mtDNA データに基づく北太平洋と南大西洋の アカイカ集団の遺伝的差異

若林 敏江,^{1*} 和田 志郎,² 越智 洋介,³ 一井 太郎,^{1a} 酒井 光夫¹

(2011 年 7 月 28 日受付, 2011 年 10 月 31 日受理)

¹ 水産総合研究センター国際水産資源研究所, ² 水産総合研究センター増養殖研究所,
³ 水産総合研究センター開発調査センター

Genetic differentiation of the neon flying squid *Ommastrephes bartramii*
between North Pacific and South Atlantic populations

TOSHIE WAKABAYASHI,^{1*} SHIRO WADA,² YOUSUKE OCHI,³
TARO ICHII^{1a} AND MITSUO SAKAI¹

¹National Research Institute of Far Seas Fisheries, Yokohama, Kanagawa 236–8648, ²National Research Institute of Aquaculture, Yokosuka, Kanagawa 238–0316, ³Marine Fisheries Research and Development Center, Yokohama, Kanagawa 220–6115, Japan

Genetic differentiation between samples of *Ommastrephes bartramii* collected from the North Pacific ($n=50$) and the South Atlantic ($n=50$) was examined using nucleotide sequence variation of 506 bp of the mitochondrial 16S ribosomal RNA gene. Thirteen mtDNA haplotypes were identified: seven in the North Pacific (Ob1–Ob7) and six in the South Atlantic (Ob8–Ob13). No haplotypes were common to the two oceans. An exact test of haplotype frequency showed significant differentiation between the two ocean samples ($p>0.001$). The genetic distance (the number of net nucleotide substitutions) between the North Pacific and South Atlantic samples was 0.00597, similar to the respective within-ocean values. These findings suggest that the two ocean samples of *O. bartramii* were genetically differentiated to a lesser degree than the interspecific level.

キーワード : 16S rRNA, mtDNA, アカイカ, 遺伝的差異

アカイカ *Ommastrephes bartramii* はアカイカ科アカイカ亜科に属する大型のイカである。日本では、1970 年代にはいか釣り漁業によって約 12 万トン/年が、1980 年代には流し網漁業によって 12~22 万トン/年が漁獲されてきた。¹⁾ 1992 年をもって流し網漁業はモラトリアムとなったが、その後一時縮小したいか釣り漁業の復活によって、現在も年間 2.4 万トン (2005~2009 年平均)、全世界では約 10 万トン²⁾ が漁獲されている重要なイカ資源の一つである。

アカイカは赤道付近を除く全大洋の亜熱帯から温帯域に分布しており、³⁾ アカイカ科の中でも最も広域に分布する種とされている。⁴⁾ 集団構造に関してはその地理的分布から 3 つの個体群 (北太平洋海域、北大西洋海域、

大西洋・太平洋・インド洋の南半球海域) が知られており、^{5,6)} コリンエステラーゼを用いた生化学的研究がこれを支持している。⁷⁾ また、漁業が行われている北太平洋では発生時期、外套長組成、稚仔の分布、寄生虫相の違いから、秋季発生中部系群、秋季発生東部系群、冬春季発生西部系群、および冬春季発生中東部系群の 4 系群に分かれるとされている。^{8,9)} さらにアイソザイムによる研究から、北太平洋の東西では遺伝的な差異があることも示唆されている。¹⁰⁾

アカイカは重要な水産資源であり、その資源構造を把握することは適切な資源評価をする上で必要不可欠である。特に、アカイカのような広域分布種は南北の大洋間でどれくらいの遺伝的分化が達成されているのかが漁業

* Tel : 81-45-788-7503. Fax : 81-45-788-5004. Email : toshiew@fra.affrc.go.jp

^a 現所属 : 水産庁 (Fisheries Agency, Chiyoda, Tokyo 100-8907, Japan)

