

日本海における持続可能な漁業に向けての
Ecopath モデルの適用

井上 博

2024

日本海における持続可能な漁業に向けての
Ecopath モデルの適用

Applying Ecopath models in the Sea of Japan for
sustainable fisheries

井上 博

Hiroshi Inoue

2024

目次

第1章 緒言	1
第2章 京都府沿岸域の Ecopath モデル	
2-1 背景と目的	7
2-2 材料と方法	8
2-2-1 モデル海域	8
2-2-2 底生生物の採集	8
2-2-3 底生生物の機能グループの選定	9
2-2-4 Ecopath モデルの構築と生態系ネットワーク分析	
2-2-4-1 Ecopath モデル	9
2-2-4-2 漁獲物の機能グループの選定	10
2-2-4-3 パラメータの入力	11
2-2-4-4 Ecopath モデルの精度とプレバランス診断	13
2-2-4-5 生態系ネットワーク分析	13
2-2-5 環境変動	18
2-3 結果	18
2-3-1 マスバランシング	18
2-3-2 Ecopath モデルの評価	19
2-3-3 基礎的な出力と栄養段階	20
2-3-4 Mixed trophic impact analysis (MTI)	21
2-3-5 機能グループの分類	21
2-3-6 生態系に対する漁業の影響	22
2-3-7 環境変動	22
2-4 考察	22
2-4-1 モデル構造	22
2-4-2 漁業生態系分析	24

第3章 日本海西部海域における Ecopath モデル構築に向けた主要底魚類の食性の比較

3-1 背景と目的	62
3-2 材料と方法	63
3-2-1 調査海域と調査方法	63
3-2-2 標本処理と食性解析方法	63
3-3 結果	66
3-4 考察	70
3-4-1 底魚類の食性	70
3-4-2 餌料生物	72
3-4-3 食物網調査の課題	73
3-4-4 機能グループの選定	74

第4章 日本海西部海域の Ecopath モデル

4-1 背景	88
4-2 材料と方法	88
4-2-1 モデル海域	88
4-2-2 底生生物の採集	88
4-2-3 パラメータの入力	89
4-2-4 Ecopath モデルの構築と生態系ネットワーク分析	
4-2-4-1 Ecopath モデル	89
4-2-4-2 資源量・漁獲量の推定方法	90
4-2-4-3 パラメータの入力	90
4-2-4-4 Ecopath モデルの精度とプレバランス診断	91
4-2-4-5 生態系ネットワーク分析	91
4-3 結果	92
4-3-1 マスバランシング	92
4-3-2 Ecopath モデルの評価	92
4-3-3 基礎的な出力と栄養段階	93
4-3-4 Mixed trophic impact analysis (MTI)	94
4-3-5 キーストーン種分析による分類	94
4-3-6 生態系に対する漁業の影響	95

4-4 考察	95
4-4-1 モデル構造	95
4-4-2 機能グループの栄養段階	96
4-4-3 生態系ネットワーク分析	97
4-4-4 漁業生態系分析	99

第5章 総合考察

5-1 沿岸域生態系と深海底生生態系モデルの比較	123
5-2 Ecopath モデルの課題	126
5-3 Ecosim によるシミュレーション	128
5-4 Ecospace の活用	130
5-5 より精度の高い生態系モデル構築のために	131

要旨	134
謝辞	135
引用文献	136

第 1 章

緒言

世界の漁業と養殖業の総生産量は、1990年には約1億トン（FAO 2016a）であったものが2020年には2億1400万トン（水産庁 2021）まで増加し、アジアだけでなく世界中で水産物に対する需要が高まっている（FAO 2022）。しかし、このうち漁船漁業などにより漁獲される天然資源の漁獲量は1990年頃からほとんど増加していない。90年代以降の増加分はほぼ全て養殖によるものであり、2020年には全漁業生産量の57%を養殖漁業が占めた。しかし、養殖生産の約半分は給餌養殖であり、その飼料は天然で漁獲される魚類の魚粉をベースに生産されていることから、養殖業を支えるためにも天然漁業資源の持続的利用は極めて重要である。ところが、世界の漁業資源の3分の1が乱獲状態にあることが報告され、資源の保全と回復のために様々な努力が行われている（FAO 2016b）。

日本では1980年代中期（1984年、最大1272万トン）をピークに漁業生産量は現在も減少を続けており、2020年には423万トンとピーク時の3分の1まで落ち込んだ（水産庁 2021）。遠洋漁業や沖合漁業の場合、他国との漁獲量の調整も必要であり、日本だけで資源管理を進めるには限界がある。ところが、自国で管理できる沿岸漁業でも同様に減少が続いている（1985年227万トン、2020年87万トン）。天然漁業資源の管理において、日本ではMSY(maximum sustainable yield: 最大持続生産量)を基本とした単一魚種ごとの資源管理が中心だが（Makino 2011; Ichinokawa et al. 2017）、日本の沿岸漁業の主要な漁法である底びき網や定置網はいずれも多魚種を漁獲する漁法であり、我が国の沿岸漁業の実態にあった多魚種管理が可能な新しい管理施策を導入する必要がある。また世界的には、魚種やサイズを選択する漁業よりも、漁業に対する生態系の応答を理解したうえで多様な魚種をバランスよく漁獲する方が持続的であるという考え方が広まっている（Garcia et al. 2012）。

EUや北米ではIQ(Individual Quota: 個別漁獲割当)やITQ (Individual Transfer Quota: 譲渡可能個人漁獲割当量)を始めとして様々な水産資源管理が進められており、比較的安定した水産資源の状態が維持されている。また、生態系ベースの漁業資源管理(Pikitch et al. 2004)の考え方が浸透し、ATLANTIS (Fulton et al. 2004) や SEAPODYM (Lehodey 2005)、Ecopath

with Ecosim (Christensen and Walters 2004 ; 以下 Ecopath モデル) といった漁業資源に対する環境と漁獲の影響を生態系ベースで評価するモデルの進歩が著しい。また、そのための生態系における物理環境データのモニタリング体制や、それに対する各資源の応答などの管理指標の整備が精力的に進められている (Link 2005; Heslenfeld and Enserink 2008; Greenstreet et al. 2010; 清田ら 2016)。漁業生態系モデルの中で、ATLANTIS や SEAPODYM は、環境や群集構造を構成する複数のモデルをカップリングさせて資源の動態を予測するモデルである。一方、Ecopath モデルは基礎生産から漁業資源までの過程を全てバイオマスの流れで扱うモデルであり、海洋生態系と漁業の関係を分析するツールとして活用が期待される (清田ら 2016)。Ecopath モデルは無料のソフトウェアであり誰でも利用することができることから、現在では海洋生態系モデリングの分野では最も多く利用されており、世界 155 ヶ国以上で 900 以上もの適用事例が公開されている。また、モデル内の機能は現在もアップデートが進められている。さらに、海洋生態系のみならず、湖沼や河川など様々な水圏の生態系・漁業管理モデルとして利用されている。EU では、すでに実際の漁業資源管理に適用されつつある (Craig and Link 2023)。

一方、日本における Ecopath モデルの構築に関しては、西部北太平洋における鯨類と魚類に関するモデル (Okamura et al. 2002)、瀬戸内海周防灘の生態系モデル (亘 2015)、東北沖の底魚生態系モデル (米崎ら 2016)、東京湾の低次生産構造に関するモデル (Sakamoto and Shirakihara 2017)、北西太平洋の小型浮魚類に焦点を当てたモデル (Watari et al. 2019)、東日本太平洋沿岸の海洋環境と漁業に関するモデル (Booth et al. 2020) が報告されているのみである。日本においても多魚種管理を目的とした生態系モデルの構築は、将来の適正な資源管理に不可欠と考えられる。本研究では生態系モデルとして Ecopath モデルを用い、これまでに適用例のない日本海の漁業資源について、漁業生態系 (漁業資源の状態と漁業に対する生態系の応答) を解明し、現状を把握するとともに将来の資源管理のあり方について検討を行った。

モデリングの対象海域は京都府沿岸（第 2 章）及び日本海西部海域（第 3 章、第 4 章）とした。京都府沿岸のモデルでは、浅海から水深 240 m までを対象海域とし、主に漁業対象種の漁獲量データを用いた。Ecopath モデルの構築には、生態系の中で重要な役割を果たしている非漁業対象種の情報も不可欠なことから、京都府沿岸の中央部に位置する丹後海の水深 5 m から 200 m までの海域で底生生物の採集調査を行い、モデリングに必要な機能グループを選定した。丹後海は湾奥の東西の隅角部に支湾の宮津湾および舞鶴湾が付属し、一級河川である由良川の流入により河口から湾口部にかけて生物多様性と生産力の高い海域が形成されている（横山ら 1977; 林・浜中 1979; Watanabe et al. 2017）。また、丹後海を含む京都府沿岸の浅海域は、ヒラメ、スズキ、タイ類、アジ類、イワシ類などの成育場及び索餌場として重要な役割を果たしており（Fuji et al. 2010; Sasano et al. 2022; Takeno et al. 2014; Yamamoto et al. 2017）、京都大学舞鶴水産実験所の研究者らが長年にわたり環境及び資源生物の生態データを蓄積してきた。第 2 章では、レジームシフトの前後で Ecopath モデルの複数の生態系指標値を比較し、レジームシフトがもたらした京都府沿岸域の生態系構造の変化と漁業に対する影響を評価した。

第 3 章と第 4 章では、沿岸域の漁業生態系と比較するため、京都府沿岸につながる日本海西部海域の水深 200～500 m の底生生態系の食物構造を調べ、底生生態系に対する漁獲の影響評価を通して、現在の底びき網漁業の持続性を診断した。日本海は、最深部が 3800 m であるのに対して外海とつながる 4 海峡（対馬海峡、津軽海峡、宗谷海峡、間宮海峡）の水深は 140 m より浅いという特徴的な地形を持ち、各海峡の深度の浅さと広い深海洋底の存在が、日本海特有の海洋構造を形成している（長沼 2000; Okiyama 2004）。各海峡から流入する海水は浅層に薄く分布し、その下層には、海域内で生成された日本海固有水といわれる約 1℃以下の海水が、全容積の約 85 % を占める形で分布する（Yasui et al. 1967）。日本海固有水の水温の低さと分布域の広さ、対馬暖流の流入による低塩分、冬季における強い北西季節風、オホーツク海の氷結などが、生物の生息にとって厳しい環境をもたらしている。さ

らに、更新世の日本海に繰り返し起きた海面低下に伴う外海からの孤立化、低塩分化、貧酸素化などの環境悪化により、日本海の生物集団は何度も衰退や絶滅を経験し、隣接する海域から再侵入を果たした少数の種だけが分布域を占有してきた（小島ほか 2007）。その結果、日本海の深海生物は低い種多様性と固有種で特徴づけられ、他海域とは大きく異なる特異な生態系と生物群集を構成している（西村 1974; Nishimura 1983; 堀越ほか 1987）。

第3章では、日本海西部海域において底びき網による採集調査を行い、漁業対象種だけでなく非対象種の生物についてもバイオマスと食性を調べることにより、食物網構造を理解するとともに、精度の高い生態系モデルを構築するために必要な機能グループの設定と主要餌生物の年間被食量の推定を行った。第4章では、第3章の底びき網調査の結果及び漁獲量の統計データを用いて、深海域の Ecopath モデルを構築し、底生生物群集の種間関係と食物網構造をモデル化した。Ecopath モデルによって出力された各機能グループや生態系と漁業に対する評価指標を用いて、日本海西部の底生生態系に対する底びき網漁業の影響と漁業の現状について検討した。第5章では、第4章までの結果をもとに、日本海の浅海域と深海域における漁業生態系を比較するとともに、これらを世界の他海域の漁業生態系とも比較した。また、Ecosim を用いて漁獲圧を将来的に減少させた場合の時系列シミュレーションを試み、京都府沿岸と日本海西部の漁獲量変化について予察的な推定を行った。これらの比較研究を通して Ecopath モデルの課題を抽出し、Ecosim、Ecospace や Eco tracer といった Ecopath モデルの新たな機能を用いた漁業生態系モデルの今後の展望について検討した。

第 2 章

京都府沿岸域の Ecopath モデル

2-1 背景と目的

レジームシフトは海洋生態系の変化をもたらす重要な要因であることから (Takasuka et al. 2008)、レジームシフトの影響を含めた生態系の構造と機能を理解することは、持続可能な漁業に向けた効果的な資源管理手法を検討する上で不可欠である (Costello 2012; Piet et al. 2017)。今日まで、日本における水産資源管理は、主に総漁獲可能量に基づく単一種管理政策を採用してきた (Makino 2011; Ichinokawa et al. 2017)。現在、日本の漁獲量の 80 % 以上は複数種を漁獲する定置網漁業、底びき網漁業、巻き網漁業によるものである (農林水産省 2020)。ゆえに、生態系ベースの管理手法はこうした多種多様な魚種を管理するための有効な手法となる。Ecopath モデルは 1984 年に開発され、生態系の構造と機能を分析し、漁業の影響を評価することができる複数種生態系モデルであり (Christensen and Walters 2004)、世界で最も利用されている生態系モデルのひとつである。

本章では、日本海の京都府沿岸域における漁業生態系にレジームシフトが与える影響を評価することを目的とした。レジーム間における栄養構造の変化と漁獲が海洋資源に与える影響を理解するために、1988/1989 年のレジームシフト以前 (モデル年 : 1985 年) と以後 (モデル年 : 2013 年) の京都府沿岸域の Ecopath モデルを構築した。これらの 2 つのモデルは、1985 年には巻き網と定置網、2013 年には主に定置網という、異なる主要な漁法に反映された生態系の違いも示している。漁業が生態系機能に及ぼす影響に関する指標をレジーム間で比較し、沿岸漁業の持続可能性について評価した。

2-2 材料と方法

2-2-1 モデル海域

モデリングの対象海域は京都府の沿岸海域であり、海岸線から水深 240 m（北緯約 35 度 9 分）、東経 134 度 8 分～135 度 5 分の範囲とした。調査海域の面積は 2230 km² に及んだ（Fig. 2-1）。京都府の沿岸域は対馬暖流の影響を受け、その東側を占める丹後海的环境と生物生産は、由良川からの流入水の影響を受けている（Itoh et al. 2016; 渡辺ら 2017）。丹後海的环境、生態系、生物生産メカニズムについては多くの研究報告がある（e.g., Akiyama et al. 2015; 渡辺ら 2017; Omweri et al. 2018）。この海域にはマアジ *Trachurus japonicus* やカタクチイワシ *Engraulis japonicus* などの小型浮魚類が季節的に来遊し、マダイ *Pagrus major* やメバル類 *Sebastes* spp. などの沿岸性魚類が生息する（Masuda et al. 2008; Terashima et al. 2020）。ブリ *Seriola quinqueradiata* やサワラ *Scomberomorus niphonius* のような大型の沖合性の魚種も、餌を求めて丹後海に来遊する（Terashima et al. 2020）。

2-2-2 底生生物の採集

京都府北部に位置する由良川河口とその沖合域において、2013 年 3 月、6 月、8 月、10 月、11 月、2014 年 3 月、6 月、9 月に底生生物群集の調査を行った（Table 2-1）。調査は the Japan Long Term Ecological Research Network（JaLTER）の一環として実施した。京都大学フィールド科学教育研究センター舞鶴水産実験所の教育研究船緑洋丸（18 t）により、由良川河口から水深 5 m、10 m、30 m の海域において、水工研 II 型ビームトロールネット（高さ 20 cm、幅 2 m、メッシュサイズ 5 mm；木元ら 2001）を約 2 ノットで 5 分間曳網（海底曳網面積約 600 m²）し、大型底生生物を採集した。各水深帯において 1～3 回の曳網を行い、緑洋丸搭載の全地球測位システム（GPS）プロッター（HE-61GPII; 本多電子株式会社）を用いて、記録された曳網開始点と終了点の緯度と経度の位置に基づいて曳網距離を計算した。

調査で採集した生物はクラゲ類、海藻類を除きすべて分析対象生物とした。得られた標本は氷で冷蔵保存し実験室まで運び、種同定、秤量したのち、70%エタノールで固定した。標本は、魚類、甲殻類、巻貝綱、二枚貝綱、頭足綱、棘皮動物門の6つの分類群についてできる限り種まで同定し、種ごとに個体数の計数と湿重量 (g wet weight/km²) の計測を行った。同じ水深で複数回曳網を行った場合は、湿重量、個体数の平均値を算出した。

2-2-3 底生生物の機能グループの選定

採集された底生生物群集の中から9機能グループを選定した (Table 2-2)。種の選定では、主に京都府沿岸域における種のバイオマス (底生生物サンプリングでバイオマスが多い種) や食物網での重要性 (漁業対象魚種の主要な餌生物である種) に基づいて行った。本研究では、網目サイズが5 mmであったため、体長が5 mm未満の種は対象としなかった。クラゲ類 (*Aurelia coerulea* や *Nemopilema nomurai* など) も採集されたが、採集時にからだが壊れるために定量的な採集ができないと判断し、また京都府沿岸域におけるこれらの種に関する利用可能な調査文献なかったため、本研究では対象としなかった。

2-2-4-1 Ecopath モデル

京都府沿岸域において、1985年と2013年の生態系モデルを構築し、漁業の影響を評価するためにEcopathモデル (Christensen and Pauly 1992; Pauly et al. 2000) を使用した。資源量、生産量、バイオマスの流れにおいて1985年と2013年の2つのモデル間で違いがあった。特に資源量の差は顕著であり、1985年のマイワシの資源量は、2013年の資源量の135倍であった。Ecopathモデルは、生態系内の資源とそれらの相互作用の静的な質量バランスのスナップショットを作成し、資源量を栄養段階とリンクさせて表現している (Christensen et al. 2005)。Ecopathモデルは、ある種の資源量、資源量に対する生産量、資源量に対する消費量、食性、漁獲量に関するデータを用いて、栄養段階ごとのマスバランスの連関を推定する。こ

の関係は以下の式で表現される。

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i EE_i - Y_i - E_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j DC_{ji} = 0 \quad (1)$$

ここで、 B_i と B_j はそれぞれ、餌生物となる機能グループ i と捕食者となる機能グループ j のバイオマスである。 $(P/B)_i$ は機能グループ i のバイオマスあたりの生産量で、Allen (1971) の全死亡係数 Z に相当する。 EE_i は機能グループ i の栄養転換効率 (Ecotrophic efficiency) であり、生産物が系内で利用される割合として示される。 Y_i は機能グループ i の総漁獲率である。 E_i は機能グループ i のモデル系内外への移出入量、 $(Q/B)_j$ は捕食者 j のバイオマスあたりの消費量である。

DC_{ji} は餌生物となる機能グループ i を捕食する機能グループ j の食性である。Ecopath モデルはすべての機能グループについて DC_{ji} と Y_i の入力が必要とする。各機能グループ i において、4 つのパラメータ B_i 、 $(P/B)_i$ 、 $(Q/B)_j$ 、 EE_i のうち 3 つは既存のデータを入力しなければならない。そうすれば、4 つ目のパラメータは連立方程式を使って推定することができる。本研究では、京都府沿岸域の Ecopath モデル構築に Ecopath with Ecosim ソフトウェア (バージョン 6.6) を使用した。

2-2-4-2 漁獲物の機能グループの選定

京都府沿岸海域において漁獲される魚種と、前述のビームトロールで採集された底生生物群集に、動物プランクトン、植物プランクトン、デトライタスを加えて、40 の機能グループを設定した。機能グループとは、分布と食性の類似性によってまとめた生物種のグループである (Coll  ter et al. 2012)。各機能グループを構成する生物種 (学名) を Table 2-3 にまとめた。本研究の 40 機能グループのうち、13 機能グループは底生無脊椎動物 (#22、#23、#24、#25、#26、#27、#28、#32、#33、#34、#35、#36、#37)、8 機能グループは底生魚類 (#11、#12、#13、#15、#18、#29、#30、#31)、14 機能グループは回遊性魚

類 (#1、 #2、 #3、 #4、 #5、 #6、 #7、 #8、 #9、 #10、 #14、 #16、 #17、 #19)、2 機能グループは頭足類 (#20、 #21)、2 機能グループはプランクトン (#38、 #39)、1 機能グループはデトリタス (#40) である。さらに機能グループを、この地域で生活史を完結する定住性機能グループと、海域外から来遊し一時的にこの海域を利用する回遊性機能グループに分けた。大型捕食者の中には、ブリ、マグロ類、サワラなどのように回遊経路の途中で一時的に本域を通過・利用するのみという種もある。しかし、京都の沿岸漁業を考えた場合、大型回遊魚は漁獲量とその経済的価値が大きく、機能グループとしてなくてはならないものである。

2-2-4-3 パラメータの入力

資源量 (B)、資源量あたりの生産量 (P/B)、資源量あたりの消費量 (Q/B)、食性 (DC)、漁獲量 (Y) といった基本的な入力パラメータは、機能グループごとに先行文献から得た (Tables 2-4~2-8)。1985 年と 2013 年の京都府沿岸域における漁獲対象の各機能グループの年間漁獲量を計算するため、京都府の年間漁獲量統計 (Table 2-9) を使用した (京都府 1987; 2015)。この研究で使用したデータは、京都府沿岸の水深 240 m までの海域で一般的に用いられている 6 つの漁具または漁法 (すなわち、定置網、巻き網、底びき網、刺し網、桁網、延縄漁を含む釣り) を含んでいる (Fig. 2-2)。また、漁獲対象ではないが肉食動物の重要な餌である底生動物については、前述のビームトロールによる採集データを使用した。

P/B は全死亡率 (Z) と同等であり (Allen 1971)、漁獲死亡率 (F) と自然死亡率 (M) の合計と定義される (Pauly 1980)。 F は漁獲量とバイオマスから算出した ($F = \text{Catch}/B$)。 Q/B 比と M は、Fish Base の生活史ツール (<https://www.fishbase.se>、 "Accessed 3 April 2021") を使って算出した (Palomares and Pauly 1989; Pauly 1989; Palomares 1991)。無脊椎動物については、 M と Q は Sea Life Base (<http://www.sealifebase.org>、 "Accessed 3 April 2021") から算出した。魚類機能グループの Q/B 比は、Palomares and Pauly (1998) の経験的比を用いて

推定した。

$$\log\left(\frac{Q}{B}\right) = 7.0764 - 0.204 \times \log(Winf) - 1.965 \times T' + 0.083 \times A + 0.532 \times h + 0.398 \times d \quad (2)$$

ここで、 T' はある個体群の生息海域の年間の平均水温であり、 $T'=1000/TK$ ($TK=T^{\circ}C+273.15$) で表される。 A は魚類の尾鰭のアスペクト比であり、魚の遊泳能力と代謝活動の推定として代用でき、 $A=hCF^2/s$ で表される (hCF は尾鰭の高さ、 s は尾鰭の面積)。パラメータ h と d は、魚類の機能グループの食性によって定義される。つまり、デトリタス食者の場合、 $h=0$ 、 $d=1$ ；草食性と雑食性の場合、 $h=1$ 、 $d=0$ ；肉食性・魚食性の場合、 $h=0$ 、 $d=0$ と定義されている (Table 2-10、Palomares 1991)。

京都府沿岸域における漁業対象の各機能グループの資源量は、漁獲量を推定漁獲率で割ることによって推定した (Table 2-5)。推定漁獲率は水産庁の資源評価報告書および文献から推定し (Table 2-5)、モデル海域内では漁獲率は一定と仮定した。遊漁の漁獲統計は、入手可能なデータが限られているため、本調査に含めることができなかった。デトリタス、アミ類、動物プランクトンの年間のバイオマスは文献から得た (Yang 2001; Akiyama et al. 2015; Watari 2015) (Table 2-5)。両モデルの食物源である植物プランクトンのバイオマスは、入力するための調査データが不十分であったため、Ecopath モデルの機能により出力した。食性については、文献を参考にした上で、質量バランスを達成するように Ecopath モデルの機能により食性を各機能グループで調整した (Table 2-8)。食性表 (Table 2-8) において、各機能グループにおける餌生物と移出入の合計は、モデル作成時に 1 (100%) でなければならない。しかし、多くの大型魚種が一時的に京都府沿岸域の外から回遊してくるので、年間の大部分の餌生物はモデル系外で捕食されている。Ecopath モデルの「移入」機能は、このような系外での餌生物消費を考慮している。本研究では、回遊してきた大型捕食魚の「移入」の値は P/B 、 Q/B を変えずに、餌生物の EE を調整した後に決定した。

2-2-4-4 Ecopath モデルの精度とプレバランス診断

各モデルパラメータ (B 、 P/B 、 Q/B 、 DC) の入力値の精度を Ecopath モデルの“ペディグリー機能”を用いて評価した (Tables 2-11~2-16)。ペディグリー機能の評価の誤差範囲は $\pm 10\%$ (低不確実性) から $\pm 90\%$ (高不確実性) であり、Aydin ら (2007) に従って分類した。Ecopath モデルのバランスを取るためには、各機能グループの EE を 1 より低くする必要がある (Christensen et al. 2008)。1985 年モデルと 2013 年モデルの EE 値を機能グループごとに比較した。また、プレバランス (PREBAL) 診断を Ecopath モデル内で実行し、栄養段階ごとのバイオマスの変化を表示した。バイオマスの傾き (対数表示) は、栄養段階別に配列されたすべての機能グループにわたって 5-10% 減少すべきである (Link 2010; Heymans et al. 2016)。また、すべての機能グループの P/Q 値の範囲を、Ecopath モデルを用いた先行文献で使用された同様の機能グループの共通の値と比較した (Christensen et al. 2005; Watari 2015; Watari et al. 2019)。さらに、これらの Ecopath モデルの TL 値を先行文献の標準値と比較し適正值であるか確認した。京都府沿岸域の Ecopath モデルの全体については、17 の基準からなる PREBAL に基づいてチェックし、その結果は“良”、“可”、“注意”の 3 つにランク付けされた (Link 2010)。

2-2-4-5 生態系ネットワーク分析

生態系ネットワーク分析は、生態系モデルの比較に役立ついくつかの指標を出力することができる。本研究では、レジームシフトの影響を評価するために、各機能グループの栄養段階、雑食指数、mixed trophic impact (MTI) 分析、キーストーン種分析の結果を定量的に出力し、異なるレジーム間 (1985 年、2013 年) で比較した。

栄養段階 (TL) ある生態系における機能グループの栄養段階の値は、以下の式で計算できる (Odum and Heald 1975; Adams et al. and Heald 1975; Adams et al. 1983) :

$$TL_i = 1 + \sum_{j=1}^n (DC_{ji} \times TL_j) \quad (3)$$

ここで、 TL_i は機能グループ i の栄養段階であり、1 はデトリタスを含む最も低い栄養段階を表し、高い栄養段階は上位捕食者を表す。 DC_{ji} は食性で、捕食者の餌料として餌生物機能グループ i がどれだけ寄与しているかを表す。

雑食指数 (OI) 雑食指数 (OI) は、ある機能グループの餌生物の栄養段階の多様性を表し、以下のように計算される (Libralato 2008) :

$$OI_j = \sum_{i=1}^n \left(DC_{ji} \times \left(TL_i - (TL_j - 1) \right)^2 \right) \quad (4)$$

スペシャリストの機能グループの OI の値は 0 に近い。一方、ジェネラリストの機能グループの OI の値は 1 に近い (Christensen and Pauly 1992)。

The system omnivory index (SOI) は食物網全体における雑食性の指標である。 SOI は、餌生物と捕食者の相互関係が栄養段階間でどのように分布しているかを示し、生態系ネットワークの全体的な複雑さを表す。生態系間の SOI を比較することで、生態系の発達段階や成熟度、そして自然および人為的な変化に対応する能力を評価することができる (Libralato 2008)。 SOI の時間的変化は、漁業活動と環境変化による生態系の栄養構造の時間的変化を示す (Trites et al. 1999)。ある生態系の SOI は系内の機能グループの OI を加重平均したものであり、以下のように定量化される。

$$SOI = \frac{\sum_{i=1}^n (OI_i \times \log(Q_i))}{\sum_{i=1}^n \log(Q_i)} \quad (5)$$

加重係数は、各機能グループ i の摂餌量 (Q_i) の対数である。

Mixed trophic impact analysis (MTI) MTI 分析はある機能グループのバイオマスの変化が系内の他のすべての機能グループのバイオマスに与える影響 (m_{ji}) を評価するために用いられ、先行文献に従って算出した (Ulanowicz and Puccia 1990)。機能グループ間において、影響を与えるグループ j と影響を受けるグループ i との間の相互作用は以下のとおりである。

$$m_{ji} = DC_{ji} - FC_{ji} \quad (6)$$

ここで、 DC_{ji} は食性で、捕食者機能グループ j の摂餌に対する餌生物機能グループ i の寄与を表す。 FC_{ji} は機能グループ j による機能グループ i の捕食の割合を表す。この分析では、漁法・漁具も捕食者の一部として含めている (Christensen et al. 2008)。

キーストーン種分析における分類 また、各機能グループ j のバイオマス (B_j) と系全体への栄養影響 (ε_j) は、Valls ら (2015) の方法に従って 5 つの生態学的カテゴリーに分類した。すなわち、キーストーン種 (カテゴリー A)、高影響/高バイオマス (カテゴリー B)、低影響/低バイオマス (カテゴリー C)、低影響/高バイオマス (カテゴリー D)、および中間 (カテゴリー E) の 5 つである。系への全体的な栄養影響は次のように計算される。

$$\varepsilon_j = \sqrt{\sum_{i \neq j} m_{ji}^2} \quad (7)$$

生態系に対する漁業の影響を定量化するための生態系ネットワーク分析 以下の指標は、特定の漁法が機能グループに与える影響を定量的に検証するものである。持続可能な漁業

資源管理に適した漁法の特定に役立つ。

Mean trophic level of catch (TLc) TLc は、モデル海域の年間漁獲物の平均栄養段階を示し、以下のように定義される (Lindeman 1942; Odum and Heald 1975)。

$$TL_c = \frac{\sum_i (TL_i \times Y_i)}{\sum_i Y_i} \quad (8)$$

ここで TL_i は機能グループ i の栄養段階の値であり、 Y_i は機能グループ i の年間漁獲量である。Ecopath モデルの一部の生態系に関連する指標は、Odum (1969) を参考にして構築されている。 TL_i を含む京都府沿岸域の Ecopath モデルの入出力と世界各地から報告されている生態系モデルについて、モデル年、モデル面積 (km²)、機能グループの数、モデル水深範囲、ケッペンの気候区分、指標、TLc、総漁獲量、SOI を比較した (Table 2-17)。

Primary production required (PPR) 漁業が生態系に与える影響を評価するために、2つの指標を検討した。基礎生産要求量 (PPR) は、漁獲量を支えるのに必要な基礎生産量を示す (Pauly and Christensen 1995)。機能グループ i の PPR (PPR_i) は以下のように計算される。:

$$PPR_i = \sum_i \sum_{paths} (Y_i \times \prod_{predator, prey} \frac{Q_{predator}}{P_{predator}} \times DC'_{predator, prey}) \quad (9)$$

ここで Y_i は機能グループ i の年間漁獲量である。 $P_{predator}$ は捕食者の生産量、 $Q_{predator}$ は捕食者の消費量、 $DC'_{predator, prey}$ は捕食者の食性における餌生物ごとの割合である。ある系における PPR は次式で計算される。:

$$PPR = \sum PPR_i \quad (10)$$

さらに、全基礎生産量あたりの PPR （ $\%PPR$ ）を各モデルで以下のように計算した。

$$\%PPR = PPR / \text{Total Primary production} \quad (11)$$

Index of the loss in secondary production due to fisheries catch ($Lindex$) 漁獲による二次的な生産の損失指数 ($Lindex$) を、 PPR を用いて算出した (Libralato et al. 2008)。 $Lindex$ の値が大きいほど、乱獲傾向にあることを示す (Coll et al. 2008)。 $Lindex$ の値は 0 から 0.25 の範囲にあり、次式で計算される：

$$Lindex = -\frac{1}{P_1 \cdot \ln TE} \times \sum_i^m (PPR_i \times TE^{TL_i-1}) \quad (12)$$

ここで、 P_1 は全基礎生産量、 TE は栄養転換効率、 PPR_i は機能グループ i ($i=1 \dots, m$) に必要な基礎生産量である。 TL_i は機能グループ i の栄養段階である。

Classification as sustainably fished ($Psust$) 生態系と漁業の関係を評価するために、持続可能な程度に生態系から漁獲しているかという確率 ($Psust$) を $Lindex$ を用いて推定した (Coll et al. 2008)。 $Psust$ 値により、京都府沿岸域の 1985 年と 2013 年のモデルにおける漁業の持続可能性を評価した。 $Psust$ は Murawski (2000) による乱獲の定義に基づいている。Coll et al. (2008) は 51 の Ecopath モデルを 2 つのグループに分類した。すなわち、乱獲状態の生態系のモデル (Group 1) と持続可能な状態の生態系のモデル (Group 2) である。 $Psust$ は次のように表される：

$$P_{sust}(L^*) = \frac{P(L_2 > L^*)}{P(L_2 > L^*) + P(L_1 < L^*)} \quad (13)$$

ここで、 L^* は京都府沿岸域における 1985 年または 2013 年モデル全体に対する L_{index} の値である。 $P(L_1 < L^*)$ は L^* より低い指数値を持つ Group 1 の件数である。 $P(L_2 > L^*)$ は、 L_2 が L^* より大きい場合の数であり、Group 2 の件数である。

が高い値 ($Psust > 0.75$) を示す場合は、漁業と生態系が持続可能な関係であることを表している (Coll et al. 2008)。

2-2-5 環境変動

1901 年から 2019 年までの日本海南西部の年平均海面水温のデータ (海面水温偏差 : https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/shindan/a_1/japan_warm/cfg/data/areaE_SST.txt "Accessed 2 Feb 2021") を気象庁の HP から得た。また、京都府の漁獲統計 (e-Stat : https://www.e-stat.go.jp/e-statsearch/fles?page=1&layout=datalist&toukei=00500216&tstat=000001015174&cycle=0&tclass1=000001034726&stat_infid=000031605852&tclass2val=0 "Accessed 2 Feb 2021") を使用した。毎年の海面水温偏差の時系列データを、1965 年から 2021 年までの京都府沿岸域における 6 つの機能グループの漁獲統計と比較した。日本海において、1970 年から 1986 年までを寒冷レジーム期、1987 年以降を温暖レジーム期とした (Tian et al. 2013; Yatsu 2019)。したがって、1985 年のモデルは寒冷レジーム期に属し、2013 年のモデルは温暖レジーム期に属する。

2-3 結果

2-3-1 マスバランシング

基本入力と推定パラメータを Table 2-4 に示す。Ecopath モデルは 1985 年と 2013 年の両方でバランスをとった。ただし、Ecopath モデルが京都府沿岸域の参照データでバランスが取

れなかった場合には、食性の値を調整してバランスのとれたモデルを構築した (Table 2-8)。

デトリタス食性を有する機能グループでは、食性におけるデトリタス依存度を変化させてバランスをとった。多くの魚食性の捕食者の主要な餌生物であるマイワシとカタクチイワシの資源量が 1985 年から 2013 年の間に大きく変化したことから、魚食性捕食者の主食は、1985 年にはマイワシ、2013 年にはカタクチイワシに設定した (Fig. 2-3b、c、Table 2-8)。

2-3-2 Ecopath モデルの評価

ペディグリー機能による Ecopath モデルの評価の詳細を Table 2-14 に示した。1985 年と 2013 年において同様の参照データを用いたため、両年で同じペディグリー評価を用いた。ペディグリー評価は数字が小さいほど評価が高いことを示す。*B* に関するペディグリー評価は、魚類機能グループについては 3、底生生物機能グループについては 2 とした。ただし、植物プランクトンは Ecopath モデルに推定させたため 8 とした。魚類機能グループの *Y* のペディグリー評価は 2 であった。すべての機能グループの *P/B* のペディグリー評価は 7 とした。頭足類の機能グループでは 7、底生動物の機能グループについては 8 とした。すべての機能グループの *DC* のペディグリー評価は 6 であった。

1985 年のモデルで *EE* 値が最も高かったのは 0.86 (#14 と #38)、2013 年のモデルでは 0.87 (#5) であった。*EE* 値が高いということは次の栄養段階の捕食者や漁獲量に対する寄与率が高いことを示している。*P/Q* の範囲は、1985 年において 0.11-0.30、2013 年では 0.12-0.30 であった。*P/Q* の範囲に関しては Ecopath ユーザーガイドにおいてすべての機能グループが 0.10-0.30 の範囲に収まることが望ましいといわれている (Christensen et al. 2005)。PREBAL の診断結果は、すべての基準で "良好" または "許容範囲内" であり、モデルのバランスがとれていることを示していた。すべての PREBAL の結果を Tables 2-11~2-15、Figs. 2-4~2-11 に示した。

2-3-3 基礎的な出力と栄養段階

評価した機能グループのうち 28 グループが京都府沿岸域の漁業対象であった (Tables 2-9、2-11)。京都府沿岸域における 28 の機能グループの漁獲量は、1985 年の 21.5 t/km²/year から 2013 年の 4.0 t/km²/year まで減少した。特にマイワシの漁獲量は 15.8 t/km²/year から 0.3 t/km²/year に減少した。また、京都府沿岸域におけるすべての機能グループ間の捕食被食関係をフローダイアグラム図に示した (Fig. 2-12)。京都府沿岸域での漁獲物の平均栄養段階は、1985 年から 2013 年の間に 3.06 から 3.20 へと上昇した (Table 2-13)。1985 年と 2013 年では、底生無脊椎動物の栄養段階は 2.00~3.47 と低めの値を示し、これは主にデトリタスや他の底生生物を食べていたことに起因する (Tables 2-4、2-8)。魚類の栄養段階の値では、底魚機能グループは 2.55~3.49 と低く、浮魚機能グループは 3.00~4.00 と高い値を示した。京都府沿岸域では、クロマグロ *Thunnus orientalis* が属するマグロ類 (#8) 機能グループ、バショウカジキ *Istiophorus platypterus* とクロカジキ *Makaira mazara* が属するカジキ類 (#9) 機能グループが最も高い栄養段階の値を示した (1985 年はそれぞれ 4.07 と 4.08、2013 年は 4.08 と 4.07) (Table 2-4)。2013 年の *SOI* 値 (0.36) は 1985 年 (0.29) よりも高かった (Table 2-13)。モデル海域外からの機能グループの移入の値は、広域な回遊経路をもつ浮魚機能グループ (#1、#2、#3、#4、#5、#6、#7、#8、#9、#10、#20 と #21) で 0.1~0.56 と設定した。2013 年のモデルでは、小型浮魚の中で最大の資源量であったカタクチイワシを、魚食性魚類 (#4、#5、#6、#7、#8、#9、#10、#11、#12、#13、#14、#16、#18、#19、#20 と #21) の主な餌生物として設定しなければ、モデルのバランスをとることができなかった。

2-3-4 Mixed trophic impact analysis (MTI)

MTI の結果、マイワシ (#1) は 1985 年では多くの機能グループに強い影響を与えたが、2013 年の影響は小さかった (Fig. 2-13)。対照的に、ブリ (#6)、サワラ (#10)、スズキ (#16) の影響は、1985 年と比較して 2013 年に増加した。捕食者機能グループ (影響を与える側) から餌生物機能グループ (影響を受ける側) に対する直接的な捕食被食関係によって、被食者機能グループの多くは負の影響を受けた。定置網漁業による漁獲は、浮魚機能グループに負の影響を与えたが、底魚機能グループには 1985 年と 2013 年の両方で正の影響を与えた。1985 年の巻き網漁業はサバ類の年間資源量の 25% を漁獲し、サバ類に最も重大な負の影響を与えた。しかし、巻き網の他の魚種への負の影響は小さく、マイワシに関しても資源量の 7% 未満の漁獲にとどまった (Tables 2-4、2-9)。

2-3-5 機能グループの分類

キーストーン種分析における機能グループの分類では、1985 年と 2013 年のデータは同じような傾向を示した。Fig. 2-14 上で多くの機能グループは左下から右上に分布した。1985 年のモデルでは、エイ (#11)、クロダイ (#13)、スズキ (#16) の機能グループは (A) のカテゴリー (キーストーン種) に分類された。しかし、2013 年にはキーストーン種に分類された機能グループは存在しなかった。キーストーン種は、バイオマスが小さく他の機能グループに対する影響の大きい種を指す。1985 年と 2013 年の間の大きな変化として、マイワシ (#1)、エイ (#11)、サバ類 (#4)、バイ (#23) の機能グループの資源量と栄養影響が減少し、ブリ (#6)、アマダイ類 (#15)、二枚貝 (#28)、ウシノシタ類 (#29)、ネズボ類 (#30)、ハゼ類 (#31) の機能グループのバイオマスと栄養影響が増加したことがあげられる。カテゴリー (D) には、1985 年にはトビウオ類 (#17) のみ属したが、2013 年にカテゴリー (D) に属する機能グループは認められなかった。京都府沿岸域のほとんどの機能グループは (E) のカテゴリー (中間) に属した。

2-3-6 生態系に対する漁業の影響

京都府沿岸域における %PPR の値は、1985 年 (18.86%) の方が 2013 年 (15.57%) よりも高かった。つまり、1985 年の漁獲物は 2013 年の漁獲物よりもより多くの基礎生産を使っていたことがわかる (Table 2-16)。1985 年の機能グループ別 %PPR は、マイワシが最も高く (5.83%)、次いでサバ類 (4.00%) であった。しかし、この 2 つのグループの %PPR は 2013 年には大幅に減少した。対照的に、2013 年にはブリ (4.12%) とサワラ (3.00%) の %PPR が大幅に増加した。

乱獲の指標である *Lindex* 値は、1985 年 (0.059) の方が 2013 年 (0.028) よりも大きかった。*Psust* は、1985 年 (46.4%) と比較して 2013 年 (72.1%) は増大しており、漁業の持続可能性が改善したことが示された。

2-3-7 環境変動

寒冷期 (1970~1986 年) の年平均海面水温偏差は -0.29°C 、温暖期 (1988~2015 年) の年平均海面水温偏差は $+0.16^{\circ}\text{C}$ であり、海面水温は 1964~2015 年の間に上昇した (Fig. 2-3a)。

2-4 考察

2-4-1 モデル構造

生態系ネットワークを適切に分析するためには、Ecopath モデルのバランスがとれていなければならない。京都府沿岸域における 1985 年と 2013 年の 2 つの Ecopath モデルは、40 の機能グループに対する漁業データと調査データに基づいて構築された。モデルを調整するためには、餌生物と捕食者の機能グループ間の関係、機能グループの漁獲量と資源量、デトリタスの流入と流出、機能グループの移出入によりバランスがとれていなければならない。

