

北海道西部日本海および津軽海峡周辺海域に分布する雄スルメイカの性成熟と日齢

坂口 健司

釧路水産試験場

Maturation and age of the male Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait

KENJI SAKAGUCHI

Kushiro Fisheries Research Institute, Hama, Kushiro, Hokkaido 085-0024, Japan

The relationship between maturation and age for males (in days) of the Japanese common squid *Todarodes pacificus* was investigated using counts of statolith daily growth increments. Squid were collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait in 1991-2003 and ranged from 165 to 339 days in age. The maturity rate increased with age, and 50% maturity was estimated to occur at approximately 255 days (eight and half months). The youngest mature squid and oldest immature squid were found to be 220 and 297 days old, respectively. Therefore, the age at maturation for male *T. pacificus* spanned over 2 months.

キーワード : *Todarodes pacificus*, 雄, スルメイカ, 性成熟, 日齢, 平衡石, 北海道

スルメイカ *Todarodes pacificus* は、日本周辺海域で広く漁獲される重要な水産資源であり、北海道では2009年に約6万7千トンが漁獲された(北海道水産林務部, 2011)。本種は、日本海南西部から東シナ海にある産卵場(森, 2008; 後藤, 2009)から暖流による輸送の影響を受けて北海道周辺海域などの索餌海域まで北上回遊し、その後、産卵場へ向けて南下回遊することが知られている(例えば, 新谷, 1967; 坂口, 2010)。本種は回遊しながら成長し漁獲対象となるため、いつ、どこに、どのような大きさの個体が集群し、漁場が形成されるのかを予測するための研究が続けられてきた(例えば, 農林水産技術会議事務局, 1972; 坂口, 2010)。その中心的課題のひとつが、索餌・産卵回遊に伴う成長と性成熟に関する研究である。

スルメイカは雄が先に性成熟し、雌が未熟な段階から交接行動が行われるが(添田, 1956; Ikeda *et al.*, 1993)、索餌海域から産卵場へ向けて南下回遊を始めるきっかけは、雄の性成熟の進行や交接行動が関係している可能性が指摘されている(村田ら, 1973; 中田, 1984; Takami and Suzu-uchi, 1993)。したがって、本種の性成熟につい

ての研究は、生態一般だけでなく、移動特性や漁場形成を考える上でも重要な課題になっている。

これまでに報告されているスルメイカの性成熟についての研究は、生殖腺の重量測定および肉眼観察(林, 1970; 安達, 1982; 芝田, 1984)と、組織切片の顕微鏡観察(池田ら, 1991, Ikeda *et al.*, 1993)によって、主に性成熟の進行時期や過程を調べるものであった。しかし、本種が約1年(木所ら, 1999)とされる寿命のなかで、孵化後およそ何日齢で性成熟し、産卵場へ回遊し始めるのかという課題については十分に検討されていない。

そこで本研究では、スルメイカの索餌海域である北海道周辺海域において、雄スルメイカの性成熟と日齢の関係を明らかにすることを目的とした。なお、雌スルメイカについては、本海域のような索餌海域では性成熟に達した個体がわずかしか採集されないため、本研究では扱わなかった。

試料及び方法

1991年~2003年の5月~11月に、北海道西部日本海およ

Table 1 Year, months and sample size of immature and mature male *Todarodes pacificus* collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait.

Year	Month	Sample size		
		Immature	Mature	Total
1991	June	30	1	31
1992	June and October	28	2	30
1993	June	34		34
1994	June	43		43
1995	June	37	1	38
1996	June and August	87	10	97
1997	June and August	78	34	112
1998	June	22	7	29
1999	June	23		23
2000	June	22	4	26
2001	June to November	51	52	103
2002	May to October	118	13	131
2003	June and July	19	1	20
Total		592	125	717

