

东海太平洋褶柔鱼生殖群体的空间分布 及其与环境因子的关系

杨林林^{1,2}, 姜亚洲¹, 程家骅^{1,*}

(1. 农业部海洋与河口渔业资源及生态重点开放实验室, 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090;

2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306)

摘要:依据 1997—2000 年在东海(26°00′—33°00′N、120°30′—128°00′E)进行的 4 个季节的底拖网调查资料,分析了该海区太平洋褶柔鱼生殖群体的时空分布特征,同时结合广义相加模型(GAM),量化分析了各环境因子对于其种群成熟度指数(PMI)空间分布的影响机制。结果表明:太平洋褶柔鱼生殖群体春、夏、秋、冬 4 个季节在东海均有分布;秋季 PMI 值最高,春季最低;4 个季节太平洋褶柔鱼生殖群体的分布范围均较广,主要集中在东海外海受台湾暖流和黑潮控制的水域。太平洋褶柔鱼生殖群体的环境适应性存在明显的季节差异:其分布的底温范围为:春季 14.70—18.30℃、夏季 13.18—20.91℃、秋季 13.96—24.67℃、冬季 14.33—19.75℃。底盐范围为:春季 29.52—34.63、夏季 31.57—34.27、秋季 32.26—34.72、冬季 34.25—34.70。水深范围为:春季 55—179 m、夏季 43—176 m、秋季 40—184 m、冬季 79—152 m。综上所述,东海太平洋褶柔鱼生殖群体的时空分布具有广范围、多季度的特点,这种分布特征可有效降低其幼体间的种间竞争,为确保其种群繁衍提供有利保障。

关键词:空间分布;生殖群体;太平洋褶柔鱼;广义相加模型;种群成熟度指数;东海

Spatial distribution of mature stock of Pacific squid, *Todarodes pacificus* and its relation to environmental factors in the East China Sea

YANG Linlin^{1,2}, JIANG Yazhou¹, CHENG Jiahua^{1,*}

1 Key Laboratory of Marine and Estuarine Fisheries Resources and Ecology, Ministry of Agriculture, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China

2 College of Marine Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Based on data collected from four bottom trawl surveys conducted in the East China Sea(26°00′—33°00′N、120°30′—128°00′E) during autumn 1997, spring 1998, summer 1999 and winter 2000, the temporal-spatial distribution of mature stock of *T. pacificus* was analyzed, and the relationships between the population maturity index (PMI) and environmental factors were examined by using a generalized additive model (GAM). The results indicated that the mature stock of *T. pacificus* was found in all seasons, with the highest value of PMI in autumn and the lowest in spring. The mature stock was mainly distributed in offshore of the East China Sea, where environmental conditions are influenced by both the Kuroshio Current and the Taiwan Warm Current. The environmental adaptation of mature stock of *T. pacificus* showed significant seasonal variations. The seasonal distribution patterns of temperature, salinity and water depth were 14.70—18.30℃ in spring, 13.18—20.91℃ in summer, 13.96—24.67℃ in autumn, and 14.33—19.75℃ in winter; 29.52—34.63 in spring, 31.57—34.27 in summer, 32.26—34.72 in autumn, and 34.25—34.70 in winter; and 55—179 m in spring, 43—176 m in summer, 40—184 m in autumn, and 79—152 m in winter, respectively. In summary, the temporal-spatial distribution of mature stock of *T. pacificus* was characterized by a wide range of areas and multiple seasons. These distribution patterns can reduce the competition among individual juveniles of *T. pacificus* and enhance the

基金项目:国家科技支撑计划资助项目(2007BAD43B01);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(2008T04)

收稿日期:2009-07-11; **修订日期:**2010-03-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ziyuan@sh163.net

mature stock for reproduction.

Key Words: spatial distribution; mature stock; *Todarodes pacificus*; generalized additive model (GAM); population maturity index (PMI); the East China Sea

太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)属头足纲(Cephalopoda),枪形目(Teuthida),开眼亚目(Oegopsida),柔鱼科(Ommastrephidae),褶柔鱼亚科(Todarodinae),褶柔鱼属(*Todarodes*),俗称东洋鱿、北鱿、日本鱿^[1]。太平洋褶柔鱼为1年生、暖温大洋洄游性头足类,在西北太平洋西部有广泛的分布,主要分布区为日本群岛周围海域,在我国的黄海、东海及南海均有分布^[2-3]。近几十年来,随着传统主要经济鱼类资源先后衰退,头足类在渔业资源中的地位逐渐上升^[4]。在东海进行的头足类资源专项调查以及渔业资源动态监测调查表明:太平洋褶柔鱼近年来已经取代了曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)成为东海头足类优势种之一^[5-7],其资源的利用现状及开发潜力日益受到重视。

