

버들붕어, *Macropodus chinensis*의 생식생태와 초기생활사

송 호 복 · 최 신 석*

(충남대학교 자연과학대학 생물학과, 대전 305-764)

Reproductive Ecology and Early Life History of Paradise Fish, *Macropodus chinensis* (Pisces; Belontiidae) in Aquarium. Song, Ho-Bok and Shin-Sok Choi* (Department of Biology, Chungnam National University, Taejon 305-764, Korea)

The reproductive ecology and the early life history of *Macropodus chinensis* were investigated in aquarium. Mature male made the bubble nest and spawned with wrapping the female and reverse posture. The parental male protected the offspring until the larvae depart the bubble nest. Egg productivity and egg hatching rate were the highest at water temperature in 28°C and 26°C respectively than any other artificial temperature. The eggs were buoyant, globular and 0.95~1.05 mm in diameter. Cleavage was progressed at intervals of 15 minutes. Eggs hatched in 42~44 hours after fertilization and the newly hatched larvae were 3.0~3.2 mm in total length. The larvae were 4.5~5.4 mm in 4~5 days after hatching and fed on the food with dispersion from the nest. In 40~45 days after hatching, all fin rays completely developed, and juveniles reached 18.2~23.5 mm in total length. In 90~110 days after hatching, body form of young fishes were similar to adult with 37.4~48.2 mm and represented secondary sexual characters longer than 45.0 mm in total length, and about 120 days, fishes began spawning (water temperature for ontogenesis: 26.0±1 °C).

Key words : Bubble nest, Early life history, *Macropodus chinensis*, Reproductive behavior, Water temperature

서 론

어류의 생식생태 (reproductive ecology)에 관한 연구는, 대상 어종의 산란시기와 산란적온, 산란장의 물리화학적 조건, 생식행동, 산란수 등, 종의 여러 특징과 습성을 파악할 수 있으며, 초기생활사 (early life history)의 연구는, 난의 특성을 비롯하여, 난내 발생, 자어기, 치어기, 미성어기 등의 성장과정을 거치면서 종에 따른 고유적 형질들과 발달 과정, 성장도 등의 많은 정보를 제공해 준다. 따라서 어류의 생식생태와 초기생활사에 대한 연구는, 종의 이해와 더불어, 다양한 분류학적, 생태학적

지식 등을 얻을 수 있으며, 이를 토대로 어족자원의 보존과 보호, 증식 뿐만 아니라, 실험 및 시험어류 (test fish) 등에 다각도로 이용할 수 있다.

극락어과 (Belontiidae) 어류는 파키스탄, 인도, 태국, 말레이군도 등을 중심으로, 담수역에 약 12속 46종이 분포하고 있으며, 난과 자어를 구강내 사육하거나 (mouth brooder), 기포소를 만들기도 하며 (bubble nester), 부유성 난 (pelagic eggs)을 낳는 등의 다양한 생식 방법으로 널리 알려져 있다 (Heckman, 1979; Munro *et al.*, 1990; Vierke, 1991; Nelson, 1994). *Macropodus*속 어류는 모두 2종으로, 중국, 한국, 일본 등에 서식하고 있는데, 우리나라에는 버들붕어, *Macropodus chinensis* 1종만이 서식

* Corresponding author: Tel: 042) 821-5495, E-mail: choiss@hanbat.chungnam.ac.kr

하고 있으며 (정, 1977; 최 등, 1990; 김, 1997), 중국과 일본에는 *M. chinensis*와 *M. opercularis*의 서식이 보고되고 있다. 그러나 일본의 *M. chinensis*는 한국에서 도입된 것으로 알려져 있다 (Kawanabe and Mizuno, 1989). 한국산 *M. chinensis*는 우리 나라 영서, 영남지방의 농수로나 연못, 하천의 내만지역 등, 수초가 많고, 물의 흐름이 거의 없는 장소에 주로 서식하고 있으며, 특이한 습성과 아름다움으로 인해, 관상어로도 사육되고 있는 물고기이다. 그러나 최근에는 하천개수와 농수로의 직선화, 수질오염 등에 따른 서식지의 상실로, 개체수가 급격히 감소하고 있으며, 이에 따른 보호 대책을 강구해야 할 물고기 중의 하나임에도 불구하고, 본 종에 대한 생태학적인 연구가 전무한 실정이다. 또한 본 종은 소형이며, 생활사가 짧고, 강한 내병성을 가지고 있으며, 적당한 광주기와 수온조건을 갖추어 주면, 짧은 산란주기로 연중 산란함과 동시에, 1회에 비교적 많은 알을 낳는 등의 특징을 가지고 있다. 따라서, 다루기 쉽고, 대량 사육할 수 있는 장점이 있으며, 생산량이 많고, 동일 연령의 개체수 확보가 용이하므로, 다양한 생물학적 실험 및 수환경의 평가 등을 위한 시험어류로 개발이 유망한 어종이다.

한편 *M. chinensis*에 관한 연구는, Wu *et al.* (1988), Paepke (1990) 등의 분류학적 연구와, 본 종을 포함한 기타 어종의 에너지 사용과 분배에 관한 보고 (Cui and Liu, 1990a, b, c) 등이 있으나, 생식생태와 초기생활사에 관한 연구는 찾아볼 수 없었다. 그러나 본 종과 유사종인 *M. opercularis*에 대한 산란행동과 초기발생 등의 연구는, Zheng (1984), Csanyi *et al.* (1985), Miklosi *et al.* (1992), Young (1995) 등에 의해 보고된 바 있다.

본 연구에서는 *M. chinensis*의 생태연구의 일환으로, 실험실에서 본 종을 사육하면서, 생식행동, 수온에 따른 산란주기와 산란수 및 부화율, 그리고 초기생활사와, 성장 등을 조사, 연구하였다.

재료 및 방법

실험에 사용한 *M. chinensis*는 1996년 8월 충청남도 논산시 강경읍의 농수로에서 채집한 개체들을 실험실에서 사육한 후, F1 개체들을 이용하였다. 어류의 사육 용기는 50×30×25 cm (40 l)의 유리수조를 사용하였으며, 바닥에는 모래를 깔았고, 저면 여과장치를 이용하여 통기하였으며, 사육수는 수돗물을 탈염소하여 사용하였다. 또한 기포소를 만들 수 있도록 (anchorage), 수조 안에 수초 (water sprite, *Ceratopteris thalictroides*)를 심어 주

었다. 수온은 온도 조절기와 히터를 이용하여, 설정 온도에 대한 오차를 $\pm 1^{\circ}\text{C}$ 이내로 유지하였고, 광주기는 16 (light) : 8 (dark) 시간의 장일 조건으로 조절하였다. 먹이는 매일 오전과 오후 두 차례씩, 갯 부화시킨 brine shrimp (*Artemia salina*)와 배합사료 (TetraMin® Flake)를 충분히 공급하였다.

생식행동의 양상은, 수조의 관찰 및 기록과 함께 video recorder와 camera를 이용하여 촬영한 후 분석하였다. 수온에 따른 산란 주기 및 산란 수 조사를 위하여 18°C 의 수온에서 분리 사육하던 암 (연령 6개월), 수 (연령 8개월)를 각각 수온 20°C , 22°C , 24°C , 26°C , 28°C , 32°C 로 설정한 수조에 한 쌍씩 옮겨 넣고, 100일간 사육하면서, 산란 징후나 산란 여부 등을 매일 관찰하고 기록하였으며, 산란이 완전히 끝난 후, 난들을 기포소로부터 분리하여 계수하였다. 난의 부화율은 수온 24°C , 26°C , 28°C , 32°C 하에서, 난 100개씩의 부화 실험을 2회 실시하여 각각의 부화율을 평균하였다. 난 발생 및 자, 치어의 발달과 성장의 조사를 위하여, 수온 $26\pm 1^{\circ}\text{C}$ 하에서 사육하면서 해부현미경 (Olympus, SZH 10)을 사용하여 매일 관찰, 촬영 및 스케치하였다. 성장 단계별 심장박동 수나 아가미뚜껑 (operculum)의 운동 수는 마취를 하지 않고 계수하였으며, 그 외의 관찰과 측정에는 menthol 수용액을 적당량 떨어 뜨려 마취 후 실시하였고, ocular micrometer와 1/20 mm vernier caliper를 사용하여 전장, 체장 등의 계측형질을 측정하였다.

