

멸종위기종 감돌고기 *Pseudopuntungia nigra*의 일중 산란 타이밍 및 초기 산란 위치

이흥헌 · 최 윤 · 최승호^{1,*}

군산대학교 해양생물공학과, ¹한국민물고기보존협회

The Best Spawning Timing in a Day and the First Spawning Position of Korean Endangered Fish, *Pseudopuntungia nigra* (Teleostei: Cyprinidae) by Heung-Heon Lee, Youn Choi and Seung-Ho Choi^{1,*} (Department of Marine Biotechnology, Kunsan National University, Kunsan 573-701, Korea; ¹Korean Association for Conservation of Freshwater Fish, Seoul 135-709, Korea)

ABSTRACT The best spawning timing in a day and the first spawning position of *Pseudopuntungia nigra* was investigated at the Jujacheon stream in Jinan-gun Jeollabuk-do, Koera from May to July 2009. *P. nigra* spawned only at the nest of *Coreoperca herzi* from 7 May to 11 July, 2009. *P. nigra* spawned at 56 nests among 61 nests of *C. herzi*, and the spawning of *P. nigra* started on after 1st or 2nd day spawning of *C. herzi*. The spawning behavior was dominantly observed at around 06:00 to 07:00 AM, when parental *C. herzi* males are usually inactive in the territorial defence. The hatching rate of *P. nigra* eggs was closely related with the parental activity of the guarding *C. herzi*, and *P. nigra* deposit their eggs as close as possible to the egg clutches of *C. herzi* (normally at the perimeter of the clutch), likely to take much of the potential effects from fanning and guarding, as the hosts focus their care on the centre of the egg clutch.

Key words : Endangered fish, *Pseudopuntungia nigra*, spawning timing, spawning position

서 론

타란은 같은 종이나 다른 종의 산란장에 알이나 새끼를 낳아 산란장의 숙주에게 부화나 양육을 하게 하는 동물 번식전략의 하나로 진화적 측면에서 매우 흥미로운 주제이다. 타란에 관한 연구는 주로 뱀꾸기와 같은 조류에서 많은 연구가 이루어졌으며 (Payne, 1977; Davies and Brooke, 1988), 최근까지도 숙주종과 타란종의 타란과 대응전략에 대해 다양한 진화적 관점에서 연구가 활발하게 이루어지고 있다 (Yamauchi, 1995; Robert and Sorci, 2001; Rothstein *et al.*, 2002; Spottiswoode and Stevens, 2010).

타란에 대해 가장 많이 연구된 뱀꾸기의 경우 숙주종은 자신의 둥지에 산란한 알을 인지하고 제거하기도 한다. 이

와 같은 타란에 대한 대응전략은 숙주종의 알이 없는 둥지에서만 나타난다 (Davies and Brooke, 1989a, b). 따라서, 뱀꾸기는 알을 가지고 있는 숙주종의 둥지에 알을 낳으며, 뱀꾸기 알은 숙주종의 알보다 빨리 부화해 숙주종의 알이나 새끼를 둥지 밖으로 밀어내고, 숙주종의 양육을 받는다 (Davies and Brooke, 1988; Anderson *et al.*, 2009). 따라서 타란종인 뱀꾸기가 산란타이밍을 조절하는 것은 숙주종으로부터 타란한 알이 제거될 가능성을 낮추고 결론적으로 타란한 알의 부화율과 새끼의 생존률을 높여주는 중요한 타란 전략의 하나이다 (Davies and Brooke, 1988).

산란장 공유나 타란에 관한 연구는 조류뿐만 아니라 어류에서도 알려져 있지만 (Mckaye, 1981; Goff, 1984; Sato, 1986; Baba *et al.*, 1990; Nagata and Maehata, 1991; Johnston and Page, 1992; Mayden and Simons, 2002; Yamane *et al.*, 2004; 김 등, 2004; 이 등, 2005), 타란종의 번식전략에 관한 심도 있는 연구는 이루어지지 않고 있다.

