KOREAN JOURNAL OF ICHTHYOLOGY, Vol. 35, No. 1, 20-29, February 2023
ISSN: 1225-8598 (Print), 2288-3371 (Online). DOI: https://doi.org/10.35399/ISK.35.1.3

Received: December 20, 2022
Revised: January 25, 2023
Accepted: February 16, 2023

북한강 지류 상천천에 서식하는 대륙종개 *Barbatula nuda* (Nemacheilidae)의 산란특성과 수조 내 산란행동

*곽영호 · 김정배 · 송하윤**

국립수산과학원 중앙내수면연구소

Spawning Behavior and Characteristics of Siberian Stone Loach, *Barbatula nuda* (Nemacheilidae) in Sangcheoncheon Stream, a Tributary of Bukhangang River, Korea ***by Yeong-Ho Kwak, Jeong Bae Kim and Ha-Yoon Song**** (Inland Fisheries Research Institute, National Institute of Fisheries Science, Geumsan 32762, Republic of Korea)

ABSTRACT In order to identify the spawning characteristics of *Barbatula nuda*, seven surveys were conducted from March to May 2021 in the Sangcheoncheon Stream, a tributary of the Bukhangang River, Korea. During the survey period, 890 individuals were collected, and the sex ratio of female to male was 1 : 1.34. *B. nuda* spawned 15 March to 24 April, when temperature was 12~15.7°C. Total length of the individual with minimum maturity was 56.7 mm, and it was a 1-year-old. Spawning was observed from individuals with a total length of 80.5 mm more, and it was 2-year-old. The total length at 50% group maturity was 67.2 mm. As a result of injecting 10 IU/g of HCG hormone into *B. nuda*, about 15 hours later, spawning behavior in which the male wrapped around the body of the female in a circle was observed. After spawning, females and males rested, and fertilized eggs were feed by individuals not participating in spawning.

Key words: Spawning behavior, group maturity, Sangcheoncheon Stream, *Barbatula nuda*

서 론

어류는 척추동물 중 절반 이상을 차지하는 분류군으로 다양한 수환경에서 서식하며(Wootton, 1990), 수생태계 및 서식지 특성 변화에 민감하다(Pankhurst and Munday, 2011; Servili *et al*., 2020). 어류의 생활사, 성장, 산란 등의 개체군 생태 연구는 종에 대한 분석과 다양한 생물학적 지식 축적이 가능하기 때문에 종의 증식 및 보존 등으로 활용되고 있다(Wootton, 1990; Song and Baek, 2005).

산란은 어류의 주요생활사 중 하나로 종마다 독특한 산란전략을 가지며(Balon, 1975; Bohlen, 2000), 치어의 초기 생존 여부는 어류개체군 유지에 중요하다(Paumier *et al*., 2019). 어류의 산란시기는 수온, 광주기, 유속 등 다양한 환경요인들의 영향을 받기 때문에 동일종이라 하더라도 개체마다 편차가 커 정확한 산란시기 및 생태를 추정하기 어렵다(Bohlen, 2008b; Fraser *et al*., 2019; Paumier *et al*., 2019; Servili *et al*., 2020). 또한 암컷과 수컷의 성별에 따른 특징은 분류학적으로 매우 중요하며(Buj *et al*., 2015), 근연종과의 성적이형성에 대한 형태학적 비교는 산란생태를 이해하는 데 도움을 준다.

종개과(Nemacheilidae)는 전 세계적으로 42속 618종이 존재하며 국내에는 대륙종개 *Barbatula nuda*, 종개 *B. toni*, 쌀미꾸리 *Lefua costata* 3종이 분포하고 있다(Nelson *et al*., 2016; Chae *et al*., 2019). 대륙종개는 하천 중상류의 돌과 자갈이 깔린 바닥에 서식하는 저서성 어류로 국내 및 몽골, 중국 등에 분포한다(Kim *et al*., 2005; Chae *et al*., 2019). 국내 대륙종개에 관한 연구는 조직학적 연구, 유전학적 연구, 분포 양상, 초기생활사 및 일부 생태학적 연구 등이 진행되었으며(Park and Kim, 2003; Byeon, 2010; An *et al*., 2021a, 2021b; Kwak *et al*., 2022), 국외

저자 직위: 곽영호(박사후인턴연구원), 김정배(해양수산연구관), 송하윤(해양수산연구사)
*Corresponding author: Ha-Yoon Song Tel: 82-41-750-1041, Fax: 82-41-750-1015, E-mail: fish8607@korea.kr

에서도 대사량 연구, 형태학적 분석, 유전체 연구 등이 수행되었다(Cao *et al*., 2012; Zhao *et al*., 2015; Han *et al*., 2016; Wang *et al*., 2018; Yang *et al*., 2019). 그러나 종개과의 생태학적 자료는 부족한 실정이며(Patimar *et al*., 2011b), 특히 대륙종개의 생태학적 연구는 전반적인 생활사만 보고되어 있을 뿐(Byeon, 2010), 아직까지 산란특성 및 산란행동에 대한 연구는 진행되지 않았다.

따라서 본 연구에서는 대륙종개의 산란시기, 성비, 군성숙도, 산란행동 등의 산란특성을 밝히고 근연종들과 비교, 논의를 통해 보전을 위한 기초생물학적 자료를 제시하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 산란특성

1) 조사시기

대륙종개의 산란특성을 규명하기 위해 경기도 가평군 청평면에 위치한 북한강 지류 상천천에서 2021년 3월 5일부터 5월 9일까지 약 10일 간격으로 7회 조사하였다(Fig. 1).

2) 서식지 환경

조사지점의 하폭과 유폭은 거리측정기(Bushnell Yadage pro, Japan)를 사용하여 측정하였고, 수심은 줄자로, 유속은 유속계(Flowatch, JDC, Swiss)를 사용하였다. 하천형태는 Kani (1944)의 방법을 참고하였고, 하상구조는 Cummins (1962)의 방법을 응용하여 육안으로 구분하였다. 어류의 채집은 족대(망목 4×4 mm)를 이용하였으며 동정은 Kim *et al*. (2005)과 Chae *et al*. (2019)을 참고하였다. 수온은 디지털온도계(T-250A, Japan)를 사용하여 오후 1~3시 사이에 측정하였다.

3) 개체군 분석

채집한 개체는 현장에서 MS-222 (Syndel, Canada)로 마취하고 추성의 유무를 기준으로 암컷과 수컷으로 구분하였으며 계수 및 계측 후 회복시켜 방류하였다. 성비는 χ^2 검정을 통해 1 : 1 유의성을 확인하였다. 또한 산란시기를 추정하기 위해 채집된 암컷의 복부를 압박하여 성숙란의 방출 유무를 육안으로 확인하였고, 방란 흔적을 기준으로 산란 전 암컷과 산란 후 암컷의 비율로 산란시기를 추정하였다. 서식 개체군의 연령을 추정하기 위해 월별(3~5월)로 채집한 개체군을 전장빈도분포법(Ricker, 1971)으로 도식화하고 산란시기인 4월을 기준으로 연령을 추정하였다. 군성숙도(Group maturity)는 포란하여 복부가 팽만한 개체와 방란한 암컷 212개체를 대상으로 50%, 100% 산란 가능한 전장(Total length, mm)을 추정하였으며 전장계급은 5 mm 단위로 구분하였고 로지스틱 방정식(King, 2013)을 사용해 추정하였다.

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-r\,(TL - TL_{50})}}$$

여기서 P_i는 i 전장계급에서의 개체군 성적성숙 비율, r은 곡선의 기울기, TL은 전장계급의 전장, TL_{50}은 50% 개체군이 성적성숙한 전장이다.

