

섬진강에서 채집한 황어(*Tribolodon hakonensis*)의 난 발생 및 초기생활사 연구

최성국 · 이완옥¹ · 홍양기² · 송미영*

국립수산과학원 중앙내수면연구소, ¹순천향대학교 생명과학과, ²국립중앙과학관

Egg Development and Early Life History of the Anadromous Fish *Tribolodon hakonensis* in the Seomjin River, Korea by Sungkook Choi, Wan-Ok Lee¹, Yang-Ki Hong² and Mi-Young Song* (Inland Fisheries Research Institute, NIFS, Geumsan 32762, Republic of Korea; ¹Department of Life Science, Sonchunhyang University, Asan 31538, Republic of Korea; ²National Science Museum, Daejeon 34143, Republic of Korea)

ABSTRACT The egg development and early life history of *Tribolodon hakonensis* that collected from the Seomjin River were studied. The fertilized eggs of the *T. hakonensis* were slightly adhesive and separated with a yellow yolk and no oil globule. The size of the eggs was an average of 2.89 mm (2.79~2.96) in diameter. Fifty percents of the embryos were hatched in about 63 hrs after fertilization at water temperature of 20°C. The newly hatched larvae showed average 6.92 mm (6.09~7.60) in total length. At 8 days after hatching, they were 13.75 ± 0.67 mm (n=10) in total length and their yolk sacs were completely absorbed, opening mouth and anus (postflexion larvae stage). At 40 days after hatching, they became juvenile and reached 26.99 ± 1.82 mm (n=10) in total length and all their fin rays were formed. At 137 days after hatching, the young fish were 72.63 ± 10.7 mm (n=10) in total length and their body shape, color and behavior were similar to those of adult fish. The size of eggs and the larva after hatching significantly affected the initial growth among groups of genus *Tribolodon*, and the hatching time of fertilized eggs and the growth rate of the early life history according to the water temperate were different.

Key words: *Tribolodon hakonensis*, egg development, early life history, Seomjin River

서 론

황어 *Tribolodon hakonensis* (Günther)는 잉어목(Cypriniformes), 잉어과(Cyprinidae), 황어속(*Tribolodon*)에 속하는 어류로 대부분이 회유성 어류로 알려져 있지만, 일부 하천이나 호소에 육봉형으로 적응하기도 하는 종이다(Nakamura, 1969). 세계적으로 황어속(*Tribolodon*) 어류는 4종이 분포한다고 알려져 있으며(Watanabe *et al.*, 2018), 우리나라에는 섬진강 등 남해와 동해로 흐르는 대부분의 하천과 기수역, 그리고 연안에 출현하는

*T. hakonensis*와 동해 북부 하천의 기수와 연안에 분포하는 대황어 *Tribolodon brandtii* (Dyobowski) 2종이 분포한다(Jeon and Sakai, 1984; Kim *et al.*, 2005; Choi *et al.*, 2018). 과거 Uchida (1939)는 측선비늘수를 근거로 *T. taczanowskii* (Steindachner) 1종이 분포한다고 보고하였으며, 이를 근거로 Chyung (1977)은 황어를 *T. taczanowskii*로 보고하였다. 이후 국내에 분포하는 황어속 어류에 대한 형태 및 분포지역을 조사하여, 우리나라의 남해와 동해로 흐르는 하천에 분포하는 종은 황어 *T. hakonensis*이라고 확인하였다. 동해북부에서 출현한 새로운 집단이 이미 이전에 보고된 대황어 *T. brandtii*가 분포한다고 보고하였다(Jeon and Sakai, 1984). 그리고 지금까지 사용되었던 대황어의 학명도 “*T. brandtii*”에서 “*T. brandtii*”로 최근 변경하였다(Sakai, 1995; Choi *et al.*, 2018).

저자 직위: 최성국(인턴연구원), 이완옥(연구교수), 홍양기(해양수산연구소), 송미영(해양수산연구소)

*Corresponding author: Mi-Young Song Tel: 82-41-750-1040, E-mail: miysong@korea.kr

황어속 어류는 형태가 유사하여 분류에 어려움이 있지만 두부 측선감각계, 계수 및 계측형질, 혼인색의 차이(Jeon and Sakai, 1984; Sakai, 1995; Atsumi and Koizumi, 2017) 등을 통해 종 동정이 수행되고 있다. 그러나 근연종 간에 잡종이 많이 출현하여 분류학적으로 어려움을 겪고 있으며(Sakai and Hamada, 1985; Atsumi *et al.*, 2018), 외부형태로만 구분하기가 어려워 산란기를 제외하고는 현장에서 바로 분류하기가 어렵다. 특히 2종 이상이 동일한 지역에 분포하거나 어린 미성숙 개체에서는 종의 구분이 어렵다. 따라서 황어속 어류의 많은 연구 중에는 외형보다 전기영동법에 의한 분류(Sakai and Hamada, 1985), mtDNA 등을 이용한 분자계통학적인 연구(Sakai *et al.*, 2002; Sasaki, 2007; Watanabe *et al.*, 2018), 황어의 회유이력 연구(Ishizaki *et al.*, 2009) 등과 같은 다양한 유전형질이나 생태적 다양성에 대한 연구가 최근 많이 이루어지고 있다. 우리나라에 출현하는 황어속 어류에 대한 연구는 황어속 어류의 형태와 분포에 대한 연구(Jeon and Sakai, 1984), 이후에는 *T. hakonensis*의 난 발생 연구와 일부 초기생활사 연구(Lee *et al.*, 1989; Han *et al.*, 1999), 하천 상하류 황어 개체군의 유전학적 연구(Lee *et al.*, 2012)와 최근에 동해로 유입되는 고성 북천의 하구에서 채집된 친어를 이용한 *T. brandtii*의 수온별 난 발생 및 초기생활사, 초기성장에 대한 연구가 이루어졌다(Choi *et al.*, 2018). 어류의 난 발생과 초기 생활사 연구는 종의 특성을 규명하고 근연종과의 분류학적인 유연관계를 밝히기 위한 중요한 기초연구로 알려져 있다(Blaxter, 1974; Balon, 1985; Lee *et al.*, 1989; Lee *et al.*, 2011, 2013). 본 연구는 한반도의 남해와 동해로 흐르는 하천에서 바다와 강을 회유하는 *T. hakonensis* 중에 가장 남서쪽에 흐르는 섬진강에 서식하는 분류군을 산란기에 채집하여 인공 수정시켜 난 발생 및 초기생활사, 초기성장에 대한 연구를 수행하였다. 이를 통해 섬진강에 분포하는 *T. hakonensis*와 다른 수역에 서식하는 황어속 어류의 생물학적 특성을 비교하였다.

재료 및 방법

1. 시험어 확보 및 인공수정

본 실험에 사용된 황어는 2017년 3월 17일과 2019년 3월 25일에 섬진강 하류인 전라남도 구례군 간전면 운천리(E129° 11'54.00"/N36°47'51.48")에서 자망(길이 50 m, 높이 1.5 m, 외망목내경 460 mm, 내망목내경 75 mm)을 이용하여 친어를 채집하였다. 난 발생과 자·치어 관찰은 2017년 채집한 친어 중에 성숙한 암수개체를 선별하여 현장에서 복부를 압박하여 정액 또는 성숙란이 체외로 배출되는 친어를 산소 포장한 후 실험실로 운반하였다. 선별한 친어 중에 가장 상태가 양호한 암컷 1마리의 복부를 압박하여 채란하였고, 채란된 난에 2마리 수컷의 복부를

압착하여 얻은 정액을 각각의 난에 균일하게 섞었으며, 잘 섞인 난과 정액에 0.75% 생리식염수로 1분간 고르게 섞었고, 지하수를 이용하여 여러 차례 세척하여 인공수정을 완료하고 부화수조에 수용하였다. 포란수는 2019년 3월 25일 채집한 암컷 친어 2마리의 성숙란을 계수하였다.

