

한국산 잔가시고기(*Pungitius sinensis kaibarae*)의 텃세 행동

박시룡·이진수

한국고원대학교 생물교육과

적 요: 한국산 잔가시고기의 텃세 행동에 관한 특성을 연구하기 위해 1996년 3월 강원도 영동 지역의 사천천에서 본 종을 채집하였다. 채집된 개체는 아이스박스에 넣어 실험실로 운반하여 수조를 설치하고 사육하며 관찰하였다. 이들은 수조내 환경에 잘 적응하여 사육이 용이했다. 텃세권을 형성하기 전에는 보호색을 띠고 무리를 지어 이동하는 특성을 나타냈다. 그러나 생식기간에 도달하면 혼인색(혹색)을 띠고 수초를 중심으로 등지를 짓고 텃세권을 형성했다. 이때 수초 구역과 수조의 바닥 쪽을 선호하는 경향을 나타냈다. 수컷들은 수초가 있는 장소를 확보하여 등지를 짓기 위한 경쟁(싸움)이 치열했다. 개체의 전장이 클수록 텃세권의 확보가 우세했다. 생식기간에 수컷의 텃세권 변화는 치어의 부화와 확산에 따라 텃세권이 확장되었다. 이때 타개체에 대한 공격 성향이 절정에 이르며, 최대의 텃세권을 형성하였다.

검색어: 등지짓기, 서열화, 잔가시고기, 텃세변화, 텃세 행동

서론

큰가시고기과(Gasterosteidae)에 속하는 가시고기속(*Pungitius*) 어류는 주로 유럽, 북미 그리고 아시아에 분포하고 있다 (Wootton 1976). 한반도에는 3종 2아종이 분포하고 (정 1977), 남한에 가시고기(*Pungitius sinensis sinensis*)와 잔가시고기(*Pungitius sinensis kaibarae*)가 모두 서식하는 것으로 보고되어 있다 (전 1987). 가시고기속(*Pungitius*) 어류는 환경에 따른 적응 현상으로 다양한 형태적 변이를 나타내는 것으로 보고되어 있고(Lindsey 1962, Macphail 1963, Nelson 1968, Ziuganov and Zotin 1995), 기조(fin ray)가 변형된 가시는 포식자에 대항하는 방어 무기로 진화되었다 (Hoogland *et al.* 1956).

현재까지 우리 나라에 서식하고 있는 *Pungitius*속 어류에 관한 연구는 분류와 형태 및 생활사에 관하여 수행되었다 (채 1988, 김 등 1989, Chae and Yang 1993). *P. sinensis kaibarae*는 일본에서 Tanaka(1915)에 의해 신종(*Pygosteus kaibarae*)으로 보고된 이후 Kobayashi(1933)는 일본산 잔가시고기의 생태를 밝힌 바 있다. *P. pungitius*는 생식 행동의 신호로 공격 행동이 점점 강해지고 암컷과 수컷은 텃세권을 확립하여 방어함을 밝혔다 (Morris 1958, Gaudreault *et al.* 1986). *P. pungitius*의 집단에서 밀도가 높으면 그중 우세한 수컷만 텃세권을 형성하여 등지를 짓고 생식에 참여하며(Morris 1952), 텃세권의 확립은 싸움과 경쟁에 의해 결정된다 (Barraud 1955). 한편 큰가시고기(*Gasterosteus aculeatus*)는 개체의 전장이 크고 혼인색이 선명할수록 생식 활동에 유리하게 작용하고 있으며(Fitzgerald 1993), 나이가 든 큰가시고기가 어린 개체보다 텃세권 확보에 유리한 것으로 알려졌다 (Fraipont *et al.* 1993).

물고기의 텃세권 행동을 자연상태에서 자세히 관찰하기란 쉽지 않다. 그 동안 잔가시고기(*Pungitius sinensis kai-*

barae)에 대해서는 생태에 관련해서 밝혀진 바 있지만 (Kobayashi 1933) 아직 이에 대한 정확한 행동연구는 이루어진 바 없다. 본 연구는 수조내 환경에서 잔가시고기(*P. s. kaibarae*)의 수초와 관련된 무리이동 특성과 싸움 행동 및 텃세 행동의 특성을 밝히고자 한다.

