

# 베스테르 철갑상어 치어 성전환을 위한 17 $\alpha$ -methyltestosterone과 estradiol-17 $\beta$ 경구투여 효과

권오남\*, 아다찌신지<sup>1</sup>

강릉원주대학교 해양생물연구교육센터, <sup>1</sup>북해도대학 대학원수산과학연구원

## Effects of Oral-Administered 17 $\alpha$ -Methyltestosterone and Estradiol-17 $\beta$ for Sex Reversal of Hybrid Sturgeon, Bester Juvenile

O-Nam Kwon\* and Shinji Adachi

Marine Biology Center for Research & Education,

Gangneung-Wonju National University, Gangneung 210-702, Korea

<sup>1</sup>Division of Marine Biosciences, Graduate School of Fisheries Science,  
Hokkaido University, 041-8611, Japan

The purpose of this study was to examine the effects of oral-administered sex hormone for hybrid sturgeon, bester juvenile. The bester juveniles (2 months after hatching) were received a diet containing various doses of 17 $\alpha$ -methyltestosterone (MT) or estradiol-17 $\beta$  (E<sub>2</sub>) for 6 months. Somatic growth of bester sturgeon juvenile did not show significant differences between experimental and control groups (27.9-30.5 cm; 125.1-161.7 g), although survival percentages showed a decreasing tendency in MT-treated animals. By histological examination, germ cells were recorded as smooth type in MT-treated fish and uneven type of germinal epithelium in E<sub>2</sub>-treated animals. Their sex ratios were 5:4:1 (male: female: undifferentiation) in control and low dose of MT-treated fish (1 mg/kg), and 9:1:0 in fish treated with high dose of MT (10 mg/kg), whereas the ratios were reversed by both low and high doses of E<sub>2</sub> treatment, recorded as 2:8:0. Gonadal areas were not significantly differed in all trials (424,600.4 - 1,039,656.3 $\mu$ m<sup>2</sup>). Total number of germ cells, number of germ cells per gonadal areas and number of germ cells per area were significantly higher to 144.7-148.7 cells/section, 374.0-408.5 cells/mm<sup>2</sup> and 1,599.5-1,670.9 cells/mm<sup>2</sup> in E<sub>2</sub> treatment than those of others (30.4-63.9 cells/section, 148.4-226.9 cells/mm<sup>2</sup> and 850.0-1,050.6 cells/mm<sup>2</sup>), respectively. And somatic growth according to their gender was not significantly differed between male and female.

Key words: Hybrid sturgeon, Gonad, Germ cell, Sex reversal, Hormone treatment, Bester

### 서 론

척추동물의 성은 수정 시 정자가 가지고 있는 성염색체에 의해 주로 결정이 난다. 양서류에서는 수정 후 부화과정에서 환경적인 원인으로 인해 외형적인 성이 정해지지만, 어류의 경우 부화 후 일정기간 경과 후 결정 된다. 즉, 이들의 성은 정자의 성염색체에 의한 결정보다는 부화 후 주위 환경의 변화에 의한 것이라고 할 수 있다 (Francis, 1992). 이 환경 변화는 특히, 수온에 의해 영향을 받는데 P450arom (aromatase, EC 1.14.14.1)에 의해 여성호르몬인 testosterone이 자성호르몬인 estradiol로 전환되는 호르몬 대사상의 특징을 보인다 (Uchida et al., 2004; Komatsu et al., 2006). 그렇지만 효소 특이성에 의해 aromatase는 적정 활성 온도범위를 벗어나서는 실패하여 estradiol로의 전환이 이루어 지지 않는다 (Uchida et al., 2004). 반대로 일정 온도 범위에 노출되어 있는 어류는 testosterone에 의해 수컷으로 되기도 하지만, aromatase

의 역할로 estradiol에 의해 암컷으로 되기도 한다 (Komatsu et al., 2006). 결국 어류의 성전환은 환경 즉, 수온에 의해 변화 하는 체내 호르몬 대사산물의 정도에 의해 결정이 된다고 할 수 있다.

철갑상어는 고대어로 세계 4대 진미의 하나인 캐비어로 유명하다. 전 세계적으로 2과 6속 31종이 서식하며, 현재 국내 여러 종류의 철갑상어가 중국, 러시아 등지에서 도입되어 종묘생산 되고 있다. 국내 철갑상어 산업은 고급식재료로 인식 되고 있는 캐비어 생산과 횡감을 목적으로 주로 사육되고 있다. 암수의 성장 차이는 아직까지 정확하게 밝혀지지 않았지만, 이들 성에 의한 성장 차이는 성장기에 있는 개체들에서는 없는 것으로 조사되었다 (Omoto et al., 2002a). 하지만 횡감으로 소비되는 개체가 암컷이라면 국내 고급 캐비어 생산을 목적으로 하는 일부 양식장에서는 매우 비효율적인 생산 전략이라 할 수 있다.

