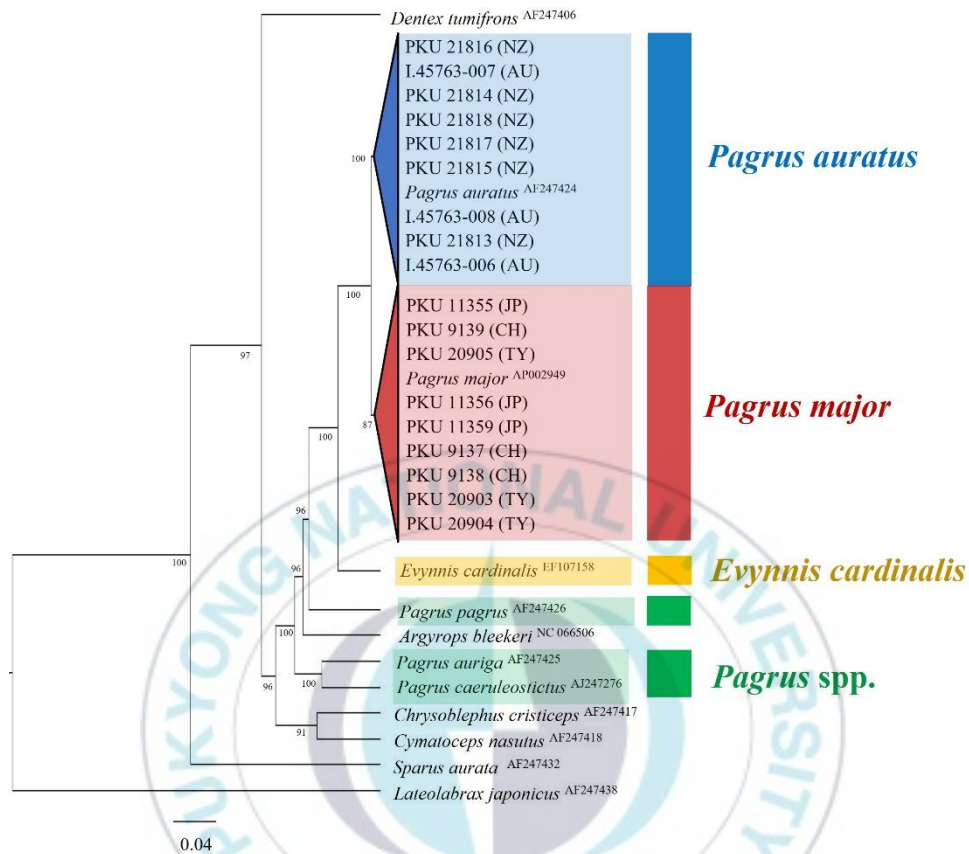


Fig. 9. Bayesian inference tree based on mtDNA cytochrome *b* and 16S rRNA sequences. The constructed by 1,000 bootstrap replications. Scale indicate genetic sequences tree a distance of 0.02.

2. 형태분석

1) 외부형태 형질

*Pagrus*속의 외부형태를 비교하기 위하여 참돔 13개체, 금색돔 18개체, *P. pagrus* 6개체를 분석에 이용하였다. 3종의 계수형질에서는 유의한 차이는 크게 보이지 않았으나, 상횡열린(Scales above lateral line)을 비교하였을 때, 참돔과 금색돔 7개, *P. pagrus* 5-6개로 참돔과 금색돔이 더 많은 것으로 나타났다(Table 6).

계측한 값을 체장(SL)에 대한 비율로 계산하였을 때는 *Pagrus*속간에는 유의한 차이는 크게 보이지 않지만, 외집단으로 사용된 녹줄돔과의 차이는 체고(Body depth)가 녹줄돔 55.1%, *Pagrus*속 35.8-45.7%로 녹줄돔이 *Pagrus*속보다 높다. 눈에서 등지느러미 기점까지의 거리(Eye-Origin of dorsal fin)가 녹줄돔 30.8%, *Pagrus*속 21.0-27.2%로 녹줄돔이 *Pagrus*속보다 거리가 더 멀다. 눈에서 머리까지의 거리(Eye-Head)가 녹줄돔 19.8%, *Pagrus*속 8.4-14.5%로 녹줄돔이 *Pagrus*속보다 거리가 더 멀다. 눈에서 머리 수직까지의 거리(Eye-Head vertical)가 녹줄돔 12.7%, *Pagrus*속 6.0-9.2%로 녹줄돔이 *Pagrus*속보다 거리가 더 멀다(Table 7, Fig. 10). 두장(HL)에 대한 비율로 계산하였을 때, 눈에서 등지느러미 기점까지의 거리(Eye-Origin of dorsal fin)가 참돔 73.7-84.7% (79.4%), 금색돔 74.2-83.6% (78.4%), *P. pagrus* 64.1-72.9%

(69.3%)로 참돔과 금색돔이 *P. pagrus*에 비해 거리가 더 먼 것으로 나타났다(Table 8, Fig. 11).

두 종의 머리 혹(Head bump)를 측정하기 위하여 Soft X-ray를 사용하여 참돔 13개체, 금색돔 18개체를 분석에 이용하였다. 머리 혹 각도는 금색돔 $12.5\text{--}17.0^\circ$ (14.8°), 참돔 $9.6\text{--}12.3^\circ$ (10.8°)로 금색돔의 머리 혹이 참돔보다 더 발달하는 것으로 나타났다(Table 9, Fig. 12).

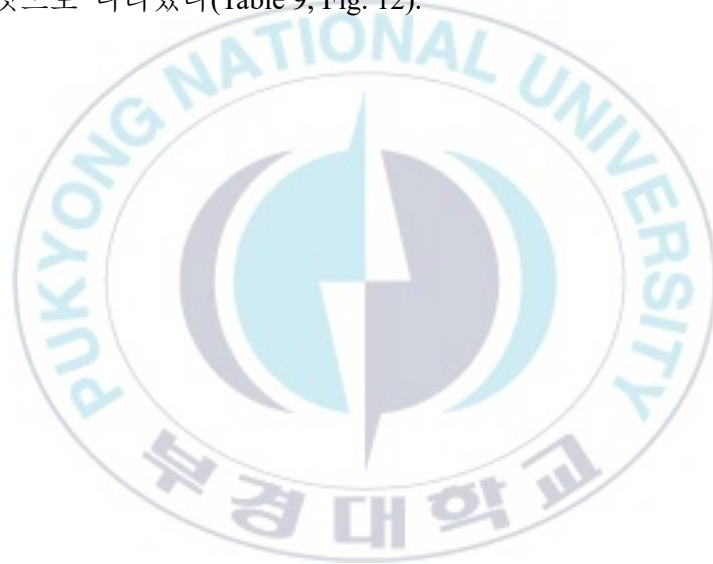


Table 6. Comparisons of meristic characters for three *Pagrus* species and *E. cardinalis*.

	<i>P. major</i>	<i>P. auratus</i>	<i>P. pagrus</i>	<i>E. cardinalis</i>
Number of specimens	13	18	6	1
Dorsal spine	12	12	12	12
Dorsal softrays	10	10	10	10
Anal spine	3	3	3	3
Anal softrays	8	8	8	9
Pectoral fin	14-16 (15)	14-16 (15)	14-16 (15)	15
Pelvic fin	6	6	6	6
Lateral line scales	54-59 (57)	54-59 (56)	54-57 (55)	58
Scales above lateral line	7	7	5-6 (5)	7

Table 7. Comparisons of measurements for three *Pagrus* species and *E. cardinalis* in Standard length.

	<i>P. major</i>	<i>P. auratus</i>	<i>P. pagrus</i>	<i>E. cardinalis</i>
Number of specimens	13	18	6	1
Total length (mm)	246.0-495.0 (358.8)	333.0-424.0 (378.6)	223.0-240.0 (230.0)	248.0
Standard length (mm)	198.0-411.0 (285.9)	379.0-268.0 (299.9)	174.0-186.0 (180.5)	187.4
Head length (mm)	62.3-120.3 (87.3)	88.7-104.3 (97.2)	55.5-60.4 (58.0)	57.2
In % of Standard length (%)				
Head length	28.9-33.2 (30.7)	26.8-34.8 (32.5)	31.3-32.8 (32.1)	30.5
Body depth	35.8-44.3 (41.9)	36.1-45.7 (41.6)	37.4-40.5 (38.5)	55.1
Upper jaw length	11.2-12.5 (11.8)	10.1-13.3 (12.4)	11.7-12.4 (12.0)	12.3
Snout length	12.0-14.3 (12.7)	10.8-14.0 (13.0)	12.1-12.8 (12.5)	13.9
Orbital diameter	5.9-8.5 (7.0)	5.6-8.4 (7.6)	7.9-8.3 (8.1)	8.3
Suborbital width	7.0-8.1 (7.5)	6.5-8.8 (7.7)	7.5-8.8 (8.2)	8.1
Interorbital width	8.9-10.0 (9.4)	7.5-10.6 (9.7)	9.8-10.3 (10.0)	9.7
Postorbital length	12.7-14.4 (13.6)	11.9-16.0 (14.4)	12.3-13.4 (12.9)	11.7
Predorsal length	40.4-45.2 (42.6)	38.2-47.4 (44.5)	41.7-43.4 (42.2)	43.5
Prepectoral length	32.8-37.2 (35.2)	27.7-39.3 (36.0)	35.7-37.7 (36.7)	34.1
Prepelvic length	33.8-38.8 (36.9)	30.0-39.4 (37.2)	37.0-38.1 (37.6)	39.8

Table 7. Continued.

Number of specimens	<i>P. major</i>	<i>P. auratus</i>	<i>P. pagrus</i>	<i>E. cardinalis</i>
In % of Standard length (%)				
Prealus length	56.4-62.0 (59.4)	49.6-61.8 (58.8)	59.9-63.5 (61.3)	62.7
Preal length	63.5-67.3 (65.7)	53.9-68.7 (64.8)	66.9-68.5 (67.4)	67.1
Nostril length	1.7-2.4 (2.0)	1.6-2.3 (2.0)	1.4-1.8 (1.6)	1.3
Dorsal fin length	47.7-54.6 (52.5)	44.3-52.5 (50.1)	52.2-56.3 (54.1)	59.2
Pectoral fin length	29.6-36.0 (33.0)	24.7-38.8 (33.9)	32.5-35.7 (34.4)	38.2
Pelvic fin length	16.1-23.1 (20.5)	18.2-23.4 (20.8)	21.4-24.2 (23.0)	26.4
Caudal peduncle depth	9.8-12.1 (11.0)	9.3-11.5 (10.8)	9.6-9.9 (9.8)	11.4
Eye-Origin of dorsal fin	22.9-26.3 (24.3)	22.3-27.2 (25.5)	21.0-23.3 (22.3)	30.8
Eye-Head	8.9-12.8 (10.7)	9.5-14.5 (11.9)	8.4-10.4 (9.5)	19.9
Eye-Head vertical	6.1-7.8 (7.0)	6.0-9.2 (7.3)	7.5-9.1 (8.0)	12.7
Eye-Preopercle	9.1-11.4 (10.0)	9.5-12.2 (11.1)	10.8-11.9 (11.2)	11.3
Snout-Preopercle	21.0-23.3 (22.2)	19.0-24.9 (23.4)	24.0-24.3 (24.1)	22.2
Snout-Nostril	9.1-11.7 (10.3)	9.4-12.1 (11.0)	9.9-11.7 (10.9)	7.7
Snout-Interorbital	11.0-13.5 (12.1)	10.6-14.5 (12.5)	11.7-11.8 (11.8)	13.0
Snout-Head	24.5-28.0 (26.3)	23.0-32.4 (28.3)	26.4-28.7 (27.4)	30.5

Table 8. Comparisons of measurements for three *Pagrus* species and *E. cardinalis* in Head length.

	<i>P. major</i>	<i>P. auratus</i>	<i>P. pagrus</i>	<i>E. cardinalis</i>
Number of specimens	13	18	6	1
Head length (mm)	62.3-120.3 (87.3)	88.7-104.3 (97.2)	55.5-60.4 (58.0)	57.2
In % of Head length (%)				
Upper jaw length	34.9-40.2 (38.5)	35.3-41.5 (38.1)	36.5-39.0 (37.5)	40.2
Snout length	37.4-45.0 (41.5)	37.5-41.9 (39.9)	36.8-40.4 (38.8)	45.4
Orbital diameter	20.0-27.7 (22.7)	21.0-24.8 (23.2)	24.4-26.0 (25.1)	27.1
Suborbital width	22.0-26.2 (24.4)	22.0-27.1 (23.7)	23.1-26.9 (25.7)	26.6
Interorbital width	29.2-32.2 (30.8)	28.2-32.6 (29.8)	30.1-31.9 (31.2)	31.8
Postorbital length	41.5-47.3 (44.3)	42.1-47.3 (44.1)	39.2-41.1 (40.2)	38.4
Nostril length	5.5-7.8 (6.6)	5.0-7.0 (6.2)	4.2-5.7 (5.1)	4.3
Eye-Origin of dorsal fin	73.7-84.7 (79.4)	74.2-83.6 (78.4)	64.1-72.9 (69.3)	100.8
Eye-Head	26.9-40.2 (35.1)	30.3-43.5 (36.7)	27.0-32.5 (29.6)	65.0
Eye-Head vertical	19.8-25.7 (22.7)	19.9-29.0 (22.6)	23.5-28.5 (24.9)	41.7
Eye-Preopercle	27.6-36.8 (32.7)	31.5-37.7 (34.2)	33.4-36.3 (34.7)	37.1
Snout-Preopercle	69.1-75.1 (72.2)	68.5-75.1 (71.9)	73.8-77.5 (75.2)	72.6
Snout-Nostril	31.3-36.7 (33.5)	30.8-37.3 (33.7)	31.1-37.4 (34.0)	25.2
Snout-Interorbital	36.8-44.1 (39.3)	34.4-43.3 (38.4)	35.7-37.6 (36.6)	42.6
Snout-Head	80.4-91.7 (85.9)	77.5-96.5 (87.1)	83.1-88.2 (85.3)	99.8

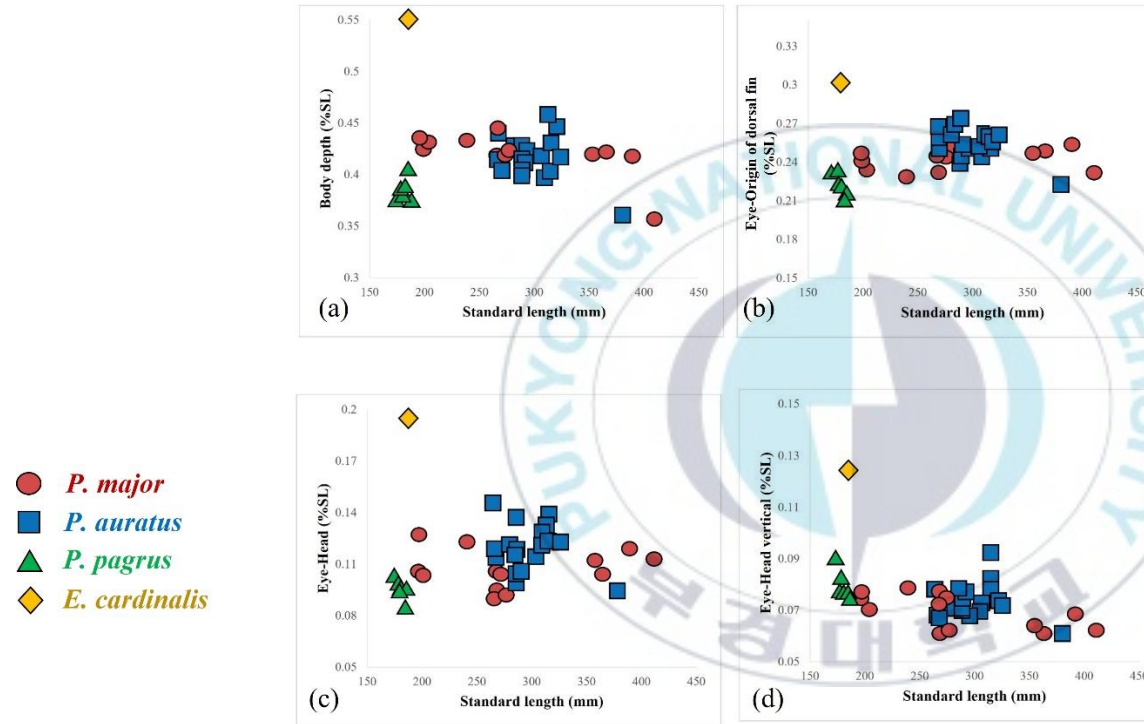


Fig. 10. Relationships between (a) Body depth (b) Eye-Origin of dorsal fin (c) Eye-Head (d) Eye-Head vertical related proportion (% of SL).