目前,对东海太平洋褶柔鱼的研究主要集中在对其种群参数的描述和数量分布特征的探究上。通过研究对东海太平洋褶柔鱼群体的现存资源量、洄游习性、资源密度的时空分布以及空间异质性特征等方面有了初步认识^[8-11],而有关东海太平洋褶柔鱼具体的生殖习性以及各种环境因子对其的影响机制尚未见有专门的研究报道。鉴于掌握渔业生物种类生殖群体的空间分布特征以及生态习性是进行渔业资源保护、实现渔业可持续发展的基础,故此本文依据1997—2000年在东海进行的底拖网调查结果,探讨太平洋褶柔鱼生殖群体的时空分布特征及其与环境因子的关系,以期为该资源的科学管理和合理利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本文数据取自1997—2000年在东海进行的4次渔业资源底拖网调查。调查范围主要集中在26°00′—33°00′N、120°30′—128°00′E。调查时一般每间隔经度30′、纬度30′设置一个调查站点。调查时的站位数量和位置因海上实际情况略有变动,各次调查站位数不尽相同(表1)。调查网具为四片式底拖网,网口周长83.6 m,网口目数836,网囊网目24 mm,网长78.2 m。渔获所得太平洋褶柔鱼的生物量换算为每小时的生物量(kg/h)。站位的水文环境(主要是温度、盐度)数据用SBE-19型CTD、SYC-2型海水盐度分析仪取得。

1.2 生物学测定及数据分析

海上调查以及生物学测定根据《海洋调查规范》——海洋生物调查进行^[12]。渔获中出现太平洋褶柔鱼即采样进行生物学测定,每次采样约50尾,不足50尾的全部取样。生物学测定包括性别、体重、性腺成熟度等。样本体重精确至0.1 g。参考Ehrhardt^[13]1983年提出的大型头足类性腺成熟度划分方法,判断太平洋褶柔鱼样本的性腺成熟度,将性腺成熟度为I、II期的定为性未成熟群体,达到性成熟III、IV期的定为生殖群体,V期的定为繁殖后群体。

本研究利用种群成熟度指数(population maturity index, PMI)描述各站位太平洋褶柔鱼生殖群体的相对资源密度。依据Collins等^[14]及Tafur等^[15]的方法,PMI指数表达式如下:

$$PMI = \frac{W_L N_{mms}}{W_s E}$$

式中, W_L 为各站位太平洋褶柔鱼的渔获重量; N_{mms} 为样本中性成熟雌、雄个体总数; W_s 为各站位样本的重量; E 为以小时为单位的捕捞努力量。

利用ArcView GIS 3.2 绘制各季节PMI指数的空间分布图。

表1 1997—2000年东海底拖网调查时间及站位数

Table 1 The survey periods and sampling stations in the East China Sea from 1997 to 2000

季节 Season	调查日期 Survey date	调查站位数 No. of surveyed stations
春季 Spring	1998-03-22—05-08	189
夏季 Summer	1999-06-18—08-13	191
秋季 Autumn	1997-10-10—12-06	171
冬季 Winter	2000-01-04—03-11	81

利用 GAM 模型对 *PMI* 指数与环境因子的关联性进行分析,其表达式为^[16]:

$$PMI = \alpha + \sum_{j=1}^n f_i(x_j) + \varepsilon$$

式中, x_j 为各自变量,包括水深、底温和盐度等。 $f_i(x_j)$ 为各变量的任意单变量函数; α 表示适合函数中的截距; ε 为残差,与 x_j 无关, $E(\varepsilon) = 0$, ε 符合方差为 δ^2 的正态分布。

首先假设每一 f_i 均有光滑函数,然后利用散点图平滑逐个进行估计。运用模型中的误差分布为高斯分布。所使用的散点图平滑为立方样条,这样可以使修正残差平方和最小化。

为了检验模型的适合程度,对残差的 Pseduo 系数(*PCf*)进行估计^[17]:

$$PCf = 1 - \frac{RD}{ND}$$

式中,*RD*为残差偏差,*ND*为无效偏差。

利用 S-PLUS 7.0 软件进行 GAM 建模。

2 结果与分析

2.1 太平洋褶柔鱼生殖群体的时空分布特征

调查结果发现,东海 4 个季节均存在着太平洋褶柔鱼的生殖群体。春、夏、秋、冬四季出现太平洋褶柔鱼性成熟个体的站位数分别为 36、46、77 和 29 个,分别占总调查站位数的 19.05%、24.08%、45.03% 和 35.80%。出现站位的 *PMI* 指数范围分别为 0.09—40.00、0.04—560.30、1.00—267.07 和 1.00—81.96。*PMI* 指数的平均值最高出现在秋季,夏季次之,春季最低(表 2)。

表 2 各季节 *PMI* 指数的变化特征值

Table 2 The statistical values of the *PMI* in different seasons

季节 Season	出现站位数 No. of stations	出现率/% Occurrence rate	<i>PMI</i>		
			范围 Range	平均值 Average	标准差 SD
春季 Spring	36	19.05	0.09—40.00	9.82	9.15
夏季 Summer	46	24.08	0.04—560.30	21.21	27.51
秋季 Autumn	77	45.03	1.00—267.07	22.46	24.98
冬季 Winter	29	35.80	1.00—81.96	15.20	14.90

结合计算获得 4 个季度的 *PMI* 指数值,绘制 *PMI* 指数的空间分布图(图 1)。从分布图上可以看出,4 个季节太平洋褶柔鱼生殖群体的分布范围较广,主要分布在东海外海海域。不同季节其分布呈现出一定的差异。东海太平洋褶柔鱼生殖群体的分布较为分散。但总体看来,生殖群体主要集中在两块海域,分别为济州岛东南部海域和温台、鱼外渔场海域,即主要集中在 30°30′—33°00′N,126°30′—128°00′E 和 27°30′—30°00′N,123°30′—126°00′E。