재료 및 방법

1996년 3월 강원도 영동 지역의 사천천에서 잔가시고기(*Pungitius sinensis kaibare*) 200여 개체를 채집하여 대형수조(120×45×40cm)에 분산하여 사육하였다. 텃세권을 형성하기 전 무리이동을 관찰하기 위해 대형수조(120×45×40cm) 3개를 준비하여 각각의 수조에 수초의 조건을 달리 하여 잔가시고기 14개체씩(암수 구별없이) 넣었다. 3개의 소형수조(60×30×30cm)안에는 크기가 다른 3개체의 수컷을 넣고 크기에 따른 경쟁행동을 관찰하였다. 모든 수조내부는 가능한 한 자연상태와 유사한 환경조건을 제공하였는데 바닥에는 모래와 잔 자갈을 섞어 넣어 주었고 산소를 공급하기 위해 air pump를 작동하였다.

잔가시고기의 등지 짓는 성질을 감안하여 다양한 수초(*Phragmites communis*, *Hydrilla verticillata*, *Ceratophyllum submersum*)를 심어 주었고, 등지 재료로 수초뿌리와 이끼 및 녹조류도 풍부하게 공급하였다. 사육 먹이는 육식성이므로 실지렁이, 물벼룩, shrimp egg를 부화시켜 충분히 공급하였다. 행동 관찰은 인간의 간섭에 의한 왜곡된 결과를 배제하기 위해, 8mm video camera로 자동 촬영 후 재생하며 분석하였다. 텃세권의 형성 과정과 변화 및 이동 특성 등을 정량적으로 분석하기 위해, 수조의 유리벽에 선을 그어 구획을 표시하고 일정한 구역을 설정하여 관찰하였다.

결과 및 고찰

텃세권 형성전의 무리 이동 행동

번식기에 접어든 잔가시고기는 수조의 환경(수초위치)에 따라 집단행동의 차이를 관찰할 수 있었다. 3개의 수조는 모두 왼쪽에서 오른쪽으로 7구간으로 균등하게 나누었고 상하는 2개의 구간으로 나누었다. 수조의 유리면에 유성편을 사용해 각 구간별 식별을 용이하게 했다.

첫 번째 수조(a)에는 수초를 설치하지 않았으며 두 번째(b)에는 중앙(4구역)에만 수초를 설치하였다. 세 번째(c) 수조에는 1, 3, 5 그리고 7구역에 수초를 설치하였다. 각 수조에 14개체씩의 잔가시고기를 넣고 하루에 30분씩(17:00~17:30) 총 15일 녹화한 video를 분석하여 다음과 같은 결과를 얻었다.

수초를 설치하지 않은 수조내 개체 수의 분포는 현저한 대칭적 분포로 중앙(4구역)보다 1구역과 7구역이 약 2배 많은 분포를 나타냈다 (Fig 1, a). 중앙(4구역)에 수초를 심어 준 수조는 수초 구역(4구역)이 수초가 없는 2구역과 6구역에 비해 3배 이상의 많은 분포를 보였다 (Fig.1, b).

1, 3, 5, 7 구역 4곳에 수초를 설치한 수조는 4곳, 즉 수초가 있는 곳에서 정점을 이루는 분포를 이루었다 (Fig. 2c). 이때 개체들간의 수초 구역을 확보하기 위한 경쟁(싸움)행동이 빈번히 관찰되었다. 이 행동은 생식기에 접어든 개체가 공간적으로 제한된 텃세권을 형성하는 과정으로 알려져 있다 (Kobayashi 1933, Barraud 1955, Morris 1958).

