

쏘가리(*Siniperca scherzeri*)의 초기 생식소 형성 및 성분화

이윤아, 이병민¹, 최경철¹, 박상용, 방인철*

순천향대학교 생명과학부, ¹충북내수면연구소

Early Gonadogenesis and Sex Differentiation of the Mandarin Fish *Siniperca scherzeri*

Yoon-A Lee, Byoung-Min Lee¹, Kyong Cheol Choi¹, Sang Yong Park and In-Chul Bang*

Department of Marine Biotechnology, Soonchunhyang University, Asan 336-745, Korea

¹Chungbuk Inland Fisheries Research Institute, Chungju 380-250, Korea

The early gonadal development and sex differentiation of the mandarin fish, *Siniperca scherzeri* was described from hatch to the 130th day post-hatch (DPH). Primordial germ cells were observed on the just hatched fry (5.10 mm in total length (TL)) and began to protrude into the peritoneal cavity between mesonephric duct and gut. The primordial gonad, with the formation of genital ridge, developed on the 8-10th DPH (10.77-12.47 mm TL). Ovarian differentiation was identified by the presence of ovarian cavity and meiotic oocytes from the 40th DPH (29.75 mm TL). Testicular differentiation was identified by the presence of spermatogonial cells with efferent duct also from the 40th DPH. Sex differentiation of the mandarin fish was identified as gonochoristic type.

Keywords: Mandarin fish, *Siniperca scherzeri*, Sex differentiation

서 론

쏘가리(*Siniperca scherzeri*)는 농어목(Order Perciformes) 꺽지과(Family Centropomidae)에 속하는 어류로 꺽지과에는 전세계적으로 22종이 있으며, 우리 나라에는 2속 3종이 분포하고 있다. 이들 2속 중 꺽지속(Genus *Coreoperca*)에는 꺽지(*Coreoperca herzi*)와 꺽저기(*C. kawamebari*)가, 쏘가리속(Genus *Siniperca*)에는 쏘가리(*Siniperca scherzeri*)가 있다(Cheng and Zheng, 1987; Kim and Kang, 1993). 쏘가리는 우리나라 한강수계를 중심으로 암록강을 비롯한 서남해로 흐르는 큰 하천의 중상류에 자갈이 깔린 깊은 곳에 분포하고 있다. 그러나 최근 하천개수, 오염증가 및 남획으로 하천의 중상류에서 대청호, 충주호, 춘천호, 소양호 등의 큰 댐을 중심으로 주로 서식하고 있으며, 개체 수도 급감하고 있다(Kim and Kang, 1993; Lee et al., 1997).

본 종은 담수어종 중 기호도가 높은 식용어로 자원증식 및 국내수요를 증식시키기 위한 연구가 이루어져 왔으나(Kim et al., 1988b), 초기먹이의 공급과 인공사료 순차가 어려워 유망한 양식 대상종임에도 불구하고 지금까지 산업적인 규모의 대량 양식에는 이르지 못하고 있다.

쏘가리 중 색소 이상으로 체색이 황금색으로 되는 돌연변이

개체를 황쏘가리라 하며 한국 특산종 및 천연기념물 제 190호로 지정하고 있다. 쏘가리와 황쏘가리에 대한 세포유전학적 연구는 Bang et al. (2001), Lee et al. (1997) 및 Park and Kang (1981)이 쏘가리 및 황쏘가리의 염색체, 적혈구 세포 크기 및 세포 DNA 함량을 비교한 바 있으며, 염색체 수($2n=48$)와 핵형이 쏘가리와 동일하고, 분류형질이 동일한 것으로 나타나 동일 종으로 취급되고 있다(Park and Kang, 1981). 황쏘가리는 천연기념물로 지정된 이후 서식처의 환경파괴로 자연자원이 급감하여 멸종위기에 있어 이에 자원 회복을 위한 종묘생산 등이 시도되고 있다. 그러나 자연산 및 인공종묘생산된 황쏘가리의 경우 수컷의 비율이 월등하게 높게 나타나 암컷 친어의 확보가 용이치 않아 암컷 황쏘가리를 이용한 종묘생산에 문제점이 있다(Lee et al., 1997).

