

조피볼락 (*Sebastes schlegeli*)의 성숙·출산기에 있어서 갑상선 및 성 스테로이드 호르몬의 혈중 변화

강덕영·장영진·손영창*·畠田勝美*
부경대학교 수산과학대학 양식학과, *東京大學 農學生命科學研究科

Changes in Plasma Levels of Thyroid and Sex Steroid Hormones in Rockfish (*Sebastes schlegeli*) during Maturation and Parturition Periods

Duk Yong KANG, Young Jin CHANG, Young Chang SOHN* and Katsumi AIDA*
Department of Aquaculture, Pukyong National University, Pusan 608-737, Korea
*Department of Aquatic Bioscience, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Tokyo 113-8657, Japan

Changes in plasma levels of thyroid and sex steroid hormones were examined during maturation and parturition periods in rockfish (*Sebastes schlegeli*) cultured in net pens. Plasma L-thyroxine levels were 35.2 ± 5.7 ng/ml ($n=5$; mean \pm sem) at vitellogenesis stage and then significantly decreased to 20.5 ± 4.2 ng/ml at parturition stage ($P<0.05$), and rapidly returned to high level, 44.9 ± 7.2 ng/ml at resting stage. Plasma 3,5,3'-triiodo-L-thyronine levels were 12.9 ± 1.6 ng/ml at vitellogenesis stage, but significantly decreased to 3.7 ± 0.7 ng/ml at ovulation stage ($P<0.05$) and increased to 52.9 ± 7.0 ng/ml at resting stage. Plasma estradiol-17 β level showed the highest value (4.3 ± 0.9 ng/ml) at vitellogenesis stage, but the level significantly decreased to 0.3 ± 0.1 ng/ml during parturition stage ($P<0.05$). In vitellogenesis and ovulation stages, plasma testosterone levels were 1.8 ± 0.3 ng/ml and 2.1 ± 0.7 ng/ml, respectively, thereafter the level significantly decreased to 0.1 ± 0.1 ng/ml at parturition stage ($P<0.05$). These findings suggest that thyroid hormones may have relation to maturation and parturition of mother rockfish.

Key words: rockfish, *Sebastes schlegeli*, thyroid hormone, sex steroid hormone, reproduction

서 론

조피볼락 (*Sebastes schlegeli*)은 국내의 해수어류 양식업계에서 넙치에 이어 두번째로 생산량이 많은 중요 양식대상종에 속한다. 특히, 조피볼락은 모체내에서 수정란의 배발생 (embryogenesis)이 진행되어 부화된 후 새끼를 출산하는 어류이기 때문에, 난생 (oviparity) 경골어류와는 번식생리학적으로 차이가 있다. 최근 이와 같은 번식생물학적 특성으로 인해, 볼락류에 관한 국제 학술회의가 개최되는 (Boehlert and Yamada, 1991) 등 연구가 가속화되고 있는 상황이다. 그러나 조피볼락의 교미, 성숙 및 출산에 관한 일련의 과정에서 아직도 밝혀지지 않은 부분이 많다. 특히 어미의 성숙과 출산에 있어 체내대사와 생식소의 발달에 관한 내분비학적 연구가 충분하게 이루어져 있지 않은 실정이다. 한편 1980년대 후반부터 어류의 갑상선 호르몬 (thyroid hormones, THs)에 관한 연구방향은 번식기구와의 관련여부의 구명에 집중되기 시작하였다. 그 결과로 난생 경골어류의 성숙에 따른 혈중 THs (Cyr and Eales, 1988; Weber et al., 1992; Soyano et al., 1993) 및 성 스테로

이드 호르몬 (畠田, 1989) 수준의 변화에 관한 보고가 잇따르고 있다. 혈중 THs의 수준은 특히 난모세포의 성장기 후반부에 상승 (Weber et al., 1992)하며, 생식소자극호르몬 (GtH)과 함께 estradiol-17 β (E₂)의 방출에 관여하여 (Soyano et al., 1993), 어류의 THs가 난황형성에 밀접한 관련을 갖는 것으로 주장되고 있다. 그러나 새끼를 낳는 조피볼락 어미의 성숙 및 출산과 관련하여 THs의 역할을 연구한 예는 국내외를 통하여 찾아 볼 수 없다.

