

추계산란종 납지리, *Acheilognathus rhombeus* (Pisces: Acheilognathinae)의 말조개, *Unio douglasiae* 내 산란과 적응특성¹

김형수^{2*} · 박종성³ · 김현태⁴

Spawning and Adaptation Characteristics Inside the Mussel, *Unio douglasiae* of Autumn Spawning Bitterling, *Acheilognathus rhombeus* (Pisces: Acheilognathinae)¹

Hyeongsu Kim^{2*}, Jongsung Park³, Hyuntae Kim⁴

요약

본 연구는 2015년 8월부터 2016년 7월까지 납지리의 말조개 내 산란과 적응특성을 조사하기 위해서 만경강 봉서천 일대에서 수행하였다. 납지리의 산란기는 9-11월까지로 추정되었고 성숙한 암컷에서 확인된 알수는 17-75개(36.2 ± 16.44)였다. 조사기간 동안 확인된 조개는 476개체이었고 납지리의 산란이 확인된 조개는 129개체(27.1%)였다. 납지리의 알과 자어가 산란된 조개(46.3 ± 4.55 mm, n = 129)가 산란되지 않은 조개(42.6 ± 8.51 mm, n = 347)보다 더 큰 것으로 나타났다. 안구가 형성되기 전 납지리 자어와 형성된 후 자어의 출현 비율은 2015년 10월부터 2016년 3월까지 99.8% (n = 597) vs. 0.2% (n = 1)이었고, 4월에는 25.6% (n = 23) vs. 74.4% (n = 67), 5월에는 0% (n = 0) vs. 100% (n = 40)로 확인되었다. 말조개 안에서 확인된 납지리 알과 자어수는 1-18개(5.6 ± 3.81)로 나타났다. 아가미 위치에 따른 납지리 알과 자어수 및 출현빈도는 왼쪽 외반새 1개(0.01 ± 0.09, n = 1), 0.78%, 왼쪽 내반새 1-18개(2.33 ± 3.31, n = 63), 48.84%, 오른쪽 내반새 1-15개(2.97 ± 3.79, n = 76), 58.91%, 오른쪽 외반새 1-12개(0.33 ± 1.71, n = 7), 5.43%로 나타났다. 납지리 알과 자어의 아가미에서 발생위치는 안구 형성 전에는 lower part 3 (L3)에서 71.8% (n = 445), 안구 형성 후에는 L3에서 94.4% (n = 102)로 다른 부위보다 L3에서 모두 높게 나타났다. 납지리의 알과 자어수 및 출현빈도는 조개의 내반새가 외반새보다 높게 나타났다. 납지리는 추계산란종으로 다른 납자루아과 어류나 글로키디아 조개 유생과의 조개 안에서의 경쟁은 피하는 장점이 있지만 낮은 수온의 겨울을 보내야 한다. 이에 납지리는 안구형성 전인 낮은 수온에서는 배아적 휴면(embryonic diapause)을, 안구형성 후에는 수관에서 상새방으로의 이동에너지 절약을 위한 상새방 내 산란이라는 방향으로 적응해 온 것으로 판단된다.

주요어: 산란특성, 숙주-기생, 공진화, 난 발생, 배아적 휴면

1 접수 2020년 6월 30일, 수정 (1차: 2020년 7월 31일), 게재확정 2020년 8월 6일
Received 30 June 2020; Revised (1st: 31 July 2020); Accepted 6 August 2020

2 국립수산물품질관리원 내수면양식연구센터 해양수산연구소 Inland aquaculture research, National Institute of Fisheries Science, 55 Yeomyeongro 25 beongil Jinhae-gu Changwon-si 51688, Korea (kimk2k@korea.kr)

3 국립생태원 멸종위기종복원센터 전임연구원 Research center for endangered species, National Institute of Ecology, 23 Gowol-gil Yeongyang-eup Yeongyang-gun 36531, Korea (park1985@nie.re.kr)

4 전북대학교 자연과학대학 생물다양성연구소 객원연구원 Faculty of Biological Science and Institute for Biodiversity, College of Natural Science, Jeonbuk National University, Jeonju-si 54896, Korea (ecoscience@jbnu.ac.kr)

* 교신저자 Corresponding author: kimk2k@korea.kr

ABSTRACT

This study aimed to investigate the autumn spawning by bitterling (*A. rhombeus*) inside mussel (*Unio douglasiae*) and the adaptation characteristics at the Bongseocheon Stream of Mankyeonggang River. The survey was carried out between August 2015 and July 2016. The spawning season was from September to November, and 17-75 (36.2 ± 16.44) eggs were found from mature females. During the survey period, 476 mussels were collected, 129 (27.1%) of spawned *A. rhombeus*. Mussels that spawned eggs, embryos, and larva of *A. rhombeus* (46.3 ± 4.55 mm, $n = 129$) were larger than those that did not spawn (42.6 ± 8.51 mm, $n = 347$). The appearance frequency of *A. rhombeus* larva before and after the formation of lens was 99.8% ($n = 597$) vs. 0.2% ($n = 1$) from October 2015 to March 2016, 25.6% ($n = 23$) vs. 74.4% ($n = 67$) in April 2016, 0% ($n = 0$) vs. 100% ($n = 40$) on May 2016. The number of eggs, embryos, and larvae of *A. rhombeus* inside the mussels were 1-18 (5.6 ± 3.81). The number and appearance frequency of *A. rhombeus* eggs, embryos, and larvae inside the mussel according to mussel gill demibranchs position were 1 (0.01 ± 0.09 , $n = 1$) and 0.78% in the left outer demibranch, 1-18 (2.33 ± 3.31 , $n = 63$) and 48.84% in the left inner demibranch, 1-15 (2.97 ± 3.79 , $n = 76$) and 58.91% in the right inner demibranch, and 1-12 (0.33 ± 1.71 , $n = 7$) and 5.43% in the right outer demibranch. The highest frequency of the developmental position of eggs, embryos, and larvae occurred 71.8% ($n = 445$) in lower part 3 (L3) before formation lens and 94.4% ($n = 102$) in L3 after formation lens, indicating that L3 was dominating position for eggs, embryos, and larvae. More eggs, embryos, and larvae of *A. rhombeus* were found more often in the inner demibranchs than outer demibranchs. Since *A. rhombeus* is a species that spawn in the autumn and thus avoids the competition with interspecific and glochidia. However, they have to spend the winter in low water temperature. Consequently, we assume that *A. rhombeus* have evolved toward embryonic diapause under the low water temperature before the formation of lens and spawning inside the supracranial cavity to save the transit energy from the water space to the suprabranchial cavity after the achieving movement ability with the formation of lens.