*Corresponding author: Seung-Ho Choi Tel: 82-2-554-5154
Fax: 82-2-554-5172, E-mail: choifish@hanmail.net

최근 우리나라에서도 멸종위기야생생물로 지정되어 있는 잉어과의 감돌고기 *Pseudopungtungia nigra*와 가는돌고기 *P. tenuicorpa*가 돌 아래에 난을 부착하고 보호하는 꺾지 *Coreoperca herzi*의 산란장에 탁란을 하는 것이 보고되었다(김 등, 2004; 이 등, 2005). 이 중 감돌고기는 꺾지가 산란한 직후부터 꺾지 산란장 주변에 20~50여 개체가 모여들어 꺾지 산란장에 침입하고, 꺾지 산란장에 탁란을 한다. 또한 대표적인 조류의 탁란종인 빠꾸기가 산란타이밍을 조절하여 부화율과 생존율을 높이는 것처럼 감돌고기도 꺾지 산란 직후부터 4~5일 동안 탁란함으로써 수서곤충과 어류를 섭식하는 숙주종인 꺾지의 알보다 먼저 부화하여 산란장을 떠남으로써 꺾지에 포식되는 확률을 낮춘다(김 등, 2004).

꺾지는 산란기 동안 알과 자어를 산란장 내에서 보호하는 습성을 가지고 있다(한 등, 1998). 꺾지 산란장 내의 꺾지알과 탁란된 알들은 꺾지의 산란장 방어가 없을 경우 주변에 서식하는 어류에 의해 2~3시간 내에 대부분의 알이 섭식되기 때문에 꺾지의 알 보호 행동은 꺾지알과 탁란된 알의 생존에 있어 필수적이다(김 등, 2004). 또한 꺾지는 탁란종인 감돌고기의 포식자로 산란을 하기 위해 침입하는 감돌고기를 몰아내기 위해 공격행동을 나타내고 산란장 침입 개체를 포식하기도 한다(이, 2005).

빠꾸기를 비롯한 조류의 경우 숙주종의 산란기에 맞춰 산란하며 숙주종이 동지를 비운 상태에서 탁란이 이루어지기 때문에 산란 타이밍이 번식 성공률에 미치는 영향이 매우 크다. 그러나 어류의 탁란은 숙주종이 산란장을 보호하고 있는 상태에서 산란이 이루어지며 일부 숙주종의 경우 탁란종을 섭식하기도 하기 때문에 발생단계에 따른 산란타이밍 이외에도 산란성공률을 높이기 위해서는 산란장을 보호하는 숙주종의 공격을 최소화할 수 있는 산란타이밍을 선택할 필요성이 있다. 또한 탁란된 알의 위치는 숙주종의 알 보호행동에 따라 생존율에 큰 차이가 날 수 있다.

따라서 본 연구에서는 멸종위기종 중 한종인 감돌고기의 탁란과정을 자연상태에서 면밀히 관찰함으로써 감돌고기가 자신의 포식자인 꺾지의 산란장에 탁란 효율을 극대화시키는 번식전략인 일중 산란타이밍과 초기산란위치에 관해 논의하고자 한다.

재료 및 방법

1. 연구대상종

감돌고기는 금강, 만경강, 웅천천에만 분포하며 하상이 바위와 돌로 구성된 수역에 서식하는 한국고유종이고(김 등, 2005; 환경부, 2005a), 환경부 지정 멸종위기 야생생물 I급에 해당하는 종이다(환경부, 2005b, 2012). 본종은 주로 수

서곤충을 섭식하며(김 등, 2005), 산란기는 4~7월이고, 무리를 지어 꺾지의 산란장에 침입하여 탁란하는 습성을 가지고 있는 것으로 알려져 있다(김 등, 2004; 이, 2005).

2. 연구수역 및 연구기간

감돌고기의 번식전략에 관한 연구는 전라북도 진안군 주천면 주양리의 금강 지류인 주자천 상류(N 35° 58'25", E 127° 25'01")로 유폭 2~5 m, 수심 0.3~2.0 m인 길이 50 m 구간이며 하상은 암반층이 주를 이루고 있었고, 크고 작은 돌들로 이루어진 여울부와 모래와 자갈로 이루어진 소가 반복되는 곳이다. 연구는 2009년 4월부터 7월까지 수행하였고, 산란초기인 4월에는 매주 2~3일간, 산란성기인 5월과 6월에는 강우로 인하여 관찰이 불가능한 날을 제외하고 매일 수행하였다.