성전환 기법은 확보하기 어려운 한쪽 성의 친어를 효과적으로 확보하거나 어류에서 암수간의 성장률, 체색, 모양, 크기 및 습성 등의 차이가 날 경우 한 가지 성만을 생산함으로써 양식 어종의 생산성 개선을 위해서도 널리 사용되어 왔다(Yamazaki, 1983). 그러나 이를 위해서는 호르몬에 대한 대상종의 민감성, 호르몬 농도, 처리방법, 최초 처리시기 및 처리기간 등에 대한 정보가 반드시 확보되어야만 하며 정확한 성전환 처리 조건의 확립을 위해서는 대상종의 성분화 과정 조사가 필수적이다(Pandian and Sheela, 1995).

*Corresponding author: incbang@sch.ac.kr

본 연구에서는 천연기념물 황쏘가리의 암컷을 생산하기 위하여 황쏘가리와 동일종으로 취급되는 쏘가리의 생식소 기관형 성과 초기 생식소 발달을 조직학적으로 조사하여, 성분화 종류, 초기 미분화 생식소의 난소 또는 정소로 분화하는 양상을 구명하고 정확한 호르몬 처리시기 및 기간을 결정하고자 하였다.

재료 및 방법

실험어 및 산란유도

1995년도부터 남한강 상류(단양), 괴산호(청천) 등에서 3년 이상 된 자연산 쏘가리를 자망으로 채집하여 충북내수면연구소 내 야외원형지(지름 5 m, 수심 1 m)에 암, 수를 구분하여 수용한 후 PVC 관을 이용하여 은신처를 만들어 주고 하천수를 소량으로 주수시키며 사육하였다. 채란 전후에는 잉어류 치어를 충분히 공급하여 친어의 영양상태가 최적이 되도록 관리하였다. 친어(전장: 30~40 cm, 체중: 0.5~1.5 kg)의 성숙을 유도하기 위해 사육수온을 22°C에서 27°C로 2달간 서서히 상승시켰으며, LHRH-a (Sigma, USA)를 어체중 15 µg/kg으로 주사한 지 26시간 후 복부 압박법으로 성숙란과 정자를 얻었다. 건식법으로 수정시킨 후 7~8번 세란하여 25°C 항온 부화조로 옮겨 부화까지 배양하였다.

사육 및 표본

부화한 자치어의 초기사육은 사육수조(240×60×40 cm)에 각각 쏘가리 자어 4,000~5,000마리를 수용한 후 유수식으로 사육하였고 사육수온은 25°C를 유지하였다. 먹이는 잉어(*Cyprinus carpio*)를 인공종묘생산하여 1일 2회 충분히 공급하였다. 초기 사육 약 30일 후 야외 사육지(15×20×0.5 m)로 옮겨 수온을 25~29°C로 유지시키면서 사육하였으며 먹이는 줄새우(*Palaemon paucidens*)와 냉동어육을 공급하였다.

생식소 관찰을 위한 자치어의 표본은 단계별로 부화 직후에서 10일까지는 매일, 10~30일까지는 2일, 30~60일까지는 5일 간격으로 20~30마리씩 무작위로 표본하였다. 표본된 자어의 전장은 버너너 캘리퍼스로 0.01 mm 단위까지, 체중은 전자저울(Sartorius, Germany)을 사용하여 1 mg 단위까지 측정하였다. 전장에 대한 성장식은 von Bertalanffy (1938)에 의해서, 체중에 대한 성장식은 Gompertz (1925) 방법을 사용하여 구하였다. 측정이 끝난 표본은 중성 포르말린 또는 Bouin's solution으로 고정한 후 24시간 후에 70% alcohol로 교체하였다.