1, 3, 5, 7 구역에 수초를 설치한 2주 후 한 수조에서 수컷 세 개체가 1, 5, 7구역에 세개의 등지를 지었으며, 등지에 인접된 2구역과 6구역은 낮은 잔가시고기의 숫적 분포를 나타냈다 (Fig 1, c-1). 이런 결과는 텃세권을 형성한 등지의 주인이 인접한 타개체를 공격하여 지금까지 수초 구역에 많이 분포하던 경향을 깨뜨린 것으로 해석할 수 있다. 이러한 잔가시고기의 이동 특성은 Morris(1958)의 *P. pungitius* 연구 결과와 일치하였다. 이 경향은 생식을 위한 등지 장소의 확보와 은신처 및 먹이를 찾는데 수초 구역이 유리하게 작용하는 것으로 생각된다.

한편 수조를 상하로 나눈 관찰에서 수초를 설치한 수조와 설치하지 않은 수조 모두 아래 구역에서 통계적으로 의미있는 무리형성을 나타냈다 (수초를 설치하지 않은 수조(a); $\chi^2=46.96, P<0.001$; 수초를 설치한 수조(b, c); $\chi^2=108.96, 199.44, P<0.001$).

전체적으로 잔가시고기는 수족관의 아래쪽에 2 배 이상의 분포를 나타냈으며 싸움행동을 통해 열등한 개체들은 공격을 피하기 위해 수면 가까이에서 떠 있는 현상이 빈번하게 관찰되었다. 이 결과는 수조의 위쪽보다 바닥쪽을 선호하는 경향을 나타낸 것으로 생각되며 *P. pungitius*의 무리 이동 행동(Morris 1958)과 유사하였다

개체의 크기와 싸움행동 및 서열화

개체의 크기에 따라 잔가시고기의 우열관계를 관찰하였

다. 텃세권 관찰을 위해 3개의 소형수조(I, II, III)를 설치하고 각 수조의 유리벽에 선을 그어 3개의 구역으로 나누었다. 각 구역에는 등지를 지을 수 있는 수초(*Ceratophyllum submersum*) 1포기씩을 심었다. 각각의 수조에는 전장 6cm(A₁₋₃), 5cm(B₁₋₃) 그리고 4cm(C₁₋₃)크기의 잔가시고기 수컷 3개체씩을 넣고 경쟁관계를 관찰하였다. 16일간 하루 4시간씩(오전 6~7시 오전 9시~10시, 오후 1시~2시, 오후 5~6시) 녹화한 video테이프에서 녹화시작후 30분후 1분 동안 차지한 구역을 1단위로 계산하여 개체별 총 64회의 선호구역 수를 얻었다. 3개 수조 모두에서 A₁₋₃와 B₁₋₃개체는 선호 구역(위치빈도가 높은 곳)에 텃세권을 형성하고 등지 짓기에 성공했으나, 개체의 전장이 가장 작은 C₁₋₃는 A₁₋₃와 B₁₋₃의 공격에 의해 등지를 짓지 못했으며, A₁₋₃와 B₁₋₃개체는 모두 최장거리인 1구역과 3구역에 등지 위치를 잡았다 (Fig. 2).

싸움의 승패를 측정하기 위해 공격후 승자에 1점을, 퇴각했을 때는 패자에 1점을 주어 처리하였으며 싸움후 쌍방이 승패가 가려지지 않았을 때는 무승부로 보고 쌍방모두 승점에 0.5를 부과하였다. 개체의 전장이 클수록 싸움에서 승