3. 연구방법

연구수역에서 스노클링을 이용하여 1일 2~3회(1회 3시간) 연구수역 내의 바위와 돌 아랫면, 갈라진 틈 및 산란장을 보호하는 종들의 산란장을 관찰하여 감돌고기의 산란 여부를 먼저 확인하였고, 산란장을 확보한 꺾지가 발견되면 꺾지의 산란 여부를 지속적으로 관찰하였고, 감돌고기의 탁란 여부와 꺾지의 산란장 방어 행동과 알 보호행동, 산란장 내의 알 수와 발생단계를 수중에서 플라스틱 메모판에 기록하였다.

일중 산란타이밍은 5월 20일부터 30일 사이에 산란이 이루어진 5개 산란장에 수중카메라(VN37CSHR-W36, Vision High Tech; angle of view, 92°)를 설치하여 24시간 녹화한 후 감돌고기의 산란 시간 및 횟수와 꺾지의 공격 횟수 등을 분석하였다. 감돌고기의 초기 산란 위치는 감돌고기의 산란이 처음부터 관찰 가능했던 29개의 꺾지 산란장에서 감돌고기가 탁란한 알의 위치를 기록하였다.

결 과

1. 산란시기 및 숙주선택

연구수역에서 감돌고기의 산란은 2009년 5월 7일에 시작되었고, 7월 11일에 마지막 산란이 관찰되었다. 한편, 눈동자개 *Pseudobagrus koreanus*, 자가사리 *Liobargus mediodiposalis* 및 동사리 *Odontobutis platycephala* 등 돌 밑에 산란하고 알을 보호하는 종의 산란장이 8개소가 관찰되었으나, 감돌고기의 탁란은 확인되지 않았고, 오직 꺾지의 산란장에서만 확인되었다.

연구기간 중에 꺾지는 모두 61개의 산란장을 형성하여 산란하였으며, 감돌고기는 이 중 56개(91.8%)의 산란장에 탁

란하였고, 감돌고기가 꺾지의 산란장에 산란한 알 수는 50~8,000개 ($X \pm SD = 2573.1 \pm 1953.8$ 개, $n=56$)였다. 한편, 감돌고기가 탁란한 산란장 중 감돌고기 등에 의해 꺾지의 알이 전부 포식된 7개의 산란장은 꺾지가 산란장을 포기하였다.

2. 산란 타이밍

감돌고기의 꺾지 산란장 침입은 꺾지의 산란 직후부터 3일까지 29개 산란장 모두에서 관찰되었다. 그러나 4일 후에는 23개 산란장 (79.3%)으로 침입 비율이 감소하였고, 7일 후부터는 감돌고기가 꺾지 산란장에 전혀 침입하지 않았다 (Fig. 1).

감돌고기의 탁란은 꺾지의 산란 후 1~2일 사이에 시작되었다. 29개 산란장 중 24개 산란장에서는 꺾지 산란이 이루어진 당일부터 탁란이 이루어졌으며, 5개 산란장에서는 다음날부터 탁란이 이루어졌다. 탁란은 꺾지의 산란 3일 후까지는 모든 산란장에서 확인되었고, 점차 탁란 빈도가 줄어들어 6일째에는 10.3%로 그 비율이 낮아졌고, 7일째부터는 탁란하지 않았다 (Fig. 1).

하루 중 감돌고기의 탁란은 일출 직전부터 일몰시까지 계속 되었지만 (0.3~61회/60 min, 평균 7.3회/60 min), 일출 직후인 오전 6~7시 사이에 가장 높은 빈도 (61 ± 7.9 회/60 min)

로 나타났다. 감돌고기는 하루 종일 꺾지 산란장에 침입하였으며 감돌고기에 대한 꺾지의 공격 횟수는 평균 35.1회/60 min (4.4~63.3회/60 min)였고, 오전 5~6시 사이에 4.4 ± 2.5 회/60 min으로 가장 낮게 나타났다 (Fig. 2).

