

## スルメイカふ化幼生の遊泳行動に対する水温の影響

山本 潤<sup>1†</sup>, 宮長 幸<sup>2\*</sup>, 福井信一<sup>1</sup>, 桜井泰憲<sup>2</sup>Effect of temperature on swimming behavior of paralarvae of the Japanese common squid *Todarodes pacificus*Jun YAMAMOTO<sup>1†</sup>, Sachi MIYANAGA<sup>2\*</sup>, Shin'ichi FUKUI<sup>1</sup> and Yasunori SAKURAI<sup>2</sup>

The present study is to describe the effect of water temperature on the swimming behavior of *Todarodes pacificus* paralarvae between 16 and 22.5°C, the range known to be suitable for normal embryonic development, and at 23.5°C, known to be warmer than the optimal range. Paralarvae obtained through artificial fertilization were reared at different temperatures, and those capable of swimming were observed in a 29 cm-deep tank. The swimming rate of paralarvae reared at temperatures between 19.5 and 23.5°C increased at Stage 31, suggesting that this temperature range was optimal for normal swimming, and that swimming ability was developed at this stage. The swimming rates of paralarvae reared at below 18.5°C were low at all temperatures after hatching, implying that egg masses must be maintained above this temperature for successful swimming. However, the swimming rate of paralarvae at Stage 32 dropped at 23.5°C. Paralarvae placed in a 150 cm-deep cylindrical aquarium always swam upward and remained near the surface. This behavior supports previous results of field studies showing hatchlings of *T. pacificus* were active near the surface. Mantle length of paralarvae at developmental stages 28 and 31 was significantly different from those reared in water of 16–22°C, suggesting that low temperature negatively affects the growth of the paralarvae in regards to swimming ability. These findings may help us improve the predictability of stock fluctuation of *T. pacificus* affected by environmental changes such as global warming.

**Key words:** *Todarodes pacificus*, paralarva, swimming behavior, temperature

## はじめに

スルメイカ *Todarodes pacificus* は、アカイカ科に属する単年生の頭足類である。本種は、東シナ海から北西太平洋、日本海、およびオホーツク海南部を含む日本周辺海域に広く分布し、主に我が国と韓国で重要な水産資源となっている (Okutani, 1983; Murata, 1990)。スルメイカをはじめとする半外洋性アカイカ科の資源は、生活史初期における海洋環境の変化に伴う生残の良否によって変動すると、近年指摘されている (Dawe et al., 2000; Sakurai et al., 2000;

Waluda et al., 2001)。

スルメイカの生活史初期の特性は、飼育実験と野外調査により解明されつつある。それらによると、(1) 本種は、直径約 80 cm の弱い沈降性を持った脆弱なゼリー塊状の中に約 20 万粒の卵の入った卵塊を産出し、ふ化まで壊れず形状を維持した卵塊から幼生がふ化する、(2) ふ化幼生は、水面に向かって遊泳する (Bower and Sakurai, 1996)、(3) 卵発生とふ化後の生残に適した水温は 15–23°C である (Sakurai et al., 1996)。最近では、ふ化後まもない幼生が産卵場において表層に多く分布することが野外調査により明らかになり (Yamamoto et al., 2002; 2007)、飼育実験に基づく分布特性 (Bower and Sakurai, 1996) と一致している。一方で、飼育実験と野外調査の結果には、異なる点も報告されている。産卵場での調査によると、ふ化後まもない幼生は、18.5°C 以上の水塊内に分布し、それよりも低い温度では出現していない (Yamamoto et al., 2007)。このことは、野外においては、実験では正常なふ化が確認されている水温帯 (15–23°C; Sakurai et al., 1996) の中であっても、低温側では正常にふ化できないか、または、ふ化後、正常

2011年3月31日受付, 2011年12月1日受理

<sup>1</sup> 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, 3-1-1 Minato, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

<sup>2</sup> 北海道大学大学院水産科学研究院

Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minato, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

\* 現所属: 富山小林製薬株式会社

Toyama Kobayashi Pharmaceutical Co., Ltd., 100-1 Naka-Okubo, Toyama, Toyama 939-2295, Japan

