

은어, *Plecoglossus altivelis*의 초기 생식소 형성 및 성분화

방인철 · 박상용 · 이윤아 · 이철호* · 김성연* · 김정길*

순천향대학교 해양생명공학과
*국립수산진흥원

Early Gonadogenesis and Sex Differentiation in Sweet Fish, *Plecoglossus altivelis*

In Chul Bang, Sang Yong Park, Youn-A Lee, Chul-Ho Lee*,
Sung-Youn Kim* and Kyong-Kil Kim*

Department of Marine Biotechnology, Soonchunhyang University, Asan 336-745, Korea
*National Fisheries Research & Development Institute, Pusan 626-900, Korea

The primordial germ cell of the sweet fish was recognized from the 2-day old fry (tl : 0.66 cm), when it began to protrude into peritoneal cavity between mesonephric duct and gut. The primordial gonad, with the formation of genital ridge, developed on the 30-day old fry. Ovarian differentiation was identified by the presence of ovarian cavity and meiotic oocytes from the 90-day old fry (tl : 3.42 cm). Testicular differentiation was identified by the presence of spermatogonial cells with efferent duct from the 100-day old fry (tl : 4.50 cm). Hence the sweet fish belongs to the differentiated type of gonochoristic teleost.

Key words : Sweet fish, *Plecoglossus altivelis*, Early gonadogenesis, Gonadal differentiation

서 론

은어 (*Plecoglossus altivelis*)는 연어목(Order Salmoniformes) 은어과 (Family Plecoglossidae)의 소형 담수어로 우리 나라를 비롯한 일본, 중국의 일부 지역에만 분포하는 극동 지역의 특산 어종이다. 은어의 부화 자어는 바다로 내려가 월동과 성장을 하여 그 다음해 3~4월경에 하천으로 소상, 9~10월경에 산란한 후 사망하는 1년생 어류이다. 우리 나라에서의 주요 서식지는 섬진강, 강구 오십천, 울진 왕피천, 삼척 오십천 및 양양 남대천 등이며 남해안과 동해안의 크고 작은 하천에 많이 서식하고 있다 (김과장, 1993).

본 종은 맛이 담백하고 상큼할 뿐 아니라 수박 맛이 나는 특유의 향기를 함유하고 있어 예로부터 고급 식용 어종으로 많이 이용하였다. 그러나 근래 자연 자원의 감소와 수요의 증가로 양식의 필요성이 점차 요구되고 있다.

따라서 본 종에 대해 많은 연구가 이루어져 식용어까지 양성하는데 성공하여 일본과 대만에 수출하는 등 국내의 은어 양식 기술은 점차 일반화 되어가는 추세나, 성장 증대 등을 목적으로 한 배수체 유도 또는 성전환에 관한 연구 등은 아직 미약한 실정이다.

은어는 암컷의 성장이 수컷보다 월등히 빠르고 성숙기에 수컷의 상품성 하락 등으로 인해 실제 양식 현장에서는 전 암컷 종묘의 생산이 절실히 요구되고 있다 (방 등, 1997). 비록, 호르몬 처리에 의한 암컷으로의 성전환 방법은 확립되어 있으나 (高橋, 1994), 아직 성전환된 수컷을 천어로 사용하여 단순 교배에 의한 전 암컷 집단을 생산하는 유전학적 성전환 방법이 확립되어 있지 않는 실정이다. 유전학적 성전환을 위해선 우선 음성호르몬 처리에 의한 phenotypic male (genetic female)을 생산하여야 하는데, 본 종은 수컷으로의 성전환이 매우 어려운 것으로 알려져 있다. 따라서 정확한 성전환 처리 방법을 구명하기 위

해서 우선 성분화 과정을 조직학적 방법으로 조사하는 것이 필요하다.

어류의 성분화 양상은 자웅 동체형과 자웅이체형으로 대별되고, 자웅동체형은 자성선속형, 음성선속형, 동시성 자웅동체형으로 나누어지며, 자웅이체형은 미분화형과 분화형으로 구분된다 (Yamamoto, 1969). 어류의 성분화는 주로 송사리, 무지개송어, 잉어, 다묵장어, 틸라피아 등에서 연구되었고 국내에서도 넙치, 미꾸라지, 메기, 동자개 등 암·수간에 성장차가 큰 어류에 집중적으로 연구되어 왔다. 본 종의 경우 성분화 과정은 Sasaki et al. (1987)에 의해 보고되었으나 부화 후 30, 60, 90 및 120일째의 은어만을 대상으로 조사함으로써 정확한 초기 생식소 형성 및 성분화에 대한 자료가 부족한 실정이다. 따라서 본 연구에서는 유전학적 성전환에 의한 전 암컷 은어를 생산하기 위한 기초 연구로 우선 본 종의 성분화 양상을 조직학적으로 조사하여 정확한 호르몬 처리 시기 및 기간을 결정하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험어

은어, *Plecoglossus altivelis*의 초기 생식소 형성 및 성분화 과정을 조사하기 위하여 국립수산물진흥원 진해내수면 연구소에서 사육 중인 개체를 친어로 사용하였다. 수온과 광주기를 조절하여 친어의 성 성숙을 유도하였으며, 인공 채란에 의해 얻어진 알과 정자를 인공 수정시켰다.

