

성전환 및 염색체 공학 기법을 이용한 초수컷(Y_Y) 및 초암컷(Δ Y_Y) 나일틸라피아(*Oreochromis niloticus*) 생산

Ⅲ. 초수컷 및 초암컷의 수컷 자손 생산능력 비교

노충환* · 남윤권¹⁾ · 김동수¹⁾

한국해양연구원 자원연구본부 · ¹⁾부경대학교 양식학과

Production of Supermale (Y_Y) and Superfemale (Δ Y_Y) Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*) by Sex Reversal and Chromosome Set Manipulation

Ⅲ. Comparative Study on Male Seed Production Traits of Supermale and Superfemale

Choong-Hwan Noh*, Yoon-Kwon Nam¹⁾ and Dong-Soo Kim¹⁾

Marine Resources Laboratory, Korea Ocean Research & Development Institute (KORDI), Ansan, P.O. Box 29, 425-600, Korea

¹⁾Department of Aquaculture, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea

For development of all male seed production at hatchery scale, a comparative study was made on the seed production traits of supermale (Y_Y-♂) and superfemale (Y_Y-♀) Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. Supermales were crossed with normal females (XX-♀) and the superfemales with normal males (XY-♂) or sex reversed males (XX-♂); progeny survival of these crossings and sex ratio were evaluated. Hatching success of the eggs, fertilized by the supermale was significantly lower than that by the normal male.

Over 95-99 % progenies sired by crossing supermales with normal females were males, while 52-55 % progenies alone were males with the cross of normal males and normal females. Hatching success and survival of alevins were significantly higher for the progenies of the crosses between superfemales and sex reversed males than those resulting from the crosses between superfemales and normal males. However, there was no significant difference in the sex ratio among the progenies of these crosses. Therefore, crossings of superfemales with sex reversed males provide the highest percentage of survival and male progenies.

Key words: Nile tilapia, Supermale, Superfemale, Sex reversed male, Reproductive ability, All male seed

서 론

나일틸라피아는 암컷에 비해 수컷의 성장이 빠르며, 암컷과 수컷을 혼합하여 양식하면 산란에 의한 성장 둔화와 번식에 의한 과밀도가 초래되어 균일한 상품 크기를 만들기 위해서 많은 노력이 필요하다(Guerrero, 1982; Phelps

et al., 1992; Hiott and Phelps, 1993; Lone and Lidha, 1993). 따라서 이러한 문제점을 해결하고 양식 생산성을 향상시키기 위한 방편으로 인위적인 성전환에 의한 단성 집단(monosex population)의 생산이 시도되고 있다(Scott et al., 1989; Pandian and Sheela, 1995).

호르몬 처리를 통한 생리학적 성전환 방법은 직접적으

*Corresponding author : chnoh@kordi.re.kr.

로 단성 집단을 생산할 수 있는 잇점이 있다 (Pandian and Sheela, 1995). 그러나 세계 여러 나라에서는 스테로이드 호르몬의 사용을 엄격히 규제하고 있어 생리학적 성 전환에 의한 산업적인 단성 집단의 생산이 어려워졌다. 이에 반해 성결정 메카니즘을 이용한 유전학적 성전환 방법은 단순히 교배를 통하여 단성 집단을 생산할 수 있는 장점이 있다.

나일틸라피아의 성결정 메카니즘은 암컷 동형 접합성 (female homogamety; XX-♀ : XY-♂)으로 유전학적 성 전환을 통한 수컷 자손의 생산을 위해서는 'YY' 인자형을 가지는 개체의 생산이 필요하며, 이들은 'XX' 인자형을 가지는 개체와 교배할 경우 'XY' 인자형을 가지는 자손의 생산이 가능하다. 즉 'YY' 수컷 (초수컷)은 정상 암컷 (XX-♀)과 교배시킬 경우 전수컷(all 'XY') 자손의 생산이 가능하며, 'YY' 암컷 (초암컷)은 성전환 수컷 (XX-♂)과 교배시킬 경우 역시 전수컷 자손의 생산이 가능하다.