결 과

1. 생식행동

1) 산란행동

산란기의 수컷은 체색이 암갈색으로 변하고 체표면에 선명한 화살무늬가 나타나며, 매우 난폭해져서, 세력권 (territory) 내에 접근하는 다른 개체에 대하여 심한 공격적인 행동을 한다. 이와 함께 물의 유동이 거의 없는, 잔잔한 장소의 수표면에 떠있는 수초의 아랫면에, 입으로 기포를 만들고 거품 덩어리를 형성하여, 산란을 위한 기포소를 만든다 (Plate 1, A). 기포소가 완성되면, 암컷에게 다가가 구애 행동을 시작하며, 아가미를 벌리거나, 모든 지느러미를 활짝 펴서 암컷의 옆이나 앞에서 시위를 하는 구애 행동을 반복한다. 암컷의 경우, 수컷의 구애 행동에 응하지 않을 시에는, 달아나 버리거나, 체색이 암갈색으로 변색되면서 약간의 공격적인 행동을 보인다. 그러나 구애 행동에 응할 시에는 체색이 연하게 (pale



Plate 1. Bubble nest and reproductive behavior of *M. chinensis*. A: bubble nest, B: courtship and follow, C: wrapping and reversing, D: reverse posture and spawning, E: release, F: protection behavior.

color) 변하면서, 등지느러미와 뒷지느러미, 꼬리지느러미를 접고, 수컷의 유도에 따라 기포소쪽으로 이동하거나 (Plate 1, B; Fig. 1, A), 또는 먼저 수컷을 자극하여, 수컷의 구애 행동을 유발시키기도 한다. 암, 수가 기포소 밑에 이르면, 수컷이 몸을 둥글게 말아 암컷을 감싸 안은 채로 180° 회전하여, 생식공이 수표면의 기포소를 향하도록 거꾸로 된 자세를 취한다 (Plate 1, C; Fig. 1, B). 이어서 암컷의 배란과 함께 수컷이 방정을 하고 (Plate 1, D; Fig. 1, C_{1, 2, 3}), 암컷을 감췄던 수컷이 몸을 풀면서 1

회의 산란을 마치게 된다 (Plate 1, E; Fig. 1, D). 이러한 산란 행동은 1~3시간 동안, 20초~2분 간격으로 수십 회 반복적으로 행해지며, 1회 산란 행동시의 산란수는 약 5~40개였다. 그러나, 매 회의 산란 행동마다 산란이 이루어지는 않았으며, 총 산란 행동에 대한 산란 성공률은 약 15%였다.

2) 난과 자어 보호 행동

버들붕어의 난은 유구 (oil globe)가 발달되어 있으며,

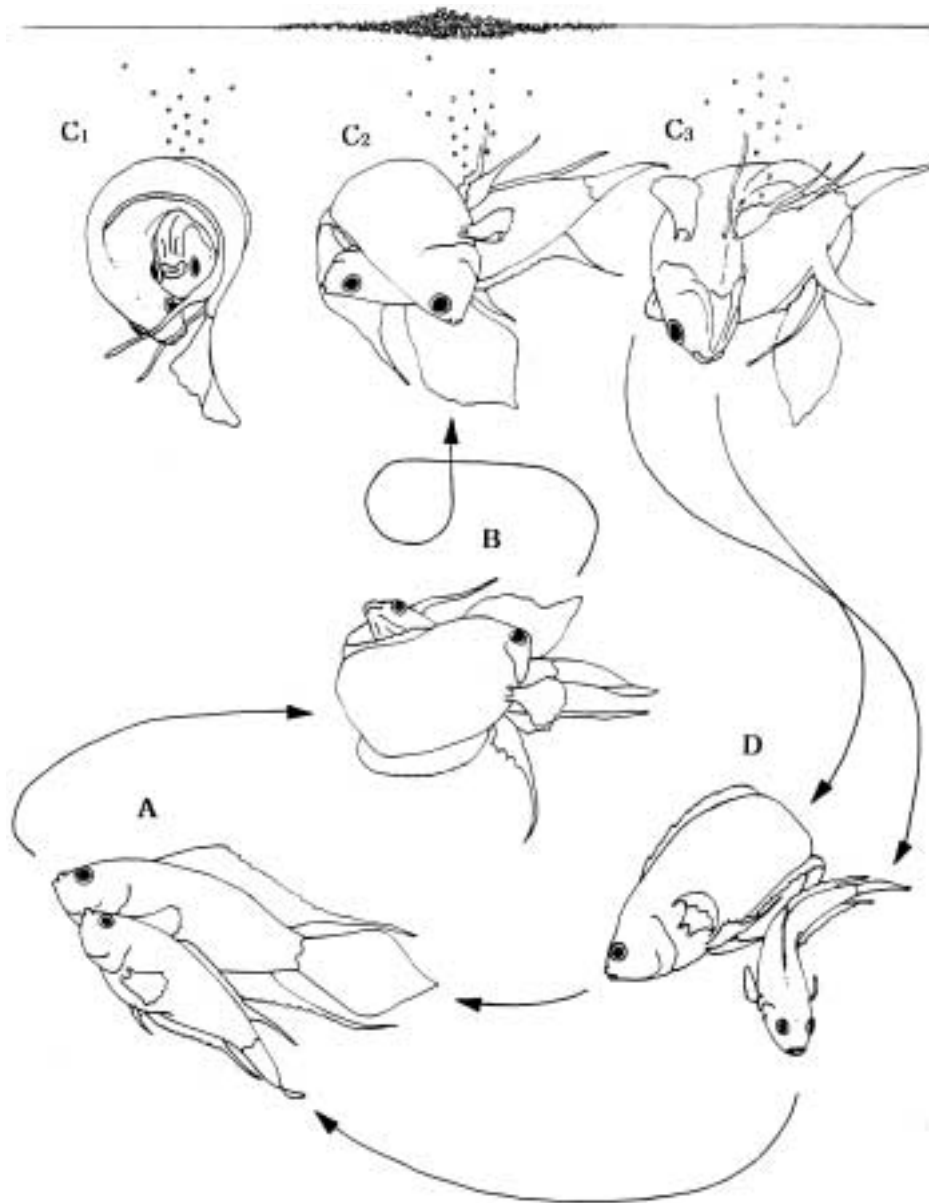


Fig. 1. Spawning behavior of *M. chinensis*. A: courtship and follow, B: wrapping and reversing, C_{1, 2, 3}: reverse posture and spawning, D: release.