철갑상어는 현재까지 미성어의 생식소 절개법을 이용하여 암수선별을 하였다. 이 방법은 조직학적인 소견이 필요한 것

\*Corresponding author: onamkwon@yahoo.com

이며, 개체의 성숙속 정도에 따라 판별이 힘든 경우가 많다. 결국 식용과 캐비어 제작의 두 가지 목적을 두고 철갑상어 사육을 한다면 보다 빠른 개체들을 선별하던가 캐비어를 만들 수 있는 암컷의 생산이 필요한 것이다. 전자의 경우 아직 암수의 성장차이에 대한 결과가 부족한 현실에서 좀 더 사육 실험이 필요하리라 생각하지만, 암컷의 생산은 국내외적으로 다양한 어류의 성전환에 관한 연구결과들이 많기 때문에 이를 참고하여 디자인해 볼 필요가 있다.

따라서 본 연구에서는 종묘생산 이후 원하는 성을 가진 개체들의 집단을 얻기 위해 음성, 자성 호르몬 처리의 효과를 살펴보고, 암수 집단을 의도적으로 생산하는 기술을 정립하고, 장기적으로 친어로의 성장 후 인위적인 성전환 개체의 번식학적 변화를 확인하기 위한 기초 자료를 확보하는데 그 목적이 있다.

## 재료 및 방법

### 철갑상어 사육

실험에 사용된 철갑상어 치어는 일본 이바라키현 (주)후지킹에서 부화 사육하여 부화 후 2개월 되는 개체들을 분양받은 것이다 (Fig. 1). 실험은 일본 북해도대학 북방생물권필드과학센터 나나에담수실험소에서 실시하였다. 1 ton 수조에서 유수식으로 사육하였다. 수조 당 50마리의 치어를 5개 수조에 각각 수용시키고 자동먹이공급기를 설치하였다. 먹이는 송어용 사료를 공급해주었으며 사육수는  $19\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 의 지하수를 사용하였다. 호르몬 처리는 알코올에 녹인 17 $\alpha$ -methyltestosterone (MT)과 estradiol-17 $\beta$  (E<sub>2</sub>)를 분무기를 이용하여 송어사료 kg 당 1 mg과 10 mg이 되도록 코팅한 후 사용하였다. 호르몬 처리된 먹이는 자동먹이공급기를 이용하여 일일 어체 중량 2%정도를 공급하였으며, 각 수조의 총 공급사료량을 동일하게 조절하였다.

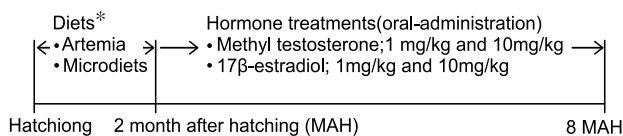


Fig. 1. The Schematic design on the experiment. " \* " , Artemia was supplied to sturgeon larvae and juvenile on just hatching, and microdiets used the diets for rainbow trout manufactured by nisseimarukou Ltd. Co.

### 조직학적 관찰 및 생식세포 계수

각 수조별 10마리 철갑상어 치어의 생식소는 복개 후 생식소 조직 관찰을 위하여 Bouin 용액에 실험 시작과 종료 시에 고정하였고, 5  $\mu\text{m}$ 로 200~400 장의 절편을 준비하여 임의의 4장의 절편을 haematoxylin과 eosin 염색법을 통한 표준조직관찰법을 실시하였다. 입체현미경의 20배율에서 생식소 전체를 관찰하여 생식소 전체 면적과 생식세포 분포부위 면적을 구하였으며, 생식 상피 (germinal epithelium)의 모양 관찰을 통해

완만한 타입 (smooth type)과 굴곡이 있는 타입 (uneven type)으로 구분하여 Omoto et al. (2001, 2002a)의 방법으로 암수를 구분하였다. 또한 동일 절편을 광학현미경의 200배율에서 생식소 절편 당 생식세포 총수, 생식소 전체 면적 당 생식세포 수 그리고 생식세포 분포 부위 면적 당 생식세포 수를 계수하였다.

### 통계처리

각 생식소 면적, 생식소 절편 당 총 생식세포 수, 생식소 면적 당 생식세포 수 그리고 생식세포 분포부위 면적 당 생식세포 수는 one-way ANOVA test를 실시하고 Duncan (1955)의 다중검정으로 처리, 평균 간의 유의성을 SPSS 프로그램(ver. 14.0)을 이용하여 분석하였다.