이에 본 연구는 유전학적 성전환을 통한 나일틸라피아의 전수컷 자손 집단의 대량 생산을 위한 연구의 일환으로 실시되었으며, 초수컷과 초암컷의 수컷 자손 생산 능력을 비교하기 위해 인자형이 다른 친어로부터 생산한 수정란의 발생 단계별 생존율과 자손의 수컷률을 조사하였다.

재료 및 방법

1. 교배에 의한 자손 생산

친어

초암컷 및 초수컷 친어는 김 등 (1995, 1996)이 자성발 생성 이배체 기법과 성전환 기법을 적용하여 생산한 제 1 세대 초암컷과 초수컷을 교배하여 대량 생산한 개체들을 사용하였다. 성전환 수컷 친어는 정상 암컷과 성전환 수컷의 교배에서 생산한 자손에 성전환 기법을 적용한 후 자손 검정을 통해 선발한 개체들을 사용하였다. 보통 암컷과 보통 수컷은 경남 진주시 소재 양어장에서 사육하던 개체를 사용하였다.

초수컷을 이용한 생산

초수컷 16마리 (평균 어체중, 222.8±34.3 g), 정상 수컷 16마리 (평균 어체중, 223.2±12.7 g) 그리고 정상 암컷 4마리 (평균 어체중, 114.0±23.6 g)를 친어로 사용하였다. 각 실험에서는 한 마리의 정상 암컷으로부터 채란한 알을 8 batch로 나눈 후 초수컷 4마리와 정상 수컷 4마리로부터 채정한 정자를 인공 교배시켰으며, 이를 네 번 반복하

였다.

초암컷을 이용한 생산

초암컷 3마리 (205.0±33.3 g), 성전환 수컷 6마리 (241.7±125.2 g) 그리고 정상 수컷 6마리 (183.5±8.97 g)를 사용하였다. 각 실험에는 초암컷 한 마리로부터 채란한 알을 4 batch로 나눈 후 성전환 수컷 2마리와 정상 수컷 2마리로부터 채정한 정자를 인공 교배시켰으며, 이를 세 번 반복하였다.

2. 수정률, 발생률 및 초기 생존율 조사

인공 수정된 알은 부화병으로 즉시 옮겨 수용하였으며, 모든 알을 대상으로 수정률, 발생률 및 초기 생존율을 조사하였다. 사란은 매번 조사시마다 계수 후 제거하였다.

3. 성비

부화 60~90일째 실험어의 복부를 절개하고 생식소를 적출한 후 squash method에 따라 암수를 판별하였다.

4. 통계 분석

생산된 자손의 성비 조사 결과는 대조구의 성비와 실험구의 예상 성비에 대해 X^2 test를 실시하였고, 실험구간 성비, 수정률, 발생률, 및 초기 생존율 조사 결과는 Student's t-test와 일원분산분석(one-way ANOVA)을 실시하여 유의성(P=0.05)을 검정하였다.

결 과

1. 수정률, 발생률 및 초기 생존율

초수컷의 자손

초수컷으로부터 생산한 자손의 수정률 및 발생 단계별 생존율을 조사한 결과는 Table 1에 나타내었다. 수정률과 포배-낭배기의 생존율은 정상 암컷과 초수컷 교배구와 정상 암컷과 정상 수컷 교배구간 유의한 차이는 없었다. 그러나 부화율과 부상 시기의 생존율은 정상 암컷과 초수컷 교배구에서 각각 17.4~31.3% 및 10.0~15.4%로서 정상 암컷과 정상 수컷 교배구 (74.2~91.0% 및 71.6~90.0%)에 비해 유의하게 낮았다(P<0.05).

