

# 다섯동갈망둑, *Pterogobius zacalles*의 채식행동: 채식방법과 먹이생물 크기의 관계에 관하여

최 승 호\*

국립생물자원관

**Foraging Behavior in Beauty Goby, *Pterogobius zacalles*: Relationship between Foraging Modes and Prey Size by Seung-Ho Choi\*** (National Institute of Biological Resources, Incheon 404-708, Korea)

**ABSTRACT** The foraging behavior of the beauty goby, *Pterogobius zacalles*, was studied at Mutu Bay, Aomori province, Japan. *P. zacalles* harvested invertebrates prey from benthic substrates by using two distinct foraging modes: picking substrate among boulders and sucking surface of boulder. Among others, picking substrate among boulders was primarily used foraging mode. The foraging modes of *P. zacalles* were followed by three stages: searching for prey, feeding and chewing. For foraging, it takes less time to suck out the surface of boulder than pick up substrate among boulders, because the resting site of *P. zacalles* is close to the place where they do sucking. The diets of *P. zacalles* primarily consisted of benthic amphipods regardless of their foraging modes. Only the difference was that they can get bigger amphipods when they did picking rather than sucking. Even though it needs more time and energy to do picking, *P. zacalles* was compensated by getting a high-calorie diet eventually, therefore prey size can be the determinant of their foraging modes.

**Key words :** *Pterogobius zacalles*, foraging modes, picking, sucking, amphipods, prey sizes

## 서 론

동물은 성장과 번식의 성공을 위해 물리적, 생물학적 환경에 적응된 가장 효율적인 채식행동을 사용한다(Krebs and Davies, 1997; Stephens *et al.*, 2007). 어류를 포함하여 동물은 일반적으로 거의 움직이지 않고 한곳에서 머물며 먹이를 기다리거나(sit-and-wait), 먹이를 찾아 이동하는(cruising) 두 가지 방법의 섭식행동을 한다(Griffiths, 1980; Cooper *et al.*, 1985; Katano, 1996). 일반적으로, sit-and-wait는 천천히 이동하는 어류가, cruising은 활동적으로 움직이는 어류가 이용하지만, 서식지의 환경에 따라 일반적으로 두 가지 섭식방법을 병행하는 경향이 있다(Grant and Noakes, 1987; Osugi *et al.*, 1998).

채식은 먹이생물을 찾고, 추적하고, 섭식하기까지의 일련의 과정을 포함하며, 에너지 소모량은 채식시간 및 이동거

리 등의 차이에 의해 달라진다. 어류에서 능동적인 채식방법(cruising)은 많은 에너지를 소모하게 되고, 상대적으로 먹이를 기다리는 수동적인 채식방법(sit-and-wait)은 적은 에너지를 소모한다(Grantner and Taborsky, 1998; Killen *et al.*, 2007).

망둑어과(Gobiidae) 어류는 어류 중에서 가장 다양하게 분화된 종류이며, 담수, 기수, 온대 수역 및 열대의 산호수역까지 매우 넓게 분포한다(Nelson, 2006). 이들은 다양한 서식환경에 적응하여 생활하지만, 주로 단독으로 저서생활을 하며 무척추동물을 섭식한다(Grossman *et al.*, 1980; Magnhagen and Wiederholm, 1982; Behrents, 1989; Costello *et al.*, 1990; Onadoko, 1992; Aarnio and Bonsorff, 1993; Humphries and Potter, 1993; Swenson and McCray, 1996; 허와 광, 1998; 허와 광, 1999).

다섯동갈망둑, *Pterogobius zacalles*은 저서성의 망둑어과 어류로 우리나라 남해, 서해와 일본 연안의 돌과 자갈로 구성된 수역에 분포한다(Masuda *et al.*, 1984; 김 등, 2005). 본

\*교신저자: 최승호 Tel: 82-32-590-7180, Fax: 82-32-590-7079  
E-mail: choifish@hanmail.net

중은 단각류 및 다모류 등의 소형무척추동물을 섭식하고, 약 2년 간 생존하는 것으로 추정되며, 체장 13 cm 정도까지 성장한다(Shiogaki, 1981).

