

꼬치동자개 *Pseudobagrus brevicorpus* 인공종묘의 성분화 과정

오민기 · 박종영* · 강언종¹ · 양상근¹ · 김응오¹ · 조용철¹

전북대학교 자연과학대학 생물과학부 · 생물다양성연구소, ¹국립수산과학원 남부내수면연구소

Sexual Differentiation in Korean Stumpy Bullhead *Pseudobagrus brevicorpus* Derived from Artificial Fertilization by Min-Ki Oh, Jong-Young Park*, Eon-Jong Kang¹, Sang-Geun Yang¹, Eung-Oh Kim¹ and Yong-Cheol Jo¹ (Faculty of Biological Science and Institute for Biodiversity Research, College of Natural Sciences, Chonbuk National University, Jeonju 561-756, Korea; ¹Inland Aquaculture Research Institute, NFRDI, Jinhae 645-806, Korea)

ABSTRACT The endemic Korean stumpy bullhead *Pseudobagrus brevicorpus* is a first-grade endangered wild fish as designated by the Ministry of Environment of Korea. As part of its restoration and proliferation effort, a histological study of this fish was carried out to investigate sex differentiation and gonadal development based on F₁ generation individuals obtained by artificial breeding. On days 4 ~ 5 after hatching, a pair of genital ridges including clusters of primordial germ cells was observed between the gut and the mesonephric duct. On days 20 after hatching, the ovary began to initially differentiate and contained early oocytes with chromatin-nucleolus and peri-nucleolus stages on days 30 ~ 40 after hatching. As yolk material accumulated after day 80 from hatching, the oocytes grew increasingly large and were surrounded by a distinct follicular layer. On days 306 after hatching, the oocytes grew toward a mature ovum. In the males, the testis was distinguished by emergence of spermatogonium cells on 25 days after hatching, and day 40 after hatching it contained a small number of seminal lobes forming cysts. From 173 days after hatching, the testis consisted of numerous enlarged seminal lobes including spermatocytes and spermatids. Over 14 months after hatching, some seminal lumens were filled with spermatozoa.

Key words : Endemic, *Pseudobagrus brevicorpus*, sex differentiation, gonadal development

서 론

꼬치동자개, *Pseudobagrus brevicorpus*는 메기목 (Siluriformes) 동자개과 (Bagridae)에 속하는 한국고유담수어로서 낙동강의 일부지역에 제한적으로 분포하고 있는 종이다(김 등, 2005). 최근 분포지역과 개체군 밀도의 감소로 인해 환경부(2005)와 문화재청(2005)으로부터 각각 “멸종위기야생동식물 1급”과 “천연기념물 제455호”로 지정되어 특별히 보호·관리되고 있는 종이다.

농림수산식품부 산하 국립수산과학원 남부내수면연구소에서는 꼬치동자개 증식·복원 연구사업의 일환으로 인공 증식 기술개발 및 인공종묘 방류를 위하여 생태와 초기 생

활사에 대한 연구를 실시한 바 있다(강 등, 2007). 또한 방류된 인공종묘가 자연서식처에 적응하기 위한 미소서식처와 먹이생물 등 최소한의 서식조건에 대한 연구가 시행된 바 있다(이, 2004). 그러나 꼬치동자개의 인공종묘에 따른 성적능력 (sexual ability)에 대한 연구는 아직까지 보고된 바가 없다. 인공종묘에 대한 생식소의 성분화 및 성적능력에 관한 연구는 민어, *Miichtys miiuy* (Park *et al.*, 2007), *Cichlasoma dimerus* (Meijide *et al.*, 2005), 감성돔, *Acanthopagrus schlegeli* (이 등, 1994), 망상어, *Ditrema temmincki* (이와 이, 1996), 조피볼락, *Sebastes schlegeli* (이 등, 1996), 미꾸라지, *Misgurnus mizolepis* (Kim *et al.*, 1990), 대농갱이, *Leiocassis ussuriensis* (박 등, 2001), 동자개, *Pseudobagrus fulvidraco* (김 등, 2002), 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae* (진 등, 2008) 등의 어류에서 잘 알려져 있지만, 본 연구

*교신저자: 박종영 Tel: 82-63-270-3344, Fax: 82-63-270-3362,
E-mail: park7877@chonbuk.ac.kr

대상종인 꼬치동자개에 대한 생물학적 연구는 골격(이와 김, 1987)과 정자미세구조(김과 이, 2003) 분석을 통한 계통 유연관계에 대한 논의, 생태와 초기생활사(강 등, 2007)만이 보고되어 있을 뿐 인공종묘에 대한 성분화 및 생식소 발달과정에 대한 연구는 알려진 바 없다.

따라서 본 연구에서는 인위적인 교배를 통해 얻어진 자치어를 대상으로 성장에 따른 생식세포의 성분화 및 발달 과정을 조사하여 이들의 임신(fertility) 여부를 확인하고, 차후 자연서식처에 방류할 인공종묘의 생식학적 적응에 대한 기초자료를 얻고자 한다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 꼬치동자개의 자·치어는 남부내수면 연구소의 인공종묘증식기술(환경부, 2008)에 의해 2007년 6월 9일 인공 부화된 개체들로서 이들은 부화 후 122일째(2007. 10. 16)까지 실내사육을 하였고, 그 이후부터는 실외 사육을 실시하였다. 사육시 먹이는 artemia, zeus 3호(사료), 장구벌레 등을 발생시기별로 적절히 공급하였고, 수온은 20.2~27.3°C(실내), 7.2~27.0°C(실외) 범위였다.