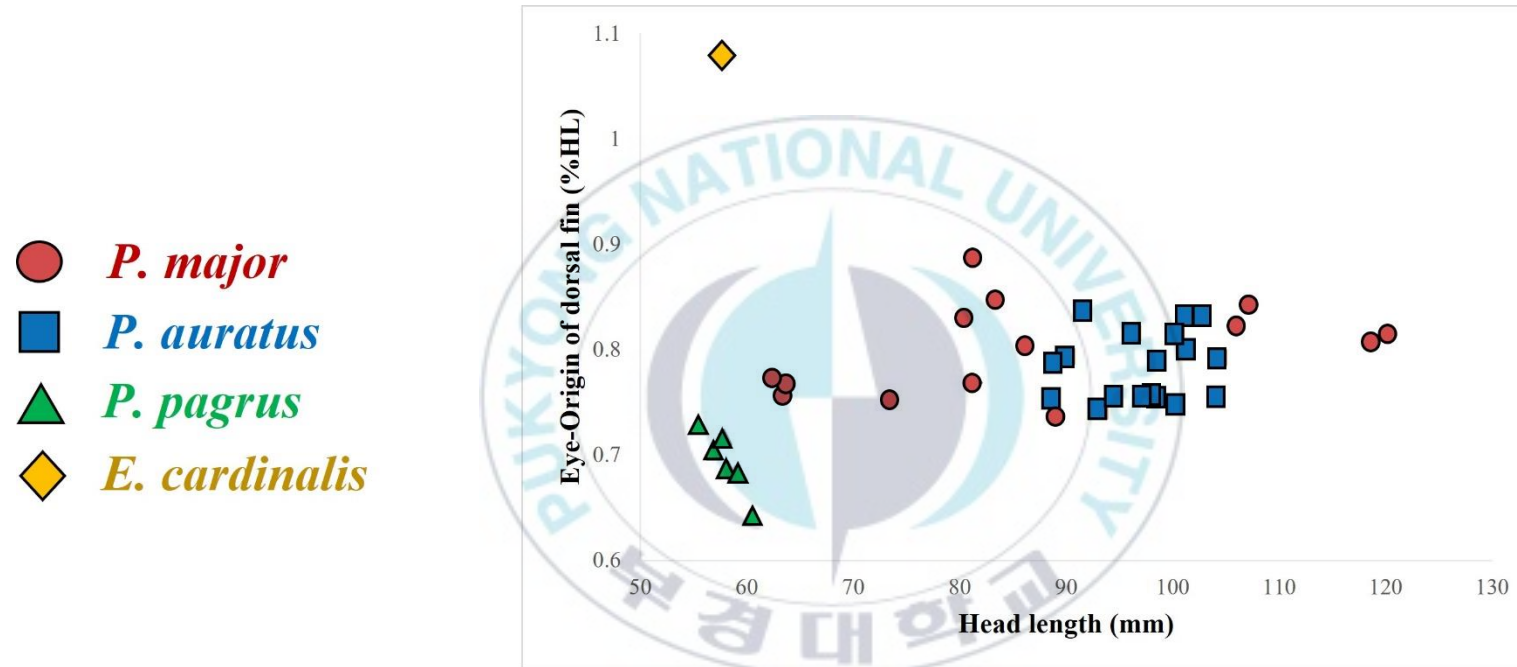


Fig. 11. Relationships between Eye-Origin of dorsal fin related proportion (% of HL).

Table 9. Comparisons of Head bump for *P. major* and *P. auratus*.

	<i>P. major</i>	<i>P. auratus</i>
Number of specimens	13	18
Head bump	9.6°-12.3° (10.8°)	12.5°-17.0° (14.8°)

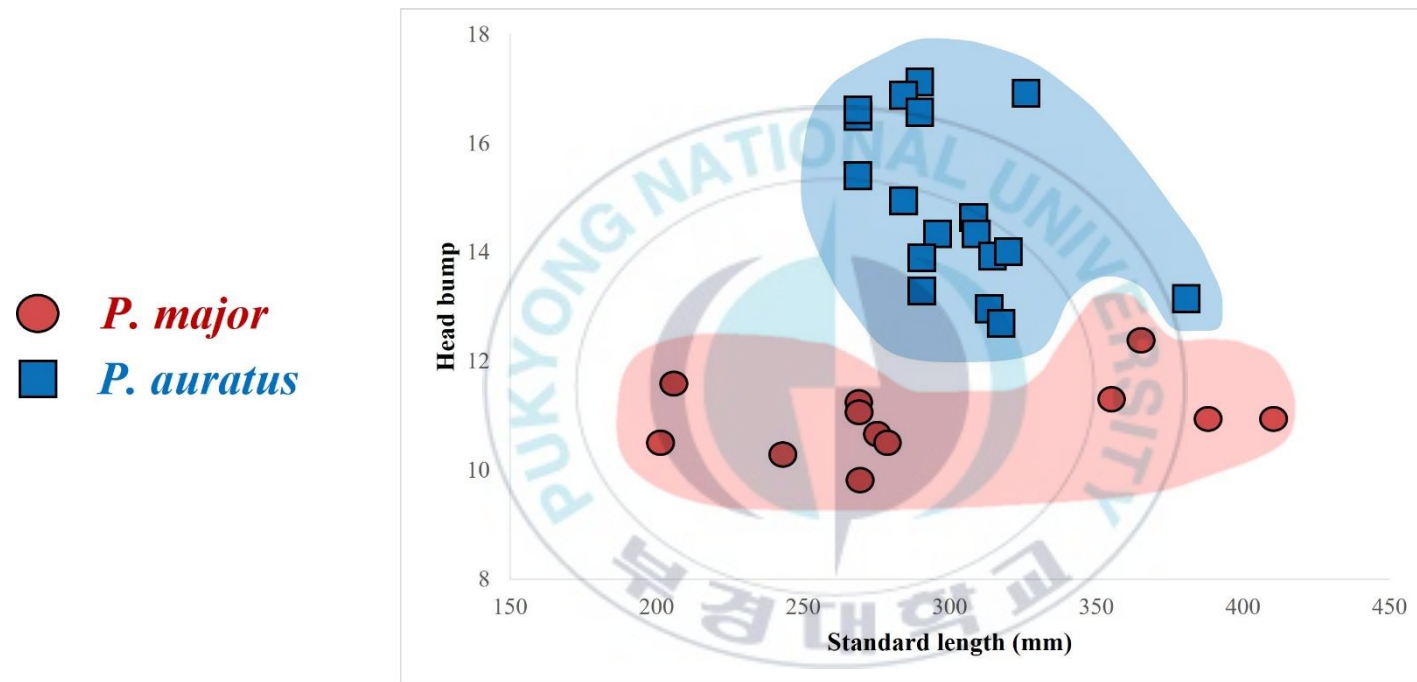


Fig. 12. Comparisons of Head bump for *P. major* and *P. auratus*.

2) 내부골격 형질

*Pagrus*속의 내부골격을 비교하기 위하여 참돔 7개체, 금색돔 6개체, *P. pagrus* 5개체를 분석에 이용하였다. 측정한 값을 두개골 길이(CL)에 대한 비율로 계산하여 나타내었다. 상후두골 폭(Supraoccipital width)이 참돔 14.6-24.4% (19.6%), 금색돔 2.2-2.7% (2.5%), *P. pagrus* 1.4-3.1% (2.1%)로 참돔이 다른 두 종에 비해 폭이 매우 넓다는 것을 알 수 있다. 상후두골 crest의 중앙 부분 폭(Supraoccipital crest-Middle point)이 참돔 2.5-5.2% (3.3%), 금색돔 5.4-6.9% (6.0%), *P. pagrus* 1.3-1.9% (1.7%)로 금색돔이 다른 두 종에 비해 폭이 매우 넓어 상후두골 crest가 발달했다는 것을 알 수 있다. 액골 길이(Frontal length)가 참돔 30.3-35.4% (32.0%), 금색돔 25.9-31.8% (29.2%), *P. pagrus* 12.0-17.5% (14.7%)로 참돔과 금색돔이 *P. pagrus*에 비해 액골 길이가 길다는 것을 알 수 있다. 액골 폭(Frontal width)이 참돔 37.7-44.2% (41.0%), 금색돔 35.9-42.1% (39.0%), *P. pagrus* 31.9-33.3% (32.6%)로 참돔과 금색돔이 *P. pagrus*에 비해 액골 폭이 더 넓다는 것을 알 수 있다. 서골 폭(Vomer width)이 참돔 15.9-18.8% (17.6%), 금색돔 16.5-19.7% (17.35), *P. pagrus* 13.1-15.4% (14.4%)로 참돔과 금색돔이 *P. pagrus*에 비해 서골 폭이 더 넓다는 것을 알 수 있다. *Pagrus*속과 녹줄돔을 비교해보면 두개골 높이(Cranium height)가 녹줄돔이 86.3%, *Pagrus*속이 66.0-79.8%로 녹줄돔이 더 높다. 또한 상후두골 crest의 첫번째 부분 폭(Supraoccipital crest-Middle point)이 녹줄돔이

10.4%, *Pagrus*속이 1.0-3.7%로 녹줄돔이 매우 폭이 넓고 발달했다는 것을 알 수 있다(Table 10, Fig. 13).

참돔과 금색돔 두 종의 두개골 골격의 형태를 비교하였을 때, 먼저 상후두골(Supraoccipital)을 비교해보면 참돔은 상대적으로 경사가 없이 완만하지만, 금색돔은 경사가 있으며 볼록하다. 상후두골 폭은 참돔은 매우 볼록하게 부풀어 있지만, 금색돔은 볼록하지 않고 편평하다. 상후두골 앞쪽 시작부분의 경계면이 참돔은 굴곡이 있지만, 금색돔은 일직선이다(Fig. 14). 또한 상후두골 crest는 참돔보다 금색돔이 더 폭이 넓다(Fig. 18). 익설골(Pterosphenoid)은 참돔은 0-2갈래로 갈라져 있으며, 표면이 매끄럽고 융합되어 있지만, 금색돔은 3갈래 이상 여러 갈래로 갈라져 있으며 구멍이 많고 표면이 날카롭다(Fig. 15). 상이골(Epiotic)은 참돔은 끝 부분이 뭉툭하지만, 금색돔은 끝부분이 상대적으로 날카롭다(Fig. 16).

*Pagrus*속의 3종(*P. major*, *P. auratus*, *P. pagrus*)의 두개골 골격의 형태를 비교하였을 때, 액골(Frontal)은 참돔과 금색돔은 볼록하지만, *P. pagrus*는 볼록하지 않다(Figs. 17-18). 상후두골 crest를 비교해보면 *P. pagrus*는 금색돔보다 상대적으로 폭이 좁은 참돔에 비해서도 폭이 좁고 두 종과 비교하였을 때 융기가 되어 있지 않다(Fig. 18). 비골(Nasal)은 참돔과 금색돔은 비골 윗부분이 볼록하지만, *P. pagrus*는 비골 윗부분이 오목하고 매끄럽다(Fig. 19).

Table 10. Comparisons of measurements for three *Pagrus* species and *E. cardinalis* in Cranium length.

