

โครงสร้างของรังไข่และกระบวนการพัฒนาเซลล์ไข่ในหมึกกะตอย *Loliolus (Loliolus) affinis* Steenstrup, 1856 จากบริเวณแม่น้ำปราณบุรี ประเทศไทย  
Ovarian Structure and Oogenesis of *Loliolus (Loliolus) affinis* Steenstrup, 1856 from Estuarine Pranburi River, Thailand

ศุภลักษณ์ รอดเรืองศรี<sup>1</sup> ทัดพล กำเนิดนิล<sup>1</sup> ละม้าย ทองบุญ<sup>2</sup> ศิลปชัย เสนารัตน์<sup>1\*</sup>  
พิสิษฐ์ พูลประเสริฐ<sup>3</sup> เจษฎ์ เกษตรระทัต<sup>1\*\*</sup> วรณีย์ จีรวงศ์กุล<sup>4</sup> และชำนัญ ภารา<sup>5</sup>  
Suppaluk Rodruengsri<sup>1</sup>, Thatpon Kamnurdnin<sup>1</sup>, Lamai Thongboon<sup>2</sup>, Sinlapachai Senarat<sup>1\*</sup>,  
Pisit Poolprasert<sup>3</sup>, Jes Kettratad<sup>1\*\*</sup>, Wanee Jiraungkoorskul<sup>4</sup> and Chamnan Para<sup>5</sup>

<sup>1</sup>ภาควิชาวิทยาศาสตร์ทางทะเล คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ปทุมวัน กรุงเทพฯ 10330

<sup>1</sup>Department of Marine Science, Faculty of Science, Chulalongkorn University, Pathumwan, Bangkok 10330

<sup>2</sup>ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อำเภอหาดใหญ่ จังหวัดสงขลา 90110

<sup>2</sup>Department of Biology, Faculty of Science, Prince of Songkla University, Hat Yai Songkhla 90110

<sup>3</sup>สาขาวิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยราชภัฏพิบูลสงคราม อำเภอเมือง จังหวัดพิษณุโลก 65000

<sup>3</sup>Program of Biology, Faculty of Science and Technology, Pibulsongkram Rajabhat University,  
Mueang, Phitsanulok 65000

<sup>4</sup>ภาควิชาพยาธิวิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหิดล ราชเทวี กรุงเทพฯ 10400

<sup>4</sup>Department of Pathobiology, Faculty of Science, Mahidol University, Ratchathewi, Bangkok 10400

<sup>5</sup>ภาควิชาภาษาตะวันตกและภาษาศาสตร์ คณะมนุษยศาสตร์และสังคมศาสตร์

มหาวิทยาลัยมหาสารคาม จังหวัดมหาสารคาม 44150

<sup>5</sup>Department of Western Languages and Linguistics, Faculty of Humanities and Social Sciences,  
Mahasarakham University, Mahasarakham 44150

### บทคัดย่อ

การศึกษาทางด้านมิถุวิทยาในรังไข่ของหมึกส่วนใหญ่ล้วนเป็นรายงานวิชาการที่ปรากฏอยู่ในต่างประเทศทั้งสิ้นซึ่งตรงกันข้ามกับข้อมูลข้างต้นในประเทศไทยกลับมีน้อยมาก ในการศึกษาครั้งนี้จึงสนใจศึกษาโครงสร้างของรังไข่ชั้นเจริญเต็มที่และกระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่ในหมึกกะตอย *Loliolus (Loliolus) affinis* Steenstrup, 1856 จากบริเวณแม่น้ำปราณบุรี ประเทศไทย ด้วยเทคนิคด้านมิถุวิทยาและมิถุชเคมี ก่อนที่จะมีการศึกษาวงจรการสืบพันธุ์ (Reproductive cycle) และจุลกายพยาธิวิทยา (Histopathology) ในอนาคตต่อไป ผลการศึกษาแสดงให้เห็นว่ารังไข่ของหมึกกะตอยเป็นแบบไข่ออกไม่พร้อมกัน ซึ่งภายในรังไข่ประกอบด้วยเซลล์ไข่ในระยะต่าง ๆ เมื่อพิจารณาภายใต้กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสงพบว่ารังไข่ถูกห่อหุ้มด้วยทูนิกา แอลบูจินเนีย ที่กระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่แบ่งเป็น 8 ระยะ คือ เซลล์ไข่ระยะที่ 1, เซลล์ไข่ระยะที่ 2, เซลล์ไข่ระยะที่ 3 เซลล์ไข่ระยะที่ 4 เซลล์ไข่ระยะที่ 5 เซลล์ไข่ระยะที่ 6 เซลล์ไข่ระยะที่ 7 และเซลล์ไข่ระยะที่ 8 ซึ่งคล้ายคลึงกับกลุ่มหมึกทั่วไป

