

보령 연안 참갑오징어(*Sepia esculenta*)의 성숙과 산란

이슬희 · 이수정 · 권대현 · 최동혁*

서해수산연구소 기후환경자원과

Reproductive and Maturation Patterns of Golden Cuttlefish *Sepia esculenta* in the Coastal Waters of Boryeong, Korea

Seulhee Lee, Soo Jeong Lee, Daehyeon Kwon and Dong Hyuk Choi*

Environment and Fisheries Resources Research Division, West Sea Fisheries Research Institute, Incheon 22383, Republic of Korea

The golden cuttlefish *Sepia esculenta* is a commercially valuable cephalopod species inhabiting West Sea of Korea. Despite its high economic value, ecological studies on this species are insufficient. This study provide essential reproductive data to support resource assessment and sustainable management of *S. esculenta*. A total of 2,933 individuals were collected from the stow net fishery in Boryeong between April 2021 and July 2025. Monthly changes in gonadosomatic index (GSI) and maturation stages were analyzed to estimate the spawning period. The GSI peaked in June and declined to its lowest value in July, suggesting that the spawning period occurs from May to July. According to the logistic model, 50%, 75%, and 97.5% sexual maturity were reached at 277.5, 317.1, and 408.9 g (mantle length=13.6, 14.3, and 16.1 cm) for females, and at 228.9, 259.9, and 332 g (mantle length=13.1, 13.7, and 15.2 cm) for males. These results provide baseline data on the reproductive ecology of *S. esculenta* and contribute to the development of size-based management and protection strategies for spawning season in the West Sea of Korea.

Keywords: Golden cuttlefish, *Sepia esculenta*, Spawning, Maturation, West Sea of Korea

서 론

참갑오징어(*Sepia esculenta*)는 두족강(Cephalopoda) 갑오징어목(Sepiida), 갑오징어과(Sepiidae)에 속하며, 우리나라 연안을 비롯해 중국 연안 및 일본 홋카이도 남부 해역에 분포하는 연안성 두족류이다(Jereb and Roper, 2005). 주로 수심 10~100 m의 모래질 또는 펄질 저서환경에 서식하며, 수온이 상승하는 봄철에는 산란을 위해 육지에 인접한 연안으로 이동한다(Jereb and Roper, 2005). 두족류는 일반적으로 빠른 성장속도, 짧은 생활사, 높은 먹이전환효율을 가지며, 이러한 생리적 특성으로 인해 전 세계적으로 양식산업의 잠재력이 높은 수산자원으로 평가되고 있다(Vidal and Boletzky, 2014). 우리나라에서도 참갑오징어의 종묘생산 및 양식기술이 개발되어(Yoo et al., 2023), 현재 인천·경기·전북·전남 지역에서는 종묘생산 및 방류가 이루어지고 있다. 통계청(KOSIS, 2025)에 따르면 서해에서

어획되는 갑오징어류의 어획량은 2000년대 초부터 꾸준히 증가하여 최근에는 연간 약 3,600톤 이상이 어획되고 있으며, 이는 전국 갑오징어류 총 어획량의 약 50%를 차지한다. 그러나 최근 낚시어업의 남획(overfishing), 연안 개발 및 해양오염, 기후변화로 인한 수온 상승 등으로 인해 산란장과 성육장이 위협받고 있다(Kang, 2018; Hong et al., 2019). 이에 따라 참갑오징어 자원의 지속 가능한 이용과 관리의 필요성이 대두되고 있다.

참갑오징어를 비롯한 대부분의 단년생 두족류는 산란을 위해 봄철 연안으로 이동하고, 겨울철에는 외해 깊은 수심으로 이동하여 월동하는 산란회유(spawning migration)를 보인다(Natukari and Tashiro, 1991). 이러한 생활사는 자원구조가 산란기 동안의 환경조건에 크게 영향을 받는다는 것을 의미한다. 현재와 같이 높은 어획 압력이 지속되는 상황에서 참갑오징어 자원의 안정적 이용을 위해서는 연안 및 내만에 위치한 산란장과 성육장의 보호가 필수적이다. 특히 참갑오징어는 부착성 기질에

*Corresponding author: Tel: +82. 32. 745. 0610 Fax: +82. 32. 745. 0569

E-mail address: donghyuk_87@naver.com

 This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2025.0715>

Korean J Fish Aquat Sci 58(6), 715-723, December 2025

Received 10 November 2025; Revised 2 December 2025; Accepted 11 December 2025

저자 직위: 이슬희(석사 후 인턴연구원), 이수정(연구사), 권대현(연구관), 최동혁(박사 후 인턴연구원)



Fig. 1. Map showing the sampling area of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong.

산란하는 특성을 가지므로, 보령 연안의 섬과 섬 사이에 분포하는 잘피밭은 주요 산란지로 기능하며, 이에 대한 보호 가치가 크다(Lee et al., 2018). 추가적으로 자원 보전을 위한 제도적 관리 방안은 포획 금지 체장 및 금어기 설정 등이 요구된다. 일본과 중국에서는 이미 갑오징어류의 산란장 분포, 성육장 특성, 회유 경로 등에 대한 생태학적 연구가 활발히 수행되어 왔으나(Choe, 1962; Zhang et al., 2019; Xu et al., 2024; Xue et al., 2024), 우리나라에서는 참갑오징어의 생태 및 자원생물학적 연구가 아직 부족한 실정이다. 지금까지 국내 연구는 부착기질에 따른 산란연구(Choi et al., 2024), 양식 연구(Yoo et al., 2023)등에 국한되어 있으며, 성숙 및 산란생태에 대한 체계적인 조사는 거의 이루어지지 않았다. 따라서 본 연구는 충남 보령 연안에서 어획된 참갑오징어를 대상으로 생식소 숙도지수(gonadosomatic index, GSI) 및 생식소 발달단계의 월 변화를 분석하고, 성숙외투장 및 산란시기를 추정함으로써 향후 포획 금지기간 및 체장기준 설정 등 자원관리 정책 수립에 기초자료를 제공하고자 한다.