	<i>P. major</i>	<i>P. auratus</i>	<i>P. pagrus</i>	<i>E. cardinalis</i>
Number of specimens	7	6	5	1
Cranium length (mm)	58.0-89.4 (67.0)	69.6-81.9 (76.7)	44.4-47.6 (45.5)	47.4
In % of Cranium length				
Cranium width	52.2-61.2 (56.6)	47.5-52.2 (50.5)	52.2-54.6 (53.7)	54.7
Cranium height	69.8-78.4 (74.4)	67.8-79.8 (71.9)	66.0-70.8 (68.8)	86.3
Supraoccipital length	51.4-59.7 (56.2)	49.2-53.2 (51.4)	54.7-58.5 (56.4)	60.6
Supraoccipital width	14.6-24.4 (19.6)	2.2-2.7 (2.5)	1.4-3.1 (2.4)	6.0
Supraoccipital height	34.4-42.8 (39.0)	35.7-42.3 (39.6)	34.1-35.7 (34.8)	38.5
Supraoccipital crest-First point	1.3-2.1 (1.7)	1.5-3.7 (2.4)	1.0-2.0 (1.3)	10.4
Supraoccipital crest-Middle point	2.5-5.2 (3.3)	5.4-6.9 (6.0)	1.3-1.9 (1.7)	5.3
Supraoccipital crest-End point	1.3-2.6 (1.9)	2.0-3.8 (2.9)	1.4-2.0 (1.6)	3.5
Frontal length	30.3-35.4 (32.0)	25.9-31.8 (29.2)	12.0-17.5 (14.7)	28.8
Frontal width	37.7-44.2 (41.0)	35.9-42.1 (39.0)	31.9-33.3 (32.6)	41.7
Vomer width	15.9-18.8 (17.6)	16.5-19.7 (17.3)	13.1-15.4 (14.4)	15.7

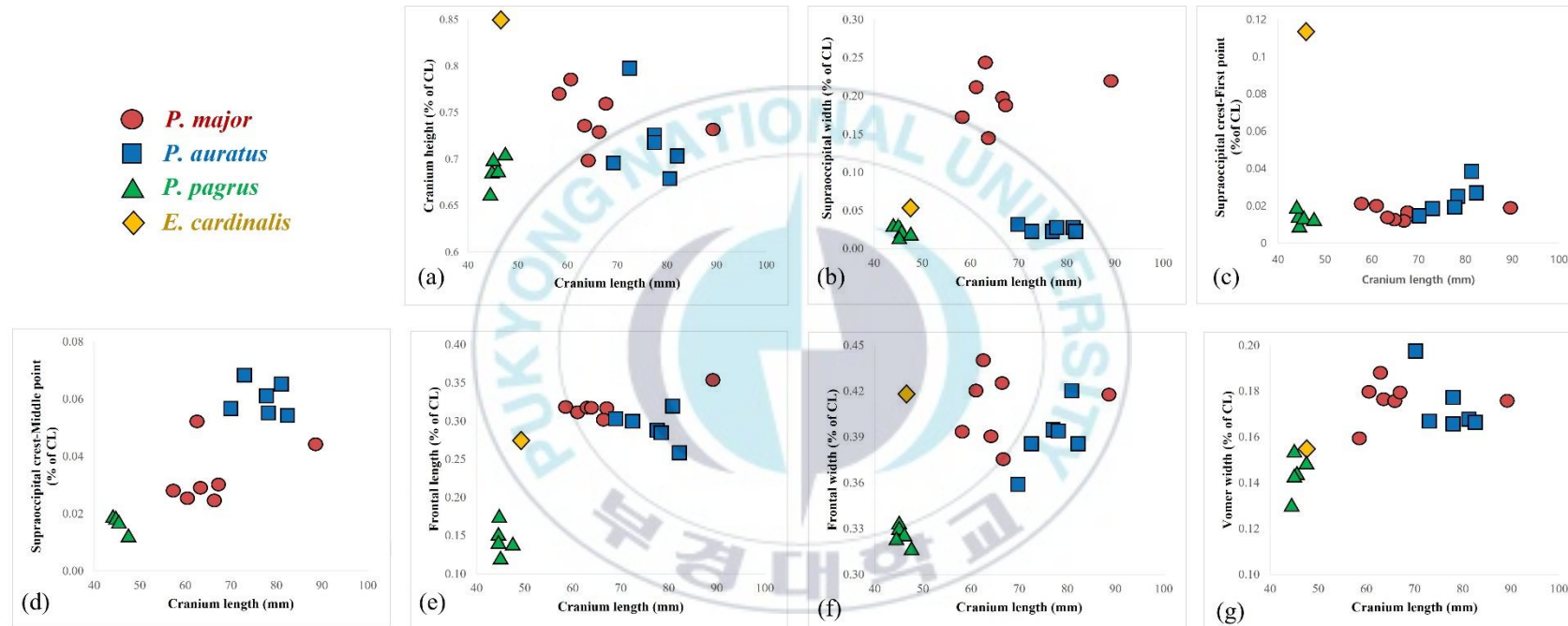


Fig. 13. Relationships between (a) Cranium height (b) Supraoccipital width (c) Supraoccipital crest-First point (d) Supraoccipital crest-Middle point (e) Frontal length (f) Frontal width (g) Vomer width related proportion (% of CL).

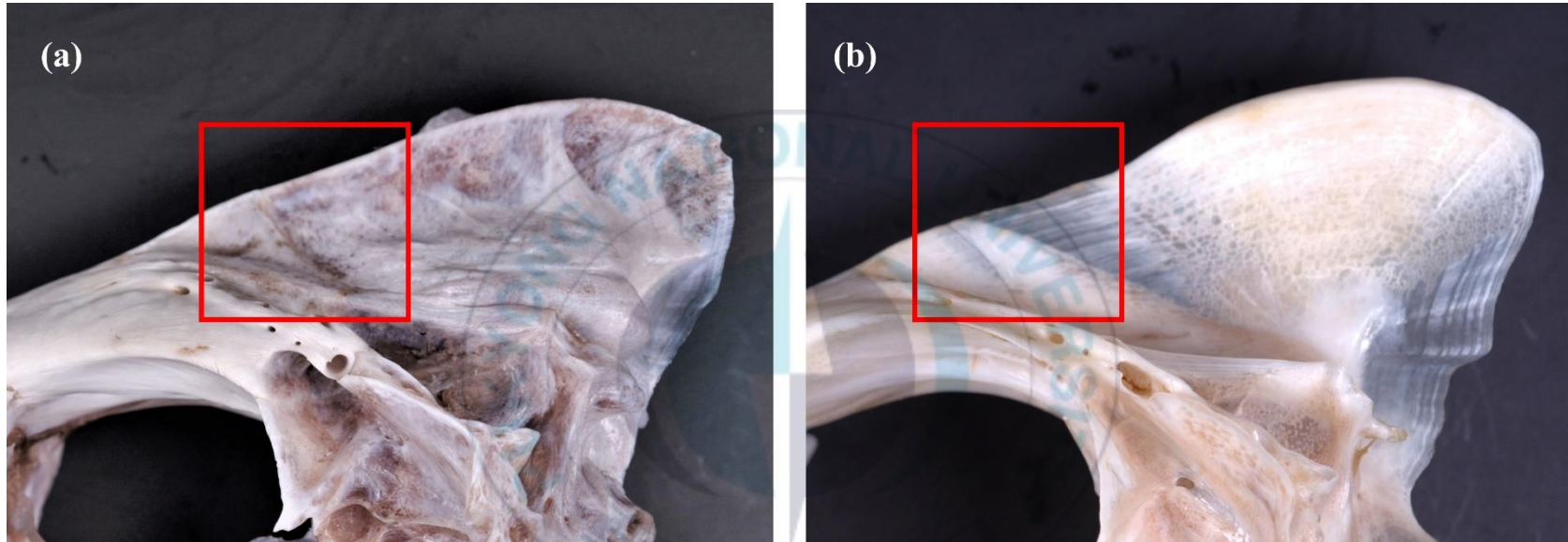


Fig. 14. Supraoccipital interface anterior part comparison of (a) *P. major* and (b) *P. auratus*.

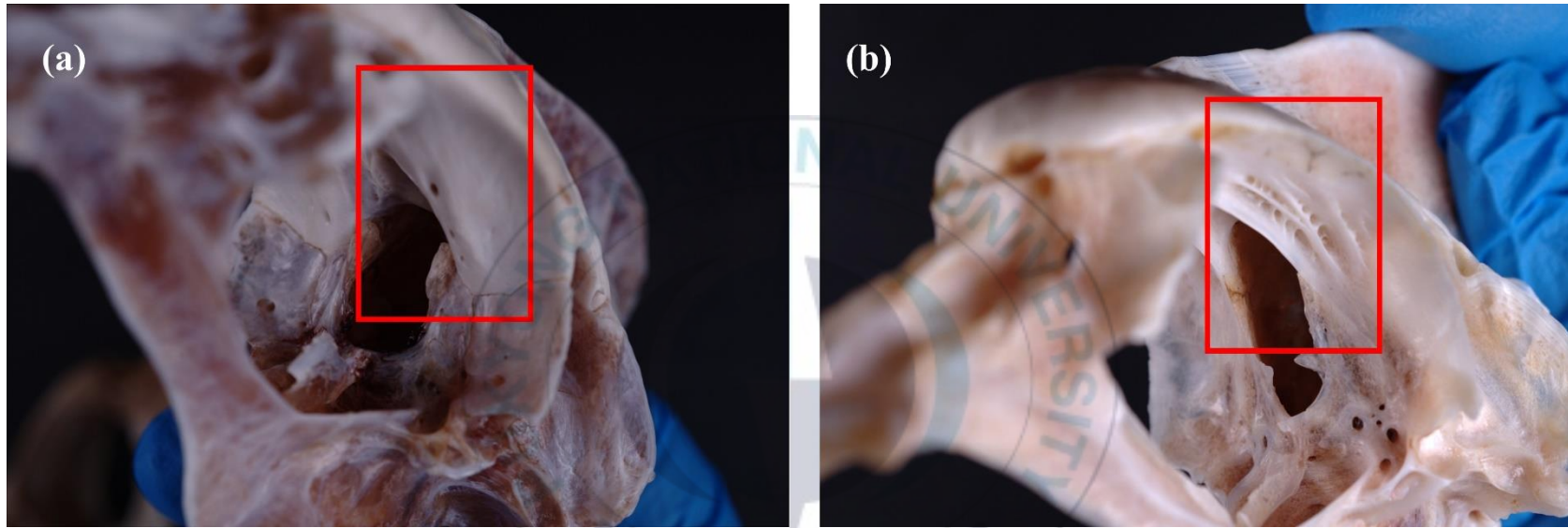


Fig. 15. Pterosphenoid comparison of (a) *P. major* and (b) *P. auratus*.

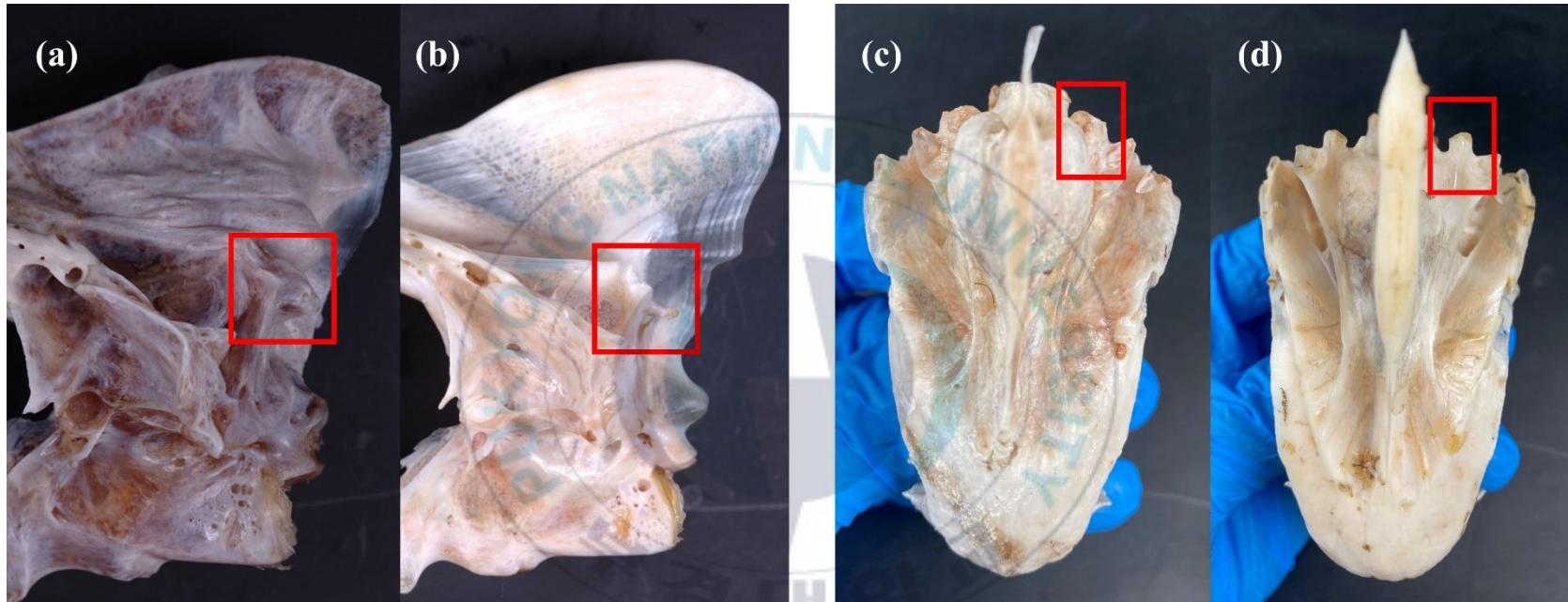


Fig. 16. Epiotic lateral comparison of (a) *P. major* and (b) *P. auratus*. Epiotic upper comparison of (c) *P. major* and (d) *P. auratus*.

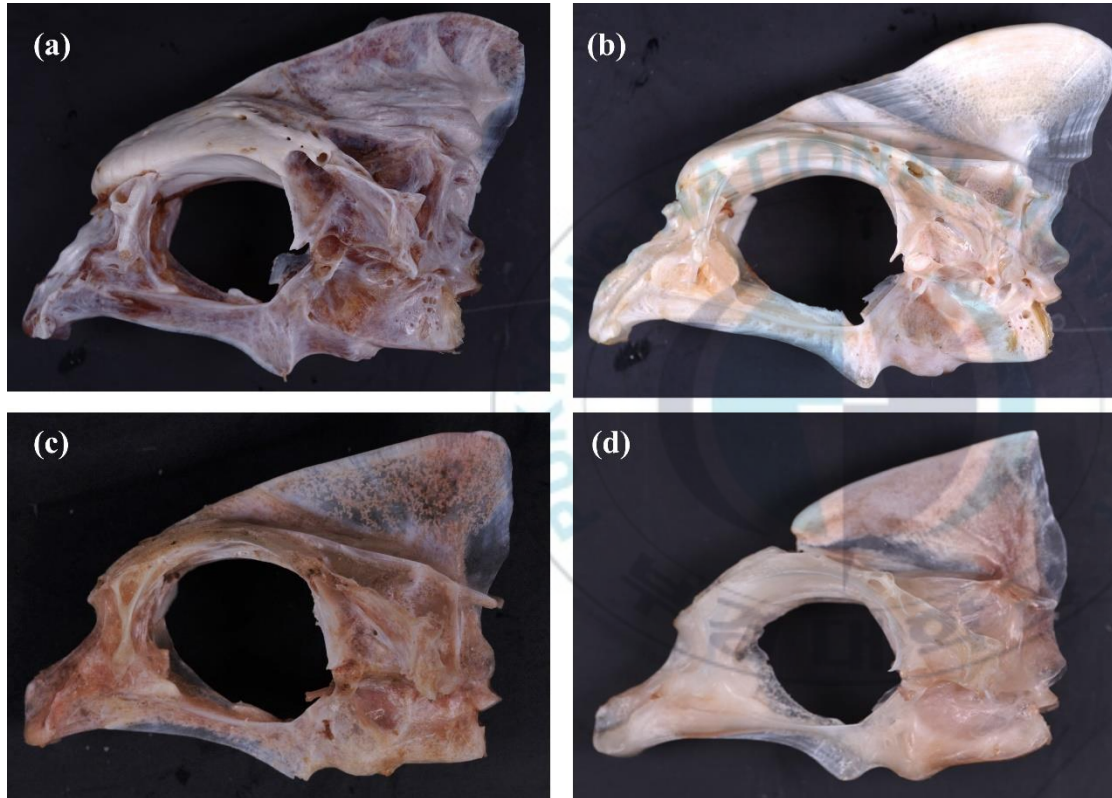


Fig. 17. Cranium lateral comparison of (a) *P. major* (b) *P. auratus* (c) *P. pagrus* (d) *E. cardinalis*.

