

## 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae*의 성 성숙에 따른 외부생식형질의 변화

진영국 · 김치홍<sup>1</sup> · 이철우<sup>2</sup> · 김재원<sup>3</sup> · 이정식\*

전남대학교 수산생명의학과, <sup>1</sup>국립수산과학원 중부내수면연구소,  
<sup>2</sup>국립환경과학원 환경노출평가과, <sup>3</sup>강원도립대학 해양생물자원개발과

**Change of External Reproductive Parameters according to Sexual Maturation of the Striped Bitterling, *Acheilognathus yamatsutae* (Teleostei: Acheilognathinae) by Young Guk Jin, Chi Hong Kim<sup>1</sup>, Chul Woo Lee<sup>2</sup>, Jae Won Kim<sup>3</sup> and Jung Sick Lee\*** (Department of Aqualife Medicine, Chonnam National University, Yeosu 550-749, Korea; <sup>1</sup>Central Inland Fisheries Research Institute, Kapyeong 477-815, Korea; <sup>2</sup>Environmental Exposure Assessment Division, National Institute of Environmental Research, Incheon 404-708, Korea; <sup>3</sup>Department of Marine Bio-resources, Gangwon Provincial College, Gangneung 210-804, Korea)

**ABSTRACT** Internal and external reproductive parameters of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae* were compared. Internal reproductive parameters was used gonadosomatic index (GSI), hepatosomatic index (HSI) and gonadal development stage. External reproductive parameters was used ovipositor in female and pearl organ, dorsal and caudal fin nuptial color in male. The GSI and HSI of the female and male showed highest in February. Gonadal development was observed mainly ripe and spawning/spent stage in February to May. The ovipositor length index (OLI) of the female showed highest in March to April. Pearl organ number and expression rate of the male showed highest in February to May. Dorsal fin nuptial color expression rate and index (NCI-DF) showed highest in February to May. Caudal fin nuptial color expression rate and index (NCI-CF) showed highest in February to April. The study suggested same change of internal and external reproductive parameters in female and male.

**Key words :** *Acheilognathus yamatsutae*, sexual maturation, ovipositor, pearl organ, nuptial color

### 서 론

담수어류들은 환경변화에 따라 고유의 생식전략을 가지고 진화되어 왔다. 그 가운데 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae*를 포함한 납자루아과(Acheilognathinae) 어류는 산란관을 이용하여 이매패류의 반새 내에 산란하는 독특한 방식을 취하며(김과 강, 1993; 안, 1995; Aldridge, 1999; 백 등, 2003; Smith *et al.*, 2004), 이매패류 역시 어류의 체표에 유생을 부착하여 생존율을 높이는 상호 협력관계를 가지고 있다(Zale and Neves, 1982). 줄납자루는 생식시기에 이차성징이 발달하는데, 암컷은 산란관이 신장되고 수컷은 혼인색

과 추성이 나타난다(김과 강, 1993; 송과 권, 1995; 백과 송, 2006).

그러나 납자루아과에 대한 대부분의 연구들은 주로 성장, 숙주선택, 생식행동, 산란관의 신장, 생식소중량지수(GSI), 간중량지수(HSI), 생식세포 발달단계 등 내부생식형질과 생태에 초점이 맞추어져 있으며, 성적 특징들이 외부로 표현되는 외부생식형질에 대해서는 그 자료가 많지 않다(백 등, 2002; Mills and Reynolds, 2002; Kitamura, 2006).

본 연구는 줄납자루를 이용하여 외부생식형질의 정량화 가능성을 확인하고 이를 내부생식형질과 서로 비교함으로써, 추후 납자루아과 어류의 생식관련 연구를 수행하는데 있어 기초자료를 제공하고자 하였다.

\*교신저자: 이정식 Tel: 82-61-659-3172, Fax: 82-61-659-3172,  
E-mail: ljs@chonnam.ac.kr

## 재료 및 방법

### 1. 재료

본 연구에 이용된 줄납자루는 전장 5~10 cm의 성어로써 2005년 4월~2006년 3월까지 경기도 가평군 가평천에서 통발을 이용하여 채집하였다.

### 2. 방법

#### 1) 내부생식형질

산란관 및 혼인색 측정이 끝난 개체들은 해부하여 생식소 및 간을 적출하였다. 적출된 생식소 및 간은 0.001 g까지 무게를 측정 후 생식소중량지수 ( $GSI = \text{생식소 무게} \times 100 / \text{체중}$ ) 및 간중량지수 ( $HSI = \text{간 무게} \times 100 / \text{체중}$ )를 구하였다. 생식소 발달단계를 확인하기 위해 측정이 끝난 생식소를 Bouin's fluid에 고정하였고, 파라핀 절편법을 이용하여 4~6  $\mu\text{m}$  두께로 연속절편을 제작한 후 Mayer's hematoxylin-0.5% eosin (H-E) 비교염색을 실시하여 조직표본을 제작하였다. 생식소 발달단계는 Fig. 1과 2에 나타낸 바와 같이

Elorduy-Garay and Ramirez-Luna (1994)의 방법에 따라 암컷은 휴지기 (resting stage), 성장기 (growing stage), 성숙기 (mature stage), 완숙 및 방란기 (ripe and spawning stage)의 4단계로 구분하였으며, 수컷은 휴지기 (resting stage), 성장기 (growing stage), 성숙기 (mature stage), 완숙 및 방정기 (ripe and spent stage)의 4단계로 구분하였다.

