

북서태평양 살오징어(*Todarodes pacificus*) 겨울계군의 크기에 따른 사망률 추정

이다민 · 고성길 · 정석근*

제주대학교 해양생명과학과

Estimation of Size-Specific Mortality of Common Squid *Todarodes pacificus* Winter Cohort in the Western North Pacific

Damin Lee, Seonggil Go and Sukgeun Jung*

Department of Marine Life Science, Jeju National University, Jeju 63243, Republic of Korea

We have proposed a method for estimating the size-dependent mortality (M) of short-lived semelparous cephalopod species. To estimate the size-dependent mortality of a winter cohort of the common squid *Todarodes pacificus*, a commercially important cephalopod species in the North Pacific, we used the data and results of previous studies. On the basis of the bigger-is-better the steady-state hypothesis, we derived a theoretical mortality curve by assuming M as an inverse function of mantle length (ML). The derived constant for size-specific instantaneous mortality (q), assuming an embryonic survival rate of 86.6%, was 0.413 day⁻¹ mm in ML. Estimates of life-stage-specific M ranged from 0.0280 to 0.435 day⁻¹ for paralarvae, 0.00278 to 0.0269 day⁻¹ for juveniles, 0.00197 to 0.00275 day⁻¹ for pre-spawning adults, and 0.0913 to 0.0920 day⁻¹ for post-spawning adults. Sensitivity analyses showed that the derived size-dependent M did not significantly change with varying embryonic survival rates, from 48%, the lowest reported value, to 100%. Additionally, comparison of the length frequencies derived from our simulations with those derived from catch data did not show a significant difference, suggesting that our approach and procedures are reliable for stock assessment and management of the common squid.

Keywords: *Todarodes pacificus*, Common squid, Semelparity, Growth, Mortality

서론

수산 생물 자연 사망률은 어업 자원 평가와 관리에 크게 영향을 주지만 추정하기 어려운 요인으로 알려져 있다(Lee et al., 2011; Hamel et al., 2023). 어류와 두족류를 포함한 수산 생물 자연사망률은 대부분 어획이 되는 성체를 대상으로 하며 일정한 상수로 나타내고 있다(Beverton and Holt, 1957; Osako and Murata, 1983; Pauly, 1985; Mohamed, 1996; Hendrickson and Hart, 2006; Wang et al., 2017; Arkhipkin et al., 2021; Okamoto et al., 2022). 그러나 종과 생활사 단계에 따라 개체 크기가 커질수록 잠재적 포식자 수가 줄어들기 때문에 성장함에 따라 자연 사망은 줄어드는 경향이 있다(bigger-is-better hypothesis; Anderson, 1988; Miller et al., 1988). 어류와 두족류

초기 생활사 동안 유달리 높은 자연 사망률은 어류 가입과 어획 풍흉을 결정짓는 요인이지만(Sakurai et al., 2000; Jung et al., 2008), 그동안 수산자원 평가와 관리에서 제대로 반영되지 않았다. 기존 수산 자원 평가와 관리에서 어류 연령과 크기에 상관없이 자연 사망률이 일정하다고 가정하는 것이 일반적이었으나 불확실성이 높다는 문제가 있었다(Maunders and Piner, 2015; Lorenzen, 2022). 최근에는 수산 자원 평가, 관리에서 자연 사망률의 중요성이 강조되고 있으며, 불확실한 자연 사망률을 보완하기 위해 수산 생물 생활사나 크기에 따라 자연 사망률을 추정하는 연구가 진행되고 있다(Caddy, 1996; Jung et al., 2008; Jung et al., 2009; Lorenzen, 2022). Caddy (1996)는 수명이 짧은 무척추동물에 대상으로 알부터 수명까지, 나이에 따른 자연 사망률을 추정하였다. 멸치(*Engraulis japonicus*), 대구

*Corresponding author: Tel: +82. 64. 754. 3424 Fax: +82. 64.756. 3493

E-mail address: sukgeun.jung@gmail.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.2024.0069>

Korean J Fish Aquat Sci 57(1), 69-78, February 2024

Received 20 October 2023; Revised 5 December 2023; Accepted 12 January 2024

저자 직위: 이다민(대학원생), 고성길(대학원생), 정석근(교수)

(*Gadus macrocephalus*)와 고등어(*Scomber japonicus*)를 대상으로 개체군이 장기적으로 유지가 된다는 가정(steady-state hypothesis assuming the long-term equilibrium status)을 기반으로 하여 크기에 따른 자연 사망률을 추정하였다(Jung et al., 2008, 2009; Go and Jung, 2023). Jung et al. (2008)은 수명이 짧은 태평양 멸치(*E. japonicus*)로 일별 개체군 역학 모델을 구축하여 몸 크기의 반비례하는 자연 사망률을 추정하였다. 또한, Jung et al. (2009)은 대구(*G. macrocephalus*)로 연별 개체군 역학 모델을 구축하여 자연 사망률 곡선을 도출하였다. Go and Jung (2023)은 이와 비슷한 접근 방법으로 고등어의 사망률을 추정하였지만, 장기적으로 인간의 어획 활동이 지속될 것으로 보아 자연 사망만이 아닌 어획 사망까지 고려하여 연별 개체군 역학 모형을 구축하여 추정하였다. 이와 같이 수산 자원의 생활사, 크기에 따라 자연 사망률을 추정하는 연구는 대부분 어류를 대상으로 진행되어 왔다. 그에 반해, 두족류는 해양 환경 변화에 민감하고, 산란하고 죽는 생활사(semelparous life cycle)를 갖기 때문에 자연 사망률 추정이 어려워, 어류와 비교해 두족류 자연 사망률 추정 연구가 부족하다.

이러한 어려움에도 두족류의 자연 사망률 추정 연구가 진행되었으나, 선행 연구 대부분 어획 되는 성체를 대상으로 자연 사망률을 추정하였고 산란 후 일어나는 자연 사망을 반영하지 못하였다(Osako and Murata, 1983; Pauly, 1985; Caddy, 1996; Mohamed, 1996; Okamoto et al., 2022). Hendrickson and Hart (2006)는 일렉소징어(*Illex illecebrosus*) 겨울계군으로 산란 후 자연 사망을 추정하였으며, 산란 전 순간자연사망계수와 산란 후 순간자연사망계수로 나누어, 산란 후 사망하는 생활사(semelparous life cycle)에 맞는 자연 사망률을 추정하는 바가 있다. 일렉소징어는 최대 수명이 1년으로, 살오징어 생활사, 산란 특성이 유사하다고 알려져 있어 살오징어 연구에 널리 활용되고 있다(Hatanaka et al., 1985; O'dor et al., 1986; Sakurai et al., 2013; Kim et al., 2015).

살오징어(*Todarodes pacificus*)는 북서태평양에 널리 분포하는 두족류(cephalopod)로 산란이 집중되는 계절에 따라 여름, 가을, 겨울 3개의 계군으로 나뉘며, 겨울 계군 자원량이 현재까지 가장 많은 것으로 알려져 있다(Kim and Kang, 1995; Kawabata et al., 2006; Kim et al., 2012). 살오징어는 1년생으로, 해양 환경 변화에 취약한 유생 시기에 높은 자연 사망률과 산란 후에 즉시 사망하여 높은 자연 사망률을 갖는다(Okutani, 1983; Puneeta et al., 2015; Yamamoto et al., 2019). 살오징어 산란장은 동중국해, 동해 남부, 일본 남부 근처 대륙붕과 대륙사면(100–500 m) 상층부 밀도약층(pycnocline) 부근 수온 15–23°C 범위에서 형성된다(Sakurai et al., 2013). 산란 된 알은 수온 범위 18.5–23°C에서 4–6일 후에 부화하여(Bower and Sakurai, 1996; Sakurai et al., 2013), 부화 직후 유생 평균 외투장은 0.95 mm ML (mantle length, ML)으로 보고 되어 있다(Watanabe et al., 1996). 이후, 약 15 mm ML로 도달하면 치어(juvenile)

가 되어 유영 능력을 가지게 된다(Shigeno et al., 2001). 치어와 성어는 동해와 홋카이도 주변 해역에 형성된 섭이장(feeding ground)에서 활발한 먹이 활동을 하며, 부화 후 약 7–8개월이 되면 약 200 mm ML로 성장하여, 산란장으로 남하 회유를 시작한다(Okutani, 1983).

