

황놀래기, *Pseudolabrus japonicus* (HOUTTUYN)의 生殖周期와 性轉換

李榮敦 · 安哲民** · 李定宰* · 李澤烈**

濟州大學校 海洋研究所, **釜山水產大學校 海洋生物學科, *濟州大學校 增殖學科

Reproductive Cycle and Sex Reversal of *Pseudolabrus japonicus* (HOUTTUYN)

Young-Don Lee · Cheul-Min An** · Jung-Jae Lee* and Taek-Yuil Lee**

Marine Research Institute, Cheju National University, Cheju-do 695-810, Korea.

**Dept. Aquaculture, College of Ocean Sciences Cheju National University,
Cheju 690-756, Korea.*

***Dept. Marine Biology, National Fisheries University, of Pusan,
Pusan 608-737, Korea.*

Reproductive cycle and sex reversal of *Pseudolabrus japonicus* were investigated histologically on the gonadal development, sex change of the gonad and studied by gonadosomatic index(GSI), color patterns. Sample were collected at the costal area of Ham duck in Cheju-do, from December, 1990 to November 1992.

In male and female, GSI began to increase from August and reached it's maximum value in October, respectively. It began to decrease from December, the low temperature season, thereafter, maintained relatively low values until July of next year. The annual reproductive cycle of this species could be classified into four successive developmental stage : growing stage (August - September), mature stage (September - October), ripe and spent stage (October-December), degenerative and resting stage (December - July).

The species is a diandric, protogynous hermaphrodite, and has two color patterns : red-yellow (A) and dark-green (B). A-fish were less than 14.5cm SL and consisted of females (92.7%), secondary males (3.6%), and fish with transitional gonad (3.6%). B-fish consisted of secondary male (80.2%), primary male (5.5%), female (5.5%) and fish with transitional gonad (8.8%).

In *P. japonicus*, individuals with hermaphroditic gonad were observed in 11.5~16.0cm SL. Sex reversal of this species could be occurred from 11.5 to 16.0cm SL.

Key words : 생식주기(reproductive cycle), 성전환(sex reversal), 자성선속 자용동체(proto gynous hermaphrodite), 황놀래기(*Pseudolabrus japonicus*)

緒 言

황놀래기, *Pseudolabrus japonicus* (HOUTTUYN)는 우리나라 중남부 및 濟州道와 일본 중부이남에 분포한다. 온대성 물고기로서 천해의 암초지역이나 그 부근의 해초 사이에棲息하며 전장은 25cm 내외이다(鄭, 1977).

놀래기類의 生殖生態에 關한 研究로서는 性轉換과 體色變化에 關한 研究(Reinboth, 1970, 1975), 産卵行動의 觀察(Randal and Randal, 1963). 그리고 산호초에棲息하는 놀래기類의 性轉換과 産卵行動에 關한 研究(Robertson, 1972; Robertson and Coat, 1973) 등 대부분 熱帶産 놀래기類이고, 온대에棲息하는 놀래기中에는 고생놀래기, *Thalassoma cupido* (Temminck and Schlegel)의 産卵行動에 關한 研究(Moyer, 1974) 등을 찾아볼 수 있다.

황놀래기에 關한 研究로서는 中國(1979)가 性轉換과 産卵行動에 關한 報告만 있을 뿐이다.

따라서 본 研究는 濟州道産 황놀래기의 生殖生態를 밝히는 基礎資料를 얻고자 年間 生殖巢 熟度指數와 生殖巢 發達過程, 生殖周期 그리고 性轉換에 따른 生殖巢의 變化過程 및 體色變化들을 生殖生物學的인 側面에서 調查하였다.

材料 및 方法

본 研究에 사용된 材料는 1990年 12月부터

1991年 10月까지, 그리고 1992年 7月부터 11月까지 濟州道 北方 함덕 沿岸을 中心으로 濟州大學校 海洋研究所 研究調查船을 利用하여 採集한 146個體의 황놀래기이다.

採集된 材料는 實驗室로 옮겨 體色別로 구분한 後 全長 0.1cm, 體重은 0.1g까지 計測하였고 魚體로 떼어낸 生殖巢는 0.01g까지 計測하였다.

生殖巢의 組織學的 觀察을 위하여 生殖巢를 Bouin's溶液에 固定한 後 상법인 paraffin 절편법으로 마이크로톰을 利用하여 5~7 μ m로 組織切片하여 組織標本을 만들었으며, Hansen's haematoxylin- 0.5% eosin으로 比較 染色하였다.

生殖巢 熟度指數(GSI)는 生殖巢 重量의 體重에 대한 百分率(生殖巢 重量/體重 \times 100)로써 算出하였다.

結 果

1. 生殖巢 熟度指數(GSI)와 生殖巢 組織의 月別變化

황놀래기의 採集된 材料로 月別 GSI變化와 이에 따른 生殖巢 조직상의 變化를 調查한 결과는 Fig. 1 및 2와 같다.

암컷 6月과 7月 황놀래기 암컷의 GSI는 0.2~0.4로 낮은 값을 나타내고 있으며 7月에서 8月에 접어들면서 완만한 증가경향을 보이고 있다. 이

시기의 卵巢組織像은 生殖上皮를 따라 分裂增殖하는 卵原細胞와 細胞質은 haematoxylin에 好染되고 核內에 단일 인을 갖는 어린 卵母細胞 그리고 周邊仁期의 卵母細胞들이 小囊內에 多數 나타나고 있다(Fig. 1-1). 以後 9월에 접어들면 haematoxylin에 好染된 細胞質을 가진 卵徑 30~50 μ m 정도의 初期卵母細胞와 卵徑이 120 μ m 되고 細胞質에 卵黃胞를 가진 成熟卵母細胞들이 혼재하여 나타나고 있다(Fig. 1-2).

