

자연산 문치가자미 (*Limanda yokohamae*)의 난소 발달에 따른 혈중 성호르몬과 난황단백전구체 농도 변동

김대중* · 안철민 · 민광식
국립수산과학원 수산생명과학본부 양식연구팀

Plasma Sex Steroid Hormone and Vitellogenin Profiles during Ovarian Development of the Wild Marbled Sole (*Limanda yokohamae*)

Dae Jung KIM*, Cheul Min AN and Kwang Sik MIN
Aquaculture Research Team, Headquarters for Bioscience and Technology, National Fisheries Research and Development Institute, Gijang, Busan 619-902, Korea

This study correlated changes in estradiol-17 β (E₂), testosterone (T), 17 α ,20-dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP), and vitellogenin (VTG) levels with changes in the gonadosomatic index (GSI) and ovarian histology during the annual reproductive cycle of the wild marbled sole, *Limanda yokohamae*. Synchronous oocyte development occurs in this fish. Ovary maturity was classified into four periods, based on histological observations: the spawning (December to February), post-spawning (February to April), recovery (May to August), and vitellogenic (September to November) periods. Seasonal changes in the GSI were inversely correlated with water temperatures and reflected the degree of ovarian maturity. Plasma VTG levels were correlated with changes in the GSI, which increased from September to a peak in January, and levels remained comparatively high until February. Estradiol-17 β was at baseline levels (<0.11 ng/mL) during the spring and summer, and peaked rapidly (1.55 \pm 0.445 ng/mL) from October to January. Plasma T and DHP levels had a similar profile; they rose markedly during the spawning period and remained low (or were not detectable) from spring through autumn. These data indicate that changes in plasma steroid hormones and VTG levels are correlated with the annual ovarian activity of the marbled sole. Based on these results and published reports, it appears that in this species DHP is the most important maturation-inducing steroid and that T is also related to final maturation.

Key words: *Limanda yokohamae*, Marbled sole, Ovarian development, Annual reproductive cycle, Sex steroid hormone

서 론

대부분의 어종은 일년을 통해 정해진 시기에 산란기를 맞이하고, 대량의 생식물질(알과 정자)을 생산·방출하며, 생식물질의 생산을 담당하는 생식소는 산란기의 꽤 오래 전부터 준비를 하기 시작하여 산란기를 거쳐 연이어 휴지 기간에 돌입하여 기능 회복단계로 다시 준비하게 된다. 이러한 변화, 즉 주년생식리듬은 생식소의 기능을 지배하는 생식내분비계의 활동이 연주기적으로 변동하는 수온, 일장 등의 외부환경 요인에 의해 좌우되어지기 때문이라 추측되어진다. 또한 이러한 외부환경 요인의 변화가 경골어류의 뇌하수체에서 생식소 자극호르몬(gonadotropin, GTH)을 분비시켜 생식소에 작용 및 그곳에서 생성되는 여러 가지 활성 steroid의 작용에 의해 배우자 형성이 촉진되어진다(Aida, 1988).

지금까지 생식세포의 발달이나 성숙을 조절하는 생식내분비 기구에 관한 연구는 연어과 어류와 담수어에 관해서 중점

적으로 수행되어져 왔다(Aida, 1991; Nagahama, 1997). 그러나 해수어에 관한 이 분야의 연구는 실험어의 입수 및 사육 등이 곤란한 것이 주된 이유로 거의 연구가 되지 못한 것이 사실이다. 특히 동계 산란 해수어인 문치가자미의 생식생물학 관련 연구로는 HCG 및 salmon GTH를 이용한 방란 유도(Hirose et al., 1979), 난모세포의 완숙과정중 난황구 융합(Oshiro and Hibiya, 1981), 배우자형성과정 및 생식연주기에 관한 연구(Lee et al., 1985) 및 난성숙에 관련하는 성호르몬에 관한 연구(Hirose et al., 1987) 등이 있으나, 생식내분비학의 기초 자료로 이용되는 혈중 성호르몬 및 vitellogenin 변동에 관한 연구가 결핍되어 있다.

본 연구에서는 동계 산란종인 문치가자미의 난소 발달에 따른 조직학적 주년 변화와 혈중 성호르몬 및 vitellogenin 들의 수준 변동을 조사하여 생식년주기를 명확히 해명하고 본 종의 생식 생리학적 특성을 밝혀 생식기구의 구명과 생식주기의 인위적 조절 방안을 계획하는데 필요한 기초자료로 제공하고 자 한다.

