

문절망둑 (*Acanthogobius flavimanus*)의 생식소 발달과 혈중 성 스테로이드호르몬 농도 변화

박명희 · 황인준 · 김대중¹ · 이영돈² · 김형배³ · 백혜자*

부경대학교 해양생물학과, ¹국립수산과학원, ²제주대학교 해양환경연구소

³강원도립대학 해양생물자원개발과

Gonadal Development and Sex Steroid Hormone Levels of the Yellowfin Goby *Acanthogobius flavimanus*

Myoung Hee PARK, In Joon HWANG, Dae Jung KIM¹, Young Don LEE²,
Hyung Bae KIM³ and Hea Ja BAEK*

Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea

¹Aquaculture Management Team, National Fisheries Research and Development Institute,
Busan 619-900, Korea

²Marine and Environmental Research Institute, Cheju National University, Jeju 695-814, Korea

³Department of Marine Bio-resources, Gangwon Provincial University, Gangnung 210-804, Korea

Changes of sex steroid hormones in the plasma of yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus* were investigated in relation to the gonadosomatic index (GSI), the hepatosomatic index (HSI) and gonadal development. The GSI in females rose rapidly in November and remained high from December to May (7.26 ± 0.89 - 6.62 ± 0.02). The Male's GSI also increased gradually from November and was highest in May (0.16 ± 0.08). The HSI in both sexes was in reverse correlation with the GSI, and the HSI was low during the spawning season (February-May). In females, the estradiol- 17β (E₂) level increased during vitellogenesis (November and December) and reached its maximum (8.13 ± 2.87 ng/mL) at the maturing period, in January. $17\alpha,20\beta$ -dihydroxy-4-pregnene-3-one ($17\alpha,20\beta$ OHP) gradually increased from October (0.063 ± 0.02 ng/mL) to March (0.16 ± 0.02 ng/mL) and increased rapidly in May. The level of testosterone (T) showed a similar tendency of E₂. In males, T increased gradually during spermatogenesis from September to December (0.14 ± 0.06 - 0.26 ± 0.10 ng/mL) and peaked in January (0.36 ± 0.29 ng/mL) when the spermatozoa filled the testis. 11-KT also rose markedly in January and then decreased. On the other hand, $17\alpha,20\beta$ OHP in males did not show any clear tendencies.

Key words: Yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*, Reproductive cycle, Steroid hormone

서 론

생식세포가 성장하여 성숙과 산란에 이르는 일련의 과정에는 생식선의 기능을 지배하는 생식내분비계 호르몬의 활성에 좌우되며, 또한 이것은 낸 주기적으로 변동하는 수온, 광주기 등의 외부 환경요인에 의존하여 일어난다(Aida, 1991). 경골어류의 생식세포발달은 성충주인 시상하부에서 생식소자극호르몬방출호르몬(gonadotropin releasing hormone)이 분비되어 뇌하수체를 자극하면 뇌하수체는 이에 반응하여 생식소자극호르몬(gonadotropin)을 분비하고 이것이 생식소의 스테로이드호르몬의 합성·분비를 촉진함으로써 난자와 정자를 방출하게 된다. 생식세포 발달단계에 따른 혈중 estrogen, androgen, progestogen과 같은 성 스테로이드호르몬들의 양적 변화는 어류의 성숙과정이나 생식주기를 판단하는 데 중요한 요인으로 작용한다(Nagahama et al., 1993). 일반적으로 암컷의 경우 난황형성기에 이르면 혈중 estradiol- 17β 의 농도에 따라 난황

축적이 시작되며, 난모세포가 최종적으로 성숙·산란되는 과정에는 progestogen의 농도 변화와 밀접한 관련이 있다(Goetz, 1983). 수컷의 정자형성에는 testosterone, 11-ketotestosterone 그리고 17α -hydroxy- 20β -dihydroprogesterone¹⁰ 관여하고 있음을 보고하였다(Fostier et al., 1983).

최근에는 환경 변화 및 오염이 어류에 미치는 영향에 대해 보고되고 있으며 특히 망둑어류의 생식에 미치는 연구들 (Fouda et al., 1993; Mazzoldi and Rasotto, 2001)과 내분비계 장애물질에 의한 생식교란에 대한 연구도 많아지고 있다 (Baek et al., 2004; Mochida et al., 2004).

망둑어류는 전세계의 연안과 기수역에 많이 출현하는 종으로 다양한 환경에 적응하여 생식생태와 생식전략 또한 다양하고 복잡한 양상을 보인다(Swenson, 1997; Baeck et al., 2004). 문절망둑(*Acanthogobius flavimanus*)은 분류학적으로 농어목 (Perciforms) 망둑어과(Gobiidae)에 속하는 어종으로 우리나라 및 중국, 일본 뿐만 아니라 연해주, 미국 연안 잘피밭, 하구역 및 갯벌에서 서식하는 정착성 어류이다(Chung, 1977;

*Corresponding author: hjbaek@pknu.ac.kr

Masuda et al., 1984).

본 연구에서는 문질망둑의 생식소중량지수(gonadosomatic index, GSI), 생식소의 조직학적 변화 그리고 혈중 성 스테로이드 호르몬의 월별변화를 연구하였다.