비중이 작은 부성난 (pelagic egg)이다. 따라서 산란시에 기포소 밖으로 난이 유출되면 수표면을 떠다니게 되는데, 이때 수컷은 재빨리 알을 입으로 물어와 기포소 밑에 뱉어 놓는다. 한편 알을 보호하고 있는 수컷은 매우 공격적으로 변해서 알을 낳은 암컷이라도 기포소 부근에 접근하면 심하게 공격하여 쫓아 버린다. 수컷은 계속적으로 알 주위에 기포를 만들어 알을 감싸며, 알이 흩어지지 않도록 한곳에 모아 난괴를 형성한다. 부화된 자어들은 머리를 위로 향한 채 기포소 밑에 매달려 있

며, 때때로 꼬리운동으로 기포소 밖으로 빠져나가는 자어들이 있으나, 이때도 수컷이 자어를 구강 (oral cavity)에 넣은 후 기포소 밑으로 운반해 놓는다 (Plate 1, F). 보호 행동은 수컷이 물어 옮기기가 어려울 정도로 자어들이 기포소를 자주 벗어나 통제 능력을 잃을 때까지 계속된다. 부화 후 약 4일까지 기포소를 벗어난 자어들을 물어와 보살피지만, 그 이후가 되면, 자어들은 수컷의 보호권에서 벗어나 기포소 밖으로 흩어져 버린다. 산란 행동과 난과 자어의 보호 행동에 따른 암, 수의 행동 양

Table 1. Reproductive behavior of *M. chinensis*.

Behavior	Male	Female
Nesting	Make bubble nest Territory defence	Unconcern
Courtship	Brownish black color Arrow pattern Spread all fin Opercula raise Lead female to nest	Refusal: runaway or brownish black color spread fin opercula raise Follow: pail color fold dorsal, anal and caudal fin follow male
Spawning	Wrap the female Reverse posture Ejaculation Release	Wrapped by the male Reverse posture Spawning
Guard	Guard of eggs and larvae Expulsion of female Attack all intruder	Unconcern

상은 Table 1과 같다.

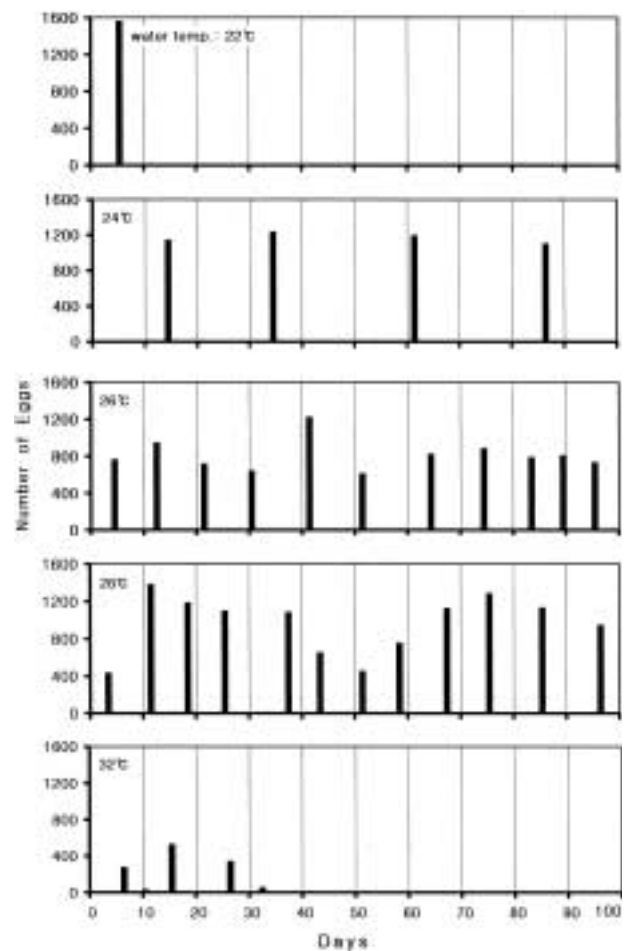
2. 수온에 따른 산란주기, 산란수 및 부화율

어류의 산란에 있어서, 광주기와 함께 매우 중요한 요인으로 작용하는 수온 (Burns 1976; Munro *et al.*, 1990) 이 산란주기와 산란수에 미치는 영향을 알아보기 위하여, 수온 20°C, 22°C, 24°C, 26°C, 28°C, 32°C의 6그룹으로 나누어, 100일간 장일조건 (16 (light) : 8 (dark))에서 사육하면서 조사한 결과는 다음과 같다 (Table 2, Fig. 2). 수온 20°C에서는, 100일의 실험 동안 수컷은 기포소를 만들지 않았으며, 암컷 역시 산란 징후를 전혀 보이지 않았다. 수온 22°C의 암 수는, 실험 초기에 단 한번의 산란을 하였으며, 난수는 1,557개였다. 그러나 이 후 실험 동안에는 산란이 일어나지 않았다. 수온 24°C의 암, 수는, 모두 4번의 산란을 하였고, 총 산란수는 4,650개였으며, 1회 산란시 평균 난수가 1,163개에 이르는 많은 산란수를 보였다. 산란 주기는, 최초 산란 후 평균 26일에 한번씩 산란하였다. 산란이 일어나지 않은 20°C와, 1회 산란한 22°C의 암 수를 제외한 4그룹 가운데, 산란주기는 가장 길게 나타났으나, 1회의 평균 산란수는 가장 많았다. 수온 26°C의 암, 수는 모두 11번의 산란을 하였으며, 총 산란수는 8,900개로 1회 평균 산란수는 809개였다. 평균 9.1일을 주기로 산란하였으며, 41일째에 일시적으로 1,218개의 많은 난을 산란한 것을 제외하면, 비교적 매회 일정한 수의 산란을 하였다. 수온 28°C의 암, 수

Table 2. Number of spawning, total eggs and average eggs of *M. chinensis* during 100 days to different water temperature in aquarium.

Water temperature	Number of spawning	Number of total eggs	Number of average eggs
20°C	0	0	0
22°C	1	1,557	1,557
24°C	4	4,650	1,163
26°C	11	8,900	809
28°C	12	11,472	956
*32°C	5(14)	1,213(3,402)	243

* Couple of 32°C is results for 40 days, and numbers in parenthesis were calculated for 100 days.

**Fig. 2.** Spawning cycle and eggs number of *M. chinensis* during 100 days in artificial water temperatures.

는, 12회의 산란을 하였고, 총 산란수는 11,472개였으며, 1회 평균 산란수는 956개였고, 산란 주기는 평균 8.5일이었다. 그러나 산란수는 최고 1,375개로부터 최저 448개로, 산란 주기에 따라 산란수의 편차가 크게 나타났

Table 3. Hatching rate of eggs of *M. chinensis* in different water temperature.

Water temperature	1st hatching rate (%)	2nd hatching rate (%)	Average hatching rate (%)
24°C	37	46	41.5
26°C	64	57	60.5
28°C	49	53	51.0
32°C	24	14	19.0

다. 실험 동안, 본 수온의 그룹이 6개의 설정 온도 군 가운데, 가장 많은 산란 횟수를 보여주었으며, 가장 많은 난을 산란하였다. 수온 32°C에서는 실험 기간 중 암컷이 죽는 관계로 40일간의 결과만을 산출할 수 있었다. 40일간 모두 5번의 산란을 하였으며, 총 산란수는 1,213개였다. 1회 평균 산란수는 243개였고, 평균 산란주기는 6.5

일로 가장 짧게 나타났다. 본 온도 조건에서는 짧은 간격으로 자주 산란한 반면, 1회 산란시의 난수는 매우 적어, 최고 산란수는 524개였고 최저 산란수는 27개였다. 본 40일간의 결과를 다른 수온 집단과 비교하기 위해 100일로 환산해 본 결과, 산란 횟수는 14회, 총 산란수는 3,402개로 추정되었다.

각 수온 조건에 따른 부화율을 조사하기 위하여, 각각 24°C, 26°C, 28°C, 32°C로 설정한 부화조에 난 100립씩을 넣어 2회의 부화율을 조사하였다. 본 실험 결과, 각 온도별 평균 부화율은 24°C의 경우, 1차 실험에서 37%, 2차 실험에서 46%로 평균 41.5%의 부화율을 보여주었다. 26°C에서는, 각각 67%와 57%로 평균 60.5%의 부화율을, 28°C에서는 49%와 53%로, 평균 51%의 부화율을 나타내었으며, 32°C에서는 각각 24%, 14%로 평균 19%의 부화율을 나타내었다. 가장 높은 부화율을 보인 수온

Table 4. Ontogenesis of *M. chinensis* (water temperature: 26±1°C).