対象である北太平洋のアカイカの資源構造を知るうえで重要な情報となる。

近年遺伝情報を使った水産生物の集団構造の解析は数多く行われており,^{11,12)} イカ類を対象としたものも少なくない。¹³⁻¹⁵⁾ そこで本研究では、ミトコンドリア DNA の塩基配列データを使用して北太平洋と南大西洋のアカイカ集団間の遺伝的差異を明らかにすることを目的とした。さらに、アカイカの近縁種であるアメリカオオアカイカ *Dosidicus gigas*, トビイカ *Sthenoteuthis oualanie* *sis*, スジイカ *Eucleoteuthis luminosa*, アルゼンチンマツイカ *Illex argentinus*, スルメイカ *Todarodes pacificus* を比較対象として加え、アカイカの南北大洋間の遺伝的分化の大きさについてアカイカ科内における種間の分化の大きさと比較することにより評価した。

試料および方法

試料 アカイカは、2002 年 5 月に若鳥丸により北太平洋 (35°~38°45'N, 173°~175°30'E) で採集された 50 個体 (北太平洋標本群), および 2001 年 4 月に第 3 新興丸によりウルグアイ~ブラジル沖 (33~42°S, 46°30'~55°10'W) で採集された 50 個体 (南大西洋標本群) を用いた (Table 1)。また、比較対象として同じアカイカ科に属するペルー沖で採集されたアメリカオオアカイカ 10 個体, コスタリカ沖のトビイカ 11 個体, 小笠原諸島近海のスジイカ 3 個体, アルゼンチン沖のアルゼンチンマツイカ 2 個体, および日本近海のスルメイカ 8 個体を用いた (Table 1)。ゲノム DNA は, エタノール固定された外套膜の筋肉約 10 mg を用い, Qiagen 社製の DNeasy Tissue Kit で抽出した。

mtDNA 分析 プライマーは Bonnaud *et al.*¹⁶⁾ の 16Sar (5'-CCG GTC TGA ACT CTG ATC AT-3') と 16Sbr (5'-CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT-3') を用い, 16S rRNA 領域の約 510 bp を増幅した。PCR 反応液は, 10x PCR Buffer (TaKaRa) 1 μ L, dNTP Mixture (TaKaRa, 2 μ M/ μ L) 1 μ L, 各プライマー 5 pmol, Ex Taq (TaKaRa) 0.25 units, 鋳型 DNA 10-30 ng を含む 10 μ L とした。温度条件は, 94°C 2 分の加熱後,

94°C 30 秒, 55°C 30 秒, 72°C 45 秒のサイクルを 30 回行い, 最後に 72°C で 5 分間伸長した。PCR 終了後, アガロースゲル (ニッポンジーン社製, Agarose S) 電気泳動を行い, 増幅産物を確認した。増幅産物は ExoSAP-IT (GE Healthcare) を用いて精製し, BigDye Terminator v1.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) を用いてサイクルシーケンス反応を行い, ABI PRIZM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) により塩基配列を決定した。

解析 得られた塩基配列は Clustal X¹⁷⁾ によりアライメントを行い, 整列後の 510 bp を解析に用いた。ハプロタイプ頻度および純塩基置換率の算出には DnaSP ver. 5.0¹⁸⁾ を用いた。また Arlequin ver. 3.5¹⁹⁾ を用いてハプロタイプ多様度 (h), 塩基多様度 (π), および遺伝的分化係数 (F_{ST}) を求め, 標本間のハプロタイプ頻度の有意差検定を exact test²⁰⁾ により行った。系統樹は MEGA Ver. 4²¹⁾ を用いて Kimura 2-parameter モデルによる遺伝距離を算出し, 近隣結合法により作成した。各クレードの信頼性は 1,000 回のブートストラップ法により検討した。

各ハプロタイプの塩基配列は DDBJ に登録した (Accession number AB635404-AB635429)。

結 果

アカイカ科 6 種について 16S rRNA 領域の 510 bp の配列を決定し比較したところ, 73 のサイトで変異が確認され, そのうち欠失/挿入は 4 サイトであった。510 bp の配列をもつアルゼンチンマツイカに対しそれ以外の 5 種間では, 316, 317 番目に欠失がみられ, さらにスルメイカをのぞく 4 種では 369 番目に, アカイカについてはさらに 494 番目に欠失がみられ, アカイカの配列は 506 bp であった。各種のハプロタイプ数はアカイカで最も多く 13 で, 次いでアメリカオオアカイカが 5, トビイカとスルメイカが 3, スジイカ ($n=3$) とアルゼンチンマツイカ ($n=2$) は種内の変異は認められなかった (Table 2)。