2. 수조 내 산란행동

1) 산란유도

산란행동을 관찰하기 위해 3월 23일에 채집된 포란한 암컷 2개체(전장 85, 106 mm)와 정액의 방출이 원활한 수컷 4개체(전장 92~107 mm)의 복강에 HCG 10 IU/g의 농도로 주사하고 1 : 2 비율로 1자 수조(가로 30 cm × 세로 19.7 cm × 높이 24 cm)에 수용하였으며 수온은 15 ± 1°C로 유지하였다. 수조바닥은 현

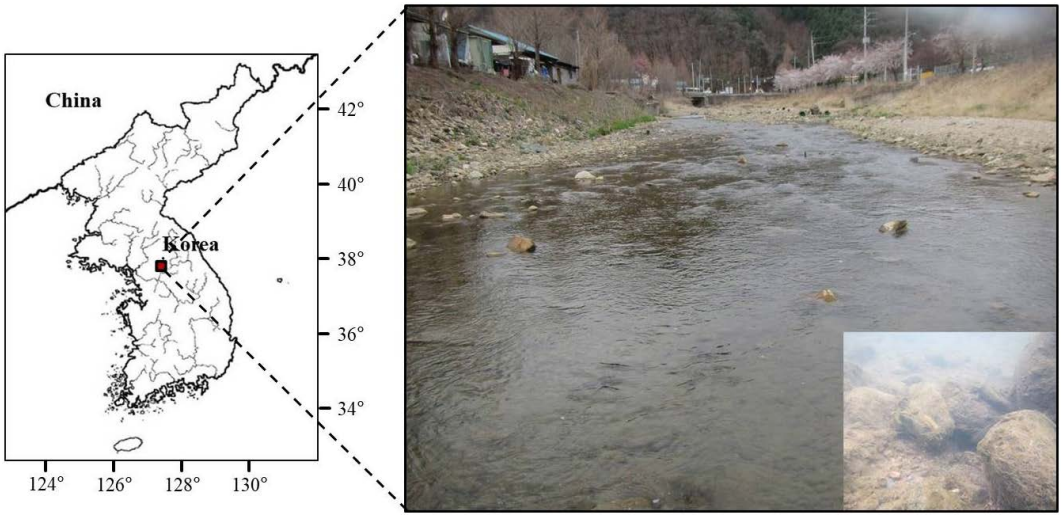

Fig. 1. Survey site of *Barbatula nuda* in Sangcheoncheon Stream, Korea. GPS coordinate: 37°46′1.48″N, 127°26′53.31″E.

장에서 입수한 자갈과 돌을 혼합하여 깔았고 에어펌프를 주입하여 수면에 흐름을 만들어 기존 서식지와 유사한 환경을 조성하였다.

2) 산란행동

주간에는 육안관찰과 더불어 디지털 캠코더(Sony HDR-CX500, Japan)로 영상을 녹화하였으며, 야간에는 캠코더의 적외선모드를 사용하여 녹화하고 영상을 분석하여 실험 개체군의 산란 유무 및 산란행동을 확인하였다.

결 과

1. 서식지 환경

대륙종개의 서식지는 여울과 소가 번갈아 존재하는 Aa-Bb 형태의 하천으로 조사지점의 하폭은 39 m, 유폭은 15 m였고, 수심은 0.2~0.3 m로 비교적 낮았다. 평균 유속은 0.23±0.03 (0.19~0.26) m/s였고 하상구조는 조약돌(Pebble)과 작은돌(Cobble)이 주를 이루고 있었다(Table 1). 동소종은 6과 10종이 출현하였고 우점종은 버들치였으며, 출현종의 50%가 고유종이었다(Table 2). 채집 당시 대부분의 대륙종개는 큰돌(Boulder)과 작은돌 사이에 모여 집단을 형성하고 있었다.

2. 성비 및 산란시기

전체 조사기간 동안 대륙종개 890개체가 채집되었으며 암컷 380개체, 수컷 510개체로 성비(♂/♀)는 1.34로 1 : 1이 아니었다($P<0.05$). 첫 조사인 3월 5일에는 암컷이 수컷보다 다소 많이 채집되었으나 통계적으로 유의하지 않았다($P>0.05$). 3월 15일부터 4월 13일까지 4회 조사에서 수컷이 암컷보다 많이 채집되었으며 3월 23일을 제외하고 통계적으로 유의하였다($P<0.05$). 4월 24일 조사에서는 암컷이 수컷보다 많이 채집되었으며 통계적으로 유의하였으며($P<0.05$), 마지막 조사인 5월 9일에 수컷이 암컷보다 다소 많았지만 통계적으로 유의하지 않았다($P>0.05$) (Table 3).

3월 5일에 채집된 암컷 중 포란한 3개체에 대해 복부압박 시 미성숙란이 관찰되었다. 3월 15일에 채집된 암컷의 7%에서 산란흔적이 관찰되어 3월 중순부터 산란이 시작되는 것을 추정할 수 있었으며 이 시기의 수온은 12.0°C였다. 3월 23일에는 채집된 암컷의 41.3%가 산란하였고, 4월 3일에는 45.2%, 4월 13일에는 66%에서 산란흔적이 관찰되었다. 4월 24일에는 채집된 암컷의 91.7%가 산란하였고 5월 9일에 채집된 암컷들은 모두 산란이 끝나 복부가 비어 있거나 일부 과숙란이 흘러나왔다. 4월 13일 이후로 채집된 개체군들은 점차 분산되는 경향이 나타났으며, 종합적으로 대륙종개의 산란은 3월 15일~4월 24일에 발생하였고 이 시기의 수온은 12.0~15.7°C로 나타났다(Fig. 2).

Table 1. Environmental characteristics of the survey site in Sangcheoncheon Stream, Korea

	Stream width (m)	Water width (m)	Water depth (m)	Water velocity (m/s)	Stream type	Bottom substratum (%)*					
						M	S	G	P	C	B
Site	39	15	0.2~0.3	0.23±0.03 (0.19~0.26)	Aa-Bb	–	–	20	40	30	10

*M: Mud (~0.1 mm), S: Sand (0.1~2 mm), G: Gravel (2~16 mm), P: Pebble (16~64 mm), C: Cobble (64~256 mm), B: Boulder (>256 mm) by Cummins (1962)

Table 2. List of sympatric species that appeared in the survey site in Sangcheoncheon Stream, Korea

Family	Species	Frequency*	Remarks**
Cyprinidae	*Pungtungia herzi*	++	
	Coreoleuciscus splendidus	+	Ke
	Rhynchocypris oxycephalus	+++	
Cobitidae	*Misgurnus anguillicaudatus*	+	
	Koreocobitis rotundicaudata	+	Ke
	Iksookimia koreensis	++	Ke
Nemacheilidae	*Barbatula nuda*	+++	
Siluridae	*Silurus microdorsalis*	+	Ke
Amblycipitidae	*Liobagrus andersoni*	+	Ke
Gobiidae	*Rhinogobius brunneus*	+	

*+: <10, ++: 10~50, +++: >50; **Ke: Korean endemic species

Table 3. The sex ratio of *Barbatula nuda* in Sangcheoncheon Stream, Korea, from March to May

Month	Day	Female	Male	Total	Sex ratio (♂/♀)	χ^{2*}
March	5	34	22	56	0.65	2.57
	15	43	98	141	2.28	21.45*
	23	65	82	147	1.26	1.97
April	3	73	134	207	1.84	17.98*
	13	47	74	121	1.57	6.02*
	24	85	54	139	0.64	6.91*
May	9	33	46	79	1.39	2.14
Total		380	510	890	1.34	18.99*

*$P<0.05$, The critical value for χ^2 goodness-of-fit test of equal numbers of females and males (1 df) at 95% significance is 3.84.