초암컷의 자손

초암컷으로부터 생산한 자손의 수정률, 발생률 및 초기

Table 1. Survival (%) of artificially incubated eggs produced by crossing normal female × normal male, and normal female × supermale

Developmental stage	Cross type: Normal female ×							
	Trial I		Trial II		Trial III		Trial IV	
	Normal male	Supermale	Normal male	Supermale	Normal male	Supermale	Normal male	Supermale
Fertilization	95.9±0.9 ^a	94.3±1.0 ^a	92.3±2.7 ^a	84.4±5.0 ^a	95.4±2.7 ^a	97.9±1.3 ^a	99.0±0.5 ^a	98.2±1.3 ^a
Blastula-Gastrula	87.6±2.7 ^a	85.2±4.3 ^a	85.6±5.4 ^a	76.0±4.5 ^a	87.3±0.7 ^a	86.7±8.6 ^a	95.5±0.9 ^a	95.0±2.1 ^a
Hatching	74.2±4.0 ^b	18.1±7.2 ^a	80.1±5.0 ^b	17.4±5.9 ^a	80.4±2.0 ^b	25.2±18.3 ^a	91.0±2.7 ^b	31.3±10.4 ^a
Swim-up	71.6±4.3 ^b	10.0±3.2 ^a	78.7±4.3 ^b	11.4±7.6 ^a	76.0±2.3 ^b	15.4±12.5 ^a	90.0±2.3 ^b	13.4±7.8 ^a

Values (mean±sd.) within a row in experiment having the different superscripts are significantly different (ANOVA, P<0.05).

생존율을 조사한 결과는 Table 2에 나타내었다. 수정률과 포배-낭배기의 생존율은 초암컷과 성전환 수컷 교배구가 각각 97.7~99.0% 및 93.3~96.3%로서 초암컷과 정상 수컷 교배구(각각 94.7~98.6% 및 92.5~96.9%)에 비해 다소 높았으나 유의한 차이는 없었다. 그러나 부화율과 부상 시기의 생존율은 초암컷과 성전환 수컷 교배구에서 각각 86.2~92.3% 및 84.5~91.5%로서 초암컷과 정상 수컷 교

배구(각각 69.1~79.6% 및 63.7~77.3%)에 비해 높았으며, Trial II와 Trial III에서는 유의하게 높았다(P<0.05).

2. 성비

초수컷의 자손

정상 암컷과 초수컷의 교배에서 생산된 자손의 성비를 조사한 결과는 Table 3에 나타내었다. 정상 암컷과 정상

Table 2. Survival (%) of artificially incubated eggs produced by crossing superfemale × normal male, and superfemale × sex reversed male

Developmental stage	Cross type: Normal female ×					
	Trial I		Trial II		Trial III	
	Normal male	Sex reversed male	Normal male	Sex reversed male	Normal male	Sex reversed male
Fertilization	94.7±4.3 ^a	98.3±0.0 ^a	98.0±0.7 ^a	99.0±0.8 ^a	98.6±0.6 ^a	97.7±0.6 ^a
Blastula-Gastrula	92.5±1.1 ^a	93.3±2.5 ^a	95.9±0.2 ^a	96.3±1.8 ^a	96.9±1.9 ^a	95.0±1.9 ^a
Hatching	79.6±0.6 ^a	86.2±5.2 ^a	70.1±3.3 ^a	92.1±2.4 ^b	69.1±2.6 ^a	92.3±0.6 ^b
Swim-up	74.0±7.1 ^a	84.5±4.0 ^a	63.7±6.0 ^a	91.5±2.1 ^b	77.3±1.3 ^a	91.4±1.9 ^b

Values (mean±sd.) within a row in experiment having the different superscripts are significantly different (ANOVA, P<0.05).

Table 3. Sex ratio of the progenies sired from crossings between normal female × normal male, and normal female × supermale

Cross type	Trial I		Trial II		Trial III		Trial IV	
	Normal female × Normal male	Normal female × Supermale	Normal female × Normal male	Normal female × Supermale	Normal female × Normal male	Normal female × Supermale	Normal female × Normal male	Normal female × Supermale
% Male	49.2±3.5 ^a	98.8±2.5 ^b	55.1±4.6 ^a	97.3±3.2 ^b	52.1±15.2 ^a	95.8±3.5 ^b	53.0±2.1 ^a	97.5±5.0 ^b
X ² against 1♀:1♂	0.03 ^{ns}	43.09 [*]	1.26 ^{ns}	105.52 [*]	0.17 ^{ns}	78.4 [*]	0.49 ^{ns}	70.05 [*]
X ² against 0♀:1♂	31.01 [*]	0.02 ^{ns}	22.82 ^{**}	0.13 ^{ns}	33.79 [*]	0.1 ^{ns}	29.12 [*]	0.01 ^{ns}

Values (mean±sd.) within a row in experiment having the different superscripts are significantly different (ANOVA, P<0.05).

