

버들치, *Rhynchocypris oxycephalus* 초기 생식소 발달과 성분화에 관한 조직학적 연구

박인석 · 김정혜 · 방인철* · 김동수**

군산대학교 해양과학대학 해양자원육성학과, *순천향대학교 자연과학대학 자원과학부,

**부경대학교 수산과학대학 양식학과

Histological Study of the Early Gonadal Development and Sexual Differentiation in *Rhynchocypris oxycephalus*

In-Seok Park, Jung-Hye Kim, In-Chul Bang*, and Dong-Soo Kim**

Department of Marine Living Resources, College of Ocean Science & Technology,

Kunsan National University, Kunsan 573-701, Korea

*Department of Biological Resources, College of Natural Science, Soonchunhyang University, Asan 336-745, Korea

**Department of Aquaculture, College of Fisheries Sciences, Pukyong National University, Pusan 608-737, Korea

요 약 : 부화 후부터 평균전장 0.64 cm를 나타내는 부화 후 150일까지의 버들치, *Rhynchocypris oxycephalus*를 대상으로 초기생식소 발달과 성분화를 조사하였다. 시원생식세포는 평균전장 0.64 cm 자어에서 뚜렷이 나타났다. 평균전장 1.91 cm 자어에서 시원생식세포는 복강으로 돌출되었으며, 평균전장 2.29 cm 자어에서 시원생식세포는 감수분열 난모세포로 전환되었고, 난소로의 분화가 최초 확인되었다. 평균전장 5.96cm 자어까지 암컷 생식소는 점진적으로 발달하였으며 성숙단계로 접어드는 핵이동 난모세포를 보였다. 성분화 후 난모세포는 빠르게 증식하는 반면 정소는 평균전장 4.00 cm 자어까지는 성장이 중지된 채 증가만 하는 휴지상태이었다. 평균전장 4.00 cm 자어에서의 정모세포는 중간기에서 발달이 정지되었으며, 감수분열이 활발하였고, Sertoli-like cell과 정소관이 형성되었다. 본 연구 결과 버들치의 성분화 양상은 분화형 자웅이체 (differentiated gonochorism)인 것으로 나타났다.

ABSTRACT : The early gonadal development and sexual differentiation of *Rhynchocypris oxycephalus* are described from the stage of hatching to 150 days after hatching. During this period, the average length of the body grew from 0.64 cm to 5.96 cm. The primordial germ cells (PGCs), which could be recognized at the time of hatching, began to protrude into peritoneal cavity at a standard total length of 1.91 cm. At a standard total length of 2.29 cm, initial ovarian differentiation was identified by the transformation of PGCs to meiotic oocytes. Finally, at the standard total length of 5.96 cm, the female gonads gradually developed towards migratory nucleus oocytes, characterising the maturation. Oocytes proliferated rapidly after sex differentiation while the testis entered a period of quiescence, as they continued to multiply but did not undergo growth until the standard total length of 4.00 cm. At a standard total length of 4.00 cm, spermatocytes arrested in the phase of interkinesis, Sertoli-like cells and sperm duct formation, with signs of meiotic activity, were observed. Therefore it may be concluded that *R. oxycephalus* belongs to the differentiated type of gonochoristic teleosts.

Key words : *Rhynchocypris oxycephalus*, Gonadal development, Sex differentiation, Histological analysis.

서 론

어류의 성 종류는 동시성숙형 자웅동체 (synchronous hermaphroditism), 응성선성숙 (protandrous) 자웅동체와 자성선성숙 (protogynous) 자웅동체, 자웅이체 (gonochorism)로 대별된다. 이들 중 자웅이체 어류의 성분화 (sex differentia-

tion) 양상은 미분화 (undifferentiated)형과 분화 (differentiated)형으로 구별된다. 전자는 미분화 (undifferentiated) 생식소가 ovary-like 기관으로 우선 발생한 후 이 중 반이 암컷으로 그리고 나머지 반은 수컷으로 분화하는 형태이며, 후자는 미분화 생식소가 직접 난소 또는 정소로 분화하는 형태이다 (Yamamoto, 1969). 어류에서의 이러한 성분화 양상 파악은 어류 초기발생시 생식소 기관형성 (organogenesis) 조사에 의하여 이루어질 수 있는 것으로, 일부 경골어류에서는 성분화 양상이 파악된 바 있으나 (Hardisty, 1965; Yamam-

