

水産資源管理談話会報

第 30 号

日本鯨類研究所 資源管理研究センター

2003年 3月

翻訳・公表希望者は以下の手続きとり、著者の許可を得た上で翻訳・公表する。

1. 翻訳・公表希望者は文章（FAX、手紙）で著者、表題および会報の号を明記し、資源管理談話会事務局を通じて要請し、著者の許可を得て翻訳・公表する。
2. 翻訳公表物を資源管理談話会事務局に送付する。

目次

お知らせ	2
スルメイカの繁殖生態と再生産機構	桜井 泰憲 3
我が国におけるスルメイカの資源評価・管理方策について		
木所 英昭・森 賢・後藤 常夫・木下 貴裕	18

財団法人 日本鯨類研究所

資源管理研究センター

〒104-0055 東京都中央区豊海町4-5 豊海振興ビル

TEL 03-3536-6521

FAX 03-3536-6522

スルメイカの繁殖生態と再生産機構

桜井 泰憲
北海道大学大学院水産科学研究科

Reproduction of Japanese Common Squid, *Todarodes pacificus*.

Yasunori Sakurai

Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University,

Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

E-mail: sakurai@fish.hokudai.ac.jp

1. はじめに

単年性の寿命を持つスルメイカ類（アカイカ科イカ類）は、世界で22種ほどが生息する重要な水産資源であるが、その資源変動は極めて大きい。例えば、スルメイカは、過去の漁獲量で約10倍の変動を示し（図1），^①カナダ東岸でのカナダイレックス，*Illex illecebrosus*を対象とする漁業は、80年代の急激な漁獲減以降中断されたままである。^②こうしたスルメイカ類の急激な資源・漁獲変動は、過剰漁獲だけではなく、気候変化が再生産一加入の成否に影響して起きる可能性があり、この分野の緊急な研究の取り組みが提言された。^③単年性のスルメイカの場合、海洋環境変化に対して、毎年の再生産一加入の成否を通してより敏感に応答した資源の増減をする可能性がある。筆者は、スルメイカの資源変動要因を明らかにすることを最終的目的として、これまで飼育実験による繁殖生態と再生産機構に関する研究を続け、これらの知見と再生産海域での調査に基づいて、再生産過程を通じた資源変動仮説の検証を行ってきた。ここでは、それらの研究成果の概要を紹介する。

2. 飼育実験法の確立と成長解析

イカ類の中でも、コウイカ・ヤリイカ類は飼育が容易であり、行動学や医学研究を含めた数多くの飼育実験に利用されている。^④スルメイカは、1年で日本列島に沿って南北に回遊するイカ類であり、その長期飼育は困難とされていた。飼育実験は、健全な飼育用スルメイカの採集、氷温麻酔法を含めた長距離輸送、水槽の形状と水温・水質などの飼育環境、冷凍餌を用いた長期給餌飼育などの飼育技術の開発から始まった。^⑤現在では、未成体期から産卵して死亡するまでの2-3ヶ月間の飼育実験を可能にしている。^{⑥, ⑦, ⑧, ⑨}これらの飼育技術の開発は、イカ類の活魚輸送、水槽の設計、氷温麻酔による鮮度保持などに展開されつつある。また、飼育実験により、摂餌量と成長の関係、^⑩平衡石中の微細輪紋が日周輪であるとの実験的証明など、^{⑪, ⑫, ⑬}スルメイカの成長解析に重要な知見を明らかにした。

3. 繁殖生態・再生産過程の特徴

スルメイカの長期間飼育の目的は、飼育下での雌雄の成熟過程、交接・産卵行動と産卵された卵塊の性状、および胚発生・ふ化幼生の生残条件などを明らかにすることであった。本種の成熟特性を端的に言えば、1年という短い一生の前半は急速に成長しつ

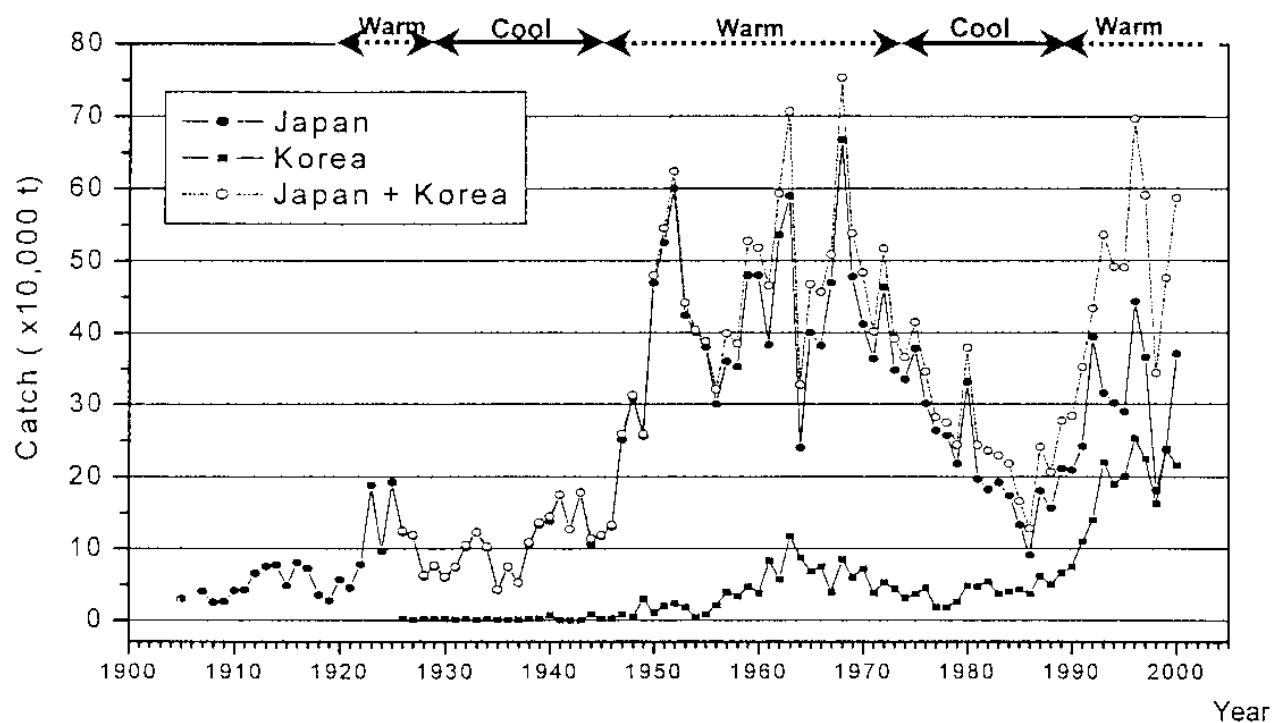


図1. 20世紀における日本・韓国のスルメイカ漁獲量の経年変化と寒冷・温暖レジームとの関係(Sakurai *et al.*, 2000)

