

큰줄납자루(*Acheilognathus majusculus*)와 줄납자루(*Acheilognathus yamatsutae*) 잡종의 초기생활사 특징

박재민 · 유동재 · 한경호^{1*}

경상북도 토속어류산업화센터, ¹전남대학교 수산과학과

Early Life History Characteristics of an Induced Hybrid Between *Acheilognathus majusculus* and *Acheilognathus yamatsutae*

Jae-Min Park, Dong-Jae Yoo and Kyeong-Ho Han^{1*}

Gyeongsangbuk-Do Native Fish Business Center, Uiseong 37366, Korea

¹Fishery Science, Chonnam National University, Yesou 59626, Korea

This study was conducted to identify taxonomic differences in the characteristics of *Acheilognathus majusculus* and *A. yamatsutae* during their initial life history via an interspecific hybridization experiment. Hatching time required 36 h for MY and 49 h for YM at 21.5°C, showing a significant difference of 13 h between the hybrids. The hatching rates of the cross-bred eggs were 30% for cross MY (*A. majusculus*♀×*A. yamatsutae*♂) and 40% for cross YM (*A. yamatsutae*♀×*A. majusculus*♂). The hatching larvae size was total length 3.13-3.43 mm in MY and total length 3.89-4.22 mm in YM, which was larger in YM. The hybridization test between *A. yamatsutae* and *A. majusculus* that live in the same water stream confirmed that no interspecific reproductive isolation occurred.

Keywords: Acheilognathinae, Early life history, Hybrid, *Acheilognathus majusculus*, *Acheilognathus yamatsutae*

서론

어류의 초기생활사 연구는 산란지 선택과 난발생 과정 및 이후의 자어기, 치어기, 미성어기 등을 거쳐 가면서 종의 특성에 따른 고유형질이 다양하게 나타난다(Park et al., 2005). 또한 종의 특징을 구명하는 것은 물론 유사종과의 계통 및 분류학적 유연관계를 연구하는데 중요한 기초연구 자료로 활용되고 있다(Blaxter, 1974; Balon, 1985; Kim et al., 2014; Ko and Won, 2015). 납자루아과(Acheilognathinae) 어류는 잉어과(Cyprinidae)에 속하는 소형 담수어류로서 전 세계 3속 75종이 분포하는 것으로 알려져 있다(Chang et al., 2014; Nelson et al., 2016). 우리나라에 서식하는 납자루아과 어류는 3속 16종으로 이중 고유종이 8종으로 고유화 빈도가 50%에 이르러 종 분화 연구의 귀중한 자료로 보고 있다(Kang et al., 2006; Chae et al., 2019). 이들은 석패과에 속하는 이매패류를 숙주로 하여 산란하는 독특한 산란습성을 가지고 있어 난 내 발생과 전기자어 시기를 조개 안에서 보냄으로써 높은 생존율을 유지하도록 진화하였

으나 최근 서식환경의 변화로 담수 이매패류가 감소하여 오히려 산란숙주에 의존하는 납자루아과 어류의 생존전략이 불리하게 작용하고 있어 최근 개체수 감소 등으로 보존의 필요성이 높은 분류군으로 보고 있다(Beak and Song, 2005; Kim et al., 2011). 특히 한강납줄개(*Rhodeus pseudosericeus*), 임실납자루(*Tanakia somjinensis*), 목납자루(*T. signifer*) 및 큰줄납자루(*Acheilognathus majusculus*) 등은 개체수가 점차 감소하여 멸종위기종 2급으로 법적 보호를 받고 있는 실정으로 자원의 보호와 종 보존을 위해서는 인위적인 증식연구의 필요성이 절실한 상황이다(NIBR, 2021).

줄납자루(*A. yamatsutae*)는 Mori (1928)가 압록강에서 채집된 개체를 신종 보고 후 함경도를 제외한 한반도의 전역에서 분포하고 있음을 보고하였다(Mori, 1935; Uchida, 1939). 이후 산란(Song and Kwon, 1989), 발생(Suzuki and Jeon, 1987) 등에 대한 다양한 연구가 진행되어 왔으며, 1998년 줄납자루와 형태적으로 유사하지만 낙동강과 섬진강에만 서식하는 것으로 알려진 큰줄납자루가 신종으로 보고되었다(Kim and Yang, 1998).

*Corresponding author: Tel: +82. 61. 659. 7163 Fax: +82. 61. 659. 7169

E-mail address: aqua05@jnu.ac.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2021.0170>

Korean J Fish Aquat Sci 54(2), 170-179, April 2021

Received 13 January 2021; Revised 15 February 2021; Accepted 18 February 2021

저자 직위: 박재민(연구사), 유동재(연구사), 한경호(교수)

담수어류는 교잡을 통해 종종 자연에서 잡종개체가 출현하기도 하며, 종간 혹은 속간 인공교잡을 통해서 생식적인 격리와 계통 유연관계를 논의하기도 한다(Trautman, 1981). 인공 교잡에 의한 잡종의 생산은 납자루아과 어류를 이용한 종간 교잡 실험이 많이 행하여져 왔으며 특히 지역적으로 격리되어진 한국과 일본에 서식하는 종들의 교잡에 의한 잡종의 생산 결과 보고도 많이 제시되고 있으며(Duyvene de Wit, 1964a, 1964b; Holcik and Duyvene de Wit, 1964; Suzuki, 1987; Suzuki and Jeon, 1988a, 1988b, 1993; Kang et al., 2006), 일본산 *R. suigensis*와 각시붕어 *R. uyeekii* (Suzuki and Jeon, 1988a), 각시붕어와 일본산 *R. ocellatus smithi* (Suzuki and Jeon, 1988b), 일본산 *A. limbata*, 칼납자루 *T. korensis*, 흰줄납줄개 *R. ocellatus*, 떡납줄개 *R. notatus*의 암컷과 묵납자루 *T. signifer* (Suzuki and Jeon, 1994) 등에서 연구가 이루어졌다.

지금까지 형태, 생식적 격리, 계통분류학적 연구를 목적으로 인공교잡 연구가 많이 이루어졌지만 최근 자연에서 확인된 잡종개체가 늘어나고 있으며, 자연에서 확인된 잡종은 각시붕어 × 묵납자루(Kin et al., 2010), 한강납줄개 × 묵납자루(Kim et al., 2014), 묵납자루 × 납자루 *T. lanceolata* (Kim et al., 2015), 한강납줄개 × 각시붕어(Kwak et al., 2020)가 보고되었다.

납자루아과 어류의 자연잡종 발생 가능성은 최근 하천 공사 등 물리적 환경 변화로 인한 서식지 감소를 요인으로 보고 있으며 또 생식적 격리가 없다면 산란경쟁으로 인한 큰줄납자루와 줄납자루 간의 자연잡종 발생 가능성이 있다. Kim and Yang (1998)은 줄납자루와 큰줄납자루가 형태적으로 유사하여 형태적 특징 및 서식지 분포를 차이점으로 구분하였고, 그동안 이들의 중간 잡종개체에서 나타나는 특징은 연구된 바 없다.

따라서 본 연구에서는 큰줄납자루와 줄납자루 간의 교잡을 시도하여 생식적 격리유무를 확인하고 초기생활사 과정 중에 나타나는 발생 및 형태적 특징을 부모종과 비교하여 분류학적 차이점을 확인하고자 한다.