꼬치동자개 인공종묘의 성분화 시기와 발달과정을 조사하기 위한 자·치어는 부화 후 30일까지는 매일 시료채취를 실시하여 Bouin's solution에 고정하였고, 그 이후 발생 단계부터는 1개월 간격으로 실시하였다. 고정된 시료의 생식소는 Paraffin 절편법을 이용하여 5 µm 두께로 연속절편을 제작한 후 Hematoxylin-Eosin 염색(Presnell and Schreibman, 1997)을 실시하였고 Axio Vision(Ver. 4.5)을 통해 생식소 발달정도를 판별하였다. 생식소의 분화 및 발달과정은 Nagahama(1983)을 따랐다.

결 과

1. 성장

인공종묘로 얻은 꼬치동자개 자·치어의 발육단계에 따른 성장을 조사한 결과(Table 1) 부화 후 3일째 자어의 전장은 6.87±0.13 mm, 체중은 0.01 g이었고, 부화 후 131일째(전장 49.73±2.19 mm, 체중 1.86±0.24 mm)까지 성장이 빠르게 진행되었다. 수온이 20°C 미만으로 낮아진 시기의 치어 성장은 둔화되었으나 부화 후 334일째(전장 48.79±3.38 mm, 체중 1.82±0.36 mm)부터 성장이 증가하기 시작하였다.

2. 생식소 분화

1) 원시생식세포의 형성

부화 후 4~5일째 자어에서 생식융기(genital ridge) 1쌍

Table 1. Change of body weight and total length of *Pseudobagrus brevicorpus* with days after hatching

Sampling date	Days after hatching (day)	Total length (mm)	Weight (g)	Water temperature (°C)
2007-06-12	3	6.87±0.13	0.01±0.00	22.2
2007-06-19	10	10.12±0.32	0.02±0.00	20.2
2007-06-26	17	12.35±0.71	0.04±0.00	21.5
2007-07-03	24	13.35±1.00	0.05±0.01	21.9
2007-07-19	40	24.20±1.69	0.30±0.05	23.8
2007-08-28	80	32.60±2.37	0.61±0.11	27.3
2007-09-17	100	41.93±2.92	1.38±0.22	23.6
2007-10-18	131	49.73±2.19	1.86±0.24	21.2
2007-11-29	173	46.53±3.09	1.39±0.27	12.5
2008-01-04	211	48.07±3.26	1.50±0.25	7.2
2008-02-04	242	48.91±2.89	1.51±0.29	8.0
2008-03-04	271	47.02±4.23	1.35±0.33	10.8
2008-04-08	306	47.16±3.22	1.44±0.25	15.8
2008-05-06	334	48.79±3.38	1.82±0.36	22.0
2008-06-04	363	57.54±6.50	2.80±0.87	20.5
2008-07-08	397	70.01±5.56	4.16±0.85	26.5

이 장(gut)과 중신관(mesonephric duct) 사이에서 뚜렷하게 관찰되었다(Fig. 1). 이들은 여러개의 단일세포 무리로 구성된 원시생식세포(primordial germ cell)를 포함하고 있으며, 중배엽성의 간충조직(mesenchyme)에 둘러싸여 있었다. 부화 후 6일째 자어시기부터 원시생식세포는 유사분열(mitosis)이 활발히 진행됨에 따라 생식세포 수가 증가하기 시작하였는데, 이러한 증가는 부화 후 약 2주일까지 지속되었다(Fig. 1).

2) 난소의 성분화

(1) 난소의 분화 및 발달

난형성(oogenesis)은 크게 증식기(multiplication stage), 성장기(growth stage), 난황물질형성기(yolk material stage), 성숙기(maturation stage)로 구분되었다.

① 증식기

난형성의 전구세포인 핵과 인을 가지는 난원세포(Oogonium)의 출현은 부화 후 20일째 치어에서 나타났으며 이 시기에 성장기(growth stage)에 해당하는 초기난모세포(Early Oocyte)가 존재하였다(Fig. 2A).

② 성장기

부화 후 30일째 치어의 난소는 대부분 성장기의 난모세포의 발달단계를 보였다. 이 시기는 핵이 비대해져 배포(genital vesicle)가 형성되는데 가느다란 염색체 및 다수의 염색인이 이 배포 주변에 분포하는 염색인기(chromatin-nucleolus)의 난모세포가 출현하였다(Fig. 2B). 또한 유사분열을 통해 인이 더욱 가늘어져 핵막의 안쪽에 배열하고 세포는 더욱 커지면서 세포질이 강한 호염기성을 띠는 주변인기(perinucleolus)의 난모세포로 성장한다. 이러한 주변

