

황해산 대하 (*Penaeus chinensis*)의 계군분석을 위한 미토콘드리아 DNA 분석

황규린 · 이영철 · 장정순*

인하대학교 이과대학 해양학과 · *인하대학교 의과대학 생화학교실

Mitochondrial DNA Analysis of the Fleshy Prawn (*Penaeus chinensis*) for Stock Discrimination in the Yellow Sea

Gyu-Lin HWANG, Yong-Chul LEE and Chung-Soon CHANG*

Department of Oceanography, College of Natural Sciences, Inha University, Inchon 402-751, Korea

*Department of Biochemistry, College of Medicine, Inha University, Inchon 402-751, Korea

The mitochondrial DNA (mtDNA) restriction fragment length polymorphisms (RFLPs) of five populations were analyzed to delineate the stocks of *Penaeus chinensis* (Osbeck) in the Yellow Sea. Comparison of *P. chinensis* with *P. japonicus* to clarify the nucleotide divergence between two species was also carried out.

Based on the fragment patterns, three composite haplotypes were analyzed in *P. chinensis* mtDNA as four haplotypes were in *P. japonicus*. Most individuals of each *P. chinensis* population are shared by one dominant haplotype. Another two haplotypes having variations at the *Cla*I and *Pvu*II sites were also distributed evenly in the Korean and Chinese populations. It is suggested that the gene exchange occurring between populations in the Yellow Sea is frequent.

Average length of the mtDNA molecule was estimated to be about 16.44 kb in *P. chinensis* and 16.31 kb in *P. japonicus*. Sequence divergence (*p*) of mtDNA between two species estimated by using Upholt's (1977) formula was 13.7%.

Key words : *Penaeus* sp., mitochondrial DNA, RFLPs, stock discrimination, genetic variability

서 론

근래에는 생물집단간 유전적 차이 규명에 mitochondrial DNA (mtDNA) 분석이 효과적으로 이용되고 있다 (Avise et al., 1979; Avise, 1986; Berg and Ferris, 1984; Kessler and Avise, 1985; Lansman et al., 1982a; Spolsky and Uzzell, 1984). 이는 mtDNA가 일반적으로 핵 DNA에 비해 매우 작은 크기 (약 15-20kb)이며 핵 DNA보다 빠른 진화속도 (evolutionary rate)를 갖고 있다는 특징과 (Brown et al., 1979) 몇몇 종류의 제한효소를 처리시켜 얻은 DNA restriction fragment length polymorphism (RFLP)를 분석하므로써 생물군의 진화적 유연관계를 추정할 수 있는 장점을 소유하고 있기 때문이다 (Lansman et al., 1982b; Berg and Ferris, 1984; Avise, 1986; Avise et al., 1987). 이러한 mtDNA 분석은 수산생물의 종내, 집단내, 집단간 그리고 근연종간 유전적 유연관계를 연구하는데 광범위하게 도입되고 있으며, 특히 수산자원의 기본 관리 단위인 계군 문제 해결에 널리 이용되고 있다

(Bermingham and Avise, 1986; Billington and Hebert, 1988; Thomas, 1986). 국내에서도 수산생물을 대상으로 한 mtDNA 연구로 참조기의 집단 비교 (Hwang et al., 1994)와, 봉법치과 어류의 염기 치환에 관한 연구 (Park and Kim, 1995)가 수행된 바 있다.

황해 서식 대하 (*Penaeus chinensis*)는 매년 4~5월에 발해 및 한국 서안에서 산란하며, 이들이 발생하여 성체로 성장한 뒤, 12월부터 다음해 3월까지 황해 어장으로 내유하고, 4월이 되면 다시 각각의 산란장으로 회유하는 것으로 보고되고 있다. 계통군에 대한 연구로는 표지 방류 및 어구별 어획량 조사, 형태측정 결과에 의해 발해군과 한국 서안군으로 구분하고 있으며, 발해군을 다시 황해어장으로의 내유 시기에 따라 초기 내유군과 후기 내유군으로 구분하고 있다 (Mako et al., 1966; Mako and Shojima, 1969). Kim (1970)은 또한 몇 가지 형태 형질에서 서해군과 남해군과의 차이를 들어 한국 남해산 대하를 별개의 계통군으로 추정하였다. 또한 중국에서 실시되고 있는 표지방류 실험에 의하면 지금까지 한국 연안

에서의 재포 보고가 없어 황해를 중심으로 한 동서로의 이동에 대한 정보가 요구되고 있다 (R. Y. Liu, personal communication).