재료 및 방법

시료확보

실험에 사용된 큰줄납자루는 멸종위기 야생동식물 II급으로 지정되어 대구지방환경청(허가번호 제2020-14호)으로부터 허가를 받은 후 낙동강 수계 위천에서 포획하였다. 큰줄납자루 암컷은 전장 6-8 cm (평균 7 cm, n=7), 수컷 전장 8-10 cm (평균 9 cm, n=3) 였고, 줄납자루 암컷은 전장 5-7 cm (평균 6 cm, n=5), 수컷 전장 6-8 cm (평균 7 cm, n=3)로 산소포장 후 연구실로 운반하였다(Fig. 1).

산란유도

포획한 친어는 PVC재질의 사각수조에 수용하여 수온 18-25°C (평균 21.5 ± 3.5°C) 범위에서 우수식으로 사육하였다. 떡



Fig. 1. Morphological of lateral view of the A: *Acheilognathus yamatsutae* (♂); B: *A. yamatsutae* (♀) and C: *A. majusculus* (♂); D: *A. majusculus* (♀). Scale bars=1.0 cm.

이는 배합사료(Tetramin, Tetra, Germany)를 3회/일 공급하였고, 광주기 조건은 L14:D10으로 설정해주었다. 또, 석패과에 속하는 이매패류 말조개(*Unio douglasiae*) 4마리(각장 5-7 cm)를 함께 사육하였다.

난발생 과정 및 자치어 형태발달

난발생 과정은 산란관이 나온 암컷을 마취제(MS-222, Tricaine methane sulfonate; Sindel Co., Nanaimo, Canada)로 마취 후 복부를 압박해 멸균생리식염수가 담긴 Petri dish (Ø 15 cm)에 채란하였다. 수컷은 마이크로피펫(Eppendorf, Germany)으로 정액을 채취해 난과 수정하였고, 수정란은 임의로 30개를 선택해 만능투영기(JP V-12B, Nikon, Tokyo, Japan)로 크기를 0.01 mm까지 측정하였으며, 발생과정은 실체현미경(SMZ18, Nikon, Tokyo, Japan)으로 관찰하였다. 부화 자어는 난황 흡수 후부터 부화 후 28일까지 알테미아(*Artemia* sp. nauplius) 부화 유생을 공급하였고, 이후에는 미립자 사료를 공급하였다. 형태 발달은 부화 직후부터 치어기까지 5마리씩 1-5일마다 만능투영기로 크기측정 후 실체현미경으로 외부형태를 사진촬영 및 관찰하였다.

결 과

난의 형태 및 특징

큰줄납자루와 줄납자루 암컷의 난 형태는 타원형으로 난황의 색깔은 노란색을 띠었고, 점착성은 없었으며 바닥에 가라앉는 분리침성란이었다. 큰줄납자루 난 크기는 장경 1.85-2.06 mm (평균 1.93 ± 0.06 mm, n=30), 단경 1.51-1.67 mm (평균 1.62 ± 0.04 mm, n=30)였다. 개체 당 채란량은 42-50개(평균 46개)였으며, 산란관 길이의 비는 56.0-64.6% (평균 60%)였다. 줄납자루의 난 크기는 장경 1.79-2.01 mm (평균 1.89 ± 0.07 mm, n=30), 단경 1.49-1.62 mm (평균 1.55 ± 0.05 mm, n=30)였다. 개체 당 채란량은 21-70개(평균 45개)였으며, 산란관 길이의 비는 38.5-46.2% (평균 42.3%)였다(Table 1).

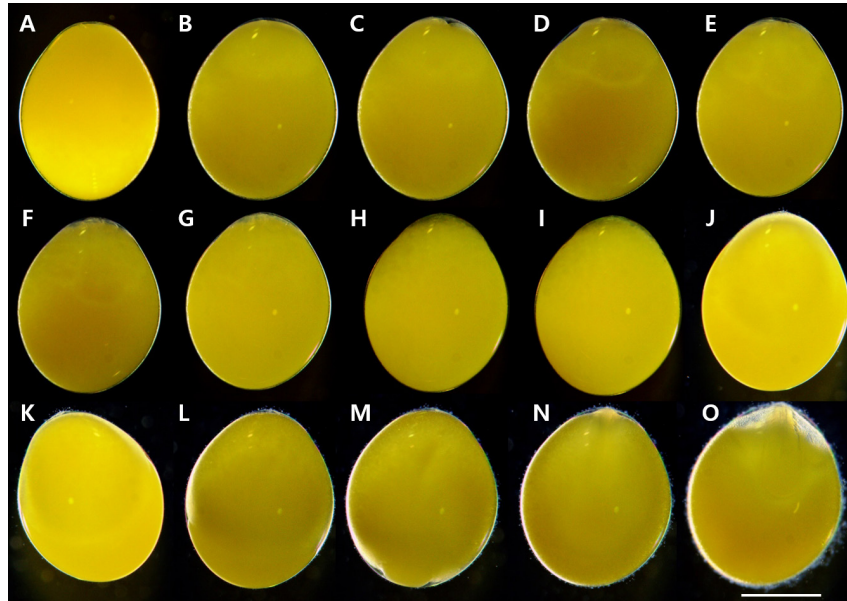


Fig. 2. Egg development of hybrid between *Acheilognathus majusculus* (♀) × *A. yamatsutae* (♂). A, fertilized eggs immediately; B, blastodisc; C, 2cells; D, 4cells; E, 8cells; F, 16cells; G, 32cells; H, 64cells; I, morula stage; J, blastula stage; K, early gastrula stage; L, middle gastrula stage 1/3; M, late gastrula stage 2/3; N, embryonic stage; O, development tail. Scale bar=1.00 mm.

난발생 과정

MY *A. majusculus* (♀) × *A. yamatsutae* (♂)

성숙란은 수정 직후부터 물을 흡수하기 시작하여 수정 후 30분에는 난의 표면에 난막이 형성되면서 난황과 분리되었다 (Fig. 2A). 수정 후 1시간에는 동물극 난황 상단부에 원형질이 분리되면서 배반이 형성되었고 (Fig. 2B), 수정 후 1시간 30분에는 배반 중앙부분이 같은 크기로 두 갈래 나누어지면서 수직이 등분되어 2세포기에 달하였다 (Fig. 2C). 수정 후 2시간에는 수평 난황이 일어나면서 각각의 할구가 다시 이분화되어 같은 크기의 세포가 4개로 나누어져 4세포기에 달하였다 (Fig. 2D). 수정 후 2시간 30분에는 같은 방식으로 세포가 나누어지면서 8세포기에 달하였고 (Fig. 2E), 수정 후 3시간 30분에는 16세포기에 달하였으며 (Fig. 2F), 수정 후 4시간 30분에는 32세포기에 달하였다 (Fig. 2G). 수정 후 5시간에는 세포의 분열 수가 점차 증가하면서 64세포기에 달하였고 (Fig. 2H), 수정 후 6시간에는

세포의 수가 셀 수 없을 정도로 분할하였으며, 할구가 점차 작아지면서 상실기에 달하였다 (Fig. 2I). 수정 후 7시간에는 난황이 계속 진행되면서 할구의 표면은 곡선에 가까워져 포배기에 달하였고 (Fig. 2J), 수정 후 9시간에는 배반의 가장자리에 배환이 형성되면서 위쪽에서부터 난황을 덮어 내려와 초기 낭배기에 달하였다 (Fig. 2K).