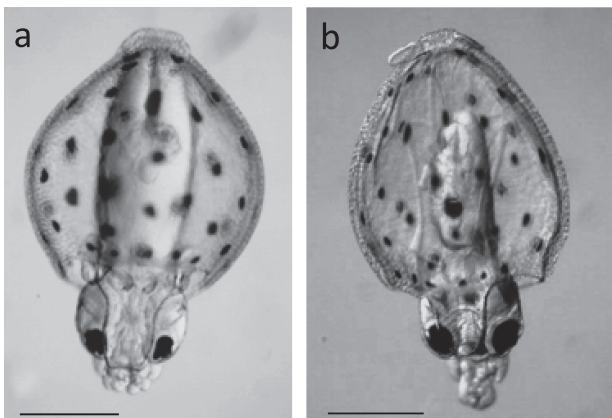
† yamaj@fish.hokudai.ac.jp

に遊泳できないため生残できないことを示唆している。

一般に、生物が生残するためには、摂餌、捕食者からの逃避、および好適な環境への移動の成功が必要である (Begon et al., 1996)。海産生物であるスルメイカにとって、遊泳力は、それらすべてを行う上で重要な能力である。しかし、ふ化後の遊泳に対する水温の影響があるのか、また、どの発育段階で遊泳能力を獲得するのかは検証されていない。近年、アカイカ類では完熟した雌個体の輸卵管からの卵と授精囊内の精子塊を授精させる人工授精法が開発され (Sakurai et al., 1995; 桜井ほか, 1999)、卵塊を産出させずにふ化幼生を比較的容易に得ることが可能となった。そこで本研究では、人工授精で得られたスルメイカ幼生を用いて、遊泳能力と水温との関係を調べ、どの水温条件で遊泳可能か、また、どの水温条件が幼生の生残に危機的な条件になりうるかを調べた。

### 材料と方法

実験には、人工授精で得られた幼生を用いた (Fig. 1)。人工授精には、2003–2005年の秋季に北海道函館市古部沖の定置網および津軽海峡のイカ釣りで捕獲した未成熟雌を飼育し、完熟させたものを用いた。飼育は、函館市白尻の北海道大学北方生物圏フィールド科学センター白尻水産実験所内のレースウェイ型水槽 (縦5 m, 横2 m, 深さ1.5 m, 容量13 t)、および同市入舟町の民間倉庫内に設置した円形加温冷却型水槽 (直径4 m, 深さ1 m, 容量10 t) にて行い、解凍した冷凍サンマの切り身を給餌した。人工授精は、Sakurai et al. (1995) および桜井ほか (1999) の手法により、完熟雌個体の輸卵管から取り出した完熟卵と輸卵管腺ゼリー希釈海水、および雌の口球外唇部に位置する口囲膜に存在する受精囊中に保存されている精子塊を用いて行った。受精卵は、ろ過海水を半分ほど満たした滅菌シャーレ (直径85 mm, 深さ12 mm) に20–30粒ずつ分け



**Figure 1.** *Todarodes pacificus* paralarvae at developmental stages 28 (a) and 31 (b). Classification of stages is after Watanabe et al. (1996). Scale bars=0.5 mm.

て、インキュベータ内で12L:12Dの人工光による光環境下でふ化させた。ふ化までの水温は、正常ふ化率が高い15–23°C (Sakurai et al., 1996) のうちの7つの水温、16, 18, 18.5, 19.5, 20, 22および22.5°Cと、高温のためにふ化率とその後の生残率が低下する23°Cよりも高い23.5°Cに設定した。飼育中は、毎日午前1回、シャーレ内の海水の約半分をろ過海水で換水し、死亡した個体を毎日2回 (午後と午前) 取り除いた。換水時に測定した各平均飼育水温 (±標準偏差) は、16.2±0.28, 17.9±0.27, 18.4±0.22, 19.5±0.35, 19.9±0.16, 21.8±0.32, 22.5±0.13および23.4±0.15°Cであった。発育段階は、人工授精で得られたスルメイカ幼生に関する記述 (Watanabe et al., 1996) に従って判別した (Table 1)。