从各调查站位太平洋褶柔鱼的 *PMI* 指数值来看,多数站位的值在 10 以下。秋季 *PMI* 指数相对较高,值大于 50 的站位较多,生殖群体的分布重心在济州岛东南部海域。春、夏季各调查站位的 *PMI* 指数值较为平均,生殖群体的分布较为分散。冬季出现性成熟个体的站位较其他季节少,分布较为稀疏。这可能与冬季的调查站位数相比于其他季节较少有关。上述各季节 *PMI* 指数值分布较高(50 以上)的海域因季节的不同而呈现明显的差异。

2.2 太平洋褶柔鱼生殖群体和环境因子的关系

太平洋褶柔鱼属 1 年生软体动物^[18-20],在东海存在着多个群系^[9,21]。各群系的繁殖时期不同,其繁殖群体的环境适应性也有所差异。本研究以 *PMI* 指数为分析指标,分别选取各季出现太平洋褶柔鱼性成熟个体站位的 *PMI* 指数及其环境因子,分析水温、盐度和水深与 *PMI* 指数的关系。本研究中的水温和盐度因子以底温、底盐作为分析指标。

GAM 模型的 *PCf* 结果见表 3。由表 3 可以看出,夏、秋季的无效偏差值较高,这与夏、秋季各环境因子指标的分布范围较大有关(表 4)。夏、秋季的残差偏差值同样较高,这与实际分布值与模型预测值的差异较大

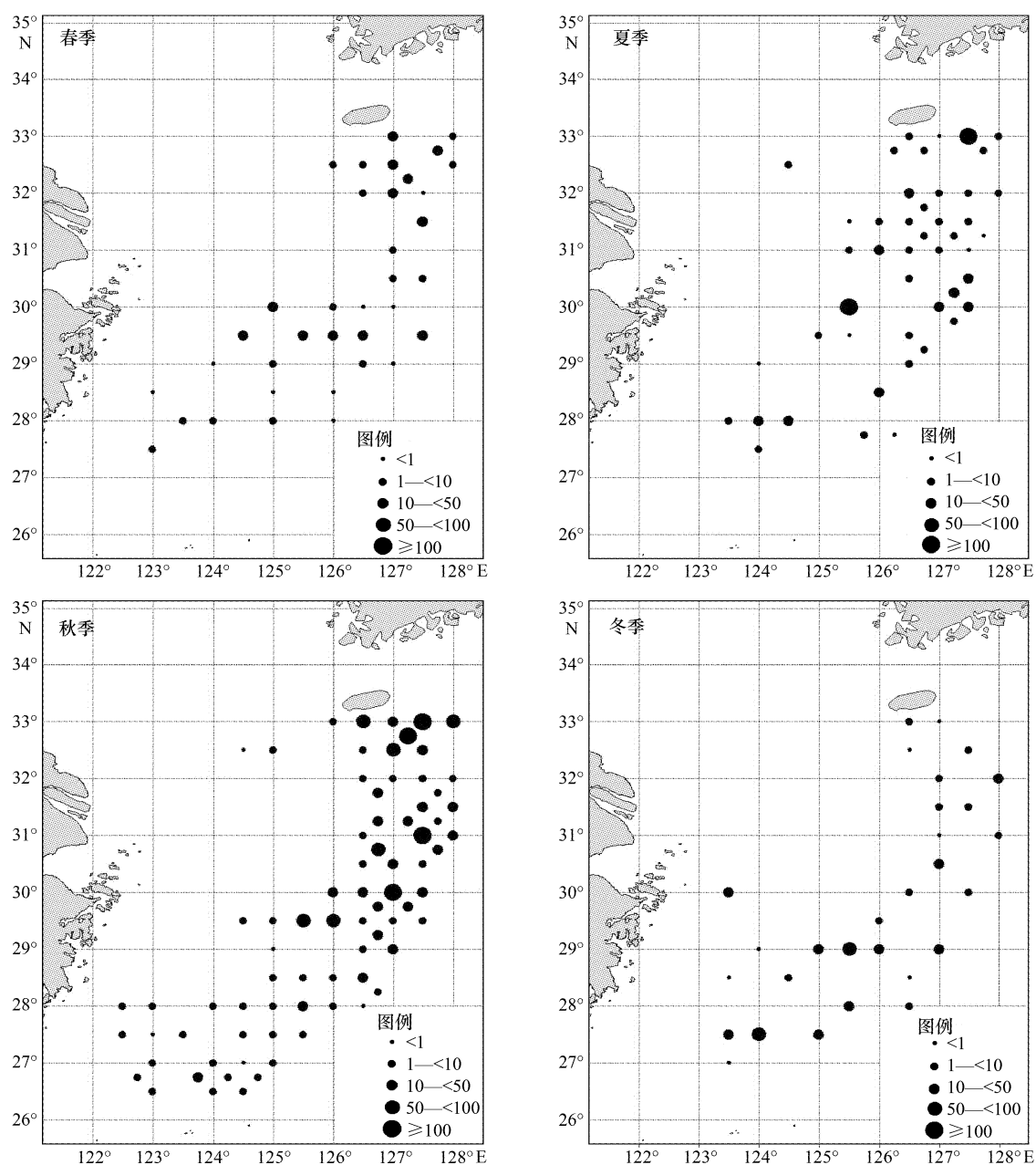


图1 东海太平洋褶柔鱼 PMI 指数空间分布的季节变化

Fig.1 Seasonal variations in spatial distribution of the PMI of *T. pacificus* in the East China Sea