재료 및 방법

2021년 4월부터 2025년 7월까지 충남 보령 연안에서 연안 개량안강망으로 어획된 참갑오징어를 대상으로 분석하였다 (Fig. 1). 참갑오징어 시료는 외투장(mantle length) 0.1 cm, 체 중(body weight) 0.01 g, 그리고 생식소 중량(gonad weight)을

0.01 g 단위까지 미세저울(BCE4202i-IS; Sartorius AG, Göttingen, Germany)로 측정하였다. 참갑오징어의 암·수 성비 차이는 Chi-squared test를 통해 유의성 검증을 통계프로그램 R (R Core Team, 2024)를 이용하였고, 산란기를 추정하기 위해 월별 GSI 변동과 생식소 발달단계를 분석하였다. GSI의 월 변화는 다음의 식으로 구하였다.

$$GSI = \frac{GW}{BW} \times 100$$

여기서, GW (gonad weight)는 생식소 중량(g, wet weight)^o이고, BW (body weight)는 체중(g, wet weight)이다.

참갑오징어의 생식소 발달단계는 Gabr et al. (1998)를 참고하여 생식소의 크기 및 모양, 색 등을 기준으로 하였고, 미숙(immature), 중숙(maturing), 성숙(mature), 완숙(ripe), 방중(spawning) 5단계로 구분하였다. 포란수는 완숙단계 개체의 난소 내 후기 난황형성 난모세포(late vitellogenic oocyte)와 완숙난모세포(ripe oocyte; Vlasova et al., 2023)를 계수하여 습중량법(Hunter et al., 1985)으로 구하였다.

$$F = \frac{A-B}{C} \times e$$

여기서, A는 난소의 중량, B는 난소 껍질의 중량, C는 난소 일부의 중량, e는 C에서 계수된 난의 수이다.

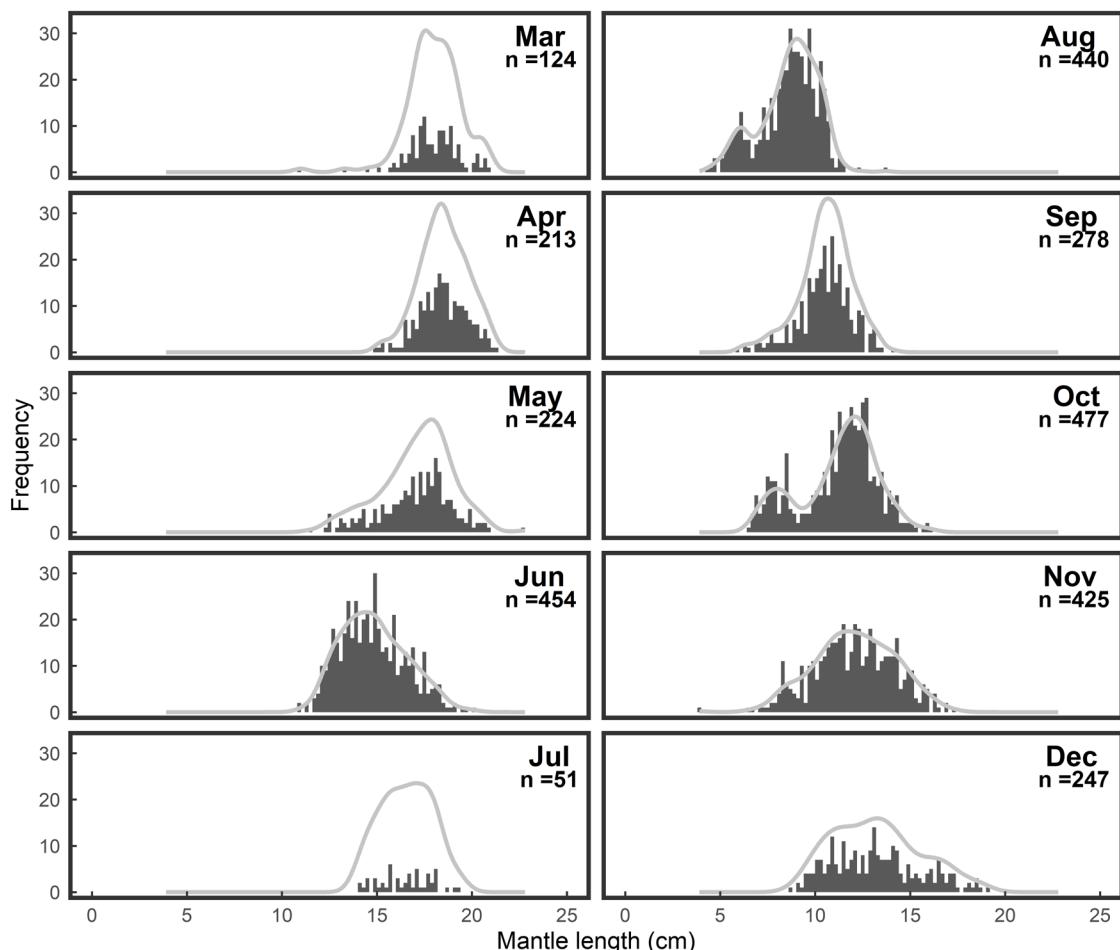


Fig. 2. Mantle length frequency distribution of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong. Gray line is density of frequency of *S. esculenta*.

성숙외투장 및 체중은 모든 개체에서 중숙단계 이상의 개체들을 산란이 가능한 것으로 보고 성숙개체의 비율을 logistic 식이 적용된 sizeMat package (Torrejon-Magallanes, 2020)를 이용하여 분석하였으며, ggplot2 (Wickham, 2025)로 시각화하였다. 대상 어종의 효율적인 자원관리와 적합한 자원관리 방안을 모색하기 위해 50% 성숙외투장 및 체중뿐만 아니라 75%, 97.5% 성숙외투장 및 체중도 추정하였다.