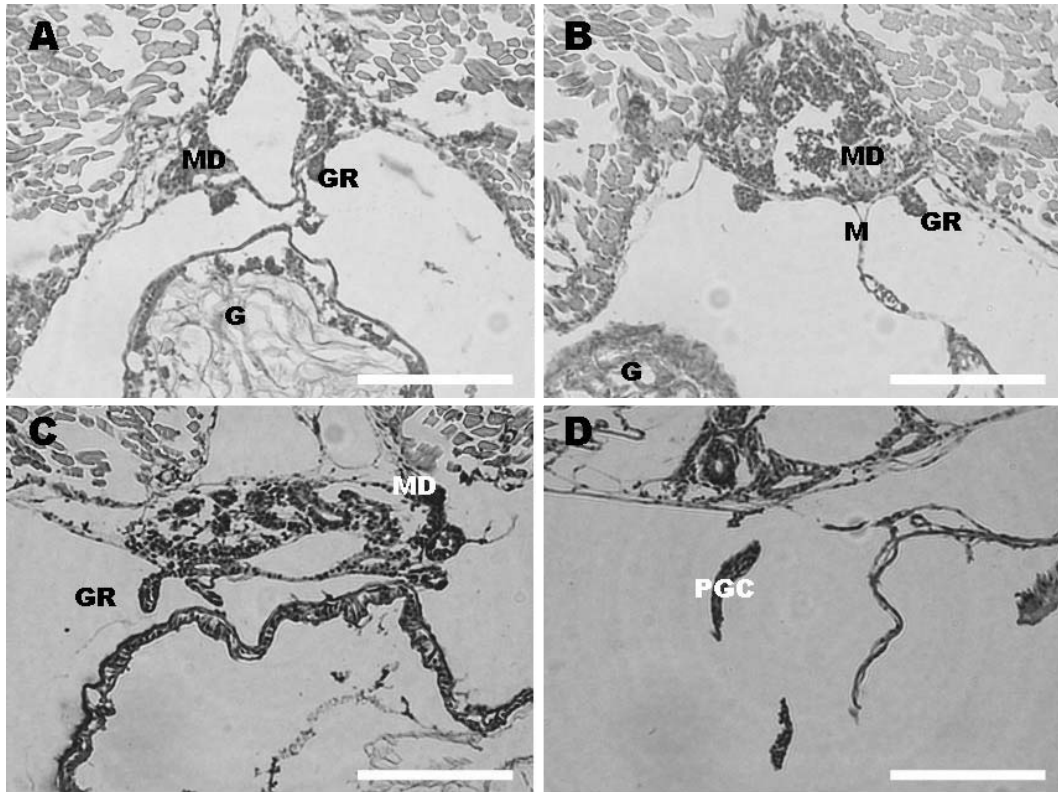


Fig. 1. Transverse section of the undifferentiated gonad in Korean stumpy bullhead, *Pseudobagrus brevicorpus*. Hematoxylin-Eosin staining. (A) 5 days after hatching, (B) 6 days after hatching, (C) 10 days after hatching, (D) 15 days after hatching. G, gut; GR, genital ridge; M, mesenchyme; MD, mesonephric duct; PGC, preordial germ cell. Bars indicate 100 μ m.

인기의 난모세포는 부화 후 40일째 더욱 뚜렷하게 나타났다(Fig. 2C). 이 시기에 난모세포를 둘러싸는 여포세포(follicular cell)가 뚜렷해지기 시작하였다.

③ 난황물질형성기

성장기를 거친 난모세포는 난황포(yolk vesicle) 및 난황구(yolk granule)의 난황물질의 축적으로 난황형성이 뚜렷해지면서 난모세포가 더욱 성장하는 시기이다.

난황포시기는 세포질 주변에 hematoxylin과 eosin에 염색되지 않는 빈 공포모양으로 배열되는 시기로서 약 부화 후 80일에 출현하였다(Fig. 2D). 발생이 진행될수록 이러한 세포는 크기의 증가와 더불어 난황포 크기 및 수가 증가하는 특징을 보였다. 부화 후 100일째의 난모세포는 이러한 난황포 주변에 eosin에 염색되는 작은 과립의 난황구가 나타나며 그 수와 크기는 난모세포가 성장함에 따라 축적되기 시작하였다(Fig. 2E).

이러한 난황구 시기의 난모세포들은 부화 후 약 10개월째(부화 후 306일) 치어시기까지 지속되었다(Fig. 2G). 이 시기에 난모세포를 둘러싸고 있는 난막(zona radiata)은 Hematoxylin-Eosin에 거의 염색이 되지 않고 난포세포(theca cell)로 구성되어 있는 여포세포층(follicular layer)으로 둘

러싸여 있었다(Fig. 2I). 그 후 난모세포는 계속 성장하면서 부화 후 397일째 치어기에 난황구 시기의 작은 과립들이 서로 융합하여 소량의 난황덩어리를 형성하기 시작하였다(Fig. 2H).

(2) 난소의 외부형태

난소는 부화 후 약 40일째부터 좌우 1쌍의 가느다란 관으로 이루어져 있어 육안으로 구분할 수 있으나 부화 후 약 80일째(전장 32.8 mm) 되는 개체의 난소는 비교적 발달된 난소를 형성하고 있었다(Fig. 4A). 이 시기의 난소는 유백색을 띠고 있고, 좌우 1쌍으로 구성되어 있으며, 비노생식공 부분에서 서로 융합되어 있는 정상적인 외부형태를 보여주었다. 이 시기의 난모세포의 발달단계는 난황물질인 난황포와 난황구가 형성되는 시기를 보였다(Fig. 2D-G). 부화 후 397일째(전장 67.8 mm)의 난소는 상당히 발달한 모습을 보였지만(Fig. 4C) 성숙란을 형성하기 위한 성분화가 진행 중이었다(Fig. 2H).