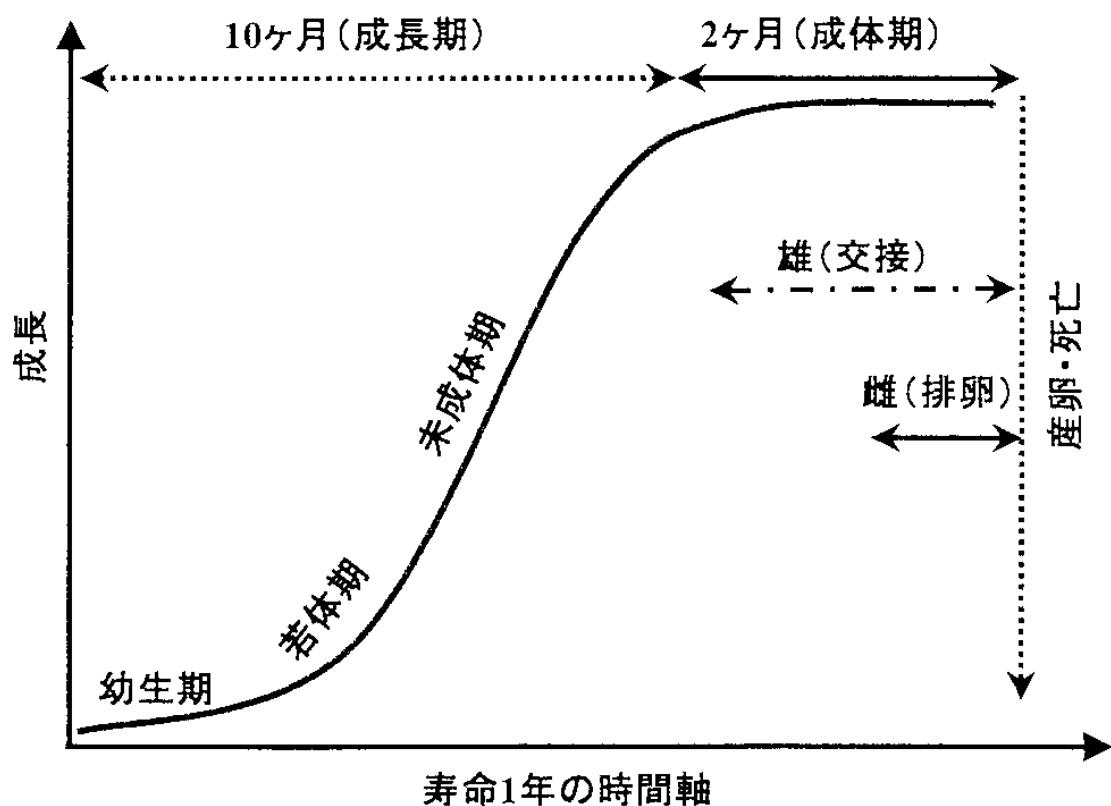


図2. スルメイカの成長・成熟・産卵までの時間軸: 雄は死亡までの2ヶ月が交接可能、雌は死亡までの1ヶ月間で卵巣中の完熟卵を排卵蓄積し、産卵して死亡。

づけ、残り数ヶ月で成熟・産卵して死亡するということである（図2）。^{14, 15, 16)} スルメイカでは、雄は雌よりも早く成熟し、雌の卵巣が発達する前から精包を雌の口球部に打ち込む交接行動を行なう（図3）。^{5, 17)} 精包中の精子塊は、最初は口器の外唇表面に付着しているが、その後口器と腕基部の口囲膜にある多数の受精囊中に保存される（図4）。¹⁸⁾ スルメイカは透明なゼリー状の巨大卵塊を産卵し、この時に受精囊中の精子も卵塊内に送られて受精する。^{17, 19)} 水槽内の行動観察では、完熟な雌は、中層に滞泳しながら10本の腕の中に漏斗から出されたゼリーと卵で卵塊を約7分かけて産卵した（図5）。産卵後のイカは、産卵直後から長くても数日以内に死亡する。卵塊の大きさは直径約30–80cmで、包卵腺由来ゼリーが表面を覆い、直径80cmの卵塊では、その中には輸卵管腺由来ゼリーと約20万粒の卵が一定間隔で存在しており、海水中では中層に漂うか僅かに沈む程度の浮遊特性を持っている（図6）。また、水中でのスルメイカ卵塊は「大きなしやぼん玉」のような物体であり、障害物にぶつかったりした場合には簡単に壊れてしまう。発生途中で卵塊が崩壊すると、発生卵はバクテリア・原生動物・動物プランクトンによる食害すべて死するため、ふ化までは卵塊が壊れないで維持される必要がある。¹⁹⁾

スルメイカ類では、カナダイレックスが同じような透明卵塊を生むことが水槽実験で確認されている²⁰⁾が、これらの卵塊は未だに海洋中からは発見されていなかった。O'Dor & Balch²⁰⁾は、カナダイレックスでは、巨大アクアトロンを用いた飼育実験によって、表層と底層水塊の密度躍層がある場合、産卵は表層水塊内で行われ、産出卵塊は沈降したとしても、この密度躍層上層に留まる可能性（中層浮遊仮説）を指摘している。現在、筆者らは鳥取水産試験場との共同研究として、10–11月の隠岐諸島周辺海域をスルメイカ再生産研究のモデル海域として、水中ロボットカメラ（ROV）による卵塊探査を行っている。この調査では、2000年11月初めに隠岐諸島南西沖の陸棚上を流れる対馬暖流内において、水深約100m、水温18°Cの表層暖水と深層水との水温躍層付近でスルメイカ卵塊と思われるゼリー状物質を発見している（図7, 8）。

筆者は、スルメイカ類の人工授精法^{17, 21)}を確立することができた。この方法では、スルメイカ類の輸卵管腺由来ゼリーが発生卵の団卵空拡大を誘起して、卵内の胚の回転運動スペースを確保できるため、ふ化率が向上する（図9, 10）。これにより、現在ではスルメイカ類の卵発生とふ化幼生の形態観察が可能となった。^{22, 23)} スルメイカでは、胚発生過程、²⁴⁾ および卵発生とふ化後の幼生の生残適水温を調べた結果、15–23°Cの範囲が最適と判定された（図11）。²⁵⁾ この水温範囲は、再生産海域でのふ化幼生の出現する水温帯と一致している。^{26, 27)} さらに、15–23°Cの卵発生に適した水温範囲における卵塊の形状が維持される日数は、15°Cでは9日、20°Cでは5日、23°Cで4日程度と推定している。²⁵⁾

4. スルメイカの再生産仮説

飼育実験により、「スルメイカは15–23°Cの暖流水域の中層以浅で産卵し、卵塊はその水塊内に滞留し、卵発生とふ化が生ずる。この間卵塊は壊れず、この適水温帯に留まる」という「卵塊中層浮遊・滞留仮説」を立てることができた。^{8, 28)} これに加えて、産卵直前の雌は必ず水槽の底に座り、外套を盛んに拡大・縮小させ、ネオンサインのように瞬間的な体色変化させる行動を行なう（図12）。¹⁹⁾ これは、外套内の生殖関連器官での卵塊ゼリーの形成と口器周辺の口囲膜の受精囊内に存在する精子の活性化を、この底に座った状態で行なっていると推定される。もし、この産卵前の底に座る行動が、実