생식소 조직관찰

생식소 조직 관찰을 위하여 고정한 표본을 전 어체 또는 생식소 출현 부위를 파악하여 부위별로 파라핀에 포매하여 3~5 µm 두께로 transverse section하였다. 이후 각 절편은 Harris's hematoxylin과 Eosin-phloxine B로 비교 염색하였다. 작성한 조직 절편 슬라이드를 현미경(Olympus, Japan) 하에서 검경하여 생식소 발

달 과정과 암, 수로의 생식소 성분화 양상을 조사하였다. 각 단계별 특징적인 조직상을 광학현미경에 부착된 디지털 카메라 (Olympus, Japan)로 촬영하였다.

결 과

사육기간에 따른 성장

쏘가리의 크기와 사육일수에 따른 성분화 과정을 관찰하기 위하여 전장 및 체중 성장을 조사하였다. 전장은 부화 직후에 평균 5.10 ± 0.55 mm이었으며 부화 후 130일에는 103.16 ± 6.97 mm로 성장하였고, 체중은 부화 후 12일째에 0.017 ± 0.006 g에서 부화 후 130일에는 13.512 ± 2.692 g으로 성장하였다.

부화 직후부터 60일까지 지속적인 성장을 보였으며 전장 성장식은 $TL_t = 5.35 (1 - e^{-0.10(e^{-8.24})}) (R^2 = 0.9244)$ 이었으며(Fig. 1), 체중 성장식은 $BW_t = 0.02e^{-0.25e^{-0.10t}}$ ($R^2 = 0.4778$)이었다(Fig. 2).

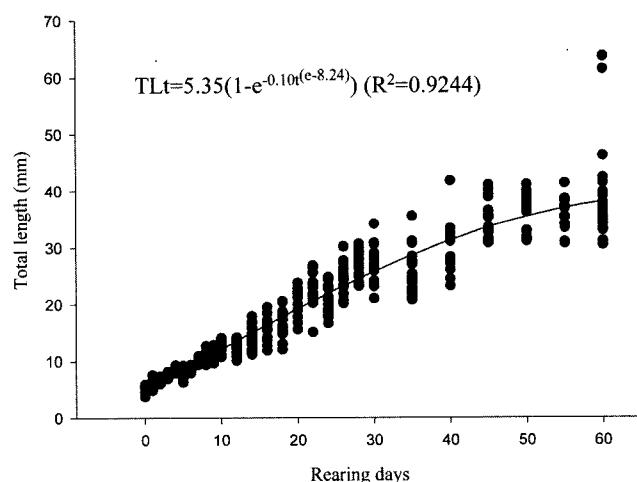


Fig. 1. Growth curves in total length (TL) of the mandarin fish from hatching to 60th day post-hatch. t: time.

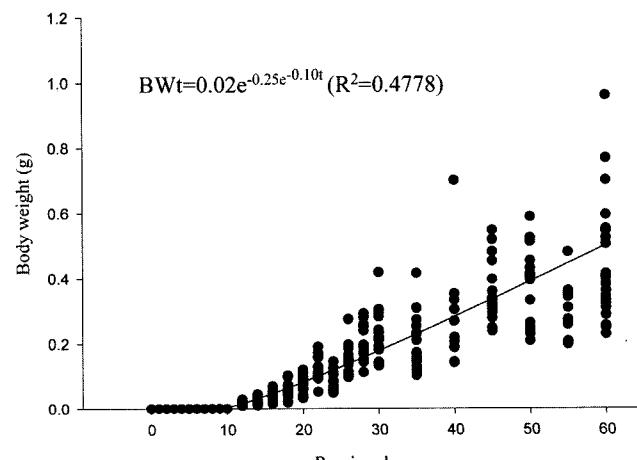


Fig. 2. Growth curves in body weight, (BW) of the mandarin fish from hatching to 60th day post-hatch. t: time.

