

수온에 따른 명태(*Theragra chalcogramma*) 수정란의 부화 패턴과 부화 자어의 기형 발생에 미치는 영향

권오남 · 홍우석¹ · 박진철^{1*}

어업회사법인 (주)가비, ¹강원도 한해성수산자원센터

Effects of Rearing Water Temperature on Hatching Pattern and Larval Malformation of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* Fertilized Eggs and Larvae

O-Nam Kwon, Woo-Seok Hong¹ and Jin-Chul Park^{1*}

GABI Co. Ltd., Gangneung 25451, Korea

¹Gangwon Province Cold Sea Fisheries Resources Center, Gosung 24747, Korea

To find the optimal eggs to larvae transforming temperature of walleye pollock *Theragra chalcogramma*, we investigated their hatching pattern, mortality, and larval deformities. Results showed that the hatching quality decreased as the water temperature increased and dropped sharply above 13°C. The highest hatching rate was achieved at 7°C, whereas the lowest was at 15°C. Dead eggs were not observed at 7°C; however, dead egg ratios were significantly high at 4.5°C and above 13°C ($P < 0.05$). Mortality of larvae after hatching was not observed at 4.5°C, but was significantly high above 13°C. The DNA content of the larvae did not show any significant difference at all water temperatures; however, RNA content was the highest at 7°C and was significantly low above 11°C. In addition, RNA/DNA ratio was the highest at 7°C. Larval deformities after hatching were low at 7-11°C and higher at higher or lower water temperature. Therefore, the hatching index and larval health index of Walleye pollock eggs in this study show that 7°C to 11°C seems to be the optimal transforming water temperature range.

Keywords: Walleye pollock, Temperature, Hatching pattern, Malformation

서론

명태(*Theragra chalcogramma*)는 북태평양, 베링해, 오호츠크해 등에 넓게 분포하며 미국, 러시아, 한국 및 일본에서 상업적으로 중요한 한류성 어종이다(Olla and Davis, 1990; Kishimura et al., 2008; Mueter et al., 2011; Dong et al., 2016). 특히, 한국에서는 1994년부터 2016년까지 수입을 포함한 전체 수산식품의 생산량 중 약 9%를 차지할 정도로 많이 소비되고 있다(FAO, 2018). 하지만, 한국에서의 명태는 1970년대 후반부터 어획량이 감소하여 1981년에 16만 6천톤의 어획고를 보였고, 2000년 이후부터는 어획량을 측정할 수 없을 정도로 감소하였다(Lee, 1991; Kang et al., 2013). 따라서, 현재는 종자생

산 및 방류와 같은 적극적인 자원회복을 위한 노력이 필요하게 되었다. 명태의 수정란은 어획된 상황에서는 성비가 맞지 않고, 수조 수용 후에는 암컷의 폐사로 지속적인 수정란 확보가 불확실하여 인공 채란보다는 전체를 자연 채란에 의해서 수정란이 확보되고 있다(Seo and Kwon, 2017a, 2017b). 그러므로, 자연 채란에 의해 생산된 수정란의 안정적인 부화와 기형 발생률의 감소를 위해서는 생산환경에 대한 체계적인 종자생산 매뉴얼이 필요하다. 일반적으로 종자생산 계획을 수립하는 과정에서 종 보존 및 안정적인 생산을 위해 대상 종의 생태학, 생물학 및 유전학적 연구결과를 토대로 양식 환경을 구축한다(Girolamo et al., 2017; Jayanthi et al., 2018). 그러나, 실제로 양식장의 시설 들은 자연상태의 환경과 공간적으로 제한되어 있어 수온, 먹이

*Corresponding author: Tel: +82. 33. 634. 8485 Fax: +82. 33. 634. 8467

E-mail address: telss88@korea.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2021.0948>

Korean J Fish Aquat Sci 54(6), 948-953, December 2021

Received 8 July 2021; Revised 1 October 2021; Accepted 19 October 2021

저자 직위: 권오남(업체 대표), 홍우석(연구사), 박진철(연구사)