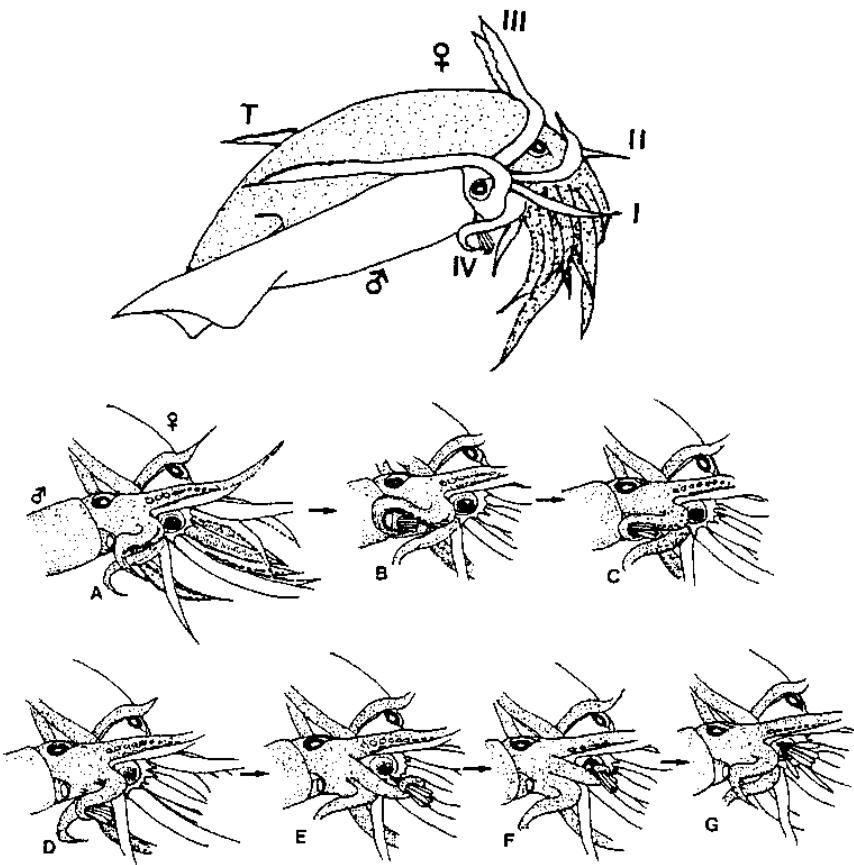


図3. スルメイカの交接行動. 雄は雌に対して触腕と8本の腕で雌の決まった部位を捕捉する(上図). 雄は生殖腕(右第4腕)先端部で漏斗から出される精包を数本握り, それを雌の口球部周辺に打ち込む. A-Gの行動は約0.2秒で, この姿勢を維持しながら数回の打ち込み行動が繰り返される. (Sakurai *et al.*, 2002b)

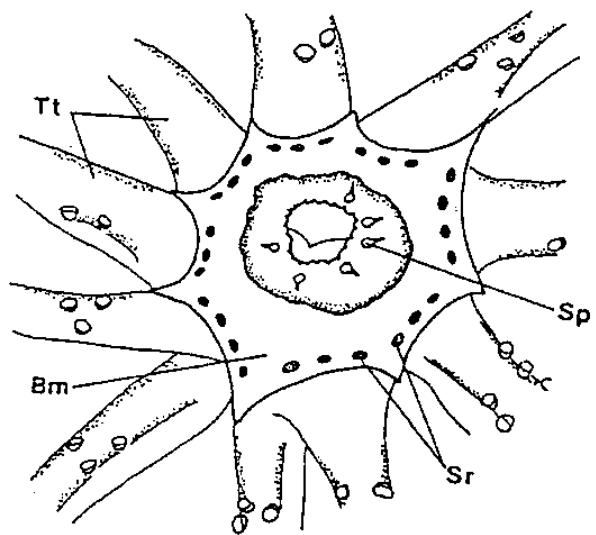


図4. 雌の口球部周辺に存在する精包囊(Sp)と口囲膜(Bm)に存在する受精囊(Sr). Tt:触腕. (Ikeda *et al.*, 1993)

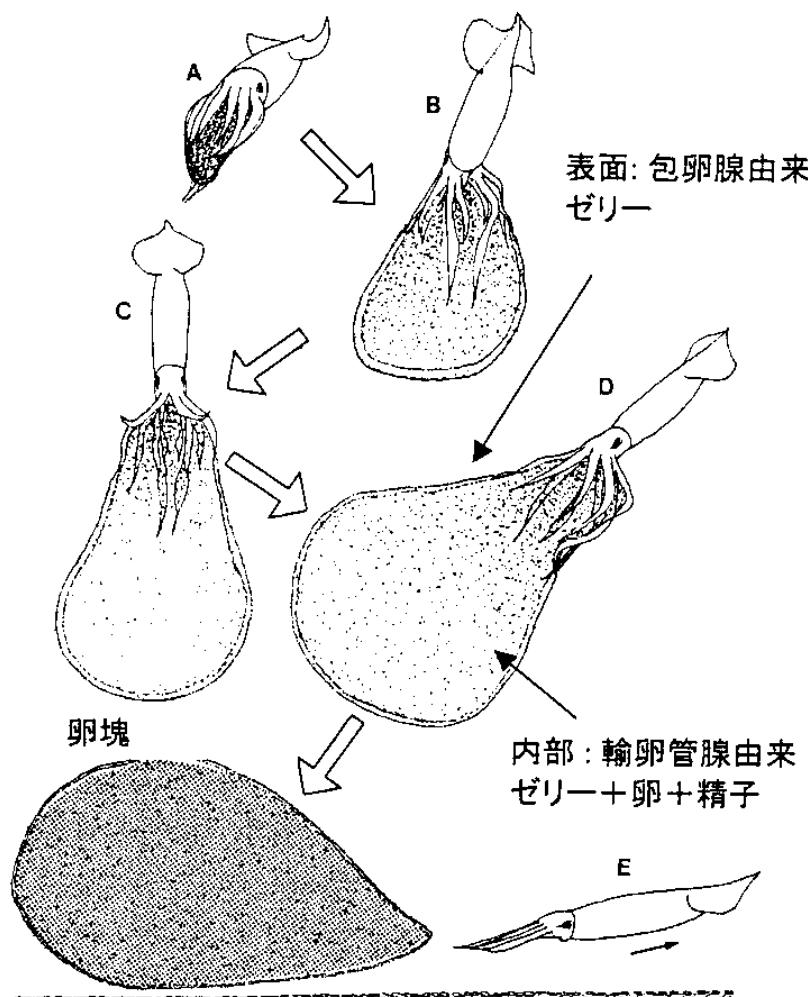


図5. 水槽内で観察されたスルメイカの産卵行動 (Sakurai et al., 2002b)

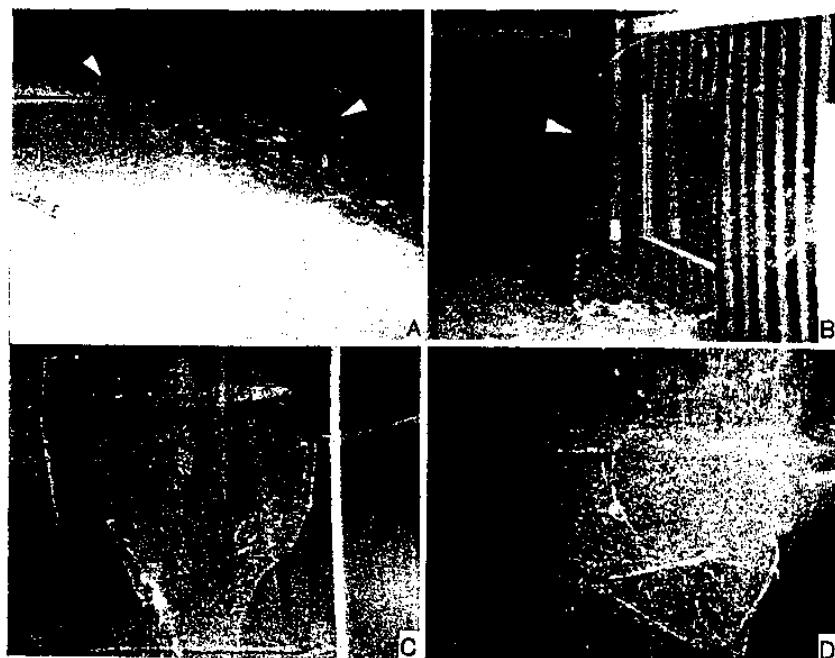


図6. 平穏な水槽内におけるスルメイカ卵塊のふ化までの形
状変化(水温:18°C).
A:産卵数時間後(直
径:約80cm), 左下
は産卵後死亡した雌,
B:産卵半日後, C:2
日目, D:4日目 (桜
井他, 1999)

