

한국 고유종 눈동자개 *Pseudobagrus koreanus* 후각기관의 형태 및 조직학적 특성 연구

김현태* · 채동현

전주교육대학교 과학교육과

Morphology and Histology of the Olfactory Organ in the Korean Endemic Species, *Pseudobagrus koreanus* (Cypriniformes, Cyprinidae) by Hyun-Tae Kim* and Dong-Hyun Chae (Department of Science Education, Jeonju National University of Education, Jeonju 55101, Republic of Korea)

ABSTRACT The olfactory organ of a Korean endemic species, *Pseudobagrus koreanus*, was investigated to describe its morphology and histology and analyze correlation between habitat environment and its ecological habits and characters, using a stereo microscope, a light microscope, and a scanning electron microscope. Its external morphology showed tubular anterior nostril at the tip of the snout and slit posterior nostril at the base of the nasal barbel. The olfactory chamber showed the rosette structure consisting of numerous lamellae radial and parallel to the medium raphe. The olfactory lamella has the sensory epithelium with olfactory receptor neurons, supporting cells, basal cells, lymphatic cells, plasma cells and the non-sensory epithelium with stratified epithelial cells, mucous cells, lymphatic cells. In particular, 1) 41~43 (n=20) lamellae, 2) lymphatic cells and plasma cells, 3) mucous cells including neutral polysaccharid may be olfactory characteristics relevant to a stagnant or a standing habitat environment, nocturnal habit dependent on olfaction, and taxonomic characters compared at least to other catfish species.

Key words: Olfactory lamellae, lymphatic cell, plasma cell, mucous cell, taxonomic character

서 론

경골어류에서 후각기관(olfactory organ)은 원거리와 근거리의 주변 환경변화를 감지하는 중요한 두부의 독립적 감각기관 중 하나로써, 먹이의 위치 감지(detection and location of food), 성적 물질 인지(recognition of sex), 포식자 감지(exposure of predators), 모성행동(parental behavior), 회귀(homing), 그리고 이주(migration)와 같은 다양한 생태적 습성들을 유발시킨다(Hara, 1994). 또한, 이것은 각 어류 종들이 서식하는 특이적인 환경 특성에 적응하여 유속과 유량, 부유물로 인한 물의 혼탁의 정도, 하상 구조의 다양성에 따라 독특한 구조적 특징을 나타낸다(Zeiske *et al.*, 1992; Kasumyan, 2004). 이러한 생태 및

물리적 특성을 반영하는 후각기관의 해부 및 조직학적 특징은 종마다 고유한 특성을 나타내고 있어 진화적 적응 양상뿐만 아니라 계통 및 분류학적 형질로도 광범위하게 적용되고 있다(Zeiske *et al.*, 1992; Hara, 1994; Kasumyan, 2004).

우리나라에 서식하는 동자개과(Bagridae) 어류는 총 6종이 현재 보고되어 있는데 대부분의 어류들이 크기가 크고 식감이 좋아 주된 식용 어종으로 선호되고 있어 동자개 *Pseudobagrus fulvidraco*의 경우에는 양식어종으로 우리나라 전역에서 사육되고 있으며(Kang, 1998), 그중 눈동자개 *P. koreanus*와 꼬치동자개 *P. brevicorpus*는 한국고유어종으로(Kim and Park, 2002) 천연기념물이자 멸종위기 1급인 꼬치동자개는 개체수 복원을 위한 방류사업이 지속해서 진행되어오고 있다(Kang *et al.*, 2007). 눈동자개는 우리나라의 서해와 남해로 흐르는 하천에 주로 분포하는 저서성 어류로써 꼬치동자개와 더불어 국내에서만 서식하는 한국 고유종에 속한다(Kim and

저자 직위: 김현태(교수), 채동현(교수)
*Corresponding author: Hyun-Tae Kim Tel: 82-63-281-7148,
Fax: 82-63-281-7152, E-mail: htkim@jnu.ac.kr

Park, 2002). 현재 본 종과 같은 많은 한국 고유종은 하천공사와 도시개발에 의한 서식처 파괴, 수질오염, 남획으로 인하여 지속적인 개체수 감소가 진행되고 있어 내수면 양식과 개체수 확보를 위한 방류사업으로의 지속적인 보전과 연구가 필요한 절실한 실정이지만(Ko *et al.*, 2018), 아직까지 눈동자개에 관한 연구는 초기생활사(Kang, 1998), 생식소 발달과 성분화(Park *et al.*, 2008)외에 형태, 조직학적 연구는 진행된 바 없다. 경골어류는 먹이 선호도(pre preference)와 섭식행동(feeding behavior) 등의 섭이 습성(feeding habit)에 따라 종 간 다양한 차이를 나타내는데, 후각기관 연구는 먹이와 후각의 연관성을 규명하는데 중요한 기초연구로 알려져 있다(Yamamoto, 1982; Hara, 1994; Liang *et al.*, 1998). 또한 후각기관의 특징은 비슷한 외부 형태를 공유하는 근연종 간 차이를 구분하는 중요한 분류학적 형질로도 이용되기도 한다(Kim and Park, 2020b). 눈동자개는 다른 감각보다 후각에 대한 의존도가 큰 메기목 어류에 속하는 야행성 어종으로써 생태와 서식처에 적응된 후각기관 특성을 알아보고자, 본 연구를 통해 후각기관의 해부 및 조직학적 특성을 기술하고 그 결과를 종의 생태적 관점 그리고 다른 메기목 근연종들과 비교 분석하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

