

한국 동해 해역에서 채집된 살오징어 (*Todarodes pacificus*)의 성성숙과 생식주기

백혜자* · 김재원¹ · 조윤정 · 김수암
부경대학교 자원생물학과, ¹강원도립대학 해양생물자원개발과

Sexual Maturity and Reproductive Cycle of the Common Squid *Todarodes pacificus* in the East Sea of Korea

Hea Ja BAEK*, Jae Won KIM¹, Yun Jung CHO and Suam KIM
Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea
¹Department of Marine Bio-resources, Kangwon Provincial University,
Kangnung 210-804, Korea

The sexual maturity and reproductive cycle of the common squid, *Todarodes pacificus* captured from the East Sea, Korea, between January 2004 and January 2006, were investigated by documenting changes in the gonadosomatic index (GSI), gonad development, and oocyte size frequency distribution. The GSI of females began to increase in July, reached a maximum in August, and then gradually decreased. The GSI of males increased from July to March. Using gonad histological observations, we identified four oocyte developmental stages. The changes in GSI and gonad tissue resulted in the classification of the annual reproductive cycle into the following four successive stages: immature (April to June), growing (June to July), mature (July to August), and ripe and spawning (August to March). According to the oocyte diameter size frequency distribution in the ovary, this species appeared to have asynchronous oocyte development and one spawning time.

Key words: *Todarodes pacificus*, Reproductive cycle, Gonadosomatic index, Sexual maturity

서 론

살오징어 (*Todarodes pacificus*)는 오징어과 (Family Ommastrephidae)에 속하는 두족류로서 우리나라 동해안을 비롯하여 남해, 서해와 일본 연안 및 동중국해를 포함하는 북서태평양의 전 연안 해역에 분포하며 성숙회유와 산란회유를 하는 것으로 알려져 있다 (Je and Yoo, 1990; Nasu et al., 1991). 이들은 산란시기에 따라 여름, 가을 그리고 겨울 계군으로 구분하고 있으며, 각각의 계군은 독립적으로 회유하면서 산란장의 분포도 다르다 (Kim and Kang, 1995; Kang et al., 1996; Sakurai et al., 2000).

살오징어는 우리나라뿐만 아니라 일본에서도 연중 꾸준히 어획되고 있는 중요 상업종의 하나이며, 한일 양국의 어획량 증감에 중요한 위치를 차지하고 있다. 일본의 경우, 최근 살오징어 어획량이 수온 상승과 함께 증가한다고 하여 기후온난화 현상이 살오징어의 번식과정과 자원변동에 어떤 영향을 미치는지 또한 이들의 산란장 형성이 어디에서 이루어지는지를 유생의 출현과 이동 경로 등을 추적함으로써 산란생태 등을 연구하는데 주력하고 있다 (Sakurai et al., 2000; 2002). 이러한 연구를 위하여 일본 학자들은 일찍부터 살오징어의 성숙과 생식소 기관의 발달 등에 대한 단편적인 연구를 실시해왔으나 (Takahashi and Yahata, 1973; Ikeda et al., 1991a; 1991b) 이들의

회유경로가 광범위하고 채집지역이 대부분 동중국해와 일본 해역에 한정되어 있으므로 각 계군에 따른 정확한 번식특성과 파악이 어려운 실정이다.

우리나라 해역을 중심으로 한 지금까지의 연구는 살오징어의 어항 특성과 자원 분포 (Choi et al., 1997; 2003), 계군분석 (Kim and Kang, 1995; Kang et al., 1996) 그리고 식성 등 (Kim and Kang, 1998; Song et al., 2006)이다.

살오징어의 번식특성 구명은 자원량의 증감과 가입에 직·간접적인 영향을 미치므로 최근의 수온 상승에 의한 정확한 변동 기작을 밝히기 위한 기본 자료로서 생식주기 조사가 선행되어야 한다.

본 연구는 우리나라 동해 해역에 서식하는 살오징어 (*Todarodes pacificus*)의 생식주기를 밝히기 위하여 생식소중량지수 (GSI, gonadosomatic index)의 월 변화, 생식소의 외부적 구조 및 생식소 발달의 조직학적 월 변화 그리고 생식소 발달 단계별 난모세포의 크기 변화 등을 조사하였다.

재료 및 방법

본 실험에 사용된 살오징어 (*Todarodes pacificus*)는 2004년 1월부터 2006년 1월까지 포항 구룡포 해역에서 매월 1회 20-25 마리씩 채낚기 (jigging fishery) 어선을 이용하여 채집한 총 492 마리이다.

*Corresponding author: hjbaek@pknu.ac.kr

채집된 시료는 즉시 살아있는 상태에서 실험실로 옮긴 후 외투장 (Mentle length)과 지느러미 길이 (Fin length)를 0.1 cm 까지, 체중을 0.1 g까지 측정하였다. 그 후 해부하여 생식소를 0.0001 g까지 측정후 조직 표본을 제작하였다.

생식소는 Bouin's solution에 24시간 고정시킨 뒤 washing과 dehydration 과정을 거쳐 paraffin으로 포매하였다. 포매된 조직은 파라핀 절편법에 의해 두께 5-6 μm의 절편으로 제작한 후, Mayer's hematoxylin과 0.5% eosin을 사용하여 핵과 세포질을 비교 염색하였다.