10월에 암컷의 GSI는 급증하여 2.32로 가장 높은 값을 보이고 있으며 以後 11월과 12월에도 GSI가 1.72~2.01로 다소 높은 값을 유지하고 있는데 이 시기의 卵巢內 組織像은 대부분 卵徑 310~340 μ m되는 完熟卵母細胞와 成熟卵母細胞 그리고 어린卵母細胞들도 혼재하여 나타나고 있는 것(Fig. 1-3)과 일부 完熟卵이 방란하여 잔존 여포대가 남아서 산란흔적을 나타내는 것도 있다(Fig. 1-4). 그리고 12월에 GSI가 1.0이하의 낮은 개체의 卵巢內에는 일부 방란하지 못한 난들이 퇴화 소실되고 있다(Fig. 1-5).

1월에 접어들면서 GSI가 급감하여 0.35의 낮은 값을 나타낸다. 이 시기의 卵巢組織像은 卵巢小囊上皮상에 初期卵母細胞들이 재배치되어 나타난다(Fig. 1-6).

수컷 수컷의 月別 GSI變化는 암컷과 유사한 경향을 나타내고 있다. GSI가 0.1이하로 낮은 값을 보이는 7월 精巢組織像에는 精巢小葉內에 精原細胞와 精母細胞群이 나타난다(Fig. 2-1). GSI가 다소 증가하는 9월에 精巢의 정소소엽이 다소 비후되면서 精原細胞, 精母細胞, 精細胞群 그리고 일부 變態된 정자들이 출현하고 있다(Fig. 2-2). 10월에 접어들면서 GSI가 급증하여 11월에 年中 最高값인 0.38을 나타내고 12월까지 비슷한 수준을 유지하고 있다. 이 시기의 精巢組織像은 精巢의 성숙과 함께 정소소엽이 더욱 비후되고 소

엽內에는 精母細胞群, 精細胞群 그리고 變態된 정자들이 집괴를 형성하고 있으며(Fig. 2-3), 11월 초순에 접어들어 完숙한 정소에서는 變態된 정자들이 정소소엽 내강과 수정관內에 充만되어 있다(Fig. 2-4).

以後 GSI가 급격히 감소하는 1월에 精巢組織像에는 小葉上皮가 비후되면서 소엽내강의 잔존정자가 퇴화 흡수되고 있으며(Fig. 2-5), 小葉上皮上에 精原細胞들이 재배치 되어 나타나고 있다(Fig. 2-6).

2. 生殖周期

GSI의 月別變化와 生殖巢 發達의 組織學的 觀察을 토대로 황놀래기의 生殖周期는 成長期, 成熟期, 完熟 및 産卵期 그리고 回復 및 休止期등의 연속적인 주기로 구분할 수 있다(Fig. 3).

성장기(growing stage) 암컷의 경우는 8월부터 生殖巢가 활성화 되기 시작하여 9월에는 초기 난모세포들과 성장중인 난황포기 난모세포들이 난소소낭을 채우고 있다. 수컷의 경우는 6월과 7월부터 활성화되기 시작하여 9월에는 정소소엽內에 정모세포군, 정세포군 그리고 일부 變態된 정자들이 괴를 형성하고 있다. 이들 성장기 개체는 8~9월에 나타난다.

성숙기(mature stage) 10월에 접어들면서 암컷의 난소발달은 급격히 진행되어 초기 난모세포 및 성장중인 난모세포들과 함께 다량의 난황을 축적하고 있는 성숙난모세포들의 출현비율이 높아지고 있다. 이들 성숙기의 개체들은 11월 초순까지 출현한다.

수컷의 경우도 10월에 접어들면서 급격히 발달하여 정소소엽內에 정모세포 및 정세포군들과 함께 變態된 정자들이 집괴를 형성하고 있다. 일부 성숙이 빠른개체는 9월에 나타나나 대부분 10월에 많은 성숙개체가 출현하고 있다.

