KFAS 한국수산과학회지 Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences
한수지 59(2), 131-142, 2026

Original Article
Korean J Fish Aquat Sci 59(2),131-142,2026

남해 갯가재(*Oratosquilla oratoria*) 유생의 발달단계에 따른 분포 특성

한송헌 · 김정년[1] · 김현지[2] · 김미향[3] · 최정화[4]*

국립수산과학원 운영지원과, [1]국립수산과학원 고래연구소, [2]국립수산과학원 수산자원연구센터, [3]해양수산자원연구소, [4]국립부경대학교 해양수산개발국제협력연구소

Spatial and Temporal Distribution of Larvae and Juveniles of the Japanese Mantis Shrimp *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Stomatopoda) in the Southern Korean Waters

Song-hun Han, Jung Nyun Kim[1], Hyeon Ji Kim[2], Mi Hyang Kim[3] and Jung Hwa Choi[4]*

General Affairs Division, National Institute of Fisheries Science, Busan 46083, Republic of Korea
[1]Cetacean Research Institute, National Institute of Fisheries Science, Ulsan 44780, Republic of Korea
[2]Fisheries Resources Research Division, National Institute of Fisheries Science, Tongyeong 53064, Republic of Korea
[3]Institute of Marine Fisheries, Mokpo 58686, Republic of Korea
[4]Ocean and Fisheries Development International Cooperation Institute, College of Fisheries Science, Pukyong National University, Busan 48513, Republic of Korea

We investigated the spatial and temporal distribution of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* larvae in southern Korean waters from February to November 2021. Larval samples were collected using bongo nets through the National Institute of Fisheries Science (NIFS) offshore fishery resource surveys. A total of 1,026 larvae were collected, at a total density of 3,442 inds./1,000 m^3. The larval abundance showed a distinct seasonal pattern, peaking in August, followed by July and June. No larvae were observed in April or September. This absence in specific months is attributed to the two-peak spawning. Early stage larvae were concentrated around Jeju Island, indicating that this region is a primary spawning and nursery ground influenced by the Tsushima Warm Current. As development progressed to the late stage zoea and the juvenile phase, the distribution expanded northward toward the Korea Strait and Tsushima region. The *O. oratoria* larvae distribution is driven by advection-driven transport. This likely plays a critical role in determining the regional cryptic genetic lineages. These results provide insights into population connectivity and sustainable management of fishery resources in southern Korean waters.

Keywords: *Oratosquilla oratoria*, Larvae and juvenile, Distribution, Southern Korean waters

서 론

우리나라 남해와 서해 연안 및 근해의 주요 어획대상종이며, 연안의 저질에 파묻혀 서식하는 갯가재는 일본 홋카이도 이시카리만내에서 난류의 유입이 유생 초기단계 구성에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있으며(Hamano and Nagai, 1989), 주로 5월 중순에서부터 늦은 8월까지 산란기를 가지는 것으로 알려져 있다(Senta et al., 1969; Hamano and Matsuura, 1984). 방란 후 유생 부화까지는 25℃에서 2주일 정도 필요하며, 부유유생기 2–3개월이 경과한 후 어린 성체로 발달하여 저질에 정착하는 것으로 보고되어 있다(Hamano and Matsuura, 1987; Kawamura et al., 1997; Kodama et al., 2009; Yeon and Park, 2011). 또한, 갯가재의 수명은 4년이라고 추정되어 있으며, 주로 2–3세 개체들이 주로 어획되는 것으로 알려져 있다(Kim et al., 2017). 갯가재의 어획은 연안뿐만 아니라 동중국해에서도 이루어지고 있어, 이들의 산란 이후 부유유생기 동안 분포할 수 있는 범위와 분포해역의 특성에 관한 연구는 자원예측을 위해 필요하며, 남해안과 같이 생산성이 높고 연안류에 의한 유생의

***Corresponding author:** Tel: +82. 51. 629. 6872 Fax: +82. 51. 629. 5810
E-mail address: choi2291@pknu.ac.kr

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.2026.0131
Korean J Fish Aquat Sci 59(2), 131-142, April 2026
Received 5 February 2026; **Revised** 10 March 2026; **Accepted** 31 March 2026
저자 직위: 한송헌(연구사), 김정년(소장), 김현지(연구사), 김미향(연구원), 최정화(교수)

수송이 일어나는 지역은 많은 관심을 받고 있다. 특히, 우리나라를 비롯하여 중국과 일본 등 동중국해에 서식하는 갯가재는 해역별 각각의 유전적 특성을 가지고 있으며, 황해의 중부 중국연안은 북부계통의 유전적 특징이 많은 반면, 남부 중국연안은 남부계통의 유전적 특징이 나타났으며, 일본은 홋카이도 지역에서는 북부계통의 유전적 특징을 보인 반면, 혼슈와 큐슈지역에서는 남부계통과 북부계통이 혼재해서 나타나는 것으로 알려져 있다(Cheng and Sha, 2017; Hwang et al., 2022). 특히, 우리나라 남해안에 서식하는 갯가재는 여수와 거제는 지리적으로 가까움에도 불구하고 해류와 수온에 의해 각각 다른 계통의 유전적 특징을 보이는 것으로 알려져 있다(Hwang et al., 2022). 본 연구는 남해안의 갯가재 유생의 시공간 분포 특성이 유생이 성장하면서 해류에 의해 어떻게 확산되는지와 확산 범위를 추정해 유전형질의 혼재 원인을 살펴보았다.

재료 및 방법

본 연구에서 사용된 갯가재 유생은 2021년 2월부터 2021년 11월까지 남해안에서 실시한 국립수산과학원 근해어업자원조사의 봉고네트(Φ 80 cm, 망목 각 330 μm, 500 μm)를 이용한 어류 난·자치어 조사에서 망목의 크기 330 μm에 채집된 샘플에서 확보되었다. 각 월별 채집정점은 해상상황과 주 조사해역의 변경에 따라 해역을 달리하여 주야간 모두 실시하였다. 채집방법은 경사채집방식으로 조사선이 정지한 상태에서 네트를 저층으로부터 10 m까지 투망하여 1.5 knot 선속으로 이동하면서 이루어졌다. 여수량은 봉고네트의 망구에 장착된 여수계를 통해 관측 후 기록하였다. 채집된 샘플의 분석은 현장에서 알코올로 고정한 후 실험실로 운반하여 가능한 종 수준까지 Hamano and Matsuura (1987)의 분류기준에 따라 이루어졌다. 따라서, 본 연구의 갯가재 유생은 Kawamura et al. (1997) 조사의 부유유생기를 대상으로 한 조사방법에 의해 채집된 유생단계의 것과 유사한 형태로 이루어졌다. 종 수준까지 분류한 갯가재 유생은 월별 출현량을 여수량으로 환산하여 단위 부피당 출현량으로 환산하였다. 수온과 염분은 조사 정점에서 CTD (conductivity-temperature-depth)를 수심까지 투하하여 조사된 자료 중 상승시 기록된 자료를 사용하였다. 갯가재 유생이 출현한 정점의 출현빈도와 해양환경과의 상관관계는 Pearson correlation에 의해 분석하였다.

결 과

수온 및 염분 분포

연구 해역의 표층 수온은 계절적 변동이 뚜렷하게 나타났다. 2월과 3월에는 서해안 정점을 중심으로 10℃ 이하의 낮은 수온을 보였으며, 이후 5월부터 제주도 주변 해역에서 수온이 상승하기 시작하였다. 6월과 7월에는 대부분 해역에서 27℃ 이상의 고수온이 형성되었으며, 10월 이후 다시 하강하여 11월에는 남해 연안에서 15℃ 이하의 수온 분포를 나타냈다(Fig. 1). 저층 수온은 수심에 따른 공간적 차이가 뚜렷하게 나타났다. 여름철