#### 2) 외부생식형질

채집 즉시 전장 및 전중을 각각 0.1 mm, 0.1 g까지 측정하였고, 암컷은 정 등 (2004)의 방법을 이용하여 전체 산란관 길이 및 신장된 산란관의 길이를 측정하여 산란관지수 ( $OLI: \text{ovipositor length index} = \text{신장된 산란관 길이} \times 100 / \text{전체 산란관 길이}$ )를 조사하였다. 수컷은 추성 수를 조사하였으며, 색도표를 이용하여 등지느러미와 꼬리지느러미에 나타나는 혼인색을 측정 후 이를 혼인색지수 ( $NCI: \text{nuptial color index}$ )로 정량화 하였다. NCI는 매월 채집된 개체를 대상으로 혼인색 단계별 상수를 곱한 전체의 합을 전체 개체수로 나누었다. OLI와 NCI는 월별 평균값을 생식소 발달과 비교하였다. 혼인색은 Pantone® Formula Guide (Pantone, Inc., USA)를 이용하여 Orange~Purple까지 색의 혼

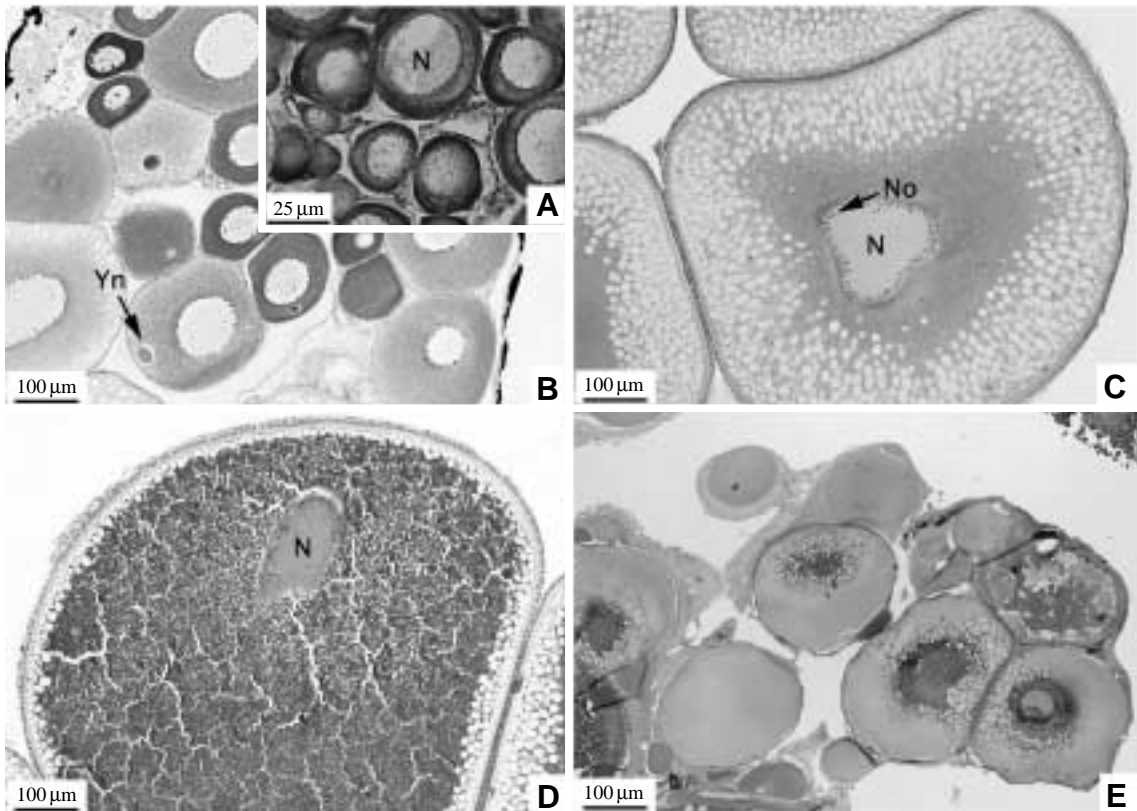


Fig. 1. Ovarian development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. A: Resting stage. Note the oogonia and previtellogenic oocytes. B: Growing stage. Note the homogeneous cytoplasm and yolk nucleus (Yn) of the initial vitellogenic oocyte. C: Mature stage. Note the numerous small yolk vesicle and eosinophilic cytoplasm. D: Ripe and spawning stage. Note the germinal vesicle breakdown and numerous eosinophilic yolk granules of the ripe oocyte. E: Section showing the degenerating oocytes and atretic follicles. N: nucleus, No: nucleolus.