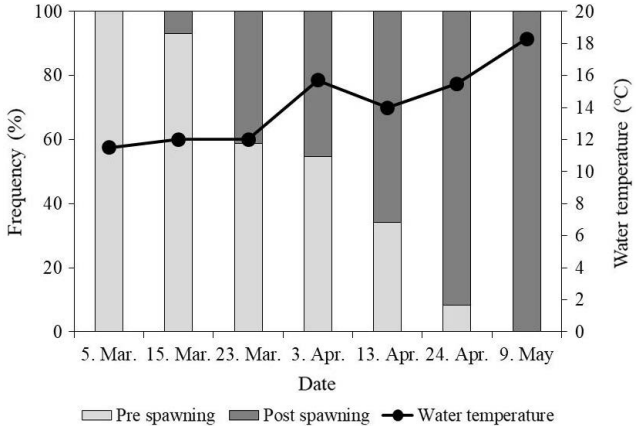

Fig. 2. Changes in spawning frequency of females *Barbatula nuda* and water temperature in Sangcheoncheon Stream, Korea, during survey periods.

3. 연령 및 군성숙도

산란시기인 4월을 기준으로 연령을 추정하면 암컷은 전장 50~58 mm가 만 1년생, 70~99 mm가 만 2년생, 100~124 mm 개체는 만 3년생 이상으로 추정되었다. 수컷은 전장 76~101 mm가 만 2년생, 102~124 mm 개체는 만 3년생 이상으로 추정되었으며, 가장 많은 출현빈도를 보인 만 2년생 개체를 기준으로 월별 최빈값을 보았을 때 약 8 mm 정도 수컷이 암컷보다 전장이 큰 것으로 나타났다(Fig. 3).

산란시기로 추정되는 3월과 4월에 채집된 암컷을 대상으로 전장별 군성숙도 비율을 구한 결과 전장 55.5 mm 이하에서 성숙한 개체는 출현하지 않았다. 최소 성숙 개체는 전장 56.7 mm로 나타났으며 복부압박 시 성숙란이 흘러나왔다. 전장 70.5~75.5 mm에서 75%, 75.5~80.5 mm에서 94.7%의 성숙

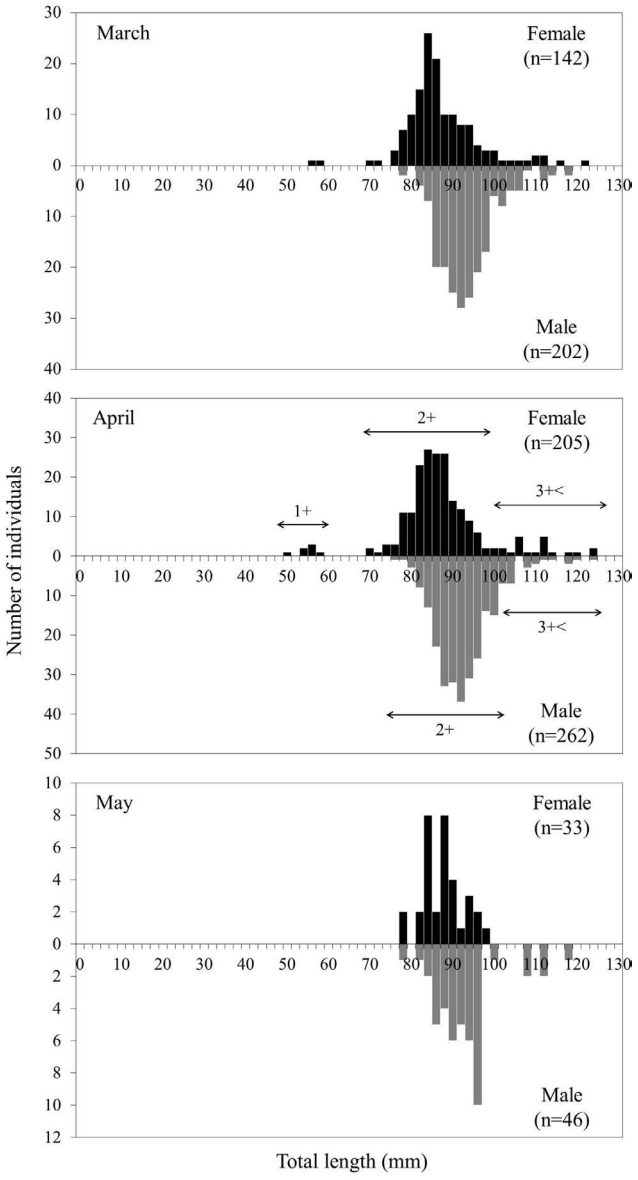

Fig. 3. Distribution of total length frequency for *Barbatula nuda* in Sangcheoncheon Stream, Korea.

개체가 출현하였고 전장 80.5 mm 이상 개체부터 100% 성숙하였으며 이를 바탕으로 추정해 본 결과 50% 군성숙전장은 67.2 mm로 나타났다(Fig. 4).

4. 산란행동

산란행동은 대륙종개 암컷과 수컷의 상호 반응에 중점을 두고 산란 전 단계, 산란단계, 산란 후 단계로 구분하였으며 주요 산란행동은 Fig. 5에 제시하였다. 실험기간 동안 산란행동은 총 2회 관찰되었으며 산란행동부터 산란에 이르기까지 2초의 시간이 소요되었다. 1회 산란량은 80~130개로 관찰되었으며 산

란 후 재산란까지 18분이 소요되었다. 회피 및 산란실패도 관찰되었는데 산란이 준비되지 않은 암컷은 수면에서 수컷과 유영 중 탈출을 시도하거나 산란이 준비된 암컷이라 할지라도 수컷이 암컷의 몸통을 휘감다가 미끄러지는 경우에 산란이 실패하였다.

1) 산란 전 단계

주간에는 모든 개체가 돌 밑에 은신하다가 일몰 이후 밖으로 나와 활동을 시작하였다. 암컷과 수컷 모두 수면으로 솟구치는 수직유영을 하였으며 이내 바닥으로 내려와 휴식을 취했다. 산란 전까지 이러한 행동은 지속적으로 반복되었다. 또한 수컷은 주위의 암컷에게 접근하여 몸통을 주둥이로 쪼아 자극하는 행동을 취했으며 암컷이 도망가거나 수면으로 솟구치면 뒤따라 유영하는 모습도 관찰되었다.

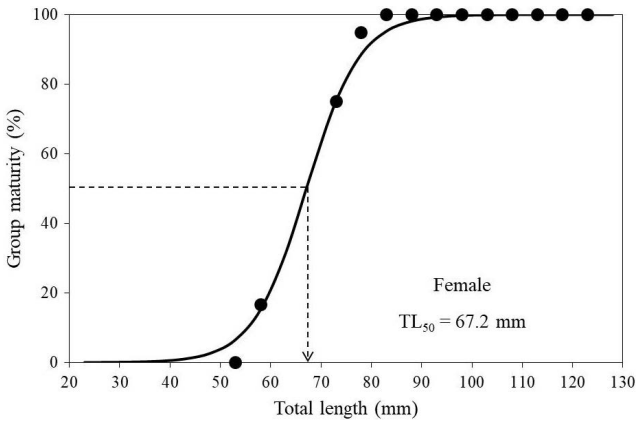

Fig. 4. Relationship between total length (TL) and group maturity of females *Barbatula nuda* during spawning season in Sangcheoncheon Stream, Korea.