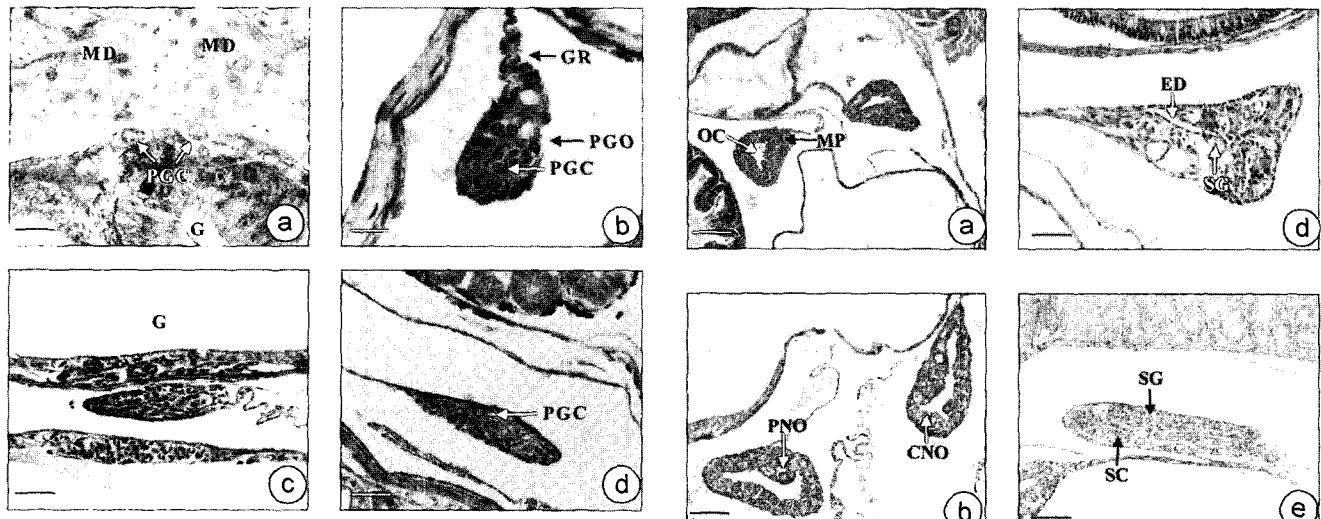


Fig. 3. Transverse section of the undifferentiated gonads in mandarin fish, *Siniperca scherzeri*. (a) Transverse section of gonad on the just hatched fry (TL 5.10 mm). Scale bar, 10 μ m. (b) Transverse section of the early gonad on the 8th DPH (TL 12.47 mm). Scale bar, 10 μ m. (c) Transverse section of the gonad on the 22th DPH (TL 20.54 mm). Scale bar, 25 μ m. (d) Transverse section of the early gonad on the 35th DPH (TL 27.26 mm). Scale bar, 50 μ m. PGC: primordial germ cell, MD: mesonephric duct, G: gut, GR: genital ridge, PGO: primordial gonad.

초기 생식소 형성

원시생식세포(primordial germ cell)의 출현과 원시생식소를 구성하는 조직의 초기 분화는 부화 직후부터 35일을 전후한 자어에서 일어나고 있는 것이 관찰되었다(Fig. 3a~d). 원시생식세포는 부화 직후 자어(평균전장: 5.10 mm)에서 처음으로 출현하였는데 중신관(mesonephric duct, MD)과 장(gut, G)사이의 장간막 양측면에 위치하고 있었다. 원시생식세포는 주변 세포와 쉽게 구별될 수 있는 큰 난형의 세포로 직경이 약 11 μ m였으며 hematoxylin으로 약하게 염색되어 투명한 세포질과 둥근 핵을 포함하고 있어 이는 다른 경골어류에서 관찰된 것과 비슷한 위치와 특성을 가지고 있었다(Fig. 3a). 부화 후 8일째(평균 전장: 10.77 mm) 자어에서는 처음으로 초기생식소(primitive gonad, PGO)로 판별할 수 있는 생식융기(genital ridge, GR)의 형성이 관찰되었는데 이는 원시생식세포의 크기 증가, 수적 증가와 더불어 체세포 분열이 생식소 전반에 걸쳐 활발히 일어남도 함께 관찰할 수 있었다(Fig. 3b).