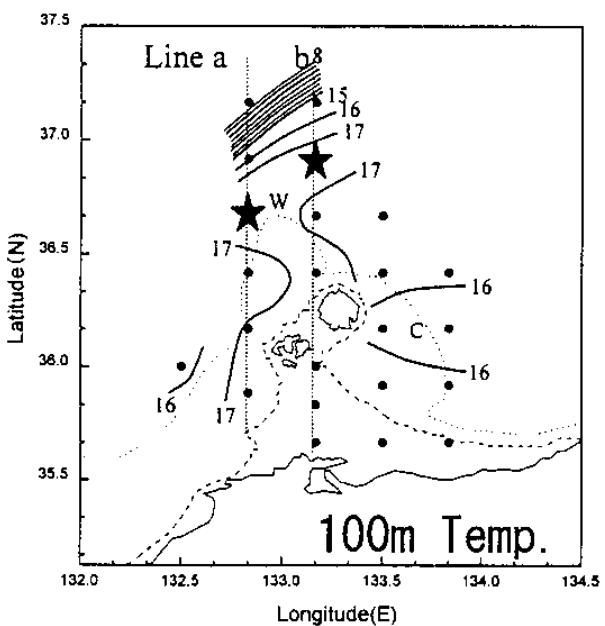


図7. 2000年11月初旬観測の調査海域と観測点および100m深の水温水平分布。★: ROVにより卵塊を観察した点。

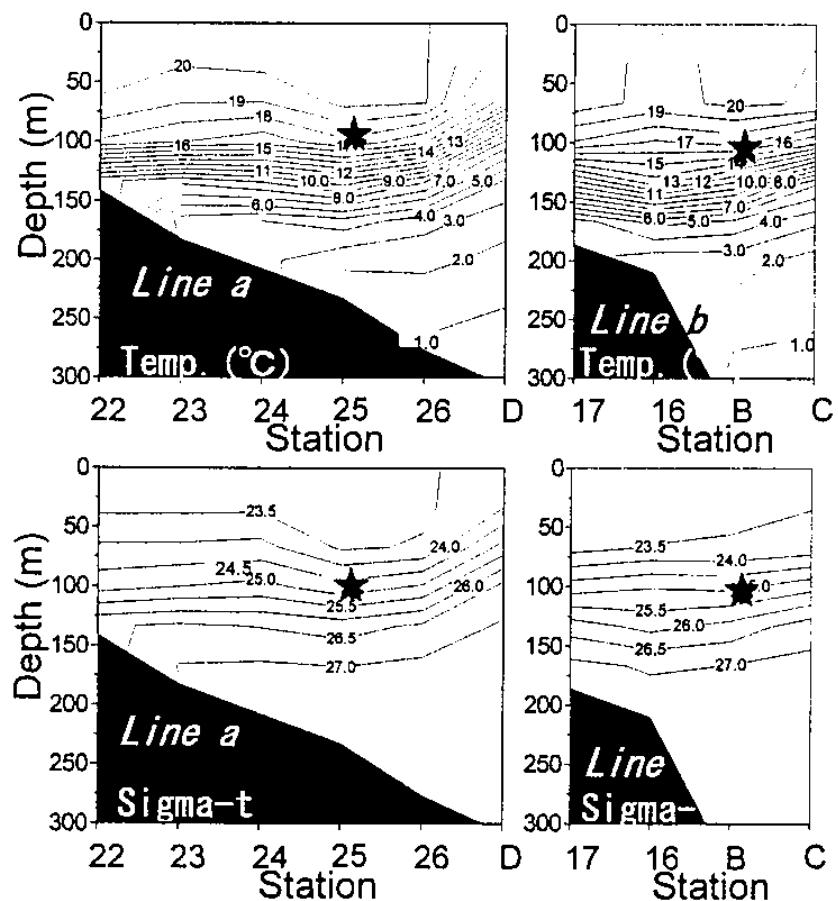


図8. 観測線a, bにおける水温(上図)とsigma-t(下図)の変化と卵塊状ゼリーの発見位置

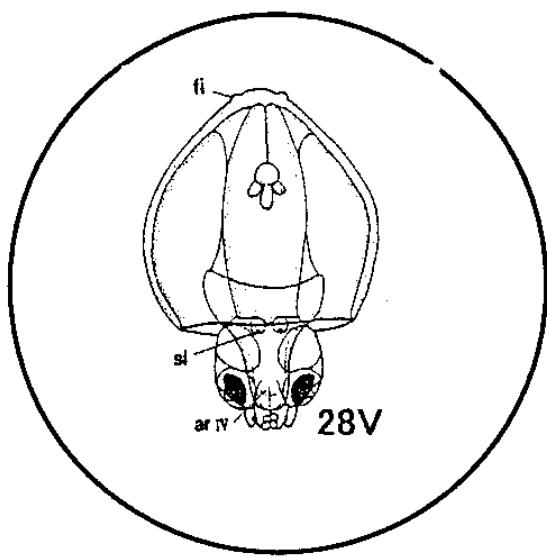


図9. ふ化直前(ステージ-28)における幼生と卵腔拡張の状態

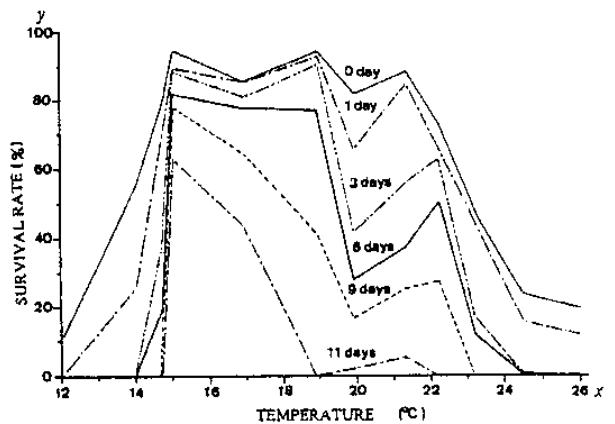


図10. 50%ふ化時点での卵の生残率とその後11日目までの無給餌条件下でのふ化幼生の生残率の推移(Sakurai et al., 1996). 縦軸: ふ化後の生残率, 横軸: 水温

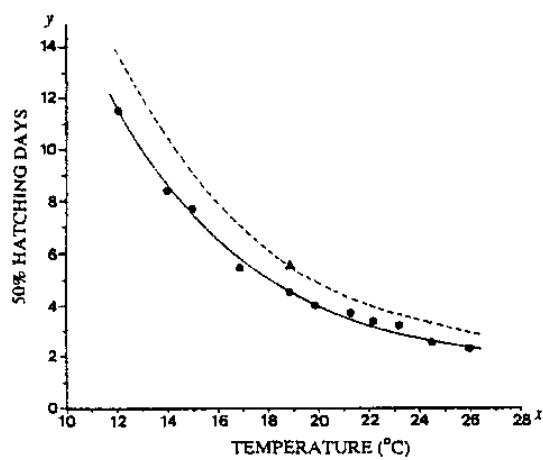


図11. 正常発生した11水温区(12.1~26.0°C)における水温と50%ふ化日までの日数との関係(実線:人工受精卵のふ化日数, 破線:卵塊からのふ化日数)(Sakurai et al., 1996). 縦軸:受精から50%ふ化までの日数, 横軸:水温