3) 정소의 성분화

(1) 정소의 분화 및 발달

정자형성(spermatogenesis)은 크게 증식기(multiplication

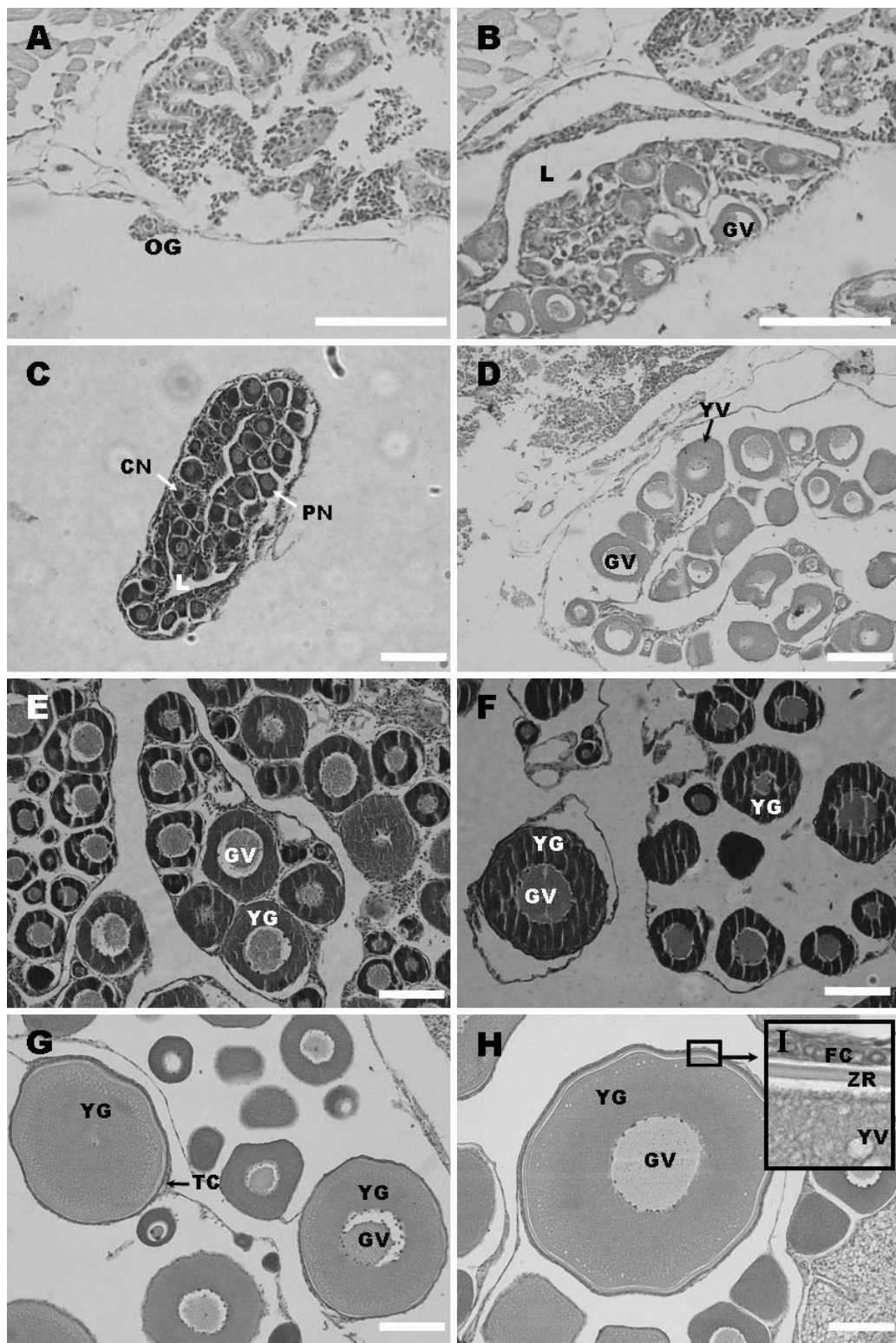


Fig. 2. Transverse section of the gonad (ovary) in Korean stumpy bullhead, *Pseudobagrus brevicorpus*. Hematoxylin-Eosin staining. (A) 20 days after hatching (multiplication stage), (B) 30 days after hatching (chromatin-nucleolus stage), (C) 40 days after hatching (peri-nucleolus stage), (D) 80 days after hatching (yolk granule stage), (E) 100 days after hatching (yolk granule stage), (F) 173 days after hatching (yolk granule stage), (G) 306 days after hatching (yolk granule stage), (H) 397 days after hatching (late yolk granule stage). CN, chromatin-nucleolus stage; CP, cytoplasm; FC, follicular cell; GV, germinal vesicle; L, lumen; OG, oogonium; PN, peri-nucleolus stage; TC, theca cell; YG, yolk granule; YV, yolk vesicle; ZR, zona radiata. Bars indicate 100 μ m.