따라서 본 연구의 목적은 황해에서의 주요 어획 자원인 대하의 자원관리를 위한 계군 문제에 대한 유전학적인 접근으로 각 집단별 mtDNA의 유전적 구조를 파악하는데 있으며, 유연종인 보리새우 (*P. japonicus*)와의 유전적 차이를 분석하는데 있다.

재료 및 방법

연구 대상 시료는 황해 서식 대하중 5개 집단(한국: 대천, 진도, 나로도, 중국: 빨해, 청도)에서 1995년 4월에서 5월중에 채집된 것이며, 동일 속내 근연종인 보리새우 (*P. japonicus*) 1집단도 분석에 포함시켰다 (Fig. 1). 현지 어민의 협조로 채집된 시료는 드라이 아이스로 급속 냉동 후 실험실로 운반하여 분석에 사용하였다.

MtDNA의 추출 대상 조직은 잘 발달된 난이었으며, 분리 방법은 Brown (1989) 및 Chapman and Powers (1984)의 방법을 응용하여 사용하였다. 실험에 사용된 제한 효소들은 총 15종으로 (Table 1) 적정 온도에서 incubation 하여 절단된 시료에 RNase A를 처리한 후 전기영동하여 절편 양상을 관찰하였다. 전기영동은 0.8% agarose gel로 수행하였으며, ethidium bromide로 염색 후 자외선 투광기 위에서 사진촬영하여 각각의 절편을 비교 분석하였다.

얻어진 제한효소 절편 양상으로 Nei and Tajima (1981)의 공식을 이용하여 집단내 haplotypic diversity (*h*)를 구하였다며, Upholt (1977)의 공식에 의하여 공통 절편의 비율 (F)과 염기치환율 (*p*)을 구하였다.

결 과

분리된 개체별 mtDNA를 *BamHI* 등 15종의 제한효소로 처리한 절편 양상은 Fig. 2 및 Table 1과 같다. 여기에서 보는 바와 같이 대하에서 나타난 변이는 2종류로 *ClaI*으로 절단하였을 경우 common type (C type)은 11.0 kb와 5 kb의 두개 절편으로 나타났으나 11.0 kb의 절편 상에 인식부위가 부가된 D type이 발해 집단에서 1개체, 나로도 집단에서 3개체가 발견되었다. *PvuII*의 경우에는 C type은 인식부위가 1곳인 16.5 kb 하나의 절편으로 나타나나, 나로도 집단에서 한곳의 인식부위가 부가되어 10.0 kb와 6.5 kb의 두개의 절편을 보이는 D type이 한

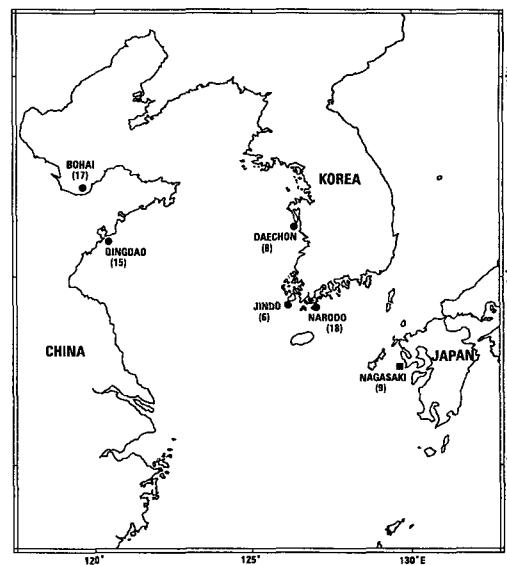


Fig. 1. Sampling localities of *Penaeus chinensis* (●) populations in the Yellow Sea and *P. japonicus* (■) in Japan. Values in parentheses are the number of individuals analysed.

