

묵납자루, *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae; Acheilognathinae)의 패 내 산란과 적응전략

백 현 민 · 송 호 복*

강원대학교 자연과학대학 생명과학부

Spawning in Mussel and Adaptation Strategy of *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae: Acheilognathinae)

Hyun-Min Baek and Ho-Bok Song*

Division of Life Sciences, College of Natural Sciences, Kangwon National University, Chunchon 200-701 Korea

Most of the eggs and (or) pre-larvae of *Acheilognathus signifer* were observed from the gills of *Unio douglasiae sinuolatus*, 30~45 mm in the shell length, that is the host mussel of *A. signifer*. There was no selectivity in proportion to mussel size at the range observed. One to seven individual eggs and (or) pre-larvae were found in the mussels, with a mean of 2.5 individuals, and the rate of possessing one egg and (or) pre-larva was 50.0%. When the pre-larva of *A. signifer* acquired swimming ability inside the mussel, it moved into the suprabranchial chamber. It was estimated that the growth period was 4~6 weeks. The minute tubercles of the pre-larvae were observed immediately after hatching. Absorption of the minute tubercles was observed starting the 7th day, with most of tubercles absorbed 13 days after hatching and completed 20 days after the yolk was entirely absorbed.

Key words : *Acheilognathus signifer*, *Unio douglasiae sinuolatus*, host mussel, minute tubercles, demibranch

서 론

잉어과 (Cyprinidae)의 납자루아과 (Acheilognathinae) 어류는 담수산 석패과 (Bivalvia: Unionidae) 패류의 아가미 안에 산란을 하며, 석패과 패류는 어류와 같은 수중 척추동물에 자신의 유생을 부착하는 숙주-기생의 상호관계 (host-parasite interactions)를 가지고 있는 것으로 알려져 있다 (Duyvene de Wit, 1966; Zale and Neves,

1982). 이와 같이 숙주 특이성 (host specialization)을 가지고 진화한 납자루아과 어류는 일반적인 어류와 달리 독특한 산란 습성과 초기생활사를 가지게 되었으며, 조개를 숙주로 이용하기 위해 형태적, 생리적, 행동학적인 적응을 하였다. 납자루아과 어류는 숙주 조개의 아가미 안에서 초기발생 (early ontogeny)을 하므로 전형적인 잉어과 어류의 배발생 (embryological developmental)과는 다른 특징들을 가지고 있으며 (Aldridge, 1999), 특히 숙주 조개는 자신의 아가미 안에 위치한 난과 전기자어 (pre-larva)를 항상 토출하려 하므로, 이에 대한 방지대책의 일환으로 전기자어의 난황 익상돌기 (yolk project)

*Corresponding author: hoboksong@hanmail.net

와 표피상돌기 (minute tubercle)가 보고된 바 있다 (Fukuhara *et al.*, 1982; Suzuki and Jeon, 1990; 송, 1994).

납자루아과 (Acheilognathus) 어류는 세계적으로 약 40여종이 알려져 있는 소형 담수어로서, 중국, 한국, 일본, 베트남 등 동아시아에 주로 분포하며, 유럽과 러시아 등에도 1종이 서식하고 있다 (長田, 1975). 그 중 목납자루, *Acheilognathus signifer*는 한국 고유종으로, 한강수계를 포함하여 그 이북지역인 임진강, 대동강, 압록강, 성천 및 회양 등에 분포하며 (內田, 1939), 같은 아과 (subfamily)의 다른 종보다 비교적 상류에 서식하고, 작은말조개, *Unio douglasiae sinuolatus*에 산란한다 (백, 2005).

국내에서는 송 (1994)이 줄납자루, *A. yamatsutae*, 양 (2004)이 임실납자루, *A. somjinensis*와 칼납자루, *A. koreensis*의 숙주선택에 관하여 보고하였고, Balon (1962), Reynolds *et al.* (1997), Mills and Reynolds (2002a, b) 등은 유럽에 서식하는 납줄개, *Rhodeus sericeus*의 숙주선택에 대하여 보고한 바 있다. Hirai (1964)는 납자루아과 4종에 관하여, Kondo *et al.* (1984)은 납자루속 (genus *Rhodeus*) 5종에 관한 숙주선택에 대하여 보고한 바 있으나 조개 내 산란에 따른 발생특징과 위치 및 이동에 관한 연구는 찾아 볼 수 없었다.