2. 사육

부화된 자어는 반순환 여과식 사각 수조에서 사육하면서 초기이료로 해수산 rotifer와 *Artemia* 유생을 병행 공급하였다. 이후 배합 사료로 먹이 전환시켜 충분히 섭식할 수 있도록 공급하면서 부화 후 320일까지 사육하였다. 배설물은 수시로 제거하였으며 여과 용수를 이용하여 매일 1/3씩 교환하였다. 수정란의 부화 및 부화 후 자어의 사육은 반순환 여과식 사각 수조에서 하였으며, 이때 수온은 봉상히터를 이용하여 $23 \pm 1^\circ\text{C}$ 를 유지하였다.

3. 표본 및 측정

사육 중인 자어의 표본은 공복 상태에서 하였으며 단계별로 부화 후 1~20일까지는 1~5일, 20~150일까지

는 10일, 150~320일까지는 20~30일 간격으로 무작위로 20~30마리씩을 표본하였다. 그 표본 20~30마리 전 어체를 버어니어 캘리퍼스 전장은 0.01 mm 단위까지, 체중은 전자저울 (Watson, Germany)을 사용하여 1 mg 단위까지 측정하였다. 측정이 끝난 표본은 중성 포르말린 또는 Bouin's solution으로 고정하였다.

4. 생식소 조직 관찰

부화 후 120일까지의 표본은 전 어체를, 그 이후의 표본은 생식소 출현 부위를 파악하여 부위별로 파라핀에 포매하여 3~5 μm 두께로 transverse section하였다. 이후 각 절편은 Harris's haematoxylin 과 Eosin-phloxine B로 비교 염색하였다. 작성한 조직 절편 슬라이드를 생물현미경 (Olympus, Japan) 하에서 검경하여 생식소 발달 과정과 암·수로의 생식소 성분화 양상을 조사하였다. 생식소 발달 과정 및 성분화에서의 각 단계 결정은 각 표본의 전체 개체 중 80% 이상이 각 단계에 해당할 경우로 하였으며 아울러 각 단계별 특징적인 조직상을 생물 현미경에 부착된 디지털 카메라 (Olympus, Japan)로 촬영하였다. 또한 초기 생식소는 각 개체를 연속 절편으로 제작하여 생물 현미경 하에서 그 크기를 결정하였다.

결 과

1. 사육기간에 따른 성장

어체 크기와 사육 일수에 따른 성분화 과정을 관찰하기 위하여 부화 후 사육 일수에 따른 전장 및 체중 성장을 조사한 결과는 Table 1과 같다.

2. 초기 생식소 형성

Fig. 1, 2 및 3에서 나타난 바와 같이 원시생식세포 (primordial germ cell)의 출현과 원시생식소를 구성하는 조직의 초기 분화는 부화 2일째부터 90일을 전후한 자어에서 일어나고 있는 것이 관찰되었다. 부화 2일째 자어 (평균전장: 0.66 cm)에서 중신관 (mesonephric duct, MD)과 장 (gut, G)사이에 원시생식세포로 인정되는 세포 (장경: 10 μm , 단경: 5 μm)가 관찰되었다 (Fig. 1-a). 원시생식세포는 큰 난형의 세포로 세포질과 둥근 핵을 포함하고 있었다 (Fig. 1-a). 부화 후 7일째 (평균전장: 0.73 cm)부터 13일째 자어 (평균전장: 0.88 cm)는 중신관과 장사이의 장간막

Table1. Growth on the sweet fish *Plecoglossus altivelis* during the experimental period

Days after hatching	Total length (cm)*	Body weight (g)*
1	0.65 ± 0.08	-
2	0.66 ± 0.09	-
7	0.73 ± 0.06	-
10	0.86 ± 0.08	-
13	0.88 ± 0.07	-
16	1.10 ± 0.08	-
20	1.18 ± 0.04	-
30	1.29 ± 0.08	-
40	1.61 ± 0.22	-
50	1.91 ± 0.28	-
60	2.27 ± 0.34	-
70	2.39 ± 0.41	0.04 ± 0.03
80	2.47 ± 0.32	0.05 ± 0.03
90	3.42 ± 0.56	0.16 ± 0.09
100	4.50 ± 0.46	0.40 ± 0.20
110	4.53 ± 1.01	0.70 ± 0.36
120	5.45 ± 0.77	0.90 ± 0.55
130	6.20 ± 0.78	2.02 ± 0.67
140	7.50 ± 0.96	3.05 ± 0.85
150	7.70 ± 0.46	4.21 ± 1.49
180	10.30 ± 0.70	8.22 ± 1.92
210	12.82 ± 0.66	16.67 ± 3.08
240	15.27 ± 0.74	28.49 ± 4.53
270	17.79 ± 1.12	47.08 ± 7.58
300	18.81 ± 1.31	54.34 ± 11.81
320	19.04 ± 1.11	56.15 ± 13.01

*Mean ± S.D.