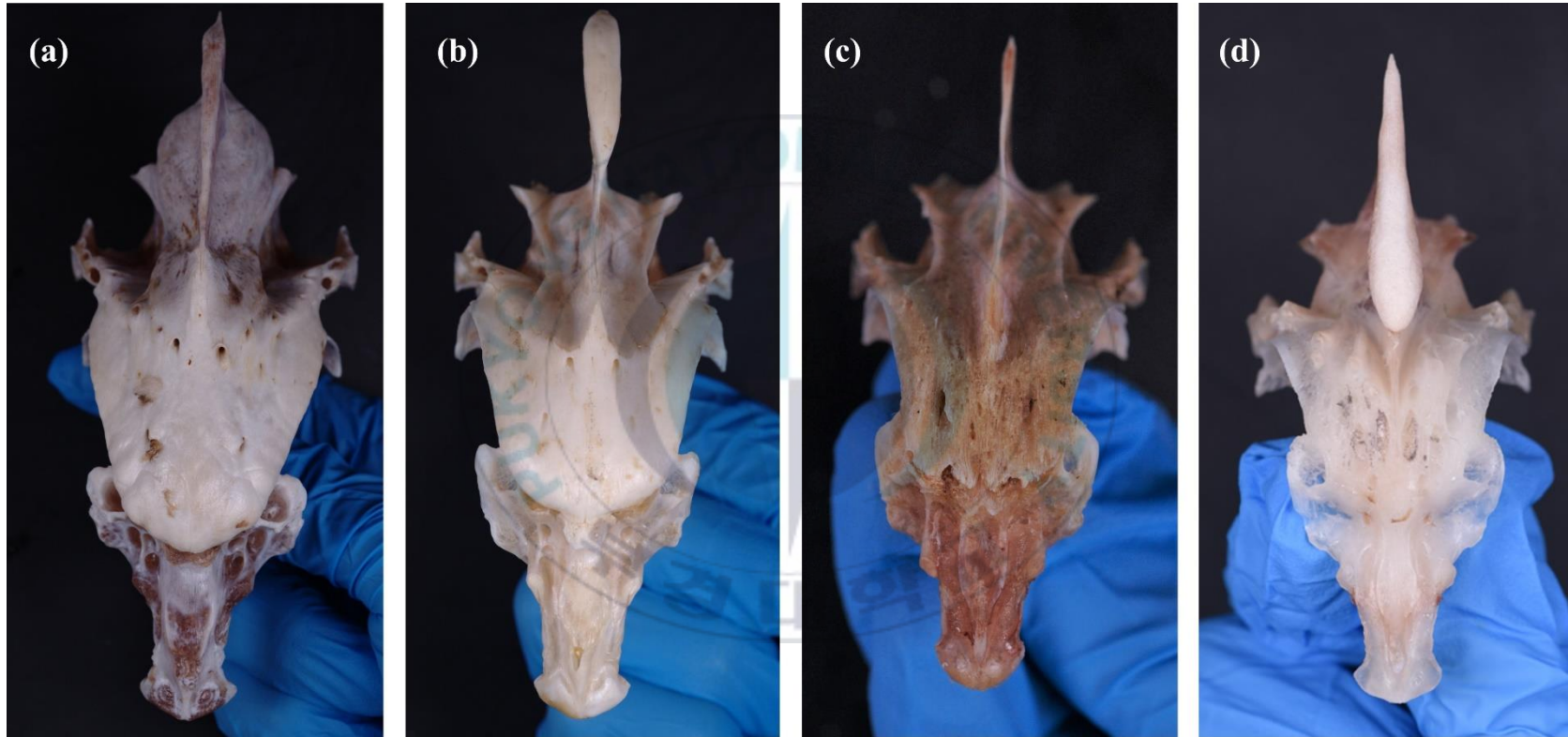


Fig. 18. Cranium frontal comparison of (a) *P. major* (b) *P. auratus* (c) *P. pagrus* (d) *E. cardinalis*.

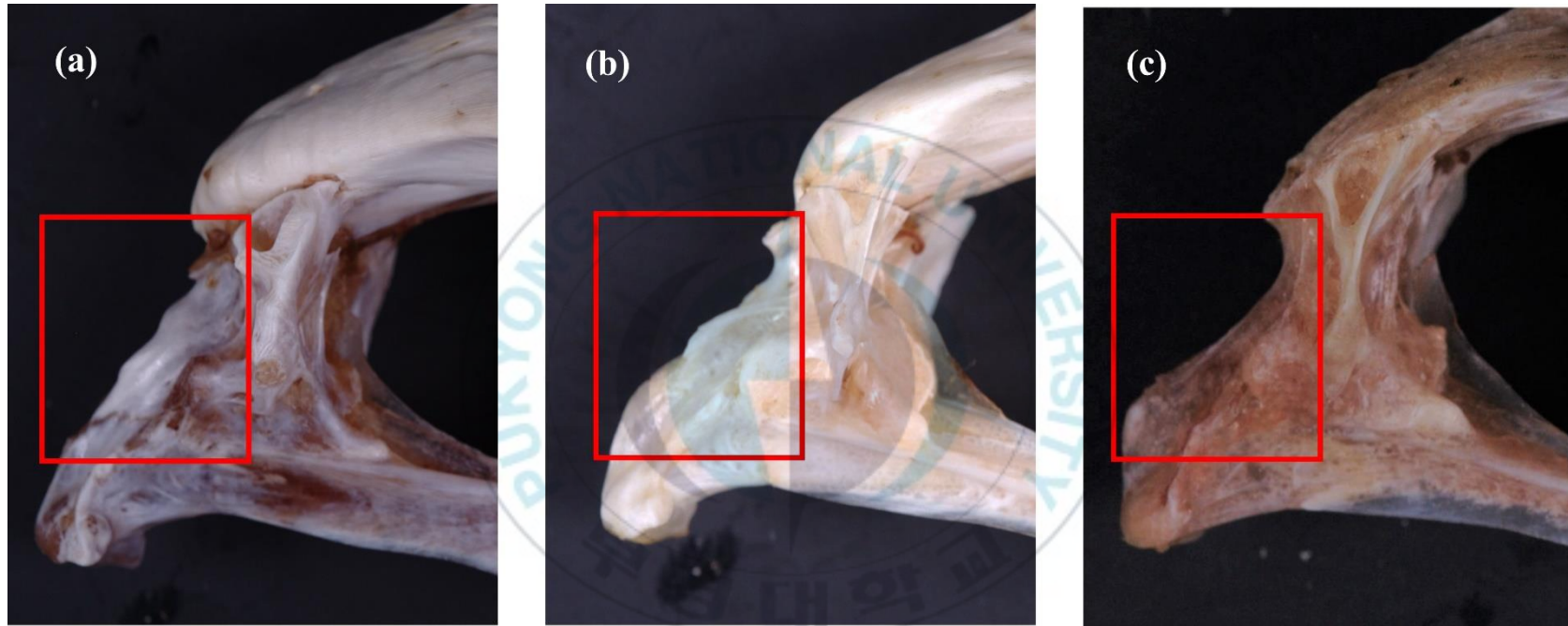


Fig. 19. Nasal comparison of (a) *P. major* (b) *P. auratus* (c) *P. pagrus*.

IV. 고 찰

본 연구에서는 북서태평양의 온대해역에 서식하는 참돔과 남서태평양의 온대-아열대해역에 서식하는 금색돔의 형태 및 분자연구를 기반으로 두종의 관계와 상위분류군의 위치를 새롭게 제안하고자 한다. 본 연구 결과, *Pagrus*속이 다계통을 나타내며 이전의 Orrell and Carpenter (2004)과 Chiba et al. (2009)의 연구결과를 지지하였으며, 참돔과 금색돔은 *Pagrus*속의 모식종(type species)인 *Pagrus pagrus*와 확연히 구분됨을 확인하였다 (Figs. 5, 8-9). 하지만 도미과의 복잡한 진화 계통관계를 완전히 해결하려면 전세계 도미과 어류를 대상으로 한 포괄적인 계통분류학적 연구를 바탕으로 새로운 분류체계의 제안이 이루어져야 할 것이다.

1. *Chrysophrys*속의 부활

분자계통학적 연구 결과 Mitochondrial DNA cytochrome *b* 영역의 유전거리를 비교해보면 참돔과 금색돔은 종간 1.1-2.0%의 차이를 보여 매우 가까운 유연관계를 보이며, 종내 참돔 0.0-0.6%, 금색돔 0.0-1.5%의 차이를 보였다(Table 4). 16S rRNA영역에서 유전거리를 비교해보면 참돔과 금색돔은 종간 0.6-1.4%의 차이를 보여 매우 가까운 유연관계를 보인다(Table 5). 두 종의 종간 변이는 종내 변이보다 높았지만 다른 종으로 간주될 만큼 높지는 않았다. Tabata and Taniguchi (2000)의 mtDNA Control region 영역에서 DNA direct sequencing 분석에 의한 Nucleotide sequence divergence의 차이가 일본, 동중국해의 참돔과 호주, 뉴질랜드의 금색돔의 종간 값의 범위는 3.0-4.0%이고, 종내 값의 범위는 참돔 2.7-2.8%, 금색돔 2.3-3.1%이다. 유전적 차이는 종간 수준에서 낮았지만 종내 수준에서는 높기 때문에 아종으로 볼 수 있다고 하였다. 하지만 본 연구 결과 NJ tree, ML tree, BI tree의 계통도를 통해 두 종은 유전거리가 가까움에도 불구하고 명확하게 구분되었다(Figs. 5, 8-9). 또한 본 연구에서는 두 종을 구분 지을 수 있는 Single Nucleotide Polymorphism (SNP)을 cytochrome *b* 영역에서 4개, 16S rRNA영역에서 2개를 발견하였다(Figs. 6-7). 이는 두 종이 오랜 기간 유전적 흐름이 끊겨 서로 다른 유전적 특성을 가지게 된 것으로 사료된다.

본 연구의 NJ tree, ML tree, BI tree의 계통도는 *Pagrus*속이 단계통이 아닌 다계통을 이루고 있다(Figs. 5, 8-9). cytochrome *b* 영역과 16S rRNA영역에서 유전거리를 비교해보면 참돔과 금색돔은 동속의 3종과 같은 속임에도 불구하고 종간 각각 13.5-17.1%, 2.6-5.0%의 큰 차이를 보여 먼 유연관계를 보인다. 특히 참돔과 금색돔이 녹줄돔(*Evynnis cardinalis*)과 밀접하게 군집되어 있고, 다음으로 *P. pagrus*와 군집되어 있다. Chiba et al. (2009)의 분자계통 연구에서도 마찬가지로 참돔과 금색돔이 *Pagrus*속과 같은 Pagrinae 아과의 *Evynnis*속과 가까운 유연관계를 보이는 반면, *P. pagrus*는 Pagrinae 아과가 아닌 Pagellinae아과인 *Pagellus*속의 일부 어류(*Pagellus bellottii*, *P. erythrinus*)와 가까운 유연관계를 보이며 본 연구 결과를 지지해준다. 형태학적으로도 분명하게 다름에도 불구하고, 분자계통학적으로는 *Pagrus*속 어류가 단계통이 아닌 다계통을 보여주며 분류학적으로 문제가 있음을 보여준다. 또한 본 연구에서 *Pagrus*속 중 같은 clade를 형성하는 2종(참돔, 금색돔)은 태평양에 서식하는 반면, 다른 clade를 형성하는 3종(*P. pagrus*, *P. auriga*, *P. caeruleostictus*)은 지중해, 대서양에 서식한다(Harris and McGovern, 1997; Tabata and Taniguchi, 2000; Pajuelo et al., 2006; Blanco et al., 2015; Ismail et al., 2018). 분자계통연구에서는 포함되지 않았던 1종(*P. africanus*) 역시 대서양에 서식하므로 참돔과 금색돔은 지리적으로도 *Pagrus*속과 분리됨을 알 수 있다.

형태분석 결과 외부형태 측정 형질에서는 두 종을 구분 지을 수 있는 유의한 차이가 발견되지 않았다. Akazaki (1962), Paulin (1990), Tabata and Taniguchi (2000) 연구에서도 두 종의 유의미한 외부형질 차이를 제시하지 못했다. 하지만 Soft X-ray 분석을 통해 머리 폭이 금색돔(12.5-17.0°)이 참돔(9.6-12.3°)보다 더 발달한 것으로 나타나 마찬가지로 Tabata and Taniguchi (2000)의 연구 결과를 지지하였다(Table 9, Fig. 12). 어린 시기때는 이 차이가 명확하지 않을 수 있지만, 성장함에 따라 머리 폭이 증가하기 때문에 성장한 어류에서는 더 차이가 뚜렷해질 것이다(Scott et al., 1974; Grant, 1987). 두개골의 형태를 비교해본 결과 두 종을 구분 지을 수 있는 형질을 발견하였다. 두개골 길이(CL)에 대한 비율로 계산하였을 때, 상후두골 폭(Supraoccipital width)이 참돔(19.6%)이 금색돔(2.5%) 보다 더 넓어 참돔의 상후두골 폭이 금색돔보다 팽창되었다. Yasuda and Mizuguchi (1969)와 MacDonald (1980)의 연구에서도 참돔의 상후두골 폭이 팽창되어서 다른 종들과 뚜렷하게 구분됨을 보여주었다. 또한 이전의 연구 결과 외에 상후두골, 익설골, 상이골에서 새롭게 구분할 수 있는 분류형질을 발견했다. 상후두골 crest의 중앙 부분 폭(Supraoccipital crest-Middle point)이 참돔(3.3%)보다 금색돔(6.0%)이 넓었으며, 참돔은 상후두골의 경사가 없이 완만하지만, 금색돔은 경사가 있어 볼록하다. 또한 참돔은 상후두골의 시작부분 경계면에 굴곡이 있지만, 금색돔은 굴곡 없이 일직선 모양이다.

익설골(Pterosphenoid)은 참돔은 0-2갈래로 갈라져 있으며 표면이 매끄럽고 융합되어 있지만, 금색돔은 3갈래 이상 여러 갈래로 갈라져 있으며 구멍이 많고 표면이 날카롭다. 상이골(Epiotic)은 참돔은 끝 부분이 뭉툭하지만, 금색돔은 상대적으로 날카롭다. 이러한 두 종간의 골격학적 형질차이를 근거로 두 종이 별종임을 제안하고자 한다.