개체 발견되었다. 그러나 전 집단에 대한 나머지 13종의 제한 효소 절편 양상은 모두 동일한 것으로 나타났다. 반면 나가사키 집단 9개체만을 대상으로 한 보리새우의 경우에 있어서는 사용된 제한효소중 *EcoRI*, *BamHI*, *SacI* 3개의 제한효소에서 변이를 가진 개체들이 각각 1개체씩 발견되었다. *EcoRI*의 경우 M type (common type)은 6.6, 5.0, 1.7, 1.6, 0.9 kb 등 5개의 절편으로 나타나 N type은 6.6 kb 상에 인식부위가 부가되어 3.4와 3.2 kb의 절편으로 나누어진 형태를 보였다. *BamHI*의 경우에는 인식부위의 소실이 있는 변이가 나타났는데 M type의 9.0과 2.7 kb의 절편 대신 11.7 kb의 절편으로 나타나는 L type이 한개체 출현하였다. *SacI*의 경우에도 M type 중 5.2와 3.8 kb로 절단하는 부위의 손실로 L type에서는 이 두 절편이 합쳐진 형태의 9.0 kb 절편으로 나타났다.

이상의 결과에 의하면 황해산 대하의 mtDNA는 적어도 3종류의 haplotype이 존재하며 대부분이 하나의 haplotype에 의해 지배되고 있음을 알 수 있다. 보리새우의 경우에도 4종류 이상의 haplotype이 존재하나 역시 1종류의 haplotype에 의해 지배되고 있는 것으로 나타났다. 이들 mtDNA haplotype의 빈도를 이용한 대하 집단별 유전적 다양성 (*h*)을 비교해 보면, 대천, 진도, 청도 집단은 유전적 다양성이 전혀 없는 동일한 haplotype이 나타났으며, 발해 집단이 0.118, 나로도 집단이 0.386으로 나타났다. 보리새우는 한 집단의 경우임에도 불구하고 0.583으로 나타나 대하보다는 비교적 다양한 계통의 mtDNA를 소