^{ns}not significant, ^{*}P<0.01, ^{**}P<0.001

수컷 교배구의 수컷률은 49.2~55.1%였으나 정상 암컷과 초수컷 교배구는 95.8~98.8%로서 1♀:1♂ 성비에 대해 매우 유의한 차이를 보였다($P<0.001$).

초암컷의 자손

초암컷에 성전환 수컷 및 정상 수컷을 교배시켜 생산한 자손의 성비 조사 결과는 Table 4에 나타내었다. 초암컷과 정상 수컷 교배구의 수컷률은 94.2~98.8%로서 초암컷과 성전환 수컷 교배구(97.5~99.4%)와 유의한 차이는 없었으며, 이들 두 교배구는 모두 0♀:1♂ 성비에 대해 유의한 차이는 없었다.

고 찰

본 연구에서 초수컷과 초암컷은 각각 정상 암컷 및 정상 수컷 또는 성전환 수컷과의 교배에서 95% 이상의 수컷 자손 집단을 생산하였으나, 예상 성비(against 0♀:1♂)와 일치하는 100% 수컷율을 보이는 자손 집단을 생산하지는 못하였다. 이전의 연구에서도 Mair et al. (1997)은 초수컷으로부터 79.5~100.0%의 수컷 자손을 생산하였다고 보고한 바 있어 본 연구의 수컷을 조사 결과와 일치하였다. 본 종은 기본적으로 암컷 동형 접합성(female homogamety) 성결정 메카니즘을 가지지만 부가적으로 상염색체상의 성전환 인자(sr) 그리고 환경요인인 수온이 성결정에 영향을 미치는 것으로 알려져 있다(Hussain et al., 1994; Mair et al., 1997; Noh et al., 1997). 본 연구에서는 30℃ 이상의 고 수온에서 암컷의 빈도가 높아지는 것을 감안하여 사육 수온을 28℃로 일정하게 유지한 점을 감안할 때 초수컷 및 초암컷으로 생산한 자손 중 암컷의 출현은 환경 요인이라기 보다는 위에서 언급한 유전적인 영향인 것으로 판단된다. 본 종은 번식력이 강하여 자연계내

에서도 같은 속내 타종과의 교배가 이루어지는 특징이 있다. 이 잡종은 순종에 비해 성 결정 양상이 보다 복잡할 가능성이 있고, 대부분의 *O. niloticus* 계통은 이미 *O. mossambicus*와 유전자 이입(introgression)이 이루어진 것으로 알려져 있다(Macaranas et al., 1986). 따라서 초수컷 및 초암컷을 이용한 100% 수컷 자손 집단의 생산을 위해서는 김 등(1995)에 의해 정립된 자성발생성 이배체(gynogenetic diploidy) 유도 방법을 통한 순종의 생산이 필요할 것으로 생각된다.

본 연구에서 초수컷과 정상 암컷을 교배시켜 생산한 수정란의 부화율 및 부상시기 자어의 평균 생존율은 각각 $23.0\pm 6.6\%$ 및 $12.6\pm 2.4\%$ 로서 정상 암수간 교배에서 생산한 수정란(각각 $81.4\pm 7.0\%$ 및 $79.1\pm 7.9\%$)에 비해 유의하게 낮은 것으로 조사되어, 초수컷의 자손 생산 능력이 매우 낮은 것으로 나타났다. Mair et al. (1997)은 초수컷의 자손 생산 능력이 정상 수컷과 같다고 보고한 바 있어 본 연구 결과와 일치하지 않았다. 하지만 그들의 연구에서는 초수컷과 정상 수컷의 자손 생산 능력에 관한 비교 조사 결과는 제시되지 않아 동일한 암컷으로부터 한번에 얻은 알에 대해 정상 수컷과 초수컷의 정자를 인공 수정시켜 조사한 본 연구 결과와 직접적인 비교는 어려울 것으로 생각된다. 종묘 생산량의 감소는 산업에의 적용성을 저하시키는 결정적인 요인이므로 본 연구에서 초수컷의 낮은 자손 생산 능력에 대한 내분비, 생식소 그리고 배우자 수준의 원인 구명이 이루어져야 할 것으로 생각한다.