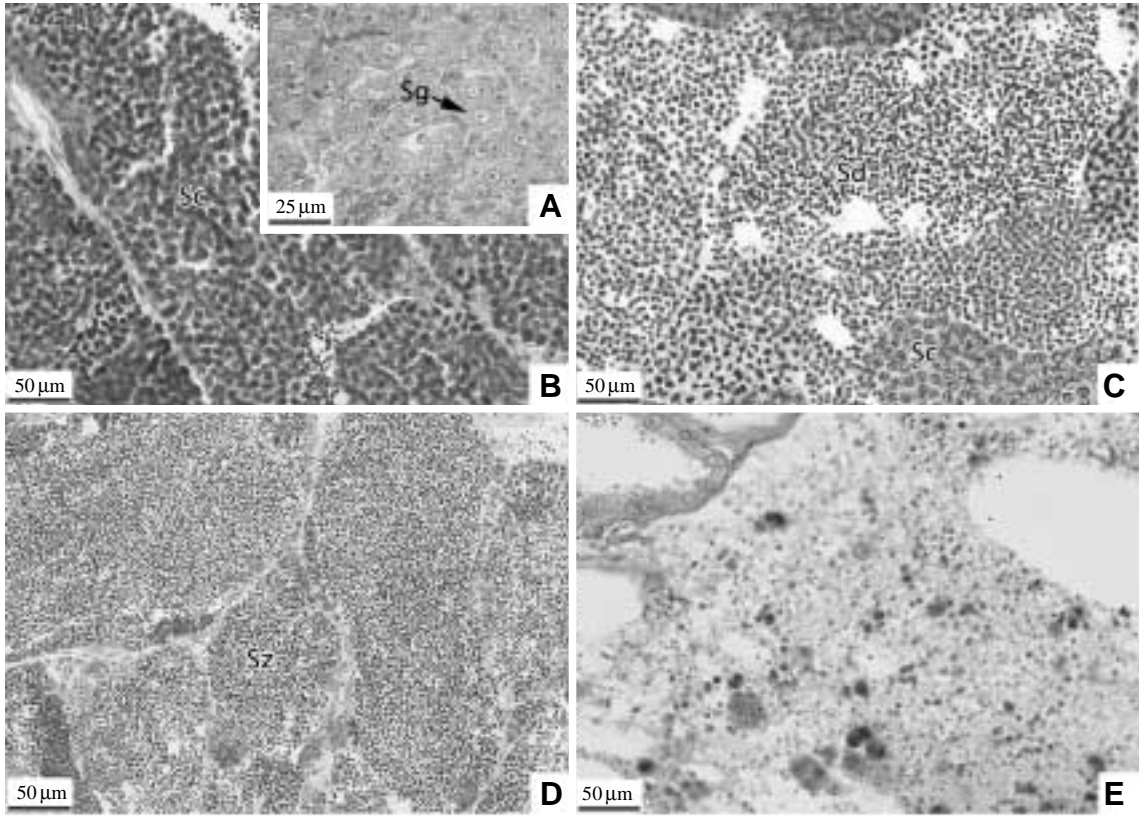


Fig. 2. Testicular development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. A: Resting stage. Note the numerous spermatogonia (Sg). B: Growing stage. Note the numerous spermatocytes (Sc). C: Mature stage. Note the numerous spermatids (Sd). D: Ripe and spent stage. Note the numerous basophilic spermatozoa (Sz). E: Section showing the degenerating germ cell.

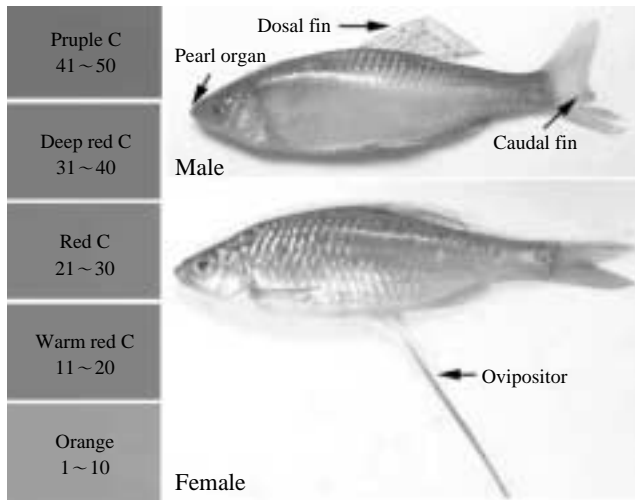


Fig. 3. Expression part of the secondary sexual character and Pantone number for nuptial color index (NCI) of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*.

합비율에 따라 세분화 하였으며, 가시광선의 파장을 고려하여 단파장에서 장파장의 순서로 상수를 부여하였다(Fig. 3).

또한 혼인색의 측정 후 가장 높은 빈도를 나타내는 색깔의 Pantone number를 ( )안에 표시하였다.

## 결 과

### 1. 내부생식형질

암컷의 내부생식형질 중 생식소중량지수(GSI)는 2월에 18.1로 가장 높은 값을 나타냈고, 그 후 점차 감소하다가 6월에서 8월 사이에 평균 1.63으로 가장 낮은 값을 나타냈으며, 9월부터 서서히 증가하기 시작하였다(Fig. 4). 간중량지수(HSI)는 2월에 2.81로 가장 높은 값을 나타냈고, 그 후 점차 감소하다가 8월에 0.79로 가장 낮은 값을 나타냈으며, 9월부터 서서히 증가하기 시작하였다(Fig. 5). 생식소 발달 단계의 월별 출현율은 성숙기 이상의 발달상이 3월에 95%, 4~5월에 100%를 보이고 있었고, 6월부터 휴지기의 조직상을 가진 개체들이 출현하기 시작하였으며, 8월부터 점차 발달하기 시작하였다(Fig. 6).

수컷의 내부생식형질 중 GSI는 2월에 5.48로 가장 높은 값을 나타냈고, 그 후 점차 감소하다가 8월에 1.63으로 가

장 낮은 값을 나타냈으며, 9월부터 서서히 증가하기 시작하였다(Fig. 4). HSI는 2월에 2.61로 가장 높은 값을 나타냈고, 그 후 점차 감소하다가 8월에 0.87로 가장 낮은 값을 나타냈으며, 9월부터 서서히 증가하기 시작하였다(Fig. 5). 생식소 발달단계의 월별 출현율은 성숙기 이상의 발달상이 3~5월에 100%를 보이고 있었고, 6월부터 휴지기의 조직상을 가진 개체들이 출현하였으며, 8월부터 점차 발달하기 시작하였다(Fig. 7).