まず遊泳の活性が増加する水温と発育段階を調べるために、飼育水温に設定したクライゼル水槽 (縦型円形水槽; 深さ29 cm, 幅8 cm) の底部に幼生を発育段階ごとに5–20個体ずつ静かに入れ、遊泳能力のあるもの割合 (遊泳率) を調べた。遊泳率 (%) は、(遊泳能力が有る幼生数) / (各実験に用いた幼生総数) × 100、で求めた。この際、水槽の水面まで遊泳した幼生を肉眼で確認し、これらを“遊泳能力がある”と定義した。次に、遊泳の活動性が増加する発育段階の幼生を用いて、遊泳能力に経験水温もしくは遊泳

**Table 1.** Summary of developmental stages of *T. pacificus*, from Stage 28 to Stage 32 paralarva. Classification of stages is after Watanabe et al. (1996).

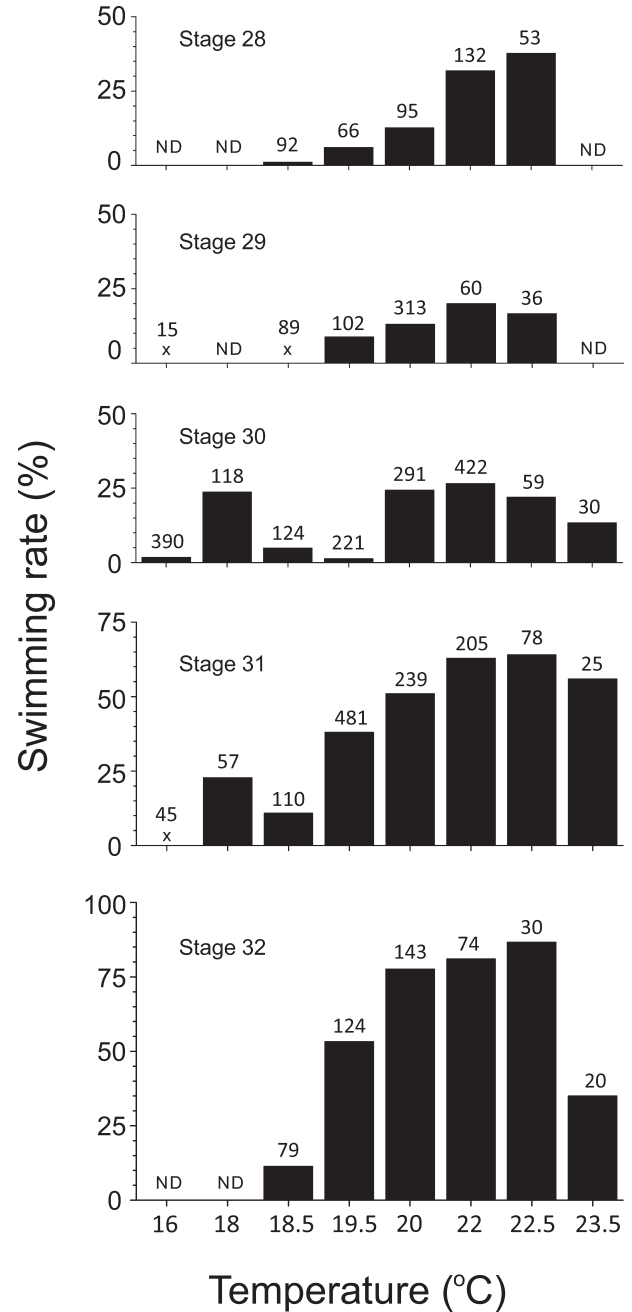
Stage	Characteristic of morphology
28	Fin primordia appear on the apex of the mantle. Primordia of arms IV are first visible. Head chromatophores are first visible.
29	A stalk on the base of the tentacles begins to elongate forming the proboscis. Digestive gland and salivary gland are visible. Ink begins to be concentrated in the ink sac.
30	Inner yolk sac has contracted and separated from the posterior end of the mantle. Stomach is visible.
31	Inner yolk sac becomes smaller. Ink sac is filled with ink. The suckers of the proboscis have primordia of chitinous rings.
32	Posterior part of the inner yolk sac lies behind the systemic heart in ventral view. Digestive gland becomes larger. The proboscis stretches and contacts with the suckers moving.