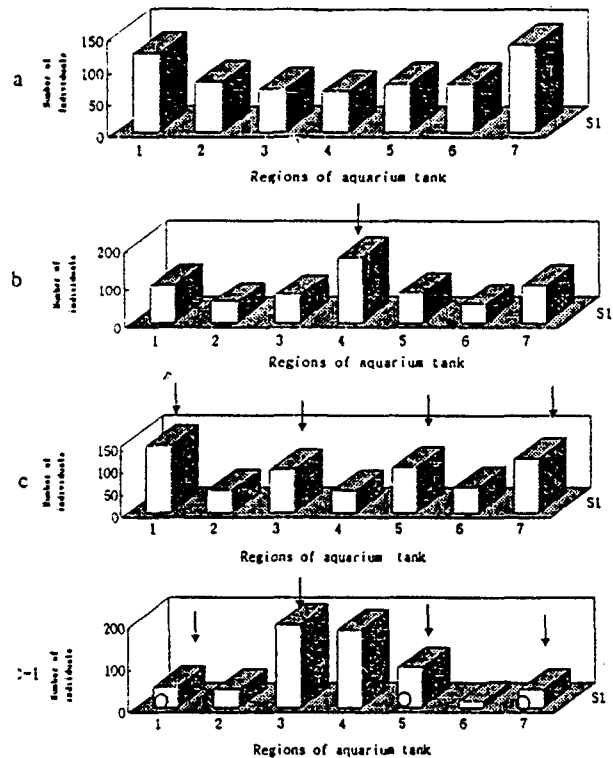


Fig. 1. Pre-territorial movements of a shoal of *Pungitius sinensis kaibarae* under varying environmental conditions (The arrows indicate sites of water weeds and the circles represent positions of nests). a: no water weeds, b: water weeds only in region 4, c: water weeds in the regions 1, 3, 5, and 7, c-1: after 2 weeks in the condition c.

리하는 경향을 나타냈는데, Table 1에서 A₁과 A₂는 각각 가장 큰 승점을 얻어 가장 서열이 높은 것으로 나타났다. 이에 반해서 C₁, C₂, 그리고 C₃는 가장 서열이 낮은 물고기로 몸의 길이와 서열은 일치하고 있었다. 그러나 수조 III에서 A₃는 승점이 29점 B₃는 승점이 35점으로 나타나 서열이 바뀐 것으로 여겨졌으나, 3개체의 수컷간의 관계를 분석해보면 여전히 A₃는 B₃에 대해 우세한 것으로 관찰되었다. 여기서 B₃의 점수는 C₃와의 싸움 회수가 높아 승점이 높아졌을 뿐, 실제 A₃와 B₃와의 관계에서는 A₃가 B₃를 이긴 점수는 10인 반면에 B₃가 A₃를 이긴 점수는 9점으로, 두 개체간 서열에서 A₃가 약간 위라는 사실이 판명되었다. 그리고 공격에 의한 서열은 등지 짓는 서열관계와 일치를 보였다 (Fig. 2). 이 결과는 집단 밀도가 높으면 우세한 개체만 생식 활동에 참여하는 것을 의미하며 Morris(1952)의 *P. pungitius* 연구결과와 일치함을 나타내고 있다.

개체들간의 싸움과 텃세권의 확보는 개체의 total length가 클수록 유리하게 작용하고 있다 (Fitzgerald 1993). 이것은 전장이 클수록 싸움에서 승리 횟수가 많았고 등지 장소의 확보에 유리한 것으로 확인되었다. 아직 자연 상태에서 관찰된 바는 없으나, 서열이 낮은 개체는 우세한 개체에 의해 공격과 견제로 등지를 짓지 못하여 생식 활동에 참여하

Table 1. The score showing the results of encounters between two fishes in each aquarium (I, II, III)

Aquarium	Individual*	Score	
		Wins	Losses
I	A ₁	44.5	8.5
	B ₁	29.5	15.5
	C ₁	1.5	52.5
II	A ₂	42.0	9.0
	B ₂	30.0	10.0
	C ₂	0.0	53.0
III	A ₃	29.0	9.0
	B ₃	35.0	10.0
	C ₃	0.0	45.0

*Total length of A₁₋₃ : 6 cm, Total length of B₁₋₃ : 5 cm, Total length of C₁₋₃ : 4 cm.

지 못하거나 다른 장소로 이주할 것으로 생각된다. 또한 이들은 경쟁자를 인식하고 일정한 거리를 유지함으로써 생식 효율을 높이는 것으로 판단된다.