결 과

암·수 성비

조사기간동안 총 2,933개체의 참갑오징어 중에서 암컷은 1,412개체, 수컷은 1,521개체로 암컷, 수컷의 비율이 1:1.08로 수컷의 비율이 암컷보다 높게 나타났다. 암·수 성비 차이를 Chi-squared test로 검증한 결과 유의한 차이를 보였다($\chi^2=4.05$, $P<0.05$).

월별 외투장 분포

월별 외투장 분포를 분석한 결과, 참갑오징어의 외투장 조성은 시기별로 뚜렷한 변화를 보였다(Fig. 2). 3월부터 7월까지는 평균 외투장이 14 cm 이상으로 비교적 큰 개체가 주로 어획되었다. 8월에는 평균 외투장이 10.5 cm로 가장 작게 나타났으며, 이후 월별로 점차 증가하는 경향을 보였다. 8월과 10월에는 외투장 분포가 두 개의 뚜렷한 모드를 보였고, 11월과 12월에는 어획된 개체의 외투장 범위가 넓게 분포하였다.

외투장에 대한 체중의 증가 경향을 보기 위해 외투장과 체중간의 관계식을 Fig. 3에 나타냈다. 암컷의 관계식은 $BW=0.0003ML^{2.7653}$ ($R^2=0.9623$)으로 나타났고, 수컷의 외투장과 체중간의 관계식은 $BW=0.0005ML^{2.6588}$ ($R^2=0.9715$)으로 나타났다.

생식소 숙도지수(GSI)의 월변화

암컷의 GSI는 매년 3월부터 증가하여 4~6월 사이에

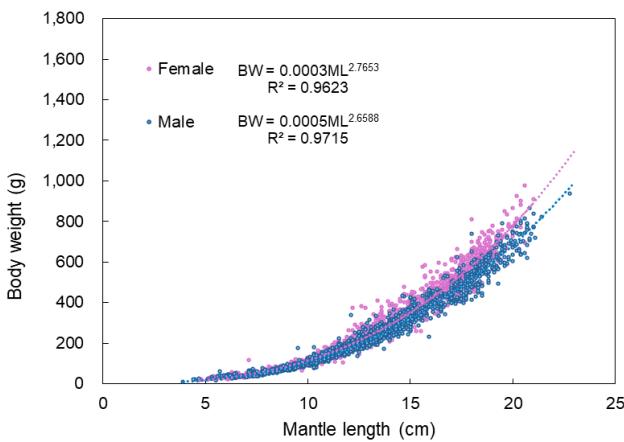


Fig. 3. Relationship between mantle length and body weight of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in coastal waters of Boryeong.

평균 3.57–6.71 범위로 높은 값을 나타냈고 이후 7월부터 급격히 감소하였다(Fig. 4). 8월부터 12월까지는 평균 0.03–0.68 범위로 낮은 값을 유지하였고, 이러한 월별 변동 양상은 2021년

부터 2025년까지 매년 유사하게 나타났다. 수컷의 GSI는 3월부터 증가하여 4–6월에 평균 1.12–1.87 범위로 높은 값을 보였으며, 7월 이후 급격히 감소하였다. 8월부터 12월까지는 평균 0.03–0.89 범위로 낮은 값을 나타내며 암컷과 유사한 월별 변동 경향을 보였다. 그러나 8월 이후 수컷은 암컷보다 먼저 GSI가 점진적으로 증가하는 경향이 확인되었다.

월별 생식소 발달단계

참갑오징어 암컷의 생식소 발달단계의 월별 변화를 보면(Fig. 5A), 8–9월에는 미숙단계(immature) 개체만 확인되었다. 10월부터는 중숙단계(maturing)가 일부 출현하였으며, 이후 점차 증가하여 12월에는 50%까지 나타났다. 3월에는 대부분의 개체가 성숙단계(mature)에 도달하였고, 4월에는 모든 개체가 완숙단계(ripe)로 확인되었다. 5월에는 완숙단계와 방중(spawning) 단계가 함께 확인되었으며, 6–7월에는 대부분이 방중단계 개체로 확인되었다. 수컷은 8–9월에는 미숙단계 개체만이 확인되었으며, 10–11월에 중숙단계가 일부 출현하였다(Fig. 5B). 12월에는 중숙단계 개체의 비율이 증가하였고, 성숙단계 개체가 일부 확인되었다. 3월에는 대부분이 성숙단계 개체로 확인되었