2. 외부생식형질

출납자루 암컷의 외부생식형질인 산란관은 11월부터 93.8%의 개체에서 신장되기 시작하였고, 12월에서 5월까지 채집된 모든 개체가 신장되었으며(100%), 6월부터 22.22%

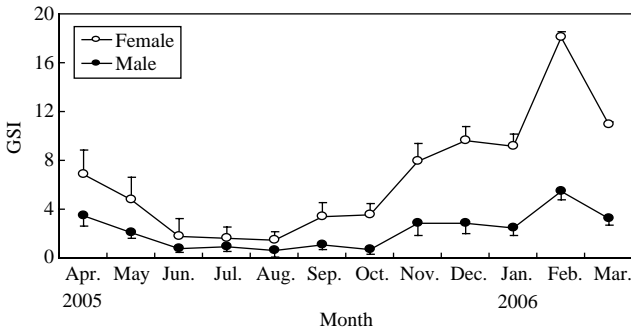


Fig. 4. Gonadosomatic index (GSI) of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

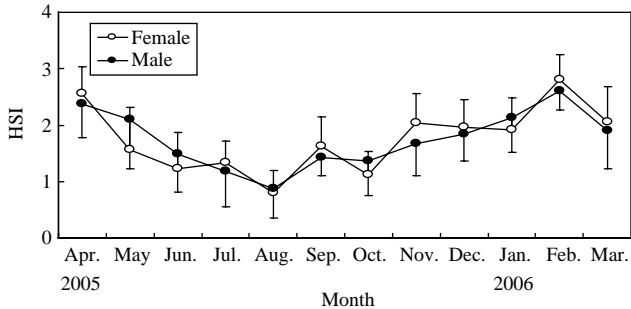


Fig. 5. Hepatosomatic index (HSI) of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

로 급격히 감소하였다. 그 후 7월에서 10월까지의 산란관이 신장된 개체들은 관찰되지 않았다(Table 1). 산란관지수(OLI)는 3~4월에 81.6~86.0으로 가장 높게 나타났으며, 그 후 점차 감소하다가 7월에서 10월 사이에 가장 낮은 값을 기록하였고(0), 11월부터 다시 증가하였다(Fig. 8). 생식소 발달에 따른 OLI의 변화를 관찰한 결과, 휴지기와 성장기에는 52.74~76.04의 범위를 보였으며, 성숙기와 완숙 및 방란기에는 6월의 낮은 값(18.72)을 제외하고 66.86~87.42의 범위를 보였다(Fig. 9).

수컷의 외부생식형질 가운데 추성은 11월부터 나타나기

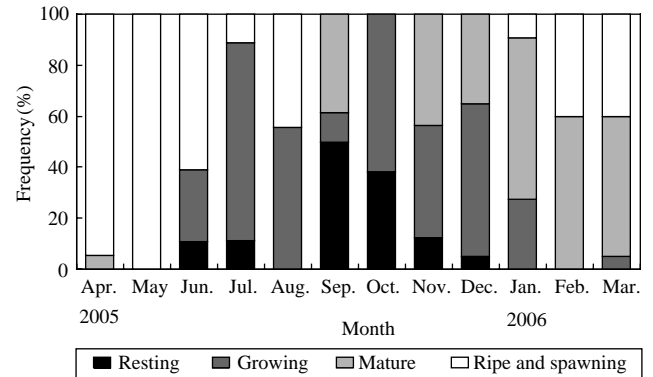


Fig. 6. Frequency of ovarian development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*.

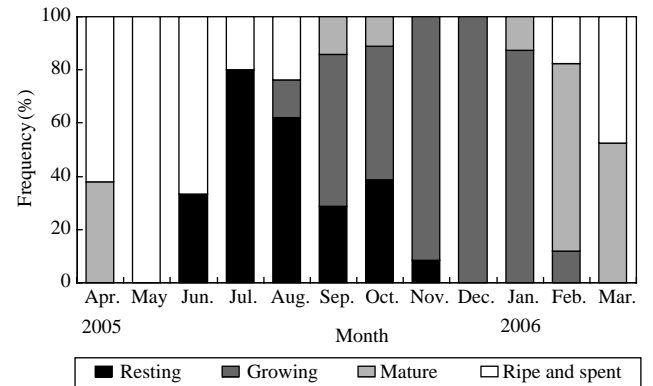


Fig. 7. Frequency of testicular development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*.

Table 1. Expression rate of the secondary sexual character of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae* (Unit: %)

		Apr. 2005	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan. 2006	Feb.	Mar.
Female	Ovipositor	100	100	22.22	-	-	-	-	93.8	100	100	100	100
	Pearl organ	95.2	100	36.4	-	-	-	-	91.7	94.7	93.8	100	100
Male	Nuptial color	Dorsal fin	100	100	-	-	-	-	87.5	94.7	93.8	100	100
		Caudal fin	100	100	-	-	-	-	91.7	94.7	87.5	100	100