그러므로 이 연구에서는 조피볼락의 성숙과 출산시기를 중심으로 암컷 어미의 난소발달과 혈중 THs 및 성 스테로이드 호르몬의 변화를 조사하여, 번식과정에 있어서 THs의 역할을 검토하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 재 료

이 연구에 사용된 조피볼락 어미는 4년생인 양식산 암컷 (전장 45.9 ± 0.5 cm, 체고 14.9 ± 0.2 cm; $n=40$)으로서 교미를 마친 개체들이었다. 복부가 팽만하고 생식공이

돌출된 어미만을 골라 육상수조에서 $15.3 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ 로 일정한 수온을 유지하여 출산시까지 사육수조에서 관리하였다.

2. 난소발달 및 감상선 여포세포의 변화

번식시기인 2월부터 5월까지 월별로 조피볼락 어미의 전장, 체고, 체중을 계측한 후, 비만도 (CF)를 계산하였다. 이후 어체를 해부하여 난소와 간의 중량을 측정한다. 다음, 난소중량지수 (GSI)와 간중량지수 (HSI)를 산정하였다.

$$\begin{aligned} \text{비만도 (CF)} &= \text{체중}/(\text{전장})^3 \times 100 \\ \text{난소중량지수 (GSI)} &= \text{난소 중량}/\text{체중} \times 100 \\ \text{간중량지수 (HSI)} &= \text{간 중량}/\text{체중} \times 100 \end{aligned}$$

어미의 난소 및 감상선을 조직학적으로 관찰하기 위해, 두 조직을 절취한 후 Bouin액에서 고정하여, paraffin 방법으로 조직의 절편을 제작하고 hematoxylin-eosin으로 이염색한 다음, 난소의 발달단계와 감상선 여포세포의 높이 (thyroid epithelial cell height, TCH)를 조사하였다 (Kang and Chang, 1997). 아울러, 배란, 출산 및 휴지기의 난소단계는 어체를 해부하여 입체해부현미경으로 관찰하고, 난소란의 수화 (hydration) 여부에 따라 구분하였다.

3. 혈중 THs, E₂ 및 testosterone (T)의 농도변화

2~5월에 매월 10마리씩 어미 미부동맥으로부터 헤파린 처리 주사기로 혈액을 채취한 다음, 4°C에서 10분간 원심분리 (10,000 rpm)하여 얻은 혈장을 -70°C로 보존하였다. 방사면역측정법 (radioimmunoassay, RIA)에 의해 혈중 L-thyroxine (T₄), 3,5,3'-triiodo-L-thyronine (T₃), E₂ 및 T의 농도를 측정하여 난소의 발달단계에 따른 혈중 THs와 성 스테로이드 호르몬의 농도 변화를 조사하였다. 혈장 T₄ 및 T₃의 분석은 Aida et al. (1984)의 방법에 따라 혈장을 전처리한 다음, 표지호르몬으로 각각 ¹²⁵I-T₄ (Amersham International Ltd.), ¹²⁵I-T₃ (Amersham International Ltd.)를, 항체로 각각 T₄-항체 (Wien Laboratories Inc.)와 T₃-항체 (Endocrine Sciences, Tarzana, CA)를 사용하여 RIA를 실시하였다. 혈장 E₂의 분석은 Kobayashi et al. (1987)의 방법에 따라 혈장을 전처리하고, 표지호르몬으로 [2,4,6,7-³H]-E₂ (Amersham

International Ltd.)를, 항체로 rabbit anti-E₂-6-(O-carboxymethyl)-oxime-BSA (Teikokuzoki Pharm. Co.)를 사용하여 RIA를 실시하였다. T의 분석은 Aida et al. (1984)의 방법에 따랐으며, 표지호르몬으로는 [1,2,6,7-³H]-T (Amersham International Ltd.)를, 항체로는 rabbit anti-T-11 α -hemisuccinate-BSA (Teikokuzoki Pharm. Co.)를 사용하였다.

4. 통계처리

자료의 분석은 SPSS-PC 통계패키지를 이용하여 ANOVA 및 Duncan's multiple range test에 의하였다.

결 과

1. 난소발달 및 감상선 여포세포의 변화

번식시기인 2월부터 5월 사이에 조피볼락 어미는 Table 1과 같이 2월 난황형성기, 3월 배란기, 4월 출산기, 5월 휴지기의 난소발달 단계를 나타냈다. 이를 기준으로 하여 난소발달에 따른 CF를 비교한 결과 (Fig. 1), 난황형성기 (2월)에 2.17 ± 0.03 이었고, 배란기 (3월)에 2.23 ± 0.05 로 다소 증가하는 경향을 보이다가 출산기 (4월)에는 2.22 ± 0.06 으로 배란기와 큰 차이 없었다. 그러나 출산 이후 휴지기 (5월)에는 난소내 자어가 모두 방출된 상태여서 CF가 1.79 ± 0.14 로 매우 낮아졌다 ($P < 0.05$). GSI는 난황형성기에 9.38 ± 0.39 이었으나 배란기에는 18.58 ± 1.75 로 급격히 증가하여, 출산기까지 비슷한 수준을 유지하였다. 출산후인 휴지기에는 0.25 ± 0.05 로 급격하게 낮아져 난소내 자어있음을 알 수 있었다 (Fig. 1). HSI는 난황형성기에 2.42 ± 0.06 을 보인 반면, 배란기에는 1.47 ± 0.24 로 급격히 감소하여, 출산기에도 지속적으로 낮은 수준을 유지하다가 휴지기에 다시 2.06 ± 0.01 로 증가하는 경향을 나타냈다 (Fig. 1).