P/Q の範囲は、1985 年では 0.11-0.30、2013 年では 0.12-0.30 であった。これは、Christensen et al. (2005) によると信頼できる P/Q 値の範囲内である。両年のモデルとも精度を評価するために使用された指標(例えば、すべての機能グループに対する EE 値、イカ類の P/Q 値、 TL 値)は許容範囲内であった(Christensen et al. 2008)。したがって、両年のモデルの出力は信頼できると判断された。

多くの機能グループの資源量は、資源評価結果や底生生物調査から推定された。京都府沿岸域のモデルにおいて P/B と Q/B の値は、近縁種間で同様の値を用いた。これらの値は今後改善される必要があるが、本研究では最も現実的な値として利用した。Ecopath モデルにより推定された資源量および EE の推定精度は、入力データの精度と同等と考えられている(Essington 2007)。本研究では、ビームトロールにより採集した底生生物機能グループの資源量の精度は高いと考えられる。漁獲統計における誤差の原因は、漁船から廃棄される廃棄魚(秋山 2007)や遊漁による漁獲(秋山 2007; Terashima et al. 2020)に由来すると考えられている。本研究において Ecopath モデルにより出力されたほとんどの機能グループの EE 値は、日本の太平洋地域における同様の機能グループの EE 値と類似していたため、本研究で使用した漁獲統計データの信頼性は高いと判断された(Watari et al. 2019)。また、生態系モデルとしての Ecopath モデルにおける 2 つの主要な問題点は、入力値がもつ誤差とモデル系外からの回遊魚の扱いである。

文献によると、京都府沿岸域において漁業的に重要な 28 機能グループのうち、14 機能グループ(#1、#2、#3、#4、#5、#6、#7、#8、#9、#10、#11、#17、#19、#20)は、季節的な来遊の際にこのモデル海域を利用する回遊性グループと考えられている。京都府沿岸域は、これらの回遊性機能グループの回遊範囲のごく一部でしかいないため、その漁獲量の一部は移入資源由来として設定した。これらの魚種の回遊経路は、海洋循環や海流の変化に強く影響される。その結果、京都府沿岸域への回遊性機能グループの移入量に高い年変動が生じ、漁獲量も同様に年ごとに大きく変動する。したがって、多くの回遊性魚類のペディグリー評

価は低ランクと位置付けた。Tian et al. (2012) は、回遊性魚類は海水温に反応して回遊経路を決定することを示した。Ecopath モデルに付随する機能である Ecospace は空間的・時間的なマスバランスの変化を考慮することができる。この機能を用いて環境要因と回遊性機能グループの回遊経路をシミュレーションすることにより、さらに精度の高い予測が可能になるものと期待される (Pauly et al. 2000)。

2-4-2 漁業生態系分析

1985 年から 2013 年までの京都府沿岸域における漁獲量の大きな変化は、マイワシの激減とサワラの増加である。京都府沿岸域における漁獲対象 28 機能グループを含む年間漁獲量は、1985 年の 21.5 t/km²/year から 2013 年の 4.0 t/km²/year にまで減少した。これは、マイワシの激減が主な要因である (Table 2-9)。また、カタクチイワシ、ウルメイワシ、サバ類といった他の中小型の浮魚類は 1985 年から 2013 年にかけて減少する傾向にあったが、ブリやスズキといった大型魚食性魚類は増加した。Ecopath モデルのアウトプットは、このような魚種構成の変化を反映している。

TLc と *SOI* は、1985 年から 2013 年の間に、それぞれ 3.06 から 3.20、0.29 から 0.36 に増加した (Table 2-17)。これらの変化は主に、マイワシの資源量の激減 (1985 年、2013 年ともに *TL*=3.00) と、サワラ (1985 年 *TL*=3.97、2013 年 *TL*=3.49) やブリ (1985 年 *TL*=3.91、2013 年 *TL*=3.49) のような高栄養レベルの機能グループの増加によるものであった。レジームシフト前後の *SOI* の変化は、Tian et al. (2014) の対馬暖流域における先行研究の結果と一致する。京都府沿岸域の単位面積当たりの 2013 年の総漁獲量は、他の海域と同様であったが、1985 年の 5 分の 1 以下であった (Table 2-17)。これは、マイワシが生態系と食物網に与える影響が大きいことを示している。大型の魚食性魚類であるサワラやブリは、日本海の南西から北東にかけて広く分布しており、海水温の上昇がこれらの魚種の資源量の増加に正の影響を与えている (為石ら 2005; Tian et al. 2012; 戸嶋ら 2013)。京都府沿岸域において

も、1990年代から海面水温の上昇に伴い漁獲量が徐々に増加する魚種が見られた (Fig. 2-3a、e、f、g)。また、MTIの結果は、1985年から2013年にかけてブリ、サワラ、スズキによる他の小型機能グループに対する捕食の影響が増加したことを示している (Fig. 2-13)。

1985年のキーストーン種分析では、エイ (#11)、クロダイ (#13)、スズキ (#16) の3機能グループがキーストーン種 (カテゴリーA) として分類された (Fig. 2-14)。キーストーン種とは、バイオマスが少ないにも関わらず食物網において影響が大きい種と定義されている (Valls et al. 2015)。しかし、2013年には、クロダイとスズキのバイオマスが増加し、中間的なエリア (カテゴリーE) に移行した。また、アカエイも低影響・低バイオマスのエリア (カテゴリーC) に移行したため、キーストーン種が不在となった。生態系におけるキーストーン種の喪失は、生物群集の構造を変化させ (Paine 1995)、生態系のシフトを示唆する (Whiterod and Zukowski 2019)。しかし、キーストーン種の有無と生態系の安定性の関係を理解することは難しい。というのも、キーストーン種の特定には様々な定義や方法が用いられており (Valles et al. 2015)、キーストーン種の役割や出現メカニズムは生態系の構造によって異なるためである (Bond 2001)。

1985年と2013年の漁業が生態系に与える影響を比較すると、%PPRは18.86%から15.57%に、*Lindex*は0.059から0.028に減少した。持続可能な漁業の基準である *Psust* (Coll et al. 2008) は46.4%から72.1%に増加した。2013年に *Psust* が上昇していたのは、2013年の *TLc*が増加し、*Lindex*が低下したためと考えられる。つまり、マイワシの漁獲量が減少し、サワラとブリのバイオマスが増加したことに起因する。このような漁業指標の変化は、沿岸生態系と漁業との関係性を示し、京都府沿岸域における沿岸生態系と漁業の関係は、1985年から2013年にかけてより持続可能な状態へと変化したと判断される。また、2013年の *SOI* の増加は、栄養段階が中程度 ($TL=3.00$) のマイワシの資源量に影響を大きく受けた生態系から、多様な食物網からなる生態系へと変化したことで、生態系の安定性が高まったと考えられる。

定置網漁業は漁獲バランスのよい好適な漁法（Nédélec and Prado 1990; Kolding et al. 2016; Kiyota et al. 2020）として、漁業資源の持続可能な利用に有効であることが示唆されている（Garcia et al. 2016）。定置網漁業ではまた、メッシュサイズ、季節、場所を変えることで、多魚種管理を可能にすることが期待され、技術革新や生態系にやさしい様々な工夫が行われている。本研究で示された高い $Psust$ の値は、漁業による生態系への影響という観点から、定置網漁業を中心とした漁業構造が今後も持続可能であることを示している。現在使用されている他の多くのモデルと同様にその精度には限界があるものの、生態系の中で複雑な要因が水産資源に与える影響を評価する Ecopath モデルは、持続可能な漁業の実現に貢献できるであろう。モデリング精度の向上のためには、環境変動、漁業資源の状態、生態系のモニタリングが不可欠である。

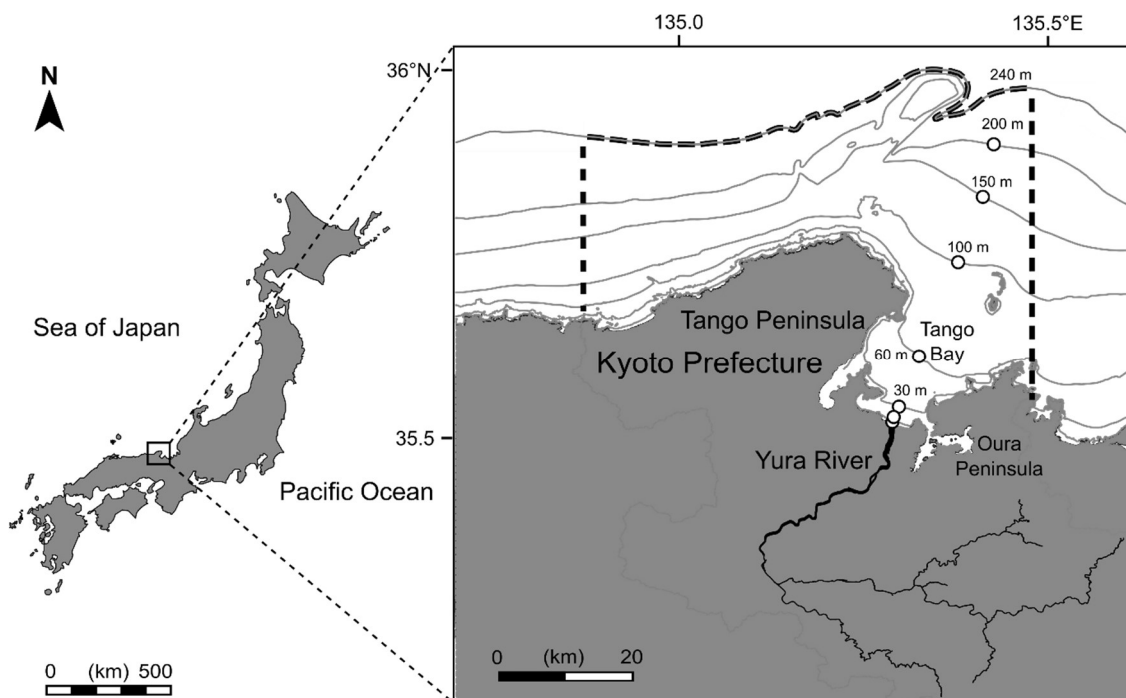


Fig. 2-1 Study area, the coastal area of Kyoto Prefecture, Japan. The model area was from the coastal line to a bathymetry depth of 240 m, covering 2230 km². The dashed line shows the border of the model area. White circles show the locations of beam trawl sampling at depths of 5, 10, 30, 60, 100, 150, and 200 m

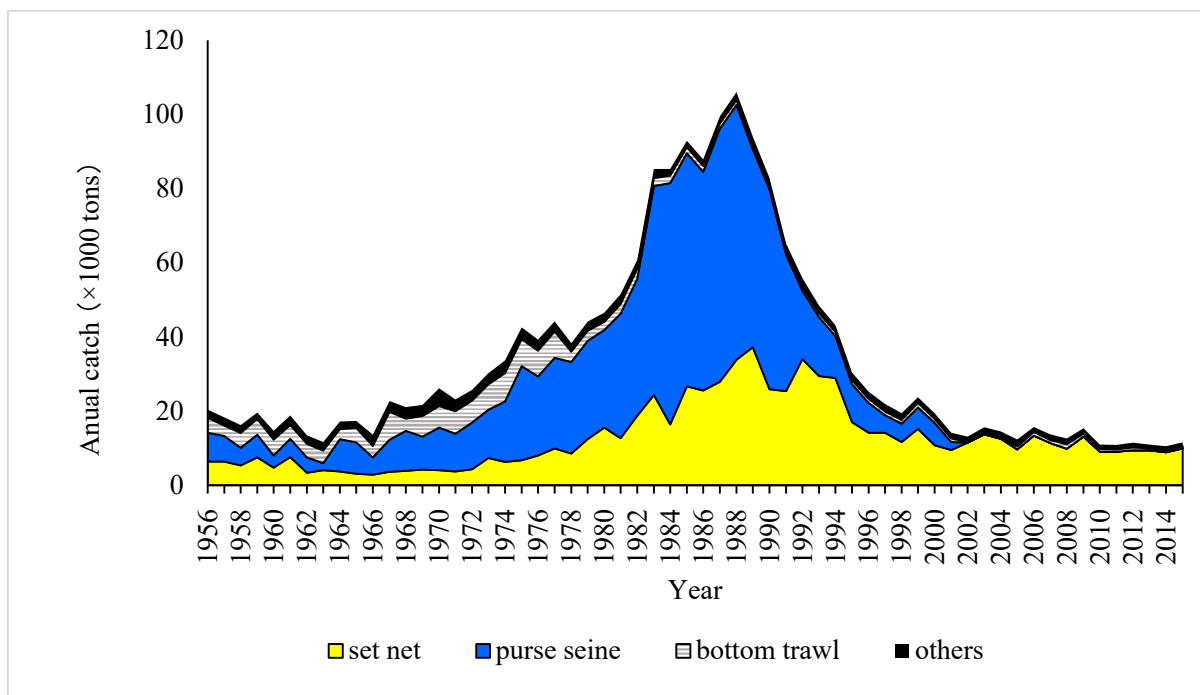


Fig. 2-2 Annual catch data by fishing methods in Kyoto Prefecture from 1956 to 2015 (SDBS

Web:https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/ “Accessed 17 June 2022”)

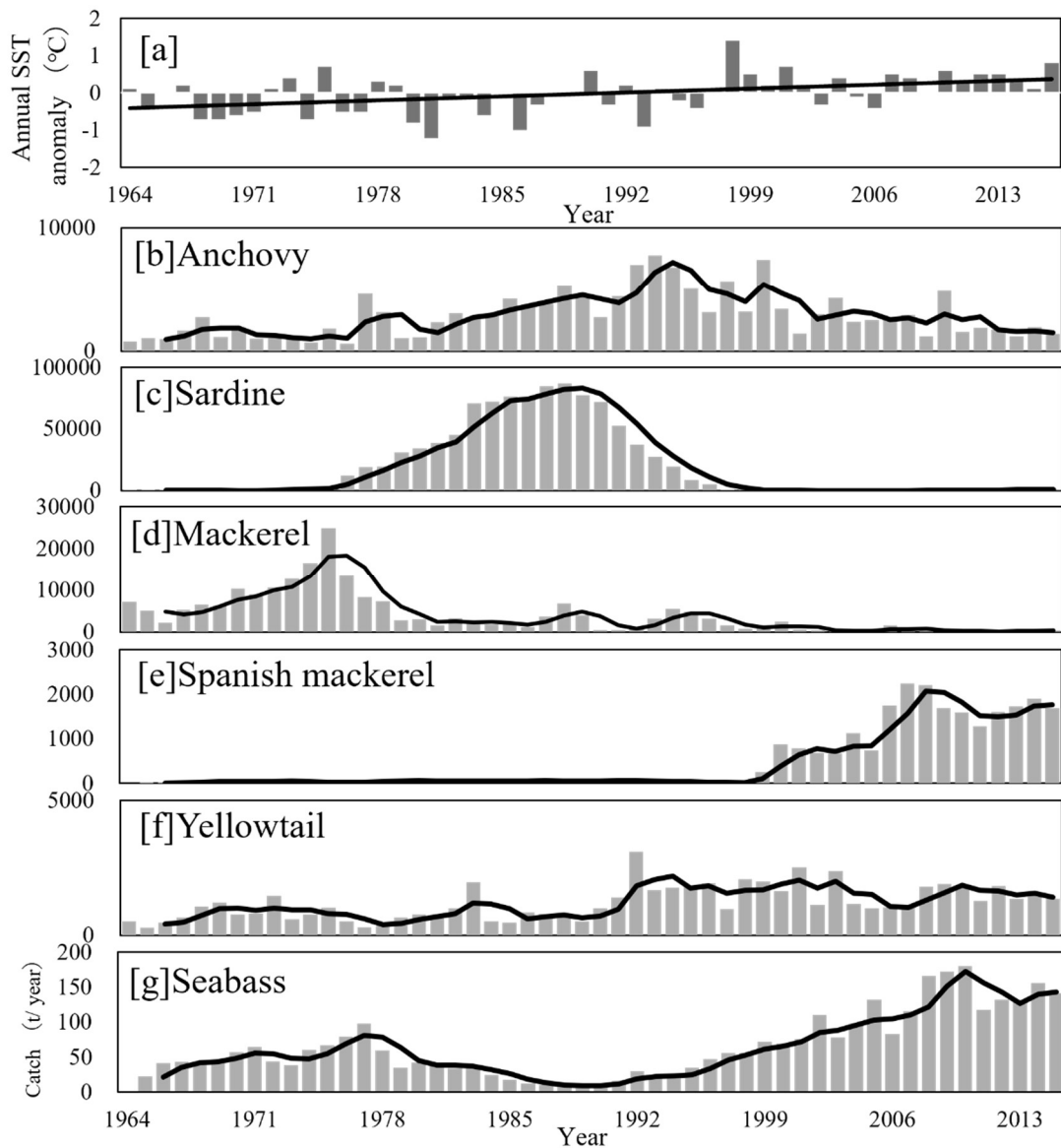


Fig. 2-3 a Annual sea surface temperature (SST) anomaly in western part of the Sea of Japan from 1964 to 2015. Total commercial catches (b ~ g) in the coastal area of Kyoto Prefecture from 1964 to 2015. The lines indicate moving average (period of 3). The three species (b anchovy, c sardine, and d mackerel) whose catches decreased the most and the three species (e Spanish mackerel, f yellowtail, and g seabass) whose catches increased the most from 1985 to 2013 in the catch data of Kyoto Prefecture

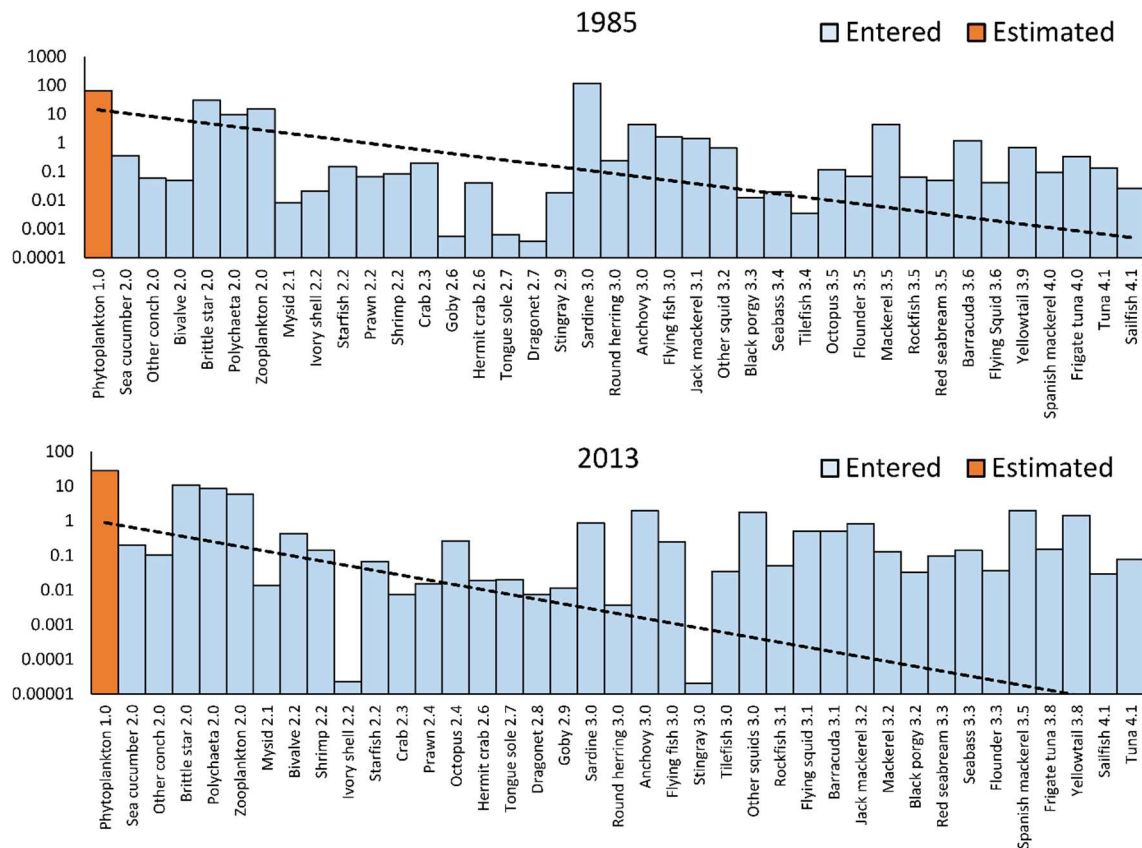


Fig. 2-4 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in biomass (B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 1–3 in Table 2-13

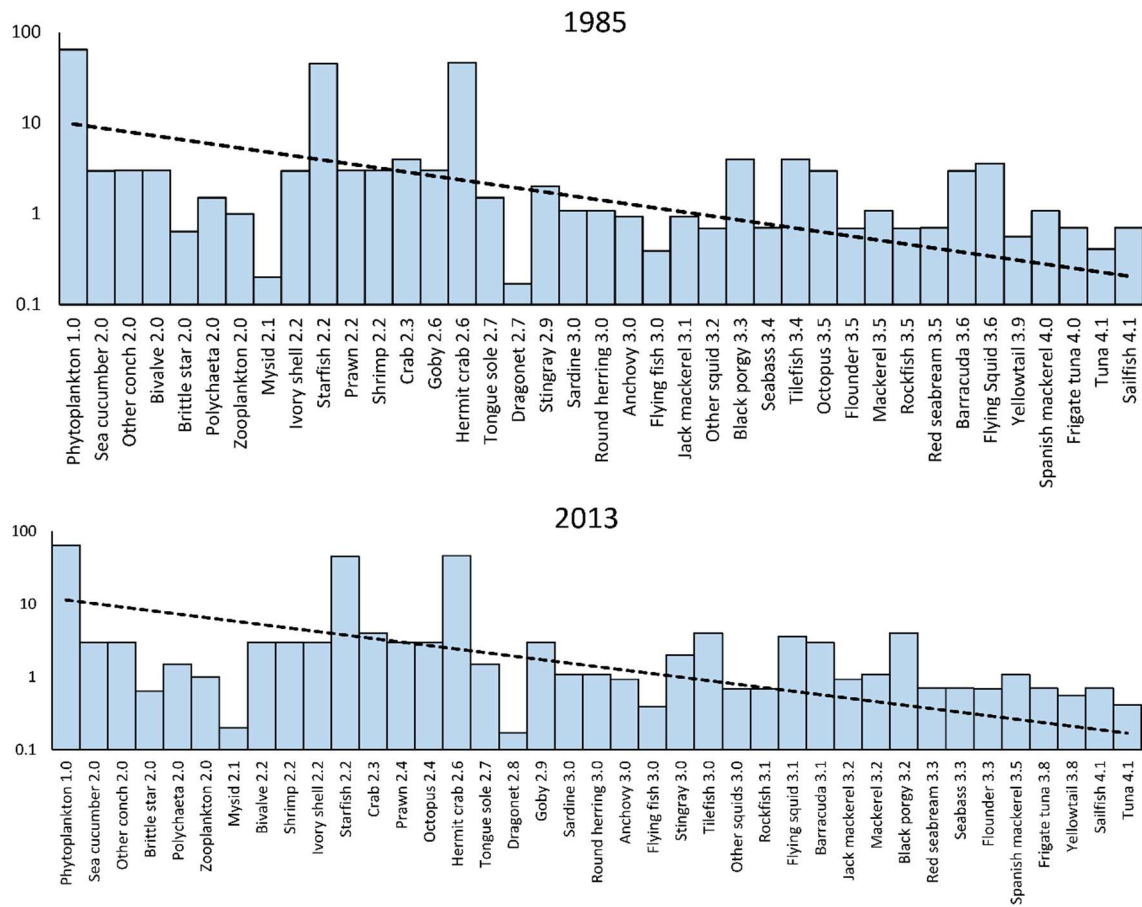


Fig. 2-5 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in production per biomass (P/B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 7 and 8 in Table 3-13

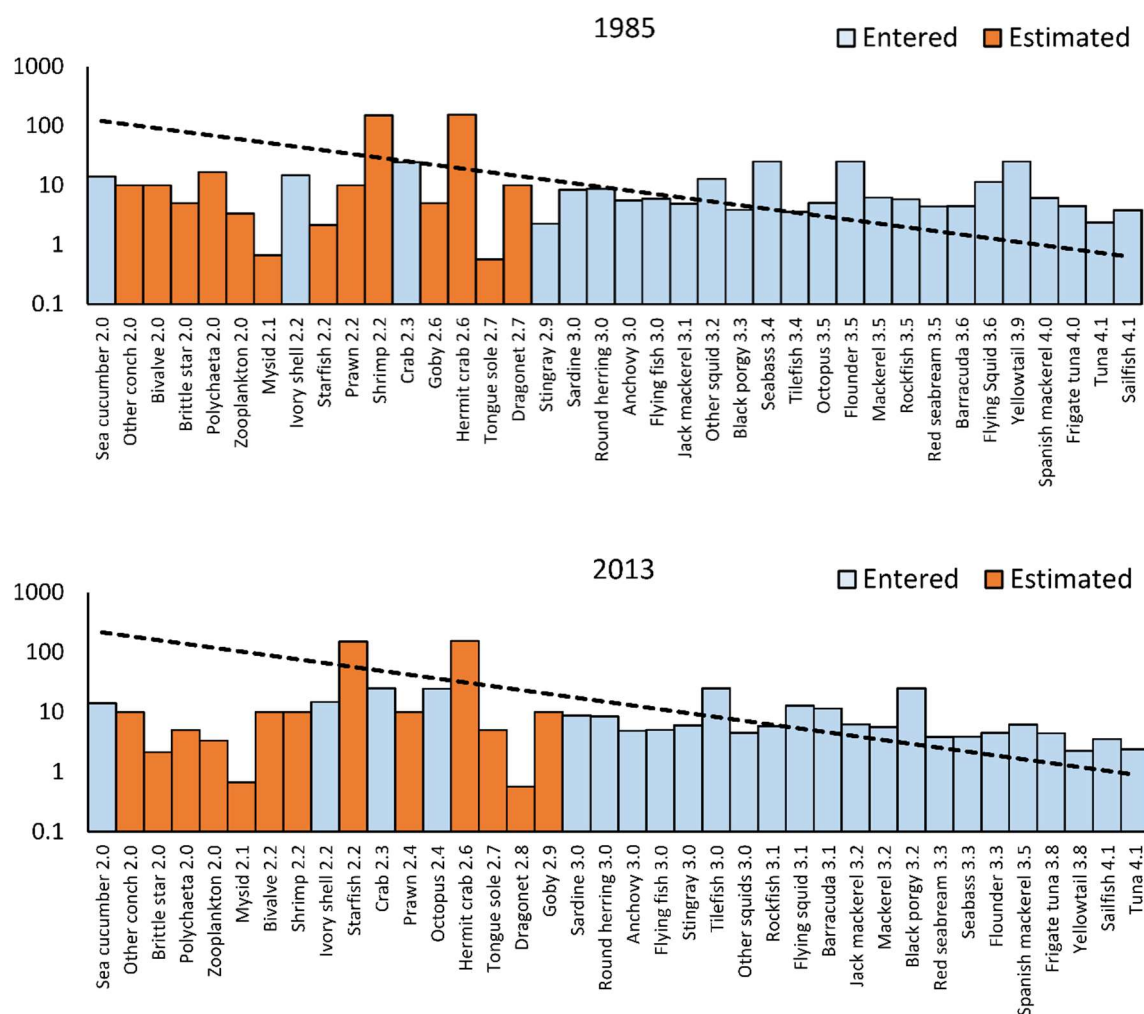


Fig. 2-6 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in consumption per biomass (Q/B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 7 and 8 in Table 2-13

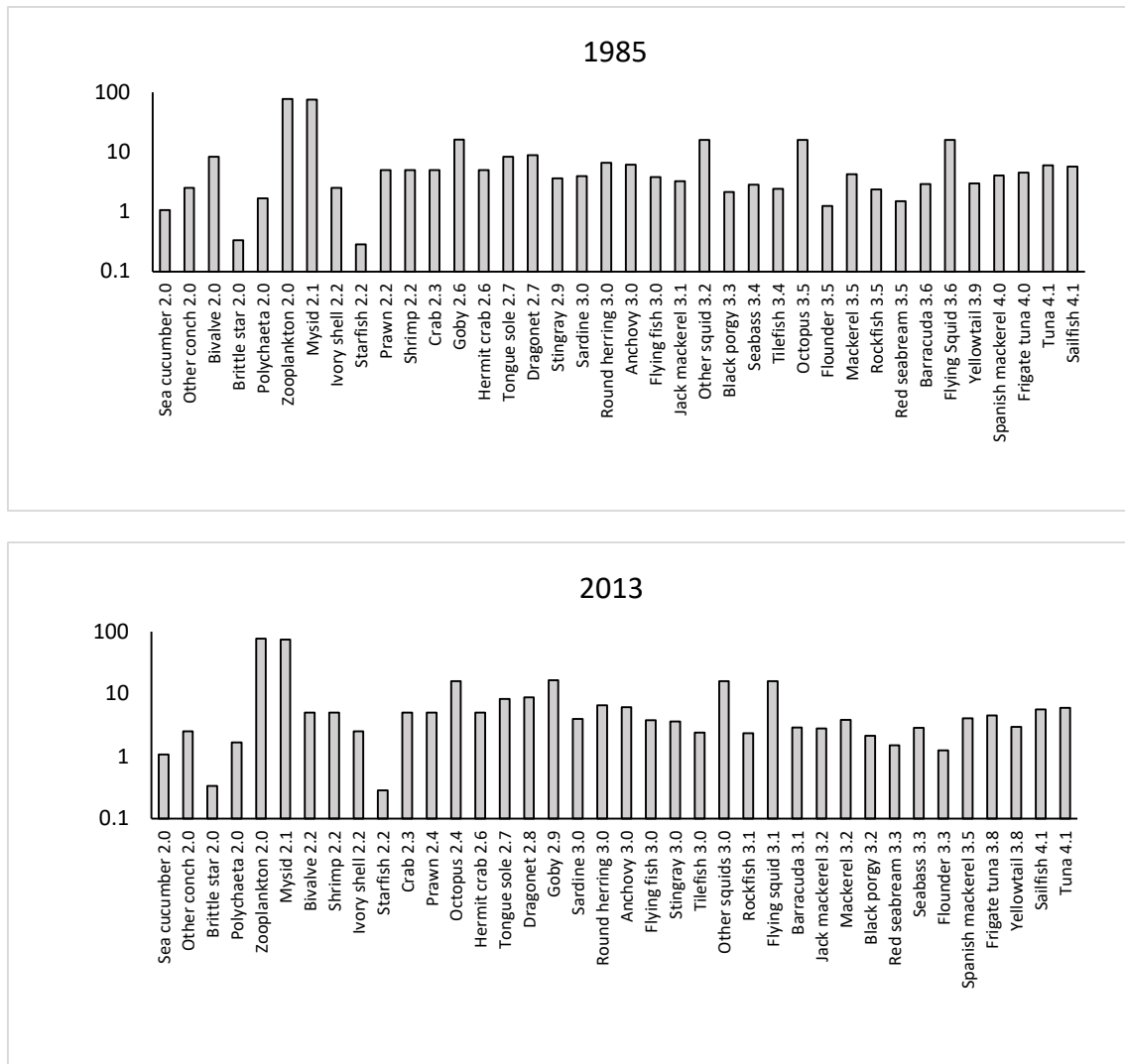


Fig. 2-7 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in respiration per biomass (R/B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 7 and 8 in Table 2-13

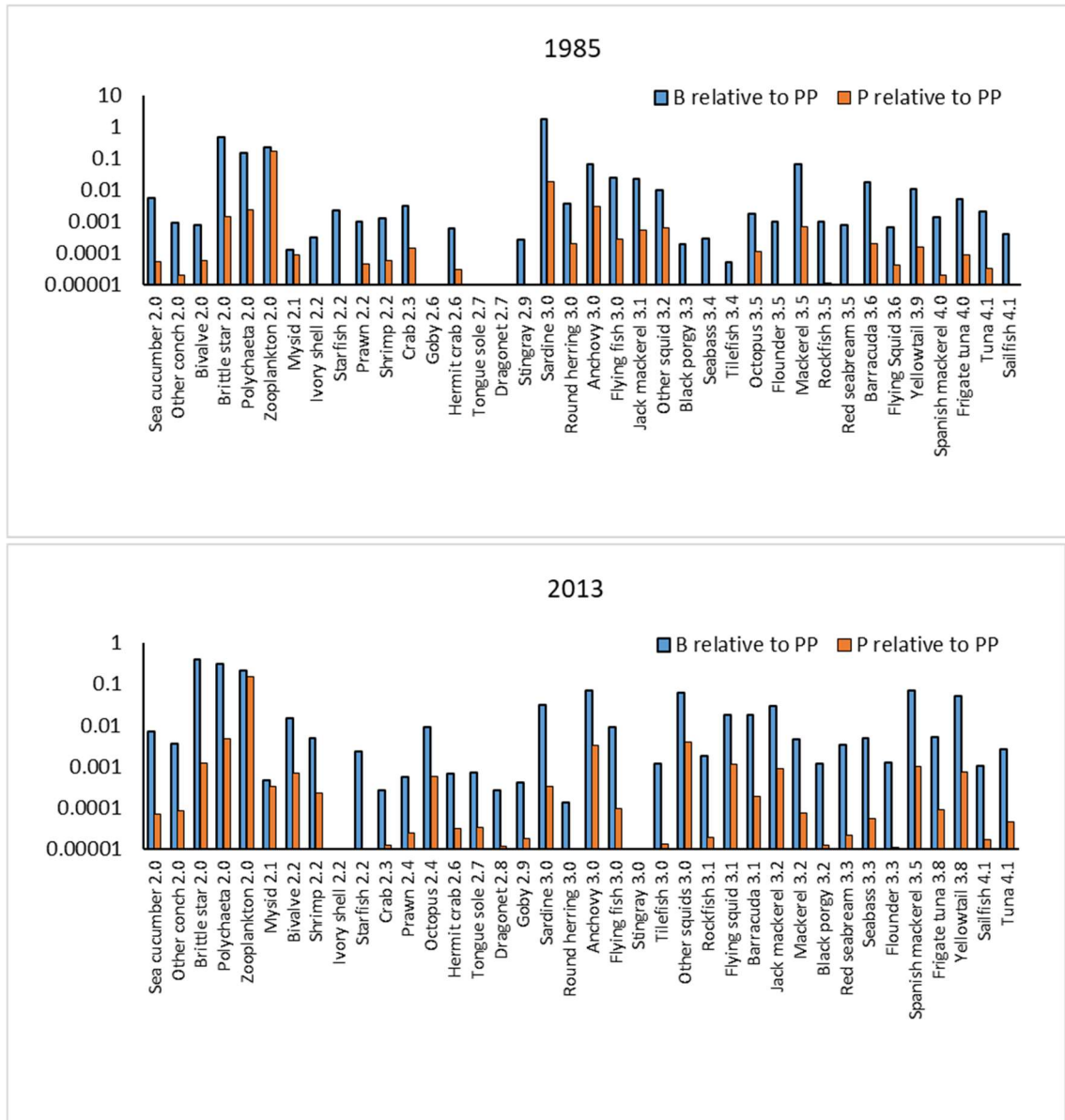


Fig. 2-8 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture based on Link (2010). Vital rate ratio (log scale) compared with the primary producers. The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criterion 11 in Table 2-13

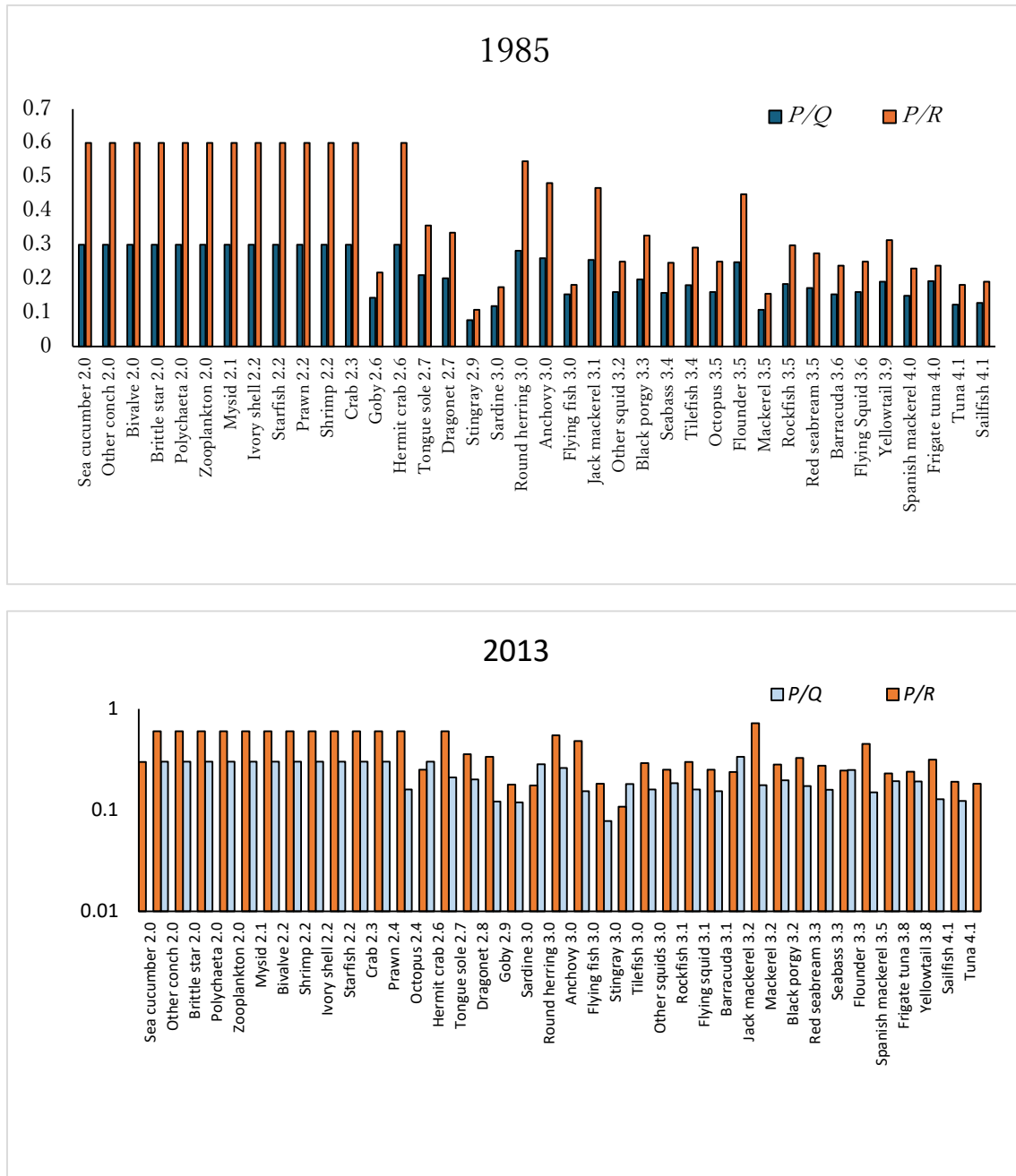


Fig. 2-9 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in production per consumption (P/Q) and production per respiration (P/R) with an increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criterion 12 in Table 2-13

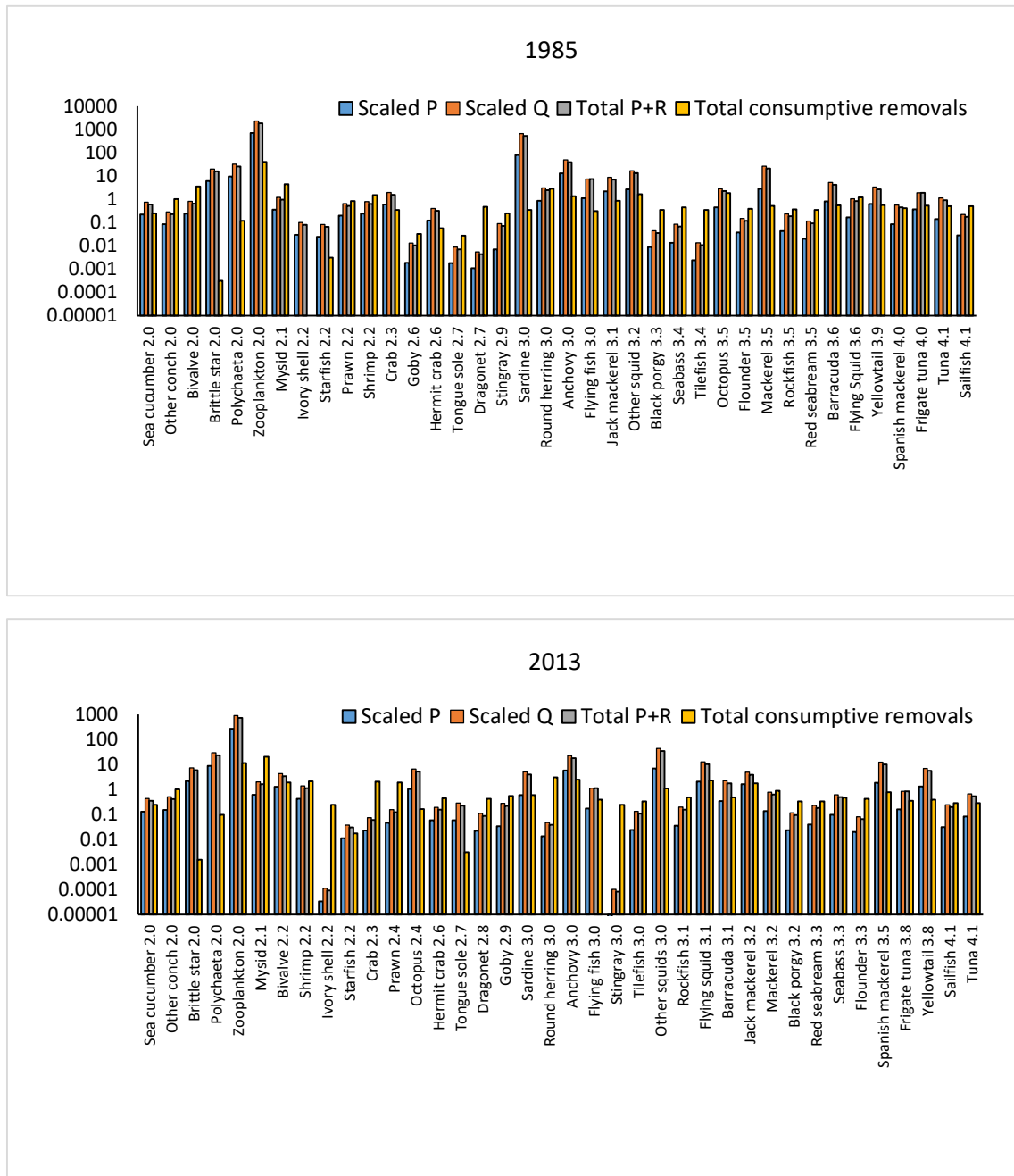


Figure 2-10 Total production and removal, scaled to the full ecosystem, comparing internal flows in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture. The trophic level increases from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 13–15 in Table 2-13