2. 수정란 및 자·치어 사육관리

건식법으로 인공수정한 수정란은 각각 소형 사각 유리수조(632×437×226 mm)에 수온별로 2그룹으로 나누어 사육하였다. 부화 및 자·치어 사육수온은 실험시기의 자연수온인 13±1°C와 일반적인 우리나라 담수어류 산란시기 수온인 20±1°C를 유지하면서 사육 및 관리하였다. 부화된 자어는 난황이 흡수된 후에 brine shrimp (*Artemia* sp.)를 부화하여 공급하였고, 이후에는 치어용 배합사료(Love larva, Japan)를 순차적으로 공급하면서 사육하였다. 후기 자어기까지는 매일 사육수의 1/2씩 환수하였고, 후기 자어기 이후에는 사각 유리수조(200×200×100 cm)에서 사육수를 유수하면서(1회/일 환수) 사육 관리하였다.

3. 난 발생 및 자·치어 관찰

난의 크기는 인공수정 전·후에 20개씩을 3회 무작위로 추출하여 실험현미경하에서 측정하였으며, 난 발생 및 자·치어의 발달단계는 실험현미경(Carl Zeiss, Germany)을 이용하여 6~50배로 관찰하였고, 현미경과 연결된 디지털카메라로 모두 촬영하여 부화단계를 구분하였다. 수정란의 부화단계는 Kimmel *et al.* (1995)에 따라 구분하였으며, 부화 직후부터 부화 120일 이후까지 자·치어는 각각의 단계에 따라 주기적으로 10마리씩 MS-222 (Tricaine methane sulfonate; Syndel Co., Canada)로 마취한 후에 관찰 및 촬영하였다. 초기생활사 결과는 20±1°C를 기준으로 작성하였으며, 부화 초기에는 1일 간격으로 관찰하고 촬영하였지만, 발달 단계에 따라 2~8일 간격으로 관찰 및 전장을 측정하였다. 치어기로 이행된 뒤에는 디지털 버니어 캘리퍼스(Mitutoyo, Japan)를 이용하여 측정하였다. 부화율은 전체 수정란에 대한 부화 자어의 개체수를 백분율로 환산하였으며, 기형률은 부화 5일 후에 기형인 자어를 계수하여 백분율로 측정하였다.

결 과

1. 친어 및 난의 특징

섬진강산 성숙한 황어의 암컷(n=2)은 전장 405, 430 mm, 체중 547.6, 755.5 g이었으며, 수컷(n=3)은 전장 325~400 mm, 체중 355.6~541.3 g으로 암컷이 수컷에 비해 체장과 체중에서 크고 무거웠다(Fig. 1). 포란수(n=2)는 각각 15,300, 17,500개였

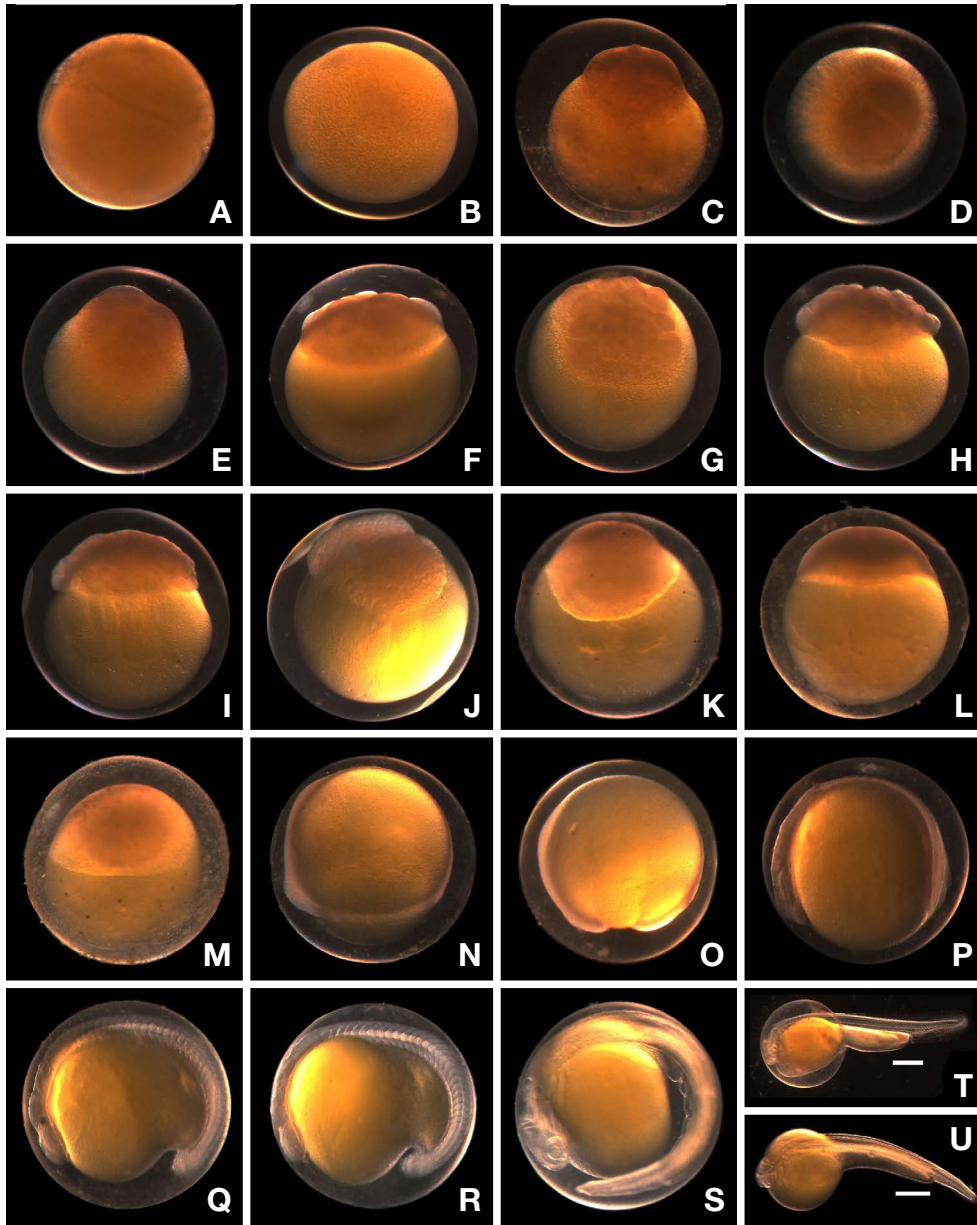


Fig. 1. The egg development of *Tribolodon hakonensis* at $20 \pm 1^\circ\text{C}$. Time required for each developmental stage is shown in Table 1. The bars indicate 1 mm.