2) 산란단계

호르몬 주사 약 15시간 후인 오전 8시경에 첫 산란이 관찰되었다. 수컷이 암컷의 몸통을 쪼아 암컷을 자극하면 암컷이 수면으로 수직유영을 하였고, 1~2개체의 수컷이 뒤따라 암컷과 함께 유영하며 몸을 비비며 경쟁을 하였다. 경쟁에서 이긴 수컷은 암컷과 1 : 1로 나란히 유영하다가 수면에서 원 형태의 격렬한 선회유영을 하였다. 순간적으로 수컷은 암컷의 몸을 원형으로 감아 생식공을 수면 위로 향하게 몸을 뒤집으며 방란 및 방정이 이루어졌다. 산란된 알은 물의 흐름에 따라 바닥으로 흩어졌으며 산란에 참여한 암컷과 수컷은 분리되어 바닥으로 내려와 휴식을 취하였다.

3) 산란 후 단계

산란 후 암컷과 수컷은 바닥에서 휴식을 취하였고, 수정란에 대한 특별한 보호 행동은 없었다. 바닥에 흩어진 수정란은 산란에 참여하지 않은 대륙종개에 의해 일부 섭식되었으며, 산란을 마친 8분 후부터 산란 전 단계의 자극과 수직유영이 반복적으로 나타났다.

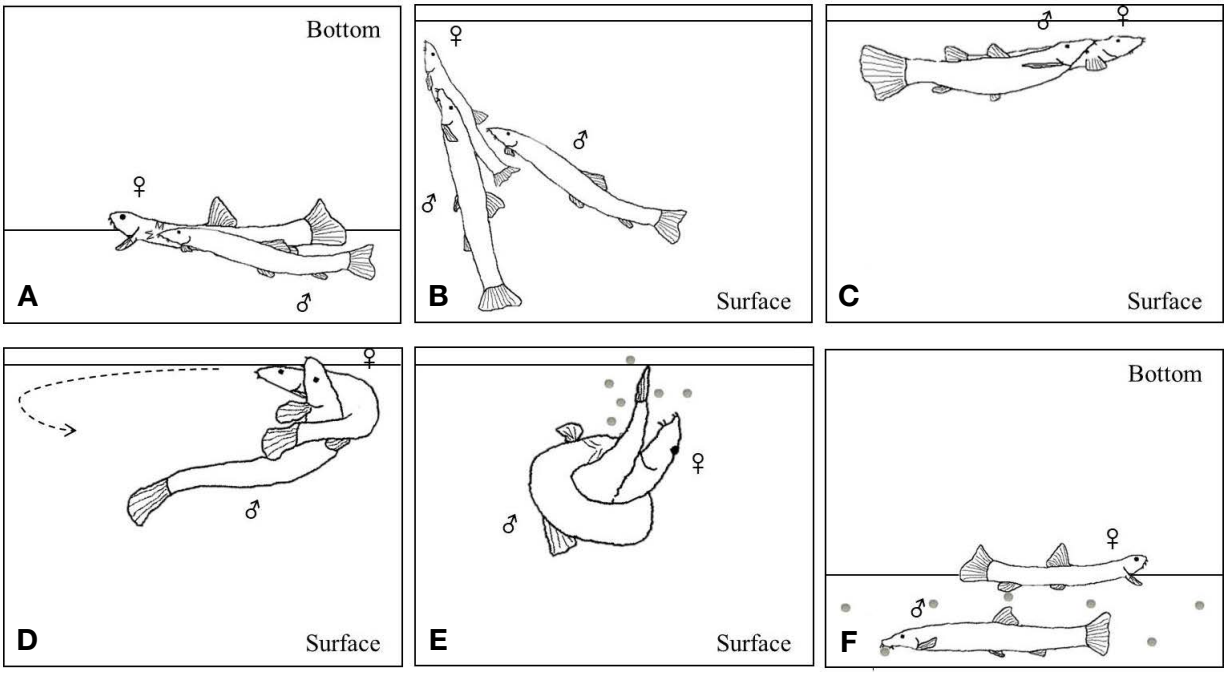

Fig. 5. Schematic diagram of main spawning behavior of *Barbatula nuda* in tank (A: approaching and beat, B: vertical swimming and competition (body pushing), C: chase and swimming side by side, D: mutual circling, E: spawning (surface of water), F: separation and rest).

고 찰

종개과의 산란특성 및 산란행동에 관한 연구가 부족하여 종개과와 같은 미꾸리상과(Cobitoidea)에 속하는 미꾸리과(Cobitidae)를 포함하여 논의하였다. 일반적으로 어류의 성비는 1 : 1로 알려져 있지만(Patimar *et al*., 2011a), 본 연구에서 산란시기 대륙종개의 성비는 1.34로 수컷이 암컷에 비해 많았으며, 어론천의 대륙종개 성비 0.98과 차이가 있었다(Byeon, 2010). 같은 과의 종개 *B*. *toni*는 0.73, 쌀미꾸리 *L*. *costata*는 0.79로 암컷의 성비가 우세하였으며(Ko, 2017; Kim *et al*., 2021), 미꾸리과인 동방종개 *Iksookimia yongdokensis* 0.69, 북방종개 *I*. *pacifica* 0.63, 점줄종개 *Cobitis lutheri* 0.78 등에서도 암컷의 비율이 높아 수컷이 많이 나타난 본 연구와 차이를 보였다(Ko and Park, 2011; Ko and Won, 2016; Ko *et al*., 2016). 반면 *C*. *turcica*는 1.62의 성비를 보여 본 연구와 유사하게 수컷이 우세한 성비를 보였다(Kirankaya and Ekmekçi, 2014). 이러한 불균형한 성비의 원인으로 수온, 자웅동체의 진화, 배수체, 포식압, 성별에 따른 수명과 행동의 차이 등이 알려져 있다(Bohlen and Ritterbusch, 2000). 일부 종은 산란에 적합한 환경을 찾아 이동하여 산란기와 비산란시기의 공간적 분포가 다르게 나타나는데(Morii *et al*., 2022), 근연종인 *C*. *taenia*에서도 산란시기에 이동성이 밝혀진 바 있다(Saitoh, 1990). 산란시기 대륙종개의 성비는 수컷이 우세한 성비를 보였고 개체군이 돌 틈이나 돌 아래에 집단을 형성하고 있었기 때문에 산란에 참여할 개체군들이 산란에 적합한 환경을 찾아 모여든 것으로 보인다. 본 조사의 성비는 산란시기에 국한된 산란장에서의 성비이기 때문에, 다른 시기에도 이와 유사한지 추가적인 연구가 필요하다고 생각된다. Wacker *et al*. (2013)은 성비가 편향된 개체군은 산란행동 시 제한된 성별을 차지하기 위한 경쟁이 나타난다고 하였는데, 본 종도 산란시기 성비가 수컷에 편향되어 있어 암컷과 산란행동 시 수컷끼리 경쟁이 심화될 것으로 예상되었다.