アカイカの北太平洋標本群と南大西洋標本群の 506

Table 1 Sampling locality, number of specimens, date, and research vessel

	Locality	<i>n</i>	Date	Research Vessel
<i>Ommastrephes bartramii</i>	North Pacific	50	May 2002	Wakatori-Mar
<i>Ommastrephes bartramii</i>	South Atlantic	50	Apr. 2001	Shinko-Mar No. 3
<i>Dosidicus gigas</i>	off Peru	10	Oct. 2000	Shinko-Mar No. 3
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	off Costa Rica	11	Oct. 1999	Shoyo-Mar
<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	Bonin Islands	3	Jan. 2000	Shunyo-Mar
<i>Illex argentinus</i>	South Atlantic	2	May 1999	
<i>Todarodes pacificus</i>	Japanese coastal	8		

bp の配列を比較した結果, 配列間に欠失はなく 12 のサイトで変異を認めた。変異は 346 番目のサイトではトランスバージョンがみられたが, それ以外はトランジションであった (Table 3)。アカイカの北太平洋標本群 (Ob1~Ob7) と南大西洋標本群 (Ob8~Ob13) では共通のハプロタイプをもたず, 162 番目のサイトでは, 北太平洋標本群ではすべての個体がチミンを持っていたのに対し, 南大西洋標本群のすべての個体がシトシンを, 264 番目のサイトでは, 北太平洋標本群ではすべての個体がシトシンを持っていたのに対し, 南大西洋標本群のすべての個体がチミンを, 473 番目のサイトでは, 北太平洋標本群ではすべての個体がアデニンを持っていたのに対し, 南大西洋標本群のすべての個体がグアニンを持つというように, 標本群によって異なる塩基が固定したサイトが存在した (Table 3)。

Table 2 Values for haplotype diversity (h) and nucleotide diversity (π) of six ommastrephid squids

	No. of haplotypes	Haplotype diversity (h)	Nucleotide diversity (π)
<i>Ommastrephes bartramii</i>			
North Pacific	7	0.327	0.00083
South Atlantic	6	0.555	0.00126
<i>Dosidicus gigas</i>	5	0.756	0.00210
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	3	0.345	0.00179
<i>Eucleoteuthis luminosa</i>	1	—	—
<i>Illex argentinus</i>	1	—	—
<i>Todarodes pacificus</i>	3	0.464	0.00099

ハプロタイプの頻度組成は 2 つの標本群で似通っており, 北太平洋標本群では Ob1 が, 南大西洋標本群では Ob8 の頻度が特に高かった。Ob7 を除くすべてのハプロタイプはそれぞれの主ハプロタイプから 1 塩基の置換であった。

各標本群のハプロタイプ多様度 (h) は北太平洋で 0.327, 南大西洋で 0.555, 塩基多様度 (π) はそれぞれ 0.00083, 0.00126 と低かった (Table 2)。北太平洋標本群と南大西洋標本群間の Exact test の結果は $p < 0.001$ で有意であり, F_{ST} 値も 0.851 で有意 ($p < 0.01$) であった。

種内変異がなかったアルゼンチンマツイカとスジイカを除くアカイカ科 4 種の種間の純塩基置換率は, 0.03646 (アメリカオオアカイカとトビイカ) ~ 0.07234 (アカイカ北太平洋標本群とスルメイカ) であった (Table 4)。一方, アカイカの両標本群間の純塩基

Table 4 Number of net nucleotide substitutions (Da) among four ommastrephid squids

Species	OB-NP	OB-SA	DG	SO	TP
OB-NP	0.00358				
OB-SA	0.00597	0.00329			
DG	0.05047	0.05159	0.00355		
SO	0.05638	0.05782	0.03646	0.00657	
TP	0.07234	0.06982	0.05677	0.05869	0.00264

OB-NP, North Pacific samples of *Ommastrephes bartramii*; OB-SA, South Atlantic samples of *Ommastrephes bartramii*; DG, *Dosidicus gigas*; SO, *Sthenoteuthis oualaniensis*; TP, *Todarodes pacificus*. Gray cells denote Da within species.

