

흰줄납줄개(*Rhodeus ocellatus*)와 줄납자루(*Acheilognathus yamatsutae*) 잡종의 초기생활사 특징

박재민 · 한경호^{1*}

경상북도 토속어류산업화센터, ¹전남대학교 수산과학과

Early Life History Characteristics of an Induced Hybrid of *Rhodeus ocellatus* and *Acheilognathus yamatsutae*

Jae-Min Park and Kyeong-Ho Han^{1*}

Gyeongsangbuk-Do Native Fish Business Center, Uiseong 37366, Republic of Korea

¹Fishery Science, Chonnam National University, Yeosu 59626, Republic of Korea

This study was conducted to identify the taxonomic differences in the characteristics of *Rhodeus ocellatus* and *Acheilognathus yamatsutae* during their early life history via an interspecific hybridization experiment. Results showed that the hatching rates of the cross-bred eggs were 60% for cross OY (*R. ocellatus* ♀ × *A. yamatsutae* ♂) and 70% for cross YO (*A. yamatsutae* ♀ × *R. ocellatus* ♂). The dorsal fin rays of YO were similar to those of *R. ocellatus*. The hybridization test of *A. yamatsutae* and *R. ocellatus* living in the same water stream revealed that no interspecies reproductive isolation occurred. OY and YO showed similar maternal and paternal characteristic. The juvenile of OY did not resemble both paternal and maternal fin rays, indicating a difference. The hatching larvae of the hybrids showed the morphological characteristics of their parents but varied in terms of the shapes of their parts.

Keywords: Acheilognathinae, *Acheilognathus yamatsutae*, Early life history, Hybrid, *Rhodeus ocellatus*

서론

전 세계 서식하는 납자루아과 어류는 3속 75종으로 그 중 우리나라에는 3속(*Rhodeus*, *Tanakia*, *Acheilognathus*) 16종이 서식하는 것으로 알려져 있다(Nelson et al., 2016; Chae et al., 2019). 납자루아과 어류는 석패과에 속하는 담수산 이매패류를 숙주로 하여 산란하는 독특한 습성을 가지고 있어 난 내 발생과 전기자어 시기를 조개 안에서 보냄으로써 높은 생존율을 유지하도록 진화하였으나 최근 수질오염, 하천공사 및 평탄화 작업으로 인한 하상구조 변화로 서식지가 파괴되면서 민물조개가 감소하여 오히려 산란숙주에 의존하는 납자루아과 어류의 생존 전략이 불리하게 작용하고 있다(Beak and Song, 2005; Kim et al., 2011). 우리나라에 서식하는 납자루아과 어류 16종 중 8종은 고유종으로 고유화 빈도가 50%에 이르러 중 분화 연구의 귀중한 자료로 보고 있으며(Kang et al., 2006; Chae et al., 2019), 특히 한강납줄개(*Rhodeus pseudosericeus*), 임실납자루(*Tana-*

kia somjinensis), 묵납자루(*T. signifer*), 큰줄납자루(*Acheilognathus majusculus*)는 그 수가 점차 감소하여 멸종위기종으로 지정되어 법적 보호를 받고 있는 실정으로 자원의 보호와 종 보존을 위한 인위적인 증식연구의 필요성이 절실하다(NIBR, 2022). 어류의 중간 잡종은 진화학적 연구뿐만 아니라 산업적 측면에서도 매우 중요한 역할을 하고, 잡종강세를 통해 상업적으로 유용한 형질을 발현시킬 수 있다(Bartley et al., 2001). 또한 다른 두 종간의 교잡을 통해 생산된 잡종으로부터 잡종강세를 획득하기 위하여 시도된다(Park et al., 1996, 1997, 2003, 2006). 잉어과 어류들은 자연에서의 잡종개체가 빈번하게 발견된다고 알려져 있다(Suzuki and Jeon, 1993). 국내에서 보고된 납자루아과 어류의 자연잡종은 각시붕어×묵납자루(Kim et al., 2010), 한강납줄개×묵납자루(Kim et al., 2014), 묵납자루×납자루(*T. lanceolata*) (Kim et al., 2015) 등이 보고되었으며, *R. suigensis*×각시붕어(*R. uyekii*) (Suzuki and Jeon, 1988a), 각시붕어×일본산 흰줄납줄개(*R. ocellatus smithi*) (Suzuki and

*Corresponding author: Tel: +82. 61. 659. 7163 Fax: +82. 61. 659. 7169

E-mail address: aqua05@jnu.ac.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2022.0137>

Korean J Fish Aquat Sci 55(2), 137-145, April 2022

Received 3 March 2022; Revised 31 March 2022; Accepted 8 April 2022

저자 직위: 박재민(연구사), 한경호(교수)

Jeon, 1988b), 각시붕어×떡납줄갱이(*R. notatus*) (Kang et al., 2006), 각시붕어×흰줄납줄갱이(Park and Han, 2019), 한강납줄갱이×떡납줄갱이(Kwak et al., 2020), 큰줄납자루×줄납자루(*A. yamatsutae*) (Park and Han, 2021) 등 인공교잡을 통한 연구도 일부 진행되었다.

이 연구에서는 우리나라에 서식하는 흰줄납줄갱이와 줄납자루의 인위적인 교잡실험을 통해 초기생활사에서 나타나는 특징을 밝히고 부모 종 및 근연종과 비교 논의하고자 한다.

재료 및 방법

시료확보

연구에 사용된 흰줄납줄갱이와 줄납자루는 2019년 5월 경북의 성군에 위치한 낙동강 수계 위천에서 족대(망목 4×4 mm)를 이용해 포획 후 연구실로 운반하였다. 친어로 사용된 흰줄납줄갱이 암컷은 전장 5.0–7.0 cm (평균 6.0±1.0 cm, n=10), 수컷은 전장 6.0–8.0 cm (평균 7.0±1.0 cm, n=10) 였고, 줄납자루 암컷은 전장 7.0–9.0 cm (평균 8.0±1.0 cm, n=10), 수컷은 전장 10.0–12.0 cm (평균 11.0±1.0 cm, n=10)였다. 두 종은 포획당시 수컷에서 혼인색과 입주변에 추성이 있었고, 암컷은 산란관이 짧게 돌출되어 있었다(Fig. 1).

산란유도

친어는 사각 유리수조(60×45×45 cm) 2개조를 이용해 각각 암수 20마리를 수용하였고, 수온은 21–23°C (평균 22±1°C) 범위에서 스펀지여과기를 이용해 순환여과식으로 사육하였다. 먹이는 냉동장구벌레(Blood worm; Hikari, Hayward, NJ, USA)와 배합사료(NO.5; LOVE·LARVA®, Takaoka, Japan)을 2회/일 공급하였고, 광주기 조건은 Light 14: Dark 10으로 설정하였다. 산란유도를 위해 수조 내부에는 석패과에 속하는 담수산 이매패류 말조개(*Unio douglasiae*) 4마리(각장 9cm)를 함께 사육하였다. 사육 중 말조개의 먹이로는 미세조류(Shellfish diet 1800; Myungsun, Seoul, Korea)를 1회/일 공급하였고, 말조개 내부에 친어의 자연산란 방지를 위해 투입 후 산란관 길이를 지속적으로 관찰하였다.