참돔과 금색돔은 이전에 *Chrysophrys*속으로 사용하였지만, Paulin (1990)에 의해 *Pagrus*속으로 동속이명 처리되었다. 하지만 본 연구 결과를 통해 참돔과 금색돔이 *Pagrus*속의 모식종인 *P. pagrus*와 비교하였을 때 구분이 되므로, 두종이 *Pagrus*속이 아님을 알 수 있다. Gommon et al. (2008)은 분자 계통 결과와 지리적 격리를 근거로 금색돔이 *Pagrus*속이 아닌 Paulin (1990)에 의해 동속이명 처리된 *Chrysophrys* 속명에 다시 포함되어야 한다고 주장하여 *Chrysophrys* 속명의 부활을 제안하였다. 이후, 남서태평양에 서식하는 금색돔은 *Chrysophrys* 속명을 따라 *C. auratus*로 사용되어 오고 있으나(Gomon et al., 2008; Parsons et al., 2014; Bertram et al., 2022; Oosting et al., 2023), 북서태평양에 서식하는 참돔은 여전히 *Pagrus major*로 사용되어 오고 있다(Dawood et al., 2016; Kim et al., 2020; Takakuwa et al., 2022; Kato, 2023). 따라서 본 연구에서는 *Chrysophrys*속의 부활을 통해, 참돔의 학명을 *Pagrus major*에서 *Chrysophrys major*로 변경할 것을 제안하고자 한다.

본 연구에서는 *Chrysophrys*속 2종(참돔, 금색돔)과 *Pagrus*속 1종(*P. pagrus*)의 형태 특징을 비교한 결과, 두장(HL)에 대한 비율로 계산하였을 때 눈에서 등지느러미 기점까지의 거리(Eye-Origin of dorsal fin)가 참돔과 금색돔(73.7-84.7%)이 *P. pagrus* (64.1-72.9%)에 비해 거리가 더 멀다(Table 8, Fig. 14). 두개골 길이(CL)에 대한 비율로 계산하였을 때 액골의 길이(Frontal length)가 참돔과 금색돔(25.9-35.4%)이 *P. pagrus* (12.0-17.5%)에 비해 길이가 길다. 액골의 폭(Frontal width)이 참돔과 금색돔이(35.9-44.2%) *P. pagrus* (31.9-33.3%)에 비해 폭이 더 넓다. Yasuda and Mizuguchi (1969) 연구에서도 *Chrysophrys*속 3종(*C. major*, *C. unicolor*, *C. auratus*)과 *Pagrus*속 3종(*P. pagrus*, *P. africanus*, *P. laniarius*)의 두개골을 비교하여 두 속을 구별하기에 충분하다고 생각하는 차이점으로 *Chrysophrys*속의 상후두골 융기, 액골의 불룩함을 제안한바 있으며, 본 연구의 결과와도 잘 일치하였다. Paulin (1990)과 MacDonald (1980)는 상후두골 crest (Supraoccipital crest)의 융기와 액골(Frontal)의 차이가 중간 분류형질로 타당하지 않다고 했으나 본 연구에서는 뚜렷한 차이를 나타냄에 따라 분류형질로서의 타당성을 입증했다. 마찬가지로 Akazaki (1962)의 연구에서도 참돔과 *P. pagrus*의 두개골에서 상후두골과 액골의 차이를 나타냄에 따라 본 연구 결과를 지지하였다(Fig. S5). 본 연구에서는 이전의 연구 결과 외에 두속을 구분 지을 수 있는 새로운 분류형질을 발견했다. 서골 폭(Vomer width)이 참돔과

금색돔(15.9-19.7%)이 *P. pagrus* (13.1-15.4%)에 비해 폭이 더 넓으며(Table 10, Fig. 13), 비골(Nasal) 윗부분이 참돔과 금색돔은 블록하며, *P. pagrus*는 오목하고 매끄러운 점에서 두 속이 잘 구분되었다(Fig. 19).

따라서 분자계통연구를 바탕으로 *Pagrus*속 어류 중 북서태평양에 서식하는 참돔과 남서태평양에 서식하는 금색돔은 별개의 clade를 형성하여 별속으로 간주되어야 하고, 비록 두 종과 *Pagrus*속 1종 사이의 제한적인 정보이긴 하지만, 두 속을 명확히 구분할 수 있으므로 참돔과 금색돔은 *Pagrus*속이 아닌 *Chrysophrys*속에 포함시키는 것이 타당하다. 향후 도미과 어류의 다양한 종들을 대상으로 상기 골학적 차이를 보이는 형질 중심으로 좀더 포괄적인 비교해부학적 연구가 필요할 것으로 사료된다.

Genus *Chrysophrys* Qaoy & Gaimard, 1824 (국명: 참돔속)

Chrysophrys Qaoy & Gaimard, 1824 (type species: *Chrysophrys unicolor* Quoy & Gaimard, 1824 = *Labrus auratus* Forster, 1801)

Description: 꼬리지느러미 가장자리는 검은색 테두리가 있으며, 하엽의 끝부분은 흰색이다. 액골이 볼록하고, 상후두골 crest가 융기되어 있으며, 비골 윗부분이 볼록하다. 태평양에 서식하며, 전 세계적으로 2종이 알려져 있다(Gomon et al., 2008).

Remarks: Akazaki (1962)는 참돔, 금색돔, *Pagrus pagrus*를 조사하여 이 세 종을 *Pagrus* 속에 분류하고 *Chrysophrys* 속을 junior synonym로 간주해야 한다고 하였다. 이후, Paulin (1990)에 의해 *Chrysophrys auratus*, *Chrysophrys major* 두 종이 *P. pagrus*와 골격학적 유사성으로 인해 *Pagrus*속으로 재분류되었다. 즉, *Chrysophrys* 속의 모식종인 *C. auratus*가 재분류됨에 따라 *Chrysophrys* 속은 동속이명 처리되었다. Gomon et al. (2008)은 Orrell & Carpenter (2004)의 분자 계통 연구 결과에서 *Pagrus*속의 다계통을 근거하여 *Chrysophrys* 속이 부활되어야 한다고 주장하였다. 본 연구 결과에서도 *Chrysophrys* 속의 2종과 *Pagrus* 속의 1종의 외부형태 및 두개골 골격형태를 비교하였을 때, 다음과 같은 7가지 특징으로 뚜렷하게 구분된다. [*C. major*, *C. auratus* vs. *P. pagrus*; 눈에서 등지느러미 첫번째 가시까지의 거리(Eye-

Origin of dorsal fin), 상대적으로 멈(73.7-84.7%) vs.. 가까움(64.1-72.9%);
액골(Frontal), 길이가 상대적으로 김(25.9-35.4%) vs. 짧음(12.0-17.5%); 폭이
넓음(35.9-44.2%) vs. 좁음(31.9-33.3%), 볼록함 vs. 볼록하지 않음; 서골
폭(Vomer width), 넓음(15.9-19.7%) vs. 좁음(13.1-15.4%); 상후두골 crest
(Supraoccipital crest), 융기되어 있음 vs. 융기되어 있지 않음; 비골(Nasal),
윗부분이 볼록함 vs. 오목하고 매끄러움].

***Chrysophrys auratus* (Forster, 1801)** (국명: 금색돔) (Fig. 20)

Labrus auratus Forster in Bloch & Schneider, 1801:266 (New Zealand)

Chrysophrys unicolor Quoy & Gaimard, 1824:299 (Australia)

Pagrus auratus (Forster, 1801): Akazaki, 1962:162 (New Zealand); Paulin, 1990:261
(Australia); Hauser et al., 2002:11742 (New Zealand)

Chrysophrys auratus: Kuitert, 1993:193 (Australia); Gomon et al., 1994:600 (Australia);
Gomon, 2008:589 (Australia); Parsons et al., 2014:256 (New Zealand)

Material examined: PKU 9142-9146, 2013.06.21, 뉴질랜드; PKU 21795-21807,
2021.08, 뉴질랜드; PKU 21808-21818, 2022.07.22, 뉴질랜드; I.45763.006-008,
2011.11.20, 호주 시드니.

Description: 몸은 긴 타원형이며 체고가 높은 난형이고 측편되어있다. 성장할수록 머리의 윗부분이 볼록해진다. 양 턱의 길이는 비슷하다. 주둥이는 둥글다. 뺨에 6~8줄의 비늘이 있다. 송곳니 뒤쪽의 이빨은 가늘고 날카로우며, 양쪽 턱에는 2~3열의 등근 어금니가 있다. 눈의 크기가 크며 원형이다. 앞쪽 콧구멍보다 뒤쪽 콧구멍이 크다. 안와 사이는 넓고 볼록하다. 측선은 몸의 중앙보다 위쪽에서 등의 외곽선과 평행을 이루고 있다. 꼬리지느러미는 깊게 갈라져 있다. 등지느러미 가시는 길게 신장되어 있지 않으며, 날카롭고 단단하다. 뒷지느러미 두 번째 가시가 세 번째 가시보다 약간 더 길다. 가슴지느러미는 뒷지느러미를 넘긴다.

Color: 살아있을 때, 체색은 붉은색이며 배부분은 은백색이다. 등지느러미와 가슴지느러미는 붉은색이며, 뒷지느러미와 배지느러미 가장자리는 은백색이며, 종종 푸른색을 띄기도 한다. 꼬리지느러미 가장자리는 검은색 테두리가 있으며, 하엽의 끝부분은 흰색이다. 눈 위에 푸른색 점이 존재한다. 몸의 상반부에 푸른색 반점이 불규칙하게 흩어져있다.

Distribution: 호주, 뉴질랜드 남서태평양 아열대 해역에 분포하며 수심 0~280m까지 바위가 많은 암초지역에 주로 서식한다(Gomon et al., 2008; Roboers et al., 2015).

Remarks: 본종은 뉴질랜드에서 서식하며 체색이 붉고 꼬리지느러미 가장자리가 검은색이며 뒷지느러미와 배지느러미는 흰색인 점에서 Forster (1844)가 제시한 금색돔과 일치한다. 참돔과 형태학적으로 매우 유사하고, 유전거리가 매우 가까워 단일종 또는 아종으로 취급되기도 하지만, 본 연구에서 두 종을 구분 지을 수 있는 SNP과 골격학적 차이를 통해 두 종의 관계를 별종으로 명확하게 구분지었다. 이전의 연구(Akazaki, 1962; Paulin, 1990; Tabata and Taniguchi, 2000)에서는 두 종을 구분 지을 수 있는 유의미한 외부형태적 차이는 발견하지 못하였지만, 성장함에 따라 금색돔의 머리 폭이 참돔 보다 더 발달한다는 것을 알 수 있다. 금색돔과 유사종인 참돔은 다음과 같은 6가지 두개골 형태 특징으로 뚜렷하게 구분된다. [*C. auratus* vs. *C. major*; 상후두골, 경사가 있으며 불록함 vs. 경사가 없이 완만함; 불록하지 않고 편평함(2.5%) vs. 폭이 매우 불록하게 부풀어 있음(19.6%); crest 폭이 상대적으로 넓음(6.0%) vs. 좁음(3.3%); 앞쪽 시작부분 경계면이 일직선임 vs. 굴곡이 있음; 익설골, 3갈래 이상 여러 갈래로 갈라져 있으며 구멍이 많고 표면이 날카로움 vs. 0-2갈래로 갈라져 있으며 표면이 매끄럽고 융합되어 있음; 상이골, 상대적으로 날카로움 vs. 끝 부분이 뿔뿔함;].

***Chrysophrys major* Temminck & Schlegel, 1843** (국명: 참돔) (Fig. 21)

Chrysophrys major Temminck & Schlegel, 1843:71 (Japan)

Pagrus major: Kyushin et al., 1982:124 (Japan); Wang et al., 2001:227 (China);

Nakabo 2002:858 (Japan); Kim et al., 2005: 331 (Korea); Kim et al., 2020:136 (Korea);

Motomura, 2020:101 (Japan)

Material examined: PKU 20901-20905, 2021.12.13, 한국 완도군; PKU 20906-20909, 2021.12.14, 한국 제주도; PKU 21819-21823, 2022.11.08, 한국 통영시; PKU 11355-11360, 2014.09.30, 일본; PKU 9137-9141, 2013.06.21, 중국.

Description: 몸은 긴 타원형이며 체고가 높은 난형이며 측편 되어있다. 양턱의 길이는 비슷하다. 주둥이는 둥글다. 뺨에 6~8줄의 비늘이 있다. 송곳니 뒤쪽의 이빨은 가늘고 날카로우며, 양쪽 턱에는 2~3열의 등근어금니가 있다. 눈의 크기가 크며 원형이다. 앞쪽 콧구멍보다 뒤쪽 콧구멍이 크다. 안와 사이는 넓고 볼록하다. 측선은 몸의 중앙보다 위쪽에서 등의 외곽선과 평행을 이루고 있다. 꼬리지느러미는 깊게 갈라져 있다. 등지느러미 가시는 길게 신장되어 있지 않으며, 날카롭고 단단하다. 뒷지느러미 두 번째 가시가 세 번째 가시보다 약간 더 길다. 가슴지느러미는 뒷지느러미를 넘긴다.

Color: 살아있을 때, 체색은 붉은색이며 배부분은 은백색이다. 등지느러미와 가슴지느러미는 붉은색이며, 뒷지느러미와 배지느러미 가장자리는 은백색이며, 종종 푸른색을 띄기도 한다. 꼬리지느러미 가장자리는 검은색 테두리가 있으며, 하엽의 끝부분은 흰색이다. 눈 위에 푸른색 점이 존재한다. 몸의 상반부에 푸른색 반점이 불규칙하게 흩어져있다.

Distribution: 한국, 일본, 중국 등 북서태평양 아열대 해역에 분포하며 수심 0~280m까지 바위가 많은 암초지역에 주로 서식한다(Kim et al., 2005).

Remarks: 본종은 체색이 붉고 꼬리지느러미 가장자리가 검은색이며 뒷지느러미와 배지느러미는 흰색이며, 등지느러미 가시가 12개, 줄기가 10개인 점에서 Temminck & Schlegel (1843)가 제시한 참돔과 일치한다. Paulin (1990)에 의해 참돔의 senior synonym인 금색돔만을 별종으로 취급하기도 하였으며, 또한 Tabata and Taniguchi (2000)에 의해 금색돔과 아종 관계로 여기지도 하였다. 본 연구결과에 따라 참돔과 유사종인 금색돔은 다음과 같은 특징으로 두 종간의 관계를 별종으로 확증 지을 수 있다. [*C. major* vs. *C. auratus*; 상후두골, 경사가 없이 완만함 vs. 경사가 있으며 불록함; 폭이 매우 불록하게 부풀어 있음(19.6%) vs. 불록하지 않고 편평함(2.5%); crest 폭이 상대적으로 좁음(3.3%) vs. 넓음(6.0%); 앞쪽 시작부분 경계면이 굴곡이 있음 vs. 일직선임; 익설골, 0-2갈래로 갈라져 있으며 표면이

매끄럽고 융합되어 있음 vs. 3갈래 이상 여러 갈래로 갈라져 있으며 구멍이
많고 표면이 날카로움; 상이골, 끝 부분이 뭉툭함 vs. 상대적으로 날카로움].