Table 3 Distribution of composite mtDNA haplotypes in *Ommastrephes bartramii*

Haplotype	Variable site (position from 5' end)												Sample	
	1 6 2	2 0 6	2 1 6	2 5 8	2 6 4	3 4 6	3 6 6	3 7 9	3 8 5	4 1 0	4 7 3	4 8 6	NP ($n=50$)	SA ($n=50$)
Ob 1	T	C	C	T	C	G	A	G	T	T	A	T	41	—
Ob 2	•	•	•	•	•	•	•	•	•	C	•	•	1	—
Ob 3	•	•	•	•	•	•	•	A	•	•	•	•	1	—
Ob 4	•	•	•	•	•	T	•	•	•	•	•	•	1	—
Ob 5	•	•	•	•	•	A	•	•	•	•	•	•	1	—
Ob 6	•	T	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	3	—
Ob 7	•	T	•	•	•	•	G	•	•	•	•	•	2	—
Ob 8	C	•	•	•	T	•	•	•	•	•	G	•	—	32
Ob 9	C	•	•	•	T	•	•	•	•	•	G	C	—	1
Ob 10	C	•	•	•	T	•	•	•	C	•	G	•	—	1
Ob 11	C	•	•	C	T	•	•	•	•	•	G	•	—	1
Ob 12	C	•	T	•	T	•	•	•	•	•	G	•	—	8
Ob 13	C	T	•	•	T	•	•	•	•	•	G	•	—	7

NP: North Pacific samples, SA: South Atlantic samples

Fig. 1 Neighbor-joining tree based on genetic distance values (Kimura's 2-parameter model) calculated from mtDNA 16S rRNA sequences. Numbers indicate percentage bootstrap values from 1,000 replications. Ob1-13, haplotypes of *Ommastrephes bartramii*; Dg1-3, haplotypes of *Dosidicus gigas*; So1-3, haplotypes of *Sthenoteuthis oualaniensis*; El, *Eucleoteuthis luminosa*; Ia, *Illex argentinus*; Tp1-3, haplotypes of *Todarodes pacificus*.

置換率は 0.00597 であり、種内の純塩基置換率 0.00264 ~ 0.00657 とほぼ同等の値であった (Table 4)。

アカイカ科 6 種の近隣結合樹を作成したところ、各組ごとにブートストラップ値 99% 以上で単系統群を形成し、アカイカの北太平洋標本群と南大西洋標本群は異なるクレードを形成した (Fig. 1)。イレックス亜科のアルゼンチンマツイカとスルメイカ亜科のスルメイカがクレードを形成した。

考 察

アカイカの mtDNA 16S rRNA 領域の塩基配列を解析したところ、北太平洋標本群と南大西洋標本群の間には共通したハプロタイプがなく、3 つのサイトで異なる塩基が固定していた。今回使用した 16S rRNA 領域の部位は、進化速度が遅いとされており^{15,22)} その領域において同種の集団間で置換サイトが見られたことから、北太平洋と南大西洋のアカイカ間には集団間以上の遺伝的分化が達成されていると考えられる。アカイカと同様、広域分布種であるアオザメにおいては異なる海域間でも共通のハプロタイプを持つことが報告されてお

り、²³⁾ 標本群間で置換サイトが認められたアカイカでは遺伝的分化がより大きいことが示唆される。また Exact test の結果も、 F_{ST} 値の有意差検定の結果も高度に有意であったことから、両標本群間に遺伝的交流がないことは明らかである。

アカイカと近縁種であるトビイカの共通祖先は鮮新世に出現し、今から 150 万 ~ 200 万年前に赤道域へトビイカが、亜熱帯域にアカイカが分化したとされている。⁶⁾ アカイカの北太平洋と南半球の集団は、唯一カリフォルニア海流とペルー海流のある東部太平洋でつながっていたとされる。⁶⁾ 北太平洋のアカイカは、表面水温 21 ~ 25 °C の亜熱帯海域で産卵し、その後亜寒帯境界 ~ 移行領域へ索餌回遊をする。^{24,25)} 南半球においても産卵海域の表面水温は 20.6 ~ 26.9 °C (オーストラリア東部)、18.9 ~ 25.8 °C (オーストラリア西部) とされており、²⁵⁾ これよりも高温海域にアカイカの稚仔は分布しない。また熱帯域に分布するトビイカでも、東部太平洋では南北で集団が異なり、これは赤道反流の影響を強く受けているためとされている。¹⁵⁾ これらのことから現在、北半球と南半球の集団間に交流がある可能性は低いと考えられ、