및 밀도 등 주어진 환경에서 최적의 양식 조건을 찾아야만 한다. 이러한 조건 중 어류의 종자생산 시 수온은 난발생 및 자치어의 성장에 가장 중요한 영향을 미치는 환경적 요인이 된다(Herzig and Winkler, 1986; Bian et al., 2014; Bian et al., 2016). 수온의 변화는 부화시간, 생존율 및 기형률 등에 영향을 미치며 적정 수온 범위를 벗어나게 되면 부화율과 생존율이 감소하고 기형률이 증가하는 결과를 초래하게 된다(Herzig and Winkler, 1986). 보통 어류의 난발생 및 부화자어의 성장은 수온이 높을수록 빠르게 나타나는 것으로 알려져 있다(Hassler, 1982; Garside, 1986). 하지만, 한해성 어류인 대서양 대구(*Gadus morhua*)를 대상으로 한 수온별 부화 연구에서 Bonnet (1939)은 13°C 및 14°C에서 전체 수정란이 부화하지 않아 최고 한계수온은 12°C로 보고하였으며, 대구(*G. macrocephalus*)의 연구에서도 14°C 이상에서 대부분의 수정란이 부화하지 않아 최고 한계수온은 14°C라고 보고하였다. 이렇듯 한해성 어류는 한계수온 이상에서 폐사하는 경향이 있기 때문에 수정란과 부화 자어 단계에서 반드시 낮은 수온으로 관리가 필요하지만, 아직까지 국내 명태에 대한 적정 수온 설정 연구는 미미한 수준이기 때문에 이에 대한 보완·추가 연구가 필요한 실정이다(Choi et al., 2020).

일반적으로 적정 수온을 찾기 위한 연구에서는 자연 환경에서 난발생 및 부화 시의 수온을 기준으로 실험을 하므로 본 연구에서는 지금까지 보고된 자연 환경에서의 부화 수온(Nakatani and Maeda, 1984)에서 대구와 어류의 한계수온까지를 범위로 설정하여 수온별로 부화 전후 각각의 단계에 미치는 영향을 조사해 보았다.

재료 및 방법

본 실험에 사용한 명태(*T. chalcogramma*) 수정란은 강원도 한해성수산자원센터에서 2016년 2월에 자연 채란된 수정란을 당일 회수하여 실험에 사용하였다. 수정 당일 회수한 수정란은 각각 4.5, 7, 9, 11, 13 및 15°C로 설정된 배양기에 수용하였다. 온도가 설정된 배양기에서 250 mL 비이커에 깨끗한 여과해수 200 mL를 담고 30개의 수정란을 수용하였다. 하루에 한번 각 수온별로 사란 제거와 함께 해수를 빼주었고, 깨끗한 해수를 10% 이상 교환해 주었다. 부화율(%)은 부화 직후 폐사한 개체와 정상 개체로 구분하고 계수하여 계산하였으며, 부화 품질(%)은 부화 개체들 중에서 부화 후 난황흡수 완료 시까지인 부화 후 3일째의 자어 생존율을 전체 부화 자어의 수로 나눠서 백분율로 나타내었다. 이 결과들을 바탕으로 부화 전 사란율(%), 부화율(%), 부화 후 자어 폐사율(%), 부화 품질(%) 및 부화 소요시간을 확인하였으며, 이 때 모든 실험은 3회 반복하였다.

부화 당일 난황 달린 자어의 deoxyribo-nucleic acid (DNA) 및 ribo-nucleic acid (RNA) 함량과 이들의 비율은 산(acid)과 염기(base)에 각각 추출되는 원리를 이용하여 다음과 같이 수행하였다(Kwon and Adachi, 2008). 5-10마리의 정량된 개체를 온도가 올라가지 않도록 얼음물에 paste를 담겨서 grinder로

1,800 rpm에서 1분간 균질화하였다. 이 균질액 1 mL에 저분자 물질에 의한 오염을 막고 산화시키기 위해 1.2 M perchloric acid (PCA) 1 mL를 넣었다. RNA를 추출하기 위하여 0.3 M KOH 1.5 mL를 넣고 37°C에서 1시간 동안 반응시킨 후 3,000 rpm에서 20분간 원심분리하여 상등액을 RNA 분석용으로 하였다. 이 때 남은 pellet에서 DNA를 추출하기 위하여 5% PCA 5 mL를 가하고 90°C에서 20분간 추출하였다. 이 추출물을 2,000 rpm에서 원심분리하여 상등액을 시험관에 모았으며, 5% PCA 2 mL를 넣고 교반(vortexing)한 후 같은 방법으로 원심분리하여 상등액을 앞의 5 mL와 합하여 DNA 함량 측정에 사용하였다. 여기에서 얻어진 상등액의 OD₂₃₀와 OD₂₆₀을 측정하였으며, 각각의 정량은 Fukuda et al. (1986)와 Peragóna et al. (2001)의 방법에 따라 계산하였다.