수정 후 13시간에는 난황의 2/3를 덮어 내려오면서 중기 낭배기에 달하였고 (Fig. 2L), 수정 후 20시간에는 난황을 대부분 덮어 내려오면서 말기 낭배기에 달하였다 (Fig. 2M). 수정 후 22시간에는 원구가 폐쇄되면서 배환은 식물극을 완전히 덮어 내려왔고, 난황의 바깥쪽에는 유백색의 배체가 형성되기 시작하였다 (Fig. 2N). 수정 후 34시간에는 꼬리부분이 발달하면서 머리 쪽에는 척추 원기가 발달하였다 (Fig. 2O). 수정 후 36시간에는 배체가 난막을 뚫고 나오면서 부화가 시작되었고, 38시간 후에는 수정란의 50%가 부화하였으며, 40시간 후에는 부화가 완료되었다.

Table 1. Number of spawned eggs and ovipositor length of *Acheilognathus majusculus* and *A. yamatsutae* female in this study

	Total length (cm)	Number of spawned eggs	Ovipositor length (cm)	Percentage (%) of ovipositor length / total length
<i>Acheilognathus majusculus</i>	7.5	50	4.2	56.0
	6.5	42	4.2	64.6
<i>A. yamatsutae</i>	8.0	70	3.7	46.2
	7.0	21	2.7	38.5

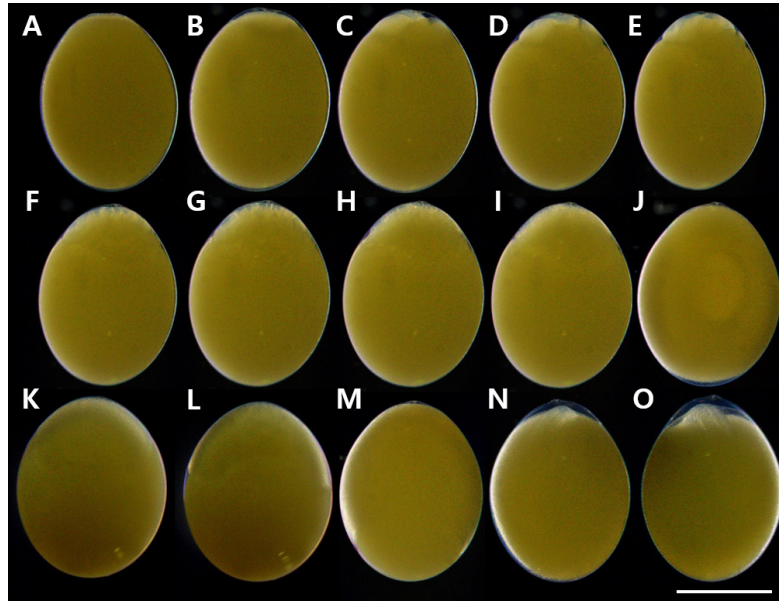


Fig. 3. Egg development of hybrid between *Acheilognathus yamatsutae* (♀)×*A. majusculus* (♂). A, fertilized eggs immediately; B, blastodisc; C, 2cells; D, 4cells; E, 8cells; F, 16cells; G, 32cells; H, 64cells; I, morula stage; J, blastula stage; K, early gastrula stage; L, middle gastrula stage 1/3; M, late gastrula stage 2/3; N, embryonic stage; O, development tail. Scale bar=1.00 mm.

YM *A. yamatsutae* (♀)×*A. majusculus* (♂)

성숙란은 수정 직후부터 물을 흡수하기 시작하여 수정 후 30분에는 난의 표면에 난막이 형성되면서 난황과 분리되었다(Fig. 3A). 수정 후 1시간에는 동물극 난황 상단부에 원형질이 분리되면서 배반이 형성되었고(Fig. 3B), 수정 후 1시간 30분에는 배반 중앙부분이 같은 크기로 두 갈래 나누어지면서 수직 이등분되어 2세포기에 달하였다(Fig. 3C). 수정 후 2시간 30분에는 수평 난황이 일어났고 각각의 할구가 다시 이분화 되면서 같은 크기의 세포가 4개로 나누어져 4세포기에 달하였다(Fig. 3D). 수정 후 3시간 30분에는 같은 방식으로 세포가 나누어지면서 8세포기에 달하였고(Fig. 3E), 수정 후 4시간 30분에는 16세포기에 달하였으며(Fig. 3F), 수정 후 5시간 30분에는 32세포기에 달하였다(Fig. 3G). 수정 후 6시간 30분에는 세포의 분열 수가 점차 증가하면서 64세포기에 달하였고(Fig. 3H), 수정 후 7시간 30분에는 세포의 수가 셀 수 없을 정도로 분할하였으며, 할구가 점차 작아지면서 상실기에 달하였다(Fig. 3I). 수정 후 8시간 30분에는 난황이 계속 진행되면서 할구의 표면은 곡선에 가까워져 포배기에 달하였고(Fig. 3J), 수정 후 12시간 30분에는 배반의 가장자리에 배환이 형성되면서 위쪽에서부터 난황을 덮어 내려와 초기 낭배기에 달하였다(Fig. 3K). 수정 후 21시간 30분에는 난황의 2/3를 덮어 내려오면서 중기 낭배기에 달하였고(Fig. 3L), 수정 후 24시간 30분에는 난황을 대부분 덮어 내려오면서 말기 낭배기에 달하였다(Fig. 3M). 수정 후 33시간 40분에는 원구가 폐쇄되면서 배환은 식물극을 완전히 덮어 내

려왔고, 난황의 바깥쪽에는 유백색의 배체가 형성되기 시작하였다(Fig. 3N). 수정 후 40시간 10분에는 꼬리부분이 발달하면서 머리 쪽에는 척추 원기가 발달하였다(Fig. 3O). 수정 후 49시간 40분에는 배체가 난막을 뚫고 나오면서 부화가 시작되었고, 52시간 후에는 수정란의 50%가 부화하였으며, 54시간 후에는 부화가 완료되었다.

자치어 형태발달

MY *A. majusculus* (♀)×*A. yamatsutae* (♂)

부화 직후의 난황자어는 전장 3.13-3.43 mm (평균 3.29±0.10 mm, n=5)로 난황 전체에 표피상 돌기가 관찰되었고, 배체의 중반부에서 막지느러미가 시작되어 난황 끝부분까지 이어져 있었다. 좌우에 형성된 난황돌기는 머리 쪽 배체 상단부 절반을 가렸고, 배체의 움직임은 없었다(Fig. 4MY-0).

부화 후 12시간 뒤에는 좌우에 형성되었던 난황돌기의 크기가 점차 줄어들었고, 꼬리는 길어졌으며, 막지느러미의 막은 넓이가 줄어들었다. 자어는 꼬리가 활발히 움직였으며 주변의 작은 진동에도 반응하였다(Fig. 4MY-1).

부화 후 3일째 난황자어는 전장 5.72-5.84 mm (평균 5.77±0.05 mm, n=5)로 머리부분에는 안구가 형성되었고(Fig. 4MY-3), 부화 후 5일째 전기자어는 전장 5.93-6.23 mm (평균 6.04±0.13 mm, n=5)로 머리부분에 형성된 안구에는 흑색 소포가 침착하였으며, 꼬리말단 부분이 상단부로 휘어지기 시작하였다(Fig. 4MY-5). 부화 후 10일째 중기자어는 전장 6.99-

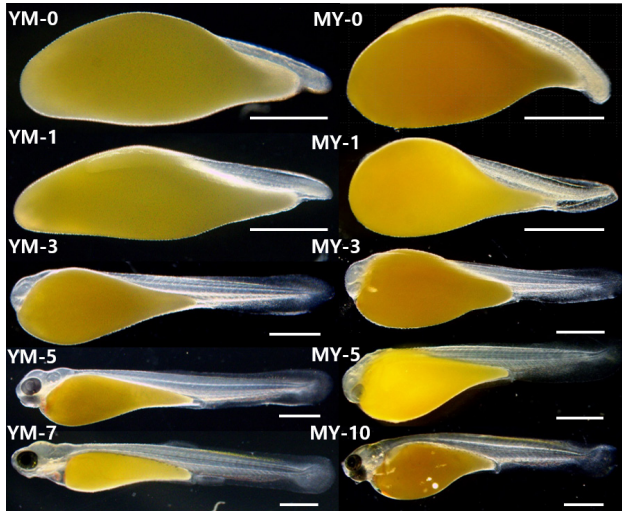


Fig. 4. Preflexion and flexion larvae development of hybrid between YM (*Acheilognathus yamatsutae* ♀ × *A. majusculus* ♂) and MY (*A. majusculus* ♀ × *A. yamatsutae* ♂). Scale bars=1.00 mm.