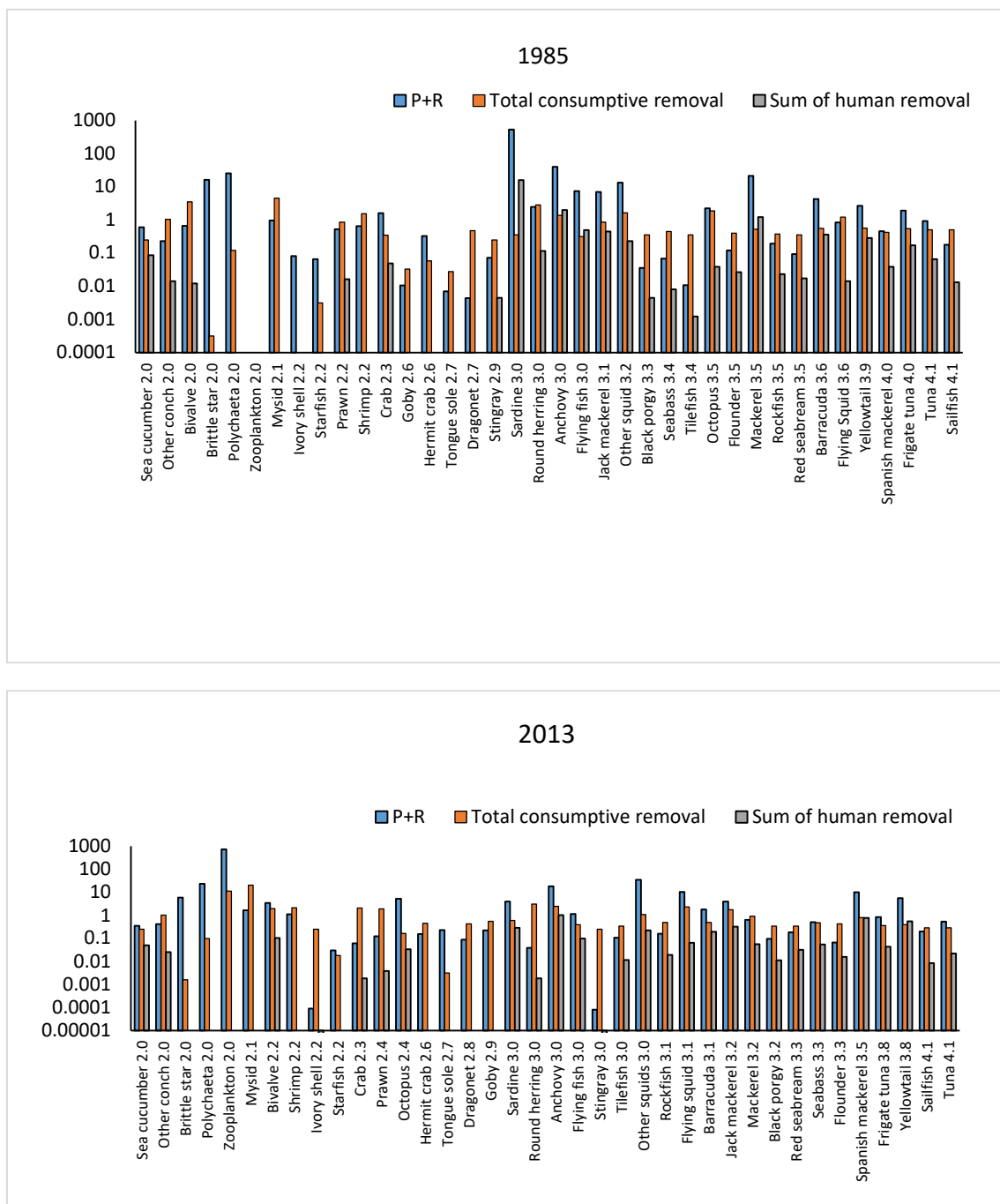


Figure 2-11 Flows relative to external removal in the 1985 and 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture. The trophic level increases from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 16 and 17 in Table 2-13

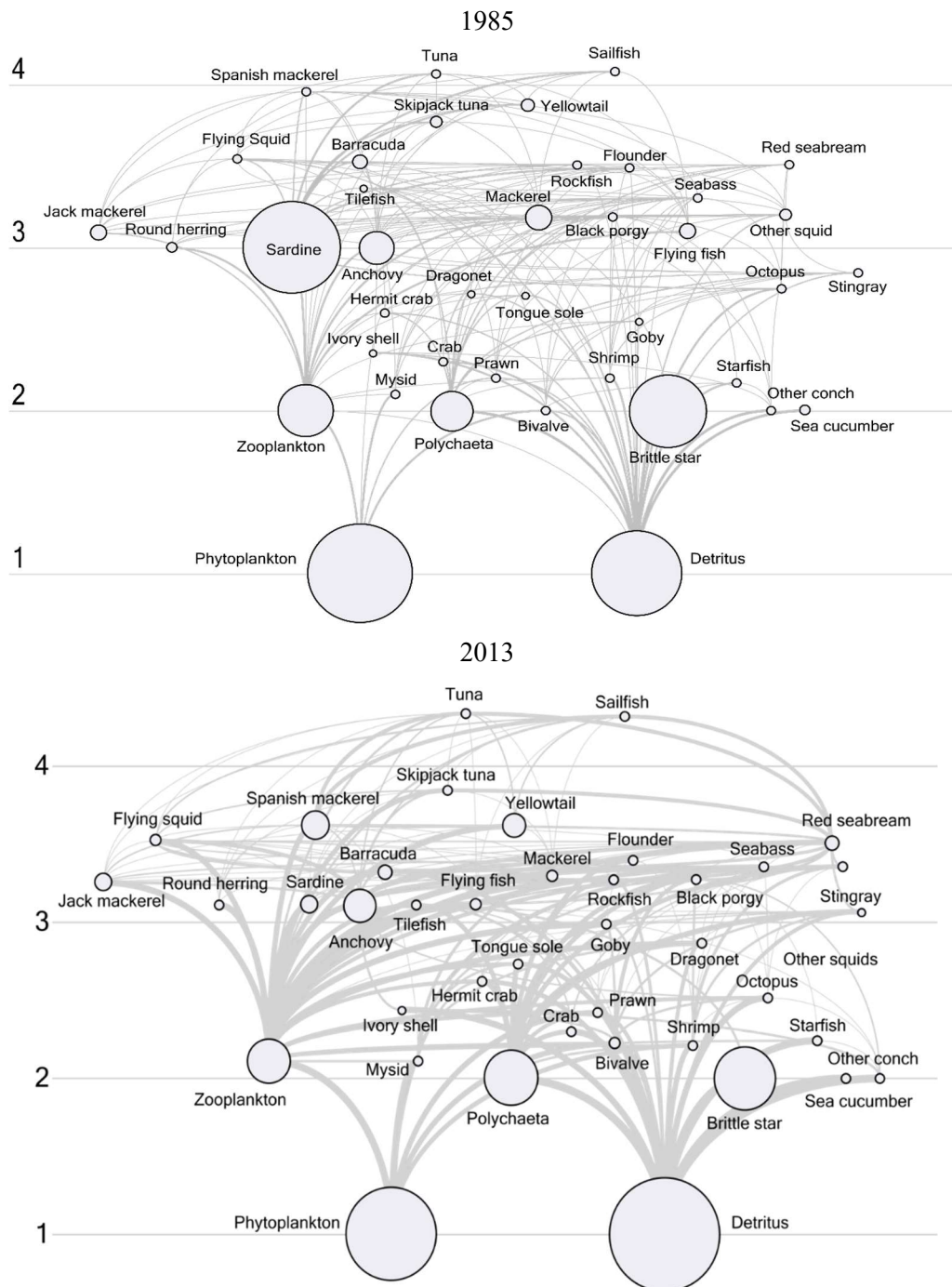
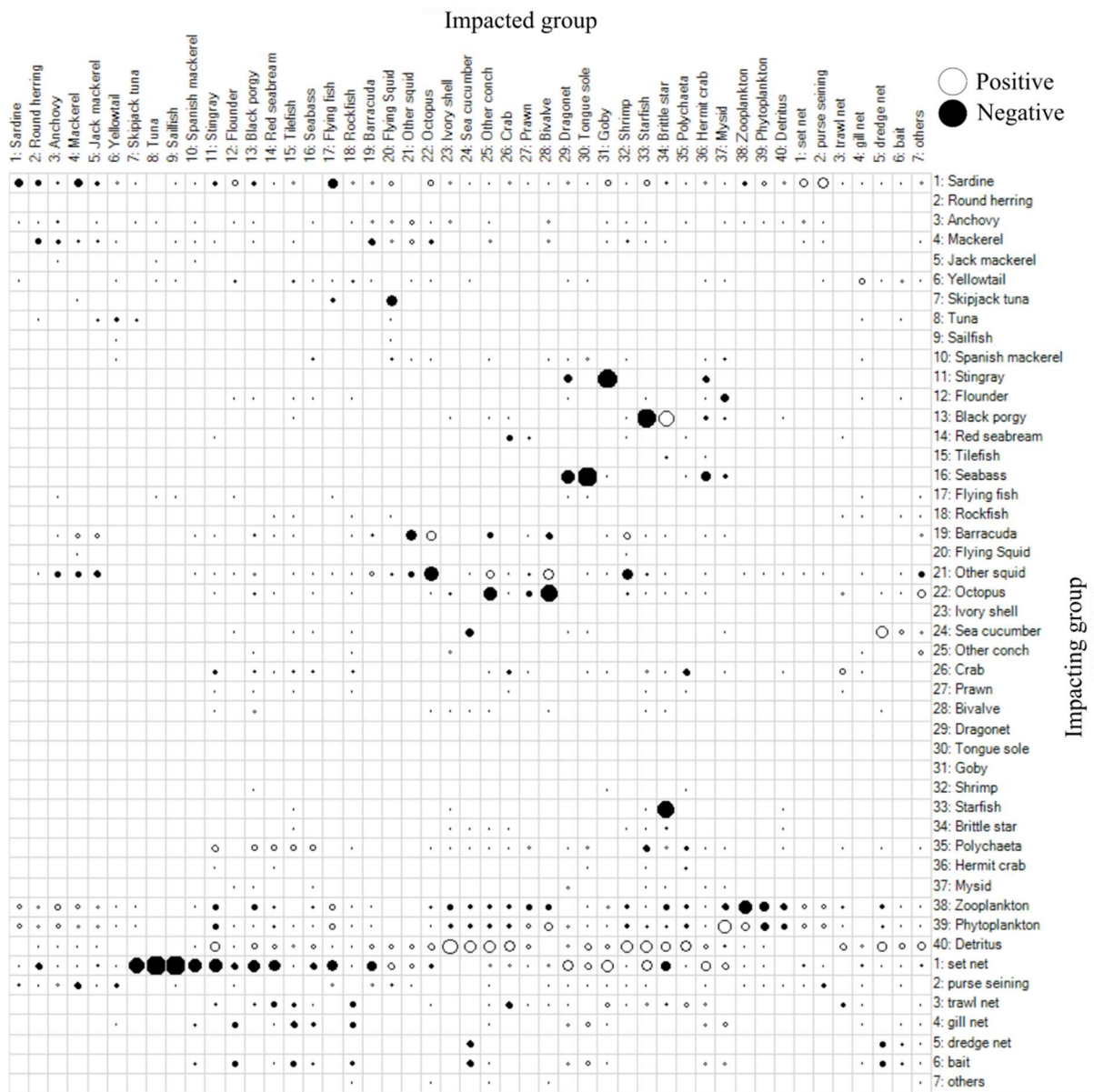


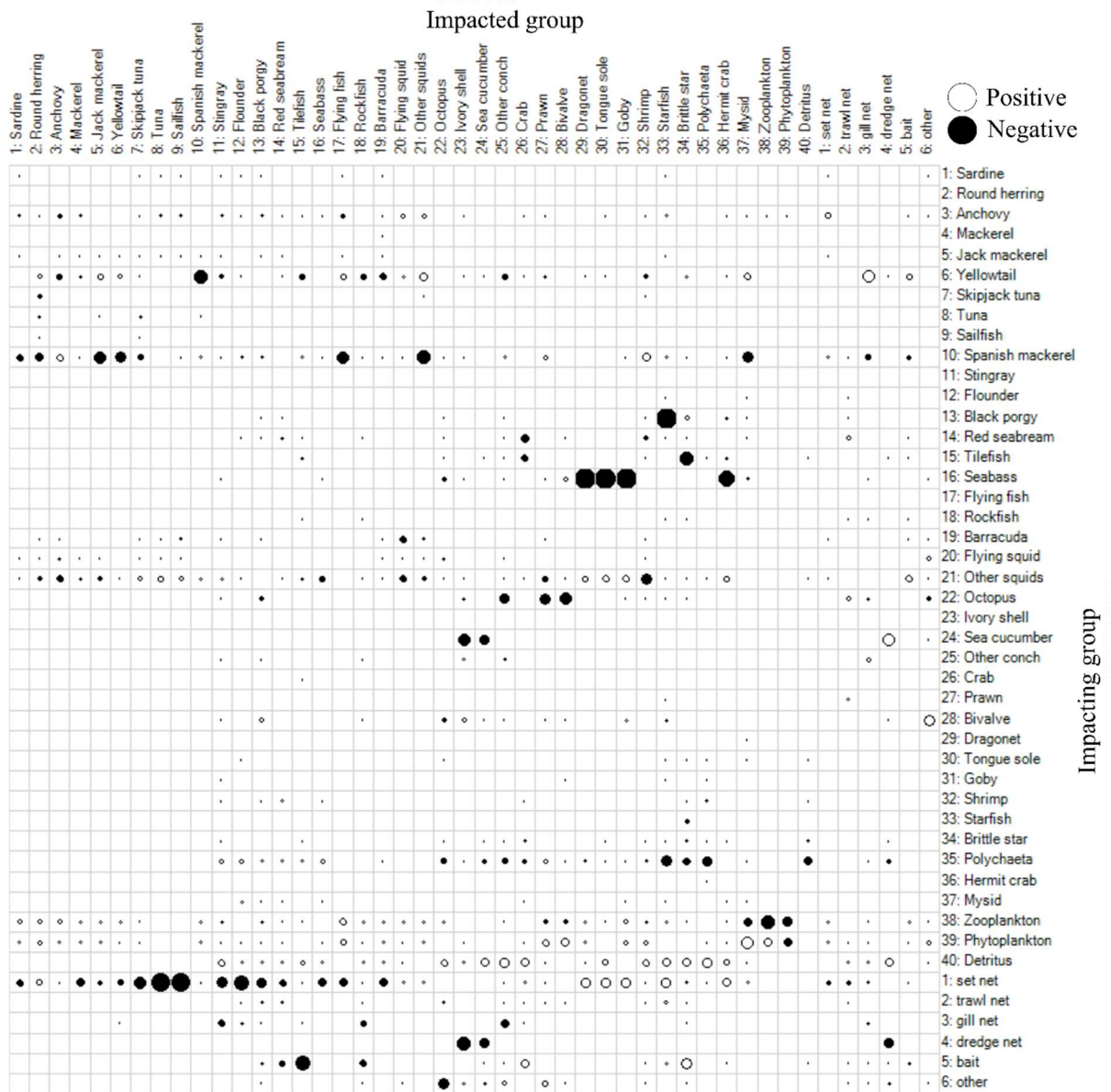
Fig. 2-12 Flow diagram of the coastal area of Kyoto Prefecture in 1985 and 2013. Circle sizes indicate biomass (on a log scale) of functional groups. Widths of the lines show magnitudes of flow between prey and predator functional groups. Numbers on the left side indicate the trophic levels. Due to the limitations of the Ecopath software function, the relationship between biomass and circle size differs between the two years

1985



2013

2013



○ Positive
● Negative

● Negative

Impacting group

Fig. 2-13 Matrix of total mixed trophic impact (MTI) in 1985 and 2013. Black filled circles show negative impacts and unfilled circles show positive impacts

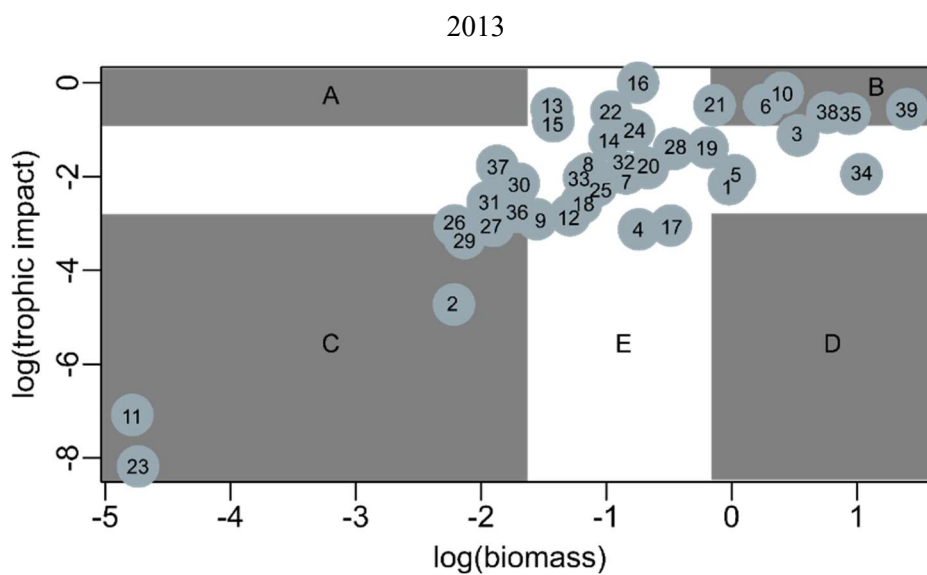
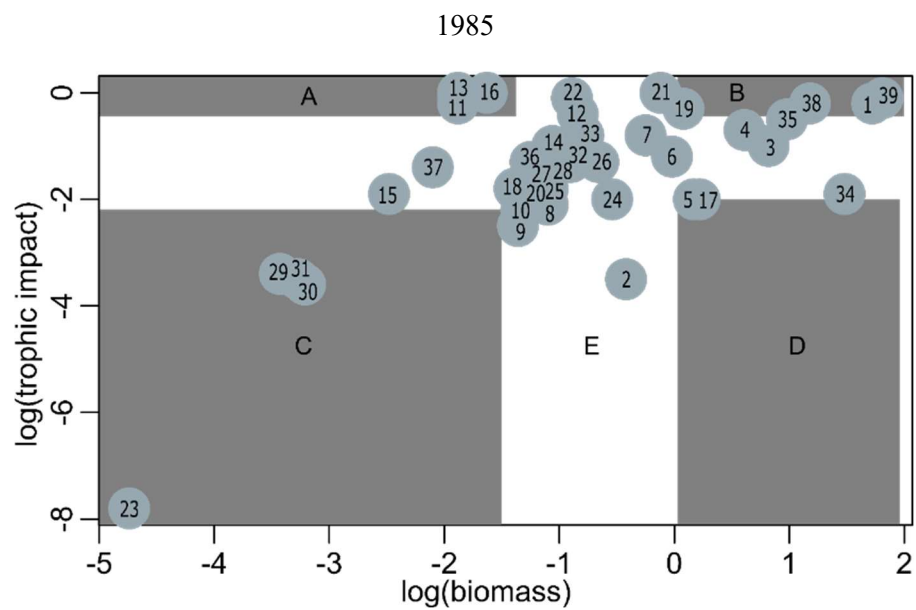


Fig. 2-14 続き

	Functional group		Functional group		Functional group		Functional group
1	Sardine	11	Stingray	21	Other squids	31	Goby
2	Round herring	12	Flounder	22	Octopus	32	Shrimp
3	Anchovy	13	Black porgy	23	Ivory shell	33	Starfish
4	Mackerel	14	Red seabream	24	Sea cucumber	34	Brittle star
5	Jack mackerel	15	Tilefish	25	Other conch	35	Polychaeta
6	Yellowtail	16	Seabass	26	Crab	36	Hermit crab
7	Frigate tuna	17	Flying fish	27	Prawn	37	Mysid
8	Tuna	18	Rockfish	28	Bivalve	38	Zooplankton
9	Sailfish	19	Barracuda	29	Dragonet	39	Phytoplankton
10	Spanish mackerel	20	Flying squid	30	Tongue sole		

Fig. 2-14 Application of the classification tree according to Valls et al. (2015) to the coastal area of Kyoto Prefecture food web in 1985 and 2013. The scatterplot of functional groups shows the log-transformed biomass on the x-axis, and the log-transformed trophic impact (in squared values; ε^2_i) on the y-axis. Each point is a functional group in the model, identified with a group number and a group name (indicated in the legend). The five group categories are keystone (category A), high-impact and high-biomass (category B), low-impact and low-biomass (category C), low-impact and high-biomass (category D), and intermediate (category E). The five categories were defined by the first quartile (Q1) and third quartile (Q3) for both the logtransformed biomass and the log-transformed trophic impact

Table 2-1 The number of beam trawl tows at each sampling date and depth

	2013					2014		
	Mar. 22	Jun. 28	Aug. 12	Oct. 30	Nov. 29	Mar. 24	Jun. 10	Sep. 11
5 m	1	3	3	2	1	2	2	2
10 m	—	2	2	—	2	2	2	2
30 m	—	1	1	2	1	2	2	2
60 m	—	—	—	—	—	2	—	—
100 m	—	—	—	—	—	2	—	—
150 m	—	—	—	—	—	2	—	—
200 m	—	—	—	—	—	2	—	—

Table 2-2 Mean wet weight (t/km² /year) of functional group from benthic sampling and literature. C_{eff} is the catch efficiency of the beam trawl net for the functional groups

	5 m	10 m	30 m	60 m	100 m	150 m	200 m	C_{eff} (%)
Tongue soles	0.0236	0.0236	0.0157	0	0	0	0	30
Dragonets	0.0077	0.0055	0.0192	0	0	0	0	30
Gobies	0	0.0001	0.0334	0.0021	0.0006	0	0	30
Shrimps	0.0287	0.0337	0.0888	0.0105	0.0091	0.0244	0.1721	30
Starfishes	0.0477	0.1188	0.004	0.0172	0.0236	0.0143	0.3599	100
Brittle stars	0	0	0.0002	0.0006	0.0006	3.6492	81.1458	100
Polychaetes	5	5	5	5	13.5	10.7	8.9	100
Hermit crabs	0.0448	0.0495	0.0217	0	0	0.0002	0.1026	100
Mysids	0.1359	0.1383	0	0	0	0	0	100
area size (km ²)	60	60	100	300	300	250	153	

Table 2-3 Functional group and representative species

#	Functional group	Representative taxa
1	Sardine	<i>Sardinops melanostictus</i>
2	Round herring	<i>Etrumeus micropus</i>
3	Anchovy	<i>Engraulis japonicus</i>
4	Mackerel	<i>Scomber japonicus</i> , <i>Scomber austlasicus</i>
5	Jack mackerel	<i>Trachurus japonicus</i>
6	Amberjack	<i>Seriola quinqueradiata</i>
7	Frigate tuna	<i>Auxis rochei</i> , <i>Auxis thazard</i>
8	Tuna	<i>Thunnus thynnus</i>
9	Sailfish	<i>Istiophorus platypterus</i> , <i>Makaira mazara</i>
10	Spanish mackerel	<i>Scomberomorus niphonius</i>
11	Stingray	<i>Dasyatis akajei</i> , <i>Rhinobatos schlegelii</i> , <i>Raja kenoei</i>
12	Flounder	<i>Paralichthys olivaceus</i>
13	Black porgy	<i>Acanthopagrus schlegelii</i>
14	Red seabream	<i>Pagrus major</i> , <i>Evynnis tumifrons</i> , <i>Dentex hypselosomus</i>
15	Tilefish	<i>Branchiostegus japonicus</i> , <i>Branchiostegus albus</i> , <i>Branchiostegus auratus</i>
16	Seabass	<i>Lateolabrax japonicus</i>
17	Flying fish	<i>Cypselurus doederleini</i> , <i>Cypselurus hiraii</i>
18	Rockfish	<i>Sebastes inermis</i> , <i>Sebastes ventricosus</i> , <i>Sebastes cheni</i>
19	Barracuda	<i>Sphyræna japonica</i> , <i>Sphyræna pinguis</i>
20	Flying squid	<i>Todarodes pacificus</i>
21	Other squids	<i>Thysanoteuthis rhombus</i> , <i>Sepioteuthis lessoniana</i> , <i>Uroteuthis edulis</i>
22	Octopus	<i>Octopus vulgaris</i>
23	Ivory shell	<i>Babylonia japonica</i>
24	Sea cucumber	<i>Apostichopus armata</i> , <i>Apostichopus japonicus</i>
25	Other conch	<i>Buccinum striatissimum</i> , <i>Buccinum tsubai</i>
26	Crab	<i>Portunus trituberculatus</i> , <i>Portunus pelagicus</i>
27	Prawn	<i>Metapenaeus ensis</i>
28	Bivalve	<i>Crassostrea gigas</i> , <i>Crassostrea nippona</i>
29	Sole	<i>Paraplagusia japonica</i> , <i>Heteromycteris japonica</i> , <i>Cynoglossus interruptus</i>
30	Dragonet	<i>Repomucenus valenciennei</i> , <i>Repomucenus richardsonii</i>
31	Goby	<i>Amblychaeturichthys sciaenoides</i> , <i>Acentrogobius pflaumii</i> , <i>Acentrogobius virgatus</i>
32	Shrimp	<i>Crangon affinis</i> , <i>Metapenaeopsis barbata</i> , <i>Trachysalambria curvirostris</i> , <i>Parapenaeopsis tenella</i> , <i>Metapenaeopsis acclivis</i>
33	Starfish	<i>Astropecten latespinosus</i> , <i>Astropecten scoparius</i> , <i>Ctenodiscus crispatus</i> , <i>Luidia quinaria</i> , <i>Asterias amurensis</i>
34	Brittle star	<i>Ophiura sarsii</i>
35	Polychaeta	29 species from Yokoyama and Hayashi (1980a)
36	Hermit crab	<i>Pagurus filholi</i> , <i>Pagurus rubrior</i>
37	Mysid	<i>Orientomysis japonica</i> , <i>Neomysis Awatschensis</i>
38	Zooplankton	
39	Phytoplankton	
40	Detritus	

Table 2-4 Basic output estimates of 40 functional groups in the coastal area of Kyoto Prefecture in 1985 and 2013. Input values are shown in bold text and estimated values by Ecopath in plain text

1985							
	Functional group	<i>TL</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>Q/B</i>	<i>P/Q</i>	<i>EE</i>
1	Sardine	3.00	114.92	0.69	5.8	0.12	0.51
2	Round herring	3.00	0.24	3.6	12.75	0.28	0.77
3	Anchovy	3.00	4.36	2.96	11.39	0.26	0.46
4	Mackerel	3.50	4.27	0.66	6.14	0.11	0.78
5	Jack mackerel	3.09	1.45	1.52	5.97	0.25	0.56
6	Yellowtail	3.91	0.68	0.93	4.87	0.19	0.60
7	Frigate tuna	4.01	0.34	1.08	5.61	0.19	0.50
8	Tuna	4.07	0.13	1.08	8.79	0.12	0.46
9	Sailfish	4.08	0.03	1.08	8.44	0.13	0.46
10	Spanish mackerel	3.97	0.09	0.93	6.22	0.15	0.45
11	Stingray	2.89	0.02	0.39	5.01	0.08	0.63
12	Flounder	3.49	0.07	0.56	2.26	0.25	0.70
13	Black porgy	3.29	0.01	0.7	3.55	0.20	0.50
14	Red seabream	3.52	0.05	0.41	2.38	0.17	0.86
15	Tilefish	3.37	0.003	0.7	3.88	0.18	0.50
16	Seabass	3.37	0.02	0.7	4.43	0.16	0.64
17	Flying fish	3.00	1.63	0.69	4.49	0.15	0.45
18	Rockfish	3.51	0.06	0.7	3.81	0.18	0.53
19	Barracuda	3.58	1.18	0.69	4.49	0.15	0.80
20	Flying squid	3.59	0.04	4	25	0.16	0.30
21	Other squids	3.23	0.67	4	25	0.16	0.41
22	Octopus	3.47	0.11	4	25	0.16	0.46
23	Ivory shell	2.16	0.02	1.5	5	0.30	0.00
24	Sea cucumber	2.00	0.35	0.64	2.13	0.30	0.38
25	Other conch	2.00	0.06	1.5	5	0.30	0.68
26	Crab	2.30	0.20	3	10	0.30	0.12
27	Prawn	2.20	0.07	3	10	0.30	0.28
28	Bivalve	2.00	0.05	5	16.67	0.30	0.70
29	Dragonet	2.72	0.0004	2.96	14.73	0.20	0.16
30	Tongue sole	2.71	0.001	2.96	14.08	0.21	0.01
31	Goby	2.55	0.001	3.5	24.46	0.14	0.01
32	Shrimp	2.20	0.08	3	10	0.30	0.51
33	Starfish	2.17	0.14	0.17	0.57	0.30	0.02
34	Brittle star	2.00	29.99	0.2	0.67	0.30	0.00
35	Polychaeta	2.00	9.53	1	3.33	0.30	0.12
36	Hermit crab	2.60	0.04	3	10	0.30	0.02
37	Mysid	2.10	0.01	45	150	0.30	0.10
38	Zooplankton	2.00	15.00	46.21	154.03	0.30	0.86
39	Phytoplankton	1.00	64.83	64.21			0.50
40	Detritus	1.00	43.00				0.10

Table 2-4 続き

2013							
	Functional group	<i>TL</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>Q/B</i>	<i>P/Q</i>	<i>EE</i>
1	Sardine	3.00	0.85	0.69	5.8	0.12	0.86
2	Round herring	3.00	0.004	3.6	12.75	0.28	0.85
3	Anchovy	3.00	1.95	2.96	11.39	0.26	0.83
4	Mackerel	3.20	0.13	1.08	6.14	0.18	0.82
5	Jack mackerel	3.17	0.82	2	5.97	0.34	0.87
6	Yellowtail	3.76	1.41	0.93	4.87	0.19	0.42
7	Frigate tuna	3.75	0.15	1.08	5.61	0.19	0.33
8	Tuna	4.08	0.08	1.08	8.79	0.12	0.27
9	Sailfish	4.07	0.03	1.08	8.44	0.13	0.27
10	Spanish mackerel	3.49	1.99	0.93	6.22	0.15	0.84
11	Stingray	3.01	0.00002	0.39	5.01	0.08	0.63
12	Flounder	3.34	0.04	0.56	2.26	0.25	0.76
13	Black porgy	3.20	0.03	0.7	3.55	0.20	0.47
14	Red seabream	3.27	0.10	0.41	2.38	0.17	0.81
15	Tilefish	3.03	0.03	0.7	3.88	0.18	0.47
16	Seabass	3.27	0.14	0.7	4.43	0.16	0.68
17	Flying fish	3.00	0.25	0.69	4.49	0.15	0.57
18	Rockfish	3.09	0.05	0.7	3.81	0.18	0.69
19	Barracuda	3.11	0.49	0.69	4.49	0.15	0.69
20	Flying squid	3.10	0.51	4	25	0.16	0.57
21	Other squids	3.04	1.73	4	25	0.16	0.27
22	Octopus	2.43	0.26	4	25	0.16	0.04
23	Ivory shell	2.22	0.00002	1.5	5	0.3	0.16
24	Sea cucumber	2.00	0.20	0.64	2.13	0.3	0.38
25	Other conch	2.00	0.10	1.5	5	0.3	0.68
26	Crab	2.30	0.01	3	10	0.3	0.68
27	Prawn	2.40	0.02	3	10	0.3	0.63
28	Bivalve	2.20	0.42	3	10	0.3	0.64
29	Dragonet	2.81	0.01	2.96	14.73	0.20	0.14
30	Tongue sole	2.71	0.02	2.96	14.08	0.21	0.00
31	Goby	2.92	0.01	2.96	24.46	0.12	0.18
32	Shrimp	2.20	0.14	3	10	0.3	0.71
33	Starfish	2.24	0.07	0.17	0.57	0.3	0.10
34	Brittle star	2.00	10.90	0.2	0.67	0.3	0.01
35	Polychaeta	2.00	8.74	1	3.33	0.3	0.10
36	Hermit crab	2.60	0.02	3	10	0.3	0.15
37	Mysid	2.10	0.01	45	150	0.3	0.44
38	Zooplankton	2.00	5.82	46.21	154	0.3	0.24
39	Phytoplankton	1.00	28.06	64.21			0.50
40	Detritus	1.00	43.00				0.03

TL trophic level, *B* biomass (t/km²), *P/B* production/biomass (/year), *Q/B* consumption/biomass (/year), *EE* ecotrophic efficiency.

Table 2-5 統計

	Group name	Y_i (t/km ² /year)	Y_i/B_i	B_i (t/km ² /year)	Details	in 2013 Reference
1	Sundine	0.286	0.33	0.855	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Muko et al., (2021)
2	Round herring	0.002	0.49	0.004	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Yoda et al., (2021)
3	Anchoovy	1.016	0.52	1.953	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Hino et al., (2021)
4	Mackerel	0.055	0.43	0.126	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Kuroda et al.,(2021)
5	Jack mackerel	0.320	0.39	0.817	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Yoda et al., (2021)
6	Yellowtail	0.546	0.39	1.415	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Kubota et al., (2019)
7	Frigate tuna	0.043	0.29	0.149	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of bluefin tuna, as reported by the International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean(2018).	ISC (2018)
8	Tuna	0.022	0.29	0.076	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of bluefin tuna, as reported by the International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean(2018).	ISC (2018)
9	Sulfish	0.008	0.29	0.029	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of bluefin tuna, as reported by the International Scientific Committee for Tuna and Tuna-like Species in the North Pacific Ocean(2018).	ISC (2018)
10	Spanish mackerel	0.767	0.39	1.987	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of yellowtail, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Kubota et al., (2019)
11	Singray	0.000005	0.25	0.000	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
12	Flounder	0.015	0.43	0.036	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of flounder, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Yagi et al., (2019)
13	Black porgy	0.011	0.33	0.033	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of red seabream, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Nakagawa M and Yoshimura T(2019)
14	Red seabream	0.032	0.33	0.096	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of red seabream, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Nakagawa M and Yoshimura T(2019)
15	Tilefish	0.011	0.33	0.034	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of red seabream, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Nakagawa M and Yoshimura T(2019)
16	Seabass	0.054	0.39	0.139	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of yellowtail, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2019).	Kubota et al., (2019)
17	Flying fish	0.098	0.39	0.251	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of jack mackerel, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Yoda et al., (2021)
18	Rockfish	0.019	0.37	0.051	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of kichiji rockfish, as reported by Hamatsu et al. (2003).	Hamatsu et al., (2003)
19	Barnacuda	0.192	0.39	0.491	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of jack mackerel, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Yoda et al., (2021)
20	Flying squid	0.064	0.13	0.509	Biomass in 2013 is as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Kubota et al., (2021)
21	Other squids	0.220	0.13	1.734	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of flying squid, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Kubota et al., (2021)
22	Octopus	0.033	0.13	0.260	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of flying squid, as reported by the Fisheries Agency and Fisheries Research Agency of Japan (2021).	Kubota et al., (2021)
23	Ivory shell	0.00001	0.25	0.000	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
24	Sea cucumber	0.050	0.25	0.203	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
25	Other conch	0.025	0.25	0.102	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
26	Crab	0.002	0.25	0.008	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
27	Prawn	0.004	0.25	0.015	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
28	Bivalve	0.104	0.25	0.425	Biomass is calculated using the amount of the catch of the group and the catch rate of large benthos, as reported by Watairi (2015).	Watairi (2015)
29	Dragonet	-	-	0.007	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
30	Tongate sole	-	-	0.020	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
31	Goby	-	-	0.011	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
32	Shrimp	-	-	0.139	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
33	Starfish	-	-	0.066	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
34	Brittle star	-	-	10.898	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
35	Polychaeta	-	-	8.738	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	Hayashi and Kiyono (1984); Yokoyama and Hayashi (1980)
36	Hermit crab	-	-	0.019	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1).	
37	Mysid	-	-	0.013	Biomass is estimated using the data from benthic sampling (Online Resource, Section 1) and Akiyama (2015).	Akiyama (2015)
38	Zooplankton	-	-	5.820	Biomass is calculated by Ecopath.	
39	Phytoplankton	-	-	28.061	Biomass is calculated by Ecopath.	
40	Detritus	-	-	43	Biomass is as reported by Yang (2001).	Yang (2001)

Y_i catch (t / km² / year), B_i biomass (t / km²).

Table 2-6 Data sources for other parameters of each functional group in both the 1985 and the 2013 models for the coastal area of Kyoto Prefecture. The numbers indicate the reference used. 1: FishBase (<https://www.fishbase.de>); Yamada et al. (2007). 2: SeaLifeBase (<https://www.sealifebase.ca/>); Brey (2001). 3: Watari (2015). 4: Allen (1971); Pauly (1980). 5: Vignot (2007). Empty cells indicate that values were calculated by Ecopath

	Group name	<i>P/B</i>	<i>Q/B</i>	<i>EE</i>	<i>P/Q</i>
1	Sardine	3	1		
2	Round herring	3	1		
3	Anchovy	3	1		
4	Mackerel	3	1		
5	Jack mackerel	3	1		
6	Yellowtail	3	1		
7	Frigate tuna	3	1		
8	Tuna	3	1		
9	Sailfish	3	1		
10	Spanish mackerel	3	1		
11	Stingray	3	1		
12	Flounder	3	1		
13	Black porgy	3	1		
14	Red seabream	3	1		
15	Tilefish	3	1		
16	Seabass	3	1		
17	Flying fish	3	1		
18	Rockfish	3	1		
19	Barracuda	3	1		
20	Flying Squid	3	2		
21	Cuttlefish	3	2		
22	Octopus	3	2		
23	Ivory shell	3	2		
24	Sea cucumber	3	2		
25	Other conch	3	2		
26	Crab	2			3
27	Prawn	2			3
28	Bivalve	2			3
29	Dragonet	3	1		
30	Tongue sole	3	1		
31	Goby	3	1		
32	Shrimp	2			3
33	Starfish	2			3
34	Brittle star	2			3
35	Polychaeta	2			3
36	Hermit crab	2			3
37	Mysid	2			3
38	Zooplankton	3			3
39	Phytoplankton	3		5	
40	Detritus				

P/B production/biomass (/year), *Q/B* consumption/biomass (/year), *EE* ecotrophic efficiency, *P/Q* production/consumption.