재료 및 방법

문질망둑은 2002년 7월부터 2003년 6월까지 부산 다대포 연안에서 통발에 의하여 매월 10-20마리씩 채집된 총 220 마리를 시료로 사용하였다. 채집 즉시 시료는 실험실로 옮겨 헤파린 처리된 1 mL 주사기를 이용하여 미부혈관으로부터 채혈 후 전장, 체중, 생식소 및 간 무게를 측정하였다. 채취된 혈액을 원심분리하여 얻어진 혈장은 분석할 때까지 -70°C에 보관하였고, 생식소와 간은 측정값을 이용하여 GSI와 HSI를 계산하였다.

생식소 발달은 적출한 생식소를 Bouin's 용액에 고정하여 파라핀으로 포매한 후 5-6 μm 두께의 절편을 만들어 Harris hematoxylin과 eosin으로 비교 염색하여 광학현미경하에서 조사하였다.

혈장 속 성 스테로이드 호르몬은 diethyl ether로 2회 추출 후 Aida et al. (1984)의 방법에 따라 방사면역측정법(radioimmunoassay)으로 분석하였다. 암컷에 대해서는 E₂, T 그리고 17α20βOHP을 측정하였고, 수컷에 대해서는 T, 11-KT 그리고 17α20βOHP을 측정하였다.

실험에 사용된 항체는 모두 Cosmo-Bio Co. Ltd. (Tokyo, Japan)에서, 표준호르몬들은 Steraloids Inc. (Wilton, NH, USA)로부터 구입하였다. 방사선표지 [2,4,6,7-³H]-E₂, [2,4,6,7-³H]-T 그리고 [2,4,6,12-³H]-11-KT은 Amersham Life Science (England)로부터 구입하였고, 방사선표지 17α20βOHP는 Young et al. (1983)의 방법에 의해서 [1,2,6,7-³H]-17α-hydroxyprogesterone로부터 효소적 전환으로 얻은 후 TLC에 의해 분리한 것을 사용하였다.

E₂, T, 17α20βOHP 그리고 11-KT RIA계에 있어서 최소 검출량은 각각 12.5 pg/mL, 10 pg/mL, 10 pg/mL, 16 pg/mL였고, assay 내(intra-assay)와 assay 간(inter-assay) 변동계수를 50% 상대결합율에서 조사한 결과, E₂ RIA계에서는 3.4 (n=3) 와 11.5% (n=6), T RIA계에서는 2.3 (n=3)와 12.5% (n=6), 17α20βOHP RIA계에서는 3.2 (n=4)와 9.5% (n=8) 그리고 11-KT RIA계에서는 3.9% (n=4)와 7.3% (n=8)였다.

결 과

GSI와 HSI의 변화

2002년 7월부터 2003년 6월 사이 채집된 문질망둑의 GSI와 HSI의 월별변화는 Fig. 1과 같다. 암컷의 GSI는 7월부터 10월 사이에 0.17±0.03 - 0.45±0.13로 서서히 증가하다가 11월에 1.46±0.37, 12월부터 2월 사이에 7.26±0.89 - 8.85±1.06으로 급격히 증가하여 2월에 최대값을 나타내었다. 이후 3월에 7.90±1.41, 5월에 6.62±0.02로 비교적 높은 값을 유지하다가 급격히

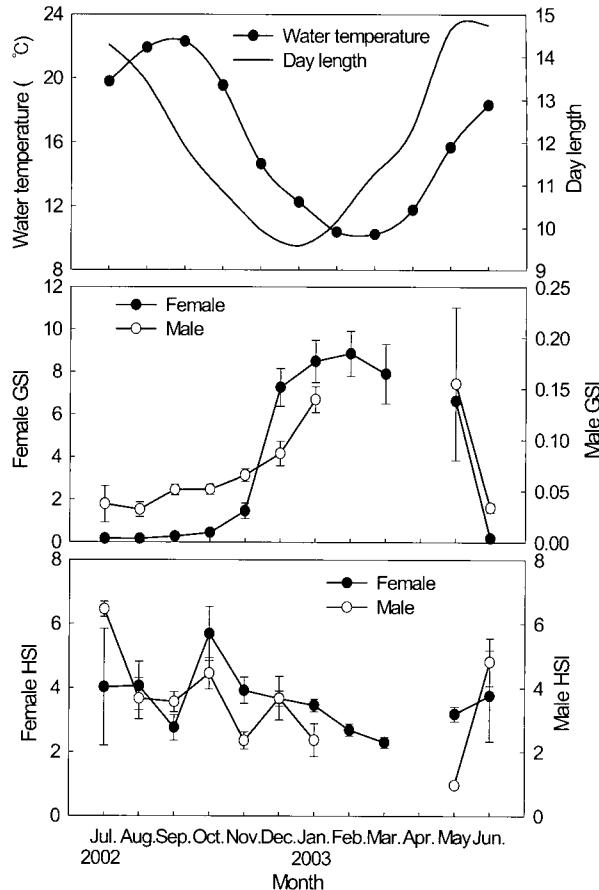


Fig. 1. Monthly changes of water temperature and day length, gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HSI) of the yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. Vertical bars represent the standard errors.

감소하였다. 수컷의 GSI는 9월부터 12월까지 0.05±0.01 - 0.09±0.01로 꾸준한 증가를 보이다가 1월과 5월 사이에는 0.14±0.01 - 0.16±0.08로 높게 유지되었다. 2-4월 사이에는 수컷이 한 개체도 채집되지 않았다.