**คำสำคัญ :** มิถุวิทยา พัฒนาการของเซลล์ไข่ หมึก ประเทศไทย

\*Corresponding Author, e-mail: \*senarat.s@hotmail.com; \*\*kettratadjes@gmail.com

### Abstract

Most of the histological studies on squid ovary have been conducted and widely disseminated in foreign countries. When compared with Thailand, these similar studies are underresearched. This current study was thus performed on the structure of the ovarian maturation and oogenesis of *Loliolus* (*Loliolus*) *affinis* Steenstrup, 1856 from Estuarine Pranburi River, Thailand, using histology and histochemical techniques before a further investigation on the reproductive cycle and histopathology in the future. The results revealed that *L.* (*Loliolus*) *affinis* ovary was an asynchronous-type ovary, and the ovarian parenchyma contained oocytes at various stages of development. When viewed under light microscopy, the ovarian structure was enclosed by a thin of tunica albuginea. The oogenesis of this squid could then be divided into eight developmental stages including oocyte stage 1, oocyte stage 2, oocyte stage 3, oocyte stage 4, oocyte stage 5, oocyte stage 6, oocyte stage 7 and oocyte stage 8. These features were similarly found in other squids studied by previous studies.

**Keywords:** Histology, Oogenesis, Squid, Thailand

### บทนำ

การวิจัยพื้นฐานเกี่ยวกับมิถุนวิทยาและการเจริญของอวัยวะสร้างเซลล์สืบพันธุ์ช่วยให้เข้าใจถึงรายละเอียดถึงชีววิทยาการสืบพันธุ์ ซึ่งจะนำไปสู่การประยุกต์สำหรับการศึกษาดูสืบพันธุ์ จุลกายพยาธิวิทยา และสรีรวิทยาการสืบพันธุ์ได้อย่างถูกต้องและแม่นยำ (Sauer & Lipinski, 1990; Laptikhovsky & Arkhipkin, 2001; Arizmendi-Rodríguez et al., 2012) ดังนั้นการศึกษาโครงสร้างและพัฒนาการของเซลล์สืบพันธุ์ของหมึกเพศเมียจึงมีรายงานอย่างต่อเนื่องในหมึกหลายชนิด เช่น หมึกกล้วย *Loligo gahi* (Laptikhovsky and Arkhipkin, 2001) และหมึกยักษ์ *Octopus ocellatus* (Wang et al., 2015) อย่างไรก็ตามองค์ความรู้ข้างต้นเป็นการรายงานทางวิชาการในต่างประเทศทั้งสิ้น ต่างจากในประเทศไทยมีเพียงแต่การศึกษาของ Sirinupong (2012) โดยแบ่งพัฒนาการของเซลล์ไข่ในหมึกแคระ *Idiosepius pygmaeus* เป็น 10 ระยะคือ เซลล์ไข่ระยะที่ 1 (Oocyte stage 1) เซลล์ไข่ระยะที่ 2 (Oocyte stage 2) เซลล์ไข่ระยะที่ 3 (Oocyte stage 3) เซลล์ไข่ระยะที่ 4 (Oocyte stage 4) เซลล์ไข่ระยะที่ 5 (Oocyte stage 5) เซลล์ไข่ระยะที่ 6 (Oocyte stage 6) เซลล์ไข่ระยะที่ 7 (Oocyte stage 7) เซลล์ไข่ระยะที่ 8 (Oocyte stage 8) เซลล์ไข่ระยะที่ 9 (Oocyte stage 9) และเซลล์ไข่ระยะที่ 10 (Oocyte stage 10) แต่ละระยะมีความแตกต่างทั้งขนาด องค์ประกอบภายในไซโทพลาซึม และการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของชั้นพอลลิเคิลตามระยะการเจริญตามลำดับ