KEY WORDS: SPAWNING CHARACTERISTICS, HOST-PARASITES, COEVOLUTION, EGG DEVELOPMENT, EMBRYONIC DIAPAUSE

서론

잉어과(Cyprinidae) 납자루아과(Acheilognathinae) 어류는 전 세계 약 60여종이 보고되어 있고, 유럽-지중해 일부 지역과 동남아시아, 중국, 한국, 일본 등지에 주로 분포한다(Damme *et al.*, 2007). 본 아과 어류는 몸이 측편되고 체고가 높은 소형담수어로 담수조개(Bivalves: Unionidae)에 산란하는 생물학적 특성을 가지며, 조개와 숙주-기생의 상호관계를 형성하는 것으로 알려져 있다(Smith *et al.*, 2004). 산란기 동안 암컷은 길어진 산란관을 이용하여 조개의 아가미안에 산란하며, 수컷은 화려한 혼인색을 띠고 조개 주위에 세력권을 형성하다 암컷이 산란 후 수컷이 정액을 방출하면 조개의 아가미안에서 수정이 이루어진다(Smith *et al.*, 2004). 수정된 알은 난황이 흡수되는 약 3-4주 정도 조개안에서 발생이 진행되며,

유영능력이 강해지는 자유유영기에 도달할 때 조개 밖으로 나가게 되는 생활사를 가지고 있다(Aldridge, 1999).

중간 수준에서 숙주-기생 관계는 곤충류(개미, 벌, 딱정벌레)에서 많이 알려져 있지만 어류와 조류 등 척추동물에서는 연구가 부족한 실정이다(Refsnider and Janzen, 2010). 어류에서 중고기속(*Sarcocheilichthys*) 어류와 납자루아과 어류는 담수조개를, 카레프로크투스속(*Careproctus*) 어류는 계를 산란숙주로 이용하는 것으로 보고되어 있으며, 이러한 종들은 알과 자어기를 숙주안에서 안전하게 보내기 때문에 생존율을 높일 수 있다(Love and Shirley, 1993; Somerton and Donaldson, 1998; Reichard *et al.*, 2001; Mills and Reynolds, 2003; Spence and Smith, 2013). 이에 납자루아과 어류는 조개로부터 알과 자어의 토출을 방지하기 위해 조개 내 이미 다른 알이 산란되어 있거나, 조개의 글로키디아 유생이 있는 아가미 위치

를 피해 산란하거나, 유사종 간 산란시기를 달리하는 방식으로 숙주를 이용하여 진화해왔다(Mills and Reynolds, 2002, 2003; Smith *et al.*, 2004; Reichard *et al.*, 2010).

납지리 (*Acheilognathus rhombeus*)는 우리나라와 일본에 분포하며, 일반적인 납자루아과 어류가 춘계 또는 하계산란형인데 반해 우리나라에서는 유일한 추계산란형 어류로 산란기는 9-11월로 알려져 있다(Nakamura, 1969; Shimizu and Hanyu, 1981, 1993; Kim, 1997; Ki *et al.*, 2019). 추계산란종인 납지리는 조개에 산란하는 시기에 경쟁하는 납자루아과 어류가 없을 뿐 아니라 숙주조개도 글로키디아 유생을 보육하지 않는 시기가 산란시기이기 때문에 글로키디아 유생과 경쟁을 피할 수 있는 장점이 있다. 그러나 본 종은 수온이 낮은 혹한 겨울시기를 보내야 하기 때문에 알과 자어의 생존율을 높이기 위해 휴면(diapause)이라는 독특한 생태적 적응 방식이 나타나는 것으로 알려져 있다(Kawamura and Uehara, 2005; Kim *et al.*, 2018).

본 종에 대한 연구는 난발생과 휴면(Shimizu *et al.*, 1987; Suzuki and Jeon, 1991; Kawamura and Uehara, 2005; Kim *et al.*, 2018), 생식주기(Shimizu *et al.*, 1994; Ki *et al.*, 2019)에 대한 연구만이 수행되어 기초 생태 연구는 매우 부족한 실정이다. 따라서 본 연구는 숙주-기생 관계를 형성하며 진화한 납자루아과 어류와 담수조개와의 공진화적 적응양상을 밝히고 특히, 겨울동안의 생존율을 높이기 위한 추계산란종인 납지리의 조개 내 산란과 적응현상에 대해 논의하고자 한다.

연구방법

1. 연구장소

본 연구는 2015년 8월부터 2016년 7월까지 매달 1-5일 사이에 전라북도 완주군 용진면 봉서천 일대(35°53' 16" N, 127° 10' 1" E)에서 1회 이상 수행하였다. 하폭과 유폍은 디지털거리 측정기(Bushnell Sport 600 Laser Rangefinder, Columbia, USA)를 이용하였고, 수심은 줄자를 이용하여 측정하였다. 조사 기간 동안 수온과 기온은 현장에서 오후 1시 전후로 디지털 온도계(SK-1110, Anyang, Korea)를 이용하여 측정하였다.