암컷의 HSI는 GSI값이 증가하기 시작하는 10월에 5.69±0.85로 최대값을 보이다가 11월 이후 GSI값 증가와는 반대로 서서히 감소하여 5월 이후 다시 증가하는 경향을 보였다. 수컷의 HSI는 암컷과는 달리 7월에 6.46±0.24로 연중 최대값을 보이다가 이후 감소하는 경향을 보였으며 5월 이후 다시 증가하였다.

생식소발달의 조직학적 변화

7-8월의 난소 내에는 20-50 μm의 초기 난모세포들로 이루어져 있으며, 이들 난모세포는 핵이 세포의 대부분을 차지하고 핵 내에는 다수의 인들이 관찰되었다(Fig. 2A). 9-10월에는 난모세포가 30-100 μm로 성장하고 핵 내의 인들은 핵막을 따라 균일하게 분포하였다(Fig. 2B). 10-11월에는 150-280 μm 크기의 난모세포들이 주를 이루고 있으며, 세포질에는 난황포들이 관찰되었다(Fig. 2C). 11월의 일부 개체에서는 난모세포

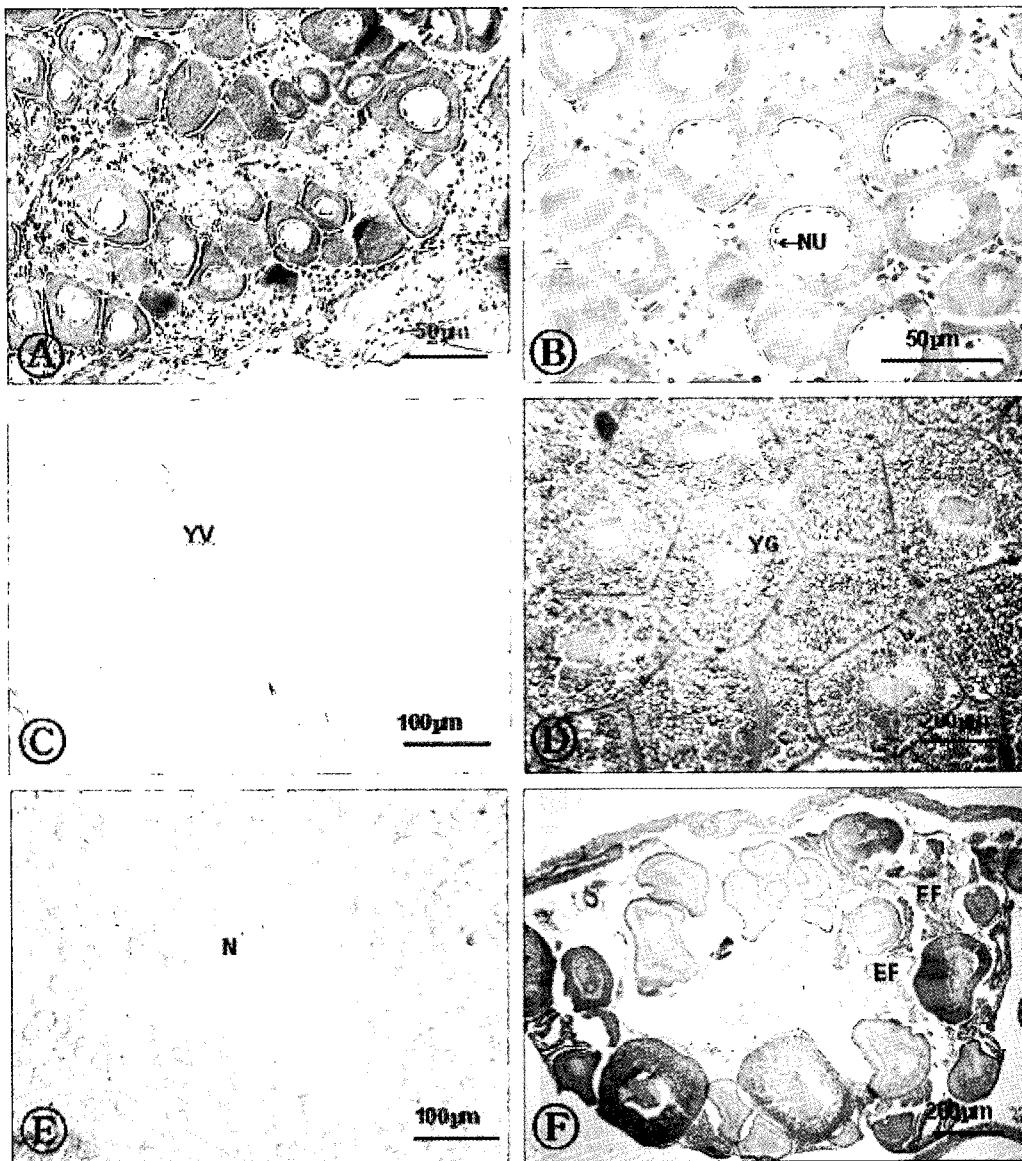


Fig. 2. Histological changes of ovary in female yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. A; Section of ovary collected in July. The early growing oocytes are shown in the ovary. B; Section of ovary collected in September. The several nucleoli were along the nuclear membrane. C; Section of ovary collected October and November. The yolk vesicles found in the ooplasm. D; Section of ovary collected in December.