그러나 본 연구에서 초암컷은 수컷의 인자형을 달린 교배에서 생산한 자손의 초기 생존율이 정상 암수간 교배에서 생산한 자손과 다르지 않아 산업적 적용성이 초수컷에 비해 월등히 높은 것으로 나타났다. 초암컷과 정상 수컷간의 교배에서 생산한 수정란의 부화율 및 부상자어의

Table 4. Sex ratio of the progenies sired from crossings between superfemale×normal male, and superfemale×sex reversed male

Cross type Superfemale ×	Trial I		Trial II		Trial III	
	Normal male	Sex reversed male	Normal male	Sex reversed male	Normal male	Sex reversed male
% Male	94.2±5.9 ^a	97.5±3.7 ^a	97.5±3.5 ^a	99.2±1.2 ^a	98.8±1.8 ^a	99.4±0.9 ^a
X ² against 1♀:1♂	93.63 ^{**}	108.3 ^{**}	195.17 ^{**}	116.03 ^{**}	152.1 ^{**}	156.0 ^{**}
X ² against 0♀:1♂	0.41 ^{ns}	0.09 ^{ns}	0.00 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.03 ^{ns}	0.01 ^{ns}

Values (mean±sd.) within a row in experiment having the different superscripts are significantly different (ANOVA, $P<0.05$).

^{ns}not significant, ^{*} $P<0.01$, ^{**} $P<0.001$

평균 생존율이 각각 $72.9 \pm 5.8\%$ 및 $71.7 \pm 7.1\%$ 로서 초암컷과 성전환 수컷의 교배($90.2 \pm 3.5\%$ 및 $89.1 \pm 4.0\%$)에 비해 낮은 것으로 조사되었는데, 이는 'Y' 인자형의 중복에 의한 것일 가능성이 있다. 이전의 연구에서 fighting fish, *Betta splendens* 는 'YY' 인자형을 가질 경우 발생 단계에서 생존율이 감소하는 경향이 있으며(George et al., 1994), guppy, *Poecilia reticulata*,와 송사리, *Orizias latipes*에서도 'YY' 개체의 낮은 생존율이 보고된 바 있다(Winge and Ditlevsen, 1938; Yamamoto, 1955; Kavumpurath and Pandian, 1992). 이는 'Y' 인자형에 치사 인자(ma)가 내재되어 있으며, 동형 접합의 상태($Y^{ma}Y^{ma}$)에서 이 인자의 발현에 의해 발생 중 사망이 일어난다는 가설에 부합되는 것으로 알려져 있다 (Winge and Ditlevsen, 1938). 본 저자들의 이전 연구(not published)에서도 'YY' 인자형을 가지는 초수컷과 초암컷의 교배에서 생산된 수정란 (100% 'YY' 예상)의 부화율 및 부상자어의 생존율이 정상 암수의 교배에 비해 현저히 낮았던 결과를 볼 때, 본 연구에서 초암컷 및 정상 수컷으로부터 생산된 자손(50% 'YY' 예상)의 초기 생존을 감소는 'Y' 인자형에 내재된 것으로 알려진 치사 인자의 동형 접합에 의한 것으로 생각된다. 초암컷은 성전환 수컷과의 교배에서 정상적인 초기 생존율을 보이는 자손 집단을 생산했음을 볼 때 정상 수컷과의 교배에서 나타난 초기 생존율의 감소는 초수컷에서 관찰된 자손 생산력 저하와는 다르며, 수컷 친어 인자형의 선택적 사용을 통해 수컷 자손 집단의 원활한 종묘 생산이 가능할 것으로 판단된다.

