

양식산 황복 (*Takifugu obscurus*) 치어의 군집 내 공식 및 성장에 있어 사육환경 인자별 영향

강덕영*·강희웅·김효찬
국립수산과학원 서해수산연구소

Influence of Rearing Environmental Factors on Intra-cohort Cannibalism and Growth of Fry in Cultured Puffer *Takifugu obscurus*

Duk-Young Kang*, Hee-Woong Kang and Hyo-Chan Kim
West Sea Fisheries Research Institute, National Fisheries Research &
Development Institute, Incheon 400-420, Korea

To investigate whether the rearing environmental factors (size heterogeneity, rearing density, and feeding frequency) affect the growth and cannibalism of fry in cultured puffer *Takifugu obscurus*, we conducted three experiments. To examine size effects, we used small (total length [TL] 26.0±0.5 mm, body weight [BW] 0.18±0.01 g), medium (TL 23.1±0.1 mm, BW 0.28±0.01 g), large (TL 26.0±0.2 mm, BW 0.48±0.01 g) and small-large size combination groups. For density, we used size-matched puffers (TL 25.0±0.5 mm, BW 0.53±0.03 g) and five density were examined ranging from 1.43 to 7.14 individuals/L. For the feeding frequency, we also used size-matched fry and feeding frequencies of three times/2 days, one time/day, two times/day, three times/day. We ran each experiment in triplicate and investigated the survival rate, daily food intake (DFI), feed efficiency (FE), and daily growth rate (DGR). The growth of the puffers increased with increasing size, density, and feeding frequency, while cannibalism increased with a greater size gap, density and lower feeding frequency. Therefore, we concluded that size, rearing density, and feeding frequency are major factors influencing growth and cannibalism of the puffer, *T. obscurus*.

Key words: Puffer, *Takifugu obscurus*, Cannibalism, Size disparity, Density, Feeding frequency

서 론

지구상의 다양한 동물들은 생존을 위한 여러 가지 전략을 구사한다. 그 중에는 생존을 위해 유전적 습성으로 동족을 먹이로 섭식하는 동물들이 있다. 우리는 이러한 생존 전략을 펼치는 동물을 흔히 동족포식 동물 (canibal)이라 호칭하며, 이 행위를 공식 (cannibalism)으로 규정하고 있다. 이 현상은 비혈연 관계에서 일어날 수도 있으며, 혈연관계에서도 일어날 수도 있다. 사마귀의 경우 암수가 교미 후 암컷이 수컷을 포식하는 경우가 비혈연적 공식의 예에 해당하며, 거미의 경우 갓 태어난 새끼들을 어미가 포식하는 모계포식 (matrphagy)과 각종 어류와 양서류 등에서 관찰되는 동일한 어미로부터 태어난 새끼들 중 강한 놈들이 약한 놈들을 잡아먹는 동기간 포식이 혈연적 공식에 속한다 (Baras and Jobling, 2002). 공식은 원생동물에서부터 포유류까지 광범위하고 다양한 분류군들에서 일어나며 (Elgar and Crespi, 1992), 일부 종에서는 자연 조건 아래서 종종 나타난다 (Punt and Hilborn, 1994). Nishimura and Hoshino (1999)에 의한 모델링 연구에서 공식은 생산성이 낮은 환경에서 진화적 안정화 전략 (evolutionary stable strategy)으로 일어난다고 보고되고 있다. 일부 생물 종들은 군집을 안정시키거나 향상시킬 목적으로 공식을 이용하며

(Kohlmeier and Ebenhöh, 1995), 먹이 자원이 부족해질 때 선택적으로 이용할 수도 있다 (van den Bosch et al., 1988).

그러나 자연계와 다른 환경에서 생활하는 양식산 어류는 서식지의 격리와 이동제한에 의해 이러한 공식성 포식 행위로 부터 벗어날 수 있는 기회가 약하거나 거의 없다. 따라서 양식이 이루어지는 Atlantic cod, *Gadus morhua* (Folkvord and Otterå, 1993), snakehead, *Channa striatus* (Qin and Fast, 1996), flounder, *Paralichthys olivaceus* (Dou et al., 2000), Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Fessehaye et al., 2005) 및 Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (Baras et al., 2003) 등 여러 어류에서 동족간 공식현상은 자주 관찰되고, 이는 많은 경제적 손실로 이어진다. 특히 이러한 양식 어류의 경제적 손실은 특히 자치어기에 높게 나타난다. 이것은 성장발육 단계의 어린 물고기는 성어보다 높은 성장 수용력을 지니고 있으며, 따라서 자신의 몸 크기보다 상대적으로 높은 비율의 에너지를 소비하고 요구하기 때문에 공식 의존적 성장 경향이 강한 것으로 추정된다 (Hecht and Pienaar 1993). 특히 양식 환경은 단위 면적당 고도의 생산력을 보장하게끔 설계되어 있어, 사육 어류 상호간 공식을 일어날 가능성이 매우 높다. 따라서 자치어 단계에서 군집 내 공식을 완전하게 억제하는 것은 어렵다. 하지만 여러 연구자들에 의해 공식 행동과 발생에 관련된 여러 인자들을 제어함

*Corresponding author: dykang@hotmail.com

으로써 이를 완화시킬 수는 있다는 사실이 확인되고 있다.

복어는 열대 및 온대 지역의 해역에 주로 서식하며 전 세계적으로 약 120여종에 존재하는 것으로 알려져 있고, 한국 근해에는 약 10여 종인 것으로 보고되고 있다. 이 중에서 현재 국내에서 양식되는 복어는 자주복, *Takifugu rubripes*과 황복, *Takifugu obscurus* 2종류이며, 국내 양식 생산량은 2006년도 248 M/T, 2007년도 45 M/T, 2008년 57 M/T 및 2009년도 27 M/T (시가 약 8억)으로 매년 감소 추세에 있다 (해양수산통계연보, 2009). 이와 같은 양식 생산량 감소 추세는 대상 종의 생물학적 특성과 경제적 이윤이 낮기 때문으로 분석된다. 즉 복어는 개체 성장은 느리고 자금 회전이 느리고, 강한 공격성과 공식 습성으로 인해 다른 양식어류에 비해 질병 발생 및 폐사 빈도가 높아 생산성이 낮기 때문에, 어민들이 양식을 꺼려하는 것으로 본다.