생식소숙도지수 (GSI, gonadosomatic index)는 월별로 채집된 개체를 대상으로 [생식소 중량 (gonad weight) / 전중량 (body weight) - 생식소 중량 (gonad weight)] × 100의 식으로 산출하였다.

월별 난모세포 크기 변화는 Image analyzer를 이용하여 조직 표본에서 정상적으로 핵이 절편된 난의 (장경+단경) / 2로 계측하여 이들의 상대적 출현율로 나타내었다.

결 과

생식소의 외부형태 및 구조

암컷

암컷의 생식소는 외투내의 외투 후방과 간 사이에 위치하며, 난소 (ovary), 1쌍의 수란관 (oviduct), 수란관선 (oviducal gland) 그리고 1쌍의 난포선 (nidamental gland)으로 이루어져 있다.

미숙기와 성장기의 수란관 (oviduct)과 수란관선 (oviduct

gland)은 미발달하였고, 난소 (ovary)와 난포선 (nidamental gland)의 형태는 Fig. 1A와 같다. 난포선은 유백색으로 쉽게 식별할 수 있었다. 성숙기에 이르면 수란관의 형태가 뚜렷이 관찰되고, 난소 양쪽에서 난소의 약 1/3 정도 덮고 있었다. 난소 내에는 난립이 보이기 시작하였다 (Fig. 1B). 완숙기의 발달된 수란관은 짙은 황색을 띠고 있었고, 수란관선이 흰 백색을 띠었으며 난소의 1/2 이상 덮고 있었다. 난소 내에는 난립으로 충만해 있었으며, 난포선은 매우 굵고 유백색이었다 (Fig. 1C).

수컷

수컷의 생식선도 암컷과 동일한 위치에 있으며, 정소 (testis), 수정관 (vas deferens), 저장낭 (seminal vesicle), 정포낭 (spermatophoric sac) 그리고 음경 (penis)으로 구성되어 있었다.

정소는 외투 후방에 위치하며, 수정관은 옅은 분홍색을 띠고, 저장낭 및 정포낭과 연결되어 있다. 저장낭은 유백색을 띠고, 수정관 및 정포낭의 위에 위치하며 정포낭은 수정관과 마찬가지로 정소 밑쪽에서 관찰되었다 (Fig. 2A), 정포낭은 정충낭으로 충만해 있었다 (Fig. 2B). 음경은 정포낭 끝에 위치하고 있었다 (Fig. 2C).

생식소중량지수 (GSI)의 월 변화

암컷

2004년 1월부터 2006년 1월까지 조사된 오징어 암컷의 GSI 월변화는 Fig. 3과 같다. 2004년 4월부터 6월까지 0.34±0.19-0.43±0.16의 연중 가장 낮은 값을 나타내다가 7월에는 6.76±

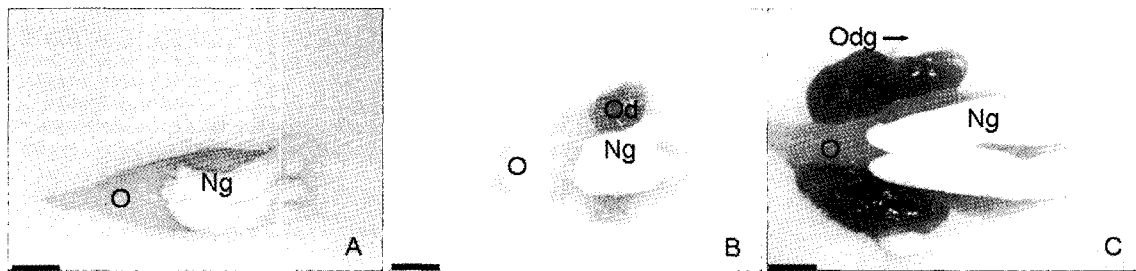


Fig. 1. Photographs of ovary in common squid *Todarodes pacificus*. A, Immature stage; B, Growing stage; C, Mature and ripe stage. Ng, nidamental gland; O, ovary; Od, oviduct; Odg, oviduct gland. Scale bars indicate 20 mm.

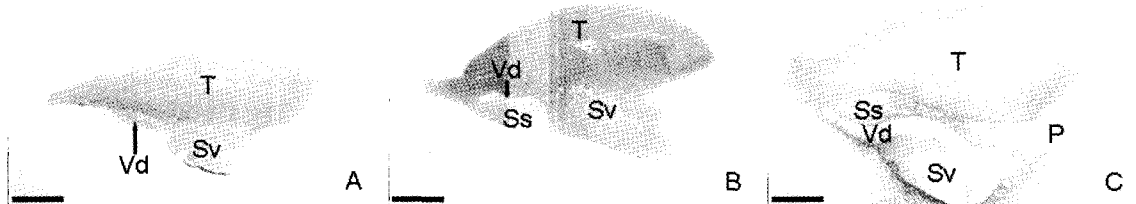


Fig. 2. Photographs of testis in common squid *Todarodes pacificus*. A, Immature stage; B, Growing stage; C, Mature and ripe stage. P, penis; Ss, spermatophoric sac; Sv, seminal vesicle; T, testis; Vd, vas deferens. Scale bars indicate 15 mm.