*Corresponding author: djkim4128@momaf.go.kr

재료 및 방법

시험어

2001년 12월부터 2002년 11월 까지 경남 거제에서 암컷 문치가자미 (*Limanda yokohamae*, 체중: 370-810 g) 7마리-12마리를 매월 하순경에 구입하여 국립수산물과학원 어류육종연구센터의 2,000 L FRP 수조에 수용한 후, 샘플을 채취하였다.

혈액 채취

문치가자미는 MS-222로 마취시켜 체중을 측정 한 후, heparin처리 일회용 1 mL 주사기로 피부 혈관으로부터 채혈하였다. 혈액은 4°C, 3,600 g에서 15분간 원심분리한 후, 혈장을 분리하여 방사선면역측정법에 의한 성호르몬 측정 및 효소면역측정법에 의한 vitellogenin (VTG) 측정 전까지 -80°C에 보관하였다.

성호르몬 분석

혈중 성호르몬 농도는 국립수산물과학원 수산생물물질정보센터에서 Kim and Aida (2000)의 방법에 따라 방사선면역측정법 (Radioimmunoassay; RIA)에 의해 testosterone (T), estradiol-17β (E₂) 및 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP)를 측정하였다. 각 성호르몬에 대한 항체는 Cosmo-Bio Co. Ltd. (Tokyo, Japan)에서 구입하였고, 비방사선 standard steroid 들은 Steraloids Inc. (Wilton, NH, USA)로부터 구입하였다. 또한 방사선 표지 steroid 들은 Amersham Life Science (England)로부터 구입하였다.

Vitellogenin 분석

혈중 VTG 농도는 1월 (산란기), 3월 (퇴황기), 7월 (회복기), 9월 (난황형성초기) 및 11월 (난황형성후기)의 5단계로 구분하여 Kim et al. (2005) 방법에 따라 효소면역측정법 (Enzyme-linked immunosorbent assay; ELISA)에 의해 측정하였다.

난소조직 표본제작

매월 채집한 문치가자미의 난소들은 Bouin's 액에 고정 한 후, 상법에 따라 paraplast로 포매한 후 5 μm 크기로 절편하였다. 각 조직의 절편은 Hematoxylin-eosin 으로 염색하여 난소 발달 정도를 조사하였다.

통계처리

통계처리는 분산분석후, Duncan's new multiple range test에 의해서 유의성 검정을 실시하였다.

결 과

채집장소의 수온과 일장 변화

시료 채집장소인 거제 동부지역에서 2001년 12월부터 2002년 11월까지의 수온과 일장의 변화를 조사한 결과를 Fig. 1에 나타내었다. 수온은 연중 가장 낮은 2월을 기점으로 3월부터 서서히 상승하기 시작하여 6월이 되어서야 18°C 이상이 되며, 8월에 25°C 전후를 기점으로 하강하기 시작하여 9월 하순은

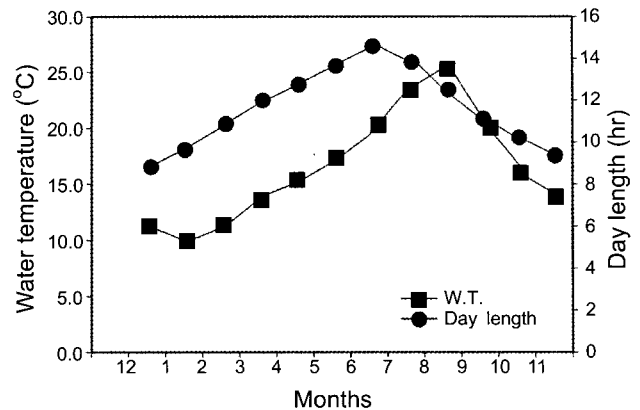


Fig. 1. Annual changes of water temperature and day length in sampling place (Dongbu, Geoje) of marbled sole, *Limanda yokohamae*.

6월 하순과 비슷한 수준인 19.3°C, 11월은 14.8°C로 낮아지기 시작하였다. 또한 낮의 길이는 동지인 12월 21일의 9시간 15분을 기점으로 길어지기 시작하여 춘계인 3-5월에는 12-13시간을 유지하다가 하지인 6월 21일에 14시간 47분으로 가장 길었다. 이후 다시 짧아지기 시작하였다.

생식소중량지수 (GSI) 및 간중량지수 (HSI)의 주연변화

2001년 12월부터 2002년 11월까지 조사된 GSI 및 HSI의 주연변화를 Fig. 2에 나타내었다. GSI는 2월에 7.6±2.2로 높은 값을 유지하고 있으나, 그 이후 서서히 감소하여 4월부터 9월까지의 매우 낮은 값을 유지하다가 10월부터 다시 증가하기 시작하여, 11월에 들어서는 22.8±3.9로 급격히 상승하여 12월에 27.7±6.5로 연중 최대값을 나타냈다. 한편 HSI는 4월부터 증가하기 시작하여 9월까지 상승한 후, 그 이후 감소하였다.