본 연구의 목적은 다섯동갈망둑의 채식행동에 대한 관찰을 통하여 채식방법과 먹이생물을 분석하고 이의 관계에 대하여 논의하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 조사 지점

본 연구는 일본 Aomori현 Mutu만(40° 92'80"N, 140° 95' 97"E)에서 실시되었다. 조사 지점의 수심은 2~6 m이고, 저질은 주로 펄로 구성되어 있으며, 지름 15~100 cm 정도의 돌과 자갈이 조밀하게 분포하였다.

### 2. 관찰시기 및 관찰 방법

다섯동갈망둑의 채식행동 관찰은 2000년 10월부터 동년 11월까지 스킨스쿠버 다이빙을 이용하여 실시하였다. 관찰 전에 개체의 식별을 위하여 망목 5×5 mm의 그물(1×15 m)을 사용하여 어체에 손상을 주지 않도록 포획하였고, 아크릴 페인트를 채측 비늘 밑에 주사하여 표식 후, 방류하였다. 표식 방류된 어류는 모두 5개체(체장 112~123 mm)이었으며, 정확한 관찰 결과를 획득하기 위해 행동 관찰은 표식에 의한 스트레스가 완전히 사라졌다고 생각되는 표식 방류 3일 후부터 시작하였다.

행동의 관찰은 오전 7시에서 오후 5시 사이에 이루어졌다. 관찰 결과는 채식행동이 관찰된 즉시 채식방법, 섭식횟수, 씹는 시간, 채식거리 및 섭식장소 등을 수중메모판에 기록하였다. 한편, 씹는 시간과 휴식시간은 방수용 스톱워치를 사용하여 측정하였다.

### 3. 먹이생물 확보 및 분석

채식방법과 섭식한 먹이생물을 비교하기 위해 채식행동의 기록 후에 관찰한 개체를 그물(1×15 m)을 사용하여 어체에 손상이 없도록 주의하여 포획하였다. 포획된 어류는 Okuda and Yanagisawa (1996)의 방법을 변형하여 스포이드를 이용해 먹이생물을 토해내게 하였다. 이때 어류에 가해지는 스트레스 등을 고려하여 본 연구를 수행하기 전에 15회 예비 실험을 하였으며, 스트레스로 인한 행동의 변화를 고려하여, 1회 실험한 개체는 24시간 동안 재실험을 실시하지 않았다.

토해낸 먹이 생물은 즉시 5% 포르말린 수용액에 고정된 후에 실험실에서 해부현미경하에서 동정하였고, 0.01 mm까

지 개체의 크기를 측정하였다.

각 행동 용어에 대한 설명은 다음과 같다.

채식(foraging) : 먹이를 찾아 헤매고, 추적하고, 씹고, 삼키기까지의 일련의 과정

섭식(feeding) : 먹이생물을 먹는 행동

씹는 시간(chewing time) : 돌 표면이나 펄 속에 서식하는 먹이를 섭식하는 순간부터 먹이를 삼키고, 먹이와 함께 입안으로 들어온 이물질이 입 밖으로 뱉을 때까지 걸린 시간

채식거리(foraging distance) : 휴식 장소로부터, 먹이를 찾아 이동하여 섭식할 때까지 개체가 유영한 거리

휴식시간(resting time) : 돌 표면에 붙어 움직이지 않고 휴식을 취하는 시간으로, 먹이를 완전히 삼킨 때부터 다음 채식을 위해 움직일 때까지 시간

## 결 과

### 1. 채식방법

다섯동갈망둑은 돌 틈 사이에 축적되어 있는 펄에서 먹이를 찾고 펄과 함께 먹이생물을 섭식하는 쪼기(Picking)와, 돌의 표면에서 먹이를 찾고 입을 돌 표면에 대고 먹이생물을 빨아들이는 흡입(Sucking)의 두 가지 채식방법을 이용하여 먹이생물을 섭식하였다(Fig. 1).