본 연구는 1997년도 교육부 학술연구조성비 (해양수산과학 KIOS-97-F-05)에 의하여 수행되었음.

oto, 1969; Bruslé & Bruslé, 1978; Foyle, 1993), 버들치속 어류에서는 이러한 성분화 양상 파악이 전무한 실정이다.

자웅이체 어류에서의 미분화형과 분화형의 성분화는 수컷 유도물질과 암컷 유도물질에 의해 이루어지며, 자웅이체 어류에 있어서 인위적인 성전환은 생식소의 성분화 과정중에 외생적 성 steroid의 투여로 유도될 수 있다 (Yamamoto, 1969; Hunter & Donaldson, 1983). 버들치, *Rhynchocypris oxycephalus*는 분류학상 잉어 과 (Cyprinidae)내 황어 아과 (Leuciscinae)에 속하고, 유라시아 대륙에 널리 분포하고 있으며, 국내의 경우 서해안과 남해안 쪽으로 흐르는 하천계에 분포하는 종으로, 하천 지류와 산간 계곡에 주로 서식하고, 식성은 잡식성이다 (정, 1977; 민과 양, 1986; 김, 1997). 생식소의 성분화 과정 중 외생적 성 steroid에 의해 어류에서 인위적인 성전환을 이룰 수 있는 점을 고려 버들치에서의 성전환을 위한 기초연구의 일환으로, 본 연구에서는 버들치를 대상으로 생식소 기관형성과 초기 생식소 발달을 조사하여, 버들치의 성 종류 및 초기 미분화 생식소가 난소, 정소로 분화하는 양상을 규명하고자 하였다.

재료 및 방법

실험에 사용한 버들치, *R. oxycephalus*는 1995년 6월 전라북도 완주군 구이면 동적골의 산간 계곡에서 어망으로 채집하였으며, 군산대학교 해양자원육성학과 유전육종학 사육실로 이동 후, 1997년 6월까지 사육한 개체를 사용하였다. 1997년 7월에 성숙 친어를 대상으로 인간 성선 자극 호르몬 (human chorionic gonadotropin: hCG, Sigma)을 암컷은 1,000 IU/kg BW로, 수컷은 500 IU/kg BW로 복강주사 후 산란유도하였으며 인공수정시켰다. 부화 자어를 대상으로 부화 직후부터 부화 후 40일까지는 4일 간격으로 11회에 걸쳐 무작위로 각각 20마리씩 표본하였으며, 부화 후 50일부터 부화 후 150일까지는 10일 간격으로 11회에 걸쳐 무작위로 각각 20마리씩 역시 표본하였다. 사육시, 부화시 그리고 부화 후 사육시의 수온은 25 ± 1 (SD)°C를 유지하였다.

표본된 개체들은 5% 중성포르말린으로 고정 후 전장 (total length ; TL)은 해부현미경 (Stemi 2000-C, Zeiss, Germany) 하에서 eyemicrometer 혹은 버니어캘리퍼로 1/100 cm 단위까지 측정하였으며, 전중 (body weight ; BW)은 전자저울 (A & D Co., Japan)을 사용하여 1/100 mg 단위까지 측정하였다. 부화일 경과에 따른 전장과 전중의 성장식은 Gompertz 성장식 (Gompertz, 1825)을 적용하여 추정하였다. 이어 전장 및 전중 성장 조사가 이루어진 표본을

Bouin 용액에 재고정하고, 머리부위 그리고 항문이후의 꼬리부위를 제외한 표본을 대상으로 통상의 paraffin 절편법을 사용하여 조직절편 두께를 4~6 μm 로 종단절단하였으며 hematoxylin과 eosinphroxine B로 염색하였다. 작성된 조직절편 슬라이드는 현미경 (Axioskop, Zeiss, Germany) 하에서 관찰하여 생식소 발달 과정과 생식소의 암·수로의 성분화 양상을 조사하였으며 아울러 사진촬영하였다.