7.18 mm (평균 7.08 ± 0.07 mm, $n=5$)로 난황은 완전히 흡수되지 않았고, 눈에는 렌즈가 발달하였으며, 입과 항문이 발달하기 시작하였다(Fig. 4MY-10).

부화 후 14일째 중기자어는 전장 8.27-8.34 mm (평균 8.30 ± 0.02 mm, $n=5$)로 입과 항문이 열렸고, 꼬리말단 부분은 45° 로 완전히 휘어졌으며, 끝에는 기조가 발달하기 시작하였다. 이 시기의 자어는 바닥에 가라앉은 후 다시 수면으로 유영하기를 반복하였다(Fig. 5MY-14).

부화 후 18일째 후기자어는 전장 8.97-9.14 mm (평균 9.05 ± 0.06 mm, $n=5$)로 막지느러미로 연결되어 있던 등과 뒷, 꼬리지느러미가 완전히 분리되었고 기조가 발달하였다. 흑색소포는 나뭇가지 모양으로 머리 상단부와 아가미 뚜껑 윗부분에 침착하였고, 몸의 정중앙을 따라 흩어진 형태로 침착되어 있었으며, 복부와 꼬리 쪽 미병부에도 침착되어 있었다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 7개, 뒷지느러미 9개, 꼬리지느러미 19개가 형성되었다(Fig. 5MY-18).

부화 후 23일째 후기자어는 전장 9.48-9.94 mm (평균 9.75 ± 0.19 mm, $n=5$)로 머리 상단부와 아가미 뚜껑 윗부분에 침착되었던 흑색소포의 크기가 커지면서 넓게 산재하였고, 등 쪽과 꼬리 상단부분에도 침착하였다. 등과 뒷지느러미에는 점 모양으로 흩어진 흑색소포가 1줄의 세로 띠를 형성하였고 꼬리지느러미는 가운데 홈이 생기면서 두 갈래로 나누어지기 시작하였다. 복부에는 부레가 발달하면서 수면에 정상적인 유영 형태를 보였고, 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 10개, 뒷지느러미 10개, 꼬리지느러미 19개로 증가하였다(Fig. 5MY-23).

부화 후 28일째 후기자어는 전장 10.6-11.2 mm (평균 10.8

± 0.24 mm, $n=5$)로 머리 상단부와 아가미 뚜껑 윗부분에 침착된 흑색소포의 크기가 줄어들기 시작하였고, 복부에 침착된 흑색소포의 수도 줄어들었다. 등지느러미에 침착된 1줄의 세로 띠 형태 흑색소포는 검은색이 짙어졌고, 가장자리는 흰색으로 침착되기 시작하였다. 이 시기의 배지느러미는 막으로 되어 있었고 기조가 발달하기 시작하였다(Fig. 5MY-28).

부화 후 35일째 치어는 전장 12.4-13.0 mm (평균 12.7 ± 0.24 mm, $n=5$)로 머리 상단부에 침착된 흑색소포는 분포범위가 점차 줄어들었고, 아가미뚜껑 윗부분에는 소실되었다. 복부에는 대부분의 흑색소포가 소실되면서 부레 위쪽에 소량 관찰되었고, 등지느러미 가장자리에는 흰색, 검은색, 흰색 세로 띠 순으로 발달하였다. 뒷지느러미에는 1줄의 검은색 세로 띠가 뚜렷해졌고 꼬리지느러미의 가장자리에는 검은색 띠가 1줄 형성되었다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 ii8개, 뒷지느러미 ii8개, 꼬리지느러미 9+10=19개였다(Fig. 5MY-35).

YM *A. yamatsutae* (♀) × *A. majusculus* (♂)

부화 직후의 난황자어는 전장 3.89-4.22 mm (평균 4.03 ± 0.13 mm, $n=5$)로 난황 전체에 표피상 돌기가 관찰되었고, 배체의 중반부에서 막지느러미가 시작되어 난황 끝부분까지 이어져 있었다. 좌우에 형성된 난황돌기는 머리 쪽 배체와 몸 중반부 절반 이상을 가렸고, 배체의 움직임은 없었다(Fig. 4YM-0).

부화 후 12시간 뒤에는 좌우에 형성되었던 난황돌기의 크기가 점차 줄어들었고, 머리 앞쪽으로는 난황이 길게 돌출되었으며, 난황 길이는 몸의 2/3 이상을 차지하였다. 막지느러미의 막은 넓이가 넓어졌고, 꼬리의 움직임은 활발하였다(Fig. 4YM-1).

부화 후 3일째 난황자어는 전장 6.23-6.44 mm (평균 6.36 ± 0.09 mm, $n=5$)로 머리부분에는 안구가 형성되었고, 난황의 크기는 줄어들어 몸의 중반부에 위치했으며, 꼬리지느러미는 막이 넓어지면서 발달하였다(Fig. 4YM-3). 부화 후 5일째 전기자어는 전장 7.63-7.70 mm (평균 7.66 ± 0.03 mm, $n=5$)로 안구에는 흑색소포가 침착하였고, 꼬리말단 부분이 상단부로 휘어지기 시작하였다(Fig. 4YM-5). 부화 후 7일째 중기자어는 전장 8.14-8.52 mm (평균 8.33 ± 0.15 mm, $n=5$)로 난황은 완전히 흡수되지 않았고, 눈에는 렌즈가 발달하였다. 입과 항문이 형성되었고, 등과 뒷지느러미가 발달하기 시작하였다. 이 시기의 자어는 바닥에 가라앉은 후 다시 수면으로 유영하기를 반복하였다(Fig. 4YM-10).

부화 후 12일째 후기자어는 전장 8.94-9.10 mm (평균 9.00 ± 0.06 mm, $n=5$)로 꼬리말단 부분은 45° 로 완전히 휘어졌고, 끝에는 기조가 발달하였다. 등지느러미의 기조 수는 7개, 뒷지느러미 기조 수는 9개가 형성되었다. 흑색소포는 머리와 아가미 뚜껑 윗부분, 복부와 부레가 위치한 부분, 등 쪽과 미병부에 침착하였다(Fig. 5YM-12).