실험을 위해 족대(망목 4×4 mm)를 이용하여 2022년 5월부터 전라북도 임실군 신평면 덕암리의 섬진강수계(35° 37'43"N, 127° 12'03"E, Fig. 1B)에서 눈동자개 *P. koreanus* (체장 12.5~28.1 mm, Fig. 1A) 10마리를 채집하였다. 그 후 즉시 0.1% m-aminobenzoic acid ethylester methanesulfonate 수용액(MS222, Sigma, USA)을 이용하여 현장에서 개체들을 마취하였으며, 그 후 10% 중성 포르말린 용액과 2.5% 중성 글루타르알데히드 용액(pH 7.4 2.5% G.A.; EMS, USA)에 각각 5개체씩 고정하였다. 본 연구의 실험 절차는 전북대학교의 “실험동물의 관리와 사용에 관한 지침”(Institutional Animal Care and Use Committee)에 따랐다(승인번호: 2016-12ET-0097).

2. 실험방법

눈동자개 후각기관의 해부적 특징은 실체현미경(Stemi DV4, Carl Zeiss, Germany)하에서 해부칼(Surgical blade stainless No. 10, 11, Feather Safety Razor, Osaka, Japan)을 이용하여 두부로부터 절개하며 관찰하였으며 디지털카메라(TG-3, Olympus, Japan)를 이용하여 촬영하였다. 후판 개수의 종 특이성을 확인하기 위해 전북대학교 표본의 10개체를 추가 이용하였다.

조직학적 특징을 확인하기 위해 10% 포르말린 용액에 고정된 후각조직 절편들을 24시간 수세 후 알코올 상승단계(50%, 60%, 70%, 80%, 90%, 100%)를 거쳐 탈수, xylene으로 투명화, 파라핀 포매 후 block(Paraplast, Oxford Labware, Sherwood Medical, St. Louis, MO, USA)을 제작하였다. 제작된 block은 microtome(Leica 820, Leica, Germany)을 이용하여 각각 5 µm로 절편되어 Harri's hematoxylin-eosin (H-E)로 일반적인 대조 염색(Gurr, 1956)을 실행한 후 광학현미경(LE REL 4.4, Carl Zeiss, Germany)으로 촬영하였다. 결합조직과 상피조직의 특성을 명확히하고 점액세포(mucous cells)의 조직화학적 특징(pH, 다당류의 구분)을 확인하기 위해 Masson's trichrome(Masson, 1929)와 alcian blue(AB, pH 2.5)-periodic acid Schiff 염색(Yamabayashi, 1987)을 추가로 실행하였다. 비강의 로제트 구조(rossette structure)와 점액상피의 표면적 특징을 확인하기 위해 2.5% G.A. 용액 내에 고정된 후각기관을 두부에서 절개하여 2.5% G.A.에 한번 더 24시간 고정하였다. 그 후 중성 1% OsO₄ 용액(pH 7.4)에 2차 고정, 알코올의 상승 농도 순으로 탈수, t-부탄올에 처리, 임계점 건조(VFD-21S, Shinkuu Device, Co., Ibaragi, Japan)하여, 오스뮴 코팅(HPC-1SW, Vacuum Device Co., Ltd., Mito, Japan)한 후 주사전자현미경(SUPRA40VP, Carl Zeiss, Germany)하에 촬영하였다.

결 과

1. 해부학적 구조

주둥이 좌우에 한 쌍으로 위치한 눈동자개 후각기관은 외부적으로 두 개의 구멍, 전비공(anterior nostril)과 후비공(posterior nostril)을 보여준다. 전비공은 주둥이 앞쪽 끝에 위치하며 직경(major diameter, n=10)이 0.25~0.55 mm인 튜브형(tubular structure) 구조를 나타낸다(Fig. 2A). 후비공은 비수염(nasal barbel) 기부 뒤쪽에 위치하며 직경이 0.23~0.62 mm인 비돌출형(non-protrusion)의 좁은 틈새 구조이다(Fig. 2B). 표피를 제거한 내부에는 비강이 존재하며 비강 내에는 중간의 후선(raphe)으로부터 방사형 또는 서로 평행하게 나열되며 측면과 배쪽 면의 상피층과 연결된 41~43개 후판의 로제트 구조가 확인되었다(Fig. 2A).