-Not measured

기저부에 생식세포 (장경 : 12 μm , 단경 : 8 μm)가 체세포와 함께 관찰되었다 (Fig. 1-b, c). 부화 후 30일째 (평균전장 : 1.29 cm) 자어의 생식소는 genital ridge를 형성하는 초기 생식소 (primordial gonad, PGO)로 발달하였고, 원시 생식세포들과 체세포의 분열 증식이 관찰되었다 (Fig. 1-d). 부화 후 60일째 (평균전장 : 2.27 cm)에는 곤봉화된 생식소의 크기가 더욱 커진 형태를 보였으며, 좌우 생식소의 크기도 커져 동일 조직상에 나타났다 (Fig. 1-e). 부화 후 80일째 (평균전장 : 2.47 cm)의 생식소는 길이의 증가와 함께 장경이 더욱 신장되었으며, 생식소 내부에는 원시생식세포의 양적 증가가 나타났다 (Fig. 1-f).

3. 정소의 분화

부화 후 90일째 (평균전장 : 3.42 cm) 은어의 생식소는

암, 수로 분화가 이루어져 정소에서는 많은 정원세포들이 분포하고 정소 소관 (efferent duct, ED)이 관찰되었다 (Fig. 2-a). 110일째 (평균전장 : 4.53 cm) 정소에서는 정소 소관의 수도 증가하고 정원세포 (spermatogonia, SG)도 더욱 분열 증식하였다 (Fig. 2-b). 부화 후 120일째 (평균전장 : 5.45 cm) 정소에서는 정소 소관 내에 정원세포의 분열 증식이 활발해 지는 것이 관찰되었다 (Fig. 2-c). 부화 후 150일째 (평균전장 : 7.70 cm) 정소에서는 생식소 전체에 정소 소관이 발달 형성되며, 각 소관 내에는 정원세포의 분열 증식이 활발해 지는 것이 관찰되었다 (Fig. 2-d).

4. 난소의 분화

부화 후 100일째 (평균전장 : 4.5 cm) 난소에서는 난소를 특징지을 수 있는 parovarian sac의 구조가 가장자리로부터 나타났다 (Fig. 3-a). 부화 후 110일째 난소에서는 난소 소강 (ovarian cavity, OC)이 형성되고 내부에는 약 직경 15 μm 크기의 염색인기 난모세포 (oocyte in the chromatin-nucleolus, CNO)들이 나타나기 시작하였으며 (Fig. 3-b), 부화 후 120일째 난소 (장경 : 400 μm , 단경 : 110 μm)는 난소 소엽 (ovarian lamella, OL)의 형성 및 분리가 시작되고, 20 μm 전후의 초기 난모세포가 소엽 내에 가득 차기 시작하여 기능적 난소의 형태로 분화하였다 (Fig. 3-c). 부화 후 150일째 난소에서는 난모세포의 크기가 직경 25 μm 정도로 성장하고 핵막 주위에 2-3개의 인이 관찰되고 난모세포의 수가 점차 증가하여 finger-like 돌출을 보였다 (Fig 3-d).

고 찰

경골어류를 대상으로 한 성분화 과정의 조사는 생식 생물학적 관점 뿐만 아니라 대상 어류의 양식에 있어서 생리학적 성전환을 위한 호르몬의 최초 처리 시간 및 그 처리 지속 기간을 결정하는 기준이 되므로 중요하다 (Nakamura and Takahashi, 1973 ; Kim et al., 1990 ; 박 등, 1993). 또한 경골어류의 성분화 양상이 다양하기 때문에 (Francis, 1992) 이러한 다양한 성분화 양상의 파악이 요구되며, 일부의 암수 동체 어류를 포함한 다수의 자웅 이체 어류에서의 성전환이 용이하다 (Park et al., 1998). 이러한 성전환은 어류 양식 산업에서 경제성 있는 단성 집단 (monosex population) 생산을 가능케 하나, 성공적인 성전환을 위해서는 성전환 대상 어종의 성분화 양상 파악이 우선적으로 필요하다 (Kim et al., 1988 ; 이와 이,