## 결 과

베스테르 철갑상어 부화 후 2개월의 개체들을 6개월간 성호르몬 처리 후 성장과 생존율은 Table 1에 나타내었다. 처리 개시 시에 50마리의 개체들은 대조구에서 84%, MT 처리구들에서 1 mg/kg 처리구와 10 mg/kg 처리구에서 각각 76%와 82%의 생존율을 나타내었다. 그리고 E<sub>2</sub> 1 mg/kg과 10 mg/kg 처리구에서 74%와 69%의 생존율을 나타내었다. 처리 개시 시에 베스테르 치어들은  $9.3\pm 1.18$  cm,  $3.2\pm 0.62$  g이었다. 그리고 6개월 호르몬 처리 후에는 가랑이체장과 체중이 MT 처리구에서  $27.9\pm 2.09$  cm와  $125.1\pm 28.40$  g으로 가장 낮은 수치를 보였다. 하지만 모든 처리구에서  $27.9\sim 30.5$  cm와  $125.1\sim 161.7$  g으로 유의적인 차이를 보이지 않았다 ( $P < 0.05$ ).

Table 1. Growth and survival rates of each fish group in the experiment

Sex hormone treatment (mg/kg diets)	No. of fish examined	Growth			Survival (%)
		Initial length(cm)/ Weight(g)	Folk Length (cm)	Final Weight (g)	
Control	50	$9.3\pm 1.18$	$30.1\pm 2.48$	$161.7\pm 33.28$	84
MT	50		$27.9\pm 2.09$	$125.1\pm 28.40$	76
	10		$30.4\pm 2.09$	$146.0\pm 29.01$	80
E <sub>2</sub>	1	$3.2\pm 0.62$	$30.5\pm 3.13$	$159.5\pm 51.66$	74
	10		$30.0\pm 3.14$	$152.8\pm 50.70$	68

$18^{\circ}\text{C}$ 에서 부화 후 2개월간 사육된 베스테르 철갑상어의 생식세포와 부화 후 8개월까지 성호르몬 처리에 의해 각각 음성과 자성 생식소의 특징을 보이는 개체의 생식소는 Fig. 2와 3에 나타내었다. 부화 후 2개월의 생식소는 생식세포 용기가 생식소의 형태를 갖추기 시작하였으며 (Fig. 2A), 체세포에 둘러싸인 생식세포를 확인할 수 있다 (Fig. 2B와 C). 호르몬 처리 6개월 후의 생식소는 생식상피가 맛뭉어져 수컷 생식소로 발달되는 Fig. 3 A와 C, 그리고 생식상피에 많은 굴곡이 관찰되어 암컷 생식소로 발달되는 Fig. 3 B와 D로 나누어서 볼 수 있다. 아직까지 생식세포의 분화는 이루어지지 않아 Fig 3의 A, B의 생식상피의 차이와 같이 C와 D의 생식세포는 아직 분화되지 않았다.