황복은 복어목 (Tetraodontiformes)의 참복과 (Tetraodontidae) 어류로서 우리나라의 서해 연안, 중국 황해 및 동지나해에 분포하며 (Yang and Chen, 2003), 소화회유 또는 비소화회유의 서식 형태를 지닌 광염성 해산어류이다 (Choi et al., 2002; Yang and Chen, 2004). 현재 연안환경 악화와 해당 종의 남획으로 자원량이 매우 줄어들어, 이 종에 대한 수산어업은 극히 제한적인 상태에서 이루어지고 있다. 최근에는 회소성뿐만 아니라, 경제적 가치가 인정되어, 이미 중국에서는 담수에서 집약적 양식이 진행되고 있고 (Yang et al., 2002), 국내의 경우 일부 양식어가에서 종묘생산 및 양식 산업화를 위해 노력하고 있다. 그러나 이 종의 강한 공격성 및 공식 (Fig. 1)에 의한 낮은 생산성으로 새로운 양식 대상 어류로 가치 있음에도 불구하고, 종묘생산과 양식 사업은 기피되고 있는 실정이다. 현재 양식 황복의 생산성에 미치는 환경적 영향에 관한 보고가 일부 존재하지만 (Yan et al., 2004; Yang and Yang, 2004; Yang and Chen, 2005; Yang and Chen, 2006), 아직까지 공격성과 공식에 관한 생물학적 정보 및 공식에 의한 대량 감모를 줄이

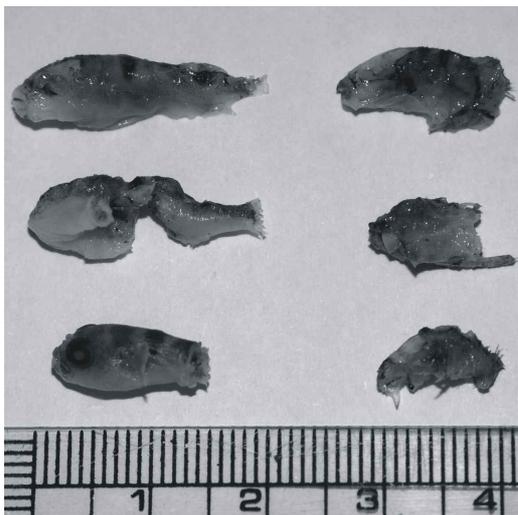


Fig. 1. Photograph of fry puffer *T. obscurus* to be cannibalized.

기 위한 대처 방안은 제시되지 못하고 있다. 이에 본 연구는 황복 양식 시 생산성 향상을 목적으로 공식 특성과 공식에 영향을 미치는 인자들을 구명하고, 치어를 대상으로 공식 예방법을 제시하고자 한다. 이를 위해 본 연구에서는 군집 내 개체별 크기, 밀도, 먹이공급횟수 등의 사육조건이 미치는 영향을 조사했다.

재료 및 방법

실험구 및 실험 방법

개체 크기가 미치는 영향

본 실험은 4개의 실험구를 설정하여 실시하였다. 군집 내 황복 치어는 평균 전장 26.0 ± 0.2 mm, 체중 0.48 ± 0.01 g인 개체들을 대형구 (large size group: LG), 전장 23.1 ± 0.1 mm, 체중 0.28 ± 0.01 g을 중형구 (middle size group: MG), 전장 19.2 ± 0.5 mm, 체중 0.18 ± 0.01 g을 소형구 (small size group: SG)로 구분하고, 대형어와 소형어를 50:50 비율로 혼합 (전장 22.9 ± 0.3 mm, 체중 0.34 ± 0.01 g)한 혼합구 (large & small size combination group: LSG)를 설정하여 주었다. 실험구간 크기 차는 분산분석을 통해 유의적으로 검증하였다. 실험용 황복은 1주간 21°C 에서 예비 사육하였으며, 사육밀도는 각 수조별 30마리/50 L로 수용하였다. 실험구는 입자크기 0.48-0.63 mm의 상업용 사료 (Love-Larva, 하야시가네, 일본)를 공급하였다. 각 실험구는 3반복으로 설정하였으며, 총 실험기간은 30일간이었다. 실험 수조는 유수식으로 50 L 사각 유리 수조 (해수용량: 40 L)를 이용하였다. 사육환경은 매일 측정하였으며, 이때 평균 수온 $23.6 \pm 0.4^\circ\text{C}$, 평균 pH 7.1 ± 0.1 , 평균 DO 6.7 ± 0.1 mg/L, 평균 salinity $27.2 \pm 0.2\%$ 이었다. 또한 먹이공급은 실험 개시-20일까지 3회/일, 20일-30일까지 1회/일로, 공급 시간은 2회 공급 시 오전 10시 및 오후 4시에, 1회 공급시 오전 10시에 반복으로 이루어졌다. 사료공급 후에는 일간 사료공급량을 기록하였고, 기록된 사료 공급량을 바탕으로 아래의 공식으로 개체당 일간 사료섭식량 (daily food intake: DFI, mg/fish/day= 소비된 사료 중량/[사육일수×개체수]) 및 사료효율 (feed efficiency: FE, %=[어체의 습중량 증가분/건조 사료 섭취량]×100)을 구하였다. 한편 실험어의 전장 및 체장 측정은 개시 시기와 30일후 실험 종료 시점에 버어니아캘리퍼스를 이용하여 전장 1 mm 단위까지, 체중은 전자저울을 사용하여 0.01 g까지 측정하였고, 이 값으로부터 길이와 무게 일간성장률 (daily growth rate: DGR %=[종료시 크기-최초 크기]/[개시시크기×30])×100)를 구하였다. 또한 매일 폐사 개체를 수집하여 공식에 의한 폐사 여부를 확인한 뒤 공식률을 나타내었다.