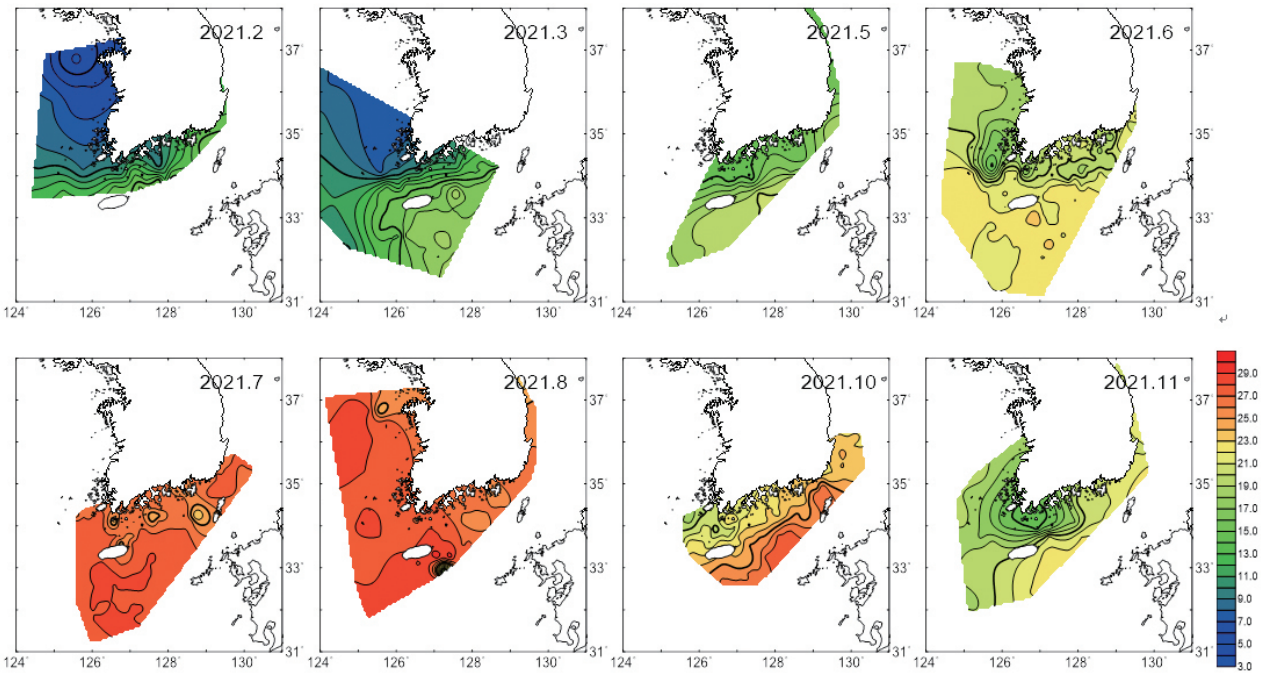

Fig. 1. Monthly distribution of surface sea temperature (°C) in the southern Korean waters in 2021.

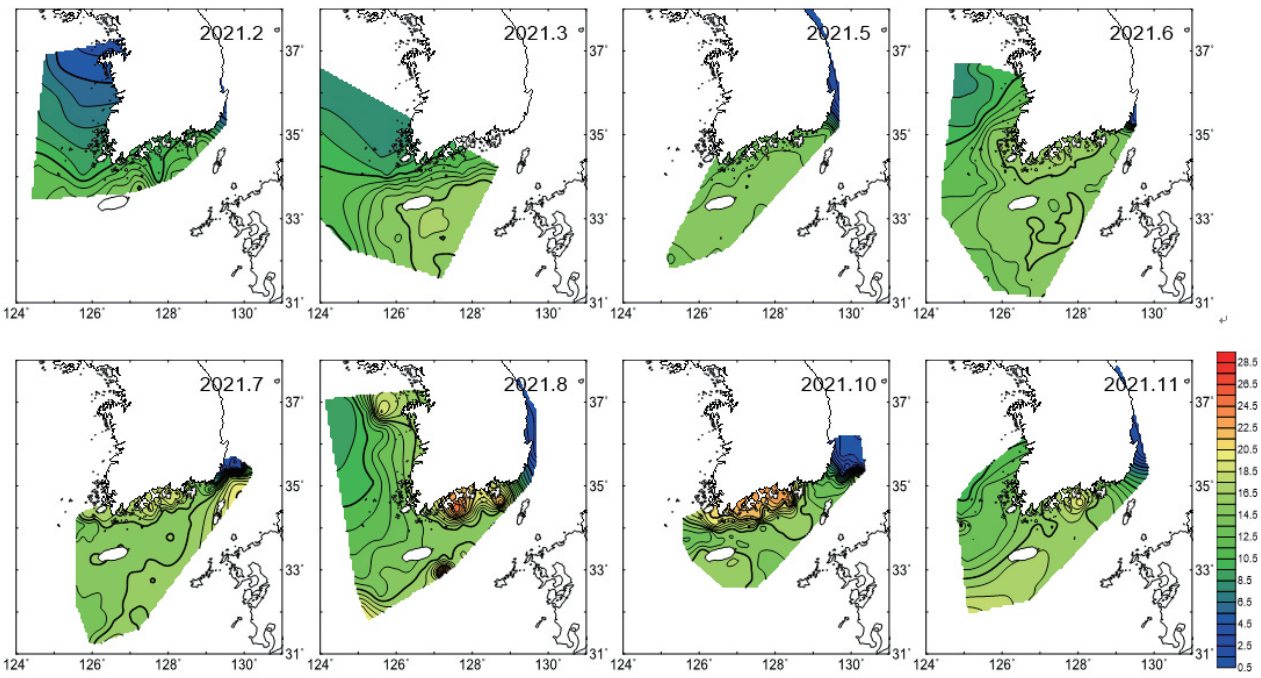

Fig. 2. Monthly distribution of bottom sea temperature (°C) in the southern Korean waters in 2021.

인 7월과 8월에는 연안의 얕은 해역에서 20℃ 이상의 높은 수온이 관측된 반면, 근해의 깊은 해역에서는 15℃ 이하의 상대적으로 낮은 수온이 유지되어 수층 구조의 차이를 보였다(Fig. 2). 표층 염분은 6월 이후 제주도 서쪽 해역에서 27 psu 이하로 감소하는 경향을 보였으며, 이는 여름철 강수 및 담수 유입의 영향을 반영하는 것으로 판단된다. 이후 8월부터 염분이 다시 증가하여 대부분 해역에서 34 psu 이상의 값을 나타냈다(Fig. 3). 저층 염분은 서해 일부 정점을 제외하고 전반적으로 34 psu 이상

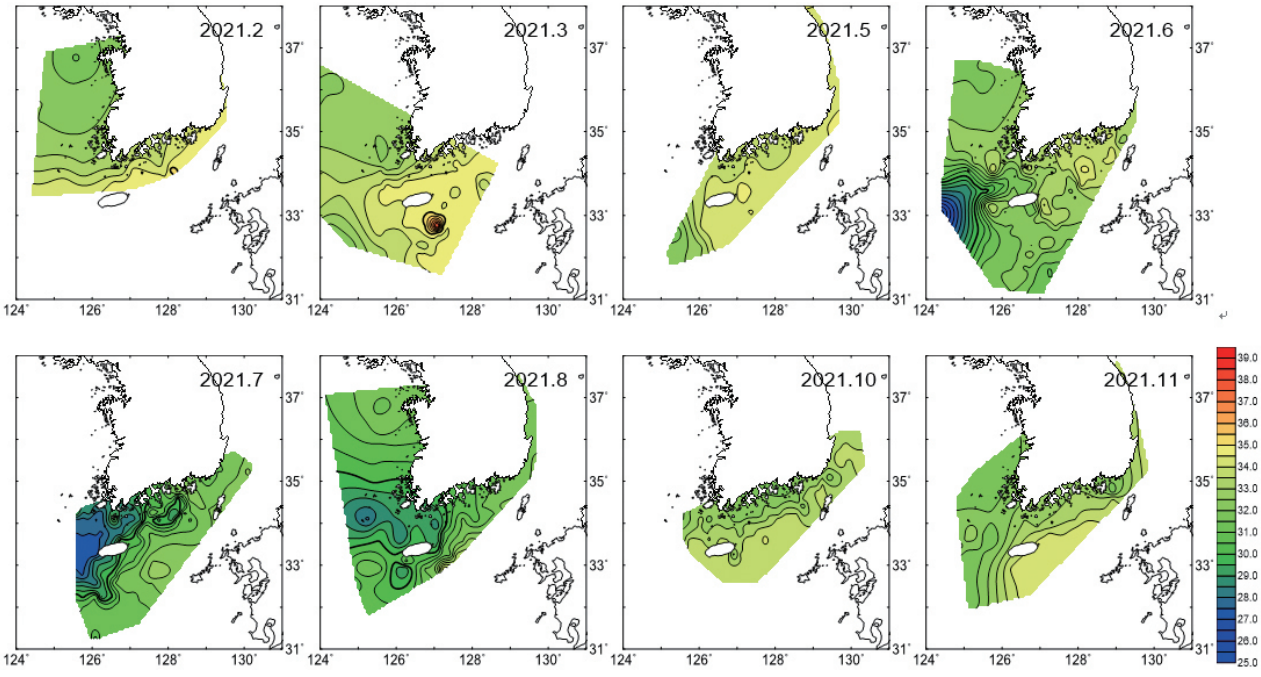

Fig. 3. Monthly distribution of surface sea salinity (psu) in the southern Korean waters in 2021.