부화 후 16일째 후기자어는 전장 9.10-9.15 mm (평균 9.12 ± 0.02 mm, $n=5$)로 막지느러미로 연결되어 있던 등과 뒷, 꼬리지느러미가 완전히 분리되었다. 흑색소포는 복부 위쪽에

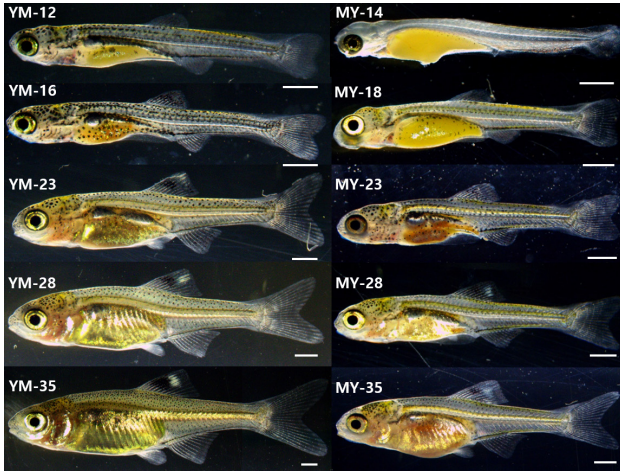


Fig. 5. Postflexion larvae and juveniles development of hybrid between YM (*Acheilognathus yamatsutae* ♀ × *A. majusculus* ♂) and MY (*A. majusculus* ♀ × *A. yamatsutae* ♂). Scale bars=1.00 mm.

나뭇가지 모양으로 침착하였고, 등과 뒷, 꼬리지느러미 위쪽에도 침착하였다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 10개, 뒷지느러미 9개, 꼬리지느러미 10+9=19개가 형성되었다 (Fig. 5YM-16).

부화 후 23일째 후기자어는 전장 12.0-12.4 mm (평균 12.2 ± 0.16 mm, n=5)로 머리 상단부와 아가미 뚜껑 윗부분에 침착되었던 흑색소포의 크기가 커지면서 넓게 산재하였고, 등쪽과 꼬리 상단부분에도 동일하게 발달하였다. 등과 뒷지느러미에는 점 모양으로 흩어진 흑색소포가 1줄의 세로 띠를 형성하였고 꼬리지느러미는 가운데 홈이 생기면서 두 갈래로 나누어지기 시작하였다. 복부에는 두 개의 부레가 발달하였고, 배지느러미는 막으로 연결되어 있었으며 기조가 발달하기 시작하였다 (Fig. 5YM-23).

부화 후 28일째 후기자어는 전장 13.3-14.0 mm (평균 13.7 ± 0.29 mm, n=5)로 머리 상단부와 아가미 뚜껑 윗부분에 침착된 흑색소포의 크기가 줄어들기 시작하였고, 복부에 침착된 흑색소포의 수도 줄어들었다. 등지느러미에 침착된 1줄의 세로 띠 형태 흑색소포는 검은색이 짙어졌고, 가장자리는 흰색으로 침착되기 시작하였다. 등지느러미의 가장자리에는 흰색 세로 띠가 형성되었다. 막으로 연결된 배지느러미는 완전히 분리되었다 (Fig. 5YM-28).

부화 후 35일째 치어는 전장 19.1-20.0 mm (평균 19.5 ± 0.36 mm, n=5)로 머리 상단부에 침착된 흑색소포는 분포범위와 크기는 줄어들었고, 아가미뚜껑 윗부분에는 소실되었다. 복부에는 대부분의 흑색소포가 소실되었고, 등지느러미에는 가장자리에 검은색, 흰색, 검은색, 흰색 세로 띠 순으로 발달하였다. 뒷지느러미 가장자리에는 1줄의 흰색 세로 띠 다음에 검은색 세로 띠가 뚜렷해졌고 꼬리지느러미에는 검은색 띠가 1줄 형성되었

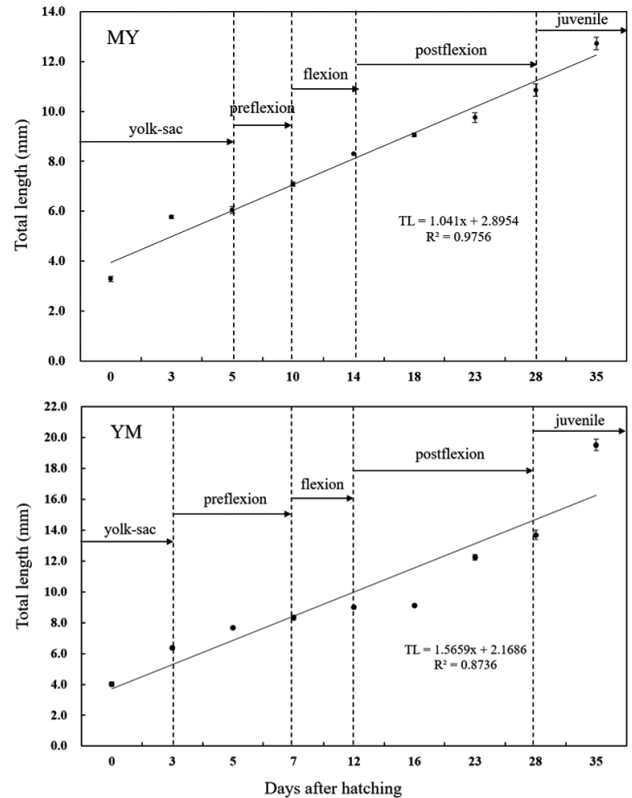


Fig. 6. Growth of larvae and juveniles after hatching in day of hybrid between MY (*Acheilognathus majusculus* ♀ × *A. yamatsutae* ♂) and YM (*A. yamatsutae* ♀ × *A. majusculus* ♂). circles and bars represent the mean and SD.

다. 각 부위별 지느러미 기조 수는 등지느러미 8개, 뒷지느러미 7개, 꼬리지느러미 10+9=19개였다 (Fig. 5YM-35).

자치어의 성장

잡종개체의 부화 직후부터 부화 후 35일째까지 발육단계별 성장 변화는 Fig. 6과 같았다.

고 찰

납자루류는 산란 숙주의 존재 여부에 따라 산란관의 신장 정도에 차이를 보이며, 산란관 길이의 차이는 자연 상태에서 산란숙주인 조개의 선택성에 따른 생식전략과 관련된 종의 특성으로 보고 있다 (Baek and Song, 2005). 암컷의 산란관 길이는 큰줄납자루 56.6-64.0%로 Kim et al. (2014) 50.6-53.5%와 유사하였고, 줄납자루는 38.5-46.2%로 큰줄납자루 보다 낮은 값을 보였다. 다른 납자루아과 어류는 각시붕어 105-165%, 흰줄납줄개 (Kim and Park, 1985) 100-150%, 한강납줄개 (Kim et al., 2006) 38.4-45.2%, 큰납지리 (Kim et al., 2012) 84.0-89.9%, 낙동납자루 (Park et al., 2018)가 20.7-50.0%로 종별로

차이를 보였다. 산란숙주조개를 두고 산란기간, 산란관길이, 산란한 알의 모양과 개수, 산란숙주조개 내 산란위치 등을 다르게 하는 것은 산란경쟁을 최소화시키기 위한 방향으로 적용한 것이라고 생각된다(Hirai, 1964; Kondo et al., 1984; Nagata and Nakata, 1988; Fukuhara et al., 1998; Kitamura, 2007).

난의 개수는 큰줄납자루 전장 6.5-7.5 cm, 채란량 42-50개, Kim et al. (2014)은 전장 4.4-6.2 cm, 40-122개, 줄납자루 전장 7.0-8.0 cm, 21-70개가 채란되어 암컷의 크기와 상관없이 개체에 따라 차이를 보였다.

납자루아과 어류의 난 형태는 납줄개속의 전구형(bulb type), 납자루속의 서양배형(pear shape), 방추형(fusiform), 타원형(ovoid type)으로 구분되며, 그 크기와 미세 형태의 차이는 각 종마다 차이가 있어 분류와 분화계통 형질로 이용된다(Kim et al., 2011). 큰줄납자루와 줄납자루의 난 형태는 둥근 타원형으로 납자루속 특징을 나타냈다.