사육 밀도가 미치는 영향

6개의 실험구를 설정하여 실시하였고, 실험어의 크기는 평균 전장 25.0 ± 0.5 mm, 체중 0.53 ± 0.03 g이었다. 실험어는 1주간 21.5°C 에서 예비 사육한 뒤, FRP 수조 내 가두리 [(30.7 cm(L)×23.0 cm(W)×10.0 cm(H), 용적 7.1 L)]를 설치한 후 수용하였다. 실험구별 사육밀도를 10마리/cage (1.43마리/L), 15마리/cage (2.14마리/L), 20마리/cage (2.86마리/L), 25마리/cage

(3.57마리/L), 30마리/cage (4.29마리/L), 50마리/cage (7.14마리/L)로 각 3반복으로 설정하였으며, 총 실험기간은 30일간이었다. 사육 기간 평균 수온 23.6±0.4°C, 평균 pH 7.1±0.1, 평균 DO 6.7±0.1 mg/L, 평균 salinity 27.2±0.2‰이었다. 또한 먹이는 앞서 실험에서 사용한 것과 동일한 사료를 이용하였고, 공급은 실험 개시-15일까지 3회/일 (오전 10시, 오후 1시 및 오후 4시)와 16일-30일 1회/일 (10시)에 만복으로 이루어졌으며, 일간사료섭식량을 바탕으로 DFI 및 FE를 구하였다. 또한 실험어의 성장은 앞서 기술한 것과 동일하게 실험 개시와 종료 시점 2차례에 걸쳐 실시하였으며, 더불어 DGR를 앞서 기술한 공식으로 구하였다. 또한 매일 폐사 개체를 수집하여 공식에 의한 폐사 여부를 확인한 뒤 공식률을 확인하였다.

먹이공급 횟수가 미치는 영향

먹이공급 횟수가 공식과 성장, 생존에 미치는 영향 조사는 사료공급 횟수에 의한 4개의 실험구 (3회/2일, 1회/일, 2회/일, 3회/일)를 설정하여 3반복으로 30일간 실시하였다. 실험에 사용된 치어 크기는 평균 전장 25.0±0.5 mm, 평균 체중 0.53±0.03 g의 개체를 사용하였다. 실험용 황복은 1주간 21.5°C에서 예비 사육한 뒤, FRP 수조 내 가두리를 실험구별로 띄워 수용하였다. 이때 사용된 가두리 크기는 밀도 실험에서 사용한 것과 동일하였으며, 사육밀도는 30마리/cage (4.29마리/L)였다. 이때 평균 수온 24.0±0.4°C, pH 7.2±0.1, DO 7.0±0.1 mg/L, salinity 26.9±0.1‰이었다. 또한 사료는 앞서 실험에서 기술한 것과 동일한 것으로 제공되었으며, 먹이 공급은 3회/2일의 경우 격일로 오전 10시, 오후 1시 및 오후 4시에 먹이 공급이 이루어졌으며, 1회/일은 매일 오전 10시, 2회/일은 오전 10시 및 오후 4시, 3회/일은 오전 10시, 오후 1시 및 오후 4시에 만복으로 이루어졌다. 이후 앞선 실험과 마찬가지로 DFI, FE, DGR과 생존율을 구하였다.

통계처리

실험 자료는 SPSS-PC 통계패키지를 이용하여, 비모수적 방법인 Kruskal-Wallis test에 의하여 실험구 평균값 (n=3)의 차이 유무를 우선 확인하고, 이후 Mann-Whitney U-test를 통해 실험구 최소 및 최대값의 유의성 여부를 검증하였다. 유의확률은 95% 수준 (α=0.05)에서 이루어졌다 (Anderson et al., 1980).

결 과

개체 크기 차이

DFI 및 FE

실험구별 DFI는 SG구 21.0±0.4 mg/fish, MG구 25.3±0.3 mg/fish, LG구 28.2±0.6 mg/fish, LSG구 34.1±1.0 mg/fish로서 개체의 크기가 클수록 유의하게 높았다. 특이한 것은 대형어와 소형어가 혼합되어 사육된 LSG구가 가장 높은 식욕을 나타내었다 (P<0.05). 그러나 사료효율은 SG구 147.4±3.8%, MG구 136.4±5.2%, LG구 126.2±7.5%, LSG구 93.9±4.7%로 DFI와는 정 반대로 크기가 클수록 유의하게 감소하는 것을 알 수 있었다 (P<0.05; Table 1).

Table 1. Daily food intake (DFI) and feed efficiency (FE) of fry puffer *T. obscurus* in each group selected by size for 30 days (n=3, α=0.05)

Groups	DFI (mg/fish/day) ²	FE (%) ³
SG	21.0 ± 0.4	147.4 ± 3.8 [*]
MG	25.3 ± 0.3	136.4 ± 5.2
LG	28.2 ± 0.6	126.2 ± 7.5
LSG	34.1 ± 1.0 [*]	93.9 ± 4.7
χ ²	10.385	8.744
p-values ¹	0.016	0.033

¹Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis test (n=3, α=0.05).

²The level increased with increasing of size (P<0.05).

³The level decreased with increasing of size (P<0.05).

^{*}P<0.05; highest compared with values in other groups;

^{||}P<0.05; lowest compared with values in other groups by Mann-Whitney U-test.

성장

성장률은 Table 2과 같이 길이의 경우 SG구가 2.88±0.04%, MG구 2.06±0.08%, LG구 1.78±0.09%, LSG구 2.20±0.04%였으며, 무게 성장률의 경우에는 SG구가 17.21±0.51%, MG구 12.28±0.37%, LG구 7.43±0.53%, LSG구 11.61±0.13%로서 개체의 크기가 클수록 성장률은 유의하게 낮은 것을 알 수 있었다 (P<0.05). 대형어와 소형어의 혼합 사육한 LSG구의 경우에는 MG구와 비슷한 정도의 성장률을 보였다.

Table 2. Daily growth rates of total length (DGRL) and body weight (DGRW) of fry puffer *T. obscurus* in each group selected by size for 30 days

Groups	DGRL (%) ²	DGRW (%) ³
SG	2.88 ± 0.04 [*]	17.21 ± 0.51 [*]
MG	2.06 ± 0.08	12.28 ± 0.37
LG	1.78 ± 0.09	7.43 ± 0.53
LSG	2.20 ± 0.04	11.61 ± 0.13
χ ²	9.154	8.744
p-values ¹	0.027	0.033

¹Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis test (n=3, α=0.05).