의 크기가 300-413 μm 로 증가하면서 세포질 피질부에 난황구들이 생겨 세포질 내로 축적되고, 12월에 이르면 세포질 전체가 난황구로 가득 차게 된다(Fig. 2D). 이런 개체들은 5월까지 나타났다. 1월부터 3월까지 난소는 성숙하여 짙은 황색을 띠며, 난경이 500-680 μm 로 핵막이 소실되고 난핵의 이동이 시작된다(Fig. 2E). 이 시기에는 산란한 개체도 관찰되며, 난소 조직 내에는 완숙난이 빠져나간 여포세포충과 방란하지 못한 완숙난들이 관찰되었다. 이러한 현상은 5월에 채집된 암컷 난소에서도 관찰되었다(Fig. 2F).

7-8월의 정소 소엽 내에는 방정 후 잔존 정자들이 관찰되며, 소엽상피를 따라 정원세포들이 출현하면서 정소 소엽상피조

직의 재배치가 이루어졌다(Fig. 3A). 9-10월의 정소는 소엽상피조직을 따라 정원세포들의 활발한 분열증식이 관찰되었다(Fig. 3B). 일부 개체에서는 정원세포에서 정모세포로의 분열도 활발히 이루어졌다(Fig. 3C). 11월의 정소 소엽 내에는 정모세포들이 정세포로 발달하는 것이 관찰되었으며(Fig. 3D), 12월 이후 정세포는 정자로 변태하여 뎅어리 모양으로 밀집되어 있었다(Fig. 3E). 정소 소엽내 정자의 출현은 11월에 채집된 개체에서도 일부 관찰되었으며, 12월과 1월에 채집된 대부분의 개체는 정소 소엽 내에 많은 정자들로 채워져 있었다. 방정 후 잔존 정자의 퇴화·흡수와 함께 정소소엽은 위축되기 시작했다 (Fig. 3F).