명태 수정란의 각 수온에 따른 부화율, 부화 품질 및 핵산 함량과 그 비율에 대한 평균값은 one-way ANOVA test를 실시하고, Duncan (1955)의 다중 검정으로 처리, 평균 간의 유의성을 검정하였다. 모든 통계처리는 유의확률 95% 범위에서 SPSS 프로그램(ver. 20.1)을 이용하여 분석하였다.

결 과

수온별 부화에 성공한 명태 수정란은 7, 9 및 11°C 실험구에서 84.4% 이상이었으며 최종 부화일까지 16일이 소요되었다(Fig. 1, Table 1). 4.5°C에서는 모든 부화가 마칠 때까지 20일이 소요되었고, 13°C와 15°C의 경우 각각 14일, 10일에 부화가 완료되었다. 수정란을 각 수온에서 수용하였을 경우, 7°C에서는 부화 전 사란 발생이 없었으며(P<0.05), 4.5, 13 및 15°C에서는 유의적으로 높은 사란 발생율을 보였다(P<0.05, Fig. 2). 또한, 부화 후 자어의 폐사는 4.5°C에서는 전혀 없었으며, 수온이 높아짐에 따라 폐사율도 증가하여 13 및 15°C에서는 66.7%

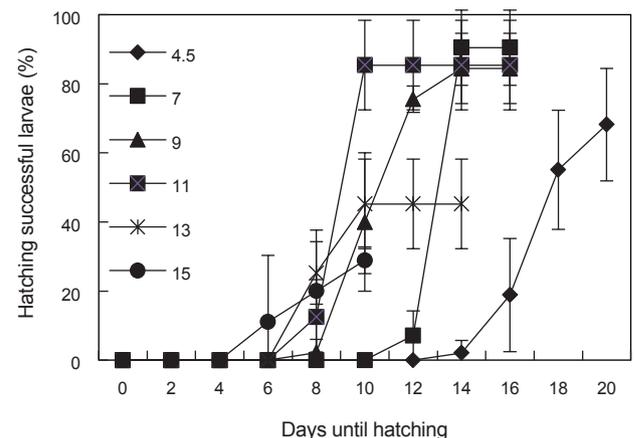


Fig. 1. Hatching successful larvae (%) from walleye pollock *Theragra chalcogramma* eggs contained the different temperatures (4.5, 7, 9, 11, 13 and 15°C).