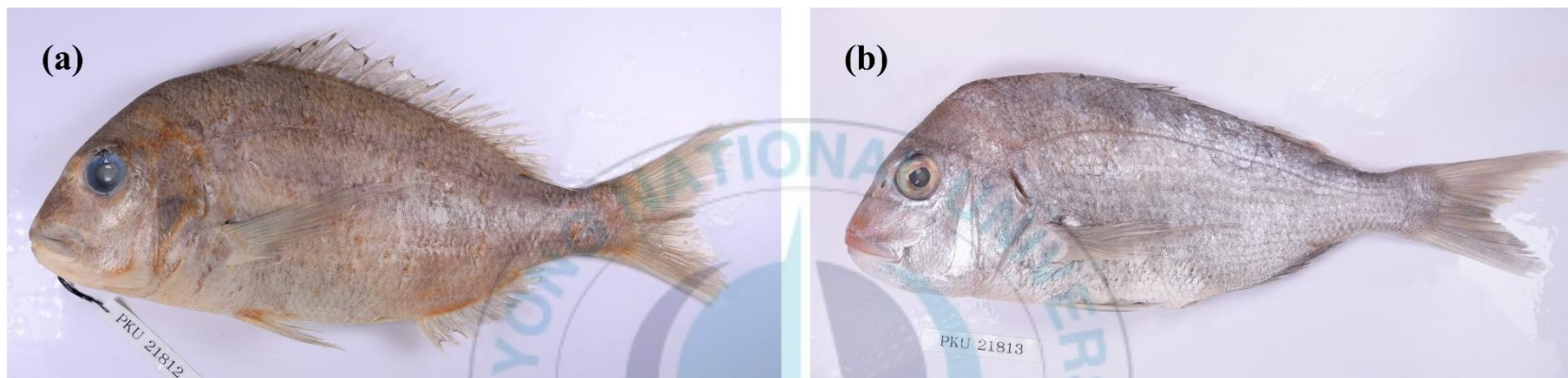


Fig. 20. Photos of *Chrysophrys auratus* (a) PKU 21812, 343.0 mm SL and (b) PKU 21813, 333.0 mm SL.

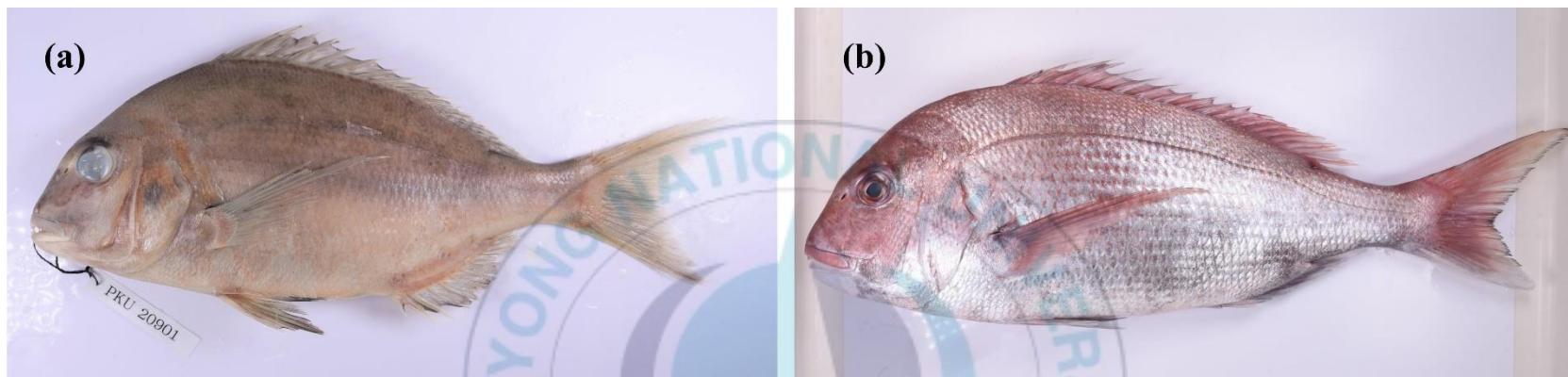


Fig. 21. Photos of *Chrysophrys major* (a) PKU 20901, 357.0 mm SL and (b) Jeju, Korea, 620.0 mm SL.

2. 참돔과 금색돔의 진화역사

Pagrinae아과가 서태평양으로 분기된 것은 이 지역에서 전지구적 대륙이동이 일어나지 않았기 때문에 매우 오랜 기간에 걸쳐 발생하였다 (Akazaki, 1962). 북서태평양에 서식하는 참돔과 남서태평양에서 서식하는 금색돔의 지리적 거리는 약 9200km 정도로 매우 멀리 떨어져 있으며, 북반구는 연속적인 대륙붕을 가지고 있는 반면, 남반구는 대륙사면과 심해로 이루어져 있어 두 해역 사이에 지리적 차이가 분명하다. 두 종은 인도태평양 지역에서 약 200-650만 년 전 분기되었을 가능성이 높다(Akakazi, 1962; Tabata and Taniguchi, 2000; Oosting et al., 2023). 아열대 종은 빙하기 동안 열대 지역을 가로질러 분포할 수 있으며, 해양 온난화와 함께 북쪽과 남쪽으로 고립될 수 있다(Randall, 1998). 따라서 최대 빙하기에 표층수온이 하강함에 따라 아열대 해역에 서식하던 금색돔이 적도를 넘어 북반구로 이동하는 것이 가능해졌을 것으로 추정된다. 약 8000년 전에 금색돔의 기하급수적인 집단 확장이 관찰되었는데 이는 빙하기 이후의 팽창과 일치하며, 이는 해양 온도 상승과 해수면 상승으로 촉진되었을 가능성이 높다(Oosting et al., 2023). 이때 금색돔이 주요 집단으로부터 분기되었다고 추측된다. 집단의 낮은 하플로타입 다양성은 병목현상이 일어난 것으로 볼 수 있다(Grant and Bowen, 1998). 또한 빙하기 동안의 기후 변화에 따른 진동은 종의 지리적 분포와 풍부도에 큰 변화를 가져왔고,

이는 유전적 결과를 가져올 것으로 예상할 수 있다(Dynesius and Jansson, 2000). 따라서 금색돔의 낮은 하플로타입 다양성은 이들이 분기되었을 때 갑작스러운 환경 변화로 인한 병목현상에 의해 야기된 것으로 사료된다(Akakazi, 1962; Tabata and Taniguchi, 2002).

Mabuchi et al. (2004)은 놀래기과(Labridae) *Pseudolabrus*속 11종(북반구 2종, 남반구 9종)의 분자계통을 재구성한 결과, 북반구에 서식하는 2종이 단계통군임을 나타내었다(kai et al., 2022). 따라서 북반구에 서식하는 참돔과 남반구에 서식하는 금색돔 역시 열대지역을 경계로 서식하는 Antitropical 및 Antiequatorial 분포를 보이며, 서로 다른 종으로 구분된다. Antitropical 자매 집단은 형태학적 차이가 거의 없어 분류학적으로 해결하기가 어렵다(Randall, 1981; Tam et al. 1996). 마찬가지로 참돔과 금색돔의 형태적 유사성 역시 이러한 근거를 바탕으로 야기된 것으로 사료된다. MacDonald (1980)는 *C. auratus*의 호주, 뉴질랜드, 대만 집단의 26개 알로자임 분석을 통해 열대 지역에 걸쳐 5개의 고정된 대립 유전자 차이를 확인했다. 이러한 열대 지역의 집단 사이에 고정된 대립유전자 차이는 유전자 흐름이 없음을 나타낸다(Burridge, 2002). Tea et al. (2019)은 황줄깜정이고(Kyphosidae) 범돔(*Microcanthus strigatus*)이 적어도 2개의 유전적으로 구별되는 집단을 포함하는 것으로 나타냈으며, 남서태평양이 기원 중심이었으며, 이후 Bass 해협을 통해 서호주 지역에서 식민지화 후 Pleistocene 동안 북반구로

적도를 따라 분기되었다고 제안하였다(kai et al., 2022). Pleistocene 기간에 Antiequatorial 분기는 빙하기 동안 얇은 깊이의 열대 지방을 가로지르는 이동과 일치하며, 이동은 Isothermic submergence을 통해 일어날 수 있으며, 이로 인해 종들은 매우 깊은 곳에서 열대 지방 아래로 이동함으로써 적절한 온도를 유지할 수 있다(Hardy, 1980; Burrridge, 2002; kai et al., 2022). 마찬가지로 참돔과 금색돔도 이러한 이유로 두 종의 유전적 흐름이 끊겨 분기되어, 이후 적도해역의 높은 해수 온도의 경계로 지리적 장벽에 의해 격리되어 두 집단이 나뉘는 이소적 중분화 사건을 겪었을 것으로 사료된다.

따라서 본 연구에서는 참돔과 금색돔의 분자계통학 및 형태분석에 의한 분류학적 재검토를 통해 참돔의 학명은 *Chrysophrys major*, 금색돔의 학명은 *Chrysophrys auratus*로 사용되어야 할 것으로 사료된다.

V. 참고문헌

- Akazaki M. (1962). Studies on the spariform fishes anatomy, phylogeny, ecology and taxonomy. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ. Spec. Rep., 1, 1-368.
- Antonucci F, Costa C, Aguzzi J & Cataudella S. (2009). Ecomorphology of morpho-functional relationships in the family of sparidae: A quantitative statistic approach. Journal of Morphology, 270(7), 843-855.
- Ball AO, Beal MG, Chapman RW & Sedberry GR. (2007). Population structure of red porgy, *Pagrus pagrus*, in the Atlantic Ocean. Marine Biology, 150, 1321-1332.
- Basurco B, Lovatelli A & García B. (2011). Current status of Sparidae aquaculture. Sparidae, 1-50.
- Bauchot ML. (1983). Sparidae. FAO species identification sheets for fisheries purposes. Western Indian Ocean. Fishing Area 51, 4. FAO, 1-11.
- Bernal-Ramírez JH, Adcock GJ, Hauser L, Carvalho GR & Smith PJ. (2003). Temporal stability of genetic population structure in the New Zealand snapper, *Pagrus auratus*, and relationship to coastal currents. Marine Biology, 142, 567-574.
- Bertram A, Fairclough D, Sandoval-Castillo J, Brauer C, Fowler A, Wellenreuther M & Beheregaray LB. (2022). Fisheries genomics of snapper (*Chrysophrys*

auratus) along the west Australian coast. *Evolutionary Applications*, 15(7), 1099-1114.

Blanco GE, Aritaki M, Knutsen H & Taniguchi N. (2015). Effects of large-scale releases on the genetic structure of red sea bream (*Pagrus major*, Temminck et Schlegel) populations in Japan. *PloS one*, 10(5), e0125743.

Bloch ME & Schneider JG. (1801). ME Blochii, *Systema Ichthyologiae iconibus cx illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit Jo. Gottlob Schneider, Saxo. Berolini. Sumtibus Auctoris Impressum et Bibliopolio Sanderiano Commissum. Systema Ichthyol*, 266.

Burridge CP. (2002). Antitropicality of Pacific fishes: molecular insights. *Environmental Biology of Fishes*, 65, 151-164.

Carpenter KE. (2001). Sparidae. Porgies (seabreams). *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the western central Pacific. Vol. 5, Bony fishes part 3 (Menidae to Pomacentridae)*, 2990-3003.

Carpenter KE. (2003). Sparidae. Porgies. *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Atlantic. Vol. 3, Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals*, 1554-1577.

Chiba SN, Iwatsuki Y, Yoshino T & Hanzawa N. (2009). Comprehensive phylogeny of the family Sparidae (Perciformes: Teleostei) inferred from mitochondrial

gene analyses. *Genes & Genetic Systems*, 84(2), 153-170.

Cook MT, Hayball PJ, Hutchinson W, Nowak BF & Hayball JD. (2003). Administration of a commercial immunostimulant preparation, EcoActiva™ as a feed supplement enhances macrophage respiratory burst and the growth rate of snapper (*Pagrus auratus*, Sparidae (Bloch and Schneider)) in winter. *Fish & Shellfish Immunology*, 14(4), 333-345.

Darriba D, Taboada GL, Doallo R & Posada D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.

Dawood MA, Koshio S, Ishikawa M, Yokoyama S, El Basuini MF, Hossain MS, Nhu TH, Dossou S & Moss AS. (2016). Effects of dietary supplementation of *Lactobacillus rhamnosus* or/and *Lactococcus lactis* on the growth, gut microbiota and immune responses of red sea bream, *Pagrus major*. *Fish & Shellfish Immunology*, 49, 275-285.

Day JJ. (2002). Evolutionary relationships of the Sparidae (Teleostei: Percoidei): integrating fossil and Recent data. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 93(4), 333-353.

Drummond AJ & Rambaut A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, 7(1), 1-8.

Dynesius M & Jansson R. (2000). Evolutionary consequences of changes in species'

- geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97(16), 9115-9120.
- Forster, J. R. (1844). *Descriptiones animalium quae in itinere ad Maris australis terras per annos 1772, 1773 et 1774 suscepto collegit.* Duemmler, 307
- Fricke R, Eschmeyer WN & Fong JD. (2023). Eschmeyer's catalog of fishes. Retrieved from <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Gomon MF, Bray DJ & Kuiter RH. (Eds.). (2008). *Fishes of Australia's southern coast.* Chatswood: New Holland, 587-589.
- Gomon, MF, Glover JC & Kuiter RH. (1994). *Fishes of Australia's south coast.* 600.
- Grant EM. (1987). *Fishes of Australia.* EM Grant Pty Limited, Queensland, 202–204.
- Grant WS & Bowen BW. (1998). Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J Hered*, 89, 415-426.
- Hall TA. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic. Acids. Symp. Ser.*, 41, 95-98.
- Hanel R & Sturmbauer C. (2000). Multiple recurrent evolution of trophic types in northeastern Atlantic and Mediterranean seabreams (Sparidae, Percoidei).

Journal of Molecular Evolution, 50(3), 276-283.

Harasti D, Davis TR, Jordan A, Erskine L & Moltschaniwskyj N. (2019). Illegal recreational fishing causes a decline in a fishery targeted species (Snapper: *Chrysophrys auratus*) within a remote no-take marine protected area. PLoS One, 14(1), e0209926.

Hardy GS. (1980). A redescription of the antitropical pufferfish *Arothron firmamentum* (Plectognathi: Tetraodontidae). New Zealand Journal of Zoology, 7(1), 115-125.

Harris PJ & McGovern JC. (1997). Changes in the life history of red porgy, *Pagrus pagrus*, from the southeastern United States, 1972-1994. South Carolina State Documents Depository.

Hauser L, Adcock GJ, Smith PJ, Bernal Ramírez JH & Carvalho GR. (2002). Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(18), 11742-11747.

Herrán RDL, Rejón CR, Rejón MR & Garrido-Ramos MA. (2001). The molecular phylogeny of the Sparidae (Pisces, Perciformes) based on two satellite DNA families. Heredity, 87(6), 691-697.