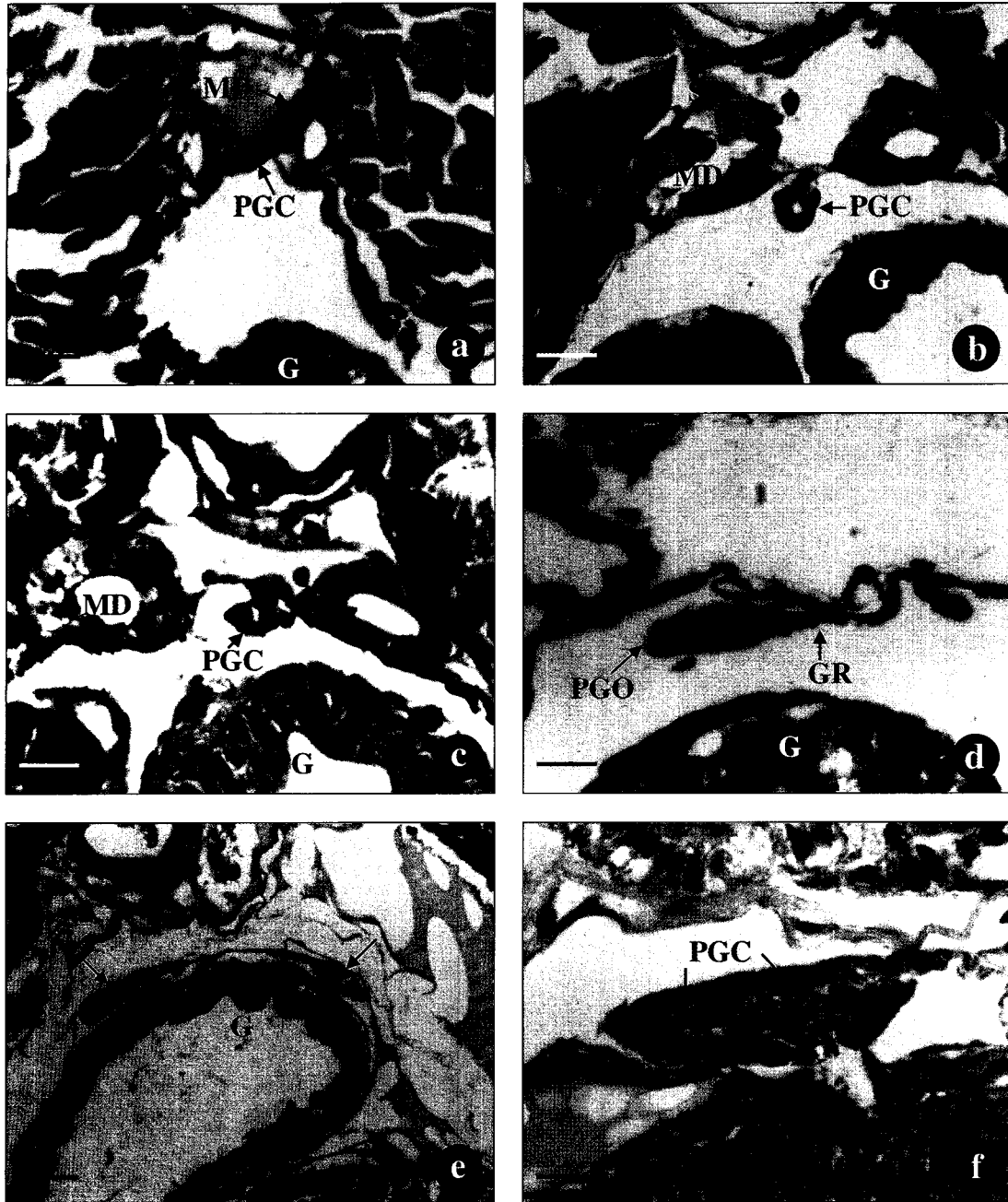


Fig. 1. Transverse section of undifferentiated gonad of the sweet fish *Plecoglossus altivelis*. Scale bar, 10 μm . (a) 0.66 cm tl larva. The gonad consists of a promordial germ cell to the mesonephric duct, (b) 0.73 cm tl larva, (c) 0.88 cm tl larva, (d) 1.29 cm tl larva, (e) 2.27 cm tl larva. Scale bar, 25 μm . Arrows indicate both sides of gonad. (f) 2.47 cm total length larva. Note the presence of primordial germ cells. Scale bar, 10 μm . G, Gut; GR, Genital ridge; MD, Mesonephric duct; PGC, Primordial germ cell; PGO, Primordial gonad.

1990 ; 박 등, 1993, 1997 ; Lee et al., 1994 ; Pandian and Sheela, 1995).