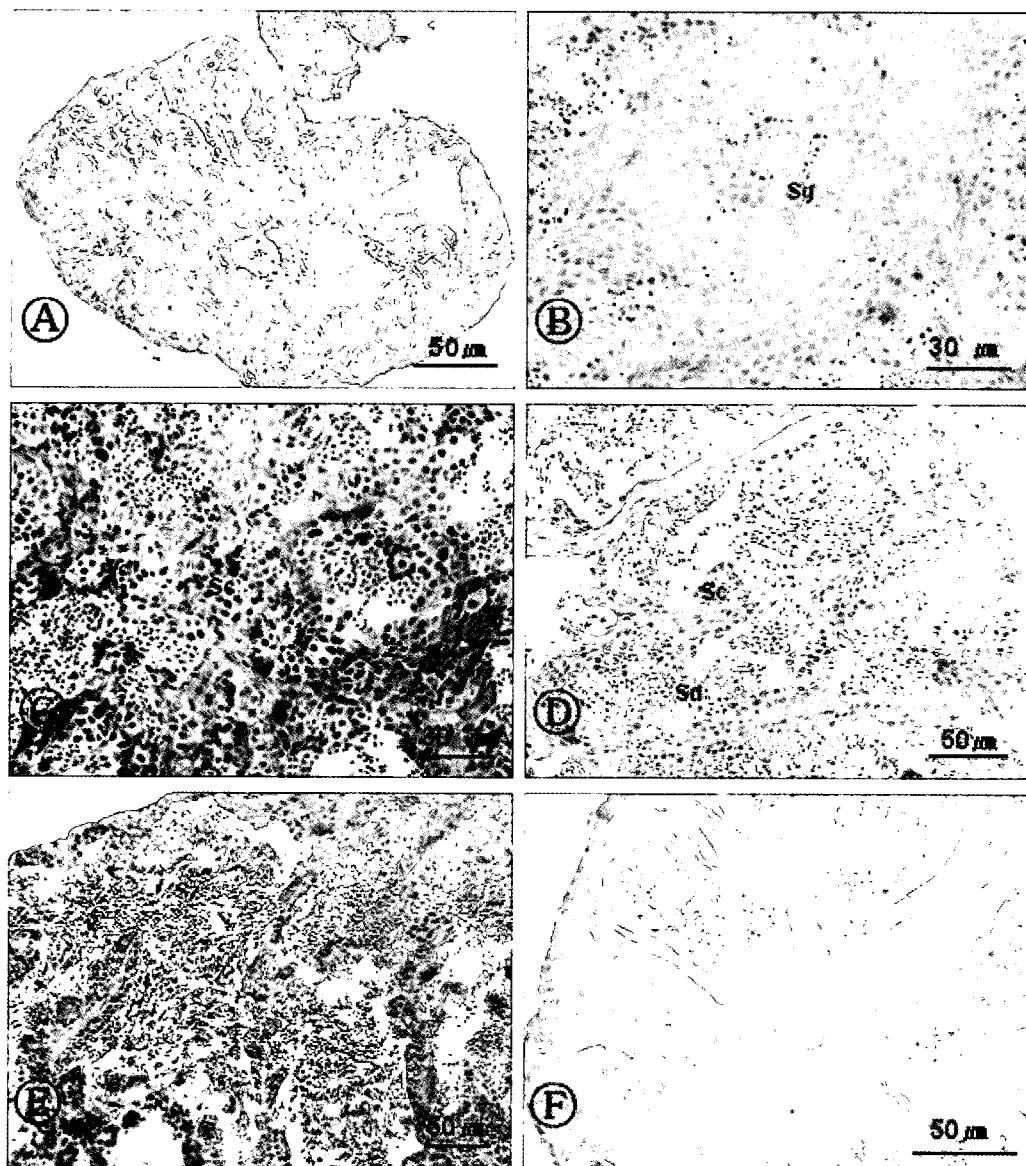


Fig. 3. Histological changes of testis in male *Acanthogobius flavimanus*. A; Section of testis collected July and August. A small number of spermatogonia appeared along the germinal epithelium. B; Section of testis collected in September. Testis are predominantly occupied by spermatogonia. C; Section of testis collected in October. The number of spermatocytes increased steadily. D; Section of testis collected in November. Spermatocytes and spermatid were appeared. E; Section of testis collected December and January. Testis was filled with spermatozoa. F; Section of degenerating testis. The residual spermatozoa remained in the spent testis. Sg, spermatogonium; Sc, spermatocyte; Sd, spermatid; Sz, spermatozoon.

혈중 성 스테로이드호르몬의 변화

암컷의 혈중 E_2 , $17\alpha20\beta$ OHP 그리고 T 농도 변화는 Fig. 4에 나타내었다. 혈중 E_2 의 농도는 난소성숙이 활성화되기 시작하는 11월부터 증가하기 시작하여 1월에 8.13 ± 2.87 ng/mL으로 연중 최고치에 달하고 2월부터 감소하여 5월 이후 0.23 ± 0.12 ng/mL로 낮게 유지되었다. $17\alpha20\beta$ OHP의 농도는 7월부터 서서히 증가하여 11월까지 0.03 ± 0.01 - 0.08 ± 0.04 ng/mL를 나타내다가 12월부터 3월까지 0.13 ± 0.06 - 0.16 ± 0.02 ng/mL로 약간의 증가 추세를 보였다. 이후 급격히 증가하여

5월에 0.46 ng/mL, 6월 이후 다시 감소하였다. T의 월별농도 변화는 E_2 와 유사한 경향을 보였다. 10월까지 0.08 ± 0.01 ng/mL로 유지되다가 11월부터 증가하여 E_2 의 최대값보다 한 달 앞선 12월에 0.77 ± 0.46 ng/mL으로 최대값을 나타내었다. 이후 서서히 감소하여 6월에 0.06 ± 0.01 ng/mL로 낮은 값을 유지하였다.

수컷의 혈중 T, 11-KT 그리고 $17\alpha20\beta$ OHP의 농도 변화는 Fig. 5에 나타내었다. T의 농도는 9월부터 서서히 상승하여 11월에 0.26 ± 0.10 ng/mL, 12월에 0.30 ± 0.10 ng/mL, 1월에

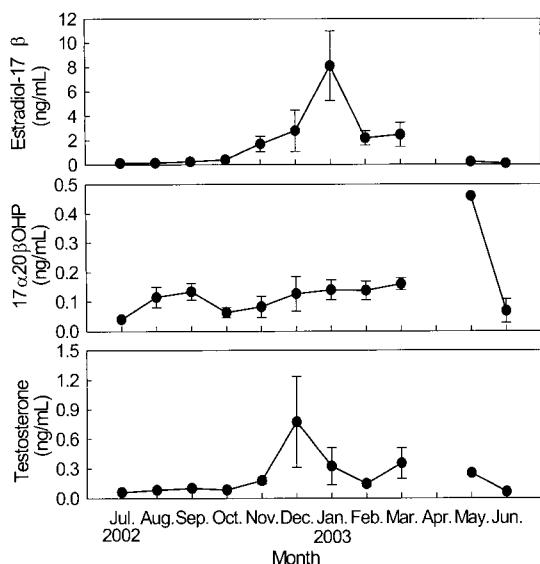


Fig. 4. Monthly change of plasma estradiol-17 β (E2), 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one(17 α 20 β OHP) and testosterone (T) level in female yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. Vertical bars represent the standard errors.

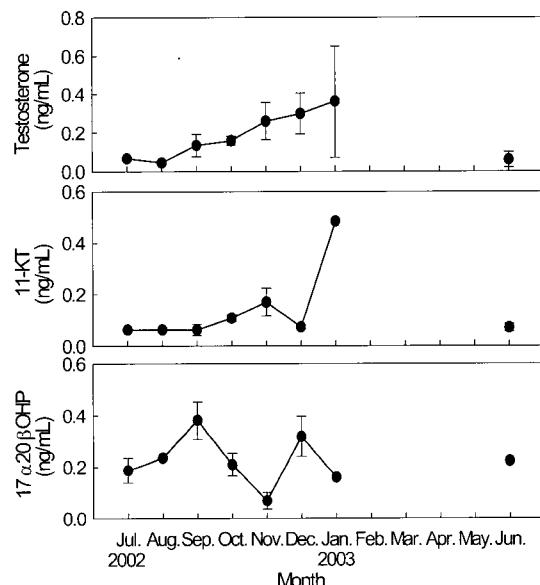


Fig. 5. Monthly change of plasma testosterone (T), 11-ketotestosterone (11-KT) and 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one (17 α 20 β OHP) level in male yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. Vertical bars represent the standard errors.

0.36±0.29 ng/mL으로 가장 높게 나타났다. 이후 6월에는 다시 0.06±0.04 ng/mL으로 낮은 값을 유지하였다. 11-KT 역시 T과 유사한 경향으로 1월에 0.48 ng/mL으로 가장 높은 값을 보였다. 17 α 20 β OHP는 9월과 12월에 peak를 보였으나 뚜렷한 경향을 보이지 않았다.