본 연구는 숙주 특이성을 가지고 진화한 *A. signifer*의 숙주 조개의 선택 및 이용방법을 *U. douglasiae sinuolatus*의 내부구조와 연관하여 알아보고, 조개 내 산란에 따른 발생과 생존전략에 대하여 조사, 연구함으로써 본 종의 숙주적응과 생존전략을 이해하고 나아가 개체군이 감소추세에 있는 본 종의 보존과 보호를 위한 생물학적 기초 자료로 활용하고자 하였다.

재료 및 방법

본 연구를 위하여 2003년 5~6월에 걸쳐 강원도 홍천군 홍천강 지류인 내촌천 (N: 37° 48' 10", E: 128° 05' 14")에서 *A. signifer*와 *U. douglasiae sinuolatus*를 채집하였다. *U. douglasiae sinuolatus*는 *A. signifer*의 서식밀도가 높은 하천의 가장자리에서 채집하였고, *A. signifer*는 투망 (망목 5×5 mm), 족대 (망목 2×2 mm)와 유인망 (25×25×70 cm, 망목 3×3 mm)을 이용하여 채집한 후 산채로 실험실에 운반하였다. *U. douglasiae sinuolatus*의 각장 (shell length)과 각고 (shell width)는 1/20 mm vernier caliper를 이용하여 0.1 mm 단위까지 측정하였고 폐각근 (adductor muscle)을 절단한 후 내부를 해부현미경으로 관찰하면서 *A. signifer*의 난과 전기자어의 반새 내 위치를 파악하였다. 이 때 난과 전기자어의 위치는 반새

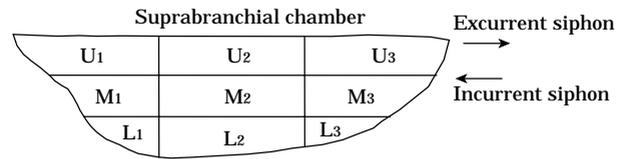


Fig. 1. Diagrammatic illustration showing the demibranch of *Unio douglasiae sinuolatus*. U: upper part of demibranch, M: middle part of demibranch, L: lower part of demibranch.

(demibranch)를 상새방 (suprabranchial chamber)과 접한 부위부터 U, M, L로 3등분 하고, 출수공에서 먼 곳부터 1, 2, 3으로 3등분하여 각 각 9개의 부위로 나누어 관찰하였다 (Fig. 1). 또한 성장 단계별로 난 발생 및 전기자어의 형태 및 행동 특성과 조개 내의 체류시간 등을 조사하기 위해 *A. signifer*로부터 난과 정자를 채취 후 인공 수정하여 수온을 20±2°C로 유지하면서 발생 과정을 병행하여 관찰하였다. 발생에 따른 전기자어의 표피상돌기 (minute tubercles on the skin surface)의 변화를 주사전자현미경으로 관찰하기 위하여 부화 직후부터 난황흡수 직후까지 각 발생 단계별 (부화 직후, 부화 후 2, 7, 13, 20일)로 구분하여, 1% karnovsky's fixative로 고정된 후 0.05 M cacodylate buffer로 각 20분씩 3회, 1% osmic acid로 2시간 처리하고 세척 후 ethanol 탈수 과정과 amylacetate 용액을 거쳐 critical point dryer로 건조시켰다. 이를 gold coating (POLANON SC-7620) 후 주사전자현미경 (ZEISS LEO-1420VP)으로 관찰하면서 촬영하였다.

결 과

1. 숙주 선택

본 연구의 조사 장소인 홍천강 상류의 내촌천에는 석패과 중 *U. douglasiae sinuolatus* 1종만이 서식하고 있었으므로 *A. signifer*가 다른 석패과에도 산란하는지의 여부는 판단할 수 없었다. 따라서 *A. signifer*가 숙주로 이용하는 *U. douglasiae sinuolatus*의 크기에 따른 선택성을 조사하였다.