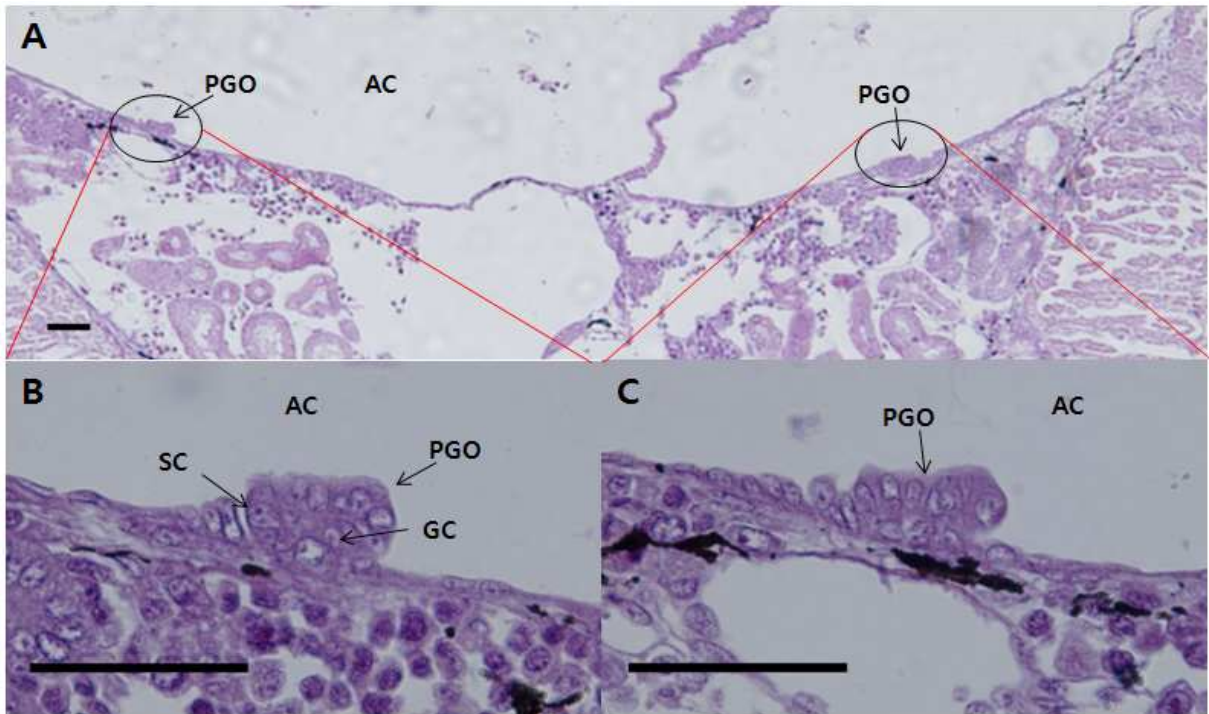


Fig. 2. Representative cross section of germ cells of hybrid sturgeon (bester), *Huso huso* ♀ × *Acipenser rthenus* ♂ cultured during 2 month after hatching at 18°C (bar = 50 μm). B and C were photography magnified A; PGO, primordial gonad; AC, abdominal cavity; SC, somatic cell; GC, germ cell.

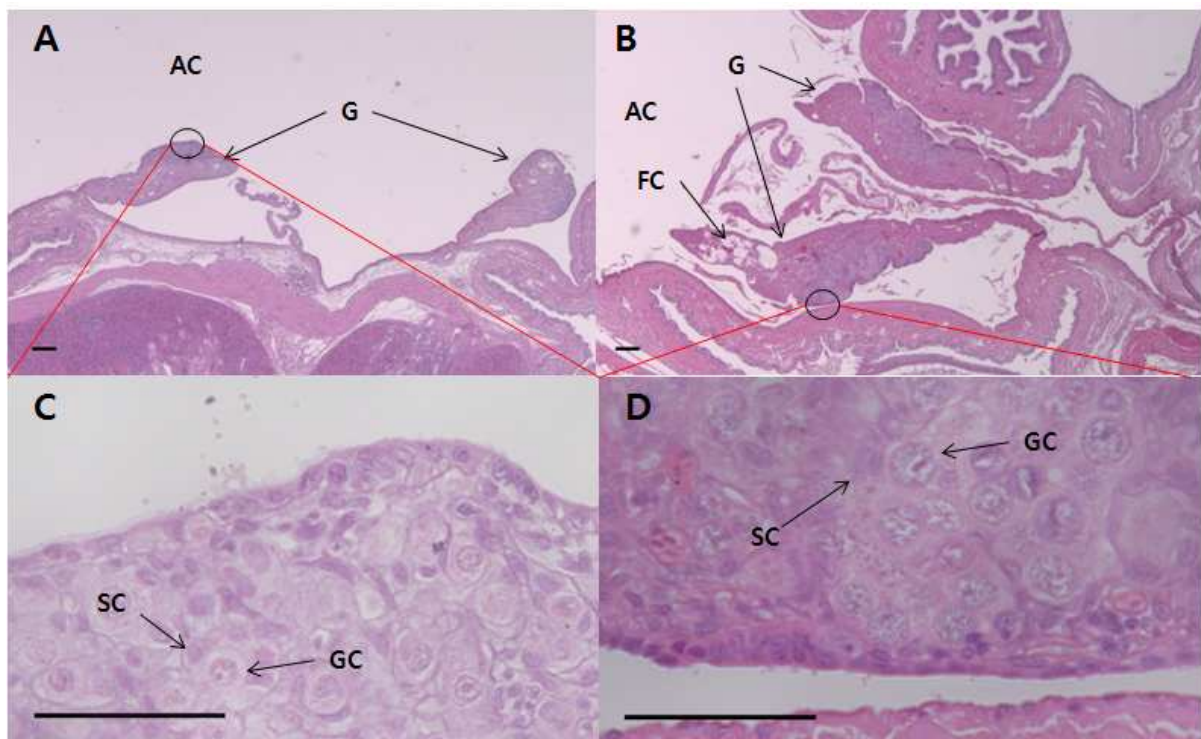


Fig. 3. Representative cross section of germ cells and germinal epitheliums (A and C, male type; B and D, female type) of hybrid sturgeon (bester), *Huso huso* ♀ × *Acipenser rthenus* ♂ cultured during 8 month after hatching at 18°C (bar = 50 μm). C and D were photography magnified A and B, respectively. G, gonad; AC, abdominal cavity; FC, fat cell; SC, somatic cell; GC, germ cell.