2. 납지리 산란기 및 납자루아과 어류 동소출현종

납지리의 산란기를 추정하기 위하여 족대(망목, 3×3 mm)와 유인어망(5×5 mm)을 이용하여 매달 현장조사를 실시하였다. 채집된 납지리는 마취제(MS-222, Sigma-Aldrich, St. Louis, USA)를 이용하여 마취시킨 후 체장을 1/20 mm dial caliper로 0.01 mm까지 측정하였고 납지리 암컷의 복부를 압박하였을

때 성숙한 알을 계수하고, 알이 확인되는 기간으로 산란기를 추정하였다. 납자루아과 어류 동소출현종과 산란숙주조개종은 Kim and Park (2002)과 Kwon *et al.* (1993)에 따라 동정하였다.

3. 조개 내 산란양상

납지리의 조개 내 산란양상을 분석하기 위해서 채집된 모든 조개는 0.1 mm 수준까지 1/20 mm dial caliper를 이용하여 각장을 측정하였고, 조개의 패각을 1 cm 정도로 열어 납지리의 산란여부를 확인하였으며, 산란이 확인되지 않은 조개는 현장에 재방사하였다. 납지리의 산란이 확인된 조개는 알과 자어를 토출하지 못하도록 조개의 입수공과 출수공 부위를 끈으로 조인 후 10% formalin solution에 고정하여 실험실로 운반하였다. 고정된 조개는 두개의 패각근을 절단하였고, 납지리의 알과 자어가 놓인 아가미의 위치와 그 개수를 기록하였다. 납지리 알과 자어는 휴면상태인 안구 형성 전(BFL, before formation lens)과 발생이 재시작되는 안구 형성 후(AFL, after formation lens)로 구분하였고(Kim *et al.* 2018), 알과 자어의 위치는 아가미를 상새방과 접한 곳으로부터 Lower, Middle, Upper part로 3등분 하고 출수공으로부터 먼 곳에서부터 3, 2, 1로 3등분하여 9개의 부위로 각각 구분하여 분석하였다(Figure 1).

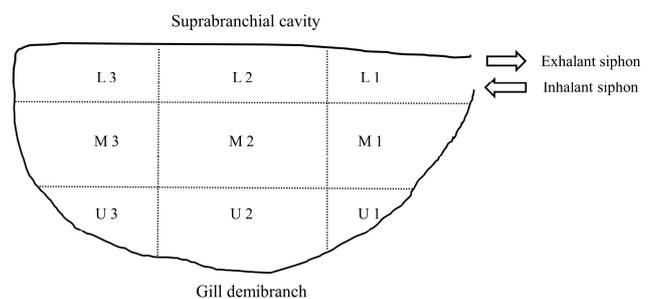


Figure 1. Diagrammatic illustration showing the gill demibranch and suprabranchial cavity of *Unio douglasiae*. U, upper part; M, middle part; L, lower part.

4. 통계분석

모든 유의성 검증은 SYSTAT 소프트웨어(Systat version 18.0, SPSS INC., Chicago, IL, USA)를 이용하였다. 납지리의 산란유무에 따른 조개 각장의 차이는 Mann-whitney U를 이용하였다. 납지리 체장과 성숙한 알수, 조개의 각장과 산란된 납지리 알과 자어수는 상관관계 분석을 실시하였다. 조개의 아가미 위치, 납지리의 알과 자어수 및 산란빈도의 차이는 Kruskal-Wallis H test를 수행하였다. 모든 통계학적 유의수준은 $P < 0.05$ 로 설정하였다.

결 과

1. 연구장소

조사지점은 만경강으로 유입되는 작은 소하천으로 수중에는 말즘 (*Potamogeton crispus*)과 검정말 (*Hydrilla verticillata*) 이 수변부에 많이 자라고 있었으며, 하천의 하폭은 10-20 m, 유폍은 2-10 m, 수심은 0.8-1.0 m이었다. 1 m 정도 높이의 보가 설치되어 있어 물 흐름이 완만하였고, 하상은 켄의 비율이 90% 이상으로 매우 높았다.

2. 산란기 추정

연구기간 동안 기온과 수온의 변화는 Figure 2와 같다. 기온과 수온 모두 7월에 36.0°C, 27.1°C로 가장 높았고, 1월에 2.9°C, 2.7°C로 가장 낮았다. 납지리 암컷의 복부를 압박하였을 때 산란관에서 성숙한 알이 확인되기 시작한 기간은 9-11월까지였고, 채집된 전체 암컷에서 성숙한 알이 확인된 암컷의 출현 비율은 9월 9.26%, 10월 22.95%, 11월 2.63%로 10월에 가장 높게 나타났다(Figure 2). 성숙한 알이 확인된 납지리 암컷의 체장 범위는 54.1-71.4mm (61.7 ± 4.33 , $n = 20$)이었고, 알수는 17-75개(36.2 ± 16.44)로 조사되었으며, 체장이 커질수록 알 수가 증가하는 경향을 보였다(Pearson's correlation coefficient, $r = 0.004$; Figure 3).