Parental stage의 텃세권 변화

번식기에 텃세권의 변화과정을 관찰하기 위하여, 대형수조를 7구역으로 나누고 1, 3, 5, 그리고 7구역에 각각 수초를 설치한 후 개체의 전장이 동일한 수컷 3개체와 암컷 1개체를 넣었다. 등지짓은 순서에 의해 수컷 3개체를 A, B, 그리고 C로 명명하고 암컷을 D라고 명명하였다. 매일 17:00~18:00에 1시간씩 관찰하고 각 개체의 텃세권 중심구역(등지위치)과 싸움장소를 수조의 평면도에 표시하여 텃세권의 변화과정을 지도로 작성하였다 (Fig. 3).

관찰 1일째; 3일전에 넣은 4 개체(♂ 3개체와 ♀ 1개체)가 각각 일정한 영역을 확보했다. 그중 수컷 3 개체는 1, 5, 7구역에 등지를 짓고 우은 3구역에 텃세권을 형성하고 인접한 개체간에 자주 싸움이 일어났으며, ♂A, B, C 모두 등지 속에 수정란을 보유했다. 개체들간의 싸움행동시 특징은 모두 점점 검은 체색으로 변하며 가시를 세우고 공격과 방어를 하는 행동을 나타냈는데, ♂B는 등지에 부채질 행동을 시작한 후 ♀D를 향해 4회 공격을 가했다. ♂A도 ♀D를 3회 공격함으로써 ♀D는 양쪽으로부터 강한 협공을 당했다. 반면 오른쪽 ♂C는 ♂A를 2회 공격하였다 (Fig. 3a).

관찰 3일째; ♂B와 ♂A로부터 공격당한 ♀D가 텃세권을 상실하고 보호색을 띤 채 3구역의 수초 위에 숨어 있어서 수조로부터 제거하였다. ♂B의 등지는 수정란이 부화되는 단계이나 ♂A와 ♂C는 수정란의 부화에 실패하였다. ♂A와 ♂B가 3구역에서 2회 충돌하였고 ♂C는 ♂A를 3회 공격하였다 (Fig. 3b).

관찰 7일째; ♂B와 ♂C로부터 2회 공격을 받은 ♂A는 처음 등지(A₁)를 포기하고 두 번째 등지(A₂)를 3구역에 짓고 행동 중심을 옮겼다 (Fig. 3c).

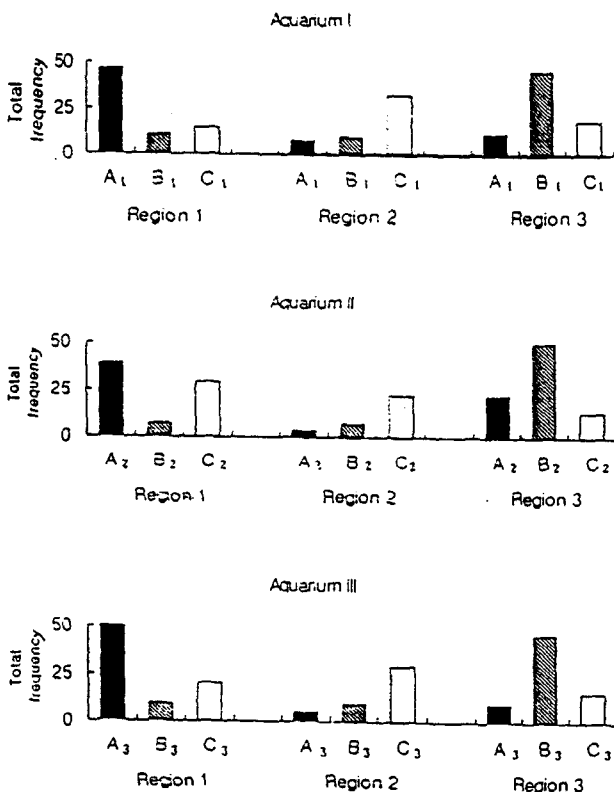


Fig. 2. Frequency distribution of individual position according to aquarium regions (The arrows indicate nest positions of the given individuals).

관찰 11일째; ♂B의 치어가 부화 후 등지 주위를 유영하는 행동이 관찰됨으로써 ♂B의 공격 성향은 ♂A를 일곱 번 공격하면서 절정을 이루었다. ♂A는 ♂B와 ♂C에 의해 양쪽으로부터 협공 당함으로써 텃세권이 현저하게 축소되었다 (Fig. 3d).