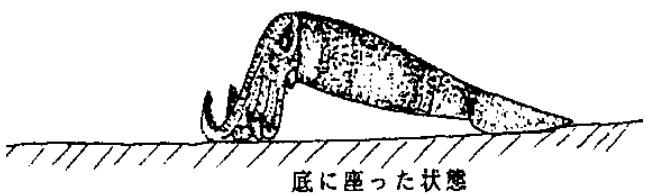


図12. 産卵直前に水槽底に静止する雌のスルメイカ(体色が激しく変化し、外套のポンプ運動が顕著)(桜井, 1998)

際の産卵場でも起きるとすれば、スルメイカの産卵場はイカが座ることのできる大陸棚およびその斜面域などの海底がある場所に限られる。本種の主な産卵場とされる日本海南西部や東シナ海・黄海では、産卵前後のスルメイカは陸棚から斜面域で底曳きトロールなどにより漁獲されており、^{29,30,31)} その水深はおよそ100-500mとされている。

以上のことから、スルメイカの産卵場の物理環境条件は、「水深100-500mの大陸棚—大陸棚斜面上の、水温15-23°Cの表層暖水が覆い、季節的水温（密度）躍層が発達している海域」と推定した（図13）。

4. 再生産仮説によるスルメイカ産卵場の推定

本種の産卵群は、便宜的に春・夏・秋・冬に分けられるように、年間を通してどこかで産卵していることになる。しかし、資源の減少期には秋生まれ群が優先し、資源増加期には冬生まれ群の増加が顕著であることが知られている。³²⁾ 筆者らは、「スルメイカの産卵場は、水深100-500mの大陸棚—大陸棚斜面上の水温15-23°Cの表層暖水内で、季節的水温（密度）躍層が発達している海域」を用いて、1年を通じた本種の時空間的に再生産可能な海域を描くことができた（図14）。^{8,33,34)} これには地理情報システム（GIS）解析が有効であり、スルメイカが生息する海域の水温の時空間分布データと陸棚などの海底地形情報によって、再生産海域の季節・経年変化を調べることができる。

これによって、本種の主要な産卵場は、能登半島以南から対馬海峡までの日本海南西海域や東シナ海の広大な陸棚と斜面域であること、スルメイカ資源を支える冬生まれ群は東シナ海が、秋生まれ群は日本海南西海域が産卵場であること、季節的にはローカルな産卵場が日本列島に沿って形成されるが、それが主たる資源を支える産卵場になり得ないことを明らかにした。

特に、この解析で注目すべき点は、秋から冬の産卵海域の連続的な移動において対馬海峡が果たす役割である。日本周辺の海洋環境の温暖・寒冷のレジームは、スルメイカの季節的な産卵海域を北偏させたり、南偏させることになる。秋から冬には、日本海の水温低下に伴う主産卵場の日本海南西部から東シナ海へのシフトの時期であり、この時期の産卵海域のシフトに海洋環境の温暖・寒冷レジームがどのように働いているのか、1980年代以降におけるスルメイカの資源変動と環境のレジームとの関係の解析へと、筆者の研究を展開できるようになった。

5. スルメイカ資源変動のシナリオ

本種の資源は、秋・冬生まれ群が支えているものの、資源が増大すると春から夏の産卵群も出現するなど、年間を通して再生産している。しかし、資源の増大期には、冬から春に九州以南の東シナ海に広大な再生産海域が形成され、ここで生れた幼生は黒潮に乗って北上する群れを作る可能性が高い。また、資源が減少する場合には、冬から春の産卵群が急減し、対馬海峡を産卵場とする秋生まれ群に資源が縮小する可能性が考えられる。そこで、1980年代以降の日本周辺海域における海洋環境のレジームシフトとスルメイカ資源の変動に関係があるのかどうか、寒冷年と温暖年の再生産可能な海域の時空間的な違いを示し、これが資源の増減と関連するかについての検証を行なった。

筆者らは、スルメイカ資源変動仮説に基づいて、1984年～1999年までの16年間におけるスルメイカの再生産可能海域の時空間的変動解析を行った。^{34,35)} これには、「スルメイカの再生産可能海域は、水深が100m～500mの陸棚から斜面上の表層暖水内であり、水深50m水温が15～23°Cの範囲にある」という再生産仮説を採用し、毎月の水深50mの水

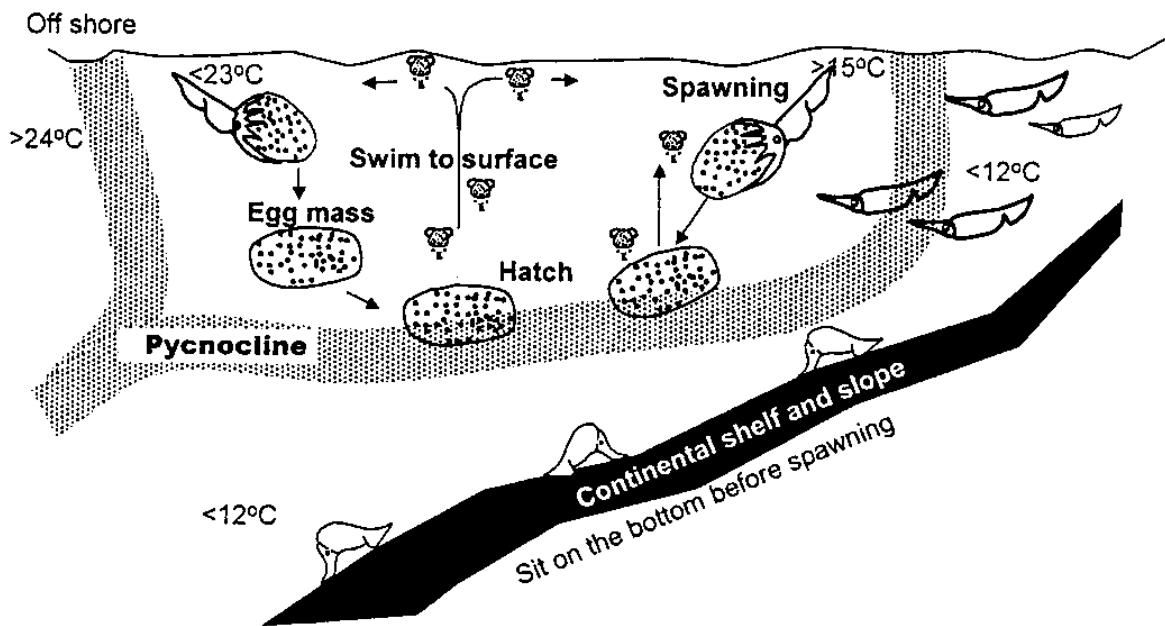


図13. 従来のスルメイカの再生産仮説: 表層暖水(15-23°C)と陸棚・陸棚斜面(100-500m)で抽出される再生産海域、産卵直前の雌イカが必ず海底に座り、その後表層暖水内で産卵し、卵塊は緩やかに沈降して水温躍層に滞留すると想定 (Sakurai *et al.*, 2000)