時の水温が影響するか否かを検討した。天然海域の産卵場では、ふ化後間もない幼生が生残の適水温である15–23°C (Sakurai et al., 1996) のうち18.5°C以上で採集されている (Yamamoto et al., 2007)。そこで、産卵場で幼生が採取されていない低水温 (16, 18°C) でふ化および飼育した幼生を高温側 (20°C以上) で遊泳させ、クライゼル水槽内での遊泳率を同様に調べた。また、比較のため20°Cでふ化した幼生についてもさらに高温 (23, 24°C) で遊泳させ、その遊泳率を調べた。ふ化水温の違いにより遊泳能力の違いが認められた場合は、水温ごとに幼生の外套長 (mm)、湿重量 (mg)、卵黄重量 (mg) を比較し、その差異を調べた。卵黄重量は、卵黄嚢の長さからVidal et al. (2002) に従って求めた。次に、遊泳可能な発育段階の幼生を止水状態の深さ150 cm直径30 cmの円柱形水槽の底部に移し、底部から水面に到達するまでに要した時間を測定して遊泳速度を求めた。一回の実験では2–5個体を用いて行い、幼生の位置は、水槽壁面の水平・鉛直方向の目盛を肉眼で読みながら確認した。さらにデジタルビデオカメラ (Sony Handycam TRV-300K) を用いて遊泳の様子を撮影し、後にその詳細な行動を観察した。

### 結果

遊泳率は、18.5°C以下の温度区において発育段階に関わらず25%未満で、遊泳できない幼生は、水槽の底部付近で1 cmほどの上昇と沈降を断続的に繰り返していた (Fig. 2)。19.5°Cでは、発育段階によって遊泳率の違いが認められ、Stage 31の遊泳率 (38.0%) は、それ以前の発達ステージの遊泳率 (1.4–8.8%) よりもそれぞれ高く、Stage 32では遊泳率が53.2%となり、Stage 31に比べても遊泳率が増加した ( $\chi^2$ -test,  $p < 0.05$ , Ryan's Method)。また、19.5°CにおけるStage 31, 32の遊泳率は、それぞれの発育段階で18.5°C以下の遊泳率よりも高かった ( $\chi^2$ -test,  $p < 0.05$ , Ryan's Method)。20°C以上の遊泳率は、Stage 31で51.1–64.1%となり、各温度区において、それ以前の発育段階の遊泳率 (12.6–37.7%) よりもそれぞれ高くなった ( $\chi^2$ -test,  $p < 0.05$ , Ryan's Method)。Stage 32では20–22.5°Cの遊泳率が78.0–86.7%となるが、23.5°Cの遊泳率は35.0%に減少し、20–22.5°Cの温度区よりも大きく低下した ( $\chi^2$ -test,  $p < 0.05$ , Ryan's Method)。遊泳率に増加が認められた19.5°C以上で、かつStage 31に成長するまでに要した平均時間 ( $\pm$ 標準偏差) は、飼育温度が19.5°Cで4.9 ( $\pm 0.9$ ) 日、同20°Cで4.4 ( $\pm 0.6$ ) 日、同22°Cで4.1 ( $\pm 0.7$ ) 日、同22.5°Cで3.1 ( $\pm 0.3$ ) 日、同23.5°Cで3.0 ( $\pm 0.0$ ) 日であった。

遊泳率の上昇が認められたStage 31の幼生を用いて、ふ化水温よりも高い水温での遊泳率を調べた。その結果、16°Cでふ化した幼生は、サンプル数が少ないが、ふ化水温よりも高い20°C, 22°Cに移しても、水槽の水面まで達する個体は認められなかった。同様に、18°Cでふ化した幼



**Figure 2.** Swimming rate of *T. pacificus* paralarvae reared in various temperatures between 16 and 23.5°C, which is defined as the number of paralarvae reached the surface/the total number of paralarvae used for each experiment. Numeral above each bar indicates the number of paralarvae used at each temperature and paralarval development. ND: no data, x: 0%. Classification of stages is after Watanabe et al. (1996).