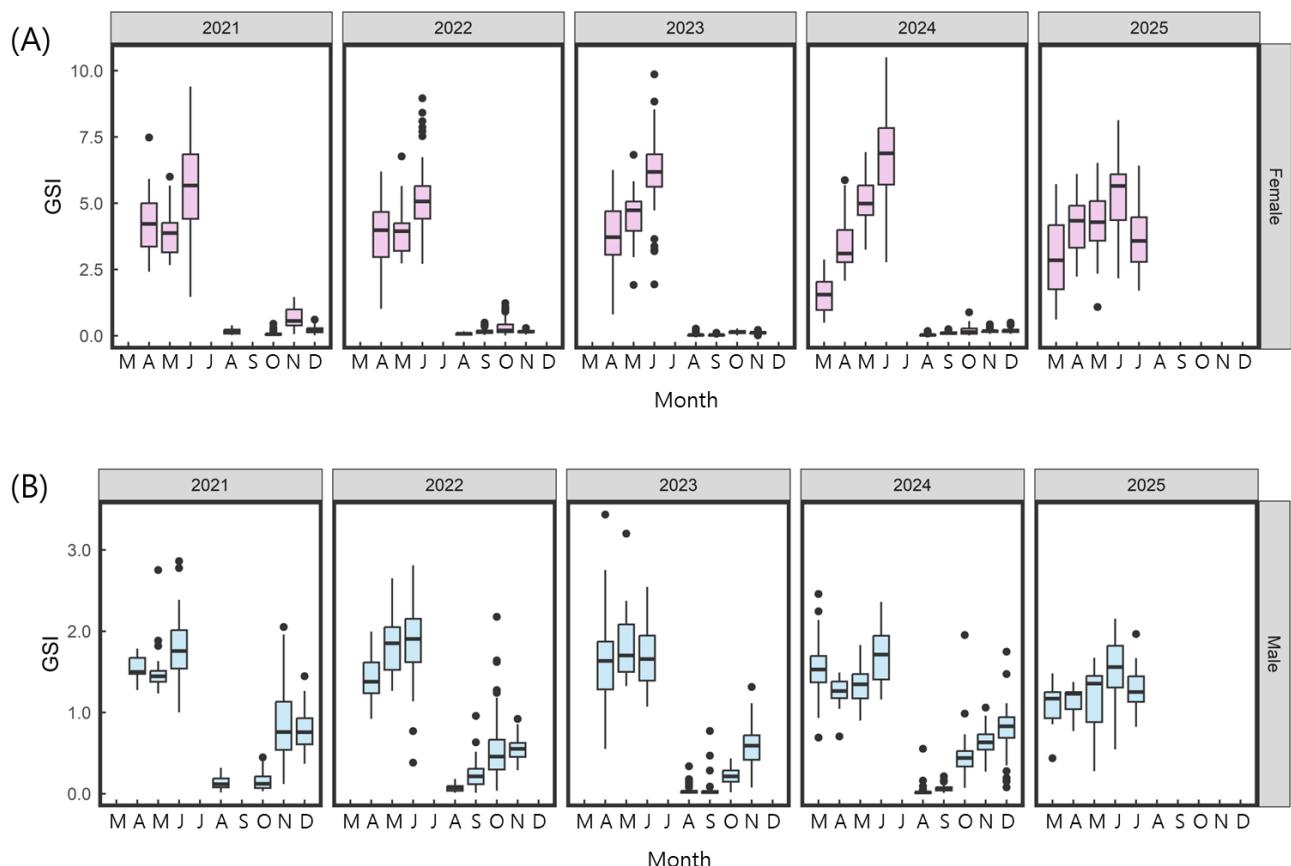


Fig. 4. Monthly variation in gonadosomatic index (GSI) of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong from 2021 to 2025. A, Female; B, Male.

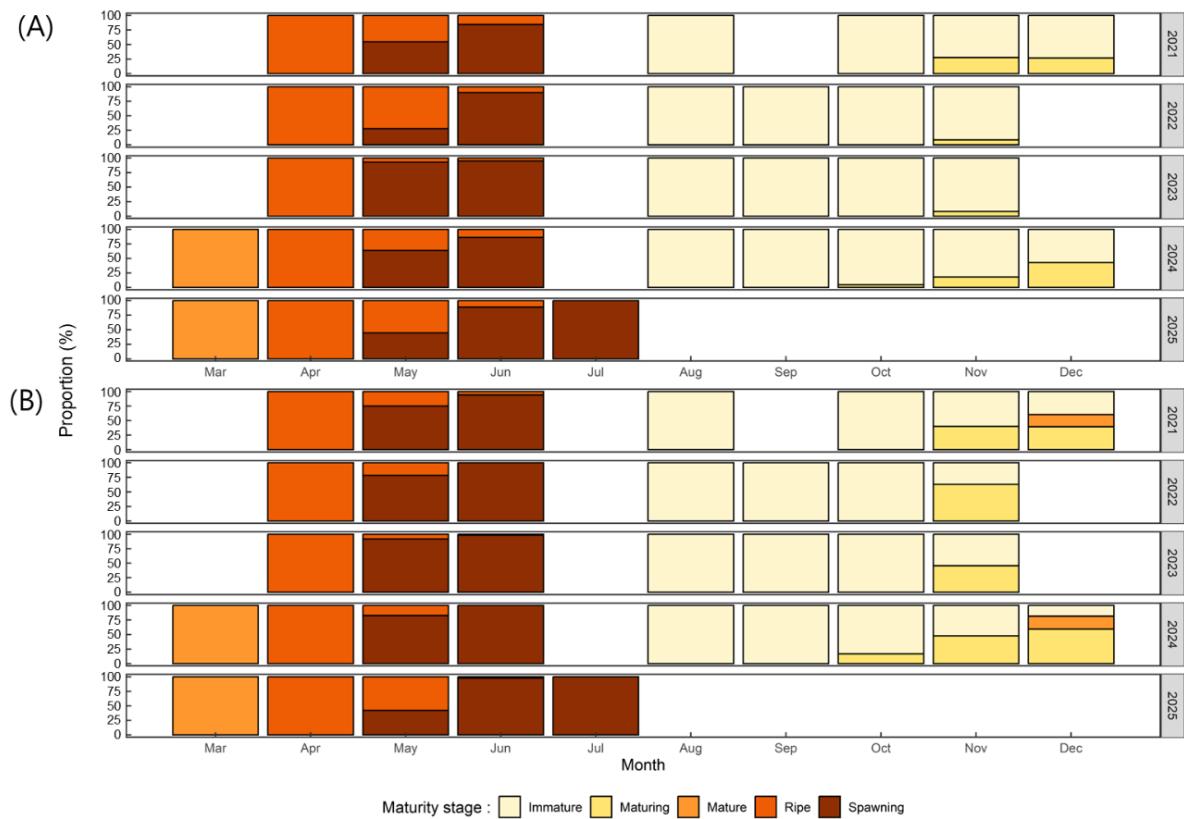


Fig. 5. Monthly changes in maturity stages of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong from 2021 to 2025. A, Female; B, Male.

으며, 4월에는 모든 개체가 완숙단계로 확인되었다. 5월에는 완숙과 방중단계 개체가 확인되었고, 6월부터는 방중단계 개체가 대부분을 차지하였다. 7월에는 방중단계 개체만이 확인되었으며, 전반적으로 암컷과 유사한 생식소 발달단계 변화를 보였다.

생식소 발달단계와 GSI를 분석한 결과 참갑오징어의 산란기는 5~7월로 추정되었다.