^{2,3}The levels decreased with increasing of size, but the level was the lowest in LG group (P<0.05).

^{*}P<0.05; highest compared with values in other groups;

^{||}P<0.05; lowest compared with values in other groups by Mann-Whitney U-test.

생존율 및 공식

황복 치어를 대상으로 크기별 공식 강도를 확인하기 위해, 크기를 소, 중, 대로 나누어 30일간 군집별 사육실험을 실시하였다. 그 결과 군집내 폐사 개체는 Type I 공식 형태를 나타내었으며, 그로인한 생존율은 Fig. 2와 같이 SG구 95.6±1.0%, MG구 91.1±3.8%, LG구 88.9±5.8%, LSG구 84.4±4.2%로 통계적 유의차는 없었지만 (p=0.30) 개체의 크기가 클수록 낮아지는 경향을 보였으며, 동일 군집에 대형어와 소형어를 혼합한 LSG구가 가장 낮은 생존율을 보였다.

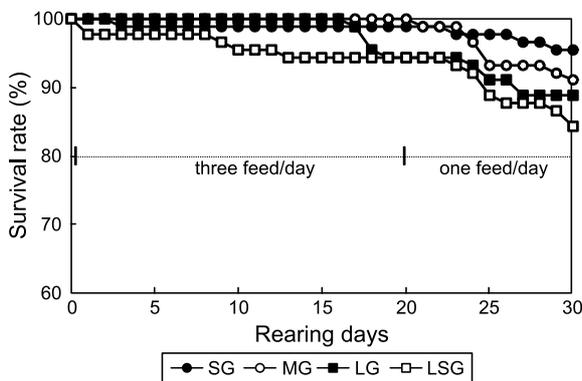


Fig. 2. Survival rates of fry puffer *T. obscurus* in each groups selected by size. SG: small size group, MS: middle group, LS: large size group, LSG: large & small size group; Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis and Mann-Whitney U-testes (n=3, α=0.05).

사육 밀도

DFI 및 FE

군집 밀도별 DFI는 실험구 간에 어떠한 유의차도 찾아 볼 수 없었다. 그러나 FE의 경우 밀도가 가장 낮은 1.43마리/L가 132.6±3.1%로 가장 높게 나타났으며, 3.57마리/L가 102.8±3.5%로 가장 낮은 값을 나타내었지만 밀도에 따른 유의한 효과는 찾아보기 어려웠다 (Table 3).

Table 3. Daily food intake (DFI) and feed efficiency (FE) of fry puffer *T. obscurus* in each density groups for 30 days

Groups	DFI (mg/fish/day) ²	FE (%) ³
1.43 inds./L	26.1 ± 0.9	132.6 ± 3.1*
2.14 inds./L	27.9 ± 0.7	112.6 ± 6.7
2.86 inds./L	26.8 ± 0.4	113.1 ± 6.5
3.57 inds./L	27.0 ± 0.6	102.8 ± 3.5
4.29 inds./L	26.1 ± 0.1	117.5 ± 8.3
7.14 inds./L	27.6 ± 0.2	111.1 ± 2.5
χ ²	6.857	8.485
p-values ¹	0.232	0.131

¹Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis test (n=3, α=0.05).

^{2,3}Values within the same column are not significantly different (P>0.05).

*P<0.05; highest compared with values in other groups;

^{||}P<0.05; lowest compared with values in other groups by Mann-Whitney U-test.

성장

군집 밀도별 성장률은 Table 4와 같이 Kruskal-Wallis test를 통해 밀도와 성장과는 특별한 관련이 없는 것으로 확인되었다. 그러나 Mann-Whitney U test 결과, 길이의 경우 1.43마리/L가 2.25±0.06%로 가장 높은 값을 보였으며, 4.29마리/L까지 성장률이 낮아졌다가 7.14마리/L에서는 오히려 증가하는 경향을 보였다 (P<0.05). 무게 역시 1.43마리/L가 6.52±0.17%로 유의하게 가장 높은 값을 나타내었으며, 3.57마리/L가 5.24±0.10%

Table 4. Daily growth rates of total length (DGRL) and body weight (DGRW) of fry puffer *T. obscurus* in each density for 30 days

Groups	DGRL (%) ²	DGRW (%) ³
1.43 inds./L	2.25 ± 0.06*	6.52 ± 0.17*
2.14 inds./L	1.97 ± 0.03	5.93 ± 0.30
2.86 inds./L	1.94 ± 0.10	5.73 ± 0.33
3.57 inds./L	1.82 ± 0.10	5.24 ± 0.10
4.29 inds./L	1.83 ± 0.04	5.80 ± 0.42
7.14 inds./L	1.91 ± 0.02	5.78 ± 0.10
χ ²	10.024	8.743
p-values ¹	0.075	0.120

¹Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis test (n=3, α=0.05).

^{2,3}The levels decreased with increasing of size from 1.43 to 3.57 inds./L, but the level over 4.29 inds./L was increased again.

*P<0.05; highest compared with values in other groups;

^{||}P<0.05; lowest compared with values in other groups by Mann-Whitney U-test.

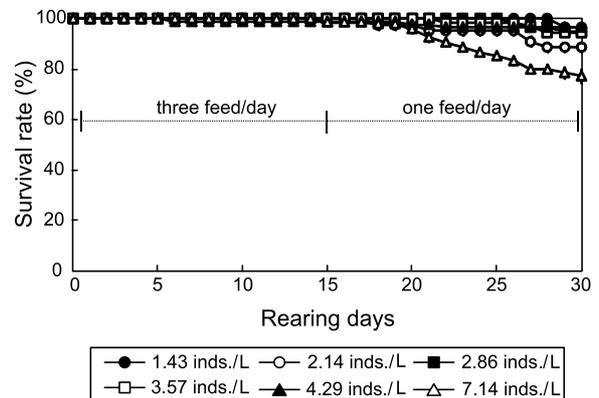


Fig. 3. Survival rates of fry puffer *T. obscurus* in each density, Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis and Mann-Whitney U-testes (n=3, α=0.05).