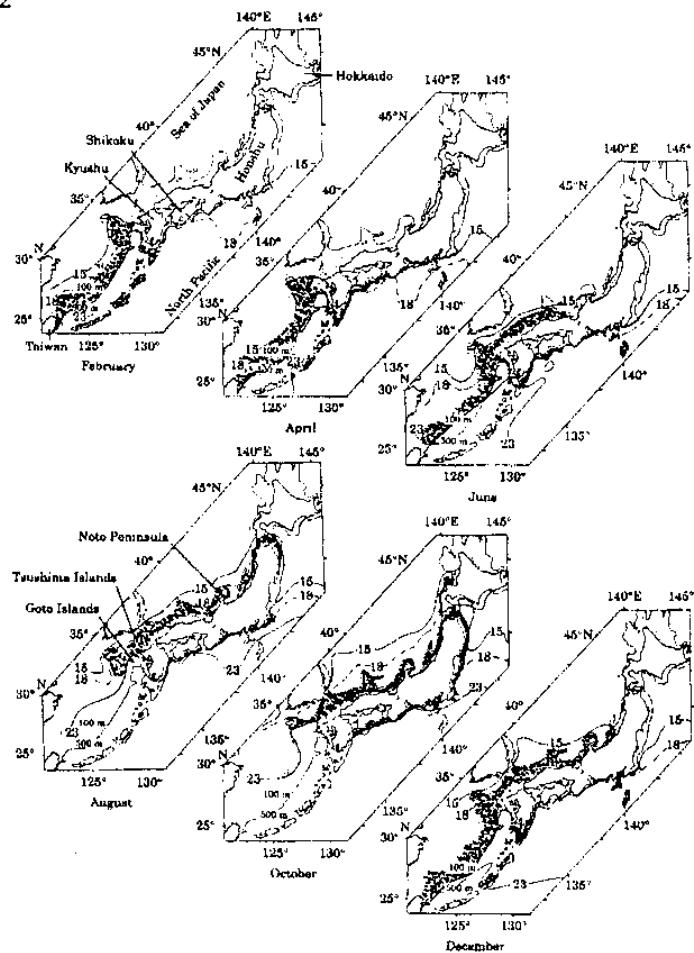


図14. スルメイカの発生適水温(15-23°C), 1900-1972年の各月の50m水深の平均水温分布図(JODC, 1978)および陸棚・陸棚斜面(100-500m)から抽出される再生産海域(代表例として偶数月を示した). (Sakurai *et al.*, 2000).

温と海底水深(陸棚一斜面)を用いたGIS解析を行なった。

この解析によって、スルメイカの漁獲量の減少期に相当する1989年以前の海洋環境の寒冷レジーム期と、漁獲量増加期に相当する1989年以降の温暖レジーム期⁽³⁾における秋(10-12月)と冬(1-3月)の再生産可能海域の広がりを比較した(図15)。秋の再生産可能海域は、常に対馬海峡を含む日本南西海域の本州側の陸棚一斜面上に形成される。しかし、1989年を境とする寒冷・温暖レジーム期における冬の再生産可能海域を比較すると、寒冷レジーム期には五島列島より南西の東シナ海に偏って縮小する年が多く、温暖レジーム期には対馬海峡まで可能海域が拡大する年が増加していた(図16)。つまり、寒冷年では、冬から春の再生産可能海域が東シナ海へと南偏・縮小するのに対して、温暖年には可能海域が秋から春にかけて常に対馬海峡に存在し、しかも冬一春でも範囲が拡大している可能性を見出した。特に、1989年から1991年の3年間の対馬海峡までの産卵場拡大は、スルメイカの漁獲量が増加傾向に転じた時期と一致している。また、約1年周期で産卵可能海域が対馬海峡方向へと拡大・縮小が認められた。これは、エル・ニーニョやアジアモンスーンなどの気象変化とも関連する可能性があり、興味深い現象として今後も解析を続けたい。

以上のように、スルメイカ資源を支える秋から冬(増加した場合は春も含む)の再生産海域は、温暖な年が続くと対馬海峡をはさんで日本海南西部から東シナ海に広く拡大し、秋から冬にかけての連続した再生産環境の好適化をもたらしている。これに対して、寒冷な年が続くと、秋の再生産海域は、温暖期と同様に常に日本海南西海域に形成されるが、冬から春にはその海域は東シナ海のはるか南に分離するため、特に冬から春の再生産環境を狭くしていると推定される。これを、秋・冬生まれ群間の資源豊度との関係で見た場合、寒冷期には冬生まれ群が減少して、見かけ上は秋生まれ群へと収斂する。逆に、温暖期には冬生まれ群が増加することにより、秋一冬生まれ群の両方の資源状況が好転化して、スルメイカ資源全体の豊度を上げるものと推定される(図17)。

6. おわりに

巻頭にも示したように、本研究の最終目的は、スルメイカの資源変動の解明である。筆者らは、それを目標として、スルメイカを飼育することから始めた。その後、実験生物学的手法によりスルメイカの再生産機構解明のための作業仮説の設定、次いで実際の再生産海域におけるフィールド調査、さらにこれらの結果を用いたGIS解析による再生産可能海域の気候変化に伴う変化へと研究を展開してきた。しかし、実際の産卵場におけるスルメイカの透明な巨大卵塊が、果たして仮説通りに中層の季節的水温躍層に滞留するのか、本当に陸棚と斜面上でなければ産卵場になりえないのかなど、検証すべき課題は多い。もし、スルメイカの卵塊が中層の水温躍層付近に存在することが再生産の成功に寄与し、逆に、海底まで躍層がなく卵塊が海底に沈んで壊れてしまうことが再生産の失敗をもたらすとすれば、季節風の強さや冬の海表面からの冷却などによって深さが変化する季節的密度躍層の経年変化の解明が重要となる。ここでは、図13に示した「スルメイカの再生産仮説」を開拓させるために、季節的混合層深度が陸棚海底に達している場合の「季節的混合層深度を加味した再生産仮説」を提示する(図18)。これには、気象・海洋物理研究者との共同研究、スルメイカの再生産海域が存在し、日本と同様にスルメイカ漁業をしている韓国の研究者との共同研究が不可欠である。今後、これらを一つ一つ検証して、スルメイカ、しいては世界に生息するスルメイカ類の資源変動のシナリオを作り、環境変化をモニタリングすることによる資源変動予測手法を確立できれば

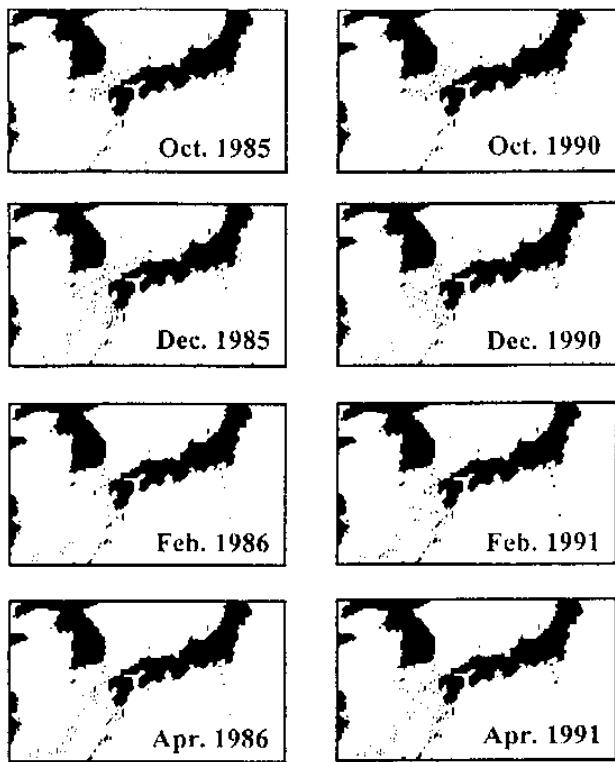


図15. GISによる1985/1986年(寒冷年)と1990/1991年(温暖年)の10月—4月の再生産可能海域の比較。灰色部分:50m水温(15-23°C)と100-500m水深から抽出。
(Sakurai *et al.*, 2002a)