3. 꺾지의 알 보호 행동

꺾지의 알 보호는 가슴지느러미를 이용하여 수류를 일으

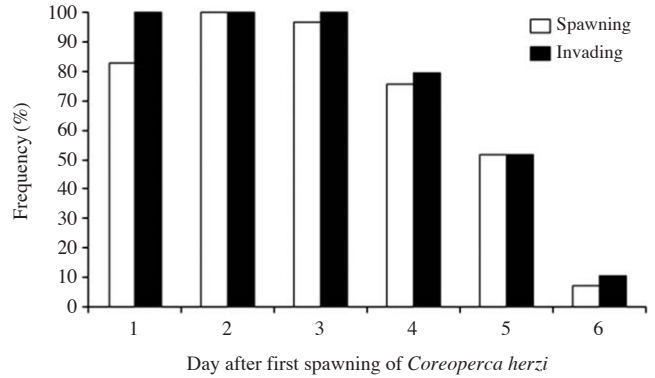


Fig. 1. Daily spawning and invading frequency (%) of *Pseudopungtungia nigra* on the nest of *Coreoperca herzi* (n=29) at the Juja Stream in 2009.

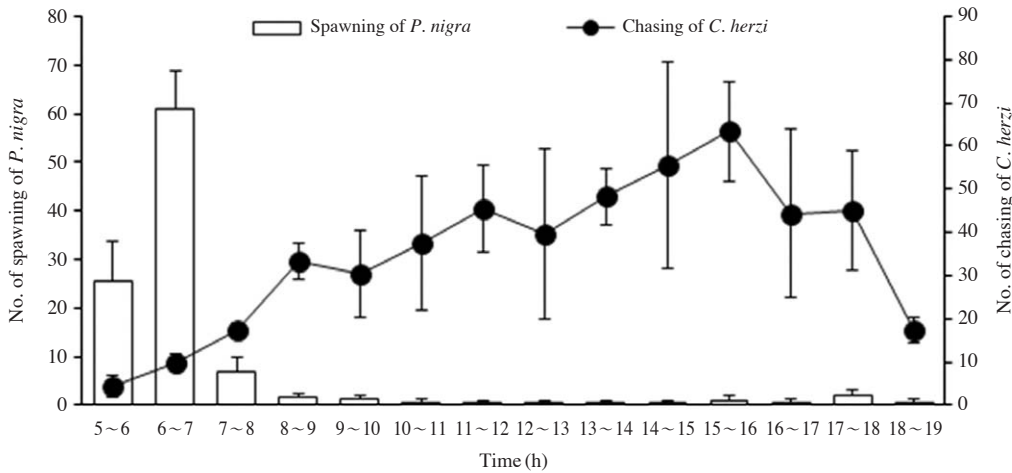


Fig. 2. Number of spawning of *Pseudopungtungia nigra* and number of chasing of *Coreoperca herzi* at the Juja Stream in May 2009. Vertical lines indicate SD.

Table 1. Parental care behaviors of *Coreoperca herzi* during 60 min. on the 3 nests at the Juja Stream in June 2009. Data indicate averages and frequency given in parentheses

Parental care (N/60 min)	Position	<i>C. herzi</i> egg clutches	<i>P. nigra</i> egg clutches	Both <i>C. herzi</i> and <i>P. nigra</i> egg clutches
	Fanning		38.3 ± 4.7 (87.8%)	2.0 ± 1.0 (4.6%)
etc. (care the dead eggs, remove the aquatic insects or the snails)		47.0 ± 7.5 (89.8%)	5.3 ± 1.5 (10.2%)	—

Table 2. The first spawning position of *Pseudopungtungia nigra* on the nest of *Coreoperca herzi* at the Juja Stream in 2009. Data indicate number and frequency given in parentheses