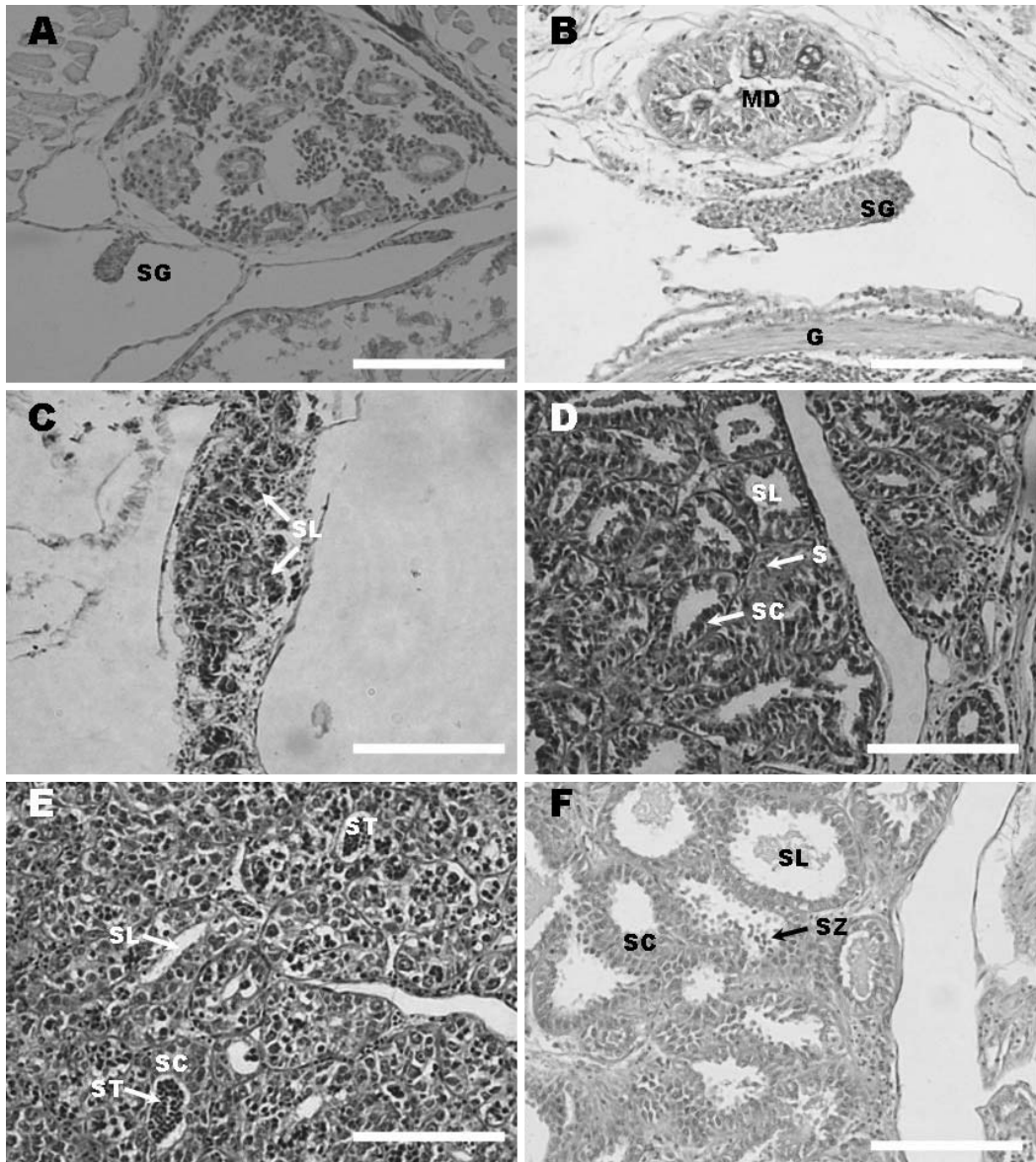


Fig. 3. Transverse section of testis in Korean stumpy bullhead, *Pseudobagrus brevicorpus*. Hematoxylin-Eosin staining. (A) 25 days after hatching (multiplication stage), (B) 40 days after hatching, (C) 100 days after hatching (meiosis stage), (D) 131 days after hatching (meiosis stage), (E) 173 days after hatching (meiosis stage), (F) 397 days after hatching (spermiogenesis stage). C, cyst; G, gut; MD, mesonephric duct; S, sertoli cell; SC, spermatocyte; SG, spermatogonium; SL, seminal lumen; ST, spermatid; SZ, spermatozoon. Bars indicate 100 μ m.

stage), 성숙분열기 (meiosis), 정자형성기 (spermiogenesis)로 구분할 수 있다. 정소의 내부구조는 정소엽형 (lobular type)으로 각각의 정소엽은 많은 포낭 (cyst)로 구성되어 있으며 이곳에서 정원세포 (spermatogonia), 정모세포 (spermatocyte), 정세포 (spermatid), 정자형성 (spermiogenesis) 등의 발달이 이루어지고 있다.

① 증식기

증식기는 정원세포가 유사분열을 통해 그 수가 증식되는 시기로서 초기의 정원세포는 원형의 커다란 핵과 인을 가

진다. 부화 후 25일째 치어에서 정원세포가 나타나기 시작하였으며 (Fig. 3A), 부화 40일째 치어에서는 이러한 정원세포들이 유사분열을 통해 성장하면서 정소엽 구조 및 정원세포를 둘러싸는 포낭을 형성하게 된다 (Fig. 3B).

② 성숙분열기 (meiosis)

부화 후 100일째 치어에서는 정원세포의 수 및 포낭이 급속히 증가하고 정소엽 구조 역시 증가하면서 핵과 인은 Hematoxylin에 의해 매우 진하게 염색되는 정모세포로 분화하였다 (Fig. 3C). 이러한 정모세포의 발달단계는 부화 후