포란수

참갑오징어 암컷 31마리의 포란수를 분석한 결과, 외투장이 17 cm 이하인 개체의 절대포란수는 133~651개의 범위를 보이며 평균 414.5개로 나타났고 20 cm 이상의 개체는 921~1,034 개의 범위를 보이며 평균 977.7개로 확인되었다(Table 1). 상대포란수는 외투장 17 cm 이하의 개체는 평균 26.0개, 20 cm 이상인 개체는 평균 48.4개로 나타났다. 외투장과 포란수 간의 관계식은 $F=0.0113ML^{3.6803}$ ($R^2=0.4023$)이며, 외투장이 커질수록 포란수가 증가하는 경향을 보였다(Fig. 6). 체중에 대한 절대포란수는 최소 134개에서 최대 1,034개로 계수되었고 상대포란수는 최소 9개에서 최대 51개로 계수되었다(Table 2). 체중과 포란수 간의 관계식은 $F=0.0009BW^{2.0378}$ ($R^2=0.5829$)로 체중 또한 커질수록 포란수가 증가하는 경향을 보였다(Fig. 7).

성숙외투장 및 성숙체중

참갑오징어 총 2,933개체의 성숙외투장 및 체중을 확인한 결과, 암컷은 외투장 10 cm 이하에서는 모두 미숙개체였고, 17 cm 이상인 개체가 모두 산란에 참여하는 것으로 나타났다. 암컷의 50% 성숙외투장은 13.6 cm, 75%는 14.3 cm, 97.5%는

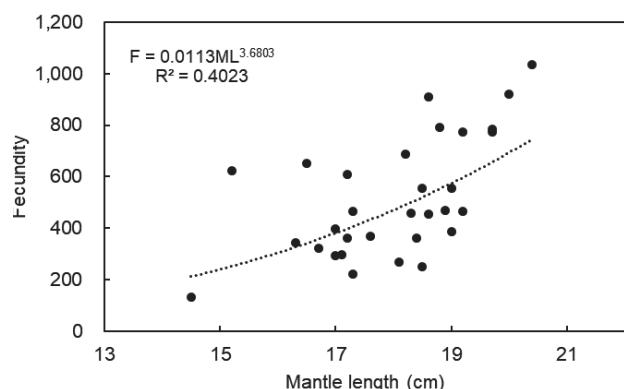


Fig. 6. Relationship between mantle length and fecundity of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong.

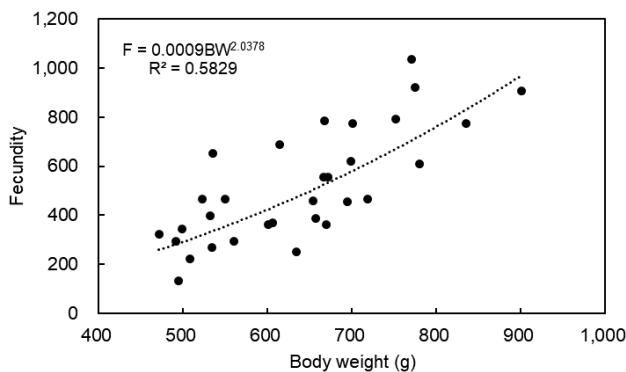


Fig. 7. Relationship between body weight and fecundity of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong.

16.1 cm로 추정되었다(Fig. 8A). 수컷도 외투장 10 cm 이하에서는 모두 미숙개체였고 16 cm 이상인 개체가 모두 산란에 참여하는 것으로 나타났으며, 성숙 외투장 50%는 13.1 cm, 75%는 13.7 cm, 97.5%는 15.2 cm로 추정되었다(Fig. 8B). 성숙 체중은 암컷의 경우 50%는 277.5 g, 75%는 317.1 g, 97.5%는 408.9 g으로 추정되었고(Fig. 9A) 수컷의 경우 50%, 75%, 97.5%는 각각 228.9 g, 259.9 g, 332 g으로 나타났다(Fig. 9B).

고 찰

충남 보령 연안의 연안개량안강망 어업에서 참갑오징어는 3

월부터 어획이 시작되며, 7월 연안개량안강망 금어기를 제외하면 12월까지 매년 갑오징어가 출현한다. 이는 참갑오징어가 연안에서 산란한 후 수심이 깊은 외해로 이동하여 월동하는 산란 회유를 보이기 때문에 월동장으로 이동한 1월과 2월에는 어획 되지 않은 것으로 판단된다(Boyle and Rodhouse, 2005; Ikeda et al., 2009; Zhang et al., 2019). 중국 연안에서도 수온 하강에 따라 참갑오징어의 분포는 연안에서 멀어지고 겨울에는 출현 량이 크게 감소하는 경향이 보고되었는데(Xu et al., 2024), 이는 동일하게 월동장으로 이동하는 본 연구와 동일한 생태적 특성을 보인다. 본 연구에서 연안개량안강망 금어기 종료 후 8월에 확인된 개체의 평균 외투장은 약 10 cm 전후로, 참갑오징어 성장에 따르면 약 3개월 전에 부화된 개체로 추정된다(Yoo et al., 2023). 또한 8월 이후 외투장 히스토그램에서 모드가 두 개로 나타난 것은 산란이 종료된 직후 빠르게 성장하는 시기에 새로운 개체군이 자원에 가입(recruitment)되는 것으로 생각된다. 이러한 현상은 수명이 짧고, 세대교체가 빠른 단년생인 두족류에게 관찰되는 성장 패턴으로, 부화된 개체가 기존 개체군 내로 가입되는 과정으로 보인다(Boyle and Rodhouse, 2005).