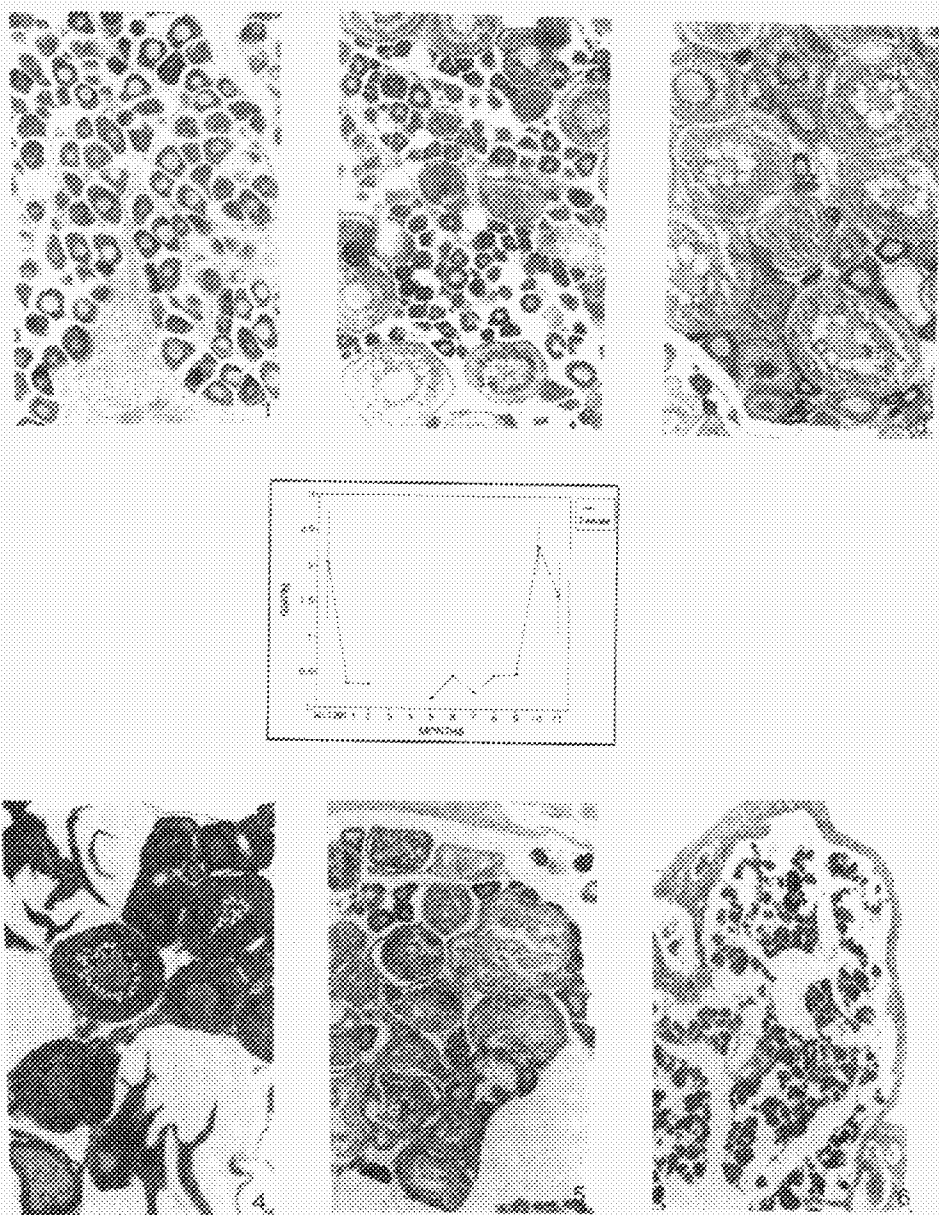


Fig. 1. The inner figure is monthly changes of the gonadosomatic index in female and the outer pictures are developmental stages of each ovary in the *Pseudolabrus japonicus* from December, 1990 to November, 1992. Circles and bars in this inner figure indicate the means and the standard errors, respectively.

1. growing stage
2. late growing stage
3. mature stage
4. ripe and spent stage
5. degenerative stage
6. resting stage