Table 2-7 References of diet composition for functional groups

	Functional group	Reference
1	Sardine	Baba et al. (2018)
2	Round herring	Baba et al. (2018)
3	Anchovy	Baba et al. (2018)
4	Mackerel	Takahashi (1966); Moriwaki and Miyabe (2012)
5	Jack mackerel	Kawano (2007)
6	Yellowtail	Mitani (1958)
7	Skipjack tuna	Iizuka et al. (1989)
8	Tuna	Shimose et al. (2013)
9	Sailfish	Shimose et al. (2006)
10	Spanish mackerel	Kawano (2017)
11	Stingray	Taniuchi and Shimizu (1993)
12	Flounder	Takeno (2010)
13	Black porgy	Yamada et al. (2007)
14	Red seabream	Yamada et al. (2007)
15	Tilefish	Kiyono and Hayashi (1977)
16	Seabass	Hayashi and Kiyono (1978); Fuji et al. (2010)
17	Flying fish	Kawano (1988, 2004)
18	Rockfish	Akeda et al. (2012)
19	Barracuda	Yamada et al. (2007)
20	Flying squid	Okiyama (1965)
21	Other squids	Moriwaki (1994); Nigmatullin and Arkhipkin (1998); Tega et al. (2016)
22	Octopus	Vaz-Pires et al. (2004)
23	Ivory shell	Kajikawa (1976)
24	Sea cucumber	Kitano et al. (2003)
25	Other conch	Shiomi et al. (1984)
26	Crab	Matsui et al. (1986)
27	Prawn	Ariyama (1997)
28	Bivalve	Hayakawa, Y et al. (2012)
29	Tongue sole	Yamada et al. (2007)
30	Dragonet	Kakuda et al. (1979)
31	Goby	Matsui et al. (2014)
32	Shrimp	Oh et al. (2001)
33	Starfish	Kurihara (1996)
34	Brittle star	Fujita (2018)
35	Polychaeta	Fauchald and Jumars (1979); Yokoyama and Hayashi (1980); Hayashi (1983a) ; Hayashi (1983b)
36	Hermit crab	Ramsay et al. (1996)
37	Mysid	Antonio et al. (2010)

Table 2-8 Diet composition (*DC*) and import ratio of functional groups in 1985 (top) and 2013 (bottom)

in 1985																																						
Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1 Sardine				0.3		0.7	0.6	0.7	0.7	0.45	0.016	0.6	0.1	0.2	0.33	0.3		0.45	0.5		0.5	0.4	0.6															
2 Round herring				0.02				0.01								0.01					0.0001	0.001																
3 Anchovy				0.01	0.05	0.1	0.1	0.05	0.01	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.1	0.1			0.109	0.1	0.1	0.1																
4 Mackerel												0.001				0.001																						
5 Jack mackerel				0.003	0.003		0.1	0.05				0.003									0.144	0.05																
6 Yellowtail							0.05	0.05	0.05							0.04		0.02		0.01	0.033																	
7 Frigate tuna							0.01	0.01																														
8 Tuna																																						
9 Sailfish																																						
10 Spanish mackerel																																						
11 Stingray																																						
12 Flounder																																						
13 Black porgy																																						
14 Red seabream																																						
15 Tilefish																																						
16 Seabass										0.001																												
17 Flying fish																		0.04																				
18 Rockfish																																						
19 Barracuda				0.01		0.01								0.01	0.01				0.01	0.001																		
20 Flying Squid							0.01			0.01				0.01	0.01																							
21 Cuttlefish											0.11	0.1		0.1	0.1	0.1			0.14	0.14																		
22 Octopus														0.01	0.01		0.01				0.01																	
23 Ivory shell																																						
24 Sea cucumber																																						
25 Other conch														0.05	0							0.01	0.1											0.02				
26 Crab														0.05	0.15	0.05																						
27 Prawn												0.001		0.07	0						0.001	0.01	0.01															
28 Bivalve											0.05		0.1	0.01	0.01							0.05	0.05							0.05	0.05							
29 Dragonet											0.001																											
30 Tongue sole																				0.0002																		
31 Goby											0.0001										0.0001																	
32 Shrimp											0.05	0.01	0.05	0.05				0.002			0.01	0.005	0.01															
33 Starfish												0.01																										
34 Brittle star																0.1																		0.1				
35 Polychaeta											0.409	0.05	0.3	0.3	0.3	0.3		0.15								0.3	0.2		0.4	0.5	0.4	0.1			0.4			
36 Hermit crab											0.01		0.01		0.01	0.01																						
37 Mysid											0.01		0.1	0.1			0.1													0.2	0.1							
38 Zooplankton	0.8	0.8	0.8	0.357	0.5	0.087					0.1		0.011				0.01	1		0.05															0.2	0.1		
39 Phytoplankton																																				0.1	0.9	
40 Detritus												0.314	0.174	0.06		0.1	0.117		0.19	0.2	0.236	0.4	0.23	0.85	1	1	0.7	0.4	0.4	0.3	0.3	0.45	0.8	0.83	1	1	0.3	
Import	0.2	0.2	0.2	0.3	0.45	0.1	0.29	0.08	0.22	0.168																										0.1		
Sum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		

in 2013																																						
Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1 Sardine						0.01	0.01		0.01	0.01		0.011				0.01					0.0001																	
2 Round herring						0.005				0.0005																												
3 Anchovy				0.102	0.1	0.102	0.11	0.1	0.1	0.1	0.01	0.25	0.005	0.1		0.16		0.1	0.1	0.05	0.001	0.001	0.001															
4 Mackerel				0.001	0.001		0.001	0.001		0.001		0.005				0.001																						
5 Jack mackerel				0.003		0.003	0.01	0.01	0.05			0.05				0.01		0.02			0.01																	
6 Yellowtail																																						
7 Frigate tuna							0.01	0.01																														
8 Tuna																																						
9 Sailfish																																						
10 Spanish mackerel						0.1		0.1	0.1																													
11 Stingray																																						
12 Flounder																																						
13 Black porgy																																						
14 Red seabream																																						
15 Tilefish																																						
16 Seabass																																						
17 Flying fish											0.001																											
18 Rockfish																					0.0001	0.0001																
19 Barracuda																				</																		

Table 2-9 Catch (t/km²/year) and fishing gear for each functional group in 1985 and 2013

1985									
	Group name	set net	purse seining	trawl net	gill net	dredge net	bait	others	Total
1	Sardine	7.718	8.046	0.00002	0.0001		0.0001	0.000002	15.764
2	Round herring	0.096	0.019		0.00001		0.00001		0.115
3	Anchovy	1.963						0.00001	1.963
4	Mackerel	0.148	1.069	0.00003	0.0002		0.0002	0.00001	1.217
5	Jack mackerel	0.343	0.094	0.003	0.001		0.001	0.000004	0.44
6	Yellowtail	0.163	0.078	0	0.022		0.022	0.00001	0.286
7	Frigate tuna	0.169	0.0001	0.000002	0.0001		0.0001	0.000001	0.169
8	Tuna	0.065			0.000001		0.000001		0.065
9	Sailfish	0.013							0.013
10	Spanish mackerel	0.026			0.006		0.006		0.038
11	Stingray	0.003		0.001	0.0002		0.0002		0.004
12	Flounder	0.01	0.000003	0.0001	0.008		0.008	0.00004	0.026
13	Black porgy	0.003	0.00001	0.001	0.0002		0.0002	0.00001	0.004
14	Red seabream	0.01	0.00003	0.005	0.001		0.001	0.00005	0.017
15	Tilefish	0.0001		0.0003	0.0004		0.0004	0.00001	0.001
16	Seabass	0.004		0.00001	0.002		0.002	0.00003	0.007
17	Flying fish	0.485	0.00002		0.004		0.004	0.002	0.495
18	Rockfish	0.002	0.000001	0.007	0.006	0.000001	0.006	0.002	0.022
19	Barracuda	0.346	0.0002	0.001	0.006		0.006	0.000001	0.358
20	Flying squid	0.012	0.001	0.001	0.0001		0.0001		0.014
21	Other squids	0.196	0.0001	0.023	0.004	0.000001	0.004	0.0001	0.228
22	Octopus	0.004		0.018	0.002	0.0002	0.002	0.012	0.039
23	Ivory shell								
24	Sea cucumber				0.0003	0.041	0.041	0.004	0.087
25	Other conch	0.00003			0.005		0.005	0.004	0.014
26	Crab	0.0002		0.038	0.005	0.00002	0.005	0.0001	0.049
27	Prawn	0.001		0.009	0.003	0.000002	0.003	0.00003	0.016
28	Bivalve					0.006	0.006		0.011
	Sum	11.778	9.307	0.107	0.076	0.047	0.123	0.024	21.461

Table 2-10 続き

2013								
	Group name	set net	trawl net	gill net	dredge net	angling	other	Total
1	Sardine	0.28					0.006	0.286
2	Round herring	0.002						0.002
3	Anchovy	1.015					0.001	1.016
4	Mackerel	0.054		0.0003		0.0001		0.055
5	Jack mackerel	0.316	0.00001	0.001		0.002	0.0001	0.32
6	Yellowtail	0.477		0.048		0.021		0.546
7	Frigate tuna	0.043				0		0.043
8	Tuna	0.022				0		0.022
9	Sailfish	0.008						0.008
10	Spanish mackerel	0.75		0.002		0.015		0.767
11	Stingray	0.000003		0.000002				0
12	Flounder	0.012	0.001	0.002		0.0002	0.0002	0.015
13	Black porgy	0.007	0.002	0		0.002		0.011
14	Red seabream	0.016	0.005	0.001		0.01	0.001	0.032
15	Tilefish	0.00002	0.0001	0.001		0.009	0.0004	0.011
16	Seabass	0.049	0.001	0.002		0.001	0.0002	0.054
17	Flying fish	0.097		0.0004			0.001	0.098
18	Rockfish	0.004	0.001	0.006		0.007	0.002	0.019
19	Barracuda	0.191	0.0001	0.0001		0.001	0.00001	0.192
20	Flying squid	0.021	0.001	0.000002		0.003	0.04	0.064
21	Other squids	0.163	0.002	0.005		0.048	0.001	0.22
22	Octopus	0.005	0.005		0.0001		0.023	0.033
23	Ivory shell				0.00001			0
24	Sea cucumber			0.002	0.037		0.011	0.05
25	Other conch			0.023			0.002	0.025
26	Crab	0.00003		0.002	0.00001		0.00003	0.002
27	Prawn	0.001	0.003	0.0001			0.0001	0.004
28	Bivalve						0.104	0.104
	Sum	3.533	0.021	0.096	0.037	0.119	0.193	3.999

Table 2-11 Several values for each functional group for calculating Q/B . W_{inf} (g) is the asymptotic weight and A indicates the aspect ratio of the caudal fin. The types of food consumed was categorized, i.e., h for herbivores (H) ($h = 1$ and $d = 0$); d for detritivores (D) ($h = 0$ and $d = 1$); and carnivores (C) are identified by default ($h = 0$ and $d = 0$) (Palomares 1991)

		W_{inf} (g)	temperature (T °C)	A	food type	h	d	Q/B
1	Sardine	343	12	2.5	C	0	0	5.80
2	Round herring	245	20	4	C	0	0	12.75
3	Anchovy	45	15	3	C	0	0	11.39
4	Mackerel	990	17	2.5	C	0	0	6.14
5	Jack mackerel	2480	20	2.5	C	0	0	5.97
6	Yellowtail	40000	15	5.8	C	0	0	4.87
7	Skipjack tuna	20000	15	5.8	C	0	0	5.61
8	Tuna	348000	20	9.8	C	0	0	8.79
9	Sailfish	425000	20	9.8	C	0	0	8.44
10	Spanish mackerel	12000	15	5.8	C	0	0	6.22
11	Stingray	26000	15	0.7	D	0	1	5.01
12	Flounder	14500	15	0.7	C	0	0	2.26
13	Black porgy	1580	15	0.7	C	0	0	3.55
14	Red seabream	11300	15	0.7	C	0	0	2.38
15	Tilefish	2250	18	0.7	C	0	0	3.88
16	Seabass	2878	15	2.5	C	0	0	4.43
17	Flying fish	500	15	0.7	C	0	0	4.49
18	Rockfish	1120	15	0.7	C	0	0	3.81
19	Barracuda	500	15	0.7	C	0	0	4.49
29	Dragonet	120	15	0.6	D	0	1	14.73
30	Tongue sole	150	15	0.6	D	0	1	14.08
31	Goby	10	15	0.6	D	0	1	24.46

Table 2-12 Data quality ratings (“pedigree”) for the coastal area of Kyoto Prefecture models parameters in both 1985 and 2013. Ratings scale from 1 (highest data quality) to 8 (lowest data quality). See Table 2-13 for a detailed explanation of the ratings (source: Aydin et al. 2007, Table C-27)

	Functional group	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>Q/B</i>	<i>DC</i>	<i>Y</i>
1	Sardine	3	7	6	6	2
2	Round herring	3	7	6	6	2
3	Anchovy	3	7	6	6	2
4	Mackerel	3	7	6	6	2
5	Jack mackerel	3	7	6	6	2
6	Yellowtail	3	7	6	6	2
7	Frigate tuna	3	7	6	6	2
8	Tuna	3	7	6	6	2
9	Sailfish	3	7	6	6	2
10	Spanish mackerel	3	7	6	6	2
11	Stingray	3	7	6	6	2
12	Flounder	3	7	6	6	2
13	Black porgy	3	7	6	6	2
14	Red seabream	3	7	6	6	2
15	Tilefish	3	7	6	6	2
16	Seabass	3	7	6	6	2
17	Flying fish	3	7	6	6	2
18	Rockfish	3	7	6	6	2
19	Barracuda	3	7	6	6	2
20	Flying squid	3	7	7	6	2
21	Other squids	3	7	7	6	2
22	Octopus	3	7	7	6	2
23	Ivory shell	3	7	8	6	2
24	Sea cucumber	3	7	8	6	2
25	Other conch	3	7	8	6	2
26	Crab	3	7	8	6	
27	Prawn	3	7	8	6	
28	Bivalve	3	7	8	6	
29	Dragonet	2	7	6	6	
30	Tongue sole	2	7	6	6	
31	Goby	2	7	6	6	
32	Shrimp	2	7	8	6	
33	Starfish	2	7	8	6	
34	Brittle star	2	7	8	6	
35	Polychaeta	2	7	8	6	
36	Hermit crab	2	7	8	6	
37	Mysid	2	7	8	6	
38	Zooplankton	2	7	8	6	
39	Phytoplankton	8	7			
40	Detritus	2				

Table 2-13 Detailed explanation of the ratings for pedigrees (source: Aydin et al. 2007, Table 6)

Rating	Parameter of general data
1	Data is established and substantial, includes more than one independent method (from which best method is selected) with resolution on multiple spatial scales
2	Data is direct estimate but with limited coverage/corroboration, or established regional estimate is available while subregional resolution is poor
3	Data is proxy, proxy may have known but consistent bias
4	Direct estimate or proxy with high variation/limited confidence or incomplete coverage
Parameter of biomass and catch	
5	Estimate requires inclusion of highly uncertain scaling factors or extrapolation
6	Historical and/or single study only, not overlapping in area or time
7	Requires selection between multiple incomplete sources with wide range
8	No estimate available (estimated by Ecopath)
Parameter of P/B , Q/B , and diet composition	
5	Estimation based on same species but in “historical” period, or a general model specific to the area
6	For P/B or Q/B , general life-history proxies; For diets, same species in neighboring region, or similar species in same region
7	General literature review from wide range of species, or outside of region
8	Functional group represents multiple species with diverse life history traits

Table 2-14 Summary of the pre-balance diagnostics (PREBAL) in both 1985 model and 2013 model for the coastal area of Kyoto Prefecture (source: Link 2010, Table 1-5)

	Diagnostic criterion	Figure or	Diagnostics					
		table	Good	1985 Acceptable	Caution	Good	2013 Acceptable	Caution
	<i>Class of diagnostic: Biomasses across taxa/TLs</i>							
1	Biomass should span 5–7 orders of magnitude	Figure 2-4	✓			✓		
2	Slope (on log scale) should be ~5–10% decline			✓		✓		
3	Taxa notably above or below slope-line may need more attention			✓			✓	
	<i>Class of diagnostic: Biomass ratios</i>							
4	Compared across taxa, predators biomass should be less than that of(1 relative to) their prey	Table 2-14	✓			✓		
5	Number of zeroes indicates potential trophic difference between predators and prey		✓			✓		
6	Compared across taxa, ratios indicate major pathways of trophic flows (e.g. benthic vs pelagic)		✓			✓		
	<i>Class of diagnostic: Vital rates across taxa/TLs</i>							
7	Normal biomass decomposition of Q , P and R	Figure 2-5, 2-6, 2-7	✓			✓		
	<i>Class of diagnostic: Vital rate ratios</i>							
9	Compared across taxa, predators' Q/B , P/B and R/B should be less than 1 relative to their prey	Table 2-15		✓			✓	
10	Number of zeroes indicates potential trophic difference between predators and prey		✓			✓		
11	P and B relative to PP approximate TL	Figure 2-8		✓			✓	
12	Compared across vital rates; P/Q s or P/R s near 1 merit reevaluating	Figure 2-9		✓			✓	
	<i>Class of diagnostic: Total production and removals</i>							
13	Total, scaled values of P , Q and R should again follow a decomposition with increasing TL	Figure 2-10		✓			✓	
14	Consumption of a taxa should be less than production by that taxa		✓			✓		
15	Consumption by a taxa should be more than production by that taxa		✓			✓		
16	Total human removals should be less than total production of a taxa	Figure 2-11	✓			✓		
17	Total human removals should be compared to consumption of a taxa		✓			✓		

B : Biomass, Q : Consumption, P : Production, PP : Primary production, R : Respiration, TL : Trophic level

Table 2-15 Biomass ratios corresponding to diagnostic criteria 4–6 in Table 2-14. TL: trophic level. Top predators include sailfish, Spanish mackerel, and tuna. Small pelagic fishes include anchovy, round herring, and sardine. Demersal fishes include dragonet, flounder, goby, rockfish, stingray, and tongue sole. Benthos include bivalve, brittle star, crab, hermit crab, ivory shell, mysid, octopus, other conch, other squid, polychaeta, prawn, sea cucumber, shrimp, and star fish. The same categories were used for table 2-16

1985	
Predator / Prey	Biomass ratio
Top predators / Small pelagic fishes	0.002
Top predators / Zooplankton	0.016
Small pelagic fishes / Zooplankton	7.968
Zooplankton / Phytoplankton	0.231
Small pelagic fishes / Phytoplankton	1.844
Demersal fishes / Benthos	0.004
Small pelagic fishes / all fishes	0.923
Demersal fishes / all fishes	0.001
Top predators / all fishes	0.002
Top predators / Demersal fishes	1.667
Benthos / Zooplankton	2.755
TL4 / <TL3	0.002

2013	
Predator / Prey	Biomass ratio
Top predators / Small pelagic fishes	0.744
Top predators / Zooplankton	0.359
Small pelagic fishes / Zooplankton	0.483
Zooplankton / Phytoplankton	0.207
Small pelagic fishes / Phytoplankton	0.100
Demersal fishes / Benthos	0.006
Small pelagic fishes / all fishes	0.328
Demersal fishes / all fishes	0.015
Top predators / all fishes	0.244
Top predators / Demersal fishes	16.629
Benthos / Zooplankton	3.887
TL4 / <TL3	0.038

Table 2-16 Vital rate ratios corresponding to diagnostic criteria 9 and 10 in Table 2-14

1985			
Predator / Prey	Production ratio	Consumption ratio	Respiration ratio
Top predators / Small pelagic fishes	0.003	0.003	0.003
Top predators / Zooplankton	0.0004	0.001	0.001
Small pelagic fishes / Zooplankton	0.134	0.311	0.418
Zooplankton / Phytoplankton	0.167		
Small pelagic fishes / Phytoplankton	0.022		
Demersal fishes / Benthos	0.004	0.006	0.007
Small pelagic fishes / all fishes	0.918	0.928	0.927
Demersal fishes / all fishes	0.001	0.001	0.001
Top predators / all fishes	0.002	0.002	0.002
Top predators / Demersal fishes	2.734	3.822	4.146
Benthos / Zooplankton	0.030	0.034	0.036
TL4 / <TL3	0.0001	0.001	0.001

2013			
Predator / Prey	Production ratio	Consumption ratio	Respiration ratio
Top predators / Small pelagic fishes	0.307	0.487	0.561
Top predators / Zooplankton	0.003	0.006	0.007
Small pelagic fishes / Zooplankton	0.009	0.012	0.013
Zooplankton / Phytoplankton	0.167		
Small pelagic fishes / Phytoplankton	0.002		
Demersal fishes / Benthos	0.008	0.010	0.011
Small pelagic fishes / all fishes	0.512	0.460	0.436
Demersal fishes / all fishes	0.014	0.016	0.017
Top predators / all fishes	0.157	0.224	0.245
Top predators / Demersal fishes	11.505	14.074	14.824
Benthos / Zooplankton	0.031	0.041	0.047
TL4 / <TL3	0.001	0.014	0.018

Table 2-16 Comparison of values of %PPR and catch between 1985 model and 2013 model in the coastal area of Kyoto Prefecture for each fisheries functional group. Di is difference of %PPR between 1985 and 2013

	Group name	PPR/TotPP (%)		Di (2013)- (1985)	Catch(t/km ² /year)		Omnivory Index	
		1985	2013		1985	2013	1985	2013
1	Sardine	5.826	0.631	-5.195	15.76	0.29	0.13	0.38
2	Round herring	0.018	0.002	-0.016	0.11	0.002	0.13	0.38
3	Anchovy	0.332	1.026	0.694	1.96	1.02	0.13	0.38
4	Mackerel	4.003	0.113	-3.890	1.22	0.05	0.58	0.57
5	Jack mackerel	0.080	0.325	0.245	0.44	0.32	0.53	0.53
6	Yellowtail	1.025	4.124	3.099	0.31	0.55	0.16	1.14
7	Frigate tuna	0.603	0.369	-0.234	0.17	0.04	0.54	1.14
8	Tuna	0.495	0.435	-0.060	0.06	0.02	0.10	1.34
9	Sailfish	0.111	0.108	-0.003	0.01	0.01	0.41	1.46
10	Spanish mackerel	0.477	3.835	3.358	0.04	0.77	0.37	0.96
11	Stingray	0.081	0.000	-0.081	0.004	0.000005	0.53	0.38
12	Flounder	0.058	0.059	0.001	0.03	0.02	0.59	0.22
13	Black porgy	0.168	0.134	-0.034	0.004	0.011	0.33	0.10
14	Red seabream	0.210	0.360	0.150	0.02	0.03	0.24	0.16
15	Tilefish	0.032	0.180	0.148	0.002	0.01	0.45	0.22
16	Seabass	0.045	0.755	0.710	0.01	0.05	0.47	0.19
17	Flying fish	0.177	0.279	0.102	0.50	0.10	0	0
18	Rockfish	0.236	0.158	-0.078	0.03	0.02	0.68	0.48
19	Barracuda	3.814	1.949	-1.865	0.36	0.19	0.68	0.52
20	Flying squid	0.090	0.150	0.060	0.01	0.06	0.82	0.48
21	Other squids	0.827	0.485	-0.342	0.23	0.22	1.02	0.29
22	Octopus	0.117	0.044	-0.073	0.04	0.03	0.71	0.27
23	Ivory shell	0	0.000002	0.000002	0	0.00001	0.13	0.20
24	Sea cucumber	0.004	0.005	0.001	0.12	0.05	0	0
25	Other conch	0.001	0.003	0.002	0.01	0.02	0	0
26	Crab	0.021	0.002	-0.019	0.05	0.002	0.21	0.21
27	Prawn	0.005	0.004	-0.001	0.02	0.004	0.16	0.24
28	Bivalve	0.001	0.039	0.039	0.02	0.10	0	0.16
Total		18.86	15.57		21.47	4.00		

Table 2-17 Ecosystem details of models in the world. Year, size (km²), number of functional groups, depth (m), Köppen climate classification, mean trophic level of the catch, total catch (t/km² year), system omnivory index (*SOI*), and references of models are shown. Empty cells represent missing data

Country	Model systems	Model year	Size (km ²)	Number of functional groups	Depth (m)	Köppen climate classification	Mean trophic level of the catch	Total catch (t/km ² /year)	<i>SOI</i>	Reference
Japan	Tango Bay	1985	2230	40	0–240	Cfa	3.06	21.5	0.29	this study
		2013	2230	40	0–240	Cfa	3.20	4.0	0.36	
	Seto Inland Sea	2001–2005	3100	19	0–60	Cfa	3.22	7.5	0.12	亘 (2015)
	Northeastern Japan	1997–2009	14344	46	100–1000	Cfa	3.25	4.1	–	米崎ら (2016)
	North Pacific	2013	913102	41	0–1000	Cfa	3.20	1.7	0.10	Watari et al.(2019) *
China	East China Sea	2000	570000	21	0–200	Cfa	3.32	8.0	–	Cheng et al. (2009)
Greek	Ionian Sea	1964	1021	19	0–200	Cs	3.10	1.1	0.10	Piroddi et al. (2010)
Tunisia	Gulf of Gabes	2000's	35900	41	20–200	Cfb	3.44	1.7	–	Hattab et al. (2013)
Spain	Catalan deep open slope	2009	850	20	1000–1400	Cs	–	no catch	0.29	Tecchio et al. (2013)
	Cantabrian Sea	1994	16000	28	0–100	Cfb	3.66	9.4	0.27	Sánchez and Olaso (2004)
France	French Continental Shelf	1994	102585	32	0–200	Cfb	–	1.3	0.21	Lassalle et al. (2012)
		1991	570000	68	0–400	Cfb	3.60	4.9	0.23	Mackinson and Daskalov (2007)
	Central Baltic Sea	1974	240669	22	0–401	Df	–	3.0	–	Tomczak et al. (2012) *
Canada	Strait of Georgia, B.C	1960	6800	38	0–447	Cfb	3.51	7.1	–	Preikshot et al. (2013)
USA	Gulf of Mexico	2009	145000	47	0–200	Cfa	2.60	4.0	0.19	Geers et al. (2016) *
China	The Pearl River (mangrove)	2007	17200	14	0–2.5	Am	–	1.8	0.19	Xu et al. (2011)
Australia	Tasmania Island	2000's	137000	47	0–40	Cfb	3.09	0.1	0.46	Watson et al.(2013)
Ethiopia	Lake Hayq (fresh water)	2007	23	15	0–88	Cfa	2.46	–	0.22	Fetahi et al. (2011)

All above models are mass-balanced and proofed by checking values of ecotrophic efficiency ($EE < 1$).

*: Used PREBAL for checking model consistency.

第 3 章

日本海西部海域における **Ecopath** モデル構築に向けた 主要底魚類の食性の比較

3-1 背景と目的

本論文の次章（第4章）では、日本海西部海域の底生魚類を中心とした Ecopath モデルの構築を目指している。Ecopath モデルの構築には、水産資源を生産する生態系内のできるだけ多くの機能グループの年間バイオマスと食性に関する情報が必要となる。機能グループは漁業対象種と非対象種で構成され、前者の一部については漁獲統計データからバイオマスを推定することができるが、統計データのない種や非対象種は文献値や新たな調査によってバイオマスデータを得なくてはならない。これらの魚種に関する研究例は少なく、生態学的なデータが不足していると言える。非水産重要種も水産重要種と同所的に生息し、同一の餌生物に対する競合種であり、捕食被食関係を通して水産重要種の漁獲量に影響を与えていると考えられる。さらに、これらの魚種の多くは日本海固有種であり、深海に分布しているため採集記録のデータが主で、食性に関する知見は限られている（池田ら 2002; Balanov and Solomatov 2008; Balanov et al. 2011）。

本研究海域では、プランクトン群集のバイオマスの季節変動（Hirakawa et al. 1992a, 1992b; Kodama et al. 2018）や底魚群集構造（藤原 2009; 野口 2015）に関する先行研究があるが、同時期、同所的に生息する底魚類の食性とその餌生物について定量的に研究された例はまだない。そこで、本研究では日本海西部海域において底びき網による採集調査を行い、漁業対象種だけでなく非対象種のバイオマスと食性を調べることにより食物網構造を理解するとともに、精度の高い生態系モデルを構築するために必要な機能グループの設定や主要餌生物の年間被食量の推定を行った。

3-2 材料と方法

3-2-1 調査海域と調査方法

水産庁による我が国周辺の水産資源調査の評価委託事業である日本海ズワイガニ等底魚資源調査に参加し標本を収集した。調査は兵庫県立香住高等学校所属の但州丸（358t）を用船して行った。調査海域は日本海西部の水深 200～500 m で 2015 年と 2017 年の 5～6 月に 1 艘引き着底オッタートロール網を用いて 124 定点で曳網し、海域・水深帯別にサンプリングを行った（Fig. 3-1）。網高 3.5 m、網幅 19 m、コッドエンドの目合 20 mm の網を用い、曳網速度 3 ノットで 30 分間曳網した。コッドエンドの目合のサイズにより定量的に採集できていないと判断した種は標本として用いなかった。海底の状況が曳網に不適と判断した場合や入網量が多すぎる場合は 30 分未満で曳網を終了した。トロール網着底時と離底時の位置から曳網距離を計算した。環境データは曳網開始地点と終了地点において STD もしくは CTD（2015 年：メモリーSTD ASTD-1000、アレック電子、2017 年：Compact-CTD Lite ACTD-CMP、JFE アドバンテック）を投下し、海底直上から表面までの水温・塩分を測定し鉛直データを収集した。

3-2-2 標本処理と食性解析方法

採集した魚類の中から、体長 48 mm 以上、標本個体数 13 個体以上であった 14 種、計 2458 個体を標本とした。体長、全長、体重を測定し、胃内容物を目視または実体顕微鏡下で観察して餌生物を計数するとともに湿重量を測定した。これら 14 種の底魚類については、曳網面積から単位面積当たりのバイオマスを推定した（Table 3-1）。船上で測定し胃内容物を観察した標本もあるが、多くの標本は調査船の急速冷凍庫で保管し、後日京都大学舞鶴水産実験所で解凍したのち測定・胃内容物観察を行った。胃内容物に含まれたノロゲンゲ *Bothrocara hollandi*、クロゲンゲ *Lycodes nakamurae*、ハタハタ *Arctoscopus japonicus*、ホタル

イカ *Watasenia scintillans*、トゲザコエビ *Argis toyamaensis*、クロザコエビ *Argis lar*、キュウリエソ *Maurolicus japonicus*、ズワイガニ *Chionoecetes opilio* 等は体長、胴長、頭胸甲長や甲幅などの計測できた体の部位から消化される前の餌生物の体重を復元した。復元には捕食者と同所的に生息していた餌生物種をランダムにサンプリングし、部位長と体重の関係から各餌生物種の体重を算出した。消化が進み同定が困難であった胃内容物は分析には含まなかった。マダラでは成長段階に応じて食性に変化がみられたため、体長 200 mm 以下、201 ~ 300 mm、301 ~ 400 mm、401 ~ 500 mm、501 ~ 600 mm、601 mm 以上の 7 つの成長段階に分けて食性を調べた。

各餌生物グループの全餌生物に対する湿重量割合 (%*W*)、個体数割合 (%*N*)、各餌生物の出現頻度 (%*F*)、%*W*、%*N*、%*F* を統合した餌料重要度指数 (IRI) (Pinkas 1971)、餌料重要度百分率 (%IRI) (López et al., 2007)、捕食者の空胃率 (%*V*) は以下の式によって求めた。

$$\%W = (\text{ある餌生物の湿重量}) / (\text{餌生物の全湿重量}) \times 100 \quad (1)$$

$$\%N = (\text{ある餌生物の個体数}) / (\text{餌生物の全個体数}) \times 100 \quad (2)$$

$$\%F = (\text{ある餌生物が出現した胃数}) / (\text{調査胃数} - \text{空胃個体数}) \times 100 \quad (3)$$

$$IRI = (\%N + \%W) \times \%F \quad (4)$$

$$\%IRI = IRI / (\text{全ての餌生物の } IRI \text{ 値の和}) \times 100 \quad (5)$$

$$\%V = (\text{空胃個体数}) / (\text{調査総個体数}) \times 100 \quad (6)$$

捕食者 2 種 (*j, k*) 間の餌生物 (*i*) の重複度指数 proportional similarity index (*PSI*) (Schoener 1970) を以下の式によって求めた。

$$PSI = 1 - 0.5 \sum_i | (\text{捕食者 } j \text{ における餌生物 } i \text{ の } \%IRI) - (\text{捕食者 } k \text{ における餌生物 } i \text{ の } \%IRI) | \quad (7)$$

さらに、捕食者 14 種の間の *PSI* の結果を用いてクラスター分析を行った（西川ら 2000 ; 山内ら 2008）。統計解析には R のバージョン 4.3.2 を用いた。さらに、マダラは食性が成長段階に応じて変化したため、マダラを 1 種として他種の食性と比較するとともに、体サイズ別にも他種と比較した。また、各捕食者の年間当たり摂餌量の係数 *consumption / biomass* (Q/B) (/year) を以下の式を用いて算出した（Palomares and Pauly 1998）。

$$\log Q/B = 7.964 - 0.204 \log W_{inf} - 1.965 T' + 0.083 A + 0.532 h + 0.398 d \quad (8)$$

Asymptotic Weight (W_{inf}) は極限体重 (g)、 $T' = 1000/\text{Kelvin}$ (Kelvin = °C + 273.15)、Temperature (°C) は対象魚類の生息水温、Aspect ratio (A) は尾びれの高さ (h) の 2 乗を尾びれの面積 (s) で割った値である。ゲンゲ科 (*Zoarcidae*) とクサウオ科 (*Liparidae*) の Aspect ratio に関しては Opitz (1996) に倣い 0.7 とした。ある捕食者がある被食者を年間単位面積当りに消費する量 (M ; kg/km²/year) を以下の式で推定した。

$$M = Q/B \times B \times \%IRI \div 100 \quad (9)$$

ここで、 B は各捕食者のバイオマス密度 (kg/km²) を示す。14 種の捕食魚種に対する調査時のオッタートロール網の漁獲効率は 0.3 と仮定した（藤田 2018）。また、上記の計算に必要な各魚種のデータは、主に FishBase (URL: <https://www.fishbase.se/search.php>) を引用した。

3-3 結果

胃内容物分析に用いた個体数、体長、空胃率、採集水深、採集時の海底の水温、推定バイオマスを Table 3-1 にまとめた。また、和名、英名、学名を Table 3-2 に示した。

胃内容物からは 37 の分類群グループが出現した。出現した餌生物の和名、学名、海底における生息場、体サイズ、胃内容物として出現した個体数の総数、個体数の総重量、個体の平均重量を Table 3-3 にまとめた。37 グループの餌生物は、甲殻類 14 グループ（11 種と端脚目複数種、エビジャコ科複数種、ヤドカリ上科複数種）、魚類 15 種、軟体動物 6 グループ（イカ類 3 種、チヒロダコ 1 種、ホタルイカモドキ科 2 種、二枚貝綱複数種）、クモヒトデ類 1 綱複数種、多毛類 1 綱複数種により構成された。ホタルイカ類にはホタルイカモドキ科に属するホタルイカ *Watasenia scintillans* とごく稀に出現したホタルイカモドキ *Enoplateuthis chuni* を含む。二枚貝類は主にナガソデガイ *Yoldia similis*、ベッコウキララガイ *Portlandia japonica*、ロウバイ *Nuculana robai*、クモヒトデ類は主にキタクシノハクモヒトデ *Ophiura sarsii* であった。多毛類は主にイソメ目 *Eunicida* であったが、稀にウミケムシ目 *Amphinomida* も出現した。端脚目は主にマルフクレソコエビ *Stegocephalus inflatus* だが他にも複数種が含まれた。本研究では、これらを単一グループとして解析した。

上記 37 グループのうち 17 グループの餌生物は、捕食者 14 種の魚類の胃内容物から出現した。一方、残りの 20 グループの餌生物はマダラの胃内容物からのみ出現した (Table 3-3)。捕食者 14 種の魚種ごとに、餌生物グループの個体数割合 (%N)、湿重量割合 (%W)、出現頻度 (%F)、餌料重要度百分率 (%IRI) の割合を算出した (Figs. 3-2, 3-3)。

14 種の底生魚類の主要な餌生物を見ると、ニシンの胃内容物ではツノナシオキアミが重量 (65.4 %W)、個体数 (84.4 %N)、出現頻度 (32.0 %F)、重要度 (95.1 %IRI) とともに優占した。マダラでは、重量はノロゲンゲが多かったが (32.2 %W)、個体数ではツノナシオキアミ (40.7 %N) とニホンウミノミ (23.6 %N) が多く、出現頻度はホタルイカ類が最も高く (33.5 %F)、重要度はホタルイカ類 (37.0 %IRI) とツノナシオキアミ (24.6 %IRI) が高かつ

た。ハツメでは、重量はホタルイカ類が多かったが (69.4 %*W*)、個体数、出現頻度、重要度ではツノナシオキアミ (39.7 %*N*、14.2 %*F*、36.7 %*IRI*) とニホンウミノミ (56.0 %*N*、13.3 %*F*、47.6 %*IRI*) も多く捕食されていた。ヤマトコブシカジカでは、重量、個体数、出現頻度、重要度のすべてにおいてツノナシオキアミ (39.8 %*W*、85.2 %*N*、41.2 %*F*、86.9 %*IRI*) が高く、本種が主食と考えられた。ザラビクニンでは、重量ではホタルイカ類 (63.7 %*W*)、個体数、出現頻度、重要度ではニホンウミノミ (91.2 %*N*、72.6 %*F*、73.6 %*IRI*) が優占した。アバチャンでは重量、個体数、出現頻度、重要度のすべての観点からツノナシオキアミ (58.2 %*W*、97.0 %*N*、53.8 %*F*、86.7 %*IRI*) が主食であった。ノロゲンゲは、重量ではホタルイカ類 (62.0 %*W*)、個体数、出現頻度、重要度ではツノナシオキアミ (50.6 %*N*、14.7 %*F*、59.5 %*IRI*) を多く捕食していた。クロゲンゲでは、重量と重要度ではホタルイカ類 (78.5 %*W*、60.2 %*IRI*) が重要であったが、個体数では多毛類 (22.6 %*N*)、ホタルイカ類 (21.4 %*N*)、ツノナシオキアミ (19.0 %*N*)、出現頻度では多毛類 (15.0 %*F*)、ホタルイカ類 (15.0 %*F*) も多く見られた。タナカゲンゲでは、重量、個体数、出現頻度、重要度のすべてにおいてノロゲンゲ (49.3 %*W*、34.5 %*N*、21.9 %*F*、71.0 %*IRI*) が主食であった。アゴゲンゲでは、重量、個体数、出現頻度、重要度のすべてにおいて二枚貝類 (51.2 %*W*、98.4 %*N*、39.2 %*F*、93.5 %*IRI*) が主食であった。ハタハタは、重量ではニホンウミノミ (42.6 %*W*) とホタルイカ類 (37.6 %*W*) を多く捕食したが、それ以外の項目ではニホンウミノミ (80.9 %*N*、66.1 %*F*、87.3 %*IRI*) の割合が高かった。ソウハチは、重量、個体数、重要度から見てキュウリエソ (71.2 %*W*、46.8 %*N*、58.9 %*IRI*) を主食としていたが、出現頻度ではツノナシオキアミ (33.3 %*F*)、ニホンウミノミ (20.0 %*F*) も多かった。ヒレグロでは重量、出現頻度、重要度では、多毛類 (88.7 %*W*、51.3 %*F*、88.2 %*IRI*) が首位を占めたが、個体数では二枚貝類 (39.8 %*N*)、端脚類 (30.8 %*N*)、多毛類 (27.2 %*N*) が多かった。アカガレイでは重量と重要度においてホタルイカ類 (69.6 %*W*、45.9 %*IRI*) の割合が高かったが、個体数ではニホンウミノミ (39.5 %*N*)、ツノナシオキアミ (27.3 %*N*)、多毛類 (25.6 %*N*)、出現頻度ではクモ

ヒトデ類 (30.7 %*F*)、ホタルイカ類 (24.3 %*F*)、ツノナシオキアミ (18.8 %*F*) も多く見られた。

マダラは成長段階によって食性が異なったことから、体長範囲ごとに%*N*、%*W*、%*F*、%*IRI*を算出し、成長に伴う食性の変化を調べた (Fig. 3-5)。重量で見ると体長が 600 mm までホタルイカ類が 20 %*W* 程度を占め重要な餌料となっていた。体長 300 mm まではニホンウミノミ、ツノナシオキアミ、エビジャコ類の重量割合も高かったが、それを超えるとノロゲンゲとハタハタの占める割合が高くなった。個体数割合を見ると、体長 500 mm まではニホンウミノミとツノナシオキアミの割合が過半数を占めた。しかし、体長 500~600 mm ではホタルイカ類 (52.4 %*N*) が過半数を、体長 600 mm 以上ではホタルイカ類 (19.9 %*N*) とノロゲンゲ (18.3 %*N*) で 4 割を占めた。出現頻度においても個体数と同様の傾向が見られ、体サイズの小さい個体はニホンウミノミとツノナシオキアミを捕食し、成長とともにホタルイカ類、ハタハタ、ノロゲンゲに移行した。重要度では、体長 200 mm まではニホンウミノミ (69.1 %*IRI*)、体長 200~300 mm ではツノナシオキアミ (85.8 %*IRI*) が最も高く、体長 300~500 mm ではホタルイカ類とツノナシオキアミが合計で 50%を超えた。体長 500~600 mm ではホタルイカ類 (67.2 %*IRI*)、体長 600 mm を超えるとノロゲンゲ (54.6 %*IRI*) が最も高かった。

餌生物中の上位 8 グループに対する捕食者 14 種の餌料重要度百分率 (%*IRI*) の合計値を Fig. 3-4 に示した。上位 8 餌生物グループの重要度百分率の合計値はそれぞれ、ツノナシオキアミ 452 %、ニホンウミノミ 268 %、ホタルイカ類 210 %、多毛類 117 %、二枚貝類 99 %、ノロゲンゲ 84 %、キュウリエソ 67 %、クモヒトデ 31 %であった。重要度の合計が高いことは、餌生物の生態系での重要度を示す。

餌料重要度百分率をもとにした食性のクラスター分析では、14 種が 6 つのクラスターに分類された (Table 3-5、Fig. 3-6)。ソウハチ、ニシン、アバチャン、ノロゲンゲ、ハツメとヤマトコブシカジカは 1 つのクラスター A を形成し、ヒレグロ、アゴゲンゲは単一種のクラ

スターB とクラスターC、ハタハタとザラビクニンはクラスターD、タナカゲンゲはクラスターE、マダラ、アカガレイ、クロゲンゲはクラスターF を形成した。

さらに、マダラを体サイズ別の 6 グループに細分化した場合についてクラスター解析を行ったところ、7つのクラスターに分類された (Fig. 3-7)。タナカゲンゲはマダラの体長 500 mm 以上と同じクラスターG、マダラの体長 300~500 mm はクラスターH、アゴゲンゲはクラスターI、アカガレイ、クロゲンゲ、ザラビクニン、ノロゲンゲ、ハツメ、ハタハタ、マダラの体長 200 mm 以下は同じクラスターJ を構成した。また、ヒレグロはクラスターK、ソウハチはクラスターL を形成した。ヤマトコブシカジカ、アバチャン、ニシン、マダラの体長 200~300 mm はクラスターM に属した。

マダラの体長別グループの視点から整理すると、体長 200 mm 以下のマダラはアカガレイ、クロゲンゲ、ザラビクニン、ノロゲンゲ、ハツメ、ハタハタと (クラスターJ)、体長 200~300 mm のマダラはヤマトコブシカジカ、アバチャン、ニシンと (クラスターM)、体長 300~400 mm と 400~500 mm のマダラはそれぞれ単独のクラスター、体長 500 mm 以上のマダラはタナカゲンゲと (クラスターG) クラスターを形成した。

14 種の極限体重、至適水温、アスペクト比、食性タイプ、 Q/B の推定結果を Table 3-6 にまとめた。14 魚種の捕食者による餌生物上位 8 グループの捕食量 M (kg/km²/year) は、ツノナシオキアミ (M 合計値=259)、ニホンウミノミ (237)、ホタルイカ類 (103)、多毛類 (37)、二枚貝類 (26)、クモヒトデ類 (21)、ノロゲンゲ (15)、キュウリエソ (8) であった (Fig. 3-8)。ツノナシオキアミに対してはニシン (74) とノロゲンゲ (103) による捕食量が多く、ニホンウミノミに関しては、ハタハタ (180) による捕食量が最も多かった。

3-4 考察

日本海西部の水深 200～500 m で 2015 年と 2017 年の 5～6 月に行った着底オッタートロール網調査により、本海域の海底生態系における重要魚種として 14 種の魚類と 37 の餌生物グループが特定された。

3-4-1 底魚類の食性

食性の重複度を用いたクラスター解析により、主要な 14 種の底魚類は食性の特徴から 6 のクラスターに分けられた。クラスターAに属する 6 種には、体サイズが小型で小型甲殻類を主に捕食するという共通の特徴が認められた。クラスターBのヒレグロとクラスターCのアゴゲンゲは海底を這うような行動様式をもち、食性が埋在性底生生物に特化していた。しかし、ヒレグロは多毛類のスペシャリスト、アゴゲンゲは二枚貝類のスペシャリストであったことが両者を異なるクラスターに分類した要因と考えられる。クラスターDのハタハタとザラビクニンの両種には、ニホンウミノミを主食とした共通点があった。クラスターEのタナカゲンゲはノロゲンゲを捕食するスペシャリストであったため、単独のクラスターに分類された。クラスターFのマダラ、クロゲンゲ、アカガレイでは、ホタルイカ類の餌生物重要度に占める割合が最も高く（ $\geq 37\% \text{IRI}$ ）、次いでツノナシオキアミ（ $\geq 7\% \text{IRI}$ ）を捕食していた共通点がみられた。

マダラを体長別のグループに分けてクラスター解析をしたところ、体長グループごとに異なるクラスターに配置された。このことは、本種の食性が体長によって変化し、餌生物に対して競争関係にある魚種が変化したことを示している。マダラ成魚は、調査海域における頂点捕食者であり、成長に伴って小型甲殻類であるニホンウミノミ、ツノナシオキアミからホタルイカ類、ハタハタ、ノロゲンゲといった大型の餌生物へと主食が変化した。また、体長 200 mm 以下のグループから体長 600 mm 以上のグループまで、他の魚種の胃内容物には出現しなかった 20 種の餌生物グループが胃内容物重量の 2 割以上を占めていたことから、本種は体サイズに関わらず餌生物の多様性が高いことが示された。マダラの食性について

は、アラスカ湾や北海道南方沖の個体群でも、同様に発育段階によって主要な餌生物を柔軟に変化させる摂餌生態が報告されている (Urban 2012; Wang et al. 2022)。体サイズの増加に伴いより大型の餌生物を捕食することで、効率的な採餌を行うとともに餌生物に対する種内競争を低下させていることが考えられる。さらに、マダラは体サイズによって生息水深が異なることが報告されており (橋本 1974)、このような成長段階によるすみ分けは結果的に種内競争や共食いを防ぐことにつながると思われる。マダラと同様に、ハタハタやタナカゲングも体サイズや季節により餌生物の種類、サイズ、各餌生物への依存度を変えることが知られている (甲本ら 2011; Saveliev et al. 2011)。