채집한 *U. douglasiae sinuolatus*는 각장이 22.4~49.5 mm, 각고가 12.2~22.9 mm의 범위였다. 조개 아가미 안에서 난 또는 전기자어가 관찰된 조개의 최소 크기는 각장이 최소 24.0 mm였으나, 이를 제외하고 대부분이 각장 30~45 mm의 조개에서 발견되었고, 각장 30 mm 이상에서는 조개의 크기에 따른 선택성의 차이는 없었

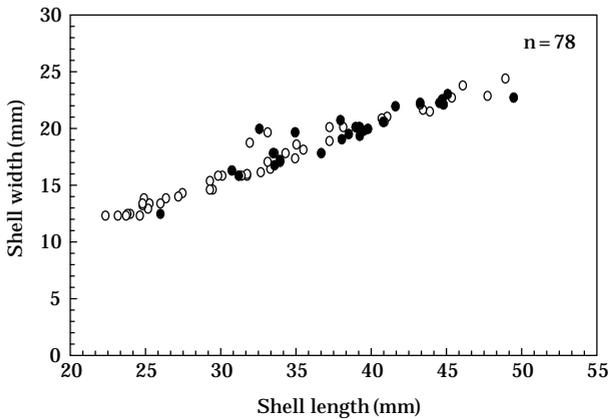


Fig. 2. Mussel selection related to shell size in Korean bitterling, *Acheilognathus signifer* from May to June, 2003 in Naechoncheon in Hongcheon-gun, Gangwon-do. closed circle: eggs and (or) larvae in the mussel, open circle: no eggs and (or) larvae in the mussel.

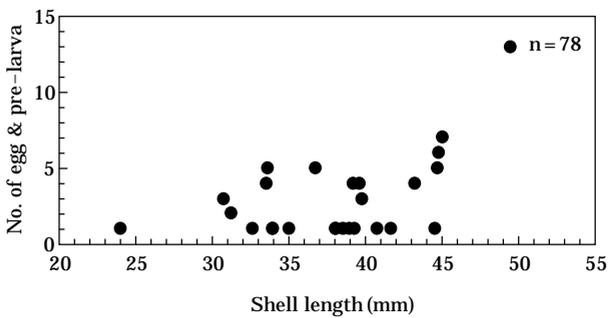


Fig. 3. Number of eggs and (or) larvae inside the *Unio douglasiae sinuolatus*'s demibranch from May to June, 2003 in Naechoncheon in Hongcheon-gun, Gangwon-do.

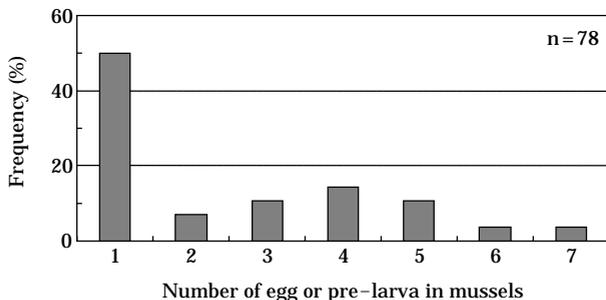


Fig. 4. Frequency of number of eggs and (or) pre-larvae of *Acheilognathus signifer* inside host mussels, *Unio douglasiae sinuolatus* from May to June, 2003 in Naechoncheon in Hongcheon-gun, Gangwon-do.

다(Fig. 2). 조개 내에서 발견된 난 및 전기자어의 수는 1~7개(마리)였으며, 최대 14개(마리)가 발견된 것도 있으나 대부분이 5개(마리) 이내였다(Fig. 3). 조개의 난 또는 자어의 보유율은 1개(마리)가 50.0%로 가장 높았고, 2개(마리)는 7.1%, 3개(마리)는 10.7%, 4개(마리)는 14.3%, 5개(마리)는 10.7%로 1~5개(마리) 사이의 난 또는 자어보유율이 전체의 92.9%를 차지하여 대부분의 조개는 1~5개(마리)의 난 또는 자어를 보유하는 것으로 나타났으며(Fig. 4), 조개 1개체 당 평균 보유수는 2.5개(마리)였다.

2. 조개 내 산란 및 난과 전기자어의 위치

조개 내 산란위치에 대하여 조사하기 위해 Fig. 1과 같이 나누어 난 및 전기자어의 위치를 조사하였다. 그 결과 난은 M2 (56.5%)와 M1 (21.7%)에서 가장 높은 빈도로 나타났고, U2, L2, M3에서는 낮은 빈도로 관찰되었다. 이러한 결과로 보아 *A. signifer*가 산란관을 넣어 산란하는 위치는 M2 또는 M1이며 이 위치는 산란관이 최대 신장된 길이와 거의 일치하였다. U2에서 발견된 난은 반새 내로 들어가지 못하고 상새방에서 발견된 경우이며, U1, U2와 M3에 위치하는 난은 출수공에 근접해 있기 때문에 수류에 의해 토출될 위험이 높다. 전기자어의 조개 내 위치는 난과는 다른 양상으로 나타났다. 난이 대부분 M부위에서 발견된데 반해 전기자어는 U부위에서 대부분 발견되었다. 출현 빈도는 U1 (47.3%), U2 (31.6%)에서 높았고, U3 (10.5%) 그리고 M2부위에서도 관찰되었으나 대부분이 상새방에 위치하였다. 난이 M2 또는 M1에 위치하다가 부화하여 운동능력을 획득하면 U1, U2,