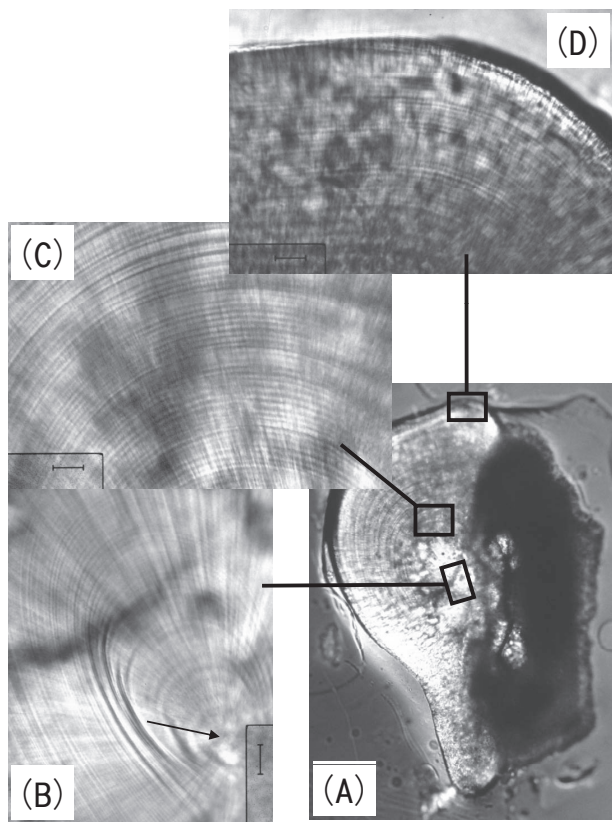


Fig.1 Light micrographs of a statolith from *Todarodes pacificus* showing daily growth increments. (A) Whole view of the statolith, (B) postnuclear zone, (C) dark zone, and (D) peripheral zone. Scale bar = 10 μm in (A), (B), and (C). Arrow in (C) indicates the nucleus of the statolith. Figure modified from sakaguchi (2005).

び津軽海峡周辺海域において、函館水産試験場試験調査船金星丸、稚内水産試験場試験調査船北洋丸、中央水産試験場試験調査船おやしお丸(2010年1月用途廃止)および一般の漁船によって釣獲された717個体の雄スルメイ

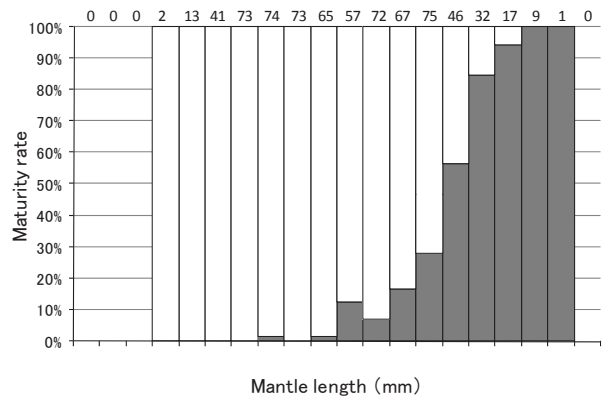


Fig. 2 Relationship between mantle length and maturity rate of male *Todarodes pacificus* collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait. Open and solid bars indicate immature and mature males, respectively. Numbers above each bar indicate sample sizes.

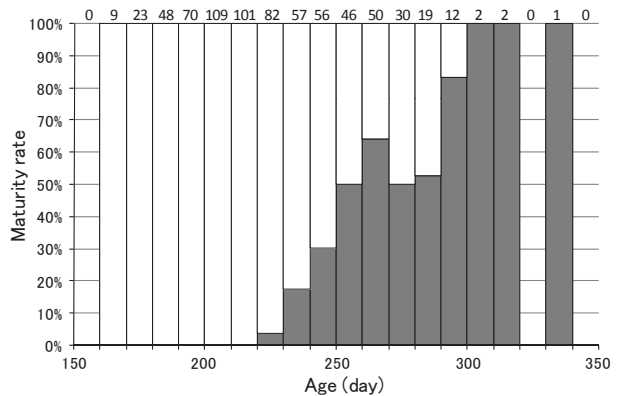


Fig. 3 Relationship between age and maturity rate of male *Todarodes pacificus* collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait. Bars and numbers indicate the same as that in Fig. 2.