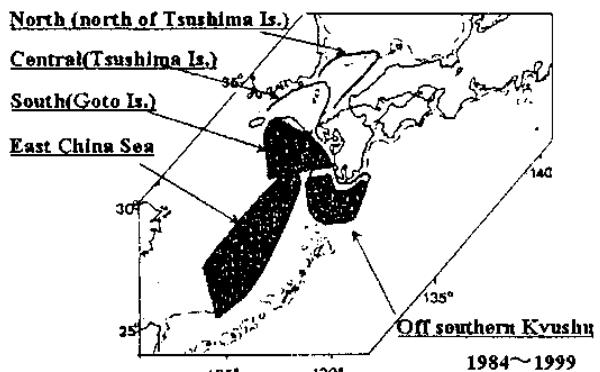
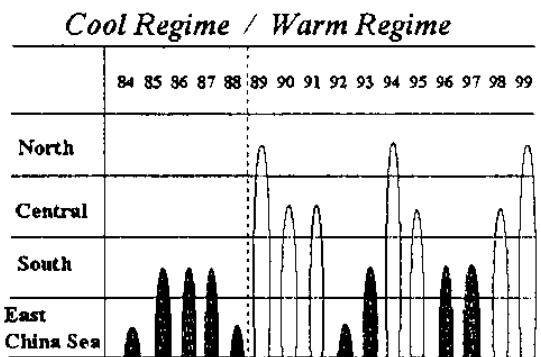


図16. 1988/89年の寒冷一温暖レジームシフトに伴なうスルメイカ冬生まれ群の再生産可能海域の経年変化(Sakurai *et al.*, 2002a)

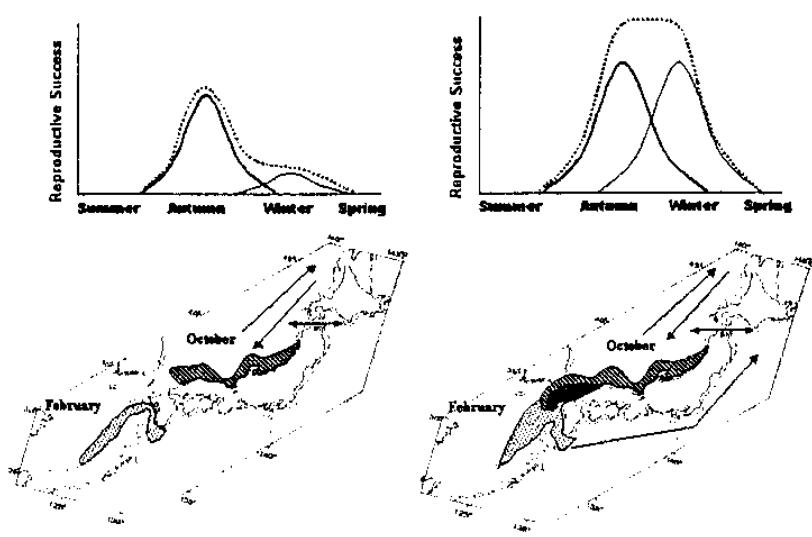


図17. 寒冷レジーム期における冬季産卵場縮小に伴なう冬生まれ群の繁殖成功度の減少と、温暖レジーム期における秋—冬生まれ群の繁殖成功度の増加を示した模式図
(Sakurai *et al.*, 2002a)

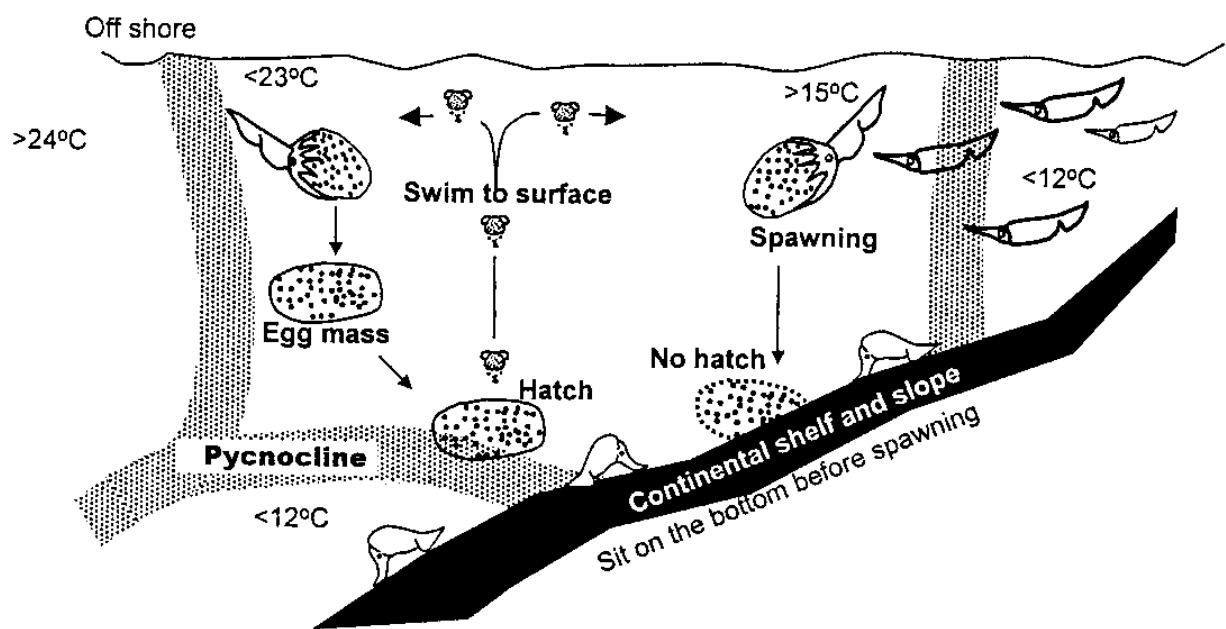


図18. 季節的混合層深度が深くなり、水温躍層が一部陸棚に達している場合の再生産仮説：従来の再生産仮説に水温躍層が深い場合を想定、海底に到達した卵塊の崩壊確率が高くなる。

ば幸いである。

謝　　辞

本稿は、平成14年度日本水産学会進歩賞の受賞者総説に、³⁷⁾図を加えて作成しました。本研究を遂行するにあたり、数多くのご指導並びに助言をいただきましたダルハウジー大学Ron O'Dor教授、ハワイ大学柳町隆造教授、Richard Young教授、東京水産大学奥谷喬司名誉教授、北海道東海大学西山恒夫教授に謹んで感謝の意を表します。また、共同研究に参画されて着実な成果を上げてきました北海道大学齊藤誠一、磯田豊、John Bower、山本潤、清藤秀理、理化学研究所池田譲、遠洋水産研究所酒井光男、日本海区水産研究所後藤常夫、北海道区水産研究所中村好和の各博士、並びに鳥取水産試験場増田紳哉、氏良介、志村健氏に厚くお礼申し上げます。