ในการศึกษาค้นคว้าครั้งนี้ ผู้วิจัยมุ่งเน้นการศึกษาโครงสร้างรังไข่ และกระบวนการพัฒนาของเซลล์ไข่หมึกกะตอย *Loliolus* (*Loliolus*) *affinis* Steenstrup, 1856 ด้วยเทคนิคทางด้านมิถุนวิทยาและมิถุนเคมี เนื่องจากหมึกชนิดนี้จัดเป็นสัตว์น้ำเศรษฐกิจชนิดสำคัญและมักพบในผลิตภัณฑ์ประมงหลากหลายรูปแบบ นอกจากนี้หมึกกะตอยยังจัดเป็นชนิดเด่นและพบได้จำนวนมาก จึงง่ายต่อการเก็บตัวอย่างในบริเวณแม่น้ำปราณบุรี ประเทศไทย ข้อมูลที่ได้ช่วยให้เข้าใจถึงโครงสร้างอวัยวะสืบพันธุ์พื้นฐานของหมึกกะตอยที่ถูกต้อง

อาจนำไปใช้ประโยชน์สำหรับการศึกษาทางด้านชีววิทยาการสืบพันธุ์ เพื่อใช้สำหรับการจัดการทรัพยากรประมง ในบริเวณพื้นที่ศึกษา และใช้เทียบเคียงกับหมึกชนิดอื่นๆ ในประเทศไทย ในเชิงวงค์ความวิวัฒนาการต่อไปในอนาคต

### วิธีดำเนินการวิจัย

ทำการสุ่มตัวอย่างหมึกกะตอยเพศเมียจากบริเวณแม่น้ำปรางมูรี ประเทศไทย จำนวน 5 สถานี (N 12°24'16.5" / E 099°59'20.2", N 12°24'16.5" / E 099°59'20.2", N 12°24'06.3" / E 099°58'58.0", N 12°24'18.5" / E 099°58'36.0" and N 12°24'15.3" / E 099°58'28.6") ในช่วงเดือนมีนาคมถึงเดือนกรกฎาคม พ.ศ. 2559 จำนวน 20 ตัวอย่าง ขนาดความยาวกระดอง 3-5 เซนติเมตร นำตัวอย่างหมึกกะตอยเพศเมียทั้งหมดนำมารักษาสภาพเนื้อเยื่อด้วยน้ำยารักษาสภาพเดวิดสัน (Davidson's fixative) ประมาณ 48 ชั่วโมง หลังจากนั้นนำมาผ่านกระบวนการมาตรฐานทางด้านมิถุวิทยา (Standard histological technique) ตามวิธีมาตรฐานของ Presnell & Schreibman (1997) และ Suvarna และคณะ (2013) ตัดชิ้นเนื้อเยื่อด้วยเครื่อง rotary microtome ขนาดความหนา 4 ไมโครเมตร และย้อมสีด้วย hematoxylin-eosin (H&E) และ Masson's Trichrome (MT) และนำสไลด์ตัวอย่างมาวิเคราะห์หาตำแหน่งรังไข่และพัฒนาการของเซลล์ไข่โดยใช้หลักเกณฑ์จากการปรับเปลี่ยนเล็กน้อยตาม Wang และคณะ (2015) ภายใต้โดยใช้กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง แล้วถ่ายภาพสไลด์ด้วยกล้องดิจิทัล Leica รุ่น DM 750