그 후 부화 후 22일째(평균전장: 20.54 mm) 자어는 초기 생식소가 점점 신장되고 생식세포와 함께 체세포가 분열되는 것이 관찰되었다(Fig. 3c). 그 후 35일까지의 자어(평균전장: 27.26 mm)의 생식소는 자어의 성장과 함께 생식소의 길이도 더욱 커져 장경이 신장되었으며, 생식소 내부의 체세포와 원시생식세포도 양적 증가를 나타내었다(Fig. 3d).

난소의 분화

부화 후 40일을 전후한 자어(평균전장: 29.75 mm) 생식소의

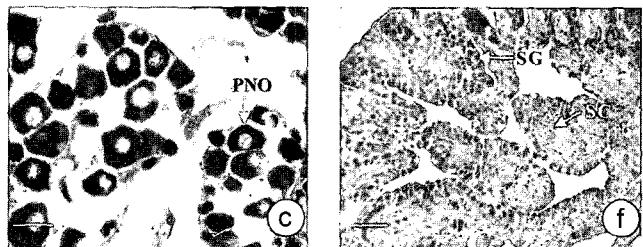


Fig. 4. Transverse section of the differentiated ovaries (a-c) and testes (d-f) in mandarin fish, *Siniperca scherzeri*. (a) Transverse section of the early differentiated ovary on the 40th DPH (TL 29.75 mm). Scale bar, 100 μ m. (b) Transverse section of ovary on the 50th DPH (TL 35.36 mm). Scale bar, 50 μ m. (c) Transverse section of ovary containing oocytes in the peri-nucleolus stage on the 130th DPH (TL 103.16 mm). Scale bar, 50 μ m. (d) Transverse section of the early differentiated testis on the 50th DPH (TL 35.36 mm). Note the presence of spermatogonia and efferent duct. Scale bar, 25 μ m. (e) Transverse section of a testis on the 60th DPH (TL 38.37 mm). Scale bar, 50 μ m. (f) Transverse section of a testis on the 130th DPH (TL 103.16 mm). Scale bar, 10 μ m. OC: ovarian cavity, MP: meiotic prophase, PNO: oocyte in the peri-nucleolus, CNO: oocyte in the chromatin-nucleolus, ED: efferent duct, SG: spermatogonia, SC: spermatocyte.

양 끝으로부터 세포분열이 활발하게 이루어져 난소 소강(ovarian cavity, OC)이 형성되고 감수분열 단계(meiotic prophase, MP)의 생식세포들이 나타나기 시작하였다(Fig. 4a). 난소 소강의 형성은 중앙부분에 나타나는 entovarian sac의 구조를 가지고 있어 난소로의 분화가 이때 시작됨을 확인하였다(Fig. 4a). 부화 후 50일째 자어(평균전장: 35.36 mm) 생식소에서는 난소 소강(ovarian cavity, OC)이 더 뚜렷이 형성되고 내부에는 염색인기 난모세포(oocyte in the chromatin-nucleolus, CNO)들이 나타나기 시작하였다(Fig. 4b). 부화 후 130일째(평균전장: 103.16 mm) 난소에서는 초기 난모세포(early oocyte in the peri-nucleolus, PNO)가 난소내에 가득 차기 시작하여 기능적 난소의 형태로 분화하기 시작하였으며 핵막 주위에 2~3개의 인도 관찰되었다(Fig. 4c).

정소의 분화

부화 후 50일째 자어(평균전장: 35.36 mm) 생식소에서 원시생식세포의 확실한 유사분열 단계(germ cell mitosis)를 관찰함으로서 정소로의 분화를 확인할 수 있었다(Fig. 4d). 이에 반하여 정원세포(spermatogonia, SG)의 활발한 증식은 부화 후 60일째 자어(평균전장: 38.37 mm)의 생식소에서 관찰할 수 있었다(Fig. 4e). 부화 후 130일째(평균전장: 103.16 mm) 정소에서는 정원세포가 더욱 분열 증식하였으며 더욱 많아진 정원세포의 분열과 함께 정모세포(spermatocyte, SC)도 관찰되었다(Fig. 4f).