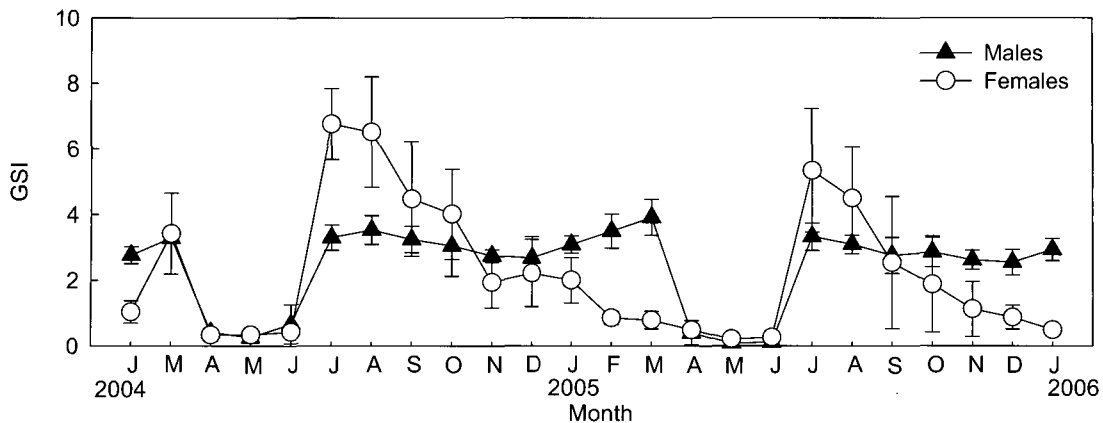


Fig. 3. Monthly changes of the gonadosomatic index (GSI) of the common squid *Todarodes pacificus*. Vertical bars indicate mean \pm SD.

1.09으로 급격히 증가하였으며, 8월에도 6.50 ± 1.68 로 높은 값을 유지하였다. 이후 9-10월까지도 비교적 높은 값을 나타내다가 11월 이후 점점 감소하기 시작하여 이듬해 4-6월까지의 2004년도와 마찬가지로 연중 가장 낮은 값을 보였다. 이후 7월에는 전년도 7월과 같이 다시 5.35 ± 1.88 로 급격히 증가하였으며 전년도와 동일한 패턴을 나타내었다.

수컷

2004년 1월부터 2006년 1월까지 조사된 살오징어 수컷의 GSI 월변화를 보면 (Fig. 3) 4-6월의 연중 가장 낮은 값인 0.26 ± 0.14 - 0.67 ± 0.54 를 제외하고는 2.68 ± 0.65 - 3.53 ± 0.44 로 높은 값을 유지하였다. 이듬해도 2004년도의 GSI 월변화와 유사한 경향을 나타내었다.

생식소 발달 및 생식주기

난소

4-5월의 미숙기 (Immature stage) 난소내에는 난원세포들과 초기난모세포들로 구성되어 있으며 (Fig. 4A, B), 난원세포들은 혈관분지를 따라 발달하고 있었다. 초기난모세포의 핵은 세포질의 약 80% 이상을 차지하고, 세포질은 강한 호염기성을 나타내었다. 초기난모세포의 크기는 $10-15 \mu\text{m}$ 였다.

6월 이후 성장기 (Growing stage)의 난소내 난모세포의 크기는 $100-150 \mu\text{m}$ 이며, 난모세포를 둘러싸고 있는 여포세포의 활발한 분열증식이 관찰되었다 (Fig. 4C), 이후 여포세포의 수가 현저하게 증가하면서 난모세포내로의 함입이 시작되었다 (Fig. 4D). 7월 개체 중 성숙초기의 난모세포들은 크기가 $250-300 \mu\text{m}$ 이었으며, 핵은 세포질의 한 극으로 이동하기 시작하였다 (Fig. 4E). 동시에 난모세포의 피질부에 여포세포의 함입이 현저하게 관찰되었다.

7-8월에는 성숙기 (Mature stage)에 접어들면서 난모세포들의 핵막은 불규칙하게 되고 여포세포층의 함입정도가 더욱 활성화되어 굴곡을 형성하며, 굴곡 부위의 세포질 가장자리에서부터 난황형성이 시작되어 (Fig. 4F) 난세포질을 가득 채우

고 여포세포의 함입도 점점 줄어들었다 (Fig. 4G).

8월 이후 완숙 및 산란기 (Ripe and spawning stage)의 난모세포 크기는 $400-550 \mu\text{m}$ 의 난형으로 보이며, 세포질은 호산성의 난황괴로 가득 차 있었다 (Fig. 4H). 여포세포의 함입은 완전하게 사라지고, 방란 흔적과 잔존 난모세포들이 관찰되었으며 (Fig. 4I), 이러한 난소 조직상은 2-3월에도 관찰되었다.