- Huh SH, Kim HW & Baeck GW. (2006). Feeding Habits of Red Sea Bream, *Pagrus major* in the Coastal Waters off Busan, Korea. Korean Journal of Ichthyology, 18(3), 216-222.
- Irwin DM, Kocher TD & Wilson AC. (1991). Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. J. Mol. Evol. 32, 128-144.
- Ismail RF, Mourad MM & Farrag MM. (2018). Gonadal development and hermaphroditism of bluespotted seabream, *Pagrus caeruleostictus* (Valenciennes, 1830) from the Mediterranean Sea, Egypt. The Egyptian Journal of Aquatic Research, 44(2), 163-171.
- Iwatsuki Y & Heemstran PC. (2018). Taxonomic review of the genus *Argyrops* (Perciformes; Sparidae) with three new species from the Indo-West Pacific. Zootaxa, 4438(3), 401-442.
- Jin SY, Im YJ, Choi JH, Jeong JM, Nam KM, Kim DG, Choi YJ & Baeck GW. (2020). Maturation and Spawning of the Red Seabream *Pagrus major* in the South Sea of Korea. Korean J Fish Aquat Sci, 53(1), 43-49.
- Kai Y, Motomura H & Matsuura K. (Eds.). (2022). Fish Diversity of Japan: Evolution, Zoogeography, and Conservation. Springer Nature, 19-31.
- Kato K. (2023). Breeding studies on red sea bream *Pagrus major*: mass selection to genome editing. Fisheries Science, 1-17.

- Kim IS, Choi Y, Lee CL, Lee YJ, Kim BJ & Kim JH. 2005. Illustrated book of Korean fishes. Kyo-Hak Publishing Co., Ltd, Seoul, Korea, 328-331.
- Kim JK, Kwun HJ, Ji HS, Park J H, Myoung SH, Song YS, Bae SE & Lee WJ. (2020). A guide book to marine fishes in Korea. Ministry of Oceans and Fisheries, Korea Institute of Marine Science and Technology Promotion, and Pukyong National University, Busan. Korea, 134-137.
- Kuiter RH. (1993). Coastal fishes of south-eastern Australia. University of Hawaii Press. 193.
- Kuiter RH. (1997). Guide to sea fishes of Australia. New Holland Pub Pty Limited, 176.
- Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C & Tamura K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Mol Biol Evol, 35, 1547-1549.
- Kyushin K. (1982). Fishes of the South China Sea. Japan Marine Fishery Resource Research Center. 124.
- Lin C, Ou H, & Chen H. (2022). First skeletal fossil record of the red seabream *Pagrus major* (Sparidae, Perciformes) from the Late Pleistocene of subtropical West Pacific, southern Taiwan. Zoological Studies, 61.
- MABIK (Marine Biodiversity Institute of Korea). (2022). National list of marine species. Namu Press, Seochon, Korea.

- Mabuchi K, Nakabo T & Nishida M. (2004). Molecular phylogeny of the antitropical genus *Pseudolabrus* (Perciformes: Labridae): evidence for a Southern Hemisphere origin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(1), 375-382.
- MacDonald CM. (1980). Population structure, biochemical adaptation and systematics in temperate marine fishes of the genera *Arripis* and *Chrysophrys* (Pisces: Perciformes). The Australian National University (Australia). 272-297.
- Machinandarena L, Müller M & López A. (2003). Early life stages of development of the red porgy *Pagrus pagrus* (Pisces, Sparidae) in captivity, Argentina. *Investigaciones Marinas*, 31(1), 5-13.
- Malcolm HA, Schultz AL, Sachs P, Johnstone N & Jordan A. (2015). Decadal changes in the abundance and length of snapper (*Chrysophrys auratus*) in subtropical marine sanctuaries. *PloS one*, 10(6), e0127616.
- Marengo M, Durieux ED, Marchand B & Francour P. (2014). A review of biology, fisheries and population structure of *Dentex dentex* (Sparidae). *Reviews in fish biology and fisheries*, 24, 1065-1088.
- Matsuoka M. (1982). Development of vertebral column and caudal skeleton of the red sea bream, *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 29(3), 285-294.
- Matsuoka M. (1985). Osteological development in the red sea bream, *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 32(1), 35-51.

- Moran M, Burton C & Caputi N. (1999). Sexual and local variation in head morphology of snapper, *Pagrus auratus*, Sparidae, in the Shark Bay region of Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, 50(1), 27-34.
- Motomura H. (2020). List of Japan's all fish species. Current standard Japanese and scientific names of all fish species recorded from Japanese waters. The Kagoshima University Museum, Kagoshima.
- Nakabo T & Yamada U. (Eds.). (2013). Family Sparidae. In: Nakabo T. Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Tokai Univ. Press, Tokyo, Japan, 856-859.
- Oosting T, Martínez-García L, Ferrari G, Verry AJ, Scarsbrook L, Rawlence NJ, Wellenreuther M, Star B & Ritchie PA. (2023). Mitochondrial genomes reveal mid-Pleistocene population divergence, and post-glacial expansion, in Australasian snapper (*Chrysophrys auratus*). *Heredity*, 130(1), 30-39.
- Orrell, T. M. (2000). A molecular phylogeny of the Sparidae (Perciformes: Percoidae). The College of William and Mary.
- Orrell TM, Carpenter KE, Musick JA & Graves JE. (2002). Phylogenetic and biogeographic analysis of the Sparidae (Perciformes: Percoidae) from cytochrome *b* sequences. *Copeia*, 2002(3), 618-631.
- Orrell TM & Carpenter KE. (2004). A phylogeny of the fish family Sparidae (porgies) inferred from mitochondrial sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 32(2), 425-434.

- Pajuelo, JG, Socorro J, González JA, Lorenzo JM, Pérez-Peñalvo JA, Martínez I & Hernández-Cruz CM. (2006). Life history of the red-banded seabream *Pagrus auriga* (Sparidae) from the coasts of the Canarian archipelago. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(5), 430-436.
- Palumbi SR. (1996). Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. In: Hillis DM, Moritz C, Mable BK. (Eds.). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Massachusetts, 205-247.
- Pankhurst PM & Eagar R. (1996). Changes in visual morphology through life history stages of the New Zealand snapper, *Pagrus auratus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 30(1), 79-90.
- Parenti P. (2019). An annotated checklist of the fishes of the family Sparidae. *FishTaxa*, 4(2), 47-98.
- Parsons DM, Sim-Smith CJ, Cryer M, Francis MP, Hartill B, Jones EG, Port AL, Lowe M, McKenzie J, Morrison M, Paul LJ, Radford C, Ross PM, Spong KT, Trnski T, Usmar N, Walsh C & Zeldis, J. (2014). Snapper (*Chrysophrys auratus*): a review of life history and key vulnerabilities in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(2), 256-283.
- Paulin CD. (1990). *Pagrus auratus*, a new combination for the species known as “snapper” in Australasian waters (Pisces: Sparidae). *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 24(2), 261.

- Pavlidis MA & Mylonas CC. (Eds.). (2011). Sparidae: Biology and aquaculture of gilthead sea bream and other species. John Wiley & Sons.
- Perez-Enriquez R & Taniguchi N. (1999). Genetic structure of red sea bream (*Pagrus major*) population off Japan and the Southwest Pacific, using microsatellite DNA markers. Fisheries science, 65(1), 23-30.
- Quoy JRC & Gaimard P. (1824) Remarques sur quelques poissons de mer; description des poissons. In: L. Freycinet. Voyage autour du monde pendant 1817-1820. Paris, 182-491.
- Rambaut A & Drummond AJ. (2010). FigTree v1. 4.4. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- Randall JE. (1981). Examples of antitropical and antiequatorial distribution of Indo-West-Pacific fishes. Pac Sci, 35, 197-209
- Randall JE. (1998). Zoogeography of shore fishes of the Indo-Pacific region. ZOOLOGICAL STUDIES-TAIPEI-, 37, 227-268.
- Randall JE, Allen GR & Steene RC. (1990). Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. Crawford House Press, Bathurst, New south wales, 195.
- Roberts CD, Stewart AL, Struthers CD, Barker J, Kortet S & Freeborn M. (2015). The Fishes of New Zealand. Te Papa Press, 1288.

- Santini F, Carnevale G & Sorenson L. (2014). First multi-locus timetree of seabreams and porgies (Percomorpha: Sparidae). Italian Journal of Zoology, 81(1), 55-71.
- Scott TD, Glover CJM & Southcott RV. (1974). The Marine and Freshwater Fishes of South Australia. Government Printer, South Australia.
- Smith JLB. (1938). The South African fishes of the families Sparidae and Denticidae. Transactions of the Royal society of south Africa, 26(3), 225-305.
- Smith MM & Heemstra PC. (Eds.). (1986). Smiths' Sea Fishes. Springer-Verlag, Berlin, 580–594.
- Tabata K & Taniguchi N. (2000). Differences between *Pagrus major* and *Pagrus auratus* through mainly mtDNA control region analysis. Fisheries Science, 66(1), 9-18.
- Takagi S, Shimeno S, Hosokawa H & Ukawa M. (2001). Effect of lysine and methionine supplementation to a soy protein concentrate diet for red sea bream *Pagrus major*. Fisheries Science, 67(6), 1088-1096.
- Takakuwa F, Tanabe R, Nomura S, Inui T, Yamada S, Biswas A & Tanaka H. (2022). Availability of black soldier fly meal as an alternative protein source to fish meal in red sea bream (*Pagrus major*, Temminck & Schlegel) fingerling diets. Aquaculture Research, 53(1), 36-49.

- Tam YK, Kornfield I, & Ojeda FP. (1996). Divergence and zoogeography of mole crabs, *Emerita* spp.(Decapoda: Hippidae), in the Americas. *Marine Biology*, 125, 489-497.
- Taniguchi N. (1986). Genetic divergence and systematic in sparid fish from Japan. *Indo-Pacific Fish Biology*, 849-858.
- Tavaré S. (1986). Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on mathematics in the life sciences*, 17(2), 57-86.
- Tea YK, Van Der Wal C, Ludt WB, Gill AC, Lo N, & Ho SY. (2019). Boomeranging around Australia: Historical biogeography and population genomics of the anti-equatorial fish *Microcanthus strigatus* (Teleostei: Microcanthidae). *Molecular Ecology*, 28(16), 3771-3785.
- Temminck CJ & Schlegel H. (1843). Pisces. In: Fr. Siebold. *Fauna Japonica*. Lugduni, A. Arnz et Socios. 21-72.
- 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*.
- Wang SA, Wang ZM, Li GL & Cao YP. (2001). The fauna of Hebei, China. Pisces. Hebei Science and Technology Publishing House, Shijiazhuang, 227.

- Wellenreuther M, Le Luyer J, Cook D, Ritchie PA & Bernatchez L. (2019). Domestication and temperature modulate gene expression signatures and growth in the Australasian snapper *Chrysophrys auratus*. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 9(1), 105-116.
- Wirtz P, Brito A, Falcon JM, Freitas R, Fricke R, Monteiro V, Reiner F & Tariche O. (2013). The coastal fishes of the Cape Verde Islands—new records and an annotated check-list. *Spixiana*, 36(1), 113-142.
- Yang Z & Rannala B. (1997). Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte carlo Method. *Mol. Biol. Evol.*, 14, 717-724.
- Yasuda F & Mizuguchi K. (1969). A study on the osteological characters of six sparid fishes referred to the genera *Chrysophrys* and *Pagrus*. *Japanese journal of ichthyology*, 16(1), 31-34.

VI. 부 록

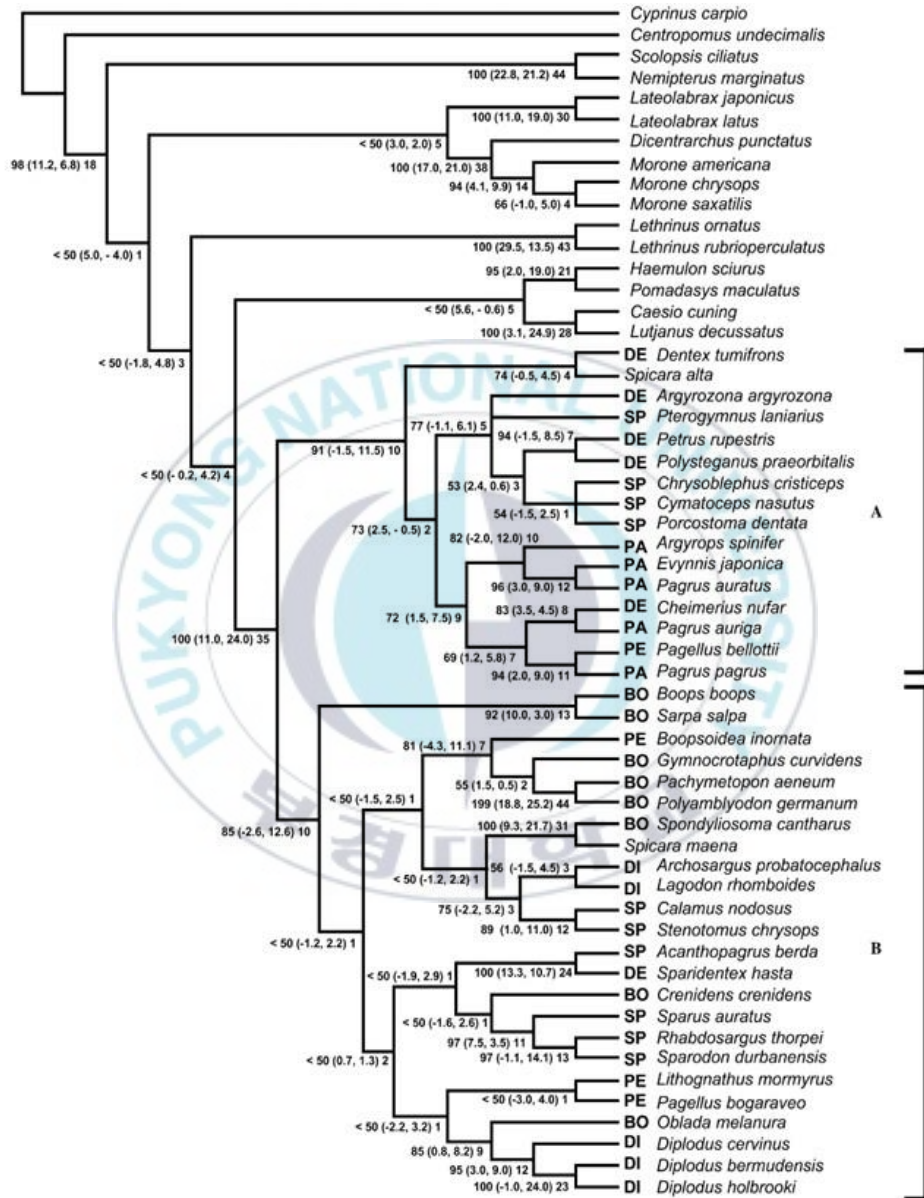


Fig. S1. A strict consensus of 3 equally parsimonious trees derived from parsimony analysis of combined data. Subfamilies are labeled as follows: BO, boopsinae; DE, denticinae; DI, diplodinae; PA, pagrinae; PE, pagellinae; and SP, sparinae. The two major sparid clades are designated A, B (Orrell and Carpenter, 2004).