춘계산란종의 산란개시는 보통 수온의 상승에 의해 촉진되며(Aoyama and Sato, 2008; Pankhurst and Munday, 2011), 같은 종이라도 지리적 차이에 따른 수온의 변화로 산란시기에 차이가 날 수 있다(Paumier *et al*., 2019). 일반적으로 대륙종개의 산란시기는 4~5월로 알려져 있으나(Kim *et al*., 2005; Chae *et al*., 2019), 본 연구에서 상천천의 대륙종개는 3월 15일에서 4월 24일 사이에 산란이 확인되어 기존의 연구 결과에 비해 빠른 것으로 나타났고 어론천 대륙종개의 산란시기(4~6월)와도 차이가 있었다(Byeon, 2010). 이러한 차이는 상천천이 어론천보다 남쪽에 위치하여 수온이 일찍 상승한 원인으로 생각된다. 특히 산란을 마친 대륙종개 암컷의 비율이 50%를 넘는 시기는 4월 13일로, 이 시기 수컷의 체측면에 긁힌 자국이 가장 많이 관찰되었다. Bohlen (2008b)은 이러한 긁힌 자국은 산란행동에 의한 결과로 개체군의 산란기간을 추정하는 데 사용할 수 있다고 하였다. 따라서 상천천 대륙종개의 주 산란시기는 4월로 추정되었다. 상천천의 대륙종개는 같은 과의 종개(5월), 쌀미꾸리(5~8월), *B*. *barbatula* (5~6월)보다 산란시기가 빨랐으며 *B*. *oreas* (3~7월), *L*. *tokaiensis* (3~6월), *L*. *nikkonis* (3~9월)는 산란개시 월은 유사하였으나 기간에서 차이를 보였다(Skryabin, 1993; Aoyama and Sato, 2008; Ko, 2017; Hatakeyama and Kitano, 2018; Ito *et al*., 2019; Han and Ko, 2022). 또한 *B*. *barbatula*는 주 산란시기를 제외하고 일부 암컷들이 8~10월에 산란을 재개하는 특징이 있어(Skryabin, 1993), 추후 대륙종개도 주 산란시기를 제외한 산란 여부를 확인하기 위해 수온이 산란기와 유사해지는 가을에 추가적인 조사가 필요할 것으로 판단된다.

본 연구에서 대륙종개 만 1년생 개체들은 소수 출현하였는데, 성숙한 개체들이 모여 있는 특정 구간을 집중적으로 조사하였기 때문으로 산란에 참여하지 않은 만 1년생 개체들이 비교적 적게 채집된 것으로 사료된다. 또한 만 1년생 개체들은 유속이 빠르고 수심이 얕은 곳에서만 확인되어 만 2년생 이상 개체들과 서식환경이 구분되는 경향을 보였는데, 연령에 따라 서식환경에서 차이를 보이는 종개의 연구 결과와 유사하였다(Jeon and Ko, 2021). Byeon (2010)은 어론천 대륙종개의 전장 58~99 mm는 만 1년생, 전장 100 mm 이상은 만 2년생으로 추정하여 본 연구 결과와 차이가 있었다. 또한 Kim (1997)은 대륙종개의 전장 80~100 mm는 만 1년생, 만 2년생은 전장 120 mm까지 성장한다고 추정하여 Byeon (2010)의 연구 결과와 유사하였지만 만 1년생으로 추정된 개체들의 전장 범위에서 차이가 있었다. Byeon (2010)은 전장 80 mm 이하 개체들도 만 1년생으로 포함하였는데 채집된 개체수가 적어 만 1년생과 만 2년생 간 경계가 뚜렷하게 나타나지 않아 생긴 오류로 보이며 전장 80 mm 이하 개체들은 만 1년생, 전장 80 mm 이상 개체들은 만 2년생 개체군으로 사료된다. Ko (2017)는 종개의 연령을 만 1년생이 60~81 mm, 만 2년생이 82~99 mm, 만 3년생이 100~119 mm, 만 4년생이 120~140 mm로 추정한 바 있다. 본 연구 결과도 이와 유사하였으며 산란기간이 짧은 본 종의 특성과 전장빈도분포법으로 추정된 만 1년생과 만 2년생의 계급구간 차이를 고려해 볼 때 본 연구의 전장 50~58 mm 개체들은 만 1년생으로 추정되었다. 최소 성적성숙 개체는 전장 56.7 mm로 만 1년생 개체였으며, 만 2년생에 해당하는 전장 80.5 mm 이상 개체부터 모든 개체가 성숙하여 일부 만 1년생 개체가 성숙하고 만 2년생 이상 개체가 주로 산란에 참여하는 *B*. *barbatula*와 유사하였으며(Skryabin, 1993; Vinyoles *et al*., 2010), 전장 81 mm 이상 개체부터 100% 성적성숙이 나타난 Byeon (2010)의 연구 결과와도 일치하였다. 본 연구에서 성숙전장은 기존 연구 결과와 유사한 반면 연령추정 계급은 차이를 보이므로, 이석, 비늘, 척추골 등의 연령사정 형질을 활용한 연령추정의 추가 연구가 필요할 것으로 판단된다.

대륙종개의 산란유도 결과, 산란은 호르몬 주사 15시간 후에

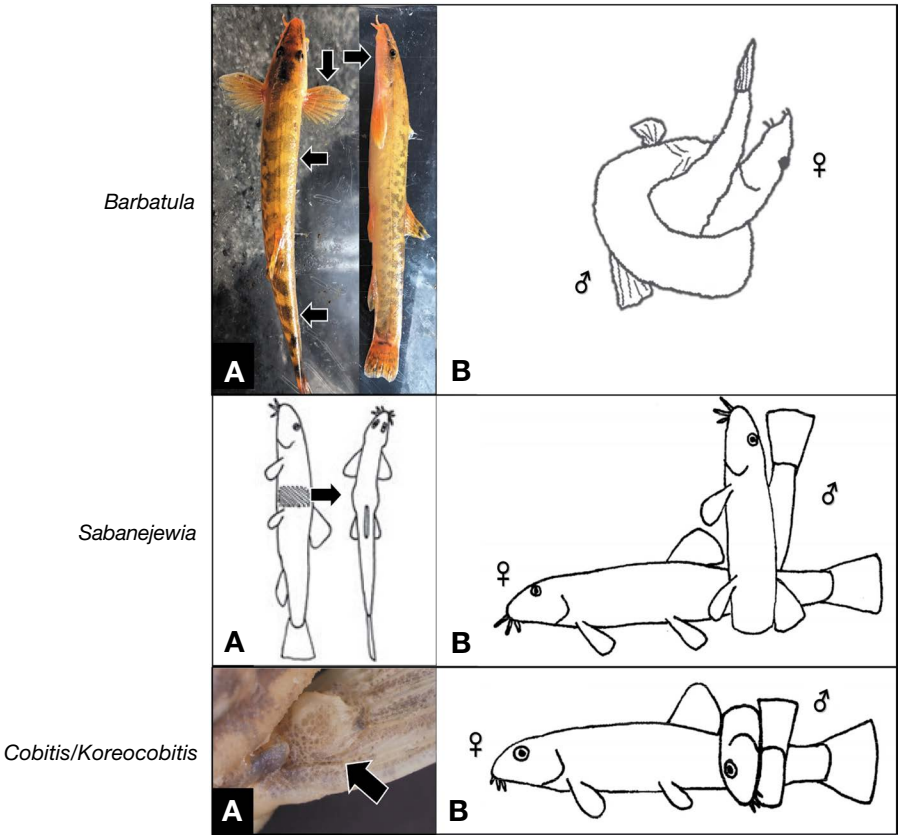

Fig. 6. Comparison of difference in sexual dimorphism and spawning behavior of 3 genus male fishes *Barbatula* (Present study), *Sabanejewia* (Bohlen, 2008a), *Cobitis*/*Koreocobitis* (Halačka *et al*., 2010; Hong *et al*., 2021) during spawning period. Each A shows the morphology of male fish and Characteristics of sexual dimorphism in males were indicated by black arrow. Each B show the specific spawning behavior of allied species.