カを標本に用いた (Table 1)。各個体について、外套長 (mm)、体重 (g)、生殖腺重量 (g)、付属腺重量 (g) の測定、および生殖腺の目視観察による成熟度判別を行った。付属腺は輸精管、貯精囊、精莢囊をまとめて測定した。成熟度は中田 (1996) を参考に、精莢囊内に精莢が視認される個体を成熟とし、視認されないものは輸精管が白化した個体も含めて未熟に区分した。生殖腺重量指数として TSI [(精巣重量/体重)×100] と AGSI [(付属腺重量/体重)×100] を計算した (池田ら, 1991)。ただし、標本の一部は、船上測定のため体重が未測定であったため、外套長と体重の関係式 (村田, 1978) から推定した体重を用いて、生殖腺重量指数を計算した。

スルメイカの平衡石に見られる輪紋は、日周性が確認されているため (Nakamura and Sakurai, 1991)、平衡石による日齢査定 (中村, 2000 ; 坂口, 2005) を行った

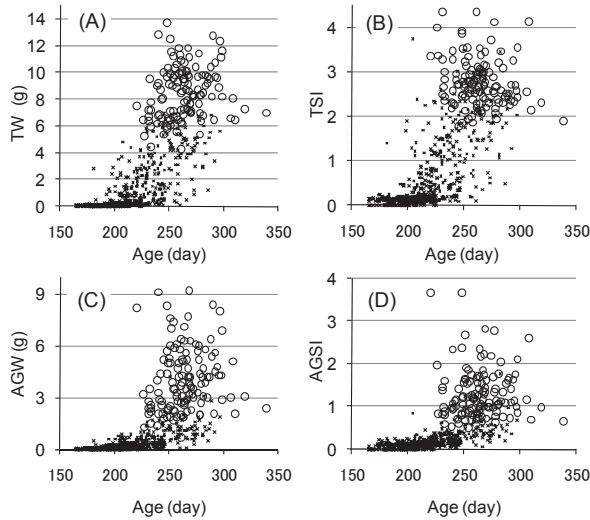


Fig. 4 Relationships between age and (A) testis weight (TW), (B) testis somatic index (TSI), (C) accessory gland weight (AGW), and (D) accessory gland somatic index (AGSI) of male *Todarodes pacificus* collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait.
 (×): immature, (○): mature with spermatozoa.
 $TSI = \text{testis weight/body weight} \times 100$
 $AGSI = \text{accessory gland weight/body weight} \times 100$

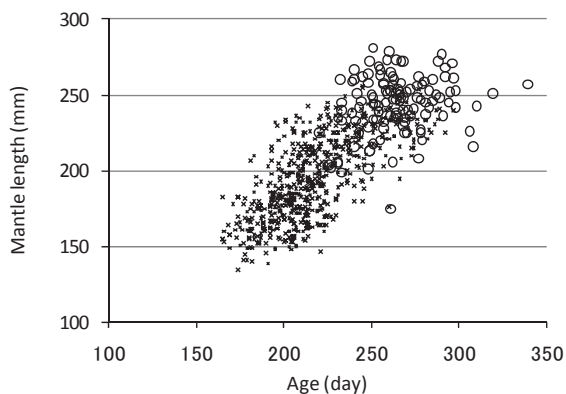


Fig. 5 Relationship between age and mantle length of male *Todarodes pacificus* collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait.
 (×): immature, (○): mature with spermatozoa.

(Fig. 1). 平衡石は、後部が上になるようにスライドガラスの上に接着剤で固定し、実体顕微鏡下で観察しながら耐水性紙やすり、および酸化アルミニウム研磨シートを用いて平衡石の表面を研磨した。倍率100倍の油浸対物レンズを備えた光学顕微鏡の接眼部にCCDカメラを取り付け、モニター上で核から背丘部までの輪紋を計数した。1個体の輪紋の計数は3回以上とし、その平均値を日齢とした。

頭足類の性成熟には水温や光などの生息環境が影響することが報告されているため (Mangold, 1987; 三森・

桜井, 2010), スルメイカの性成熟のパターンは系群によって異なる可能性がある。そこで、本研究では秋季発生系群 (木所ら, 2010) を対象とした。北海道周辺海域の秋季発生系群の発生時期は1月上旬以前と報告されている (坂口・中田, 2006; 坂口ら, 2009) ことから、本研究で解析に用いた個体は、漁獲日から日齢を差し引いて推定した孵化日が、9月12日から1月10日までの個体に限った。

結果

解析に用いた雄スルメイカは、外套長の範囲が135~281mm、日齢の範囲が165~339日、未熟が592個体 (82.6%)、成熟が125個体 (17.4%) であった。成熟率は外套長が大きくなるほど高くなり、外套長240~249mmで50%を超え、270mm以上の階級で100%となった (Fig. 2)。最も小型の成熟個体の外套長は175mm、最も大型の未熟個体の外套長は265mmであった。