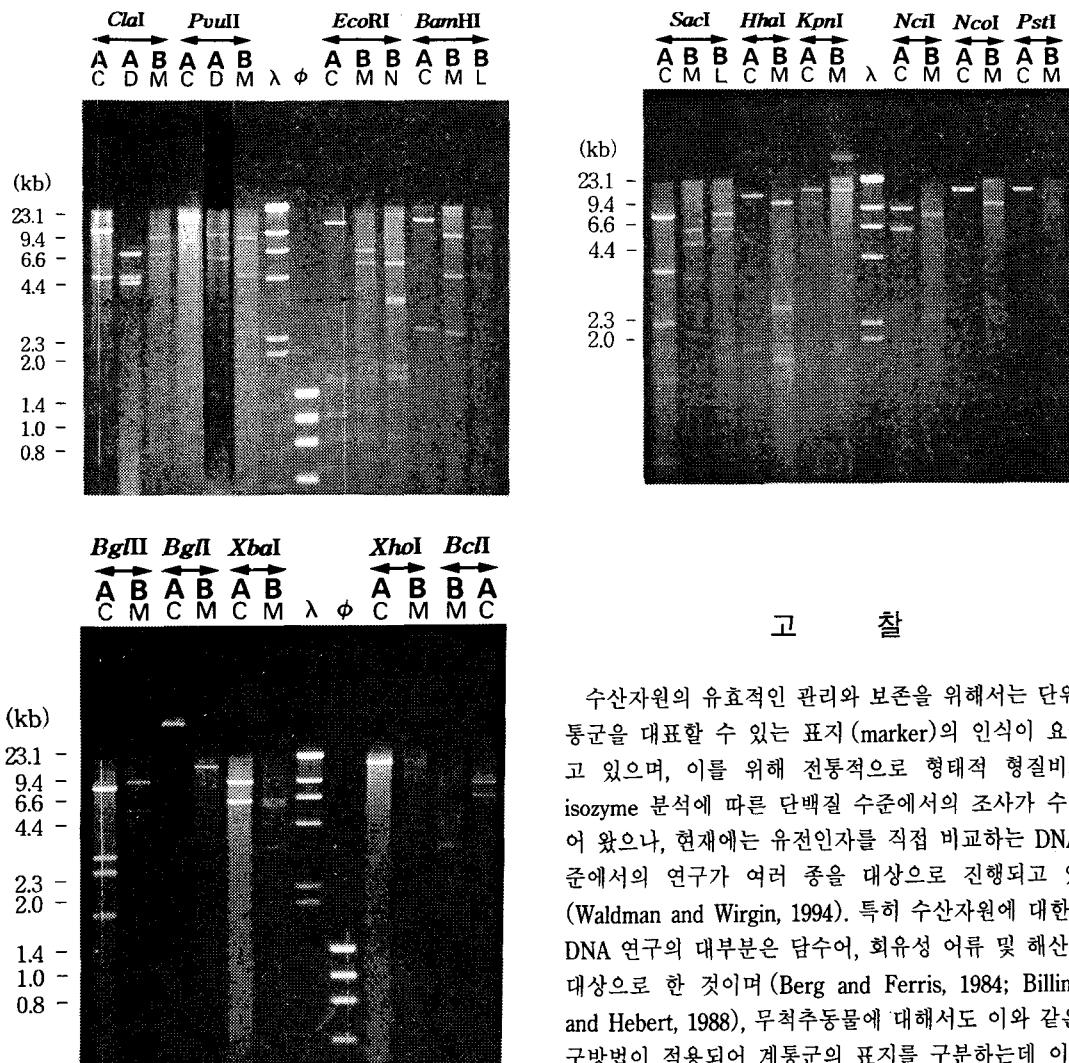


Fig. 2. Electrophoretic patterns of mtDNA fragment digested with each restriction enzymes. Size markers are λ DNA digested with *Hind*III (λ) and ϕ X174 digested with *Hae*III (ϕ). Standard molecular weights are described on left side. A : *Penaeus chinensis*, B : *Penaeus japonicus*, C and M : common type, L : loss of one recognition site, D and N : insertion of one recognition site.

유하고 있는 것으로 판단된다 (Table 2).

대하와 보리새우의 공통절편수를 이용한 F값과 이를 이용한 염기치환율 (ρ 값)을 구한 결과 두종 사이에는 13.7%의 염기치환이 있는 것으로 판단된다. 또한 각 제한효소별 절편의 크기를 비교해 볼 때, 대하의 mtDNA의 크기는 평균 16.44 kb였고 보리새우는 약 16.31 kb인 것으로 나타났다.

수산자원의 유효적인 관리와 보존을 위해서는 단위 계통군을 대표할 수 있는 표지 (marker)의 인식이 요구되고 있으며, 이를 위해 전통적으로 형태적 형질비교와 isozyme 분석에 따른 단백질 수준에서의 조사가 수행되어 왔으나, 현재에는 유전인자를 직접 비교하는 DNA 수준에서의 연구가 여러 종을 대상으로 진행되고 있다 (Waldman and Wirgin, 1994). 특히 수산자원에 대한 mtDNA 연구의 대부분은 담수어, 회유성 어류 및 해산어를 대상으로 한 것이며 (Berg and Ferris, 1984; Billington and Hebert, 1988), 무척추동물에 대해서도 이와 같은 연구방법이 적용되어 계통군의 표지를 구분하는데 이용되고 있다 (Brown, 1989; Benzie et al., 1993).

황해산 대하의 계통군에 대한 유전적 표지를 인식하고자 mtDNA의 제한효소 절편 다형현상을 분석한 결과 3종류의 haplotype이 관찰되었으며, 이중 하나의 뚜렷한 haplotype에 의해 모든 집단이 지배를 받고 있으며, 다른 두 종류의 haplotype도 한국과 중국 집단에 균등하게 분포되어 있는 것으로 나타났다. 이와 같은 결과를 볼 때 황해산 대하의 각 집단 사이에는 활발한 유전자 교환이 있다고 사료되며, 따라서 지금까지 Mako and Shojima (1969)에 의해 3개의 계통군으로 구분하고 있는 황해 서식 대하의 계통 문제는 재검토하여야 할 것으로 판단되며, 이를 좀 더 명확하게 검증하기 위해서는 향후 염기서열 분석 등의 연구 방법을 이용한 조사가 요구된다. 이렇게 동일한 유전구조를 지니게 된 원인으로는 황해라는 비교적 좁은 범위의 해역에는 이들을 유전적으로