Table 4. Comparison of spawning characteristics among *Barbatula nuda* and allied species

Family	Species	Spawning temperature (°C)	Spawning time	Spawning behavior	Spawning frequency	Spawning position	References
Nemacheilidae	*Barbatula nuda*	15±1	Morning	O-shape (total)	Multiple	Surface	Present study
	B. oreas	10.2~18.5	–	–	–	–	Hatakeyama and Kitano, 2018
	B. barbatula	6~12	Morning	–	Multiple	–	Skryabin, 1993
Cobitidae	*Sabanejewia vallachica*	–	Morning	V-shape	Multiple	Surface	Bohlen, 2008a
	Cobitis choii	25±0.5	Morning	O-shape (part)	Multiple	Surface	Lee, 2009
	Koreocobitis naktongensis	21±1	Night	O-shape (part)	Multiple	Surface	Hong *et al*., 2021

이루어졌으며 산란수온은 15±1°C로 *B. oreas*와 유사하였지만, *B. barbatula*보다 높았고 미호종개 *C. choii*, 얼룩새코미꾸리 *Koreocobitis naktongensis*보다는 낮았다(Table 4). 또한 일몰 이후 대륙종개 암컷과 수컷의 유영이 시작되었고 아침에 산란하여 *B. barbatula*, *Sabanejewia vallachica*, 미호종개와 유사하였지만 얼룩새코미꾸리는 밤에 산란하는 등 종에 따라 산란시간에서 차이를 보였다(Skryabin, 1993; Bohlen, 2008a; Lee, 2009; Hong *et al*., 2021). 산란행동은 1~2개체의 수컷이 암컷 1개체를 자극하여 함께 유영하다가 1개체의 수컷과 1:1로 산란이 이루어졌으며, 수컷은 특별히 경쟁 수컷에 공격적이지 않고 세력권도 형성하지 않아 *Corydoras aeneus* 수컷의 산란행동과 유사한 경향을 보였다(Kohda *et al*., 2002). 일반적으로 미꾸리과의 산란행동은 암컷이 유영하면 1개체 이상의 수컷이 뒤따르고 순간적으로 수컷이 암컷의 몸을 감아 산란이 이루어지는

데(Bohlen, 2008a), 종개과의 대륙종개도 이와 유사하였다. 그러나 산란행동에서 근연종 간 독특한 차이가 나타났다. 대륙종개는 수컷이 암컷의 몸 전체를 둥글게 감는 반면 미꾸리과의 미호종개, 얼룩새코미꾸리는 암컷의 몸 일부를 둥글게 감았고 *S. vallachica*는 수컷이 암컷의 몸을 V자 형태로 감는 등의 차이가 있었다(Table 4, Fig. 6B). Bohlen (2008a)은 *Sabanejewia* 속 수컷이 산란 시 골질반을 이용하여 암컷과 접촉하지 않기 때문에 성별에 따른 크기 차이가 나타나지 않음을 보고한 바 있는데, 대륙종개는 산란에 주로 참여하는 만 2년생 그룹에서 수컷이 암컷보다 약간 더 큰 경향이 나타났으며 이것은 수컷이 암컷의 몸 전체를 감는 산란특성으로 인한 것으로 보인다. 또한 산란 직전에 수면에서 나타나는 회전유영은 *S. vallachica*의 산란행동에서 보고된 바 있으며 이와 유사하였다(Bohlen, 2008a), 대륙종개의 산란횟수는 2회 관찰되어 다회산란 종임을 유추할 수 있었고 이와 같은 특성은 종개과와 미꾸리과의 많은 종에서 보고된 바 있다(Skryabin, 1993; Bohlen, 2008a; Lee, 2009; Hong *et al*., 2021). 일반적으로 어류의 번식전략은 보호하는 형태(guarders), 보호하지 않는 형태(nonguarders), 품는 형태(bearers) 등으로 구분되는데(Balon, 1975; Balon, 1984), 대륙종개는 산란 후 특별한 난 보호 행동을 보이지 않아 미호종개, 얼룩새코미꾸리, *S. vallachica*와 같은 번식전략을 보였다(Bohlen, 2008a; Lee, 2009; Hong *et al*., 2021). 또한 수정란은 수면에서 흩어 뿌려져 기질 선택성은 없었고 침성점착란이었으며, 산란기 대륙종개가 집단을 형성하고 있는 서식지 하상을 볼 때 자연산란 시 산란된 수정란이 유속에 의해 퍼져 자갈과 돌 표면에 부착될 것으로 추정되었다. 이러한 산란방식은 미호종개, 얼룩새코미꾸리, *S. vallachica*와 유사하였고(Bohlen, 2008a; Lee, 2009; Hong *et al*., 2021), 섭식자로부터 알을 보호하기 위해 수초에 알을 낳는 *L. nikkonis*, 모래바닥을 파고들어 산란하는 *L.* sp., 돌 틈에 산란하는 *L. tokaiensis* 등 *Lefua*속 어류와는 차이를 보였다(Aoyama and Baba, 2005; Aoyama and Sato, 2008; Asaka and Uchiyama, 2017).

성적이형은 어류를 포함한 많은 동물들에게 일반적으로 나타나는 현상으로, 어류의 성적이형 특성은 보통 산란시기 호르몬으로 인해 발현되는 체색, 형태 등으로 주로 수컷에게 많이 나타나 분류학적 형질로도 사용될 뿐만 아니라 해당 종의 산란행동과 깊은 관련이 있다(Vladykov, 1935; Purdom, 1992; Plongsesthee *et al*., 2012). 일반적으로 대륙종개 수컷은 암컷과 다르게 산란시기에 머리 옆면과 가슴지느러미에 추성이 밀집되어 나타난다고 보고되어 있는데(Kim *et al*., 2005; Chae *et al*., 2019), 본 연구의 대륙종개 수컷은 머리 옆면과 가슴지느러미뿐만 아니라 체측면에도 추성이 나타났다(Fig. 6A). 또한 대륙종개의 성적이형 특성은 산란시기의 *Triplophysa*속 어류에서 발현되는 형질과 유사하였다(Li *et al*., 2017). Plongsesthee *et al*. (2012)은 *Schistura*속 종들의 수컷에서 발현된 꼬리지느러미 기부 무늬를 성적이형 형질로 제시하며 이를 종개과의 공통적인 특성이라고 하였지만, 본 연구 결과 대륙종개에서는 암컷과 수컷 모두 무늬가 나타나 성적이형 형질로 제시하기에는 부적절한 것으로 판단된다. 대륙종개와 근연관계인 *Cobitis*속, *Koreocobitis*속 수컷은 골질반을 이용해 암컷의 몸을 감는 산란행동, *Sabanejewia*속 수컷은 수직돌기를 이용한 산란행동 등 성적이형 형질을 이용한 독특한 산란행동을 보여줬는데(Fig. 6A, B), 대륙종개는 수컷이 암컷의 몸을 전체적으로 감는 산란행동을 보였다. 산란시기 수컷의 두부, 가슴지느러미, 체측면에 나타나는 거친 추성을 이용해 암컷을 효과적으로 감는 것으로 추정되며 본 종의 산란전략으로 판단된다. 본 연구에서 대륙종개의 산란유도는 HCG 호르몬 처리를 통한 수조 내 실험이기 때문에, 향후 현장에서 직접관찰을 통해 본 종의 산란습성 및 자연산란장 조사 등의 추가적인 연구가 수행되어야 할 것으로 사료된다.