3. 산란조개 선택성

본 연구기간 동안 확인된 납자루아과 어류는 납지리, 납자루 (*Acheilognathus lanceolatus*), 흰줄납줄개 (*Rhodeus ocellatus*), 각시붕어 (*R. uyekii*), 떡납줄개 (*R. notatus*) 5종이었고 조개는 말조개 (*Unio douglasiae*) 1종만이 서식하였다. 조사기간 동안 채집된 말조개는 모두 476개체였고 납지리의 산란이 확인된 조개는 129개체로 산란비율은 27.1%로 나타났다. 말조개의 각장 범위는 16.4-64.0mm (43.6 ± 7.81)이었으며, 납지리의 알과 자어가 산란된 조개(46.3 ± 4.55 mm, $n = 129$)가 산란되지 않은 조개(42.6 ± 8.51 mm, $n = 347$)보다 더 큰 것으로 나타났다(Mann-whitney U test, $P < 0.001$). 납지리의 산란된 알과 자어수는 조개의 각장 크기가 커질수록 증가하는 경향을 보였다(Pearson's correlation, $r = 0.059$; Figure 4).

4. 조개 내 산란 및 알과 자어의 위치 관찰

말조개의 아가미는 4장이었고, 3월 조사부터 유생을 보육하고 있었는데 모두 바깥쪽 아가미(외반새)만을 보육용으로 사용하였다. 납지리 알은 10월에 처음으로 확인되었으나 글로키디아 조개 유생은 관찰되지 않았다. 안구 형성 전 납지리 자어와

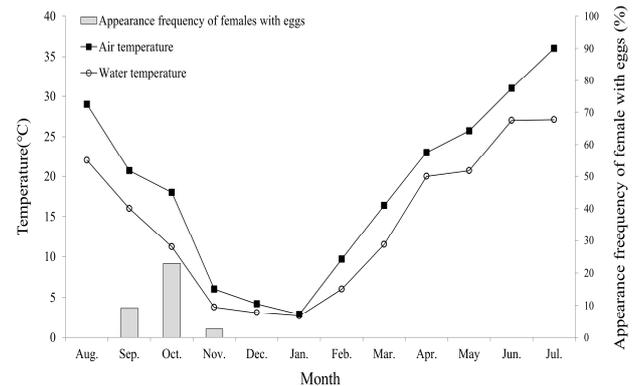


Figure 2. Monthly change of temperature and appearance of *Acheilognathus rhombeus* females with eggs in the Bongseocheon Stream from August 2015 to July 2016.

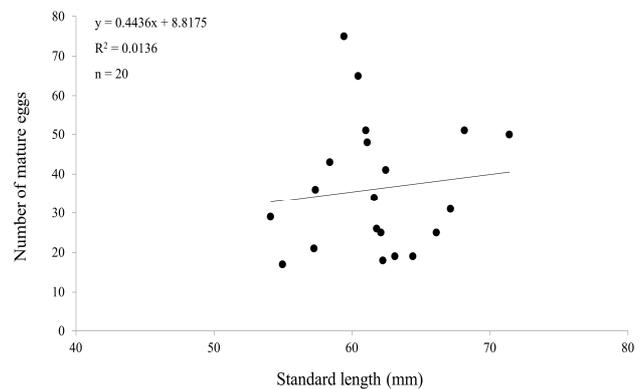


Figure 3. The number of mature eggs of *Acheilognathus rhombeus* in the Bongseocheon Stream from September to November 2015.

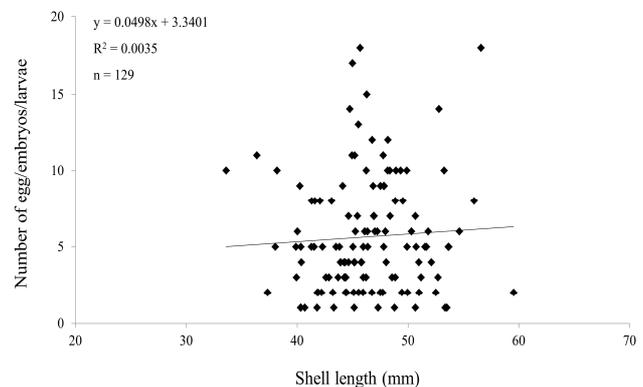


Figure 4. The number of egg / embryos / larvae of *Acheilognathus rhombeus* inside the mussels from October 2015 to May 2016.

안구 형성 후 자어의 출현비율은 2015년 10월 100% ($n = 138$) vs 0%, 11월 98.8% ($n = 85$) vs. 1.2% ($n = 1$), 12월 100% ($n = 82$) vs. 0%, 2016년 1월 100% ($n = 60$) vs. 0%, 2월 100% ($n = 85$) vs. 0%, 3월 100% ($n = 147$) vs. 0%, 4월 25.6% ($n = 23$) vs. 74.4% ($n = 67$), 5월 0% vs. 100% ($n = 40$)로 확인되었다(Figure 5). 납지리 알과 자어의 아가미에서 위치는 9개 부위 중 middle part 1 (M1), upper part 1 (U1)을 제외한 7 부위에서 조사되었고 안구 형성 전 알과 자어는 lower part 3 (L3)에서 71.8% ($n = 445$), M3에서 10.5% ($n = 65$) 순으로 확인되었으며, 안구 형성 후 자어는 L3에서 94.4% ($n = 102$), M3에서 2.8% ($n = 3$) 순으로 확인되어 안구 형성 전후 모두 납지리 알과 자어는 L3 부위에서 가장 많이 확인되었다(Figure 6).