난소의 조직학적 변화

난소의 조직학적인 변화를 Fig. 3에 나타내었다. 난소 소낭 내에는 초기 난모세포들만이 잔존한 채 성장기 전인 8월까지

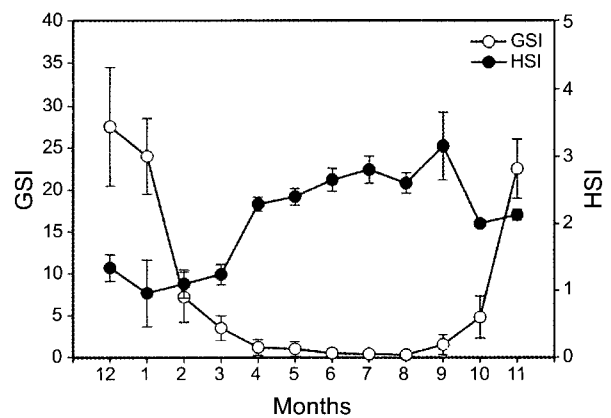


Fig. 2. Annual changes of gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HSI) in female of marbled sole, *Limanda yokohamae*. Each value represents the mean±SEM for seven to twelve samples.

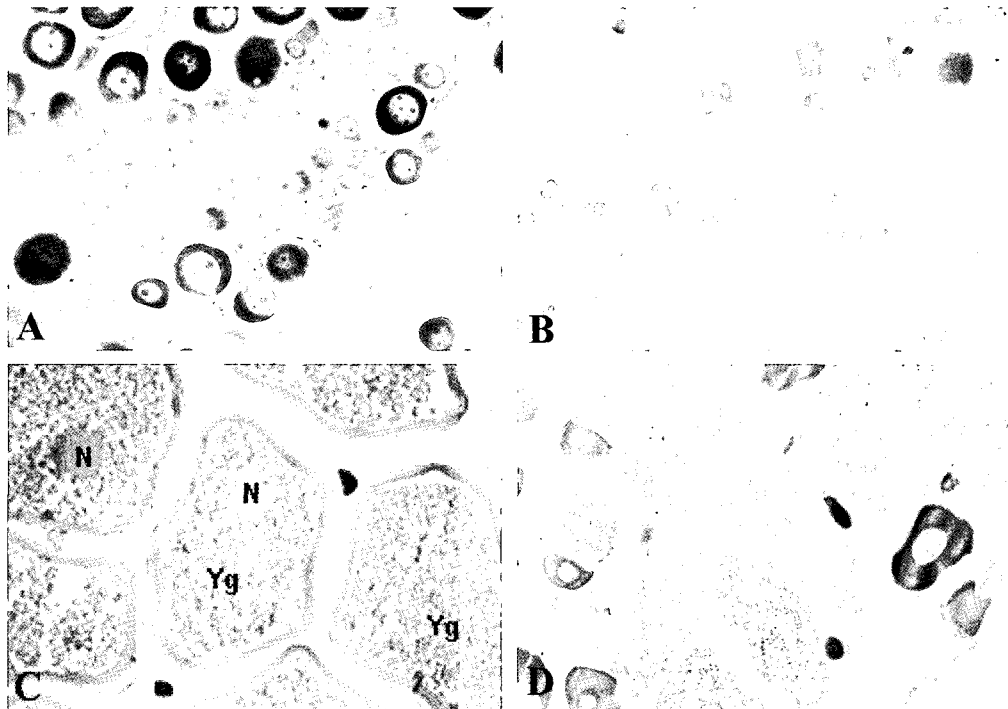


Fig. 3. Histological changes of ovary in female marbled sole, *Limanda yokohamae* ($\times 100$). A, Section of ovary collected in the recovery period (July); B, Section of ovary collected in early vitellogenic period (September); C, Section of ovary collected in the spawning period (January); D, Section of ovary collected in the post-spawning period (March); N, nucleus; Yg, yolk globule.

회복기 상태를 나타내고 있었다 (Fig. 3A). 9월 하순부터 성장기 난모세포들이 출현하기 시작하여 (Fig. 3B), 11월에는 난황구기 및 성숙기 난모세포들을 관찰할 수 있었다. 또한 12월-1월 사이의 난소 소낭내에 배포가 소실되고 난황구들이 균질화되면서 외관상 투명하게 보이는 완숙난들로 가득 차 있었으며 (Fig. 3C), 12월에는 일부 산란기 개체들이 출현하기 시작하여 2월까지 산란기 개체와 산란 후의 개체들이 혼재하여 있었다. 3월에는 산란을 마친 개체들은 미방출 난들의 퇴화·흡수가 일어나면서 난소가 급격하게 위축되었다 (Fig. 3D).