참갑오징어의 GSI와 생식소 발달단계의 월변화 결과, 산란활동은 봄에서 초여름 사이에 집중되었으며, 주 산란기는 5월에서 7월로 추정된다. 양쯔강 하구 연안(Xu et al., 2024)과 칭다오 연안(Zhang et al., 2019)에서도 유사한 산란시기가 보고되었으며, 충남 연안에서 수행된 산란 분포 실험에서도 산란은 3월에 시작되어 7월 초순에 종료되는 것을 확인하였다(Choi et al., 2024). 그러나 다른 양쯔강 하구 연안 연구에서는 산란기를

Table 1. Absolute and relative fecundity according to mantle length of golden cuttlefish *Sepia esculenta* collected in the coastal waters of Boryeong

Mantle length (cm)	Absolute fecundity (eggs)		Relative fecundity (eggs/cm)		Number of individuals
	Range	Mean	Range	Mean	
>17	133–651	414.5	9–41	26.0	5
17–18	223–611	377.3	13–36	21.9	8
18–19	268–908	520.2	14–49	28.1	10
19–20	388–784	624.2	20–40	32.3	6
20<	921–1,034	977.7	46–51	48.4	2

Table 2. Absolute and relative fecundity according to body weight of golden cuttlefish *Sepia esculenta* collected in the coastal waters of Boryeong

Body weight (g)	Absolute fecundity (eggs)		Relative fecundity (eggs/cm)		Number of individuals
	Range	Mean	Range	Mean	
400–500	134–344	274.0	9–21	16.7	4
500–600	223–651	395.2	13–39	22.8	7
600–700	251–784	487.4	14–41	26.9	12
700–800	467–1,034	776.6	24–51	39.8	6
800<	775–908	841.5	39–49	44.1	2

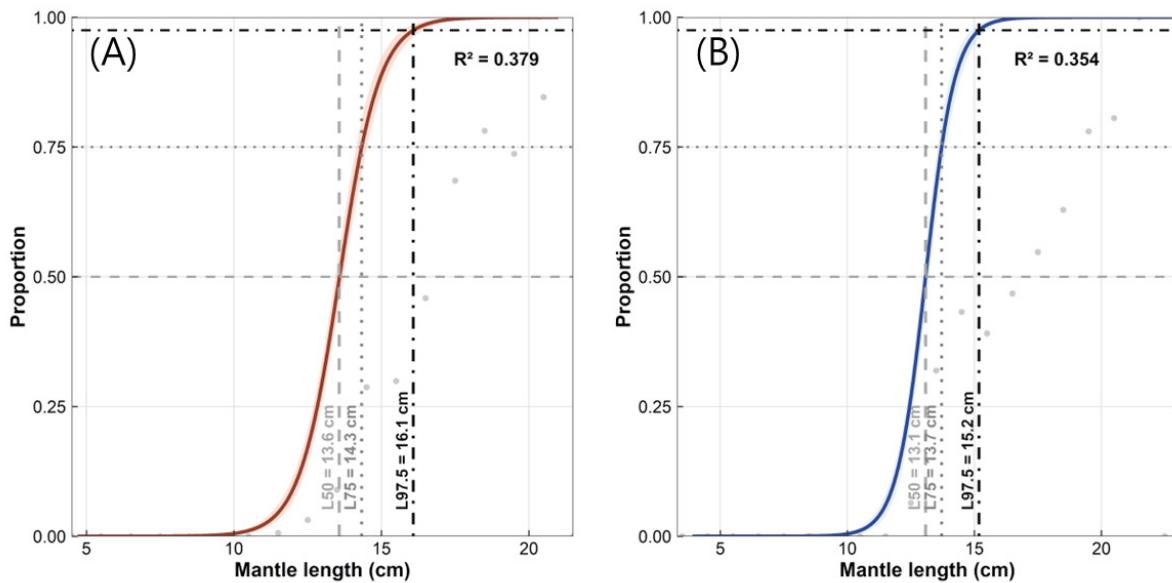


Fig. 8. Relationship between mantle length and group maturity of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong. A, Female; B, Male.

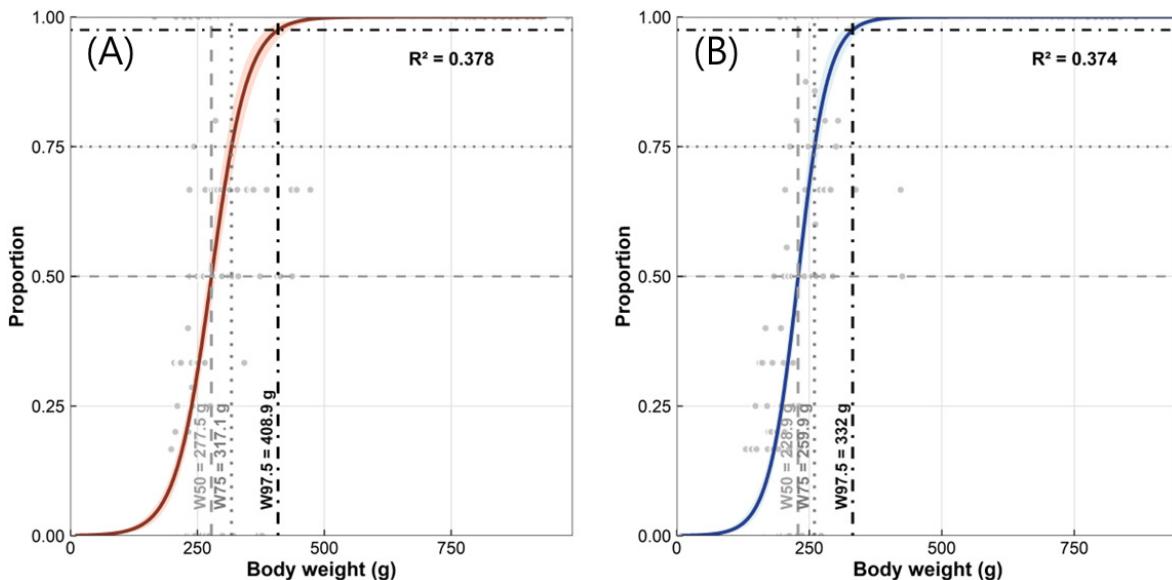


Fig. 9. Relationship between body weight and group maturity of golden cuttlefish *Sepia esculenta* in the coastal waters of Boryeong. A, Female; B, Male.