2. 조직학적 구조

눈동자개의 후판은 크게 감각상피(sensory epithelium)와 비감각상피(non-sensory epithelium)로 구분된다. 위중층상피층(pseudostratified layer)의 감각상피는 후판의 양면(two sided plates)에 발달하며 후감각뉴런(olfactory receptor neuron), 지지세포(supporting cell), 기저세포(basal cell), 림프

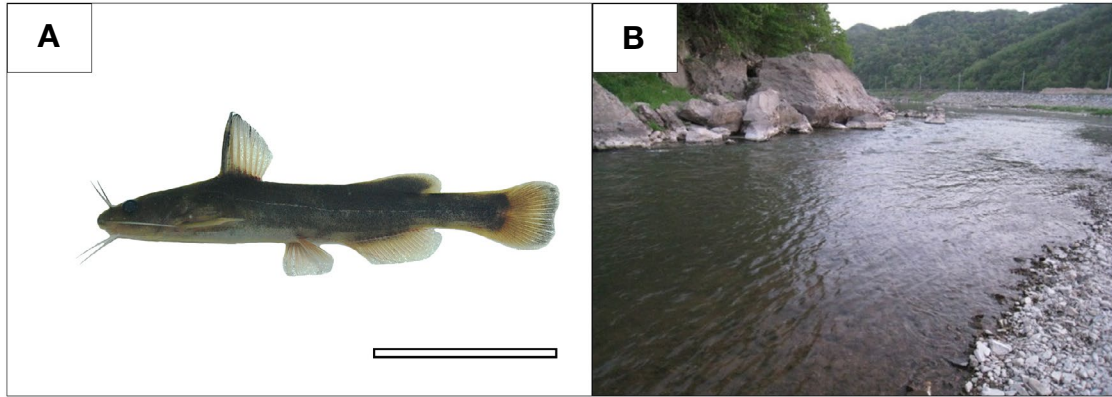


Fig. 1. The photograph of *Pseudobagrus koreanus* (A) and its habitat environment (B). The bar indicates 5 cm.

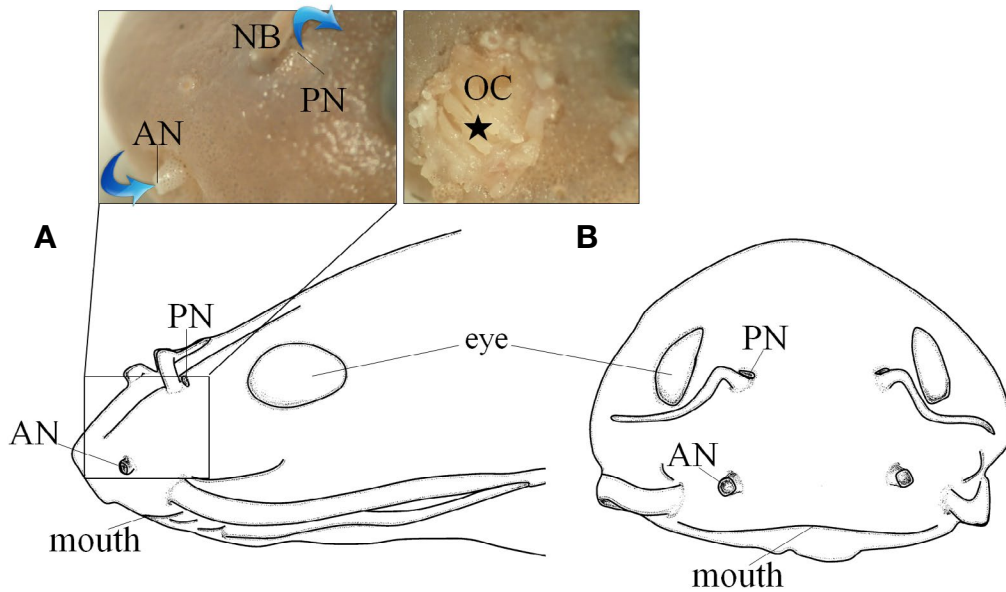


Fig. 2. Anatomy of the olfactory organ of *Pseudobagrus koreanus*. A, the side diagram of the head and external (left photograph) and internal (right) structure of the olfactory organ; B, front diagram of the head. AN, anterior nostril; asterisk, rosette structure; NB, nasal barbel; OC, olfactory chamber; PN, posterior nostril.

구 (lymphatic cell), 그리고 형질세포 (plasma cell)들로 이루어져 있다 (Fig. 3C-D). 후각각뉴런은 상피 중층 (middle layer)의 핵으로부터 표면으로 확장되는 수상돌기와 기저막으로 뻗어가는 축삭돌기로 구성되는 양극성 뉴런으로 핵은 세로로 길게 확장되어 있으며 H-E에서 진한 선홍색을, Masson's trichrome에서는 진한 보라색을 나타냈다. 지지세포는 원통형의 세포로써 이것의 핵은 상피의 중층과 표층에 무작위적으로 위치하며 H-E에서 진한 선홍색이며 Masson's trichrome에서는 뉴런과 마찬가지로 진한 보라색을 나타냈다. 기저세포는 상피 하층에 위치하며 타원형의 세포질로 H-E에서 연한 선홍색을 나타내며 핵에 비해서 세포질의 부위는 극히 미소했다. 림프구는 매우 작은 원형의 핵을 갖는 세포로써 세포질은 매우 미소

하였으며 상피의 중층과 하층, 결합조직의 다양한 부위에서 확인되었다. H-E에서는 검정색에 가까운 선홍색을, Masson's trichrome에서는 진한 보라색을 나타냈다. 형질세포는 림프구와 비슷한 크기로서 핵의 모양이 타원형으로 원형의 림프구와 구별되었으며 Masson's trichrome에서는 biebrich scarlet-acid fuchsin으로 염색된 진한 빨강색을 나타냈다.