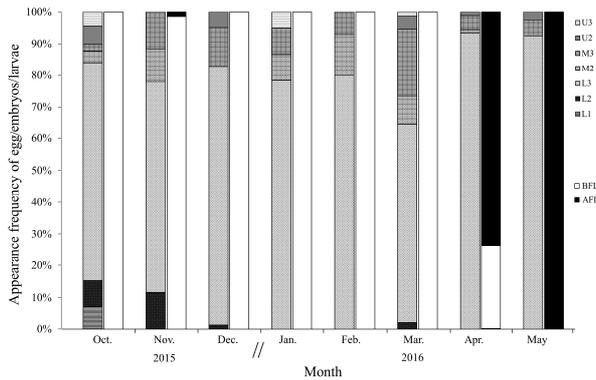


Figure 5. The appearance frequency of *Acheilognathus rhombeus* egg / embryos / larvae in seven parts of gill demibranch inside the mussel. The color bars indicate the position and developmental stage, respectively. (U, upper part; M, middle part; L, lower; BFL, before formation lens; AFL, after formation lens)

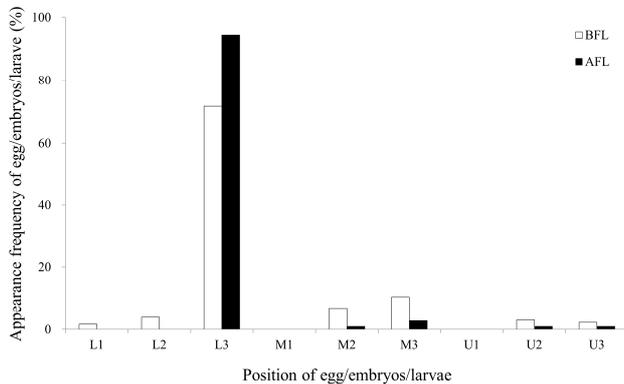


Figure 6. Appearance frequency of position of *Acheilognathus rhombeus* egg / embryos / larvae inside the mussels from October 2015 to May 2016. (BFL, before formation lens; AFL, after formation lens)

말조개 안에서 확인된 전체 납지리 알과 자어수는 1-18개 (5.6 ± 3.81)로 나타났다. 아가미 위치에 따른 알과 자어수 및 출현빈도는 왼쪽 외반새 1개(0.01 ± 0.09 , $n = 1$), 0.78%, 왼쪽 내반새 1-18개(2.33 ± 3.31 , $n = 63$), 48.84%, 오른쪽 내반새 1-15개(2.97 ± 3.79 , $n = 76$), 58.91%, 오른쪽 외반새 1-12개(0.33 ± 1.71 , $n = 7$), 5.43%로 나타나 내반새가 외반새보다 통계적으로 유의한 수준에서 높게 나타났다(Kruskal-Wallis H test, number of egg / embryos / larvae, $P < 0.001$; appearance frequency of egg / embryos / larvae, $P < 0.001$; Figure 7).

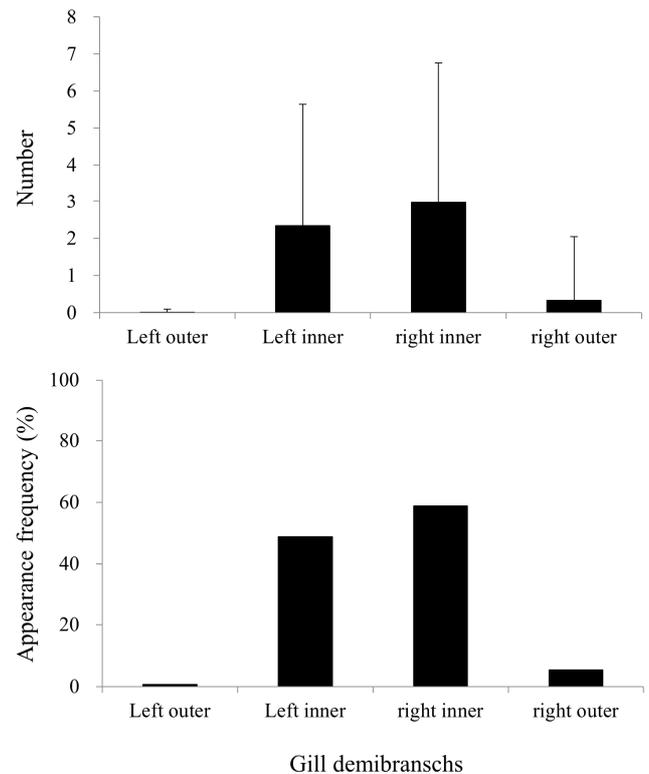


Figure 7. Mean (\pm SD) number (A) and appearance frequency (B) of *Acheilognathus rhombeus* egg / embryos / larvae in the gill demibranchs inside the mussels from October 2015 to May 2016.

고찰

납자루아과 어류는 산란기가 되면 산란관이 길어지고, 산란관을 통해 성숙한 알을 확인할 수 있기 때문에 육안으로 산란기 추정이 가능하다. 본 연구결과 성숙한 알이 확인된 납지리 암컷은 9월부터 11월까지 출현하였는데, 10월에는 22.96%의 가장 높은 비율로 출현하여 10월이 납지리의 산란성기로 추정되었

고, 산란기는 기존에 알려진 9-11월이라는 보고와 일치하였다 (Nakamura, 1969; Kim, 1997; Ki *et al.*, 2019). 산란기 납지리 암컷에서 확인된 성숙한 알수는 17-75 (36.2 ± 16.44)개였는데 가시납지리 *Acheilognathus chankaensis* 304개, 큰납지리 *A. macropterus* 123-229 (195)개, 납자루 85개, 묵납자루 *A. signifer* 8-71개(30.1 ± 14.0), 한강납줄개 *Rhodeus pseudosericeus* 5-45개(14.1 ± 17.8), 각시붕어 1-22개(12.8 ± 6.7)로 나타나 납자루아과 어류는 체장이 클수록 성숙한 알수가 증가하는 경향을 보이는 것으로 판단된다(Suzuki and Jeon, 1989, 1990a, 1990b; Kim *et al.*, 2014, 2015, 2017). 납자루아과 어류의 알 모양은 전구형(bulb type), 서양배형(pear type), 방추형(spindly type), 타원형(ovoid type)의 형태로 구분할 수 있는데, 이는 조개안에 산란될 경우 토출을 방지하기 위한 다양한 적응전략 중 하나로 알려져 있다(Smith *et al.*, 2004; Kim *et al.*, 2011). 납자루속(*Acheilognathus*)에 속하는 납지리의 알은 타원형이며 납줄개속(*Rhodeus*) 어류보다 알의 크기가 작고 다수의 알을 조개에 여러 차례 나누어 산란하는 것으로 알려져(Aldridge, 1999) 이는 알과 자어의 생존율을 높이기 위한 선택을 한 것으로 추정된다.