有关。这同时造成了夏、秋季模型的拟合效果相对较差。

2.2.1 底温与 PMI 指数的关系

由拟合关系图 2 及表 4 可以看出:太平洋褶柔鱼生殖群体分布的底温范围为:春季 14.70—18.30 °C、夏季 13.18—20.91 °C、秋季 13.96—24.67 °C、冬季 14.33—19.75 °C。其中,秋季的底温范围最广,最高底温达到 24.67 °C。最低底温 13.18 °C 则出现在夏季。各季节的优势底温存在着一定差异(t 检验, $P < 0.05$)。冬季的优势水温与春季较为接近,夏季则接近于秋季。

2.2.2 底盐与 PMI 指数的关系

由拟合关系图 3 及表 4 可以看出:太平洋褶柔鱼生殖群体分布的底盐范围为:春季 29.52—34.63、夏季 31.57—34.27、秋季 32.26—34.72、冬季 34.25—34.70。其中,春季的底盐范围最大,盐度差达到 5.11。冬季

的底盐范围较小,盐度差仅有 0.45,表明冬季生殖群体对盐度较为敏感,栖息盐度值较高。夏季与秋季生殖群体分布的盐度与优势盐度范围较为接近。

2.2.3 水深与 PMI 指数的关系

由拟合关系图 4 及表 4 可以看出:太平洋褶柔鱼生殖群体分布的水深范围为:春季 55—179 m、夏季 43—176 m、秋季 40—184 m、冬季 79—152 m。各季节由浅到深的水层均存在一定数量的生殖群体,栖息水深最浅为 40 m,最深为 184 m。但优势水深均在 90 m 以上,可见生殖群体主要栖息在深层水域。生殖群体的栖息水深未发现有明显的季节性差异(t 检验, $P > 0.05$)。

表 3 GAM 模型的 PCf 结果

Table 3 PCf value of GAM				
季节 Season	指标 Items	残差偏差 Residual deviance	无效偏差 Null deviance	PCf
春季 Spring	温度	45.96	66.22	0.31
	盐度	57.29	66.22	0.13
	水深	58.30	71.67	0.19
夏季 Summer	温度	77.00	83.09	0.07
	盐度	72.11	84.53	0.15
	水深	92.92	96.46	0.04
秋季 Autumn	温度	86.59	103.78	0.17
	盐度	102.38	116.09	0.12
	水深	141.44	152.64	0.07
冬季 Winter	温度	36.68	48.11	0.24
	盐度	34.03	47.79	0.29
	水深	37.48	56.15	0.33

表 4 各季节太平洋褶柔鱼生殖群体分布的底层温度、盐度及水深

Table 4 Bottom temperature, salinity and depth in distributional regions of <i>T. pacificus</i>										
季节 Season	水温范围/℃ Temperature	优势水温/℃ Dominant temperature		盐度范围 Salinity	优势盐度 Dominant salinity		水深范围/m Water depth	优势水深/m Dominant depth		
		范围 Range	%		范围 Range	%		范围 Range	%	
春季 Spring	14.70—18.30	14.70—16.93	93.46	29.52—34.63	32.97—34.54	83.62	55—179	102—160	63.35	
夏季 Summer	13.18—20.91	16.05—19.75	82.68	31.57—34.27	32.45—33.63	91.00	43—176	94—145	78.60	
秋季 Autumn	13.96—24.67	15.10—20.75	87.32	32.26—34.72	32.71—33.98	84.80	40—184	95—165	83.56	
冬季 Winter	14.33—19.75	15.16—16.78	86.56	34.25—34.70	34.48—34.61	81.96	79—152	90—116	85.50	