중층편평상피층 (stratified squamous layer)의 비감각상피는 층상상피세포 (stratified epithelial layer), 림프구, 점액세포 (mucous cell)로 구성된다 (Fig. 3E-F). 층상상피세포는 상피층의 하부에서 상부에 이르기까지 전역에 산재하며 가로세로로 다양하게 위치한 다소 납작한 핵과 H-E와 Masson's trichrome에서 음성반응의 부풀어 오른 세포질이 특징이다. 림프구는

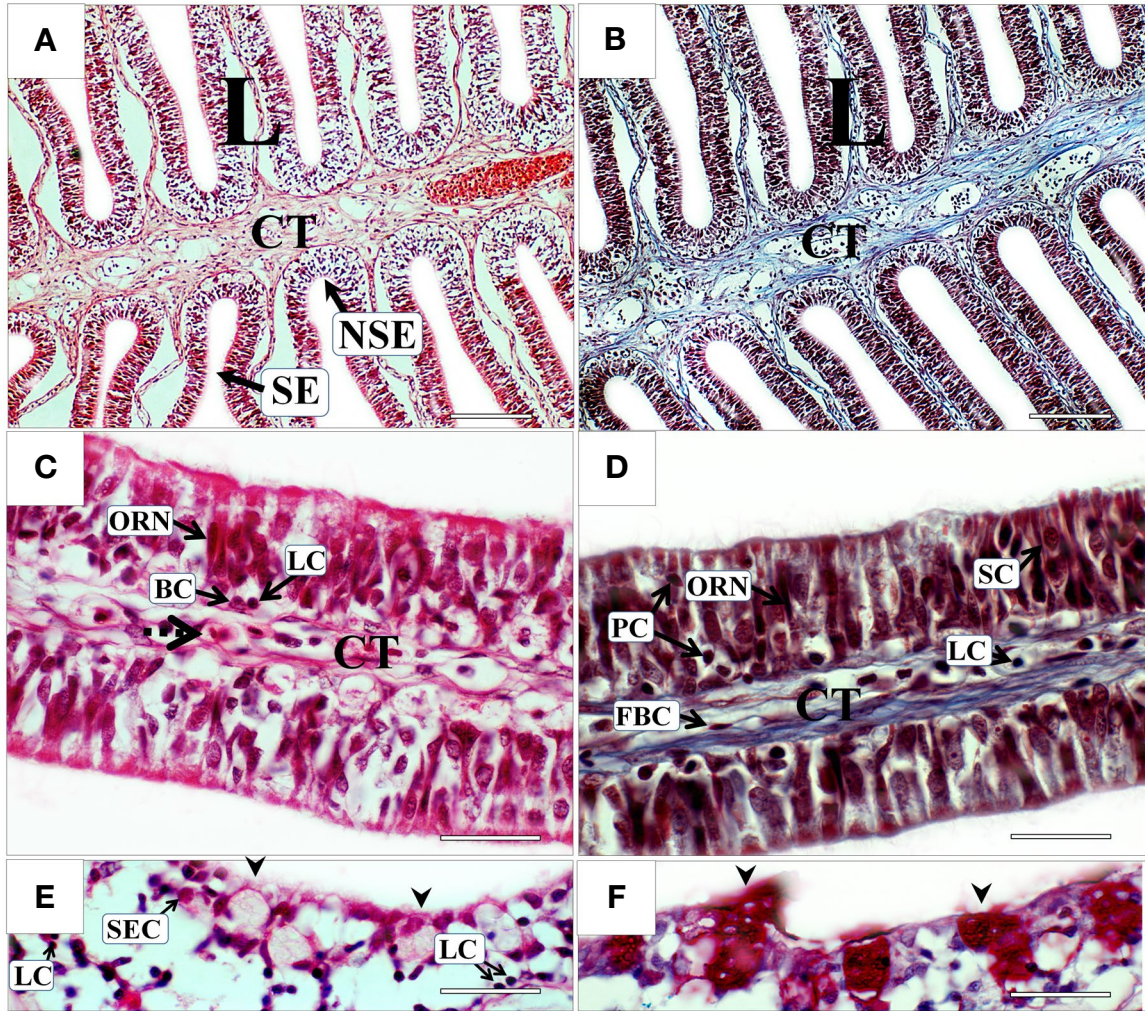


Fig. 3. Histology of the rosette structure of *Pseudobagrus koreanus*, stained with Harri's hematoxylin and eosin (A, C, E), Masson's trichrome (B, D), and alcian blue (pH 2.5)-periodic acid Schiff (F). A and B), rosette structure consisting of lamellae of the sensory and non-sensory epitheliums; C and D), two-sided sensory epitheliums having olfactory receptor neurons, basal cells, supporting cells, lymphatic cells, and plasma cells, and the connective tissue with fibroblast cells and lymphatic cells; E and F), the non-sensory epithelium consisting of stratified epithelial cells, lymphatic cells, and mucous cells. BC, basal cell; FBC, fibroblast cell; CT, connective tissue; LC, lymphatic cell; NSE, non-sensory epithelium; ORN, olfactory receptor neuron; SC, supporting cell; PC, plasma cell; SE, sensory epithelium; SEC, stratified epithelial cell. The bars indicate 200 μm in A-B and 50 μm in C-F, respectively.