정소

4-6월에 채집된 개체의 정소내에는 정소 소낭상피를 따라 정원세포들의 분열증식이 활발하게 진행되고 있었으며 (Fig. 5A, B), 이후 7-8월 개체의 조직상은 정모세포에서 정세포들로 분열이 활발하게 진행되고 있었다 (Fig. 5C, D). 일부 개체에서는 정소내강에 정자의 출현도 관찰되었다 (Fig. 5E). 8월 이후에는 정소 소낭막이 아주 얇아지고 정세포의 수가 많아지면서 내강에는 헤마톡실린으로 진하게 염색된 정자들이 관찰되었다 (Fig. 5F-H). 완숙 및 방정기의 소낭내에는 정원세포, 정모세포, 정세포 그리고 정자들이 함께 관찰되었으며, 이러한 조직상은 이듬해 3월까지도 나타났다.

매월 채집된 암수 개체들의 GSI와 생식소 조직상의 발달 단계를 관찰한 결과, Fig. 6과 같이 살오징어의 생식주기는 미숙기 (immature, 4-6월), 성장기 (growing, 6-7월), 성숙기 (mature, 7-8월) 그리고 완숙 및 산란기 (ripe and spawning, 8-3월)의 연속적인 4단계로 나눌 수 있었다.

월별 난모세포 크기 변화

난소발달 단계별 조직표본을 대상으로 난모세포의 크기 변화를 조사한 결과는 Fig. 7과 같았다. $50 \mu\text{m}$ 전후의 초기난모세포군들은 미숙기, 성장기, 성숙기 및 완숙기에 관계없이 항상 존재하고 있었다. 4-6월에는 $150 \mu\text{m}$ 이하의 난모세포군이 한 개의 모드를 이루고 있다가, 이후 난모세포가 성장, 성숙하면서 이러한 모드는 점차 완만해지면서 $200-550 \mu\text{m}$ 의 다양한 크기로 구성된 난모세포군이 동시에 존재하였다. 10-11월 이후 $500 \mu\text{m}$ 전후의 대형 난모세포군은 점점 사라지고 없었다.

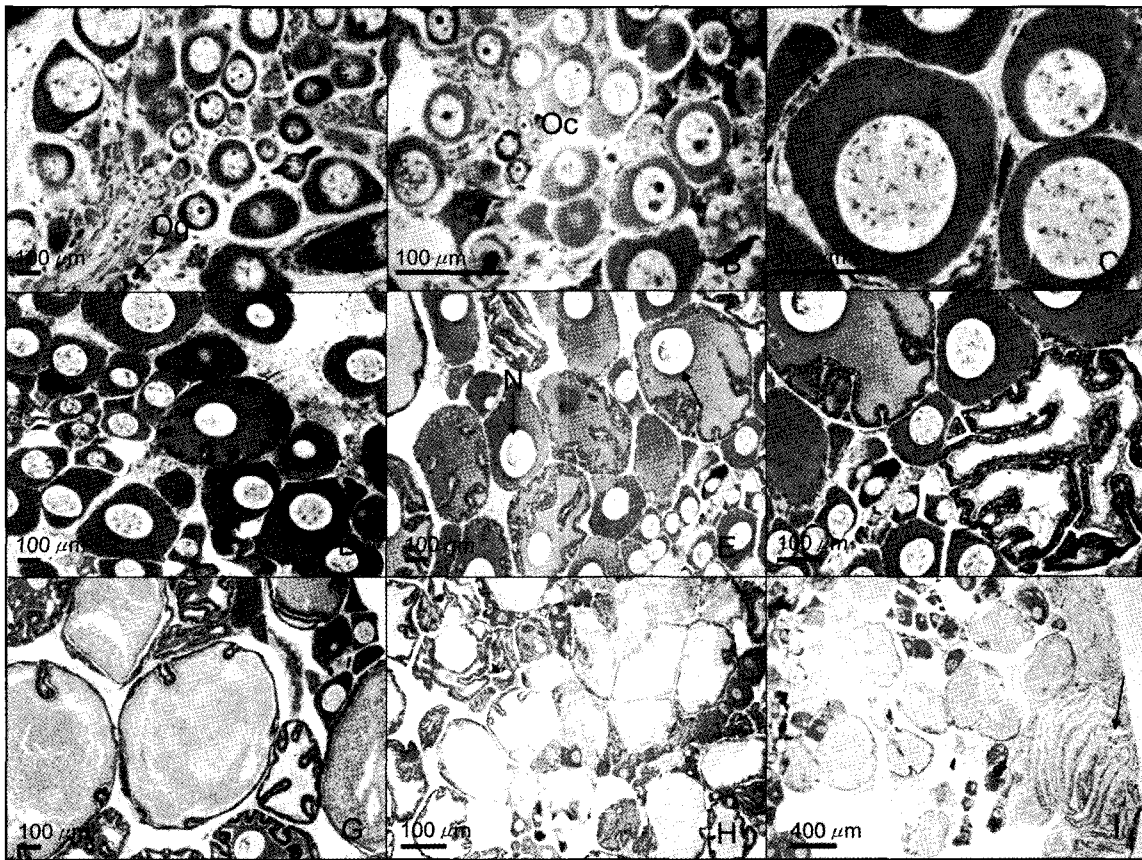


Fig. 4. Photomicrographs of the ovarian development of the common squid *Todarodes pacificus*. A and B, Immature stage; C-E, Growing stage (C, arrow indicates follicle cells; D, arrow indicates the invagination of follicle cells; E, arrow indicates the migration of nucleus); F and G, Mature stage (F, arrow indicates formation of the yolk-mass); H and I, Ripe and spawning stages (I: arrow indicates empty follicle). Og, Oogonium; Oc, Oocyte; N, Nucleus.