### ผลและอภิปรายผล

จากการศึกษาเนื้อเยื่อของระบบสืบพันธุ์เพศเมียของหมึกกะตอยภายใต้กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง ประกอบด้วยโครงสร้างรังไข่และท่อไข่ (ภาพที่ 1A-1B) โดยโครงสร้างรังไข่ถูกหุ้มด้วยชั้นเนื้อเยื่อเกี่ยวพันบางๆ ที่เรียกว่า ทูนิกา แอลบูจินี (tunica albuginea) (ภาพที่ 1C-1D) ภายในรังไข่ประกอบด้วยการพัฒนาเซลล์ไข่ที่เหลื่อมกันในแต่ละระยะ ซึ่งถูกจัดเป็นแบบ Asynchronous oocyte development (ภาพที่ 1A-1B) เป็นไปได้ว่าหมึกกะตอยสามารถปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ได้หลายครั้งในรอบปี (Spawn multiple animal) และไม่สม่ำเสมอ (Intermittent) ดังการรายงานในหมึก *Loligo vulgaris* (Sauer & Lipinski, 1990) ในการศึกษาครั้งนี้ทำให้สามารถแบ่งระยะต่าง ๆ ของการพัฒนาเซลล์ไข่ (Oogenesis) ออกเป็น 8 ระยะ โดยใช้หลักเกณฑ์การแบ่งจากขนาด ลักษณะของนิวเคลียส องค์ประกอบไซโทพลาซึม และการเจริญของของชั้นเซลล์พอลลิคูล่า ได้แก่ เซลล์ไข่ระยะที่ 1 เซลล์ไข่ระยะที่ 2 เซลล์ไข่ระยะที่ 3 เซลล์ไข่ระยะที่ 4 เซลล์ไข่ระยะที่ 5 เซลล์ไข่ระยะที่ 6 เซลล์ไข่ระยะที่ 7 และเซลล์ไข่ระยะที่ 8 (ภาพที่ 1C-1I) ทั้งนี้เกณฑ์ในการแบ่งระยะเซลล์ไข่มีความแตกต่าง ดังเช่น Arizmendi-Rodríguez et al. (2012) ได้ทำการแบ่งพัฒนาการของเซลล์ไข่ในหมึก *Lolliguncula panamensis* เป็นระยะโอโอโกเนีย (Oogonia), ระยะแรกของฟริโวเทลโลจินิก (Early previtellogenic oocyte) ระยะท้ายของฟริโวเทลโลจินิก (Late previtellogenic oocyte) ระยะโวเทลโลจินิก (Vitellogenic oocytes) และระยะหลังโวเทลโลจินิก (Postvitellogenic oocyte)

จากการใช้เทคนิคทางด้านมิถุวิทยาและมิถุขเคมี พบว่าการพัฒนาและปรับเปลี่ยนสภาพเซลล์ไข่ของหมึกกะตอย แต่ละระยะมีรายละเอียด ดังนี้

เซลล์ไข่ระยะที่ 1 (Oocyte stage 1) เซลล์มีรูปร่างเป็นรูปไข่ มักพบแนบชิดใกล้กับทูนิกา แอลบูจินี และมีขนาดประมาณ 50 ไมโครเมตร นิวเคลียสรูปร่างกลมขนาดใหญ่ที่ภายในมีการกระจายตัวของเฮเทอโร

โครมาติน (Heterochromatin) ทั่วทั้งนิวคลีโอพลาซึม (Nucleoplasm) (ภาพที่ 1C) เซลล์ไข่ในระยะนี้ยังถูกล้อมรอบด้วยไซโทพลาซึมที่ย้อมติดสีม่วงของสีม่วงเข้ม (จากการย้อมสี H&E) และสีน้ำเงิน (จากการย้อมสี MT) ในระยะนี้เซลล์ไข่ถูกล้อมด้วยชั้นเดียวแบบแบนบางของเซลล์ฟอลลิเคิล (Simple follicle cells) (ภาพที่ 1C)

เซลล์ไข่ระยะที่ 2 (Oocyte stage 2) เซลล์ในระยะนี้มีลักษณะคล้ายกับเซลล์ไข่ระยะที่ 1 แต่มีขนาดเซลล์ใหญ่ขึ้น (ประมาณ 70-80 ไมโครเมตร) และยังพบชั้นเซลล์ฟอลลิเคิลที่หนาตัวขึ้นอีกด้วย (ภาพที่ 1D)