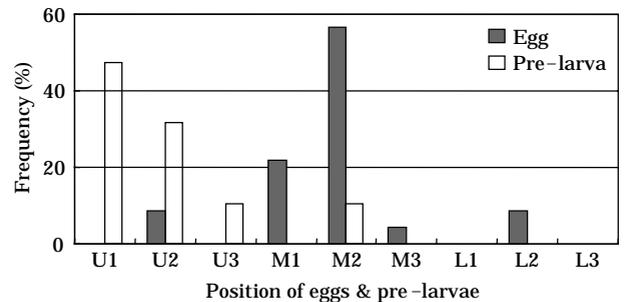


Fig. 5. Frequency of eggs and pre-larvae's position of *Acheilognathus signifer* inside host mussels, *Unio douglasiae sinuolatus* from May to June, 2003 in Naechoncheon in Hongcheon-gun, Gangwon-do. U: a part adjacent to the suprabranchial chamber, M: a middle part of demibranch, L: a end part of demibranch. Distance from the excurrent siphon, 1>2>3. See Fig. 1.

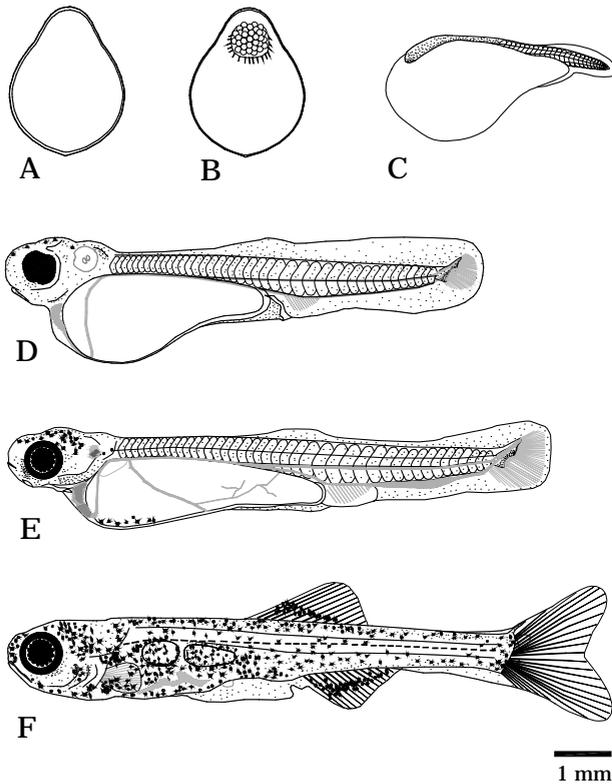


Fig. 6. Development of eggs and pre-larvae of *Acheilognathus signifer* in the demibranch of *U. douglasiae sinuolatus*. A, B (egg diameter, the long axis = 2.09 mm) and C (total length, 3.39 mm) located in M and L area of demibranch, D (total length, 7.95 mm), E (total length, 8.81 mm) and F (total length, 10.32 mm) located in U area of demibranch (See Fig. 1).

즉 상새방 쪽으로 이동하는 것으로 판단된다 (Fig. 5).

3. 조개 내에서 발생단계별 위치와 이동

반새 내 M2 또는 M1에서 관찰된 발생단계는 산란 직후의 난에서부터 부화 직후의 전기자어까지 다양하였는데 이러한 결과로 미루어보아 산란 후 난 발생단계를 거치고, 부화 및 전기자어 초기까지 M2 또는 M1에 머무르는 것으로 보인다. 인공수정 한 결과 부화는 수정 후 약 50시간에 시작되었고, 운동능력을 어느 정도 획득하기까지는 부화 후 약 7일 정도가 소요되는데, 이 시기까지 M2 또는 M1에 머무르는 것으로 판단된다 (Fig. 6A, B, C). 그 후 전기자어는 U1, U2 즉, 상새방쪽으로 이동하고 머리를 출수공의 반대 방향으로 하여 상새방의 끝 쪽으로 거슬러 올라가는데, 이 때 전기자어의 특징은 안구가 완전히 형성되고 흑색소포가 관찰되며 혈액의 흐름이 활발하였다. 아직 지느러미의 발달은 미약