고찰

일반적으로 오징어류는 성장이 빠르고 그들의 생활사중 1회 번식을 하고 사망하는 종이 대부분이므로 (Mangold, 1987) 이들의 번식특성과 자원량 변동에 많은 관심의 대상이 되는 종이며, 생활사가 짧기 때문에 물리적, 생물학적 환경변화에 민감한 종으로 여겨지고 있다 (Lipinski et al., 1998).

살오징어의 번식특성에 대한 연구는 Hayashi (1971), Takahashi and Yahata (1973), Ikeda et al. (1991a, b), Ikeda and Shimazaki (1994)에 의해 이루어져 왔으나, 대부분 동중국해와 일본해역에서 채집된 암컷과 수컷의 단편적인 연구만이 행하여져 왔고 우리나라 연근해에 서식하는 살오징어를 대상으로 한 번식 관련 연구는 거의 없는 실정이다. Takahashi and Yahata (1973)은 일본의 Tsugaru 해협과 Toyama 만에서 채집된 살오징어의 난모세포 발달과정을 세포조직학적 관점에서 분석하였으나 연주기적 관찰이 아니고 난소가 활성을 띄기 시작하는 8월부터 9, 12, 1월에만 부분적으로 채집된 시료를 대상으로 조사하였으며, Hayashi (1971)은 가을에 산란하는 계군의 생식소 성숙상태 조사, Ikeda et al. (1991a, b)은

성성숙 과정동안 생식선의 구조 및 발달 조사 그리고 Ikeda and Shimazaki (1994)은 교미에 의한 난소성숙유도등을 보고 하였다.

본 연구에서 살오징어의 연중 GSI 변화를 살펴보면, 암컷과 수컷 모두 7월에 급격히 증가 하지만 그 이후 암컷의 경우는 단계적으로 그 값이 감소하는 반면 수컷은 7월과 유사한 값으로 유지되다가 이듬해 3월에 급격히 감소하였다. 이것은 난소와 정소의 조직상 관찰에서도 유사함을 보였다. 수컷의 경우 4-6월을 제외하고는 정자의 출현을 관찰할 수 있었고, 암컷의 경우는 7월부터 성숙한 난모세포가 출현하기 시작하여 산란 흔적은 2-3월에 채집된 개체에서도 관찰되었다. 이는 봄을 제외한 모든 계절 특히 늦여름부터 겨울에 걸쳐 산란이 지속되는 것으로 판단되었다. 일본 남부해역에서 채집된 Diamond squid, *Thysanoteuthis rhombus*의 경우에도 거의 1년 내내 산란이 진행되며 (산란기가 1-9월), 수컷은 8, 9월을 제외하고는 정포낭 (spermatophoric sac)에 정자를 함유하고 있다고 하였다 (Bower and Miyahara, 2005).