혈중 성호르몬의 변화

2001년 12월부터 2002년 11월까지 암컷의 혈중 성호르몬의 농도 변화를 Fig. 4에 나타내었다. 혈중 T와 DHP의 농도는 난황형성 후기인 11월에 각 0.11 ± 0.028 ng/mL와 0.065 ± 0.02 ng/mL로 증가하기 시작하여, 산란기인 1월에는 년중 최고치인 0.498 ± 0.185 ng/mL와 0.5 ± 0.11 ng/mL로 증가하였다. 그러나 봄, 여름, 가을에 채집되어진 암컷의 혈중 T와 DHP의 농도는 거의 0.04 ng/mL 이하의 농도로 존재하였다. 한편 혈중 E_2 농도는 난황형성기인 10월부터 0.51 ± 0.15 ng/mL로 급격히 증가하기 시작하여 산란기인 1월에는 1.55 ± 0.445 ng/mL로 년중 최고치를 나타내었으며, 그 이후 급격히 감소하기 시작하여 난황형성 초기인 9월까지 0.11 ng/mL 이하의 농도를 나타내었다.

혈중 VTG의 변화

산란기 (1월), 퇴화기 (3월), 회복기 (7월), 난황형성 초기 (9월) 및 난황형성 후기 (11월)의 혈중 VTG 농도 변화를 Fig. 5에 나타내었다. 그 결과 난황형성 후기인 11월경에 2.05 ± 0.78 mg/mL로 급격하게 증가하기 시작하여 산란기인 1월에는 4.98 ± 0.87 mg/mL로 년중 최고치를 나타내었다. 그 이후 퇴화기인 3월에는 0.2 ± 0.04 mg/mL로 급격히 감소하였고, 휴지기인 7월에는 0.05 ± 0.02 mg/mL로 년중 최저치를 나타내었으며, 난황형성 초기인 9월에 접어들면서 0.55 ± 0.1 mg/mL로 증가하는 경향을 나타냈다.

고찰

문치가자미의 생식주기는 GSI의 월 변화와 난소에 대한 조직학적인 변화 및 혈중 성호르몬 농도 변화를 토대로 구별하면 12월에서 2월은 산란기, 3-4월은 퇴화기, 5-8월은 회복기, 9-11월은 난황형성기로 구분할 수 있었고, 수온 하강 및 짧아지는 낮길이에 의해 성성숙이 일어나기 시작하였으며, 이때 혈중 E_2 와 VTG 농도도 서서히 증가하기 시작하였다.

일반적으로 어류에 있어서 수온과 광주기는 생식소 발달을 조절하는 중요한 환경적 요인 인자로서 작용한다는 것은 잘 알려져 있다 (Aida, 1991). Tsuruda and Hirose (1989)는 멸치, *Engraulis japonicus*의 경우 수온이 10°C 전후의 최저 수온기인 2월에 GSI가 상승하기 시작하여 수온 약 14°C 가 되면 산란을

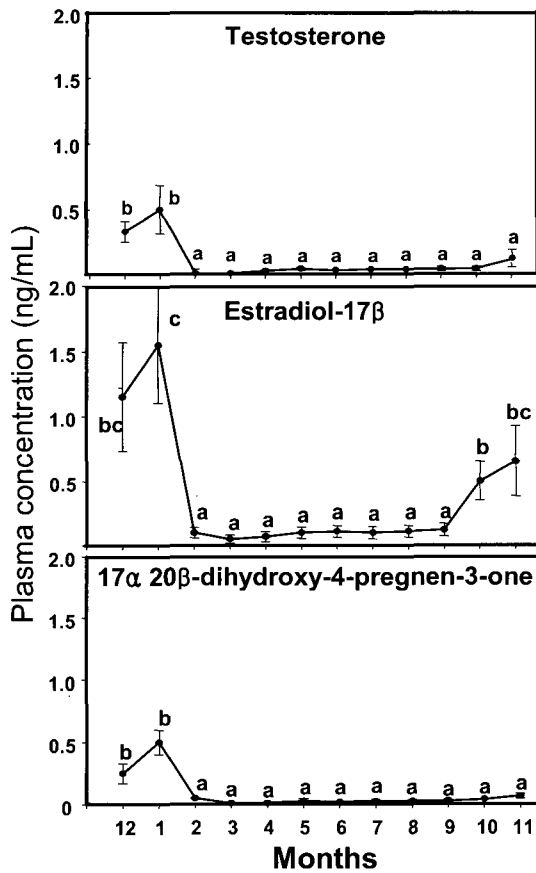


Fig. 4. Monthly changes in plasma levels of testosterone (T), estradiol-17β (E₂) and 17α,20β-dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP) during the annual reproductive cycle of female marbled sole, *Limanda yokohamae*. Each value represents mean±SEM for seven to twelve samples. Different letters represent significant differences (P<0.05).