1~3월로 보고하였다(Xue et al., 2024). 이처럼 참갑오징어는 지역 간수온, 해양환경의 차이에 따라 산란 개체의 출현 시점에는 일부 차이가 있으나, 전반적으로 봄철에 산란활동이 집중되는 경향을 보였다. *Sepia*속의 다른 종과 산란기를 비교해 보면, 포르투갈 연안의 *S. officinalis*는 2~6월, 수에즈 운하 해역의 *S.*

*pharaonis*와 *S. dollfusi*는 각각 3~6월과 1~4월로 산란기를 보고하였다(Gabr et al., 1998; Neves et al., 2009). 따라서 *Sepia* 속 대부분의 종은 봄철에 산란기를 가지며, 산란 후 겨울철이 되면 월동장으로 이동하는 유사한 생태적 패턴을 보이는 것으로 판단된다(Gabr et al., 1998; Neves et al., 2009).

참갑오징어의 포란수 분석 결과, 외투장과 체중이 증가할수록 포란수가 증가하는 일반적인 경향을 보였다(Rocha and Guerra, 1996; Silva et al., 2002; Zhang et al., 2019; Ganias and Kompojiani, 2021). 그러나 Zhang et al. (2019)은 산란기가 진행될수록 외투장 및 체중과 포란수가 감소한다고 보고하였는데, 이는 5월부터 산란활동이 시작되어 6월과 7월에는 큰 개체들이 이미 산란을 마쳤거나 산란 중에 있기 때문에 이 시기에는 상대적으로 작은 개체들이 산란하기 전 완숙단계에 해당하는 것으로 추정된다. 또한 본 연구에서 신출된 포란수는 선행연구보다 전반적으로 낮았는데(Zhang et al., 2019; Vlasova et al., 2023), 이는 본 연구가 실제 산란이 가능한 후기 난황형성 난모세포(late vitellogenic oocyte)와 완숙 난모세포(ripe oocyte)만을 대상으로 계수한 반면, 선행연구에서는 미성숙 난모세포를 포함한 모든 난모세포를 계수하였기 때문에 차이가 나타난 것으로 판단된다. 참갑오징어는 3~4일간 산란 후 1~2일간 휴식을 반복하는 산란패턴을 보이므로(Natsukari and Tashiro, 1991), 미성숙 난모세포 또한 다음 산란에 참여할 가능성이 있다. 따라서 향후 포란수 연구에서는 미성숙 난모세포를 포함한 전체 난모세포를 대상으로 계수하여 포란수에 포함시켜 확인할 필요가 있다.

선행연구에 따르면 일본 구마모토 연안에서 채집된 참갑오징어의 성숙 개체는 수컷의 경우 외투장 98~196 mm, 암컷은 92~192 mm 범위에서 출현하였으며(Watanuki et al., 1993), Natsukari and Tashiro (1991)은 암컷이 106 mm, 수컷이 95~115 mm 부근에서 성숙 개체가 관찰되었다고 보고하였다. 본 연구에서 추정된 50% 성숙외투장은 수컷 13.1 cm, 암컷 13.6 cm로, 이는 선행연구에서 보고된 성숙 개체의 범위 내에 해당하였으나, 다소 높은 경향을 보였다. 이러한 차이는 지역적 환경요인에 따른 차이가 있을 것으로 판단된다. 한편 중국 양쯔강 하구 연안에서 수행된 연구에서는 50% 성숙외투장이 암컷 12.4 cm, 수컷 12.9 cm로 보고되어, 본 연구의 결과(암컷 13.6 cm, 수컷 13.1 cm)와 큰 차이는 보이지 않았다. 다만, 선행연구의 조사 해역은 양쯔강의 영향으로 본 연구해역과는 다른 해양환경 특성을 가진 것으로 추정된다. 일반적으로 성숙체장은 해양환경뿐만 아니라 자원수준에 따라서도 변동되므로, 서식 해역의 자원상태를 반영하는 중요한 지표로 해석될 수 있다(Cardinale and Modin, 1999; Morgan and Colbourne, 1999; Grift et al., 2003). 따라서 해역 간 성숙체장 비교 시에는 생물학적·환경적 요인과 함께 서식해역의 개체군 자원수준까지 함께 분석해야한다.

최근 통계청 낚시어업 현황에 따르면, 갑오징어류는 6월부터 어획이 시작되어 약 3개월간의 누적 어획량이 4톤 이상으로 보고되었다(KOSIS, 2025). 그러나 주꾸미 낚시어업 어획량에 대한 선행연구와 비교할 때, 통계청 자료는 실제 어획량을 다소 과소평가하는 경향이 있어, 실제 어획량은 공식 통계보다 높을 가능성이 크다(Choi et al., 2022; KOSIS, 2025). 따라서 본 연구 결과는 서해 참갑오징어 개체군의 성숙 및 산란 특성에 대한 기

초 정보를 제공할 뿐 아니라, 향후 서해 연안 참갑오징어의 산란기 관리 및 체장 기반 자원보호정책 수립을 위한 과학적 근거자료로 활용될 수 있을 것으로 판단된다.

사 사

이 논문은 2025년도 R2025010 “서해 연안어업 및 환경 생태 조사”에 의하여 수행되었으며, 연구 논문이 나오기까지 도와준 자원실 연구원분들께 감사드립니다.