Kim (1993)은 우리나라 근해 (남해와 동해)를 회유하는 살

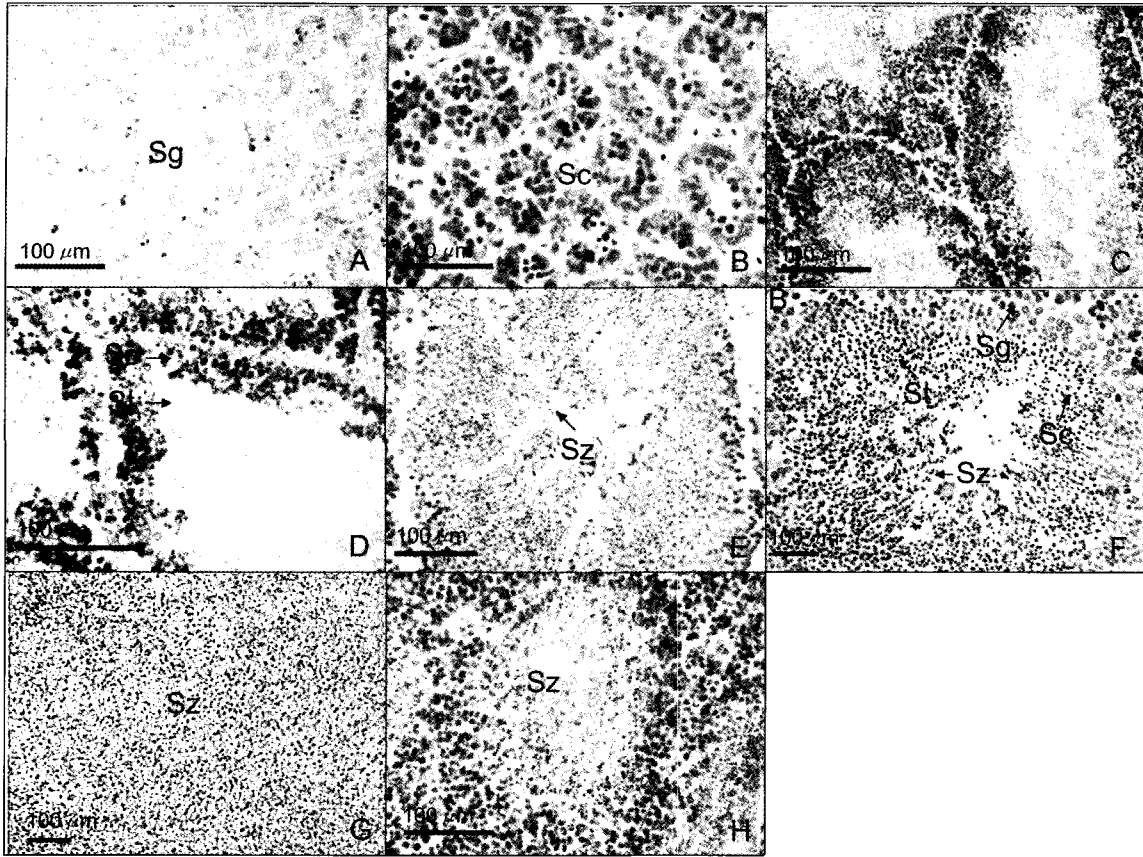


Fig. 5. Frequency of gonadal developmental phase of the common squid *Todarodes pacificus* from January 2004 to January 2006.

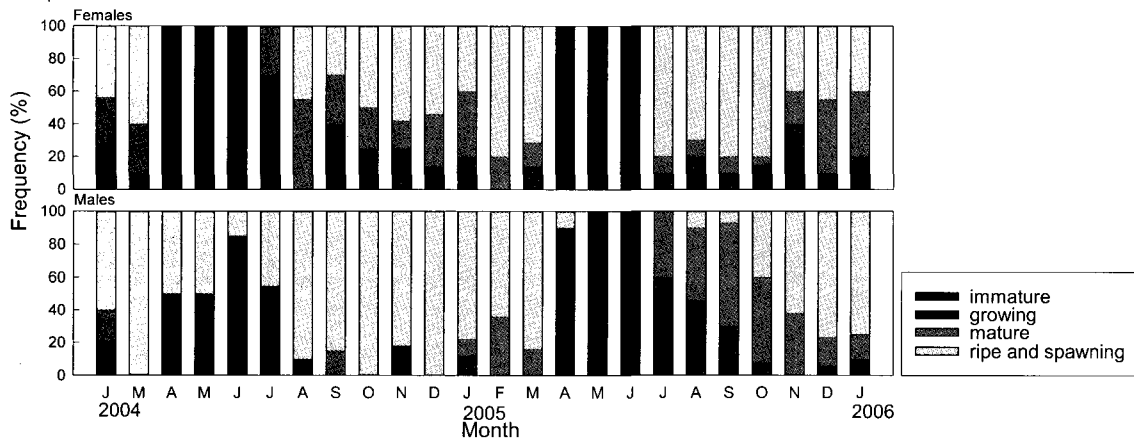


Fig. 6. Photomicrographs of the testicular development of *Todarodes pacificus*. A, Immature stage; B-D, Growing stage; E, Mature stage; F-H, Ripe and spawning stages; Sg, Spermatogonium; Sc, Spermatocyte; St, Spermatid; Sz, Spermatozoa.

오징어를 대상으로 형태적, 생태적 그리고 유전적으로 분석한 결과 3개의 산란계군이 존재한다고 하였다. 하계군은 GSI가 4월부터 증가하기 시작하여 7월에 peak를 이루고 이후 급격히 감소하며 (산란기는 7-8월), 추계군은 GSI가 8월부터 증가하여 9월에 peak를 이루고 이후 점차 감소하여 1월에 최저값을

나타내고 (산란기는 9-11월), 동계군은 GSI가 2월부터 증가하여 3월에 peak를 이룬 뒤 4월에 급격히 감소한다고 하였다 (산란기는 2-4월). Lim (1967)의 연구에서는 6-12월 사이에만 채집된 동해산 살오징어를 대상으로 조사한 결과, 산란기는 7-11월이고 주산란기는 9-10월이라고 보고하여 완숙 및 산란