로 가장 낮은 값을 나타냈으며 (P<0.05), 이후 지속적인 밀도 상승은 무게 성장률을 다시 상승시키는 경향을 나타내었다.

생존율 및 공식

군집 밀도별 생존율의 경우 Fig. 3과 같이 2.14마리/L (88.9±2.1%)를 제외하고, 1.43-4.29/L에서는 유의차 없이 94%-96%의 높은 값을 나타내었지만, 7.14마리/L는 77.3±2.7%로 유의하게 가장 낮은 값을 나타내었다 (P<0.05).

먹이공급 횟수

DFI 및 FE

한편 실험구별 DFI는 3회/2일이 32.6±1.2 mg/fish, 1회/일 16.6±0.7 mg/fish, 2회/일 29.0±1.6 mg/fish, 3회/일 38.5±1.8 mg/fish로서 격일로 사료가 공급된 3회/2일을 제외하고 일간 사료공급 횟수가 증가할수록 DFI가 증가하는 경향을 보였다 (P<0.05). 사료효율은 3회/2일이 110.3±4.4%, 1회/일 86.9±

8.9%, 2회/일 124.3±5.6%, 3회/일 122.2±2.5%로 1회/일 공급구가 가장 낮은 사료효율을 나타냈으며, 다음으로 3회/2일이 낮은 사료효율을 보였다 ($P<0.05$; Table 5).

Table 5. Daily food intake (DFI) and feed efficiency (FE) of fry puffer *T. obscurus* according to the frequency of feeding for 30 days

Groups	DFI (mg/fish/day) ²	FE (%) ³
3 times/2 day	32.6 ± 1.2	110.3 ± 4.4
1 time/day	16.6 ± 0.7	86.9 ± 8.9
2 times/day	29.0 ± 1.6	124.3 ± 5.6 [*]
3 times/day	38.5 ± 1.8 [*]	122.2 ± 2.5
χ^2	10.385	7.951
p-values ¹	0.016	0.047

¹Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis test ($n=3$, $\alpha=0.05$).

²The levels increased with increasing of feeding frequency, but the level was the highest in 3 times/day ($P<0.05$).

³The levels decreased with increasing of feeding frequency, but the level was the highest in 2 times/day ($P<0.05$).

^{*} $P<0.05$; highest compared with values in other groups;

^{||} $P<0.05$; lowest compared with values in other groups by Mann-Whitney U-test.

성장

군집 밀도별 성장률은 Table 6과 같이, 길이의 경우 3회/2일이 1.42±0.03%, 1회/일 1.30±0.16%, 2회/일 2.11±0.04%, 3회/일 2.55±0.04%로 1일 사료공급횟수가 많을수록 성장률이 높게 나타났으며 ($P<0.05$), 격일로 3회 공급구와 매일 1회/일 공급한 구 사이에는 차이가 없었다. 이와 같은 성장 경향은 무게를 통해 확인할 수 있는데 3회/2일이 3.39±0.14%, 1회/일 2.83±0.36%, 2회/일 7.02±0.25%, 3회/일 9.19±0.20%로 1일 사료공급횟수가 많을수록 성장률이 높게 나타났으며 ($P<0.05$), 격일로 3회/일 공급구와 매일 1회/1일 공급구 사이에는 길이와 마찬가지로 차이가 없었다.

Table 6. Daily growth rates of total length (DGRL) and body weight (DGRW) of fry puffer *T. obscurus* according to the frequency of feeding for 30 days

Groups	DGRL (%)	DGRW (%)
3 times/2 day	1.42 ± 0.03	3.39 ± 0.14
1 time/day	1.30 ± 0.16	2.83 ± 0.36
2 times/day	2.11 ± 0.04	7.02 ± 0.25
3 times/day	2.55 ± 0.04 [*]	9.19 ± 0.20 [*]
χ^2	9.462	9.495
p-values ¹	0.024	0.023

¹Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis test ($n=3$, $\alpha=0.05$).

^{2,3}The levels increased with increasing of feeding frequency.

^{*} $P<0.05$; highest compared with values in other groups;

^{||} $P<0.05$; lowest compared with values in other groups by Mann-Whitney U-test.

생존율 및 공식

먹이공급 횟수 (3회/2일, 1회/일, 2회/일 및 3회/일)에 따른 공식 영향 정도를 조사해 본 결과, 생존율은 Kruskal-Wallis test를 통한 통계적 유의차는 없다 ($p=0.118$). 그러나 Fig. 4와 같이 3회/2일과 1회/일이 공식에 의해 약 80%로 낮은 생존율을 보인 반면, 2회/일과 3회/일의 경우 각각 95.6±1.0%, 96.7±1.8%로서 앞의 두 실험구보다 높은 생존율을 보여, 잦은 먹이공급이 공식을 상대적으로 감소시킬 수 있어 생존율에 도움을 줄 것으로 판단된다.

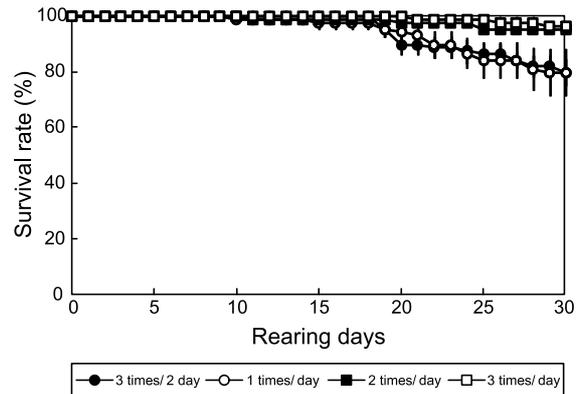


Fig. 4. Survival rates of fry puffer *T. obscurus* in each feeding frequencies. Statistical significance was evaluated by Kruskal-Wallis and Mann-Whitney U-testes ($n=3$, $\alpha=0.05$).