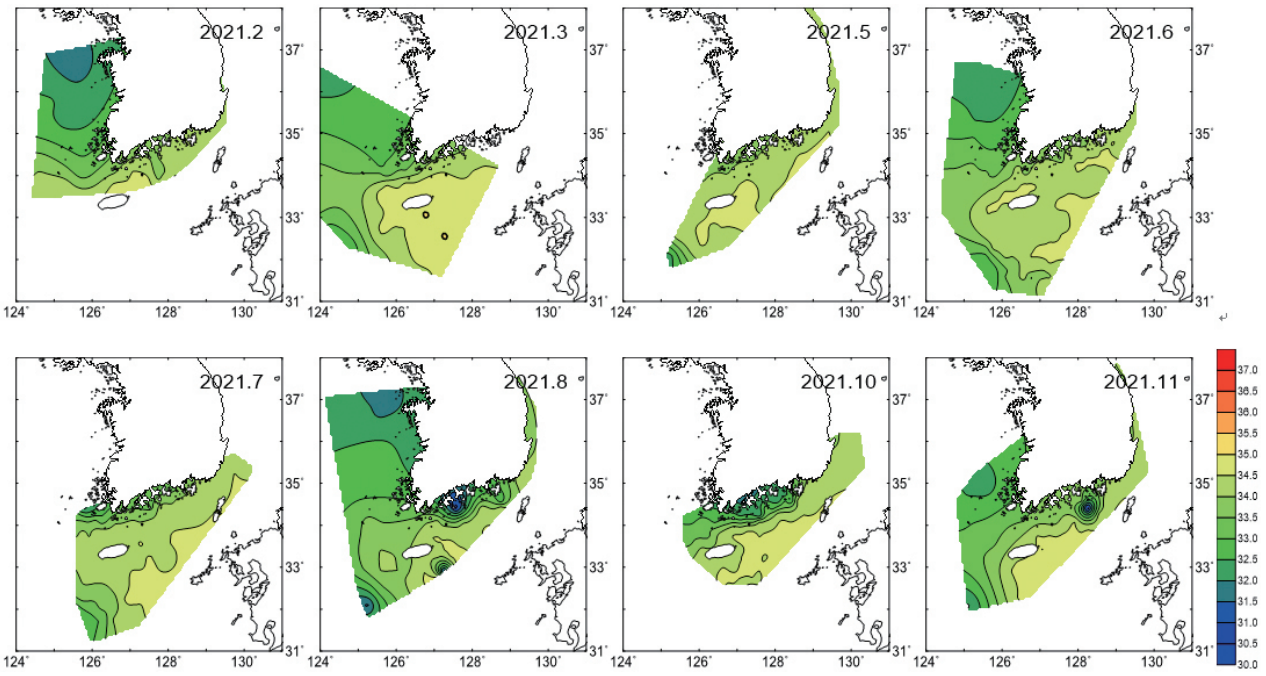

Fig. 4. Monthly distribution of bottom sea salinity (psu) in the southern Korean waters in 2021.

의 안정적인 분포를 보였다(Fig. 4).

갯가재 유생 발달단계별 분포

조사 기간 동안 월별 조사 정점 수 총계는 845개 정점으로 평균 85개 정점에 대해 조사가 이루어졌으며, 이 중 갯가재 유생이 출현한 정점 수는 139개로 평균 16.4%의 출현율을 보였다(Table 1). 채집된 갯가재 유생은 총 1,026개체였으며, 이를 여수량으로 환산한 결과는 3,442 inds./1,000 m³로 나타났다. 월별 출현량은 8월에 1,207 inds./1,000 m³로 가장 높았으며, 7월(750 inds./1,000 m³), 6월(603 inds./1,000 m³) 순으로 나타났다. 반면 4월과 9월에는 유생이 출현하지 않았다(Fig. 5). 유생 발달단계별로 보면, 3월과 5월에는 후기 단계(Zoea 6기 이상)가 주로 출현하였으며, 6월과 7월에는 비교적 초기 단계인 Zoea 3기가 관찰되었다. 10월에도 Zoea 3기가 출현하여, 계절에 따라 다양한 발달단계가 공존하는 양상을 보였다. Juvenile 단계는 3월, 10월, 11월에 각각 확인되었다(Fig. 6).

각 발달단계별 분포를 살펴보면, 초기 유생 단계인 Zoea 3기는 주로 6월과 7월, 그리고 10월에 제주도 주변 해역에서 출현하였다(Fig. 7). 이는 산란 이후 초기 유생이 제주도 인근 해역

Table 1. Sampling station number (Sm N), Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* larvae sampled station number (Sd N) and sampled station percentage in each month

Month	Sm N	Sd N	Percentage (%)
Feb.	38	1	2.6
Mar.	111	12	10.8
Apr.	37	0	0
May	45	3	6.7
Jun.	201	32	15.9
Jul.	149	31	20.8
Aug.	66	23	34.8
Sep.	14	0	0
Oct.	134	20	14.9
Nov.	50	17	34
Total	845	139	16.4

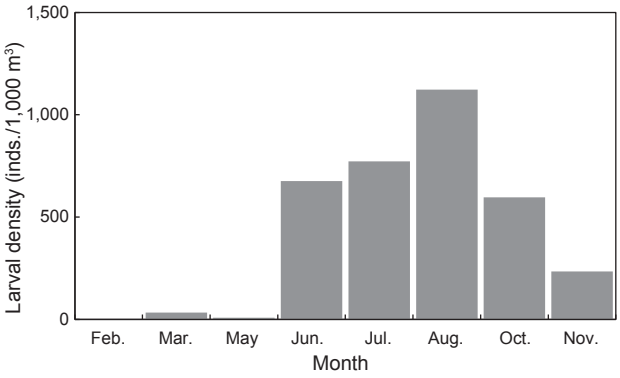

Fig. 5. Monthly total density (inds./1,000 m³) of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* larvae in the southern Korean waters in 2021.

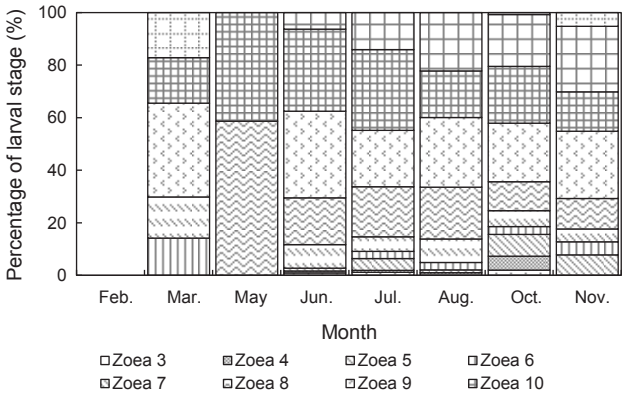

Fig. 6. Monthly composition of zoeal stages of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in the southern Korean waters in 2021.

에서 형성되고 있음을 시사한다. Zoea 4기와 Zoea 5기는 6월 이후 제주도 동쪽 및 남쪽 해역을 중심으로 분포하였으며, 이후 10월에는 제주 북쪽 해역으로 분포가 확장되는 경향을 보였다(Fig. 8, Fig. 9). 이는 유생의 성장 과정에서 해류에 의한 이동이 발생하고 있음을 보여준다. Zoea 6기와 Zoea 7기는 3월 제주도 인근 해역에서 일부 출현한 이후, 6월 이후에는 제주도 남동부 해역을 중심으로 높은 밀도를 나타냈으며, 8월과 10월에는 북서 방향으로 분포가 확산되었다(Fig. 10, Fig. 11). 후기 단계인 Zoea 8기부터 Zoea 11기까지는 여름철 제주도 남쪽 해역에서 높은 밀도를 보인 이후, 가을철에는 제주도 북쪽과 대마도 인근 해역까지 분포가 확대되는 특징을 보였다(Fig. 11, Fig. 12, Fig. 13, Fig. 14, Fig. 15). 이러한 분포 패턴은 유생의 성장과 함께 해류에 의해 북상 및 확산이 이루어지고 있음을 시사한다. Juvenile 단계는 3월 제주도 근해와 11월 대마도 인근 해역에서 출현하여, 후기 유생이 광범위한 해역으로 확산된 후 저질에 정착하는 과정을 반영하는 것으로 판단된다(Fig. 16).