하나 입은 뚜렷하였다. 난 발생과 비교하여 이시기를 추정하면 수온 20°C에서 약 8~20일 정도 소요되는 것으로 나타나 산란 후 2~3주 정도 U1, U2에서 성장하는 것으로 추정되었다 (Fig. 6D, E, F). 산란 후 약 20일 이상이 경과되면 난황이 모두 흡수되고, 부레와 창자가 관찰되며 아가미 및 입이 완전히 형성되어 외부섭식 (exogenous feeding)이 가능하였다. 또한 배지느러미를 제외한 나머지 지느러미는 완전히 형성되어 조개를 탈출하여 외부에서 생활 할 수 있는 유영능력을 획득하였다. 이 시기에는 조개에서 탈출하기 위해 상새방과 출수공이 접한 부분에 위치하며, 수온에 따라 차이가 있겠으나 약 3~4주 정도 조개 내에서 성장한 후 조개 밖으로 탈출하는 것으로 추정된다.

4. 전기자어의 표피상 돌기

*A. signifer*의 조개 내 적응 및 생존전략 중 하나인 전기자어의 표피상돌기에 대하여 배열방향, 분포양상, 흡수 및 소멸시기에 관하여 연구하였다.

표피상 돌기는 부화 직후부터 관찰되었는데 몸 전체에 배열되었으며 특히, 머리-등-꼬리로 이어지는 철 (凸) 부위의 표피상돌기는 다른 부위보다 촘촘히 배열되어 있었고 (Fig. 7A), 표피상돌기의 방향은 머리 쪽에서 꼬리 쪽으로 경사지게 배열되어 있었다 (Fig. 7B). 이 때 표피상돌기의 직경은 3~10 μm, 높이 2~8 μm이었으며 자어가 성장함에 따라 계속 발달하고 있었다 (Fig. 7C). 부화 7일째 표피상 돌기의 직경은 5~13 μm, 높이 7~10 μm였으며, 표피상돌기의 흡수가 진행되기 시작하였다 (Fig. 7D). 부화 13일째부터 대부분의 표피상돌기는 흡수되고 거의 흔적만 남아 있었으며 (Fig. 7E), 난황이 모두 흡수된 직후인 부화 20일 후에는 표피상돌기는 완전히 흡수되어 관찰되지 않았다 (Fig. 7F).

전기자어의 표피상돌기의 생성과 발달 시기는 조개 내에서 아가미 안쪽에 위치할 때이고, 소멸 시기는 아가미에서 꼬리운동능력을 갖춘 뒤 상새방으로 이동하는 시기와 거의 일치하고 있다. 알이 반새 내에서 부화 후 표피상돌기가 발달함으로써 토출의 위험으로부터 자신을 보호하고 꼬리운동력을 확보하는 시기에 표피상돌기가 소멸하면서 비교적 공간이 넓은 상새방으로 이동하는 것으로 판단된다.