살오징어는 한국과 일본 주요 수산 생물 중 하나로, 한국에서 살오징어 어획량은 90년대에 급격히 증가하여 1993년 이후에는 20만톤 내외를 기록하였으나, 2003년부터 점차 감소하기 시작하였고 2015년부터는 급격히 감소하여 현재까지 10만톤 이하의 어획량을 보이고 있다(KOSIS, 2023). 한국에서는 살오징어 어획량 감소로, 2007년부터 근해채낚기, 동해구트룰, 대형트룰, 대형선망 주요 4개 어업에 대해 총허용어획량제도(total allowable catch, TAC)를 시행하고 있으며(Jo et al., 2019), 2021년부터 어획 금지 크기를 150 mm ML로 설정하여 자원관리를 하고 있다(MOF, 2021).

이와 같이 한국은 살오징어 자원을 관리하기 위해 노력 중이지만, 살오징어자원 평가와 관리에서 주요 요인 중 하나인 자연 사망률 추정 연구가 전혀 이루어지지 않았다. 살오징어 어획을 활발하게 하는 일본에서도 살오징어 연구가 진행되어 왔지만, 자연 사망에 대한 연구는 대부분 자연사망계수를 단일 상수 값으로 가정하여 추정해왔거나, 어획되는 성체를 대상으로 추정하여 사용하였다(Nishijima et al., 2021; Okamoto et al., 2022). 이와 같이 단일 상수로 나타낸 자연사망계수는 생활사별 달라지는 살오징어 자연 사망률을 설명할 수 없으며, 어획되는 성체로 추정된 자연사망계수에는 산란 후 일어나는 자연 사망이 반영되지 않았다(Osako and Murata, 1983; O'dor, 1998; Okamoto et al., 2022).

따라서, 이 연구에서는 살오징어를 대상으로 장기적 평형 상태를 가정하여, 알부터 사망까지 전 생활사 동안의 순간자연사망계수를 추정하는 방법을 제안하고자 한다. 살오징어 생활사를 Jung et al. (2008)의 방법으로 1) 외투장 크기에 따라 순간 자연사망률이 줄어드는 알부터 산란 전까지와 2) 산란이 끝난 다음부터 최대 수명까지로 나눈 다음, 개체군 역학 모형을 구축하여 전 생활사에 대한 순간자연사망계수를 추정하였다. 이 접근 방법은 살오징어 크기에 따른 자연 사망 계수를 생물학적 특성(semelparity)을 고려하여 추정하였기에, 살오징어 자원관리와 평가의 불확실성을 줄일 수 있는 생물학적 기준점이 될 것이라 판단된다.

재료 및 방법

가정

개체군의 장기적 평형 상태를 가정한 평형 상태 가설(steady-state hypothesis assuming the long-term equilibrium status)을 기반으로 살오징어 알에서 사망까지 전 생활사 동안 몸 크기에 따른 순간자연사망계수를 추정하기 위해 살오징어를 대상으로

했던 선행 연구를 바탕으로 다음과 같이 가정하였다.

- 1) 살오징어 수명은 1년이다(Roper et al., 1984; Sakurai et al., 2013).
- 2) 살오징어 순간자연사망계수는 외투장에 반비례한다(Jung et al., 2008).
- 3) 일급군(cohort)은 3월 15일에 부화한다(Kim et al., 1997).
- 4) 살오징어 암컷은 생애 1회 200,000개의 알을 산란한다(Bower and Sakurai, 1996; Puneeta et al., 2015).
- 5) 배아 생존율(S_b)은 수온 14.7–21.3°C에서 86.6%이다(Sakurai et al., 1996).
- 6) 암컷과 수컷 비율은 1:1이다(Choi and Kwon, 2011; Ning et al., 2020).
- 7) 암컷 성숙외투장은 210 mm ML이다(Kim et al., 1997).
- 8) 살오징어 성장과 사망은 성별에 따라 다르지 않으며, 장기적으로 변하지 않는다.
- 9) 살오징어 개체군과 연령 구조는 인간이 어획하는 상태에서도 장기적 평형 상태를 유지하며, 최종적으로 암컷과 수컷 1마리씩 총 2마리가 암컷 성숙외투장에 도달하여 산란 후 일정한 사망률로 죽는다.

성장

살오징어 성장은 북서태평양에서 보고한 기존 연구 결과를 이용하여 유생과 치어·성어 단계에서 성장을 각각 일별 성장분으로 도출하여 평가하였다(Mori, 2006; Sugawara et al., 2013). 유생 단계는 부화 직후 0.95 mm ML 부터 15 mm ML까지(Watanabe et al., 1996; Shigeno et al., 2001), 치어 단계는 15 mm ML (Shigeno et al., 2001)부터 살오징어의 어획금지체장(L_c) 150 mm ML (MOF, 2021)까지로 가정하였다. 암컷 성숙외투장은 가정 7)에 따라 210 mm ML이며, 모의실험 마지막 날인 365일에 외투장은 L_{365} 이다. 일별 성장분은 각 성장식을 미분하여 도출하였고, 일별 살오징어 외투장 성장은 아래 식으로 평가하였다.

$$L_{t+1} = L_t + \frac{dL_t}{dt}, L_0 = 0.95 \text{ mm ML} \dots\dots\dots (1)$$

L_t 는 t 날짜의 살오징어의 외투장이며, L_0 는 기존 실내 실험 연구에서 보고한 부화 직후 평균 외투장(0.95 mm ML)을 적용하였다(Watanabe et al., 1996).

사망

순간자연사망계수

살오징어 생물학적 특성을 반영하기 위해 순간자연사망계수를 산란 전 순간자연사망과 산란 후 순간자연사망으로 나누어 순간자연사망계수를 추정하였다.

산란 전 순간자연사망계수($M_{ns,t}$)는 가정 2)에 따라 Jung et al. (2008)이 보고한 아래 식으로 가정하였다.

$$M_{ns,t} = qL_t^{-1} \dots\dots\dots (2)$$

는 날짜(1–365 day), q 는 크기에 따른 산란 전 순간자연사망계수($M_{ns,t}$)의 매개변수(mm day⁻¹)를 나타낸다. q 는 모의실험을 통해 추정하였다.