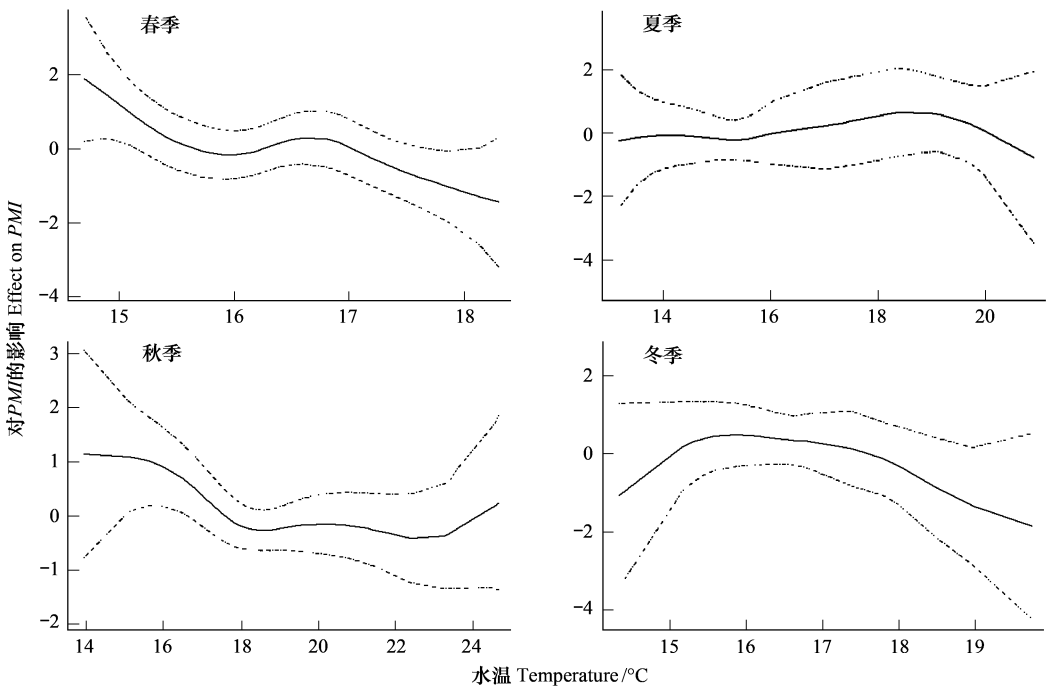


图 2 各季节底温与 PMI 指数的关系

Fig. 2 The relationship between bottom temperature and PMI during different seasons