결 과

버들치, *R. oxycephalus*의 전장은 부화 직후에 평균 0.62 ± 0.01 (SD)cm 이었고, 부화 후 150일에는 5.96 ± 0.07 (SD)cm 으로, 부화 직후부터 부화 후 150일까지의 전장성장식은 $TL = 0.91e^{-0.09e^{1.07t}}$ ($R^2 = 0.9127$) 이었다 (Fig. 1). 전중은 부화 직후에 평균 0.20 ± 0.00 (SD)mg이었으며, 부화 후 150일에는 350.20 ± 0.07 (SD)mg으로 부화 직후부터 부화 후 150일까지의 전중성장식은 $BW = 1.03e^{-0.01e^{1.37t}}$ ($R^2 = 0.7008$) 이었다. 부화 후 110일 이후부터 부화 후 150일까지의 전중성장은 동일 시기의 전장성장에 비해 급격한 증가를 보였다 (Fig. 1).

전장 0.64 cm, 전중 0.31 mg인 버들치 자어 (부화 후 8일)의 생식소 시원생식세포 (primordial germ cell)는 장간막의 양측면에서 부레 (air bladder) 아래의 복강 등쪽에 생식용기 (genital ridge)로 부착되어 있었다 (Fig. 2a). 시원생식세포는 다수의 느슨한 결합조직으로 싸여 있었고, 시원생식세포는 큰 난형의 세포로서 직경 7~9 μm 이었으며 열게 염색되는 세포질과 직경 3~4 μm 의 둥근 핵을 포함하고 있었다. 전체 생식소는 복강 상피세포로 싸여져 있었다 (Fig. 2a, inset). Fig. 2b는 전장 1.91 cm, 전중 42.83 mg인 자어 (부화 후 40

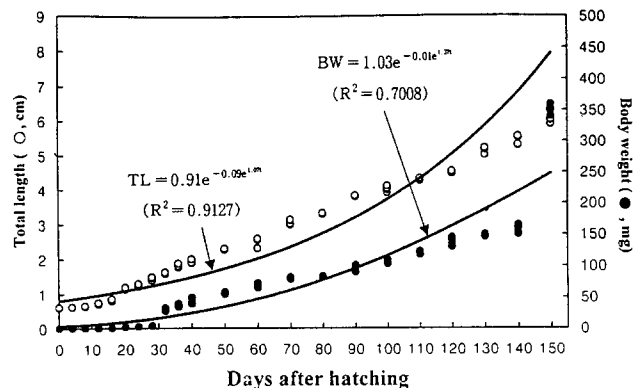


Fig. 1. Growth curves in total length and body weight of *Rhynchocypris oxycephalus* from hatching to 150 days after hatching.

일)의 미분화생식소로 시원생식세포는 융기기질 (stromal ridge)에서 불규칙적으로 수직 증가가 일어나 다수로 나타났으며, 체세포분열 (mitosis)이 다수 관찰되었다. 또한 이 경우 혈관면 (vascular side)의 중앙부위에서는 조밀한 결체조직과 아울러 작은 혈관이 존재하였으며, 생식면 (germinal side)의 측면에서는 시원생식세포가 존재하였다 (Fig. 2b).

이러 전장 2.29 cm, 전중 56.64 mg인 자어 (부화 후 50일)에서는 성분화가 일어나기 시작하여, 난모세포 (oocyte)의 크기 증가와 함께 일부 시원생식세포는 응축염색질 (condensed chromatin)을 포함하고 있었고, 감수분열 전기 (meiotic prophase) 단계로 직경 17~20 μm 인 원형의 염색인기 (chromatin nucleolus stage)에 도달하였다 (Fig. 2c). 반면 이 시기의 정원세포는 크기와 형태가 시원생식세포와 유사하였고 응축염색질은 거의 나타나지 않았으며, 미약하나마 기질 융기에 산재하였다. 정소는 난소에 비해 크기가 작게 나타났다. Fig. 2d는 전장 2.57 cm, 전중 69.47 mg인 자어 (부화 후 60일)의 주변인전기 (early perinucleolus stage)까지 진전된 난소로서, Fig. 2c의 염색인기 상태의 난소에 비해, 많은 시원생식세포가 응축염색질을 가지고 있는 난소로 발달하였으며, 역시 많은 감수분열상 (meiotic figure)이 나타났다. 혈관은 융기기질내의 lacunar space로 부터 분화하여 난소의 기저부분에 나타났다.