Time	Stage characters	Total length
Egg development (time after fertilization, hr: min, Fig. 3*)		
0: 00	Fertilization (A)	Yolk diameter:
0: 30	Blastodisc (one cell) (B)	0.75~0.80 mm
0: 45	Two cells (C)	Egg chorion
1: 00	Four cells (D)	diameter (after water
1: 15	Eight cells (E)	absorption):
1: 30	Sixteen cells (F)	0.95~1.05 mm
1: 45	Thirty-two cells (G)	
2: 00	Sixty-four cells (H)	
2: 30	Blastula (I)	
5: 00	Early gastrula (J)	
8: 00	Late gastrula (K)	
11: 00	Yolk plug & neurula (L)	
20: 00	10~15 somites, optic cup appear (M)	
24: 00	Elongation of tail, melanophores appears on yolk sac and upper abdominal cavity (N)	
28: 00	Heart beat and blood circulation (O)	
42~44: 00	Hatching (P)	
Larvae stage (day after hatching, Fig. 4*)		
Hatching	Immediately after hatching, hemoglobin appear (A)	3.0~3.2 mm
1 day	Opercula and mandible formed (B)	3.6~3.8 mm
2 days	Opercula and mandible begin to move, intestine formed, air bladder expanded (C)	3.9~4.0 mm
5 days	Contraction of melanophore, feeding begin (D)	4.5~5.4 mm
10 days	Caudal fin ray appear (E)	5.3~6.0 mm
15 days	Yolk (oil globe) absorbed, notochord flexed (F)	5.8~7.0 mm
20 days	Dorsal and anal fin ray appear (G)	7.8~9.2 mm
25 days	Pelvic fin appear (H)	8.6~9.7 mm
Juvenile, young and adult stage (day after hatching)		
40~45 days	Accomplishment of all fin ray	18.2~23.5 mm
90~110 days	Secondary sexual characters appear(longer than 45.0 mm)	37.4~48.2 mm
120~ days	First spawning	50.0~ mm

*: Stages correspond to Figs. 3, 4.

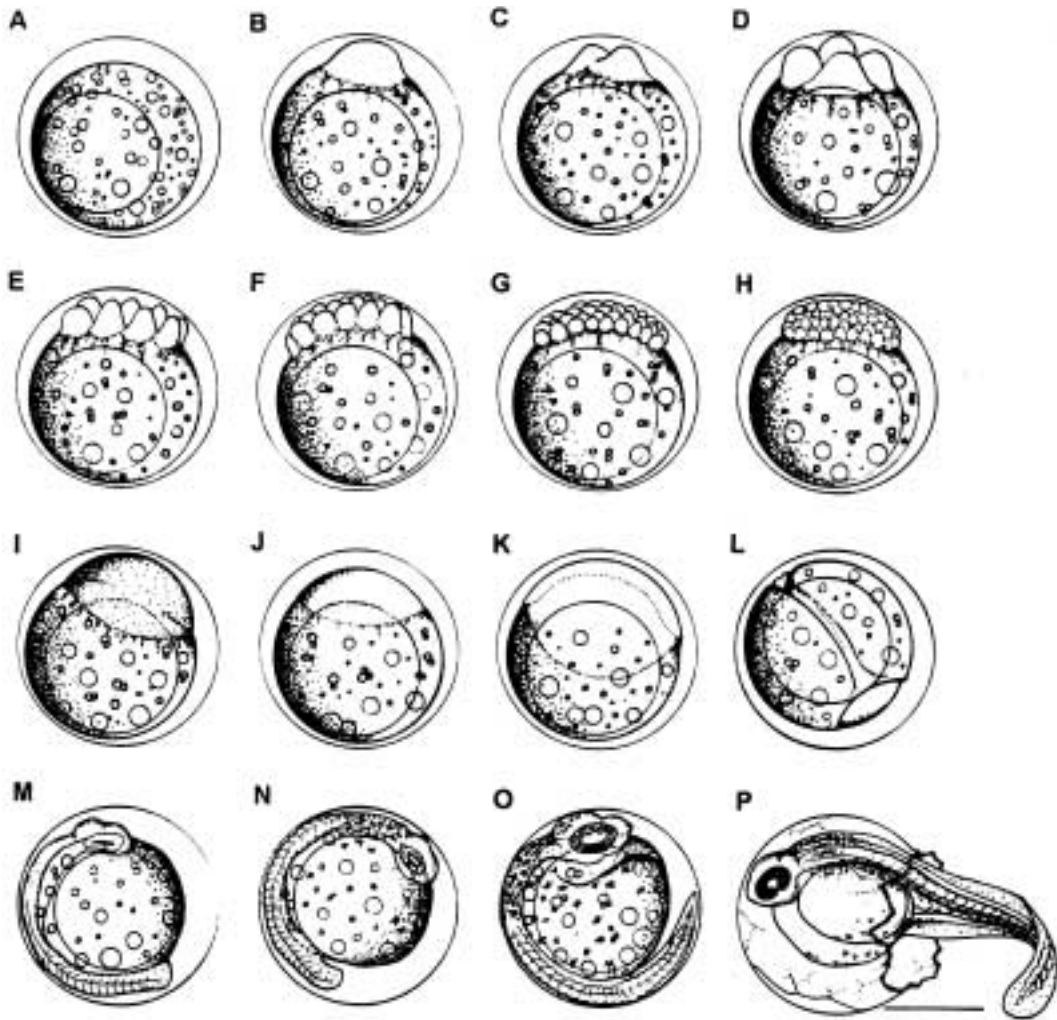


Fig. 3. Eggs development of *M. chinensis*. Time for each developmental stage is shown in Table 4. Scale bar is 0.5 mm.

은 26°C였고 다음이 각각 28°C, 24°C로 나타났으며 32°C는 가장 낮은 부화율을 보였다 (Table 3).

3. 개체발생 및 성장

1) 난 발생

부성난인 버들붕어의 난은 난각(chorion)이 투명하고 난황은 연한 황회색이며, 한 개의 대형 유구와 수 개의 작은 유구들이 존재한다. 물 흡수 후 난의 크기는 0.95 ~ 1.05 (1.01 ± 0.038) mm, 난황은 0.75 ~ 0.80 (0.76 ± 0.023) mm, 대유구의 크기는 약 0.60 mm이고, 소유구는 가장 큰 것이 0.05 mm 정도이다 (N=20).

1) 산란, 0:00, 산란 후 약 15분이 경과하면서 난이 물을 흡수한다 (Fig. 3A).

2) 1 세포기, 산란 후 30분, 배반 (blastodisk)이 동물극

(animal pole)쪽에 형성된다 (Fig. 3B).

3) 2 세포기, 산란 후 45분, 경할에 의해 배반이 2개로 나누어진다 (Fig. 3C).

4) 4 세포기, 산란 후 1시간, 경할에 의해 배반이 4개로 나누어진다 (Fig. 3D).

5) 8 세포기, 산란 후 1시간 15분, 경할에 의해 배반이 8개로 나누어진다 (Fig. 3E).

6) 16 세포기, 산란 후 1시간 30분, 각 할구의 크기가 불규칙해지며, 16개의 할구를 형성한다 (Fig. 3F).

7) 32 세포기, 산란 후 1시간 45분, 32개의 할구를 형성한다 (Fig. 3G).

8) 64 세포기, 산란 후 2시간, 64개의 할구를 형성하며 상실배 (morula)에 이른다 (Fig. 3H).