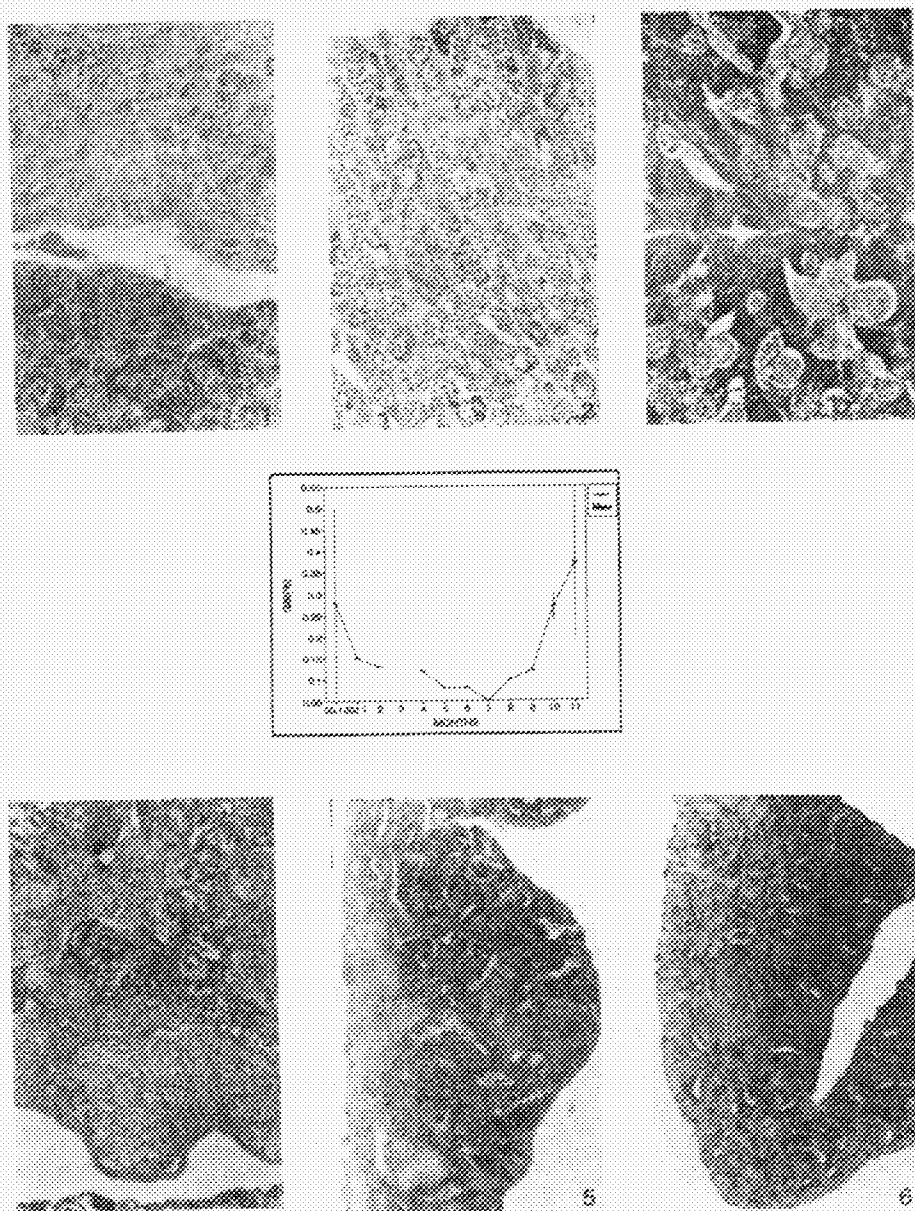


Fig. 2. The inner figure is monthly changes of the gonadosomatic index in male and the outer pictures are developmental stages of testis in the *Pseudolabrus japonicus* from December, 1990 to November, 1992. Circles and bars in this inner figure indicate the means and the standard errors, respectively.

1. growing stage 2. mature stage 3. ripe stage 4. spent stage 5. degenerative stage
6. resting stage

완숙 및 산란기(ripe and spent stage) 11월 초에 採集된 개체들의 난소는 대부분 완숙기에 접어들고 있는데, 이때 난소소낭내에는 소수의 초기 난모세포들과 320 μ m 전후의 완숙난들로 채워져 있으며 일부 개체들은 배란흔적을 보이고 있다. 완숙 및 산란개체들은 12월까지 지속된다. 수컷의 경우는 10월에 접어들면서 성숙이 빠른 개체에서 정소소엽내에 변태를 마친 정자들이 밀집되어 있거나, 일부 방정한 흔적이 보이는 개체가 나타나기 시작하여 12월까지 지속된다.

퇴화 및 휴지기(degenerative and resting stage) 12월에 방란을 마친 암컷들의 난소내에 미방출된 성숙난모세포들이 퇴화 흡수되어간다. 그리고 1월에 접어들면서 호염기성 세포질을 가진 초기 난모세포들만이 난소소낭을 채우고 있다. 수컷의 경우도 암컷과 같이 12월에 접어들면 방정을 마친 수컷의 정소는 퇴화 위축되고 소엽상피상에 정원세포들이 재배치 되어 나타난다. 이러한 휴지기 상태는 이듬해 6월까지 장기간 지속되는 것으로 간주된다.

3. 兩性生殖巢와 정소의 구조

兩性生殖巢 황놀래기의 性轉換 여부를 파악하기 위해 생식소 조직 관찰을 행하여 兩性生殖巢의 출현을 調査하였다. 兩性生殖巢를 갖는 개체는 산란기 전후 위축된 生殖巢에서 주로 나타나고 있다. 兩性生殖巢의 内部組織 형태를 보면 크게 3가지 형으로 볼 수 있다. 하나는 生殖巢내에 周邊仁期 卵母細胞에서 細胞質에 난황물질이 축적된 成熟卵母細胞에 이르기까지 여러 단계의 난모세포들이 핵과 세포질이 변형 붕괴되어 난소의 퇴화적 경향이 강하게 나타나고, 대신에 새로운 體細胞와 間充織 組織들이 발달하는 生殖巢(Fig. 4-1, 2), 또 다른 하나는 生殖巢내에 어린 난모세포

군들이 대부분 차지하고 生殖巢의 일부에 정소조직이 형성되는 경우 (Fig. 4-3), 그리고 生殖巢 피질 부위는 정소조직이고 수질부에는 퇴행 성숙난모세포들이 존재하는 type (Fig. 4-4)들이 나타나고 있다.

정소의 구조 조사된 개체중 원래부터 수컷인 1차 수컷(1次 精巢)과 암컷이 性轉換하여 수컷이 된 2차 수컷(2次 精巢)이 觀察되었다(Fig. 5). 1차정소(Fig. 5-A)는 각각의 소엽으로 나누어져 있고, 소엽의 기부에 수정관이 형성되어 있다. 반면에 2차정소는 (Fig. 5-B, C) 한점의 얇은 막으로 정소조직을 둘러싸 난소조직과 유사한 형태의 강을 형성하는 것(Fig. 5-B)과 원형의 내강을 형성하는 것(Fig. 5-C)으로 나타나고 있으며, 그 막의 일부가 수정관으로 이루어져 수정관이 정소형단면을 둘러싸고 있다.

본 연구에서 성숙한 황놀래기의 정소에는 외부형태가 서로 다른 2type이 나타나고 있다. Fig. 6에서 나타나는 바와 같이 1차 정소(Fig. 6의 좌)는 정소의 외부형태가 수정관을 중심으로 여러개의 엽으로 나누어 발달하기 때문에 소엽과 소엽간에 구분되어지는 습곡이 형성되고 있다. 반면에 2차 정소는 한점의 막으로 둘러싸여 있어 외부형태로 볼 때 습곡이 형성되어 있지 않다(Fig. 6의 우).