본 연구에서는 말조개 1종만이 산란숙주로 이용되었기 때문에 숙주 조개선택성에 대한 조사는 수행되지 못하였다. 본 연구에서는 납지리의 산란이 이루어진 조개의 크기가 산란이 이루어지지 않은 조개에 비해 더 큰 것으로 나타났는데 줄납자루의 연구결과와 유사하였고 조개의 크기 선택성에서 차이가 없다는 묵납자루, 각시붕어의 연구결과와는 다른 양상을 보였다(Song and Kwon, 1994; Back and Song, 2005; Kim *et al.*, 2015). 납지리의 산란이 확인된 가장 작은 조개의 크기는 33.6 mm로 그 이하의 작은 개체는 산란숙주조개로서 적당하지 않은 것으로 판단된다. Kim *et al.* (2014)은 묵납자루의 산란숙주조개 연구에서 크기가 큰 꾀체두드럭조개가 작은말조개보다 산란빈도가 높다고 하였고, Song and Kwon (1994)는 줄납자루 연구에서 크기가 큰 말조개가 작은말조개보다 산란율이 높았다고 하였다. 조개의 크기가 커지면 아가미 공간과 새엽의 크기가 넓어지게 되고 조개 내 산소투과율과 공간 확보 측면에서 납자루아과 어류의 알과 자어의 생존율에 매우 중요한 역할을 하게 된다(Mills *et al.*, 2005; Kitamura, 2006a). 결국 산란조개의 크기선택성은 조개로부터 토출을 줄이고 생존율을 높이기 위한 산란전략인 것으로 판단된다.

납지리는 추계산란종으로 가을에 산란하여 겨울을 조개안에서 보내며 낮은 수온을 극복하기 위해서 11월부터 안구색소가 침착되는 발생시기에서 휴면하게 되며 수온이 오르는 이듬해 봄인 3월말부터 발생이 다시 시작된다고 보고하였다(Nakamura, 1969; Kawamura and Uehara, 2005; Kim *et al.*, 2018). 본 연구 결과 3월 조사까지는 안구색소가 침착되지만 안구 형성 전 자어였고, 4월 조사부터는 휴면이 종료되고 안구 형성

후 자어의 출현비율이 높아지기 시작하였으며, 5월에는 모든 개체가 안구 형성 후 자어상태였다. 11월 조사에서 1개체는 안구 형성 후였고 등지느러미 기조가 발달하고 있어 매우 주목되었다. 휴면상태의 종료 및 자어 발생의 재시작은 온도가 상승하면서 자극되거나 온도와 광주기의 상호작용에 의해서 진행된다고 하였는데(Denlinger, 2002; Denlinger and Armbruster, 2014) 한국산 납지리의 발생의 재시작은 수온이 10°C 이상으로 상승하는 시기부터라고 생각된다. 특히, 한국산 납지리와 일본산 납지리의 발생은 휴면과 발생지연이라는 난발생 과정에서 차이점이 있는데 이는 유전과 환경적 영향으로 인한 것으로 알려져 있다(Suzuki and Jeon, 1991). 그러나 한국산 납지리와 일본산 납지리는 혼인색에 있어서 차이가 나타나고 있고 발생 단계에서 휴면과 발생지연이라는 차이가 나타나는 점에 대해서는 생리학적 연구 및 세부적인 분석이 진행되어야 할 것으로 판단된다. 또한 겨울철에도 추계산란종인 은어 (*Plecoglossus altivelis*)는 겨울 동안에도 성장이 진행되는 것으로 알려져 있는데(Ko *et al.*, 2007), 납지리도 일반적인 납자루아과 어류가 산란하는 시기에 이미 조개밖으로 나올 수 있는 발생단계에 이르러 있는 것으로 확인된 바 치어시기에 서식지공간 및 먹이 경쟁을 피하는 생태적인 이점이 있다고 생각된다.

Kitamura (2006a)는 일본산 *R. ocellatus krumeus*의 산란관 길이는 조개안에 알이 놓여지는 위치를 결정하게 되며 더 긴 산란관은 알을 조개의 아가미안에 더 깊게 놓일 수 있게 함으로써 조개안에서의 종내 산소경쟁을 낮춰 알과 자어의 사망률을 낮출 수 있다고 보고하였다. 납지리의 안구 형성 전 자어의 조개안의 발생위치는 상새방과 맞닿은 L1, L2, L3 부위에서 가장 높았고 안구 형성 후 자어는 상새방 중 출수공에서 가장 먼 L3부위에서 가장 높은 비율로 확인되었다. Back and Song (2005) 연구에서 묵납자루의 알은 아가미의 중간 위치인 M 부위에서 가장 높은 비율로 조사되었고 이 후 유영능력을 갖춘 후 상새방으로 이동한다고 하였고 Aldridge (1999)도 유사한 연구결과를 보고하였다. 납지리는 상새방에 주로 산란하고 발생도 상새방에서 일어나며 조개로부터의 토출을 방지하기 위해 유영능력을 갖춘 후 조개의 출수공의 반대방향인 L3 부분으로 이동하여 발생을 계속 진행하는 것으로 판단되며 이는 발생이 진행되면서 성장하기 위한 더 넓은 공간 확보, 산소투과율 증대, 이동에너지 절약에 있어서 장점이 있을 것으로 판단된다.