实线为效应曲线;两条虚线代表标准误差的界限

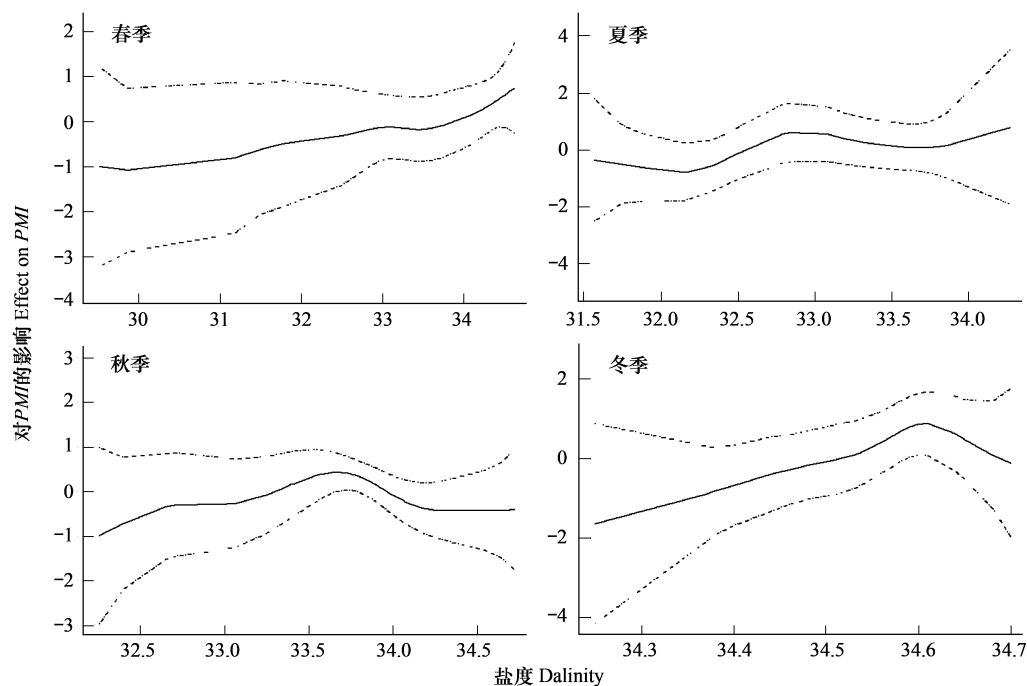


图3 各季节底盐与 PMI 指数的关系

Fig. 3 The relationship between bottom salinity and PMI during different seasons

实线为效应曲线;两条虚线代表标准误差的界限

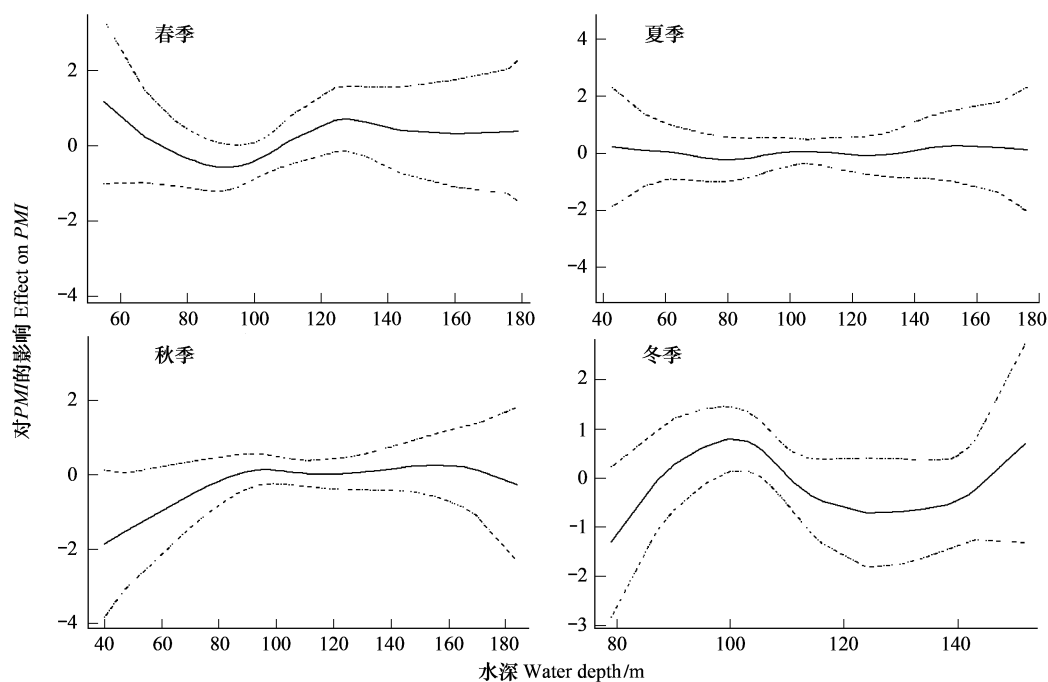


图4 各季节水深与 PMI 指数的关系

Fig. 4 The relationship between water depth and PMI during different seasons

实线为效应曲线;两条虚线代表标准误差的界限

3 讨论

3.1 生殖群体分布的季节差异

由各季节太平洋褶柔鱼生殖群体 PMI 指数值的大小及分布可以看出,东海 4 个季节内均有一定数量的

生殖群体存在,分布的范围主要集中在东海外海海域。北部近海海域($30^{\circ}00'N$ 以北, $125^{\circ}00'E$ 以西)四个季节均几乎未发现有生殖群体的存在。南部外海($30^{\circ}00'N$ 以南, $125^{\circ}00'E$ 以东)和近海海域($30^{\circ}00'N$ 以南, $125^{\circ}00'E$ 以西)在鱼山渔场和温台渔场附近4个季节均存在着一定数量的生殖群体。太平洋褶柔鱼生殖群体分布的季节性差异明显。春季,分布的重心在 $30^{\circ}00'N$ 以南的舟山、舟外和鱼山渔场;夏季,分布的范围与春季相似,但分布较密集,生殖群体南北分布比较平均,在济州岛南部海域出现增多,分布重心有向该海域转移的趋势;秋季,分布的范围进一步靠近北部外海,分布重心已经转移至济州岛南部海域;冬季,分布的范围变窄,生殖群体在济州岛南部海域的分布急剧减少,分布的重心又转移至南部外海海域。

在四个季节中,秋季的 *PMI* 指数相对较高,夏季次之,春季最低。这表明秋季是东海区太平洋褶柔鱼的主要繁殖季节。这与东海水产研究所 1994 年的调查结果相吻合^[22]。太平洋褶柔鱼由夏生群、秋生群和冬生群 3 个群系组成^[23-24],两个主群(秋生群和冬生群)主要在东海大陆架外缘产卵^[25-26]。有资料表明,在东海海域太平洋褶柔鱼以冬生群为主^[9,21]。本次调查结果显示,冬季在东海区的生殖群体较少,*PMI* 指数相对较低。除与调查站位数较少有关外,也有可能是冬生群的产卵周期较长。由于此次冬季调查为补充性调查,在调查站位的设置等方面与其他季节存在一定的差别,这可能会对季节差异的分析结果产生一定程度的影响。因此,冬季生殖群体的分布及环境特征还需要后续更为深入的调查分析。此外,春季也存在一定数量的生殖群体,尽管 *PMI* 指数相对较低,但分布范围较广。据此推断,在东海可能存在着小规模春生群。春生群的存在与否还需要进一步分析性成熟随时间的变化或利用耳石信息分析技术来加以确定。

3.2 生殖群体分布的环境特征及生态适应性

本文利用 GAM 模型对太平洋褶柔鱼生殖群体 *PMI* 指数与影响其的环境因子的关系进行分析,该关系具有非线性特征。与传统回归方法相比,在探究 *PMI* 指数与环境因子的关系方面,GAM 模型是一个信息较为丰富的工具^[27-28]。研究结果发现,各群系的产卵时期不同,其生殖群体的环境适应性也有所差异。就栖息海域的底温来看,除秋季的温差较大以外,其他 3 个季节的温差差异较小。夏季和秋季的适宜水温高于春季和冬季。春季生殖群体栖息海域的底层盐度差较大,表明其适盐范围略要高于其他 3 个季节的生殖群体。冬季生殖群体栖息海域的底盐较高,适盐范围极窄,对盐度较为敏感。4 个季节生殖群体水深由浅到深均有分布,但都集中于深层水域,这也印证了生殖群体深底层栖息的习性^[29]。生殖群体栖息水深的季节变化不明显,未发现有一般群体春夏栖居浅,秋冬栖居深的规律^[29]。综合各种环境因素来看,春季和冬季生殖群体的环境适应性较为相似,夏季则与秋季相似。