고 찰

문절망둑의 난모세포 발달양식은 발달단계가 같은 한 단계의 난모세포들로 이루어지며 배란시 난소의 거의 대부분의 난모세포가 한꺼번에 배란하는 동기 발달형으로 볼 수 있다. 문절망둑의 산란은 수온 상승과 밀접한 관계가 있어 일본의 미야자키시에서 1-3월, 도쿄 만에서 2월 하순-5월 상순 그리고 큐슈 지방은 3월 하순-5월 하순으로 알려져 있다(Dotu and Mito, 1955). 한국 완도 지역에서는 2월로 추정되며(Suh et al., 1993), 본 연구결과에서는 문절망둑의 산란기는 수온이 상승하기 시작하는 2-5월로 나타나 위도가 비슷한 도쿄 만에서의 산란기와 일치하였다.

문절망둑의 GSI와 HSI의 변화를 조사해 본 결과, 암컷의 경우 2월에 GSI 값이 최대에 이르지만 HSI는 10월에 최대값을 나타내고 GSI가 비교적 높은 값으로 유지되는 1-3월에 낮은 값을 보였다. 경골어류에서 HSI의 월 변화는 영양물 축적과 소비, 섭식시기와 먹이 종류의 차이, 난황전구물질인 vitellogenin의 합성·이동 및 축적 등 생식과 밀접한 관련이 있다(Aida et al., 1973). 줄망둑 *Acentrogobius pflaumi* (Baeck et al., 2004), 쥐노래미, *Hexagrammos otakii* (Lee et al., 2000), 동자개, *Pseudobagrus fulvidraco* (Lim and Han, 1997)는 간에 vitellogenin이 축적되어 GSI 상승과 함께 HSI가 증가한다고 보고하였다. 반면 벤장어, *Anguilla japonica* (Sugimoto et al., 1976), 그물코쥐치 *Rudarius ercodes* (Lee and Hanyu, 1984), 홍해산 망둑어, *Silhouettea aegyptia* (Fouda et al., 1993), 별망둑 *Chasmichthys gulosus* (Kim et al., 2004)에서는 번식기 동안 HSI가 감소하거나 GSI와 상반되는 경향을 보였다. 이는 vitellogenin이 간에서 합성되고 저장되는 시기와 간으로부터 생식소로 전이되는 시기가 어종에 따라 다르기 때문인 것으로 보고하고 있다. 본 실험에서는 산란시기에 낮은 HSI 값을 보이다가 산란이 종료되면서 다시 증가하는 것으로 보아 HSI 값의 감소는 vitellogenin의 난모세포로의 이동과 생식에 필요한 많은 에너지 소비와 관련이 있는 것 같다.

수컷의 경우는 정소조엽이 정세포 및 변형된 정자로 가득찬 12-1월에 GSI가 증가하였으며 5월 이후 급격히 감소하였다. 2-4월에는 수컷이 채집되지 않았는데 이는 수컷이 산란장을 지키면서 알이 부화할 때까지 돌보는 산란특성을 지니기 때문인 것으로 생각된다(Dotu and Mito, 1955; Swenson, 1997).

난모세포의 크기 성장이 일어나는 난황형성기에는 E₂가 관여하는 것으로 알려져 있다(Yoshikuni and Nagahama, 1991). Brook trout의 경우는 난황형성 말기부터 GVBD 직전까지 E₂의 농도가 높고 GVBD가 시작되면서 급격히 감소하였다(Goetz, 1987). 문절망둑도 난경의 크기증가와 조직상으로 난황형성기 말기인 12월-1월에 이르러 높은 값을 나타내고 산란이 시작되는 2월경부터 감소하는 것으로 보아 난모세포성숙기에도 E₂가 관여하는 것으로 생각된다. E₂의 전구물질인 T의 농도변화도 E₂와 유사한 경향을 보였으나 최대값은 E₂보다 한 달 빠른 12월에 관찰되었다. 난모세포의 최종성숙(GVBD)

에는 연어과 어류를 비롯한 다른 많은 경골어류에서 $17\alpha 20\beta$ OHP가 성숙 호르몬으로 작용하고, Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus* (Trant and Thomas, 1989), spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus* (Thomas and Trant, 1989) 등에서는 17,20, 21-trihydroxy-4-pregnen-3-One ($17\alpha 20\beta 21P$)이, Indian catfish, *Heteropneustes fossilis* (Goswami and Sundararaj, 1974)와 zebrafish, *Brachydanio rerio* (Van Ree et al., 1977)에서는 corticosteroid가 최종성숙에 가장 효과적인 것으로 알려져 있다. 문절망둑 암컷의 혈중 $17\alpha 20\beta$ OHP 농도변화는 2월까지 뚜렷한 차이를 보이지 않았으나 E_2 의 peak가 급격히 감소하면서 $17\alpha 20\beta$ OHP는 아주 약한 증가 추세를 보이다가 5월경에 가장 높은 peak를 나타냈다. 그러나 측정된 개체수가 1-2 마리에 불과하고, 산란기 전후로 뚜렷한 경향을 보이지 않아 $17\alpha 20\beta$ OHP가 문절망둑 최종성숙과정의 주요 성 스테로이드 인지는 명확하지 않았다. *In vitro* 실험계를 이용하여 문절망둑의 난모세포를 배양하면서 최종성숙과 관련 있는 스테로이드를 조사한 결과 $17\alpha 20\beta$ OHP가 검출된 것으로 보아(Park, 2004) 최종성숙이나 배란과정에 관여하는 것으로 생각되나 다른 스테로이드의 존재여부도 확인해야 할 부분이다.