14 種の底魚類は種によって主要な生息水深が異なる。ニシン、ソウハチ、ヒレグロはより浅海域である水深 100~200 m のタラ場 I を主な生息水深帯としており、マダラ、ハツメ、アバチャン、ハタハタ、アカガレイは水深 200~300 m のタラ場 II を主な生息水深帯としている (Nishimura 1966)。ヤマトコブシカジカ、ノロゲング、クロゲング、タナカゲング、アゴゲングはより深海域のタラ場 III と呼ばれる水深 300 m 以深を主な生息水深帯としている。本研究で採集調査した水深 200~500 m はタラ場 II とタラ場 III に当たることから、主にタラ場 I に生息するニシン、ソウハチ、ヒレグロ、より深海に生息するヤマトコブシカジカ、ノロゲング、クロゲング、タナカゲング、アゴゲングでは、主要な生息域において標本が採集されていない。また、マダラ、アカガレイ、ハタハタ、ソウハチは、冬季に採餌や産卵のため浅海域へ回遊することが知られており、生息水深帯が季節的に変化する (橋本 1974 ; 内野ら 1997; 田中 1999; 甲本ら 2011)。本研究では調査水深帯と季節が限定されたが、漁業生態系モデルを精度高く構築するためには、対象魚種の主要な分布域を時空間的にカバーできる調査の実施が今後の課題である。

3-4-2 餌料生物

餌生物上位 8 グループの餌料重要度百分率 (%IRI) の合計値を見ると、重要度の高いツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、ホタルイカ類は複数種の魚類から捕食され、多毛類、二枚貝類、ノロゲンゲ、キュウリエソ、クモヒトデ類は、それぞれヒレグロ、アゴゲンゲ、タナカゲンゲ、ソウハチ、アカガレイに専食されていた。すなわち、ツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、ホタルイカ類の 3 種は、調査海域において多くの高次栄養段階の生物の生産を支える重要な餌生物資源であった。一方、後者の 5 種の餌生物グループはスペシャリストにより利用されており、ヒレグロ、アゴゲンゲ、タナカゲンゲ、ソウハチ、アカガレイの 5 種の資源量は、それぞれの主食となる餌生物の変動に直接影響されることが考えられた。

Hirakawa et al. (1992) による日本海におけるプランクトンの周年にわたる調査では、ツノナシオキアミとニホンウミノミのバイオマスは 7 月から 10 月に多かった。一方、冬期にはカイアシ類のバイオマスがツノナシオキアミやニホンウミノミよりも多いことが報告されており、日本海西部海域においても動物プランクトンの出現量や種組成に季節変化のあることが示されている。また、ツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、カイアシ類の 3 グループは、日本海の動物プランクトンの中では主要な生物群であり、基礎生産を上位の食物段階の動物に転送するうえで重要な役割を果たしている (平川ら 1999)。このことから、この 3 グループの動物プランクトンの出現時期や出現海域は、これらを主餌料とする底生魚類の生息域やその変化と密接に関係することが考えられる。

底生魚類の主要な餌生物であるツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、ホタルイカ類は、日中下層に分布し夜間に表層へ浮上する日周鉛直移動を行う (Sugisaki et al. 1991; Nakagawa et al. 2003; Watanabe et al. 2006)。これら 3 種は夜間に表層で植物プランクトンや動物プランクトンを摂餌し、日中は底層に移動して底魚類に捕食される。このような日周鉛直移動の結果、これらの餌料生物は底層への物質輸送において重要な役割はたしていると考えられる (Sugisaki et al. 1991; Taki 1998; 瀧ら 2002; Watanabe et al. 2006)。

3-4-3 食物網調査の課題

日本海西部海域の底魚を中心とする漁業生態系における主要な餌料生物を明らかにするため、Fig. 3-4 では餌料重要度百分率（%IRI）の合計値を体サイズや栄養段階の異なる捕食者間で同等に扱い、積み上げ棒グラフで表現した。しかし、この手法では捕食魚種の資源量、体サイズ、摂餌量が異なり餌生物に対する消費量の魚種間の違いを考慮していないという問題があった。しかし、この結果は面積当たりの餌生物被食量（Fig. 3-8）の推定結果と上位 5 位までが同じで、面積当たり被食量の傾向も %IRI と類似していた。このことは、対象生物の資源量が不明な場合でも、胃内容物調査によってある程度食物網構造の推定が可能なことを示すものと考えられた。また、調査で採集された 14 種は調査で用いた網目で採集できた優占種である。しかし、今回用いた着底オッタートロール網では採集できなかった小型の捕食者が、本研究で特定した 37 グループの餌生物を利用していることは十分に考えられる。本研究では分析できなかった小型動物間の捕食被食関係は、本調査域における食物網構造を考えるうえで重要であり、今後検討すべき課題の一つである。

すでに論じてきたとおり、日本海西部海域における底生魚類はサイズや季節により生息場所を移動し、それに伴って食性も変化する。また、餌料生物も季節や場所にとどまらず、昼夜の時間帯でも分布域が異なっていた。そのため、精度高い生態系モデルの構築のためには、十分な時空間をカバーする調査が必要である。しかし、時間、人員、調査船を含めた機材の制約の中で最も効率的な調査の設計について、適用する生態系モデルの選定も含めて検討することが現実的な課題として残されている。

3-4-4 機能グループの選定

本章における食性解析の結果と考察を踏まえ、捕食者として扱った 14 種の魚類及び、餌生物グループとして重要と判断されたツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、ホタルイカ類、多毛類、二枚貝類、ノロゲンゲ（捕食者としても選定）、キュウリエソ、クモヒトデ類の 8 種、合計 21 グループを、次の第 4 章における Ecopath モデルの機能グループとして選定した。

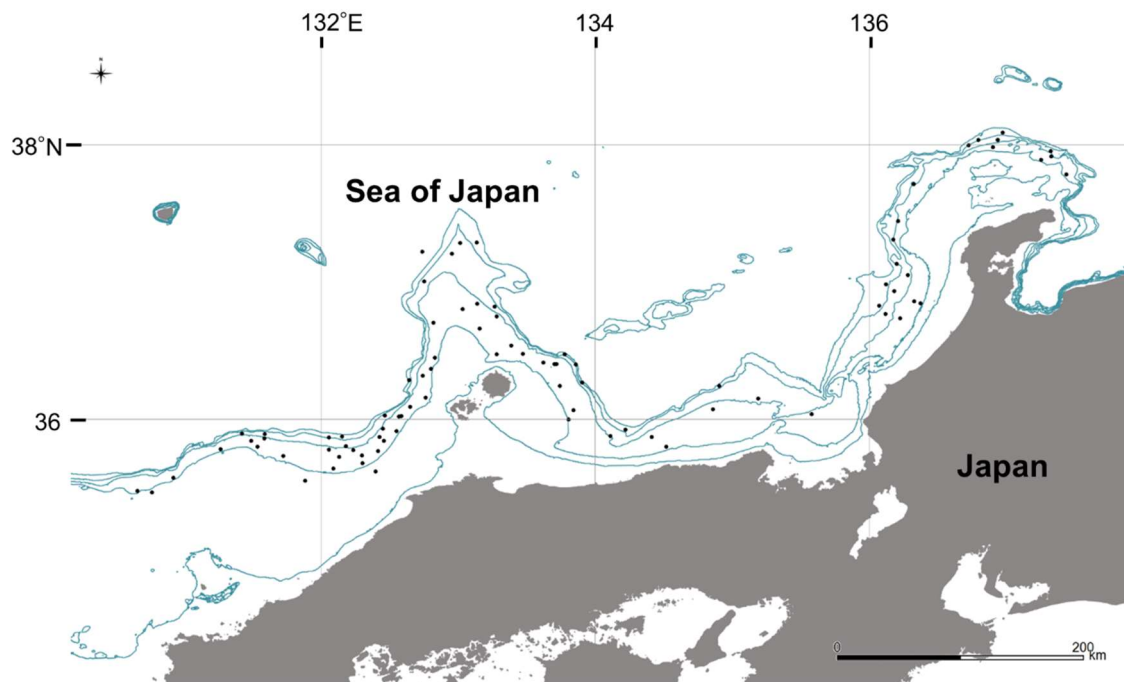


Fig. 3-1 Map of the sampling locations (indicated by black dots) and bathymetry (100 m interval from 100 to 500 m)

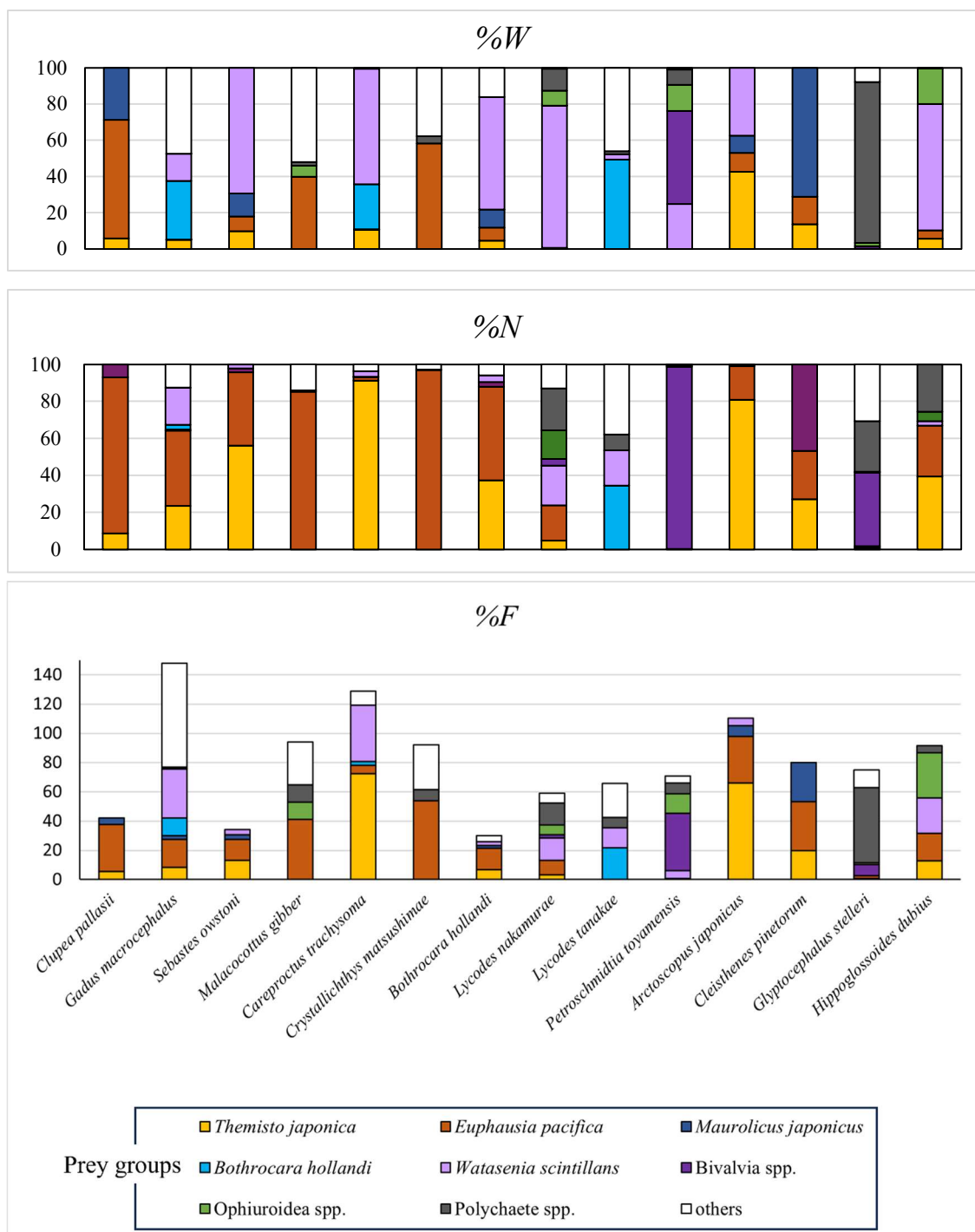


Fig. 3-2 %W, %N, and %F values for 14 predator species with 37 prey groups. Eight major prey groups are shown as a single group and the remaining 29 groups are grouped into others

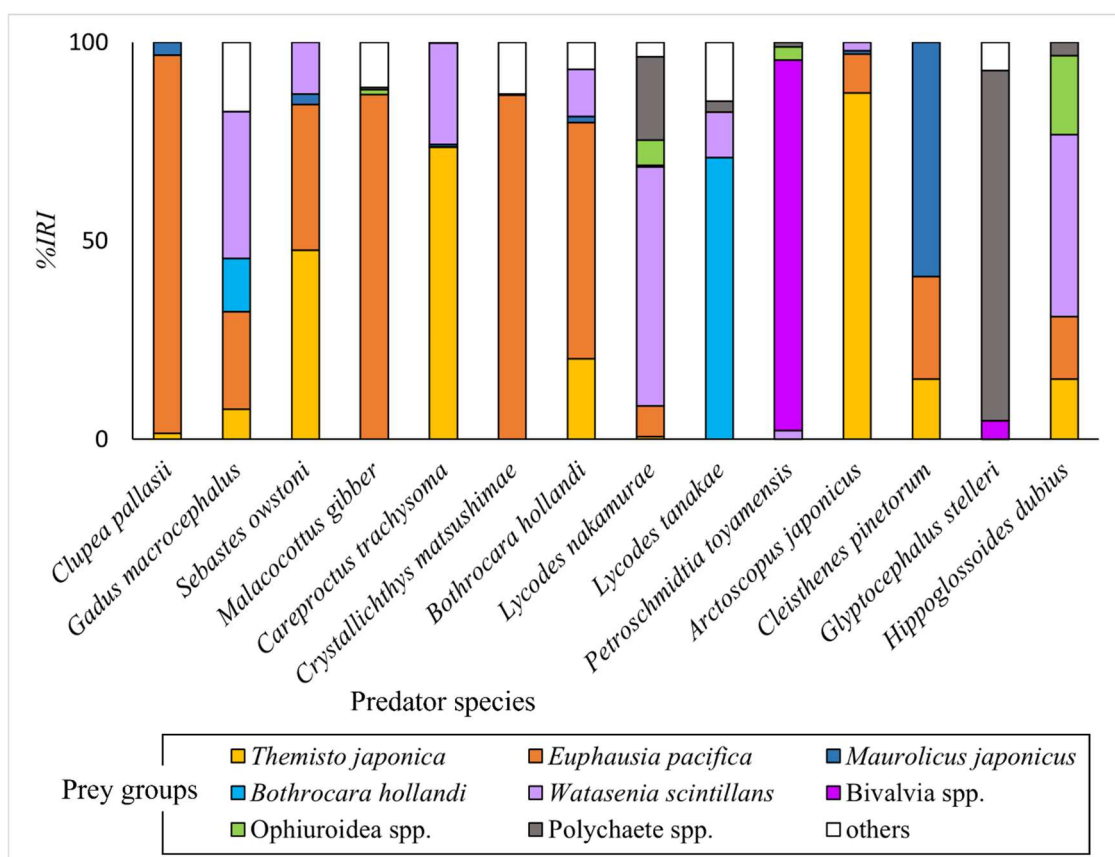


Fig. 3-3 %IRI values for 14 predator species with 37 prey groups. Eight major prey groups are shown as a single group and the remaining 29 groups are grouped into others

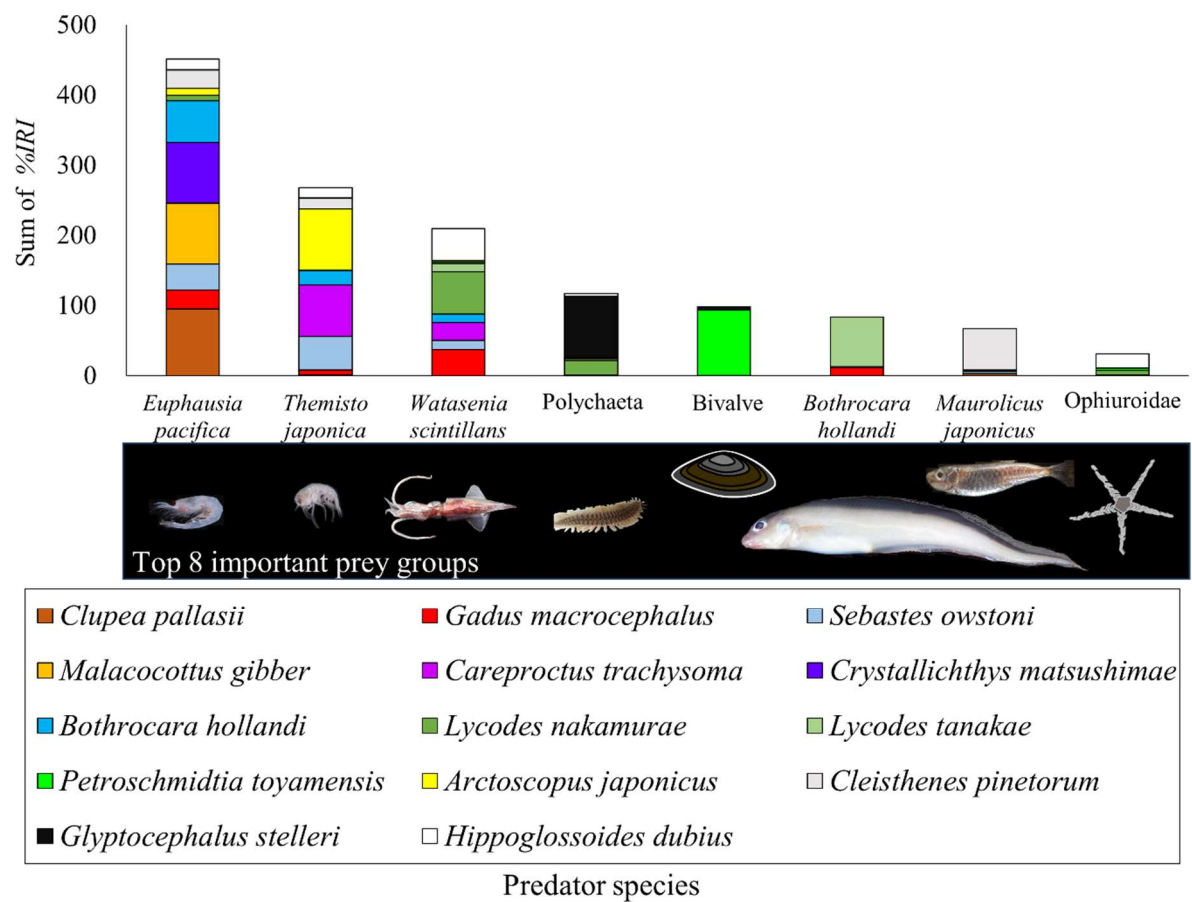


Fig. 3-4 The total %IRI of the top 8 important prey groups that were most utilized by the 14 predator species

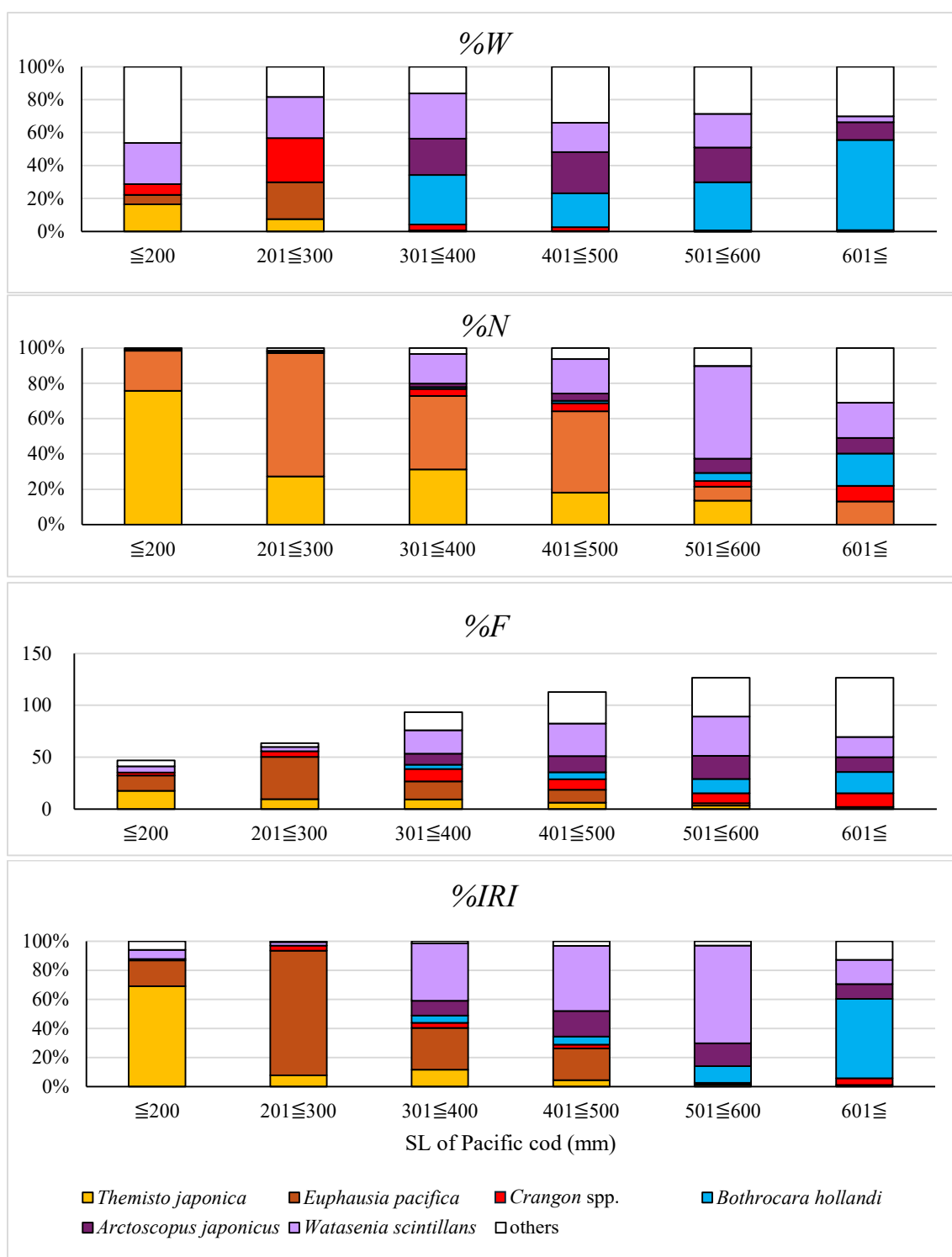


Fig. 3-5 Diet compositions of Pacific cod are summarized by body size for %W, %N, %F, and %IRI. Six major prey groups are shown, and the remaining 31 species are grouped as others

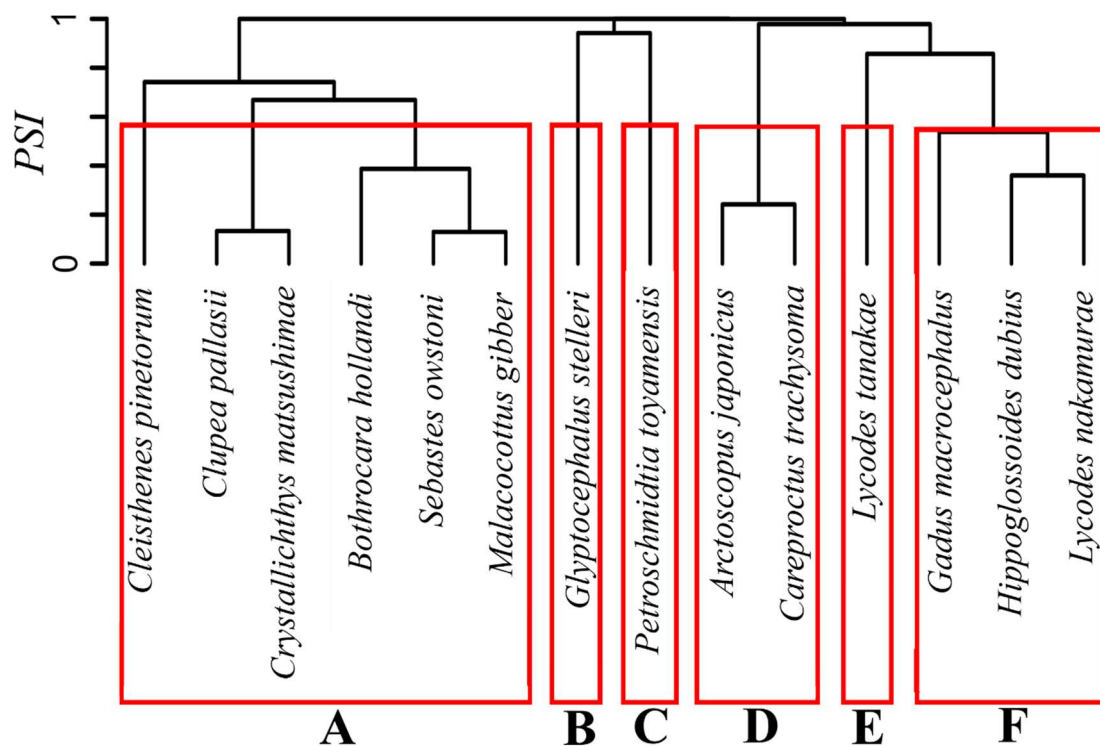


Fig. 3-6 Cluster dendrogram of diet composition dissimilarity distance of the proportional similarity index (*PSI*) (Schoener, 1970) based on %*IRI* values of 14 fish species from the southwestern Sea of Japan. Clusters were compiled using the group average method

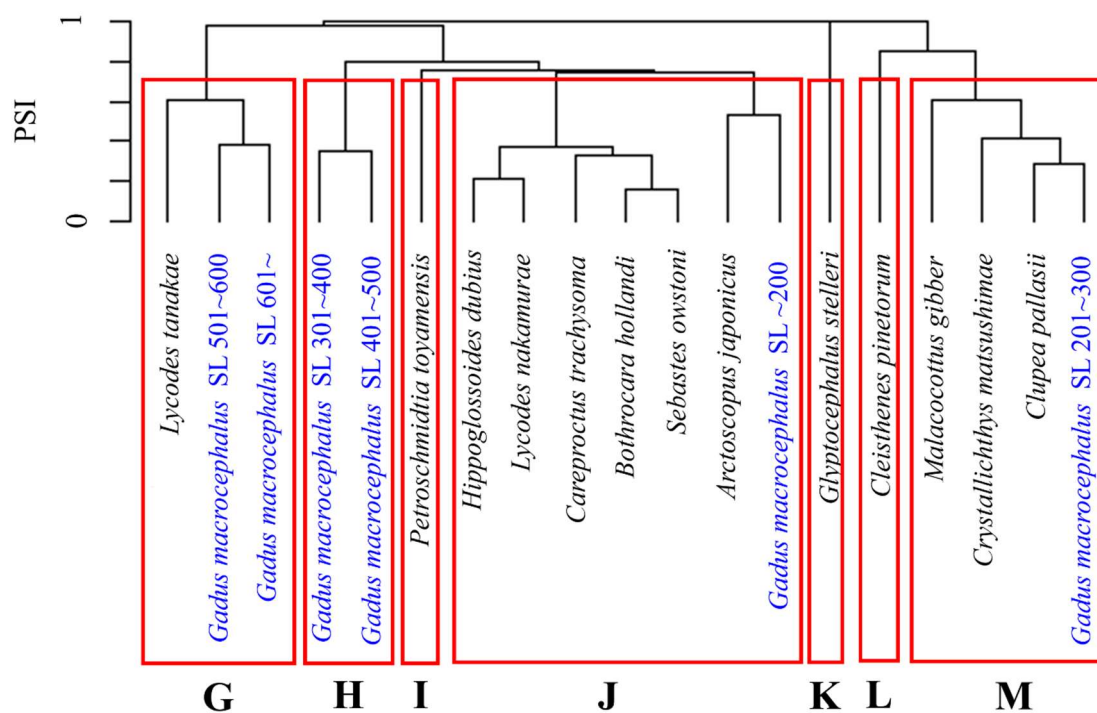


Fig. 3-7 Cluster dendrogram of diet composition dissimilarity distance of the proportional similarity index (*PSI*) (Schoener, 1970) based on *IRI*% values of 13 fish species and 6 body size class (in standard length, SL (mm)) of Pacific cod from the southwestern Sea of Japan. Clusters were compiled using the group average method

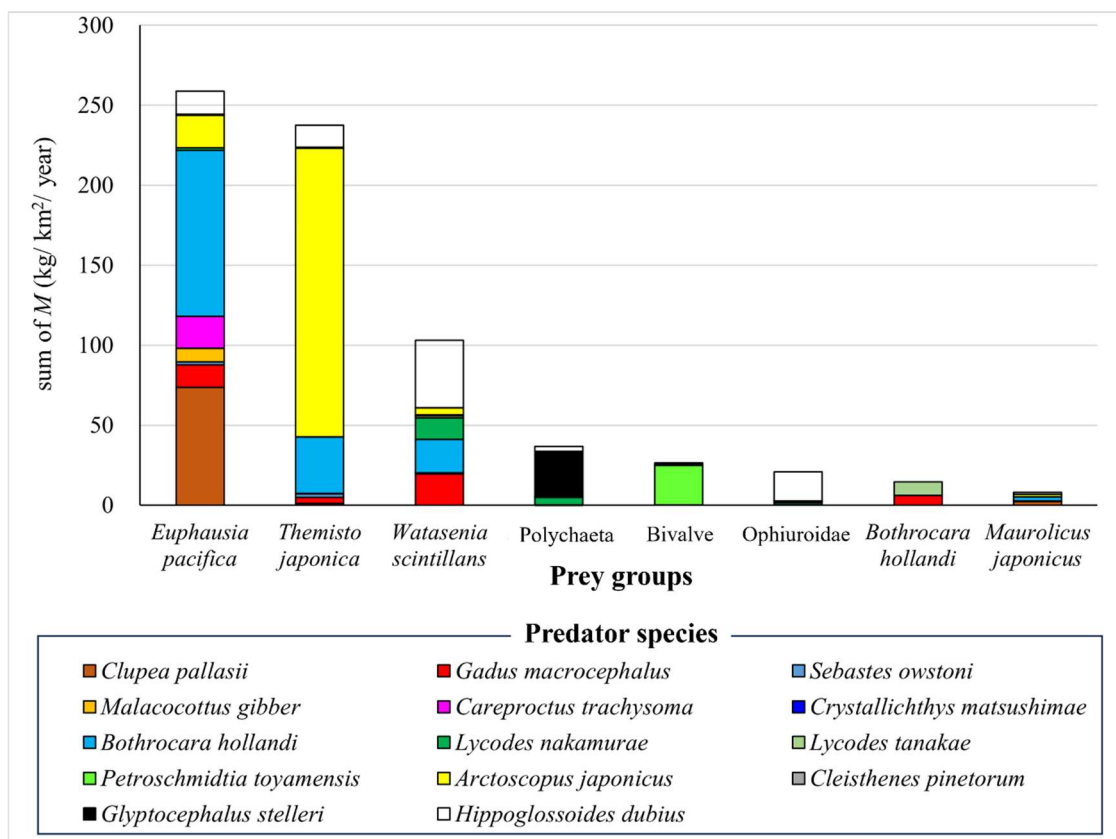


Fig. 3-8 Sum of M ($=Q/B \times B \times \%IRI \div 100$) (kg/km²/year) for top 8 important prey species with 14 predator species

Table 3-1 Japanese and scientific names of predators for which stomach contents were collected and analyzed, number of individuals collected, body length, percentage of empty stomachs (vacuity), depth of collection, bottom temperature at the collection site, and number of prey species that appeared in the stomach contents, and biomass

No.	Japanese name	Scientific name	Number of samples	Size range (mm SL)	Vacuity index (%)	Sampling depth (m)	Sampling site bottom temperature (°C)	Number of prey species	Biomass (kg/km ²)
1	ニシン	<i>Clupea pallasii</i>	168	204-343	58	198 - 419	0.81 - 3.60	3	560.1
2	マダラ	<i>Gadus macrocephalus</i>	760	122-883	26	198 - 457	0.50 - 3.19	32	775.8
3	ハツメ	<i>Sebastes owstoni</i>	120	94-247	68	205 - 320	0.80 - 4.20	4	31.7
4	ヤマトコブシガジカ	<i>Malacocottus gibber</i>	28	84-228	61	340 - 426	0.56 - 0.60	6	85.1
5	ザラビクニン	<i>Careproctus trachysoma</i>	73	84-291	8	324 - 412	0.40 - 0.70	7	215.6
6	アバチヤン	<i>Crystallichthys matsushimae</i>	13	93-173	29	198 - 199	1.30 - 1.50	3	1.3
7	ノロゲンゲ	<i>Bothrocara hollandi</i>	116	128-347	76	258 - 457	0.50 - 1.10	5	1615.8
8	クロゲンゲ	<i>Lycodes nakamurae</i>	120	176-348	49	260 - 420	0.25 - 1.10	8	191.0
9	タナカゲンゲ	<i>Lycodes tanakae</i>	79	181-728	46	258 - 457	0.50 - 1.20	13	185.8
10	アゴゲンゲ	<i>Petroschmidia toyamensis</i>	148	185-493	36	260 - 457	0.25 - 0.90	7	252.5
11	ハタハタ	<i>Arctoscopus japonicus</i>	442	80-220	4	180 - 457	0.50 - 4.20	4	1337.4
12	ソウハチ	<i>Cleisthenes pinetorum</i>	17	162-354	53	183 - 237	1.13 - 6.20	3	14.3
13	ヒレグロ	<i>Glyptocephalus stelleri</i>	156	48-342	88	200 - 457	0.50 - 6.20	7	224.1
14	アカガレイ	<i>Hippoglossoides dubius</i>	218	126-384	30	210 - 457	0.50 - 3.60	7	886.0

Table 3-2 Japanese names, English names, and scientific names of 14 predator species

Japanese name	English name	Family	Scientific name
ニシン	Pacific herring	Clupeidae	<i>Clupea pallasii</i>
マダラ	Pacific cod	Gadidae	<i>Gadus macrocephalus</i>
ハツメ	Oweston sting fish	Sebastidae	<i>Sebastes owstoni</i>
ヤマトコブシカジカ	Darkfin sculpin	Psychrolutidae	<i>Malacocottus gibber</i>
ザラビクニン	Rough snailfish	Liparidae	<i>Careproctus trachysoma</i>
アバチャン	Barred snailfish	Liparidae	<i>Crystallichthys matsushimae</i>
ノロゲンゲ	Porous-head eelpout	Zoarcidae	<i>Bothrocara hollandi</i>
クロゲンゲ	Black eelpout	Zoarcidae	<i>Lycodes nakamurae</i>
タナカゲンゲ	Tanaka's eelpout	Zoarcidae	<i>Lycodes tanakae</i>
アゴゲンゲ	Black edged-fin eelpout	Zoarcidae	<i>Petroschmidtia toyamensis</i>
ハタハタ	Sandfish	Trichodontidae	<i>Arctoscopus japonicus</i>
ソウハチ	Pointhead flounder	Pleuronectidae	<i>Cleisthenes pinetorum</i>
ヒレグロ	Blackfin flounder	Pleuronectidae	<i>Glyptocephalus stelleri</i>
アカガレイ	Flathead flounder	Pleuronectidae	<i>Hippoglossoides dubius</i>

Table 3-3 The Japanese names, scientific names, ecological habitat, body size, total number of individuals found in the stomach contents, total weight, and average weight per individual of all 37 prey groups found in the stomach contents analysis of 14 predator species. Prey groups that appeared only in the stomach contents of Pacific cod are marked with an asterisk (*)

Category	Japanese name	Scientific name	Ecological group	size	Number of samples	Total weight (g)	Individual average weight (g)	
Fishes	ハタハタ	<i>Arctoscopus japonicus</i>	DP	L	185	8460.2	45.73	*
	キュウリエソ	<i>Maurolicus japonicus</i>	P	M	163	203.8	1.25	
	ノロゲンゲ	<i>Bothrocara hollandi</i>	DP	L	155	17450.4	112.58	
	ヒレグロ	<i>Glyptocephalus stelleri</i>	DB	L	42	3360.0	80.00	*
	アバチャンの卵	<i>Crystallichthys matsushimae</i>	B	S	28	2.5	0.09	
	ニシン	<i>Clupea pallasii</i>	DP	L	13	2933.8	225.67	*
	ザラビクニン	<i>Careproctus trachysoma</i>	DP	L	13	1300.0	100.00	*
	アカガレイ	<i>Hippoglossoides dubius</i>	DB	L	12	960.0	80.00	*
	クロゲンゲ	<i>Lycodes nakamurae</i>	DB	L	9	192.6	21.40	
	アゴゲンゲ	<i>Petroschmidtia toyamensis</i>	DB	L	4	298.6	74.65	
	ホテイウオ	<i>Aptocyclus ventricosus</i>	DP	L	3	210.0	70.00	*
	コンペイトウ	<i>Eumicrotremus asperimus</i>	DB	L	3	477.5	159.17	*
	キンカジカ	<i>Cottiusculus schmidtii</i>	DB	M	2	14.7	7.35	*
	ヒナゲンゲ	<i>Petroschmidtia teraoi</i>	DB	M	1	7.4	7.35	*
	アシナガゲンゲ	<i>Lycodes japonicus</i>	DB	M	1	7.4	7.35	*
Crustaceans	ニホンウミノミ	<i>Themisto japonica</i>	P	S	11664	437.8	0.04	
	ツノナシオキアミ	<i>Euphausia pacifica</i>	P	S	9757	425.1	0.04	
	エビジャコ類	<i>Crangon</i> spp.	B	M	166	604.8	3.64	
	ヨコエビ類	<i>Amphipoda</i> spp.	B	S	102	8.2	0.08	
	トゲザコエビ	<i>Argis toyamaensis</i>	B	M	24	124.8	5.20	
	ズワイガニ	<i>Chionoecetes opilio</i>	B	M	45	290.2	6.45	
	ホッコクアカエビ	<i>Pandalus eous</i>	B	L	41	739.4	18.03	*
	クロザコエビ	<i>Argis lar</i>	B	L	36	596.6	16.57	*
	モロトゲアカエビ	<i>Pandalopsis japonica</i>	B	L	4	46.9	11.73	*
	トゲモエビ	<i>Spirontocaris spina</i>	B	M	3	10.9	3.64	*
	ハサミモエビ	<i>Eualus biunguis</i>	B	M	2	7.3	3.64	*
	イバラモエビ	<i>Lebbeus groenlandicus</i>	B	L	2	62.1	31.07	*
	ヤドカリ類	<i>Paguroidea</i> spp.	B	L	1	16.6	16.57	*
Molluscs	ウミホタル	<i>Vargula hilgendorffii</i>	B	S	67	2.8	0.04	
	ホタルイカ類	<i>Enoploteuthidae</i> spp.	DP	M	1282	8760.3	6.83	
	二枚貝類	<i>Bivalvia</i> spp.	B	S	514	21.4	0.04	
	ドスイカ	<i>Berryteuthis magister</i>	DP	L	23	3309.9	143.91	
	ボウズイカ	<i>Rossia pacifica</i>	DP	M	5	34.2	6.83	*
	スルメイカ	<i>Todarodes pacificus</i>	P	L	5	228.7	45.73	*
Echinoderms	チヒロダコ	<i>Benthoctopus profundorum</i>	B	L	3	137.2	45.73	*
Polychaeta	クモヒトデ類	<i>Ophiuroidea</i> spp.	B	S	260	260.0	1.00	
	多毛類	<i>Polychaeta</i> spp.	B	S	142	142.0	1.00	

Categories of habitat of prey species are shown as P (pelagic), DP (demersal pelagic), DB (demersal benthic), B (benthic). The size class of prey species are categorized as S (< 1 g per 1 individual), M (1 - 10 g), L (10 g <)

Table 3-4 Diet compositions of Pacific cod. Prey groups that appeared only in the stomach contents of Pacific cod are marked with an asterisk (*)

Japanese name	Taxonomy	Prey groups	%N	%W	%F	%dRI
キュウリエソ	Fishes	<i>Maurolicus japonicus</i>	0.51	0.07	2.67	0.05
ノロゲンゲ		<i>Bothrocara hollandi</i>	2.60	32.20	12.10	13.34
クロゲンゲ		<i>Lycodes nakamurae</i>	0.08	0.97	0.71	0.02
アゴゲンゲ		<i>Petroschmidtia toyamensis</i>	0	0	0	0
アバチャンの卵		Eggs of <i>Crystallias matsushimae</i>	0	0	0	0
ハタハタ		<i>Arctoscopus japonicus</i>	3.61	18.20	18.15	12.54 *
ヒナゲンゲ		<i>Petroschmidtia teraoi</i>	0.02	0.02	0.36	0.0004 *
ニシン		<i>Clupea pallasii</i>	0.25	6.31	2.31	0.48 *
ヒレグロ		<i>Glyptocephalus stelleri</i>	0.82	7.23	4.45	1.13 *
ザラビクニン		<i>Careproctus trachysoma</i>	0.25	2.80	1.78	0.17 *
キンカジカ		<i>Cottiusculus schmidtii</i>	0.04	0.03	0.53	0.00 *
アカガレイ		<i>Hippoglossoides dubius</i>	0.23	2.06	0.89	0.06 *
ホテイウオ		<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0.06	0.45	0.53	0.01 *
コンペイトウ		<i>Eumicrotremus asperimus</i>	0.06	1.03	0.71	0.02 *
アシナガゲンゲ		<i>Lycodes japonicus</i>	0.02	0.02	0.36	0.00 *
		sum	8.5	71.4	45.9	27.8
ニホンウミノミ	Crustaceans	<i>Themisto japonica</i>	23.55	4.99	8.36	7.56
ツノナシオキアミ		<i>Euphausia pacifica</i>	40.66	0.20	19.04	24.64
エビジャコ類		<i>Crangon</i> spp.	3.06	1.23	12.81	1.74
ヨコエビ類		Amphipoda spp.	0.51	0.00	1.07	0.02
トゲザコエビ		<i>Argis toyamaensis</i>	0.39	0.71	2.49	0.09
ズワイガニ		<i>Chionoecetes opilio</i>	0.84	0.55	6.23	0.27
クロザコエビ		<i>Argis</i> lar	0.70	1.28	4.45	0.28 *
ホッコクアカエビ		<i>Pandalus eous</i>	0.80	1.59	3.20	0.24 *
ハサモエビ		<i>Eualus biunguis</i>	0.04	0.02	0.53	0.001 *
イバラモエビ		<i>Lebbeus groenlandicus</i>	0.04	0.13	0.53	0.003 *
トゲモエビ		<i>Spirontocaris spina</i>	0.06	0.02	0.71	0.002 *
モロトゲアカエビ		<i>Pandalopsis japonica</i>	0.08	0.10	0.89	0.01 *
ヤドカリ類		Paguroidea spp.	0.02	0.04	0.36	0.001 *
ウミホタル		<i>Vargula hilgendorffii</i>	0	0	0	0
		sum	70.8	10.9	60.9	34.9
ホタルイカ類	Molluscs	Enoploteuthidae spp.	19.9	15.0	33.5	37.0
二枚貝類		Bivalvia spp.	0	0	0	0
ドスイカ		<i>Berryteuthis magister</i>	0.37	1.87	3.56	0.25
ボウズイカ		<i>Rossia pacifica</i>	0.10	0.07	0.89	0.005 *
スルメイカ		<i>Todarodes pacificus</i>	0.10	0.49	1.25	0.02 *
チヒロダコ		<i>Benthoctopus profundorum</i>	0.06	0.30	0.71	0.01 *
		sum	20.5	17.7	40.0	37.3
クモヒトデ類	Echinoderms	Ophiuroidea spp.	0	0	0	0
多毛類	Polychaeta	Polychaeta spp.	0.16	0.02	0.89	0.00
		total	100.0	100.0	147.9	100.0