일반적으로 산업적 규모에서 나일틸라피아의 종묘 생산을 위해서 암컷 친어와 수컷 친어를 2~4♀ : 1♂의 비율로 자연 교배시키는 점을 고려해 볼 때, 친어로서 초암컷은 같은 양의 종묘 생산을 위해서 초수컷에 비해 2~4배 많이 필요하며 동시에 정상적인 생식 능력을 가지는 성전환 수컷의 대량 확보가 수반되어야 한다. 초암컷은 김 등 (1993, 1996)의 방법에 따라 초수컷과 초암컷의 교배와 암컷으로의 성전환 처리를 통해 대량 생산이 가능하다. 그리고 성전환 수컷은 성전환 수컷과 정상 암컷의 교배를 통해 'XX' 인자형을 가지는 자손 집단을 생산할 수 있고, 이들 자손에 대해 17 α -MT를 62.5 $\mu\text{g}/\text{l}$ 의 저농도로 12 시간 동안 침지 처리하여 성전환 수컷을 대량 생산하는 기법이 개발되어 있으며 (not published), 본 연구에서 성전환 수컷의 자손 생산력은 정상 수컷 차이가 없는 것으로 나타났다. 따라서 산업에 적용을 위한 초암컷과 성

전환 수컷의 대량 확보는 가능하다.

본 연구의 결과로부터 유전학적 성전환 기법을 이용한 수컷 자손 집단의 대량 생산은 초수컷의 낮은 자손 생산력으로 인해 초암컷을 이용하는 것이 바람직하며, 이 때 수컷 친어로는 성전환 수컷을 이용하는 것이 더 효과적일 것으로 판단된다. 그리고 나일틸라피아의 산업적 종묘 생산이 주로 자연 교배에 이은 자어의 수집에 의해 이루어지는 것을 감안할 때, 초암컷이 수컷 친어와 원활한 자연 교배가 이루어지는지에 대한 조사와 더불어 자연 교배에 의한 수컷 종묘의 생산력에 관한 조사가 이루어져야 할 것으로 생각한다.

요 약

본 연구는 유전학적 성전환 기법을 이용한 나일틸라피아(*O. niloticus*)의 전수컷 자손 집단 생산을 위한 연구의 일환으로 실시되었으며, 초수컷(인자형 YY-♂)과 초암컷(인자형 YY-♀)의 수컷 자손 생산 능력을 비교하였다. 초수컷은 정상 암컷(XX-♀)과 그리고 초암컷은 정상 수컷(XY-♂) 및 성전환 수컷(XX-♂)과 인공 교배시킨 후 발생 단계별 초기 생존율과 생산된 자손의 성비를 구하였다. 초수컷과 정상 암컷의 교배에서 생산된 수정란은 정상 수컷과 정상 암컷의 교배에서 생산된 수정란에 비해 부화율 및 부상 시기 자어의 생존율이 현저하게 낮았으며, 생산된 자손의 수컷율은 95.8~98.8%였다. 초암컷은 성전환 수컷과의 교배에서 생산된 수정란의 부화율 및 부상 시기 자어의 생존율이 정상 수컷과의 교배에서 보다 높았으나, 생산된 자손의 수컷율은 97.5~98.8%로서 정상 수컷과의 교배(94.2~98.8%)와 유의한 차이는 없었다. 이상의 결과에서 유전학적 성전환에 의한 수컷 자손 집단의 생산을 위해서는 정상 암컷과 동일한 자손 생산력을 가지고 높은 수컷 자손을 생산하는 초암컷을 사용하는 것이 바람직할 것으로 판단된다.

감사의 글

이 논문은 과학기술부 국가지정연구소(NRL) 사업의 지원에 의해 수행된 연구의 일부이며, 지원에 감사드립니다.

참 고 문 헌

George, T., T. J. Pandian and S. Kavumpurath, 1994.