生を23°Cに移した場合も、遊泳率に大きな変化は認められず ( $\chi^2$ -test,  $p > 0.05$ )、遊泳率は低いままであった。これに対して、遊泳率が50%を超える20°Cでふ化させた幼生

**Table 2.** Average ( $\pm$ SD) of mantle length (mm), wet weight (mg) and yolk weight (mg) of *T. pacificus* paralarvae at Stage 28 and Stage 31 reared at 16°C and 22°C, respectively. Yolk weights were calculated using a method by Vidal et al. (2002). Classification of stages is after Watanabe et al. (1996).

Stage \ Rearing temperature (°C)	16	22	
28	Number	354	122
	Mantle length (mm)	1.21 $\pm$ 0.07	1.18 $\pm$ 0.06*
	Wet weight (mg)	0.64 $\pm$ 0.27	0.60 $\pm$ 0.06
	Yolk weight (mg)	0.14 $\pm$ 0.03	0.15 $\pm$ 0.02
31	Number	300	192
	Mantle length (mm)	1.32 $\pm$ 0.09	1.39 $\pm$ 0.09*
	Wet weight (mg)	0.55 $\pm$ 0.25	0.54 $\pm$ 0.09
	Yolk weight (mg)	0.012 $\pm$ 0.005	0.013 $\pm$ 0.005

\* $p < 0.05$

は、23°Cでは遊泳率がわずかに下がるが、24°Cとほぼ同じ遊泳率であった ( $\chi^2$ -test,  $p > 0.05$ ).

飼育水温によって遊泳率に差が認められたことから、16°Cまたは22°Cで、それぞれStage 28, Stage 31まで飼育した幼生の外套長、湿重量、卵黄重量をTable 2に示した。湿重量と卵黄重量には、各水温の各ステージ間で違いが認められなかったが、Stage 28の外套長は、遊泳率の低い16°Cでふ化した幼生の方が大きく ( $t$ -test,  $p < 0.05$ )、逆にStage 31では、遊泳率の高い22°Cでふ化・飼育した幼生の外套長の方が大きかった ( $t$ -test,  $p < 0.05$ ).

円柱水槽内における遊泳率が高い20°Cまたは22°CでStage 31まで飼育した幼生の遊泳行動は、外套膜の拍動に伴って収縮時に上昇し、拡張時に沈降するという動作を繰り返していた。方向は上下のみで、瞬間的に小さく円を描く回転遊泳をすることもあるが、水平方向に遊泳するものは認められなかった。また、水面に到達した幼生は、急に降下することはなく、拍動を繰り返して水面にとどまった。円柱水槽の底部から150 cm上部の水面までの遊泳速度は、20°Cで0.48 $\pm$ 0.14 cm $\cdot$ s $^{-1}$  (平均 $\pm$ 標準偏差,  $n=10$ )、22°Cで0.38 $\pm$ 0.14 cm $\cdot$ s $^{-1}$  (同,  $n=11$ )であった。水温で差は認められず ( $t$ -test,  $p > 0.05$ )、全体の平均では0.43 $\pm$ 0.15 cm $\cdot$ s $^{-1}$ であった。