9) 포배기 (blastula), 산란 후 2시간 30분, 난할이 더욱

진행되며 포배를 형성한다 (Fig. 3I).

10) 초기 낭배기 (early gastrula), 산란 후 5시간, 배반엽이 식물극 (vegetal pole) 쪽으로 확장되며, 난황의 1/3을 덮는다 (Fig. 3J).

11) 후기 낭배기 (late gastrula), 산란 후 8시간, 난황의 1/2을 배반엽이 덮는다 (Fig. 3K).

12) 난황전 (yolk plug)과 신경배 (neurula), 산란 후 11시간, 배반의 가장자리가 식물극 쪽으로 더욱 확장되어, 난황전이 형성되고 신경습 (neural fold)이 나타난다 (Fig. 3L).

13) 체절 (somite)과 안포 (optic cup) 생성, 산란 후 20시간, 10~15개의 체절이 형성되고, 안포가 나타난다 (Fig. 3M).

14) 꼬리 생성 (tail bud), 산란 후 24시간, 꼬리가 신장되며 안포가 현저해지고, 난황과 몸체 중앙부에 흑색색소포 (melanophore)가 나타난다. 체절은 22~26개가 관찰된다 (Fig. 3N).

15) 심장 박동 및 혈액 순환, 산란 후 28시간, 심장박동 (약 101/min)이 관찰되고, 난황과 미부 쪽으로 혈액 순환이 일어나지만 혈색소는 생성되지 않았다. 이석이 관찰되고 막지느러미 (embryo fin)가 형성되며 간헐적인 근수축운동이 일어난다 (Fig. 3O).

16) 부화, 산란 후 42~44시간, 경련성 근수축운동과 함께, 활발한 꼬리운동으로 난각을 뚫고 부화한다 (Fig. 3P).

2) 자어기

1) 부화 직후, 혈색소가 생성되기 시작하며 심장이 붉게 보인다. 안구는 흑색색소포의 발달로 검게 보이고, 난황, 등, 항문부위에 흑색색소포가 다수 관찰된다. 전장은 3.0~3.2 (3.12±0.076) mm이다 (Fig. 4A).

2) 부화 후 1일, 아가미뚜껑과 턱이 관찰되나 입은 열리지 않았고, 막상의 가슴지느러미를 빠르게 움직여 균형 잡을 수 있으나, 대부분 기포소 밑에 매달려 있다. 분당 68~70회의 아가미뚜껑 운동을 하며, 전장은 약 3.6~3.8 (3.70±0.079) mm이다 (Fig. 4B).

3) 부화 후 2일, 아가미뚜껑의 움직임과 병행하여 아래 턱을 자연스럽게 움직이며, 몸통부위와 안구를 움직일 수 있다. 안구에 백색색소포 (guanophore)가 나타나고, 체표면의 흑색색소포가 수축되기 시작한다. 소화관이 생성되고 부레에 공기가 차며, 전장은 3.9~4.0 (3.94±0.065) mm이다 (Fig. 4C).

4) 부화 후 5일, 흑색색소포가 부정형에서 원형으로 수축되어 자어가 투명하게 보이며, 난황이 거의 소비되고,

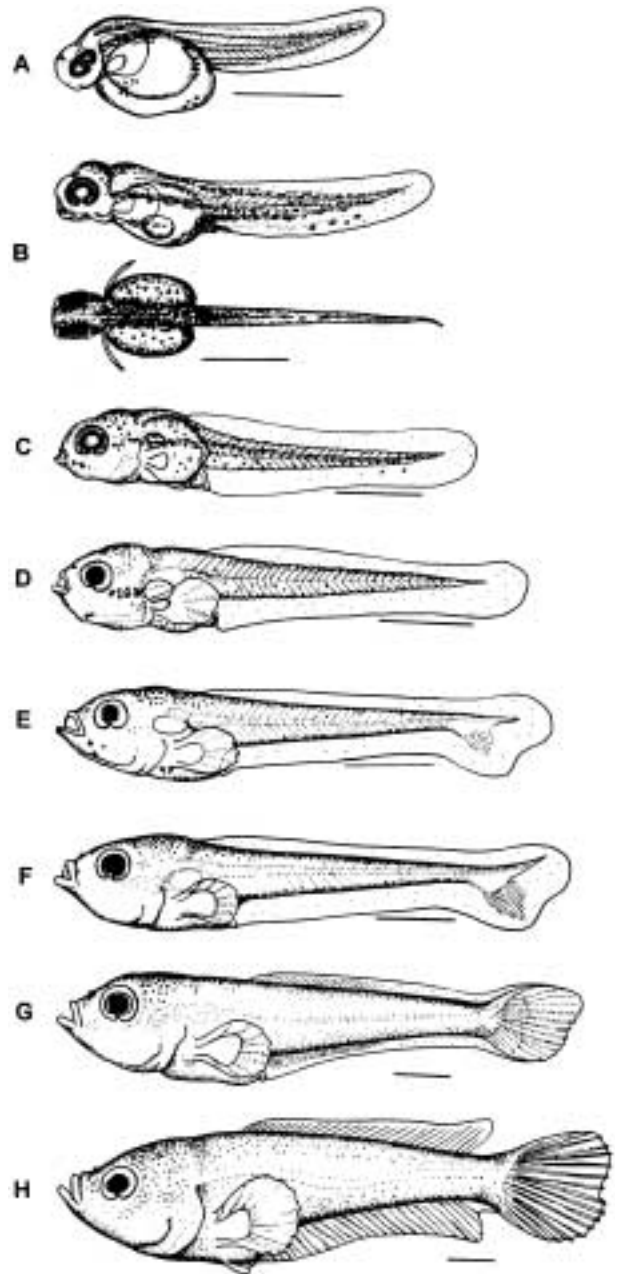


Fig. 4. Larvae development of *M. chinensis*. Time for each developmental stage is shown in Table 4. Scale bars are 1 mm.

외비공과 소화관의 연동운동이 관찰된다. 부화 후 4일째부터 기포소를 벗어나기 시작하고, 몸의 수평을 유지할 수 있으며, 5일째부터는 기포소를 완전히 떠나고 먹이를 섭취하기 시작한다. 전장은 4.5~5.4 (4.85±0.404) mm이다 (Fig. 4D).

5) 부화 후 10일, 체고가 높아지기 시작하고, 꼬리지느

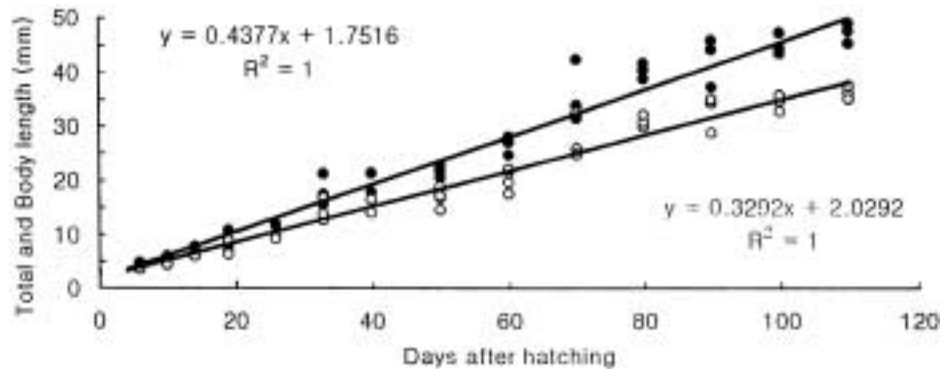


Fig. 5. Total length and body length increments after hatching of *M. chinensis*. Closed circles: total length, open circles: body length.