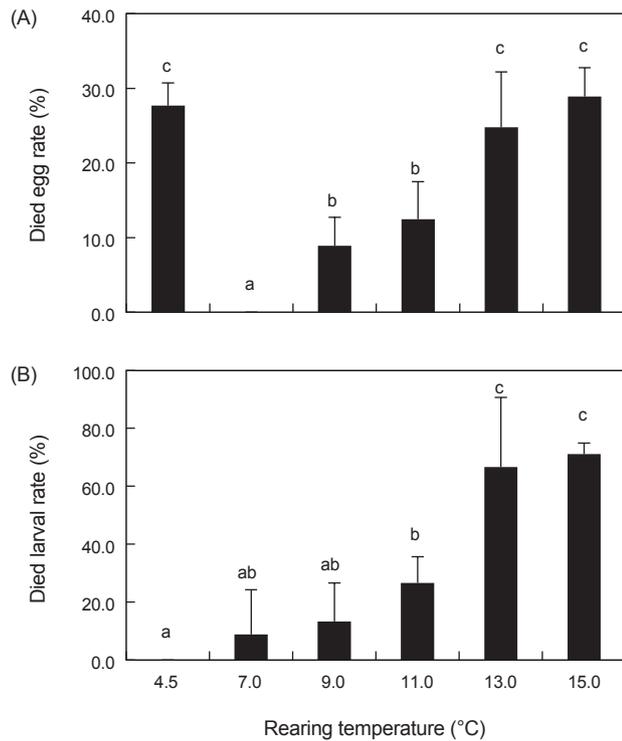


Fig. 2. Died rate (%) of walleye pollock *Theragra chalcogramma* eggs (A) and larvae (B) for contained on the different water temperatures (4.5, 7, 9, 11, 13 and 15°C). Different superscripts on bars indicate significant differences ($P < 0.05$); double superscripts (like ab, bc) indicate no significant difference with either component: ab is not significantly different from either a or b, etc.

이상으로 유의적으로 높게 나타났다($P < 0.05$, Fig. 2). 명태 수정란의 부화 기간은 4.5°C에서는 수정 후 14-22일(15.3±1.15 일) 사이에 부화를 하였으며, 수온이 높아질수록 첫 부화와 최종 부화 기간이 짧아져서 15°C에서는 수정 후 6-10일(7.3±1.17 일) 사이에 부화를 하였다(Fig. 3, Table 1). 부화 품질(hatch-

ing qualities, %)은 부화 자어 폐사율과 같은 경향으로 수온이 상승함에 따라 감소하였는데, 특히 13°C가 넘어가면서 급격하게 낮아지는 것으로 나타났다(Table 1). 부화율은 7°C에서 90.5±10.82%로 9°C 및 11°C와 유의적이지는 않았지만 높은 수치를 나타냈다($P < 0.05$). 반면, 4.5°C에서는 68.2±16.25%로 낮았으며, 15°C에서는 유의적으로 가장 낮은 28.9±3.85%로 나타났다($P < 0.05$, Table 1).

한편, 부화 당일 자어의 핵산함량에서 DNA 함량은 모든 수온 구에서 262.9-285.4 µg/larva의 범위에서 유의적인 차이를 보이지 않았다($P > 0.05$). 하지만, RNA 함량은 7°C에서 77.8±10.21 µg/larva로 유의적으로 가장 높았으며($P < 0.05$), 11°C 이상의 수온에서는 42.8-44.9 µg/larva로 유의적으로 낮게 나타났다($P < 0.05$). RNA/DNA ratio도 RNA 함량과 같은 경향을 보여 7°C에서 유의적으로 가장 높은 것으로 나타났다($P < 0.05$, Table 1). 한편, Fig. 4.에서는 정상 발달 중인 수정란과 부화 자어(Fig. 4A), 난 발달 중에 기형발생(Fig. 4B) 그리고 부화 후 난황흡수 전후 기형개체(Fig. 4C)를 나타낸 것이다.

고 찰

서식지의 수온 변화는 온수성 어류에 비해 명태와 같은 한해성 어류의 초기 생활사에 있어서 발달과정에 많은 영향을 준다(Réalis-Doyelle et al., 2016). 특히, 종자생산과정에서 뿐만 아니라 자연에서 유입된 수정란의 발달과 자치어의 성장 및 생존에 있어서도 수온에 대한 영향력은 매우 중요하게 작용한다(Teletchea et al., 2007; Souchon and Tissot, 2012). 본 연구에서 수정란의 부화까지 소요되는 시간은 수온이 낮아질수록 다소 길어지는 경향을 보였지만, 부화율은 7, 9 및 11°C 실험구에서 유의적으로 가장 높은 것으로 나타났다($P < 0.05$). 하지만, 자연 수온에 가장 가까웠던 4.5°C에서는 부화 기간도 길고, 부화율도 낮은 것으로 조사되었다($P < 0.05$). Choi et al. (2020)도 명태 수정란의 부화율은 8°C를 기준으로 가장 높게 나타났으며, 이보다 낮거나 높은 수온에서는 오히려 낮은 부화율을 보이며

Table 1. Time until hatching (day), hatching rate (%), hatching qualities (%) and nucleic acids (contents and ratio) on the hatching day of walleye pollock *Theragra chalcogramma* for containing on the different water temperatures (4.5, 7, 9, 11, 13 and 15°C)