큰줄납자루의 난 크기는 장경 1.85-2.06 mm (평균 1.93 ± 0.06

mm, n=30), 단경 1.51-1.67 mm (평균 1.62 ± 0.04 mm, n=30)였고, Kim et al. (2014)은 장경 2.08-2.18 mm (평균 2.12 mm), 단경 1.80-1.98 mm (평균 1.86 mm)로 영강 개체의 난 크기와 유사하였다. 줄납자루는 장경 1.79-2.01 mm (평균 1.89 ± 0.07, n=30), 단경 1.49-1.62 mm (평균 1.55 ± 0.05, n=30)였고, 의암호 개체(Song and Kwon, 1989) 장경 1.97 mm, 단경 1.74 mm, 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987) 장경 1.97 mm, 단경 1.57 mm로 유사하였다.

생식적 격리 여부 확인을 위해 인공수정 한 결과 MY는 수정율 100%, 부화율 30%, 치어까지 생존율 11%, YM은 수정율 100%, 부화율 40%, 치어까지 생존율 20%를 보였으며, 전체 수정율은 높았으나 MY는 YM보다 생존율이 낮았다.

다른 납자루아과 어류의 교잡실험에서는 일본산 떡납줄갱이와 각시붕어(Suzuki and Jeon, 1988a), 일본산 흰줄납줄개와 각시붕어(Suzuki and Jeon, 1988b), 일본산과 한국산 칼납자루(Suzuki and Jeon, 1988c), 일본산 칼납자루, 떡납줄갱이, 한

Table 2. Comparison of egg and larvae size in Acheilognathinae fishes by each investigator

Species	Habitat	Egg type	Egg size (mm) (mean, long×short)	Newly hatched larvae size (mm)	Authors
<i>Acheilognathus majusculus</i>	Nakdong R. (Wi C.)	Ovoid	1.50×2.01	3.09-3.41	Present study
	Yeong R.	"	2.12×1.86	4.19-4.28	Kim et al. (2014)
	Nakdong R. (Wi C.)	"	1.76×2.01	3.82-4.05	Present study
<i>A. yamatsutae</i>	Bukhan R.	"	1.94×1.57	3.79-3.82	Suzuki and Jeon (1987)
	Uiamho L.	"	1.97×1.74	4.40	Song and Kwon (1989)
MY (<i>A. majusculus</i> ♀× <i>A. yamatsutae</i> ♂)	-	"	-	3.13-3.43	Present study
YM (<i>A. yamatsutae</i> ♀× <i>A. majusculus</i> ♂)	-	"	-	3.89-4.22	
<i>A. gracilis</i>	Juksan C.	"	2.09×1.26	3.31	Suzuki and Jeon (1990b)
<i>A. macropterus</i>	Yeongam C.	"	1.95×1.61	3.04	Suzuki and Jeon (1989)
	Ibaraki ken (Japan)	"	2.78×1.44	5.60	Kim et al. (2012)
<i>Tanakia lartimarginata</i>	Yeong R.	Fusiform	4.41×1.44	5.91	Park et al. (2018)
<i>T. lanceolata</i>	Ungcheon C.	"	4.58×1.49	5.30-5.51	Suzuki and Jeon (1990a)
	Naecheon C.	Pear	2.19×1.85	3.32-3.41	Beak and Song (2005)
<i>T. signifer</i>	Namhan R.	"	2.26×1.74	3.65	Suzuki and Jeon (1988b)
	Imjin R.	"	2.27×1.82	3.25	
<i>T. somjinensis</i>	Somjin R.	Fusiform	3.70×2.30	5.20	Kim (1991)
	-	"	4.35×1.76	-	Kim et al. (2011)
<i>T. koreensis</i>	Sumjin R.	"	4.66×1.49	5.54	Suzuki and Jeon (1988c)
	Geum R.	"	3.19×1.34	6.38	
<i>Rhodeus uyekii</i>	Nakdong R.	Bulb like	3.35×1.65	4.30	Kim and Han (1990)
<i>R. ocellatus</i>	"	"	2.66×1.51	2.68	Kim and Park (1985)
<i>R. notatus</i>	Anseoung C.	"	3.58×1.17	4.31	Suzuki and Jeon (1988a)
<i>R. psedosericeus</i>	Namhan R.	"	2.80×1.80	3.30	Kim et al. (2006)

C, cheon; L, lake; R, river.

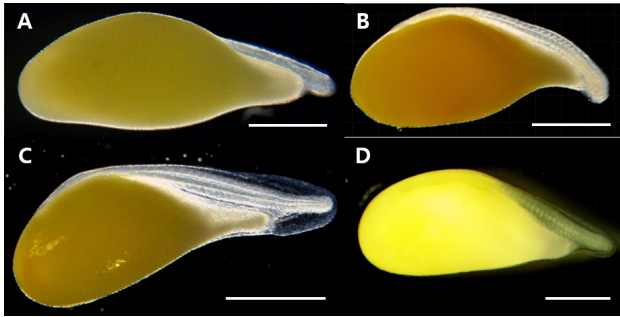


Fig. 7. Comparison of morphological of newly hatched larvae hybrid between. A, YM (*A. yamatsutae* ♀×*A. majusculus* ♂); B, MY (*A. majusculus* ♀×*A. yamatsutae* ♂); C, *A. yamatsutae*; D, *A. majusculus*. Scale bars=1.00 mm.

국산 흰줄납줄개, 각시붕어 암컷과 묵납자루 수컷(Suzuki and Jeon, 1994), 한국산 각시붕어와 흰줄납줄개(Park and Han, 2019) 사이에서는 잡종개체의 부화자어가 성어까지 성장하는 것으로 나타나 일부 종에서 생식적 격리가 이루어지지 않는 것으로 나타났다.

반면 칼납자루 암컷과 묵납자루 수컷(Suzuki and Jeon, 1994), 임실납자루와 칼납자루(Yang, 2004) 사이에서는 생식적 격리가 관찰돼 향후 납자루아과 어류의 계통유연관계에 대한 추가적 연구가 필요하다고 생각된다. 이로써 두 종간의 생식적 격리는 이루어지지 않는 것이 확인되었고, 서식지 환경요인에 의한 자연잡종 출현 가능성을 배제하지 않을 수 없을 것으로 보인다.

부화 소요시간은 MY가 수온 21.5°C에서 36시간, YM은 49시간이 소요되어 두 잡종 간 13시간 정도로 큰 차이를 보였다. 큰줄납자루(Kim et al., 2014)는 수온 18°C, 43시간, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987)는 수온 22°C, 39시간, 의암호 개체(Song and Kwon, 1989)는 수온 25°C, 33시간이 소요되었다. 소요시간은 가장 높은 수온을 나타낸 줄납자루 의암호 개체의 수정란이 가장 빨랐고, 큰줄납자루의 부화시간은 가장 낮은 수온 조건임에도 YM과 근접한 시간을 보였으며, 나머지 종들은 유사한 시간 범위를 나타냈다.

난발생 속도는 일정 수온의 한도 내에서 수온과 상관관계가 있기에 부화에 이르는 경과 시간은 유지 수온에 따라 차이가 있

는 것으로 보이며(Kim et al., 2011), 어중에 따라서 적정 수온 범위를 가지고, 생활사와 생태적 특성에 따라 종간 차이를 보인다. 따라서 수온은 어류의 종자생산과 초기발생에 있어 발생과정, 속도 및 부화율에 중요한 영향을 미치는 환경요인으로 작용한다(Cho et al., 2015).