本研究の結果もこれを支持するものである。

アカイカ科 6 種の塩基配列分析の結果, アルゼンチンマツイカ (イレックス亜科) では 510 bp, スルメイカ (スルメイカ亜科) では 508 bp, アメリカオオアカイカ, トビイカ, スジイカ (アカイカ亜科) は 507 bp, アカイカ (アカイカ亜科) では 506 bp と塩基数に違いがあった。これは, 従来のアカイカ科の分類である 3 つの亜科に対応しており, 進化の過程をイレックス亜科→スルメイカ亜科→アカイカ亜科とする Nigmatullin の説²⁶⁾を支持する結果と言え, 近隣結合樹でもイレックス亜科とスルメイカ亜科はアカイカ亜科とは異なるクレードを形成した。

アカイカの両標本群間に遺伝的分化が認められることは明らかであり, アカイカ科 6 種の近隣結合樹においても北太平洋標本群と南大西洋標本群は異なるクレードを形成している。しかし, 両標本群間の純塩基置換率は 0.00597 で, 本研究で解析した他のアカイカ科の種間の値と比較すると, 最も小さいアメリカオオアカイカとトビイカ間の 0.03646 よりも低い値であり, 一方, 種内の純塩基置換率とは同等の値であったことから, 北太平洋標本群と南大西洋標本群には遺伝的分化は認められるものの, 別種とするまでの値ではないと考えられる。Nesis²⁷⁾は北太平洋, 北大西洋, および南半球の 3 つの集団をそれぞれ亜種と考えており, 亜種間で最大外套長は異なるが, 現時点で形態的な差異は確認されていない。本研究は Nesis²⁸⁾を支持する結果となった。

謝 辞

本研究は水産庁国際資源調査等水産対策事業の一環として行った。標本の採集にご尽力いただいた若島丸, 第三新興丸, 照洋丸, 俊鷹丸の船長及び乗組員の方に御礼を申し上げます。アメリカオオアカイカの採集にご協力いただいた元海洋水産資源開発センターの堀田俊孝氏, スルメイカの標本を提供いただいた東海大学海洋学部の大泉宏准教授, ならびに遺伝解析手法についてご指導いただいた中央水産研究所の柳本卓主任研究員に厚く御礼申し上げます。