러미가 부정형으로 변하기 시작하며, 약 6개의 꼬리지느러미살이 관찰된다. 전장은 5.3~6.0 (5.80±0.296) mm이다 (Fig. 4E).

6) 부화 후 15일, 주둥이가 앞으로 돌출 되고 유구가 모두 흡수되며, 미부의 끝이 위로 솟기 시작한다. 꼬리지느러미가 부정형이고 13~15개의 지느러미살이 형성되며, 가슴지느러미 기부와 체측면에 백색색소포가 나타난다. 전장은 5.8~7.0 (6.42±0.460) mm이다 (Fig. 4F).

7) 부화 후 20일, 등쪽의 막지느러미가 축소되고 등지느러미가 생성되며, 15~20여개의 지느러미살이 관찰된다. 20~25개의 뒷지느러미살이 생성되며, 꼬리지느러미의 외연부에 거치가 생성되고 15~16개의 지느러미살과 마디가 생성된다. 전장은 7.8~9.2 (8.24±0.598) mm이다 (Fig. 4G).

8) 부화 후 25일, 부레가 미병부까지 길게 확장되며, 배지느러미가 나타나지만 지느러미살은 생성되지 않았으며, 등지느러미살은 20~25개, 뒷지느러미살은 25~28개, 꼬리지느러미살은 16~18개가 관찰된다. 전장은 8.6~9.7 (9.34±0.433) mm에 이른다 (Fig. 4H).

3) 성장

부화직 후 전장이 3.0~3.2 mm인 전기자어 (prelarva) 들은, 수컷 (parental male) 으로부터 보호를 받으며 기포소에 머리를 위로한 채 매달려 있으며, 전장이 4.5~5.4 mm에 이르는 약 4~5일경부터, 난황이 흡수되고 먹이를 섭취하기 시작하며, 기포소를 벗어나 독립생활을 시작하는 후기자어기 (postlarva stage)에 이른다. 이 때부터 무리를 형성하지 않고 독립적인 위치를 확보하며, 성어와 유사한 유영 형태와 행동 양상을 나타낸다. 부화 후 약 40~45일만에 전장 18.2~23.5 mm로 치어기 (juvenile stage)에 달하며, 본 종 특유의 색소포가 체표면

에 나타나기 시작한다. 등지느러미가 16가시 9연조, 뒷지느러미가 18가시 10연조, 꼬리지느러미가 16~18연조로 완성되며, 배지느러미도 완성된다. 부화 후 90~110 일에는 미성어기 (young stage)에 이르며, 전장은 37.4~48.2 mm 범위이고, 전장 45.0 mm를 넘어서는 수컷의 경우 등지느러미와 뒷지느러미의 일부 연조가 뒤쪽으로 길어지고, 배지느러미연조가 신장되는 2차성징이 나타나기 시작하면서, 암, 수의 구분이 가능해진다. 약 120일 이후, 전장이 50.0 mm 전, 후에 달하는 개체들은, 산란을 시작하는 성어기 (adult stage)에 이른다. 부화직 후의 전기자어부터 산란에 이르는 성어까지, 전장 및 체장의 증가 추이는 Fig. 5와 같으며, 체장과 두장에 대한 각 부위별 상대성장은 Figs. 6, 7과 같다.

고 찰

본 종이 속한 극락어과의 어류들이 mouth brooder, bubble nester 또는 pelagic egg 등의 산란 특성을 갖는 것은, 상새기관 (suprabranchial organ)을 보유하고 있어 저산소 환경에 주로 서식하는 관계로, 난의 생존과 발생에 필요한 산소량의 확보를 위한 수단이라고 알려져 있으며, bubble nester의 경우, 주로 우기를 피해 산란하는 것으로 보고되었는데, 이는 산란시기와 우기가 겹치게 되면, 비로 인해 기포소가 파괴되거나 난이 유실되는 등, 난의 생존에 매우 불리한 결과를 초래하기 때문이라고 설명하고 있다 (Heckman, 1979; Munro *et al.*, 1990). 따라서 본 종의 경우에도 우리 나라에 장마가 오기 직전인 6월경에 산란을 마치는 것으로 생각되며 (최외 송, 미발표), 또한 이 시기의 높은 수온으로 인해 난의 부화 시간이 앞당겨지고, 조기에 유영 능력을 획득함으로써, 비로 인한 피해 뿐만 아니라 천적에게 기포소가 발견되

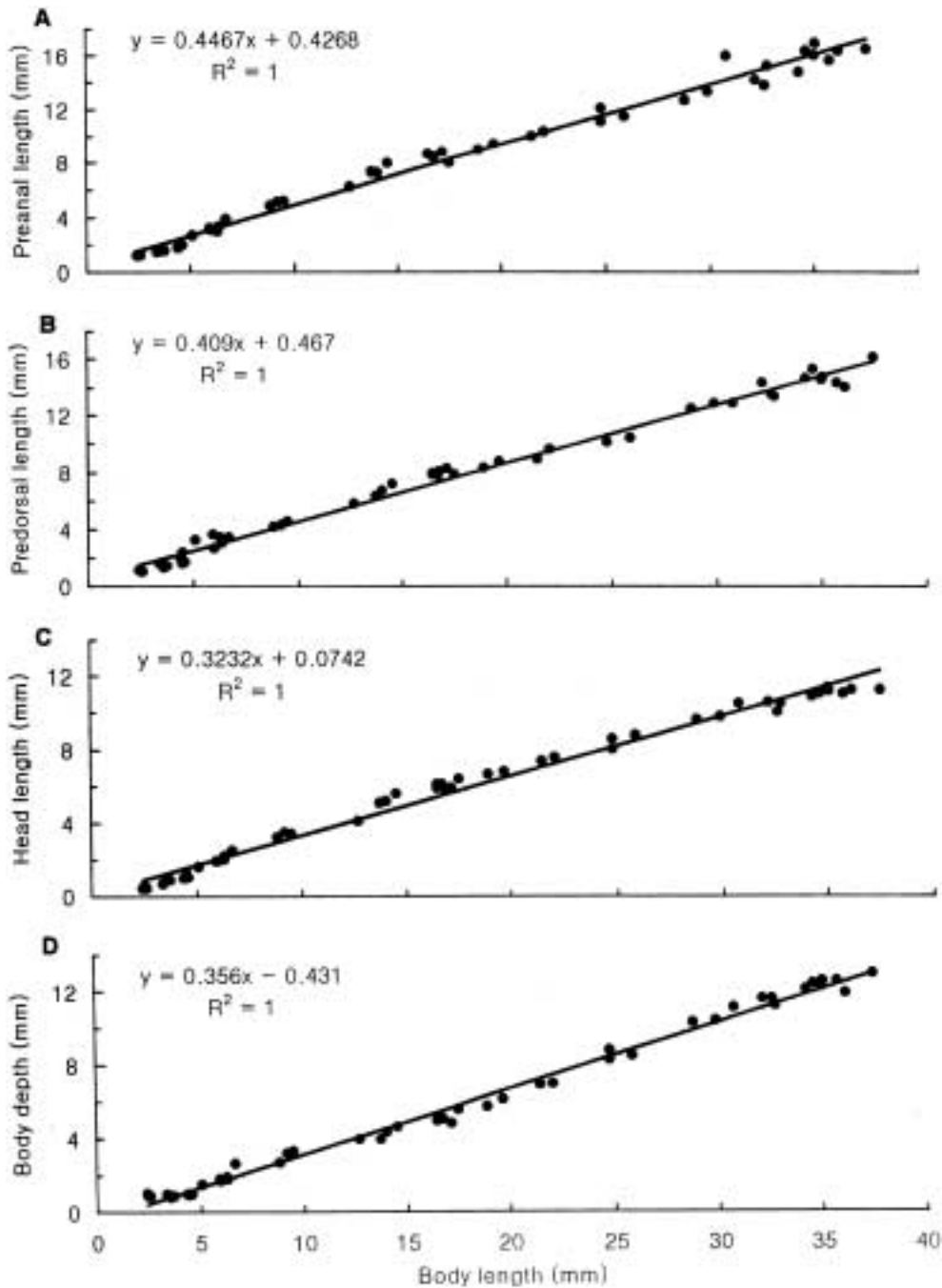


Fig. 6. Relative growths of the preanal fin length (A), predorsal fin length (B), head length (C) and body depth (D) against the body length of *M. chinensis*.