감각상피와 마찬가지로 매우 작은 세포로써 뚜렷한 핵과 미소한 세포질이 특징이며 상피층 전역에 분포한다. 점액세포는 상대적으로 매우 큰 원형 또는 타원의 분비형 세포(unicellular gland cell)로써 상피층 상부에 위치하며 H-E에서는 음성이지만 AB (pH 2.5)-PAS 염색에서는 진한 빨강색으로 양성반응을 나타냈다.

주사전자현미경하 관찰에서 후판은 매우 밀집되어 비강 내 배쪽 면과 측면으로부터 발달해 있으며 (Fig. 4A) 이것의 표면에서 많은 섬모가 관찰되었다. 섬모들은 서로 얽혀있고 옆으로 눕혀있었으며 각각의 길이는 다소 차이를 보였다 (Fig. 4B).

고 찰

일반적으로 큰 눈의 보유로 인한 시각이 발달한 Loricariidae 또는 Callichthyidae의 주행성 (diurnal species) 메기목 어류들과는 달리 눈동자개와 같이 작은 눈을 보유하는 야행성 어류 (nocturnal species) 들은 다른 생리학적 감각 (시각, 미각, 촉각 등) 보다 다양한 생태적 행동 (ecological behavioral advantage) 의 유발에서 후각 (olfaction) 의 의존도가 매우 높다 (Caprio *et al.*, 1993; Morais, 2017; Ikenaga and Kiyohara, 2018). 본 연구에서 눈동자개는 1) 윗입술 끝에 있는 튜브형 전비공, 2) 비수염 기부 뒤쪽에 있는 좁은 틈 (slit) 구조의 후비

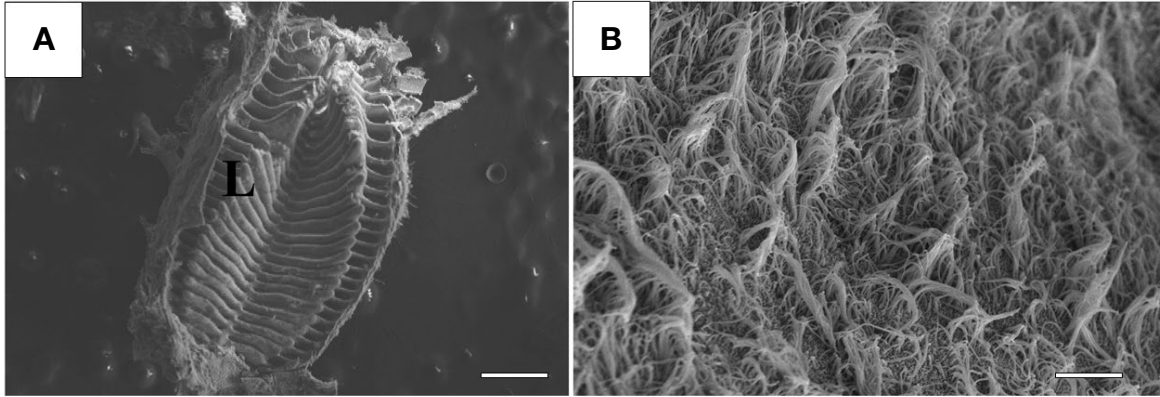


Fig. 4. Scanning electron micrograph showing the rosette structure (A) and its lamellar surface (B). L, lamellae. The bars indicate 500 μm in A and 5 μm in B, respectively.

공, 3) 후각각뉴런, 지지세포, 기저세포로 구성된 감각상피, 4) 층상상피세포와 점액세포들로 구성된 비감각상피와 같은 다른 메기목 어류들에서 보고된 일반적인 후각기관 특징을 나타냈다(Hara, 1994). 이러한 결과들은 야행성인 눈동자개가 다른 메기목 어류들과 같이 서식처에서 후각을 이용하여 먹이를 탐색하고 주요 환경변화를 인지하는 기본적인 감각 활동을 수행하는데 있어서 필수적인 해부 및 조직학적 특징들로 판단된다. 그중, 1) 41~43개 (n=20)의 후판, 2) 림프구와 형질세포, 3) 중성 다당류 점액을 보유한 점액세포는 다른 메기목 어류들과 비교되는 눈동자개의 특이적인 후각기관 특징으로 나타났다.