Temp. (°C)	Time until hatching (day)	Hatching rate (%)	Hatching qualities (%)	Nucleic acids on the hatching day		
				RNA (µg/larva)	DNA (µg/larva)	RNA/DNA ratio
4.5	15.3±1.15 ^d	68.2±16.25 ^{bc}	100.0± 0.00	64.1±7.18 ^c	281.2±42.50	0.23±0.020 ^{ab}
7	12.7±1.15 ^c	90.5±10.82 ^c	90.2±15.12	77.8±10.21 ^d	264.1±17.32	0.30±0.040 ^b
9	10.0±0.75 ^b	84.4±10.18 ^c	84.7±11.73	53.4±2.74 ^b	268.7±14.40	0.20±0.014 ^{ab}
11	8.7±1.15 ^a	85.4±13.01 ^c	71.6± 9.35	44.9±2.74 ^a	285.4±9.71	0.16±0.013 ^a
13	8.0±0.82 ^a	45.2±12.96 ^b	32.5±23.82	44.6±5.30 ^a	269.9±5.39	0.17±0.020 ^a
15	7.3±1.17 ^a	28.9± 3.85 ^a	25.3± 3.94	42.8±6.70 ^a	262.9±4.72	0.16±0.026 ^a

Different superscripts in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$); double superscripts (like ab, bc) indicate no significant difference with either component: ab is not significantly different from either a or b, etc.

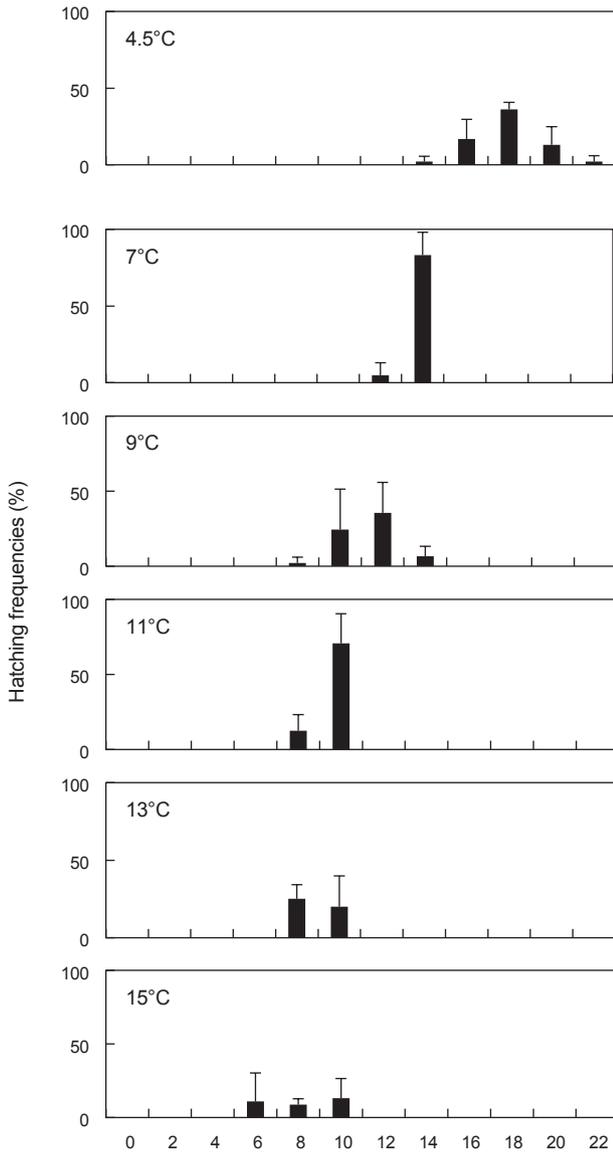


Fig. 3. The hatching frequencies (%) of walleye pollock *Theragra chalcogramma* for containing on the different water temperatures (4.5, 7, 9, 11, 13 and 15°C).