산란 후 자연 사망은 Hendrickson and Hart (2006)의 추정치를 이용하였다. Hendrickson and Hart (2006)는 산란 전 순간자연사망계수(M_{ns})가 0.01, 0.06, 0.14 (week⁻¹)일 때, 산란 후 순간자연사망계수(M_{sp})를 0.63, 0.55, 0.42 (week⁻¹)로 각각 추정하였다. 이를 적용하기 위해 먼저, 살오징어의 산란 전 순간자연사망계수(M_{ns})를 Pauly (1985) 식(3)으로 계산하였다. 식(3)으로 계산한 결과와 Hendrickson and Hart (2006) 추정치를 이용하여, 살오징어 산란 후 순간자연사망계수(M_{sp})를 채택하였다.

$$\log(M) = -0.2107 - 0.0824 \log(L_\infty) + 0.6757 \log(K) + 0.4627 \log(T) \dots\dots\dots (3)$$

L_∞ 는 살오징어 이론적 최대 외투장(cm ML), W_∞ 는 이론적 최대 무게(g), K 는 성장계수(year⁻¹), T 는 최적 수온(°C)이다. 살오징어 성장 매개변수(L_∞ , W_∞ , K)는 Jarre et al. (1991), 최적 수온(T)은 Choi and Kwon (2011)에서 보고한 값을 사용하였다.

순간자연사망계수(M_t)는 암컷 성숙외투장(L_{50})에 따라 아래와 같이 계산하였다.

$$M_t = \begin{cases} M_{ns,t} & \text{if } L_t < L_{50} \\ M_{ns,t} + M_{sp} & \text{if } L_t \geq L_{50} \end{cases} \dots\dots\dots (4)$$

가정 7)에 따라 암컷 성숙외투장(L_{50})은 210 mm ML로, 이때의 일 수는 t_{50} 이다.

순간어획사망계수

가정 9)에 따라 장기적으로 어획 활동이 지속될 것으로 보아 어획 사망도 같이 고려하였다. Okamoto et al. (2022)에서 2001–2020년 한국과 일본의 순간어획사망계수(F) 평균 0.003 (day⁻¹)을 사용하여 아래 식과 같이 나타내었다.

$$F = \begin{cases} 0 & \text{if } L_t \leq L_c \\ 0.003 & \text{if } L_t > L_c \end{cases} \dots\dots\dots (5)$$

L_c 는 어획금지체장 150 mm ML (MOF, 2021)이다.

순간전사망계수

순간전사망계수(Z_t)는 순간자연사망계수(M_t)와 순간어획사망계수(F)를 더하여 아래와 같이 계산하였다.

$$Z_t = M_t + F = \begin{cases} M_{ns,t} & \text{if } L_t \leq L_c \\ M_{ns,t} + F & \text{if } L_c < L_t < L_{50} \\ M_{ns,t} + M_{sp} + F & \text{if } L_t \geq L_{50} \end{cases} \dots\dots\dots (6)$$

모의 실험

크기에 따른 산란 전 순간자연사망계수($M_{ns,t}$)의 매개변수 q (mm day^{-1})를 추정하기 위해, 날짜 t 에서 살오징어 개체수(N_t)를 아래와 같은 식으로 계산하였다.

$$N_t = N_0 \exp(-\sum_{d=1}^t Z_d), N_0 = E * S_b \dots\dots\dots (7)$$

N_0 는 초기 개체 수, E 는 살오징어가 산란한 알 수, S_b 는 배아 생존율이다. 가정 4), 5)를 따라 살오징어가 산란한 알 수(E)는 200,000개, 배아 생존율(S_b)은 86.6%이다.

가정 9)에 따라 개체군의 장기 평형 상태에 도달하기 위해서는 다음과 같은 조건을 충족해야 한다.

$$N_{t_{50}} = N_0 \exp(-\sum_{d=1}^{t_{50}} Z_d) = 2 \dots\dots\dots (8)$$

t_{50} 은 암컷이 L_{50} 에 도달했을 때 날짜이다.

살오징어는 산란 직후 사망하기 때문에(Sakurai et al., 2013; Yamamoto et al., 2019), 위 식은 초기 개체 수(N_0)에서 성장하여 암컷 성숙외투장(L_{50}) 크기에 도달하면 산란하고 사망하여 오직 2마리(수컷 1마리+암컷 1마리)만 남아 개체군이 유지되는 것을 의미한다. 따라서, 식 (2), (4)-(7)을 이용하여, 식 (8)을 만족하도록 하는 q 를 추정하였다. 일급군(cohort)의 생활사 단계를 유생, 치어, 산란 전 성어(L_c-L_{50}), 산란 후 성어($L_{50}-L_{365}$)로 구분하여 생활사 단계에 따른 성장, 사망 계수, 개체 수 변화를 추정하는 일별 모의실험을 진행하였다.

민감도 분석

알려진 살오징어 산란 수온은 15-23°C, 부화 수온은 18.5-23°C이다(Bower and Sakurai, 1996; Song et al., 2012; Sakurai et al., 2013). 실내 사육 실험으로 이 수온 범위에서 배아 생존율은 48-94%로 계산되었고, 70% 이상이 대부분이었다(Sakurai et al., 1996). 따라서 산란된 200,000개의 알과 어획 사망률이 0.003 day^{-1} 일 때, 장기 평형 상태에서 배아 생존율(S_b)이 크기에 따른 산란 전 순간자연사망계수($M_{ns,t}$)의 매개변수 q 와 생활사 단계별 생존율(S)에 미치는 영향을 평가하기 위해 S_b 을 48%에서 100%까지 1% 간격으로 증가시키면서 q 와 S 에 대한 민감도 분석을 실시하였다.

한국에서 보고된 살오징어 암컷 성숙외투장은 계군 상관없이 200-220 mm ML이었으며(Kim et al., 1997), 일본에서 연구된 살오징어 겨울계군 암컷 성숙 외투장은 240-270 mm ML이었다(Hamabe, 1966). 선행 연구된 살오징어 암컷 성숙외투장 범위를 고려하여 이에 대한 민감도 분석을 진행하였다. 장기 평형 상태에서 산란된 200,000개 알과 어획 사망률(F)이 0.003 day^{-1} 일 때, 암컷 성숙외투장(L_{50})이 크기에 따른 산란 전 순간자연사망계수($M_{ns,t}$)의 매개변수 q 값에 미치는 영향을 평가하기 위해 L_{50} 을 200-270 mm ML, 10 mm ML 간격으로 증가시키면서 q 와 생활사별 평균 순간자연사망계수에 대한 민감도 분석

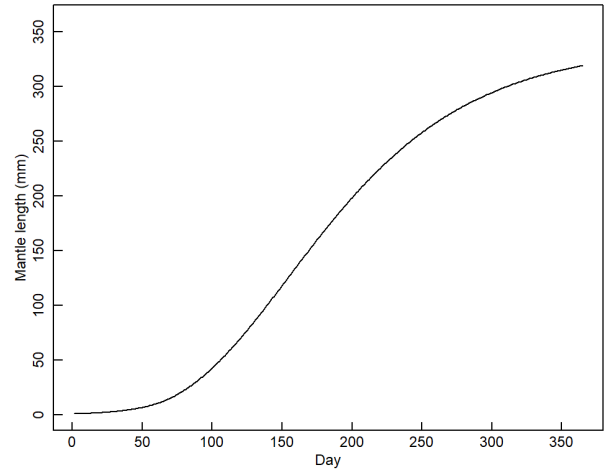


Fig. 1. Daily growth projected by the two Gompertz-Laird growth equations for paralarval and juvenile/adult stages of common squid *Todarodes pacificus*.

을 실시하였다.

어획 자료와 모의실험 결과 비교

모의실험에서 추정된 장기 평형 상태에서 크기에 따른 순간전사망계수(Z_t)를 검증하기 위해 2000년 1월부터 2006년 12월까지 부산협동어시장에서 얻은 어획 외투장 빈도 자료를 이용하였다. 일별 모의실험에서 외투장 빈도를 생성하였으며, Kolmogorov-Smirnov 검정을 사용하여 모의실험에서 생성한 외투장 빈도와 어획 외투장 빈도 자료 간에 유의한 차이가 있는지 평가하였다.