은어, *P. altivelis*의 원시생식세포 출현은 부화 후 2일로,

이러한 결과는 미꾸라지 *Misgurnus mizolepis*에서 부화 후 2일에 원시생식세포가 출현한 결과 (Kim et al., 1990)와 동일하였다. 반면, pejerrey (*Odontesthes bonariensis*)와

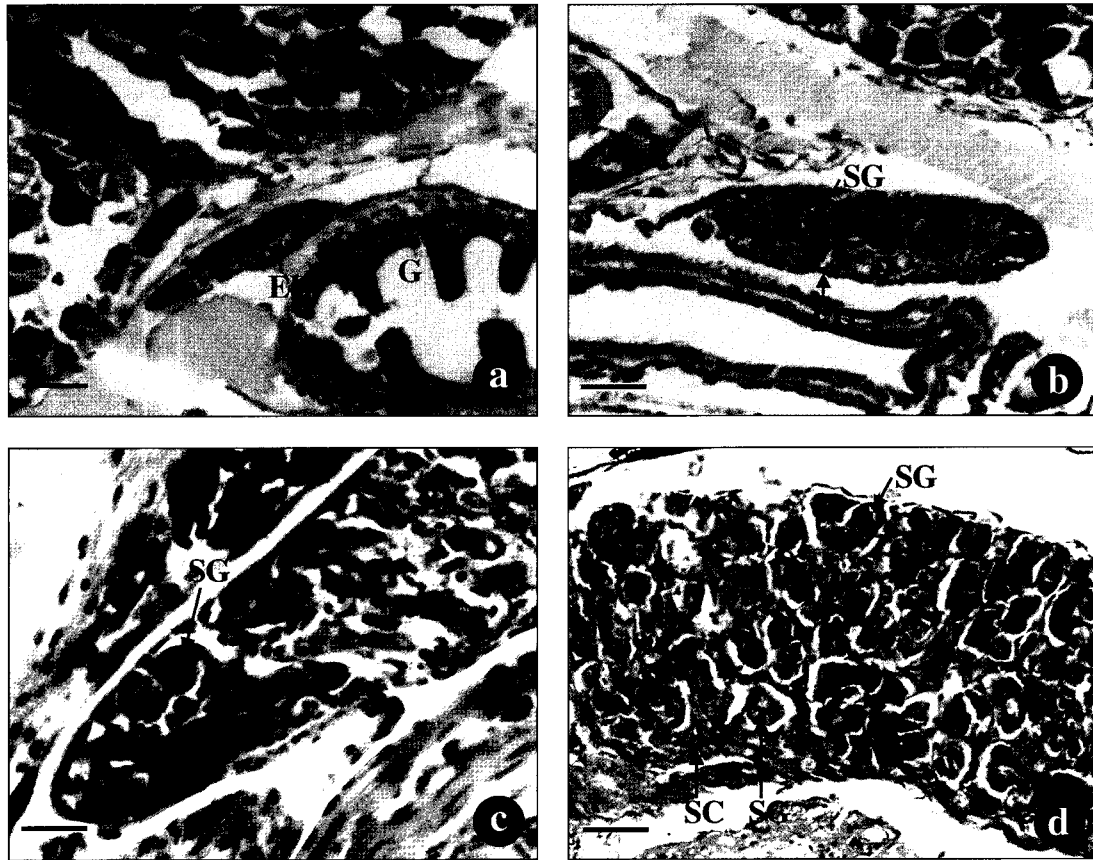


Fig. 2. Transverse section of differentiated testis of the sweet fish. (a) Early differentiated testis of an (3.42 cm tl) individual. Note the presence of efferent duct. Scale bar, 25 μm . (b) Early differentiated testis of an (4.5 cm tl) individual. Note the presence of spermatogonia and efferent duct. Scale bar, 25 μm . (c) Differentiated testis of an (5.45 cm tl) individual. Note the presence of spermatogonia. Scale bar, 10 μm . (d) Differentiated testis of an (7.70 cm tl) individual. Scale bar, 25 μm . ED, Efferent duct; G, Gut; SG, Spermatogonia.

Salaria (=Blennius) *pavo*에서는 부화 직후 원시생식세포가 발견되고 있으며 (Strüssmann et al., 1996 ; Patzner and Kaurin, 1997), *Tilapia zillii*, *T. mossambics* 그리고 *Oreochromis niloticus*에서는 각각 부화 후 15일, 부화 후 8~10 일 그리고 부화 후 9일에 원시생식세포가 발견되고 있다 (Nakamura and Takahashi, 1973 ; Yoshikawa and Oguri, 1978 ; Kim et al., 1988). 이러한 원시생식세포 출현 시기는 종 특이성을 나타내며, 냉수성 어류인 산천어 *Oncorhynchus masou*인 경우 부화 후 24일에 다소 늦게 출현하고 있다 (박 등, 1997).