เซลล์ไข่ระยะที่ 3 (Oocyte stage 3) เซลล์มีขนาดใหญ่อย่างเห็นได้ชัด (ประมาณ 100-120 ไมโครเมตร) นิวเคลียสมีขนาดเล็กกลมและภายในพบการกระจายตัวของเฮเทอโรโครมาติน บล็อก (Heterochromatin block) (ภาพที่ 1D-1E) ในชั้นเซลล์ฟอลลิคูลีเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงจากชั้นแบนบางชั้นเดียวกลายเป็นชั้นลูกบาศก์ชั้นเดียว ในขณะที่เดียวกันก็เริ่มพบรอยพับหรือการเคลื่อนที่ของชั้นเซลล์ฟอลลิเคิลเข้าไปสู่ศูนย์กลางของเซลล์ไข่ (ภาพที่ 1D-1E)

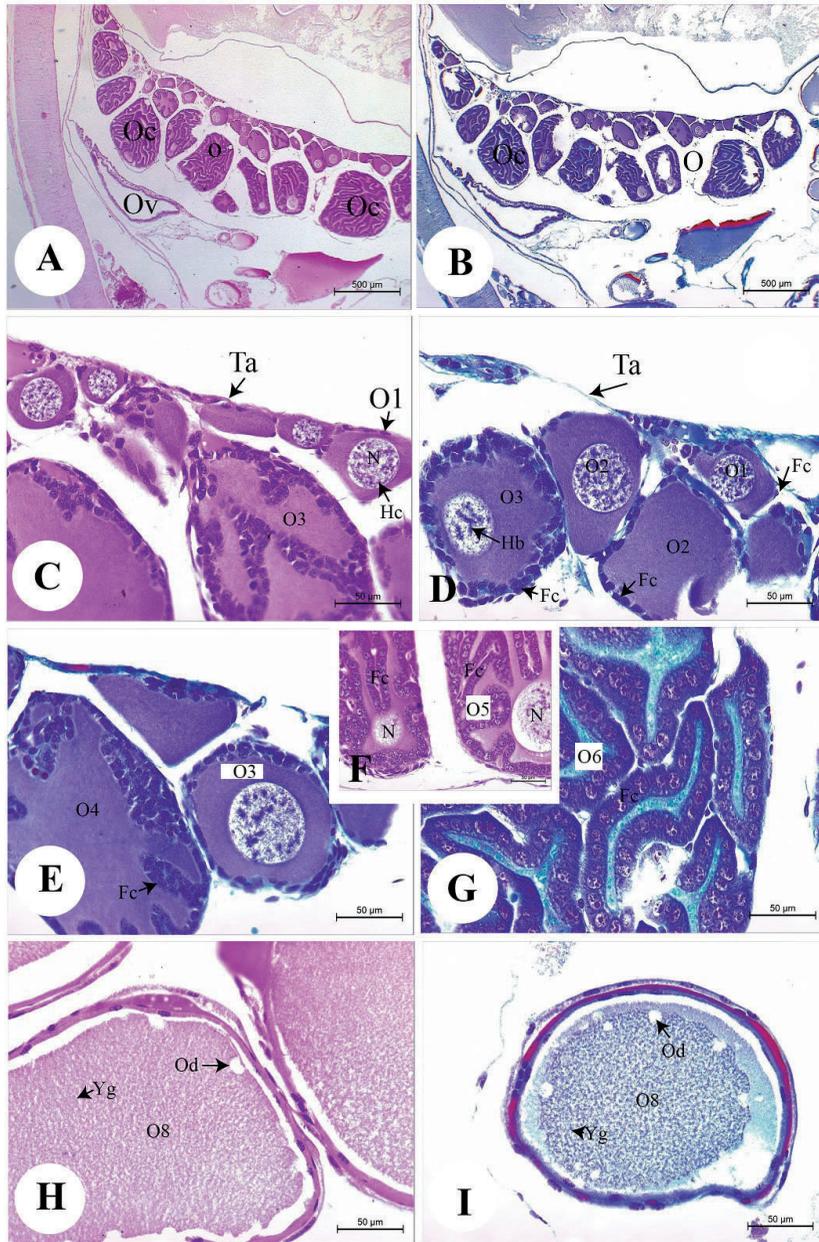
เซลล์ไข่ระยะที่ 4 (Oocyte stage 4) เซลล์ในระยะนี้มีขนาดที่ใหญ่ขึ้นอย่างชัดเจน (ขนาดประมาณ 150-180 ไมโครเมตร) ชั้นของเซลล์ฟอลลิคูลีเซลล์เริ่มพับและยื่นตัวเข้ามาด้านในของเซลล์ไข่ประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเทียบกับเซลล์ไข่ (ความลึกประมาณ 40-50 ไมโครเมตร (ภาพที่ 1E)