결 과

성장

살오징어 유생과 치어·성어 단계 성장식을 미분하여 얻어진 살오징어 크기에 따른 일별 성장분은 다음과 같다.

$$\frac{dL_t}{dt} = \begin{cases} 24.3 & \text{if } L_t < 15 \\ 0.0136L_t \ln\left(\frac{337}{L_t}\right) & \text{if } L_t \geq 15 \end{cases} \dots\dots\dots (10)$$

일별 살오징어 성장은 Fig. 1에 나타내었다. 부화 후 70일에 15.37 mm ML로 치어에 도달하였으며, 169일에 150.15 mm ML로 어획 금지 체장(L_c)에 도달하였다. 209일에 210.93 mm ML로 암컷 성숙외투장(L_{50})에 도달하였으며, 365일에 318.81 mm ML (L_{365})이었다.

사망

식(3)으로 계산된 살오징어 순간자연사망계수는 0.01006

week⁻¹로 Hendrickson and Hart (2006)에서 보고한 산란 전 순간자연사망계수(M_{ns}) 0.01 week⁻¹와 비슷하게 추정되어, 살오징어 산란 후 순간자연사망계수(M_{sp})를 0.63 week⁻¹로 선정하였다. 가정 7)과 9)를 따라 L_{50} (210 mm ML) 이후에는 산란에 의한 사망이 일어난다 가정하여 산란 후 순간자연사망계수 0.63 week⁻¹을 일별 M_{sp} (0.09 day⁻¹)로 적용했다.

초기 개체 수 N_0 는 173,481으로 계산되었다. 이를 모의실험에 적용한 결과 크기에 따른 산란 전 순간자연사망계수(M_{ns})의 매개변수(q)는 0.413 mm day⁻¹로 추정되었다.

따라서 순간전사망계수는 아래와 같은 식으로 추정되었다.

$$Z_t = \begin{cases} \frac{0.413}{L_t} & \text{if } L_t \leq 150 \\ \frac{0.413}{L_t} + 0.003 & \text{if } 150 < L_t < 210 \dots\dots\dots (11) \\ \frac{0.413}{L_t} + 0.09 + 0.003 & \text{if } L_t \geq 210 \end{cases}$$

유생(0.95–15 mm ML)에서 M 은 0.0280–0.435 day⁻¹으로, 생존율은 0.00329%이었다. 치어(15 mm ML– L_c)에서 M 은 0.00278–0.0269 day⁻¹이었으며, 생존율은 43.0%이었다. 산란 전 성어(L_c – L_{50})의 M 은 0.00197–0.00275 day⁻¹이었으며, 생존율은 91.2%이었다. 산란 후 성어(L_{50} – L_{365})에서 산란에 의한 사망을 반영하여 도출된 M 은 0.0913–0.0920 day⁻¹으로, 이때의 생존율은 0.0000577%로 추정되었다(Fig. 2).

민감도 분석

배아 생존율(S_b)을 48%에서 100%로 증가시킬 때, 도출된 q 값의 범위는 0.391–0.418 mm day⁻¹이다(Fig. 3). 배아 생존율(S_b)이 48%일 때 유생 생존율은 0.00566%로 추정되었으며, 치어 생존율은 44.9%로 추정되었다. 산란 전 성어일 때 생존율은 91.6%로 추정되었으며, 산란 후 성어는 0.0000584%로 추정되었다. 배아 생존율(S_b)이 100%일 때 유생 생존율은 0.00289%로 추정되었으며, 치어에서는 42.5%로 추정되었다. 산란 전 성어 생존율은 91.1%로 추정되었으며, 산란 후 성어에서는 0.0000575%로 추정되었다. 배아 생존율(S_b)이 48%에서 100%로 증가할 때 생존율(S)은 유생에서 49% 감소하였고, 치어에서 5%, 산란 전 성어에서는 1%, 산란 후 성어에서는 2%로 감소하였다(Fig. 4).

암컷 성숙외투장(L_{50})을 200 mm ML에서 270 mm ML로 증가시킬 때, 도출된 q 의 범위는 0.404–0.414 mm day⁻¹이었다(Fig. 5). L_{50} 이 200 mm ML일 때, 유생 평균 자연사망계수는 0.150 day⁻¹이었으며, 치어 평균 자연사망계수는 0.00856 day⁻¹로 추정되었다. 산란 전 성어 평균 자연사망계수는 0.00238 day⁻¹이었고, 산란 후 성어 평균 자연사망계수는 0.0915 day⁻¹로 추정되었다. L_{50} 이 270 mm ML이었을 때, 유생 평균 자연사망계수는 0.146 day⁻¹이었으며, 치어 평균 자연사망계수는

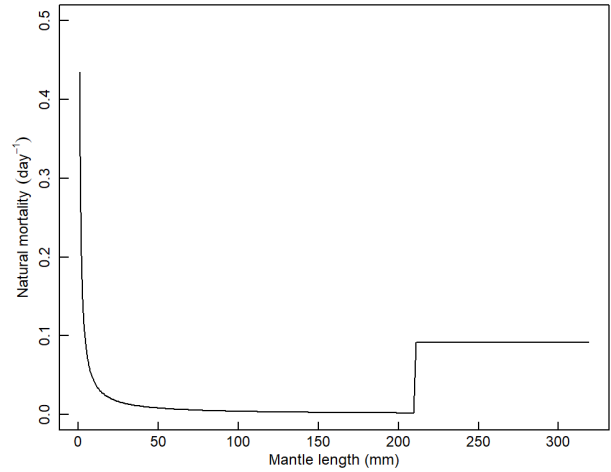


Fig. 2. Size-dependent instantaneous natural mortality coefficient (M) for common squid *Todarodes pacificus* estimated by the derived constant of size-specific mortality (q) 0.413 mm day⁻¹ and the assumed high mortality after reaching L_{50} of female during the spawning season (M_{sp}) 0.09.

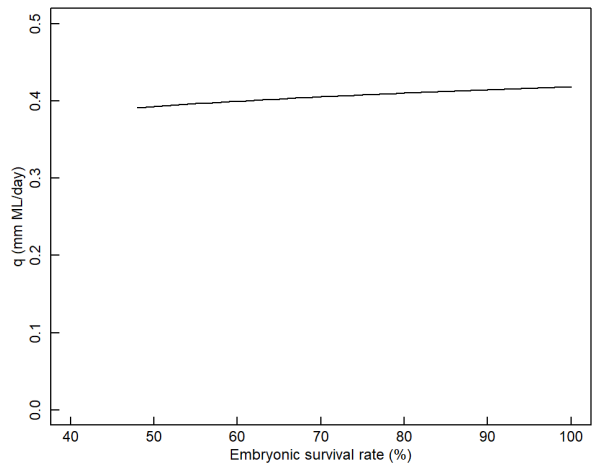


Fig. 3. Sensitivity analysis of the derived constant for size-specific mortality (q) with respect to varying embryonic survival rate (S_b) of common squid *Todarodes pacificus* ranging from 48% to 100% at the initial egg number of 200,000 and the fishing mortality (F) of 0.003 day⁻¹.

0.00835 day⁻¹로 추정되었다. 산란 전 성어 평균 자연사망계수는 0.00192 day⁻¹이었으며, 산란 후 성어 평균 자연사망계수는 0.0914 day⁻¹로 추정되었다(Fig. 6).