어류의 생식소 분화 과정 중 원시생식소는 성분화가 완전히 일어나 난소나 정소로 분화되며, 이러한 원시생식소는 생식소의 구조적 형태 차이, 생식원세포의 초기 분열 상 그리고 생식소 기질, 체세포의 종류와 분포 양상 등으

로 암수가 구별되고 있다 (Lee and Lee, 1996 ; Lee et al., 1996). 즉 은어의 경우, 초기 생식소 내 난소강의 형성과, 다수의 원시생식세포 무리들로 구성된 생식소로 난소로의 분화가 식별되었다.

은어에서 성분화가 이루어지는 시기는 부화 후 90-100 일째로 나타났으며 최초로 난소로의 분화 확인은 부화 100 일에 감수 분열 전기를 나타내는 난모세포와 난소강의 출현으로 알 수 있었다. 또한 은연어, *Oncorhynchus kisutch*의 경우 특징적으로 이 시기에 염색체의 연접사 복합체 (synaptonemal complex) 형성을 볼 수 있으며 응축된 염색질을 가진 원시생식세포가 나타난다고 보고된 바 있다 (Foyle, 1993). 이러한 성분화 시기는 어종에 따라 달라, 산천어 *O. masou*에서는 부화 후 40일에 성분화가 일어나며 (박 등, 1997), 무지개송어 *O. mykiss*에서는 난황이 완전히 흡

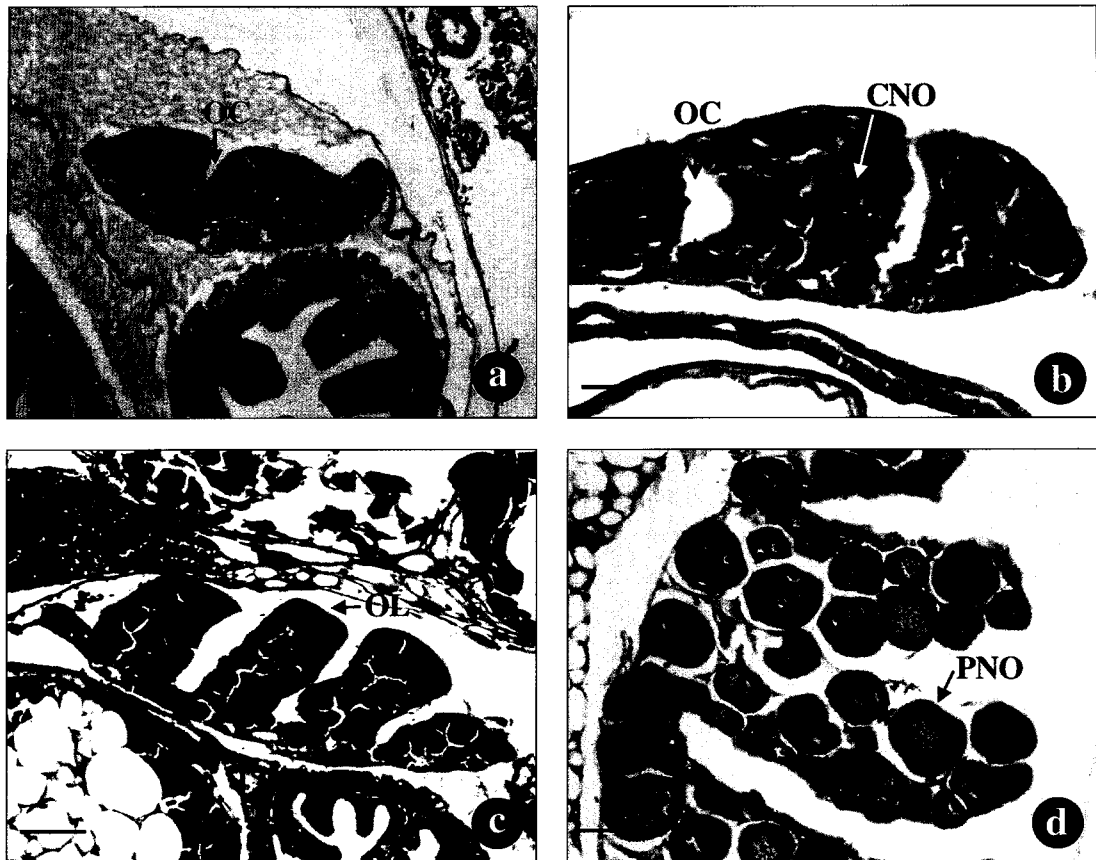


Fig. 3. Transverse section of differentiated ovary of the sweet fish. (a) Early differentiated ovary of an (4.5 cm tl individual. Note the presence of a ovarian cavity. Scale bar, 50 μ m. (b) Early differentiated ovary of an (4.53 cm tl) individual. Note the presence of a ovarian cavity and oocyte in the chromatin-nucleolus stage. Meiotic prophase becomes common but many promordial germ cells still contain condensed chromatin. Scale bar, 25 μ m. (c) Differentiated ovary of an (5.45 cm tl) individual. Note the presence of ovarian lamella. Scale bar, 50 μ m. (d) Ovary containing oocytes in the peri-nucleolus stage of an (7.70 cm tl) individual. Note that the oocytes continue to increase in size and deeply staining granules become distinguishable in the cytoplasm. Scale bar, 50 μ m. CNO, Oocyte in the chromatin-nucleolus; G, Gut; OC, Ovarian cavity; OL, Ovarian lamella; PNO, Oocyte in the peri-nucleolus.