관찰 15일째; 친어기(parental stage)의 ♂B와 ♂C로부터 협공 당하던 ♂A가 텃세권을 상실하고 수초 속에 숨거나 수면 가까이에서 떠 있으므로 제거하였다. 그 동안 ♂B는 치어 부화 후 보호 행동을 하며 텃세권을 넓혀 1구역부터 6구역까지 확보하였는데, ♂B의 텃세권은 치어의 성장과 확산에 따라 확대되었다. 그리고 ♂C는 6구역에서 ♂B로부터 세 번 공격을 받아 세력권이 7구역으로 제한되었다. 이때 ♂B는 1구역에 두 번째 등지(B₂)를 짓고 또 다른 생식을 준비하였다 (Fig. 3e).

본 연구 결과 잔가시고기도 암·수 모두 생식기간에 텃

세권을 형성하는 hetero-sexual reproductive territorial system(Morris 1958)이 확인되었다. 그러나 암컷은 산란 후 수컷의 맹렬한 공격 성향때문에 텃세권이 상실되는 것으로 관찰되었다. 특히 양육기에 수컷 텃세권의 확장은 치어의 부화와 확산에 따른 보호 행동으로 확인되었다. 생식기간의 암·수 텃세권의 변화는 수컷의 parental stage에 부화된 치어를 보호하기 위해 인접한 개체를 공격하여 몰아내므로써 치어의 부화와 확산에 따라 territory가 확장된 것으로 생각된다 (Morris 1958). 그리고 그 시기에 공격 성향이 절정에 이르고, 최대의 텃세권을 확립하는 것으로 밝혀졌다.

인용문헌

김익수, 윤창호, 이지현. 1989. 한국산 큰가시고기와 어류의 형태변이와 핵형. 한국동물분류학회지 5: 107-120.

전상린. 1987. 한국산 독중개과 및 큰가시고과 주연성담수어의 검색과 분포. 상명여대 논문집 19: 549-576.

정문기. 1977. 한국어도보. 일지사. 727 p.

채병수. 1988. 한국산 가시고기(*Pungitius sinensis*: Gasterosteidae)의 형질 분석에 의한 분류. 경북대학교 박사학위 논문. 82p.

Barraud, E.M. 1955. Notes on the territorial behaviour of captive ten-spined sticklebacks (*Pygosteus pungitius*). Anim. Behav. 3: 134-136.

Chae, B.S. and H.J. Yang. 1993. Spawning and growth of eightspine stickleback, *Pungitius sinensis kaibarae* (Tanaka) (Gasterosteidae, Pisces), in the Chayang stream, a tributary of Kumho river, Korea. Korean J. Zool. 36: 181-192.

Gaudreault, A., T. Miller, W.L. Montgomery and G.J. Fitzgerald. 1986. Interspecific interactions and diet of sympatric juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and adult ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*. J. Fish Biol. 28: 133-140.

Fraipont, M.D., G.J. Fitzgerald and H. Guderley. 1993. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Anim. Behav. 46: 961-968.

Fitzgerald, G.J. 1993. The reproductive behavior of the stickleback. Scient. Americ. April: 50-55.

Hoogland, R., D. Morris and N. Tinbergen. 1956. The spines of stickle backs (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defence against predators (*Perca* and *Esox*). Behaviour 10: 205-236.

Kobayashi, J. 1933. Ecology of a stickleback, *Pungitius sinensis* var. *kaibarae* (Tanaka). J. Sci. Hiroshima. Uni. Ser. B. Div. 2: 71-89.

Lindsey, C.C. 1962. Observations on meristic variation in ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*, reared at different temperatures. Can. J. Zool. 40: 1237-1247.