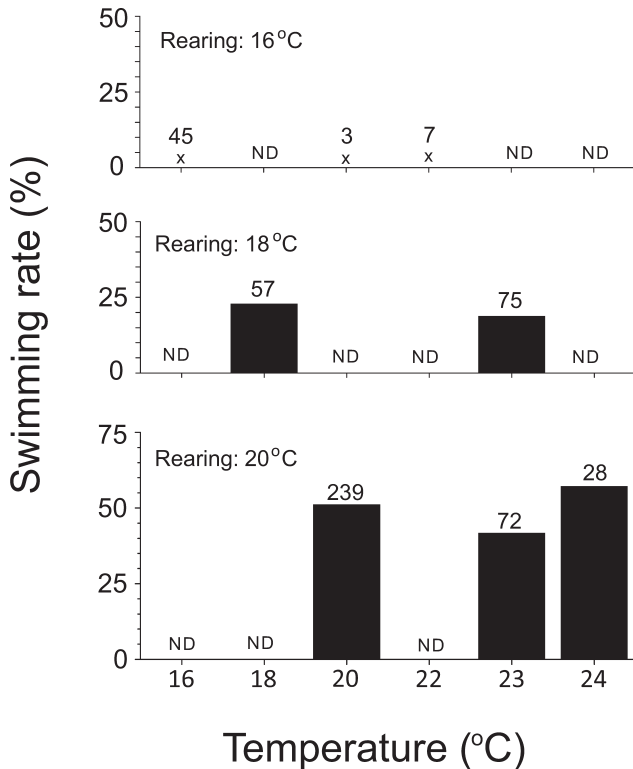
## 考察

水温および発育段階が幼生の遊泳活性に与える影響を調べた結果、幼生の遊泳活性は、19.5°C以上でかつStage 31以上で高くなることが示された。天然海域で採集されたふ化後間もないと考えられる幼生は、卵の正常な発生と幼生の生残に好適な水温範囲 (15–23°C; Sakurai et al., 1996) の高温側である18.5°C以上の水塊で採集されており (Yama-

moto et al., 2007)、本研究においても幼生の遊泳活性は、生残に好適な水温範囲の高温側で高くなっていた。これらのことから、産卵場において幼生は、ふ化の可能な水温範囲 (15–23°C) の低温側では遊泳が困難となり、遊泳に不適な低温の深度へとさらに沈降すると考えられる。一方、幼生の生存に好適な水温範囲 (15–23°C) よりも高い23.5°Cにおける遊泳率をみると、Stage 31では低下が認められなかったが、Stage 32になると急激に低下していた (Fig. 2)。したがって、幼生にとって23°Cよりも高い水温は、一時的な遊泳はできるが、持続できず、生残に好適な環境ではない可能性がある。

遊泳率は、ふ化直後 (Stage 28) では低く、Stage 31から高くなったことから (Fig. 2)、幼生の遊泳活性は、Stage 31から高くなると考えられる。本実験では、Stage 28から31まで19.5°Cでも平均4.9 ( $\pm$ 0.9) 日を要しており、ふ化と遊泳開始までの発育段階とに違いが生じている。この原因として、用いた幼生が卵塊内でふ化したものではなく、人工授精で得られたものであったことが考えられる。飼育実験によると、卵塊からのふ化は、人工授精によるふ化よりも約1日遅い (Sakurai et al., 1996)。本種と同じアカイカ科に属し、北西大西洋で本種と類似した生活史を持つ *Illex illecebrosus* (O'Dor and Dawe, 1998) では、本種とほぼ同じ発育段階 (Stage 27–28相当) からふ化が始まるが、損傷のない完全な卵塊からは、卵黄がほぼ吸収し鰭や融合接腕の発達が進められる発育段階 (Stage 30) でふ化すると報告されている (O'Dor et al., 1982)。人工授精の卵が卵塊内の卵よりも早くふ化する要因としてふ化までの環境の違いが考えられる。卵塊内の卵はふ化まで卵塊表面を覆っている纏卵腺由来ゼリー、および卵塊内の輸卵管腺由来ゼリー中に存在するが (Bower and Sakurai, 1996)、人工授精卵の場合、輸卵管腺由来ゼリーの使用は卵発生初期のみであり、ふ化前には濾過海水のみの環境下におかれる。さらに、人工授精卵では換水や飼育容器の運搬などの振動にもなう物理的刺激が発生を促す可能性 (Choe, 1966; Watanabe et al., 1996) が考えられる。また、本種の卵塊からのふ化過程の観察によると、卵塊はふ化が始まると徐々に崩れ始め、約19°Cの水温ではふ化後2–3日で完全に崩壊すると報告されている (Bower and Sakurai, 1996)。この報告では、ふ化時の幼生の発育段階は記載されていないが、ふ化幼生は活発に水面近くを遊泳していることから、少なくともStage 30以上に発育していたと推定される。これらのことから、本種も、損傷のない完全な卵塊からは、遊泳を開始する発育段階 (Stage 30–31前後) でふ化している可能性が高いと考えられる。