개시하며 수온 약 20°C 전후인 10월 하순경에 산란이 종료한다고 보고하였다. Matsuyama et al. (1991)는 정어리, *Sardinops melanostictus*의 GSI 변동은 일장보다는 수온 변동에 일치하여 수온이 11°C로 하강하는 3월에 GSI가 최고값에 도달하였고, 7월에서 9월 사이 고수온에 의해 난소의 퇴화가 일어나 수온이 산란기의 시작과 종결을 조절하는 역할을 한다고 하였다. 한편 문치가자미의 경우 생식소의 성숙은 광주기의 단일화(일장 12시간 이하)에 저수온이 보상적으로 촉진 효과를 나타내 년중 최저 수온기에 산란이 이루어진다고 보고하였다(Lee et al., 1985). 본 연구에서도 수온 18°C, 일장 11시간 전후인 10월경에 GSI가 증가하기 시작하여 수온 12°C 및 일장 10시간 전후로 감소하는 12월경에 GSI가 급격히 증가하였으며 수온이 10°C 전후의 최저 수온기인 1월경에 산란을 시작하여 2월 말까지 일부 개체에서 계속되었다. 따라서 문치가자미의 경우 광주기의 단일화에 의해 난소 성숙이 개시되며 수온 하강에 의해 산란이 조절되는 것으로 추측되어진다.

한편 경골어류에서 HSI의 월 변화는 영양분 축적과 소비,

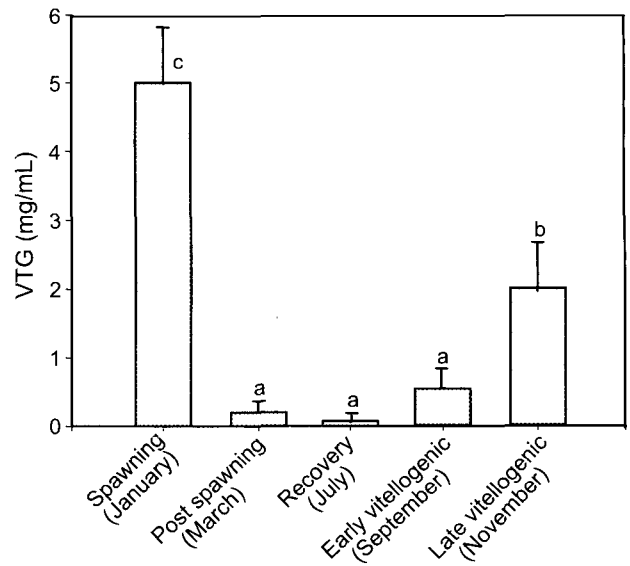


Fig. 5. Changes in plasma levels of vitellogenin (VTG) in female marbled sole, *Limanda yokohamae*, according to ovarian development stage. Each value represents mean±SEM for seven to twelve samples. Different letters represent significant differences (P<0.05).

섭식시기와 먹이 종류의 차이, VTG 합성·축적 등 생식소 발달과 밀접한 관련이 있다(Aida et al., 1973). 암컷 문치가자미의 GSI와 HSI 변화를 조사한 결과 역상관 관계를 보였으며, 난모세포가 발달하기 전에 간세포의 발달(미발표 결과)이 선행하여 일어났다. 이러한 결과는 문절망둑, *Acanthogobius flavimanus* (Park et al., 2005), 은어, *Plecoglossus altivelis* (Ishida, 1979), 뱀장어, *Anguilla japonica* (Sugimoto et al., 1976) 등에서도 문치가자미와 마찬가지로 암컷 GSI 증가에 따라 오히려 HSI는 낮아지는 역상관 관계를 나타내었으며, 줄망둑, *Acentrogobius pflaumi* (Baeck et al., 2004), 쥐노래미, *Hexagrammos otakii* (Lee et al., 2000) 등에서는 GSI 상승과 함께 HSI가 증가한다고 보고하였다. 이러한 이유는 간에서 VTG가 합성 및 축적되는 시기와 간에서 난소로 전이되는 시기가 어중에 따라 차이가 있기 때문에 생기는 것으로 추측된다.