No. of nests examined	The first spawning position of <i>P. nigra</i>			
	Between <i>C. herzi</i> egg clutches	Around <i>C. herzi</i> egg clutches	On <i>C. herzi</i> egg clutches	Spearated from <i>C. herzi</i> egg clutches
29	19 (65.5%)	10 (34.5%)	0 (0%)	0 (0%)

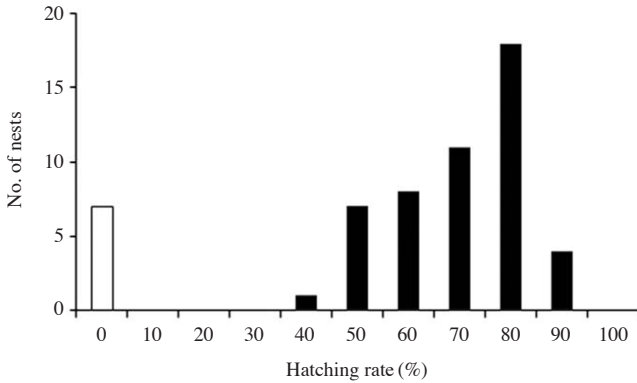


Fig. 3. Difference in hatching success (%) of *P. nigra* eggs in the nest with (closed) or without (empty) guarding of the host.

켜 알에 신선한 물을 계속 공급해주는 행동인 fanning과 죽은 알의 제거, 알에 접근하는 수서곤충이나 다슬기류를 제거하는 행동 등이 관찰되었다. 이러한 행동은 꺾지 난피를 중심으로 집중적으로 이루어졌고, 감돌고기의 난피에 대한 보호는 거의 없었다(Table 1).

4. 감돌고기의 초기 산란 위치

감돌고기의 알은 꺾지 산란장 주변에 넓게 부착되어 있었으며, 일부 알들은 꺾지의 알을 덮기도 하였다. 감돌고기의 최초 산란 위치는 꺾지의 난피 주변(34.5%)보다 난피와 난피 사이(65.5%)에 더 집중되었다(Table 2). 그러나, 감돌고기의 산란 위치는 초기에 꺾지의 난피 주변에 집중되지만, 난피 주변에 산란 할 공간이 부족해지면 꺾지 알을 뒤 덮거나, 산란장 아래 또는 주변 바위에도 부착하는 것이 확인되었다.

5. 부화율

꺾지 산란장에 탁란한 감돌고기 알의 전체 부화율은 59.6±31.9% (n=56)로 나타났다. 이중, 꺾지가 보호한 산란장의 부화율은 46.5~96.7% (74.3±12.9%, n=49)로 높게 나타났지만, 감돌고기의 탁란 후 꺾지가 산란장을 포기한 7개의 산란장에서 감돌고기의 알과 꺾지의 알은 돌고기 *Pungtungia herzi*와 참갈겨니 *Zacco koreanus*, 눈동자개 등에 의해 모두 포식되어 한 개체도 부화에 성공하지 못했다

Table 3. Correlates of hatching rate of *Pseudopungtungia nigra*: the total length of *C. herzi*; the nest size of *C. herzi*; the number of *C. herzi* eggs; the number of *P. nigra* eggs; nest guarding by *C. herzi*; and the hatching rate of *C. herzi* (N=56; Pearson's correlation)

	r	p
Total length of <i>C. herzi</i>	0.082	NS
Nest size of <i>C. herzi</i>	-0.105	NS
No. of <i>C. herzi</i> eggs	-0.088	NS
No. of <i>P. nigra</i> eggs	0.485	<0.01
Nest guarding by <i>C. herzi</i>	0.899	<0.01
Hatching rate of <i>C. herzi</i>	0.759	<0.01

(Fig. 3).

탁란한 감돌고기 알의 부화율과 꺾지 산란장 조건, 산란장 보호 여부, 꺾지 알의 부화율 등의 상관관계를 분석한 결과는 Table 3과 같다. 탁란한 감돌고기 알의 부화율은 산란장을 지키는 꺾지의 크기 (p=0.548), 산란장 넓이 (p=0.441) 및 꺾지의 알 수(p=0.517)와는 관련이 없었다. 그러나 탁란한 감돌고기 알 수 (p<0.01), 꺾지의 산란장 방어 (p<0.01) 및 꺾지알의 부화율 (p<0.01)과는 뚜렷한 상관관계를 나타냈으며, 이중, 꺾지의 산란장 방어가 가장 높은 상관관계를 나타냈다.