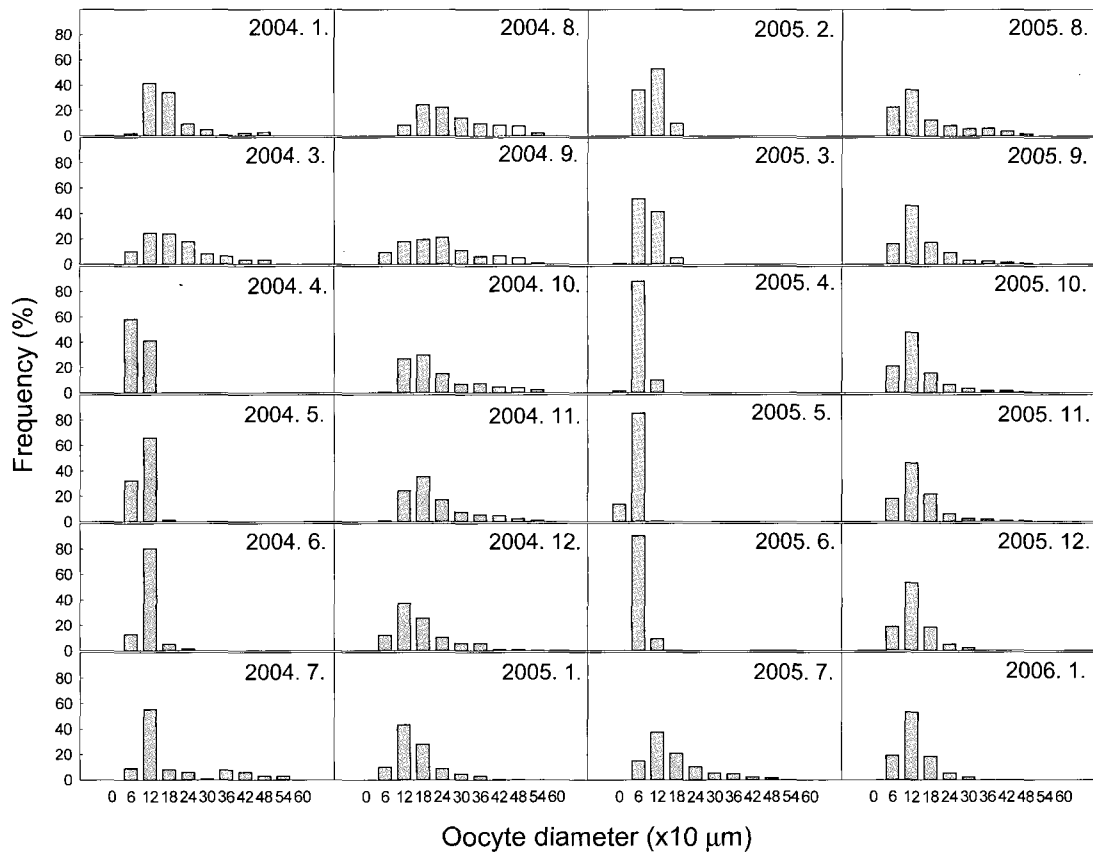


Fig. 7. Size frequency distributions of oocyte diameter in the ovary of *Todarodes pacificus* from January 2004 to January 2006.

기가 8-3월이라고 한 본 연구결과와 겹친 부분도 있지만 6개월만 채집한 결과이므로 비교하기에는 다소 미흡한 것 같았다. 또한 본 연구는 2년간 동해의 같은 해역에서 채집한 것으로 GSI 분석 결과, 년주기성을 나타내므로 거의 같은 계군으로 생각되나 정확한 결론에 도달하기 위해서는 우리나라 근해를 회유하는 살오징어의 해역별 동시 채집이 이루어져야 할 것으로 생각된다.

일본 해역과 태평양 사이를 회유하는 살오징어도 1년 중 3번의 산란 peak (여름, 가을, 겨울)를 가지는데 1989년 이후 수온이 조금씩 상승하면서 가을 계군(산란군)과 겨울 계군이 이 해역에서 우점하는 것 같다고 하여, 해마다 산란계군은 지역에 따라 다양성을 보이는 것 같았다(Sakurai et al., 2000; 2003).

오징어류의 난모세포 발달 단계에 따른 난 발달 양식은 비동시 발달형의 특성을 가지면서 다회 산란이 아닌 1회 산란 종으로 알려져 있다(Ikeda et al., 1993; Bower and Sakurai, 1996; Sakurai et al., 2003). 원칙적으로 암컷은 1회 산란 후 사망하지만 산란 환경이 만족스럽지 못 할 때는 2회 산란도 가능하며(Ikeda et al., 1993), 한번 산란한 암컷의 난소내에는 모든 발달 단계의 난모세포들이 존재하였으며, 산란후 죽은 개체들의 수란관에는 많은 난들이 관찰되었다(Bower and

Sakurai, 1996).

본 연구에서도 50 μm 전후의 난모세포군들은 미숙기, 성장기, 성숙기 및 완숙기에 관계없이 항상 존재하였고 4-6월에는 150 μm 이하의 난모세포군이 대부분을 차지하였다. 7월에 들어서면서 이러한 난모세포군의 분포는 점점 줄어들면서 200-550 μm에 해당되는 여러 단계의 난모세포들이 동시에 발달하고 있었다. 산란기에 이르르면 500 μm 전후의 난모세포들은 점점 줄어들었다. 이러한 난 발달 양식은 난모세포가 부분적으로 발달되는 난군비동시발달형이면서 한 산란기내에 1회 산란하는 것으로 판단되어 진다. 이것은 두족류의 산란 습성인 수주에 걸쳐 한번 산란하는 것과 유사하였다(Boletzky, 1987; Mongold, 1987).

사 사

이 연구는 해양수산부 과제 ‘해양환경 변동에 따르는 생물자원 변동과정과 생태계 모델링 연구’ 지원으로 수행되었습니다.