Table 3-5 *PSI* values based on %*IRI* values for 14 predator species

	《1》	《2》	《3》	《4》	《5》	《6》	《7》	《8》	《9》	《10》	《11》	《12》	《13》	《14》
《1》 <i>Clupea pallasii</i>														
《2》 <i>Gadus macrocephalus</i>	0.29													
《3》 <i>Sebastes owstoni</i>	0.41	0.47												
《4》 <i>Malacocottus gibber</i>	0.87	0.37	0.87											
《5》 <i>Careproctus trachysoma</i>	0.02	0.33	0.61	0.00										
《6》 <i>Crystallichthys matsushimae</i>	0.87	0.27	0.37	0.33	0.00									
《7》 <i>Bothrocara hollandi</i>	0.63	0.46	0.70	0.61	0.32	0.60								
《8》 <i>Lycodes nakamurae</i>	0.08	0.46	0.21	0.11	0.26	0.08	0.24							
《9》 <i>Lycodes tanakae</i>	0.00	0.24	0.12	0.02	0.12	0.00	0.17	0.18						
《10》 <i>Petroschmidtia toyamensis</i>	0.00	0.02	0.02	0.02	0.02	0.00	0.02	0.07	0.03					
《11》 <i>Arctoscopus japonicus</i>	0.12	0.19	0.60	0.10	0.76	0.10	0.33	0.11	0.02	0.02				
《12》 <i>Cleisthenes pinetorum</i>	0.31	0.33	0.44	0.26	0.15	0.26	0.43	0.08	0.00	0.00	0.26			
《13》 <i>Glyptocephalus stelleri</i>	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.07	0.25	0.08	0.06	0.00	0.00		
《14》 <i>Hippoglossoides dubius</i>	0.17	0.60	0.44	0.17	0.41	0.16	0.43	0.64	0.14	0.07	0.27	0.31	0.03	

Table 3-6 The list of 14 predators with asymptotic weight (*Winf*), optimal water temperature, aspect ratio of caudal fin (*A*), food habit type and consumption / biomass (*Q/B*). The *h* (herbivore) and *d* (detrivore) are also related with diet and used in equation (8)

Japanese name	Scientific name	<i>Winf</i> (g)	Temperature(°C)	<i>A</i>	Food type	<i>h</i>	<i>d</i>	<i>Q/B</i>
ニシン	<i>Clupea pallasii</i>	294	2.2	1.32	Carnivore	0	0	2.72
マダラ	<i>Gadus macrocephalus</i>	9166	1.8	1.32	Carnivore	0	0	1.32
ハツメ	<i>Sebastes owstoni</i>	182	2.5	1.32	Carnivore	0	0	3.05
ヤマトコブシカジカ	<i>Malacocottus gibber</i>	483	0.6	1.32	Carnivore	0	0	2.23
ザラビクニン	<i>Careproctus trachysoma</i>	343	0.6	0.7	Carnivore	0	0	2.12
アバチャン	<i>Crystallichthys matsushimae</i>	343	1.4	0.7	Carnivore	0	0	2.23
ノロゲンゲ	<i>Bothrocara hollandi</i>	369	0.8	0.7	Carnivore	0	0	2.12
クロゲンゲ	<i>Lycodes nakamurae</i>	229	0.7	0.7	Carnivore	0	0	2.31
タナカゲンゲ	<i>Lycodes tanakae</i>	5293	0.9	0.7	Carnivore	0	0	1.23
アゴゲンゲ	<i>Petroschmidtia toyamensis</i>	393	0.6	0.7	Carnivore	0	0	2.06
ハタハタ	<i>Arctoscopus japonicus</i>	179	2.4	1.32	Carnivore	0	0	3.03
ソウハチ	<i>Cleisthenes pinetorum</i>	778	3.7	1.32	Carnivore	0	0	2.43
ヒレグロ	<i>Glyptocephalus stelleri</i>	342	3.4	1.32	Carnivore	0	0	2.82
アカガレイ	<i>Hippoglossoides dubius</i>	1128	2.1	1.32	Carnivore	0	0	2.04

第 4 章

日本海西部海域の Ecopath モデル

4-1 背景と目的

日本海西部における底びき網漁業は、ズワイガニやハタハタをはじめ多魚種を対象としている。多魚種で構成される漁業資源を適正に管理するためには、複雑な生態系を通して成立する食物網構造における各魚種の位置や役割を把握することが重要である。本章では、日本海西部海域をモデルとして漁業資源を含む底生生物群集の種間関係と食物網構造を Ecopath with Ecosim (EwE) によりモデル化した。次に、Ecopath モデルによって出力された各機能グループや生態系と漁業に対する評価指標を用いて、日本海西部の底生生態系に対する底びき網漁業の影響について検討した。

4-2 材料と方法

4-2-1 モデル海域

モデリングの対象を日本海西部海域の水深 200～500 m の底生生態系とした (Fig. 4-1)。この海域には、TAC 対象魚種に選定されているズワイガニやスルメイカをはじめ、資源評価・調査対象魚種に選定されているアカガレイ、エゾボラモドキ、エッチュウバイ、ソウハチ、ツノナシオキアミ、トゲザコエビ、ニシン、ノロゲンゲ、ハタハタ、ハツメ、ヒレグロ、ホタルイカ、ホッコクアカエビ、マダラ、モロトゲアカエビといった水産重要種が多く生息し、底びき網漁業が盛んに行われている。

4-2-2 底生生物の採集

水産庁による我が国周辺水産資源調査の評価委託事業である日本海ズワイガニ等底魚資源調査に参加し標本を収集した。調査は、島根県沖から石川県沖の 124 定点（北緯 35 度 05 分～35 度 28 分、東経 130 度 39 分～137 度 25 分）において、2015 年と 2017 年の 5～6 月に

兵庫県立香住高等学校所属の但州丸（358 t）による着底オッタートロール網を用いて実施し、水深 200～500 m 帯の海底で魚類、甲殻類、軟体動物類および棘皮動物類を採集した。調査海域の面積は 31316 km²に及んだ (Fig. 4-1)。調査・標本処理方法は第 3 章に詳述した。

4-2-3 底生生物の機能グループの選定

採集された底生生物群集の中から 38 機能グループを選定し、各機能グループを構成する生物種を Table 4-1 にまとめた。38 機能グループの内訳は、第 3 章で検討したバイオマスの大きな魚種 14 種、それらの主要な餌生物として胃内容物から確認された 7 種に加えて、前章では取り扱わなかったが本調査で比較的多く採集された種、及び本調査では採集されていないが日本海西部海域における重要な漁業対象となっている甲殻類と軟体動物類、合わせて 17 種である。その他、動物プランクトン、植物プランクトン、デトライタスを加えて、41 機能グループを設定した。

4-2-4-1 Ecopath モデル

日本海西部海域の底生生態系モデルを構築し、漁業の影響を評価するために Ecopath モデル (Christensen and Pauly 1992; Pauly et al. 2000) を使用した。本章の底生生態系では、第 2 章で構築した京都府沿岸海域モデルとは異なる特徴を有する沖合海域の海底を対象とし、底びき網で漁獲されている魚種を中心とした生態系に焦点を当ててモデルを作成した。本章の Ecopath モデルにおいても、第 2 章のモデルと同様に生態系内の資源とそれらの相互作用の静的な質量バランスをもとに、資源量を栄養段階とリンクさせて表現している (Christensen et al. 2005)。Ecopath モデルにおける各機能グループの資源量、資源量に対する生産量、資源量に対する消費量、食性、漁獲量に関する基本データは第 2 章の公式 (1) を用いてモデルを構築した。本解析には Ecopath with Ecosim (EwE version 6.6.8) を用いた。

4-2-4-2 資源量・漁獲量の推定方法

日本海西部に属する 6 府県（石川県、福井県、京都府、兵庫県、鳥取県、島根県）の 2015 年と 2017 年の農林水産省漁獲量統計値 (<https://www.maff.go.jp/c/data/stat/>)、および水産庁の資源評価の詳細データ (<https://abchan.fra.go.jp/hyouka/backnumber/>) に掲載された 11 種に関しては、資源評価データにおいて示された漁獲割合（漁獲量/資源量）、資源量推定値を利用した（Table 4-2）。漁法に関しては底びき網漁のみとした。なお、当該海域の底魚資源に関する水産庁による資源評価は、本調査と同様の水深 200～500 m 帯における試験操業結果をもとに実施されたものである。また、ニシンに関しては漁獲データのみ入手可能であったため、漁獲率を 3 割と仮定した。漁獲統計において「その他のエビ類」には、ホッコクアカエビ、トゲザコエビ、クロザコエビ、モロトゲアカエビ、イバラモエビが含まれる。「その他のエビ類」の 2015 年と 2017 年の 2 カ年の 6 府県の平均漁獲量の合計は 2229 t/year であった。ホッコクアカエビに関しては 2 カ年の 6 府県の平均漁獲量の合計は 1876 t/year と公表されていたため、残りの 353 t/year を他の 4 種のエビ類に分配した。4 種のエビ類への分配比率は、底生生物調査で得られた採集データの重量比をもとに決定した。「その他の貝類」にはエゾボラモドキ、エッチュウバイ、ツバイが含まれていると想定し、エビ類と同様に底生生物調査で得られた採集データの重量比をもとに漁獲量を分配した。その他、漁業では水揚げされないが本底びき網調査で多く採集された種、主要魚類の胃内容物中に多く観察された種等については、底生生物調査での種ごとの採集重量から採集効率を 0.3 と仮定して資源量を算出した（藤田 2018）。

4-2-4-3 パラメータの入力

資源量 (B)、資源量あたりの生産量 (P/B)、資源量あたりの消費量 (Q/B)、食性 (DC)、漁獲量 (Y) の基本的な入力パラメータ（Table 4-3）は、機能グループごとに FishBase の生活史ツール (<https://www.fishbase.se/>, "Accessed 28 December 2023")、前述の水産庁の資源評

価データ、先行文献のデータから得た (Table 4-2、4-4)。遊漁の漁獲量は、入手可能なデータが限られているため、本研究では取り扱わなかった。動物プランクトン、植物プランクトンの年間の資源量は、 P/B や機能グループの栄養転換効率を示す Ecotrophic efficiency (EE) を文献から得ることにより、Ecopath モデルの機能により出力した (Table 4-4)。食性については、第 3 章でまとめた食性データと文献 (Table 4-5) を参考にした上で、質量バランスを達成するように Ecopath モデルの機能により食性を各機能グループで調整した。食性表 (Table 4-6) において、各機能グループにおける餌生物と移出入の合計は、モデル作成時に 1 (100 %) となるように設定した。

4-2-4-4 Ecopath モデルの精度とプレバランス診断

各モデルパラメータ (B 、 P/B 、 Q/B 、 DC) の入力値の精度を Ecopath モデルの“ペディグリー機能” 用いて評価した (Table 4-7~4-10、第 2 章 2-2-4-4 参照)。

4-2-4-5 生態系ネットワーク分析

生態系ネットワーク分析では、生態系の構造とそれに対する漁業の影響を評価し、生態系モデル間の比較に役立ついくつかの指標を出力することができる。本章で用いた栄養段階 Trophic level (TL)、雑食指数 Omnivory index (OI)、生態系全体に対する雑食性指数 System omnivory index (SOI)、捕食被食関係のインパクトを調べる Mixed trophic impact analysis (MTI)、キーストーン種分析、平均栄養段階 Mean trophic level of catch (TLc)、漁獲物が利用した基礎生産量を示す Primary production required (PPR)、ある機能グループの漁獲量を生産するために必要な基礎生産量のその海域の全基礎生産量に対する割合 % PPR 、ある機能グループの漁獲による高次捕食者の食物量の損失を表す指数 $Lindex$ 、漁業の持続可能性の指数 $Psust$ の定義や算出式は第 2 章にまとめた (2-2-4-5 参照)。

4-3 結果

4-3-1 マスバランシング

基本入力と推定パラメータを Table 4-3 に示す。実測値や先行文献の参照データで Ecopath モデルのバランスがとれなかった場合には、食性の値を調整してモデルを構築した (Table 4-7)。デトライタス食性を有する機能グループでは、食性におけるデトライタス依存度を変化させてバランスをとった。スルメイカ、ドスイカ、ボウズイカ、チヒロダコは、餌の一部をモデル系外に依存していると設定することによりバランスをとった。

4-3-2 Ecopath モデルの評価

ペディグリー機能による Ecopath モデルの評価の詳細を Table 4-7 に示した。ペディグリー評価は数字が小さいほど評価が高いことを示す。多くの機能グループの B に関するペディグリー評価は、水産庁の資源評価データを利用したものを 1、底生生物調査による独自のデータを用いたものを 2、先行文献による推定値を 8 とした。すべての機能グループの P/B および Q/B のペディグリー評価は FishBase による推定値や先行文献の引用値であり、本研究では特殊な P/B および Q/B を有する機能グループが存在しなかったため 7 とした。すべての機能グループの DC のペディグリー評価は、第 3 章で食性の詳細をまとめた機能グループを 2、それ以外の文献の参照データを適用した機能グループを 3 とした。漁獲量については、モデル海域 (6 府県) における 2015 年と 2017 年の漁獲量、漁獲割合、資源量に関する漁獲統計値を得られたため 2、モデル海域の一部の府県や近海の統計値を用いたもの、または異なる年の統計値を用いたもの、前述の通り単一種としての統計値はないが漁獲量がある程度推定できる機能グループについては評価を 3 とした。モデルの精度を評価するために使用される指標 (すべての機能グループに対する EE 値、イカ類の P/Q 値、 TL 値) は、許容できるとされている範囲内であった (Christensen et al. 2008)。PREBAL の結果もモデル

のバランスが取れていることを示しており、モデルの出力は信頼できると判断された。

モデルで *EE* 値が高かったのは、クロゲンゲ (0.93)、エビジャコ (0.90) であった。クロゲンゲはタナカゲンゲによる捕食の影響、エビジャコに関してはマダラやカスベ類による捕食が影響していたと考えられる。*P/Q* の範囲は、0.11~0.27 であり、適正な Ecopath モデルの基準とされる 0.10~0.30 の範囲内であった (Christensen et al. 2005)。PREBAL の診断結果は、すべての基準で "良好" または "許容範囲内" であり、モデルのバランスがとれていることを示していた。すべての PREBAL の結果を Table 4-7~4-10、Fig. 4-2~4-9 に示した。

4-3-3 基礎的な出力と栄養段階

日本海西部海域での漁獲物の平均栄養段階は、3.36 であった。評価した 38 機能グループのうち 19 グループが漁業対象であり (Table 4-2、4-11)、これらの年間総漁獲量は 1.03 t/km²/year であった。最も漁獲されていたグループはスルメイカで 0.42 t/km²/year であり、続いてハタハタ 0.149 t/km²/year、アカガレイ 0.09 t/km²/year の順に多かった (Table 4-11)。また、日本海西部海域におけるすべての機能グループ間の捕食被食関係をフローダイアグラム図に示した (Fig. 4-10)。魚種ごとの栄養段階 (*TL*) は、タナカゲンゲが最も高く (4.43)、マダラ (3.92)、クロゲンゲ (3.90) が続き、キュウリエソが最も低い値 (2.98) を示した (Table 4-3)。機能グループ全体の雑食性の程度を示す *SOI* 値は 0.22 であり、第 2 章の京都府沿岸海域の *SOI* 値 (1985 年 0.29、2013 年 0.36) よりも低い値を示した。機能グループごとの雑食指数 (*OI*: Table 4-11) に関しては、スルメイカが最も高い値を示し (1.21)、ズワイガニ、エゾボラモドキ、エッチュウバイ、ツバイが最も低かった (0)。魚類において雑食指数が最も高かったのはアカガレイであり (0.37)、第 3 章において胃内容物を分析した際に最も多様な餌生物を捕食していたマダラの雑食指数は 0.26 であった。雑食指数が最も低かった魚類はヒレグロであった (0.004)。

4-3-4 Mixed trophic impact analysis (MTI)

MTI の結果、マダラはニシン、ザラビクニン、ボウズイカ、チヒロダコに強い負の影響を与えた (Fig. 4-11)。その他、ノロゲンゲとタナカゲンゲはクロゲンゲに、クロゲンゲは二枚貝類に、アカガレイはクモヒトデ類に、カスベ類はエビジャコ類、ホッコクアカエビ、トゲザコエビ、クロザコエビに負の影響を与えた。また底びき網漁はマダラ、ソウハチ、ヒレグロ、アカガレイ、ズワイガニ、モロトゲアカエビ、イバラモエビ、ホタルイカ類、エゾボラモドキ、エッチュウバイ、ツバイに負の影響を与えたが、ザラビクニン、クロゲンゲ、ボウズイカ、チヒロダコ、クモヒトデ類には正の影響を与えた。

4-3-5 キーストーン種分析による分類

Valls et al. (2015) の Application of the classification tree 手法を用いたキーストーン種分析では、キーストーン種 (カテゴリー A) に属する機能グループは認められなかった (Fig. 4-12)。カテゴリーB にはハタハタ (#11)、ホタルイカ類 (#26)、ニホンウミノミ (#33)、ツノナシオキアミ (#34)、動物プランクトン (#39)、植物プランクトン (#40) が属した。またカテゴリーC にはザラビクニン (#5)、アバチャン (#6)、モロトゲアカエビ (#22)、イバラモエビ (#24)、スルメイカ (#25)、ボウズイカ (#28)、ツバイ (#32) が属した。カテゴリーD にはどの機能グループも所属しなかった。第 3 章の結果からもカテゴリーB に所属したグループは底生生態系の中で重要な餌生物グループであることが判明している。また、カテゴリーC は低影響/低バイオマスの機能グループである。低バイオマスではあるものの、モロトゲアカエビ、イバラモエビ、スルメイカ、ツバイは漁獲対象となっている。

4-3-6 生態系に対する漁業の影響

日本海西部海域における %PPR 値は 7.02 %であった。機能グループ別 %PPR は、マダラが最も高く (3.12 %)、次いでアカガレイ (1.65 %)、スルメイカ (1.19 %) の順であった (Table 4-11)。

乱獲の指標である *Lindex* 値は 0.012 と低い値を示し、*Psust* は 89.6 %であった。*Psust* が 75 %を超えるとその漁業が持続可能な状態にあると考えられている (Libralato et al., 2008)。

4-4 考察

4-4-1 モデル構造

第2章ではマグロ、ブリ、サワラのように表層を広範囲に回遊する機能グループが重要な役割を占めたが、本章の底生生態系においては、浮魚系の機能グループはスルメイカを除いて漁獲されなかった。そのため、第3章で詳述した底生生物調査による資源量推定、農林水産省の漁獲統計値による漁獲量の入力においても、Emigration rate や DC の Import のパラメータをほぼ用いることなくモデルが成立した。ただし、スルメイカに関しては、Import のパラメータを用いてモデル系外からの餌生物に依存しなければバランスをとることができなかった。そのためスルメイカの Import のパラメータを 0.6 と入力した。スルメイカは、通常日中は主に 150~200 m の水深帯に分布し、夜間には水深 50 m まで浮上する (Sakurai et al. 2000; Puneeta et al. 2015; 松井 2017)。一方、本研究は水深 200~500 m の底生生態系を対象としており、この水深帯で漁獲されるスルメイカの多くは、系外である 200 m 以浅の浅海域の餌生物に依存していると考えられた。同様に、モデル対象水深帯や底びき網の対象水深帯と主要な生息水深帯が異なっている機能グループがある。つまり、第3章で述べたタラ場 II (水深 200~300 m) を主な生息水深帯としているマダラ、ハツメ、アバチャン、ハタハタ、アカガレイの分布水深はモデル海域の水深帯にすべて含まれるが、タラ場 I (水深 100~200

m) を主な生息水深帯としているニシン、ソウハチ、ヒレグロや、タラ場 III (水深 300 m 以深) を主な生息水深帯としているヤマトコブシカジカ、ノログング、クログング、タナカグング、アゴグングの分布水深は、必ずしもモデル水深帯と一致するわけではない。よって、より精度の高い資源量推定を行うためには、各機能グループの水深帯をカバーできる広い範囲で資源量調査、資源評価を行う必要がある。

4-4-2 機能グループの栄養段階

日本海西部海域での漁獲物の平均栄養段階は 3.36 であった。この値は第 2 章で示した京都府沿岸域の 1985 年 (3.06) と 2013 年 (3.20) より高かった。本章では、水深 200~500 m の底生生態系を中心にモデルを作成しており、デトライタス食者の割合が第 2 章の京都府沿岸域と比べて多く、栄養段階の低い機能グループが多く含まれた。それにもかかわらず平均栄養段階が高かった理由として、栄養段階の高いスルメイカ ($TL=3.77$) が重量ベースで年間漁獲量の約 4 割を占めていたことが考えられる。

本章で対象とした機能グループの中では、タナカグング ($TL=4.43$) の栄養段階が最も高かった。本種は魚食性が強くノログング ($TL=3.59$) を主食としていたことが要因と考えられる (Fig. 3-3)。漁獲量が多かったヒレグロ、アカガレイ、ハタハタは、第 3 章の食性によるクラスター分析において全て異なるクラスターに属していた (Fig 3-6)。ヒレグロは単独でクラスターを形成したが、アカガレイはマダラ、クログングと、ハタハタはザラビクニンと同じクラスターに属した。ヒレグロは魚類の中では低い栄養段階値 ($TL=3.16$) を示し、これは多毛類 ($TL=2.18$) や二枚貝 ($TL=2.00$) といった底生無脊椎動物を主食としていたことに起因する。また、アカガレイ ($TL=3.74$)、マダラ ($TL=3.92$)、クログング ($TL=3.91$) は栄養段階の比較的高いホタルイカ類 ($TL=3.35$) を多く捕食していたことが、3 魚種の栄養段階が高かった要因と考えられる。ハタハタ ($TL=3.10$) とザラビクニン ($TL=3.36$) は、ツノナシオキアミ ($TL=2.70$) やニホンウミノミ ($TL=2.00$) といった浮遊性の小型甲殻類を主

食としていたため、低い栄養段階となったことが考えられる。動物プランクトン食性のキュウリエソが魚類の中では最も低い栄養段階値 ($TL=2.98$) を示したが、この海域では本種の資源量は少なく他の機能グループに与える影響が小さかったため、キーストーン種分析でもカテゴリーC 付近にプロットされた。しかしながら、水産庁の資源評価・調査対象魚種に選定されているソウハチが主食していることから(Table 3-3)、キュウリエソの資源量動向はソウハチの生物生産を考える上で重要である。

食物網全体の雑食性指数である *SOI* 値が低い値を示したことは、日本海西部海域モデルの機能グループの多くが、栄養段階の低い底生無脊椎動物であることに起因する。スルメイカの雑食指数が高かったことに関しては、ハタハタ ($TL=3.10$)、キュウリエソ ($TL=2.98$)、ホタルイカ ($TL=3.35$)、ツノナシオキアミ ($TL=2.70$)、ニホンウミノミ ($TL=2.00$) など、異なる栄養段階の生物を幅広く捕食していたことが要因と考えられる。マダラは第 3 章において 14 種の魚類の中で最も多くの種類の餌生物を捕食していたが、雑食指数 (*OI*) は 0.25 であった。これは雑食指数が餌生物の種類の多さではなく、餌生物の栄養段階の多様性を示していることに起因する (Libralato 2008)。魚類において、最も雑食指数が低かったのはヒレグロであった (0.004)。これは多毛類 ($TL=2.18$) や二枚貝 ($TL=2.00$) といった栄養段階の近い底生生物のみを捕食していたことが要因である。

4-4-3 生態系ネットワーク分析

捕食被食関係のインパクトを示す MTI の結果を見ると、マダラは捕食者として多くの機能グループに負の影響を与えていた。また、ノロゲンゲ、タナカゲンゲはホタルイカ類を捕食する競合種としてクロゲンゲに負の影響を、クロゲンゲは捕食者として二枚貝類に、アカガレイもクモヒトデ類に負の影響を与えていた。底びき網漁が多くの水産重要種に負の影響を与えていたが、底びき網は小型無脊椎動物などを捕食する高次栄養段階の魚介類を漁獲することから、ボウズイカ、チヒロダコ、クモヒトデ類などの非水産重要種に対しては正

の影響を与える結果となったと考えられる。

キーストーン種分析の Classification tree 法は、生態系内での生物種ごとの位置づけを可視化することができ、地球温暖化のような長期的な環境変化の生態系に対する影響や漁業資源の再生を検討する上で、どの機能グループに注目すべきかという選定において役に立つ (Harley 2011 ; Valls et al. 2015)。Valls et al. (2015) によれば、カテゴリーBに属する種は、食物網の中で重要な餌生物としての役割を担っている。カテゴリーBに属したホタルイカ類、ニホンウミノミ、ツノナシオキアミは日周鉛直移動を行うことから、表層の植物プランクトンによって生産された有機物を沖合の底生生態系に供給していると考えられる (Sugisaki et al. 1991; Nakagawa et al. 2003; Watanabe et al. 2006)。よって、この3種の餌生物の資源量の変動はそれらを利用している水産重要種の資源量に影響する可能性が高い。言い換えると、この3種の餌生物を摂餌している機能グループは表層の基礎生産に依存し、ボトムアップコントロールの影響を受けやすいと言える。

カテゴリーCには希少種や絶滅危惧種が含まれる (Valls et al., 2015)。カテゴリーCに属したハツメ、モロトゲアカエビ、ツバイは主に日本海に生息し、世界的にみても希少性が高い。しかし、海洋生物のモニタリングは陸上生物ほど簡単ではないので、他の生態系の種よりもレッドリストの作成が遅れている (木村ら 2018)。環境省の海洋生物レッドリスト (環境省 2017) は最近公表されたばかりであり、まだ多くの希少種が記載されていない。日本海は極めて浅い海峡で周辺の海とつながっていることから、日本海固有水が存在し、遺伝的に隔離された生物が多く分布することにより独自の生態系を維持している (小島ら 2007)。よって、キーストーン種分析 (Classification tree 手法) は、日本海のレッドリストの作成に一定の役割を担うことができる可能性がある。

4-4-4 漁業生態系分析

日本海西部海域モデルにおける %PPR (7.02 %) は、京都府沿岸域モデルの %PPR (1985 年 18.86、2013 年 15.57) の半分以下であった。これは、京都府沿岸モデルと比較すると、日本海西部海域モデルでは一次生産量に対する漁業対象生物の利用割合が小さいことを示している。しかし、本モデルは基本的に底生生物を対象としていることから、浮魚類の漁獲の影響が含まれておらず、生態系に対する漁業の影響を両海域間で比較することは難しい。

機能グループ別 %PPR の上位 3 種であったマダラ、アカガレイ、スルメイカは水産資源として重要であり、これらの魚種が多く的一次生産に支えられていることが示された。また、マダラやアカガレイ、ハタハタ、ソウハチなどの深海性の魚種は、冬季に浅海域に採餌や産卵のため回遊することが知られている(橋本 1974;内野ら 1997; 田中 1999; 甲本ら 2011)。そのため、冬季には浅海性あるいは表層性の餌生物の割合が上昇する可能性が高く、各魚種の生産を支える食物網構造が季節により変化することが考えられる。本研究では水深 200～500 m 帯での 5 月と 6 月の調査結果のみを用いたが、精度の高い生態系モデルの構築のためには、対象となる機能グループの四季を通した生息空間を含む海域の設定が必要と考えられる。

本研究では、日本海西部海域の底魚漁業について低い *Lindex* 値と高い *Psust* 値が得られており、本海域の底生生態系において漁業が持続可能なレベルであることが示された。しかし、基礎データのひとつとして使用した漁獲統計データは、混獲された非漁獲対象種や水揚げサイズ以下の漁業対象種の投棄量を含んでおらず、これらが本モデルによる底魚漁業の評価に影響する可能性は否定できない(米崎ら 2016)。ただし、本研究では実際の調査データを主体にモデルを作成したことから、単に漁獲統計データのみを用いたモデルよりも高い精度のモデルが構築できたと考えている。

生態系モデルである EwE を構築するためには、様々な生物データ、生態データ、漁獲統計などを必要とするので、データの質と量により生態系に対する漁業の影響評価や将来予

測の精度は大きく変化する。しかしながら、Ecopath ユーザーの数も論文数も急速に増えており、データや事例の蓄積により、Ecopath モデルの出力の精度も向上すると考えられる。さらに、Ecopath モデルを土台として情報を追加できる発展型モデルの Ecosim、Ecospace、Eco tracer では、物理環境データを組み込むことができる。将来的には、日本においても水産資源評価に生態系モデルが活用されることが期待される。

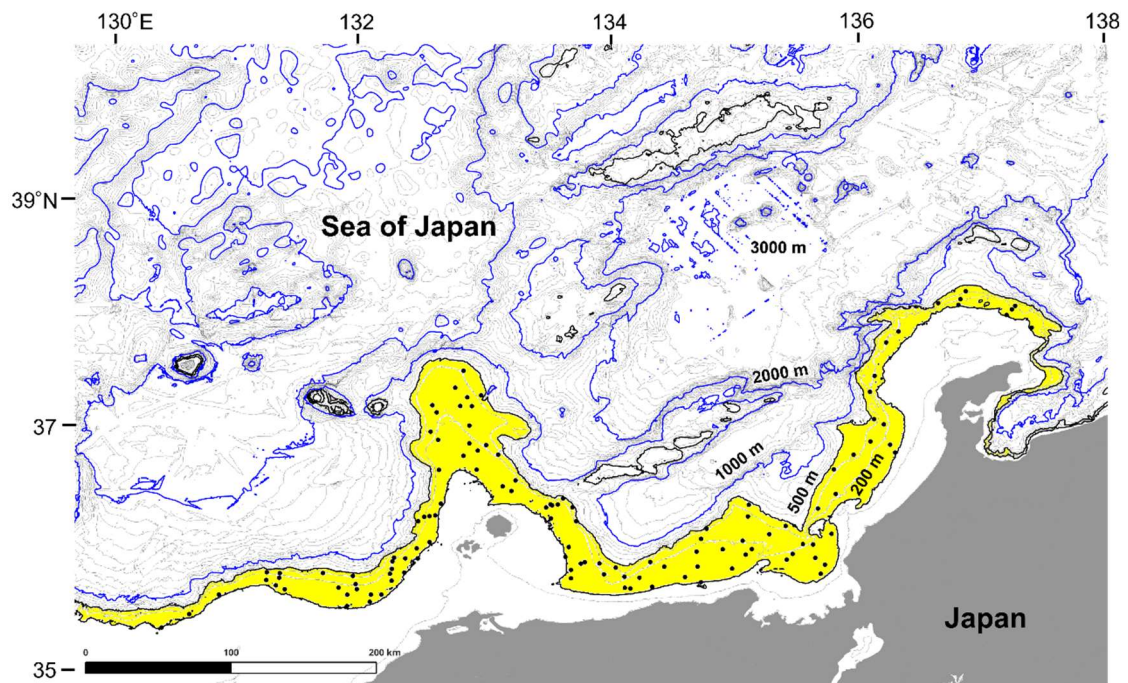


Fig. 4-1 Study area, western part of the Sea of Japan. The model area (yellow) was from bathymetry depth of 200 m to 500 m, covering 31316 km². Black dots show the locations of otter trawl sampling

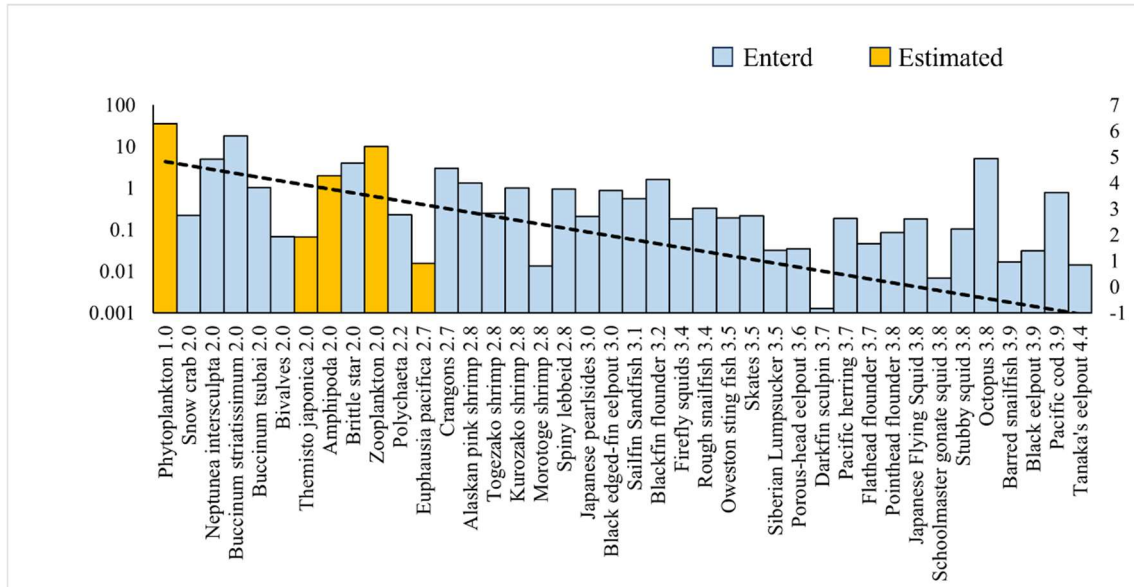


Fig. 4-2 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in western part of the Sea of Japan based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in biomass (B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 1–3 in Table 4-7

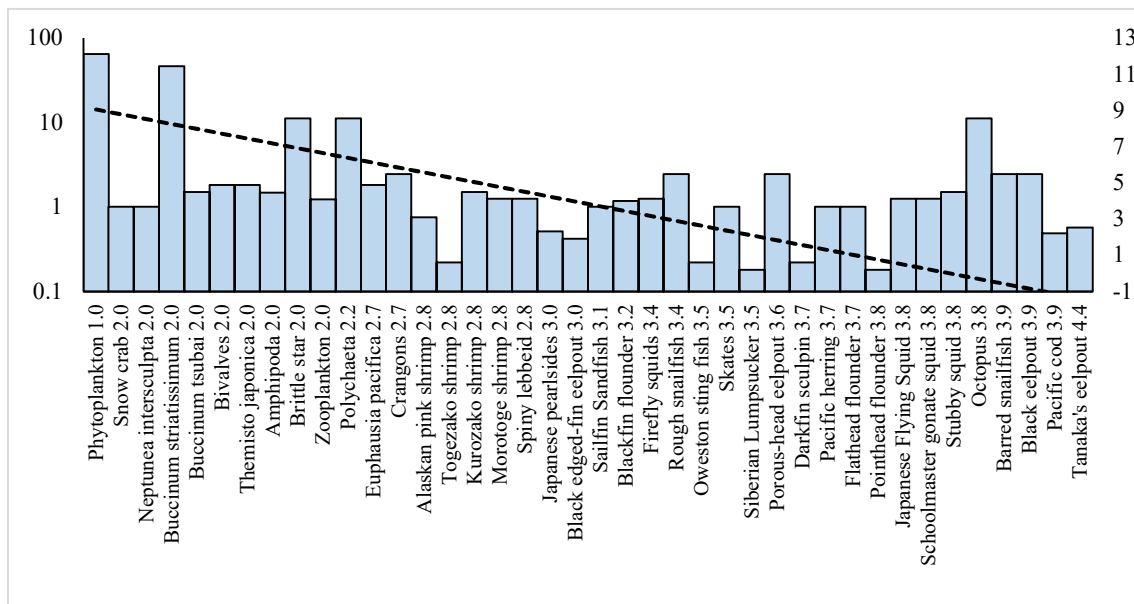


Fig. 4-3 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in western part of the Sea of Japan based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in production per biomass (P/B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 7 and 8 in Table 4-7

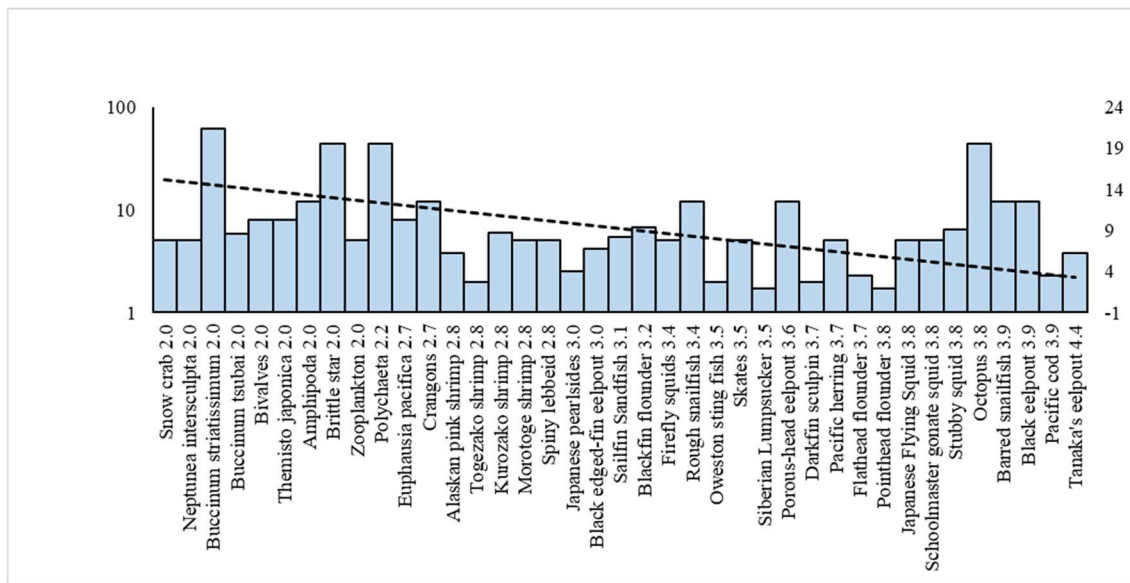


Fig. 4-4 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in western part of the Sea of Japan based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in consumption per biomass (Q/B) with increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 7 and 8 in Table 4-7

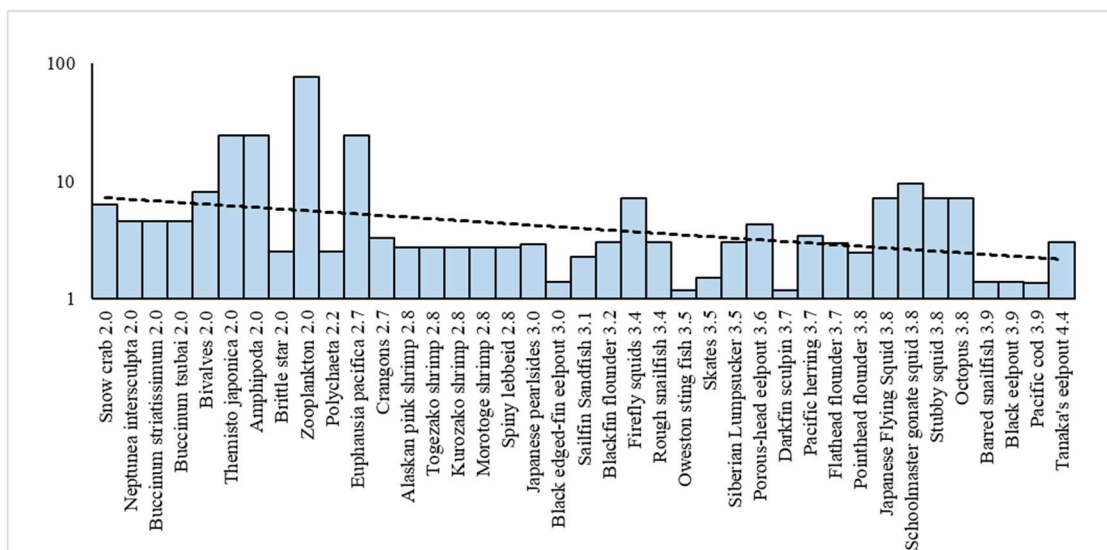


Fig. 4-5 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in western part of the Sea of Japan based on Link (2010). Vital rates (log scale) expressing trophic decomposition (trend line) of respiration per biomass (R/B) with increasing trophic level. The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 7 and 8 in Table 4-7

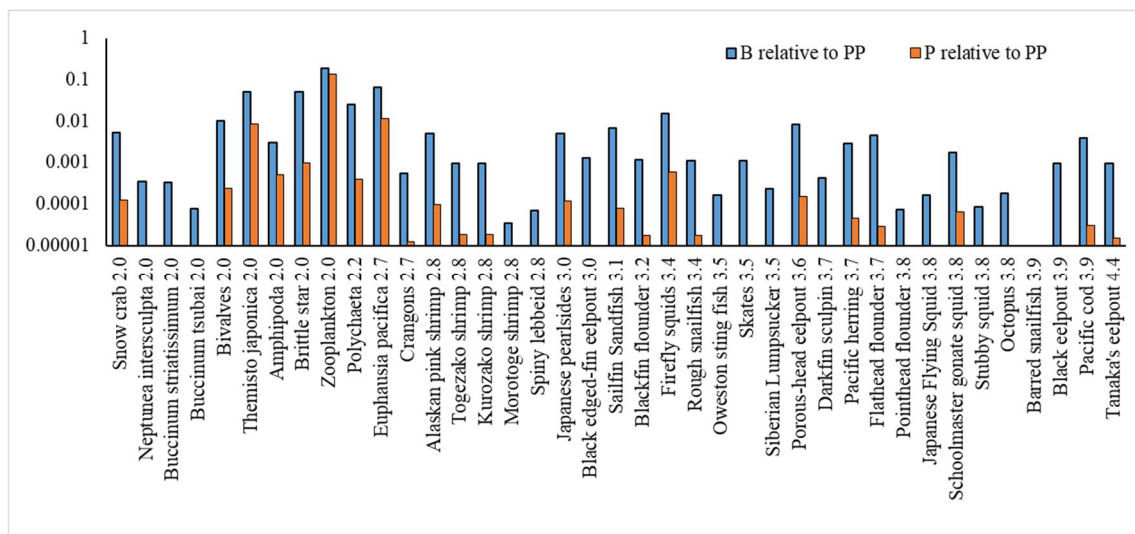


Fig. 4-6 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in western part of the Sea of Japan based on Link (2010). Vital rate ratio (log scale) compared with the primary producers. The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criterion 11 in Table 4-7