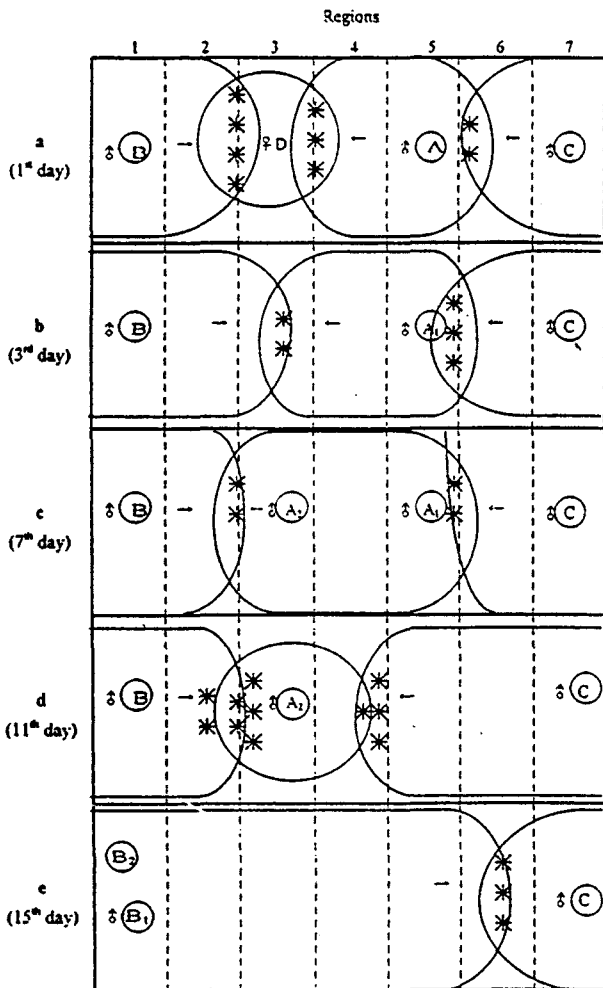


Fig. 3. Territorial maps showing the change in size of male and female territories during the parental stage (The circles indicate the nest positions, the asterisks represent the position of combat, and the arrows show attacking direction.).

- Mcphail, J.D.* 1963. *Geographic variation in North American ninespine sticklebacks, Pungitius pungitius*. J. Fish. Res. Board of Can. 20: 27-44.
- Morris, D.* 1952. Homosexuality in the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). Behaviour 4: 233-261.
- Morris, D.* 1958. The reproductive behaviour of the ten-spined stickle back (*Pygosteus pungitius* L.). Behav. suppl. 6: 1-154.
- Nelson, J.S.* 1968. Deep-water ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius* in the Mississippi drainage, Crooked Lake, Indiana. Copeia 1968: 326-334.
- Tanaka, S.* 1915. Description of ten new species of fishes from Japan. Ann. Zool. Jap. 27: 565-568.
- Wootton, R.J.* 1976. The biology of the sticklebacks. Academic Press, London. 387p.
- Ziuganov, V.V. & A.A. Zotin.* 1995. Pelvic girdle polymorphism and reproductive barriers in the ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (L.) from northwest Russia. Behaviour 132: 1095-1105.

(1999년 3월 3일 접수)

Territorial Behaviour of Eightspine Stickleback, *Pungitius sinensis kaibarae* in Korea

Park, Shi-Ryong and Jin-Soo Lee

Department of Biology Education, Korea National University of Education

ABSTRACT: In order to investigate territorial behaviour, *Pungitius sinensis kaibarae* were collected from Sacheon-river, Kangwon-do, Korea. They are reared in aquarium with designed experimental region from March to May 1996. In this study, territorial behaviour was divided into 1) pre-territorial movements of a shoal under varying water-weeds position. 2) individual ranking patterns in connection with total length of fish 3) the change in size of territorial maps during the parental stage. The movements of a shoal tend to prefer regions with water-weeds and the lower half of the aquarium. Competition for territory was fierce, and fish that are longer in total length dominate smaller one in occupying territory. Both males and females developed territorial behaviour as they grew. However, male's territory was enlarged according to the hatching and dispersion of fry. At this time, aggressive tendencies reached their peak.

Key words: Aggressive tendencies, Pre-territorial movements, *Pungitius sinensis kaibarae*, Ranking patterns, Territorial behaviour