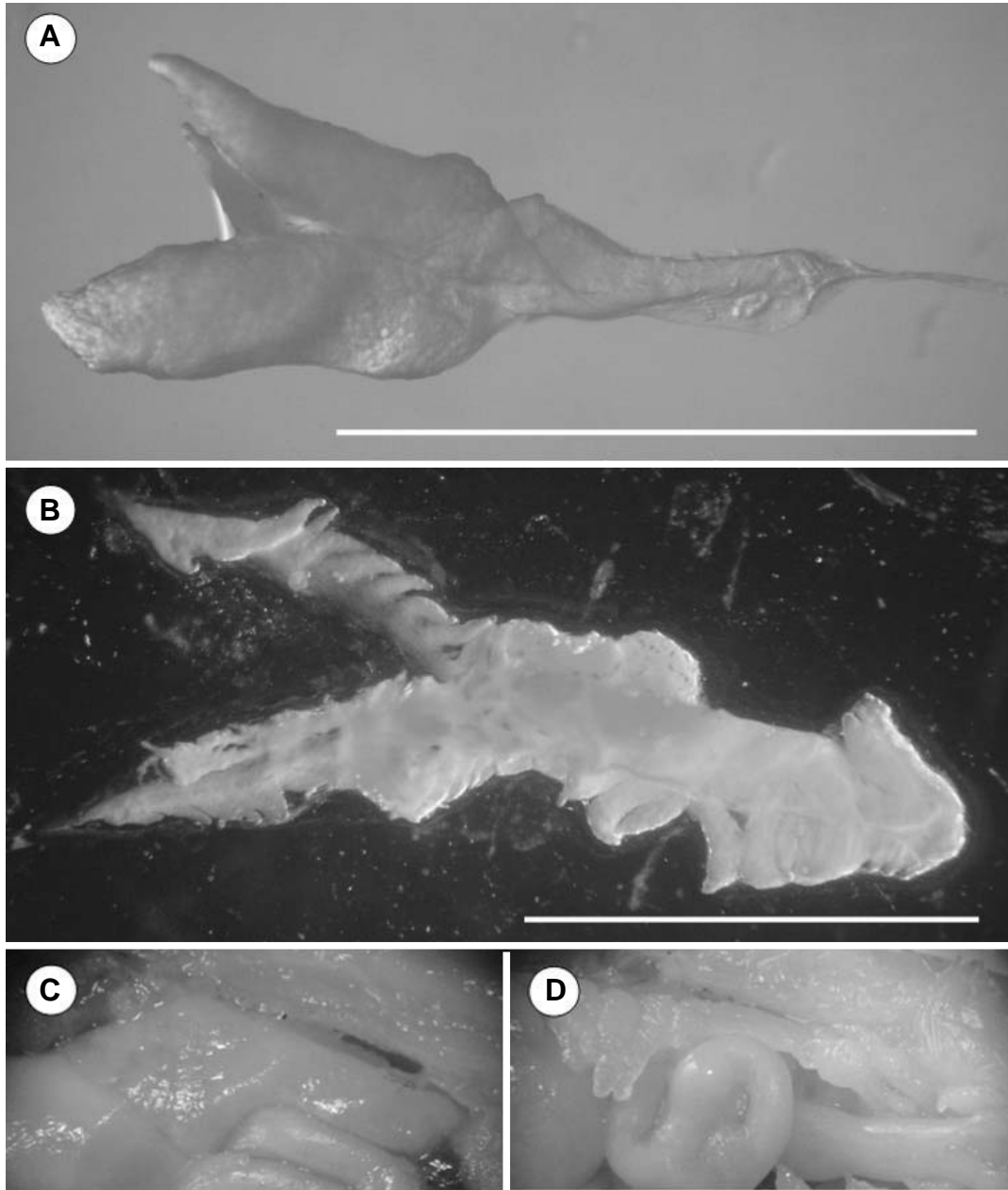


Fig. 4. External morphology of gonads of *Pseudobagrus brevicorpus*. (A) ovary of 80 days after hatching (32.8 mm in TL), (B) testis of 131 days after hatching (48.7 mm in TL), (C) ovary of 397 days after hatching (67.8 mm in TL), (D) testis of 397 days after hatching (73.5 mm in TL). Bars indicate 0.5 mm.

131일까지 계속되었다(Fig. 3D). 부화 후 173일째 치어의 정소에서는 염기성 hematoxylin에 진하게 염색되며 더욱 치밀하게 작은 세포들로 구성되어진 정세포가 발달하기 시작하였다(Fig. 3E). 부화 후 7개월(211일)의 정소에서는 정자의 발달단계가 더욱 진행되면서 각각의 정세포를 포함하는 포낭이 커지면서 정소엽은 서로 융합하기 시작하였다.

③ 정자형성기

부화 후 만 1년 이상(부화 후 397일)의 정소에서는 정세

포의 포낭이 터지면서 주머니 모양을 형성하고 있으며, 정소엽의 내강으로 방출된 소량의 정자가 출현하였다(Fig. 3F). 정소엽의 내강에 방출된 정자가 많을수록 정소엽의 격벽이 붕괴되면서 서로 융합, 확대되어 망상구조를 보이기도 하였다.

(2) 정소의 외부형태

정소의 외부 형태는 부화 초기 좌우 1쌍의 가느다란 관으로 이루어져 있으나 실제 육안으로 정소의 구분은 부화

후 약 131일째(전장 48.7 mm)가 되는 개체에서 가능하였다. 이 시기의 정소는 백색으로 끝이 뾰족한 cylinder 형으로써 좌우 1쌍의 아래는 서로 유합되어 생식공과 연결되어 있다. 특히 이러한 정소는 빗 모양(Comblike structure)의 형태적 특징을 보였다(Fig. 4B). 이 시기의 정소의 발달단계는 대부분 정모세포와 소량의 정세포로 구성된 정소의 발달단계를 보였다(Fig. 3D). 부화 후 397일째(전장 73.5 mm)의 정소는 비교적 성숙한 구조를 갖추었다(Fig. 4D).

고 찰

일반적으로 어류의 성분화는 생식소의 출현양상에 따라 자웅이체형(gonochorism)과 자웅동체형(hermaphroditism)으로 구분되고, 발달양상에 따라 자웅이체성 미분화형(undifferentiated), 분화형(differentiated) 그리고 자웅동체성 자웅동시성숙(synchronous), 자성선숙(proto gynous), 양성선숙(protoandrous), sequential로 구분된다(이와 이, 1996; Moyle and Joseph, 2000; 광 등, 2006). 자웅동체는 전 세계 경골어류 14과(Family)의 어류에서 나타나고 있는 현상으로 harem 계층을 가지는 어류에서 매우 특징적으로 나타나는 현상이다(Shapiro, 1984). 그러나 대부분의 어류는 정소와 난소가 발생 초기 구분되어 성별을 결정짓게 되는데, 본 연구 대상종인 꼬치동자개 역시 부화 후 5일을 전후하여 원시생식세포가 출현한 이후 약 1개월 이내에 성별이 결정되어지는 것으로 볼 때, 본 종의 성분화는 자웅이체성 분화형 양상을 보였다.