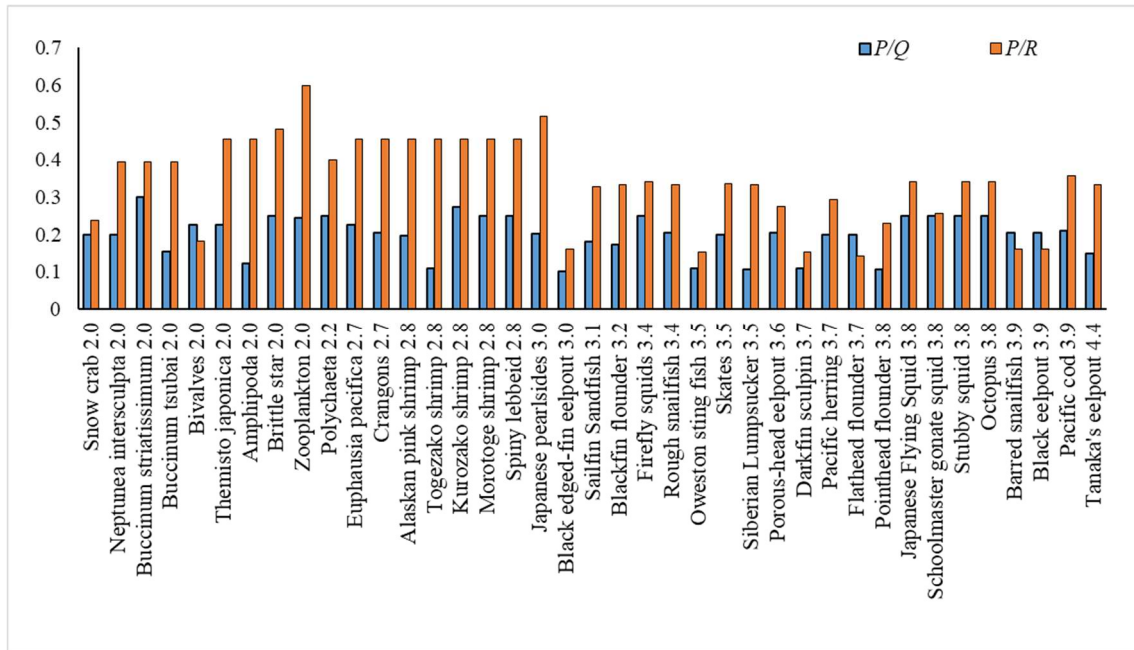


Fig. 4-7 Pre-balance diagnostics (PREBAL) in western part of the Sea of Japan based on Link (2010). Trophic decomposition (trend line) showing the level of decline in production per consumption (P/Q) and production per respiration (P/R) with an increasing trophic level (log scale). The trophic levels increase from left to right. This figure corresponds to diagnostic criterion 12 in Table 4-7

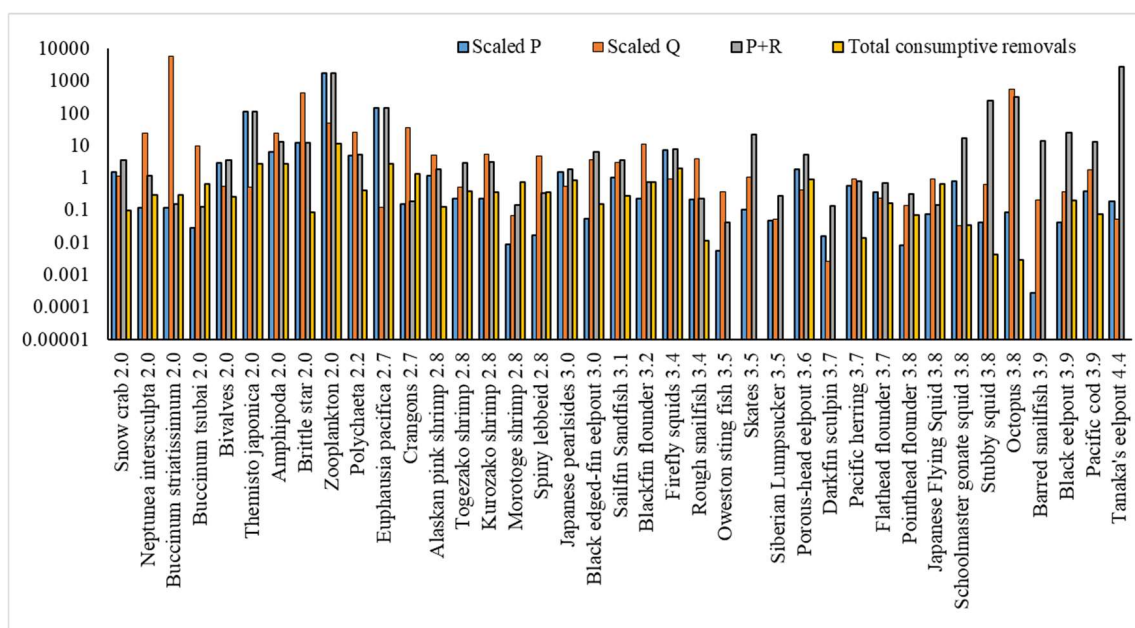


Figure 4-8 Total production and removal, scaled to the full ecosystem, comparing internal flows in western part of the Sea of Japan. The trophic level increases from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 13–15 in Table 4-7

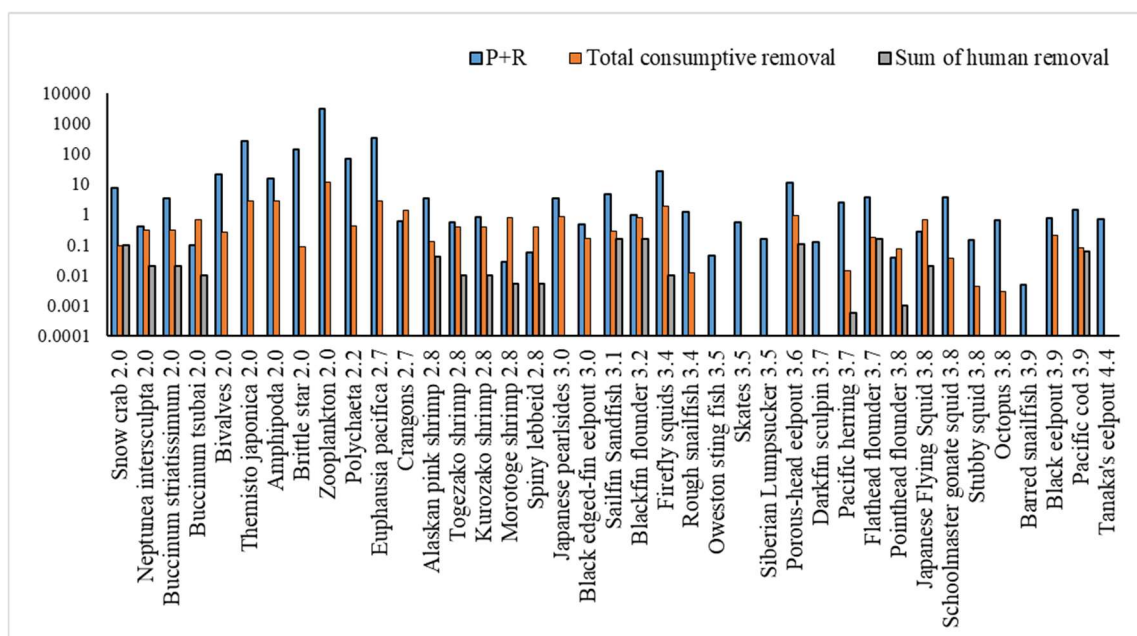


Figure 4-9 Flows relative to external removal in western part of the Sea of Japan. The trophic level increases from left to right. This figure corresponds to diagnostic criteria 16 and 17 in Table 4-7

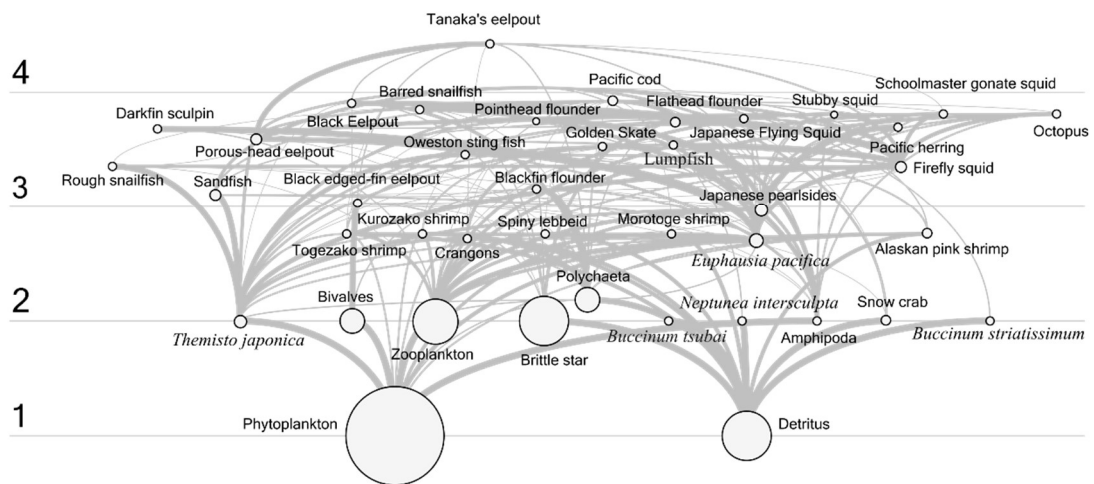


Fig. 4-10 Flow diagram of western part of the Sea of Japan. Circle sizes indicate biomass (on a log scale) of functional groups. Widths of the lines show magnitudes of flow between prey and predator functional groups. Numbers on the left side indicate the trophic levels

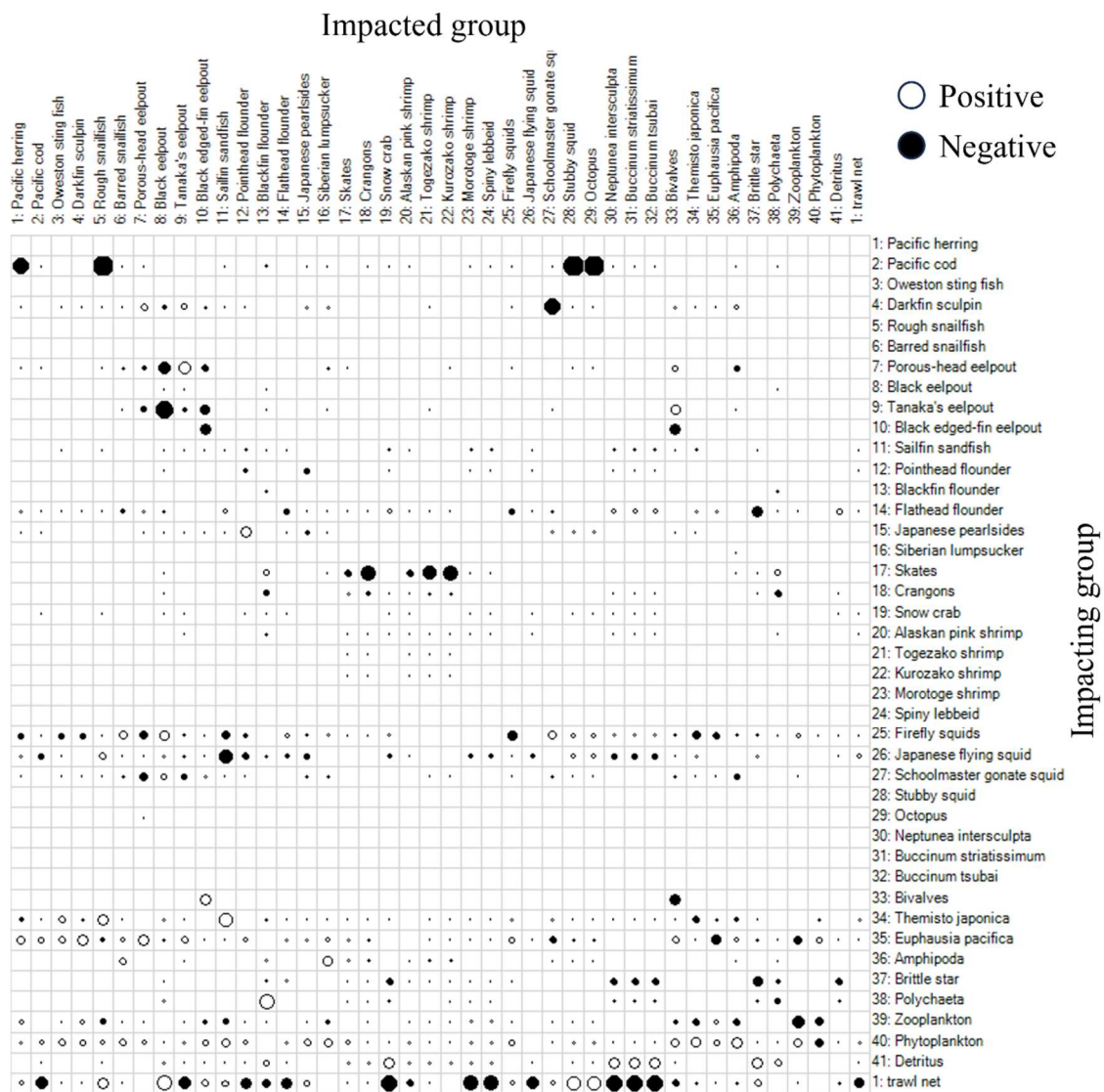
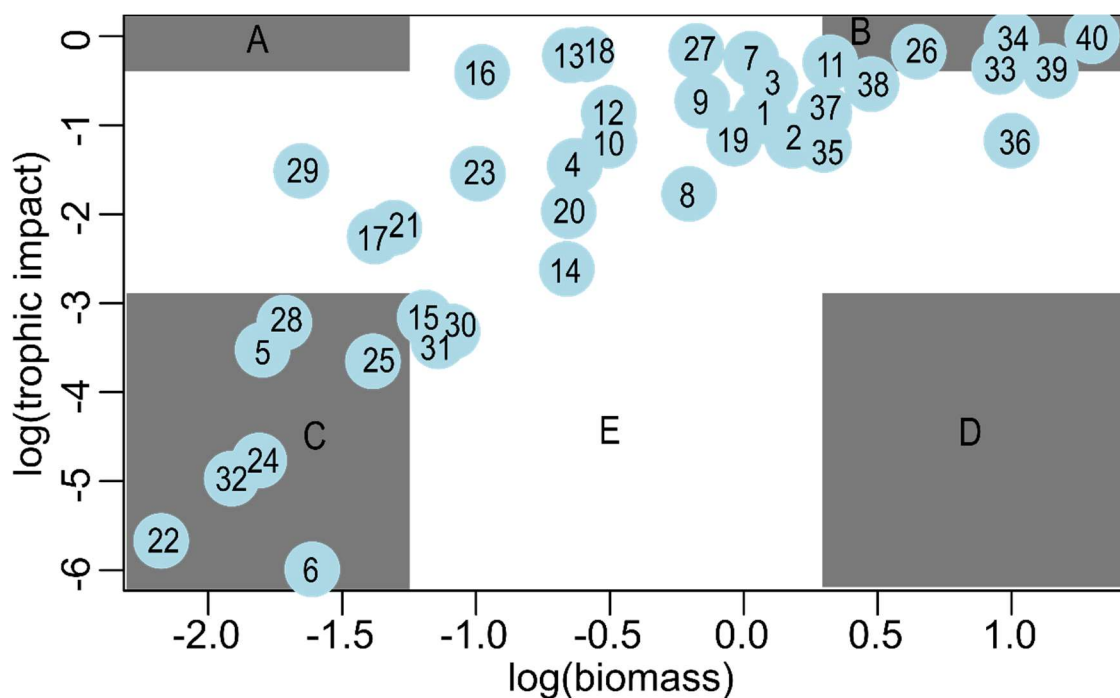


Fig. 4-11 Matrix of total mixed trophic impact (MTI) in western part of the Sea of Japan. Black filled circles show negative impacts and unfilled circles show positive impacts



1 Pacific herring	11 Sailfin sandfish	21 Togezaiko shrimp	31 Buccinum striatissimum
2 Pacific cod	12 Pointhead flounder	22 Kurozako shrimp	32 Buccinum tsubai
3 Owston sting fish	13 Blackfin flounder	23 Morotoge shrimp	33 Bivalves
4 Darkfin sculpin	14 Flathead flounder	24 Spiny lebbeid	34 Themisto japonica
5 Rough snailfish	15 Japanese pearlsides	25 Firefly squids	35 Euphausia pacifica
6 Barred snailfish	16 Siberian lumpsucker	26 Japanese flying squid	36 Amphipoda
7 Porous-head eelpout	17 Skates	27 Schoolmaster gonate squid	37 Brittle stars
8 Black eelpout	18 Crangon	28 Stubby squid	38 Polychaeta
9 Tanaka's eelpout	19 Snow crab	29 Octopus	39 Zooplankton
10 Black edged-fin eelpout	20 Alaskan pink shrimp	30 Neptunea intersculpta	40 Phytoplankton

Fig. 4-12 Application of the classification tree according to Valls et al. (2015) to western part of the Sea of Japan food web. The scatterplot of functional groups shows the log-transformed biomass on the x-axis, and the log-transformed trophic impact (in squared values; e^2_i) on the y-axis. Each point is a functional group in the model, identified with a group number and a group name (indicated in the legend). The five group categories are keystone (category A), high-impact and high-biomass (category B), low-impact and low-biomass (category C), low-impact and high-biomass (category D), and intermediate (category E). The five categories were defined by the first quartile (Q1) and third quartile (Q3) for both the log-transformed biomass and the log-transformed trophic impact.

Table 4-1 Functional groups and representative species

#	Japanese name	Functional group	Representative taxa
1	ニシン	Pacific herring	<i>Clupea pallasii</i>
2	マダラ	Pacific cod	<i>Gadus macrocephalus</i>
3	ハツメ	Oweston sting fish	<i>Sebastes owstoni</i>
4	ヤマトコブシカジカ	Darkfin sculpin	<i>Malacocottus gibber</i>
5	ザラビクニン	Rough snailfish	<i>Careproctus trachysoma</i>
6	アバチャン	Barred snailfish	<i>Crystallichthys matsushimae</i>
7	ノロゲンゲ	Porous-head eelpout	<i>Bothrocara hollandi</i>
8	クロゲンゲ	Black eelpout	<i>Lycodes nakamurae</i>
9	タナカゲンゲ	Tanaka's eelpout	<i>Lycodes tanakae</i>
10	アゴゲンゲ	Black edged-fin eelpout	<i>Petroschmidia toyamensis</i>
11	ハタハタ	Sailfin sandfish	<i>Arctoscopus japonicus</i>
12	ソウハチ	Pointhead flounder	<i>Cleisthenes pinetorum</i>
13	ヒレグロ	Blackfin flounder	<i>Glyptocephalus stelleri</i>
14	アカガレイ	Flathead flounder	<i>Hippoglossoides dubius</i>
15	コンペイトウ	Siberian lumpsucker	<i>Eumicrotremus asperrimus</i>
16	カスベ類	Skates	<i>Bathyraja smirnovi</i> , <i>Bathyraja bergi</i>
17	ズワイガニ	Snow crab	<i>Chionoecetes opilio</i>
18	キュウリエソ	Japanese pearlsides	<i>Maurolicus japonicus</i>
19	ホッコクアカエビ	Alaskan pink shrimp	<i>Pandalus eous</i>
20	トゲザコエビ	Togezako shrimp	<i>Argis toyamaensis</i>
21	クロザコエビ	Kurozako shrimp	<i>Argis lar</i>
22	モロトゲアカエビ	Morotoge shrimp	<i>Pandalopsis japonica</i>
23	エビジャコ	Crangon	<i>Neocrangon sagamiensis</i>
24	イバラモエビ	Spiny lebbeid	<i>Lebbeus groenlandicus</i>
25	スルメイカ	Japanese flying squid	<i>Todarodes pacificus</i>
26	ホタルイカ類	Firefly squids	<i>Watasenia scintillans</i> , <i>Enoploteuthis chunii</i>
27	ドスイカ	Schoolmaster gonate	<i>Berryteuthis magister</i>
28	ボウズイカ	Stubby squid	<i>Rossia pacifica</i>
29	チヒロタコ	Octopus	<i>Benthoctopus profundorum</i>
30	エゾボラモドキ	Neptunea intersculpta	<i>Neptunea intersculpta</i>
31	エッチュウバイ	Buccinum striatissimum	<i>Buccinum striatissimum</i>
32	ツバイ	Buccinum tsubai	<i>Buccinum tsubai</i>
33	ニホンウミノミ	Themisto japonica	<i>Themisto japonica</i>
34	ツノナシオキアミ	Euphausia pacifica	<i>Euphausia pacifica</i>
35	ヨコエビ	Amphipoda	<i>Stegocephalus inflatus</i>
36	クモヒトデ類	Brittle stars	<i>Ophiura sarsii</i> , <i>Ophiura kinbergi</i> , <i>Ophiura leptoctenia</i>
37	二枚貝類	Bivalves	<i>Yoldia similis</i> , <i>Portlandia japonica</i> , <i>Nuculana robai</i>
38	多毛類	Polychaeta	29 species from Yokoyama and Hayashi (1980a)

Table 4-2 Catch, biomass estimates, and catch rates calculated using data from MAFF fisheries statistics (<https://www.maff.go.jp/e/data/stat/>) and the Fisheries Agency's stock assessment (<https://abchan.fra.go.jp/hyouka/backnumber/>)

		Catch (t/km ² / year)	Biomass (t/km ² / year)	Catch rate (%)
1	Pacific herring	0.0006	0.002	30
2	Flathead flounder	0.090	1.728	5.2
3	Blackfin flounder	0.016	0.054	28.8
4	Pointhead flounder	0.070	0.245	28.6
5	Sailfin sandfish	0.149	1.146	13.0
6	Porous-head eelpout	0.002	0.635	0.3
7	Tanaka's eelpout	0.002	0.064	2.5
8	Pacific cod	0.059	0.143	41.5
9	Japanese flying squid	0.420	1.342	31.3
10	Alaskan pink shrimp	0.060	0.399	15.0
11	Snow crab	0.092	0.609	15.1

Table 4-3 Basic output estimates of 41 functional groups in western part of the Sea of Japan. Input values are shown in bold text and estimated values by Ecopath in plain text

	Functional group	<i>TL</i>	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>Q/B</i>	<i>EE</i>	<i>P/Q</i>	catch
1	Pacific herring	3.70	0.002	1.00	5.50	0.937	0.18	0.0006
2	Pacific cod	3.92	0.143	0.48	2.30	0.852	0.21	0.059
3	Oweston sting fish	3.46	0.032	0.18	1.70	0.000	0.11	
4	Darkfin sculpin	3.68	0.085	0.18	1.70	0.000	0.11	
5	Rough snailfish	3.36	0.216	1.00	5.00	0.002	0.20	
6	Barred snailfish	3.85	0.001	0.22	2.00	0.000	0.11	
7	Porous-head eelpout	3.59	0.635	1.17	6.77	0.993	0.17	0.002
8	Black eelpout	3.91	0.191	0.22	2.00	0.319	0.11	
9	Tanaka's eelpout	4.43	0.064	1.00	5.00	0.031	0.20	0.002
10	Black edged-fin eelpout	3.03	0.252	0.22	2.00	0.241	0.11	
11	Sailfin sandfish	3.10	1.500	0.75	3.80	0.882	0.20	0.149
12	Pointhead flounder	3.76	0.245	0.57	3.80	0.501	0.15	0.07
13	Blackfin flounder	3.16	0.054	1.00	5.00	0.357	0.20	0.016
14	Flathead flounder	3.74	1.728	0.42	4.20	0.124	0.10	0.09
15	Japanese pearlsides	2.98	2.000	1.50	6.00	0.653	0.25	
16	Siberian lumpsucker	3.54	0.047	0.30	2.30	0.000	0.13	
17	Skates	3.53	0.212	0.51	2.53	0.000	0.20	
18	Crangons	2.72	0.500	1.50	6.50	0.153	0.23	
19	Snow crab	2.00	0.609	0.80	5.85	0.191	0.14	0.092
20	Alaskan pink shrimp	2.76	0.399	1.25	5.00	0.240	0.25	0.06
21	Togezako shrimp	2.76	0.070	1.25	5.00	0.711	0.25	0.006
22	Kurozako shrimp	2.76	0.045	1.25	5.00	0.995	0.25	0.0015
23	Morotoge shrimp	2.76	0.003	1.25	5.00	0.270	0.25	0.001
24	Spiny lebbeid	2.76	0.003	1.25	5.00	0.268	0.25	0.001
25	Firefly squids	3.35	5.000	2.44	12.00	0.628	0.20	0.01
26	Japanese flying squid	3.77	1.342	2.44	12.00	0.128	0.20	0.42
27	Schoolmaster gonate squid	3.81	0.333	2.44	12.00	0.009	0.20	
28	Stubby squid	3.81	0.017	2.44	12.00	0.000	0.20	
29	Octopus	3.81	0.035	2.44	12.00	0.000	0.20	
30	Neptunea intersculpta	2.00	0.068	1.81	8.00	0.162	0.23	0.02
31	Buccinum striatissimum	2.00	0.066	1.81	8.00	0.168	0.23	0.02
32	Buccinum tsubai	2.00	0.015	1.81	8.00	0.358	0.23	0.01
33	Bivalves	2.00	2.000	1.47	12.00	0.164	0.12	
34	Themisto japonica	2.00	5.852	11.12	44.50	0.590	0.25	
35	Euphausia pacifica	2.70	6.411	11.12	44.50	0.590	0.25	
36	Amphipoda	2.00	0.146	11.12	44.50	0.590	0.25	
37	Brittle star	2.00	10.000	1.22	5.00	0.123	0.24	
38	Polychaeta	2.19	5.000	1.00	5.00	0.305	0.20	
39	Zooplankton	2.00	22.525	16.00	61.54	0.590	0.26	
40	Phytoplankton	1.00	45.112	64.21		0.610		
41	Detritus	1.00	10.000			0.043		
	Sum							1.03

TL trophic level, *B* biomass (t/km²), *P/B* production/biomass (/year), *Q/B* consumption/biomass (/year), *EE* ecotrophic efficiency, catch (t/km²/year) for each functional group.

Table 4-4 Data sources for other parameters of each functional group in western part of the Sea of Japan. The numbers indicate the reference used. 1: FishBase (<https://www.fishbase.de>). 2: MAFF fisheries statistics (<https://www.maff.go.jp/e/data/stat/>) and fisheries stock assessment (<https://abchan.fra.go.jp/hyouka/backnumber/>). 3: Yonezaki et al. (2016). 4: Skaret and Pitcher (2016). 5: Watari et al. (2018). 6: Booth et al. (2020). 7: Chapter 2. 8: Chapter 4. Empty cells indicate that values were calculated by Ecopath

	Functional group	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>O/B</i>	<i>EE</i>	<i>P/Q</i>	Landings
1	Pacific herring	2	4	1			2
2	Pacific cod	2	5	5			2
3	Oweston sting fish	8	3	1			
4	Darkfin sculpin	8	3	1			
5	Rough snailfish	8	6	1			
6	Barred snailfish	8	6	1			
7	Porous-head eelpout	2	6	6			2
8	Black eelpout	8	6	1			
9	Tanaka's eelpout	2	5	5			
10	Black edged-fin eelpout	8	3	1			
11	Sailfin sandfish	2	1	1			2
12	Pointhead flounder	2	6	1			2
13	Blackfin flounder	2	6	1			2
14	Flathead flounder	2	6	6			2
15	Japanese pearlsides	8	4	5			
16	Siberian lumpsucker	8	4	5			
17	Skates	8	6	6			
18	Crangon	8	6	4			
19	Snow crab	2	6	4			2
20	Alaskan pink shrimp	2	6	4			2
21	Togezako shrimp	8	6	4			2
22	Kurozako shrimp	8	6	4			2
23	Morotoge shrimp	8	6	4			2
24	Spiny lebbeid	8	6	4			2
25	Firefly squids	8	7	7			2
26	Japanese flying squid	2	7	7			2
27	Schoolmaster gonate squid	8	7	7			
28	Stubby squid	8	7	7			
29	Octopus	8	7	7			
30	Neptunea intersculpta	8	6	6			2
31	Buccinum striatissimum	8	6	6			2
32	Buccinum tsubai	8	6	6			2
33	Bivalves	8	6	6			
34	Themisto japonica		6	6	6		
35	Euphausia pacifica		6	6	6		
36	Amphipoda		6	6	6		
37	Brittle stars	8	6	6			
38	Polychaeta	8	6	6			
39	Zooplankton		6		6	6	
40	Phytoplankton		7		6		
41	Detritus	8					

Table 4-5 References of diet composition for functional groups

Group name	Reference
1 Pacific herring	西川ら (2000)
2 Pacific cod	Abookire et al. (2007), 山内ら(2008),小畑ら(2017)
3 Oweston sting fish	Nagasawa (1993), 小畑ら(2017)
4 Darkfin sculpin	Yang (2006)
5 Rough snailfish	山内ら(2008)
6 Barred snailfish	山内ら(2008)
7 Porous-head eelpout	山内ら(2008)
8 Black eelpout	山内ら(2008)
9 Tanaka's eelpout	山内ら(2008), Choi et al. (2013)
10 Black edged-fin eelpout	山内ら(2008)
11 Sailfin sandfish	西川ら (2000), Kang et al. (2019)
12 Pointhead flounder	山本 (1949), 西川ら (2000)
13 Blackfin flounder	山本 (1949)
14 Flathead flounder	山本 (1949)、内野ら (1994), 西川ら (2000), 山内ら(2008)
15 Japanese pearlsides	Ikeda et al. (1994)
16 Siberian lumpsucker	Gordeev et al. (2021)
17 Skates	Orlov (1998)
18 Crangon	中野(1993)
19 Snow crab	安田 (1967), Divine et al. (2017)
20 Alaskan pink shrimp	中野(1993)
21 Togezaiko shrimp	中野(1993)
22 Kurozako shrimp	中野(1993)
23 Morotoge shrimp	中野(1993)
24 Spiny lebbeid	中野(1993)
25 Firefly squids	林・平川 (1997)
26 Japanese flying squid	村山・笠原(1988)
27 Schoolmaster gonate squid	Hunsicker et al. (2010)
28 Stubby squid	Gardiner and Dick (2010)
29 Octopus	Gardiner and Dick (2010)
30 Neptunea intersculpta	Yamakami and Wada (2022)
31 Buccinum striatissimum	Yamakami and Wada (2022)
32 Buccinum tsubai	Yamakami and Wada (2022)
33 Bivalves	早川ら(2012)
34 Themisto japonica	Sugisaki et al. (1991)
35 Euphausia pacifica	瀧ら(2002)
36 Amphipoda	Guerra-García and Tierno de Figueroa (2009)
37 Brittle stars	藤田(1988)
38 Polychaeta	Fauchald and Jumars (1979); Yokoyama and Hayashi (1980); 林 (1983)

Table 4-7 Data quality ratings (“pedigree”) for western part of the Sea of Japan models parameters. Ratings scale from 1 (highest data quality) to 8 (lowest data quality). See Table 2-13 for a detailed explanation of the ratings (source: Aydin et al. 2007, Table C-27)

	Functional group	<i>B</i>	<i>P/B</i>	<i>O/B</i>	<i>DC</i>	Catch
1	Pacific herring	2	7	7	2	2
2	Pacific cod	1	7	7	2	2
3	Oweston sting fish	2	7	7	2	
4	Darkfin sculpin	2	7	7	2	
5	Rough snailfish	2	7	7	2	
6	Barred snailfish	2	7	7	2	
7	Porous-head eelpout	2	7	7	2	3
8	Black eelpout	2	7	7	2	
9	Tanaka's eelpout	2	7	7	2	
10	Black edged-fin eelpout	2	7	7	2	
11	Sailfin sandfish	1	7	7	2	2
12	Pointhead flounder	1	7	7	2	2
13	Blackfin flounder	1	7	7	2	2
14	Flathead flounder	1	7	7	2	2
15	Japanese pearlsides	2	7	7	3	
16	Siberian lumpsucker	2	7	7	3	
17	Skates	2	7	7	3	
18	Crangon	2	7	7	3	
19	Snow crab	1	7	7	3	3
20	Alaskan pink shrimp	1	7	7	3	3
21	Togezako shrimp	2	7	7	3	3
22	Kurozako shrimp	2	7	7	3	3
23	Morotoge shrimp	2	7	7	3	3
24	Spiny lebbeid	2	7	7	3	3
25	Firefly squids	2	7	7	3	3
26	Japanese flying squid	2	7	7	3	3
27	Schoolmaster gonate squid	2	7	7	3	
28	Stubby squid	2	7	7	3	
29	Octopus	2	7	7	3	
30	Neptunea intersculpta	2	7	7	3	3
31	Buccinum striatissimum	2	7	7	3	3
32	Buccinum tsubai	2	7	7	3	3
33	Bivalves	2	7	7	3	
34	Themisto japonica	8	7	7	3	
35	Euphausia pacifica	8	7	7	3	
36	Amphipoda	8	7	7	3	
37	Brittle stars	2	7	7	3	
38	Polychaeta	2	7	7	3	
39	Zooplankton	8	7		3	
40	Phytoplankton	8	7		3	
41	Detritus	3			3	

Table 4-8 Summary of the pre-balance diagnostics (PREBAL) for western part of the Sea of Japan (source: Link 2010, Table 1-5)

	Diagnostic criterion	Figure or table	Diagnostics		
			Good	Acceptable	Caution
	<i>Class of diagnostic: Biomasses across taxa/TLs</i>				
1	Biomass should span 5~7 orders of magnitude	Figure 4-2	✓		
2	Slope (on log scale) should be 5~10% decline		✓		
3	Taxa notably above or below slope-line may need more attention			✓	
	<i>Class of diagnostic: Biomass ratios</i>				
4	Compared across taxa, predators biomass should be less than that of (1 relative to) their prey	Table 4-9	✓		
5	Number of zeroes indicates potential trophic difference between predators and prey		✓		
6	Compared across taxa, ratios indicate major pathways of trophic flows (e.g. benthic vs pelagic)		✓		
	<i>Class of diagnostic: Vital rates across taxa/TLs</i>				
7	Normal biomass decomposition of P , Q and R	Figure 4-3, 4-4, 4-5	✓		
8	Taxa notably above or below trend merit further attention		✓		
	<i>Class of diagnostic: Vital rate ratios</i>				
9	Compared across taxa, predators' P/B , Q/B and R/B should be less than 1 relative to their prey	Table 4-10		✓	
10	Number of zeroes indicates potential trophic difference between predators and prey		✓		
11	P and B relative to PP approximate TL	Figure 4-6		✓	
12	Compared across vital rates; P/Q s or P/R s near 1 merit reevaluating	Figure 4-7		✓	
	<i>Class of diagnostic: Total production and removals</i>				
13	Total, scaled values of P , Q and R should again follow a decomposition with increasing TL	Figure 4-8		✓	
14	Consumption of a taxa should be less than production by that taxa		✓		
15	Consumption by a taxa should be more than production by that taxa		✓		
16	Total human removals should be less than total production of a taxa	Figure 4-9	✓		
17	Total human removals should be compared to consumption of a taxa		✓		

B : Biomass, Q : Consumption, P : Production, PP: Primary production, R : Respiration, TL : Trophic level

Table 4-9 Biomass ratios corresponding to diagnostic criteria 4~6 in Table 4-8. TL: trophic level. Top predators include Pacific cod and Tanaka's eelpout. Small pelagic fishes include Japanese pearlsides, sailfin Sandfish, and firefly squids. Demersal fishes include black edged-fin eelpout, blackfin flounder, rough snailfish, Owston sting fish, skates, Siberian lumpsucker, porous-head eelpout, darkfin sculpin, flathead flounder, pointhead flounder, Japanese flying squid, schoolmaster gonate squid, stubby squid, octopus, barred snailfish, and black eelpout. Benthos include snow crab, *Neptunea intersculpta*, *Buccinum striatissimum*, *Buccinum tsubai*, bivalves, amphipoda, brittle star, polychaeta, crangons, Alaskan pink shrimp, togezako shrimp, kurozako shrimp, morotoge shrimp, and spiny lebbeid. Zooplankton include zooplankton, *Themisto japonica*, and *Euphausia pacifica*. The same categories were used for Table 4-10

Predator / Prey	Biomass ratio
Top predators / Small pelagic fishes	0.024
Top predators / Zooplankton	0.006
Small pelagic fishes / Zooplankton	0.244
Zooplankton / Phytoplankton	0.975
Small pelagic fishes / Phytoplankton	0.238
Demersal fishes / Benthos	0.223
Small pelagic fishes / all fishes	0.602
Demersal fishes / all fishes	0.384
Top predators / all fishes	0.015
Top predators / Demersal fishes	0.038
Benthos / Zooplankton	0.700
TL4 / <TL3	0.002

Table 4-10 Vital rate ratios corresponding to diagnostic criteria 9 and 10 in Table 4-8

Predator / Prey	Production ratio	Consumption ratio	Respiration ratio
Top predators / Small pelagic fishes	0.008	0.008	0.045
Top predators / Zooplankton	0.0003	0.0003	0.002
Small pelagic fishes / Zooplankton	0.033	0.040	0.041
Zooplankton / Phytoplankton	0.171		
Small pelagic fishes / Phytoplankton	0.006		
Demersal fishes / Benthos	0.305	1.667	0.866
Small pelagic fishes / all fishes	0.716	0.678	0.690
Demersal fishes / all fishes	0.278	0.317	0.279
Top predators / all fishes	0.006	0.006	0.031
Top predators / Demersal fishes	0.021	0.018	0.111
Benthos / Zooplankton	0.042	0.011	0.019
TL4 / <TL3	0.00004	0.0003	0.002

Table 4-11 Values of %PPR, catch and omnivory index (*OI*) in western part of the Sea of Japan for each fisheries functional group

	Group name	PPR/TotPP (%)	Catch (t/km ² /year)	Omnivory index
1	Pacific herring	0.002	0.001	0.01
2	Pacific cod	3.121	0.059	0.26
7	Porous-head eelpout	0.010	0.002	0.17
9	Tanaka's eelpout	0.106	0.002	0.19
11	Sailfin sandfish	0.209	0.149	0.08
12	Pointhead flounder	0.529	0.070	0.12
13	Blackfin flounder	0.081	0.016	0.004
14	Flathead flounder	1.648	0.090	0.37
19	Snow crab	0.014	0.092	0
20	Alaskan pink shrimp	0.072	0.060	0.44
21	Togezako shrimp	0.007	0.006	0.44
22	Kurozako shrimp	0.002	0.002	0.44
23	Morotoge shrimp	0.001	0.001	0.44
24	Spiny lebbeid	0.001	0.001	0.44
25	Firefly squids	0.021	0.010	0.12
26	Japanese flying squid	1.187	0.420	1.21
30	Neptunea intersculpta	0.002	0.020	0
31	Buccinum striatissimum	0.002	0.020	0
32	Buccinum tsubai	0.001	0.010	0
	Total	7.017	1.030	

第5章

総合考察

5-1 沿岸域生態系と深海底生生態系モデルの比較

本研究では、物理化学的基礎データや生物情報が整備されている京都府沿岸の生物群集、及び実際に底びき網調査が行われ調査データと標本を入手できる日本海西部海域の底生生物群集について、漁獲統計データを基礎に Ecopath モデルを構築し、漁業資源を中心とした生物生産構造を解析した。第 2 章では水深 240 m 以浅の京都府沿岸海域、第 3 章、第 4 章では日本海西部海域の水深 200～500 m の深海の底生生態系を対象とした。京都府沿岸域では、水柱に生息する浮遊性の生物を対象とした浮遊生態系と、海底に生息するベントスを中心とした底生生態系をひとつの空間としてモデル化した。一方、日本海西部海域では底生生態系のみを取り扱った。そのために、沿岸域と深海底では全く異なる構造を有する生態系となった。ここでは、まず環境の変動性と生物生産構造について、両生態系間の特性を比較したい。

沿岸域生態系では、クロマグロやサワラ、ブリといった大型の魚食性魚類が東シナ海から北海道周辺海域まで回遊しており、季節的なモデル空間への移入を通して生物生産力を利用している。このような生物の移出入は、種ごとの生態、資源状態、季節、生活史段階、環境や海流の変化に強く影響される。京都府沿岸の海水面付近では、四季を通して 10～25℃ の間で温度変化がみられる（長沼 2000）。また、京都府沿岸域に生息する魚類群集は、回遊性、定住性を問わず多くが南方系魚種で構成される。南方系魚種は地球温暖化に伴う水温の上昇により、生息域を北に拡大していることが報告されている（Masuda 2008）。このように沿岸域では、生物群集構造が季節的にあるいは年とともに大きく変化するという性質を持っており、第 2 章で議論したようにレジームシフトに明確にみられる環境変動の影響を強く受けることがわかった。

一方、日本海西部海域の深海域の水温は、年間を通して 0～5℃ 程度の範囲でしか変化せず、沿岸域に比較すると安定的な低水温環境となる（長沼 2000）。水温が低く、温度変化が

小さいことは、南方由来の大型の魚食性魚類が水深 200 m 以深に回遊することを妨げている。すなわち、深海域は浅海域より捕食者と遭遇する頻度は少なく危険を感じる機会が減るため代謝が低い傾向にある (Seibel and Drazen 2007)。これは、資源量あたりの消費量を示す Q/B が、深海域の機能グループの魚類において、京都府沿岸域モデルの浅海域のそれらよりも低いことに現れている (前者は 1.70~6.77、後者は 2.38~12.75)。深海の低水温域に生息する底魚魚類は浅海域の魚類より摂餌率が低いと言われている (Drazen & Sutton 2017)。また、深海魚は一般に、寿命が長く、成長・成熟が遅く、繁殖力が低い (Morato et al. 2006)。冷水温では暖水温より生物の基礎代謝が低く、成長効率が低い (Drazen and Seibel 2007; 木所 2009)。このように比較的安定した低水温環境の深海底生生態系と、日周期的、季節的、さらに年ごとに物理・化学環境が大きく変化する沿岸域生態系では、異なるコンセプトでモデルの基本構造とその設計を考える必要がある。