어획 자료와 모의실험 결과 비교

Kolmogorov-Smirnov 검정 결과 장기 평형 상태와 어획 사망까지 고려한 크기에 따른 순간전사망계수(Z)를 가정한 모의 실험에서 생성한 외투장 빈도가 부산 협동 수산 시장에서 얻

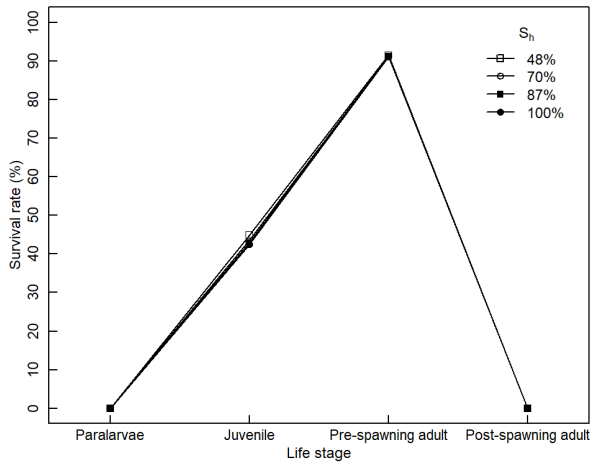


Fig. 4. Sensitivity analysis of survival rate (S) for each life stage with respect to varying embryonic survival rate (S_h) of common squid *Todarodes pacificus* (48%, 70%, 87% and 100%).

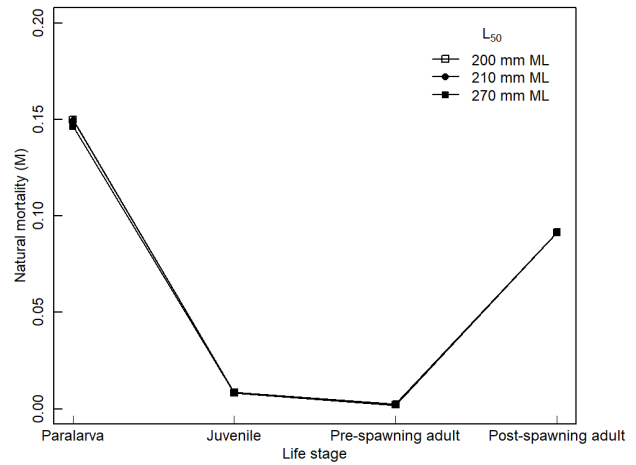


Fig. 6. Sensitivity analysis of instantaneous natural mortality (M) for each life stage with respect to varying mantle length at female 50% maturity (L_{50}) of common squid *Todarodes pacificus* (200, 210, and 270 mm).

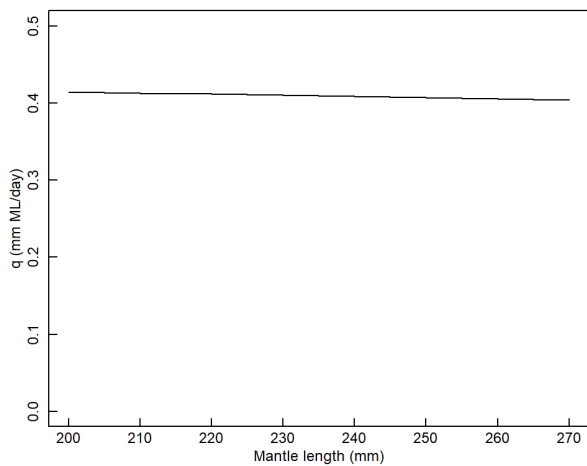


Fig. 5. Sensitivity analysis of the derived constant for size-specific mortality (q) with respect to varying mantle length at female 50% maturity (L_{50}) of common squid *Todarodes pacificus* ranging from 200 to 270 mm at the initial egg number of 200,000 and the fishing mortality (F) of 0.003 day⁻¹.

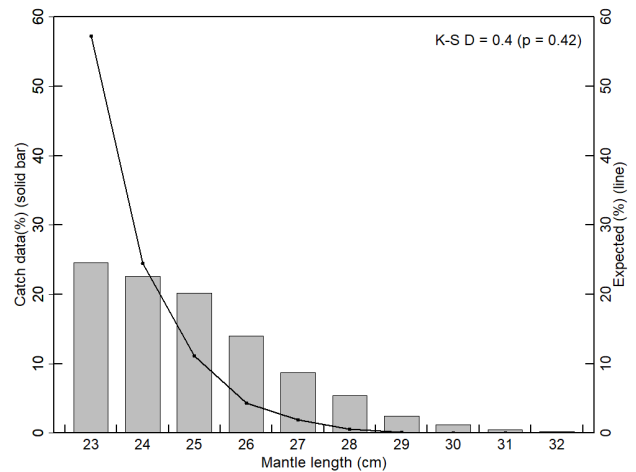


Fig. 7. Comparison of the relative length frequencies expected by the daily simulations (line) with those obtained from commercial catch data from 2000 to 2006 (solid bar) of common squid *Todarodes pacificus* at the Busan Cooperative Fish Market. K-S D denotes Kolmogorov-Smirnov statistic.

은 어획 외투장 빈도와 유의한 차이를 보이지 않았다(Fig. 7; $p=0.42$).

고찰

이 연구에서는 외투장에 반비례하는 크기별 사망계수를 추정하기 위해 유생 성장식과 치어-성어 성장식으로 나누어 평가하였으며, 이러한 방식이 살오징어 겨울계군의 일반적인 성장을 나타내었는지 확인해보고자 Sakurai et al. (2013)와 비교하였다. Sakurai et al. (2013)에 따르면 부화 후 약 4개월에 5 cm ML

에 도달하였고, 7개월에 20 cm ML에 도달하는 것으로 보고하였다. 이 연구에서는 약 3.5개월(106일)에 5 cm ML, 약 6.7개월(202일)에 20 cm ML에 도달하여, Sakurai et al. (2013)의 결과와 비슷한 결과를 확인하였다.

이 연구에서 추정한 살오징어 순간자연사망계수(M)를 선행 연구와 비교하였다(Table 1). 겨울계군 유생(1.5–7.5 mm ML) 순간자연사망계수를 추정한 O'dor (1998)는 살오징어 순간자연사망계수(M)의 추정치 범위 내에 있었지만, 유생(5–35일령)

에서는 Mori (2006)의 결과보다 높게 나타났다. Mori (2006)는 유생(5–35일령)의 순간자연사망계수 추정치가 낮게 추정되었다고 제시하였기 때문에, 순간자연사망계수(M_t) 추정 결과는 유생 시기의 높은 자연 사망률을 잘 나타낸 것으로 보인다. 어획 가능한 산란 전 성어 순간자연사망계수(M_{ns})는 Osako and Murata (1983)와 Pauly (1985) 결과보다는 높게 추정하였고 Okamoto et al. (2022)보다는 낮게 추정하여 두 연구 추정 범위 사이에 있음을 확인하였다.