體色과 체장에 따른 兩性生殖巢 출현 황놀래기는 성숙개체가 되면 적색이 강하게 나타나는 개체(A형)와 청색이 강하게 나타나는 개체(B형)로 구분되는데(Fig. 7), 조사된 개체중 A형은 체장 8.5~14.7cm 사이에 55개체이고, B형은 체장 11.5~17.5cm 사이에 91개체가 나타났다. A형 개체중 암컷은 92.7%(51개체), 2차 정소를 나타내는 개체 3.6%(2개체), 性轉換 단계의 개체 3.6%(2개체)로 나타내고 있으며, B형 개체에서는 2차 정소 개체 80.2%(73개체), 1차 정소 5.5%(5개체), 암컷 5.5%(5개체) 그리고 性轉換 단계의 개체 8.8

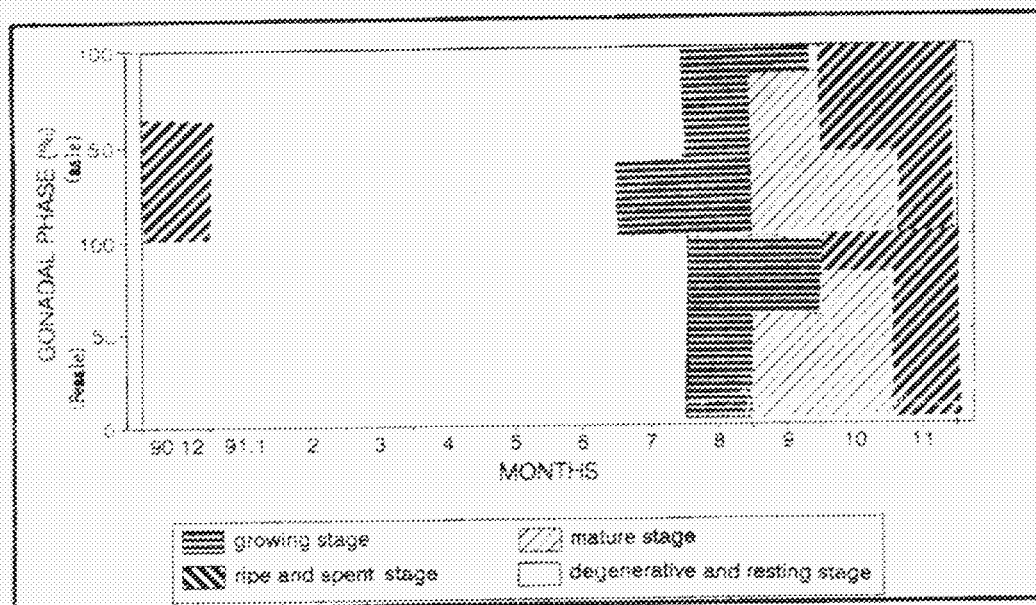


Fig. 3. Gonadal phase of the *P. japonicus*.

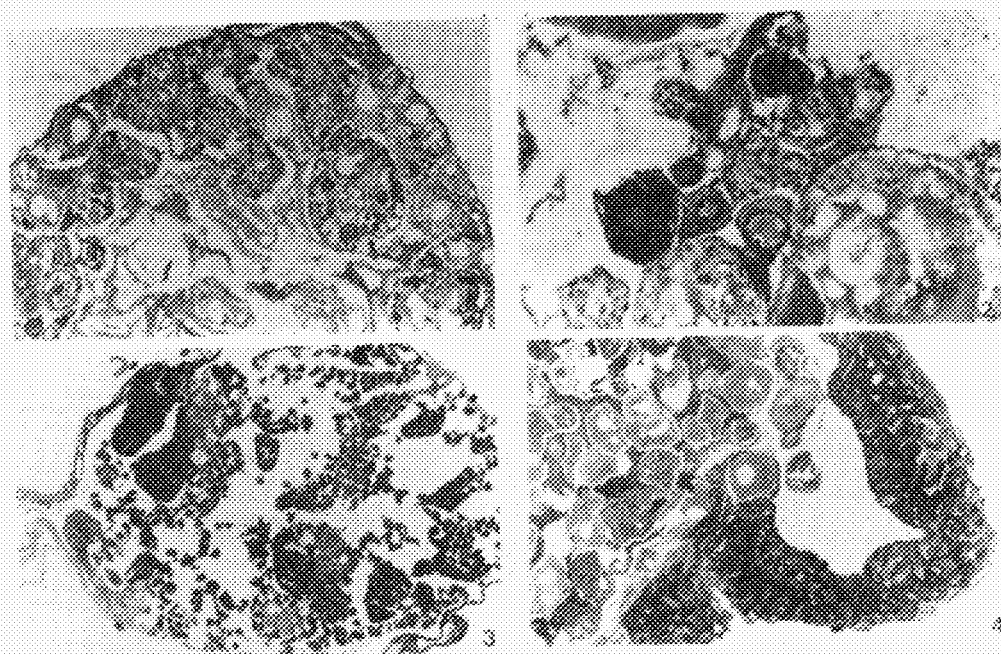


Fig. 4. Cross section of each lobe and partial magnification of hermaphroditic gonad of *P. japonicus*.

- 1, 2. degeneration of mature oocyte and appearance of spermatozoenic cells and stromal tissue.
3. Early growing oocyte and partial groups of the spermatocytes.
4. Groups of the spermatocyte, outer layer and degeneration of mature oocytes, inner.