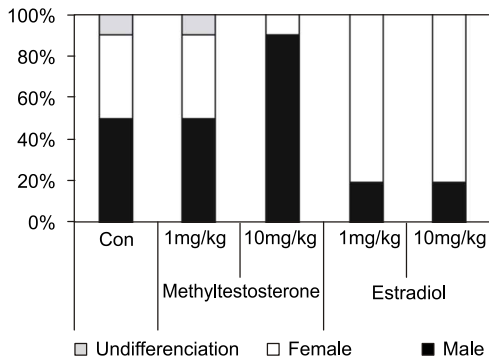


Fig. 4. Sex ratio at 6 months after hormone treatment in the experiment (n= 10).

6개월 동안 성호르몬 처리 후의 성비는 Fig. 4에 나타내었다. 대조구에서 male 50%, female 40% 그리고 미분류개체가 10%로 조사되었다. MT 1 mg/kg 처리구에서는 대조구와 같은 수치를 보여 호르몬 투여의 효과는 없었다. 그러나 MT 10 mg/kg 처리구에서는 female의 비율이 10%로 줄었으며 male의 비율이 90%로 증가하였다. E<sub>2</sub> 처리구에서는 1 mg/kg 처리구에서 10 mg/kg 처리구와 동일한 male 20%와 female 80%로 조사되었으며, 미분류 개체는 없었다.

성호르몬 처리 후 6개월째의 베스트레 철갑상어의 생식소 면적, 절편 당 생식세포 총수, 생식소 면적 당 생식세포 수 및 생식세포 면적 당 생식세포 수는 Fig. 5에 나타내었다. 생식소 면적은 424,600.4~1,039,656.3  $\mu\text{m}^2$ 으로 호르몬 처리에 따

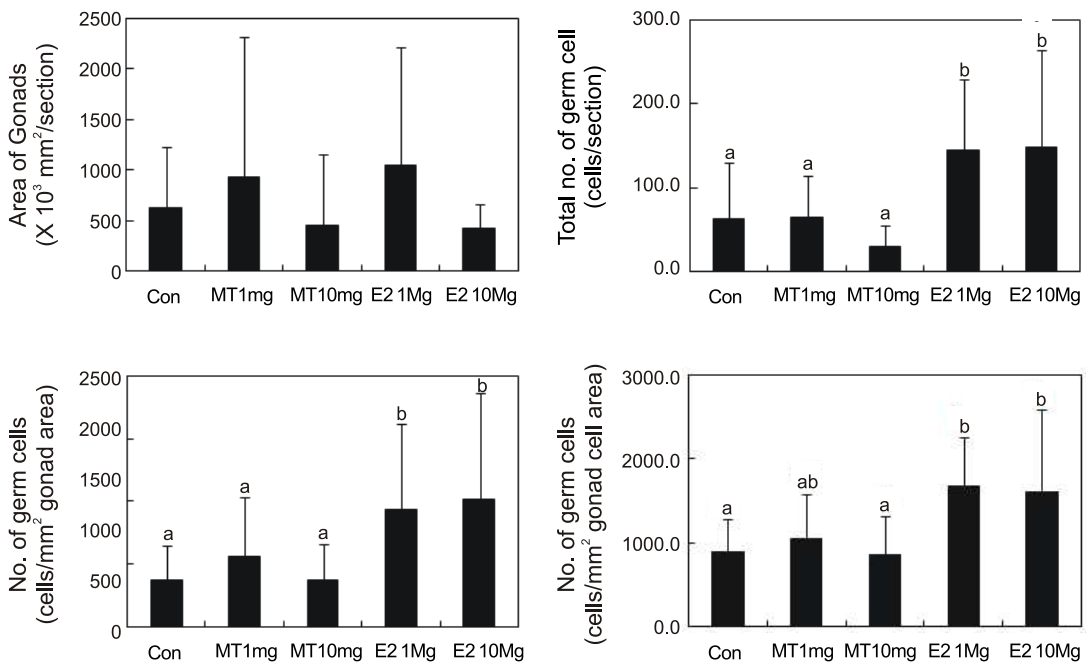


Fig. 5. Area of gonads and Number of germ cells of bester sturgeon at 6 months after hormone treatment in the experiment.