수컷에 있어서 androgen이 2차 성장 및 성숙에 관여하며, 그 중에서도 T 농도는 정자형성기 동안 증가하다가 정자 변태기(spermiation)가 시작되면 감소하고, 11-KT는 정자 변태기 때 높은 농도를 유지하다가 이후 감소하기 시작한다고 보고하였다(Fostier et al., 1983). 정어리, *Sardinops melanostictus*의 경우 11-KT는 전기간 동안 측정되지 않는 반면, T의 농도는 정자형성기 때 약간 증가하다가 정자변태기 때 최고의 농도로 유지되었다(Matsuyama et al., 1991). 이와 달리 황늘래기, *Pseudolabrus japonicus*는 11-KT가 주 androgen으로 방정 직전 11-KT의 농도는 상승하다가 방정기 때 감소하였다(Morita et al., 1997). 대서양 대구, *Gadus morhua*와 독가시치류인 *Siganus guttatus*에서 T는 11-KT와 같이 생식기동안 같은 경향으로 증가하여 정자변태기 때 최고로 나타났다(Rahman et al., 2000; Dahle et al., 2003). 본 연구 결과도 정자형성과정 동안 T의 농도가 서서히 증가하다가 정소 소엽내 변태된 정자로 가득한 1월에 가장 높았다. 11-KT는 정자괴가 출현하기 시작하는 12월부터 급격히 상승하여 1월에 최대값을 나타내고 감소하였다. T는 정자형성과정 뿐만 아니라 정자변태기에도 관련이 있는 것 같으며 11-KT는 정자변태기에만 관여하는 것으로 생각된다. 연어류와 잉어류에서는 $17\alpha 20\beta$ OHP가 배정에 깊이 관여한다고 하였다. 즉, 방정기 때 11-KT는 감소하는 반면 $17\alpha 20\beta$ OHP는 증가한다고 하였다(Fostier et al., 1983). 본 실험에서도 수컷의 혈장에서 $17\alpha 20\beta$ OHP가 측정되었으나 정소발달과 관련하여 뚜렷한 경향을 보이지 않았다.

사 사

본 연구는 해양수산부의 지원(내분비계 장애물질의 해양생태 영향과 거동연구)에 의해 수행되었으므로 이에 감사드

립니다.

참 고 문 헌

- Aida, K.P., Y. Nagahama and T. Hibiya. 1973. Physiological studies on the gonadal maturation of fish. I. Sexual difference on composition of plasma protein of ayu in relation to gonadal maturation. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 39, 1091-1106.
- Aida, K., T. Kato and M. Awaji. 1984. Effects of castration on the smoltification of precocious male masu salmon, *Oncorhynchus masou*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 50, 565-571.
- Aida, K. 1991. Environmental regulation of reproductive rhythms on teleosts. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica, Monograph, 16, 173-187.
- Baeck, G.W., J.W. Kim and S.H. Huh. 2004. Maturation and spawning of striped goby (*Acentrogobius pflaumi*) (Teleostei; Gobiidae) collected in the Gwangyang Bay, Korea. J. Kor. Fish. Soc., 37, 226-231.
- Baek, H.J., M.H. Park, Y.D. Lee, H.B. Kim, J.W. Kim and M.S. Yoo. 2004. Effect of bisphenol-A on ovarian steroidogenesis in longchin goby (*Chasmichthys dolichognathus*). J. Kor. Fish. Soc., 37, 192-196.
- Chyung, M.K. 1977. The Fishes of Korea. Ilji-sa. Seoul, pp. 727.
- Dahle, R., G.L. Taranger, Ø. Karlsen, O.S. Kjesbu, B. Norberg. 2003. Gonadal development and associated changes in liver size and sexual steroids during the reproductive cycle of captive male and female Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Comp. Biochem. Physiol. A, 136, 641-653.
- Dotu, Y. and S. Mito. 1955. On breeding-habits, larvae and young of a goby, *Acanthogobius flavimanus*. Japan. J. Ichthyol., 4, 153-161.
- Fostier, A., B. Jalabert, R. Billard, B. Breton and Y. Zohar. 1983. The gonadal steroids. In: Fish Physiology, Vol IX/A: Reproduction, W.S. Hoar, D.J. Randall and E.M. Donaldson, eds., Academic Press, New York, pp. 277-372.
- Fouda, M.M., M.Y. Hanna and F.M. Fouda. 1993. Reproductive biology of a Red Sea goby, *Silhouettea aegyptia*, and a Mediterranean goby, *Pomatoschistus marmoratus*, in Lake Timsah, Suez Canal. J. Fish Biol., 43, 139-151.
- Goetz, F.W. 1983. Hormonal control of oocyte final maturation and ovulation in fishes. In: Fish Physiology, Vol IX/B: Reproduction, W.W. Hoar, D.J. Randall and E.M. Donaldson, eds., Academic Press, New York, pp. 117-170.