文 献

- 1) 一井太郎. 北太平洋海域. 「イカーその生物から消費まで」(奈須敬二, 奥谷喬司, 小倉通男編) 成山堂書店, 東京. 2002; 195-209.
- 2) 酒井光夫. アカイカ 北太平洋. 平成 22 年度国際漁業資源の現況. 水産庁, 独立行政法人水産総合研究センター, 旭川. 2011; 186-187.
- 3) 奥谷喬司. 「世界イカ類図鑑」. 全国いか加工業協同組合, 東京. 2005.
- 4) Dunning M. A review of the systematics, distribution, and biology of the Arrow squid genera *Ommastrephes* Orbigny, 1835, *Sthenoteuthis* Verrill, 1880, and *Orbigny* Okada, 1927 (Cephalopoda: Ommastrephidae). In Voss NA, Vecchione M, Toll RB, Sweeney MJ (eds.) *Smithson. Contrib. Zool.* 1998; **586**: 425-433.
- 5) Wormuth JH. The biogeography and numerical taxonomy of the oegopsid squid family Ommastrephidae in the Pacific Ocean. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 1976; **23**: 1-90.
- 6) Zuev GV, Nesis KN, Nigmatullin ChM 1975. Systematics and evolution of the squid genera *Ommastrephes* and *Symplectoteuthis* (Cephalopoda, Ommastrephidae). *Zool. Zhurn.* 1975; **54**: 1468-1479 (in Russian with English summary).
- 7) Shevtsova SP, Brestkin AP, Nesis KN, Rosengart EV. Differences in the properties of the ocular ganglia cholinesterases in the squid *Ommastrephes bartramii* (Les.) as an indicator of the isolation of populations from different parts of the disjunct range. *Oceanology* 1979; **19** (3): 481-486 (in Russian with English summary).
- 8) 谷津明彦, 田中博之, 森 純太. 北太平洋におけるアカイカ *Ommastrephes bartramii* の資源構造. 「外洋性イカ類に関する国際シンポジウム講演集」(奥谷喬司編) 海洋水産資源開発センター, 東京. 1998; 29-46.
- 9) 長澤和也, 森 純太, 岡村 寛. 北太平洋のアカイカ系の生物学的指標としての寄生虫. 「外洋性イカ類に関する国際シンポジウム講演集」(奥谷喬司編) 海洋水産資源開発センター, 東京. 1998; 47-62.
- 10) Katugin ON. Patterns of genetic variability and population structure in the north Pacific squids *Ommastrephes bartramii*, *Todarodes pacificus*, and *Beryteuthis magister*. *Bull. Mar. Sci.* 2002; **71**: 383-420.
- 11) Chow S, Takeyama H. Nuclear and mitochondrial DNA analyses reveal four genetically separated breeding units of the swordfish. *J. Fish Biol.* 2000; **56**: 1087-1098.
- 12) Rosel PE, Block BA. Mitochondrial control region variability and global population structure in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Mar. Biol.* 1996; **125**: 11-22.
- 13) Adcock GJ, Shaw PW, Rodhouse PG, Carvalho GR. Microsatellite analysis of genetic diversity in the squid *Illex argentinus* during a period of intensive fishing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1999; **187**: 171-178.
- 14) 伊藤欣吾, 柳本 卓, 岩田容子, 宗原弘幸, 桜井泰憲. ミトコンドリア DNA の塩基配列分析によるヤリイカの遺伝的集団構造. 日水誌 2006; **72**: 905-910.
- 15) Staaf DJ, Ruiz-Cooley RI, Elliger C, Lebaric Z, Campos B, Markaida U, Gilly WF. Ommastrephid squids *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Dosidicus gigas* in the eastern Pacific show convergent biogeographic breaks but contrasting population structures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2010; **418**: 165-178.
- 16) Bonnaud L, Boucher-Rodoni R, Monnerot M. Phylogeny of decapod cephalopods based on partial 16S rDNA nucleotide sequences. *C. R. Acad. Sci. Paris. Life Sci.* 1994; **317**: 581-588.
- 17) Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 1997; **24**: 4876-4882.
- 18) Librado P, Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 2009; **25**: 1451-1452.
- 19) Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 2005; **1**: 47-50.

- 20) Raymond M, Rousset F. An exact test for population differentiation. *Evolution* 1995; **49**: 1280–1283.
- 21) Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.* 2007; **24**: 1596–1599.
- 22) Wakabayashi T, Suzuki N, Ichii T, Sakai M, Chow S. Identification of ommastrephid squid paralarvae collected in northern Hawaiian waters and phylogenetic implications for the family Ommastrephidae using mtDNA analysis. *Fish. Sci.* 2006; **72**: 494–502.
- 23) Heist EJ, Musick JA, Graves JE. Genetic population structure of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DNA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996; **53**: 583–588.
- 24) 斎藤和範. 小笠原諸島東方海域におけるアカイカ *Ommastrephes bartramii* とスジイカ *Eucleoteuthis luminosa* の稚仔の分布について. 北水研報告. 1994; **58**: 15–23.
- 25) 村田 守, 中村好和. 北太平洋におけるアカイカの季節的回遊および日周鉛直移動. 「外洋性イカ類に関する国際シンポジウム講演集」(奥谷喬司編) 海洋水産資源開発センター, 東京. 1998; 11–28.
- 26) Nigmatullin, CM. Taxonomy and evolutionary, population and ecosystem aspects of ommastrephid squid biology: an overview. In: *Abstract of III International Symposium on Pacific Squids and II International Workshop of Squids*, 2005.
- 27) Nesis KN. *Cephalopods of the world: Squids, Cuttlefishes, Octopuses and Allies*. Tropical Fish Hobbyist Publications, New Jersey. 1987.