고 칠

본 실험 결과, 쏘가리 *Siniperca scherzeri*의 원시생식세포는 부화 직후 자어에서 관찰되었으며, 이러한 결과는 pejerrey (*Odontesthes bonariensis*)와 나일 틸라피아(*Oreochromis niloticus*)에서 부화 직후에 원시생식세포가 출현한 결과와 동일하였다 (Strussmann et al., 1996; Kim et al., 1988a). 또한 대농갱이 (*Leiocassis ussuriensis*)에서 부화 1일째 원시생식세포가 출현한 결과와도 유사하였다(Park et al., 2001). 반면, 미꾸라지 (*Misgurnus mizolepis*) 및 은어(*Plecoglossus altivelis*)에서는 부화 후 2일째에, 등자개(*Psedonagrus fulvidraco*)는 부화 3일째에 원시생식세포가 출현하였고(Kim et al., 1990; Bang et al., 2000; Park et al., 2004), 벼들치(*Rhynchoscypris oxycephalus*), *Tilapia mossambicus*와 *T. zillii*에서는 각각 부화 후 8일, 8~10일 그리고 부화 후 15일에 원시생식세포가 발견되고 있다(Park et al., 1998; Nakamura and Takahashi, 1973; Yoshikawa and Oguri, 1978). 이러한 원시생식세포 출현시기가 차이가 있는 것은 종 특이성을 나타내며, 냉수성 어류인 산천어(*Oncorhynchus masou*)인 경우 부화 후 24일로 다소 늦게 출현하고 있다(Park et al., 1997). 쏘가리는 부화 후 8~10일째 생식융기(Genital ridge, GR)의 형성에 의해 처음 초기 생식소(primitive gonad, PGO)로 판별되어 부화 9일째에 초기 생식소가 발견된 나일 틸라피아(*O. niloticus*)와 비슷한 양상을 보여 주었다(Kim et al., 1988a).

어류에 있어 생식소 분화시점은 일반적으로 체장 또는 연령에 밀접한 관계가 있다(Hunter and Donaldson, 1983). 어류의 몇몇 종에서는 미분화 시기를 오랜기간 지속되고 비록 연령이 높다하더라도 체장은 성분화 시기를 결정짓는 중요한 요인으로 간주되고 있다(Francis and Barlow, 1993; Blazquez et al., 1999; Luckenbach et al., 2003). 쏘가리의 성분화가 이루어지는 시기는 부화 직후부터 40일(평균전장: 29.75 mm)까지로 나타나 산천어(*O. masou*)에서 부화 후 40일에 성분화가 일어난 결과와 동일하였다(Park et al., 1997). 이러한 성분화 시기는 어종에 따라 달라 등자개(*P. fulvidraco*)는 12~20일째, 대농갱이(*L. ussuriensis*)에서는 15~25일째로 약간 빠르게 성분화가 일어나며, 은어(*P. altivelis*)에서는 90~100일로 보다 늦게 성분화가 일

어난다(Park et al., 2004; Park et al., 2001; Bang et al., 2000). 해산어인 southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) 경우는 전장 7.5~10.0 mm 사이에 성분화가 일어나며 이는 쏘가리의 성분화 시점인 평균전장 29.75 mm와 상이한 결과를 보여주었다(Luckenbach et al., 2003). 쏘가리는 정소로의 분화 확인은 부화 후 40일에 유사분열단계의 원시생식세포(germ cell mitosis)의 출현으로 하였으며, 난소로의 분화 확인은 부화 후 40일에 초기 생식소의 감수분열 전기단계(meiotic prophase, MP)의 세포와 entovarian sac의 구조 출현으로 가능하였다. 따라서 쏘가리의 성분화 양상은 분화형 자웅 이체(differentiated gonochorism)였다.