고 찰

숙주조개의 선택은 자손의 생존과 밀접하게 관련되어 있어 생식에서 중요한 위치를 차지한다. 본 조사지에 서

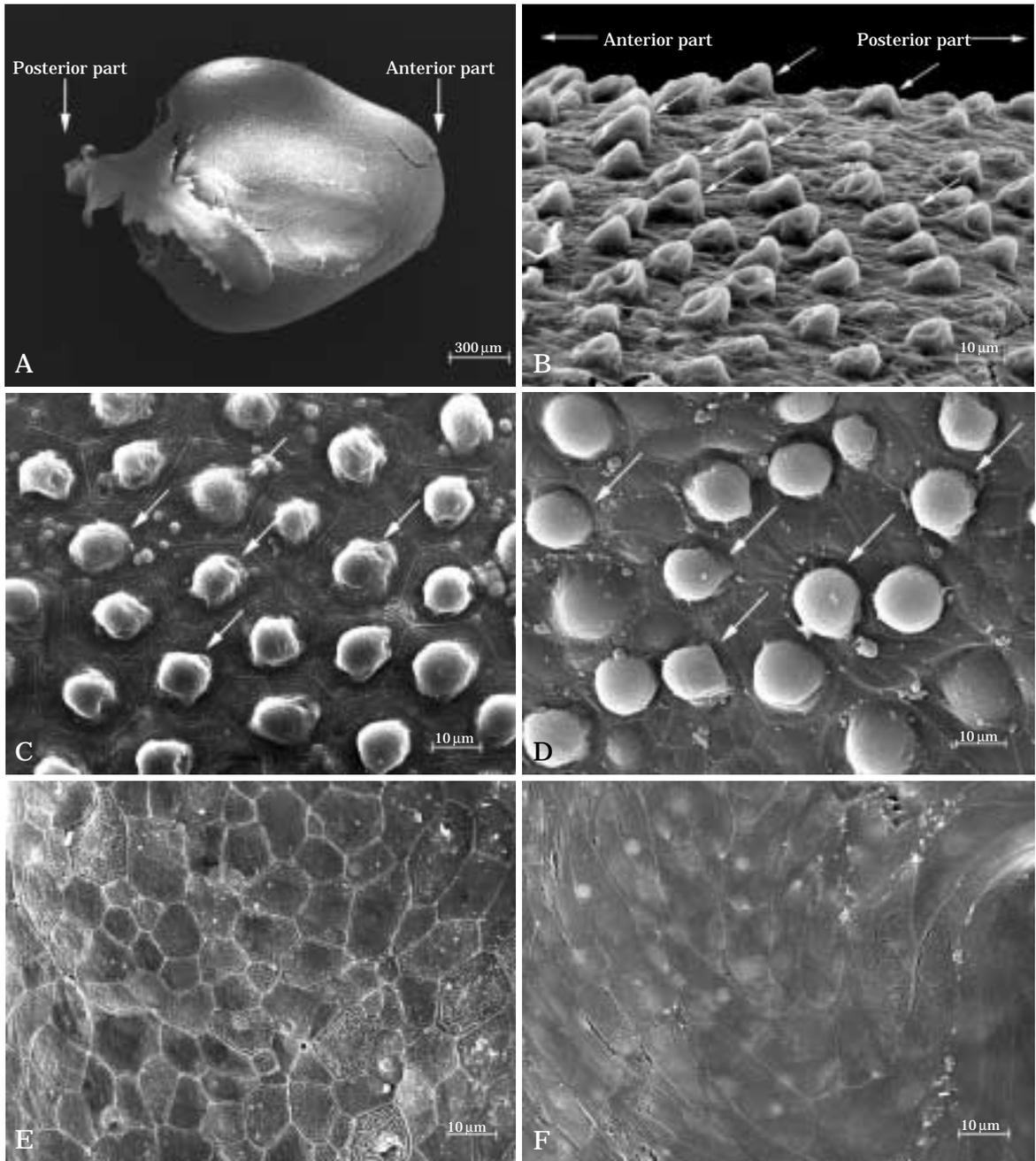


Fig. 7. Minute tubercles on the skin surface from immediately after hatching to free swimming stage of *Acheilognathus signifer*. A: Minute tubercles on whole body immediately after hatching (ventral view), B: Lateral view of minute tubercles at immediately after hatching, C: immediately after hatching (dorsal view), D: 7 days after hatching (dorsal view), E: 13 days after hatching (dorsal view), F: 21 days after hatching (dorsal view). Arrows of B, C, D indicate minute tubercles on body surface.

식하는 숙주조개는 *U. douglasiae sinuolatus* 1종이었으므로 중간 숙주 선택에 대하여 조사할 수 없었고, 중내 숙주선택에 대하여 조사 하였다. 숙주 조개의 선택성은 크기가 작은 각장 30 mm 이하의 개체에 산란하는 경우는 거의 없었고, 대부분이 각장이 30 mm 이상인 개체에

산란을 하였다. 그러나 30 mm 이상의 크기에서는 선택성의 차이는 없는 것으로 나타나 기존의 보고와는 다른 양상으로 나타났다. 송 (1994)은 의암호에 서식하는 *A. yamatsutae*의 숙주선택성에 대하여 보고하면서 말조개, *U. douglasiae*에서 약 40 mm 이상의 개체에서 어란과

자어가 발견되기 시작하며, 개체의 크기가 클수록 산란 빈도가 높게 나타나 *A. yamatsutae*는 큰 개체를 선호한다고 하였다. 조개 1개체 당 난 및 전기자어의 평균 보유수는 *A. yamatsutae*가 3.6개(마리)로 *A. signifer*보다 많았고, 1개(마리)를 가진 조개의 수가 가장 많은 것은 일치하였다.