고 찰

본 연구결과 감돌고기의 부화율은 꺾지 산란장의 물리적 특징이나 산란장 내의 알수, 부화율보다 숙주의 지속적인 산란장 방어와 가장 밀접한 상관관계를 보여주어 김 등 (2004)의 결과와 일치하였다. 또한 숙주가 산란장을 포기한 경우 주변에 서식하는 어류들에 의해 알이 포식되어 전혀 부화하지 못했다. 이것은 일본에 서식하는 돌고기가 꺾저기에 탁란시 숙주를 제거 했을 때 나타난 결과와도 일치하였다 (Baba et al., 1990). 또한 연구 장소에서 감돌고기의 산란은 5~7월로 숙주인 꺾지의 산란시기와 정확히 일치하였으며 (한 등, 1998; 김 등, 2004), 김 등 (2004)의 연구 결과와 마찬가지로 본 연구기간 동안에도 감돌고기는 꺾지 산란장에만 탁란을 했고, 단독 산란이나 다른 종에 대한 탁란은 확인되지 않았다. 따라서 꺾지의 산란장 보호는 감돌고기가 탁란을 통해 얻을 수 있는 최대의 이득이며, 번식에 있어서 절대적인 요인으로 판단된다.

감돌고기의 부화기간은 10일(수온 19~20°C)로 부화기간이 14일인 꺾지에 비해 부화기간이 짧다(이, 2005). 감돌고기는 꺾지의 산란이 시작된 후 3~4일 이내에 대부분의 산란을 마침으로서 꺾지의 알보다 빨리 부화하였고, 즉시 꺾지 산란장을 벗어났다. 이러한 결과는 김 등(2004)과도 일치하였다. 산란장을 보호하는 수컷 꺾지는 산란장 내의 알을 지키는 동안 거의 먹지 않지만, 자신의 알이 전부 부화하게 되면 다시 섭식 활동을 시작하여 수서곤충과 소형 어류를 섭식한다(personal observation). 따라서 감돌고기의 알이 꺾지 알보다 늦게 부화하게 되면 감돌고기의 자어는 산란장을 보호하는 수컷 꺾지에게 포식될 확률이 매우 높을 것으로 판단된다. 근연종인 일본산 돌고기의 꺾저기에 대한 탁란시, 돌고기는 다른 발생단계에 비해 꺾저기의 공격이 강하지 않고 숙주의 알이 눈에 잘 띄는 산란 초기에 탁란이 집중되었다(Baba *et al.*, 1990). 감돌고기의 숙주인 꺾지는 산란초기에도 번식세력권 내로 접근하는 어류들에 대해 강한 공격행동을 보이며, 심지어 감돌고기를 포식하기도 한다는 점에서 꺾저기와 차이를 보였다(이, 2005). 따라서 감돌고기의 산란이 꺾지의 공격행동에 상처를 입거나 포식당할 손실이 존재함에도 불구하고 꺾지의 최초 산란 후 3~4일 이내에 집중되는 것은 자신의 알이 숙주종보다 먼저 부화함으로써 부화자어들이 숙주에게 포식당하는 손실을 최소화하기 위한 전략으로 판단된다.

감돌고기는 탁란을 통해 꺾지의 보호를 받음으로써 부화율을 높이는 확실한 이득이 존재하지만, 꺾지 산란장에 대한 탁란시 번식세력권을 형성하고 있는 꺾지의 공격행동에 의해 상처를 입거나 포식당하는 손실이 존재한다(이, 2005). 감돌고기는 이러한 꺾지의 공격행동에 따른 손실을 최소화하기 위해 일출 전후에 산란을 집중하는 것으로 생각된다. 어류는 변온동물로서 수온의 변화에 따라 대사량의 변화를 유발하며(Moyle and Cech, 2004), 일반적으로 일출 전후에는 수온이 가장 낮아 어류의 활동성이 떨어진다. 꺾지의 공격행동도 주간에는 최대 63.3회/60 min의 공격행동을 나타냈으나, 일출 직후에는 4.4회/60 min로 공격행동의 횟수가 급감하였다. 따라서 감돌고기의 탁란이 일출 직후에 집중되는 것은 산란에 참여하는 개체들의 손실을 최소화할 수 있는 전략으로 생각된다.