갯가재 유생의 발달단계별 출현과 해양환경 요인 간의 상관관계를 분석한 결과, 대부분의 유생 단계에서 수온, 염분 및 수심과의 낮은 상관관계를 보이는 것으로 나타났다(Table 2). 다만 Zoea 8기와 저층 염분에서 음의 상관관계(r=-0.285)가 나타났으나, 전반적으로 환경요인과의 직접적인 상관성은 낮아, 유생 분포는 단순한 환경요인보다 해류에 의한 수송과 확산의 영향을 더 크게 받는 것으로 판단되었다.

고 찰

우리나라를 비롯한 중국과 일본의 연안에 서식하는 갯가재(*Oratosquilla oratoria*)는 산란기인 5월 중순과 8월 사이 2번의 산란을 하는 것으로 알려져 있으며(Hamano and Matsuura, 1984), 유생 초기인 Zoea 1기와 2기 동안은 주로 바닥에서 어미 주변에 머물다가, Zoea 3기로 발달하면서 멀리까지 이동하는 것으로 알려져 있다(Hamano and Matsuura, 1984; Ohtomi

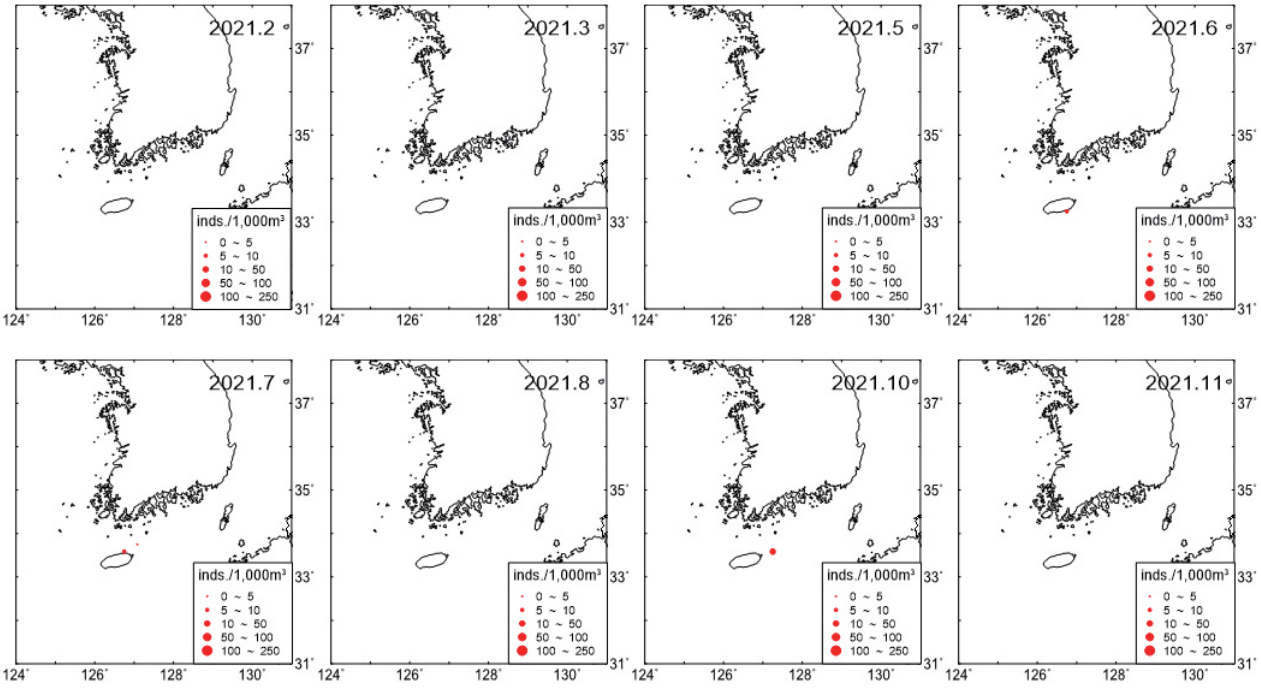

Fig. 7. Third stage zoea larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