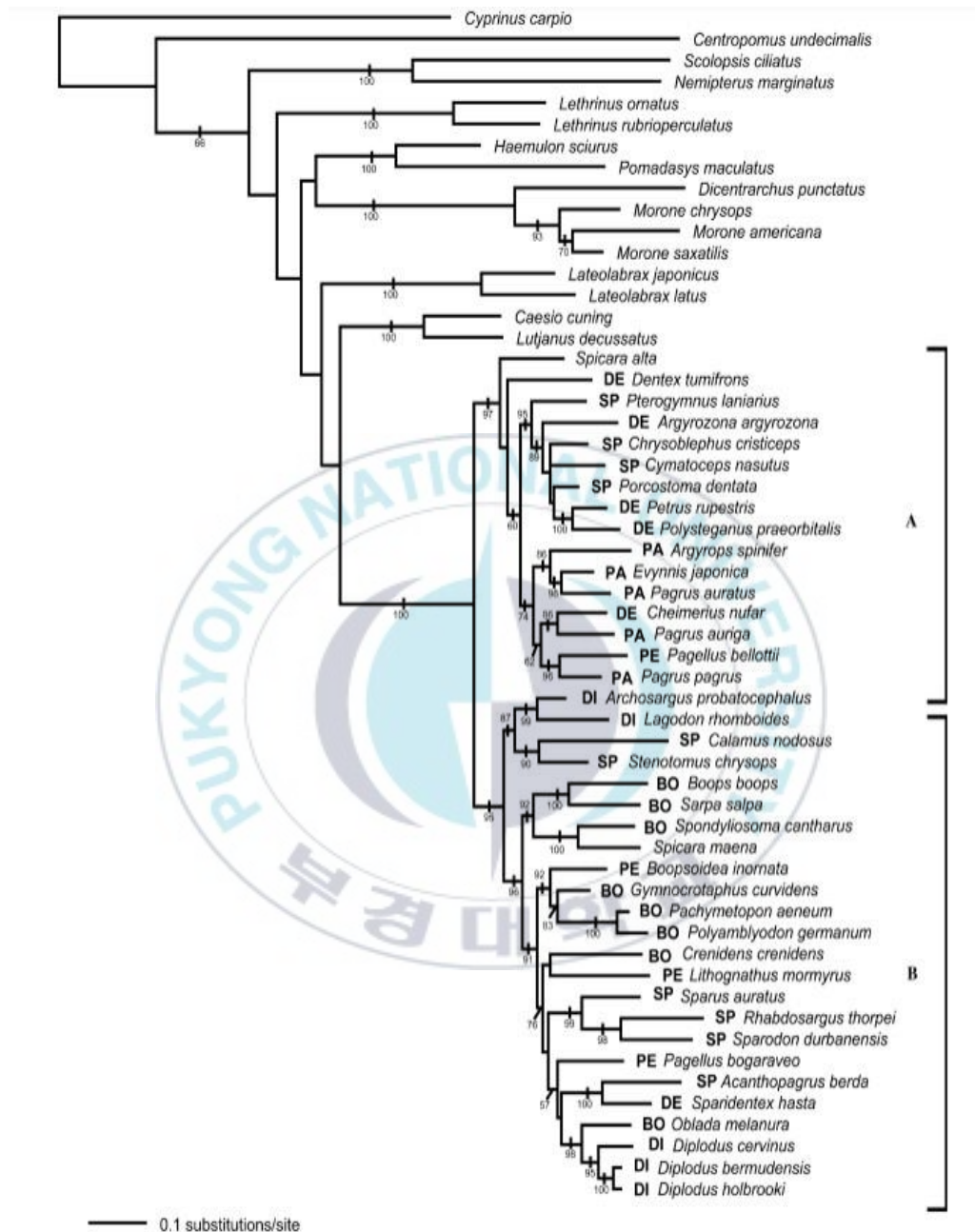


Fig. S2. Maximum likelihood tree derived from combined data. Subfamilies are labeled as in Fig. S1. Values at nodes represent bootstrap support (given for bootstrap values P 50%). The two major sparid clades are designated A, B (Orrell and Carpenter, 2004).

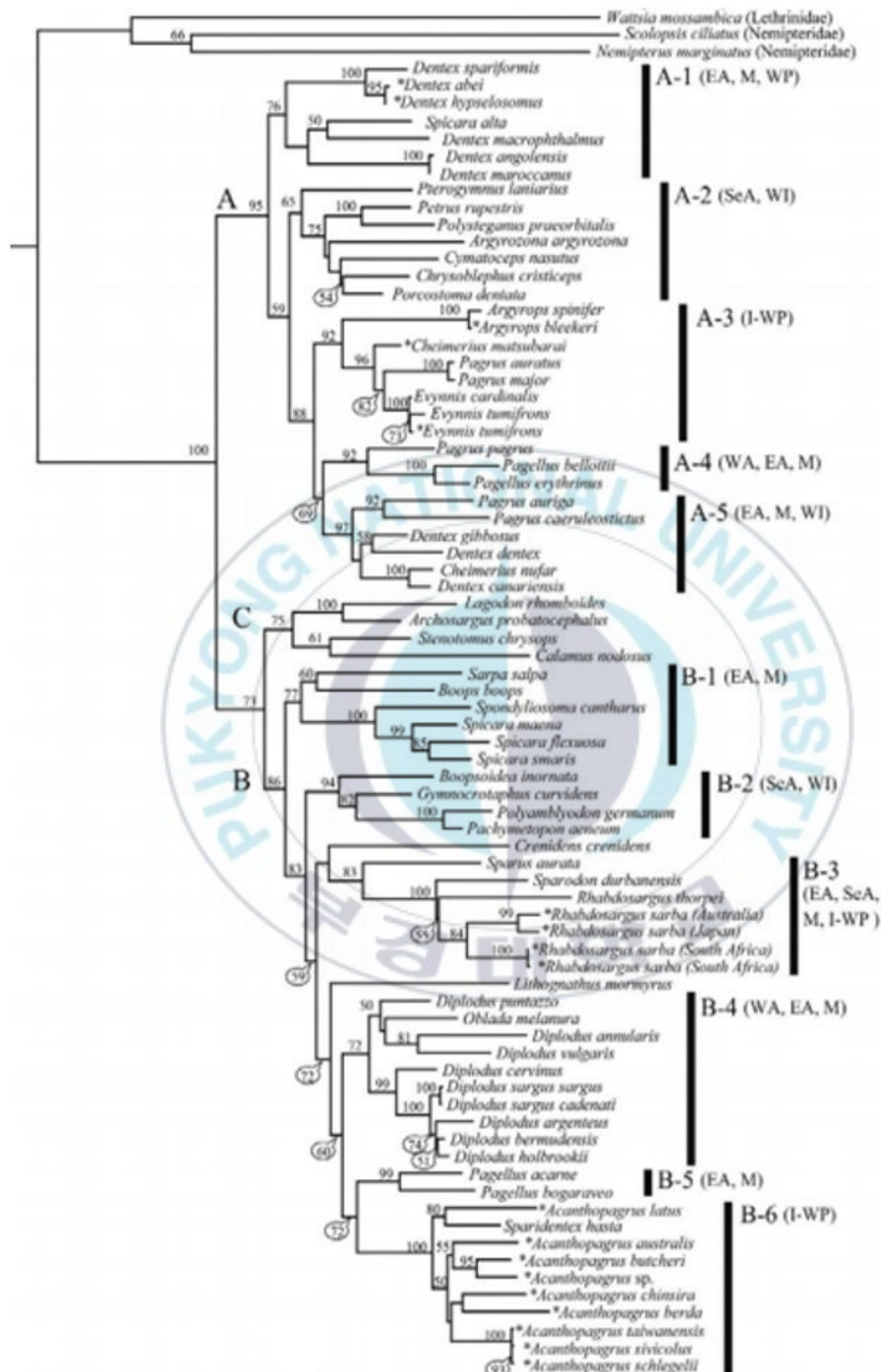


Fig. S3. Phylogenetic tree of Maximum likelihood analyses conducted on 123n data set under the GTR + I + Γ model (Chiba et al., 2009).

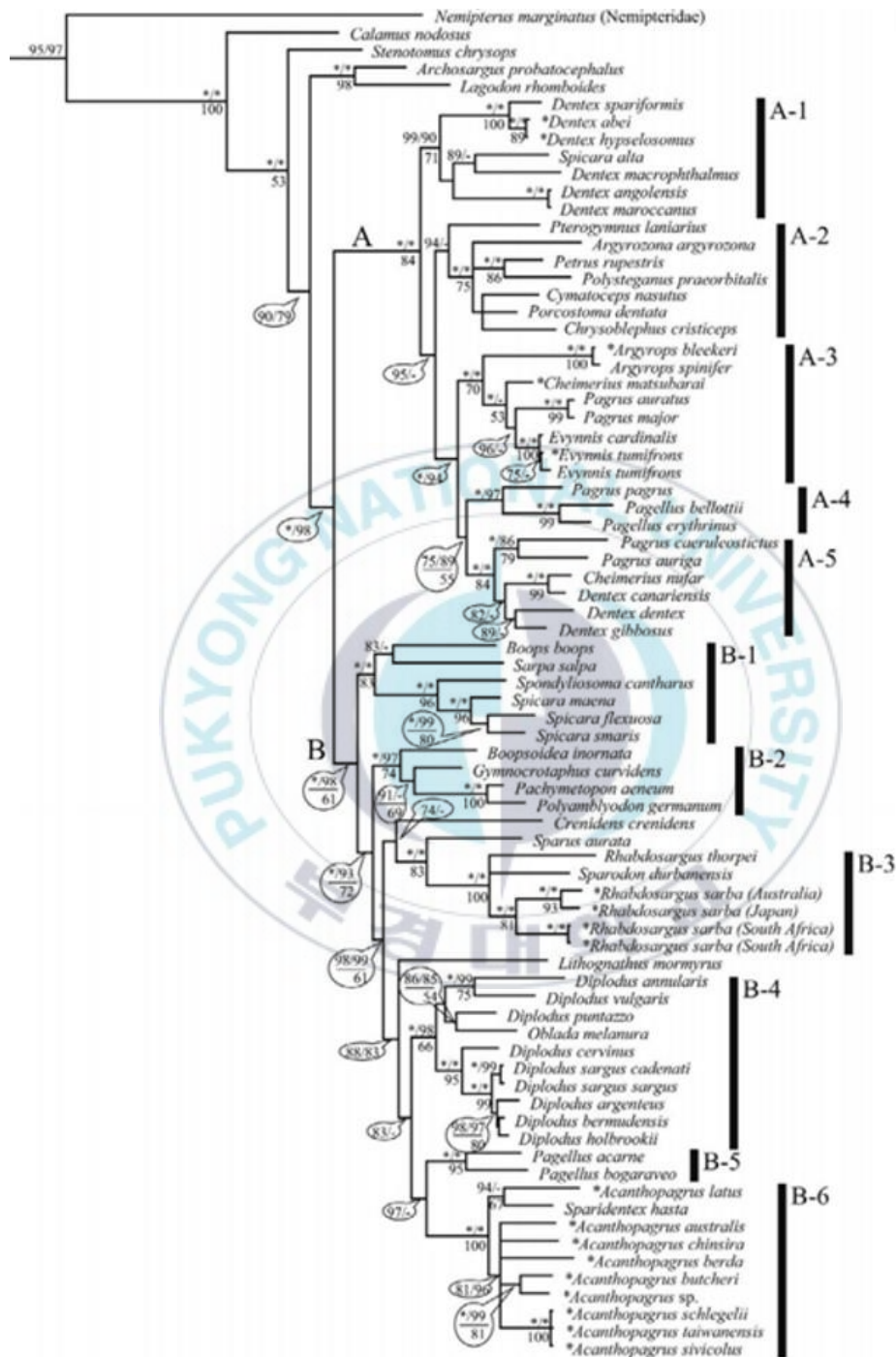


Fig. S4. Phylogenetic tree of Bayesian analysis conducted on 123n data set under the GTR + I + Γ model (Chiba et al., 2009).

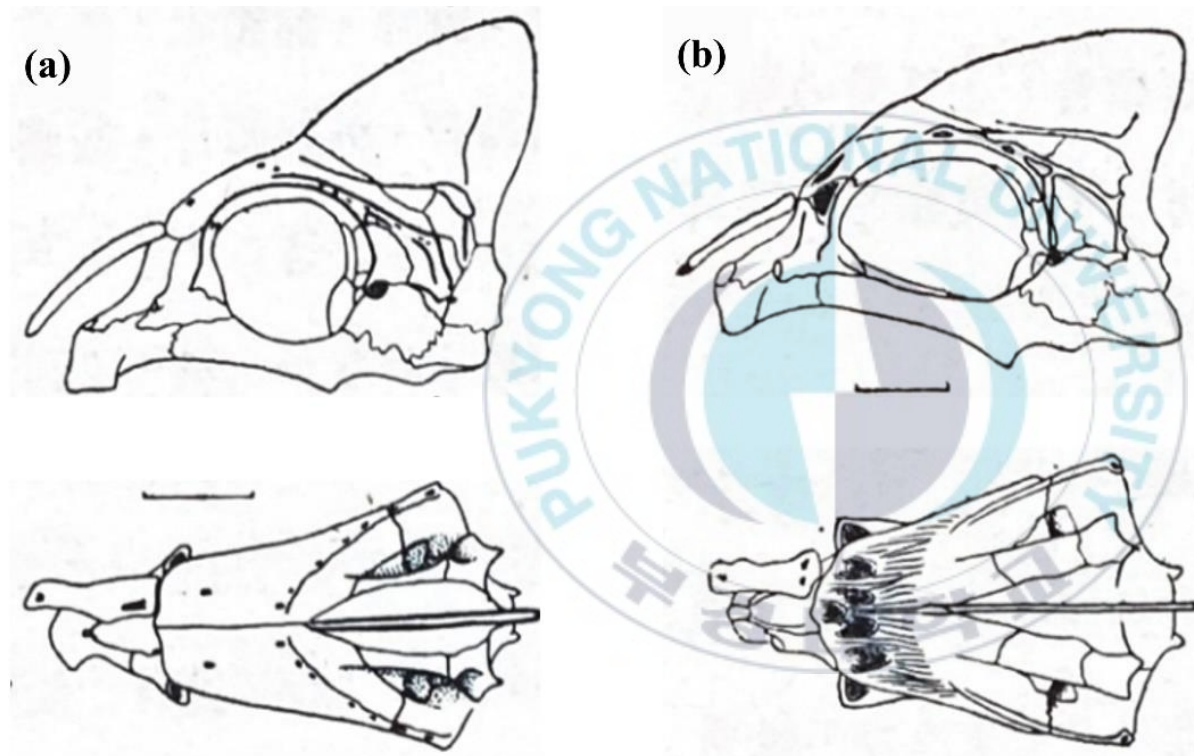


Fig. S5. Cranium upeer and lateral comparison of *Pagrus* specimens (a) *P. major* and (b) *P. pagrus* (Akazaki, 1962).