References

- Boyle P and Rodhouse P. 2005. Cephalopods: Ecology and Fisheries. Wiley-Blackwell, Hoboken, NY, U.S.A., 80-160. <https://doi.org/10.1002/9780470995310>.
- Cardinale M and Modin J. 1999. Changes in size-at-maturity of Baltic cod *Gadus morhua* during a period of large variations in stock size and environmental conditions. Fish Res 41, 285-295. [http://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00021-1](http://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00021-1).
- Choe S. 1962. The shell and the locular index of the cuttlefishes, *Sepia esculenta* Hoyle, *Sepia subaculeata* Sasaki and *Sepiella maindroni* de Rochebrune. Bull Jpn Soc Sci Fish 28, 1082-1091.
- Choi DH, Youn BI, Lee HB, Han SH and Kim MJ. 2022. Estimated catch of leisure fishing of *Amphioctopus fangsiao* in Seocheon of Chungcheongnam-do, Korea. Korean J Malacol 38, 67-71. <https://doi.org/10.9710/kjm.2022.38.1.67>.
- Choi SJ, Kim DU, Bai JI and Hwang SI. 2024. Distribution of golden cuttlefish (*Sepia esculenta*) eggs according to changes in water depth. J Fish Mar Sci Educ 36, 804-815. <https://doi.org/10.13000/JFMSE.2024.8.36.4.804>.
- Gabr HR, Hanlon RT, Hanafy MH and El-Etreby SG. 1998. Maturation, fecundity and seasonality of reproduction of two commercially valuable cuttlefish, *Sepia pharaonis* and *S. dollfusi*, in the Suez Canal. Fish Res 36, 99-115. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(98\)00107-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(98)00107-6).
- Ganias K and Kompojiani IF. 2021. Fecundity pattern and spawning dynamics of the common cuttlefish *Sepia officinalis*. Mar Biol Res 17, 853-861. <https://doi.org/10.1080/17451000.2022.2032176>.
- Grift RE, Rijnsdorp AD, Barot S, Heino M and Dieckmann U. 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. Mar Ecol Prog Ser 257, 247-257. <https://doi.org/10.3354/meps257247>.
- Hong SH, Yoon BS, Kim DH, Kim ST and Moon SY. 2019. Regional catch characteristics of leisure fishing on *Amphioctopus fangsiao* in Jeollanam-do province. Korean J Malacol 35, 253-259. <https://doi.org/10.9710/kjm.2019.35.3.253>.
- Hunter JR, Lo NCH and Leong RJ. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. NOAA Technical Report, NMFS 36, 67-77.
- Ikeda Y, Ueta Y, Anderson FE and Matsumoto G. 2009. Repro-

- duction and life span of the oval squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae): Comparison between laboratory-cultured and wild-caught squid. Mar Biodivers Rec 2, e50. <https://doi.org/10.1017/S175526720900061X>.
- Jereb P and Roper CFE. 2005. Cephalopods of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Cephalopod Species Known to Date. Volume 1. Chambered Nautiluses and Sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No. 4, Vol. 1. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 84-85.
- Kang SK. 2018. Economic effect of the creation project of *Octopus ocellatus* spawning and habitat ground: The case of Taean county. J Fish Bus Adm 49, 109-129. <https://doi.org/10.12939/FBA.2018.49.4.109>.
- KOSIS (Korean Statistical Information Service). 2025. Fishery Production Survey. Retrieved from <http://kosis.kr> on Sep 10, 2025.
- Lee KS, Kim SH and Kim YK. 2018. Current status of seagrass habitat in Korea. In: The Wetland Book. Finlayson CM, Milton G, Prentice R and Davidson N, eds. Springer, Dordrecht, Netherlands, 1589-1596. https://doi.org/10.1007/978-94-007-4001-3_264.
- Morgan MJ and Colbourne EB. 1999. Variation in maturity at age and size in three populations of American plaice. ICES J Mar Sci 56, 673-688. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0487>.
- Natsukari Y and Tashiro M. 1991. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan. Mar Behav Physiol 18, 149-226. <https://doi.org/10.1080/10236249109378785>.
- Neves A, Cabral H, Sequeira V, Figueiredo I, Moura T and Gordon LS. 2009. Distribution patterns and reproduction of the cuttlefish, *Sepia officinalis* in the Sado estuary (Portugal). J Mar Biol Assoc UK 89, 579-584. <https://doi.org/10.1017/S0025315409002677>.
- R Core Team. 2024. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rocha F and Guerra A. 1996. Signs of an extended and intermittent terminal spawning in the squids *Loligo vulgaris* Lamarck and *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae). J Exp Mar Biol Ecol 207, 177-189. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02631-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02631-7).
- Silva L, Sobrino I and Ramos F. 2002. Reproductive biology of the common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 (Cephalopoda: Octopodidae) in the Gulf of Cadiz (SW Spain). Bull Mar Sci 71, 837-850.
- Torrejon-Magallanes J. 2020. sizeMat: Estimate Size at Sexual Maturity. <https://cran.r-project.org/web/packages/sizeMat/index.html> on Nov 1, 2025.
- Vidal EAG and von Boletzky S. 2014. Cephalopod development and life history. In: Cephalopod Culture. Iglesias J, Fuentes L and Villanueva R, eds. Springer, Dordrecht, Netherlands, 23-44.
- Vlasova EV, Sabirov RM and Golikov AV. 2023. Reproductive biology of the golden cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda, Sepiida). Diversity 15, 455. <https://doi.org/10.3390/d15030455>.
- Watanuki N, Iwashita T and Kawanura G. 1993. Sex composition and sexual maturity of *Sepia esculenta* captured in cuttlefish basket traps. Nippon Suisan Gakkaishi 59, 919-924. <https://doi.org/10.2331/suisan.59.919>.
- Wickham H. 2025. ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. <https://cran.r-project.org/web/packages/ggplot2/index.html> on Nov 1, 2025.
- Xu M, Yang L, Liu Z, Zhang Y and Zhang H. 2024. Seasonal and spatial distribution characteristics of *Sepia esculenta* in the East China Sea Region: Transfer of the central distribution from 29 N to 28 N. Animals 14, 1412. <https://doi.org/10.3390/ani14101412>.
- Xue W, Xu H, Guo R and Fang Z. 2024. Characteristics of growth and gonadal development and estimation of first sexual maturity mantle length of *Sepia esculenta*. J Shanghai Ocean Univ 33, 716-727. <https://doi.org/10.12024/jsou.20230604255>.
- Yoo HK, Lee KW, Kim DH, Kim GS, Kim WJ, Lim HJ and Jung MM. 2023. First report in Korea on trial aquaculture of cuttlefish (*Sepia Esculenta*) using in the open tank. J Fish Mar Sci Educ 35, 1131-1136. <https://doi.org/10.13000/JFMSE.2023.12.35.6.1131>.
- Zhang XM, Wang LL, Zhang YY, Luo G and Gao HY. 2019. Strategy optimization of stock enhancement of golden cuttlefish (*Sepia esculenta*) based on structural characteristics of reproductive and recruitment populations. J Fish China 43, 1890-1899. <https://doi.org/10.11964/jfc.20190711877>.