고, 성숙란의 크기는 2.36 ± 0.15 ($2.03 \sim 2.69$, $n = 20$) mm이었으며, 수정란의 크기는 2.89 ± 0.07 ($2.79 \sim 2.96$, $n = 20$) mm이었다. 수정 전에 성숙란은 점착성이 전혀 없는 밝은 황색이며, 수정한 후에 물에 세척한 수정란은 약한 점착성을 보이는 구형의 침성란이었다.

2. 난 발생 과정

황어의 성숙란은 수온 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 에서 수정 30분 후에 물을 완전히 흡수하였으며, 크기는 2.89 ± 0.07 ($2.79 \sim 2.96$, $n = 20$) mm

로 팽창하였다(Fig. 1A). 수정 후 2시간이 경과하자 세포질이 동물극(animal pole) 쪽으로 끌려 배반(blastodisc, 1세포기)이 형성되었으며(Fig. 1C), 2세포기는 2시간 30분 후에 배반에 난할이 일어나 형성되었다(Fig. 1D). 4세포기는 3시간 후에 경할로 형성되었고(Fig. 1E), 16세포기는 3시간 40분 후에 경할을 통하여 이루어졌다(Fig. 1F). 32세포기는 4시간 20분 후에(Fig. 1G), 64세포기는 5시간 후에 형성되었으며(Fig. 1H), 상실기(morula, 256 세포기)는 6시간 후에 형성되었고(Fig. 1I), 이후 난할을 계속하여 8시간 후에는 포배기(blastula)가 형성되었다(Fig. 1J,

Table 1. The egg development of *T. hakonensis* at water temperature each other

Developmental stage	Elapsed time (hr:min)		Characters	Fig. 2
	20 ± 1°C	13 ± 1°C		
Zygote period				
Insemination	00:00	00:00	Sperm and egg are inseminated	
Swelling	00:30	00:30	Swelling	A, B
Blastodisc	02:00	—	Blastodisc	C
Cell cleave period				
2 cells	02:30	—	2 blastodisc is cleavage	D
4 cells	03:00	04:00	2-2 array of blastomeres	E
8 cells	—	04:50	2-4 array of blastomeres	
16 cells	03:40	05:30	4-4 array of blastomeres	F
32 cells	04:20	06:00	4-8 array of blastomeres	G
64 cells	05:00	07:30	8-8 array of blastomeres	H
Blastula period				
Morula (256 cells)	06:00	—	16 regular tiers of blastomeres	I
Blastula	08:00	11:45	Flattening produces an elliptical shape	J, K
Gastrula period				
Early gastrulation (30% epiboly)	12:40	18:00	Early gastrulation	L
Middle gastrulation (50% epiboly)	—	29:00	Middle gastrulation	M
Late gastrulation (90% epiboly)	20:40	39:45	Late gastrulation	N
Embryonic period				
Formation of the embryo	—	42:30	Formation of the embryo	O
3~4 myotomes	28:40	52:06	3~4 myotomes, formation of optic vesicles	
7~8 myotomes	31:20	55:00	7~8 myotomes	P
23~24 myotomes	—	65:30	23~24 myotomes, formation of Kupffer's vesicles	
25~27 myotomes	39:50	75:00	25~27 myotomes, disappear Kupffer's vesicles	Q
30~40 myotomes	41:50	—	30~40 myotomes, formation of auditory vesicle	R
>50 myotomes	55:00	105:30	More than 50 myotomes, formation of heart	S
Hatching period	63:00	127:00	Hatching (50%)	T, U

K). 12시간 40분 후에는 낭배기(gastrula)가 형성되어 식물극(vegetal pole) 쪽으로 30%가량 덮기 시작하였으며(Fig. 1L), 20시간 40분 후에는 90% 이상을 덮어 낭배 말기(late gastrulation)에 도달되었다(Fig. 1M). 원구가 폐쇄되고, 배체(embryo)가 뚜렷해지면서, 28시간 40분 후에는 안포(optic vesicle)가 형성되었고, 근절(myotomes)이 3~4개가 형성되었다. 31시간 20분 후에는 7~8개의 근절이 생겼다(Fig. 1P), 39시간 50분 후에는 근절이 25~30개가 생기고(Fig. 1Q), 41시간 50분 후에 꼬리 부분이 난황과 분리되기 시작하여 난내 운동이 시작되었고, 머리 부분에 이포(auditory vesicle)가 형성되었다(Fig. 1R). 55시간 후에는 근절수가 50개 이상으로 증가하였고, 심장이 형성되었으며, 난막 안에서 활발하게 움직이기 시작하였다(Fig. 1S). 수정 후 63시간 후에는 꼬리를 이용하여 난막(chorion)을 뚫고 전체의 50%가 부화하였다(Fig. 1T). 첫 부화는 수정 57시간 후부터 시작하였으며, 68시간 후에 대부분이 부화하였다(Table 1, Fig. 1). 수

온 13°C에서 시험한 그룹은 수정란이 4세포기에 도달하는 데 4시간이 소요되었으며, 64세포기는 7시간 30분에 도달하였고, 포배기는 11시간 45분이 소요되었다. 29시간 후에는 50% epiboly 시기에 도달하고, 42시간 30분 후에는 배체가 형성되었다(Fig. 1O). Kupffer's vesicles은 65시간 30분에 꼬리 부위에 형성되고, 75시간 후에는 25~27개의 근절이 생성되었다. 수정 105시간 30분 후에 심장이 만들어져 박동을 시작하였고, 127시간 후에는 50%의 수정란이 부화가 완성되어 20°C 시험구보다 2배 이상의 시간이 소요되었다(Fig. 1T, U)(Table 1).

섬진강 황어의 수온별 부화율과 기형률은 13 ± 1°C에서 사육한 그룹에서 부화율이 57.70%, 기형률은 7.02%였고, 20 ± 1°C에서 사육한 그룹의 부화율은 49.45%, 기형률은 6.16%로 나타났다. 황어의 난 발생 실험 중, 전체적인 부화율은 53.78%, 기형률은 6.99%였다.

3. 자어와 치어기의 성장

1) 부화 자어

황어의 부화 직후 자어는 전장(total length, TL)은 6.92 ± 0.46 mm ($6.09 \sim 7.60$) ($n=10$)로 부화 자어는 투명하고, 머리 부분에 난황이 위치하고 있으며, 몸통은 약간 굽어진 형태였다. 입과 항문은 열리지 않았으나 형태와 위치가 확실하였고, 꼬리지느러미를 중심으로 등과 배쪽에 막으로 된 지느러미가 있어, 등지느러미와 배지느러미가 구분되지 않고 연결되어 있다. 혈액은 붉은색이지만 투명하고, 난황의 아래쪽(배쪽)에서 심장으로 흐르고 있는 혈관이 육안으로 확인되었고 심장박동이 뚜렷하게 관찰되었다. 이때 자어는 수조 바닥에 몸을 옆으로 누워서 모여 있으며, 외부 자극에 반응하며 가끔씩 움직였다(Fig. 2A).

2) 전기 자어기

부화 1일 후 자어는 전장 7.23 ± 0.52 mm ($n=10$)이었고, 몸통이 일자로 퍼지면서 척삭말단이 일직선의 형태를 가졌다. 가슴지느러미 기초의 원기가 나타나고, 난황의 심장 부분은 빨간색으로 침착되었으며, 외부 자극에 활발히 움직였다.