Kim (2018)은 한국산 담수어류의 후각기관 연구에서 전비공의 특징을 1) 돌출된 튜브형, 2) 피부 표면과 평행한 반원형, 3) 표면으로부터 돌출된 반원형, 4) 표면과 평행한 원형으로 구분하였는데, 본 연구의 눈동자개는 돌출된 튜브형에 해당하였다. 이러한 특징은 *Scoloplax dicra* (Bailey and Baskin, 1976), *Plotosus lineatus* (Theisen et al., 1991), 섬진자가사리 *Liobagrus somjinensis* (Kim and Park, 2018), *Wallago micropogon* (Ng, 2004), *Xiurenbagrus gigas* (Zhao et al., 2004)의 메기목 어류뿐만 아니라 그 외 다목장어 *Lethenteron reissneri* (Kim and Park, 2020a), 큰입배스 *Micropterus salmoides* (Kim et al., 2019b), 말뚝망둥어 *Periophthalmus modestus* (Kim et al., 2019a)와 같은 다양한 분류군에서 확인되는데 이들은 일반적으로 유속이 있는 여울이나 산소량이 풍부한 수환경을 선호하고 서식하지만 물이 거의 없는 건기 동안 다소 유속이 없는 정체된 수환경에서도 생존할 수 있는 적응된 생태적 습성을 모두 공통적으로 보여준다(Kim and Park, 2002). Cox (2008)는 튜브형 비공은 어류가 후각 활동에서 비강 내로 유입하는 냄새 자극 물질의 진입을 방해하는 피부와 유동 액체(물)의 마찰력에 의해 발생하는 경계층 “boundary layer”의 발생을 상쇄시킬 수 있다고 언급한 바 있는데, 이러한 경계층은

느린 유속에서 일반적으로 더 두껍게 발생하는데(Cox, 2008), 눈동자개의 튜브형 전비공은 물이 없는 건기 동안 유속이 다소 느리거나 정체된 하천, 강, 저수지 등의 물리적 요소에 적응하여 후각 활동을 좀 더 효율적으로 수행하기 위한 기능적 구조로 생각된다.

일반적으로 야행성의 메기목 어류 후각기관은 다른 경골어류의 분류군에 비해서 많은 수의 후판을 보유하는 것으로 알려져 있는데, 약 100개 이상(후선을 중심으로 각 54~56개)의 *Rita kuturnee* (Ghosh and Chakrabarti, 2016), 약 60개 이상(후선 양쪽에 각 34~38개)의 *Eutropiichthys vacha* (Ghosh, 2021), 62~64개의 *Wallago attu* (Ghosh and Chakrabarti, 2009), 38~42개의 *Clupisoma garua* (Ghosh, 2018), 섬진자가사리는 22~24개의 후판 수를 가진다(Kim and Park, 2018). 후각기관 후판 수의 증가는 종의 후각 민감도와 효율성을 증가시키는 가장 중요한 해부학적 요인으로써 이는 후각 뉴런(olfactory receptor neuron)의 발달 범위와 수에 밀접하게 연관된다. 따라서, 후각이 먹이 탐색 뿐만 아니라 서식처 이동, 이주와 같은 생활사에서 중요한 생태적 특성에 밀접하게 연관되기 때문에 회유성어류 뱀장어 *Anguilla japonica* 경우 108개의 매우 많은 후판 수를 보유한다(Yamamoto, 1982). 또한 후판 수는 생태적 특성의 차이를 잘 반영하는 형태적 형질로써 그동안 근연종들 간의 비교를 위한 분류학적 형질로도 빈번히 이용되어 왔는데(Yamamoto, 1982; Zeiske et al., 1992), Waryani et al. (2013)은 동굴에 서식하는 같은 속의 근연종, *Sinocyclocheilus furcodorsalis*와 *S. jii*는 서로 다른 생태적 적응양상에 따라 눈이 퇴화된 *S. furcodorsalis*는 11~13개, 뚜렷한 눈을 보유한 *S. jii*는 12~14개의 다른 후판수를 나타낸다고 보고하였다. 따라서 눈동자개의 41~43개의 후판 수는 형태적으로 유사한 근연종들의 중요한 분류학적 형질로도 이용될 수 있으며, 특히 다른 서식처 환경에 서식하는 우리나라의 메기목 어류들(동자개, 꼬치동자개, 대농갱이)과 추후 비교될 수

있는 고유한 형질로 사료된다.