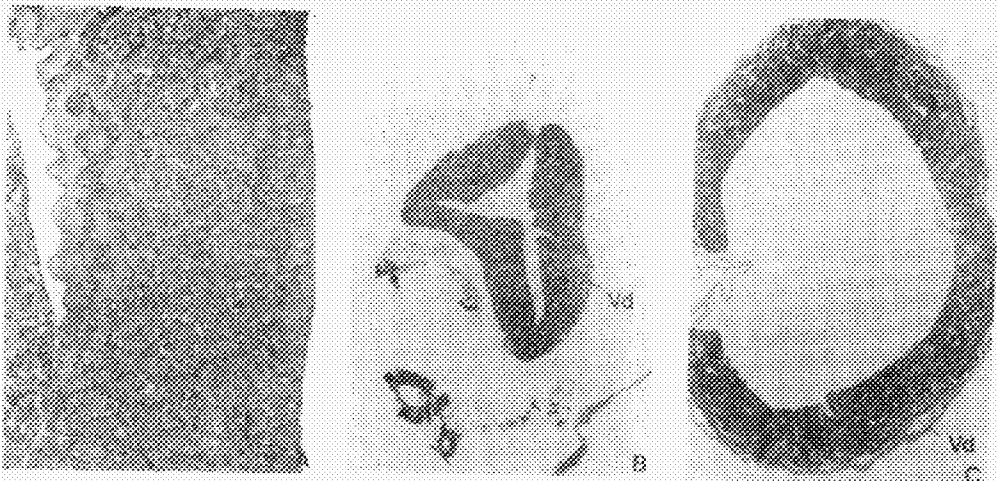


Fig. 5. Cross section of primary testis (A) and secondary testis (B, C) of *P. japonicus*.
Vd: Vas deferens.

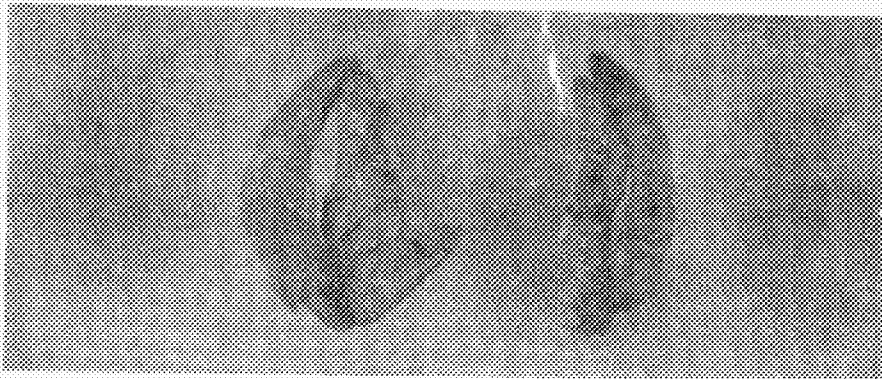


Fig. 6. External appearance of primary (left) and secondary (right) testis in *P. japonicus*.

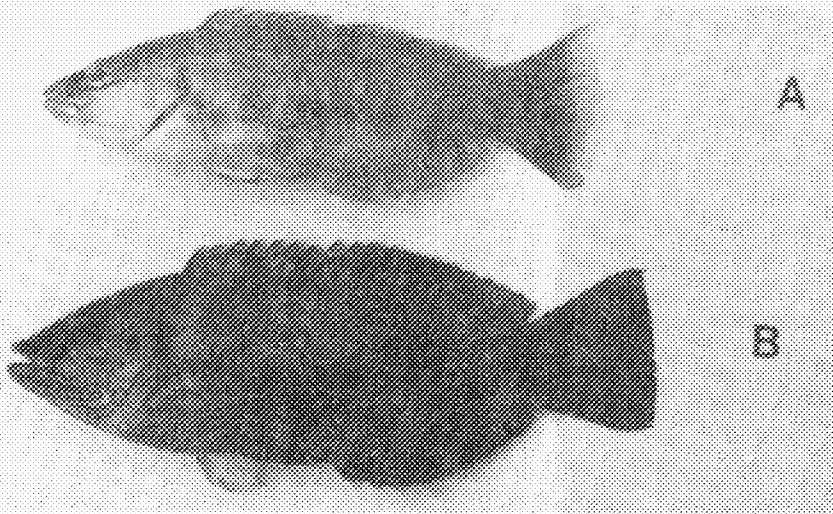
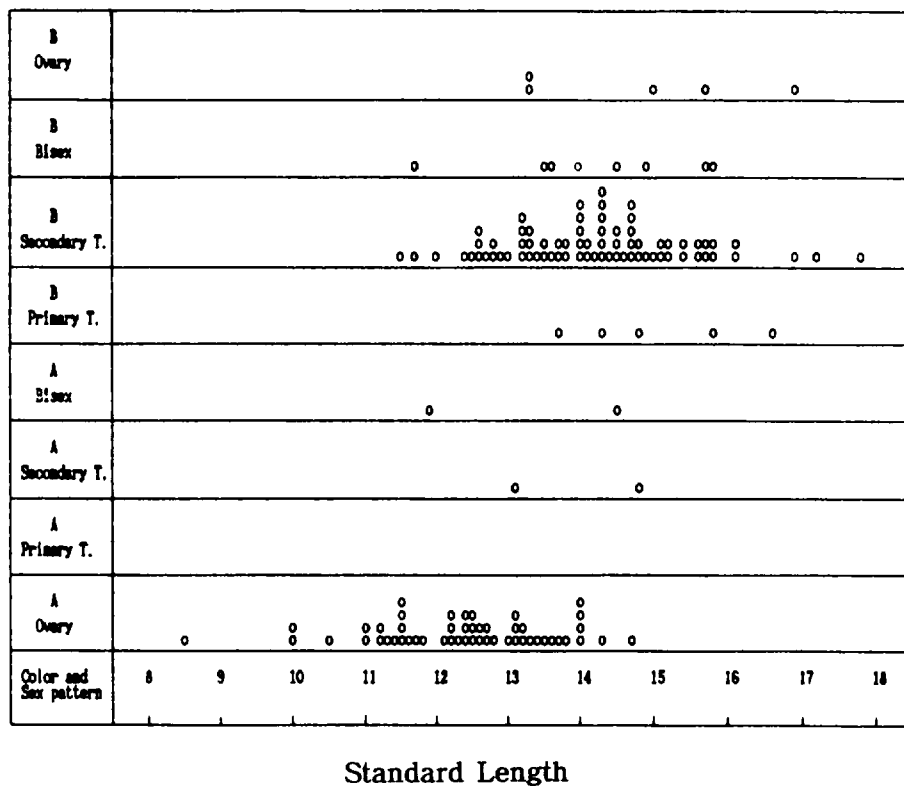


Fig. 7. Two color patterns of *P. japonicus*.