3) 중기 자어기

부화 2일 후는 전장 10.17 ± 0.81 mm ($n=10$)로 자랐으며, 척삭말단 부분이 위쪽으로 굴곡이 나타났다. 눈의 안구는 검게 착색되기 시작하였다(Fig. 2B). 부화 3일 후에는 전장 11.04 ± 1.22 mm ($n=10$)로 자랐고, 흑색 색소포(melanophore)는 머리 부분에서 등으로 나타나기 시작하였다. 심장의 혈액은 꼬리 부분까지 흐름이 선명하게 관찰되었고, 가슴지느러미는 안구의 약 1/2 크기로 형성되었다. 입은 확실하게 관찰되었지만 먹이를 섭식하지는 않았다. 부화 4일 후에 전장 11.67 ± 1.45 mm ($n=10$)로 성장하였고, 머리 부분에서 시작한 흑색 색소포는 등을 따라 꼬리 부분까지 형성되었다. 가슴지느러미는 눈의 직경과 같은 크기로 발달되어 움직임이 활발하였고, 아가미가 열리고 아가미 운동을 시작하였다. 자어는 실험 수조 내에서 간혹 수면 위까지 유평하기 시작하였다(Fig. 2C). 부화 5일 후, 자어는 전장 12.14 ± 1.04 mm ($n=10$)로 자랐고, 부레가 난황 위쪽(등쪽 부분)으로 기포 형태로 관찰되었다. 항문까지 소화관이 발달하여 육안으로도 확인되었지만 항문은 열리지 않았다. 부화 6일 후에는 전장 12.57 ± 0.49 mm ($n=10$)로 성장하였다. 꼬리지느러미는 10~15개의 기초가 완성되었다(Fig. 2D). 부화 7일 후는 전장 12.65 ± 0.68 mm ($n=10$)이었고, 꼬리지느러미 기초는 16~17개가 확인되었고, 등지느러미가 만들어지는 위치에 원기가 확인되었다. 소화관의 운동이 활발하고, 가슴지느러미 기초는 주름 형태로 불분명하게 나타난다. 배합사료를 제공한 결과, 먹이를 섭식하는 개체가 확인되어, 배합사료와 brine shrimp (*Artemia* sp.)를 공급하였다(Fig. 2E).

4) 후기 자어기

부화 8일 후에는 전장 13.16 ± 1.4 mm ($n=10$)이고, 꼬리지느러미 기초는 18~19개로 발달하였고, 자어의 움직임은 매우 활발하였다. 부화 9일 후는 전장 13.5 ± 0.47 mm ($n=10$)이고, 흑색 색소포는 머리 부분에서 등과 꼬리지느러미까지 발달되었고, 측면에도 3열로 분포하였다. 꼬리지느러미 기초는 20개 내외로 형성되었다. 부레가 2개로 나누어졌으며, 먹이를 급식하면 대부분의 자어들이 먹이를 섭식하였다. 부화 10일 후에는 전장이 13.75 ± 0.67 mm ($n=10$)이었고, 꼬리지느러미의 기초는 20개 이상으로 관찰되며, 꼬리지느러미의 중앙 부위가 두 갈래로 갈라지기 시작하였다(Fig. 2F). 부화 14일 후에는 전장 14.37 ± 0.66 mm ($n=10$)로 자라고, 꼬리지느러미 기초의 수는 20~21개이며 등지느러미 기초의 수는 6(7)개로 형성되었다(Fig. 2G). 부화 18일 후에는 전장 16.84 ± 0.88 mm ($n=10$)이었고, 꼬리지느러미 기초의 수는 21~22개이고, 등지느러미 기초의 수는 8~9개, 뒷지느러미 기초의 수는 8~9개, 뒷지느러미 기초의 수는 5~6개가 형성되었지만, 각각의 지느러미들은 대부분이 막질의 형태로 꼬리지느러미와 연결되어 있다(Fig. 2H). 부화 24일 후에는 전장 18.35 ± 0.74 mm ($n=10$)로 성장하였고, 꼬리지느러미 기초의 수는 24~25개이고, 등지느러미 기초는 9개로 완성되었다. 가슴지느러미 기초의 수는 6개였고, 뒷지느러미 기초의 수도 9개였다. 꼬리지느러미와 연결되었던 대부분의 막질은 퇴화되었고, 완전한 뒷지느러미 형태를 가지게 되었다. 다만 복부에 있는 막질은 불완전하게 배지느러미의 원기가 확인되었다(Fig. 2I). 부화 28일 후에는 전장이 20.17 ± 2.98 mm ($n=10$)이었고, 꼬리지느러미 기초는 30개 내외였고, 등지느러미 기초의 수도 9개였다. 뒷지느러미와 가슴지느러미 기초의 수도 완성되었다. 배지느러미 기초의 수는 7개가 확인되었지만 막질과 분리되지 않았으며, 흑색 색소포는 등쪽으로 밀집되어 있으며, 몸 전체에도 균일하게 분포하였다(Fig. 2J).

5) 치어기

부화 40일 후에는 전장 26.99 ± 1.82 mm ($n=10$)로 성장하였고, 배지느러미의 기초가 8개로 모든 지느러미 기초가 정수에 도달하여 치어기로 이행하였다. 배지느러미에서 항문까지 막질이 일부 남아있으나, 꼬리지느러미 일부의 흔적적인 막질을 제외하고 대부분이 퇴화되었다(Fig. 2L). 부화 기간 치어들은 수온과 먹이섭식에 따라 성장의 차이가 나타나는데, 특히 이 시기 이후에는 형태적인 차이가 크지 않지만 전장의 성장 차이를 보였다(Fig. 2M). 부화 61일 후에는 전장 37.68 ± 2.72 mm ($n=10$)까지 성장하였고, 위쪽(등쪽)은 머리부터 꼬리까지 흑색 색소포의 분포가 더 조밀하였으며, 대부분 중층에서의 활발히 유평하였다.

6) 자·치어기 성장

황어의 자·치어기 성장은 수온 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 에서 사육한 결과, 부