李建生等^[8]研究表明,各季节太平洋褶柔鱼(含成体和幼体)的分布几乎遍及东海全部水域,以表温、表盐较高的水域分布较为集中。本研究发现,与整个太平洋褶柔鱼群体相比,其生殖群体表现出特定的环境适应性。仅集中分布在东海外海海域,对各环境因子的适应幅度更为狭小(表 4)。从各季节生殖群体的分布及栖息海域的温、盐度高低来看,其空间分布主要受东海海域海流的影响。这与张寒野等^[11]对太平洋褶柔鱼空间异质性特征的研究结果一致。东海近海主要受台湾暖流影响,外海主要受黑潮暖流影响^[1]。冬、春季,东海近海的台湾暖流势力较弱,水温较低,南北温差较大,水域中生殖群体较少,且仅分布在温度稍高的南部海域;而东海外海,由于黑潮势力较强,生殖群体在外海均有分布,南北相差不大。从夏季到秋季,台湾暖流势力增强,并向北扩展,但势力逐步减弱,东海太平洋褶柔鱼生殖群体仍分布在水温较高的南部海域;而外海,北部远高于南部,南北差异比冬、春季明显(图 1)。大洋开阔区太平洋褶柔鱼研究表明^[21],其分布同样受黑潮、亲潮等海流的影响。分布的环境特征与东海海域的太平洋褶柔鱼较为类似。可见,大洋性太平洋褶柔鱼与东海陆架性太平洋褶柔鱼具有相似的生态适应性。

综上所述,东海太平洋褶柔鱼生殖群体的时空分布主要受台湾暖流和黑潮的影响,表现出分布范围广、产卵季节多样化的特点。这一分布特点可能是太平洋褶柔鱼为保障其幼体成活率、提高繁殖成功率所表现出的一种生活策略。海洋生物的育幼期是其整个生活史中的关键时期^[30-33]。东海太平洋褶柔鱼群体通过大范围、多季节产卵方式,可减低幼体间的种内竞争,为其幼体提供足够的生存和生长空间,保证幼体成活率,进而

保证其群体的有效生存和繁衍。

References:

- [1] Zheng Y J, Chen X Z, Cheng J H, Wang Y L, Shen X Q, Chen W Z, Li C S. Biological resources and environment in the East China Sea continental shelf. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Press, 2003: 694-703.
- [2] Jin X S, Zhao X Y, Meng T X, Cui Y. Biological resources and environment in the Bohai Sea and Yellow Sea. Beijing: Scientific Press, 2005: 374-379.
- [3] Dong Z Z. Fauna Sinica (Mollusca Cephalopoda). Beijing: Science Press, 1988: 81-84.
- [4] Caddy J F, Rodhouse P G. Cephalopod and groundfish landings: evidence for ecological change in global fisheries?. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1998, 8(4): 431-444.
- [5] Song H T, Ding T M. Species composition & quantitative distribution of cephalopod in the north of East China Sea. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 1999, 18(2): 99-105.
- [6] Zheng Y J, Ling J Z, Yan L P. Cephalopod resources and rational utilization in East China Sea. Journal of Fishery Sciences of China, 1999, 6(2): 52-56.
- [7] Ding T M, Song H T. Estimation on the Cephalopod biomass in the sea area of middle-Northern East China Sea. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(3): 215-221.
- [8] Li J S, Yan L P. Quantity distribution of *Todarodes pacificus* and its relation with environment in the East China Sea. Marine Fisheries, 2004, 26(3): 193-198.
- [9] Song H T, Ding T M, Yu K J, Shen J X, Wang X Q, Ruan B. Distribution and migration of *Todarodes pacificus* in East China Sea. Technology of Marine Fisheries, 1999 (1): 9-14.
- [10] Li S F, Yan L P, Li H Y, Li J S, Cheng J H. Spatial distribution of cephalopod assemblages in the Region of the East China Sea. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(6): 936-943.
- [11] Zhang H Y, Hu F. Spatial heterogeneity of *Todarodes pacificus* in East China Sea in winter. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(11): 1299-1302.
- [12] State Bureau of Technical Supervision. GB/T 12763.2-1991. Specifications for Oceanographic Survey. Beijing: Standards Press of China, 1991.
- [13] Ehrhardt N M, Jacquenmin P S, Garcia F, Gonzales G, Lopez J M, Ortiz J, Solis A. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. Advances in Assessment of World Cephalopod Resources. FAO Fisheries Technical Paper No. 231. Rome, FAO, 1983: 306-320.
- [14] Collins M A, Pierce G J, Boyle P R. Population indices of reproduction and recruitment in *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Scottish and Irish waters. Journal of Applied Ecology, 1997, 34(3): 778-786.
- [15] Tafur R, Villegas P, Rabí M, Yamashiro C. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters. Fisheries Research, 2001, 54(1): 33-50.
- [16] Hastie T, Tibshirani R. Generalized additive models. London: Chapman and Hall, 1990: 335.
- [17] Swartzman G, Huang C H, Kaluzny S. Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalized additive models. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1992, 49(7): 1366-1378.
- [18] Nakamura Y, Sakurai Y. Validation of daily growth increments in statoliths of Japanese common squid *Todarodes pacificus*. Nippon Suisan Gakkaishi, 1991, 57(11): 2007-2011.
- [19] O'Dor R K, Webber D M. The constraints on cephalopods: why squid aren't fish. Canadian Journal of Zoology, 1986, 64(8): 1591-1605.
- [20] Okutani T. *Todarodes pacificus*//Boyle P R ed. Cephalopod Life Cycles. London: Academic Press, 1983: 201-214.
- [21] Wang Y G, Chen X J. Resources and Fisheries of the Economic Species of Squids in the World Oceans. Beijing: Ocean Press, 2005: 124-157.
- [22] Zhang Q H, Cheng J H, Xu H X, Shen X Q, Yu G P, Zheng Y J. Fishery resources and sustainable utilization in the East China Sea. Shanghai: Fudan Press, 2007: 431-436.
- [23] Kasahara S. Description of offshore squid angling in the Sea of Japan, with special reference to the distribution of common squid (*Todarodes pacificus* Steenstrup) and on the techniques for forecasting fishing conditions. Bulletin of the Japan Sea Regional Fisheries Research Laboratories, 1978, 29: 179-199.
- [24] Murata M. Ocean resources of squids. Marine and Freshwater Behavior and Physiology, 1990, 18: 19-71.
- [25] Bower J R, Nakamura K, Mori K, Yamamoto J, Isoda Y, Sakurai Y. Distribution of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae near the Kuroshio off southern Kyushu, Japan. Marine Biology, 1999, 135(1): 99-106.