모든 수정란이 부화되는 소요시간은 수온이 낮아질수록 길어진다고 보고하였다. 또한, Danielsen (2016)에 의하면, lump-sucker *Cyclopterus lumpus*는 한계수온 범위 이하에서 수온이 낮을수록 사란의 발생이 많고 이로 인해 부화율이 낮아진다고 보고하여 본 연구의 결과와 동일한 경향을 보였다. 더욱이 Danielsen (2016)은 본 연구에서 확인되지 않았던 한계수온 이하에서 생존율이 낮아지면서 부화 자어의 크기가 작아지는 것도 확인하였다. 반면, 수온이 낮을수록 최종 부화율과 부화 후 생존율이 좋았던 brown trout *Salmo trutta* (Réalis-Doyelle et al., 2016) 및 Atlantic cod *G. morhua* (Madondo, 2013)와는 상



Fig. 4. The malformation of walleye pollock *Theragra chalcogramma* eggs and larvae for egg's development and larval growth. A, normal egg and larvae; B, abnormal developing eggs; C, malformation of hatching larvae.

반된 결과를 보였는데, 이는 한계수온에 따른 수정란의 난발생과 부화 개체의 수온 반응이 종에 의해 다르게 작용한 것으로 판단된다.

한편, 본 연구에서 수정란의 부화 전까지 사란율(%)은 한계수온 이상이라고 보여지는 13°C 및 15°C와 자연 수온에 가까운 4.5°C에서 유의적으로 가장 높게 나타난 반면 7°C에서는 발생 중에 사란을 전혀 관찰할 수 없었다. 또한 부화 후 자어의 폐사는 낮은 수온인 4.5-9°C까지는 유의적으로 낮았는데, 그 중에서도 4.5°C에서는 전혀 폐사하는 개체가 나타나지 않았다. 이에 비해 11°C 이상에서는 수온이 높아질수록 폐사하는 자어의 수가 증가하는 경향을 보였다(Fig. 2). 이들 수정란과 부화 자어의 폐사는 Fig. 4에서와 같이 척추의 전반부 만곡(전만, Lordosis) 보다는 후반부 만곡(후만, Kyphosis)의 증상이 두드러지게 관찰되었다. Madondo (2013)은 수정란의 기형에 대해서는 관찰되지 않았지만, 부화 자어의 수온에 따른 기형 증상을 자세히 확인하였는데, 전체적인 척추 기형(veterbral malformations)은 수온의 적합도와 상관없이 비슷한 비율로 나타났다. 하지만, 수온이 높아짐에 따라 전만은 감소하였고 한계수온 이하로 판단되는 가장 낮은 수온에서는 전만과 후만의 복합 증상이 높아진다고 보고하였다. 또한, 수온이 높아질 경우에 심한 척추꼬임(severe veterbral curvature) 현상의 진행 정도가 점차 심해지는 것을 확인하였다. 본 연구에서는 기형 개체의 증상에 따른 조사는 이루어지지 않았지만, 부화 후 기형 개체의 뚜렷한 증상과 폐사 경향은 확인되었다. 본 연구에서 밝혀진 추가적인 것은 명태의 최적의 수온이라고 판단되는 7-11°C에서 기형이 낮아지고, 최적 수온보다 낮거나 높아질 경우 사란과 기형율이 높아지는

것이 확인되었기 때문에 추후 기형의 경향도 파악해 볼 필요가 있다고 판단된다.

한편, 부화율은 7°C에서 90%가 넘게 조사되었고 이와 더불어 9°C 및 11°C도 유의적으로 높은 부화율을 보였는데, 각 수온별 DNA contents의 차이는 없었기 때문에 수온에 따른 개체들의 크기 차이는 없었다고 판단된다. 반면, RNA contents는 7°C에서 가장 높았던 것은 세포 활력이 가장 좋고, 가장 높은 성장을 할 수 있는 수온이었기 때문인 것으로 판단된다. 이에 따라 RNA/DNA ratio가 부화 당일을 기준으로 7°C에서 가장 높았기 때문에(Table 1) 명태의 수정란을 부화시키기에는 7°C가 가장 적합할 것으로 판단되어진다. 하지만, Madondo (2013)과 같이 부화 전후 수정란과 부화 자어의 기형 혹은 폐사 경향과 함께 핵산(nucleic acid)의 경향을 제시한 자료는 찾아볼 수 없었기 때문에 비교할 수는 없지만 대구과 어류인 대서양 대구(*G. macrocephalus*)에서 부화 후 5주 동안의 성장 및 생존이 RNA/DNA ratio의 경향과 충분히 비례적인 결과를 보이는 것으로 보고되었으며, 이러한 경향은 여러 연구자들에 의해 보고된 바 있다(Buckley, 1979; Buckley et al., 1999; Vidal et al., 2006). 그러므로, 국내에서 채란된 명태 수정란의 최적 부화수온은 7°C가 적합하다고 판단한다. 그러나 부화 후 자어 단계부터의 수온 조건도 부화수온과 동일한 조건으로 양식을 해야할지는 더욱 연구해봐야 할 과제이다.