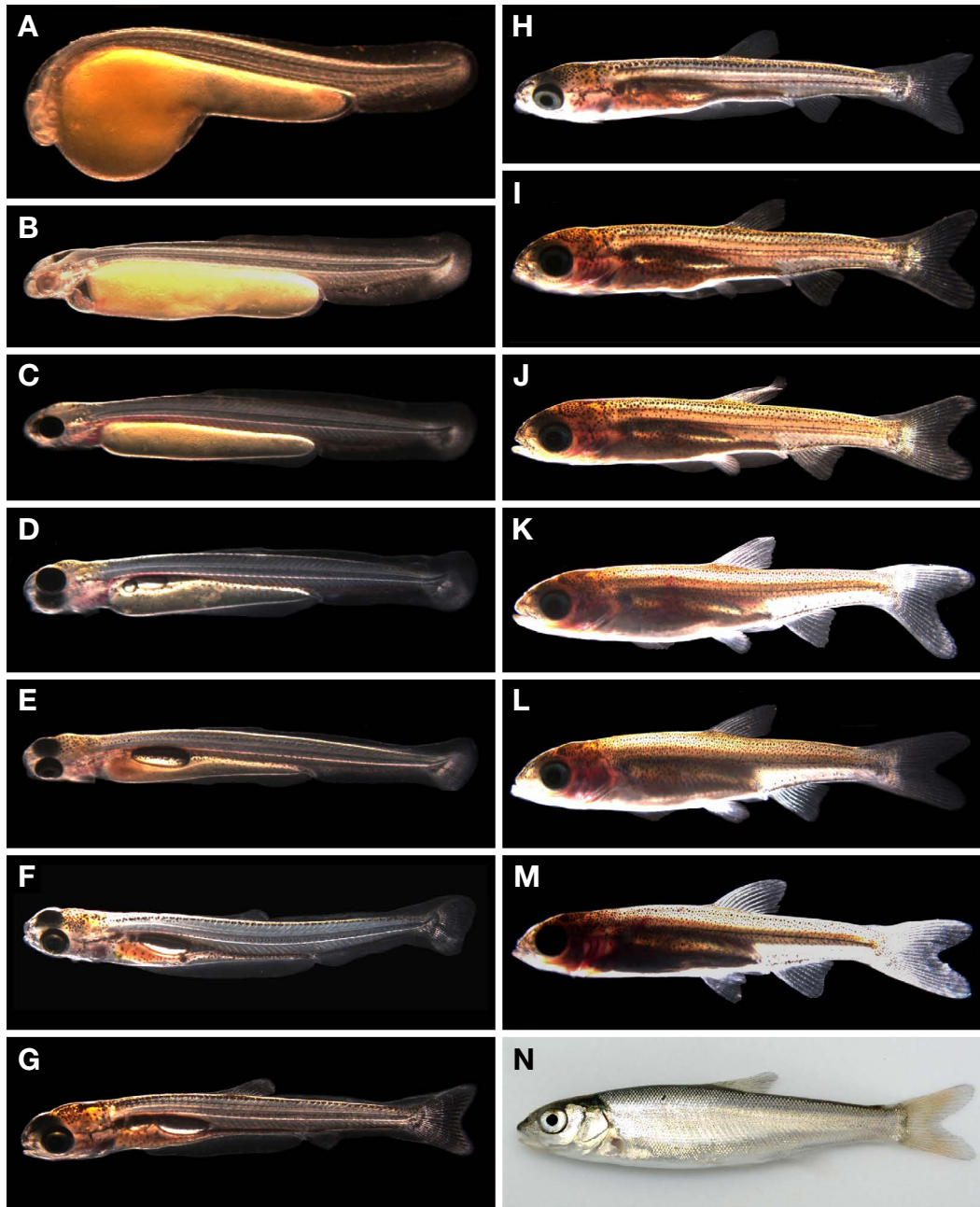


Fig. 2. Larva and juvenile development of *Tribolodon hakonensis* at $20 \pm 1^\circ\text{C}$. A: Newly hatched prelarva, 6.95 mm TL; B: 2 days after hatching, 10.24 mm TL; C: 4 days after hatching, 11.77 mm TL; D: 6 days after hatching, 12.63 mm TL; E: 7 days after hatching, 13.22 mm TL; F: Post-larva, 10 days after hatching, 14.12 mm TL; G: 14 days after hatching, 14.86 mm TL; H: 18 days after hatching, 16.65 mm TL; I: 24 days after hatching, 18.37 mm TL; J: 28 days after hatching, 20.11 mm TL; K: 34 days after hatching, 23.61 mm TL; L: Juvenile, 40 days after hatching, 26.89 mm TL; M: 48 days after hatching, 28.17 mm TL; N: 137 days after hatching, 77.3 mm TL.

화 직후 자어의 크기가 전장 6.92 ± 0.46 mm (6.09~7.60 mm) ($n = 10$)이었고, 10일 후에는 전장 13.75 ± 0.37 mm ($n = 10$)로 성장하였으며, 30일 후에는 전장 20.95 ± 2.07 mm ($n = 10$), 61일 후에는 전장 37.68 ± 2.72 mm ($n = 10$), 137일 후에는 72.63 ± 10.7 mm ($n = 10$)로 성장하였다(Fig. 2N).

고찰

황어 *T. hakonensis*는 일본 전 수역, 러시아의 연해주, 한국의 동해와 남해로 흐르는 하천과 기수, 연안에 널리 분포하는 육봉형 및 강하 회유종이다(Watanabe *et al.*, 2018). 섬진강 하류에서 채집한 *T. hakonensis* 중에 산란 직전인 친어를 채집하여 포란

수를 확인하였는데, 암컷에서 얻은 성숙란의 수는 약 17,522개(♀ 430 mm TL, 360 mm SL, 755.5 g BW)였다. *T. hakonensis*의 포란수는 친어의 크기에 따라 큰 차이를 보였으며, 일본의 경우 Tama River (多摩川)에서 723~5,981개(84.7~134.8 mm TL), Chikuma River (千曲川)는 6,000개 및 6,780개(202.1 및 206.0 mm TL), Biwa Lake (琵琶湖)에서는 약 5,000~15,000개(약 250~290 mm TL)의 알을 가지는 것으로 보고하였다(Nakamura, 1969). 황어속 *T. brandtii*의 경우 강원도 고성에서 채집된 친어의 포란수 34,251개(♀ 480 mm TL, 410 mm SL, 1443.2 g BW), 일본의 경우는 3~5만개(350~410 mm TL)를 가지고 있어서(Nakamura 1969) 섬진강 수계의 *T. hakonensis*와는 크기와 포란수에서 차이가 있었다(Choi *et al.*, 2018) (Table 2). 특히 황어의 크기는 국내뿐 아니라 일본에서도 350 mm 이상 기록되어 있지 않은데, 국내에서 기록된 황어의 전장은 150~200 mm (Kim and Park, 2002), 200~300 mm (Chae *et al.*, 2019), 98.6~234.5 mm (Han *et al.*, 1999) 등으로 알려져 있고, 일본에서도 전국적으로 분포하지만 크기는 전장 300 mm (Kawanabe and Mizuno, 1989), 84.7~290 mm (Nakamura, 1969), 233.4~309.0 mm (Sakai, 1990) 등이었다. 특히 일본에서는 2가지 생태형이 기록되어 있는데, 그중에 육봉형은 200~250 mm를 넘지 않고, 기수에 서식하는 강하 회유형도 전장이 300~350 mm로 알려져 있다(Nakamura, 1969). 그러나 본 연구에서 친어로 사용한 섬진강산 황어의 크기가 전장 400 mm(♂), 430 mm(♀)로 지금까지 알려진 황어의 크기보다 매우 크고, 특히 동해로 유입되는 하천에서 채집되는 황어보다 더 크고, 산란기에 혼인색이 더 진한 황색을 보이고 있어, 이에 대한 추후 검토가 필요하다고 판단된다(Fig. 3). 일본에서는 황어의 혼인색이 집단별로 차이가 있으며, 생태적인 특성에 따라 상악과 하악의 차이와 혼인색, 측선린의 변이가 있음을 기록하였고(Nakamura, 1969), 혼인색이 지역별 개체군의 변이뿐 아니라 종내 또는 종별 변이가 있는 것을 확인하였으며, 러시아산 황어속 어류들과도 비교하여(Atsumi and Koizumi, 2017), 우리나라에서도 추후 황어속 어류의 혼인

색 차이가 종별 변이인지 별도의 새로운 분류군인지에 대한 검토가 필요하다고 판단된다.