어류의 성분화 양상은 자웅동체형과 자웅이체형으로 대별되고, 자웅동체형은 자성선숙형, 응성선숙형, 동시성 자웅동체형으로 나누어지며, 자웅이체형은 미분화형과 분화형으로 구분된다(Yamamoto, 1969). 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). 은어(*P. altivelis*), 틸라피아(*T. zillii*), 잉어과 어류인 *Barbus tetrazoa tetrazoa*의 난소에서는 parovarian sac의 형태가 나타나고 있다(Bang et al., 2000; Yoshikawa and Oguri, 1978; Takahashi and Shimizu, 1983). 반면 청어과(Clupeidae)에 속하는 *Brevoortia patronus*, 홍송어(*Salvelinus leucomaenis*), 무지개송어(*Salmo gairdneri*), 넙치(*Paralichthys olivaceus*), 대농갱이(*L. ussuriensis*) 등에서는 entovarian sac에 속한다(Combs, 1969; Nakamura, 1982; Takashima et al., 1980; Lee and Lee, 1990; Park et al., 2001). 쏘가리의 경우 난소의 중앙에 난소강이 형성되는 entovarian sac의 형태로 나타났다.

이상의 연구 결과 쏘가리의 호르몬 처리를 위한 최초 처리시기 및 처리 기간은 초기 생식소가 형성되는 부화 후 8~10일부터 성분화가 이루어지는 부화 후 40일까지 약 30일간 처리하는 것이 적당할 것으로 사료된다.

요 약

쏘가리의 생리학적 성전환을 위한 기초적인 연구로 부화 직후(평균전장: 5.10 mm)부터 부화 후 130일째(평균전장: 103.16 mm)를 대상으로 초기 생식소 발달과 성분화를 조직학적으로 조사하였다.

초기 생식소 형성시기는 부화 직후에 중신관과 장 사이의 장간막에 원시생식세포가 나타났으며, 부화 후 8일째(평균전장: 10.77 mm)의 초기 생식소에서는 genital ridge를 형성하는 원시 생식소 구조를 나타내었다. 부화 후 40일째(평균전장: 29.75 mm)의 생식소는 암, 수로 분화가 이루어졌다. 부화 후 50일째(평균전장: 35.36 mm) 난소에서는 초기 난모세포들이 나타나기 시작하였으며, 또한 난소에는 난소를 특징지을 수 있는 entovarian sac의 구조가 난소 중앙부분에 나타났다. 부화 후 50일째 정소

에서는 정소 소관의 수도 증가하고 정원세포의 수가 점진적으로 증가하였으며, 130일째 정소에서는 정원세포의 양적 증가를 확인할 수 있었다. 이상의 결과 본 종은 초기 성분화 과정에 자성 단계를 거치지 않고 정소와 난소로 분리되는 분화형 자웅이체였다.