꺾지는 강력하게 알과 자어를 보호하는 습성이 있으며(한 등, 1998; 김 등 2004), 특히 fanning, 죽은 알의 제거, 알에 접근하는 다른 생물들을 쫓아내는 등의 알 보호 행동을 알이 부화 할 때까지 지속한다. 그러나 꺾지 산란장 내의 꺾지알과 탁란된 알들은 꺾지의 산란장 방어가 없을 경우 돌고기, 참갈겨니, 눈동자개 등에 의해 2~3시간 내에 대부분의 알이 포식되기 때문에 꺾지의 알 보호 행동은 자신의 알과 탁란된 알의 생존에 있어 가장 중요한 요인이다(김 등, 2004). 이러한 꺾지의 알 보호 행동은 자신의 난괴를 중

심으로 이루어지며, 난괴에서 떨어져 있는 감돌고기의 알에는 fanning 등을 거의 하지 않고, 자신의 알이 모두 사라진 산란장에서는 비록 감돌고기 알이 남아 있더라도 산란장을 포기하였다. 그러므로 꺾지는 자신의 알과 감돌고기의 알을 구분하는 것으로 생각된다. 따라서 감돌고기는 탁란의 잇점인 부화율을 높이는 방법 중 하나로 꺾지의 알 보호 효과를 최대화 할 수 있는 위치부터 산란하는 것으로 판단된다. 산란이 진행되면서 일부 알은 이미 산란된 알을 덮는 경우도 발생하였지만 대부분 꺾지 알과 가까운 곳부터 한 겹으로 산란이 이루어졌다. 감돌고기의 초기 산란위치를 관찰하는 과정에서 감돌고기 수컷 개체들이 꺾지 산란장 내의 꺾지 알과 감돌고기 알을 일부 섭식하는 행동이 관찰되었다(personal observation). 이러한 행동이 유리한 산란위치를 확보하기 위해서인지 단순한 먹이 섭식행동인지에 대한 논의는 개체 구분을 통한 자연상태 관찰 또는 수조 실험 등의 추가 연구가 이루어진 후에 판단해야 할 것으로 생각된다.

요 약

2009년 5~7월까지 전북 진안군 주천면 주양리에 위치한 주자천에서 감돌고기의 일중 산란 타이밍 및 초기 산란 위치에 대한 연구를 실시하였다. 감돌고기의 산란은 5월 7일부터 7월 11일까지 이루어졌으며 꺾지 산란장에만 탁란을 했다. 61개 꺾지 산란장 중 56개의 산란장에 탁란했으며, 꺾지 산란 후 1~2일 사이에 시작되었다. 하루 중 감돌고기의 탁란은 꺾지의 공격횟수가 낮게 나타난 6~7시 사이에 가장 높은 빈도로 관찰되었다. 감돌고기가 탁란한 알의 부화율은 지속적인 꺾지의 산란장 방어와 가장 밀접한 상관관계를 나타냈으며, 감돌고기는 자신의 알을 중심으로 난 보호를 하는 꺾지 난괴와 가까운 곳부터 산란을 함으로써 꺾지의 난 보호를 통한 이득을 얻는 것으로 생각된다.

인 용 문 헌

김익수 · 최승호 · 이흥헌 · 한경호. 2004. 금강에 서식하는 감돌고기 *Pseudopungtungia nigra*의 탁란. 한국어류학회지, 16: 75-79.

김익수 · 최 윤 · 이충렬 · 이용주 · 김병직 · 김지현. 2005. 한국어류대도감. 교학사. 서울. 615pp.