- Goetz, F.W., A.Y. Fostier, B. Breton, B. Jalabert. 1987. Hormonal changes during meiotic maturation and ovulation in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Fish Physiol. Biochem., 3, 203-211.
- Goswami, S.V. and B.I. Sundararaj. 1974. Effects of C18, C19 and C21 steroids on *in vitro* maturation of oocytes of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). Gen. Comp. Endocrinol., 23, 282-285.
- Kim, S.Y., C.H. Park, J.W. Kang, Y.C. Choi, S. Rho, H.J. Bawk, H.B. Kim and Y.D. Lee. 2004. Gonadal developmental and reproductive cycle of glutinous goby *Chasmichthys gulosus* (Guichenot). Kor. J. Ichthyol., 16, 261-270.
- Lee, J.K., H.K. Lim, C.H. Han, J.H. Jeung, D.J. Kim and K. Aida. 2000. Changes of Gonadosomatic index and sex steroid hormone of serum in cultured greenling (*Hexagrammos otakii*). J. Kor. Fish. Soc., 33, 302-306.
- Lee, T.Y. and I. Hanyu. 1984. Reproductive cycle of small filefish, *Rudarius ercodes*. Bull. Kor. Fish. Soc., 17, 423-435.
- Lim, S.K. and C.H. Han. 1997. Annual reproductive cycle of the banded catfish, *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson). J. Kor. Fish. Soc., 30, 823-833.
- Masuda, H., K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno and T. Yoshino. 1984. The Fishes of the Japanese Archipelago. Tokai Univ. Tokyo. Press, pp. 1-437.
- Matsuyama, M., S. Adachi, Y. Nagahama, C. Kitajima and S. Matsuura. 1991. Testicular development and serum levels of gonadal steroids during the annual reproductive cycle of captive Japanese sardine. Jap. J. Ichthyol., 37, 381-390.
- Mazzoldi, C. and M.B. Rasotto. 2001. Extended breeding season in the marbled goby, *Pomatoschistus marmoratus* (Teleostei: Gobiidae), in the Venetian Lagoon. Environ. Biol. Fish., 61, 175-183.
- Mochida, K., N. Ohkubo, T. Matsubara, K. Ito, A. Kakuno and K. Fujii. 2004. Effects of endocrine-disrupting chemicals on expression of ubiquitin C-terminal hydrolase mRNA in testis and brain of the Japanese common goby. Aqua. Toxicol., 70, 123-136.
- Morita, S., M. Matsuyama and M. Kashiwagi. 1997. Seasonal changes of gonadal histology and serum steroid hormone levels in the bambooleaf wrasse, *Pseudolabrus japonicus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 63, 694-700.
- Nagahama, Y., M. Yoshikuni, M. Yamashita, N. Sakai and M. Tanaka. 1993. Molecular endocrinology of oocyte growth and maturation in fish. Fish Physiol. Biochem., 11, 3-14.
- Park, M.H. 2004. In vitro effect of endocrine disrupting chemicals on oocytes maturation of yellowfin goby, *Acanthogobius flavimanus*. M.S. Thesis, Pukyong National University, Busan, Korea, pp. 33.
- Rahman, M.D., A. Takemura and K. Takano. 2000. Annual changes in testicular activity and plasma steroid hormones in the golden rabbitfish *Siganus guttatus* (Bloch). Fish. Sci., 66, 894-900.
- Sugimoto, Y., Y. Takeuchi, K. Yamauchi and H. Takahashi. 1976. Induced maturation of female Japanese eels (*Anguilla japonica*) by administration of salmon pituitaries, with notes on changes of oil droplets in eggs of matured eels. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 27, 107-120.
- Suh, H.L., J.D. Shim and S.D. Choi. 1993. Ecology of *Acanthochondria yui* (Copepoda, Poecilostomatoida) on a gobiid fish *Acanthogobius flavimanus* in Wando Island, Korea. Bull. Kor. Fish. Soc., 26, 258-265.
- Swenson, O.R. 1997. Sex-role reversal in the tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi*. Environ. Biol. Fish., 50, 27-40.
- Thomas, P. and J.M. Trant. 1989. Evidence that $17\alpha,20\beta,21$ -trihydroxy-4-pregnene-3-one is a maturation-inducing steroid in spotted seatrout. Fish Physiol. Biochem., 7, 185-191.
- Trant, J.M. and P. Thomas. 1989. Changes in ovarian steroidogenesis *in vitro* associated with final maturation of Atlantic croaker oocytes. Gen. Comp. Endocrinol., 75, 405-412.
- Van Ree, G.E., D. Lok and G. Bosman. 1977. Histological and enzyme histochemical study of the ovary of zebrafish, *Brachydanio rerio* Ham. Bush. *in vitro*. II. Effects of bovine luteinizing hormone, carp gonadotropic hormone and 11-deoxycorticosterone acetate on ovarian fragments in short term organ culture. Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser., C 80, 323-340.
- Yoshikuni, M. and Y. Nagahama. 1991. Endocrine regulation of gametogenesis in fish. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica, Monograph, 16, 139-172.
- Young, G., L.W. Crim, H. Kagawa, A. Kambe and Y. Nagahama. 1983. Plasma $17\alpha,20\beta$ -dihydroxy-4-pregnene-3-one levels during sexual maturation of amago salmon (*Oncorhynchus rohdurus*): Correlation with plasma gonadotropin and *in vitro* production by ovarian follicles. Gen. Comp. Endocr., 51, 96-105.