크기에 따른 순간자연사망계수($M_{ns,t}$)의 매개변수 q (mm day⁻¹)와 생활사 단계별 생존율(S)은 배아 생존율(S_h)에 따라 크게 변하지 않았다(Fig. 3, Fig. 4). 실제 해양에서 살오징어가 알려진 산란 수는 범위에서 산란한다면 배아 생존율은 q 와 생활사 단계별 순간자연사망계수에 크게 영향을 미치지 않는 것으로 판단된다. 배아 생존율(S_h)이 48%에서 100%로 증가할 때 생활사 단계별 생존율(S)은 전반적으로 감소하였지만, 특히 유생에서 비교적 큰 감소 비율을 확인할 수 있었다(Fig. 4). 오징어는 해양 환경 변화에 유연하게 적응할 수 있는 종으로(Pang et al., 2022), 생존하기 힘든 환경에서 부화한 개체들은 그 환경에 적응하여 높은 생존율을 가질 가능성이 있다. 치어 이후부터는 유영 능력을 갖추어 서식하기 알맞고 먹이가 풍부한 곳으로 이동할 수 있기 때문에 비슷한 환경에 분포할 가능성이 있다. 따라서, 치어 이후 생활사 단계 생존율은 배아 생존율에 크게 영향을 받지 않는 것으로 판단된다.

선행 연구된 살오징어 암컷 성숙외투장의 범위를 고려하여 실시한 본 민감도 분석에서 성숙외투장(L_{50}) 변화에 따른 q 와 생활사별 평균 순간자연사망계수의 차이는 크지 않았다(Fig. 5, Fig. 6). 이 연구에서 살오징어 수명을 최대 1년으로 설정하였으며, 성어부터는 성장이 점근적으로 진행되었다. 따라서, 성숙외투장(L_{50})에 따라 산란 후 순간자연사망계수(M_{sp})를 적용하는 시점이 크게 차이가 나지 않았기 때문에 이러한 결과를 나타낸 것으로 보인다.

배아 생존율(S_h)과 암컷 성숙외투장(L_{50})에 대해 진행한 민감도 분석에서 도출된 q 의 차이는 크지 않아(Fig. 3, Fig. 5), 살오징어 생물학적인 요인을 고려한 접근 방식이 살오징어의 생물학적인 기준점을 설정하는 데 도움이 될 것으로 본다.

모의실험에서 도출된 외투장 빈도와 어획 자료에서 도출된 외

투장 빈도를 비교한 결과 통계적으로 유의한 차이가 없어 이 연구의 접근 방법이 신뢰할만하다는 것을 보여주었다. 이 연구에서 개발한 살오징어 사망 모형이 자연 사망뿐만 아니라 인간에 의한 어획 사망까지 고려하여 개체군 역학 모형을 구축하였기 때문에 실제 어획 자료 결과와 큰 차이를 보이지 않았던 것으로 판단된다.

그러나 통계학적으로 유의한 차이는 없었지만 24 cm ML 보다 작은 개체들은 모의실험 예상보다 더 많이, 큰 개체들은 적게 어획되는 경향이 있었다. 이는 살오징어 어업 어구 선택성에 따라 큰 개체일수록 더 많은 비율로 잡을 수 있지만(Jo et al., 2019; Tokai et al., 2019), 보통 두족류 어획시기는 산란시기와 겹치기 때문에 큰 개체들이 적게 어획 될 수 있다(Hendrickson and Hart, 2006). 채낚기 어업에서는 평균적으로 23.71–25.58 cm ML인 개체들이 주로 어획되었지만(Jo et al., 2019), 24–25 cm ML 이후부터 감소하였다는 경향을 보였다. 이는 모의실험에서 23 cm ML 이후 결과와 비슷한 흐름으로, 두족류 어획시기는 산란시기가 겹치기 때문에 산란 후에 사망하여, 큰 개체들이 적게 어획될 수 있다. 트롤 어업에서 54 mm 그물코 크기 망목(codend mesh)을 사용할 때, 17 cm ML 보다 큰 살오징어 개체가 어구 선택성이 높았지만, 부산 협동 어시장 자료에서는 23 cm ML 개체부터 높은 어획 비율을 나타내었다. 따라서 본 모의실험은 부산 협동 어시장 자료와 통계적으로 유의한 차이는 없었지만 23 cm ML 개체 크기에서 다른 분포를 나타내었고 Jo et al. (2019)과 유사한 흐름을 보였기 때문에, 여러 어획 자료와 체계적인 비교, 검증이 앞으로 더 필요한 것으로 판단된다.

대부분 과거 두족류 사망 연구에서는 산란에 의한 사망을 반영하지 않고 순간자연사망계수를 연별로 추정하거나 일정한 상수로 가정하였으나 도출된 값이 얼마나 정확한지 불확실성을 평가하지도 않았고 실제 관측 자료와 비교하여 검증하지도 않았다(Osako and Murata, 1983; Pauly, 1985; Caddy, 1996; Okamoto et al., 2022). 그러나 이 연구에서는 살오징어의 생물학적 선행 연구를 바탕으로 유생 시기의 높은 사망률과 산란 후 자연 사망을 반영하여 순간자연사망계수를 추정하였기 때문에 기존 연구보다 더 정교하고, 두족류를 포함한 일회 생식(semelparity)을 하는 해양 생물종으로도 확장하여 적용할 수 있기 때문에 활용도가 높다. 살오징어 크기별 순간자연사망계수 추정

Table 1. Comparison of instantaneous natural mortality rates (M) of common squid *Todarodes pacificus* estimated and reported by the past studies and the present study

Life stage	Reference	Mantle length (mm)	Past studies (M , day ⁻¹)	Present study (M , day ⁻¹)
Paralarvae	O'dor (1998)	1.5–7.5	0.23	0.0556–0.268
Paralarvae	Mori (2006)	0.95–3.14	0.031–0.058	0.135–0.435
Pre-spawning adult	Osako and Murata (1983)	150–210	0.001–0.0012	0.00197–0.00275
Pre-spawning adult	Pauly (1985)	150–210	0.00143	0.00197–0.00275
Pre-spawning adult (> 6 months old)	Okamoto et al. (2022)	172.8–210	0.0033	0.00197–0.00237

결과는 가입당 생산 모형(yield-per-recruit model)을 개발하는데, 기존에 크기와 나이를 고려하지 않고 자연사망계수를 적용한 기존 모의실험보다 더 세밀하게 알부터 성어까지 일별로 적용되어 기존 가입당 생산 모형보다 더 정교하게 살오징어 자원량을 평가할 수 있을 것으로 본다. 또한, 수산 생물 시공간 분포변동을 평가 예측하는데 널리 활용되고 있는 생물-물리 결합 개체 기반 모델(bio-physical coupling individual-based models)을 개발하는데 적용할 수 있으며, 앞으로 수산업 기후변화 적용에 큰 기여를 할 수 있을 것으로 기대한다.

이런 장점에도 이 연구는 몇 가지 한계점들이 있어 앞으로 개선할 필요가 있다. 사망계수 추정 모의실험을 진행하기 위해 수온은 14.7–23.2°C 범위에서 살오징어 배아 생존율 평균을 사용하였으나, 실제 해양에서는 다양한 수온 범위에 따라 배아 생존율이 다르게 나타날 수 있다. 향후 연구에서 수온과 같은 해양 물리적 요인이 배아 생존율에 미치는 영향을 고려한 모델이 필요하다.

살오징어는 주변 환경에 민감한 종이지만 이 연구에서 사용한 성장식은 2006년과 2011년에 구축된 것으로 해양 환경 변화에 따른 살오징어 성장이 반영되지 못하였다. 또한, Kim et al. (1997)에서 조사한 암컷 성숙외투장을 사용하였지만 Hamabe (1966)에서 조사한 암컷 성숙외투장과 차이가 있었다. 최근 수온 상승으로 성장 가속화로 성숙 외투장이 작아져 수명 단축의 가능성이 논의되고 있기 때문에(Pecl and Jackson, 2008; Fang et al., 2021), 기후변화에 따른 최신 살오징어 성장과 암컷 성숙에 대한 추가적인 연구가 필요하며, 추후에 이를 반영한다면 기후변화에 따른 살오징어 생물학적인 변화를 고려한 자연 사망률 추정이 가능할 것으로 판단된다.