참고문헌

- Bang, I. C., S. Y. Park, Y.-A. Lee, C. H. Lee, S. Y. Kim and K.-K. Kim, 2000. Early gonadogenesis and sex differentiation in sweet fish, *Plecoglossus altivelis*. J. Aquacult., 13, 215–222.
- Bang, I. C., Y. K. Nam, C. H. Noh, J. T. Park and K. H. Han, 2001. Cytogenetic analysis of three centropomid species in Korea. Kor. Fish. Soc., 34, 17–20.
- Blazquez, M., M. Carrillo, S. Zanuy and F. Piferrer, 1999. Sex ratios in offspring of sex-reversed sea bass and the relationship between growth and phenotypic sex differentiation. J. Fish Biol., 55, 916–930.
- Cheng, Q. and B. Zheng, 1987. Systematic synopsis of Chinese fishes. Sci. Press. Beijing, 284–286.
- Combs, R. M., 1969. Embryogenesis, histology and organology of the ovary of *Brevoortia patronus*. Gulf Res. Rep., 2, 333–436.
- Francis, R. C. and G. W. Barlow, 1993. Social control of primary sex differentiation in the Midas cichlid. Proc. Nat. Acad. Sci., 90, 10673–10675.
- Gompertz, B., 1925. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingencies. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 115, 515–585.
- Hunter, G. A. and E. M. Donaldson, 1983. Hormonal sex control and its application to fish culture. In : Hoar W. S., D. J. Randall, E. M. Donaldson, Fish Physiology, vol. IX B. Academic Press, New York, pp. 223–303
- Kim, D. S., I. C. Bang and I. B. Kim, 1988a. 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*. Kor. J. Ichthyol., 2, 95–105.
- Kim, I. S. and E. J. Kang, 1993. Coloured fishes of Korea. Academy Publishing Company, Seoul, Korea, 477 pp.
- Kim, J. D., J. Y. Jung and C. H. Lee, 1988b. Study on the egg taking and hatching of *Siniperca scherzeri* Steindachner. Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Agency, 42, 81–85.
- Lee, W. O. S. I. Jang, J. Y. Lee and S. J. Son, 1997. Comparison of morphological and chromosomal characteristics and cross breeding of the two types Korean mandarin fish, *Siniperca scherzeri*. Kor. J. Ichthyol., 9, 228–234.
- Lee, Y.-D. and T. Y. Lee, 1990. Sex differentiation and development of the gonad in the flounder, *Paralichthys olivaceus* (TEMMINCK et SCHLEGEL). Bull. Mar. Res. Inst. Cheju Nat. Univ., 14, 61–86.
- Lee, Y.-D., S. Rho, Y.-J. Chang, H.-J. Baek and C.-M. An, 1996. Sex differentiation of the rockfish, *Sebastodes schlegeli*. Bull. Kor. Fish. Soc., 29, 44–50.
- Luckenbach, J. A., J. G. Harry, V. Daniels and R. J. Borski, 2003. Gonadal differentiation and effects of temperature on sex determination in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*). Aquaculture, 216, 315–327.
- Nakamura, M., 1982. Gonadal sex differentiation in whitespotted char, *Salvelinus leucomaenis*. Jap. J. Ichthyol., 28, 431–436.
- 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.
- Pandian, T. J. and S. G. Sheela, 1995. Hormonal induction of sex reversal in fish. Aquaculture, 138, 1–22.
- Park, E.-H. and Y. S. Kang, 1981. Karyotype and genome size of two variants of mandarin fish, *Siniperca scherzeri* (Teleostei: Seranidae). Kor. J. Genet., 3, 63–68.
- 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.
- Park, I.-S., J.-H. Kim, S. H. Cho and D. S. Kim, 2004. Sex differentiation and hormonal sex reversal in the bagrid catfish *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson). Aquaculture, 232, 183–193.
- Park, I.-S., Y.-D. Lee and E.-Y. Chung, 1997. Gonadal sex differentiation in cherry salmon, *Oncorhynchus masou*. Bull. Mar. Res. Inst. Cheju Nat. Univ., 21, 1–9.
- Park, S. Y., Y.-A. Lee, K. C. Choi, E.-J. Kang and I. C. Bang, 2001. Early gonadogenesis and sex differentiation in the bagrid catfish, *Leiocassis ussuriensis*. Korean J. Ichthyol., 13, 248–253.
- Strussmann, 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 tetrazoa tetrazoa*. 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.
- von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). Hum. Biol., 10, 181–213.
- Yamamoto, T., 1969. Sex differentiation. In Fish Physiology, Vol. III: W. S. Hoar and D. J. Randall ed., Academic Press, New York, pp. 117–175.
- Yamazaki, F., 1983. Sex control and manipulation in fish. Aquaculture, 33, 329–354.
- Yoshikawa, H. and M. Oguri, 1978. Sex differentiation in a cichlid, *Tilapia zillii*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 44, 313–318.