관찰기간 동안 다섯동갈망둑의 채식은 주로 쪼기에 의존하는 경향을 보였고, 관찰기간 동안 채식방법의 이용 빈도는 개체들 간에 약간의 차이를 나타냈으며, 쪼기를 이용한 섭식빈도는 흡입에 비해 6.1~11.7배 정도 높게 나타났다(Fig. 2).

### 2. 채식과 휴식

다섯동갈망둑의 채식은 먼저 먹이를 찾아 유영하는 찾기(Searching), 섭식장소에서 먹이생물을 발견하고 먹는 섭식(Feeding), 섭식한 후에 먹이를 씹고 이물질은 뱉어내는 씹기(Chewing)의 3단계로 구성되었다. 또한 채식 후에는 대부분 즉시 다음 채식을 시행하지 않고 바위 표면에 가슴지느러미를 대고 머물러 있었으며, 아무런 활동을 하지 않는 휴식행동을 하였다. 채식행동의 3단계와 채식 후 휴식시간은 채식방법에 따라 커다란 차이가 나타났다(Fig. 3, Mann-Whitney U-test, all,  $p < 0.001$ ).

다섯동갈망둑은 돌 틈에서 채식할 때 돌 표면에서 채식할 때보다 유영 거리가 약 3.9배가 길어져, 훨씬 더 먼 거리를 먹이를 찾아 이동하였다. 즉, 돌 표면에서 채식할 때는 휴식장소의 주변에서 먹이를 찾지만, 돌 틈에서 채식할 때는 더 먼 거리를 이동하여 먹이를 찾았다.

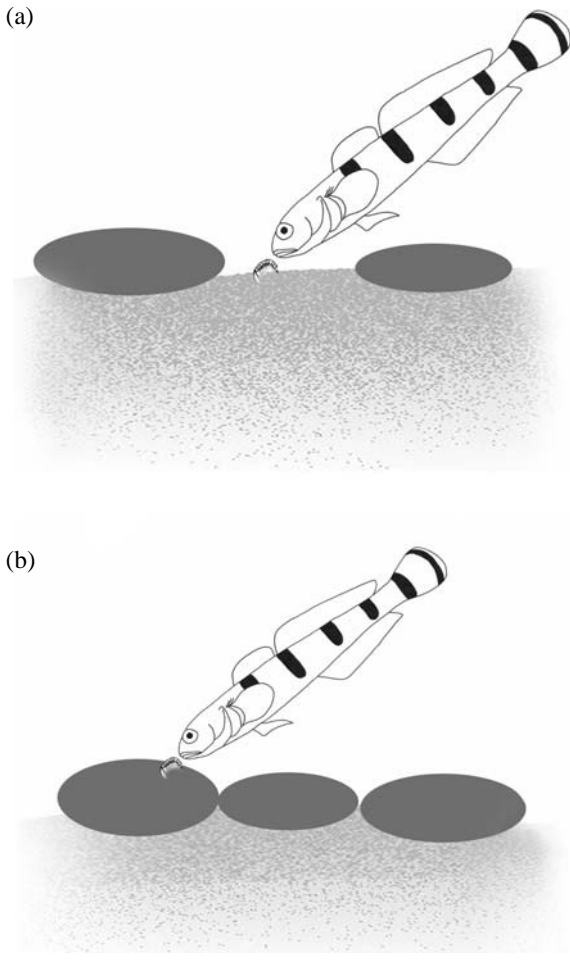


Fig. 1. Schematic representation of two foraging modes observed in *Pterogobius zacalles*. (a) Picking substrate among boulders, (b) Sucking the surface of boulder.

이들은 섭식 후에 먹이를 씹는 시간도 섭식장소에 따라 차이를 나타내었다. 돌 표면에서 섭식한 경우에는 씹는 시간은 평균 1.5초가 소요되었지만, 돌 틈에서 섭식한 경우에는 평균 7.8초가 소요되어 커다란 차이를 보였다.