살오징어 수명은 1년으로, 암컷은 산란 후에 사망한다는 연구 결과가 있지만 수컷이 사망하는 시기는 명확하게 알려진 바가 없어 Choi and Kwon (2011)과 Ning et al. (2020)에서 동해와 연안에서 이루어진 살오징어 성비 조사를 바탕으로, 암컷 성숙외투장을 기준으로 개체군이 2마리가 남는 모의실험을 진행하였다. 암수에 따라 사망하는 시기에 차이가 존재할 수 있기 때문에 수컷 사망에 대한 조사가 필요하며, 추후에 암컷과 수컷 자연 사망률을 따로 추정할 수 있어 정교한 사망 모형을 구축할 수 있을 것으로 기대한다.

살오징어 산란 후 자연 사망에 대한 선행 연구가 없어 생활사가 비슷한 일렉소오징어로 추정된 산란 후 순간자연사망계수를 사용하였다(Hendrickson and Hart, 2006; Kim et al., 2015). 종과 해양 환경에 따라 산란 후 자연 사망이 다르게 나타날 수 있기 때문에 살오징어를 대상으로 산란 직후 사망률 추정 연구가 필요하다. 이를 적용하여 살오징어 사망 모형을 구축한다면 더 정교하고 정밀한 자연사망률 추정과 자원 평가, 관리가 이루어질 수 있을 것으로 본다.

이번 연구는 겨울계군을 대상으로 크기에 따른 사망 모의실험을 진행하였기 때문에 전체 살오징어의 자연 사망률을 설명할

수 없다. 살오징어 계군별로 분포하는 시공간적 차이가 있기 때문에 성장과 사망이 다르게 나타날 수 있다. 따라서, 살오징어 자원 관리와 평가를 정밀하게 하기 위해서는 살오징어 계군별로 순간자연사망계수를 추정할 필요가 있다.

단순화된 자연 사망률에 대한 선행 연구의 한계에도 이번 연구에서는 인간에 의한 어획 활동도 포식의 한 형태로 보아 살오징어 크기에 따른 전체사망계수를 추정하였고 산란 후 일어나는 사망을 반영한 살오징어 사망 모형을 개발하였다. 어류와 달리 대부분 산란 후 사망하는 특성을 가진 단년생 두족류 사망률 추정은 하기 어렵고 복잡하다. 두족류를 대상으로 크기별 사망률과 산란 후 사망을 동시에 반영한 것은 이번 연구가 처음이며, 초기 생활사 단계에서 생존율이 낮고 산란 후 모두 사망하는 특성을 가진 두족류를 포함한 다른 해양 어종에도 확장되어 적용할 수 있어 활용도가 높다. 또한, 본 접근 방식이 어업 관리에 대한 자원 평가의 불확실성을 줄이고 어업 자원 평가의 신뢰성을 향상시키는데 기여할 것으로 본다.

사 사

이 논문은 2023학년도 제주대학교 교원성과지원사업에 의하여 연구되었음.

References

- Anderson JT. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J Northw Atl Fish Sci* 8, 55-66.
- Arkipkin AI, Hendrickson LC, Payá I, Pierce GJ, Roa-Ureta RH, Robin J and Winter A. 2021. Stock assessment and management of cephalopods: Advances and challenges for short-lived fishery resources. *ICES J Mar Sci* 78, 714-730. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa038>.
- Beverton R and Holt SJ. 1957. *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. Her Majesty's Stationary Office, London, U.K., 1-533.
- Bower JR and Sakurai Y. 1996. Laboratory observations on *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) egg masses. *Am Malacol Bull* 13, 65-71.
- Caddy JF. 1996. Modelling natural mortality with age in short-lived invertebrate populations: Definition of a strategy of gnomonic time division. *Aquat Living Resour* 9, 197-207. <https://doi.org/10.1051/alr:1996023>.
- Choi K and Kwon D. 2011. Biological properties of common squid in the Yellow Sea of Korea. *J Korean Soc Mar Environ Saf* 17, 367-373. <https://doi.org/10.7837/kosomes.2011.17.4.367>.
- Fang Z, Han P, Wang Y, Chen Y and Chen X. 2021. Interannual variability of body size and beak morphology of the squid *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific Ocean in the context of climate change. *Hydrobiologia* 848, 1295-1309. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04528-7>.

- Go S and Jung S. 2023. Estimation of size-dependent mortality of chub mackerel (*Scomber japonicus*) based on their fecundity. *Ocean Sci J* 58, 19. <https://doi.org/10.1007/s12601-023-00113-2>.
- Hamabe M. 1966. Ecological studies on the common squid *Todarodes pacificus* Steenstrup, mainly in the southwestern waters of the Japan Sea. *Bull Jpn Sea Reg Fish Res Lab* 16, 13-55.
- Hamel OS, Ianelli JN, Maunder MN and Punt AE. 2023. Natural mortality: Theory, estimation and application in fishery stock assessment models. *Fish Res* 261, 106638. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106638>.
- Hatanaka H, Lange AMT and Amaratunga T. 1985. Geographical and vertical distribution of short-finned squid (*Illex illecebrosus*) larvae in the Northwest Atlantic. Serial No. N922, Northwest Atlantic Fisheries Organization, Halifax, Canada, 1-16.
- Hendrickson LC and Hart DR. 2006. An age-based cohort model for estimating the spawning mortality of semelparous cephalopods with an application to per-recruit calculations for the northern shortfin squid, *Illex illecebrosus*. *Fish Res* 78, 4-13. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.12.005>.
- Jarre A, Clarke MR and Pauly D. 1991. Re-examination of growth estimates in oceanic squids: The case of *Kondakovia longimana* (Onychoteuthidae). *ICES J Mar Sci* 48, 195-200. <https://doi.org/10.1093/icesjms/48.2.195>.
- Jo MJ, Kim JJ, Yang JH, Kim CS and Kang SK. 2019. Changes in the ecological characteristics of *Todarodes pacificus* associated with long-term catch variations in jigging fishery. *Korean J Fish Aquat Sci* 52, 685-695. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2019.0685>.
- Jung S, Hwang S and Kim J. 2008. Fecundity and growth-dependent mortality of Pacific anchovy (*Engraulis japonicus*) in Korean coastal waters. *Fish Res* 93, 39-46. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.02.004>.
- Jung S, Choi I, Jin H, Lee D, Cha H, Kim Y and Lee J. 2009. Size-dependent mortality formulation for isochronal fish species based on their fecundity: An example of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in the eastern coastal areas of Korea. *Fish Res* 97, 77-85. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.01.004>.
- Kawabata A, Yatsu A, Ueno Y, Suyama S and Kurita Y. 2006. Spatial distribution of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, during its northward migration in the western North Pacific Ocean. *Fish Oceanogr* 15, 113-124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2006.00356.x>.
- Kim J, Moon C, Yoon M, Kang C, Kim K, Na T, Choy EJ and Lee CI. 2012. Stock identification of *Todarodes pacificus* in Northwest Pacific. *The Sea* 17, 292-302. <https://doi.org/10.7850/jkso.2012.17.4.292>.
- Kim J, Stockhausen W, Kim S, Cho Y, Seo G and Lee J. 2015. Understanding interannual variability in the distribution of and transport processes affecting, the early life stages of *Todarodes pacificus* using behavioral-hydrodynamic modeling approaches. *Prog Oceanogr* 138, 571-583. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.04.003>.
- Kim Y and Kang Y. 1995. Population analysis of the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup in Korean waters 1. Separation of population. *Korean J Fish Aquat Sci* 28, 163-173.
- Kim Y, Kang Y, Choi S, Park C and Baik C. 1997. Population analysis by the reproductive ecological method for the common squid, *Todarodes pacificus* Steenstrup in Korean waters. *J Korean Fish Soc* 30, 523-527.
- KOSIS (Korean statistical information service). 2023. Summary Table of Fishery Production Trend. Retrieved from https://kosis.kr/statHtml/statHtml.do?orgId=101&tblId=DT_1EW0003&conn_path=I2 on Oct 3, 2023.
- Lee H, Maunder MN, Piner KR and Methot RD. 2011. Estimating natural mortality within a fisheries stock assessment model: An evaluation using simulation analysis based on twelve stock assessments. *Fish Res* 109, 89-94. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2011.01.021>.
- Lorenzen K. 2022. Size- and age-dependent natural mortality in fish populations: Biology, models, implications, and a generalized length-inverse mortality paradigm. *Fish Res* 255, 106454. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106454>.
- Maunder MN and Piner KR. 2015. Contemporary fisheries stock assessment: Many issues still remain. *ICES J Mar Sci* 72, 7-18. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu015>.
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA and Marschall EA. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: Toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci* 45, 1657-1670. <https://doi.org/10.1139/f88-197>.
- MOF (Ministry of Oceans and Fisheries). 2021. Fishery Resources Management Act. Retrieved from <https://www.mof.go.kr/doc/ko/selectDoc.do?menuSeq=851&bbsSeq=22&ocSeq=43914> on Jan 1, 2021.
- Mohamed SK. 1996. Estimates of growth, mortality and stock of the Indian squid *Loligo duvauceli* Orbigny, exploited off Mangalore, southwest coast of India. *Bull Mar Sci* 58, 393-403.
- Mori K. 2006. Studies on early life ecology and population dynamics of the winter-spawning stock of the Japanese common squid. Ph.D. Thesis, Hokkaido University, Hakodate, Japan.
- Ning X, Lu H, Liu K, Chen Z and Chen X. 2020. Fisheries biological characteristics of Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in spring in the La Niña year of 2018 in the East China Sea. *J Fish China* 44, 1676-1684. <https://doi.org/10.11964/jfc.20191212088>.
- Nishijima S, Kubota H, Kaga T, Okamoto S, Miyahara H and Okamura H. 2021. State-space modeling clarifies productivity regime shifts of Japanese flying squid. *Popul Ecol* 63,