전장 4.00 cm, 전중 104.43 mg인 자어 (부화 후 100일)의 난소는 왕성한 주변인기 (perinucleolus stage)로 난모세포의 크기는 50~70 μm 로 증가하였으며, 난모세포의 핵질은 농염되는 입자들로 이루어진 pallial layer에 의해 세포질과 뚜렷이 구별 가능하였다 (Fig. 2e). 주변인전기부터 왕성한 주변인기까지 난소발달은 점진적이며 비동시적으로 주변인단계로 이어졌다. 난소 혈관면에는 포낭 (cyst)과 절흔 (notch)이 다수 존재하였으며 난소 내에는 난소내관 (endoovarian canal)이 형성되었다 (Fig. 2e).

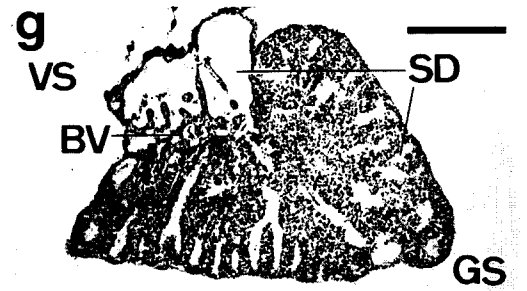
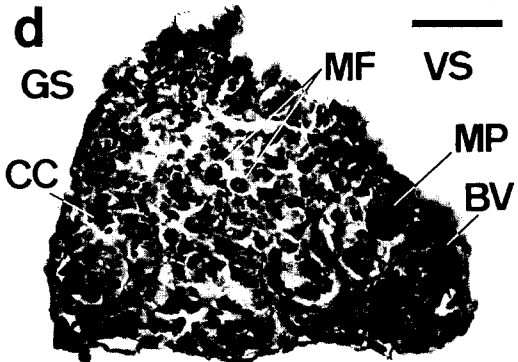
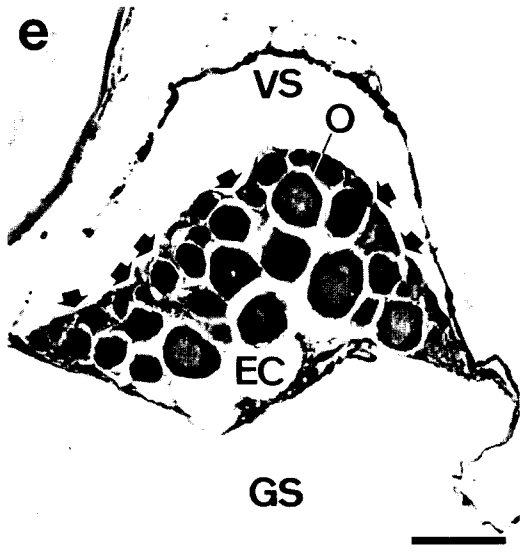
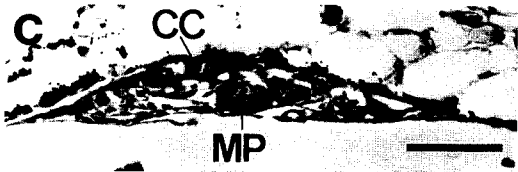
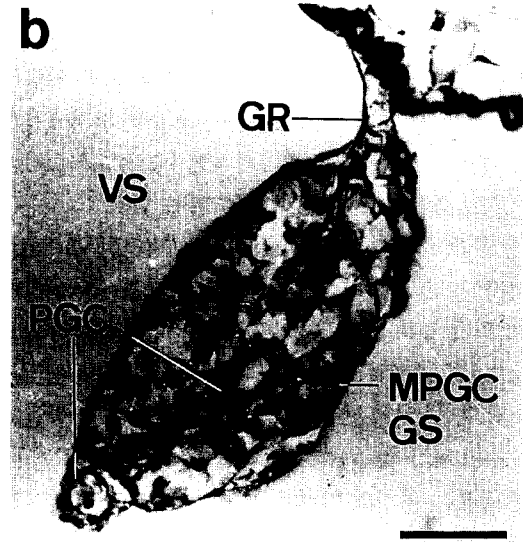
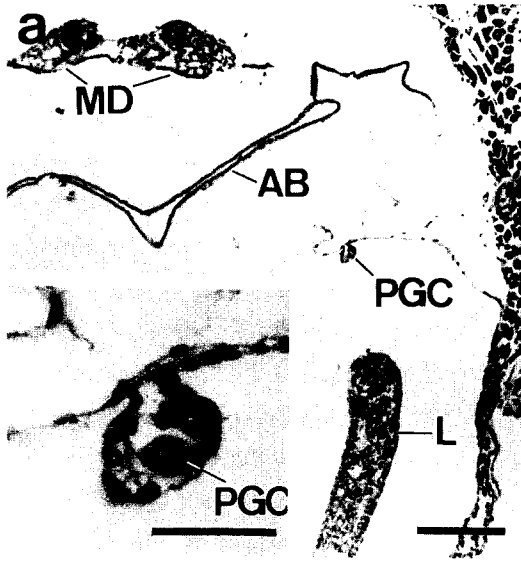
Fig. 2f에서와 같이 전장 5.96 cm, 전중 350.08 mg인 자어 (부화 후 150일) 난소의 난소막 (ovarian lamella)은 진전된 절흔에 의해 분리되었으며, 난모세포는 제 2차 성장기 (secondary growth phase)에 도달하여 크기 170~190 μm 의 약한 basophilic한 세포질 특성을 지닌 전난황형성기 난모세포 (previtellogenic oocyte)로 존재하였다. 전난황형성기 난모세포는 평평한 핵과 투명한 세포질 특성인 단층의 넓고, 가는 난포세포 (follicular cell)로 싸였으며, 난포세포의 외부에는 불규칙한 형태와 농염된 세포질이 특성인 협막세포 (thecal cell)가 존재하였다. 이 시기의 난소에는 검은 세포질의 난모세포 (oocyte with dark cytoplasm)와 아울러 난황포 난모세