한편, 다섯동갈망둑은 돌 틈에서 섭식한 후 휴식에 훨씬 긴 시간을 소모하는 것으로 나타났다. 돌 틈에서 섭식한 후 휴식 시간은 평균 34.7초였으며, 돌 표면에서 채식한 후에 휴식 시간은 평균 5.4초로 약 6.4배의 차이를 보였다.

### 3. 채식방법에 따른 먹이생물 분석

섭식장소에 따른 먹이생물의 분석을 위하여 표식 방류한 어류 5개체를 대상으로 섭식 직후 즉시 채집하여, 먹이생물을 토해내게 하였다. 돌 틈에서 섭식한 개체는 모두 43회의 재포획을 실시하였고, 이중 27회 먹이생물을 확인할 수 있었다. 돌 표면에서 섭식한 개체는 모두 32회 재포획하였고, 이중 14회 먹이생물 확인에 성공하였다. 두 가지 채식방법

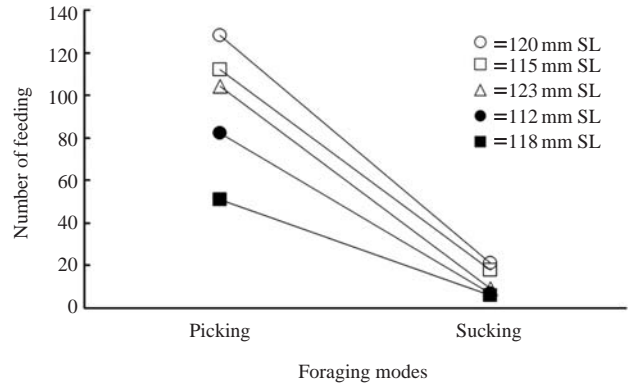


Fig. 2. Frequencies of two foraging modes in *Pterogobius zacalles*.

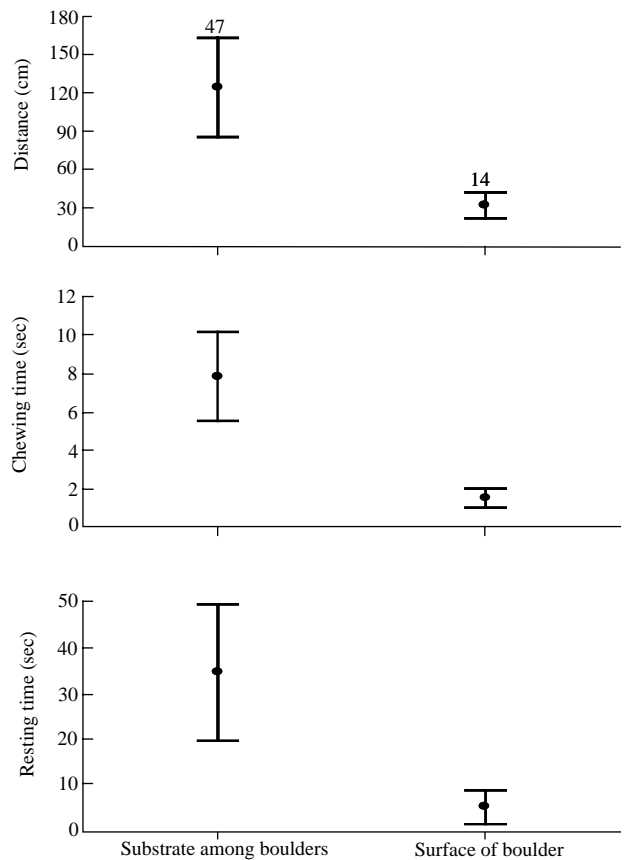


Fig. 3. Activities by foraging modes in *Pterogobius zacalles*, Numerals and bars indicate sample sizes and standard deviation.