Table 1. Molecular weight estimates of mtDNA restriction fragments for *P. chinensis* and *P. japonicus*

Species	Genotype					Species	Genotype				
	<i>P.chinensis</i>		<i>P.japonicus</i>				<i>P.chinensis</i>		<i>P.japonicus</i>		
Enzymes	C	D	L	M	N	Enzymes	C	D	L	M	N
<i>Bam</i> HI	14.0		11.7			<i>Nci</i> I	9.4			8.5	
				9.0			6.5			2.5	
			4.8	4.8						2.4	
	2.7			2.7						1.3	
	<u>16.7</u>		<u>16.5</u>	<u>16.5</u>						0.9	
<i>Bgl</i> I	no		16.5					<u>15.9</u>			<u>15.6</u>
<i>Bgl</i> II			10.0			<i>Nco</i> I	16.5			11.5	
		9.0		5.5						2.9	
		3.0								2.4	
	2.7						<u>16.5</u>				<u>16.8</u>
	1.8			0.7			<u>16.5</u>				no
	<u>16.5</u>		<u>16.2</u>			<i>Pst</i> I	16.5				
<i>Cla</i> I	11.0			9.4							
		6.5		6.5							
	5.0	5.0								4.7	
	4.5									2.5	
	<u>16.0</u>	<u>16.0</u>		<u>15.9</u>			<u>16.5</u>	<u>16.5</u>			<u>16.2</u>
<i>Eco</i> RI	12.5			6.6		<i>Sac</i> I			9.0		
				5.0	5.0		8.0		6.6	6.6	
					3.4					5.2	
					3.2		3.9				3.8
	1.6			1.7	1.7			2.3			
<i>Hha</i> I	1.1			1.6	1.6			1.8		1.7	1.7
	0.9			0.9	0.9						
	<u>16.1</u>		<u>15.8</u>	<u>15.8</u>				0.7			
							<u>16.7</u>		<u>17.3</u>	<u>17.3</u>	
						<i>Xba</i> I	9.4			6.5	
<i>Kpn</i> I	15.0			11.0			6.5			6.3	
				2.8						3.5	
	1.8						<u>15.9</u>				<u>16.3</u>
				1.6							
	<u>16.8</u>		<u>15.4</u>								
						<i>Xho</i> I	16.5			no	
	11.0			12.0							
	4.0					<i>Bcl</i> I	10.0			4.8	
				3.9			6.5			4.4	
	2.0			1.5						3.5	
							<u>16.5</u>			3.5	
	17.0			<u>17.4</u>						<u>16.2</u>	

* Underline : sum of molecular weights of fragments

C, M: common type, L: loss of one recognition site, D, N: insertion of one recognition site.

Table 2. Mitochondrial DNA fragment patterns within and between five *Penaeus chinensis* populations and one *P. japonicus* population

Species	POPULATIONS Haplotypes	Sample size	Fragment patterns produced by restriction enzymes															Diversity of populations (h)
			Bam	Bgl	Bgl	Cla	Eco	Hha	Kpn	Nci	Nco	Pst	Pvu	Sac	Xba	Xho	Bcl	
			HI	I	II	I	RI	I	I	I	I	I	II	I	I	I	I	
<i>P.chinensis</i>																		
DAECHON	(8)																	0.0
PC I	8	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
JINDO	(6)																	0.0
PC I	6	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
QINGDAO	(15)																	0.0
PC I	15	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
BOHAI	(17)																	0.118
PC I	16	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
PC II	1	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
NARODO	(18)																	0.386
PC I	14	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
PC II	3	C	C	C	D	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C		
PC III	1	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	D	C	C	C	C		
<i>P.japonicus</i>																		0.583
NAGASAKI	(9)																	
PJ I	6	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M		
PJ II	1	L	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M		
PJ III	1	M	M	M	M	N	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M		
PJ IV	1	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M	L	M	M		

Values in parentheses are total number of individuals analysed in each population. PC and PJ : haplotypes of *P. chinensis* and *P. japonicus*, respectively

격리시킬 수 있는 기작이 존재하지 않으며, 동일한 월동장에서의 혼합, 그리고 대하가 planktonic larval stage를 거치는 것과 성하시기에 이르러 지니게 되는 고도의 유영력 때문인 것으로 사료된다.