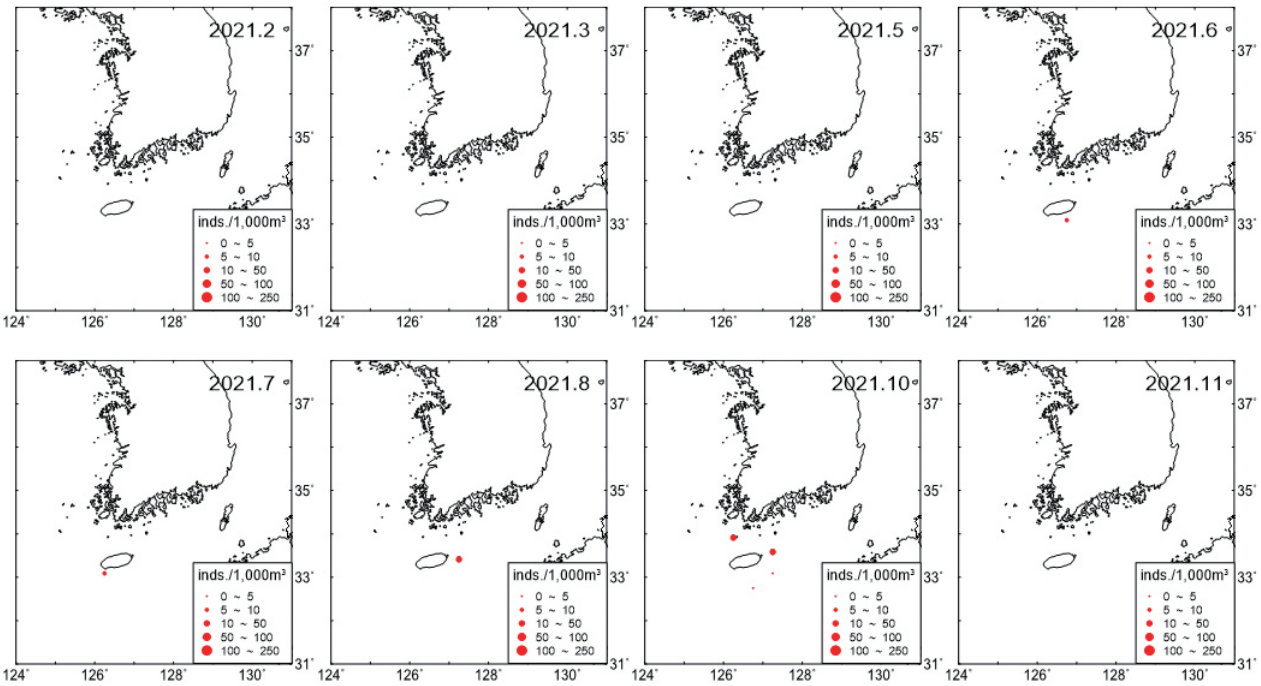

Fig. 8. Fourth zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

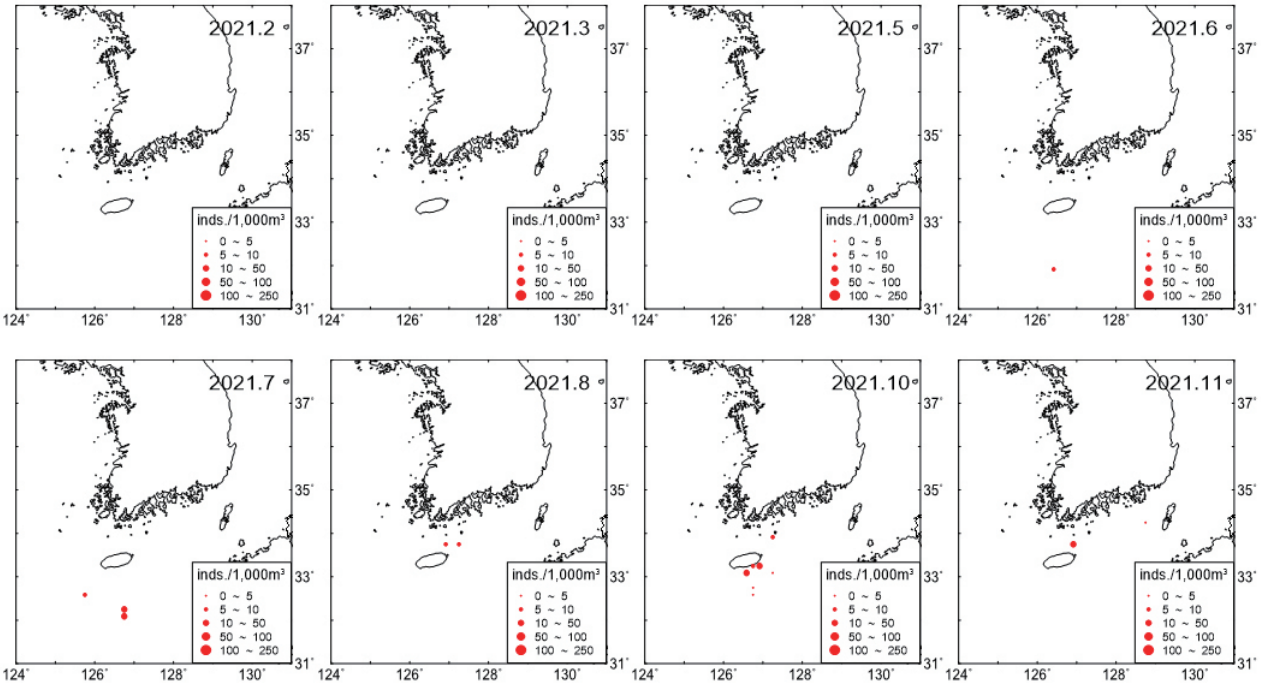

Fig. 9. Fifth zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

et al., 2006). 본 연구 결과 4월과 9월 유생이 전혀 출현하지 않은 것은 2번의 산란이 지역에 따른 차이로 초기 유생이 바닥에 머무는 동안 채집되지 않음에 의한 것으로 판단된다. 또한, 대상 해역인 남해의 갯가재 유생의 시공간 분포 분석 결과 초기 유

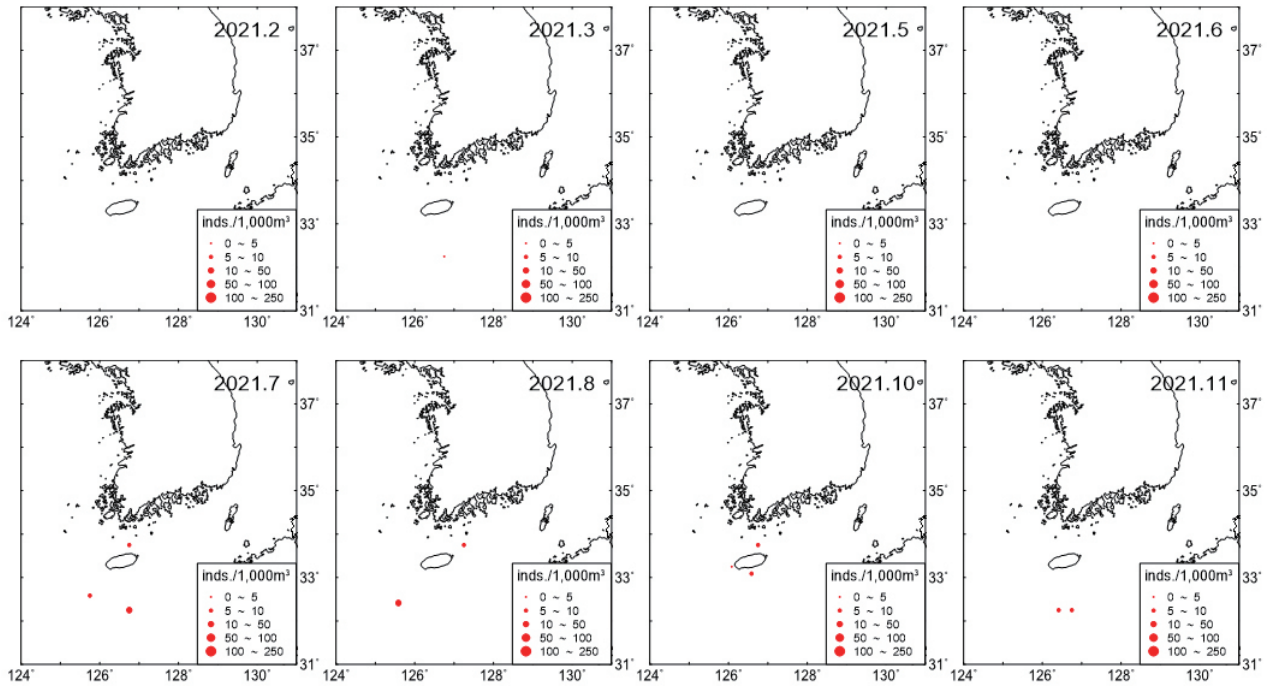

Fig. 10. Sixth zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

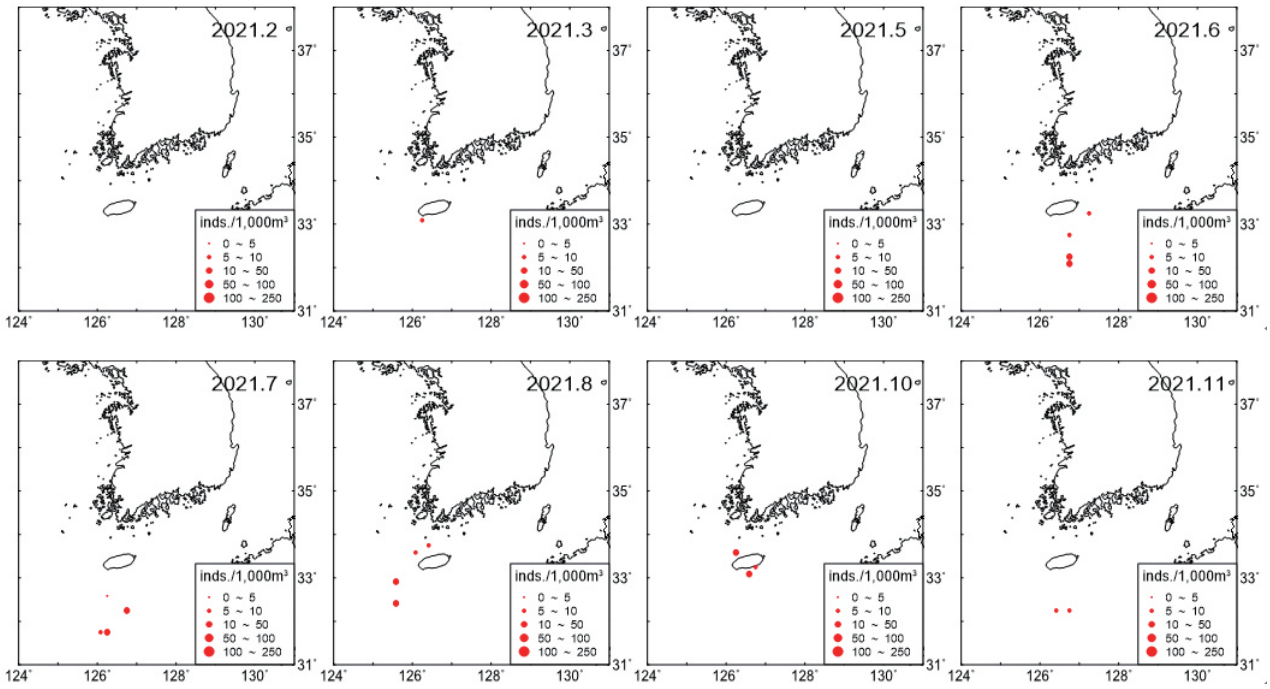

Fig. 11. Seventh zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

생단계에서 후기 유생단계로 발달하면서 출현 범위가 상대적으로 넓어지는 것으로 나타나 멀리까지 이동하는 연안과 유사한 것으로 나타났다. 또한, 초기 유생(Zoea 3기)이 제주도 주변 해역 정점에서 많이 출현한 것은 이 지역이 주요 산란장 또는 초기