난소의 발달단계에 따른 TCH의 변화는 큰 차이를 파악할 수 없었다 (Table 1). 난황형성기와 배란기에는 각각 $8.36 \pm 0.58 \mu\text{m}$, $8.30 \pm 0.51 \mu\text{m}$ 로 차이가 없었고, 출산기에 TCH가 다소 낮아지는 경향을 보였지만, 난황형성기와 배란기에 비해 유의한 차이를 파악할 수 없었다. 출산후인 휴지기에는 $8.51 \pm 0.55 \mu\text{m}$ 로 다시 증가하는 경향을 보였지만, 역시 다른 난소단계와 비교하여 유의한 차이를 인정할 수 없었다 ($P > 0.05$).

Table 1. Monthly changes in ovarian maturity and thyroid epithelial cell height (TCH) of female rockfish

Month	February	March	April	May
Ovarian stage	Vitellogenesis	Ovulation	Parturition	Resting
TCH (μm)	8.36 ± 0.58	8.30 ± 0.51	8.06 ± 0.51	8.51 ± 0.55

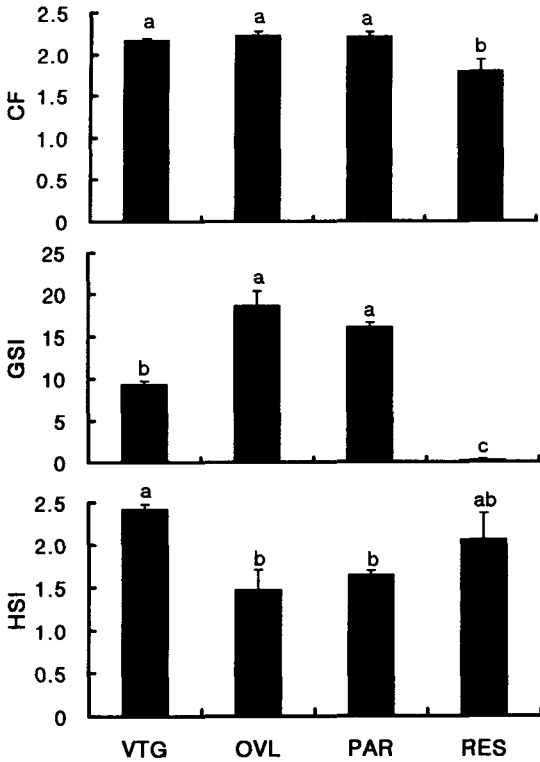


Fig. 1. Changes of condition factor (CF), gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HSI) in female rockfish during reproductive periods. Different superscripts on the bars within a figure are significantly different ($P < 0.05$). VTG : vitellogenesis, OVL : ovulation, PAR : parturition, RES : resting stages.

2. 혈중 THs, E₂ 및 T의 농도변화

조피볼락 어미의 혈중 T₄ 농도는 난황형성기에 35.2 ± 5.7 ng/ml로 배란기까지는 큰 변화를 보이지 않았다. 그러나 출산기에는 20.5 ± 4.2 ng/ml로 급격히 낮아지는 경향을 나타내다가 휴지기에 들어서서 44.9 ± 7.2 ng/ml로 다시 높아져 난황형성기 및 배란기와 유의한 차이를 보이지 않았다 (Fig. 2).

한편, 혈중 T₃ 농도는 난황형성기에 12.9 ± 1.6 ng/ml로 높은 반면, 배란기에는 3.7 ± 0.7 ng/ml로 크게 낮아졌다. 그러나 출산기에 다시 29.9 ± 12.2 ng/ml로 급격히 높아지는 경향을 나타냈으며, 휴지기에는 52.9 ± 7.0 ng/ml로 최고값을 보였다 (Fig. 2).