เซลล์ไข่ระยะที่ 5 (Oocyte stage 5) เซลล์มีขนาดใหญ่ขึ้น (ประมาณ 200-220 ไมโครเมตร) เมื่อเปรียบเทียบกับเซลล์ไข่ระยะที่ 4 พบว่ารอยพับของชั้นฟอลลิคูลีลาร์มีความลึกเพิ่มขึ้นมากขึ้น (ร้อยละ 50 เมื่อเทียบกับเซลล์ไข่) ทำให้นิวเคลียสเคลื่อนที่ไปด้านข้างของเซลล์ไข่ (Eccentric nucleus) (ภาพที่ 1F)

เซลล์ไข่ระยะที่ 6 (Oocyte stage 6) เซลล์มีขนาดใหญ่ขึ้นประมาณ 250 ไมโครเมตร พบลักษณะเด่นคือมีรอยพับของชั้นฟอลลิคูลีเซลล์ยื่นเข้าไปเติมเซลล์ไข่ (ภาพที่ 1G)

เซลล์ไข่ระยะที่ 7 (Oocyte stage 7) ในระยะนี้ขนาดเซลล์ขนาดใหญ่ขึ้นเล็กน้อย ประมาณ 250-280 ไมโครเมตร และพบรอยพับของชั้นฟอลลิคูลีลาร์เซลล์หดตัวสั้นลงเล็กน้อย ลักษณะเด่นของระยะนี้คือ เริ่มพบการสะสมของไข่แดงในบริเวณใกล้ๆกับชั้นฟอลลิคูลีเซลล์ (ไม่แสดงข้อมูล)

เซลล์ไข่ระยะที่ 8 (oocyte stage 8) รูปร่างของเซลล์ไข่ไม่สม่ำเสมอ (Irregular shape) ภายในเซลล์ไข่พบการสะสมของไข่แดงกระจายตัวเต็มทั้งไซโทพลาซึม บางบริเวณยังพบหยดไขมันในบริเวณใกล้ขอบเซลล์ไข่ กลายเป็นเซลล์ไข่เจริญเต็มที่ (Mature oocyte) (ภาพที่ 1H-1I)



**ภาพที่ 1** แสดงภาพตัดตามยาวของโครงสร้างมิถุนารีวิทยาของรังไข่และพัฒนาการของเซลล์ไข่หมึกกะตอย *Loliolus (Loliolus) affinis* ซึ่งประกอบด้วยเซลล์ไข่ระยะที่ 1 (O1), เซลล์ไข่ระยะที่ 2 (O2), เซลล์ไข่ระยะที่ 3 (O3), เซลล์ไข่ระยะที่ 4 (O4), เซลล์ไข่ระยะที่ 5 (O5), เซลล์ไข่ระยะที่ 6 (O6), เซลล์ไข่ระยะที่ 7 (O7, data not shown) และเซลล์ไข่ระยะที่ 8 (O8) (Fc = Follicular cell, Hb = Heterochromatin block, Hc = Heterochromatin, N = Nucleus, O = Ovary, Oc = Oocytes, Od = Oil droplets, Ov = Oviduct, Ta = Tunica albuginea, Yg = Yolk granules) Note: A, C, F, H = Hematoxylin-Eosin (H&E) และ B, D, E, G, I = Masson's Trichrome (MT).