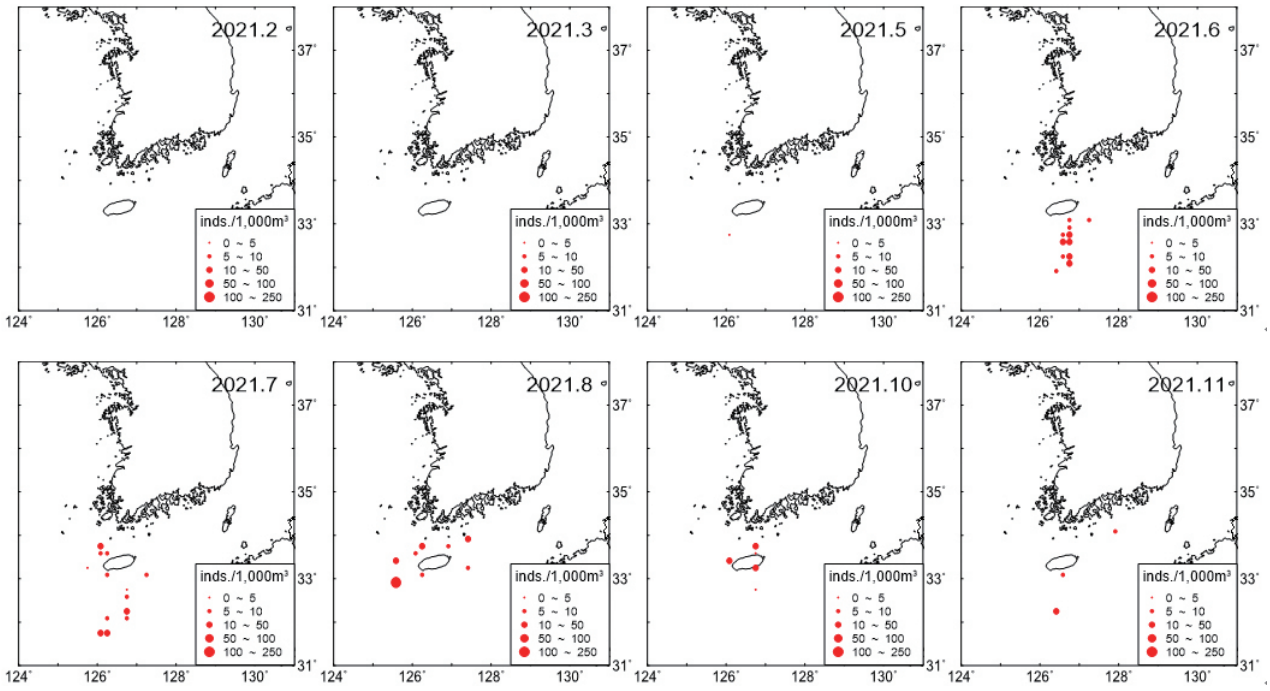

Fig. 12. Eighth zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

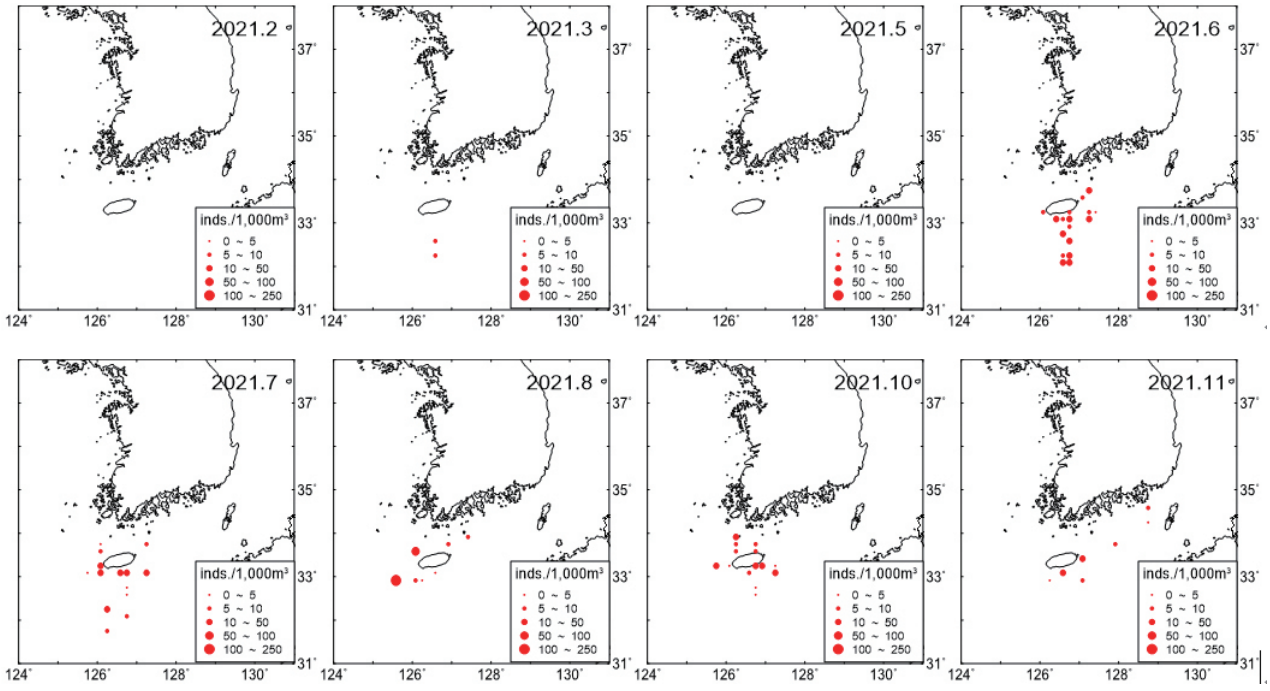

Fig. 13. Ninth zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m^3) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

발생 해역임을 추정하게 하였다. 제주도 인근 해역은 쿠로시오 지류의 영향을 받는 대표적인 난류성 환경으로, 이러한 높은 수온과 안정된 해양 조건은 초기 유생 생존에 유리한 환경을 제공하는 것으로 알려져 있다(Leis, 2007; Cowen and Sponaugle,

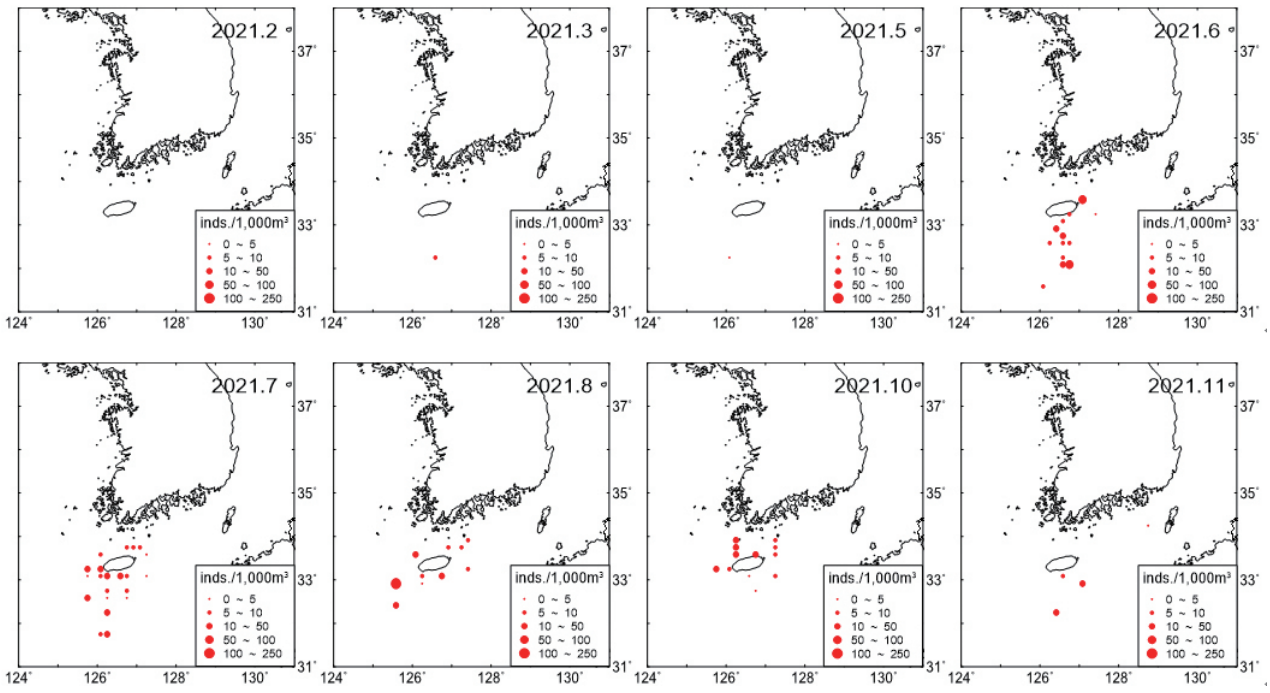

Fig. 14. Tenth zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m³) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