혈중 E₂의 농도 변화는 Fig. 3과 같이 난황형성기에 4.3 ± 0.9 ng/ml로 최고값을 나타냈지만, 배란기에는 2.0 ± 0.4 ng/ml로 낮아졌고, 출산기에는 더욱 낮아져 0.3 ± 0.1 ng/ml로 떨어졌다. 이후 휴지기에는 0.2 ± 0.0 ng/ml

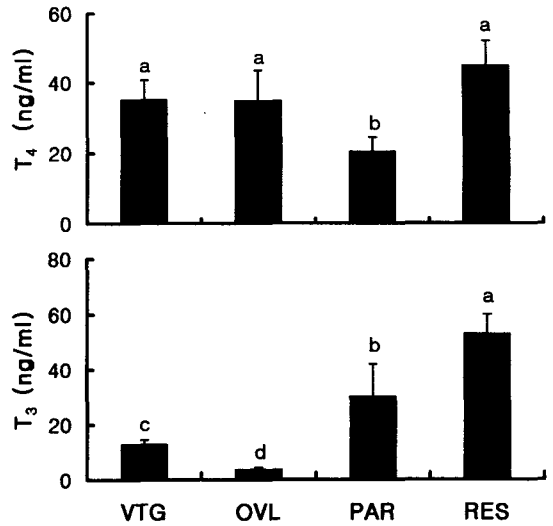


Fig. 2. Changes of plasma levels of thyroid hormones in female rockfish during reproductive periods. Different superscripts on the bars within a figure are significantly different ($P < 0.05$). VTG : vitellogenesis, OVL : ovulation, PAR : parturition, RES : resting stages.

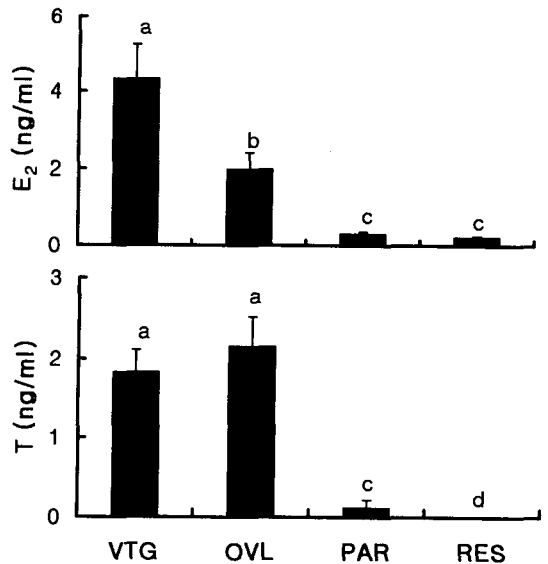


Fig. 3. Changes of plasma levels of estradiol-17 β (E₂) and testosterone (T) in female rockfish during reproductive periods. Different superscripts on the bars within a figure are significantly different ($P < 0.05$). VTG : vitellogenesis, OVL : ovulation, PAR : parturition, RES : resting stages.

으로 출산기와 비슷한 수준을 유지하였다.

혈중 T 농도 변화는 난황형성기에 $1.8 \pm 0.3 \text{ ng/ml}$ 이던 것이 배란기에 $2.2 \pm 0.7 \text{ ng/ml}$ 으로 다소 높아졌으나, 서로 유의한 차이는 없었다. 그러나 출산기에는 혈중 T의 농도가 $0.1 \pm 0.1 \text{ ng/ml}$ 으로 급격히 낮아져 난황형성기 및 배란기의 T 농도와 큰 차이를 나타냈고, 출산후 휴지기에는 T가 0.06 ng/ml 까지 낮아졌다 ($P < 0.05$) (Fig. 3).

고 찰

볼락류는 번식방법이 난생 어종과는 달라, 체내수정 후 일정한 임신기간을 거쳐 새끼를 출산한다. 뿐만 아니라 영양기원에 있어서도 다른 어종에 비해 난황 의존도가 낮아, 임신기간 중 모체로부터 일부의 영양을 공급받는다는 증거들이 제시되고 있다 (Shimizu et al., 1991; Takemura et al., 1995). 그러나 조피볼락의 경우, 생식과 관련된 연구결과가 아직 미흡한 실정이고, 특히 난생 어류에서 번식조절에 중요한 역할을 하는 것으로 알려진 THs에 대한 연구가 전혀 이루어지지 않은 실정이다. 따라서 번식기 동안 이 어류의 난소 발달, 성호르몬의 변화 및 THs의 관련성을 파악하여 어미관리에 관한 기초적인 지식들이 제공되어야 중요생산의 효율을 높일 수 있을 것이다.