고찰

현재까지 연구를 통해 생활사 초반에 나타나는 형제간 공식 (sibling cannibalism)은 많은 어종에서 확인된 바 있지만 (van Damme et al., 1989; Folkvord, 1991; Li et al., 1992; Folkvord and Ottera, 1993; Sogard and Olla, 1994; Brabrand, 1995; Gres and Belaud, 1995; Fortier and Villeneuve, 1996; Qin and Fast, 1996), 복어류 만큼 공격성과 공식현상이 강한 어종도 드물 것이다. 복어류 공식에 관한 보고는 오래전부터 양식이 이루어져 왔던 자주복에서 대부분 이루어져 왔으며 (Ohgami, 1982; Nagao et al., 1993; Han et al., 1994; Suzuki et al., 1995; Hatanaka, 1997), 황복에 있어 관련 연구는 보고된 바 없다. 황복에 있어 공식은 이빨이 형성되는 어린시기부터 어미까지 다양한 시기에 여러 형태로 나타나는데, 특히 어린 시기에 강한 것으로 경험적으로 파악된다. 이 현상은 지배 체계에 근거한 계급 서열의 조직을 통해 이루어지는 것으로 추정될 뿐 그 원인에 대해서는 아직까지 알려진 바 없다.

본 연구에서는 황복 치어의 공식에 있어 원인 구명을 위해 (1) 군집 내 개체별 크기 (2) 군집 밀도와 (3) 일간 먹이공급횟수에 있어 그 효과를 조사하였다. 그 결과, 우선 크기에 따른 공식 효과에서 대형어와 소형어를 혼합한 LSG구가 가장 높은 공식률을 보여, 군집 내 size heterogeneity가 존재할 경우 공식이 일어날 확률이 높다는 것을 보여주고 있다. 이러한 사례는 실제 Atlantic cod, *G. morhua* (Folkvord and Otterå, 1993),

dorada, *Brycon moorei* (Baras et al., 2000), pike, *Esox lucius* (Skov et al., 2003), Eurasian seabass *Dicentrarchus labra* (Kestemont et al., 2003), flounder, *Paralichthys olivaceus* (Dou et al., 2004), Eurasian perch, *P. fluviatilis* (Babiak et al., 2004; Mandiki et al., 2007) 및 kingfish, *Seriola lalandi* (Moran, 2007) 등에서 확인할 수 있다. 어류에 있어 size heterogeneity 효과는 군집내 공식을 더욱 활성화하며, 이는 오히려 역으로 군집의 size heterogeneity를 더욱 가중시키기도 하고 더불어 공식 행동 역학에도 영향을 미친다 (Hecht and Pienaar, 1993; Baras and Jobling, 2002; Babiak et al., 2004). 보통 어류의 초기 생활사 동안 일어나는 공식의 행동학적 패턴은 크게 두 가지로 나누어 볼 수 있는 데, 첫 번째는 포식 개체가 먹이인 피식 개체보다 크기 면에서 큰 차이가 없을 때 일어나는 Type I 공식현상이 있으며, 두 번째는 포식 개체가 먹이감인 피식 개체보다 크기 면에서 월등히 클 경우 일어나는 Type II 형태가 있다 (Mandiki et al., 2007). Type I의 경우는 포식자 구강이 피식자의 몸통 직경보다 상대적으로 작을 경우 일어나며, 이것은 포식자가 피식 개체를 섭식하는 과정에서 피식체의 지느러미 가지돌기 등에 의한 소화관과 장기의 손상을 예방하기 위해 택하는 공식 전략이다. 포식자는 항상 피식체의 꼬리 또는 내장 기관부터 1차적으로 포식한 후 2차적으로 몸통의 근육질을 섭식하고, 이후 잔존하는 두부는 폐기하는 경향을 보인다. 이와 같은 공식의 형태는, 군집 내 size heterogeneity가 적은 초기 자어기에 주로 나타나는 특징을 지니고 있다 (Hecht & Appelbaum, 1988). 두 번째인 Type II는 포식 개체가 피식 개체보다 크기 면에서 월등히 클 경우 피식체 전체를 통체로 섭식하는 형태이다. 이것은 군집 내 사육 어류의 성장과 함께 개체 간 size heterogeneity를 보이면서 나타날 수 있다. 본 연구의 경우 황복은 대부분 실험구에서 Type I 공식 형태를 나타내었으나 (Fig. 1), size heterogeneity가 존재하는 LSG구와 size heterogeneity가 존재하지 않는 LG구에서 아주 낮은 빈도 (2% 이하)로 Type II 공식이 나타나기도 했다. 이렇듯 비록 낮은 빈도지만 대형어가 존재하는 LSG구와 LG구에서 type II의 공식 형태가 관찰된다는 사실은 성장과 더불어 황복의 공식 형태가 향후 type I에서 type II로 변화될 수 있음을 의미한다. 또한 크기별 군집 비교를 통해서, 성장이 가장 느린 소형구의 생존율이 가장 낮고, 성장이 가장 빠른 대형구의 생존율이 가장 낮은 것으로 보여, 군집 내 개체별 크기 차가 거의 없는 것을 감안할 때 대형구의 높은 공식은 높은 포식성 때문인 것으로 사료된다. 이 공식 현상은 largemouth bass, *Micropterus salmoides* (DeAngelis et al., 1979), Atlantic cod (Folkvord and Ottera, 1993) 및 snakehead (Qin and Fast, 1996)의 연구에서도 확인된다. 이러한 개체간 크기 차이의 규모는 종종 사회적 우점을 야기하고, 이것은 차례로 공격행동과 공식반응을 초래한다 (Hecht and Appelbaum, 1988). 한편 전체 실험 기간을 놓고 볼 때, 실험구의 평균 생존율이 실험 15일을 기준으로 급격한 차이를 보이는 것을 알 수 있다. 이것은 모든 크기별 군집에서 나타나는 현상으로 이러한 시간적 변화는 먹이공급 횟수에서 그 원인을 찾을 수 있다. 즉 우리는 실험 설계상 실험 15일 전후로

일간 먹이공급횟수를 3회/일 또는 1회/일 설정해 주었고, 이러한 시기별 먹이공급횟수의 차이는 군집 내 개체 크기와 상관없이 공식을 증가시켜 전체 군집의 평균 생존율을 감소시킨 것으로 보인다.