난발생 과정 및 자치어 형태발달

난발생 과정 관찰을 위해 산란관 길이가 뒷지느러미에 가까워졌을 때를 기점으로 복부를 눌러 채란 유무를 매일 확인하였고, 채란이 확인된 암컷은 마취제(MS-222, Ethyl 3-aminobenzoate methane-sulfonate; Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA)로 마취 후 멸균생리식염수(NaCl, 0.9%)가 담긴 petri dish (Ø 15 cm)에 채란하였다. 수컷은 암컷과 같은 방법으로 정액을 채취하였고, 수정은 암수 1:1 비율로 난과 수정하였으며, 맑은 물로 3–4회 환수하였다. 수정란은 임의로 30개를 선택해 만능투영기(JP V-12B; Nikon, Tokyo, Japan)로 크기를 0.01 mm까지

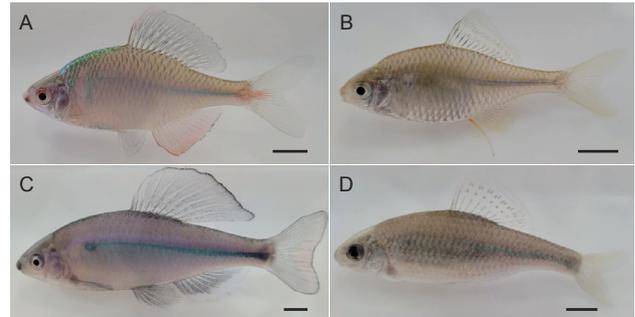


Fig. 1. Morphological character of lateral view of the (A) *Rhodeus ocellatus* (♂), (B) *R. ocellatus* (♀), (C) *Acheilognathus yamatsutae* (♂), (D) *A. yamatsutae* (♀). Scale bars=1.0 cm.

측정하였다. 난발생 과정은 실체현미경(SMZ18; Nikon)으로 사진촬영 및 관찰하였다. 부화 자어는 난황흡수 후부터 알테미아(*Artemia* sp. nauplius) 부화유생을 공급하였고, 이후에는 초기 미립자 사료를 공급하였다. 형태발달은 부화 직후부터 치어기까지 5마리씩 1–5일 간격으로 만능투영기로 크기측정, 실체현미경으로 외부형태 사진촬영 및 관찰하였으며, 측정 시 자치어의 움직임을 최소화하기 위해 마취제로 마취 후 측정하였다. 자치어 형태발달 단계 구분은 Ji et al. (2020)에 따랐다.

결 과

난의 형태 및 특징

흰줄납줄갱이의 난 형태는 서양배 모양에 가까운 전구형이었고 난황의 색은 옅은 노란색을 띠었다. 줄납자루의 난 형태는 타원형으로 난황의 색은 노란색을 띠었다. 두 종의 난은 부착성이 없고, 물에 가라앉는 분리침성란이었다. 흰줄납줄갱이의 난 크기는 장경 3.1–3.3 mm (평균 3.2±0.10 mm, n=30), 단경 1.1–1.3 mm (평균 1.2±0.07 mm, n=30)였다. 줄납자루의 난 크기는 장경 1.8–1.9 mm (평균 1.9±0.04 mm, n=30), 단경 1.4–1.5 mm (평균 1.5±0.03 mm, n=30)였다.

수정율, 부화율, 생존율

두 종간의 인공수정을 실시한 결과 OY (*R. ocellatus* ♀×*A. yamatsutae* ♂)는 수정율 100%, 부화율 60%, 치어까지 최종 생존율은 40%였고, YO (*A. yamatsutae* ♀×*R. ocellatus* ♂)는 수정율 100%, 부화율 70%, 치어까지 최종 생존율은 30%로 두 종간의 전체 수정율과 부화율은 50% 이상을 보였으나 최종 생존율은 30–40%를 보였다.

난발생 과정

R. ocellatus ♀×*A. yamatsutae* ♂

난은 수정 후 물을 흡수하기 시작하였고(Fig. 2A), 수정 후 10분에는 난의 표면에 난막이 형성되기 시작하여 난황과 분리되

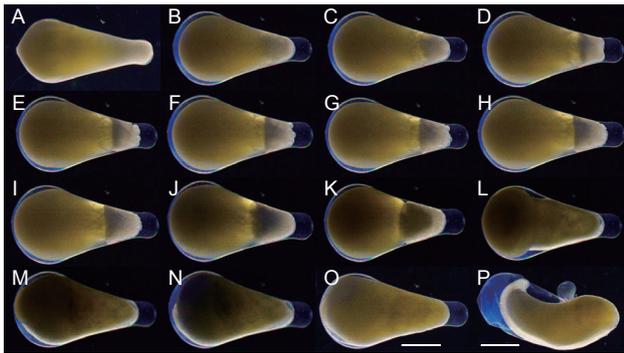


Fig. 2. Egg developmental stage of hybrid between *Rhodeus ocellatus* (♀)×*Acheilognathus yamatsutae* (♂). A, Fertilized eggs; B, Blastodisc; C, 2 cells; D, 4 cells; E, 8 cells; F, 16 cells; G, 32 cells; H, 64 cells; I, morula stage; J, Blastula stage; K, Early gastrula stage; L, Middle gastrula stage; M, Late gastrula stage; N, Embryonic stage; O, Development tail; P, Hatching larvae. Scale bars=1.0 mm.

었다. 수정 후 1시간에는 동물극의 난황 상단부에 배반이 형성되었고(Fig. 2B), 수정 후 1시간 30분에는 배반의 중앙이 두 갈래로 나누어지면서 2세포기에 달하였다(Fig. 2C). 수정 후 2시간에는 같은 방식으로 분할하면서 4세포기에 달하였고(Fig. 2D), 수정 후 2시간 30분에는 8세포기에 달하였다(Fig. 2E). 수정 후 3시간에는 16세포기에 달하였고(Fig. 2F), 수정 후 3시간 30분에는 32세포기에 달하였으며(Fig. 2G), 수정 후 4시간에는 세포의 분열 수가 점차 증가하면서 64세포기에 달하였다(Fig. 2H). 수정 후 5시간에는 세포의 수가 셀 수 없을 정도로 증가하면서 상실기에 달하였고(Fig. 2I), 수정 후 6시간 30분에는 포배기에 달하였다(Fig. 2J). 수정 후 10시간에는 배반의 가장자리에서 배환이 형성되었고, 위쪽에서부터 난황을 덮어 내려와 초기 낭배기에 달하였다(Fig. 2K). 수정 후 14시간 30분에는 난황의 2/3이상 덮고 내려와 중기 낭배기(50%)에 달하였다(Fig. 2L). 수정 후 17시간 30분에는 난황의 대부분을 덮어 내려오면서 말기 낭배기(90%)에 달하였다(Fig. 2M). 수정 후 18시간 30분에는 난황의 바깥쪽에 유백색의 배체가 형성되었고(Fig. 2N), 수정 후 21시간 30분에는 배체에 꼬리가 형성되었으며(Fig. 2O), 수정 후 27시간에는 머리부터 난막을 뚫고 나오면서 부화가 시작되었다(Fig. 2P). 수정 후 29시간에는 수정란의 50%이상이 부화하였고, 수정 후 32시간에는 부화가 완료되었다.