이완옥 · 최승호 · 이문세 · 오유철. 2005. 한강에 서식하는 가는돌고기 *Pseudopungtungia tenuicorpa*의 탁란에 관하여. 한국어류학회 2005 추계 학술발표대회 요약집, pp. 41-42.

이흥헌. 2005. 금강 상류에 서식하는 감돌고기 *Pseudopungtungia nigra*의 섭식 및 산란생태. 전북대학교 대학원 석사학위논문, 54pp.

- 한경호 · 박준택 · 정규화 · 이원교 · 이재용 · 방인철. 1998. 한국산 꺾지 (*Coreoperca herzi*)의 산란습성 및 초기생활사. 한국양식학회지, 11: 49-58.
- 환경부. 2005a. 한국 고유생물종 도감. 환경부 자연보전국 자연자원과, 458pp.
- 환경부. 2005b. 멸종위기 야생 동 · 식물 화보집. 환경부 자연자원과, 247pp.
- 환경부. 2012. 야생동물 보호 및 관리에 관한 법률(법률 제10977호).
- Anderson, M.G., C. Moskat, M. Bán, T. Grim and P. Cassey. 2009. Egg Eviction Imposes a Recoverable Cost of Virulence in Chicks of a Brood Parasite. PLoS ONE, 4: e7725.
- Baba, R., Y. Nagata and S. Yamagishi. 1990. Brood parasitism and egg robbing among three freshwater fish. Anim. Behav., 40: 776-778.
- Davies, N.B. and M. de L. Brooke. 1988. Cokkos versus red warbler: adaptations and counter-adaptations. Anim. Behav., 36: 262-284.
- Davies, N.B. and M. de L. Brooke. 1989a. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts: I. Host egg markings, chick discrimination. J. Anim. Ecol., 58: 207-224.
- Davies, N.B. and M. de L. Brooke. 1989b. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts: II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. J. Anim. Ecol., 58: 225-236.
- Goff, G.P. 1984. Brood care of longnose gar (*Lepisosteus osseus*) by smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). Copeia (1984): 149-152.
- Johnston, C.E. and L.M. Page. 1992. The evolution of complex reproduction strategies in North American minnow (Cyprinidae). In: Mayden, R.L. (ed.), Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes Stanford. University Press, Stanford, pp. 600-621.
- Mayden, R.L. and A.M. Simons. 2002. Crevice spawning behavior in *Dornda dichroma*, with comments on the evolution of spawning modes in North American shiner (Teleostei: Cyprinidae). Review in Fish Biology and Fisheries, 12: 327-337.
- McKaye, K.R. 1981. Natural selection and the evolution of interspecific brood care in fishes. In: Alexander, R.D. and D.W. Tinkle, (eds.), Natural selection and social behavior. Chiron Press, New York, pp. 173-183.
- Moyle, P.B. and J.J. Cech, Jr. 2004. Fishes - An introduction to ichthyology (fifth edition). Prentice Hall. New Jersey, 657pp.
- Nagata, Y. and M. Maehata. 1991. Utilization of nests of eleotrid goby, *Odontobutis obscura* by minnow, *Pungtungia herzi*. Annual Report Biwako Bunkakan, 9: 17-20.
- Payne, R.B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds. Annual Review of Ecology and Systematics, 8: 1-28.
- Robert, M. and G. Sorci. 2001. The evolution of obligate interspecific brood parasitism in birds. Behav. Ecol., 12: 141-149.
- Rothstein, S.I., M.I. Patten and R.C. Fleischer. 2002. Phylogeny, specialization, and brood parasite-host coevolution: some possible pitfalls of parsimony. Behav. Ecol., 13: 1-10.
- Sato, T. 1986. A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fish in Lake Tanganyika. Nature, 323: 58-59.
- Spottiswoode, C.N. and M. Stevens. 2010. Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 107: 8672-8676.
- Yamane, H., T. Yokoyama, Y. Nagata and T. Yamada. 2004. Reproductive ecology and early life history of the bagrid catfish, *Pseudobagrus nudiceps*. Japanese J. Ichthyol., 51: 135-147.
- Yamauchi, A. 1995. Theory of evolution of nest parasitism in birds. American Naturalist, 145: 434-456.