포 (yolk vesicle oocyte)와 제 3차 난황구기 난모세포 (tertiary yolk stage oocyte)가 존재하였으며, 일부 난모세포는 성숙기 (maturation phase)의 초기 단계인 핵이동 난모세포 (migratory nucleus oocyte)로도 나타났다. 난황포 난모세포, 제 3차 난황구기 난모세포 및 핵이동 난모세포의 크기는 유사하였으며 그 크기가 250~300 μm 이었다.

정소의 경우 전장 4.00 cm, 전중 104.47 mg인 자어 (부화 후 100일)에서 비로소 정소의 특징인 정소관 (sperm duct)이 lacunar space를 대체하여 나타났으며 혈관면에는 혈관이 형성되었다 (Fig. 2g). Fig. 2h는 Fig. 2g의 정소 일부를 확대한 상으로, 정원세포 (spermatogonia)가 짙은 세포질 특성의 Sertoli cell로 둘러싸였으며, 결체성간질 (connective interstitium) 내에는 Leydig cell이 존재하였다. 정원세포는 감수분열의 중간기 (interkinesis)로 진전, 정지된 채 정모세포 (spermatocyte)로 다수 나타났다. 본 연구 결과 버들치의 성분화는 전장 2.29 cm, 전중 56.64 mg인 부화 후 50일에 이루어지는 것으로 확인되었으며, 성분화 양상은, 비록 암컷에 비해 수컷의 감수분열이 늦게 나타나지만, 미분화 생식소에서 암컷 혹은 수컷으로 직접 분화하는 분화형 자용이체 (differentiated gonochorism) 이었다.