어류의 난발생은 난의 크기에 따라 개체발생 시간에 종간 차이가 나타나고 난의 크기가 작을수록 근연종들에 비해 부화시간이 빠른 경향을 보인다(Ko and Won, 2015). 납자루속의 줄납자루와 큰줄납자루는 같은 속인 낙동납자루, 납자루, 칼납자루 납줄개속의 각시붕어, 떡납줄개가 보다 난의 크기가 작았으며, 부화 소요시간 또한 가장 빨랐다(Table 2).

납자루아과 어류의 부화자어 형태는 익상돌기의 유무에 따라 구분되고, 주로 납줄개속 어류는 익상돌기의 형태를 나타내며, 납자루속 어류는 표피상돌기 형태를 가져 종에 따라 독특한 형태를 나타낸다(Kim et al., 2011). 이러한 난황 돌기형태는 납자루 종류의 부화자어가 담수산 이매패의 새강 내에서 탈락되지 않도록 하는 적응 형질인 것으로 보고되었다(Suzuki and Jeon, 1988a, 1988b).

MY의 부화자어 형태는 난황이 머리보다 앞으로 돌출되어 있었고, 머리 윗부분을 넘지 않았으며, 표면에는 표피상 돌기가 있어 모계의 형질과 유사한 형태를 갖추었다. YM은 MY보다 머리 앞쪽으로 돌출된 난황이 길었고, 머리 윗부분을 넘어 형태적 차이를 보였으며, 표피상돌기는 MY와 동일한 형태를 보였다. YM은 모계의 형질과 유사한 형태를 갖추면서 머리 앞쪽으로 길게 돌출된 난황은 부계와 모계 양쪽의 형태를 갖추지 않은 다른 특이점을 보였다(Fig. 7). 전장대비 난황이 차지하는 비율은 큰줄납자루 85.0%, 줄납자루 78.8%와 비교했을 때 MY가 85.2%로 큰줄납자루와 같은 비율을 나타냈고, YM은 90.3%로 가장 높은 값을 보여 부모 종 모두와 차이를 나타냈다.

부화자어의 크기는 MY 전장 3.13-3.43 mm, YM 전장 3.89-4.22 mm로 YM이 다소 크게 나타났다. 부모 종인 큰줄납자루(Kim et al., 2014)는 전장 4.19-4.28 mm, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987) 전장 3.79-3.82 mm로 YM이 부모 종과 유사한 크기를 나타냈다.

후기자어 이행시기는 MY 부화 후 18일째 전장 8.97-9.14 mm, YM 부화 후 12일째 전장 8.94-9.10 mm로 유사한 크기일 때 이행하였다. 부모 종인 큰줄납자루(Kim et al., 2014)는 부

Table 3. Comparison of meristic character counts of hybrid *A. majusculus*×*A. yamatsutae* with parental type

Characters	<i>Acheilognathus majusculus</i> (n=5)	Hybrid		<i>Acheilognathus yamatsutae</i> (n=5)
		<i>A. majusculus</i> (♀)× <i>A. yamatsutae</i> (♂) (n=5)	<i>A. yamatsutae</i> (♀)× <i>A. majusculus</i> (♂) (n=5)	
Dorsal fin rays	ii8	ii8	ii8	ii8
Anal fin rays	ii8	ii8	ii7	ii8
Ventral fin rays	i6	i6	i6	i6
Caudal fin rays	10+9=19	9+10=19	10+9=19	10+9=19

화 후 20일째 전장 10.1 mm, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987)는 부화 후 18일째 전장 7.28-7.38 mm로 이행시기는 유사하였고, 크기는 작아 다소 차이를 나타냈다.

치어 이행시기는 MY 부화 후 35일째 전장 12.4-13.0 mm, YM 부화 후 35일째 전장 19.1-20.0 mm로 이행시기는 동일하였고, 크기는 YM이 컸다. 부모 종인 큰줄납자루(Kim et al., 2014)는 부화 후 50일째 전장 15.0 mm, 줄납자루 북한강 개체(Suzuki and Jeon, 1987)는 부화 후 40일째 전장 12.3-13.7 mm로 MY는 큰줄납자루 보다 작았고, YM은 줄납자루 보다 컸다. 동일한 실험조건이 아닌 상태에서의 이행시기는 수온변화 등 사육환경에 따라 차이를 보이는 것으로 판단된다.

지느러미 계수형질을 비교한 결과 MY와 YM은 등과 배지느러미 기초수가 부모 종과 동일하였고, 특이점은 YM의 뒷지느러미 기초수가 MY 및 부모 종 보다 적어 차이를 보였다(Table 3).

같은 수계 하천에 서식하는 큰줄납자루와 줄납자루의 교잡 실험으로 중간 생식적 격리가 일어나지 않는 것이 확인되었다. 이러한 결과는 납자루아과 어류의 자연잡종 발생 가능성을 제시하고 있으며, 향후 납자루아과 어류의 계통분류학적 연구와 함께 자연잡종 의심개체 중 동정 시 중요한 참고자료가 될 것으로 사료된다.

References

- Baek HM and Song HB. 2005. Egg morphology and early life history of *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae). Korean J Ecol 28, 281-286. <https://doi.org/10.5141/JEFB.2005.28.5.281>.
- Balon EK. 1985. Early life histories of fishes: New developmental, ecological and evolutionary perspectives. Dr. W Junk publishers Dordrecht, Netherlands, 1-280.
- Blexter JHS. 1974. The early life history of fish. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 1-765.
- Chae BS, Song HB and Park JY. 2019. A field guide to the freshwater fishes of Korea. LG evergreen foundation, Seoul, Korea.
- Chang CH, Fan L, Shao KT, Lin YS, Morosawa T, Kim SM, Koo HY, Kim W, Lee JS, He S, Smith C, Reichard M, Miya M, Sado T, Uehara K, Lavoue S, Chen WJ and Mayden RL. 2014. Phylogenetic relationships of Acheilognathidae (Cypriniformes: Cyprinoidea) as revealed from evidence of both nuclear and mitochondrial gene sequence variation: Evidence for necessary taxonomic revision in the family and the identification of cryptic species. Mol Phylogenet Evol 81, 182-194. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.026>.
- Cho JK, Hong CG, Park JY, Son MH, Park CK and Park JM. 2015. Effects of water temperature and salinity on the egg development and larvae of sevenband grouper, *Epinephelus septemfasciatus*. Korean J Ichthyol 27, 21-25.
- Duyvne de Wit JJ. 1964a. Hybridization experiments in acheilognathine fishes (Cyprinidae, teleostei). Hybrids between female *Paracheilognathus rhombeus*, and male *Rhodeus ocellatus*, *Tanakia tanago*, *Acheilognathus tabira*, *A. limbatus*, and *Rhodeus spinalis*. Copeia 1964, 150-155. <https://doi.org/10.2307/1440843>.
- Duyvne de Wit JJ. 1964b. Hybridization experiments in acheilognathine fishes (Cyprinidae, Teleostei). Crossing between female *Tanakia tanago*, *Rhodeus ocellatus*, and *Acheilognathus limbatus*, and male *Acheilognathus limbatus*. Copeia 1964, 156-160. <https://doi.org/10.2307/1440844>.
- Fukuhara S, Maekawa W and Nagata Y. 1998. Comprasion of utilization of freshwater mussels for deposition of the bitterlings in three creeks of northwest Kyushu. Memoirs of Osaka Kyoiku Univ Ser 47, 27-37.
- Hirai K. 1964. Comparative studies on ecology of four species of bitterlings in the Lake Biwa. Physiol Ecol Japan 12, 72-81.
- Holcik J and Duyvne de Wit JJ. 1964. An aberrant hybrid between *Rhodeus ocellatus ocellatus* and *R. sericeus amarus* (Cyprinidae). Copeia 1964, 160-165. <https://doi.org/10.2307/1440845>.
- Kang EJ, Kim CH, Park IS, Yang H and Cho YC. 2006. Early developmental characteristics of induced hybrids between *Rhodeus uyekii* and *R. notatus* (Pisces: Cyprinidae). Korean J Ichthyol 18, 339-346.
- Kim CH, Choi WS, Kim DH and Beak JM. 2014. Egg development and early life history of Korean endemic species, *Acheilognathus majusculus* (Acheilognathinae). Korean J Ichthyol 26, 17-24.
- Kim CH, Ishinabe T, Kim MK and Kim WJ. 2012. Development of eggs and early life history of *Acheilognathus macropterus* (Acheilognathinae) from Japan. Korean J Ichthyol 24, 101-109.
- Kim CH, Lee WO, Kang YJ and Baek JM. 2010. Occurrence of a natural intergeneric hybrid, *Rhodeus uyekii* × *Acheilognathus signifer* (Pisces: Cyprinidae) from Jojongcheon Bukhan River, Korea. Korean J Ichthyol 22, 225-229.
- Kim CH, Lee WO, Lee JH and Beak JM. 2011. Reproduction study of Korean endemic species *Acheilognathus koreensis*. Korean J Ichthyol 23, 150-157.
- Kim CH, Kang EJ and Kim JH. 2006. Development of eggs and early life history of Korean bitterling, *Rhodeus pseudosericeus* (Acheilognathinae). Korean J Ichthyol 18, 266-272.
- Kim HS, Yoon SW, Kim HT and Park JY. 2015. Occurrence of a natural hybrid between *Acheilognathus signifer* and *A. lanceolatus* (Pisces: Cyprinidae). Korean J Ichthyol 27, 199-204.
- Kim HS, Yun SW, Ko JG and Park JY. 2014. Occurrence of a natural intergeneric hybrid between *Rhodeus pseudosericeus* and *Acheilognathus signifer* (Pisces: Cyprinidae) from the Namhangang (river), Korea. Korean J Ichthyol 26, 153-158.
- Kim IS and Yang H. 1998. *Acheilognathus majusculus*, a new