- 27-40. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.12062>.
- O'dor RK. 1986. The locomotion and energetics of hatchling squid, *Illex illecebrosus*. *Am Malacol Bull* 4, 55-60.
- O'dor RK. 1998. Can understanding squid life-history strategies and recruitment improve management?. *South Africa J Mar Sci* 20, 193-206. <https://doi.org/10.2989/025776198784126188>.
- Okamoto S, Kaga T, Kubota H, Miyahara H, Matsui H, Abo J, Nishijima S and Setou T. 2022. Stock Assessment Report on Winter-spawning Stock of Japanese Flying Squid (fiscal year 2021). *Marine Fisheries Stock Assessment and Evaluation for Japanese Waters*. Japan Fisheries Agency and Japan Fisheries Research and Education Agency, Tokyo, Japan, 3-23.
- Okutani T. 1983. *Todarodes pacificus*. In: *Cephalopod Life Cycles: Species Accounts*. Boyle PR, ed. Academic Press, London, U.K., 201-216.
- Osako M and Murata M. 1983. Stock assessment of cephalopod resources in the northwestern Pacific. In: *Advances in Assessment of World Cephalopod Resources*. Caddy JF, ed. FAO Fisheries Technical Paper 231, 55-180.
- Pang Y, Chen C, Kawamura T and Iwata Y. 2022. Environmental influence on life-history traits in male squid *Uroteuthis edulis* with alternative reproductive tactics. *Mar Biol* 169, 33. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04017-y>.
- Pauly D. 1985. Population dynamics of short lived species with emphasis on squids. *NAFO Sci Councl Studies* 9, 143-152.
- Pecl GT and Jackson GD. 2008. The potential impacts of climate change on inshore squid: Biology, ecology and fisheries. *Rev Fish Biol Fish* 18, 373-385. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9077-3>.
- Puneeta P, Vijai D, Yoo H, Matsui H and Sakurai Y. 2015. Observations on the spawning behavior, egg masses and paralarval development of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* in a laboratory mesocosm. *J Exp Biol* 218, 3825-3835. <https://doi.org/10.1242/jeb.127670>.
- Roper CFE, Sweeney MJ and Nauen C. 1984. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy, 167-180.
- Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Goto T and Hiyama Y. 2000. Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES J Mar Sci* 57, 24-30. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0667>.
- Sakurai Y, Bower JR, Nakamura Y, Yamamoto S and Watanabe K. 1996. Effects of temperature on development and survival of *Todarodes pacificus* embryos and paralarvae. *Am Malacol Bull* 13, 89-95.
- Sakurai Y, Kidokoro H, Yamashita N, Yamamoto J, Uchikawa K and Takahara H. 2013. *Todarodes pacificus*, Japanese common squid. In: *Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries*. Part II. Rosa R, Pierce G and O'dor R, eds. Nova Science Publishers Inc., New York, NY, U.S.A., 249-272.
- Shigeno S, Kidokoro H, Tsuchiya K, Segawa S and Yamamoto M. 2001. Development of the brain in the oegopsid squid, *Todarodes pacificus*: An atlas from hatchling to juvenile. *Zool Sci* 18, 1081-1096. <https://doi.org/10.2108/zsj.18.1081>.
- Song H, Yamashita N, Kidokoro H and Sakurai Y. 2012. Comparison of growth histories of immature Japanese common squid *Todarodes pacificus* between the autumn and winter spawning cohorts based on statolith and gladius analyses. *Fish Sci* 78, 785-790. <https://doi.org/10.1007/s12562-012-0503-7>.
- Sugawara M, Yamashita N, Sakaguchi K, Sato T, Sawamura M, Yasue N, Mori K and Fukuwaka M. 2013. Effects of hatch timing and sex on growth of the winter-spawning stock of Japanese common squid *Todarodes pacificus* migrating in the Pacific ocean. *Nippon Suisan Gakkaishi* 70, 823-831. <https://doi.org/10.2331/suisan.79.823>.
- Tokai T, Shiode D, Sakai T and Yoda M. 2019. Codend selectivity in the East China Sea of a trawl net with the legal minimum mesh size. *Fish Sci* 85, 19-32. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1270-x>.
- Wang X, Qiu Y, Zhang P and Du F. 2017. Natural mortality estimation and rational exploitation of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the southern South China Sea. *Chin J Oceanol Limnol* 35, 902-911. <https://doi.org/10.1007/s00343-017-6115-4>.
- Watanabe K, Sakurai Y, Segawa S and Okutani T. 1996. Development of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus*, from fertilized egg to the rhynchoteuthion paralarva. *Am Malacol Bull* 13, 73-88.
- Yamamoto J, Adachi K, Bower JR, Matsui H, Nakaya M, Ohtani R, Puneeta P, Suzuki S, Tokioka S, Vijai D and Yoo H. 2019. Close-up observations on the spawning behavior of a captive Japanese flying squid (*Todarodes pacificus*). *Sci Rep* 9, 19739. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56071-0>.