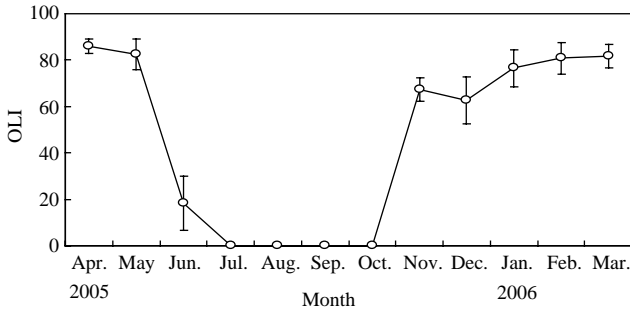


Fig. 8. Ovipositor length index (OLI) of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

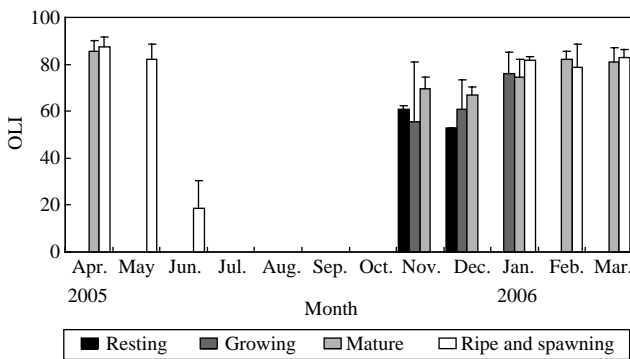


Fig. 9. Ovipositor length index (OLI) according to ovarian development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

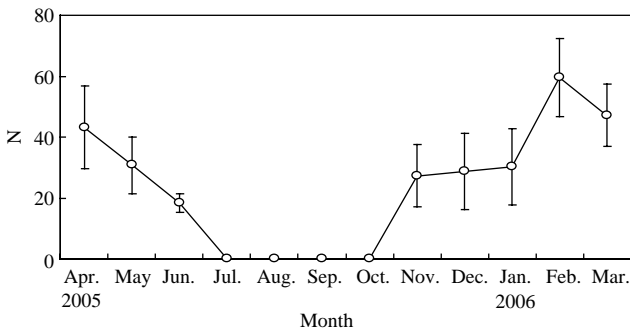


Fig. 10. Pearl organ number (N) of the male striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

시작하여 2월에서 5월까지 95% 이상의 개체들에서 관찰되었다 (Table 1). 추성 수는 2~4월에 43.1~59.6 (최대: 2월, 59.6)으로 가장 높은 범위를 보이고 있었고, 5월부터 점차 감소하다가 11월부터 증가하기 시작하였다 (Fig. 10). 생식소 발달에 따른 추성 수의 변화는 휴지기과 성장기에는 24.5~29.5의 범위를 보였으며, 성숙기와 완숙 및 방정기에는 5월과 6월의 낮은 값(29.8, 17.5)을 제외하고 32~61.17

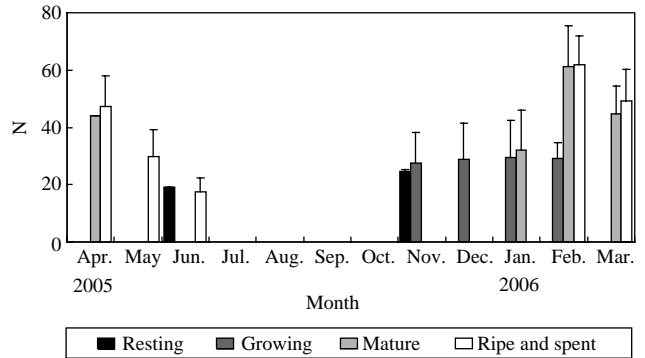


Fig. 11. Pearl organ number (N) according to testicular development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

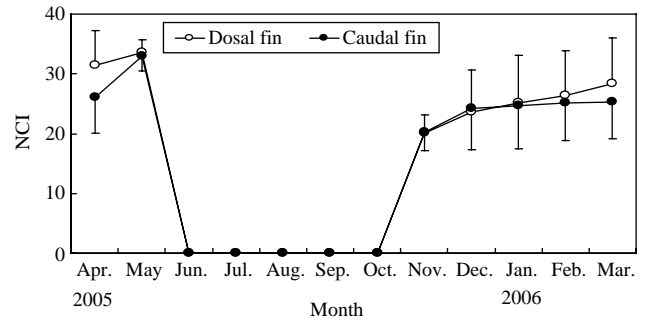


Fig. 12. Nuptial color index (dorsal fin and caudal fin) of the male striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

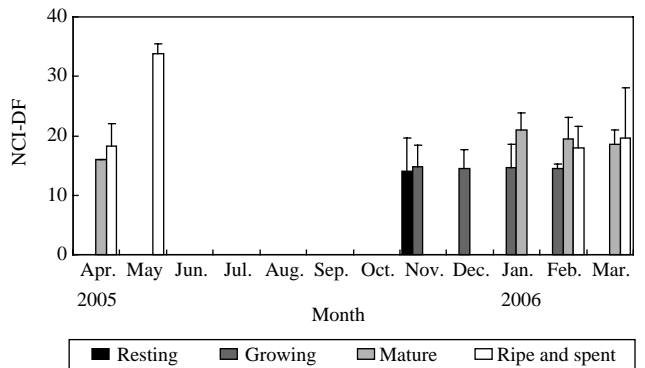


Fig. 13. Nuptial color index of dorsal fin (NCI-DF) according to testicular development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

의 범위를 보였다 (Fig. 11).