- bitterling (Pisces, Cyprinidae) from Korea, with revised key to species of the genus *Acheilognathus* of Korea. Korean J Biol Sci 2, 27-31. <https://doi.org/10.1080/12265071.1998.9647387>.
- Kitamura J. 2007. Reproductive ecology and host utilization of four sympatric bitterling (Acheilognathinae, Cyprinidae) in a lowland reach of the Harai River in Mie, Japan. Environ Biol Fish 78, 37-55. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9076-6>.
- Kim YU and Park YS. 1985. Egg development and larvae of the rose bitterling *Rhodeus ocellatus* (Kner). Bull Korean Fish Soc 18, 586-593.
- Ko MH and Won YJ. 2015. Egg development and early life history of the Korean spin loach, *Cobitis tetralineata* (Pisces: Cobitidae). Korean J Ichthyol 27, 95-103.
- Kondo T, Yamashita J and Kano M. 1984. Breeding ecology of five species of bitterling (pisces: Cyprinidae) in a small creek. Physiol Ecol Japan 21, 53-62.
- Kwak YH, Kim KY, Kim KS and Song HY. 2020. Occurrence of a natural interspecific hybrid between *Rhodeus pseudo-sericeus* and *R. notatus* in Sangcheon stream of the Han river, Korea. Korean J Limnol 53, 275-285. <https://doi.org/10.11614/KSL.2020.53.3.275>
- Mori T. 1928. On the fresh water fishes from the Yalu River, Korea, with descriptions of new species. J Chosen Nat Hist Soc 6, 62-63.
- Mori T. 1935. On the rhodeina from Chosen. Zool Mag 47, 559-574.
- Nagata Y and Nakata Y. 1988. Distribution of six species of bitterlings in a creek in Fukuoka Prefecture. Jpn J Ichthyol 35, 332-331. <https://doi.org/10.11369/jji1950.35.320>.
- Nelson JS, Grande TC and Wilson MVH. 2016. Fishes of the world (Fifth edition). John Wiley and Sons Hoboken, New Jersey, NJ, U.S.A.
- NIBR (National Institute of Biological Resources). 2021. Endangered wildlife. Retrieved from https://species.nibr.go.kr/home/mainHome.do?cont_link=011&subMenu=011013&contCd=011013001002 on Jan 4, 2021.
- Park JM and Han KH. 2019. Early life history characteristics of an induced hybrid between *Rhodeus uyekii* and *Rhodeus ocellatus*. Korean J Fish Aquat Sci 52, 408-417. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2019.0408>.
- Park KS, Hong YP, Moon UK, Choi SS and An KK. 2005. The egg development of Korean slender gudgeon *Squalidus gracilis majimae* (Cypriniformes: Cyprinidae). Korean J Limnol 38, 73-82.
- Park JM, Jeon HB, Cho HI, Cho SJ, Suk HY and Han KH. 2018. Early life history of *Tanakia latimarginata*. Korean J Ichthyol 30, 75-83.
- Song HB and Kwon OK. 1989. Study on the deposition and developmental characters of *Acheilognathus yamatsutae* Mori (Cyprinidae) from the lake Uiam. Korean J Limnol 22, 51-70.
- Suzuki N and Jeon SR. 1987. Development of the bitterling *Acheilognathus yamatsutae* (Cyprinidae), with notes on minute tubercles on the skin surface and paryngeal apparatus. Korean J Limnol 20, 229-241.
- Suzuki N. 1987. Morphological and cytological studies in the intrageneric hybrids between *Rhodeus ocellatus* and *R. atremius*. Freshwater Fish 13, 63-73.
- Suzuki N and Jeon SR. 1988a. Hybridization experiments in Acheilognathine Fishes (Cyprinidae), An intrageneric hybrid between *Rhodeus suigensis* and *R. uyekii*. Korean J Limnol 21, 57-78.
- Suzuki N and Jeon SR. 1988b. Hybridization experiments in Acheilognathine Fishes (Cyprinidae), An intrageneric hybrid between *Rhodeus uyekii* and *R. ocellatus* smithi. Korean J Limnol 21, 129-142.
- Suzuki N and Jeon SR. 1988c. Development of the bitterling *Acheilognathus limbata* (Cyprinidae) from Korea and Japan, with notes on minute tubercles on the skin surface and on the genetic implication in hybrid embryos. Korean J Limnol 21, 211-229.
- Suzuki N and Jeon SR. 1993. Intergeneric hybridization experiment between *Acheilognathus lanceolatus* and *Rhodeus uyekii*. J Basic Sci 7, 11-20.
- Suzuki N and Jeon SR. 1994. Interspecific and intergeneric hybridization experiments between females of four species of *Acheilognathus limbata*, *A. koreensis*, *Rhodeus ocellatus* and *R. suigensis* and male of *A. signifer* (Cyprinidae, Teleostei). Korean J Limnol 27, 339-348.
- Trautman MB. 1981. The fishes of Ohio. Ohio state univ press, Columbus, OH, U.S.A.
- Uchida K. 1939. The fishes of Korea. Part I. Nemathognathi, Eventhognathi. Bull Fish Exp Station Govern Gen of Tyosen Husan Japanese 6, 1-458.
- Yang H. 2004. Ecology and speciation of two Korean bitterlings, *Acheilognathus koreensis* and *A. somjinensis* (Pisces: Cyprinidae) from Korea. Ph.D. Dissertaion, University of Jeonbuk, Jeonju, Korea.