사 사

이 논문은 2015년 해양수산부 재원으로 한국해양과학기술진흥원의 지원을 받아 수행된 연구임(2015-0586, 동해안 명태의 종묘생산 및 방류기술 개발).

References

- Bian X, Zhang X, Sakurai Y, Jin X, Gao T, Wan R and Yamamoto J. 2014. Temperature-mediated survival, development and hatching variation of Pacific cod *Gadus macrocephalus* eggs. *J Fish Biol* 84, 85-105. <https://doi.org/10.1111/jfb.12257>.
- Bian X, Zhang X, Sakurai Y, Jin X, Wan R, Gao T and Yamamoto J. 2016. Interactive effects of incubation temperature and salinity on the early life stages of Pacific cod *Gadus macrocephalus*. *Deep Sea Res II Top Stud Oceanogr* 124, 117-128. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.01.019>.
- Bonnet DD. 1939. Mortality of the cod egg in relation to temperature. *Biolog Bull* 76, 428-441. <https://doi.org/10.2307/1537749>.
- Buckley LJ. 1979. Relationships between RNA-DNA ratio, prey density, and growth rate in Atlantic cod *Gadus morhua* larvae. *J Fish Res Bd Can* 36, 1497-1502. <https://doi.org/10.1139/F79-217>.
- Buckley LJ, Caldarone E and Ong TL. 1999. RNA-DNA ratio and other nucleic acid-based indicators for growth and condition of marine fishes. *Hydrobiologia* 401, 265-277. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4201-4_20.
- Choi J, Han GS, Lee KW, Byun SG, Lim HJ and Kim HS. 2020. Effect of water temperature on the egg hatch and early growth of walleye pollock *Gadus chalcogrammus*. *Korean J Ichthyol* 32, 78-83. <https://doi.org/10.35399/ISK.32.2.6>.
- Danielsen M. 2016. Effect of incubation temperature on eggs and larvae of lump sucker (*Cyclopterus lumpus* L.). M.S. Thesis, The Arctic University, Tromsø, Norway.
- Dong CM, Kang J H, Byun SG, Park KY, Park JY, Kong HJ, An CM, Kim GD and Kim EM. 2016. Genetic diversity and relationship of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* based on microsatellite analysis. *J Life Sci* 26, 1237-1244. <https://doi.org/10.5352/JLS.2016.26.11.1237>.
- Duncan DB. 1955. Multiple-range and multiple F tests. *Biometrics* 11, 1-42. <https://doi.org/10.2307/3001478>.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2018. Fishery and aquaculture statistics. Global fisheries commodities production and trade 1976-2016 (FishstatJ). In: FAO fisheries and aquaculture department [online]. FAO, Rome, Italy. Retrieved from www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en.
- Fukuda M, Yano Y, Nakano H and Sugiyama M. 1986. Protein and nucleic acid changes during early developmental stages of crested flounder. *Bull Jap Soc Sci Fish* 52, 951-955. <https://doi.org/10.2331/suisan.52.951>.
- Garside ET. 1986. Effects of oxygen in relation to temperature on the development of embryos of brook trout and rainbow trout. *J Fish Res Board Can* 23, 1121-1134. <https://doi.org/10.1139/f66-105>.
- Girolamo MD, Torboli V, Pallavicini A and Isidro E. 2017. Genetic diversity and structure of *Megabalamus azoricus* in the Azores: Implications for aquaculture management. *J Sea Res* 129, 53-60. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.09.004>.
- Hassler JT. 1982. Effect of temperature on survival of Northern pike embryos and yolk-sac larvae. *Prog Fish Cult* 4, 174-178. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1982\)44\[174:EOT OSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1982)44[174:EOT OSO]2.0.CO;2).
- Herzig A and Winkler H. 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Vimba vimba*. *J Fish Biol* 28, 171-181. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05155.x>.
- Jayanthi M, Thirumurthy S, Muralidhar M and Ravichandran P. 2018. Impact of shrimp aquaculture development on important ecosystems in India. *Glob Environ Change* 52, 10-21. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.05.005>.
- Kang SK, Park JH and Kim SA. 2013. Size-class estimation of the number of walleye pollock *Theragra chalcogramma* caught in the Southwestern East Sea during the 1970s-1990s. *Korean J Fish Aquat Sci* 46, 445-453. <https://doi.org/10.1139/F79-217>.