에 따른 먹이생물의 분석 결과는 Table 1에 나타내었다. 돌 틈에서 섭식한 먹이생물은 주로 단각류(Amphipoda)로 구성되어 있었으며, 십각류(Decapoda) 및 다모류(Polychaeta)가 함께 출현하였다. 돌 표면에서 섭식한 먹이생물은 주로 단각류이며, 일부 패충류(Ostracoda)가 출현하였다. 비록 채식방법에 관계없이 다섯동갈망둑의 주요 먹이생물은 단각목의 옆새우류로 확인되었지만, 먹이생물 크기의 차이는 매

**Table 1.** Mean sizes (mm) and percent number of prey taxon consumed by *Pterogobius zaccalles* at two spots

Taxon	Substrate among boulders		Surface of boulder	
	Size (SD)	N (%)	Size (SD)	N (%)
Amphipoda	3.5 (0.93)	77.8	1.4(0.34)	85.7
Decapoda	13.3 (3.99)	11.1		
Ostracoda			1.1(0.14)	14.3
Polychaeta	11.1 (2.40)	11.1		

우 크게 나타났다(Mann-Whitney U-test,  $p < 0.001$ ). 돌 틈에서 섭식된 옆새우류는 평균 3.3 mm의 크기로, 돌 표면에서 섭식된 옆새우류(평균 1.4 mm)에 비해 훨씬 큰 경향을 보였다. 또한 다섯동갈망둑은 돌 틈에서 십각류, 다모류 등의 상대적으로 큰 먹이생물을 섭식하였다.

## 고 찰

어류는 먹이생물의 종류, 위치, 크기 및 밀도에 따라 적응된 다양한 채식방법을 사용한다(Russell and Holbrook, 1984; Katano, 1996; Fausch, *et al.*, 1997; Killen *et al.*, 2007). 특히, 유속이 빠른 계류에 서식하는 어류의 경우, 하천의 저질에 서식하는 수서무척추동물물을 섭식하거나, 물 위에 포류하는 육상무척추동물물을 섭식하는 두 가지 채식방법을 사용한다(Grant and Noakes, 1987; Nielsen, 1992; Fausch, 1993; Nakano *et al.*, 1999). 한편 일부 저서성 어류는 움직임이 없이 먹이생물을 기다리거나, 거의 이동하지 않고 주변의 먹이를 섭식하는 방법과 적극적으로 먹이를 찾아 헤매는 두 가지 채식방법을 사용한다(Killen *et al.*, 2007). 이와 유사하게 다섯동갈망둑은 거의 이동하지 않고 주변의 돌 표면에서 섭식하거나, 상대적으로 멀리 이동하여 돌 틈에서 섭식하는 두 가지 채식방법을 이용하였다.

어류의 채식방법은 채식 전의 개체의 생리적 조건 및 물리적, 생물학적 요인의 작용으로 인하여 결정되며, 개체의 기아나 포만 상태는 채식방법의 변화를 이끄는 중요한 생리적 요인이다(Dill, 1983; Croy and Hughes, 1991). 한편, 계류에서 서식하는 어류의 채식방법을 결정하는 가장 중요한 요인은 물리적, 생물학적 요인으로, 물의 흐름이 빨라지면 수면에 포류하는 먹이생물량이 늘어나, 수면위의 육상무척추동물물을 섭식하는 적극적 채식방법의 사용 빈도가 증가한다(Nielsen, 1992; Katano, 1996; Osugi *et al.*, 1998). 그러나 서식 환경에 먹이생물의 밀도가 높으면 어류는 적극적으로 먹이를 찾아 움직이는 것보다 주변에서 채식하는 비율이 상대적으로 높아진다(Killen *et al.*, 2007).

Ellis and Gibson (1997)은 먹이생물의 크기가 먹이를 추적하고 삼키기까지 소요되는 시간(handling time)을 결정할

다고 보고하였다. 즉 먹이생물의 크기가 클수록 handling time은 늘어나는 경향을 보인다(Hoyle and Keast, 1987; Hoyle and Keast, 1988). 다섯동갈망둑은 돌 표면에서 섭식할 때보다 돌 틈에서 채식할 때 먹이를 찾는데 더 먼 거리를 유명하고, 더 긴 시간을 먹이를 잡은 후에 씹기에 소모한다. 이는 먹이생물의 크기에 비례하여 handling time이 증가하는 것뿐 아니라, 먹이생물이 돌 틈에 축적된 펄 속에서 서식하기 때문에 돌 틈에서 채식할 때에 펄이 함께 입안으로 유입되어 이물질 제거하기 위한 시간이 더 길어지기 때문이다. 그러나 돌 표면은 상대적으로 펄이 얇게 덮여있어 돌 표면에서 채식하였을 때 씹는 시간은 짧아진다.