일반적으로 THs는 난생 경골어류의 성장과 변태에 관여하는 것으로 알려져 있으며, 번식조절에도 관여하는 것으로 보고되고 있다 (Eales, 1979; Leatherland, 1987). 일부 어종에서 THs는 난모세포의 발달과 GtH에 의해 유도되는 생식소의 steroidogenesis를 증진시킴으로써, GtH에 보조적으로 작용하는 것으로 밝혀지고 있다 (Leatherland, 1987; Cyr and Eales, 1988; Dickhoff et al., 1989; Sullivan et al., 1989). 특히 Soyano et al. (1993)은 medaka (*Oryzias latipes*)의 난소여포 (*in vitro*)에 THs를 첨가하였을 때, E_2 생산이 크게 증가된다고 하였다. 또한 Chakraborti et al. (1986)과 Soyano et al. (1989)은 각각 freshwater perch (*Anabas testudines*)와 무지개송어 (*Salmo gairdneri*) 난소여포에서 T_3 결합부위가 존재하는 것을 보고한 바 있다. 이들 연구 결과들은 THs가 어류 난모세포의 발달에 관련될 가능성을 제시해 준다.

연어과 어류의 경우, *Oncorhynchus*속에서 THs는 초기 난황형성 기간 동안 높고, 어미의 최종 성숙에 이를 때 감소하는 것으로 보고되고 있다 (Leatherland and Sonstegard, 1980; Sower and Schreck, 1982; Biddiscombe and Idler, 1983; Ueda et al., 1984; Cyr et al., 1988; Leatherland et al., 1989). 그러나 *Salmo*속에서 혈

장 THs의 농도는 배란 직전에 증가하는 것을 알 수 있었다 (Pickering and Cristie, 1981; Dickhoff et al., 1989; Norberg et al., 1989). 이러한 어종간 차이는 연어과 이외의 어종에서도 나타나고 있다 (Chakraborti and Bhattacharya, 1984; Stacey et al., 1984; MacKenzie et al., 1989). 이와 같이, 연어과 어류에서 혈장 THs의 농도변화와 생식소의 발달 사이에 관련이 있는 것으로 보고되고 있으나, 연어과 내부어종과 다른 어종에서는 그 관계가 서로 다르게 나타나고 있어 THs와 번식과의 관련성을 이해하는 데는 어려움이 따른다. Eales (1979), Higgs et al. (1982) 및 Brown (1988)은 그 원인이 실험조건의 차이 즉, 광주기, 염분, 수온 및 먹이공급 비율 등에 있는 것으로 추측하고 있다.

본 연구에서 조피볼락의 혈중 T_4 농도는 난황형성기 (2월)부터 배란기 (3월)까지는 큰 변화가 없었지만, 출산기 (4월)에 급격히 감소하는 경향을 나타내었다. 출산과 관련지어 혈중 T_4 농도를 파악해볼 때, 출산시 T_4 의 이용증대에 의한 것 또는 T_3 농도가 배란기에 비해 크게 증가하는 경향이 있어 T_4 -monodeiodinase와 같은 주변 조절기구의 활성화 변화에 의한 것으로 추정할 수 있다. 그러나 출산이 끝난 휴지기 (5월)에는 혈중 T_3 농도감소 없이 다시 증가하는 경향이 있어, 급후 이러한 변동 요인에 대한 보다 심도있는 연구가 필요하다. 한편 혈중 T_3 농도는 난황형성기와 배란기에 낮은 수준을 유지하였지만, 출산기와 휴지기에 다시 상승하는 경향을 나타내었다. 이와 같이 난황형성기와 배란기에 낮은 혈장 T_3 수준을 나타낸 것은 난황형성기와 배란기에 어미의 순환계내 T_3 가 난모세포로 전이되거나, 어미의 낮은 대사활성 및 5'-monodeiodinase 활성 저하 (Reddy et al., 1992)에 의한 것으로 볼 수 있으나, 이에 대한 보다 정확한 생리적 기능은 앞으로의 연구를 통해 검토되어야 할 것이다.

E_2 는 간의 난황전구물질 (vitellogenin)의 합성을 촉진한다 (Wallace and Selman, 1981; Ng and Idler, 1983). Walleye (*Stizostedion vitreum*) (Malison et al., 1994)의 경우, E_2 는 난황형성 개시기에 크게 상승하다가 난모세포가 최종성숙 단계로 이행하면서 감소한다. 난모세포의 성숙과 배란전 E_2 의 감소현상은 amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) (Young et al., 1983)에서도 보고된 바 있다. 본 연구의 결과에서 조피볼락 암컷 어미의 혈중 E_2 의 농도는 난황형성기인 2월에 최고치를 나타내다가, 난모세포의 최종성숙 및 배란기인 3월에 유의하게 감소하였고, 출산기인 4월과 휴지기인 5월에는 2월과 3월에 비해 매우 낮은 농도를 유지함으로써, 다른 어류의 번식주기에 따른 변화양상과 같은 경향을 보여주고 있다.