해수어의 혈중 성호르몬 변동에 관한 연구는 30여종 정도가 보고되어 있으며, 이러한 어종을 산란주기에 따라 년 1회 산란하는 종(년 1회 산란형) 및 산란 기간중에 다회 또는 매일 산란하는 것(다회 산란형)으로 분류할 수 있다(Aida, 1991). 년 1회 산란형(synchronous type)의 난소를 가지는 어종으로써 송어, *Mugil cephalus* (Dindo and MacGregor, 1981), 독중개과 *Leptocottus armatus* (De Vlaming et al., 1984), orange roughy, *Heplostethus atlanticus* (Pankhurst and Conroy, 1988), 쥐노래미, *H. otakii* (Lee et al., 2000) 및 문절망둑, *A. flavimanus* (Park et al., 2005) 등에서 혈중 성호르몬 농도 변화에 관한 보고가 있으며, 다회 산란형(asynchronous type)의 난소를 가

지는 어종으로써 눈동미리과 *Parapercis colias* (Pankhurst and Conroy, 1987), 농어목 *Pomatomus saltator* (MacGregor et al., 1981), 고등어과 *Scomberomorus cavalla* (MacGregor et al., 1981) 및 정어리, *S. melanostictus* (Matsuyama et al., 1991) 등에서 보고가 있다. 또한 산란 기간중 매일 산란하는 어종으로써 참돔, *Pagrus major* (Ouchi et al., 1988), 날뚝양태, *Repromucennus beniteguri* (Zhu et al., 1989) 및 청보리멸, *Sillago japonica* (Matsuyama et al., 1990) 등의 보고가 있다. 이러한 어종의 대부분은 간에서 VTG 생성을 촉진하는 혈중 E₂ 농도는 산란기의 약 1개월 반-1개월 전부터 난포세포내에 난황과립의 출현과 동시에 이때를 전후하여 혈중 E₂ 농도가 증가하기 시작하여 산란기에 최고치에 도달한다고 보고하였으나, 이들 연구 결과는 단순히 난소발달에 따른 혈중 E₂ 농도 변화를 조사한 결과로 혈중 E₂와 VTG의 상관 관계에 관해서는 언급이 없다. 그러나 혈중 E₂와 VTG의 상관 관계에 관한 연구로 잭방어, *Seriola dumerilii* (Mandich et al., 2004), greenback flounder, *Rhombosolea tapirina* (Sun and Pankhurst, 2004), 청어, *Clupea pallasii* (Koya et al., 2003), 독가시치과 golden rabbitfish, *Siganus guttatus* (Rahman et al., 2000), 도미과 red porgy, *Pagrus pagrus* (Kokokiris et al., 2000) 및 Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (Methven et al., 1992) 등의 결과에 의하면 GSI가 년중 최고치를 나타내는 산란기에 혈중 VTG와 E₂ 농도도 년중 최고치에 도달한다고 보고하였다. 한편 동계의 년 1회 산란형에 속하는 문치가자미의 혈중 VTG의 농도 변화도 GSI 및 혈중 E₂ 농도 변화와 유사한 경향을 나타내었고, 또한 대부분의 경골어류와 마찬가지로 난황형성기에서 서서히 증가하기 시작하여 산란기에 년중 최고치를 나타내었다. 따라서 이러한 결과들을 정리해 보면 산란기에 혈중 E₂ 농도가 고농도로 존재하는 것은 VTG 생성을 유지하는데 필요하며, 또한 이러한 고농도의 혈중 VTG와 E₂ 농도가 난 성숙에 직접적으로 관여하지 않나 추측되어진다.

Estradiol-17 β 의 전구물질인 T의 혈중 농도변화의 경우, 문절망둑, *A. flavimanus* (Park et al., 2005)와 조피볼락, *Sebastes schlegeli*, (Baek et al., 2000)에서는 혈중 T의 년중 최대값은 E₂보다 빨리 나타난다고 보고 하였으나, Atlantic halibut, *H. hippoglossus* (Methven et al., 1992), Winter flounder, *Pleuronectes americanus* (Harmin et al., 1995) 및 잭방어, *S. dumerilii* (Mandich et al., 2004) 등에서는 문치가자미와 마찬가지로 T의 혈중농도 변화는 E₂와 유사하게 산란기때 최고치에 도달하였다. 산란기때 암컷에 있어서 T의 작용은 아직 확실히 보고되어진 사례는 없으나, 아마도 최종성숙 혹은 배란에 중요한 역할을 담당하지 않을까 추측되어진다.