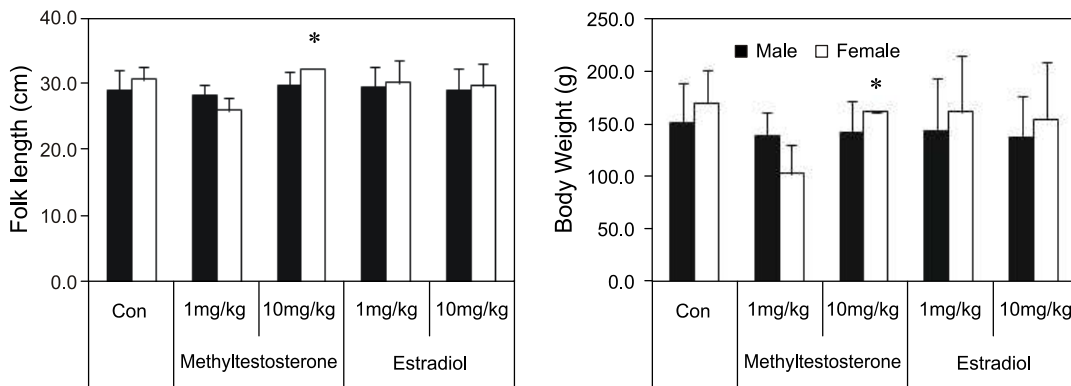


Fig. 6. Growth comparison with male and female group of hybrid sturgeon, the bester after hormone treatment during 6 month after hatching. \* was a individual only (n=10).



른 유의적인 차이는 없었다 ( $P < 0.05$ ). 생식세포 총수는 대조구와 MT 처리구 (30.4~63.9 개/절편)와 비교하여 E<sub>2</sub> 처리구에서 유의적으로 많은 144.7~148.7 개/절편으로 나타났다 ( $P > 0.05$ ). 생식소 면적 당과 생식세포가 있는 부위 면적 당 생식세포수는 E<sub>2</sub> 처리구에서 각각 374.0~408.5 개/mm<sup>2</sup>와 1,599.5~1,670.9 개/mm<sup>2</sup>로 유의적으로 많은 생식세포 수를 보였다 ( $P > 0.05$ ).

성호르몬 처리 6개월 후 각 호르몬 처리구 별 암컷과 수컷의 성장비교는 Fig. 6에 나타내었다. 호르몬 처리 유무에 관계없이 같은 호르몬 처리구 내에서의 암수 가량(이체장)과 체중의 유의적인 차이는 없었다 ( $P < 0.05$ ). 또한 전 개체의 암컷과 수컷 생식소를 가진 개체들의 유의적인 체장 및 체중 차이는 보이지 않았다 ( $P < 0.05$ ).

### 고 찰

철갑상어의 성제어는 Romashov et al. (1963) 이후 염색체 조작에 의한 연구가 주로 수행되어져 왔다 (Kowtal, 1987; Van Enennaam et al., 1996; Omoto et al., 2002b, 2005). 그러나 경골어류의 성의 제어에는 수정과 발생과정에서의 염색체 조작뿐만 아니라 초기 생활사 상에서의 외부기인 호르몬에 의해서도 이루어진다 (Nakamura et al., 1998). 철갑상어는 부화 후 16개월에도 난자가 확인이 안되며, 21개월째에 정모세포가 확인될 정도로 성성숙은 느리다 (Omoto et al., 2002b). 그리고 6개월째에는 생식소의 굴곡과 완만한 생식상피세포의 구조만이 확인될 뿐이다. 이에 Omoto et al. (2002b)는 부화 후 14개월 된 미성어를 대상으로 성호르몬 처리를 했을 때 methyltestosterone과 estradiol 모두에서 강약의 차이는 있었지만 호르몬 처리 9~11개월째까지 미분류 개체 (indistinguishable gonad)와 중성 개체 (intermediate gonad)가 출현하였음을 보고 하였다. 그리고 Omoto et al. (2001)에서 부화 후 6개월째 생식소 생식상피의 외형이 두 가지로 나뉘는 것을 확인하였다 (uneven type과 smooth type). 이를 바탕으로 Omoto et al. (2002b)는 호르몬 처리 후 9~11개월째 E<sub>2</sub>를 처리한 개체에 28/30 개체가 굴곡이 심하게 생긴 생식소 (Fig. 3b, uneven type)를 가지며, MT 처리 시 22/30 개체에서 굴곡 없이 완만한 외형을 보이는 생식소 (Fig. 3a, smooth type)를 갖는 것을 확인 하였다. 이들의 이어지는 실험을 통해 호르몬 처리 18~22 개월 후에 암컷과 수컷의 생식소로 각각 변해 있는 것을 확인하여 초기 생식소의 생식 상피의 외형과 차후 성분화가 직접적인 관련성이 있음을 시사하였다.