고 찰

경골어류에서는 성분화 양상이 다양하고 불규칙하기 때문에 (Francis, 1992) 일부의 암수동체 어류를 포함한 다수의 자용이체 어류에서의 성전환이 용이하다. 이러한 성전환은 어류 양식산업에서 경제성있는 단성집단 (monosex population) 생산을 가능케하며 따라서 성전환시 대상 어종의 성분화 양상 파악이 근본적으로 필요하다 (Pandian & Sheela, 1995; 김 등, 1988; 박 등, 1993). 본 연구에서는 버들치, *R. oxycephalus*의 초기 생식소발달과 성분화 조사시 조사 기준을 부화후 경과 일수에 따른 전장 및 전중으로 하였으며 본 연구에서와 같이 부화 후 체성장을 기준으로 유럽뱀장어, *Anguilla arguilla* (L.)의 생식소발달과 성분화를 조사한 결과가, 부화후 경과 일수에 따른 단순 연령을 기준으로 조사한 생식소발달과 성분화 조사 결과에 비해 더욱 정확한 것으로 보고된 바 있다 (Colombo & Grandi, 1996). 버들치에서 시원생식세포 출현은 전장 0.64 cm, 전중 0.31 mg인 부화 후 8일로, 이러한 결과를 미꾸라지, *Misgurnus mizolepis*에서 부화 후 2일에 시원생식세포가 출현한 결과 (Kim et al., 1990)와 비교시 시원생식세포의 출현 시기가 거의 유사하였다. 반면, 대부분의 *Tilapia* 속 어류 및 연어과 어류에서 부화 직후



에 이러한 시원생식세포가 발견되고 있다 (Yoshikawa & Oguri, 1978; Foyle, 1993).

다른 경골어류에서와 마찬가지로 버들치에서 최초로 난소로의 분화 확인은 전장 2.29 cm, 전중 56.64 mg인 부화 후 50일의 자어에서 감수분열상 (meiotic phase)을 나타내는 난모세포의 출현으로 알 수 있었다. Amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*의 경우 전자현미경으로 관찰시 이 시기에 특징적으로 염색체의 접합복합체 (synaptonemal complex) 형성을 볼 수 있으며 송사리, *Oryzias latipes*와 mullet, *Mugil auratus*에서는 이 시기에 접합기 (zygotene)와 태사기 (pachytene)단계의 난모세포가 나타난다고 보고된 바 있다 (Satoh, 1974; Bruslé & Bruslé, 1978). 이러한 성분화 시기는 어종에 따라 각기 달라, 무지개송어, *O. mykiss* (Walbaum)에서는 난황이 완전히 흡수되고 첫 먹이를 먹는 시기가 성분화 시기이고 (Van den Hurk & Slof, 1981) 산천어, *O. masou* (Brevoort)에서는 부화 후 적산온도 210°C가 성분화 시기에 해당하며 대서양연어, *Salmo salar*에서는 부화 후 적산온도 600°C가 성분화 시기에 해당한다 (Foyle, 1993). 반면 송사리와 은연어, *O. kisutch*의 경우는 부화 직후 이미 난소로의 분화가 이루어진 상태이다 (Satoh, 1974).

본 연구 결과 버들치는 부화 후 50일에 난소로 성분화가 일어난 반면, 정소에서는 전장 4.00 cm, 전중 104.47 mg인 부화 후 100일의 자어에서 비로소 정소에서 특징적으로 나타나는 정원세포와 lacunar space를 기준으로 성분화를 파악할 수 있어, Yamamoto (1969)가 언급한 바와 같이 분화형 자웅이체 경골어류에서는 난소가 정소에 비해 일찍 분화

한다는 경향을 버들치 역시 반영하였다. 성분화 이후, 부화 후 100일의 전장 4.00 cm, 전중 104.47 mg의 자어까지, 버들치는 점진적으로 난소 발달을 보였으나 주변인전기 그리고 난황포 난모세포, 제3차 난황구기 난모세포로의 난모세포 발달 양상은 산발적으로 나타났다. 특히 버들치는 다른 어류가 제2차 성장기 (secondary growth phase) 후반 단계에서 난소 발달이 정지되어 산란시기 전까지 지속되는 일반적인 경과와는 달리, 부화 후 160일에 이미 성숙초기 단계를 보여 핵이동 난모세포가 예외적으로 나타났다.