日齢による成熟率の変化を見ると、日齢219日以下の階級はすべて未熟であり、日齢220日以上の階級で成熟個体が見られた (Fig. 3)。成熟率は高齢になるにしたがって高くなり、250~259日で50%、260~269日で64%と増加した。その後、270~289日で少し低下したが、290~299日で80%を超え、300日以上では標本数が5個体と少ないものの全て成熟していた。最も若齢の成熟個体の日齢は220日、最も高齢の未熟個体の日齢は297日であった。

日齢と生殖腺重量および生殖腺重量指数の関係を見ると、高齢個体ほど生殖腺重量およびその指数が大きい傾向が見られた。200日齢未満は全て未熟個体で、精巣重量とTSIは比較的小さい値であったが、200日齢を過ぎると精巣重量が1g、TSIが0.5を超える個体が増えた (Fig. 4)。さらに230日齢を過ぎると、精巣重量が5g、TSIが2.0を超える成熟個体が見られるようになり、同じ時期に付属腺重量がそれまでよりも高い値を示し、AGSIが1.0を超える個体が見られるようになった。ただし、250日齢を過ぎても精巣重量が5g未満、TSIが2.0未満の未熟個体も見られた。

日齢と外套長の関係を見ると、両者には正の相関関係が見られた (Fig. 5)。特定の日齢以上の個体が外套長に関係なく成熟していたり、特定の外套長以上の個体が日齢に関係なく成熟していたりする傾向は見られなかった。

考察

本研究で用いた外套長135~281mm、日齢165~339日の

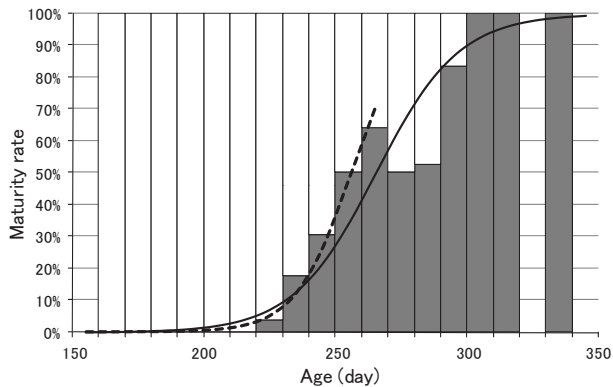


Fig. 6 Relationship between age and maturity rate of male *Todarodes pacificus* collected from the Japan Sea off Hokkaido and the waters around the Tsugaru Strait. Solid and broken lines indicate logistic curves fitted to all data and a subset of males aged less than 269 days, respectively. Bars indicate the same as that in Figs. 2 and 3.

雄スルメイカは、体サイズが大きいほど、また高齢ほど成熟率が高くなっていった (Fig. 2, 3)。これらの標本は10年以上にわたって収集したものであるため、年による変動傾向が含まれているが、一般に想定される性成熟の特徴が認められた。

しかし、日齢270~289日の範囲では、成熟率が増加しなかった (Fig. 3)。本研究で対象とした北海道西部日本海および津軽海峡周辺海域のような索餌海域においては、雄スルメイカは性成熟した個体から先に南下回遊を開始するため、未熟個体が残される傾向が想定される。その結果、索餌海域に分布する高齢個体は、性成熟の遅れた未熟個体の割合が高くなると考えられる。これらのことから、本研究において日齢270~289日で成熟率が増加しなかった要因として、成熟個体が南下回遊し調査海域外へ移出したことにより、高齢での成熟率が過小評価されていることが考えられる。同じ要因によって、290日齢以上でも成熟率が過小評価される傾向が想定されるが、300日齢以上の標本数が少ないため、これ以上の検討は困難であった。

一方、日齢260~269日で成熟率が64%に達するまでの若齢期間では、高齢になるほど成熟率が順に高まっていた (Fig. 3)。若齢期間においても、前述の要因により成熟率が過小評価されていることが想定されるが、そのような傾向が明確に表れなかった。その原因の一つとして、若齢の成熟個体は、高齢の成熟個体に比べて、性成熟に達し南下回遊を開始して間もない個体が多いために、調査海域外への移出が充分に進んでいないことが考えられる。この推察が妥当であれば、若齢期間では、成熟個体の移出による成熟率への影響が比較的小さいために、高