A. yamatsutae ♀×*R. ocellatus* ♂

난은 수정 직후부터 물을 흡수하기 시작하였고(Fig. 3A), 수정 후 30분에는 난막이 형성되면서 난황과 분리되었다. 수정 후 1시간에는 동물극의 난황 상단부에 배반이 형성되었고(Fig. 3B), 수정 후 1시간 30분에는 배반의 중앙이 두 갈래로 나누어지면서 2세포기에 달하였다(Fig. 3C). 수정 후 2시간에는 같은

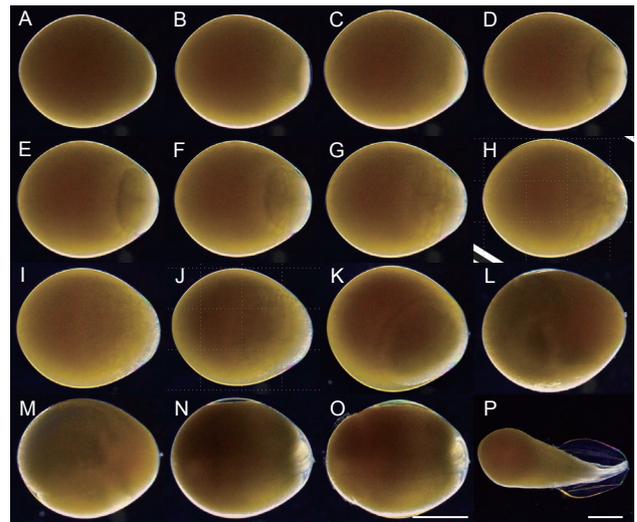


Fig. 3. Egg developmental stage of hybrid between *Acheilognathus yamatsutae* (♀)×*Rhodeus ocellatus* (♂). A, Fertilized eggs; B, Blastodisc; C, 2 cells; D, 4 cells; E, 8 cells; F, 16 cells; G, 32 cells; H, 64 cells; I, Morula stage; J, Blastula stage; K, Early gastrula stage; L, Middle gastrula stage; M, Late gastrula stage; N, Embryonic stage; O, Development tail; P, Hatching larvae. Scale bars=1.0 mm.

방식으로 분할하면서 4세포기에 달하였고(Fig. 3D), 수정 후 2시간 30분에는 8세포기에 달하였다(Fig. 3E). 수정 후 3시간에는 16세포기에 달하였고(Fig. 3F), 수정 후 4시간에는 32세포기에 달하였으며(Fig. 3G), 수정 후 6시간에는 세포의 분열 수가 점차 증가하면서 64세포기에 달하였다(Fig. 3H). 수정 후 10시간에는 세포의 수가 셀 수 없을 정도로 증가하면서 상실기에 달하였고(Fig. 3I), 수정 후 14시간에는 포배기에 달하였다(Fig. 3J). 수정 후 17시간 30분에는 배반의 가장자리에서 배환이 형성되었고, 위쪽에서부터 난황을 덮어 내려와 초기 낭배기에 달하였다(Fig. 3K). 수정 후 27시간 30분에는 난황의 2/3이상 덮고 내려와 중기 낭배기(50%)에 달하였다(Fig. 3L). 수정 후 46시간에는 난황의 대부분을 덮어 내려오면서 말기 낭배기(90%)에 달하였다(Fig. 3M). 수정 후 55시간에는 난황의 바깥쪽에 배체가 형성되면서 척추원기가 발달하였고(Fig. 3N), 수정 후 63시간 30분에는 꼬리가 형성되었으며(Fig. 3O), 수정 후 68시간에는 머리부터 난막을 뚫고 나오면서 부화가 시작되었다(Fig. 3P). 수정 후 71시간에는 수정란의 50%이상이 부화하였고, 수정 후 74시간에는 부화가 완료되었다.

자치어 형태발달

R. ocellatus (♀) × *A. yamatsutae* (♂)

부화 직후의 난황자어는 전장 2.9–3.8 mm (평균 3.2±0.36 mm, n=5)로 입과 항문은 발달하지 않았고, 난황의 표면에는 표

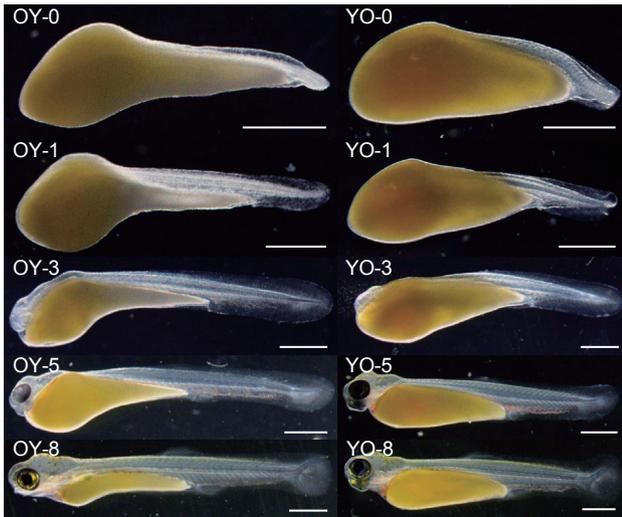


Fig. 4. Yolk-sac larvae and preflexion, flexion larvae development of hybrid between OY (*Rhodeus ocellatus* ♀×*Acheilognathus yamatsutae* ♂) and YO (*A. yamatsutae* ♀×*R. ocellatus* ♂). Scale bars=1.00 mm.

피상 돌기가 형성되었으며, 지느러미는 막으로 되어 있었다. 부화 직후 자어의 움직임은 관찰되지 않았다(Fig. 4OY-0).

부화 후 1일째 난황자어는 전장 4.3–4.5 mm (평균 4.4±0.09 mm, n=5)로 꼬리가 길게 발달하였고, 머리 부분에는 안포가 형성되었으며, 꼬리를 이용해 움직이기 시작하였다(Fig. 4OY-1).