遊泳できない低温でふ化・飼育した幼生は、遊泳可能水温内に移しても遊泳率が低いか、もしくは遊泳することができなかった (Fig. 3)。したがって、ふ化時の水温とその後の経験水温は、幼生の遊泳能力に大きく影響すると考え



**Figure 3.** Swimming rate (%) of *T. pacificus* paralarvae at Stage 31 at water warmer than the rearing temperature. Paralarvae were reared at 16°C (top), 18°C (middle) and 20°C (bottom), respectively. Numeral above each bar indicates the number of paralarvae used at each temperature. ND: no data, x: 0%.

られる。本研究では、低温が幼生の発育にどのように影響するかを明らかにすることはできなかったが、遊泳が困難である低温 (16°C) と遊泳が可能となる高温 (22°C) でふ化、飼育した幼生とで外套長を比較したところ、Stage 28では前者の方が長い、逆にStage 31では後者の方が長かった (Table 2)。このことは、高温でふ化・飼育した幼生の方が、外套膜の発達が良く、同じ発育段階であっても遊泳能力が大きいことを示唆している。イカ類の幼生における遊泳能力の向上には神経系の発達や解剖的および形態的な特徴の発達に関連していると考えられており (Gilly et al., 1991; Preuss et al., 1997)、水温が幼生の発育に与える影響を今後、詳細に調べる必要がある。

円柱の水槽を用いて幼生の行動を調べたところ、幼生は瞬間的に小さく円を描く回転遊泳をすることもあるが、常に上方向にのみ遊泳し、横方向には遊泳しないことが観察された。このことから、幼生はふ化後に海面に向かって遊泳すると考えられる。スルメイカの天然卵塊はいまだに発見されていないが、水槽内の観察では弱い沈降性を示すことから、表層の暖水中で産卵された卵塊は徐々に沈降するものの、密度 (水温) 躍層付近より上層に存在すると考え

られている (Sakurai et al., 2000)。本種の産卵場の一つであると考えられている隠岐諸島周辺で11月に実施した調査では、密度躍層は70 m付近にあることが報告されている (Yamamoto et al., 2007)。仮に70 m付近で卵塊がふ化し、本研究で得られた幼生の平均遊泳速度 ( $0.43 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ) で上昇すると、幼生は約4.5時間で海表面に達する。また、本種の産卵場は日本海南西部から東シナ海に至る陸棚上に広く分布している (Murata, 1990; Sakurai et al., 2000)。これらのことから、密度躍層が200 m深にあったとしても、そこでふ化した幼生は、約12.9時間で海表面に達することになる。実際には、卵塊から上昇する際に、水平的、鉛直的な流れの影響を受けることが考えられるが、ふ化後間もない幼生の水平分布は、卵塊の水平分布をある程度反映していると考えられる。

本研究の結果から、スルメイカ幼生の遊泳は、19.5°C以上でかつStage 31以後で活発になるが、23°C以上になると、遊泳はできるが持続性が制限されてしまうことが明らかになった。また、遊泳能力には、実験時の水温だけでなくふ化時および発育過程での水温も影響すると考えられた。今後、幼生の遊泳能力に及ぼす水温の影響のみならず、生活史初期の生残機構の全貌を明らかにし、気候変化に関連する本種の資源変動のメカニズムを解明していきたい。

## 謝辞

スルメイカの採集に多大な協力をいただいた函館市木直の曙水産の皆様、同市入舟の千葉水産の皆様には深謝いたします。また、サンプリング、幼生の飼育などで多大な協力をいただいた北海道大学大学院水産科学研究科資源生産生態学講座 (現、水産庁) の古川絃子氏に深く感謝いたします。