齢になるほど成熟率が順に高まっていたと考えることができる。

また、別の原因として、雄スルメイカは性成熟に達するとすぐに南下回遊を開始するのではなく、ある程度のタイムラグをおいた後に南下回遊を開始する可能性も考えられる。このように考えた場合、若齢の成熟個体は、性成熟に達して間がなく、まだ南下回遊を開始していない個体が多いために、調査海域外への移出が充分に進んでいないことになる。この推察が妥当であった場合でも、若齢期間では、成熟個体の移出による成熟率への影響が比較的小さかったと考えることができる。

これらのことから、若齢期間の成熟率の誤差は比較的小さいと考えられ、性成熟と日齢の関係の指標の一つである50%成熟日齢として、成熟率が50%に達した日齢階級である250~259日の中間の255日 (8カ月半)を示すことができる。ただし、若齢期間であっても成熟個体の移出による影響は残っていると考えられるため、この50%成熟日齢も過大評価されていると考えられる。この問題を解決するには、本研究よりも広域で標本を収集し、解析する必要がある。

一般に、成熟日齢を求める方法として、データに成熟曲線を当てはめて算出する方法がある。本研究で得られた日齢階級別の成熟率のデータを用いて、二項分布を仮定した一般化線形モデルにより、ロジスティック曲線を当てはめた。全てのデータに当てはめた成熟曲線と、日齢260~269日階級以下のデータに当てはめた成熟曲線を Fig.6に示した。全てのデータに当てはめた成熟曲線は、269日齢以下のデータに当てはめた曲線に比べて、成熟の進行が高齢方向へずれる誤差を生じていると考えられた。したがって、本研究のように特に高齢で成熟率が過小評価されていると考えられるデータに、成熟曲線を当てはめて50%成熟日齢を推定することは適切でないと考えられた。

本研究で雄スルメイカの精巣重量とTSIが増加し始めた日齢200日前後の時期は、池田ら (1991) が区分した成熟開始期 (TSIが0.5以上, AGSIが0.1以上) の始まりにほぼ一致し、活発な精子形成が開始される時期とされる。また、成熟個体が見られるようになった日齢230日前後は上記区分の放精期 (TSIが2.0以上, AGSIが1.0以上) の始まりにほぼ一致し、交接可能な状態であると同時に、活発な精子形成が続いている時期とされる。本研究の結果から、成熟開始期の始まりから1カ月程度で放精期が始まり、その後も交接可能な状態が続くと考えられる。ただし、本研究では精莖が少数でも認められれば成熟個体に区分したが、どの程度の量の精莖が形成された時点で雄スルメイカが交接して放精するのかは明らかでない。

次に、雄スルメイカが平均的に孵化後8カ月半で性成熟すると考えた場合の、本種の生活史のスケジュールを概観し、大きな矛盾が生じないかどうかを検討する。本種の1世代の期間は約1年と考えられているため(木所ら, 1999)、約1年間で、産出された卵から孵化し、北上回遊した後、南下回遊して産卵場に戻らなければならない。まず、産卵から孵化までの期間は、人工授精および孵化実験の結果から15~23°Cで4~9日程度と報告されている(Sakurai *et al.*, 1996)。次に、孵化してから南下回遊を始めるまでの時間は、本種が雄の性成熟をきっかけに南下回遊始めると仮定すると(Takami and Suzu-uchi, 1993)、本研究結果から約8カ月半と想定できる。この場合、索餌海域で成熟した雄スルメイカが、南下回遊を始めてから産卵場に戻るまでの残り時間は3カ月余りとなる。南下回遊を開始してから産卵場に戻るまでの時間を調べたデータはないが、過去の標識放流調査の結果から推察することが可能である。北海道西部日本海で成熟した雄スルメイカが多く出現する8~9月(Takami and Suzu-uchi, 1993)に放流されたスルメイカは、10~12月に山陰沿岸や対馬周辺などの産卵場と考えられる海域で再捕されている(坂口, 2010)。このことは、3カ月余りの間に、北海道西部海域から産卵場へ移動することが充分あり得ることを示している。ただし、雄スルメイカが雌と同じく産卵場に戻り、産卵直前まで交接するのか、あるいは産卵場に戻る前に交接を終えて死亡するのかについては明らかになっていない。いずれにしても、本研究で得られた雄スルメイカの性成熟日齢は、現段階で考えられる本種の生活史において、矛盾がないと考えられる。