Handling time과 채식거리는 포식자의 에너지 소모량과 비례한다(Grantner and Taborsky, 1998; Stephens *et al.*, 2007). 씹는 시간과 채식거리가 길어지면 포식자는 1회 채식시간이 길어지고, 하루 동안의 채식횟수는 상대적으로 줄어들게 된다. 따라서 동일한 먹이생물을 섭식한다면 채식 시간이 짧은 것이 에너지를 획득하고 보존하는데 효과적이라 할 수 있다(Pyke, 1984). 다섯동갈망둑이 handling time과 채식거리가 짧은 돌 표면에서 채식하는 방법보다 비효율적인 돌 틈에서 채식하는 방법을 주로 사용한 이유는 채식방법에 따른 먹이생물의 크기와 종류 때문으로 사료된다. 다섯동갈망둑이 섭식한 주요 먹이생물은 채식방법에 관계없이 모두 단각류였지만, 돌 틈에서 섭식한 경우 단각류의 크기는 돌 표면에서 섭식한 경우 보다 상대적으로 훨씬 커서 약 2.5배의 크기였다. 또한 돌 표면에서 섭식하였을 때는 전혀 출현하지 않은 십각류가 돌 틈에서 섭식하였을 때에는 먹이생물의 일부에 포함되었다. 따라서 돌 틈에서 채식은 돌 표면에서 채식에 비해 비록 많은 시간과 에너지를 소모하지만 크기가 크고 칼로리가 높은 먹이생물을 섭식하여 많은 에너지를 확보할 수 있는 장점을 지니고 있다(Ellison *et al.*, 1979).

다섯동갈망둑은 수심 2~6 m 내외의 해역의 돌과 펄로 구성된 저질에서 저서성무척추동물물을 섭식하기 때문에 서식지의 급격한 물리적, 생물학적 변화는 없다고 사료되며, 관찰 기간 동안 이들의 채식활동은 특별한 변화 없이 지속되었기 때문에 기아 및 포만에 의한 생리적 변화 또한 없을 것으로 생각된다. 본 연구에서 비록 다섯동갈망둑은 주로 돌 틈에서 먹이를 섭식하는 채식방법(picking)을 이용하고, 상대적으로 돌 표면에서 먹이를 찾는 채식방법(sucking)의 횟수는 적었지만, 이들의 선택은 어떠한 규칙성을 갖지 않았다. 따라서 생리적 조건이나 환경 요인이 본 조사 지점에 서식하는 다섯동갈망둑의 채식방법을 결정하는 주요인은 아닌 것으로 사료된다.

본 연구의 결과, 개체가 채식을 시작하는 순간 어떤 채식방법을 이용할 것인가에 대해서는 예측할 수 없었지만, 섭식장소와 먹이생물의 크기는 다섯동갈망둑의 채식방법을

결정하는 요인으로 작용한다는 것을 확인하였다. 한편, 동일 시기에 관찰된 체장 6~7 cm의 다섯동갈망둑 개체는 주로 돌 표면에서 섭식하는 채식방법을 이용하고 돌 틈에서 섭식하는 방법은 거의 이용하지 않았다(Choi, 2003). 따라서 다섯동갈망둑은 단순히 성장에 따라 상대적으로 더 많은 에너지를 확보할 수 있는 채식방법을 선호하는 것으로 사료된다.

## 요 약

2000년 10월부터 11월까지 일본 Aomori현 Mutu만에서 다섯동갈망둑, *Pterogobius zacalles*의 섭식행동에 관하여 연구를 실시하였다. 다섯동갈망둑은 돌 틈에서 펠과 함께 먹이를 채식하는 쪼기와 돌 표면에서 먹이생물을 흡입하는 두 가지 유형의 채식방법이 있지만, 주로 돌 틈에서 먹이를 채식하는 방법을 이용한다.