그러나 Omoto et al. (2001)은 부화 후 26개월에 난소의 감수분열과 정소 내에서의 정자가 발생됨을 보고하면서 융성과 자성 생식소의 형태를 갖추기 시작하는 6개월 이전에 기능적인 성전환을 위한 호르몬 처리가 시작되어야 한다고 주장하였다. 그러나 Omoto et al. (2002a)에서도 부화 후 14개월부터 methyltestosterone과 estradiol의 처리로 성전환 유도를 하였다.

일반적인 hormone 처리 결과를 성공으로 이끌기 위한 중요한 포인트는 1) 처리 시기를 언제로 할 것인가? 2) 얼마나 오랫동안 처리를 할 것인가? 3) 어떤 호르몬을 사용할 것인가? 이다 (Nakamura et al., 1998).

따라서 본 연구에서는 부화 후 2개월의 개체들을 이용해서 Omoto et al. (2002a)에서 제시한 1, 10ug/g의 농도로 methyltestosterone과 estrogen을 경구투여하였다. 6개월 동안의 호르몬 처리 기간 동안 E<sub>2</sub> 처리구에서 처리구 간의 성장 차이는 보이지 않았고 자성화 효과는 있지만, 생존율에서 다소 낮은 경향을 보였다. 이 결과는 Omoto et al. (2002a)뿐만 아니라 연어과어류 (Goetz et al., 1979)와 이체형어류(Tanaka, 1988)의 경과와 유사하다. 하지만 그 원인에 대해서는 호르몬 대사에 관한 보다 자세한 연구를 통해 증명될 필요가 있을 것으로 판단된다.

본 연구에서는 Omoto et al. (2002a)에서 밝힌 것과 같이 초기 생식소의 외형으로 암수를 구분하였는데 (Fig. 3A, B), Fig. 4에서 미분류 개체들은 생식상피의 굴곡이 있는 암컷 생식소의 특징을 보이는 것이 아니기 때문에 수컷으로 볼 수도 있었다. 하지만 Omoto et al. (2002a)와 Yamamoto (1959)의 보고와 같이 외인성 호르몬에 의한 비정상 ovary나 intersex gonad의 가능성이 있기 때문에 수컷 생식소로 분류되지 않았다. 그리고 Fig. 4.에서 보듯이 100% 암수 생식소를 보이지 않는 것에 대해서는 많은 의견들이 있지만, 최근 호르몬 농도의 조절 보다는 어류의 수정 시 개체가 연계 되는 유전적인 성 (genetical gender)에 의한 것으로 판단하기도 한다. 이에 Ijiri et al. (2008)은 Nile tilapia *Oreochromis niloticus*의 성유전자 발현시기에 관한 보고를 살펴보면, 암컷의 생식소 발달에 관련된 foxl2 유전자는 부화 후 5일에 이미 암컷에서 유의적으로 수컷보다 높은 발현량을 보이고, 수컷 생식소 발달 유전자인 dmrt1 은 부화 후 7일부터 암컷보다 많은 발현량을 보이고 있다. 이것을 Nile tilapia의 조직학적 생식소 발달과 비교해 본다면 부화 후 3일째에 생식 용기가 확인이 되고 7일에 미분화된 생식소가 확인이 된다. 이것으로 암컷의 기능적인 생식소의 발달의 시작이 빨리 이루어지는 것을 확인할 수 있다. 결국 Fig. 5와 같이 E<sub>2</sub> 처리구에서 대조구와 MT 처리구보다 생식세포의 수가 유의적으로 많다는 것이 설명되는 것이라고 판단된다.

또한 조직학적으로 생식 용기와 초기 생식소 확인 시기에 암수 생식소 발달 관련 유전자 발현을 확인하였기 때문에 호르몬 처리의 효과를 극대화하기 위해서는 생식 용기 출현시기의 확인이 필수인 것으로 판단된다. 국내 몇몇 보고들에서 초기 생식소의 출현을 확인하고 보고하였는데 (Lee et al., 1996; Bang et al., 2000), 철갑상어에서도 이 시기를 확인하여 보다 빠른 시기에 보다 효과적인 방법을 성전환 유도에 활용할 필요가 있을 것으로 판단된다.

### 사 사

이 논문은 2007년도 정부재원 (교육인적자원부 학술연구조성사업비)으로 한국학술진흥재단의 지원을 받아 연구되었음 (KRF-2007-357-F00032).