부화 후 3일째 난황자어는 전장 5.7–6.0 mm (평균 5.8±0.12 mm, n=5)로 막으로 된 지느러미가 넓어졌고, 머리 부분에는 한쌍의 이석이 발달하였다(Fig. 4OY-3).

부화 후 5일째 난황자어는 전장 6.2–6.6 mm (평균 6.4±0.12 mm, n=5)로 눈에는 흑색소포가 침착하였고, 머리 부분에는 뇌가 발달하였으며, 난황 윗부분을 따라 항문까지 소화관이 분화하기 시작하였다(Fig. 4OY-5).

부화 후 8일째 중기자어는 전장 7.0–7.5 mm (평균 7.3±0.13 mm, n=5)로 입이 발달하기 시작하였고, 눈에는 렌즈가 발달하였다. 머리 상단부분에는 나뭇가지 모양의 흑색소포가 침착하였고, 등과 뒷, 꼬리지느러미에는 기조가 발달하기 시작하였다. 이 시기에는 척추 끝의 말단부분이 위쪽으로 휘어지기 시작하였다(Fig. 4OY-8).

부화 후 12일째 후기자어는 전장 7.7–8.1 mm (평균 7.9±0.13 mm, n=5)로 머리 상단부분에 침착되었던 흑색소포의 크기와 분포 범위가 넓어졌고, 난황 윗부분과 미병부, 등 쪽에는 나뭇가지 모양의 흑색소포가 침착하였다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 10개, 뒷지느러미 7개, 꼬리지느러미 19개(10+9) 발달하였다. 이 시기에는 척추 끝의 말단부분인 미부봉 상골이 45°로 완전히 휘어졌다(Fig. 5OY-12).

부화 후 15일째 후기자어는 전장 7.8–8.2 mm (평균 8.0±0.13

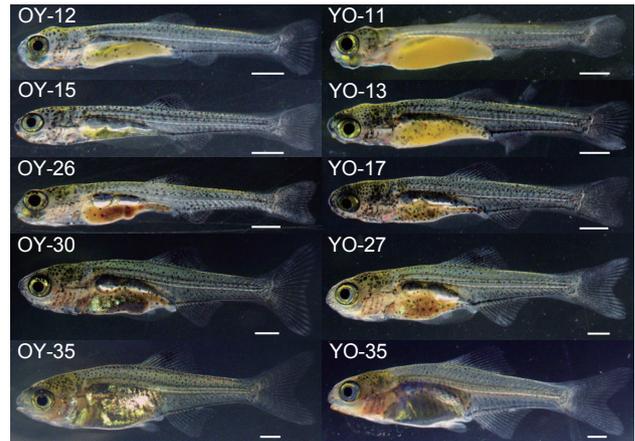


Fig. 5. Postflexion larvae and juveniles development of hybrid between OY (*Rhodeus ocellatus* ♀×*Acheilognathus yamatsutae* ♂) and YO (*A. yamatsutae* ♀×*R. ocellatus* ♂). Scale bars=1.00 mm.

mm, n=5)로 복부 위쪽에는 부레가 발달하였고, 입과 항문이 완전히 열리면서 먹이를 섭취하기 시작하였다. 꼬리지느러미 끝은 두 갈래로 나누어지기 시작했고, 머리 부분에는 윗턱인 상악 끝부분에 흑색소포가 침착하였으며, 등과 뒷, 꼬리지느러미 시작점에도 흑색소포가 침착하였다(Fig. 5OY-15).

부화 후 26일째 후기자어는 전장 8.5–9.0 mm (평균 8.8±0.16 mm, n=5)로 몸 전체에 침착되었던 흑색소포의 분포 범위가 전체적으로 줄어들었고, 꼬리지느러미에는 흑색소포가 대부분 침착하였다(Fig. 5OY-26).

부화 후 30일째 후기자어는 전장 10.0–11.0 mm (평균 10.5±0.39 mm, n=5)로 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 11개, 뒷지느러미 12개로 증가하였다. 이 시기에는 복부 안쪽의 막지느러미에서 배지느러미가 발달하기 시작하였다(Fig. 5OY-30).

부화 후 35일째 치어는 전장 12.4–13.0 mm (평균 12.8±0.22 mm, n=5)로 몸 전체에 나뭇가지 모양으로 침착되었던 흑색소포는 반점모양으로 발달하였고, 복부에는 황색소포가 침착하였다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 iii 9개, 뒷지느러미 iii 9개, 꼬리지느러미 19개(10+9)로 정수에 달하였다(Fig. 5OY-35).

A. yamatsutae (♀) × *R. ocellatus* (♂)

부화 직후 난황자어는 전장 3.5–3.8 mm (평균 3.7±0.12 mm, n=5)로 난황의 표면에 표피상 돌기가 발달하였고, 꼬리는 막지느러미로 되어 있었다. 부화 직후 자어의 움직임은 없었다(Fig. 4YO-0).

부화 후 1일째 난황자어는 전장 4.5–4.8 mm (평균 4.7±0.17 mm, n=5)로 몸통과 꼬리는 길어졌으며, 막지느러미는 더욱 넓게 발달하였다. 자어는 꼬리를 이용해 움직이기 시작하였다(Fig. 4YO-1).

부화 후 3일째 난황자어는 전장 5.5–5.7 mm (평균 5.6±0.10 mm, n=5)로 머리 부분에 안포와 뇌가 발달하였고, 난황의 측면에는 익상돌기가 한 쌍 발달하였다. 이 시기에는 항문이 발달하기 시작하였다(Fig. 4YO-3).

부화 후 5일째 난황자어는 전장 6.7–7.0 mm (평균 6.9±0.12 mm, n=5)로 머리 부분에는 눈에 렌즈가 발달하였고, 심장에서부터 난황을 따라 막지느러미까지 혈액의 흐름이 관찰되었다(Fig. 4YO-5).

부화 후 8일째 중기자어는 전장 7.2–7.5 mm (평균 7.3±0.09 mm, n=5)로 머리 상단부분에는 흑색소포가 침착하였고, 등과 뒷지느러미의 분화가 시작되었으며, 꼬리지느러미는 부채꼴로 발달하기 시작하였다. 꼬리지느러미 끝부분은 위쪽으로 휘어지기 시작하였고, 기조가 발달하기 시작하였다(Fig. 4YO-8).

부화 후 11일째 중기자어는 전장 8.1–8.5 mm (평균 8.3±0.13 mm, n=5)로 아가미 뚜껑 윗부분과 미병부, 난황 윗부분에 흑색소포가 침착하였고, 입과 항문이 발달하였으나 난황 흡수가 완료되지 않았으며, 먹이섭취는 관찰되지 않았다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 10개, 뒷지느러미 9개, 꼬리지느러미 19개(10+9)로 발달하였다(Fig. 5YO-11).