생식선자극호르몬 (GTH)의 작용에 의해 난황축적을 완료한 난포세포의 여포조직에서 생성되어, 최종적으로 난성숙을 특이적으로 유도하는 C21-steroid를 난성숙유도스테로이드 (Maturation Inducing Steroid; MIS)라고 부르며, 연어과, 잉어과 및 대부분의 경골어류에서 DHP가 MIS로 작용하며 (Aida,

1988; Nagahama, 1997), 민어과 어류인 Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus* (Trant and Thomas, 1989)와 spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus* (Thomas and Trant, 1989)에서는 17 α ,20 β ,21-trihydroxy-4-pregnen-3-one (20 β -S)이, 용치놀래기, *Halichoeres poecilopterus* (Matsuyama et al., 2002)와 돛양태과의 날뚝양태, *R. beniteguri* (Zhu et al., 1989)에서는 20 β -S와 DHP 모두 *in vitro*에서의 난성숙유도능력이 높아 두 종류 모두가 MIS로써 작용할 가능성이 높다고 보고하였다. 본 연구 결과 문치가자미 암컷에 있어서 혈중 DHP 농도가 난황형성 후기인 11월까지의 두드러진 차이를 보이지 않았으나 산란기에 접어들면서 증가하기 시작하여 주 산란기인 1월에 년중 최고치를 나타내었고, 또한 Hirose et al. (1987) 연구 결과 본 종의 난세포 배양계에 있어서 난핵포붕괴 (germinal vesicle breakdown; GVBD)를 유도하는 가장 유력한 steroid는 DHP였다고 보고하였다. 따라서 본 종에 있어서는 DHP가 MIS로써 작용하는 가능성이 높으며, 추후에 타 steroid 관련 여부도 확인해야 할 부분이다.

사 사

본 연구는 국립수산물학원 (수산생물의 번식기구 연구, RP-2006-AQ-021)의 지원에 의해 운영되었습니다.

참 고 문 헌

- Aida, K., 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. 1988. A review of plasma hormone changes during ovulation in cyprinid fishes. Aquaculture, 74, 11-21.
- Aida, K. 1991. Environmental regulation of reproductive rhythms on teleosts. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica, Monogr., 16, 173-187.
- Baek, 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. J. Kor. Fish. Soc., 37, 226-231.
- Baek, J.M., C.H. Han, D.J. Kim, C.W. Park and K. Aida. 2000. Reproductive cycle of a rockfish, *Sebastes schlegeli*. J. Kor. Fish. Soc., 33, 431-438.
- DeVlaming, V., R. FitzGerald, G. Delahunty, J.J. Cech, Jr.K. Selman and M. Barkley. 1984. Dynamics of oocyte development and related changes in serum estradiol-17 β , yolk precursor, and lipid levels in the teleostean fish, *Leptocottus armatus*. Comp. Biochem. Physiol., 77A, 599-610.
- Dindo, J.J. and R. MacGregor. 1981. Annual cycle of