황늘래기, *Pseudolabrus japonicus* (HOUTTUYN)의 生殖周期와 性轉換



Standard Length

A: red-yellow B: dark-green

Fig. 8. Relationship among size, color pattern and sex type in *P. japonicus*. Each symbol shows one individual.

% (8개체)로 나타났다. 그리고 암컷에서 수컷으로 이행되는 개체는 체장 11.5-16.0cm 사이에 10개체가 출현하고 있다(Fig. 8).

이는 生殖巢 發達과 退化에 미치는 光과 水温의 變動差異에 起因 하는 것으로 思料되며, 이러한 차이로 어류의 産卵型을 季節的으로 春季 産卵型, 春夏季 産卵型, 夏季 産卵型, 秋季 産卵型, 冬季 産卵型으로 나누어 진다고 생각할 수 있다.

考 察

대부분의 魚類는 각기 정해진 시기에 成熟·産卵하며 産卵期를 중심으로 生殖年周期를 나타내고 있는데 (羽生, 1984, 1985; 李·羽生, 1984), 生殖活動變化를 制御하는 要因으로서는 光과 水温이 깊이 關係하고 있다고 報告 되고 있다(de Vlaming, 1972a, 1972b). 그리고 産卵期의 차

황늘래기인 경우 水温 및 日長變化와 生殖巢 發達樣相을 보면 日照 時間이 짧아지고 水温이 高水温期에서 水温이 떨어지기 시작하는 9월에 접어들면서 生殖巢 發達이 활성화되어 日長이 짧고 低水温期에 접어드는 11월에 主産卵을 하고 12월에 산란을 마치고 있다. 따라서 秋季 産卵型인 황늘래기의 生殖巢 成熟에는 光週期의 단일화 에 低水温이 補償的으로 促進效果를 나타내고 있

는 것으로 생각할 수 있다.

일반적으로 어류의 卵發達 樣式은 同期 發達型, 卵群 同期 發達型, 非同期 發達型으로 구분되고 있다(Wallace & Selman, 1981; de Vlaming, 1982). 황놀래기의 卵母細胞 發達樣式은 이 중에서 非同期 發達型에 속하는 것으로, 성숙개체의 난소내에는 周邊仁期 난모세포에서부터 성숙난모세포에 이르기까지 모든 발달단계의 난모세포가 존재하고 있다. 그리고 산란기 난소내에는 성장중인 난모세포군과 함께 완숙난모세포군이 1군을 이루어 방란되며, 이어서 성장중인 난모세포들이 난황형성을 계속해 또다른 완숙난모세포군을 이루어 방란되고 있는 점으로 보아 산란기 동안 적어도 2회 이상 산란 하는 것으로 생각된다.

排卵, 放精後 난소소낭과 정소소엽에 미방출된 난과 정자들은 퇴화흡수되거나 소수 초기난모세포 및 정모세포들이 휴지기에 재배치된 생식상피상에 그대로 존재하고 있어 이들은 이듬해 성장기에 그대로 참여하여 조기 성숙되는 것으로 보여진다.

어류의 성은 대부분 雌雄異體와 雌雄同體로 구분한다. 자웅동체는 일반적으로 雌性先熟, 雄性先熟, 同時 雌雄同體로 구분할 수 있다(Atz, 1964; Yamamoto, 1969). Reinboth(1970, 1975)는 놀래기類인 *Coris julis*에서 수컷은 원래부터 수컷인 1차雄과 암컷에서 性轉換하여 수컷이 된 것을 2차雄으로 구분하고, 1차雄이 갖는 生殖巢를 1차정소, 2차雄이 갖는 生殖巢를 2차정소로 구분하여 報告 하고 있다.

雌性先熟에는 1차雄의 유무에 따라 單雄性和 複雄性으로 구분되는데, 암수중 암컷의 일부가 수컷으로 性轉換하는 複雄性的의 자성 선속어는 비늘돔과, 놀래기類, 홍갈치과(中國, 1991), 용치놀래기(中國, 1979; 李等, 1991) 등이 報告 되고 있는데, 본 調査에서 황놀래기인 경우는 자성선속의 복용성에 속하는 것으로 나타나고 있다.

자성선속어 중에 농어과, 청줄돔과, 놀래기과, 비늘돔과, 양동미리과, 배도라치과에서는 性轉換시에 體色이 雌型에서 雄型으로 變化한다(余吾, 1985; 中國, 1979). 이와 같이 性轉換에 따른 體色變化는 남성호르몬의 지배를 받아서 수컷의 2차 性徵으로 나타난다(木下, 1936; Reinboth, 1975; Nagamura, 1989).

황놀래기인 경우 성전환과정에 있는 兩性生殖巢를 가진 10개체중 적색을 강하게 나타내는 A형에는 체장 11.5~14.5cm 사이에 2개체, 청색을 띠는 B형에는 체장 11.5~16.0cm 사이에 8개체가 나타나고 있다. 그리고 A형의 개체는 체장 8.5~14.5cm 사이에 대부분 분포하고 B형의 개체는 체장 11.5~18.0cm 사이에 나타나고 있어 性轉換이 되면서 體色이 雌型에서 雄型으로 變化되고 있는 것으로 간주된다.