*T. hakonensis*의 성숙란 크기는 2.36 ± 0.15 mm (2.03~2.69 mm)로 대황어 *T. brandtii*의 1.92 ± 0.18 mm (1.31~2.20 mm)보다 크고(Choi *et al.*, 2018), 수정 30분 후에 물을 흡수한 수정란의 크기도 황어가 2.89 ± 0.07 mm (2.79~2.96 mm)이고 대황어는 2.43 ± 0.06 mm (2.36~2.58 mm)로 유의한 차이(*t*-test, *n* = 10)를 보였다. 이는 일본에서 황어와 대황어의 성숙란의 직경이 1.8~2.0 mm로 같다고 하였고, 수정란은 2.5~2.6 mm로 기록하고 있어 우리나라의 대황어의 난과 비슷한 결과를 보였다(Nakamura, 1969). 그러나 국내에서 Han *et al.* (1999)은 황어의 수정란의 직경이 2.70~3.20 mm (평균 3.00 mm), Lee *et al.* (1989)의 2.5~3.1 mm라고 보고한 결과와 비슷하였지만, 일본의 Nakamura (1969)의 결과와는 차이를 보였다.

황어의 난 발생 시간을 확인하기 위하여 각각 $13 \pm 1^\circ\text{C}$ 와 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 에서 부화 및 사육 관리하였으며, 이들의 부화 시간은 2배 이상 차이를 보였는데, 산란기의 자연수온($13 \pm 1^\circ\text{C}$)과 유사한 수온에서는 127시간이 소요되었지만 이보다 높은 수온($20 \pm 1^\circ\text{C}$)에서는 63시간 만에 50%의 개체가 부화가 완료되었다. 이러한 수온에 따른 차이는 모든 황어속 어류의 초기생활사에서 일반적이지만 국내에 지금까지 알려진 $13\sim 15^\circ\text{C}$ 에서 150시간(Lee *et al.*, 1989), $10.05\sim 11.50^\circ\text{C}$ 에서 312시간(Han *et al.*, 1999)이 소요되었다는 결과와 비교하여 매우 빠른 부화 시간이었다. 그러나 일본에서 $15\sim 20^\circ\text{C}$ 에서 80시간(Kanoh, 1950), $11.0\sim 17.0^\circ\text{C}$ 에서 120시간 걸린다고 보고한 결과와 비교하여도 빠른 부화 시간이 소요되었다. 지금까지 황어의 초기 생활사에 대한 실험들은 부화 수온을 관리하지 않고, 실험이 이루어지는 시기의 자연적인 수온변화가 이루어지는 사육수를 사용하여 이러한 차이를 보이고 있어 추후 초기생활사 연구에서는 사육수온을 일정하게 유지하고 부화 실험을 수행하는 것이 필요하다고 판단된다(Table 3). 특히 대량생산을 위한 부화 및 자치어 사육 실험은 일정한 사육수온의 관리가 필요하였다. 최근 사육



Fig. 3. The nuptial coloration of adult male of *Tribolodon hakonensis* in Seomjin River, Korea (Photograph by Cho, Sung-Jang).

Table 2. Comparison of incubation time (hr:min) and embryo developmental stages of genus *Tribolodon* from Korea and Japan

Developmental stage	Japan						Korea			This study	Fig. 1***
	Reference	Kanoh (1950)	Nakamura (1969)	Katsura <i>et al.</i> (1995)	Lee <i>et al.</i> (1989)	Han <i>et al.</i> (1999)	Choi <i>et al.</i> (2018)				
	<i>T. hakonenis</i>	<i>T. hakonenis</i>	<i>T. taczanowskii</i> *	<i>T. sp.**</i> (ukekuchi-ugui)	<i>T. hakonenis</i>	<i>T. hakonenis</i>	<i>T. brandtii</i>	<i>T. hakonenis</i>	<i>T. hakonenis</i>		
		15~20°C	11.0~17.0°C	11.0~17.0°C	11.7°C	13~15°C	10.05~11.50°C	20±1°C	13±1°C	20±1°C	13±1°C
Zygote period											
Insemination		00:00	00:00	00:00	00:00	00:00	00:00	00:00	00:00	00:00	00:00
Swelling											
Blastodisc											
Cell cleave period											
2 cells		02:00		04:00	04:00	02:00	2:00	02:00	3:30	02:30	—
4 cells		02:20	03:30	03:30	05:00	03:00	03:00~04:00	02:30	4:00	03:00	4:00
8 cells		02:50		06:00	06:00	04:00	05:30	03:00	5:00	—	4:50
16 cells		03:30		06:50~07:00	06:50~07:00	05:00		03:30	6:30	03:40	5:30
32 cells		04:00		08:00~09:00	08:00~09:00		09:30~10:00	04:00	8:00	04:20	6:00
64 cells		05:30						05:00	9:00	05:00	7:30
Blastula period											
Morula (256 cells)		07:30	10:00	09:30	11:50~12:50	11:00	13:30	06:00	10:00	06:00	—
Blastula		08:40				35:00	44:00~45:00	08:00	11:30	08:00	11:45
Gastrula period											
Early gastrulation (30% epiboly)		21:00	20:00				55:00	12:00	18:30	12:40	18:00
Early gastrulation (50% epiboly)		24:30			22:00			16:30	32:30	—	29:00
Late gastrulation (90% epiboly)		26:10			53:00			20:30	40:00	20:40	39:45
Embryonic period											
Formation of the embryo		29:10	50:00	52:00	72:00	54:00	90:00	21:30	41:00	—	42:30
3~4 myotomes								24:00	49:00	28:40	52:06
8~9 myotomes		42:00			77:00		105:00	26:00	54:00	31:20	55:00
23~24 myotomes		56:10	72:00	72:00	82:00		145:00	33:00	68:00	—	65:30
28~30 myotomes		56:10	78:00	79:30	102:00		250:00~280:00	36:00	73:20	41:50	—
> 50 myotomes		75:30			140:00		300:00	47:30	99:00	55:00	105:30
Hatching period (50%)		80:00	120:00	120:00	144:00~192:00	150:00	312:00	60:00	120:00	63:00	127:00

T. brandtii*, *T. nakamurai*, ***Egg development photographs (Fig. 1) of *T. hakonenis*

Table 3. Comparison of egg and larva development characteristics in genus *Tribolodon* from Korea and Japan

Developmental stage	Japan						Korea		
	Kanoh (1950)	Katsura et al. (1995)	Nakamura (1969)	Sakai (1990)	Lee et al. (1989)	Han et al. (1999)	Choi et al. (2018)	This study	
	<i>T. hakonensis</i>	<i>T. sp.*</i> (ukekuchi-ugui)	<i>T. hakonensis</i>	<i>T. hakonensis</i>	<i>T. hakonensis</i>	<i>T. hakonensis</i>	<i>T. brandtii</i>	<i>T. hakonensis</i>	
Total length of parent fish (mm)	250~300	♀(1) 461 ♂(2) 433, 458	1) 84.7~134.8*** 2) 202.1, 206.0 3) 250~290	♀(1) 309.0 ♂(2) 280.2, 233.4	—	98.6~234.5	♀(1) 480 ♂(2) 435, 480	♀(2) 405, 430 ♂(3) 325~400	
Body weight of parent fish (g)	—	♀(1) 1,500 ♂(2) 1,250, 1,450	—	—	—	—	♀(1) 1,443.2 ♂(2) 1,011.2, 1,251.3	♀(2) 547.6~755.5 ♂(3) 355.6~541.3	
Fecundity	10,000~15,000	—	1) 723~5,981 2) 6,000~6,780 3) 5,000~15,000	—	—	—	34,200	15,300, 17,500	
Egg diameter (mm)	2.5	2.00~2.20 (mean 2.09)	1.8~2.0	—	2.5~3.1	2.70~3.20 (mean 3.00)	1.9±0.2 mm (1.3~2.2)	2.36±0.15 mm (2.03~2.69)	
Spawned eggs (mm)	2.7	2.20~2.50 (mean 2.36)	2.5~2.6	—	—	—	2.4±0.2 mm (2.3~2.6)	2.89±0.07 mm (2.79~2.96)	
Temperature (°C)	15~20	11.7	11.0~17.0	11.0~17.0	13~15	10.05~11.50 (mean 10.60)	20±1°C	20±1°C	13±1°C
Time of hatching (hr:min)	80:00	144:00~192:00	120:00	5 days	140:00~160:00 (mean 150:00)	312:00	60:00	120:00	63:00
Hatching size (mm)	6.5	5.8~8.2 (mean 6.7)	7.0	6.5~6.8 (mean 6.7)	—	6.35~6.87 (mean 6.65)	6.4±0.4 (5.3~6.9)	6.1±0.2 (5.4~6.4)	6.92±0.46 (6.09~7.60)
Days until post larva	—	13 days	13 days	18 days	—	15~16 days	11 days	20 days	8 days
Days until juvenile	—	60 days	60 days	28 days	—	43~45 days	46 days	>70 days	40 days