송과 권(1994)은 *A. yamatsutae*의 주된 숙주는 *U. douglasiae*이며, 대부분(97%)이 외반새에 산란한다고 하였으나 *A. signifer*의 경우에는 외반새에 더 높은 산란 빈도를 보여 주목되었다. 담수 이매패의 외반새는 보육장으로 이용되어 납자루아과 어류가 외반새에 산란할 때에는 여러 가지 불리한 여건이 작용하는 것으로 판단된다. 그러나 *A. signifer*의 경우에는 외반새에 높은 산란율을 보여 *A. yamatsutae*와 차이가 있었으며, 선택적으로 외반새에 산란하는지는 추후 정밀 조사에 의한 판단이 필요하나 외반새에 산란함으로써 토출율을 낮출 수 있을 것으로 추정되었다. *A. signifer*의 산란기와 *U. douglasiae sinuolatus*의 산란기는 비슷하나 일치하지 않는다. *A. signifer*의 산란시기는 4월말에서 5월로 이때 *U. douglasiae sinuolatus*의 난과 유생(glochidium)은 외반새에서 성장하기 시작한다. 따라서 *U. douglasiae sinuolatus*는 자신의 난과 유생(glochidium)에 산소공급을 충분히 하면서 이들의 토출을 막기 위해 조개 내, 특히 외반새에 유숙을 느리게 유지하기 때문에(Mills and Reynolds, 2002a), 난과 유생을 가지고 있는 외반새에 산란된 *A. signifer*의 난은 충분한 산소공급을 받을 뿐만 아니라 토출되는 위험도 감소하는 이점이 있을 것으로 사료된다.

Mills and Reynolds(2002b)는 *R. sericeus*의 숙주선택에 대하여 *Unio*속의 패류가 *Anodonta*속보다 선택성이 높다고 보고하면서 *Anodonta*속이 *Unio*속보다 토출율이 높은 것이 하나의 요인이라고 하였다. 그러나 납자루아과 어류의 산란관 길이는 숙주조개와 오랫동안 동서하거나 같은 조개 내 산란 습성을 지닌 납자루아과 사이에 조개 내 산란을 위한 중간 경쟁이 일어나면서 숙주조개의 크기에 따라 다양하게 적응·진화 및 분화함으로써 숙주조개에 대한 선택성이 파생된 것으로 사료된다. 이런 측면에서 볼 때 *Anodonta*속이 *Unio*속보다 비교적 대형종이기 때문에 산란관의 길이가 비교적 짧은 *R. sericeus*는 *Anodonta*속보다 *Unio*속에 출수공으로 부터 보다 멀리 산란하여 토출율을 낮춤으로서 두 종에서 소형종인 *Unio*속 조개를 산란숙주로 선호하는 것으로 사료된다. *A. signifer*는 대체로 *U. douglasiae sinuolatus*가 서식하는 하천의 중·상류에 서식하는데 비교적 소형패류인 *U. douglasiae sinuolatus*에 적응하여 산

란관의 길이가 짧아졌으며, 이는 산란효율을 높이기 위한 적응진화의 결과로 보인다.

송(1994)이 보고한 *A. yamatsutae*의 경우에는 발생단계가 진행되면서 운동능력을 획득하기 시작하면 수관(water tube)을 따라 아가미의 끝으로 거슬러 올라간다. 그러나 *A. signifer*의 경우에는 유영능력이 증가함에 따라 반대로 상새방(suprabranchial chamber)쪽으로 내려와 출수공의 반대방향으로 거슬러 올라가는데 이는 조개의 반새(demibranch) 크기 때문인 것으로 생각된다. *U. douglasiae sinuolatus*는 아가미의 수관이 매우 협소하므로 부화 후의 전기자어가 공간을 확보 할 수 있는 상새방으로 이동하는 것으로 보이며 Aldridge(1999)도 이와 유사한 결과를 보고한 바 있다.

전기자어 시기에 본 아과의 어류에서만 특징적으로 나타나는 표피상돌기는 조개 내에서 생활을 하는 초기 생활사 단계에서 매우 중요한 생태적 역할을 하는 것으로 알려져 있다(内田, 1939; Fukuhara et al., 1982; 송, 1994). *A. signifer*의 표피상돌기는 부화 직후 몸 전체에 생성되었는데 돌출된 부위에 집중적으로 나타났으며, 특히 머리-등-꼬리로 이어지는 철(凸)부위의 표피상돌기는 다른 부위의 돌기에 비해 크기는 작으나 매우 촘촘히 배열되어 있는 특징이 있었다. 표피상돌기는 조개 속의 반새 내에서 부화 후 수류에 의해 토출되지 않도록 고정하는 역할을 하는데(송, 1994), 몸의 부위별로 그 크기와 모양이 다른 이유는 지지하는 힘이 서로 다르게 작용하기 때문인 것으로 생각되며 반새의 조직과 직접적으로 접촉하여 몸을 주로 지지하는 표피상돌기는 촘촘하게 배열되는 것으로 생각된다.