수컷에서 혼인색의 변화는 등지느러미와 꼬리지느러미에서 가장 뚜렷하였다. 등지느러미의 혼인색은 11월부터 나타나기 시작하여 2월에서 5월 사이에 95% 이상의 개체들에서 발현되었다 (Table 1). 등지느러미의 혼인색지수 (NCI)는

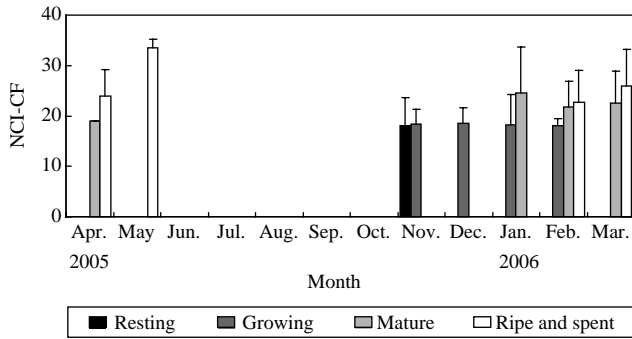


Fig. 14. Nuptial color index of caudal fin (NCI-CF) according to testicular development stage of the striped bitterling, *Acheilognathus yamatsutae*. Vertical bar: SD.

2~5월에 26.4~33.6(최대: 5월, 33.6)으로 가장 높은 범위를 보이는 가운데, 6월부터 10월 사이에 가장 낮은 값이 관찰되었고(0), 11월부터 다시 증가하기 시작하였다(Fig. 12). 2~5월에 등지느러미에서 주로 발현되는 혼인색은 2월에는 오렌지색(172C), 3월과 4월에는 오렌지색과 붉은색이 혼합된 분홍색(170C) 그리고 5월에는 붉은색(197C)이 나타났으며, 갈수록 오렌지색에서 적색으로 변화하였다. 생식소 발달에 따른 등지느러미의 NCI는 휴지기와 성장기에는 14~14.62의 범위를 보였으며, 성숙기와 완숙 및 방정기에는 16~33.8의 범위를 보였다(Fig. 13). 꼬리지느러미의 혼인색은 11월부터 나타나기 시작했으며, 2월에서 4월 사이에 95% 이상의 개체들에서 발현되었다(Table 1). 꼬리지느러미의 NCI는 2~5월에 25.2~33.0(최대: 5월, 33.0)으로 가장 높은 범위를 보였으며, 6월부터 10월 사이에 가장 낮은 값이 관찰되었고(0), 11월부터 다시 증가하기 시작하였다(Fig. 12). 2~5월에 꼬리지느러미에 주로 발현되는 혼인색은 2월에는 분홍색(172C), 3월과 4월에는 오렌지색과 붉은색이 혼합된 다홍색(178C) 그리고 5월에는 붉은색(197C)이 나타났으며, 갈수록 오렌지색에서 붉은색으로 변화하였다. 생식소 발달에 따른 꼬리지느러미 NCI의 변화는 휴지기와 성장기에는 18~18.56의 범위를 보였으며, 성숙기와 완숙 및 방정기에는 19~33.5의 범위를 보였다(Fig. 14).

### 고찰

일반적으로 어류의 성 성숙을 판별하기 위해선 GSI나 HSI의 변화 또는 생식소의 조직학적 관찰에 의한 생식소 발달단계 확인 등의 내부생식형질(송과 권, 1989; Ntiba and Jaccarini, 1990; Maise et al., 1991; 백 등, 2003)과 그 자료가 많지는 않지만, 특정부위에 나타나는 체색의 변화 및 이차성징 발현 등의 외부생식형질이 주로 이용되며, 이러한

내부생식형질과 외부생식형질을 동시에 이용할 수 있다면 어류의 생식에 관한 정보를 파악하는데 효율성을 높일 수 있을 것으로 생각된다.

어류의 성 성숙을 판별할 수 있는 내부생식형질 중 GSI는 pike, *Esox lucius* (Treasurer, 1990), trout, *Salmo trutta* (Maise et al., 1991) 그리고 쭈굴감펍, *Scorpaena miostoma* (이 등, 1997) 등의 보고들에서 알 수 있듯이 수컷에 비해 암컷이 최고 5배 이상 높은 것으로 알려져 있으며, 성숙시기에 도달할수록 그 수치가 높아진다. GSI와 밀접하게 변화하는 HSI는 노래미, *Hexagrammos agrammus* (정과 김, 1994), 망상어, *Ditrema temmincki* (이 등, 1995) 그리고 칼납자루, *Acheilognathus koreensis* (정 등, 2004) 등과 같이 일부를 제외하고 대부분 GSI와 유사하게 변화한다. 또한 일반적으로 온대지역에 서식하는 담수어류의 경우 GSI 및 HSI는 남지리, *Acheilognathus rhombea* (Shimizu et al., 1985), 각시붕어, *Rhodeus uyekii* (안, 1995) 그리고 칼납자루, *Acheilognathus koreensis* (정 등, 2004) 등과 같이 대부분의 어류들이 1년에 1회의 정점을 가지며, 산란시기에는 다회산란을 한다.

본 연구에서 줄납자루 암컷과 수컷 모두 GSI는 2월에 1번의 정점을 나타내고 있었고, 8월에 최저점을 기록하고 있었다. HSI 역시 암컷과 수컷 모두 2월에 1회의 정점을 보여주고 있었으며, 8월에 가장 낮아 기존에 보고된 일반적인 담수어류들과 동일한 양상을 보여주고 있었다.