납지리 산란기 동안 말조개는 글로키디아 유생을 보육하지 않았으나 3월 조사부터는 글로키디아 유생을 2장의 외반새에서 보육하고 있었다. 납지리는 알과 자어수와 출현빈도 모두 외반새보다 내반새에서 높게 나타났다. 납자루아과 어류 중 내반새에서 알과 자어의 출현빈도가 높은 종은 줄납자루, 납지리, 일본산 *R. o. kurumeus*, *A. cyanostigma*, *A. typus*, 유럽산 *R. sericeus*, *R. amarus*가 보고되었고, 외반새에서 알과 자어의 출현빈도가 높은 종은 묵납자루, 한강납줄개, *A. longipinnis*가

보고되었다(Nakamura, 1969; Song and Kwon, 1994; Reichard *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2004; Back and Song, 2005; Kitamura, 2006b; Kitamura *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2018). 납자루아과 어류는 조개 내 글로키디아 유생과 산소와 공간을 두고 경쟁하기 때문에 유생이 없는 아가미를 선호하는 것으로 알려져 있다(Aldridge, 1997; Mill and Reynolds, 2003; Smith *et al.*, 2004; Kitamura, 2006a). 그러나 납지리와 일본산 *A. longipinnis*는 추계산란종으로 글로키디아 유생의 영향을 받지 않지만 내반새에 더 많은 알과 자어수 및 출현빈도를 보여 주목되었다. 이는 추계산란종이라 할지라도 말조개의 글로키디아 유생을 보육하기 시작하는 3월에는 납지리 자어가 조개안에 여전히 남아 있기 때문에 글로키디아 유생과의 경쟁을 피하기 위한 것으로 추정되지만 추가적인 조사가 요구된다.

납지리는 추계산란종으로 다른 납자루아과 어류나 글로키디아 조개 유생과의 산란 및 공간 경쟁은 피할 수 있는 장점이 있지만 낮은 수온의 혹한 겨울을 조개안에서 보내야 하는 단점이 있다(Nakamura, 1969; Kawamura and Uehara, 2005; Kim *et al.*, 2018). 본 연구결과 납지리 자어의 안구 형성 전 시기에는 낮은 수온에서의 배아적 휴면(embryonic diapause) 상태를 통하여 저수온의 겨울을 극복하고, 안구 형성 후 시기에는 상새방 부위에 위치함으로써 부화 후 수관에서 상새방으로 이동하면서 사용하게 될 이동에너지를 절약하는 방향으로 적응한 것으로 판단된다.

REFERENCES

- Aldridge, D.(1999) Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels. *J. Fish. Biol.* 54: 138-151.
- Aldridge, D.C.(1997) Reproductive ecology of bitterling (*Rhodeus sericeus* Pallas) and Unionid mussels. Ph. D. Dissertation, Cambridge University, UK.
- Back, H.M. and H.B. Song(2005) Spawning in mussel and adaptation strategy of *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae: Acheilognathinae). *Korean J. Ichthyol.* 17: 105-111. (in Korean with English abstract)
- Damme, V.D., N. Bogutskaya, R.C. Hoffmann and C. Smith(2007) The introduction of the European bitterling (*Rhodeus amarus*) to west and central Europe. *Fish. Fish.* 8: 79-106.
- Denlinger, D.L. and P.A. Armbruster(2014) Mosquito diapause. *Annu. Rev. Entomol.* 59: 73-93.
- Denlinger, D.L.(2002) Regulation of diapause. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 73-122.
- Kawamura, K. and K. Uehara(2005) Effects of temperature on free embryonic diapause in the autumn-spawning bitterling *Acheilognathus rhombeus* (Teleostei: Cyprinidae). *J. Fish. Biol.* 67: 684-695.
- Ki, S.U., K.H. Kho and W.K. Lee(2019) Annual reproductive cycle of *Acheilognathus rhombeus*, in Korea. *Dev. Reprod.* 23: 323-331.
- Kim, C.H., W.O. Lee, J.H. Lee and J.M. Beak(2011) Reproduction study of Korean endemic species *Acheilognathus koreensis*. *Korean J. Ichthyol.* 23: 150-157. (in Korean with English abstract)
- Kim, H.S., H. Yang, J.G. Ko and J.Y. Park(2014) Spawning pattern in the freshwater mussel *Lamprotula leai* and *Unio douglasiae sinuolatus* of *Acheilognathus signifer* (Pisces: Acheilognathinae). *Korean J. Ichthyol.* 26: 83-88. (in Korean with English abstract)
- Kim, H.S., H.S. Choi and Y.J. Park(2018) Embryonic development characteristics and host mussel utilization of flat bitterling *Acheilognathus rhombeus* (Cyprinidae) during winter in Korea. *Environ. Biol. Fish.* 101: 55-66.
- Kim, H.S., J.D. Yoon, H. Yang, H.S. Choi and J.H. Lee(2017) Reproductive characteristics of *Rhodeus pseudosericeus* (Pisces: Acheilognathinae) in the Heukcheon, Namhangang (River), Korea. *Korean J. Ichthyol.* 29: 235-243. (in Korean with English abstract)
- Kim, H.S., J.G. Ko, W.S. Choi and J.Y. Park(2015) Population ecology of Korean rose bitterling, *Rhodeus uyekii* (Pisces: Acheilognathinae) in the Bongseocheon, Mankyonggang (river), Korea. *Korean J. Ichthyol.* 27: 78-85. (in Korean with English abstract)
- Kim, I.S. and J.Y. Park(2002) *Freshwater Fishes of Korea*. Kyohak Publishing, Seoul. 467pp. (in Korean)
- Kim, I.S.(1997) *Illustrated encyclopedia of fauna and flora of Korea*. Vol. 37. Freshwater fishes. Ministry of Education, Seoul. (in Korean)
- Kitamura, J.(2006a) Seasonal change in the spatial utilization of host mussels in relation to ovipositor length by female rosy bitterling *Rhodeus ocellatus kurumeus*. *J. Fish. Biol.* 65: 597-607.
- Kitamura, J.(2006b) Reproductive ecology of the striped bitterling *Acheilognathus cyanostigma* (Cyprinidae: Acheilognathinae). *Ichthyol. Res.* 53: 216-222.
- Kitamura, J., T. Abe and J. Nakjima(2009) The reproductive ecology of two subspecies of the bitterling *Rhodeus atremius* (Cyprinidae, Acheilognathinae). *Ichthyol. Res.* 56: 156-161.
- Ko, M.H., I.S. Kim, J.Y. Park and Y.J. Lee(2007) Distribution and ecology of a land-locked ayu, *Plecoglossus altivelis* (Pisces: Osmeridae) in lake Okjeong, Korea. *Korean J. Ichthyol.* 19: 24-34. (in Korean with English abstract)
- Kwon, O.K., G.M. Park and J.S. Lee(1993) *Coloured shells of Korea*. Academy Publishing Company, Seoul. (in Korean)
- Love, D.C. and T.C. Shirley(1993) Parasitism of the golden king crab, *Lithodes Aequispinus* Benedict, 1895 (Decapoda, Anomura, Lithodidae) by a liparid fish. *Crustaceana* 65: 97-104.