ภายใต้การอภิปรายผลการศึกษาลักษณะการพัฒนาของเซลล์ไข่หมึกกะตอยมีลักษณะคล้ายคลึงในกลุ่มหมึกหลายชนิด ตามการรายงานในอดีต (Selman & Arnold, 1977; Knipe & Beeman, 1978; Tait, 1986) โดยเฉพาะกลุ่ม *Loliginids* (Knipe & Beeman, 1978; Sauer & Lipinski, 1990; Baeg et al., 1993; Lum-Kong, 1993) ในช่วงกับสะสมของไข่แดงพบได้ในเซลล์ไข่ระยะที่ 7 ก็ยังคงคล้ายคลึงกับกลุ่ม *Loliginids* ซึ่งเทียบเคียงได้กับระยะ Primary growth (Sauer & Lipinski, 1990) ถึงแม้ว่าโครงสร้างรังไข่ของหมึกกะตอยมีลักษณะที่ไม่แตกต่างจากกลุ่ม *Loliginids* แต่การศึกษาค้นคว้านี้ทำให้เข้าใจและได้รับข้อมูลทางด้านมิถุนวิทยาของรังไข่ของหมึกกะตอยที่ถูกต้อง เพื่อใช้ประยุกต์สำหรับการศึกษาวงจรสืบพันธุ์และโครงสร้างละเอียดของหมึกกะตอยในอนาคตต่อไป

### เอกสารอ้างอิง

- Arizmendi-Rodríguez, D. L., Rodríguez-Jaramillo, M. C., Quinonez, C. & Zavala, (2012). Reproductive Indicators and gonad development of the Panama brief squid *Lolliguncula panamensis* (Berry 1911) in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 31(3), 817-826.
- Baeg, G. H., Sakurai, Y. & Shimazaki, K. (1993). Maturation processes in female *Loligo bleekeri* Keferstein (Mollusca: Cephalopoda). *Veliger*, 36, 228-235.
- Knipe, J. H. & Beeman, R. D. (1978). Histological observations on oogenesis in *Loligo opalescens*. *Californian Fish and Game Bulletin*, 169, 23-33.
- Laptikhovskiy, V. V. & Arkhipkin, A. I. (2001). Oogenesis and gonad development in the cold water Loliginid squid *Loligo Gahi* (Cephalopoda: Myopsida) on the Falkland Shelf. *Journal of Molluscan Studies*, 67(4), 475-482.
- Lum-Kong, A. (1993). Oogenesis, fecundity and pattern of spawning in *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Malacological Review*, 26, 81-88.
- Presnell, J. K. & Schreibman, M. P. (1997). *Humason's Animal Tissue Techniques*. (5<sup>th</sup> ed.). USA: Johns Hopkins University Press.
- Sauer, W. H. H. & Lipinski, M. R. (1990). Histological validation of morphological stages of sexual maturity in chokker squid *Loligo vulgaris reynaudii* D'Orb. (Cephalopoda: Loliginidae). *South African Journal of Marine Science*, 9, 189-200.
- Selman, K. & Arnold, J. M. (1977). An ultrastructure and cytochemical analysis of oogenesis in the squid, *Loligo pealei*. *Journal of Morphology*, 152, 381-400.
- Sirinupong, P. (2012). *Reproductive biology and distribution of neuropeptide APGWamide in the brain and reproductive organs of pygmy squid, Idiosepius pygmaeus (Steenstrup, 1881)*. Ph.D Thesis, Department of Biology, Faculty of Science, Prince of Songkla University, Thailand.
- Suvarna, K. S., Layton, C. & Bancroft, J. D. (2013). *Bancroft's Theory and Practice of Histological Techniques*. (7<sup>th</sup> ed.). Canada: Elsevier.



- Tait, R. W. (1986). *Aspects physiologiques de la senescence post reproductive chez Octopus vulgaris*. Ph.D Thesis, University of Paris, France.
- Wang, W., Dong, G., Yang, J., Zheng, X., Wei, X. & Sun, G. (2015). The development process and seasonal changes of the gonad in *Octopus ocellatus* Gray off the coast of Qingdao, Northeast China. *Fisheries Science*, 81, 309-319.