이러한 점을 고려시 차후 버들치 암컷을 대상으로 연령에 따른 연중 생식주기 파악과 아울러 연중 다산란이 가능하리라 사료된다. 버들치에서 난소는 다소 점진적으로 발달한 반면, 정소는 성분화 이후 단기간에 정원세포, 정모세포로의 발달을 보였으며, 이러한 양상은 *Salaria (=Blennius) pavo*의 정소에서도 역시 보고된 바 있다 (Patzner & Kaurin, 1997). 버들치는 중성 (intersex)을 나타내지 않는 분화형 자웅이체로서 생식소 발달 양상이 Yamamoto (1969)가 언급한 바와 같이 미분화형에 비해 안정적일 것으로 추측된다. 차후 본 연구 결과를 토대로, 버들치 성전환시 성전환 호르몬의 적정 투여시기가 결정될 수 있을 것이며, 아울러 어류에서 생식소 발달시 고온은 수컷으로, 그리고 저밀도 사육은 암컷으로의 성분화를 일으켜 성비의 편향화를 초래할 수 있다는 점 (D'Ancona, 1957)을 고려할 때 온도를 달리한 생식소 발달 및 성분화 조사와 아울러 온도를 고려한 성전환 실험이 필요하리라 사료된다.

Fig. 2. Gonad development in *Rhynchocypris oxycephalus*.

(a) Transverse section of the germinal ridge of a 0.64 cm larva. The gonad consists of a genital ridge adjacent to the upper abdominal wall and contains large primordial germ cell (scale bar, 100 μ m). Inset: high power view of primordial germ cell (scale bar, 20 μ m). (b) Transverse section of the undifferentiated gonad of a 1.91 cm larva. Note the presence of mitotic primordial germ cell and cluster of primordial germ cells in genital ridge (scale bar, 30 μ m). (c) Transverse section of the early differentiated ovary of a 2.29 cm larva. Note a primordial germ cells in meiotic prophase (scale bar, 40 μ m). (d) Transverse section of the early differentiated ovary of a 2.57 cm larva. Meiotic figure become common but many primordial germ cells still contain condensed chromatin. Blood vessels have differentiated at the base of the gonad from lacunar spaces (scale bar, 40 μ m). (e) Transverse section of the perinucleolus stage (arrested diplotene) ovary of a 4.00 cm larva. Note some oogonial cysts and notches in the lateral border (arrows). Also, note that the oocytes continue to increase in size and deeply staining granules (pallial layer) become distinguishable in the cytoplasm (scale bar, 100 μ m). (f) Transverse section of an ovary from a 5.96 cm larva with ovarian lamellae separated by deep notches. Numerous oocytes are seen in previtellogenic stage, vitellogenic stage and migratory nucleus stage (scale bar, 300 μ m). (g) Transverse section of a testis from a 4.00 cm larva. Note that the sperm duct has been formed through the amalgamation of the lacunar spaces (scale bar, 200 μ m). (h) Enlarged view of a portion of (g). Spermatogonia are dispersed in the stroma (scale bar, 30 μ m). Abbreviations: AB, air bladder; BV, blood vessel; CC, condensed chromatin; EC, endoovarian canal; FC, follicular cell; GR, genital ridge; GS, germinal side; L, liver; LC, Leydig cell; MD, mesonephric duct; MF, meiotic figure; MNO, migratory nucleus oocyte; MP, meiotic prophase; O, oocyte; MPGC, mitotic primordial germ cell; ODC, oocyte with dark cytoplasm; PGC, primordial germ cell; PO, previtellogenic oocyte; SC, spermatocyte; SD, spermatid duct; SG, spermatogonia; STC, Sertoli cell; TC, thecal cell; TYSO, tertiary yolk stage oocyte; VS, vascular side; YVO, yolk vesicle oocyte.