- Mills, S.C. and J.D. Reynolds(2002) Mussel ventilation rates as a proximate cue for host selection by bitterling, *Rhodeus sericeus*. *Oecologia* 131: 473-478.
- Mills, S.C. and J.D. Reynolds(2003) The bitterling-mussel interaction as a test case for co-evolution. *J. Fish. Biol.* 63: 84-104.
- Mills, S.C., M.I. Taylor and J.D. Reynolds(2005) Benefits and costs to mussels from ejecting bitterling embryos: A test of the evolutionary equilibrium hypothesis. *Anim. Behav.* 70: 30-37.
- Nakamura, M.(1969) Cyprinid fishes of Japan. Special publications of the research institute for natural resources, No. 4. Tokyo: Research Institute for Natural Resources. (in Japanese)
- Refsnider, J.M. and F.J. Janzen(2010) Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 39-57.
- Reichard, M., J. Bryja, M. Polacik and C. Smith(2001) No evidence for host specialization or host-race formation in the European bitterling (*Rhodeus amarus*), a fish that parasitizes freshwater mussels. *Mol. Ecol.* 20: 3631-3643.
- Reichard, M., M. Poláčik, A.S. Tarkan, R. Spence, Ö. Gaygusuz, E. Ercan, O. Ondračková and C. Smith(2010) The bitterling-mussel coevolutionary relationship in areas of recent and ancient sympatry. *Evolution* 64: 3047-3056.
- Shimizu, A. and I. Hanyu(1981) Annual reproductive cycle of a spring-spawning bitterling, *Acheilognathus tabira*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 48: 1563-1568.
- Shimizu, A. and I. Hanyu(1993) Factors involved in the development of and decline in photoperiodism as it relates to the gonadal activity of spring-spawning bitterling, *Acheilognathus tabira*. *J. Exp. Zool.* 265: 134-143.
- Shimizu, A., K. Aida and I. Hanyu(1987) Annual reproductive cycle in an autumn-spawning bitterling *Acheilognathus rhombea*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 53:529-536.
- Shimizu, A., K. Aida and I. Hanyu(1994) Effects of photoperiod and temperature on gonadal activity and plasma steroid levels in an autumn-spawning bitterling, *Acheilognathus rhombea*, during different phase of its annual reproductive cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.* 93: 137-150.
- Smith, C., M. Reichard, P. Jurajda and M. Przybylski(2004) The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *J. Zool. Lond.* 262: 107-124.
- Somerton, D.A. and W. Donaldson(1998) Parasitism of the golden king crab, *Lithodes aequispinus*, by two species of snailfish, genus *Careproctus*. *Fish. Bull.* 96: 871-884.
- Song, H.B. and O.K. Kwon(1994) Spawning of the bitterling, *Acheilognathus yamatsutae* (Cyprinidae) into the mussel. *Korean J. Ichthyol.* 6: 39-50. (in Korean with English abstract)
- Spence, R. and C. Smith(2013) Rose bitterling (*Rhodeus ocellatus*) embryos parasitize freshwater mussels by competing for nutrients and oxygen, *Acta Zool.* 94: 113-118.
- Suzuki, N. and S.R. Jeon(1989) Development of the bitterling, *Acanthorhodeus asmussi* (Cyprinidae) with note on minute tubercles on the skin surface. *Korean J. Ichthyol.* 1: 73-82.
- Suzuki, N. and S.R. Jeon(1990a) Development of the bitterling, *Acanthorhodeus* (= *Acheilognathus*) *gracilis* (Cyprinidae), with a note on minute tubercles on the skin surface. *Korean J. Ichthyol.* 2: 169-181.
- Suzuki, N. and S.R. Jeon(1990b) Development of the bitterling, *Acheilognathus lanceolatus* from Ungchonriver. *Korean J. Ichthyol.* 2: 77-87.
- Suzuki, N. and S.R. Jeon(1991) Development of the bitterling, *Acheilognathus rhombeus* (Cyprinidae), from Korea. *J. Basic. Sci.* 5: 53-62.