부화 후 13일째 후기자어는 전장 8.5–8.7 mm (평균 8.6±0.08 mm, n=5)로 나뭇가지 모양의 흑색소포는 지느러미를 포함한 몸 전체에 침착하였고, 복부에는 부레가 발달하면서 유영을 시작하였으며, 먹이를 섭취하기 시작하였다(Fig. 5YO-13).

부화 후 17일째 후기자어는 전장 9.1–9.4 mm (평균 9.3±0.11 mm, n=5)로 꼬리지느러미 끝은 두갈래로 갈라지기 시작하였고, 머리 부분에는 윗턱인 상악 끝부분에 흑색소포가 침착하였으며, 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 13개, 뒷지느러미 12개, 꼬리지느러미 20개(10+10)로 증가하였다(Fig. 5YO-17).

부화 후 27일째 후기자어는 전장 10.6–10.8 mm (평균 10.5±0.14 mm, n=5)로 몸 전체에 나뭇가지 모양으로 침착되었던 흑색소포는 분포 범위가 줄어들었고, 복부에는 황색소포가 침착하였다. 이 시기에는 복부 안쪽의 막지느러미에서 배지느러미가 발달하기 시작하였다(Fig. 5YO-27).

부화 후 35일째 치어는 전장 13.8–14.3 mm (평균 14.0±0.17 mm, n=5)로 나뭇가지 모양으로 침착되었던 흑색소포는 반점 모양으로 발달하였고, 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 11개, 뒷지느러미 11개, 꼬리지느러미 19개(10+9)로 정수에 달하였다(Fig. 5YO-35).

자치어 성장

잡종개체의 부화 직후부터 부화 후 35일째까지 발육단계별 성장변화는 Fig. 6과 같았다.

고 찰

본 연구에서는 우리나라에 서식하는 흰줄납줄개와 고유종인

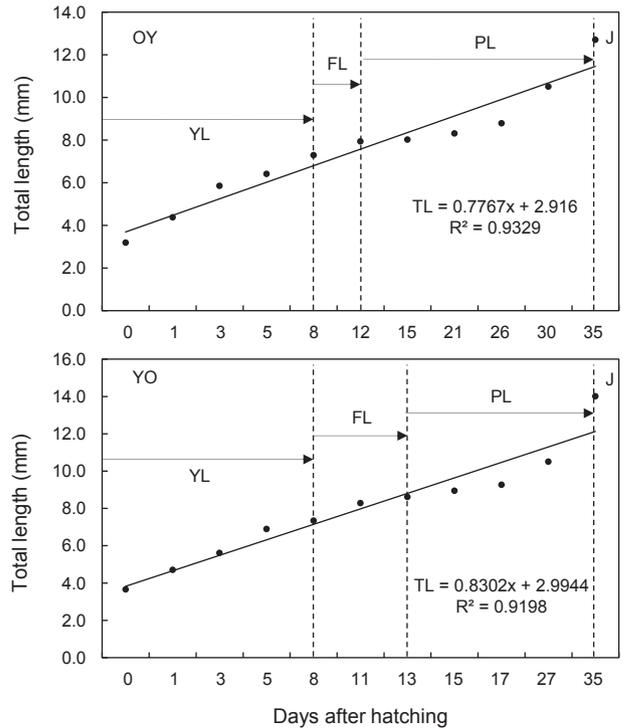


Fig. 6. Growth of larvae and juveniles after hatching in day of hybrid between OY (*Rhodeus ocellatus* ♀×*Acheilognathus yamatsutae* ♂) and YO (*A. yamatsutae* ♀×*R. ocellatus* ♂). YL, Yolk-sac larvae; FL, Flexion larvae; PL, Postflexion larvae; J, Juvenile.

줄납자루의 잡종유도를 통해 초기생활사 과정 동안 나타나는 특징을 유연종과 비교 분석하였다. 채집 당시 흰줄납줄개는 유숙이 없고 수초가 많은 하천 본류로 유입되는 지류에 서식하였고, 줄납자루는 유숙이 있고, 바닥에 자갈과 모래가 깔린 하천 본류에 서식하여 두 종간의 서식환경 차이로 인해 자연 잡종개체 출현이 불가능 할 것으로 사료되었으나 최근 하상공사, 자연재해 예방을 위한 재방공사 등 서식환경의 급변으로 산란시기 및 산란장소의 중복에 따른 자연 잡종의 출현에 충분한 가능성을 보일 것으로 생각된다. 이로 인해 담수 이매패류를 중간 숙주로 이용하는 납자루아과 어류들의 산란경쟁에도 영향을 미치는 것으로 보이며, 이러한 과정에서 어느 한 쪽이 우점하고 있는 Sneaker 행동에 의해 자연적인 2차 접촉 등으로 잡종개체가 출현하는 것으로 판단된다(Jansson et al., 1991; Kim and Park, 2002).

납자루아과 어류는 산란숙주인 조개를 두고 산란기간, 산란관 길이, 알의 모양과 개수, 산란위치 등을 다르게 하는 것은 산란경쟁을 최소화시키기 위한 방향으로 적응한 것이라고 생각된다(Hirai, 1964; Kondo et al., 1984; Nagata and Nakata, 1988; Fukuhara et al., 1998; Kitamura, 2007). 난의 형태는 납줄개속 어류의 전구형(bulb type), 납자루속의 서양배형(pear shape),

방추형(fusiform), 타원형(ovoid type)으로 구분되며 그 크기와 미세 형태의 차이는 각 종마다 차이가 있어 분류와 분화계통 형질로 이용된다(Kim et al., 2011).

흰줄납줄개의 난 형태는 전구형으로 납줄개속 어류의 난 형태와 같았고, 줄납자루의 난 형태는 타원형으로 납자루속과 같은 형태를 나타내었다. 다른 납자루아과 어류의 생식적 격리가 가능성 확인을 위한 교잡실험에서는 일본산 떡납줄개와 각시붕어(Suzuki and Jeon, 1988a), 일본산 흰줄납줄개와 각시붕어(Suzuki and Jeon, 1988b), 일본산과 한국산 갈납자루(Suzuki and Jeon, 1988c), 일본산 갈납자루, 떡납줄개, 한국산 흰줄납줄개, 각시붕어 암컷과 묵납자루 수컷(Suzuki and Jeon, 1994), 각시붕어와 한국산 흰줄납줄개(Park and Han, 2019), 큰줄납자루와 줄납자루(Park and Han, 2021) 사이에서는 잡종개체의 부화자어가 성어까지 성장하는 것으로 나타나 일부 종에서는 생식적 격리가 일어나지 않는 것으로 나타났다. 반면 갈납자루 암컷과 묵납자루 수컷(Suzuki and Jeon, 1994), 임실납자루와 갈납자루(Yang, 2004) 사이에서는 생식적 격리가 이루어져 납자루아과 어류의 계통유연관계 분석을 위한 지속적인 연구가 진행되어야 할 것으로 생각된다. 이처럼 흰줄납줄개와 줄납자루는 생식적 격리가 이루어지지 않는 것이 확인되었고, 서식지 환경의 요인으로 인한 자연잡종 출현 가능성 또한 배제하지 않을 수 없을 것으로 보인다.