성분화는 발생학적으로 중 특이성을 갖는데 원시생식세포의 생식용기 출현에 의한 초기생식소 판별과 생식소 분화시기는 대농갱이(*Leiocassis ussuriensis*)의 경우 각각 부화 후 5일과 20일 전후였고(박 등, 2001), 미꾸라지(*Misgurnus mizolepis*)는 부화 후 4~5일과 8일이었다(Kim et al., 1990). 한편 버들치(*Rhynchocypris oxycephalus*)는 부화 후 8일에 원시생식세포가 출현하였고, 20일에 생식용기가 출현하였으며 생식소 분화는 난소가 50일경, 정소가 100일경에 출현하여 생식소 분화에 대한 시간적 차이를 보였다(박 등, 1998). 본 연구대상종인 꼬치동자개는 부화 후 5일경 원시생식세포가 출현한 이후 곧 생식용기가 출현하였고 20~25일경 생식소 분화가 나타난 점 등으로 볼 때, 유연종인 대농갱이와 다소 유사한 성분화 양상을 보였다. 또한 꼬치동자개의 생식소 분화시기에 있어서 난소(부화 후 20일경)가 정소(부화 후 25일경)보다 다소 빠르게 분화된다는 점은 분화형 자웅이체 생식소의 특성을 나타내고 있었다(박 등, 1998).

생식소 성숙과 성분화는 여러 환경요인에 의해 영향을 받게 된다(광 등, 2006). 특히 수온은 성분화에 직접적인 영

향을 주는 요인으로 사료되었고(이 등, 2000), 심지어는 성 전환에 있어서도 중요인자로서 작용하였다(Yamamoto, 1999). 이러한 현상은 꼬치동자개 인공종묘의 성장(Table 1)에 있어서도 성분화 이후의 성장에 대한 적당한 환경인자로서 작용하는 것으로 보이고, 또한 수온이 급감하는 11월~4월(동절기)의 생식소는 분화보다는 성장의 모습을 보이는 것으로 여겨진다.

한편 부화 후 397일째 치어의 난세포(Ootid; Fig. 2H)는 성숙난자(Ovum)로 분화중인 과정에 있는데, 이때의 난세포 직경(장경)은 약 0.4 mm로서 산란기 성숙된 난경으로 추정된 1.79 ± 0.11 mm(환경부, 2008)에 도달하기 위해서는 약 90배 정도의 난구부피의 증가가 요구된다. 이때 성숙난을 가지는 시기의 체장범위는 대략 7.3~8.7 cm로서 체장 빈도분석에 의한 만 2년생 성어로 조사되었다. 따라서 꼬치동자개 인공종묘 역시 만 2년의 성장기간을 통해 비로소 산란이 가능한 성숙한 난자를 생성할 것으로 사료되며, 김(1997)에 의해 산란기로 추정된 6~7월에 정상적인 산란이 이루어질 것으로 생각된다. 또한 본 연구에서 확인된 정자 발달양상은 안 등(1999)에서처럼 포낭에서 정자변태가 완료된 성숙된 정자가 정소엽을 거쳐 정소낭내로 이탈하여 나오는 과정과 유사하여 꼬치동자개 종묘의 정자발달 역시 정상적인 성분화과정을 거치고 있다고 사료된다. 본 연구에 쓰인 발생단계별 꼬치동자개 자·치어는 자연에서 채집된 친어로부터 인공수정을 통해 획득한 F₂ 세대 개체군으로서 현재 정상적인 발생과 성장이 이루어지고 있다. 그러나 본 연구사업의 근본취지인 하천생태계로의 방류를 위해서는 생식소의 정상발달여부와 함께 방류지의 서식처환경(유 등, 2003)과 인공종묘 개체군의 유전적다양성(이 등, 2008; 정과 전, 2008) 등이 함께 고려되어야 할 것이다.

요 약

멸종위기야생동물 1급으로 지정된 꼬치동자개, *Pseudobagrus brevicorpus*의 종복원을 위해 인위적인 교배를 통하여 획득한 자치어를 대상으로 성분화 과정을 조사하여 성적임성 여부를 확인하였다.

부화 후 4~5일째 자어에서 생식용기 1쌍이 장과 중신관 사이에서 관찰되었고, 그 후 유사분열이 활발히 진행되었다. 부화 후 20일째 치어에서 난원세포의 출현으로 난소 분화가 시작되었으며, 부화 후 30~40일째를 거치면서 염색인기와 주변인기의 난모세포로 성장하였다. 난황은 부화 후 80일째의 자어에서 생성되기 시작하였고, 부화 후 100일째가 되어 eosin에 염색되는 난황구가 생성되었다. 이후 난모세포는 난황이 지속적으로 축적되면서 세포의 크기와 수가 증가하기 시작하였고, 부화 후 약 10개월째에는 난막과 여

포세포층에 의해 둘러싸여진 난모세포로 분화하였다.

한편 정소는 부화 후 25일경 치어에서 분화되기 시작하였고, 40일경 유사분열을 통해 정원세포를 둘러싸는 포낭을 형성하였다. 부화 후 100일째가 되면 정소는 정소엽 구조를 형성하였고 hematoxylin에 매우 진하게 염색되는 정모세포로 분화하였다. 부화 후 7개월째 치어의 정소엽 내부에 정세포가 출현한 이후, 부화 후 만 1년을 경과한 치어에서 최초로 성숙한 정자가 출현하였다.

위 결과를 바탕으로 인공적으로 부화된 꼬치동자개 자치어의 성분화는 다른 종에서 보이는 것과 같이 정상적인 발달을 보인다고 판단되었다.