## 引用文献

- Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend (1996) In: *Individuals, Populations and Communities*. Ecology, 3rd ed., Blackwell Scientific Publications, Malden, 1068 pp.
- Bower, J. R. and Y. Sakurai (1996) Laboratory observations on *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) egg masses. *Am. Malacol. Bull.*, **13**, 65–71.
- Choe, S. (1966) On the eggs, rearing, habits of the fry, and growth of some cephalopoda. *Bull. Mar. Sci.*, **16**, 330–348.
- Dawe, E. G., E. B. Colbourne and K. F. Drinkwater (2000) Environmental effect on recruitment of short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 1002–1013.
- Gilly, W. F., B. Hopkins and G. O. Mackie (1991) Development of giant axons and neural control of escape responses in squid embryos and hatchlings. *Biol. Bull.*, **180**, 209–220.
- Murata, M. (1990) Oceanic resources of squids. *Mar. Behav. Physiol.*, **18**, 19–71.
- O'Dor, R. K., N. Balch, E. A. Foy, R. W. M. Hirtle and D. A. Johnston (1982) Embryonic development of the squid, *Illex illecebrosus*, and effect of temperature on development rates. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **3**, 41–45.
- O'Dor, R. K. and E. G. Dawe (1998) Chapter-5 *Illex illecebrosus*. In:

- Squid Recruitment Dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability, eds. P. G. Rodhouse, E. G. Dawe and R. K. O'Dor, FAO Fish. Tech. Pap., **376**, FAO, Rome, pp. 77–104.
- Okutani, T. (1983) *Todarodes pacificus*. In: Cephalopod Life Cycles. Vol. 1, ed. P. R. Boyle, Academic Press, London, pp. 201–214.
- Preuss, T., Z. N. Lebaric and W. F. Gilly (1997) Post-hatching development of circular mantle muscles in the squid *Loligo opalescens*. Biol. Bull., **192**, 375–387.
- Sakurai, Y., J. R. Bower, Y. Nakamura, S. Yamamoto and K. Watanabe (1996) Effect of temperature on development and survival of *Todarodes pacificus* embryos and paralarvae. Am. Malacol. Bull., **13**, 89–95.
- 桜井泰憲・John R. Bower・渡辺久美 (1999) 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. 「水棲無脊椎動物の最新学」奥谷喬司・太田 秀・上高 励編, 東海大学出版会, 神奈川, pp. 189–210.
- Sakurai, Y., H. Kiyofuji, S. Saitoh, T. Goto and Y. Hiyama (2000) Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. ICES J. Mar. Sci., **57**, 24–30.
- Sakurai, Y., R. E. Young, J. Hirota, K. Mangold, M. Vecchione, M. R. Clarke and J. Bower (1995) Artificial fertilization and development through hatching in the oceanic squids *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Veliger, **38**, 185–191.
- Vidal, E. A. G., F. P. DiMarco, J. H. Wormuth and P. G. Lee (2002) Influence of temperature and food availability on survival, growth and yolk utilization in hatchling squid. Bull. Mar. Sci., **71**, 915–931.
- Waluda, C. M., P. G. Rodhouse, G. P. Podestá, P. N. Trathan and G. J. Pierce (2001) Surface oceanography of the inferred hatching grounds of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) and influences on recruitment variability. Mar. Biol., **139**, 671–679.
- Watanabe, K., Y. Sakurai, S. Segawa and T. Okutani (1996) Development of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus*, from fertilized egg to rhynchoteuthion paralarva. Am. Malacol. Bull., **13**, 73–88.
- Yamamoto, J., S. Masuda, K. Miyashita, R. Uji and Y. Sakurai (2002) Investigation on the early stages of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* near the Oki Islands (Sea of Japan). Bull. Mar. Sci., **71**, 987–992.
- Yamamoto, J., T. Shimura, R. Uji, S. Masuda, S. Watanabe and Y. Sakurai (2007) Vertical distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Oki Islands, southwestern Sea of Japan. Mar. Biol., **153**, 7–13.