- serum gonadal steroids and serum lipids in striped mullet, *Mugil cephalus*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110, 403-409.
- Harmin, S.A., L.W. Crim and M.D. Wiegand. 1995. Plasma sex steroid profiles and the seasonal reproductive cycle in male and female winter flounder, *Pleuronectes americanus*. *Mar. Biol.*, 121, 601-610.
- Hirose, K., Y. Machida and E.M. Donaldson. 1979. Induced ovulation of Japanese flounder (*Limanda yokohamae*) with human chorionic gonadotropin and salmon gonadotropin, with special reference to changes in quality of eggs retained in the ovarian cavity after ovulation. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45, 31-36.
- Hirose, K., K. Ouchi, S. Adachi and Y. Nagahama. 1987. Role of steroid hormones in ovarian maturation in Japanese flounder. In: *Proceedings of the 3rd International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish*. Idler, D.R., L.W. Crim and J.M. Walsh, eds. Newfoundland, Canada, 257-258.
- Ishida, R. 1979. Changes of hepatosomatic index of the ayu, *Plecoglossus altivelis*, during a spawning season. *Bull. Tokai. Reg. Res. Lab.*, 100, 169-171.
- Kim, D.J., and K. Aida. 2000. Dopaminergic regulation of gonadotropin-II secretion in testosterone-treated precocious male and immature rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Kor. J. Biol. Sci.*, 4, 287-292.
- Kim, D.J., J.H. Jung, C.M. An, Y.J. Jee, K.S. Min, Y. Kim and C.H. Han. 2005. Purification, partial characterization, and immunoassay of vitellogenin from Marbled sole (*Limanda yokohamae*). *J. Fish. Sci. Technol.*, 8, 213-219.
- Kokokiris, L., B. Mourot, F. Le Menn, M. Kentouri and A. Fostier. 2000. Endocrine changes during the annual reproductive cycle of the red porgy, *Pagrus pagrus* (Teleostei, Sparidae). *Fish Physiol. Biochem.*, 23, 1-11.
- Koya, Y., K. Soyano, K. Yamamoto, H. Obana and T. Matsubara. 2003. Oocyte development and serum profiles of vitellogenin and steroid hormone levels in captive female Pacific herring *Clupea pallasii* during their first maturational cycle. *Fish. Sci.*, 69, 137-145.
- 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., Y.J. Kang and B.D. Lee. 1985. Reproduction and population dynamics of marbled sole *Limanda yokohamae*. 1. Reproduction. *Bull. Kor. Fish. Soc.*, 18, 253-261.
- MacGregor, R., J.J. Dindo and J.H. Finucane. 1981. Changes in serum androgens and estrogens during spawning in bluefish, *Pomatomus saltator*, and king mackerel, *Scomberomorus cavalla*. *Can. J. Zool.*, 59, 1749-1754.
- Mandich, A., A. Massari, S. Bottero, P. Pizzicori, H. Goos and G. Marino. 2004. Plasma sex steroid and vitellogenin profiles during gonadal development in wild Mediterranean amberjack (*Seriola dumerilii*). *Mar. Biol.*, 144, 127-138.
- Matsuyama, M., S. Adachi, Y. Nagahama, K. Maruyama and S. Matsuura. 1990. Diurnal rhythm of serum steroid hormone levels in the Japanese whiting, *Sillago japonica*, a daily-spawning teleost. *Fish Physiol. Biochem.*, 8, 329-338.
- Matsuyama, M., S. Adachi, Y. Nagahama, C. Kitajima and S. Matsuura. 1991. Annual reproductive cycle of the captive female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*: relationship to ovarian development and serum levels of gonadal steroid hormones. *Mar. Biol.*, 108, 21-29.
- Matsuyama, M., S. Onozato and M. Kashiwagi. 2002. Endocrine control of diurnal oocyte maturation in the Kyusen Wrasse, *Halichoeres poecilopterus*. *Zool. Sci.*, 19, 1045-1053.
- Methven, D.A., L.W. Crim, B. Norberg, J.A. Brown, G.P. Goff and I. Huse. 1992. Seasonal reproduction and plasma levels of sex steroids and vitellogenin in Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 754-759.
- Nagahama, Y. 1997. $17\alpha,20\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one, a maturation-inducing hormone in fish oocyte: Mechanisms of synthesis and action. *Steroids*, 62, 190-196.
- Oshiro, T. and T. Hibiya. 1981. Relationship of yolk globules fusion to oocyte water absorption in the plaice *Limanda yokohamae* during meiotic maturation. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 49, 1123-1130.
- Ouchi, K., S. Adachi and Y. Nagahama. 1988. Changes in plasma levels of steroid hormones during sexual maturation of female red seabream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54, 585-591.
- Pankhurst, N.W and A. Conroy. 1987. Seasonal changes in reproductive condition and plasma levels of sex steroids in the blue cod, *Parapercis colias* (Bloch and Schneider) (Mugiloididae). *Fish Physiol. Bio-*

- chem., 4, 15-26.
- Pankhurst, N.W and A. Conroy. 1988. Endocrine changes during gonadal maturation and spawning in the orange roughy (*Heplostethus atlanticus* Collett), a teleost from the midslope waters off New Zealand. Gen. Comp. Endocrinol., 70, 262-273.
- Park, M.H., I.J. Hwang, D.J. Kim, Y.D. Lee, H.B. Kim and H.J. Baek. 2005. Gonadal Development and sex steroid hormone levels of the yellowfin goby *Acanthogobius flavimanus*. J. Kor. Fish. Soc., 38, 309-315.
- Rahman, M.S., A. Takemura and K. Takano. 2000. Annual changes in ovarian histology, plasma steroid hormones and vitellogenin in the female golden rabbitfish, *Siganus guttatus* (Bloch). Bull. Mar. Sci., 67, 729-740.
- 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.
- Sun, B. and N.W. Pankhurst. 2004. Patterns of oocyte growth, vitellogenin and gonadal steroid concentrations in greenback flounder. J. Fish Biol., 64, 1399-1412.
- Thomas, P. and J.M. Trant. 1989. Evidence that $17\alpha,20\beta,21$ -trihydroxy-4-pregnen-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.
- Tsuruda, Y. and K. Hirose. 1989. Internal regulation of reproduction in Japanese anchovy (*Engraulis japonica*) as related to population fluctuation. Can. Spec. Pub. Fish. Aquatic Sci., 108, 111-119.
- Zhu, Y., K. Aida, K. Furukawa and I. Hanyu. 1989. Development of sensitivity to maturation-inducing steroids and gonadotropins in the oocytes of the tobinumeri-dragonet, *Repomucenus beniteguri*, Callionymidae (Teleostei). Gen. Comp. Endocrinol., 76, 250-260.

2006년 7월 28일 접수
2006년 10월 14일 수리