참 고 문 헌

Boletzky, S. 1987. Fecundity variation in relation to

- intermittent or chronic spawning in the cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). Bull. Mar. Sci., 40, 382-387.
- Bower, J.R. and K. Miyahara. 2005. The diamond squid (*Thysanoteuthis rhombus*): a review of the fishery and recent research in Japan. Fish. Res., 73, 1-11.
- Bower, J.R. and Y. Sakurai. 1996. Laboratory observations on *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) egg masses. Am. Mal. Bull., 13, 65-71.
- Choi, K.H., S.D. Hwang and J.I. Kim. 1997. Fishing conditions of common Squid (*Todarodes pacificus* Steenstrup) in Korean waters. I. Spatio-temporal distribution of common squid related to the changes in oceanographic conditions. J. Kor. Fish. Soc., 30, 513-522.
- Choi, K.H., K.D. Cho, D.S. Kim, J.I. Kim and S.W. Kim. 2003. Fishing conditions of common Squid (*Todarodes pacificus* Steenstrup) in the Yellow Sea. J. Kor. Soc. Fish. Res., 6, 21-31.
- Hayashi, Y. 1971. Studies on the maturity condition of the common squid - 2. Maturity condition of the autumn spawned squids in the Japan Sea. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 37, 387-390.
- Ikeda, Y., Y. Sakurai and K. Shimazaki. 1991a. Development of female reproductive organs during sexual maturation in the Japanese common squid *Todarodes pacificus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 57, 2243-2247.
- Ikeda, Y., Y. Sakurai and K. Shimazaki. 1991b. Development of male reproductive organs during sexual maturation in the Japanese common squid *Todarodes pacificus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 57, 2237-2241.
- Ikeda, Y., Y. Sakurai and K. Shimazaki. 1993. Maturation process of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* in captivity. In: Recent advances in cephalopod fisheries biology, eds. by T. Okutani, R.K. O'Dor and T. Kubodera, Tokai Univ. Press, Tokyo, 181-189.
- Ikeda, Y. and K. Shimazaki. 1994. Does copulation induce female maturation in squid *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae). Veliger, 37, 120-121.
- Je, J.K. and J.M. Yoo. 1990. Preliminary study on the cephalopod molluscs of the Korean waters. Rep. Korea Oce. Res. Dev. Inst., 103-106.
- Kang, Y.J., Y.H. Kim, Y.K. Hong, J.Y. Park and K.Y. Park. 1996. A population genetic analysis of the common Squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup in the Korean waters. J. Kor. Fish. Soc. 29, 320-331.
- Kim, Y.H. 1993. Population analysis by the reproductive ecological method for the common squid, *Todarodes pacificus* in Korean Waters. Ph.D. Thesis. Pukyong Univ., 1-106.
- Kim, Y.H. and Y.J. Kang. 1995. Population analysis of the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup in Korean waters. 1. Separation of population. J. Kor. Fish. Soc., 28, 163-173.
- Kim, Y.H. and Y.J. Kang. 1998. Stomach contents analysis of the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup in Korean waters. J. Kor. Fish. Soc., 31, 26-30.
- Lim, J.Y. 1967. Ecological studies on common squid, *Ommastrephes sloani pacificus* Steenstrup in the eastern waters of Korea. Rept. Resour. Fish. Res. Dev. Agen., Korea, 7, 41-49.
- Lipinski, M.R., D.S. Butterworth, C.J. Augustyn, J.K.T. Brodziak, G. Christy, S. des Clers, G.D. Jackson, R.K. O'Dor, D. Pauly, L.V. Purchase, M.J. Roberts, B.A. Roel, Y. Sakurai and W.H.H. Sauer. 1998. Cephalopod fisheries: a future global upside to past overexploitation of living marine resources? Results of an international workshop, 31 August 1997, Cape Town, South Africa. South Afr. J. Mar. Sci., 20, 463-469.
- Mangold, K. 1987. Reproduction. In: Cephalopod Life Cycles Vol. II. Boyle, P.R., ed. Academic Press, London, 157-200.
- Nasu, K., T. Okutani and M. Ogura. 1991. Squid: From the Organism to Consumption. Seongsandang, Tokyo, 1-330.
- 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., H. Kiyofuji, S. Saitoh, J. Yamamoto, T. Goto, K. Mori and T. Kinoshita. 2002. Stock fluctuations of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, related to recent climate changes. Fish. Sci., 68, Supplement I, 226-229.
- Sakurai, Y., J.R. Bower and Y. Ikeda. 2003. Reproductive characteristics of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus*. Workshop on Modern Approaches to Assess Maturity and Fecundity of Warm- and Cold-water Fish and Squids. Bergen, Norway, 4-7 September 2001, 105-115.
- Song, H., G.W. Baeck, S. Kim and S.H. Huh. 2006. Feeding habits of *Todarodes pacificus* (Cephalopods: Omma-

strophidae) in the coastal waters of Busan, Korea.
J. Kor. Fish. Soc., 39, 42-48.

Takahashi, N. and T. Yahata. 1973. Histological studies
on the maturation of the ovary in the squid, *Todarodes*

pacificus. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 24, 63-68.

2006년 10월 27일 접수

2006년 12월 26일 수리