文　　献

- 1) 笠原昭吾. スルメイカの資源「イカ—その生産から消費まで—」(奈須敬二・奥谷喬司・小倉通男編) 成山堂書店, 東京, 1991; 147-154.
- 2) 川原重幸, 魚住雄二, 余川浩太郎, 山田陽己, 北西大西洋. 「イカ—その生産から消費まで—」(奈須敬二・奥谷喬司・小倉通男編) 成山堂書店, 東京, 1991; 170-175.
- 3) Lipinski MR, Augustyn CJ, Brodziak JKT, Butterworth DS, Christy G, Clerc S, Jacson GD, O'Dor RK, Pauly L, Roberts MJ, Roel BA, Sakurai Y, Sauer WHH. Cephalopod fisheries: a future global upside to past over-exploitation of living marine resources? *South Afr. Jour. Mar. Sci.* 1999; 20: 463-469.
- 4) Hanlon RT, Messenger JB. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge University Press, London, 1996; 232pp.
- 5) 桜井泰憲. スルメイカの飼育と展示. どうぶつと動物園, 1987;39: 84-87.
- 6) 桜井泰憲, 池田譲. スルメイカの生態研究における飼育実験法, 「イカ類の資源・生態研究にインパクトを与えるであろう最近の技術」. 平成4年度イカ類資源・漁海況検討会議研究報告, 遠洋水産研究所, 静岡, 1994; 51-69.
- 7) 桜井泰憲. イカをいかに飼うか—スルメイカ飼育研究. 「サイエンスエッセー, イカの春秋」(奥谷喬司編) 成山堂書店, 東京, 1995; 121-128.
- 8) 桜井泰憲. 水槽の世界から海洋を覗く. 総特集「水産科学と 海洋科学」, 月刊海洋, 1997; 号外12: 67-74.
- 9) 桜井泰憲, Bower JR, 渡辺久美. スルメイカの卵塊形成と形状維持, および水温が胚発生とふ化幼生の生残に及ぼす影響. 「海産無脊椎動物学の最近の進歩」(奥谷喬司, 小黒千足, 太田秀, 上島勵編) 東海大学出版会, 東京, 1999; 189-210.
- 10) Sakurai Y, Shimizu M, Ikeda Y, Shimazaki K. Feeding and growth of captive adult Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, measuring initial body size by cold anaesthesia. In: Okutani T, O'Dor RK, Kubodera T (eds) *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo, 1993; 467-476.
- 11) 中村好和, 桜井泰憲. スルメイカ平衡石における日周的な輪紋形成について. 北海道区水産研究報告, 1990; 54: 1-7.
- 12) Nakamura Y, Sakurai Y. Validation of daily growth increments in statoliths

- of Japanese common squid, *Todarodes pacificus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1991; 57: 2007-2011.
- 13) Nakamura Y, Sakurai Y. Age determination from daily growth increments in statoliths of some groups of Japanese common squid, *Todarodes pacificus*. In: Okutani T, O'Dor RK, Kubodera T (eds) *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo, 1993; 339-344.
 - 14) 池田譲, 桜井泰憲, 島崎健二. 雄スルメイカの成熟にともなう精巣および付属腺の発達について. 日水誌, 1991; 57: 2237-2241.
 - 15) 池田譲, 桜井泰憲, 島崎健二. 雌スルメイカの成熟にともなう卵巣および付属生殖器官の発達について. 日水誌, 1991; 57: 2243-2247.
 - 16) Ikeda Y, Sakurai Y, Shimazaki K. Maturational process of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* in captivity. In: Okutani T, O'Dor RK, Kubodera T (eds) *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo, 1993; 181-189.
 - 17) Sakurai Y, Bower, R. and Ikeda Y. Reproductive characteristics of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus*. *Fisker og Havet*. 2002, (in press).
 - 18) Ikeda Y, Sakurai Y, Shimazaki K. Fertilization capacity of squid (*Todarodes pacificus*) spermatozoa collected from various sperm storage sites, with special reference to the role of gelatinous substance from oviducal gland in fertilization and embryonic development. *Invertebrate Reproduction and Development*, 1993; 23: 39-44.
 - 19) Bower JR, Sakurai Y. Laboratory observations of egg masses of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Amer. Mal. Bull.*, 1996; 13: 65-71.
 - 20) O'Dor RK, Balch N. Properties of *Illex illecebrosus* egg masses potentially influencing larval oceanographic distribution. *NAFO Sci. Coun. Studies*, 1985; 9: 69-76.
 - 21) Sakurai Y, Young, RE, Hirota J, Mangold K, Vecchione M, Clarke MR, Bower JR. Artificial fertilization and development through hatching in the oceanic squids *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis*. *The Veliger*, 1995; 38: 185-191.
 - 22) Sakai M, Brunetti NE, Elena B, Sakurai Y. Embryonic development and hatchlings of *Illex argentinus* derived from artificial insemination. *South Afr. Jour. Mar. Sci.* 1998; 20: 255-265.
 - 23) Yatsu A, Tafur R, Maravi C. Embryos and rhynchoteuthion paralarvae of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) obtained through artificial fertilization from Peruvian waters. *Fisheries Sci.* 1999; 65: 904-908.
 - 24) Watanabe K, Sakurai Y, Segawa S, Okutani T. Development of an ommastrephid squid *Todarodes pacificus* from fertilized egg to the rhynchoteuthion paralarvae. *J. Amer. Malacol. Bull.*, 1996; 13: 73-88.
 - 25) Sakurai Y, Bower, JR, Nakamura Y, Yamamoto S, Watanabe K. Effects of temperature on development and survival of *Todarodes pacificus* embryos

- and paralarvae. *Amer. Mal. Bull.*, 1996; 13(1/2): 89-95.
- 26) Bower JR, Nakamura Y, Mori K, Yamamoto J, Isoda Y, Sakurai Y. Distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Kuroshio off southern Kyushu, Japan. *Mar. Biol.*, 1999; 135: 99-106.
- 27) Yamamoto J, Masuda S, Miyashita K, Uji R, Sakurai Y. Investigation on the early stages of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* near the Oki Islands (Sea of Japan). *Bull. Mar. Sci.*, 2002; (in press).
- 28) 桜井泰憲, Bower JR. スルメイカ産出卵塊の海底沈降仮説と中層浮遊仮説の実験的検証. 日本海ブロック試験研究集録, 水産庁, 日本海区水産研究所, 新潟, 1997; 36: 39-45.
- 29) 浜部基次. 日本海南西海域を主にしたスルメイカの生態学的研究. 日水研報告, 1966; 16: 13-55.
- 30) 山田陽巳. 底びき網調査結果から見た東シナ海・黄海陸棚上におけるスルメイカの分布と成熟度などの若干の生物学的知見, 平成8年度イカ類資源研究会議報告, 遠洋水研, 静岡, 1998; 27-41.
- 31) 山田陽巳. 東シナ海・黄海陸棚上における冬季底びき網調査によるスルメイカ豊度の経年変化. 平成8年度イカ類資源研究会議報告, 遠洋水研, 静岡, 1998; 42-52.
- 32) Murata M. Population assessment, management and Fishery forecasting for the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*. In: Mar. Inver. John F. Cady (ed) *Fisheries and Their Assessment and Management*, John Wiley & Sons, London, 1989; 613-636.
- 33) 桜井泰憲. 気候変化に伴うスルメイカ資源変動のシナリオ. 東大海洋研シンポジウム「総特集: 気候のレジームシフトと海洋生態系」, 月刊海洋, 1998; 30, 424-345.
- 34) Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Goto T, Hiyama Y. Changes in inferred spawning sites of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES J. Mar. Sci.*, 2000; 57:24-30.
- 35) Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Yamamoto J, Goto T, MoriK, Kinoshita T. Stock fluctuations of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, related to recent climate changes. *Fish. Sci.*, 2002; 68 (in press).
- 36) Minobe S. A 50-70 year climatic oscillation over the North Pacific and North Pacific and North America. *Geophys. Res. Lett.*, 1997; 24: 683-686.
- 37) 桜井泰憲. スルメイカの再生産機構に関する実験生物学的研究. 日本水産学会誌, 2002, 68:301-304.