- [26] Choi K, Lee C, Hwang K, Kim S W, Park J H, Gong Y. Distribution and migration of Japanese common squid, *Todarodes pacificus*, in the southwestern part of the East(Japan)Sea. *Fisheries Research*, 2008, 91(2/3): 281-290.
- [27] Zheng B, Chen X J, Li G. Relationship between the resource and fishing ground of mackerel and environment factors based on GAM and GLM models in the East China Sea and Yellow Sea. *Journal of Fisheries of China*, 2008, 32(3): 379-386.
- [28] Bellido J M, Pierce C I J, Wang J. Modelling intra-annual variation in abundance of squid *Loligo forbesi* in Scottish waters using generalised additive models. *Fisheries Research*, 2001, 52(1/2): 23-39.
- [29] Dong Z Z. Biology of the Economic Species of Cephalopods in the World Oceans. Jinan: Shangdong Science & Technology Press, 1991: 100-118.
- [30] Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Goto T, Hiyama Y. Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57(1): 24-30.
- [31] Jones G P. Competitive interactions among adults and juveniles in a coral reef fish. *Ecological Society of America*, 1987, 68(5): 1534-1547.
- [32] Osenberg C W, Mittelbach G G, Wainwright P C. Two-stage life histories in fish: the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecological Society of America*, 1992, 73(1): 255-267.
- [33] Keeley E R. Demographic responses to food and space competition by juvenile steelhead trout. *Ecological Society of America*, 2001, 82(5): 1247-1259.

参考文献:

- [1] 郑元甲, 陈雪忠, 程家骅, 王云龙, 沈新强, 陈卫忠, 李长松. 东海区大陆架生物资源与环境. 上海: 上海科学技术出版社, 2003: 694-703.
- [2] 金显仕, 赵宪勇, 孟田湘, 崔毅. 黄、渤海生物资源与栖息环境. 北京: 科学出版社, 2005: 374-379.
- [3] 董正之. 中国动物志(软体动物门 头足纲). 北京: 科学出版社, 1988: 81-84.
- [5] 宋海棠, 丁天明. 东海岸北部头足类的种群组成和数量分布. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 1999, 18(2): 99-105.
- [6] 郑元甲, 凌建忠, 严利平. 东海头足类资源现状与合理利用的探讨. 中国水产科学, 1999, 6(2): 52-56.
- [7] 丁天明, 宋海棠. 东海中北部海区头足类资源量的评估. 水产学报, 2001, 25(3): 215-221.
- [8] 李建生, 严利平. 东海太平洋褶柔鱼的数量分布及其与环境的关系. 海洋渔业, 2004, 26(3): 193-198.
- [9] 宋海棠, 丁天明, 余匡军, 沈纪祥, 王晓晴, 阮飏. 太平洋褶柔鱼 *Todarodes pacificus* 在东海的分布和洄游. 海洋水产科技, 1999, (1): 9-14.
- [10] 李圣法, 严利平, 李惠玉, 李建生, 程家骅. 东海区头足类群聚空间分布特征的初步研究. 中国水产科学, 2006, 13(6): 936-943.
- [11] 张寒野, 胡芬. 冬季东海太平洋褶柔鱼的空间异质性特征. 生态学杂志, 2005, 24(11): 1299-1302.
- [12] 国家技术监督局. GB/T 12763.2-1991. 海洋调查规范——海洋生物调查. 北京: 中国标准出版社, 1991.
- [21] 王尧耕, 陈新军. 世界大洋性经济柔鱼类资源及其渔业. 北京: 海洋出版社, 2005: 124-157.
- [22] 张秋华, 程家骅, 徐汉祥, 沈新强, 俞国平, 郑元甲. 东海区渔业资源及其可持续利用. 上海: 复旦大学出版社, 2007: 431-436.
- [27] 郑波, 陈新军, 李纲. GLM 和 GAM 模型研究东黄海鲈资源渔场与环境因子的关系. 水产学报, 2008, 32(3): 379-386.
- [29] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学. 济南: 山东科学技术出版社, 1991: 100-118.