생식소 발달단계를 분석한 결과 줄납자루 암컷과 수컷 모두 2월부터 5월 사이에 성숙기 이상의 발달단계를 가진 개체들이 대부분을 차지하고 있었으며, 특히 5월에 전 개체들이 완숙 및 방란/방정기의 발달상을 보여주고 있었다. 6월부터 8월 사이에는 일부 개체들을 제외하고 대부분의 개체들이 휴지기와 성장기의 조직상들을 보여주고 있었고, 9월부터 생식소가 서서히 성숙하였다.

외부생식형질 중 암컷의 산란관은 각시붕어의 경우 GSI가 높아지거나 생식소가 성숙할수록 산란관의 길이 또한 길게 신장되었고 (안, 1995), 묵납자루, *Acheilognathus signifer*의 경우에도 GSI가 최고점에 이르는 5월과 생식소의 성숙도가 완숙 및 방란/방정기에 이르는 5월에 산란관 역시 최고로 신장되었으며, GSI가 감소되거나 방란/방정이 시작되고 난 후 산란관 역시 축소되는 변화를 보여주고 있다 (백 등, 2003). 이와 같은 변화들에 비추어 볼 때 산란관은 GSI 및 생식소 발달 등과 같은 내부생식형질에 맞추어 일정한 변화를 가진다고 볼 수 있다. 또한 환경오염으로 인한 암컷 mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*의 뒷지느러미 신장(Howell et al., 1980) 및 PCBs에 노출된 칼납자루에서 산란관지수와 GSI의 동일한 성향(정 등, 2004) 등에서 볼 수 있듯이 산란관은 외부 오염물질에도 반응을 나타낸다.

본 연구에서도 주 산란시기인 3월에서 5월 사이에 GSI, HSI 및 생식소의 성숙과 동시에 산란관 신장의 발현을 뿐만 아니라 산란관지수 역시 최고점을 기록하였고, 비 산란기에 발현을 및 산란관지수가 낮은 점을 보아 기존 다른 어류들에서의 보고들과 마찬가지로 성숙 정도에 따라 일정한 변화 양상을 가진다고 볼 수 있다. 또한 휴지기 및 성장기와 성숙기 이상의 발달단계에 따른 산란관지수의 변화 역시 유사한 경향을 보이고 있었다.

수컷의 외부생식형질 중 체색의 변화나 이차성징의 발현 등을 통해 어류의 성숙 및 산란시기를 알 수 있는 예들은 망상어, *Ditrema temmincki* 수컷의 경우 정소가 발달함에 따라 뒷지느러미 연조 길이가 차츰 신장되어 교미시기에 최고조에 이르며 교미 후 정소가 퇴화함에 따라 점차 축소된다(이 등, 1996). 주둥치, *Leiognathus nuchalis*의 경우에는 노란색 가슴반점이 소실될수록 성숙 및 완숙시기에 근접하고(이와 허, 2000), PCBs에 노출된 칼납자루에서 GSI와 혼인색지수의 감소(정 등, 2004) 등에서 알 수 있듯이 암컷의 산란관과 마찬가지로 일정한 산란시기가 되면 성적 특징들이 외부로 표현되어 내부생식형질과 동일한 양상을 가진다.

본 연구중인 줄납자루 수컷의 추성 수, 등지느러미 및 꼬리지느러미의 혼인색은 암컷의 산란관 신장 시기와 비슷한 시점에 최고의 발현율을 기록하였다. 등지느러미와 꼬리지느러미의 혼인색지수 역시 3월에서 5월 사이에 최고점을 기록하였고, 비 산란기에는 최저점을 기록하여, 성숙 여부에 따라 일정한 변화를 나타내고 있었다. 또한 GSI, HSI 및 생식소의 성숙단계 등 내부생식형질과 동일한 성향을 보여주고 있음을 볼 때 암컷과 수컷의 외부생식형질은 모두 일정한 주기의 변화양상을 보여주고 있는 것으로 확인되었다. 생식소 발달에 따른 외부생식형질의 변화 역시 휴지기 및 성장기와 성숙기 이상의 단계로 구분해 볼 때 일정한 변화를 보여주고 있었다.

이와 같은 결과에서 줄납자루의 GSI, HSI 및 생식소 발달 단계 등의 내부생식형질과 산란관지수, 추성 수, 등지느러미 및 꼬리지느러미의 혼인색지수 등의 외부생식형질은 그 자료들이 동일한 변화를 보여주고 있으며, 추후 생식관련 연구를 수행하는데 있어 보다 나은 자료를 제공할 수 있을 것으로 판단된다.

## 요 약

줄납자루를 이용한 외부생식형질의 정량화 가능성을 통하여 이를 어류의 생식관련 연구에 적용할 수 있는지 여부를 확인하기 위해 내부생식형질과 비교하였다. 줄납자루의 내부생식형질은 GSI, HSI 및 생식소 발달단계를 이용하였

으며, 외부생식형질은 암컷의 경우 산란관의 발현 및 산란관지수의 변화, 수컷의 경우 추성의 발현 및 수의 변화 그리고 꼬리지느러미와 등지느러미에 나타나는 혼인색의 발현 및 혼인색지수의 변화를 이용하였다. GSI와 HSI는 암컷과 수컷 모두 2월에 가장 높은 값을 나타냈으며, 생식소 발달단계는 암컷과 수컷 모두 2월에서 5월 사이에 완숙 및 방란·방정기의 조직상을 가진 개체들이 대부분을 차지하고 있었다. 산란관은 12월~5월 사이에 전 개체에서 신장되었으며, 산란관지수는 3월~4월 사이에 가장 높은 값을 나타냈다. 추성, 등지느러미 및 꼬리지느러미의 혼인색 발현 및 각 지수들은 2월~5월(꼬리지느러미의 경우 2월~4월) 사이에 가장 높은 발현율과 값을 나타냈다. 이와 같은 결과들은 암컷과 수컷 모두 내부 및 외부생식형질이 동일한 변화를 보여주고 있는 것으로써, 추후 생식관련 연구를 수행하는 데 있어 보다 나은 자료를 제공할 것으로 생각된다.