한편 황복 공식에 있어 군집 밀도는 예상대로 높을수록 증가하는 것을 확인할 수 있었다. 이 효과는 종간에 다양하게 나타나는 데, 비록 Yellowtail, *Seriola quinqueradiata*는 밀도에 영향을 받지 않지만 (Sakakura and Tsukamoto, 1996), pike (Giles et al., 1986), African catfish, *Clarias gariepinus* (Hecht and Appelbaum, 1988), European perch (Baras et al., 2003) 및 flounder (Dou et al., 2000) 등은 밀도에 의존된 것으로 보고되고 있다. 본 연구 역시, 밀도가 높을수록 공식이 증가하는 경향을 보였으며, 더불어 그 강도는 먹이공급 횟수에 따라 영향을 받는다는 것으로 확인되었다. 즉 실험 전반부는 3회/일로 먹이공급이 이루어졌지만, 후반부 먹이 공급횟수가 1회/일로 감소했을 때 밀도 효과는 극단적으로 크게 나타났다. 이것은 먹이공급 횟수가 황복 공식에 있어 주요 요인 중 하나라는 사실을 의미하는 것으로, 이와 같은 연구결과는 flounder 치어를 대상으로 한 Dou et al. (2000)의 연구에서도 확인할 수 있다. 이와 같이 공식과 먹이의 역상 관계는 우리의 3번째 실험을 통해 보다 구체적으로 확인할 수 있을 뿐 아니라, mosquito fish, *Gambusia affinis* (Dionne, 1985) walleyes, *Stizostedion vitreum* (Loadman et al., 1986) African catfish (Hecht and Appelbaum, 1988), cod (Folkvord, 1991) snakehead (Qin and Fast, 1996) 및 flounder, *P. olivaceus* (Dou et al., 2000) 등 다른 많은 어종에서도 확인되었다. 따라서 동물계에서 공식은 일반적으로 먹이부족에 대한 행동학적 반응으로 정의되며, 어류의 경우 군집 밀도와 공식의 관계에서 먹이가 또 하나의 변수로 작용할 수 있음을 주지해야 한다.

결과적으로 황복의 공식은 이전 여러 어류에서 보고된 것과 같이 초기 생활사 동안에 일어나는 경향을 지니고 있으며, 특히 고밀도로 사육되는 인공 종묘장과 양성장에서 높게 나타난다는 사실을 확인할 수 있었다. 이것은 먹이 요구량, 먹이에 대한 접근성 및 먹이포획 효율에 영향을 미치는 비생물학적 또는 생물학적 인자들에 의해 촉발되거나 증가할 수 있으며, 특히 군집 내 개체 크기 차, 밀도 및 먹이 공급량과 같은 환경인자들에 의해 조절되는 종내 공격 행동으로 이해된다. 또한 이는 잠재적으로 군집 크기를 조절하여 동족 간 경쟁을 감소시키고, 개별 생존 경쟁력을 증가시킴으로 종족의 안정적 증식을 목적으로 하는 사회적 행동으로 이해될 수 있다. 그러나 Hercht and Pienaar (1993)에 의하면 공식은 일반적으로 자어의 유전적 특성 및 행동에 관련되어 있으며, 개체별 유전적 속성에 의한 동일 군집 내 크기 차이가 일차적인 원인이 있고, 행동은 먹이 이용능력, 먹이형태, 먹이 영양조성, 군집밀도, 빛의 강도, 은신처 활용여부 및 수계 탁도와 같은 환경조건들에 의해 지배된다고 보고된 바 있어, 황복 종묘생산 단계에서 공식 역제를 위해 내재적인 유전적 속성, 군집 인자, 환경적 구조, 수온, 빛의 세기와 일장 등의 관련성 연구가 향후 검토되어야 할 것으로 보인다.

사 사

이 연구는 국립수산물연구원 경상과제 “어류양식기술개발-서해특산물종 양식산업화 기술개발 (계재승인 RP-2010-AQ-015)”과제에 의해 진행되었음을 알려드립니다.

참고문헌

- Anderson S, Auquier A, Hauck W W, Oakes D, Vandaele W and Weisberg HI. 1980. In: Statistical methods for comparative studies, Wiley, New York, U.S.A., 289.
- Babiak I, Mandiki SNM, Ratsinjomanana K and Kestemont P. 2004. Initial weight and its variation in post-larval Eurasian perch affect quantitative characteristics of juvenile cohorts under controlled conditions. *Aquaculture* 234, 263-276.
- Baras E and Jobling M. 2002. Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fishes. *Aquac Res* 33, 461-479.
- Baras E, Kestemont P and Mélard C. 2003. Effect of stocking density on the dynamics of cannibalism in sibling larvae of *Perca fluviatilis* under controlled conditions. *Aquaculture* 219, 241-255.
- Brabrand A. 1995. Intra-cohort cannibalism among larval stages of perch (*Perca fluviatilis*). *Ecol Freshwater Fish* 4, 70-76.
- Choi Y, Kim JH and Park JY. 2002. Marine fishes of Korea. Kyohaksa, Seoul, Korea, 587.
- DeAngelis DL, Cox DK and Coutant CC. 1979. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass: experiment and model. *Ecol Model* 8, 133-148.
- Dionne M. 1985. Cannibalism, food availability and reproduction in mosquito fish *Gambusia affinis* : a laboratory experiment. *Am Nat* 126, 16-23.
- Dou S, Seikai T and Tsukamoto K. 2000. Cannibalism in Japanese flounder juveniles, *Paralichthys olivaceus*, reared under controlled conditions. *Aquaculture* 182, 149-159.
- Dou S, Masuda R, Tanaka M and Tsukamoto K. 2004. Size hierarchies affecting the social interactions and growth of juvenile Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture* 233, 237-249.
- Elgar MA and Crespi BJ. 1992. In: *Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa*. Oxford Science Publications, Oxford, U.K., 338.
- Fessehaye Y, Kabir A, Bovenhuis H and Komen, H. 2005. Prediction of cannibalism in juvenile *Oreochromis niloticus* based on predator to prey weight ratio, and effects of age and stocking density. *Aquaculture* 256, 314-322.
- Folkvord A and Otterå H. 1993. Effects of initial size distribution, day length, and feeding frequency on growth, survival, and cannibalism in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture* 114, 243-260.
- Folkvord A. 1991. Growth, survival and cannibalism of cod juveniles *Gadus morhua* : effects of feed type, starvation and fish size. *Aquaculture* 97, 41-59.
- Fortier L and Villeneuve A. 1996. Cannibalism and predation on fish larvae by larvae of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*: trophodynamics and potential impact on recruitment. *US Fish Bull* 94, 268-281.
- Giles N, Wright RM and Nord ME. 1986. Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L., some experiments with fry densities. *J Fish Biol* 29, 107-113.
- Gres P and Belaud A. 1995. Reduction of early cannibalism of young pike (*Esox lucius*) in intensive rearing. *Ichthyophysiological Acta* 18, 23-41.
- Han KN, Matsui S, Furuichi M and Kitajima C. 1994. Effect of stocking density on growth, survival rate, and damage of caudal fin in larval to young puffer fish, *Takifugu rubripes*. *Suisan Zoshoku* 42, 507-514.
- Hatanaka H. 1997. Influence of the tank color, light intensity and rearing density on the growth and the shape of caudal fin in juvenile tiger puffer *Takifugu rubripes* (in Japanese with English abstract). *Nip Sui Gakka* 65, 734-738.
- Hecht T and Appelbaum S. 1988. Observation on intraspecific aggression and coeval sibling by larva and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae Pisces) under controlled conditions. *J Zool London* 214, 21-44.
- Hecht T and Pienaar AG. 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *J World Aquac Soc* 24, 246-261.
- Kestemont P, Jourdan S, Houbart M, Mélard CM, Paspatis M, Fontaine P, Cuvier A, Kentouri M and Baras E. 2003. Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture* 227, 333-356.
- Kohlmeier C and Ebenhöh W. 1995. the stabilizing role of cannibalism in a predator-prey system. *Bull Math Biol* 57, 401-411.
- Li C, Bo H and You E. 1992. Relationship between the water turbidity and the phenomenon of cannibalism of the juvenile of black sea bream, *Sparus macrocephalus*. *Marine fisheries/ Haiyang Yuye*,