日齢220日ですでに性成熟した個体と、日齢297日で未熟な個体が見られたことから、雄スルメイカが性成熟に達する日齢には、少なくとも2カ月以上の個体差があると考えられる。生殖腺重量やその指数が増加する日齢にも、同程度の個体差が見られた。性成熟に達した雄スルメイカは南下回遊時に雌と交接を繰り返すと考えられているため(新谷, 1967)、雄スルメイカが性成熟する日齢の個体差は、交接時期にも個体差を生じさせると予想される。コウイカ類の交接では、雄が雌に精子を付着させる前に、過去の交接によって雌の口の周りに付着させられた精子塊を腕で除去する様子が観察されている(Wada *et al.*, 2005; Wada *et al.*, 2006)。この行動は雄が自身の精子をより多くの卵と受精させるための精子置換戦略であると考えられている。また、ヤリイカにおいては、雌1個体と複数の雄を飼育して産卵させ、親イカとその卵から孵化した幼生の遺伝子解析を行い、幼生の父親のイカを特定する研究が報告されている(Iwata *et al.*, 2005)。その結果から、複数の雄と交接した雌が産んだ卵において、産卵直前に

交接した雄が父親になっていることが最も多いことが示されている。これらのことから、雄の交接時期の個体差は卵への受精割合に影響を及ぼす要素の一つと考えられる。

一方、雄スルメイカの性成熟に達する体サイズにも、外套長で90mm以上の個体差が見られた。ヤリイカの雄は、外套長と精莖の長さに二型があり、それぞれが異なる様式で交接することから、大型雄と小型雄が異なる繁殖戦略を持っていると考えられている(Iwata and Sakurai, 2007)。本研究で対象とした雄スルメイカの繁殖戦略については、これまでほとんど知られていないが、性成熟に達する日齢と体サイズの個体差がスルメイカの繁殖戦略に影響する可能性があるため、これらは生態学上の興味深い課題と考えられる。

本研究で扱わなかった雌スルメイカの成熟日齢については、これまで平衡石の日齢査定結果からは、ほとんど検討されていない。雌の成熟日齢の変化は、産卵期の変化に影響を及ぼす可能性のある要素であり、季節発生系群の区分や資源変動とも関連するため、今後解明すべきスルメイカ資源研究における重要な課題である。

本研究では、雄スルメイカの性成熟が日齢と外套長の両方に関連していることが示された。頭足類の性成熟を管理する要素として、眼柄腺で作られホルモンなどの内的要因と、光、水温、栄養摂取などの外的要因が考えられている(Mangold, 1987; 三森・桜井, 2010)。雄スルメイカにおいて、これらの要因がどのように影響して性成熟が進行するのかは明らかでないが、これらの要因が日齢の増加とともに、外套長の成長と性成熟の進行に影響を与えていることが想定される。今後、スルメイカの性成熟についてさらに理解を深めるには、性成熟を直接コントロールしている機能について研究を進める必要がある。

謝 辞

本報告をまとめるにあたり、ご校閲と貴重なご意見をいただいた北海道大学の桜井泰憲教授と、査読者の方々にお礼申し上げます。海上調査に協力を頂いた函館水産試験場試験調査船金星丸、稚内水産試験場試験調査船北洋丸、中央水産試験場試験調査船おやしお丸(2010年1月用途廃止)の乗組員の皆様に感謝を申し上げます。また、標本収集や貴重なご意見をいただいた中央水産試験場の佐藤充氏をはじめとする道総研水産試験場の浮魚類研究グループの皆さまにお礼申し上げます。