다섯동갈망둑의 두 가지 채식방법 모두는 먹이를 찾아 유영하는 찾기, 섭식장소에서 먹이생물을 발견하고 먹는 섭식, 섭식한 후에 먹이를 씹고 이물질을 뱉어내는 씹기의 3 단계로 구성된다. 다섯동갈망둑은 두 가지 채식방법 중에서 돌 틈에서 섭식하는 쪼기를 이용할 때 더 먼 거리를 유영하여 먹이를 찾으며, 긴 시간동안 먹이를 씹는다.

다섯동갈망둑은 채식방법에 상관없이 단각류가 주요 먹이생물이지만, 돌 표면에서 채식하였을 때보다 돌 틈에서 채식하였을 때 상대적으로 크기가 큰 단각류나 십각류를 섭식한다. 이들은 돌 틈에서 먹이를 섭식할 때 더 많은 에너지와 시간을 소비하지만, 높은 칼로리의 먹이를 섭식한다. 따라서 먹이생물의 크기는 이들의 섭식방법을 결정하는 요인으로 사료된다.

## 사 사

본 연구를 수행하는 동안 많은 가르침을 주신 히로시마 대학의 具島健二 교수님, 다섯동갈망둑의 생태에 대한 많은 조언과 Mutu만에서 연구를 수행할 수 있도록 커다란 도움을 주신 鹽垣優 박사님께 감사드립니다.

## 인 용 문 헌

김익수 · 최 윤 · 이충렬 · 이용주 · 김병직 · 김지현. 2005. 한국원색어류대도감. 교학사, 서울, 613pp.  
허성희 · 광석남. 1998. 광양만 잘피밭에 서식하는 줄망둑(*Acanthogobius pflaumi*)의 식성. 한국어류학회지, 10: 24-31.  
허성희 · 광석남. 1999. 광양만 잘피밭에 서식하는 문절망둑

(*Acanthogobius flavimanus*)의 식성. 한국수산학회지, 32: 10-17.

- Aarino, K. and E. Bonsdorff. 1993. Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic archipelago. *Ophelia*, 37: 19-30.
- Behrens K.C. 1989. The foraging ecology of two sympatric gobiid fishes: importance of behavior in prey type selection. *Environ. Biol. Fish.*, 26: 105-118.
- Choi, S.H. 2003. A study on foraging behavior of four species in the genus *Pterogobius* (Pisces; Gobiidae), with note on speciation. Ph. D. dissertation, Hiroshima University, 155pp.
- Cooper, S.D., D.W. Smith and D.W.Jr. Bence. 1985. Prey selection by fresh water predators with different foraging strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1720-1732.
- Costello, M.J., J. Edwards and G.W. Potts. 1990. The diet of the two-spot goby, *Gobiusculus flavescens* (Pisces). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 70: 329-342.
- Croy, M.I. and R.N. Hughes. 1991. Effects of food supply, hunger, danger and competition on choice of foraging location by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Anim. Behav.*, 42: 131-139.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behaviour of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 398-408.
- Ellis, T. and R.N. Gibson. 1997. Predation of 0-group flatfishes by 0-group cod: handling times and size-selection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 149: 83-90.
- Ellison, J.P., C. Terry and Jr. J.S. Stephens. 1979. Food resource utilization among five species of Embiotocids at King Harbor, California, with preliminary estimates of caloric intake. *Mar. Biol.*, 52: 161-169.
- Fausch, K.D. 1993. Experimental analysis of microhabitat selection by juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) and coho salmon (*O. kisutch*) in a British Columbia stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1198-1207.
- Fausch, K.D., S. Nakano and S. Kitano. 1997. Experimentally induced foraging mode shift by sympatric charrs in a mountain stream. *Behav. Ecol.*, 8: 414-420.
- Grant, J.W.A. and D.L.G. Noakes. 1987. Movers and stayers: Foraging tactics of Young-of-the-year Brook Charr, *Salvelinus fontinalis*. *J. Anim. Ecol.*, 56: 1001-1013.
- Grantner, A. and M. Taborsky. 1998. The metabolic rates associated with resting, and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae). *J. Comp. Physiol. B*, 168: 427-433.
- Griffiths, D. 1980. Foraging costs and relative prey size. *Am. Nat.*, 116: 743-752.
- Grossman, G.D., R. Coffin and P.B. Moyle. 1980. Feeding ecology of the bay goby (Pisces: Gobiidae). Effects of behavioral, ontogenetic, and temporal variation on diet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 44: 47-59.