대하와 보리새우의 각각의 mtDNA 크기는 평균 16.44와 16.31 kb로 추정되었으며, 이는 다른 분류군과 유사한 것이며, 두종간의 크기 차이는 많지 않으리라고 판단된다. 그러나 두종간에는 13.7%의 염기 치환율이 예상되어 동일 속내의 종임에도 불구하고 비교적 높은 수준의 유전적 분화가 이루어졌음을 시사하고 있다.

Isozyme 분석 등에 의한 결과에 따르면, 해산 갑각류의 경우에는 대체로 다른 동물군에 비해 유전적 변이가 낮은 것으로 나타나는데 (Hedgecock et al., 1982; Lester, 1979) 제한효소 절편 양상에 의한 황해 서식 대하 5개 집단 mtDNA의 유전적 변이 역시 어류 집단에 비해 비교적 낮은 것으로 나타났다 (Bentzen et al., 1988; Park and Kim, 1995; Wilson et al., 1987).

황해 서식 대하 (*P. chinensis*) 각 개체군의 유전 구조를 파악하기 위하여 미토콘드리아 DNA (mtDNA)를 추출한 후 BamHI 등 15종의 제한효소를 이용한 제한효소 절편 다형 현상 (Restriction Fragment Length Polymorphisms; RFLPs)을 분석하였으며 보리새우 (*P. japonicus*) 와의 염기 치환 정도를 비교하기 위하여 일본 나가사키 1 집단의 절편 양상도 함께 분석하였다.

한국의 대천, 진도, 나로도 집단과 중국의 발해, 청도 집단 등 5개 집단을 분석한 결과, 대하에서는 3종의 haplotype이 발견되었으나 5개 집단 모두가 하나의 haplotype에 의해 지배되고 있는 것으로 나타났다. 나타난 변이는 2종류로 Cla I과 Pvu II 인식부위가 부가된 변이가 청도와 나로도 집단에서 출현하였을 뿐 전 집단에 대한 나머지 13종의 제한 효소 절편 양상은 모두 동일한 것으로 나타났다. 이와 같은 결과에서 보면 황해산 대하의 각 집단 사이에는 활발한 유전자 교류가 있는 것으로 판단되며, 3개 계군에 대한 지금까지의 구분은 재검토되어야 할 것으로 판단된다.

대하와 보리새우의 mtDNA 공통절편을 이용한 ϕ 값에

의한 염기치환은 13.7% 정도인 것으로 나타났으며, 제한 효소별 절편의 크기를 비교한 결과 대하의 mtDNA의 크기는 평균 16.44 kb였고 보리새우는 약 16.31 kb였다.

사 사

중국축 시료 채집에 협조해 주신 中國科學院 海洋研究 所 劉瑞玉 教授와 相建海 教授께 깊이 감사드립니다.