적 요

*A. signifer*의 숙주 조개인 *U. douglasiae sinuolatus* 각장이 30~45 mm에서 대부분의 알과 자어가 발견되었으며, 각장이 30 mm 이상에서는 크기에 따른 선택성의 차이는 없었다. 조개 내에서 발견된 난 및 전기자어의 수는 1~7개(마리)이었으며, 난 또는 자어의 보유율은 1개(마리)가 50.0%로 가장 높았고, 조개 1개체 당 평균 보유수는 2.5개(마리)였다. *A. signifer*의 전기자어는 조개 내에서 유영능력을 갖추면 상새방으로 이동하였으며, 상새방에서 성장기간은 4~6주 정도로 추정되었다. 전기자어의 표피상 돌기는 부화 직후부터 관찰되었다. 부화 7일째부터 표피상돌기의 흡수가 진행되기 시작하였으며, 부화 13일째부터 대부분의 표피상돌기는 흡수되었고, 난황이 완전히 흡수된 직후인 부화 20일 후에는 표피상돌

기가 완전히 흡수되었다.

인 용 문 헌

Aldridge, D.C. 1999. Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels. *J. of Fish Biol.*, 54 : 138~151.

Balon, E.K. 1962. Note on the number of Danubian bitterling developmental stage in mussels. *Vestn. Cesk. Spol. Zool.* 26 : 250~256.

Duyvene de Wit, J.J. 1966. Some observations on the European bitterling (*Rhodeus amarus*). *Suid-Afrikaanse J. van Wetenskap*, 51 : 249~251.

Fukuhara, S., Y. Nagata and W. Maekawa. 1982. Minute scaly tubercles on the yolksac of Rhodeine Cyprinid fishes in prelarval stages. *Japan. J. Ichthyol.*, 29 : 232~236.

Hirai, K. 1964. Comparative studies in ecology of four species of bitterlings in the Lake Biwa. *Physiology and Ecology*, 12 : 72~81.

Kondo, T., J. Yamashita and M. Kano. 1984. Breeding ecology of five species of bitterling (Pisces: Cyprinidae) in a small creek. *Physiol. Ecol. Japan*, 21 : 53~62.

Mills, S.C. and J.D. Reynolds. 2002a, Mussel ventilation rates as a proximate cue for host selection by bitterling, *Rhodeus sericeus*. *Oecologia*, 131 : 473~478.

Mills, S.C. and J.D. Reynolds. 2000b. Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus*, spawning in freshwater mussels and consequences for offspring survival. *Animal Behaviour*, 63 : 1029~1036.

Reynolds, J.D., V.J. Debusse and D.C. Aldridge. 1997. Host specialisation in an unusual symbiosis: European bitterlings spawning in freshwater mussels. *Oikos*, 78 : 539~545.

Suzuki, N. and S.R. Jeon. 1990. Development of the bitterling, *Acanthorhodeus* (= *Acheilognathus*) *gracilis* (Cyprinidae), with a note on minute tubercles on the skin surface. *Kor. J. Ichthyol.*, 2 : 169~181.

Zale, A.V. and R. Neves. 1982. Fish host of four species of lampsiline mussels (Mollusca: Unionidae) in Big Moccasin Creek, Virginia. *Can. J. Zool.*, 60 : 2535~2542.

백현민. 2005. 묵납자루의 *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae)의 생태학적 연구. 강원대학교 박사학위논문. pp. 1~186.

송호복. 1994. 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae* Mori (잉어과)의 생태학적 연구. 강원대학교 박사학위논문. pp. 1~181.

송호복·권오길. 1994. 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae* (Cyprinidae)의 패류 체내 산란. *한국어류학회지*, 6 : 39~50.

양 현. 2004. 칼납자루, *Acheilognathus koreensis*와 임실납자루, *Acheilognathus somjinensis*의 생태와 종분화. 전북대학교 박사학위논문. pp. 1~91.

内田惠太郎. 1939. 朝鮮魚類誌, 第一冊, 絲鰓類, 内鰓類. 朝鮮總督府水産試驗場. pp. 133~140.

長田芳和, 1975. 世界のタナゴ類. 淡水魚, 2 : 120~133.

Received: April 3, 2005
Accepted: May 25, 2005