림프구는 자연 살해 세포 (nature killer cell), T-세포, B-세포를 포함하여 형질세포와 함께 주변의 세균, 바이러스, 잠재적 환경 유해 감염균과 그 외 질병으로부터 조직세포를 보호하여 서식처에서의 생존 능력을 돕는다 (Bone and Moore, 2008). 기수와 연안과 같은 유기물이 많고 염도 변화가 빈번하며 유량의 변동이 큰 환경에서 서식하는 어류는 담수에서 서식하는 어류들보다 후각기관에서 특히 많은 수의 림프구가 감각상피와 비감각상피 모두에서 확인되었다 (Kim, 2018). 눈동자개 후각기관에서도 감각상피와 비감각상피에서 림프구와 형질세포가 빈번하게 확인되었는데 이는 다소 정제된 수환경에서 용존산소량이 늘어나고 혐기성 세균의 증가로 인한 서식처 환경 적응된 세포학적 특징으로 생각되지만 (Shin and An, 2005), 상류와 중류, 여울 및 소등 다양한 서식처 환경에 서식할 수 있는 눈동자개의 분포양상을 고려한 유기물 부유 정도, 용존산소량의 서식처별 차이, 그리고 수온 등의 다양한 물리·화학적 요소들을 간주하여 후각기관내 면역세포들의 분포가 어떠한 환경적 특성과 좀더 정확한 관련성이 있는지 구체적인 실험과 조사를 통해 알아볼 필요가 있을 것으로 생각된다.

결과적으로, 눈동자개 후각기관의 형태 및 조직은 후각의존적인 야행성의 생태적 습성과 물이 없는 건기 동안 다소 정제된 수환경에서의 적응된 특성을 나타내며, 특히 많은 수의 후판은 다른 유연 어류들과 비교되는 고유한 분류학적 형질로 이용될 수 있을 것으로 판단된다.

요 약

한국 고유종 눈동자개 *Pseudobagrus koreanus* 후각기관과 서식처 환경, 생태적 습성의 연관성, 유연종들과의 특징 비교를 위해 실체현미경, 광학현미경, 주사전자현미경하에서 형태 및 조직학적 실험을 진행하였다. 후각기관의 외부 형태는 주둥이 끝에 위치한 튜브형의 전비공과 비수염 (nasal barbel) 뒤쪽 기부에 위치한 틈새형 (slit)의 후비공으로 구성된다. 내부의 비강에는 비선 (raphe)을 중심으로 방사형 또는 서로 평행하게 배열된 많은 수의 후판으로 구성된 로제트 구조를 나타낸다. 후판에는 후각각뉴런, 지지세포, 기저세포와 림프구, 형질세포로 구성된 감각상피와 층상상피세포, 점액세포, 림프구로 구성된 비감각상피가 확인되었다. 그중 1) 41~43 (n=20)의 후판, 2) 림프구, 형질세포, 3) 중성 다당류 점액을 보유한 점액세포는 다소 정제된 유속의 서식처 환경, 후각 의존적인 야행성의 생태적 습성, 다른 유연 메기목 어류들과 비교되는 분류학적 특징으로 사료된다.

REFERENCES

- Bailey, R.M. and J.N. Baskin. 1976. *Scoloplax dicra*, a new armored catfish from the Bolivian Amazon. Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. 674: 1-14.
- Bone, Q. and R. Moore. 2008. Biology of fishes. (3rd ed.). Taylor and Francis (New York).
- Caprio, J., J.G. Brand, J.H. Teeter, T. Valentincic, D.L. Kalinoski, J. Kohbara, T. Kumazawa and S. Wegert. 1993. The taste system of the channel catfish: from biophysics to behavior. Trends Neurosci., 16: 192-197. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(93\)90152-C](https://doi.org/10.1016/0166-2236(93)90152-C).
- Cox, J.P. 2008. Hydrodynamic aspects of fish olfaction. J. Royal Soc. Inter., 5: 575-593. <https://doi.org/10.1098/rsif.2007.1281>.
- Ghosh, S.K. 2018. Histological characterization of the olfactory organ in schilbid catfish, *Clupisoma garua* (Hamilton, 1822). Inter. J. Aqua. Biol., 6: 281-287.
- Ghosh, S.K. and P. Chakrabarti. 2009. Cellular architecture and functional aspects of the olfactory rosette of *Wallago attu* (Bleeker). Turkish J. Fish. Aqua. Sci., 9: 187-190.
- Ghosh, S.K. and P. Chakrabarti. 2016. Morphological and histochemical studies on the olfactory rosette of bagrid catfish, *Rita kuturnee* (Sykes, 1839). Mesopotamian J. Mar. Sci., 31: 14-28.
- Ghosh, S.K. 2021. The olfactory organ of schilbid catfish *Eutropiichthys vacha* (Hamilton, 1822): morphological and ultrastructural studies. J. Basic Appl. Zool., 82: 1-11.
- Gurr, G.T. 1956. A practical manual of medical and biological staining techniques. Interscience, New York, pp. 1-99.
- Hara, T.J. 1994. Olfaction and gustation in fish: an overview. Acta Physiol. Scand., 152: 207-217. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1994.tb09800.x>.
- Ikenaga, T. and S. Kiyohara. 2018. Chemosensory systems in the sea catfish, *Plotosus japonicus*. In Zebrafish, Medaka, and Other Small Fishes. Springer, Singapore, pp. 295-315.
- Kang, E.J. 1998. Early life history of black bullhead, *Pseudobagrus koreanus* (Pisces, Bagridae), from Kum river, Korea. Korean J. Ichthyol., 10: 184-190.
- Kang, E.J., H. Yang, H.H. Lee, Y.C. Cho, E.O. Kim, S.G. Lim and I.C. Bang. 2007. Ecology and early life history of endangered freshwater fish, *Pseudobagrus brevicorpus* (Pisces: Bagridae). Korean J. Environ. Biol., 25: 378-384. (in Korean)
- Kasumyan, A.O. 2004. The olfactory system in fish: structure, function, and role in behavior. J. Ichthyol., 44: S180.
- Kim, H.T. 2018. A comparative anatomy and histology of the olfactory organ of 17 fishes in South Korea. Ph. D. dissertation, Chonbuk National University, Jeonju, Korea, 175pp.
- Kim, H.T. and J.Y. Park. 2018. Functional anatomy of the olfactory organ in the torrent catfish, *Liobagrus somjinensis* (Siluriformes, Amblycipitidae). Korean J. Ichthyol., 30: 65-68.