수되고 첫 먹이를 먹는 시기가 성분화 시기에 해당하였다 (Van den Hurk and Slof, 1981). 비록 본 연구에서는 사육 수온을 23℃로 고정하였지만, 은연어에서는 부화 후 적산 수온 270℃가 성분화 시기에 해당한다 (Piferrer and Donaldson, 1989). 아울러 경골어류 생식소 발달시 고온 및 저온은 편향된 성비를 보임을 고려, 사육수온을 달리한 생식소 발달 및 성분화 양상 파악이 필요하리라 사료된다. 결론적으로 은어에서 정소로의 분화 확인은 부화 후 90일에 정소에서 efferent duct의 출현과 부화 후 100일에 spermatogonial cell의 출현으로 하였으며, 난소로의 분화 확인은 부화 후 110일에 초기 생식소의 난소강 형성과 부화 후 120일에 parovarian sac의 구조 출현으로 가능하였다.

따라서 은어의 성분화 양상은 분화형 자웅 이체 (differentiated gonochorism)였다.

경골어류의 난소강 형성 양상은 난소의 중앙에 난소강이 형성되는 entovarian sac과 난소의 가장 자리에 난소강이 형성되는 parovarian sac의 두 가지 형태로 나누고 있다 (Lee et al., 1996). 큰 가시고기, *Gasterosteus aculeatus* (Shimizu and Takahashi, 1980), *Tilapia zilli* (Yoshikawa and Oguri, 1978), 잉어과 어류인 *Barbus tetrazoa tetrazoa* (Takahashi and Shimizu, 1983)의 난소에는 parovarian sac의 형태가 나타나고 있다. 그리고 청어과 (Clupeidae)에 속하는 *Brevoortia patronus* (Combs, 1969), 홍송어, *Salvelinus leucomaenis* (Nakamura and Iwahashi, 1982), 무지

개송어 (Takashima et al., 1980), 넙치, *Paralichthys olivaceus* (이와 이, 1990) 등에서는 entovaria sac에 속한다. 본 종의 경우 난소의 가장자리에 난소강이 형성되는 parovarian sac의 형태로 나타났다.

본 연구의 결과 호르몬 처리의 최초 처리시기 및 처리 기간은 초기 생식소가 형성되는 부화 후 30일부터 성분화가 이루어지는 부화 후 100일까지 (70일간)가 적당할 것으로 사료된다.

요 약

은어, *plecoglossus altivelis*의 생리학적인 성전환을 위한 기초적인 연구로 성분화 과정을 조직학적으로 조사하였다. 부화 후 2일째 (평균전장: 0.66 cm)에 중신관과 장 사이의 장간막에 원시생식세포가 나타났으며, 부화 후 30일째 (평균전장: 1.29 cm)의 초기 생식소는 genital ridge를 형성하는 원시생식소 구조를 나타내었다. 부화 후 90~100일째 (평균전장: 3.42 cm~4.50 cm)의 생식소는 암, 수로 분화가 이루어졌다. 정소는 부화 후 90일째 (평균전장: 3.42 cm) 많은 정원세포들이 분포하고 정소 소관 (effluent duct, ED)이 관찰되었으며, 난소에서는 난소를 특징지을 수 있는 parovarian sac의 구조가 난소 가장자리로부터 나타났다. 부화 후 110일째 정소에서는 정소 소관의 수와 정원세포의 수가 점점 증가하였다. 부화 후 100일째 (평균전장: 4.5 cm) 난소에서는 난소를 특징지을 수 있는 parovarian sac이 형성되기 시작하였고, 부화 후 120일째 (평균전장: 5.45 cm) 난소에서는 난소 소엽의 형성 및 분리와 함께 난모세포가 소엽 내에 가득 차기 시작하여 기능적 난소의 형태로 분화하였다. 이상의 결과 본 종은 초기 성분화 과정에 자성 단계를 거치지 않고 정소와 난소로 분화되는 분화형 자웅이체였다.

감사의 글

본 연구의 일부는 국립수산물진흥원 수산시험연구비의 지원에 의해 수행되었으며, 연구비 지원에 감사드립니다. 아울러 본 논문을 면밀히 심사, 지적, 수정하여 주신 익명의 심사자들에게 감사드립니다.