要 約

1990년 12월부터 1991년 10월까지, 그리고 1992년 7월부터 11월까지 제주도 북방한덕연안을 중심으로 채집된 황놀래기, *Pseudolabrus japonicus*를 대상으로 그들의 生殖生態를 파악하기 위하여 體色變化와 生殖巢熟度指數, 그리고 생식소의 조직학적 방법에 의한 生殖周期, 性轉換 過程등을 조사한 결과는 다음과 같다.

1. 생식소 속도지수(GSI)는 암수 다같이 8월에 접어들면서 상승하기 시작하며 10월에 최대치를 나타내고, 12월에 접어들면서 하강하기 시작하여 1월부터 낮은 값을 나타내고 있다. GSI최대값은 암컷 2.32(±0.35), 수컷 0.38(±0.18)을 나타냈다.
2. 生殖周期는 成長期(8~9월), 成熟期(9~10월), 完熟 및 産卵期(10~12월), 回復 및 休

황늘래기, *Pseudolabrus japonicus* (HOUTTUYN)의 生殖周期와 性轉換

止期(12~7월) 등의 연속적인 주기를 나타냈다.

3. 體長 11.5~16.0cm 되는 개체들에서 雌性에서 雄性으로 性轉換 단계의 生殖巢를 갖고 있다.
4. 본 種은 1차정소와 2차정소가 혼잡되어 나타나는 複雄性的 雌性先熟魚에 속하는 것으로 나타났다.
5. 암컷에서 수컷으로 性轉換 함에 따라 적색에서 청색으로 體色變化가 나타나고 있다.

謝 辭

본 연구를 수행하는데 있어서 황늘래기 채집에 적극적으로 협조해 주신 제주대학교 해양연구소 아라2호 김명학선장님과 송영호기관장님, 박양재선생님, 그리고 아라3호 김인선선장님과 김봉환기관장님께 감사드립니다.

參 考 文 獻

- Atz, F. W., 1964. Intersexuality in Fishes. In: C. N. Armstrong & A. J. Marshall (eds.) Intersexuality in Vertebrates Including Man. pp.145-232. Academic Press, London.
- de Vlaming, V. L., 1972 a. Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review, J. Fish. Biol. 4, 131-140.
- de Vlaming, V. L., 1972 b. The effects of temperature and photoperiod on reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. Fis. Bull. 70(4), 1137-1152.
- de Vlaming, V. L., 1983. Oocyte development patterns and hormonal involvements among teleosts. Control processes in Fish Physiology. Croom Helm, London, 176-199.
- 羽生 功, 1984. 魚の生殖リズムと環境要因 I. 水産の研究, 3(6), 90-93.
- 羽生 功, 1985. 魚の生殖リズムと環境要因 II. 水産の研究, 4(1), 50-54.
- 木下始治, 1936b. キュウセンニ見出された精巢卵並びに性轉換に就いて. 植物及動物, 4(6), 1027-1030.
- 鄭文基, 1974. 韓國魚圖譜. 一志社, 409-410.
- 李澤烈·羽生 功, 1984. 그물코 쥐치, *Rudarius ercodes*의 生殖周期. 韓水誌, 17(5), 432-435.
- 李榮敦·盧洪吉·李澤烈, 1991. 용치늘래기, *Halicoeres poecilopterus*(Temnik et Schlegel) 生殖生態. 濟大 海研報, 15, 93-102.
- Moyer, J. T., 1974. Notes on the reproductive behavior of the wrasse. *Thalassoma cupido*. Japan. J. Ichthyol., 21(1), 34-36.
- Nagamura, M., T. F. Hourigan, K. Yamauchi, Y. Nagahama and E. G. Grau, 1989. Histological and ultrastructural evidence for the role of gonadal steroid hormones in sex change in the protogynous wrasse, *Thalassoma duperrey*, Emv. Biol. Fish., 24, 117-136.
- 中國明信, 1979. 日本産 ヘラ科魚類 5種の性轉換と産卵行動に關する研究. 九大農實水産報, 4, 1-64.
- 中國明信, 1991. 機能的雌雄同體現象. 魚類生理學(板澤靖男, 羽生 功 編), 恒星社厚生

- 関 pp. 327-361.
- Randall, J. E. and H. A. Randall, 1963. The spawning and early development of the Atlantic parrot fish, *Sparisoma rubripinne*, with notes on other scarid and labrid fishes. *Zoologica*, 48(2), 49-60.
- Reinboth, R., 1970. Intersexuality in fishes, In "Hormones and Environment" (G. K. Benson and J. G. Philips eds.) Mem. soc. Endocrinol, 18, pp. 515-543.
- Reinboth, R., 1975. Spontaneous and hormone-induced sex-inversion in wrasses (Labridae). *Pubbl. staz. zool. Napoli* 39, suppl., 550-573.
- Robertson, D. R., 1972. Social control of sex reversal in a coral-reef fish. *Science*, 177, 1007-1009.
- Robertson, D. R. and J. H. Choat, 1973. Protogynous hermaphroditism and social system in labrid fishes. *proceedings of the second international coral reef symposium* 1, 217-225.
- Wallace, R. A. and K. Selman, 1981. Cellular and dynamic aspects of Oocyte growth in teleosts. *Am. zool.* 21, 325-343.
- Yamamoto, T., 1969. Sex differentiation. In : W. S. Hoar & D. J. Randall (eds) *Fish Physiology*. III. pp. 117-175. Academic press, New York.
- 余吾 豊, 1985. 雌性先熟性魚類 3種の性成熟と産卵生態に関する研究. *九大農實水報* 7, 37-83.