- Kim, H.T., S.W. Yun and J.Y. Park. 2019a. Anatomy, histology, and histochemistry of the olfactory organ of the Korean shuttles mudskipper *Periophthalmus modestus*. J. Morphol., 280: 1485-1491. <https://doi.org/10.1002/jmor.21044>.
- Kim, H.T., S.W. Yun and J.Y. Park. 2019b. Anatomy, ultrastructure and histology of the olfactory organ of the largemouth bass *Micropterus salmoides*, Centrarchidae. Appl. Microsc., 49: 1-6.
- Kim, H.T. and J.Y. Park. 2020a. Microscopic research on the olfactory organ of the Far Eastern brook lamprey *Lethenteron reissneri* (Pisces, Petromyzontidae). Appl. Microsc., 50: 1-7.
- Kim, H.T. and J.Y. Park. 2020b. Comparative morphology and morphometry of the olfactory organ in the five Korean torrent catfishes, genus *Liobagrus*, with a taxonomic view. Zool. Sci., 37: 575-579. <https://doi.org/10.2108/zs200046>.
- Kim, I.S. and J.Y. Park. 2002. Freshwater fishes of Korea. Kyo-Hak Publishing Co. Ltd., Seoul, Korea. pp. 66-67. (in Korean)
- Ko, M.H., S.L. Jang and Y.J. Won. 2018. Fish distribution characteristics of Mudeungsan National Park. Korean J. Environ. Ecol., 32: 154-164. (in Korean)
- Liang, X.F., J.K. Kiu and B.Y. Huang. 1998. The role of sense organs in the feeding behaviour of Chinese perch. J. Fish Biol., 52: 1058-1067. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00603.x>.
- Masson, P. 1929. Some histological methods: trichrome staining and their preliminary technique. J. Tech. Methods, 12: 75-90.
- Morais, S. 2017. The physiology of taste in fish: potential implications for feeding stimulation and gut chemical sensing. Rev. Fish. Sci. Aqua., 25: 133-149. <https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1249279>.
- Ng, H.H. 2004. Wallago micropogon: a new species of silurid catfish (Teleostei: Siluridae) from mainland Southeast Asia. Copeia, 2004: 92-97. <https://doi.org/10.1643/CI-02-192R3>.
- Park, J.S., W.K. Lee, C.K. Park, S.J. Heo, S.W. Ki and N.H. Choi. 2008. Gonadal development and sex differentiation of a Korean endemic species, black bullhead *Pseudobagrus koreanus*. Dev. Reprod., 12: 215-220.
- Shin, I.C. and K.G. An. 2005. Influence of the asian monsoon on seasonal fluctuations of water quality in a mountainous stream. Korean J. Ecol. Environ., 38: 54-62. (In Korean)
- Theisen, B., E. Zeiske, W.L. Silver, T. Marui and J. Caprio. 1991. Morphological and physiological studies on the olfactory organ of the striped eel catfish, *Plotosus lineatus*. Marine Biology, 110: 127-135. <https://doi.org/10.1007/BF01313099>.
- Waryani, B., R.J. Dai and A.R. Abbasi. 2013. Anatomical studies of the olfactory epithelium of two cave fishes *Sinocyclocheilus jii* and *S. furcodorsalis* (Cypriniformes: Cyprinidae) from China. Pakistan J. Zool., 45: 1091-1101.
- Yamabayashi, S. 1987. Periodic acid-Schiff-Alcian Blue: A method for the differential staining of glycoproteins. Histochem. J., 19: 565-571. <https://doi.org/10.1007/BF01687364>.
- Yamamoto, M. 1982. Comparative morphology of the peripheral olfactory organs in teleosts. In: Hara, T.J. (ed.), Chemoreception in fishes. Elsevier, Amsterdam, pp. 39-59.
- Zeiske, E.B., Theisen, H. Breucher. 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system. In: Hara, T.J. (ed.), Fish chemoreception. Springer, Netherlands, pp. 13-39.
- Zhao, Y., J. Lan and C. Zhang. 2004. A new species of amblycipitid catfish, *Xiurenbagrus gigas* (Teleostei: Siluriformes), from Guangxi, China. Ichthyol. Res., 51: 228-232. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0220-z>.