T는 E₂의 전구물질로서 어중에 따라 난모세포의 초기성숙에 관여하고 (Patiño and Thomas, 1990), GnRH에 대한 뇌하수체의 반응을 증대시키며 (Trudeau et al., 1993), 난소에서 GtH 효과를 높여주는 것 (Fostier et al., 1983)으로 보고되고 있다. 많은 경골어류에서 배란기 동안 혈장 T의 상승을 관찰할 수 있는데 (Fostier and Jalabert, 1986; Pankhurst et al., 1986; Barry et al., 1992), walleye (Malison et al., 1994)의 경우, 혈장 T의 농도는 난모세포의 최종성숙과 배란기에 증가하며, 이러한 양상은 amago salmon (Young et al., 1983)에서도 관찰된 바 있다. 그러나 산란기에 이르면서 경골어류는 급격한 T 농도의 감소를 나타낸다 (Malison et al., 1994; Pankhurst et al., 1986; Barry et al., 1992). 본 연구의 결과에서 조피볼락의 혈중 T 농도는 난황형성기와 배란기에 높은 수준을 유지하였지만, 출산기에 급격히 감소하다가 출산후에는 극히 낮은 농도를 나타냈다.

이상과 같이 조피볼락의 성숙과 출산시에 있어 혈중 THs의 변동을 검토한 결과, 난소변화에 따라 THs가 일정한 변화양상을 보임으로써, 조피볼락의 번식에 이 호르몬이 관련될 가능성이 높다. 그러나 THs가 난소성숙과 출산에 미치는 구체적인 역할에 대한 기구 (mechanism)는 여전히 해명해야 할 과제로 남아있어, 앞으로 보다 깊은 연구가 기대된다.

요 약

가두리에서 사육된 조피볼락의 성숙 및 출산기 동안 혈장내 갑상선 및 성 스테로이드 호르몬의 농도 변화를 조사하였다. 혈장 L-thyroxine 농도는 난황형성기에 35.2 ± 5.7 ng/ml이었고, 이후 출산기에 20.5 ± 4.2 ng/ml 까지 유의하게 감소하였다. 그리고, 휴지기에 44.9 ± 7.2 ng/ml의 높은 농도로 상승하였다. 혈장 3,5,3'-triiodo-L-thyronine 농도는 난황형성기에 12.9 ± 1.6 ng/ml이었지만, 배란기에 3.7 ± 0.7 ng/ml로 유의하게 감소했고, 이후 52.9 ± 7.0 ng/ml까지 증가했다. 혈장 estradiol-17β의 농도는 난황형성기에 최고치를 나타내었지만, 출산기에 0.3 ± 0.1 ng/ml까지 크게 감소하였다. 혈장 testosterone의 농도는 난황형성기와 배란기에 각각 1.8 ± 0.3 ng/ml 및 2.1 ± 0.7 ng/ml이었고, 이후 출산기에 0.1 ± 0.1 ng/ml까지 감소했다. 이상의 연구 결과를 종합하여 볼 때, 갑상선호르몬은 조피볼락의 성숙 및 출산에 관련될 가능성이 높다.

사 사

이 논문은 1996년 교육부 학술연구조성비 (수산과학 : KIOS-96-F-13)에 의해 연구되었으며, 연구비를 지원하여 주신 데 대하여 깊이 감사드립니다. 또한 본 연구를 진행하기 위하여 현장 연구시설 및 재료 구입에 협조하여 주신 (주)성지실업의 직원 여러분께 심심한 사의를 표합니다.