引用文献

- 安達二郎. スルメイカの生殖腺発達についての統計学的考察. 水産海洋研究会報 1982; 40: 9-15.
- 新谷久男. 「水産研究叢書 16 スルメイカの資源」 日本水産資源保護協会, 東京. 1967.
- 後藤常夫. 初期生態から見たスルメイカ秋季発生群の再生産構造に関する研究. 博士論文, 北海道大学, 函館. 2009.
- 林泰行. スルメイカの熟度に関する研究— I 成熟状態数量化の一方法. 日水誌. 36(10), 1-5 (1970)
- 北海道水産林務部: 平成21年北海道水産現勢. (<http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/sum/kcs/indexfiles/sui-toukei/suitoukei.htm>) (アクセス日: 2011年3月23日)
- 池田謙, 桜井泰憲, 島崎健二. 雄スルメイカの成熟にともなう精巢および付属腺の発達について. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; 57(12): 2237-2241.
- Ikeda Y, Sakurai Y, Shimazaki K. Maturation process of Japanese common squid *Todarodes pacificus* in Captivity. In: Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T (eds). *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo, 1993; 179-187.
- Iwata Y, Munehara H, Sakurai Y. Dependence of paternity rates on alternative reproductive behaviors in the squid *Loligo bleekeri*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005; 289: 219-228.
- Iwata Y, Sakurai Y. Threshold dimorphism in ejaculate characteristics in the squid *Loligo bleekeri*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007; 345: 141-146.
- 木所英昭, 後藤常夫, 田永軍. 平成21年度スルメイカ秋季発生系群の資源評価. 「平成21年度我が国周辺水域の漁業資源評価 (漁種別系群別資源評価・TAC種) 第1分冊」 水産庁増殖推進部, 独立行政法人水産総合研究センター, 東京. 2010; 611-641.
- 木所英昭, 和田洋蔵, 四方崇文, 佐野勝雄, 氏良介. 平衡石の日周輪解析をもとにした1996年の日本海におけるスルメイカの成長. 日水研報 1999; 49; 129-135.
- Mangold K. Reproduction. In: Boyle, P R (eds). *Cephalopod life cycles volume II comparative reviews*, Academic Press, London, 1987; 157-200.
- 三森明人, 桜井泰憲. スルメイカ *Todarodes pacificus* の成長と成熟に対する水温の影響. 「スルメイカ資源評価協議会報告 (平成21年度)」 日本海区水産研究所, 新潟. 2010; 53-54.
- 森賢. スルメイカ冬季発生系群の初期生態と資源変動機構に関する研究. 博士論文, 北海道大学, 函館. 2008.
- 村田守. スルメイカの体長・体重関係について. 北水研報告 1978; 43: 33-51.
- 村田守, 小野田豊, 田代征秋, 山岸吉弘, 鈴木孝行. 北部日本海沖合域におけるスルメイカの生態学的研究 (1971). 北水研報告 1973; 39: 1-25.
- 中村好和. 平衡石によるいか類の日齢査定方法. 「特定水産資源評価技術開発調査成果集1. いか類, 小型浮魚類日齢査定マニュアル」 中央水産研究所, 横浜. 2000; 1-17.
- Nakamura Y, Sakurai Y. Validation of daily growth increments in statolith of Japanese common squid *Todarodes pacificus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; 57: 2007-2011.
- 中田淳. 北海道東部太平洋海域におけるスルメイカの南下移動. 北水試研報 1984; 26: 1-9.
- 中田淳. スルメイカ. 「北水試 魚介類測定・海洋観測マニュアル (丸山秀佳編)」 北海道立中央水産試験場, 余市. 1996; 頭足類-1-4.
- スルメイカ漁況予測精度向上のための資源変動機構に関する研究. 農林省農林水産技術会議事務局, 東京. 1972.
- 坂口健司. 「技術資料No.4 スルメイカの平衡石の採取および輪紋計数マニュアル」 北海道立釧路水産試験場 釧路. 2005.
- 坂口健司. 北海道周辺海域で標識放流されたスルメイカの移動. 北水試研報 2010; 77: 45-72.
- 坂口健司, 中田淳. 2001年の北海道北部海域におけるスルメイカの日齢と群構造. 水産海洋研究 2006; 70: 16-22.
- 坂口健司, 佐藤充, 三橋正基, 木所英昭. 北海道周辺海域におけるスルメイカの日齢と発生時期. 日水誌 2009; 75(2): 204-212.
- 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.
- 芝田健二. 房総海域に分布するスルメイカの生態に関する研究— I 成熟と集合様式. 千葉水試研究報告 1984; 42: 13-21.
- 添田潤助. スルメイカ *Ommastrephes sloani pacificus* (Steenstrup) の生態並びに繁殖に関する研究. 北水研報告 1956; 14: 1-28.
- Takami T, and Suzu-uchi T. Southward migration of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) from northern Japanese waters. In: Okutani T, O'Dor R K, Kubodera T (eds). *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo, 1993; 537-543.

Wada T, Takegaki T, Mori T, Natsukari Y. Sperm displacement behavior of the cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae) *J. Ethol.* 2005; 23: 85-92.

Wada T, Takegaki T, Mori T, Natsukari Y. Reproductive behavior of the Japanese spineless cuttlefish *Sepiella japonica*. *VENUS* 2006; 65(3): 221-228.