- Shanghai 14, 58-59.
- Loadman NL, Moodie GEE and Mathias JA. 1986. Significance of cannibalism in larval walleyes (*Stizostedion vitreum*). Can J Fish Aquat Sci 43, 613-618.
- Mandiki SNM, Babiak I, Krol J, Rasolo JFR and Kestemont P. 2007. How initial predator:prey ratio affects intra-cohort cannibalism and growth in Eurasian perch *Perca fluviatilis* L larvae and juveniles under controlled conditions. Aquaculture 268, 149-155
- Moran D. 2007. Size heterogeneity, growth potential and aggression in juvenile yellowtail kingfish (*Seriola lalandi* Valenciennes). Aquac Res 38, 1254-1264.
- Nagao S, Yamada S and Suganuma M. 1993. Preventive effect for cannibalism of ocellate puffer *Takifugu rubripes*. Bulletin of the Aichi Fisheries Research Institute 1, 49-54.
- Nishimura K and Hoshino N. 1999. Evolution of cannibalism in the larval stage of pelagic fish. Evol Ecol 13, 191-209.
- Ohgami H and Suzuki Y. 1982. The influence of rearing condition on survival and cannibalism on fingerlings of tiger puffer (*Takifugu rubripes*). Bull Shizuoka Pref Fish Exp Stat 16, 79-85.
- Punt AE and Hilborn R. 1994. A comparison of fishery models with and without cannibalism with implications for the management of the cape hake resource off southern Africa. ICES J Mar Sci 51, 19-29.
- Qin J and Fast AW. 1996. Size and feed dependent cannibalism with juvenile snakehead, *Channa striatus*. Aquaculture 144, 313-320.
- Sakakura Y and Tsukamoto K. 1996. Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stages of yellowtail. J Fish Biol 48, 16-29.
- Skov C, Jacobsen L and Berg S. 2003. Post-stocking survival of 0+ year pike in ponds as a function of water transparency, habitat complexity, prey availability and size heterogeneity. J Fish Biol 62, 311-322
- Sogard SM and Olla BL. 1994. The potential for intracohort cannibalism in age-0 walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, as determined under laboratory conditions. Environ Biol Fishes 39, 183-190.
- Suzuki N, Okada K and Kamiya N. 1995. Organogenesis and behavioral changes during development of laboratory-reared tiger puffer, *Takifugu rubripes*. Suisan Zoshoku 43, 461-474.
- van Damme P, Appelbaum S and Hecht T. 1989. Sibling cannibalism in Koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. J Fish Biol 34, 855-863.
- van den Bosch F, de Roos AM and Gabriel W. 1988. Cannibalism as a life boat mechanism. J Math Biol 26, 619-633.
- Yan M, Li Z, Xiong B and Zhu J. 2004. Effects of salinity on food intake, growth, and survival of pufferfish (*Fugu obscurus*). J Appl Ichthyol 20, 146-149.
- Yang QF, Zhou WY and Zhang FL. 2002. Puffer fisheries resources and its intensive culture in China. Fish Modern 2, 9-10.
- Yang Z and Chen YF. 2003. Length-Weight relationship of obscure puffer (*Takifugu obscurus*) during spawning migration in the Yangtze River. China. J Freshw Ecol 18, 349-352.
- Yang Z and Chen YF. 2004. Induced ovulation in obscure puffer *Takifugu obscurus* by injections of LHRHa. Aquac Int 12, 215-223.
- Yang Z and Chen YF. 2005. Effect of temperature on incubation period and hatching success of obscure puffer *Takifugu obscurus* (Abe) eggs. Aquaculture 246, 173-179.
- Yang Z and Yang JX. 2004. Effect of photoperiod on the embryonic development of obscure puffer (*Takifugu obscurus*). J Freshw Ecol 19, 53-58.
- Yang Z and Chen Y.F., 2006. Salinity tolerance of embryos of obscure puffer *Takifugu obscurus*. Aquaculture 253, 393-397.

2010년 12월 13일 접수

2011년 4월 14일 수정

2011년 6월 9일 수리