거나 포식으로부터의 위협성을 감소시키는 것으로 생각된다. 한편 극락어과에 속하는 bubble nester들의 생식 행동은, “수컷의 세력권 형성과 함께 수표면에 기포소 만들기→수컷의 암컷 유인(때때로 암컷의 수컷 자극)→암컷의 추종→수컷의 암컷 포옹과 180° 회전→산란 및

방정→흩어진 난을 기포소에 모으기→수컷의 난과 자어 보호 행동” 등에 이르는 일련의 전형적인 양상을 보여주고 있다. 그러나 일부 종에서는 기포소에 수초 조각이나 모래 등을 섞는 등, 다양하게 변형된 행동들을 나타내는 것으로 알려져 있다(Hall, 1968; Keenleyside, 1979;

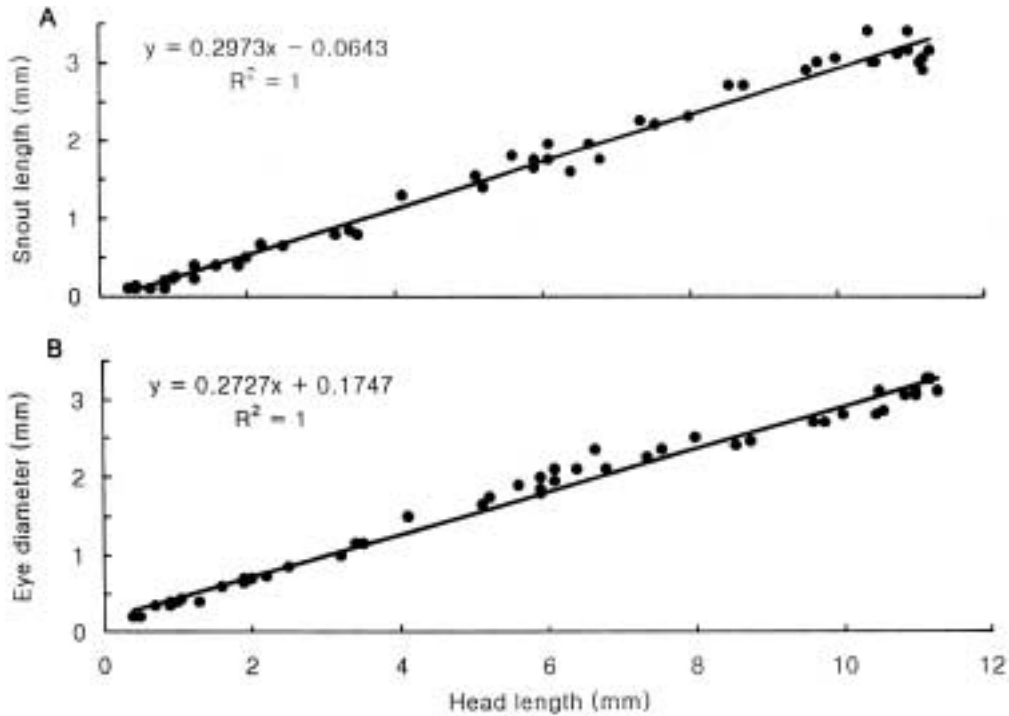


Fig. 7. Relative growth of the snout length (A) and eye diameter (B) against the head length of *M. chinensis*.

Gerlai and Csanyi, 1987; Vierke, 1991).

각 수온에 따른 산란 빈도와 산란수를 비교해 볼 때, 수온이 낮을 수록 산란 횟수는 적었으나 산란수는 많은 반면, 수온이 높을 수록 산란 횟수가 증가하는 것에 비해 산란수는 감소하는 것으로 나타났다. 본 실험 결과, 수온 20~22°C 범위에서는 산란이 전혀 일어나지 않거나 1회의 산란만으로 그쳤는데, 이로 미루어 보아 수온 22°C 이하는 본 종의 산란 적정 온도가 아닌 것으로 생각된다. 또한 32°C의 경우 짧은 주기로 잦은 빈도의 산란 횟수를 나타내기는 하였으나, 상대적으로 산란 수가 적은 점으로 보아, 역시 적정 산란 수온의 범위를 넘어서는 것으로 사료된다. 그러나 24~28°C의 범위에서는 비교적 잦은 빈도의 산란과 많은 난을 산란하는 것으로 보아, 적정 산란 수온의 범위로 생각된다. 결과적으로 100일간의 실험 결과, 수온 28°C에서 산란 횟수 12번, 산란한 총 난수 11,472개로 난의 생산량이 가장 높게 나타났고, 26°C에서도 산란횟수 11번에, 총 난수 8,900개로, 28°C 그룹과 비교적 근사한 값으로 높은 생산성을 보이는 점으로 보아, 본 종의 산란 적정 수온은 26~28°C 범위로 판단된다(Table 2). 한편 본 실험에서는 산란 직후 수컷으로부터 난을 제거하였는데, 이러한 영향이, 부화, 성장, 독립이 이루어지기까지 난과 자어를 보살피

는 전형적인 생식 과정에 비하여, 수컷의 생식주기가 상대적으로 빨라지는지에 대한 조사는 실시하지 않았다. cichlid 어류의 일종에서 난이나 자어를 양육하고 있는 암컷 (breeding female)의 경우, 산란직 후 또는 일정 시간 경과 후 난이나 자어를 제거하였을 때, 재 산란까지의 시간에 많은 차이가 있음이 보고된 바 있다(Lavery and Keenleyside, 1990; Smith and Wootton, 1994). 일반적으로 수컷의 경우에는, 정소의 발달이나 생식 주기가 암컷보다 매우 빠른 것으로 알려져 있으며, 일부 어류에서는 방정직 후 즉각적인 재방정 (remate or bigamy)이 보고되기도 하였다 (Keenleyside, 1985; Keenleyside et al., 1990; Wisenden, 1994). 그러나 *M. chinensis*의 경우, 수컷이 난과 자어를 보호하는 4~5일간의 기간과, 이 시기의 에너지 소비량을 고려해 볼 때, 산란직 후 난의 제거는, 수컷의 생식주기에 적지 않은 양 (positive)의 영향을 미칠 것으로 생각된다.

수온에 따른 부화율의 실험 결과, 가장 높은 부화율을 보인 수온은 26°C였고, 다음이 각각 28°C, 24°C로 나타났으며, 32°C는 가장 낮은 부화율을 보였다 (Table 3). 결과적으로, 본 종의 난이 부화하는데 가장 적절한 수온은 26°C로 나타났으며, 28°C도 비교적 높은 부화율을 나타내므로서, 최적 산란 수온과 밀접한 연관 관계를 나타내

었다. 본 종의 주된 서식지가 비교적 수심이 얇고, 물이 정체되어 있는 농수로이며, 산란기가 6월경으로, 이 시기 서식지의 수온이 25~30°C로 높은 것을 감안해 볼 때, 26~28°C에서 가장 많은 산란 횟수와 산란 수 그리고 최고의 부화율을 나타낸 본 연구의 결과는 자연 서식지의 산란 조건과 일치하는 것으로 사료된다.