- Inviability of the fighting fish, *Betta splendens*. *Bamidgeh*, 46 : 3-8.
- Guerrero, R. D., 1982. Control of tilapia reproduction. pp. 309-316. (in) *The biology and culture of tilapias*, (eds.) R. S. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnel. International Centers for Living Aquatic Resources Management, Philippines.
- Hiott, A. E. and R. P. Phelps, 1993. Effects of initial age and size on sex reversal of *Oreochromis niloticus* fry using methyltestosterone. *Aquaculture*, 112 : 301-308.
- Hussain, M. G., B. J. McAndrew, D. J. Penman and P. Sod Suk, 1994. Estimate gene-centromere recombination frequencies in gynogenetic diploids of *Oreochromis niloticus* (L.) using allozymes, skin colour and a putative sex determination locus (SLD-2). pp. 502-508. (in) *Genetics and evolution of aquatic organisms*, (ed.) Beaumont, A. R. Chapman and Hall, London,
- Kavumpurath, S. and T. J. Pandian, 1992. Production of YY male guppy (*Poecilia reticulata*) by endocrine sex reversal and progeny testing. *Asian Fisher. Sci.*, 5 : 265-276.
- Lone, K. P. and M. T. Ridha, 1993. Sex reversal and growth of *Oreochromis spilurus* (Gunter) in brackish and sea water by feeding 17 α -methyltestosterone. *Aquacult. Fish. Man.*, 24 : 593-602.
- Macaranas, J. M., N. Taniguchi, M. J. R. Pante, J. B. Capili and R. S. V. Pullin, 1986. Electrophoretic evidence for extensive hybrid gene introgression into commercial *Oreochromis niloticus* (L.) stocks in the Philippines. *Aquacult. Fish. Manage.*, 17 : 249-258.
- Mair, G. C., J. S. Abucay, D. O. F. Skibinski, T. A. Abella and J. A. Beardmore, 1997. Genetic manipulation of sex ratio for the large-scale production of all-male tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Can. J. Fish. Sci.*, 54 : 396-404.
- Noh, C. H., Y. K. Nam and D. S. Kim, 1997. Effects of temperature and estradiol-17 β treatment on phenotypic sex determination in different genotypes of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Kor. J. Ichthyology*, 9 : 195-201.
- Pandian, T. J. and S. G. Sheela, 1995. Hormonal induction of sex reversal in fish. *Aquaculture*, 138 : 1-22.
- Phelps, R. P., W. Cole and T. Katz, 1992. Effects of fluoxymesterone on sex ratio and growth of Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquacult. Fish. Manage.*, 23 : 405-410.
- Scott, A. G., D. J. Penman, J. A. Beardmore and D. O. F. Skibinski, 1989. The "YY" supermale in *Oreochromis niloticus* (L.) and its potential in aquaculture. *Aquaculture*, 78 : 237-251.
- Winge, O. and E. ditlevesen, 1938. A lethal gene in the Y chromosome of *Lebistes*. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg Ser. Physio.*, 22 : 203-216.
- Yamamoto, T., 1955. Progeny of artificially induced sex reversal of male genotypes (XY) in the medaka (*Oryzias latipes*) with special reference to YY-male. *Genetics*, 40 : 406-419.
- 김동수 · 조제윤 · 방인철, 1993. 17 β -estradiol에 의한 나일틸라피아(*Oreochromis niloticus*)의 성전환. *한국양식학회지*, 6 : 125-132.
- 김동수 · 최윤희 · 노충환 · 남윤권, 1995. 성전환 및 염색체 공학 기법을 이용한 초수컷 및 초암컷(YY) 나일틸라피아(*Oreochromis niloticus*) 생산. I. 성전환된 XY 암컷으로부터 자성발생성 이배체 유도. *한국양식학회지*, 8 : 295-306.
- 김동수 · 노충환 · 최윤희 · 남윤권, 1996. 성전환 및 염색체 공학 기법을 이용한 초수컷(YY) 및 초암컷(YY) 나일틸라피아(*Oreochromis niloticus*) 생산. II. 생산된 초수컷 및 초암컷 나일틸라피아의 자손점정. *한국양식학회지*, 9 : 101-106.