요 약

대륙종개의 산란특성과 산란행동을 규명하기 위해 경기도 가평군 청평면에 위치한 북한강의 지류 상천천에서 2021년 3월부터 5월까지 7회 조사하였다. 전체 조사기간 동안 대륙종개 890개체가 채집되었으며 성비(♂:♀)는 1 : 1.34로 수컷이 암컷보다 많았다. 상천천의 대륙종개는 수온 12~15.7°C인 3월 15일~4월 24일에 산란하였다. 최소 성적성숙개체는 전장 56.7 mm였고 만 1년생 개체였으며, 전장 80.5 mm 이상 개체부터 산란이 관찰되었고 만 2년생 개체였다. 50% 군성숙전장은 67.2 mm로 나타났다. 대륙종개의 복강에 HCG호르몬 10 IU/g으로 주사한 결과, 약 15시간 후에 산란이 유도되었으며 수컷이 암컷의 몸을 원형으로 감는 산란행동이 관찰되었다. 산란 후 암컷과 수컷은 바닥에서 휴식을 취하였고 바닥에 떨어진 수정란은 산란에 참여하지 않은 개체들에게 일부 섭식되었다.

사 사

본 연구는 2023년도 국립수산과학원 수산연구사업(R2023019)의 연구비 지원으로 수행되었습니다.

REFERENCES

An, J.H., B.J. Kim and Y.S. Bae. 2021a. Distribution of the Korean *Barbatula* species reviewed by the morphological traits of nostrils. Korean J. Ichthyol., 33: 117-125. https://doi.org/10.35399/ISK.33.2.8.

An, J.H., J.N. Yu, B.J. Kim and Y.S. Bae. 2021b. Genetic diversity and relationship of the genus *Barbatula* (Cypriniformes; Nemacheilidae) by mitochondrial DNA Cytochrome b partial gene in Korea. Korean J. Ichthyol., 33: 107-116. https://doi.org/10.35399/ISK.33.2.7.

Aoyama, S. and K. Baba. 2005. Spawning habits of the fluvial eight-barbel loach *Lefua* sp. observed in captivity. Ichthyol. Res., 52: 237-242. https://doi.org/10.1007/s10228-005-0274-6.

Aoyama, S. and A. Sato. 2008. Spawning of the Hokkaido eight-barbel loach, *Lefua nikkonis*, observed in captivity. Aquacult. Sci., 56: 609-610. https://doi.org/10.11233/aquaculturesci.56.609.

Asaka, T. and R. Uchiyama. 2017. Spawning behavior of the Tokai fluvial eight-barbel loach (*Lefua* sp.2) observed at a headwater stream in Toyokawa-shi, Aichi Prefecture. Izunuma-Uchinuma Wetl. Res., 11:17-24. https://doi.org/10.20745/izu.11.0_17.

Balon, E.K. 1975. Reproductive guilds in fishes: a proposal and definition. J. Fish. Res. Board Can., 32: 821-864. https://doi.org/10.1139/f75-110.

Balon, E.K. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In: Potts, G.W. and R.J. Wootton (eds.), Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press, London, U.K., pp. 35-53.

Bohlen, J. 2000. Similarities and differences in the reproductive biology of spined loach (*Cobitis* and *Sabanejewia*) under laboratory conditions. Folia Zool., 49: 179-186.

Bohlen, J. 2008a. First report on the spawning behaviour of a golden spined loach, *Sabanejewia vallachica* (Teleostei: Cobitidae). Folia Zool., 57: 139-146.

Bohlen, J. 2008b. Spawning marks in spined loaches (*Cobitis taenia*, Cobitidae, Teleostei). Folia Zool., 57: 168-171.

Bohlen, J. and D. Ritterbusch. 2000. Which factors affect sex ratio of spined loach (genus *Cobitis*) in Lake Müggelsee?. Environ. Biol. Fishes, 59: 347-352. https://doi.org/10.1023/A:1007695703991.

Buj, I., R. Šanda, Z. Marčić, M. Ćaleta and M. Mrakovčić. 2015. Sexual dimorphism of five *Cobitis* species (Cypriniformes, Actinopterygii) in the Adriatic watershed. Folia Zool., 64: 97-103. https://doi.org/10.25225/fozo.v64.i2.a2.2015.

Byeon, H.K. 2010. Ecological study of *Orthrias nudus* (Balitoridae) in the Eoron Stream of Korea. Korean J. Ichthyol., 22: 162-167.

Cao, L., R. Causse and E. Zhang. 2012. Revision of the loach species *Barbatula nuda* (Bleeker 1865) (Pisces: Balitoridae) from North China, with a description of a new species from Inner Mongolia. Zootaxa, 3586: 236-248. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3586.1.22.

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, 355pp.

Cummins, K.W. 1962. An evolution of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. Amer. Midl. Nat'l., 67: 477-504. https://doi.org/10.2307/2422722.

Fraser, G.S., K.R. Bestgen, D.L. Winkelman and K.G. Thompson. 2019. Temperature-not flow-predicts native fish reproduction with implications for climate change. Trans. Am. Fish. Soc., 148: 509-527. https://doi.org/10.1002/tafs.10151.

Han, M.S. and M.H. Ko. 2022. Fish community characteristics, and habitat characteristics and the age of the eight barbel loach, *Lefua costata* (Pisces: Namacheilidae) in the Jusucheon of Gangneung-si. Korean J. Ichthyol., 34: 160-171. https://doi.org/10.35399/ISK.34.3.2.

Han, R., X. Luo, Y. Han, Z. Liu, H. Xu and X. Jiang. 2016. Dietary protein requirement of *Barbatula barbatula nuda* juvenile. Chinese J. Anim. Nutr., 28: 3905-3911.

Hatakeyama, R. and T. Kitano. 2018. Reproductive biology of a boreal Nemacheilid loach *Barbatula oreas* introduced into a temperate river in central Honshu, Japan. Aquac. Sci., 66: 123-131. https://doi.org/10.11233/aquaculturesci.66.123.

Hong, Y.K., H. Yang and I.C. Bang. 2021. The spawning behaviour of the endangered freshwater fish *Koreocobitis naktongensis* (Cypriniformes: Cobitidae) under artificial conditions. Korean J. Ichthyol., 33: 15-21. https://doi.org/10.35399/ISK.33.1.3.

Ito, T., K. Hosoya and J.I. Miyazaki. 2019. *Lefua tokaiensis*, a new species of nemacheilid loach from central Japan (Teleostei: Nemacheilidae). Ichthyol. Res., 66: 479-487. https://doi.org/10.1007/s10228-019-00690-0.

Jeon, Y.L. and M.H. Ko. 2021. Habitat characteristics and feeding ecology of the siberian stone loach *Barbatula toni* (Pisces: Namacheilidae) in the Bukcheon (Stream). Korean J. Ichthyol., 33: 278-286. https://doi.org/10.35399/ISK.33.4.8.

Kani, T. 1944. Ecology of torrent-inhabiting insects. In: Furukawa, J. (ed.). Insect I. Kenkyu-sha, Tokyo, Japan, pp. 171-317.

Kim, H.S., M.S. Han and M.H. Ko. 2021. Spawning period characteristics and early life history of the eight barbel loach, *Lefua costata* (Pisces: Balitoridae). Korean J. Environ. Ecol., 35: 285-293. https://doi.org/10.13047/KJEE.2021.35.3.285.

Kim, I.S. 1997. Illustrated encyclopedia of fauna & flora of Korea. Vol. 37. Freshwater fishes. Ministry of Education, Yeongi, Korea, 518pp.