## 사 사

본 연구는 환경부의 “차세대핵심환경기술개발사업 (Eco-technopia 21 project)”으로 지원받은 과제입니다.

## 인 용 문 헌

김익수 · 강연중. 1993. 원색한국어류도감. 아카데미서적, 서울, 477pp.

백현민 · 송호복 · 권오길. 2002. 홍천강 상류에 서식하는 묵납자루, *Acheilognathus signifer*의 연령과 성장. 한국어류학회지, 14: 254-261.

백현민 · 송호복 · 권오길. 2003. 홍천강 상류에 서식하는 묵납자루, *Acheilognathus signifer*의 성 성숙과 생식주기. 한국어류학회지, 15: 278-288.

백현민 · 송호복. 2006. 묵납자루, *Acheilognathus signifer* (Cyprinidae: Acheilognathinae)의 성적 이형과 이차 성징. 한국어류학회지, 18: 141-147.

송호복 · 권오길. 1989. 의암호에 서식하는 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae* Mori의 산란 및 발생 특성에 관한 연구. 한국어류학회지, 22: 51-70.

송호복 · 권오길. 1995. 줄납자루, *Acheilognathus yamatsutae* Mori (Cyprinidae)의 산란 조건. 한국어류학회지, 7: 18-24.

안철민. 1995. 각시붕어, *Rhodeus uyekii*의 생식주기. 한국어류학회지, 7: 33-42.

이정식 · 강주찬 · 허성희. 1997. 쭈굴감펍, *Scorpaena miostoma*의 생식소 구조 및 생식주기. 한국수산학회지, 30: 627-633.

이정식 · 안철민 · 진 평. 1995. 태생 경골어류 망상어, *Ditrema temmincki*의 성 성숙. 한국어류학회지, 7: 150-159.

이정식 · 안철민 · 진 평. 1996. 태생 경골어류, 망상어, *Ditrema temmincki*의 교미 및 체내 자어의 발달. 한국수산학회지,

- 29: 26-34.
- 이정식 · 허성희. 2000. 주둥치, *Leiognathus nuchalis*의 생식생물학적 연구. 한국어류학회지, 12: 192-202.
- 정선영 · 진영국 · 이정식. 2004. 칼납자루, *Acheilognathus koreensis*의 생식에 미치는 polychlorinated bisphenyls (PCBs)의 영향. 환경생물, 22: 159-166.
- 정의영 · 김성연. 1994. 노래미, *Hexagrammos agrammus* (Temminck et Schlegel)의 성 성숙과 산란. 한국어류학회지, 6: 222-236.
- Aldridge, D.C. 1999. Development of European bitterling in the gills of freshwater mussels. J. Fish Biol., 54: 138-151.
- Elorduy-Garay, J.F. and S. Ramirez-Luna. 1994. Gonadal development and spawning of female ocean whitefish, *Caulolatilus princeps* (Pisces: Branchiostegidae) in the Bay of La Paz, B.C.S., Mexico. J. Fish Biol., 44: 553-566.
- Howell, W.M., D.A. Black and S.A. Bortone. 1980. Abnormal expression of secondary sex characters in a population of mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*: evidence for environmentally induced masculinization. Copeia, 4: 676-681.
- Kitamura, J. 2006. Seasonal change in the spatial utilization of host mussels in relation to ovipositor length by female rosy bitterling *Rhodeus ocellatus kurumeus*. J. Fish Biol., 68: 594-607.
- Maisse, G., B. Mourot, B. Breton, A. Fostier, O. Marcuzzi, P.Y. Le Bail, J.L. Bagliniere and A. Richard. 1991. Sexual maturity in sea trout, *Salmo trutta* L., running up the river Calonne (Normandy, France) at the 'finnock' stage. J. Fish Biol., 39: 705-715.
- Mills, S.C. and J.D. Reynolds. 2002. Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus* spawning in freshwater mussels and consequences for offspring survival. Anim. Behav., 63: 1029-1036.
- Ntiba, M.J. and V. Jaccarini. 1990. Gonad maturation and spawning times of *Siganus sutor* off the Kenya coast: evidence for definite spawning seasons in a tropical fish. J. Fish Biol., 37: 315-325.
- Shimizu, A., K. Aida and I. Hanyu. 1985. Endocrine profiles during the short reproductive cycle of an autumn-spawning bitterling, *Acheilognathus rhombea*. Gen. Comp. Endocrinol., 60: 361-371.
- Smith, C., M. Reichard, P. Jurajda and M. Przybylski. 2004. The reproductive ecology of European bitterling, *Rhodeus sericeus*. J. Zool. Lond., 262: 107-124.
- Treasurer, J.W. 1990. The annual reproductive cycle of pike, *Esox lucius* L., in two Scottish lakes. J. Fish Biol., 36: 29-46.
- Zale, A.V. and R. Neves. 1982. Fish host of four species of lampshell mussels (Molluca: Unionidae) in Big Moccasin Creek, Virginia. Can. J. Zool., 60: 2535-2542.