- Hoyle, J.A. and A. Keast. 1987. The effect of prey morphology and size on handling time in a piscivore, the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Can. J. Zool.*, 65: 1972-1977.
- Hoyle, J.A. and A. Keast. 1988. Prey handling time in two piscivores, *Esox americanus vermiculatus* and *Micropterus salmoides*, with contrasting mouth morphologies. *Can. J. Zool.*, 66: 540-542.
- Humphries, P. and I.C. Potter. 1993. Relationship between the habitat and diet of three species of atherinids and three species of gobies in a temperate Australian estuary. *Mar. Biol.*, 116: 193-204.
- Katano, O. 1996. Foraging tactics and home range of dark chub in a Japanese river. *Oecologia*, 106: 199-205.
- Krebs, J.R. and N.B. Davies. 1997. Behavioral ecology: An evolutionary approach. 4th ed. Blackwell Science, Inc., 456pp.
- Killen, S.S., J.A. Brown and A.K. Gamperl. 2007. The effect of prey density on foraging mode selection in juvenile lumpfish: balancing food intake with the metabolic cost of foraging. *J. Anim. Ecol.*, 76: 814-825.
- Magnhagen, C. and A.M. Wiederholm. 1982. Habitat and food preferences of *Pomatoschistus minutus* and *P. microps* (Gobiidae) when alone and together: an experimental study. *Oikos*, 39: 152-156.
- Masuda, H., K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno and T. Yoshino. 1984. The fishes of the Japanese archipelago. Tokai Univ Press, Text: i~xxii+1~437, Atlas: pls. 1-370.
- Nakano, S., K.D. Fausch and S. Kitnao. 1999. Flexible niche partitioning via a foraging mode shift: A proposed mechanism for coexistence in stream-dwelling charrs. *J. Anim. Ecol.*, 68: 1079-1092.
- Nelson, J.S. 2006. Fishes of the world, 4th ed. John Wiley & Sons, Inc., New York, 601pp.
- Nielsen, J.L. 1992. Microhabitat-specific foraging behavior, diet, and growth of Juvenile coho salmon. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 121: 617-634.
- Onadeko, C.A. 1992. The food and feeding habits of the sleeper goby, *Batanga lebretonis* (Steindachner) (Pisces: Teleostei: Eleotrididae) in the Lagos Lagoon, Nigeria. *J. Afr. Zool.*, 106: 176-189.
- Osugi, T., Y. Yanagisawa and N. Mizuno. 1998. Feeding of a benthic goby in a river where nektonic fishes are absent. *Environ. Biol. Fish.*, 52: 331-343.
- Okuda, N. and Y. Yanagisawa. 1996. Filial cannibalism by mouth-brooding males of the cardinal fish, *Apogon doederleini*, in relation to their physical condition. *Environ. Biol. Fish.*, 45: 397-404.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.
- Russell, J.S. and S.J. Holbrook. 1984. Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia*, 63: 6-12.
- Shiogaki, M. 1981. Life history of the gobiid fish *Pterogobius zaccalles*. *Japan. J. Ichthyol.*, 28: 70-79.
- Stephens, D.W., J.S. Brown and R.C. Ydenberg. 2007. Foraging: behavior and ecology. The University of Chicago Press, Chicago, 608pp.
- Swenson, R.O. and A.T. McCray. 1996. Feeding ecology of the tidewater goby. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 125: 956-970.