참 고 문 헌

- Aida, K., T. Kato and M. Awaji. 1984. Effects of castration on the smoltification of precocious male masu salmon *Oncorhynchus masou*. Bull. Japan Soc. Sci. Fish., 50, 565~571.
- Barry, T.P., L.S. Procarione, A.F. Lapp and J.A. Malison. 1992. Induced final oocyte maturation and spawning in walleye (*Stizostedion vitreum*). In *Abstracts, World Aquaculture Soc., World Aquaculture Society, Baton Rouge*, p. 35.
- Biddiscombe, S. and D.R. Idler. 1983. Plasma levels of thyroid hormones in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) decrease before spawning. Gen. Comp. Endocrinol., 52, 467~470.
- Boehlert, G.W. and J. Yamada. 1991. Rockfishes of the genus *Sebastes*: Their reproduction and early life history. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. p. 288.
- Brown, C.L. 1988. Photoperiod effects on thyroid function in fish. In *Processing of Environmental Information in Vertebrates* (Ed. by M.H. Stetson), Springer-Verlag, New York, pp. 1~17.
- Chakraborti, P. and S. Bhattacharya. 1984. Plasma thyroxine levels in freshwater perch: influence of season, gonadotropins and gonadal hormones. Gen. Comp. Endocrinol., 53, 179~186.
- Chakraborti, P., G. Mautra and S. Bhattacharya. 1986. Binding of thyroid hormone to isolated ovarian nuclei from a freshwater perch, *Anabas testudines*. Gen. Comp. Endocrinol., 62, 239~246.
- Cyr, D.G. and J.G. Eales. 1988. Influence of thyroidal status on ovarian function in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J. Exp. Zool., 248, 81~87.
- Cyr, D.G., N.R. Brommage, J. Duston and J.G. Eales. 1988. Seasonal patterns in plasma levels of thyroid hormones and sex steroids in relation to photoperiod-induced changes in spawning time in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. Gen. Comp. Endocrinol., 69, 217~225.
- Dickhoff, W.W., L. Yan, E.M. Plisetskaya, C.V. Sullivan, P. Swanson, A. Hara and M.G. Bernard. 1989. Relation-

- ship between metabolic and reproductive hormones in salmonid fish. *Fish Physiol. Biochem.*, 7, 147~155.
- Eales, J.G. 1979. Thyroid function in cyclostomes and fishes. In *Hormone and Evolution* Vol. 1 (Ed. by E.J. W. Barrington), Academic Press, New York, pp. 341~346.
- Fostier, A. and B. Jalabert. 1986. Steroidogenesis in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at various preovulatory stages: Changes in plasma hormone levels and *in vivo* and *in vitro* responses of the ovary to salmon gonadotropin. *Fish Physiol. Biochem.*, 2, 87~99.
- Fostier, A., B. Jalabert, R. Billard, B. Breton and Y. Zohar. 1983. The gonadal steroids. In *Fish Physiology*. Vol. 9A (Ed. by W.S. Hoar, D.J. Randall and E.M. Donaldson), Academic Press, New York, pp. 277~372.
- Higgs, D.A., U.H.M. Fagerlund, J.G. Eales and J.R. McBride. 1982. Application of thyroid and steroid hormones as anabolic agents in fish culture. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73B, 143~176.
- Kang, D.Y. and Y.J. Chang. 1997. Effects of exogenous thyroid hormone (T_3) on skeletal development and physiological conditions of juvenile black seabream (*Acanthopagrus schlegelii*). *J. Korean Fish. Soc.*, 30, 305~312 (in Korean).
- Kobayashi, M., K. Aida, I. Hanyu 1987. Hormone changes during ovulation and effects of steroid hormones on plasma gonadotropin levels and ovulation in goldfish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 67, 24~32.
- Leatherland, J.F. 1987. Thyroid hormones and reproduction. In *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles* (Ed. by D.O. Norris and R.E. Jones), Plenum Press, New York, pp. 411~431.
- Leatherland, J.F. and R.A. Sonstegard. 1980. Seasonal changes in thyroid hyperplasia, serum thyroid hormone and lipid concentration, and pituitary gland structure in Lake Ontario coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum, and a comparison with coho salmon from Lakes Michigan and Erie. *J. Fish Biol.*, 16, 539~562.
- Leatherland, J.F., N.E. Down, E.M. Donaldson and H.M. Dye. 1989. Changes in plasma thyroid hormone levels in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, during their spawning migration in the Fraser River (Canada). *J. Fish Biol.*, 35, 199~205.
- MacKenzie D.S., P. Thomas and S.M. Farrar. 1989. Seasonal changes in thyroid and reproductive steroid hormones in female channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in pond culture. *Aquaculture*, 78, 63~80.
- Malison, J.A., L.S. Procarione, T.P. Barry, A.R. Kapuscinski and T.B. Kayes. 1994. Endocrine and gonadal changes during the annual reproductive cycle of the freshwater teleost, *Stizostedion vitreum*. *Fish Physiol. Biochem.*, 13, 473~484.
- Ng, T.B. and D.R. Idler. 1983. Yolk formation and differentiation in teleosts. In *Fish Physiology* Vol. 9A (Ed. by W.S. Hoar, D.J. Randall and E.M. Donaldson), Academic Press, New York, pp. 373~397.
- Norberg, B., B.T. Bjornsson, C.L. Brown, U.P. Wichardt, L. J. Deftos and C. Haux. 1989. Changes in plasma vitellogenin, sex steroids, calcitonin and thyroid hormones related to sexual maturation in female brown trout (*Salmo trutta*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 75, 316~326.
- Pankhurst, N.W., G. Van Der Kraak, R.E. Peter. 1986. Effects of human chorionic gonadotropin, DES-GLY¹⁰ (D-ALA⁶) LHRH-ethylamide and pimozone on oocyte final maturation, ovulation and levels of plasma sex steroids in walleye (*Stizostedion vitreum*). *Fish Physiol. Biochem.*, 1, 45~54.
- Patiño, R. and P. Thomas. 1990. Effects of gonadotropin on ovarian intrafollicular processes during the development of oocyte maturational competence in a teleost, the Atlantic croaker: Evidence for two distinct stages of gonadotropic control of final oocyte maturation. *Biol. Reprod.*, 43, 818~827.
- Pickering, A.D. and P. Cristie. 1981. Changes in concentrations of plasma cortisol and thyroxine during sexual maturation of hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta* L. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 44, 487~496.
- Reddy, P.K., C.L. Brown, J.F. Leatherland and T.J. Lam. 1992. Role of thyroid hormones in tilapia larvae (*Oreochromis mossambicus*): II. Changes in the hormones and 5'-monodeiodinase activity during development. *Fish Physiol. Biochem.*, 9, 487~496.
- Shimizu, M., M. Kusakari, M.M. Yoklavich, G.W. Boehlert and J. Yamada. 1991. Ultrastructure of the epidermis and digestive tract in *Sebastes* embryos, with special reference to the uptake of exogenous nutrients. *Environ. Biol. Fish.*, 30, 155~163.
- Sower, S.A. and C.B. Schreck. 1982. Steroid and thyroid hormones during sexual maturation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in sea water or fresh water. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 47, 42~53.
- Soyano, K., T. Saito, M. Nagae and K. Yamauchi. 1993. Effects of thyroid hormone on gonadotropin-induced production in medaka, *Oryzias latipes* ovarian follicles. *Fish Physiol. Biochem.*, 11, 1~6.
- Soyano, K., H. Yamada and K. Yamauchi. 1989. Uptake of thyroid hormone and its generation in the rainbow trout ovarian follicle. In *Proc. Int. Symp. Hormones and the Environment* (Ed. by D.K.O. Chan), University of Hong Kong, Hong Kong, pp. 107~108.
- Stacey, N.E., D.S. MacKenzie, T.A. Marchant, A.L. Kyle and R.E. Peter. 1984. Endocrine changes during natural spawning in the white sucker, *Catostomus commersoni*. I. Gonadotropin, growth hormone, and thyroid hormones. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 56, 333~348.
- Sullivan, C.V., M.G. Bernard, A. Hara and W.W. Dickhoff.