T. nakamurai*, *T. brandtii*, ***1) Tama River, 2) Chikuma River, 3) Biwa Lake

수온을 일정하게 유지하면서 수행한 대황어의 난 발생 및 초기 사육 시험에서 본 실험과 같은 사육수온을 유지하였을 때 13±1°C에서는 120시간, 20±1°C에서는 60시간이 소요된다고 하여 본 실험의 결과와 유사하였지만 조금 빠른 부화 시간을 보였다(Choi *et al.*, 2018). 이는 수정란의 크기가 황어보다 작은 것과 연관되어 부화 시간은 난의 크기에 영향을 받는 것으로 확인되었다(Tables 2, 3). 또한 수정란의 크기에 따라 부화 시간뿐 아니라 부화 자어의 크기도 차이를 보이는데, 황어는 부화 직후 자어 크기가 13±1°C에서 부화 관리한 자어는 7.17±0.32 mm (6.76~7.68, n=10), 20±1°C에서 관리한 자어는 6.92±0.46 mm (6.09~7.60, n=10)로 대황어의 자어 크기가 13±1°C에서 관리한 자어는 6.1±0.2 mm (5.4~6.4, n=10)이고, 20±1°C에서 부화 관리한 부화 직후 자어는 6.4±0.4 mm (5.3~6.9, n=10)이었던 것과 비교하여 부화 직후 자어 크기에서 황어가 더 컸다(Table 3). 일본의 황어의 경우는 부화 자어의 크기가 6.5 mm (Kanoh, 1950), 7.0 mm (Nakamura, 1969), 6.5~6.8 mm (평균 6.7 mm) (Sakai, 1990)로, 섬진강 황어로 부화 시험한 Han *et al.* (1999)의 6.35~6.87 mm (평균 6.65 mm) 결과와 같이 본 실험에 사용된 황어 자어의 크기는 차이가 있었다. 부화된 자어의 초기 성장을 비교하면 자연수온(10.05~11.50°C)에서 사육한 결과 후기 자어기까지 15~16일이 소요되고, 치어기는 43~45일에 도달하였다(Han, *et al.*, 1999). 일본에서는 자연수온(11.0~17.0°C)에서 사육하여 전기 자어기는 13일이 소요되었고, 치어기는 60일이 소요되었고(Nakamura, 1969), 14.8~20.5°C에서는 전기 자어기에 18일에 도달하고 28일에 치어기로 이행되었다(Sakai, 1990). 이러한 결과는 본 연구에서 13±1°C에서 사육하면 전기 부화 자어까지 21일이 소요되었고, 치어기에는 70일에 도달하였으며, 20±1°C에서는 전기 부화 자어에 8일, 치어기는 40일에 도달하는 것과 비교하면 Sakai (1990)을 제외하고 모두 자연수온과 20°C로 수온을 높여 사육한 결과 사이로 사육수온이 부화 후 자치어의 성장에 절대적인 조건임을 알 수 있다(Table 2).

이러한 결과는 대황어에서도 비슷한 결과를 보여주었는데, 부화 자어의 크기가 작은 대황어가 후기 부화 자어와 치어기에 도달하는 데 더 많은 시간이 소요되었고, 부화 자어의 크기가 큰 황어가 더 빨리 자라는 것을 알 수 있었지만, 사육수온이 13°C에서는 부화 후기 자어와 치어에 도달하는 시간이 큰 차이를 보이지 않았다(Choi *et al.*, 2018) (Table 2). 황어의 초기사육 실험 결과에서도 대황어보다 성장이 빠르고, 전장도 큰 것을 알 수 있었는데, 20°C에서 사육한 결과 후기 자어기에 도달한 부화 10일 후에 전장이 13.75±0.67 mm (n=10)로 자랐지만, 대황어는 전장이 11.7±0.2 mm로 성장에서 차이를 보였다. 한편 치어기가 완성된 40일 후에 전장 26.99±1.82 mm (n=10)로 성장하였지만, 대황어는 치어기에 도달한 46일 후에 19.6±2.7 mm로 자라 성장의 차이가 커졌다(Choi *et al.*, 2018). 61일 후에는

전장 37.68±2.72 mm (n=10), 137일 후에는 72.63±10.7 mm (n=10)로 성장하였는데 이러한 성장은 일본산 황어의 초기 성장 결과 2개월 사육 후에 전장이 22.5 mm이고, 5개월 사육 후에 33.2 mm까지 성장한다고 한 결과보다 매우 빠른 것을 알 수 있다(Nakamura, 1969). 또한 비슷한 수온으로 사육한 대황어에서 부화 125일 후에 54.9±15.8 mm로 성장하고, 부화 236일 후에 62.2±17.1 mm로 성장한 결과와 비교하여도 매우 빠른 성장을 보였는데(Choi *et al.*, 2018), 이는 황어속 어류들의 종 및 집단 간 알의 크기, 부화 직후 자어의 크기가 초기성장에 많은 영향을 주고 있음을 보여주었고, 이러한 결과는 일본산 황어와 우리나라 섬진강산 황어의 차이에 대한 분류학적 검토가 필요함을 알 수 있었다. 특히 일본에서 성장은 서식처에 따라 차이가 있음을 보고하였는데, 상류에서 산란하는 집단은 성장이 느리고 성어의 크기도 작으며, 하류지역에 산란하거나 강하 회유하는 집단에서 성장도 빠르고 크기도 대형에 도달한다고 하였고, 호소에 서식하는 집단은 중간적인 성장과 성어의 크기를 보여준다. 상류에 서식하는 Tama River (多摩川)의 경우 1년에 전장이 40~60 mm, 2년생이 100~150 mm까지 성장하고, 성숙하며 전장 300 mm 이상 자라는 개체는 없지만, Oirase River (奥入瀬川)에 서식하는 개체는 친어의 크기가 3년 이상이고 전장이 300~400 mm이며, 호소인 Biwa Lake에 서식하는 황어는 1년생이 전장 70~100 mm, 2년생은 150~200 mm, 3년생은 250~300 mm까지 자라 성숙하여 산란에 참여한다고 한 결과(Nakamura, 1969)와 비교하여 강하 회유하는 섬진강산 황어의 친어의 크기가 450 mm 이상 자라는 것과 혼인색의 차이에 대한 추후 연구가 필요하다고 판단된다(Table 3).