참 고 문 헌

Combs, R. M., 1969. Embryogenesis, histology and

- organology of the ovary of *Brevoortia patronus*. Gulf Res. Rep., 2 : 333-436.
- Foyle, T. P., 1993. A histological description of gonadal development and sex differentiation in the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) for both untreated and estradiol immersed fry. J. Fish Biol., 42 : 699-712.
- Francis, C. R., 1992. Sexual ability in teleost: Developmental factors. Quart. Rev. Biol., 67 : 1-17.
- Kim, D. S., I. C. Bang and I. B. Kim, 1988. Sexual differentiation and androgen sex reversal of *Oreochromis niloticus*. J. Aquacult., 1 : 53-66.
- Kim, D. S., K.-Y. Lee and T.-Y. Lee, 1990. Gonadal sex differentiation in *Misgurnus mizolepis*. Korean J. Ichthyol., 2 : 95-105.
- Lee, J. S. and Y. D. Lee, 1996. Early gonadogenesis and sex differentiation in the viviparous teleost, *Ditrema temmincki*. Bull. Korean Fish. Soc., 29 : 35-43.
- Lee, Y.-D., B.-S. Kang and J.-J. Lee, 1994. Sex differentiation of the black sea bream, *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker). Korean J. Ichthyol. 6 : 237-243.
- Lee, Y.-D., S. Rho, Y.-J. Chang, H.-J. Baek and C.-M. An, 1996. Sex differentiation of the rockfish, *Sebastes schlegeli*. Bull. Korean Fish. Soc., 29 : 44-50.
- Nakamura, M. and H. Takahashi, 1973. Gonadal sex differentiation in *Tilapia mossambica*, with special regard to the time of estrogen treatment effective in inducing complete feminization of genetic males. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 24 : 1-13.
- Nakamura, M. and M. Iwahashi, 1982. Studies on the paractical masculinization in *Tilapia mossambica* by the oral administration of androgen. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 48 : 768-769.
- Pandian, T. J. and S. G. Sheela, 1995. Hormonal induction of sex reversal in fish. Aquaculture, 138 : 1-22.
- Park, I.-S., J.-H. Kim, I. C. Bang and D. S. Kim, 1998. Histological study of the early gonadal development and sexual differentiation in *Rhynchocypris oxycephalus*. Dev. Reprod., 2 : 69-74.
- Patzner, R. A. and G. Kaurin, 1997. Sexual differentiation in *Salaria (=Blennius) pavo*. J. Fish Biol., 50 : 887-894.
- Pifferrer, F. and E. M. Donaldson, 1989. Gonadal differentiation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, after a single treatment with androgen at different stages during ontogenesis. Aquaculture, 77 : 251-262.
- Sasaki, T., F. Takashima and A. Takahashi, 1987. Sex differentiation and its manipulation in ayu. Suisanzoshoku, 34 : 249-251.
- Shimizu, M. and H. Takahashi, 1980. Process of sex

- differentiation of the gonad and gonoduct of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 31 : 137-148.
- Strüssmann, C. A., F. Takashima and K. Toda, 1996. Sex differentiation and hormonal feminization in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. Aquaculture, 139 : 31-45.
- Takahashi, H. and M. Shimizu, 1983. Juvenile intersexuality in a cyprinid fish, the Sumatra barb, *Barbus tetraodon tetraodon*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 34 : 69-78.
- Takashima, F., R. Patino and M. Nomura, 1980. Histological studies on the sex differentiation in rainbow trout. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 46 : 1317-1322.
- Van den Hurk, R. and G. A. Slof, 1981. A morphological and experimental study of gonadal sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. Cell Tissue Res., 218 : 487-494.
- Yamamoto, T., 1969. Sex differentiation. 117-175. Fish Physiology, Vol. III (W. S. Hoar and D. J. Randall). Academic Press, New York, USA.
- Yoshikawa, H. and M. Oguri, 1978. Sex differentiation in a cichlid, *Tilapia zillii*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 44 : 313-318.
- 김익수 · 강언중, 1993. 원색한국어류도감. 아카데미서적, 서울. 477 pp.
- 박인석 · 김형배 · 허형택 · 김성철, 1993. 17 α -methyltestosterone 처리에 의한 산천어(*Oncorhynchus masou*) 수컷화. 해양연구, 15 : 29-36.
- 박인석 · 이영돈 · 정의영, 1997. 산천어, *Oncorhynchus masou*의 성분화. 제주대 해양연보, 21 : 1-9.
- 방인철 · 김응오 · 이철호, 1997. 양식 은어의 생산성 향상을 위한 품종개량. 한국양식, 9 : 15-17.
- 이영돈 · 이택열, 1990. 님치, *Paralichthys olivaceus*의 성분화와 생식소 발달. 제주대 해양연보, 14 : 61-86.
- 高橋昭夫, 1994. ホルモンによるアユの性轉換-VII. 淡水魚類の雌性化技術開發, 神奈川縣淡水魚増殖試験場報告, 30 : 1-3.