1989. Thyroid hormones in trout reproduction: enhancement of gonadotropin-releasing hormone analogue and partially purified salmon gonadotropin-induced maturation / *in vivo* and *in vitro*. *J. Exp. Zool.*, 250, 188~195.
- Takemura, A., K. Takano and H. Takahashi. 1995. The uptake of macromolecular materials in the hindgut of viviparous rockfish embryos. *J. Fish Biol.*, 46, 485~493.
- Trudeau, V.L., C.K. Murthy, H.R. Habibi, B.D. Sloley and R.E. Peter. 1993. Effects of sex steroid treatments on gonadotropin-releasing hormone-stimulated gonadotropin secretion from the goldfish pituitary. *Biol. Reprod.*, 48, 300~307.
- Ueda, H., O. Hiroi, A. Hara, K. Yamauchi and Y. Nagahama. 1984. Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 85, 292~304.
- Wallace, R.A. and K. Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *Am. Zool.*, 21, 325~343.
- Weber, G.M., D.K. Okimoto, N.H. Richman III and E.G. Grau. 1992. Patterns of thyroxine and triiodothyronine in serum and follicle-bound oocytes of the tilapia *Oreochromis mossambicus*, during oogenesis. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 85, 392~404.
- Young, G., H. Kagawa and Y. Nagahama. 1983. Evidence for a decrease in aromatase activity in the ovarian granulosa cells of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) associated with final oocyte maturation. *Biol. Reprod.*, 29, 310~315.
- 會田勝美. 1989. 成熟・産卵の内分泌支配. 水族繁殖學 (隆島史夫・羽生功 編), 綠書房, 東京, pp. 65~102.

1998년 1월 5일 접수

1998년 7월 9일 수리