### 참고문헌

Bang IC, Park SY, Lee Y-A, Lee C-H, Kim S-Y and Kim K-K. 2000. Early gonadogenesis and sex

- differentiation in sweet fish, *Plecoglossus altivelis*. J Aquaculture 13, 215-222.
- Duncan DB. 1955. Multiple-range and multiple F tests. Biometrics 11, 1-42.
- Eenennaam ALV, Eenennaam JPV, Medrano JF and Doroshov SI. 1996. Rapid verification of meiotic gynogenesis and polyploidy in white sturgeon (*Acipenser transmontanus* Richardson). Aquaculture 147, 177-189.
- Francis RC. 1992. Sexual ability in teleosts: developmental factors. Suart. Rev Biol 67, 1-17.
- Goetz FW, Donaldson EM, Hunter GA and Dye HM. 1979. Effects of estradiol-17 $\beta$  and 17 $\alpha$ -methyltestosterone on gonadal differentiation in the coho salmon, *Oncorhynchus kistch*. Aquaculture 17, 267-278.
- Ijiri S, Kaneko H, Kobayashi T, Wang D-S, Sakai F, Paul-Prasanth B, Nakamura M and Nagahama Y. 2008. Sexual dimorphic expression of genes in gonads during early differentiation of a teleost fish, the Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. Biol Reproduct 78, 333-341.
- Komatsu T, Nakamura S and Nakamura M. 2006. Masculinization of female golden rabbitfish *Siganus guttatus* using an aromatase inhibitor treatment during sex differentiation. Comp Biochem Physiol 143, 402-409.
- Kowtal GV. 1987. Preliminary experiments in induction of polyploidy gynogenesis, and androgenesis in the white sturgeon, *Acipenser transmontanus* Richardson. Tiews K. Proceedings of the World Symposium of Selection Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture 27-30 May 1986, Bordeaux, vol. 2. Heenemann Verlagsgesellschaft, Berlin, pp. 317-324.
- Lee Y-D, Rho S, Chang YJ, Baek HJ and An C-M. 1996. Sex differentiation of the rockfish, *Sebastes schegeli*. J Korean Fish 29, 44-50.
- Nakamura M, Kobayashi T, Chang X-T and Nagahama Y. 1998. Gonadal sex differentiation in teleost fish. J Exp Zool 281, 362-372.
- Omoto N, Maebayashi M, Mitsuhashi E, Yoshitomi K, Adachi S, and Yamauchi K. 2001. Histological observations of gonadal sex differentiation in the F<sub>2</sub> hybrid sturgeon, the bester. Fish Sci 67, 1104-1110.
- Omoto N, Maebayashi M, Mituhashi E, Yoshitomi K, Adachi S and Yamauchi K. 2002a. Effects of estradiol-17 $\beta$  and 17 $\alpha$ -methyltestosterone on gonadal sex differentiation in the F<sub>2</sub> hybrid sturgeon, the bester. Fish Sci 68, 1047-1054.
- Omoto M, Maebayashi M, Adachi S, Arai K and Yamauchi K. 2002b. Histological observations of gonadal development in gynogenetic diploids and triploids of the hybrid sturgeon, the bester. Fish Sci 68, 1271-1272.
- Omoto M, Maebayashi M, Adachi S, Arai K and Yamauchi K. 2005. Sex ratios of triploids and gynogenetic diploids induced in the hybrid sturgeon, the bester (*Huso huso* female  $\times$  *Acipenser ruthenus* male). Aquaculture 245, 39-47.
- Romachov DD, Nikol'yukin NI, Belyaeva VN, Timofeeva NA. 1963. Possibilities of producing diploid radiation-induced gynogenesis in sturgeons. Radiobiologiya 3, 104-109.
- Tanaka H. 1988. Effects of estradiol-17 $\beta$  on gonadal sex differentiation in flounder, *Paralichthys olivaceus*. Bull Natl Res Inst Aquaculture 13, 17-23.
- Uchida D, Yamashita M, Kitano T and Iguchi T. 2004. An aromatase inhibitor or high water temperature induce oocyte apoptosis and depletion of P450 aromatase activity in the gonads of genetic female zebrafish during sex-reversal. Comp Biochem Physiol 137, 11-20.
- Van Eenennaam AL, Van Eenennaam JP, Medrano JF, Doroshov SI. 1996. Rapid verification of meiotic gynogenesis and polyploidy in white sturgeon (*Acipenser transmontanus* Richardson). Aquaculture 147, 177-189.
- Yamamoto T. 1959. The effects of estrone dosage level upon the percentage of sex-reversals in genetic male (XY) of the medaka (*Oryzias latipes*). J Exp Zool 41, 133-154.

---

2009년 5월 11일 접수

2009년 11월 27일 수정

2009년 12월 2일 수리