요 약

섬진강에서 채집한 황어 *Tribolodon hakonensis*의 난 발생과 초기생활사를 연구하였다. 건식법으로 수정한 수정란은 평균 2.89 mm (2.79~2.96)이고, 난황이 황색이며, 약한 점착성을 가지는 구형의 침성란이었다. 부화 50%를 기준으로 수온 20°C에서 63시간에 부화가 완성되었으며, 자어의 크기는 6.92 mm (6.09~7.60)이었다. 부화 8일 후 전장 13.75±0.67 mm (n=10)로 성장하고, 난황이 완전히 흡수되고 입과 항문이 열린 후기 자어기에 도달하였다. 부화 40일 후에는 전장 26.99±1.82 mm (n=10)로 성장하였고, 모든 지느러미는 분리되고, 기초수가 완성되어 치어기에 도달하였다. 부화 137일 후에는 72.63±10.7 mm (n=10)로 성장하였으며, 체형, 색 그리고 행동이 성어와 유사하였다. 황어속 어류들의 종 및 집단 간 알의 크기, 부화 직후 자어의 크기가 초기성장에 많은 영향을 주었고, 수온에 따른 수정란의 부화 시간과 자어의 성장속도에 차이가 나타났다.

사 사

국립수산과학원 수산시험연구사업(R2021036) 지원으로 수행된 연구입니다. 현장조사 및 사육에 도움을 주신 분들과 세심하게 검토해 주신 세 분의 심사위원께 감사드립니다.

REFERENCES

- Atsumi, K. and I. Koizumi. 2017. Web image search revealed large-scale variations in breeding season and nuptial coloration in a mutually ornamented fish, *Tribolodon hakonensis*. *Ecol. Res.*, 32: 567-578. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1466-z>.
- Atsumi, K., K. Nomoto, Y. Machida, M. Ichimura and I. Koizumi. 2018. No reduction of hatching rates among F1 hybrids of naturally hybridizing three Far Eastern daces, genus *Tribolodon* (Cypriniformes, Cyprinidae). *Ichthyol. Res.*, 65: 165-167. <https://doi.org/10.1007/s10228-017-0588-1>.
- Balon, E.K. 1985. The theory of saltatory ontogeny and life history models revisited. In: Balon, E.K. (ed.), *Early Life Histories of Fishes: New developmental, ecological and evolutionary perspective*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp. 13-30.
- Blaxter, J.H.S. 1974. *The early life history of fish*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, Germany, 765pp.
- Chae, B.S., H.B. Song and J.Y. Park. 2019. *A field guide to the freshwater fishes of Korea*. LG Evergreen Foundation, Seoul, Korea, 356pp.
- Choi, S.K., Y.K. Hong, S.H. Song, K.H. Kim, M.Y. Song and W.O. Lee. 2018. Egg development and early life history of the *Tribolodon branditii* from the Korean Peninsula. *Korean J. Ichthyol.*, 30: 18-26.
- Chyung, M.K. 1977. *The fishes of Korea*. Ilji-sa, Seoul, Korea, pp. 180-181.
- Han, K.H., K.B. Seong, J.T. Park, J.K. Cho, B.Y. Noh and S.H. Oh. 1999. Seedling production of sea rundace, *Tribolodon hakonensis*. 1. Spawning behavior and early life history. *Journal of Research Institute of Industrial Technology and Regional Development Yosu National University*, 8: 245-251.
- Jeon, S.R. and H. Sakai. 1984. On the distribution and revision of genus *Tribolodon* (Cyprinidae) from Korea. *Korean J. Limnol.*, 17: 11-21.
- Kanoh, Y. 1950. Eine Einführung in die frühe Entwicklungsgeschichte des japanischen Alands, *Tribolodon hakuensis hakuensis* (Günther) bis zum Ausschlüpfen (mit Zusammenfaassung). *Jpn. J. Ichthyol.*, 1: 116-126.
- Kawanabe, H. and N. Mizuno. 1989. *Freshwater Fishes of Japan*. Yama-kei Publishers Co., Ltd, Tokyo, Japan, 720pp.
- Kim, I.S. and J.Y. Park. 2002. *Freshwater fishes of Korea*. Kyohak Publishing Co., Ltd, Seoul, Korea, 466pp.
- Kim, I.S., Y. Choi, C.L. Lee, Y.J. Lee, B.J. Kim and J.H. Kim. 2005. *Illustrated book of Korean fishes*. Kyohak Publishing Co. Ltd., Seoul, Korea, 615pp.
- Kimmel, C.B., W.W. Ballard, S.R. Kimmel, B. Ullmann and T.F. Schilling. 1995. Stages of embryonic development of the zebrafish. *Dev. Dyn.*, 203: 253-310. <https://doi.org/10.1002/aja.1002030302>.
- Lee, G.Y., S.I. Jang, H.W. Park, H. Ryu and J.N. So. 1989. Isozyme patterns in the ontogenic stage and adult tissues of the dace, *Tribolodon hakonensis* by electrophoresis. *Korean J. Genetics*, 11: 73-86.
- Lee, S.A., W.O. Lee and H.Y. Suk. 2012. Genetic differentiation between up- and downstream populations of *Tribolodon hakonensis* (Pisces: Cyprinidae). *Kor. J. Env. Eco.*, 26: 475-483.
- Lee, W.O., K.H. Kim, J.M. Back and M.Y. Song. 2013. Egg development and early life history of *Zacco koreanus* (Pisces: Cyprinidae). *Korean J. Ichthyol.*, 25: 200-207.
- Lee, W.O., K.H. Kim, J.M. Back, Y.J. Kang, H.J. Jeon and C.H. Kim. 2011. Embryonic development and early life history of the northern loach, *Cobitis pacifica* (Pisces: Cobitidae). *Korean J. Limnol.*, 44: 1-8.
- Nakamura, M. 1969. *Cyprinid fishes of Japan: studies on the life history of cyprinid fishes of Japan*. Res. Inst. for Natural Resources, Tyoko, Japan, 455pp.
- Sakai, H. 1990. Larval developmental intervals in *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae). *Jpn. J. Ichthyol.*, 37: 17-28.
- Sakai, H. 1995. Life-history and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 42: 1-98.
- Sakai, H., A. Goto and S.R. Jeon. 2002. Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan. *Zool. Sci.*, 19: 1291-1303. <https://doi.org/10.2108/zsj.19.1291>.
- Sakai, H. and K. Hamada. 1985. Electrophoretic discrimination of *Tribolodon* species (Cyprinidae) and the occurrence of their hybrids. *Jpn. J. Ichthyol.*, 32: 216-224.
- Sasaki, T., Y.P. Kartavtsev, S.N. Chiba, T. Uematsu, V.V. Sviridov and N. Hanzawa. 2007. Genetic divergence and phylogenetic independence of far eastern species in subfamily Leuciscinae (Pisces: Cyprinidae) inferred from mitochondrial DNA analyses. *Genes Genet. Syst.*, 82: 329-340. <https://doi.org/10.1266/ggs.82.329>.
- Uchida, K. 1939. The fishes of Tyosen. Part 1. Nematognathi, Eventhognathi. *Bull. Fish. Exp. Sat. Gov. Gener. Tyosen*, 6: 399-458.
- Watanabe, K., H. Sakai, T. Sanada and M. Nishida. 2018. Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae). *Ichthyol. Res.*, 65: 383-397. <https://doi.org/10.1007/s10228-018-0624-9>.