부화 소요시간은 평균 수온 22°C에서 OY는 27–32시간, YO는 68–74시간이 소요되어 두 잡종 간 평균 40시간 정도로 큰 차이를 보였다. 부모 종인 흰줄납줄개(Park and Han, 2018)는 수온 21.5°C, 50시간, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987)는 수온 22°C, 39시간, 의암호 개체(Song and Kwon, 1989) 수온 25°C, 33시간이 소요되었다.

수온 21–22°C 범위에서 부화 시간은 OY가 부모 종보다 부화시간이 짧았으며, YO는 부모 종보다 부화시간이 오래 소요되어 부모 종과 잡종 간의 부화시간에 일치하는 점이 없었다.

납자루아과 어류의 부화자어 형태는 익상돌기의 유무에 따라 구분되고, 주로 납줄개속 어류는 익상돌기의 형태를 나타내며, 납자루속 어류는 표피상 돌기 형태를 가져 종에 따라 독특한 형태를 나타낸다(Kim et al., 2011). 난황 돌기의 형태는 납자루 종류의 부화자어가 담수산 이매패의 새강 내에서 탈락되지 않도록 하는 적응 형질인 것으로 보고되었다(Suzuki and Jeon, 1988a, 1988b).

OY의 부화자어 형태는 난황 일부분이 머리 앞쪽에 돌출되었고, 난황의 표면에는 표피상 돌기가 관찰되었으며, 시간이 경과함에 따라 난황의 좌우에는 익상돌기 한 쌍이 일부 돌출되었다. YO의 부화자어 형태는 마찬가지로 난황 일부분이 머리 앞쪽에 돌출되었고, 표피상 돌기와 익상돌기가 일부 돌출되었다. YO는 난황의 길이가 OY보다 짧았고, 난황 앞쪽은 OY가 역삼각형을 나타냈으며, YO는 타원형을 나타내 형태적 차이를 보였다. 부모 종인 줄납자루의 부화자어는 익상돌기가 없고 표피상 돌

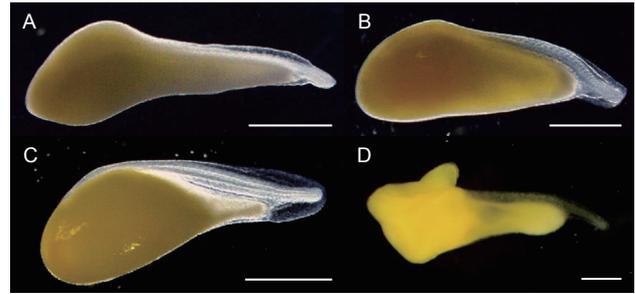


Fig. 7. Comparison of morphological of newly hatched larvae hybrid between. A, OY (*Rhodeus ocellatus* ♀ × *Acheilognathus yamatsutae* ♂); B, YO (*A. yamatsutae* ♀ × *R. ocellatus* ♂); C, *A. yamatsutae* (Park and Han, 2021); D, *R. ocellatus* (Park and Han, 2018). Scale bars=1.00 mm.

기가 발달하는데 YO의 부화자어는 모계인 줄납자루의 형질과 유사하였다. 흰줄납줄개(Park and Han, 2018)의 부화자어는 익상돌기가 좌우로 한 쌍이 발달하며, 표피상 돌기는 발달하지 않았다. OY와 YO 두 잡종의 부화자어에서 흰줄납줄개와 같은 형태의 익상돌기는 관찰할 수 없었으나 매우 짧은 익상돌기와 표피상 돌기가 함께 발달해 부모종의 형질을 모두 공유하는 형태적 특징을 나타냈다(Fig. 7). 또한 전장대비 난황이 차지하는 비율은 흰줄납줄개 81.9%, 줄납자루(Park and Han, 2021) 78.8%와 비교했을 때 OY는 87.5%로 가장 컸고, YO는 81.2%로 흰줄납줄개와 유사하였으며, 줄납자루와는 차이를 나타냈다.

흰줄납줄개와 줄납자루 잡종의 부화자어는 부모 종에서 나타나는 형태적 특징 일부를 공유하지만 부위에 따라 형태가 달랐고, 각시붕어와 흰줄납줄개(Park and Han, 2019) 잡종의 부화자어는 난황의 형태, 색깔 등이 부모 종과 형질이 유사하지만 부위에 따라 일부 형태가 다르게 나타났으며, 줄납자루 암컷과 큰줄납자루 수컷(Park and Han, 2021) 간의 잡종에서는 난황의 특징이 부모 종과 다른 점을 나타내 이들 잡종에서 나타나는 부화자어는 부모 종과 형태적 특징을 공유하지 않는 독특한 형태로 발달한다는 점에서 부화자어 시기 잡종의 형태적 구분도 가능할 것으로 보인다.

두 종간의 잡종과 다른 납자루아과 어류 사이의 난 및 부화자어 크기 비교는 Table 1과 같았다. 부화자어의 크기는 OY 전장 2.9–3.8 mm, YO 전장 3.5–3.8 mm로 YO가 OY보다 다소 크거나 같았다. 부모 종인 흰줄납줄개(Park and Han, 2018)는 전장 3.66–3.69 mm, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987) 전장 3.79–3.82 mm로 OY는 부모 종과 비슷하거나 다소 작았으며, YO는 유사한 크기를 나타냈다.

후기자어 이행시기는 OY 부화 후 12일째 전장 7.7–8.1 mm, YO 부화 후 13일째 전장 8.5–8.7 mm로 이행 시기는 유사하였고, 전장 크기는 YO가 다소 컸다. 부모 종인 흰줄납줄개(Park and Han, 2018)는 부화 후 17일 8.11–8.13 mm, 줄납자루 북한

Table 1. Comparison of egg and larvae size in Acheilognathinae fishes by each investigator