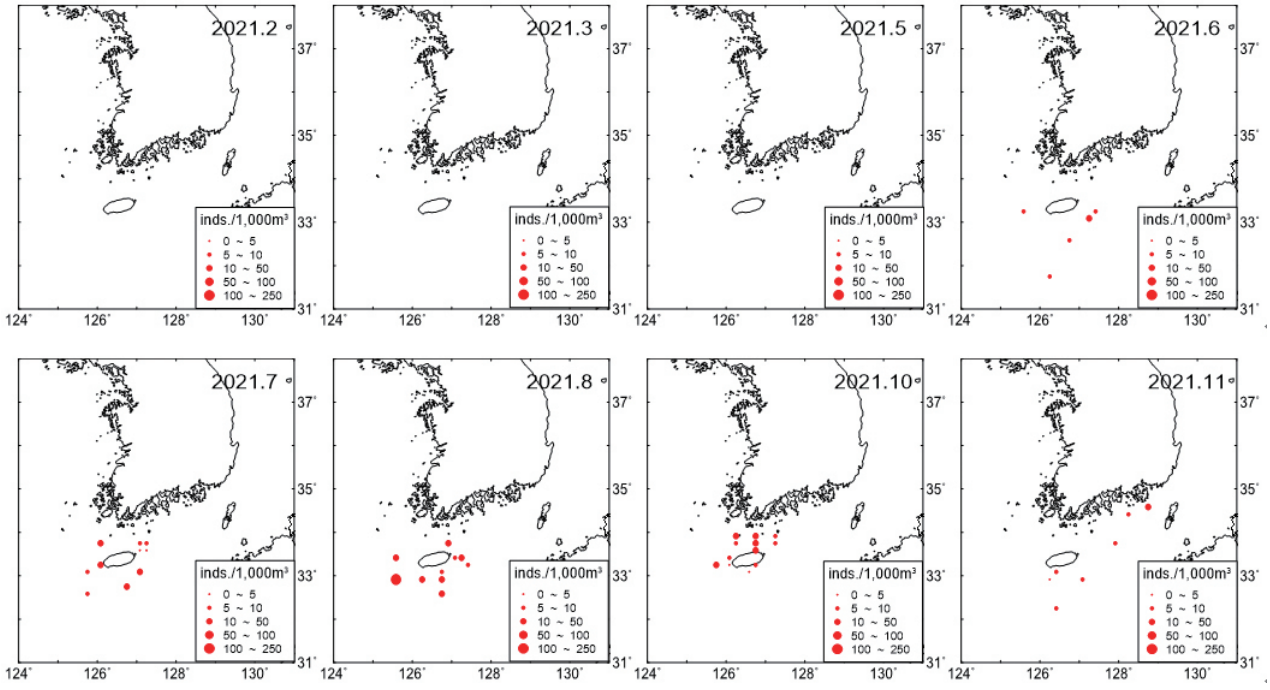

Fig. 15. Eleventh zoea stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m³) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

2009). 이를 통해, 제주 주변의 난류 유입이 갯가재 유생 초기 단계 형성에 중요한 역할을 하는 것으로 추정되었으며, 이는 기존의 연안에 서식하는 갯가재 유생의 연구결과와 일치하는 것으로 나타났다(Hamano and Nagai, 1989). 또한, 후기 유생(Zoea

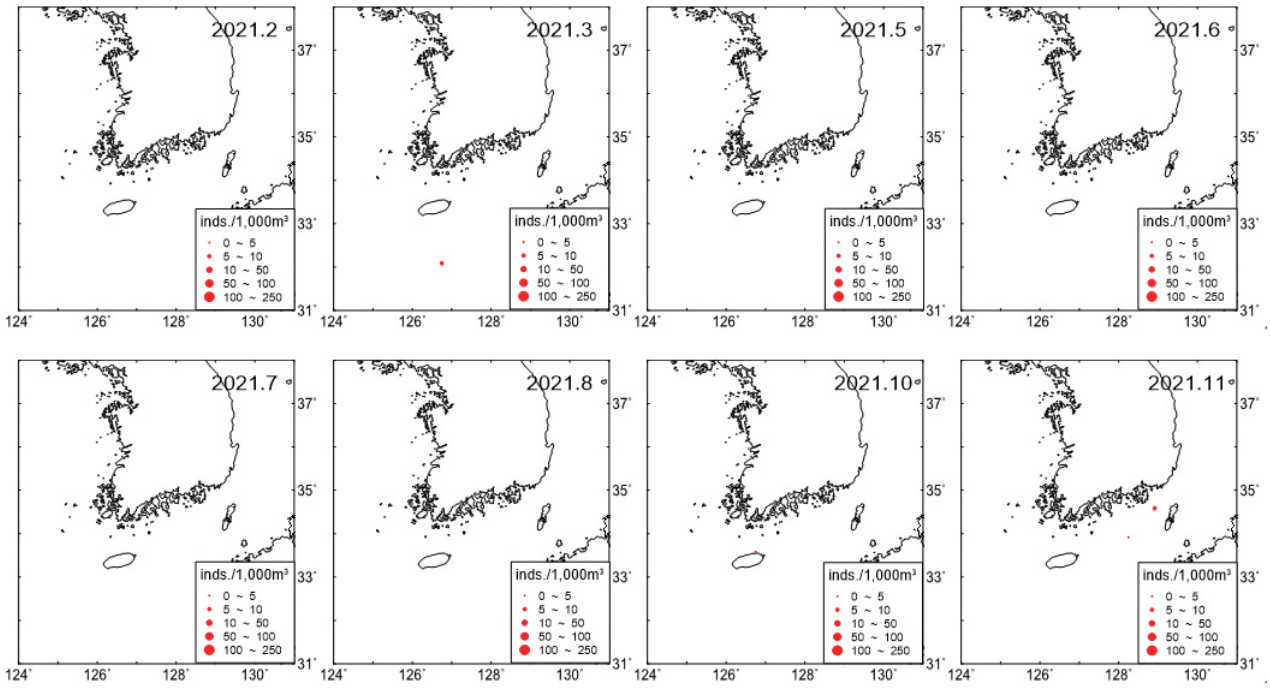

Fig. 16. First juvenile stage larvae of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* density (inds./1,000 m³) distribution in the southern Korean waters during February-November 2021.

Table 2. Pearson's correlation coefficients between larval densities and environmental factors, sea surface temperature (SST), sea surface salinity (SSS), sea bottom temperature (SBT), sea bottom salinity (SBS) and depth (D)

Larval stage	SST	SSS	SBT	SBS	D
3rd Zoea	r=0.032 p=0.707	r=-0.038 p=0.656	r=0.029 p=0.732	r=-0.068 p=0.427	r=-0.096 p=0.262
4th Zoea	r=0.080 p=0.353	r=0.033 p=0.701	r=0.062 p=0.473	r=-0.074 p=0.391	r=0.078 p=0.362
5th Zoea	r=0.083 p=0.334	r=0.033 p=0.702	r=0.116 p=0.174	r=-0.043 p=0.620	r=-0.141 p=0.099
6th Zoea	r=0.028 p=0.745	r=0.079 p=0.355	r=0.185 p=0.029	r=0.085 p=0.324	r=0.040 p=0.640
7th Zoea	r=0.028 p=0.745	r=-0.037 p=0.670	r=-0.095 p=0.265	r=-0.134 p=0.117	r=-0.021 p=0.807
8th Zoea	r=0.234 p=0.006	r=-0.255 p=0.003	r=-0.094 p=0.275	r=-0.285 p=0.001	r=-0.074 p=0.390
9th Zoea	r=0.036 p=0.676	r=-0.059 p=0.492	r=0.144 p=0.092	r=-0.063 p=0.466	r=0.045 p=0.604
10th Zoea	r=0.250 p= 0.003	r=-0.260 p=0.002	r=0.016 p=0.855	r=-0.192 p=0.024	r=0.026 p=0.765
11th Zoea	r=0.219 p=0.010	r=-0.051 p=0.549	r=0.065 p=0.451	r=-0.095 p=0.269	r=0.005 P=0.954
1st juvenile	r=-0.120 p=0.161	r=0.173 p=0.043	r=0.073 p=0.397	r=0.128 p=0.135	r=-0.050 p=0.557

6기와 Zoea 7기)의 3월 출현은 전년도 9월에 산란된 유생 중 성장이 늦은 개체들이 월동 후 관찰된 것으로 추측되어진다.