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.

King, M. 2013. Fisheries biology, assessment and management, 2nd ed. John Wiley & Sons., Toronto, Canada, 396pp.

Kirankaya, Ş.G. and F.G. Ekmekçi. 2014. Growth and reproduction of a stream population of *Cobitis turcica* in central Anatolia (Turkey). J. Appl. Ichthyol., 30: 322-328. https://doi.org/10.1111/jai.12375.

Ko, M.H. 2017. Life history of the siberian stone loach *Orthrias toni* (Pisces: Balitoridae) in the Buk Stream, Goseong, Korea. Korean J. Ichthyol., 29: 197-204.

Ko, M.H. and J.Y. Park. 2011. Growth and spawning ecology of *Cobi-*

tis lutheri (Teleostei: Cobitidae) in the Mangyeong River, Korea. Korean J. Ichthyol., 23: 158-162.

Ko, M.H. and Y.J. Won. 2016. The age and spawning characteristics of the Korean endemic spine loach, *Iksookimia pacifica* (Pisces: Cobitidae) in the Bukcheon (stream), Korea. Korean J. Ichthyol., 28: 72-78.

Ko, M.H., Y.S. Jeon and Y.J. Won. 2016. The habitat, age and spawning characteristics of the Korean eastern spined loach, *Iksookimia yongdokensis* (Pisces: Cobitidae) in the Chuksancheon (stream), Korea. Korean J. Ichthyol., 28: 239-248.

Kohda, M., K. Yonebayashi, M. Nakamura, N. Ohnishi, S. Seki, D. Takahashi and T. Takeyama. 2002. Male reproductive success in a promiscuous armoured catfish *Corydoras aeneus* (Callichthyidae). Environ. Biol. Fishes, 63: 281-287. https://doi.org/10.1023/A:1014317009892.

Kwak, Y.H., M.Y. Song and H.Y. Song. 2022. Morphological development of eggs, larvae and juveniles of siberian stone loach, *Barbatula nuda* (Pisces: Nemacheilidae) in the Sangcheoncheon Stream, a tributary of Bukhangang River, Korea. Korean J. Ichthyol., 34: 25-33. https://doi.org/10.35399/ISK.34.1.4.

Lee, I.R. 2009. Studies on the conservation biology of an endangered freshwater fish, *Cobitis choii*. Doctoral thesis, Soonchunhyang University, Asan, Korea, 167pp.

Li, J., J.H. Lan, X.Y. Chen and L.N. Du. 2017. Description *of Triplophysa luochengensis* sp. nov. (Teleostei: Nemacheilidae) from a karst cave in Guangxi, China. J. Fish Biol., 91: 1009-1017. https://doi.org/10.1111/jfb.13364.

Morii, K., D. Kitano, R. Kanai and K.I. Takakura. 2022. Reproductive habitat use, body-size structure and spawning season of *Cobitis minamorii minamorii* in paddy fields and ditches. Ichthyol. Res., 69: 182-188. https://doi.org/10.1007/s10228-021-00826-1.

Nelson, J.S., T.C. Grande and M.V.H. Wilson. 2016. Fishes of the world (Fifth edition). John Wiley & Sons, Hoboken, U.S.A., p. 192.

Pankhurst, N.W. and P.L. Munday. 2011. Effects of climate change on fish reproduction and early life history stages. Mar. Freshw. Res., 62: 1015-1026. https://doi.org/10.1071/MF10269.

Park, J.Y. and I.S. Kim. 2003. Skin and its gland cells of a neamcheiline loach, *Orthrias nudus* (Pisces: Balitoridae) in Korea. Korean J. Ichthyol, 15: 19-25.

Patimar, R., M. Amouei and S.M.M.A. Langroudi. 2011a. New data on the biology of *Cobitis* cf. *satunini* from the southern Caspian basin (northern Iran). Folia Zool., 60: 308-314. https://doi.org/10.25225/fozo.v60.i4.a7.2011.

Patimar, R., K.M. Rishkhori and A. Sabiani. 2011b. Age, growth and reproductive characteristics of the Turkmenian crested loach *Metaschistura cristata* (Nemacheilidae). Folia Zool., 60: 302-307. https://doi.org/10.25225/fozo.v60.i4.a6.2011.

Paumier, A., H. Drouineau, L. Carry, D.J. Nachon and P. Lambert. 2019. A field-based definition of the thermal preference during spawning for allis shad populations (*Alosa alosa*). Environ. Biol. Fishes, 102: 845-855. https://doi.org/10.1007/s10641-019-00874-7.

Plongsesthee, R., F.W.H. Beamish and L.M. Page. 2012. Sexual dimorphism in species of *Schistura* (Teleostei: Nemacheilidae) from the Mae Khlong basin and peninsular Thailand. Zootaxa, 3586: 353-358. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3586.1.33.

Purdom, C.E. 1992. Genetics and fish breeding. Chapman & Hall, London, U.K., 296pp.

Ricker, W.E. 1971. Methods for assessment of fish production in freshwater. IBP hand book, 3: 112-113.

Saitoh, K. 1990. Reproductive and habitat isolation between two populations of the striated spined loach. Environ. Biol. Fishes, 28: 237-248. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2065-1_13.

Servili, A., A.V. Canario, O. Mouchel and J.A. Muñoz-Cueto. 2020. Climate change impacts on fish reproduction are mediated at multiple levels of the brain-pituitary-gonad axis. Gen. Comp. Endocrinol., 291: 113439. https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113439.

Skryabin, A.G. 1993. The biology of stone loach *Barbatula barbatulus* in the Rivers Goloustnaya and Olkha, East Siberia. J. Fish Biol., 42: 361-374. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00339.x.

Song, H.B. and H.M. Baek. 2005. Population ecology of the common freshwater goby *Rhinogobius brunneus* (Pices: Gobiidae) in Korea. Korean J. Ichthyol., 17: 195-204.

Vinyoles, D., A. De Sostoa, C. Franch, A. Maceda-Veiga, F. Casals and N. Caiola. 2010. Life-history traits of the stone loach *Barbatula barbatula*. J. Fish Biol., 77: 20-32. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02653.x.

Vladykov, V.D. 1935. Secondary sexual dimorphism in some Chinese cobitid fishes. J. Morphol., 57: 275-302. https://doi.org/10.1002/jmor.1050570114.

Wacker, S., K. Mobley, E. Forsgren, L.C. Myhre, K. de Jong and T. Amundsen. 2013. Operational sex ratio but not density affects sexual selection in a fish. Evolution, 67: 1937-1949. https://doi.org/10.1111/evo.12092.

Wang, X., X. Wang, L. Kou, J. Shi, Z. Xiao, H. Wei, Y. Liu, J. Li and X. Luo. 2018. Oxygen consumption rate and rhythm and asphyxial point in fish *Barbatula barbatula nuda*. Fish. Sci. (Dalian), 37: 309-315.

Wootton, R.J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall, London, U.K., 416pp.

Yang, Y., H. Chen and Y. Chen. 2019. The complete mitochondrial genome of *Barbatula nuda* and *B. toni* (Teleostei: Nemacheilidae). Mitochondrial DNA B: Resour., 4: 2585-2587. https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1641435.

Zhao, X., S. Hu, P. Xie, M. Ao, L. Cai, J. Niu and X. Ma. 2015. The complete mitochondrial genome of *Barbatula nuda* (Cypriniformes: Nemacheilidae). Mitochondrial DNA, 26: 692-693. https://doi.org/10.3109/19401736.2013.840611.