참 고 문 헌

- Avise, J. C., R. A. Lansman and R. O. Shade. 1979. The use of restriction endonucleases to sure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. I. Population structural and evolution in the genus *Peromyscus*. *Genetics*, 92, 279~295.
- Avise, J. C. 1986. Mitochondrial DNA and the evolutionary genetics of higher animals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 312, 325~342.
- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb and N. C. Saunders. 1987. Interspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between populaton genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18, 489~522.
- Bentzen, P., W. C. Leggett and G. G. Brown. 1988. Length and restriction site heteroplasmy in the mitochondrial DNA of American shad (*Alosa sapidissima*). *Genetics*, 118, 509~518.
- Benzie, J. A. H., E. Ballment and S. Frusher. 1993. Genetic structure of *Penaeus monodon* in Australia: concordant results from mtDNA and allozymes. *Aquaculture*, 111, 89~93.
- Berg, W. J., and S. D. Ferris. 1984. Restriction endonucleases analysis of salmonid mitochondrial DNA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1041~1047.
- Bermingham, E., and J. C. Avise. 1986. Molecular zoogeography of freshwater fishes in the southeastern United States. *Genetics*, 113, 939~965.
- Billington, N. and P. D. N. Hebert. 1988. Mitochondrial DNA variation in Great lakes walleye (*Stizostedion vitreum*) populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, 643~654.
- Brown, B. L. 1989. Population variation in the mitochondrial DNA of two marine organisms: The hard shell clam *Mercenaria* spp. and the killifish, *Fundulus heteroclitus*. Ph. D. Thesis, Old Dominion University.
- Brown, W. M., M. George, Jr. and A. C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76, 1967~1971.
- Chapman, R. W. and D. A. Powers. 1984. A method for the rapid isolation of mitochondrial DNA from fishes. *Maryland Sea Grant Tech. Rep. UM-SG-TS-84-05*. 11 pp.
- Hedgecock, D., M. L. Tracey and K. Nelson. 1982. Genetics. In: *The Biology of Crustacea*, Vol. 2 (Eds. L. G. Abele and D. E. Bliss), pp. 283~403.
- Hwang, G. L., Y. C. Lee, C. S. Chang and H. K. Hue. 1994. Mitochondrial DNA analysis of the small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis* Bleeker) in the Yellow Sea. *Bull. Korean Fish. Soc.*, 27 (5), 613~619 (in Korean).
- Kessler, L. G., and J. C. Avise. 1985. A comparative description of mitochondrial DNA differentiation in selected avian and other vertebrate genera. *Mol. Biol. Evol.*, 2, 109~125.
- Kim, Y. S. 1970. A comparison of the morphometry of Korean shrimp, *Penaeus orientalis* Kishinouye in the southern and the western coast of Korea. *Rep. Fish. Res.*, No. 8, 113~130 (in Korean).
- Lansman, R. A., R. O. Shade, J. F. Shapira and J. C. Avise. 1982a. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. III. Techniques and potential applications, *J. Mol. Evol.*, 17, 214~226.
- Lansman, R. A., J. C. Avise, C. F. Aquadro, J. F. Shapira and S. W. Daniel. 1982b. Extensive genetic variation in mitochondrial DNA's among geographic populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Evolution*, 37, 1~16.
- Lester, L. J. 1979. Population genetics of penaeid shrimp from the Gulf of Mexico. *J. Heredit.*, 70, 175~180.
- Mako, H. and E. Shojima. 1969. Some aspects of the movements and available stock size of Korean shrimp, by the use of tagging data. *Cont. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, 37, 33~50 (in Japanese).
- Mako, H., K. Nakashima and M. Tagawa. 1966. On the change of length frequency distribution of Korean shrimp, *Penaeus orientalis*. *Cont. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, 34, 1~10 (in Japanese).
- Nei, M. and F. Tajima. 1981. DNA polymorphism detectable by restriction endonuclease. *Genetics*, 97, 145~163.
- Park, J. Y. and Y. Kim. 1995. The number of nucleotide substitutions per sites of mitochondrial DNA in the four pleuronectid species. *J. Kor. Fish. Soc.*, 28 (5), 649~658 (in Korean).
- Spolsky, C. and T. Uzzell. 1984. Natural transfer of mitochondrial DNA in amphibian. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 81, 5802~5805.
- Thomas, W. K., R. E. Withler and A. T. Beckenbach. 1986. Mitochondrial DNA analysis of pacific salmonid evolution, *Can. J. Zool.*, 64, 1058~1064.
- Upholt, W. B. 1977. Estimation of DNA sequence divergence

- nce from comparison of restriction endonuclease digests. Nucleic Acid Res., 4, 1257~1265.
- Waldman, J. R. and I. Wirgin. 1994. Use of DNA analyses in the management of natural fish populations. In: Molecular Environmental Biology (S. J. Garte, ed.), pp. 29~64.
- Wilson, G. M., W. K. Thomas and A. T. Beckenbach. 1987. Mitochondrial DNA analysis of Pacific northwest populations of *Oncorhynchus tshawytscha*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44, 1301~1305.

1996년 3월 25일 접수

1996년 12월 30일 수리