- org/10.5657/KFAS.2013.0445.
- Kishimura H, Klomklao S, Benjakul and Chun BS. 2008. Characteristics of trypsin from the pyloric ceca of walleye pollock *Theragra chalcogramma*. Food Chem 106, 194-199. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.05.056>.
- Kwon ON and Adachi SJ. 2008. Biochemical overripeness characterization of artificially matured Japanese eel *Anguilla japonica* egg. J Aquacult 21, 176-180.
- Lee U. 1991. Estimation on optimum fishing effort of Walleye pollock fishery in the east coast of Korea: Based on the economic analysis between danish seine fishery and trawl fishery for walleye pollock. J Fish Bus Adm 22, 75-99.
- Madondo M. 2013. Effects of temperature on early life stages of Atlantic cod *Gadus morhua*: A descriptive study. M.S. Thesis, University of Tromsø, Tromsø, Norway.
- Mueter FJ, Bond NA, Ianelli JN and Hollowed AB. 2011. Expected declines in recruitment of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the eastern Bering Sea under future climate change. ICES J Mar Sci 68, 1284-1296. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr022>.
- Nakatani T and Maeda T. 1984. Thermal effect on the development of walleye pollock eggs and their upward speed to the surface. Bull Jap Soc Sci Fish 50, 937-942. <https://doi.org/10.2331/suisan.50.937>.
- Olla BL and Davis MW. 1990. Effects of physical factors on the vertical distribution of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* under controlled laboratory conditions. Mar Ecol Prog Ser 63, 105-112. <https://doi.org/10.3354/meps063105>.
- Peragón J, Barroso JB, García-Salguero L, Higuera M and Lupiáñez JA. 2001. Growth, protein-turnover rates and nucleic-acid concentrations in the white muscle of rainbow trout during development. Int J Biochem Cell Biol 33, 1227-1238. [https://doi.org/10.1016/s1357-2725\(01\)00088-7](https://doi.org/10.1016/s1357-2725(01)00088-7).
- Réalis-Doyelle E, Pasquet A, Charleroy DD, Fontaine P and Teletchea F. 2016. Strong effects of temperature on the early life stages of a cold stenothermal fish species, brown trout (*Salmo trutta* L.). PLoS ONE 11, e0155487. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155487>.
- Seo JY and Kwon ON. 2017a. Gonadal maturation, RNA/DNA ratio of mature eggs, and the effect of refrigeration on egg viability and sperm motility in Korean walleye pollock *Theragra chalcogramma*. Korean J Fish Aquat Sci 50, 296-301. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2017.0296>.
- Seo JY and Kwon ON. 2017b. Naturally collection and development until yolk absorption of domestic Walleye pollock *Theragra chalcogramma* fertilized eggs and larvae. J Korea Acad-Ind Coop Soc 18, 49-54. <https://doi.org/10.5762/KAIS.2017.18.1.49>.
- Souchon Y and Tissot L. 2012. Synthesis of thermal tolerances of the common freshwater fish species in large Western Europe rivers. Knowl Managt Aquatic Ecosyst 405, 1-48. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012008>.
- Teletchea F, Fostier A, Le Bail PY, Jalabert B, Gardeur J N and Fontaine P. 2007. Storefish: A new database dedicated to the reproduction of temperate freshwater teleost fishes. Cybium 31, 227-235. <https://doi.org/10.26028/cybium/2007-312-017>.
- Vidal ÉAG, DiMarco P and Lee P. 2006. Effects of starvation and recovery on the survival, growth and RNA/DNA ratio in loliginid squid paralarvae. Aquaculture 260, 94-105. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.05.056>.