갯가재 유생 발달이 진행됨에 따라 분포가 제주도 남쪽에서 북쪽 및 대마도 주변 해역으로 확산되는 양상이 뚜렷하게 나타났다. 특히 후기 유생(Zoea 8–11기)과 juvenile 단계에서 제주 주변으로부터 북상하여 넓은 해역에서 출현한 것은 남해 연안류 및 쿠로시오 분지류의 영향을 받아 유생이 장거리 수송되었을 것으로 유추되어진다. 이러한 동중국해에 서식하는 갯가재 유생의 분포 패턴은 단순한 확산이 아니라, 해류에 의해 구조화된 방향성 있는 수송(advection-driven transport)이 작용하고 있음을 보여준다. 이러한 해류 기반 유생 수송은 어류 및 갑각류에서 널리 보고된 현상으로, 개체군 연결성 형성의 핵심 기작으로 알려져 있다(Cowen et al., 2000; Shanks, 2009). 반면, 환경요인과의 상관관계 분석에서는 대부분의 유생 단계에서 수온, 염분 및 수심과의 상관성이 낮게 나타났다. 이는 유생 분포가 국지적인 환경조건보다 물리적 수송 과정의 영향을 더 크게 받는 것으로 유추되었으며, 다만 Zoea 8기에서 저층 염분과 음의 상관관계가 확인된 것은 특정 발달단계에서 서식 환경이 부분적으로 영향을 미칠 가능성을 보여주었다. 이러한 결과는 유생 분포가 환경 선택(environmental selection)보다는 물리적 수송(physical transport)에 의해 주로 결정된다는 기존 유생 분포연구와도 일치하였다(Pineda et al., 2007; Shanks, 2009). 또한 본 연구에서 확인된 계절별 출현 패턴은 5월 중순부터 8월까지 산

란이 이루어진다는 기존 연구(Senta et al., 1969; Hamano and Matsuura, 1984)와 잘 부합하며, 여름철에 유생 밀도가 증가하는 경향을 명확하게 보여주었다. 이는 수온 상승과 함께 산란 및 유생 생존율이 증가하는 전형적인 온대 해양 생물의 생활사 특성과 유사하였다.

한편, 본 연구에서 관찰된 갯가재 유생 분포의 공간적 차이는 단순한 물리적 수송 과정뿐 아니라 개체군의 유전적 구조와도 관련이 있을 가능성이 매우 높았다. 최근 연구에 따르면, 한국, 중국 및 일본 해역에 서식하는 갯가재는 동일 종 내에서도 북부 계통과 남부 계통으로 구분되는 유전적 이질성이 존재하는 것으로 보고되었다(Cheng and Sha, 2017; Hwang et al., 2022). 특히 황해 연안에서는 북부 계통의 비율이 높은 반면, 남해로 갈수록 남부 계통이 우세해지는 경향을 나타내었다. 우리나라 남해안에서도 여수와 거제 같이 지리적으로 인접한 해역의 갯가재 간에도 해류 및 수온 구조에 따라 서로 다른 유전적 계통이 나타나는 것으로 보고되었다(Hwang et al., 2022). 이는 해류와 해양환경의 미세한 차이가 유생의 이동 경로와 정착 성공률에 영향을 미치며, 장기적으로 개체군의 유전적 구조를 형성하는 데 기여할 수 있음을 나타내는 것으로 여겨질 수 있다. 특히 본 연구에서 확인된 갯가재 유생의 제주도 중심 발생 이후 북상 확산 패턴은 단일 개체군의 단순 확산이라기보다, 서로 다른 유전적 계통이 혼재하거나 선택적으로 수송되는 과정일 가능성도 고려할 수 있었다. 즉, 특정 해류 경로를 따라 이동하는 유생 집단이 서로 다른 유전적 특성을 가질 수 있으며, 이는 지역 간 개체군 연결성(population connectivity)을 비균질적으로 형성할 수 있다. 이러한 현상은 형태적으로 구분되지 않지만 유전적으로 구분되는 숨은 계통(cryptic lineage)의 존재 가능성을 나타내는 것이라 할 수 있다. 이는 동일 종 내에서도 해류 경로에 따라 분리된 개체군 구조가 형성될 수 있음을 의미하는 것으로 이와 같은 해류 경로에 의한 개체군 구조의 분리는 일반 해양생물이 해양환경에 의해 유전적 차이(seascape genetics)를 보인다고 보고된 바 있다(Selkoe et al., 2016). 하지만, 명확한 유전적 구조의 형성과정 이해를 위해서는 갯가재 유생의 분포와 확산의 물리적 과정과 유전적 구조를 통합적으로 고려하는 접근이 필요하며, 향후 연구에서는 유생 단계에서의 유전적 분석(mtDNA, SNP 등)을 병행하고, 해류 기반 입자 추적 모델(particle tracking model)과 결합함으로써 개체군 연결성과 분산 경로를 정량적으로 규명할 필요가 있다고 여겨진다.

사 사

이 논문은 2024학년도 국립부경대학교 산학협력단의 지원을 받아 수행된 입니다(202418920001). 또한 본 연구는 국립수산과학원 2026년도 수산시험연구사업 중 고래류 평가 및 관리 연구(R2026004)의 지원을 받아 수행되었습니다. 조사에 참여한 모든 연구원께 감사합니다.

References

Cheng J and Sha ZI. 2017. Cryptic diversity in the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea: Squillidae): allopatric diversification, secondary contact and hybridization. Sci Rep 7, 1972. https://doi.org/10.1038/s41598-017-02059-7.

Cowen RK and Sponaugle S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. Annu Rev Mar Sci 1, 443-466. https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163757.

Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB and Olson DB. 2000. Connectivity of marine populations: Open or closed?. Science 287, 857-859. https://doi.org/10.1126/science.287.5454.85.

Hamano T and Matsuura S. 1984. Egg laying and egg mass nursing behaviour in the Japanese mantis shrimp. Bull Jap Soc Sci Fish 50, 1969-1973. https://doi.org/10.2331/suisan.50.1969.

Hamano T and Matsuura S. 1987. Egg size, duration of incubation, and larval development of the Japanese mantis shrimp in the laboratory. Nippon Suisan Gakkaishi 53, 23-39. https://doi.org/10.2331/suisan.53.23.

Hamano T and Nagai Y. 1989. Burrows and larvae of *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Stomatopoda, Crustacea) and information on its population dynamics in Ishikari Bay. Suisanzoshoku 37, 157-161. https://doi.org/10.11233/aquaculturesci1953.37.157.

Hwang H, Jung J, Cheng J, Sha ZI and Jung J. 2022. Cryptic diversity and population genetic structure of the mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in South Korea. Genes Genom 44, 1343-1352. https://doi.org/10.1007/s13258-022-01303-3.

Kawamura Y, Hamano T and Kagawa T. 1997. Distribution of larvae and juveniles of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Stomatopoda) in the Sea of Hiuchi-Nada, Japan. Crustac Res 26, 75-82. https://doi.org/10.18353/crustacea.26.0_75.

Kim SE, Kim HJ, Bae HJ, Kim HG and Oh CW. 2017. Growth and reproduction of the Japanese mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria* (De Haan 1844) in the coastal area of Tongyeong, Korea. Ocean Sci J 52, 257-265. https://doi.org/10.1007/s12601-017-0027-2.

Kodama K, Oyama M, Lee J, Akaba Y, Tajima Y, Shimizu T, Shiraishi H and Horiguchi T. 2009. Interannual variation in quantitative relationships among egg production and densities of larvae and juveniles of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay, Japan. Fish Sci 75, 875-886. https://doi.org/10.1007/s12562-009-0104-2.

Leis JM. 2007. Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae: Behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. Mar Ecol Prog Ser 347, 185-193. https://doi.org/10.3354/meps06977.

Ohtomi J, Furota T and Kawazoe H. 2006. Change in spatial distribution with development for larval Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Stomatopoda,Squillidae) in Tokyo Bay, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi 72, 382-389. https://doi.org/10.2331/suisan.72.382.

Pineda J, Hare JA and Sponaugle S. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. Oceanography 20, 22-39.

Selkoe KA, D'Aloia CC, Crandall ED, Iacchei M, Liggins L, Puritz JB, Heyden S and Toonen RJ. 2016. A decade of seascape genetics: Contributions to basic and applied marine connectivity. Mar Ecol Prog Ser 554, 1-19. https://doi.org/10.3354/meps11792.

Senta T, Shimizu A and Harada T. 1969. Seasonal changes in ovary of *Squilla oratoria* de Haan in the Seto Inland Sea. Bull Okayama Prefect Fish Exp Stat 43, 20-29.

Shanks AL. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. Biol Bull 216, 373-385. https://doi.org/10.1086/BBLv216n3p373.

Yeon IJ and Park WG. 2011. Development and distribution of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* larvae in the northwestern water off Incheon. J Fish Mar Sci Educ 23, 763-771.