감사의 말씀

본 연구 수행시 표본의 조직학적 조사 및 typing을 수행한 군산대학교 대학원 해양자원육성학과의 임재현님께 감사드립니다. 아울러 본 논문을 세심하고 심도있게 심사하고, 교정해주신 심사자님들께도 깊은 사의를 표하는 바입니다.

인용문헌

- Bruslé S, Bruslé J (1978) Early sex differentiation in *Mugil (Liza) auratus* Risso, 1810 (Teleostei: Mugilidae). An ultrastructural study. *Ann Biol Anim, Biochem Biophys* 18:871-875.
- Colombo G, Grandi G (1996) Histological study of the development and sex differentiation of the gonad in the European eel. *J Fish Biol* 48:493-512.
- D'Ancona U (1957) Nuove ricerche sulla determinazione sessuale dell'anguilla. II. Le influenze ambientali sul differenziamento della gonade. *Arch Ocean Limnol* 11:69-111.
- Foyle TP (1993) A histological description of gonadal development and sex differentiation in the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) for both untreated and oestradiol immersed fry. *J Fish Biol* 42:699-712.
- Francis CR (1992) Sexual ability in teleost : Developmental factors. *Quart Rev Biol* 67:1-17.
- Gompertz B (1825) 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.
- Hardisty MW (1965) Sex differentiation and gonadogenesis in lampreys. *J Zool* 146:305-345.
- Hunter GA, Donaldson EM (1983) Hormonal sex control and its application to fish culture. In: Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (eds.), *Fish Physiology*. Vol. IX, Part B, Academic Press, New York, pp223-291.
- Kim DS, Lee K-Y, Lee T-Y (1990) Gonadal sex differentiation in *Misgurnus mizolepis*. *Korean J Ichthyol* 2:95-105.
- Nakamura M, Nagahama Y (1993) Ultrastructural study on the differentiation and development of steroid-producing cells during ovarian differentiation in the amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. *Aquaculture* 112:237-251.
- Nakamura M, Takahash H, Horoi O (1974) Sex differentiation of the gonad of the masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Sci Rep Hokkaido Fish Hatch* 28:1-8.
- Pandian TJ, Sheela SG (1995) Hormonal induction of sex reversal in fish. *Aquaculture* 138:1-22.
- Patzner RA, Kaurin G (1997) Sexual differentiation in *Salaria (=Blennius) pavo*. *J Fish Biol* 50:887-894.
- Satoh N (1974) An ultrastructural study of sex differentiation in teleost *Oryzias latipes*. *J Embryol Exp Morph* 32:195-215.
- Van den Hurk R, Slof GA (1981) A morphological and experimental study of gonadal sex differentiation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Cell Tissue Res* 218:487-497.
- Yamamoto T (1969) Sex differentiation. In: Hoar WS & Randall DJ (eds.), *Fish Physiology*. Vol. III, Academic Press, New York, pp117-175.
- Yoshikawa H, Oguri M (1978) Sex differentiation in a cichlid, *Tilapia zillii*. *Bull Jap Soc Sci Fish* 44:313-318.
- 김동수, 방인철, 김인배 (1988) 나일틸라피아의 성분화와 호르몬에 의한 성전환. *한국양식학회지* 1:53-66.
- 김익수 (1997) 한국동식물도감, 제 37권 동물편 (담수어류). 교육부, pp257-261.
- 민미숙, 양서영 (1986) 한국산 버들치속 어류 2종의 분류·분포 및 지리적 변이에 관하여. *한국동물학회지* 2:63-78.
- 박인석, 김형배, 허형택, 김성철 (1993) 17 α -methyltestosterone 처리에 의한 산천어 (*Oncorhynchus masou*)의 수컷화. *해양연구* 15:29-36.
- 정문기 (1977) *한국어도보*. 일지사, 서울, pp181-183.