인 용 문 헌

- 강언중 · 양 현 · 이흥헌 · 조용철 · 김응오 · 임상구 · 방인철. 2007. 꼬치동자개 (*Pseudobagrus brevicorpus*)의 생태와 초기 생활사. 환경생물, 25: 378-384.
- 곽은주 · 이경우 · 최낙현 · 박충국 · 한경호 · 이원교. 2006. 황점볼락 *Sebastes oblongus* 인공종묘의 생식소 발달과 성비. 한국수산학회지, 39: 297-302.
- 김구환 · 이준일. 2003. 꼬치동자개 (*Pseudobagrus brevicorpus*) 정자의 미세구조와 계통적 고찰 (경골어류, 메기목, 동자개과). 한국수산학회지, 36: 480-485.
- 김익수. 1997. 한국동식물도감 제37권 동물편 (담수어류). 교육부, 622pp.
- 김익수 · 최 윤 · 이충렬 · 이용주 · 김병직 · 김지현. 2005. 한국어류도감. 교학사, 615pp.
- 김정혜 · 방인철 · 박인석. 2002. 동자개 *Pseudobagrus fulvidraco*의 성분화. 수산관련학회 춘계공동학술대회 발표요지집, pp. 274-275.
- 문화재청. 2005. 국가지정 문화재 지정보고서; 천연기념물 · 명승. pp. 56-57.
- 박상용 · 이윤아 · 최경철 · 강언중 · 방인철. 2001. 대농갱이 (*Leiocassis ussuriensis*)의 초기 생식소 형성 및 성분화. 한국어류학회지, 13: 248-253.
- 박인석 · 김정혜 · 방인철 · 김동수. 1998. 버들치, *Rhynchocypris oxycephalus* 초기 생식소 발달과 성분화에 관한 조직학적 연구. 발생과 생식, 2: 69-74.
- 안철민 · 이정식 · 허성희. 1999. 문치가자미 (*Limanda yokohamae*)의 정자형성에 관한 미세구조적 연구. 한국전자현미경학회지, 29: 427-435.
- 유진형 · 황두진 · 윤양호 · 정관식 · 고현정. 2003. 가막만 방류 감성돔 (*Acanthopagrus schlegeli*) 치어의 초기 적응. 한국수산학회지, 36: 365-371.
- 이영돈 · 강법세 · 이정재. 1994. 감성돔, *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker)의 성분화. 한국어류학회지, 6: 237-243.
- 이영돈 · 노 섬 · 장영진 · 백혜자 · 안철민. 1996. 조피볼락 (*Sebastes schlegeli*)의 성분화. 한국수산학회지, 29: 44-50.
- 이일로 · 이윤아 · 신현철 · 남윤권 · 김우진 · 방인철. 2008. AFLP 분석에 의한 멸종위기어류 미호종개, *Iksookimia choii*의 유전 다양성. 한국육수학회지, 41: 98-103.
- 이정식 · 이영돈. 1996. 태생 경골어류, 망상어 (*Ditrema temmincki*)의 초기생식소 형성 및 성분화. 한국수산학회지, 29: 35-43.
- 이충렬. 2004. 한국의 멸종 위기 및 희귀어류 현황과 보존. 한국어류학회 추계학술발표대회 심포지움 발표요약집, pp. 17-27.
- 이충렬 · 김익수. 1987. 꼬치동자개 *Coreobagrus brevicorpus*의 골격에 관한 연구. 한국육수학회 춘계학술발표요지록, p. 125.
- 이치훈 · 나오수 · 여인규 · 백혜자 · 이영돈. 2000. 성스테로이드 호르몬과 고수온 처리가 조피볼락, *Sebastes schlegeli* 성분화에 미치는 영향. 한국수산학회지, 33: 373-377.
- 정달상 · 전창영. 2008. 종묘방류에 따른 넙치, *Paralichthys olivaceus* 지역집단의 유전학적 구조. 한국어류학회지, 20: 156-162.
- 진영국 · 김치홍 · 이철우 · 김재원 · 이정식. 2008. 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae*의 성 성숙에 따른 외부생식형질의 변화. 한국어류학회지, 20: 13-20.
- 환경부. 2005. 야생동식물보호법 시행규칙. 환경부령 제171호.
- 환경부. 2008. 꼬치동자개 증식 · 복원 연구. 68pp.
- Kim, D.S., K.Y. Lee and T.Y. Lee. 1990. Gonadal sex differentiation in *Misgurnus mizolepis*. Korean J. Ichthyol., 2: 95-105.
- Meijide, F.J., F.L. Lo Nostro and G.A. Guerrero. 2005. Gonadal development and sex differentiation in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus* (Teleostei, Perciformes): A light- and electron-microscopic study. J. Morphology, 264: 191-210.
- Moyle, P.B. and J.C. Joseph. 2000. Fishes: an introduction to ichthyology, 4th edition. Prentice-Hall Inc., 612pp.
- Nagahama, Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. In: Hoar W.S. and D.J. Randall (eds). Fish physiology (IX). Academic Press. New York. pp. 223-275.
- Park, I.S., D.W. Seol, S. Im, M.O. Park, W.J. Hur, S.W. Cho, Y.C. Song, J.S. Kim, H.J. Jo, S.H. Noh and H.J. Choi. 2007. Gonad ontogeny in relation to somatic growth in the brown croaker *Miichthys miiuy* (Basilewsky). Korean J. Ichthyol., 19: 107-111.
- Presnell, J.K. and M.P. Schreiber. 1997. Humanson's animal tissue techniques. The Johns Hopkins Univ. Press, London, 572pp.
- Shapiro, D.Y. 1984. Sex reversal and sociodemographic processes in coral reef fishes. Academic Press, London, pp. 103-116.
- Yamamoto, E. 1999. Studies on sex-manipulation and production of cloned populations in hirame, *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel). Aquaculture, 173: 235-246.