Species and hybrid	Habitat	Egg type	Egg size (mm) (mean, long×short)	Newly hatched larvae size (mm)	Authors
<i>Rhodeus ocellatus</i>	Wicheon Strem	Bulb like	2.62×1.53	3.67	Park and Han (2018)
<i>R. uyekii</i>	"	"	3.68×1.45	4.98	
<i>R. notatus</i>	Anseoungcheon Strem	"	3.58×1.17	4.31	
<i>R. psedosericeus</i>	Namhangang River	"	2.80×1.80	3.30	Kim et al. (2006)
<i>Tanakia lanceolata</i>	Ungcheoncheon Strem	Fusiform	4.58×1.49	5.30–5.51	Suzuki and Jeon (1990a)
<i>T. signifer</i>	Naechoncheon Strem	Pear	2.19×1.85	3.32–3.41	Beak and Song (2005)
<i>T. koreensis</i>	Somjingang River	Fusiform	4.66×1.49	5.54	Suzuki and Jeon (1988c)
	Geumgang River	"	3.19×1.34	6.38	
<i>T. somjinensis</i>	Somjingang River	Fusiform	3.70×2.30	5.20	Kim (1991)
<i>T. lartimarginata</i>	Yeonggang River	"	4.41×1.44	5.91	Park and Han (2018)
<i>Acheilognathus yamatsutae</i>	Bukhangang River	Ovoid	1.94×1.57	3.79-3.82	Suzuki and Jeon (1987)
	Uiamho Lake	"	1.97×1.74	4.40	Song and Kwon (1989)
<i>A. majusculus</i>	Yeonggang River	"	2.12×1.86	4.19-4.28	Kim et al. (2014)
<i>A. macropterus</i>	Yeongamcheon Strem	"	1.95×1.61	3.04	Suzuki and Jeon (1989)
<i>A. chankaensis</i>	Juksancheon Strem	"	2.09×1.26	3.31	Suzuki and Jeon (1990b)
OY (<i>R. ocellatus</i> ♀× <i>A. yamatsutae</i> ♂)	-	Bulb like	3.2×1.2	3.2	Present study
YO (<i>A. yamatsutae</i> ♀× <i>R. ocellatus</i> ♂)	-	Ovoid	1.9×1.5	3.7	

Table 2. Comparison of meristic character counts of hybrid *Rhodeus ocellatus* × *Acheilognathus yamatsutae* with parental type

Fin types	<i>R. ocellatus</i>	Hybrid		<i>A. yamatsutae</i>
		OY (<i>R. ocellatus</i> ♀× <i>A. yamatsutae</i> ♂)	YO (<i>A. yamatsutae</i> ♀× <i>R. ocellatus</i> ♂)	
Dorsal fin rays	iii11	iii9	iii11	iii8
Anal fin rays	iii11	iii9	iii10	iii8
Caudal fin rays	10+9=19	10+9=19	10+9=19	10+9=19

강 개체(Suzuki and Jeon, 1987)는 부화 후 18일째 전장 7.28–7.38 mm로 이행 시기는 잡종이 부모 종 보다 빨랐고, 전장 크기는 부모 종인 흰줄납줄개가 비교적 두 잡종과 가까웠다.

치어 이행시기는 OY 부화 후 35일 전장 12.4–13.0 mm, YO 부화 후 35일 전장 13.8–14.3 mm로 이행시기는 동일하였고, 전장 크기는 YO가 컸다. 부모 종인 흰줄납줄개(Park and Han, 2018)는 부화 후 58일 전장 15.8–16.0 mm, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987)는 부화 후 40일 전장 12.3–13.7 mm로 YO가 부모 종인 줄납자루와 이행시기 및 전장크기가 가까웠으며, 흰줄납줄개는 두 잡종 보다 크기가 크고, 늦은 시기에 이행하여 차이를 보였다. 부모종과 두 잡종 간의 지느러미 계수형질은 YO는 등지느러미 기조 수가 부계인 흰줄납줄개와 동일하였고, OY는 부모 종 모두와 다른 기조 수를 나타냈다. 꼬리지느러미 기조 수는 OY 및 YO 모두 부모종과 동일하였다(Table 2).

연구결과 낙동강 위천에 서식하는 흰줄납줄개와 줄납자루 종간의 생식적 격리는 일어나지 않는 것이 확인되었다. 또한 자연 잡종이 발생될 가능성도 있을 것으로 생각되며 이번 연구결과는 두 잡종과 납자루아과 어류 사이의 형태적 차이점을 확인할 수 있는 참고자료가 될 것으로 사료된다. 또 향후 흰줄납줄개와 줄납자루 잡종에서 나타나는 산란기 수컷의 혼인색 등 관상적 가치와 부모 종과 비교했을 때 나타나는 체색의 강점, 체색발현을 위한 빛, 먹이, 사육환경 등에 대한 추가적인 연구도 필요할 것으로 보인다.

References

Baek HM and Song HB. 2005. Egg morphology and early life history of *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae). Korean J Ecol 28, 281-286. <https://doi.org/10.5141/JEFB.2005.28.5.281>.