Zheng(1984)은 *M. opercularis*의 초기발생에 대하여 보고하면서 난은 원형의 부성난이며 난황의 직경이 0.612~0.688 mm, 대유구는 0.326~0.446 mm라고 하였다. 난은 수온 24.5~25.5°C에서 약 38시간만에 부화되며, 부화자어의 크기는 2.82~3.02 mm이고, 부화 후 80시간만에 난황이, 18~24일만에 유구가 완전히 흡수되며, 부화 후 35~45일만에 치어기에 달한다고 보고하였다. *M. opercularis*와 *M. chinensis*를 비교해 보면, *M. chinensis*의 난황이 0.75~0.80 mm, 대유구가 약 0.6 mm로, *M. opercularis*보다 난이 비교적 큰 것으로 나타났으며, 부화까지의 시간은 *M. chinensis*가 42~44시간(수온 26±1°C) 소요되어, 높은 수온조건에도 불구하고 상대적으로 긴 시간이 요구되는 것으로 나타났다. 부화자어는 3.0~3.2 mm로 역시 *M. chinensis*가 다소 컸으며, 치어기에 이르는 시간은 두종 모두 유사하게 나타났다. 한편 *M. chinensis*는 부화 후 4~5일경에 난황이 흡수되면서 어미로부터 독립하여 먹이를 섭취하기 시작하였고, 약 14~15일만에 유구가 소실되었는데, 이 점은 *M. opercularis*에 비해 난황의 흡수는 늦게 일어났으나, 유구의 흡수 시기는 매우 빠른 특징을 나타내었다.

적 요

버들붕어, *M. chinensis*를 실험실에서 사육하면서, 생식생태와 초기생활사를 조사한 결과는 다음과 같다. 성적으로 성숙한 수컷은 수표면에 기포소를 만들고 세력권을 형성하였으며, 암컷을 기포소 밑으로 유인한 후, 180° 회전한 자세로 산란과 방정을 하였다. 산란 행동은 1~3시간 동안 계속되었으며, 수컷은 산란직 후부터 자어가 기포소를 벗어날 때까지 보호행동을 하였다. 다양한 수온 조건 중, 28°C에서 산란 횟수와 산란수가 가장 많았으며, 난의 부화율은 26°C에서 가장 높게 나타났다. 난은 투명하고 부성이었으며, 물 흡수 후 난의 크기는 0.95~1.05 mm, 난황은 0.75~0.80 mm였다. 수온 26.0±1°C에서 난황은 약 15분 간격으로 진행되었으며, 42~44시간만에 부화되었다(전장 3.0~3.2 mm). 부화 후 4~5일(전장 4.5~5.4 mm)부터 먹이를 섭취하고 기포소 밖으로 흩어져 독립생활을 시작하였으며, 약 40~45

일(전장 18.2~23.5 mm)에는 치어기에 달하였다. 부화 후 90~110일에는 전장이 37.4~48.2 mm로 체형이 성어와 같아지고, 45.0 mm 이상의 개체들은 이차성징이 나타나 성구별이 가능하였으며, 전장 50.0 mm 전, 후에 달하는 약 120일 이후에는 산란에 이르렀다.

인 용 문 헌

- 김익수. 1997. 한국동식물도감, 제 37권 동물편(담수어류). 교욱부, 연기.
- 정문기. 1977. 한국어도보. 일지사, 서울.
- 최기철, 전상란, 김익수, 손영목. 1990. 원색한국담수어도감. 향문사, 서울.
- 최신석, 송호복. 미발표. 버들붕어, *Macropodus chinensis*의 생태.
- Burns, J.R. 1976. The reproductive cycle and its environmental control in the pumpkinseed, *Lepomis gibbosus* (Pisces: Centrarchidae). *Copeia* 1976: 449-455.
- Csanyi, V., P. Toth, V. Altbacker, A. Doka and J. Gervai. 1985. Behavioral elements of the paradise fish *Macropodus opercularis* II, A Functional analysis. *Acta Biol. Hungarica* 36: 115-130.
- Cui, Y. and J. Liu. 1990a. Comparison of energy budget among six teleosts I, Food consumption fecal production and nitrogenous excretion. *Compar. Biochem. & Physiol., A-Compar. Physiol.* 96: 163-172.
- Cui, Y. and J. Liu. 1990b. Comparison of energy budget among six teleosts II, Metabolic rates. *Compar. Biochem. & Physiol., A-Compar. Physiol.* 97: 169-174.
- Cui, Y. and J. Liu. 1990c. Comparison of energy budget among six teleosts IV, Individual differences in growth and energy budget. *Compar. Biochem. & Physiol., A-Compar. Physiol.* 97: 551-554.
- Gerlai, R. and V. Csanyi. 1987. The behavior of the paradise fish *Macropodus opercularis* in two different open fields a correlation study. *Acta Biol. Hungarica* 38: 225-234.
- Hall, D.D. 1968. A qualitative analysis of courtship and reproductive behavior in the paradise fish *Macropodus opercularis* (Linnaeus). *Z. Tierpsychol.* 25: 834-842.
- Heckman, C.W. 1979. Rice-fridge ecology in northeastern Thailand. Monogr. Biol. Junk Pub., The Hague.
- Kawanabe, H. and N. Mizuno. 1989. Freshwater fishes of Japan. Yama-Kei Publishers Co., Tokyo.
- Keenleyside, M.H.A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. Springer-Verlag press, New York.
- Keenleyside, M.H.A. 1985. Bigamy and mate choice in the biparental cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Be-*

- hav. Ecol. Sociobiol.* **17**: 285–290.
- Keenleyside, M.H.A, R.C. Bailey and V.H. Young. 1990. Variation in the mating system and associated parental behaviour of captive and free-living *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Can. J. Zool.* **63**: 2489–2493.
- Lavery, R.J. and M.H.A. Keenleyside. 1990. Filial cannibalism in the biparental fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces: Cichlidae) in response to early brood reductions. *Ethology* **86**: 326–338.
- Miklosi, A., J. Topal and V. Csanyi. 1992. Development of open-field and social behavior of the paradise fish, *Macropodus opercularis* L. *Developmental Psychobiology* **25**: 335–344.
- Munro, A.D., A.P. Scott and T.J. Lam. 1990. Reproductive seasonality in teleosts: Environmental influences. CRC press, Boca Raton, Florida.
- Nelson, J.S. 1994. Fishes of the world, 3rd edition. John Wiley & Sons, New York.
- Paepke, H.J. 1990. On the synonymy of *Macropodus chinensis* Bloch 1790 and *Macropodus opercularis* Linne 1758 and the rehabilitation of *Macropodus ocellatus* Cantor 1842, Pisces, Belontiidae. *Mitteilungen aus dem Zool. Museum in Berlin* **66**: 73–78.
- Smith, C. and R.J. Wootton. 1994. The cost of parental care in *Haplochromis argens*. *Environ. Biol. Fish* **40**: 99–104.
- Vierke, J. 1991. Brood care strategies in Belontiidae, Pisces: Anabantoidei. *Bonner Zool. Beitrage* **42**: 299–324.
- Wisenden, B.D. 1994. Factor affecting mate desertion by males in free-ranging convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Behav. Ecol.* **5**: 439–447.
- Wu, B.H., S.X. Wang and N.C. Jiang. 1988. *Tetrauronema* - *Macropodus* New-genus New-species from freshwater fishes of China *myxosporidia unipolaria*. *Acta Zootaxonomica Sinica* **13**: 313–316.
- Young, S.S. 1995. Notes on the early developmental stages of paradise fish (*Macropodus opercularis* (L)) in captivity. *Acta Zoologica Taiwanica* **6**: 83–89.
- Zheng, W. 1984. Observation on the embryonic and larval development of *Macropodus opercularis*. *Zool. Research* **5**: 261–268.