- Bartley DM, Rana K and Immink AJ. 2001. The use of inter-specific hybrids in aquaculture and fisheries. *Rev Fish Bio Fish* 10, 325-337. <https://doi.org/10.1023/A:1016691725361>.
- Chae BS, Song HB and Park JY. 2019. A field guide to the freshwater fishes of Korea. LG Evergreen Foundation, Seoul, Korea.
- Fukuhara S, Maekawa W and Nagata Y. 1998. Comprasion of utilization of freshwater mussels for deposition of the bitterlings in three creeks of northwest Kyushu. *Mem Osaka Kyouiku Univ Ser* 47, 27-37.
- Hirai K. 1964. Comparative studies on ecology of four species of bitterlings in the Lake Biwa. *Physiol Ecol Japan* 12, 72-81.
- Jansson H, Holmgren I, Wedin K and Andersson T. 1991. High frequency of natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in a Swedish river. *J Fish Biol* 39, 343-348. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05096.x>.
- Ji HS, Yoo HJ, Kim JK, Kim DN, Kim ST, Kim JN, Kim HJ, Moon SY, Shin DH, Oh TY, Yoo JT, Yoon EA, Lee SK, Lee HW, Lee HB, Im YJ, Jeong JM, Choi JH and Hwang KS. 2020. Fish eggs, larvae and juveniles of Korea. Hangeul Graphics, Busan, Korea, 442.
- Kang EJ, Kim CH, Park IS, Yang H and Cho YC. 2006. Early developmental characteristics of induced hybrids between *Rhodeus uyekii* and *R. notatus* (Pisces: Cyprinidae). *Korean J Ichthyol* 18, 339-346.
- Kim CH. 1991. Systematic studies on the bitterlings, genus *Acheilognathus* (Pisces: Cyprinidae) from Korea. Ph. D. Dissertation, University of Jeonbuk National, Jeonju, Korea, 73-77.
- Kim CH, Kang EJ and Kim JH. 2006. Development of eggs and early life history of Korean bitterling, *Rhodeus pseudosericeus* (Acheilognathinae). *Korean J Ichthyol* 18, 266-272.
- Kim CH, Lee WO, Lee JH and Beak JM. 2011. Reproduction study of Korean endemic species *Acheilognathus koreensis*. *Korean J Ichthyol* 23, 150-157.
- Kim CH, Lee WO, Kang YJ and Baek JM. 2010. Occurrence of a natural intergeneric hybrid, *Rhodeus uyekii* × *Acheilognathus signifer* (Pisces: Cyprinidae) from Jojongcheon Bukhan River, Korea. *Korean J Ichthyol* 22, 225-229.
- Kim IS and Park JY. 2002. Freshwater fishes of Korea. Kyohak Publishing, Seoul, Korea.
- Kim HS, Yun SW, Ko JG and Park JY. 2014. Occurrence of a natural intergeneric hybrid between *Rhodeus pseudosericeus* and *Acheilognathus signifer* (Pisces: Cyprinidae) from the Namhangang (river), Korea. *Korean J Ichthyol* 26, 153-158.
- Kim HS, Yoon SW, Kim HT and Park JY. 2015. Occurrence of a natural hybrid between *Acheilognathus signifer* and *A. lanceolatus* (Pisces: Cyprinidae). *Korean J Ichthyol* 27, 199-204.
- Kitamura J. 2007. Reproductive ecology and host utilization of four sympatric bitterling (Acheilognathinae, Cyprinidae) in a lowland reach of the Harai River in Mie, Japan. *Environ Biol Fish* 78, 37-55. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9076-6>.
- Kondo T, Yamashita J and Kano M. 1984. Breeding ecology of five species of bitterling (pisces: Cyprinidae) in a small creek. *Physiol Ecol Japan* 21, 53-62.
- Kwak YH, Kim KY, Kim KS and Song HY. 2020. Occurrence of a natural interspecific hybrid between *Rhodeus pseudosericeus* and *R. notatus* in Sangcheon stream of the Han River, Korea. *Korean J Ecol Environ* 53, 275-285. <https://doi.org/10.11614/ksl.2020.53.3.275>.
- Nagata Y and Nakata Y. 1988. Distribution of six species of bitterlings in a creek in Fukuoka prefecture. *Jpn J Ichthyol* 35, 332-331. <https://doi.org/10.11369/jji1950.35.320>.
- Nelson JS, Grande TC and Wilson MVH. 2016. Fishs of the World (Fifth edition). John Wiley and Sons, Hoboken, NJ, U.S.A.
- NIBR (National Institute of Biological Resources). 2022. Endangered wildlife. Retrieved from https://species.nibr.go.kr/home/mainHome.do?cont_link=011&subMenu=011013&contCd=011013001002 28 on Feb 28, 2022.
- Park IS, Kim PK, Kim JM and Choi GC. 1996. Production of hybrid and allotriploid between rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and coho salmon (*O. kisutch*). *J Aquat* 9, 133-140.
- Park IS, Choi GC and Kim DS. 1997. Production of hybrid and allotriploid between rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and cherry salmon, *O. masou* II. Characteristics of sex ratio and morphometric traits. *J Aquat* 10, 49-54.
- Park IS, Nam YK, Douglas SE, Johnson SC and Kim DS. 2003. Genetic characterization, morphometrics and gonad development of induced interspecific hybrids between yellowtail flounder, *Pleuronectes ferrugineus* (Storer) and winter flounder, *Pleuronectes americanus* (Walbaum). *Aquacult Res* 34, 389-396. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00816.x>.
- Park IS, Nam YK and Kim DS. 2006. Growth performance, morphometric traits and gonad development of induced reciprocal diploid and triploid hybrids between the mud loach (*Misgurnus mizolepis* Gunther) and cyprinid loach (*Misgurnus anguillicaudatus* Cantor). *Aquacult Res* 37, 1246-1253. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2006.01556.x>.
- Park JM and Han KH. 2018. Early life history of *Rhodeus* fish (*R. uyekii* and *R. ocellatus*) in the Nakdong River water system. *Dev Reprod* 22, 39-53. <https://doi.org/10.12717/DR.2018.22.1.039>.
- Park JM and Han KH. 2019. Early life history characteristics of an induced hybrid between *Rhodeus uyekii* and *Rhodeus ocellatus*. *Korean J Fish Aquat Sci* 52, 408-417. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2019.0408>.

- Park JM and Han KH. 2021. Early life history characteristics of an induced hybrid between *Acheilognathus majusculus* and *Acheilognathus yamatsutae*. Korean J Fish Aquat Sci 54, 170-179. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2021.0170>.
- Song HB and Kwon OK. 1989. Study on the deposition and developmental characters of *Acheilognathus yamatsutae* Mori (Cyprinidae) from the lake Uiam. Korean J Limnol 22, 51-70.
- Suzuki N and Jeon SR. 1987. Development of the bitterling *Acheilognathus yamatsutae* (Cyprinidae), with notes on minute tubercles on the skin surface and paryngeal apparatus. Korean J Limnol 20, 229-241.
- Suzuki N and Jeon SR. 1988a. Hybridization experiments in Acheilognathine fishes (Cyprinidae), an intragereric hybrid between *Rhodeus suigensis* and *R. uyekei*. Korean J Limnol 21, 57-78.
- Suzuki N and Jeon SR. 1988b. Hybridization experiments in Acheilognathine fishes (Cyprinidae), an intragereric hybrid between *Rhodeus uyekei* and *R. ocellatus smithi*. Korean J Limnol 21, 129-142.
- Suzuki N and Jeon SR. 1988c. Development of the bitterling *Acheilognathus limbata* (Cyprinidae) from Korea and Japan, with notes on minute tubercles on the skin surface and on the genetic implication in hybrid embryos. Korean J Limnol 21, 211-229.
- Suzuki N and Jeon SR. 1989. Development of the bitterling, *Acanthorhodus asmussi* (Cyprinidae) with note on minute tubercles on the skin surface. Korean J Ichthyol 1, 73-82.
- Suzuki N and Jeon SR. 1990a. Development *Acheilognathus lanceolatus* from Ungchon river, Korea. Korean J Ichthyol 2, 77-87.
- Suzuki N and Jeon SR. 1990b. Development of bitterling, *Acanthorhodus* (= *Acheilognathus*) *gracilis* (Cyprinidae), with a note on minute tubercles on the skin surface. Korean J Ichthyol 2, 169-181.
- Suzuki N and Jeon SR. 1993. Intergeneric hybridization experiment between *Acheilognathus lanceolatus* and *Rhodeus uyekei*. J Basic Sci 7, 11-20.
- Suzuki N and Jeon SR. 1994. Interspecific and intergeneric hybridization experiments between females of four species of *Acheilognathus limbata*, *A. koreensis*, *Rhodeus ocellatus* and *R. suigensis* and male of *A. signifer* (Cyprinidae, Teleostei). Korean J Limnol 27, 339-348.
- Yang H. 2004. Ecology and speciation of two Korean bitterlings, *Acheilognathus koreensis* and *A. somjinensis* (Pisces: Cyprinidae) from Korea. Ph. D. Dissertaion, Jeonbuk University, Jeonju, Korea.