沿岸域生態系と深海底生生態系間で大きく異なる特性に、エネルギーの生産と移動のメカニズムがある。Ecopath モデルでは、1 次生産をデフォルトで機械的に設定できる。沿岸域生態系では、水柱における植物プランクトン生産と海底のデトリタスが基礎的な生産となる。後者には底生微細藻による一次生産量も含まれる。これらの基礎的な生産に加えて、上述の通りクロマグロ、サワラ、ブリなどの大型回遊魚が季節的に沿岸域のモデル空間の生物生産力を利用することから、Ecopath モデルでは各機能グループの生態データと計算バランスをもとに、エネルギー (バイオマス) の出入りをマニュアルで設定した。他の多くの生態系モデルでは、浮遊生態系と底生生態系を別けてモデルを構築し、両者をうまく接合させるところに課題があるが、Ecopath モデルは空間における生物量のマスバランスモデルであることから、特に沿岸域モデルではこの問題を考慮する必要はなかった。Coll et al. (2006) は、地中海沿岸域を対象に Ecopath モデルを構築し、中大型浮魚類が底生の餌料生物を捕食することによる浮遊生態系-底生生態系の連環の重要性を報告している。

深海底生生態系は、海底に堆積したデトリタスを基礎とする生物生産構造を有し、多く

の深海底生魚類は深海にとどまり基礎代謝を抑制する戦略をとっている。しかし、繁殖や採餌などの生活年周期に対応して生息水深帯を変える魚種も少なくない (Carrassón and Cartes 2002; Drazen and Seibel, 2007; Fernandez-Arcaya et al., 2013; Neat and Campbell, 2013)。第 3 章でみてきたとおり、深海底生生態系の安定した環境下であっても、例えば、ハタハタ、アカガレイ、ソウハチなどは産卵期を前に生産力の高い水深 200 m 以浅へ移動し採餌と産卵を行う (山崎ら 1999; 友田ら 2006; 木所 2009; 岡村 2021)。深海生態系を対象とする場合においても、生物の系内外の季節的な深淺移動をモデルの中に正しく反映することは、モデルの精度を高める上で重要なポイントと考えられる。さらに本研究では、ツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、ホタルイカ類などの小型餌生物の日周鉛直移動 (Sugisaki et al. 1991; Nakagawa et al. 2003; Watanabe et al. 2006) の重要性が明らかになった。これらの餌料生物は、マダラやアカガレイなど多くの底生魚類に捕食され、表層で生産された有機物を直接深海底に輸送する役割を果たしていた。本研究における深海底生生態系の Ecopath モデルでは、浮遊生態系を含んでいないが、底生魚類のバイオマスはツノナシオキアミ、ニホンウミノミ、ホタルイカの資源量に影響を与えていると想定される。本研究において、プランクトンの生産量や動物プランクトンのバイオマスは、Booth et al. (2020) の P/B 、 Q/B 、 EE を引用し、Ecopath モデルに推定させている。日本海中部海域に位置する大和堆では、ツノナシオキアミとニホンウミノミが主要な動物プランクトンであり、水温・塩分の季節的变化が植物プランクトンのブルーム、そして動物プランクトンの分布に連結している (平川ら 1999)。今後は、サテライトデータによる海面水温のデータや CTD 等による物理環境データの収集によりプランクトンの動態を把握し、生態系モデルに組み込めば、モデルの精度をさらに向上させることができる。

5-2 Ecopath モデルの課題

すでに述べてきたとおり、漁業資源の管理においては、従来の種ごとの対応 (Ludwig, 2002; McAllister and Kirchner, 2002) から、種間や生態系の相互作用の複雑性を考慮した包括的な生態系に基づく管理へと移行する必要がある (Browman and Stergiou, 2004; Pikitch et al., 2004)。Ecopath モデルは、包括的な漁業資源管理を目指して世界中で広く使われ始めたモデルであるが (Craig and link 2023)、日本での研究例は多くない。Ecopath モデルの特徴は、ある水域の群集が構成する食物網構造を数値化し、漁業も含めた捕食被食関係による物質収支を通して最終的に漁業のインパクトを分析しようとするものである。本研究の第 3 章では、14 種の捕食者に対して餌料重要度百分率による食性のクラスター分析を行った。このような現場データをもとにした解析結果は、Ecopath モデルのような生態系モデルに用いる機能グループの選定と精度高いパラメータの設定において重要な研究プロセスである。ところが、世界的に増加している Ecopath モデルを用いた研究では、機能グループ選定に関する記述が乏しいものが多く、適切な機能グループが選んでいるかは定かでない。また Ecopath モデルにおいて機能グループの食性データを入力する際、複数種の餌生物に対する依存割合を一定に設定する必要がある。しかし実際には成長段階に伴って食性を変える魚種は多く、より詳細な食性データが精度の向上には不可欠である。

Ecopath モデル構築における難点は、各機能グループの個体群の生息範囲と漁獲統計が対応している範囲がしばしば異なる点である。海外の Ecopath モデルでは大規模な海域を対象にモデルを作成している場合が多いが (Lilly 2002; Lassalle et al. 2013; Akoglu et al. 2014)、日本の水産資源管理において必要とされている生態系モデルは都道府県レベルのような小規模の管理サイズである。小規模の Ecopath モデルは、回遊しない底生性の機能グループに関しては精度を高めやすいが、大規模回遊を伴う機能グループの取り扱いが難しい。そのため、Ecopath モデルの作成においては、焦点を当てる機能グループと研究の目的に応じたアウト

プットの利用を考慮して、モデル海域の設定を検討することが望ましい。

環境や低次栄養段階から高次栄養段階までを組み込み、最終的には漁業管理を目指した生態系モデルには、Nemuro.Fishのように魚種を主要種にしぼり、対象種の年齢構成や生活史などを詳しく組み込んだモデル (Megrey et al. 2007; Rose et al. 2015)、生態系全体を対象として低次栄養段階の生物地球化学モデルと高次栄養段階モデルを組み合わせた OSMOSE-GoG モデル (Halouani et al. 2016)、本研究で使用した Ecopath モデルや Atlantis (Fulton et al., 2004; 2011) のように食物網構造と生物生産を漁業が利用するという構造を持つモデルがある。例えば、Halouani et al. (2016)は、チュニジアのガブス湾の沿岸生態系について、OSMOSE-GoG モデルとともに Ecopath モデルも構築し、ふたつのモデルから導出された平均漁獲量、餌生物組成、平均栄養段階が全体的に一致することを報告している。また、Atlantis は大変優れたモデルであり、モデル空間はハビタットのタイプに対応する不規則なポリゴンで構成され、各ポリゴンに流れなどの物理化学環境を与えることができる。また、漁船団をモデルに組み込んで経済評価を行うことができるという特性を持っている。これらの特性は、Ecopath モデルの中の Ecospace という機能と類似しているが、Ecopath モデルでは生物データの詳細を入力した後に利用できる機能であるのに対し、Atlantis では生物データの詳細を初期設定時に必要としない。Ecopath が世界で広く利用されている理由は、Ecopath の方がモデルにアクセスしやすく取り扱いが容易なことにある。近年、Ecopath の機能を強化するために、Ecopath のマスバランスの時間的变化を組み込むことができる Ecosim が開発され (Walters et al. 1997; Walters et al. 2000)、さらに、小空間 (セル) ごとに環境条件を設定できる Ecospace が使えるようになった (Walters et al. 1999; Christensen et al. 2014)。

5-3 Ecosim によるシミュレーション

生態系ベースで水産資源を管理するためには、生態系モデルにより様々な漁獲規制の効果を予測する必要がある。Ecopath with Ecosim (EwE)では、Ecopath モデルを構築した後に Ecosim により時系列シミュレーションを行うことができる (Christensen and Walters, 2004)。Ecosim では漁法ごとの漁獲圧を変化させることや、漁獲物のサイズ規制、禁漁の設定などの効果をシミュレーションすることができる。ここでは、第2章で構築した2013年の京都府沿岸域モデルと第4章で構築した2015年の日本海西部海域モデルにおいて、モデル構築年を基準として漁獲圧1.2倍、0.5倍、漁獲なしの3シナリオを20年間継続した場合の各機能グループの資源量の変化を予測した。

京都府沿岸域モデルでは、漁獲圧が1.2倍増加すると、20年後には主要な漁獲対象種であるマダイ (0.32倍)、ヒラメ(0.49)、アカエイ(0.61)が減少し、それらの餌料生物であるカニ類(1.30)やスルメイカ(1.10)が増加した(Fig. 5-1)。一方、漁獲圧を半減すると、マダイ(1.82)、ヒラメ(1.47)、アカエイ(1.41)の順で増加し、カニ類 (0.77)、スルメイカ (0.79)、マイワシ (0.88) などが減少した。漁獲を全く行わない場合には、高次栄養段階のマダイ(4.04)、ヒラメ(2.56)、アカエイ(2.16)がかなり増加し、餌生物となるマイワシ (0.82)、スルメイカ (0.77)、カニ類 (0.72) などが減少した。よって京都府沿岸域では、漁獲圧の減少により丹後海の定住種であるマダイ、ヒラメ、アカエイが増加しやすく、カニ類のような小型甲殻類やスルメイカ、マイワシなどの非定住性の種が減少しやすいと予測された。これは、マグロやブリ、サワラなどの大型魚食者が1.2倍から1.3倍増加し、その捕食圧の増加がスルメイカやマイワシの減少を引き起こすためと考えられる。

日本海西部海域のモデルでは、漁獲圧を1.2倍高めると、ニシン (1.82) が増加し、マダラ (0.82) が減少した (Fig. 5-2)。漁獲圧を半減すると、マダラ (2.26) が増加しニシン (0.62) は減少した。さらに漁獲を全く行わない場合には、マダラ (6.30) が大きく増加しニシン (0.68)

は減少した。第3章の食性解析では、マダラは多様な餌生物を捕食しており、ニシンを主食していたわけではない。日本海西部海域の底生生態系では、マダラとニシンは主要な餌料であるツノナシオキアミに関して競争関係にあり、餌生物を通してマダラの増減がニシンの生物量に影響するものと考えられる。

本節では本論文のフィールドである2水域を対象に、総漁獲量（漁獲圧）のみを変化させてシミュレーションを試行したが、実際の現場では漁業種類ごとに漁獲圧を変化させる、あるいは定置網の目合を変えて漁獲物のサイズ規制を行うなどの具体的な条件設定が必要となる。また、Ecosim では各機能グループの資源量が増減しても食性は変化しないという仮定の下にシミュレーションが行われているが、実際には捕食者は餌生物の増減に対応して各餌生物への依存度を変化させる（Holt 1984; Phillips et al. 2009; Jaeger et al. 2010）。そのため、利用可能な餌生物量の変化に対応した捕食者の採餌戦略の変化（例えば機能的反応；Begon et al. 2006）などのプロセスのモデルへの導入が今後の課題である。また、長期に存在する過去の漁獲量変動のデータを用いて、シミュレーションの結果が過去の実測値とできるだけ一致するようパラメータの調整を行うことにより、Ecosim の再現性を高めることができる（Frisk et al. 2011; Geers et al. 2016; Serpetti et al. 2017）。例えば、Serpetti et al. (2017) の研究では、地球温暖化による水温上昇と漁業が資源に与える影響を統合的にシミュレーションしている。上記の研究では、持続可能な漁業管理を達成するために、生態系アプローチに気候変動や地球温暖化などによる環境変化を含めることの重要性を強調している。また、Ecosim には、複数種の資源量を考慮して各魚種の持続可能な漁獲量の最大値を算出できる Multispecies maximum sustained yield (MMSY) 機能がある（Walters et al. 2005）。高い精度で MMSY を実際の資源管理に実装できれば、乱獲水準にある海域の漁業資源の再生に貢献できることが期待される。

5-4 Ecospace の活用

Ecopath with Ecosim (EwE) では、対象水域を包括的な生態系としてモデルを構築する。一方 Ecospace では、生態系内の多様な生息域の不均一性を考慮して空間をセルに分け、セルごとに資源生物の分布、捕食被食関係、物理環境を変化させ、空間シミュレーションを行うことができる (Walters et al., 1999)。さらに、Christensen et al.(2014) は Ecospace の発展型として、各機能グループに対する複数の環境要因の選好関数を用いて、各セルのハビタットごとの環境収容力を推定できるようにした。この他、粒子の分散をシミュレーションできる Eco tracer などいくつかの応用機能が付属している。

Eco tracer の適用例としては、東日本大震災による東京電力福島第一原子力発電所の事故で放出された放射性物質の海中での拡散のシミュレーションが挙げられる (Walter and Christensen 2018; Booth et al. 2020)。セシウム 137 濃度の海洋中での拡散のシミュレーション結果を生物サンプルからの実測値と比較し、種ごとの生物濃縮係数の違いや地理的距離の影響の差を検討している。また、近年注目されている環境 DNA による調査技術 (Yamamoto et al. 2017) を用いれば、DNA の濃度勾配と Eco tracer のシミュレーション結果とを比較することにより、魚類の分布や分布量の変動に対する物理的な流動の影響などを調べる事が可能になるかもしれない。

このように Ecopath を土台として、様々な機能が追加された Ecopath Family から得られる情報の質と量は増え続けている。また、これまで GIS のような地理情報や R を用いた統計処理データは、Ecopath に組み込む際にデータの変換が必要であったが、新たな Plug-in 機能により直接読み込めるようになった (Steenbeek et al. 2016)。この機能により、Ecopath における生物群集解析データの活用がさらに簡便になった。

5-5 より精度の高い生態系モデル構築のために

本研究では、Ecopath モデルによって、京都府の沿岸域生態系と日本海西部海域の底生生態系の食物網構造とそれに対する漁業の影響が具体的に明らかになった。また、漁業生態系に対するレジームシフトの影響の評価は、生態系モデルを活用した水産資源の管理に向けての大きな進歩である。

日本では、国立研究開発法人水産研究・教育機構の SH“U”N プロジェクトにより (<https://sh-u-n.fra.go.jp/>)、これまで入手が困難であった水産資源調査結果や資源評価基準、資源評価の根拠となったデータ等が 2016 年から一般に公開された。このおかげで、Ecopath モデルを作成する上で重要となる資源量推定値や漁獲量などのデータが入手しやすくなった。環境 DNA、計量魚群探知機、バイオリギング等の進歩が著しい海洋生物調査技術と Ecosim や Ecospace を組み合わせることにより、漁業資源管理への貢献にとどまらず、沿岸開発、富栄養化、気候変動などによる海洋生物の生息環境の劣化など、人類が直面する生態学的問題の解決にも貢献できることが期待される。

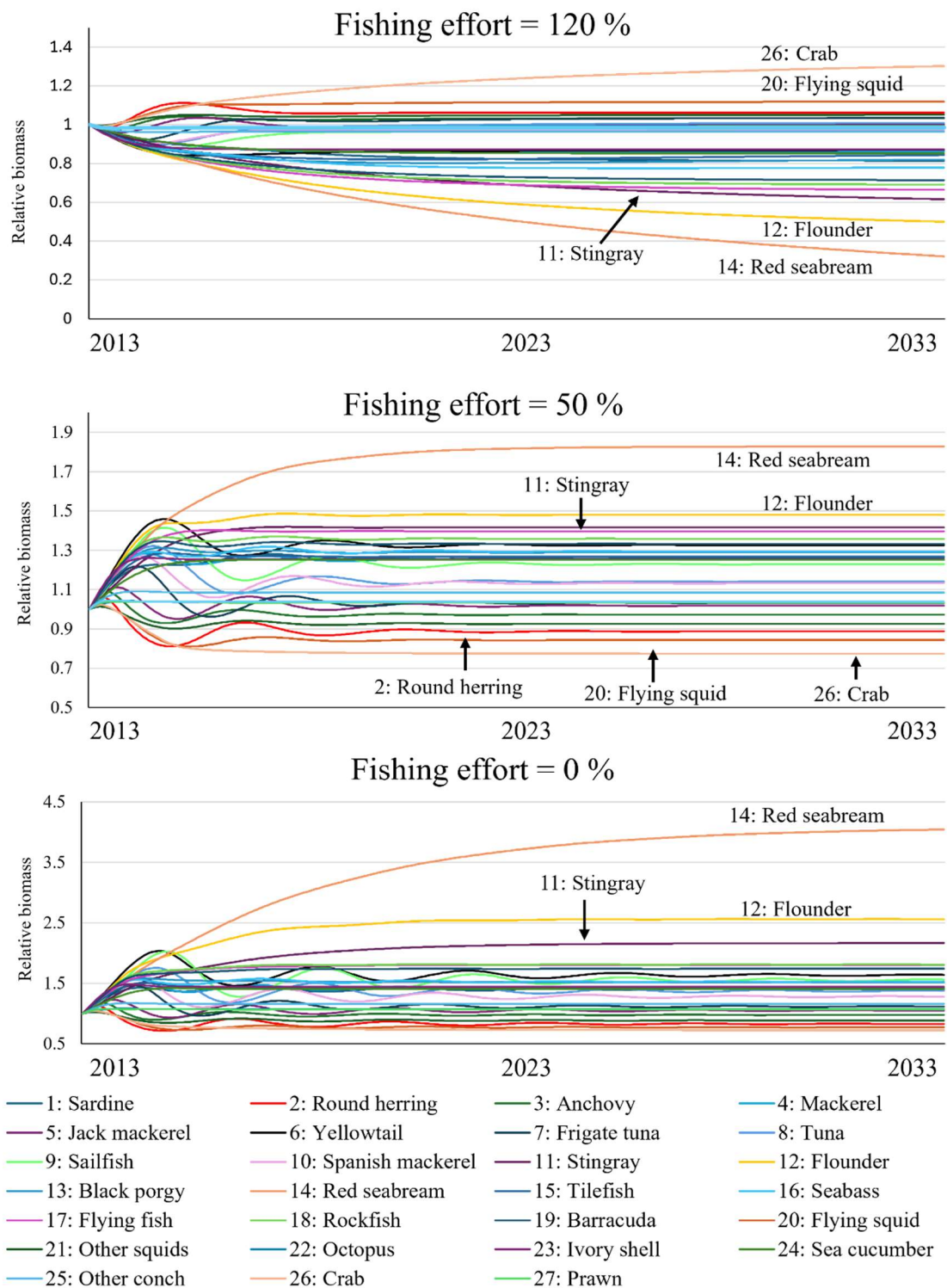


Fig. 5-1 Ecosim scenarios (with 120 % fishing effort, 50 % fishing effort, and no fishing) from 2013 to 2033 based on the Kyoto coastal area 2013 model

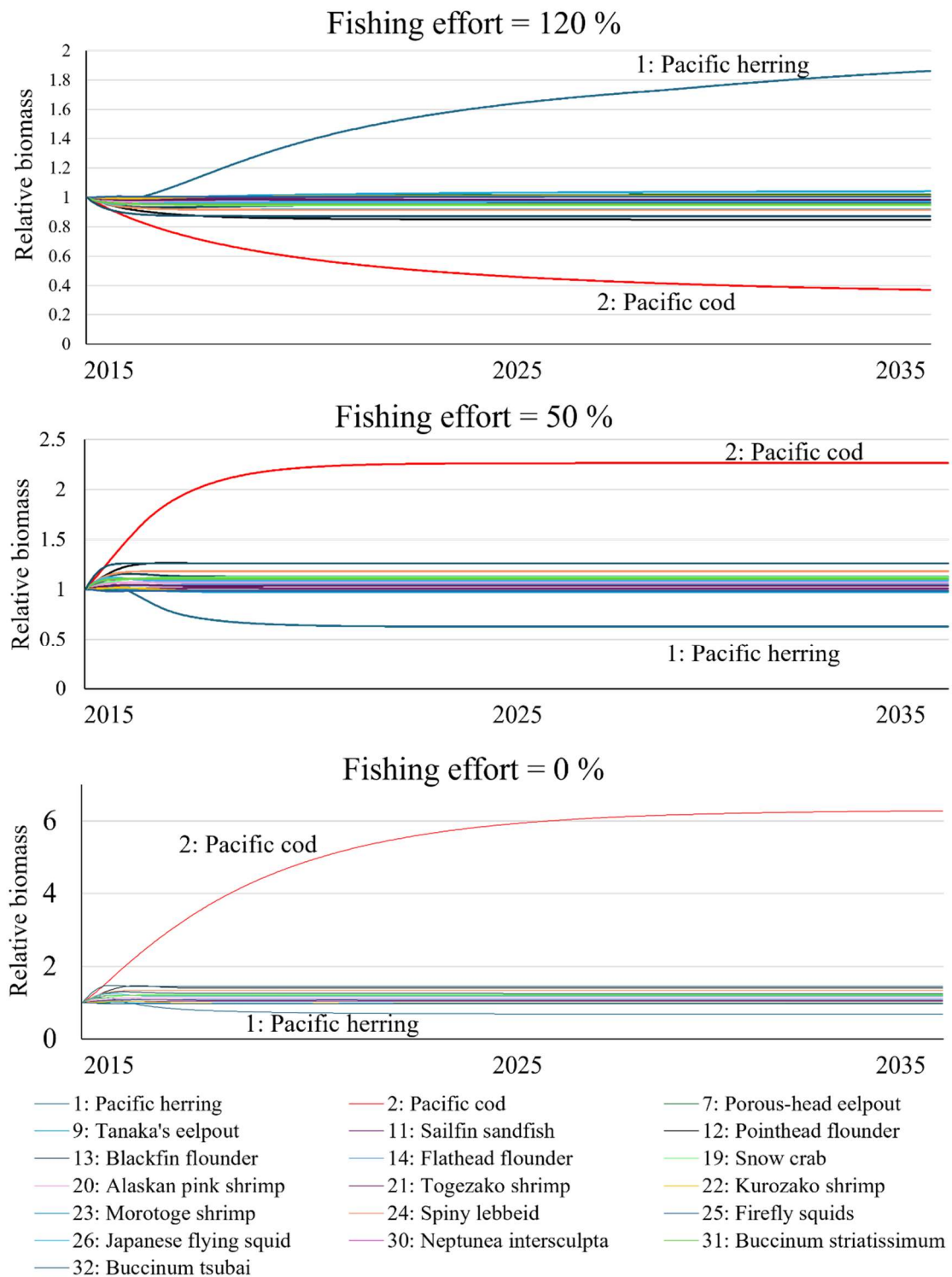


Fig. 5-2 Ecosim scenarios (with 120 % fishing effort, 50 % fishing effort, and no fishing) from 2015 to 2035 based on western part of the Sea of Japan in 2015

要旨

水産資源が世界的に減少傾向にある中、日本においても包括的な資源管理手法の導入が求められる。生態系管理のモデル構築ツールとして、Ecopath モデルは国際基準となりつつある。本研究では、日本海の漁業資源に Ecopath モデルを適用し、漁業資源の状態と漁業に対する生態系の応答を明らかにした。1985 年と 2013 年における京都府沿岸の水深 0~240 m の浅海域の漁業について、モデルを構築したところ、漁業の持続可能性を示す $Psust$ 値は、レジームシフトを挟む両年の間で大幅に向上していた。続いて、日本海西部海域の水深 200~500 m の深海域において、モデルの構築に必要な捕食被食関係を明らかにするため、底生生物の胃内容物を詳細に分析した。これをもとに日本海西部海域のモデルを構築したところ、同海域の $Psust$ 値も持続的とされる値を示した。さらに、シミュレーションツールである Ecosim を用いて漁獲圧を将来的に減少させた場合には、京都府沿岸ではマダイ、ヒラメ、およびアカエイが増加し、日本海西部海域ではマダラが増加することが予測された。一連の研究により、漁業生態系の動態を定量的に把握し予測するとともに、Ecopath モデルを適用する際の留意点を抽出することができた。

謝辞

ここに博士論文が完成できたのも、多くの先生方と共同研究者の方々の指導とご協力があったからです。そもそも、私が海洋生態学の研究を始めることができたのは、大学院入試に向けての勉強方法について助言をして頂いた京都大学舞鶴水産実験所 所長の益田 玲爾先生のお陰です。また、海洋生態学を親身になって教えて下さった京都大学フィールド科学教育研究センターの山下 洋先生は研究の立案から、調査、データ解析、論文執筆までの全ての過程で大変熱心にご指導して下さいました。博士課程の間何度も困難な場面がありましたが、研究者として尊敬する両先生の下で思う存分に研究ができたことは大変幸せでした。

Ecopath モデルの作成・構築にあたってはブリティッシュコロンビア大学の Villy Christensen 先生、水産研究・教育機構の亘 真吾博士に幾度となくご助言を頂きました。また、船上の曳網と採水調査では、京都大学舞鶴水産実験所の鈴木 啓太先生と小倉 良仁氏に、GIS や統計解析では、澤田 英樹先生にご指導を頂きました。里海生態保全学研究室の Edouard Lavergne 先生、久米 学博士、Ooga Justus Omuweri 博士、Alisa Kutur 博士、寺島 佑樹博士には情報収集や標本測定において協力頂きました。心よりお礼申し上げます。

また第3・4章の日本海西部調査では水産研究・教育機構の上田 祐司博士、藤原 邦浩博士、但州丸の船員の皆さま、香住高等学校の皆さまに船上で解剖の補助作業等大変お世話になりました。ここに感謝申し上げます。

最後に、研究生生活を支えてくれた家族に感謝いたします。

引用文献

- Abookire AA, Duffy-Anderson JT, Jump CM (2007) Habitat associations and diet of young-of-the-year Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) near Kodiak, Alaska. *Marine Biology* 150: 713-726
- Adams SM, Kimmel BL, Ploskey GR (1983) Sources of organic matter for reservoir fish production: a trophic-dynamics analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1480-1495
- Akiyama S (2007) Discards in large-scale set net in Tateyama Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi* 73(6)
- Akiyama S, Ueno M, Yamashita Y (2015) Population dynamics and reproductive biology of the mysid *Orientomysis japonica* in Tango Bay, Japan. *Plankton and Benthos Research* 10: 121-131
- Akoglu E, Salihoglu B, Libralato S, Oguz T, Solidoro C (2014) An indicator-based evaluation of Black Sea food web dynamics during 1960–2000. *Journal of Marine Systems* 134: 113-125
- Allen KR (1971) Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28: 1573
- Andersen T, Carstensen J, Hernandez-Garcia E, Duarte CM (2009) Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 49-57
- Aydin KY, Gaichas S, Ortiz I, Kinzey D, Friday N (2007) A Comparison of the Bering Sea, Gulf of Alaska, and Aleutian Islands Large Marine Ecosystems through Food Web Modeling. U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-178, pp 298
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) *Ecology*, 4th Edition, Blackwell Publishing, Oxford, pp 738
- Booth S, Walters WJ, Steenbeek J, Christensen V, Charmasson S (2020) An Ecopath with Ecosim model for the Pacific coast of eastern Japan: Describing the marine environment and its fisheries prior to the Great East Japan earthquake. *Ecological Modelling* 428: 109087

- Browman HI, Stergiou KI, Cury PM, Hilborn R, Jennings S, Lotze HK, Mace PM (2004) Perspectives on ecosystem-based approaches to the management of marine resources. *Marine Ecology Progress Series* 274, 269-303
- Carrassón M, Cartes JE (2002) Trophic relationships in a Mediterranean deep-sea fish community: partition of food resources, dietary overlap and connections within the benthic boundary layer. *Marine Ecology Progress Series* 241: 41-55
- Chavez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Ñiquen M (2003) From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299: 217-221
- Cheng J, William WLC, Tony JP (2009) Mass-balance ecosystem model of the East China Sea. *Progress in Natural Science* 19 (10): 1271-1280
- Choi YM, Yoon BS, Kim HS, Park JH, Park KY, Lee JB, Yang JH, Sohn MH (2013) Feeding Habits of *Lycodes tanakae* in the coastal waters of the middle East Sea, Korea. *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(6): 843-850
- Choviwatana P, Ejima S, Oka M, Ikegami T (2020) Web as an Evolutionary Ecosystem: Emergence of Keystone Species. In: *The 2020 Conference on Artificial Life*. pp 230-238
- Christensen V, Coll M, Steenbeek J, Buszowski J, Chagaris D, Walters CJ (2014) Representing variable habitat quality in a spatial food web model. *Ecosystems* 17:1397–1412
- Christensen V, Pauly D (1992) ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185
- Christensen V, Walters CJ (2004) Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172: 109-139
- Christensen V, Walters CJ, Pauly D (2005) Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver
- Christensen V, Walters CJ, Pauly D, Forrest R (2008) Ecopath with Ecosim version 6 user Guide.

Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver

Coll M, Libralato S, Tudela S, Palomera I, Pranovi F (2008) Ecosystem overfishing in the ocean. PLoS One 3(12): e3881

Coll M, Palomera I, Tudela S, Sardà F (2006) Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. Journal of Marine Systems 59(1-2): 63-96

Colléter M, Gascuel D, Ecoutin J-M, de Morais LT (2012) Modelling trophic flows in ecosystems to assess the efficiency of marine protected area (MPA), a case study on the coast of Sénégal. Ecological Modelling 232: 1-13

Colléter M, Valls A, Guitton J, Lyne M, Arreguín-Sánchez F, Christensen V, Gascuel D, Pauly D (2013) EcoBase: a repository solution to gather and communicate information from EwE models. PhD dissertation, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver

Costello C (2012) Status and Solutions for the World's Unassessed Fisheries. Science 338(6106): 517-520

Craig JK, Link JS (2023) It is past time to use ecosystem models tactically to support ecosystem-based fisheries management: Case studies using Ecopath with Ecosim in an operational management context. Fish and Fisheries 24(3):381-406

Divine LM, Bluhm BA, Mueter FJ, Iken K (2017) Diet analysis of Alaska Arctic snow crabs (*Chionoecetes opilio*) using stomach contents and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 135: 124-136

土居秀幸, 岡村寛 (2011) 生物群集解析のための類似度とその応用: R を使った類似度の算出, グラフ化, 検定. 日本生態学会誌 61(1): 3-20

Dolan TE, Patrick WS, Link JS (2015) Delineating the continuum of marine ecosystem-based management: a US fisheries reference point perspective. ICES Journal of Marine Science 73:

- Drazen JC, Seibel BA (2007) Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnology and Oceanography* 52(5): 2306-2316
- Drazen JC, Sutton TT (2017) Dining in the deep: the feeding ecology of deep-sea fishes. *Annual Review of Marine Science* 9: 337-366
- Ejima S, Oka M, Ikegami T (2019) Concept of keystone species in web systems: Identifying small yet influential online bulletin board threads. In: *Proceedings of the 10th ACM Conference on Web Science*. pp 81-85
- Essington TE (2007) Evaluating the sensitivity of a trophic mass-balance model (Ecopath) to imprecise data inputs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 628-637
- FAO (2016a) FAOSTAT Database. FAO, Rome
- FAO (2016b) The State of World Fisheries and Aquaculture 2016: in brief. FAO, Rome
- Fauchald K and Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of Polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review* 17: 173-284
- Fernandez-Arcaya U, Rotllant G, Ramírez-Llodra E, Recasens L, Aguzzi J, Flexas MM, Sanchez-Vidal A, López-Fernández P, Garcia JA, Company JB (2013) Reproductive biology and recruitment of the deep-sea fish community from the NW Mediterranean continental margin. *Progress in Oceanography* 118: 222-234
- Fetahi T, Schagerl M, Mengistou S, Libralato S (2011) Food web structure and trophic interactions of the tropical highland lake Hayq, Ethiopia. *Ecological Modelling* 222(3): 804-813
- Frisk MG, Miller TJ, Latour RJ, Martell SJD (2011) Assessing biomass gains from marsh restoration in Delaware Bay using Ecopath with Ecosim. *Ecological Modelling* 222(1): 190-200
- Fuji T, Kasai A, Suzuki KW, Ueno M, Yamashita Y (2010) Freshwater migration and feeding habits of juvenile temperate seabass *Lateolabrax japonicus* in the stratified Yura River estuary, the

- Sea of Japan. Fisheries Science 76: 643-652
- 藤田薫 (2018) 底びき網のグランドロープに対する生物の行動と漁獲への影響に関する研究. 水産研究・教育機構研究報告 47:83-117
- 藤田敏彦 (1988) 深海産クモヒトデ類の生態について. 日本ベントス研究会誌 33/34: 61-73
- Fulton EA, Fuller M, Smith ADM, Punt AE (2004) Ecological indicators of the ecosystem effects of fishing: Final Report. Report No. R99/1546, Australian Fisheries Management Authority, Canberra
- Fulton EA, Link JS, Kaplan IC, Savina-Rolland M, Johnson P, Ainsworth C, Horne P, Gorton R, Gamble RJ, Smith ADM, Smith DC (2011) Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. Fish and Fisheries 12:171-88
- Garcia SM, Kolding J, Rice J, Rochet MJ, Zhou S, Arimoto T, Beyer JE, Borges L, Bundy A, Dunn D, et al. (2012) Reconsidering the consequences of selective fisheries. Science 335(6072): 1045-1047
- Garcia SM, Rice J, Charles A (2016) Balanced harvesting in fisheries: a preliminary analysis of management implications. ICES Journal of Marine Science 73:1668-1678
- Gardiner K, Dick TA (2010) Arctic cephalopod distributions and their associated predators. Polar Research 29(2): 209-227
- Geers TM, Pikitch EK, Frisk MG (2016) An original model of the northern Gulf of Mexico using Ecopath with Ecosim and its implications for the effects of fishing on ecosystem structure and maturity. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 129: 319-331
- Gordeev I, Zhukova K, Frenkel S (2021) The first data on the diet and reproduction of Fedorov's lumpsucker (*Eumicrotremus fedorovi*). Fishery Bulletin 119: 33-40
- Greenstreet SP, Holland GJ, Guirey EJ, Armstrong E, Fraser HM, Gibb IM (2010) Combining hydroacoustic seabed survey and grab sampling techniques to assess “local” sandeel

- population abundance. *ICES Journal of Marine Science* 67(5): 971-984
- Guerra-García JM, Tierno de Figueroa JM (2009) What do caprellids (Crustacea: Amphipoda) feed on?. *Marine Biology* 156: 1881-1890
- Halouani G, Lasram FB, Shin YJ, Velez L, Verley P, Hattab T, Oliveros-Ramos R, Diaz F, Menard F, Baklouti M, Guyennon A, Romdhane MS, Le Loc'h F (2016) Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia). *Ecological Modelling* 339:45–57
- Harley CD (2011) Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science* 334(6059):1124-1127
- Hattab T, Lasram FBR, Albouy C, Romdhane MS, Jarboui O, Halouani G, Le Loc'h F (2013) An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. *Journal of Marine Systems* 128: 159-174
- 早川康博, 伴佳一郎, 加茂崇, 江崎恭志 (2012) 博多湾における養殖マガキの餌料指標としてのクロロフィル a の変動. *水産大学校研究報告* 61:1-10
- 林清志, 平川和正 (1997) 富山湾産ホタルイカの餌生物組成. *日本海区水産研究所研究報告*. 47:57-66
- 林勇夫 (1983) 日本海沿岸堆積物底の多毛類群集 若狭湾海域の例を中心に. *日本ベントス研究会連絡誌* 24: 49-53
- 林勇夫, 浜中雄一 (1979) 若狭湾西部海域 (丹後海) の底生動物群集: とくに多毛類群集における群集構造の特徴. *京都府立海洋センター研究報告* 3:38-65
- Heslenfeld P, Enserink EL (2008) OSPAR Ecological Quality Objectives: the utility of health indicators for the North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 65(8): 1392-1397
- Heymans JJ, Coll M, Link JS, Mackinson S, Steenbeek J, Walters C, Christensen V (2016) Best

- practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. Ecological Modelling 331: 173-184
- Hilborn R, Ovando D (2014) Reflections on the success of traditional fisheries management. ICES Journal of Marine Science 71:1040-1046
- 平川和正, 森田晃, 長田宏, 平井光行 (1999) 大和堆における動物プランクトン群集の季節変化およびそれらと海洋構造との関連. 日本海区水産研究所研究報告 49:37-56
- Hobson ES (1979) Interactions between piscivorous fishes and their prey. Predator-prey systems in fisheries management 231-242
- Holt RD (1984) Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. The American Naturalist 124: 377-406
- 堀越増興, 永田豊, 佐藤任弘 (1987) 日本列島をめぐる海 299pp 岩波書店
- Hunsicker ME, Essington TE, Aydin KY, Ishida B (2010) Predatory role of the commander squid *Berryteuthis magister* in the eastern Bering Sea: insights from stable isotopes and food habits. Marine Ecology Progress Series, 415: 91-108
- Ichinokawa M, Okamura H, Kurota H (2017) The status of Japanese fisheries relative to fisheries around the world. ICES Journal of Marine Science, 74(5): 1277-1287
- Ikeda T, Hirakawa K, Kajihara N (1994) Diet composition and prey size of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* (Sternoptychidae) in the Japan sea. Bulletin of Plankton Society of Japan, 41
- Itoh S, Kasai A, Takeshige A, Zenimoto K, Kimura S, Suzuki KW, Miyake Y, Funahashi T, Yamashita Y, Watanabe Y (2016) Circulation and haline structure of a microtidal bay in the Sea of Japan influenced by the winter monsoon and the Tsushima Warm Current. Journal of Geophysical Research: Oceans 121: 6331-6350
- Jaeger A, Connan N, Richard P, Cherel Y (2010) Use of stable isotopes to quantify seasonal changes

- of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 401: 269–277
- Kang DY, Ko A, Jeong JM, Baeck GW (2019) Diet composition of the sandfish, *Arctoscopus japonicus* in the coastal waters of East Sea, Korea. *Journal of the Korean Society of Fisheries and Ocean Technology* 55(4): 320-326
- 木所英昭 (2009) 気候変化に対するスルメイカの日本海での分布回遊と資源量変動に関する研究. 水産総合研究センター研究報告 27: 95-189
- 木元克則, 藤田薫, 野口昌之, 輿石裕一 (2001) 水産工学研究所 II 型 2m 幅桁網の開発とヒラメ稚魚の採集効率の推定. 水産工学研究所研報 22: 67-90
- 木村清志, 瀬能宏, 山口敦子, 鈴木寿之, 重田利拓 (2018) 海産魚類レッドリストとその課題. 魚類学雑誌 65(1): 97-116
- 清田雅史, 米崎史郎, 亘真吾 (2016) 水産関連データを活用した Ecopath with Ecosim 生態系モデルの構築方法. 水産海洋研究 80: 35-47
- Kiyota M, Yonezaki S, Watari S (2020) Characterizing marine ecosystems and fishery impacts using a comparative approach and regional food-web models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 175: 104773
- Klymus KE, Richter CA, Chapman DC, Paukert C (2015) Quantification of eDNA shedding rates from invasive bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis* and silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*. *Biological Conservation* 183:77-84
- 小畑雄大, 岩倉祐二, 綿貫啓, 櫻井泉 (2017) 永豊沖合魚礁における魚類蝟集効果の解明. 日本水産工学会 学術講演論文集 9-12
- 小島茂明, 足立健郎, 児玉安 (2007) 日本海における深海生物相形成と海洋環境変動: 深海底魚を例として (<特集> 日本海の生物相の変遷と環境変動-過去, 現在そして未来へ向けて). 化石 82: 67-71

- Kolding J, Jacobsen NS, Andersen KH, van Zwieten PA (2016) Maximizing fisheries yields while maintaining community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73:644-655
- 小山純弘 (2007) 生物と高圧科学—深海生物の分子細胞生物学—. 高圧力の科学と技術 17(3): 224-229
- 京都府 (1987) 京都府における魚種別地域別年間水産漁獲量（重量）及び売上金額. 京都府農林水産技術センター海洋センター研究報告
- 京都府 (2015) 京都府における魚種別地域別年間水産漁獲量（重量）及び売上金額. 京都府農林水産技術センター海洋センター研究報告
- Lai J, Lortie CJ, Muenchen RA, Yang J, Ma K (2019) Evaluating the popularity of R in ecology. *Ecosphere* 10(1): e02567
- Lassalle G, Gascuel D, Le Loc'h F, Lobry J, Pierce GJ, Ridoux V, Santos MB, Spitz J, Niquil N (2012) An ecosystem approach for the assessment of fisheries impacts on marine top predators: the Bay of Biscay case study. *ICES Journal of Marine Science* 69: 925-938.
- Lassalle G, Lobry J, Le Loc'h F, Mackinson S, Sanchez F, Tomczak MT, Niquil N (2013) Ecosystem status and functioning: searching for rules of thumb using an intersite comparison of food-web models of Northeast Atlantic continental shelves. *ICES Journal of Marine Science* 70(1): 135-149
- Lehodey P (2005) Reference manual for the spatial ecosystem and populations dynamics model seapodym. In First meeting of the Scientific Committee of the Western and Central Pacific Fisheries Commission WCPFC-SC1, Noumea, New Caledonia pp 8-19
- Libralato S, Coll M, Tudela S, Palomera I, Pranovi F (2008) Novel index for quantification of ecosystem effects of fishing as removal of secondary production. *Marine Ecology Progress Series* 355: 107-129

- Lilly GR (2002) Ecopath modelling of the Newfoundland Shelf: observations on data availability within the Canadian Department of Fisheries and Oceans. Fisheries Centre Research Reports 10(1): 22
- Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23(4): 399-417
- Link JS (2005) Translating ecosystem indicators into decision criteria. ICES Journal of Marine Science 62(3): 569-576
- Link JS (2010) Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: a plea for PREBAL. Ecological Modelling 221: 1580-1591
- Mackinson S, Daskalov G (2007) An ecosystem model of the North Sea to support and ecosystem approach to fisheries management: description and parameterisation. Cefas Science Series Technical Report 142:195
- Mackinson S, Platts M, Garcia C, Lynam C (2018) Evaluating the fishery and ecological consequences of the proposed North Sea multi-annual plan. PloS One 13(1): e0190015
- Masuda R (2008) Seasonal and interannual variation of subtidal fish assemblages in Wakasa Bay with reference to the warming trend in the Sea of Japan. Environmental Biology of Fishes 82: 387-399
- Masuda R, Yamashita Y, Matsuyama M (2008) Jack mackerel *Trachurus japonicus* juveniles use jellyfish for predator avoidance and as a prey collector. Fisheries Science 74: 276-284
- 松井萌 (2017) 漁灯に対するイカ類の行動応答に関する研究. 北海道大学博士論文
- Megrey BA, Rose KA, Klumb RA, Hay DE, Werner FE, Eslinger DL, Smith SL (2007) A bioenergetics-based population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model: description, calibration, and sensitivity analysis. Ecological Modelling 202:144–164
- Morato T, Watson R, Pitcher TJ, Pauly D (2006) Fishing down the deep. Fish and Fisheries 7(1): 24-

- Murakami H, Yoon S, Kasai A, Minamoto T, Yamamoto S, Sakata MK, Masuda R (2019) Dispersion and degradation of environmental DNA from caged fish in a marine environment. *Fisheries Science* 85: 327-337
- Murawski SA (2000) Definitions of overfishing from an ecosystem perspective. *ICES Journal of Marine Science* 57: 649-658
- 村山達朗, 笠原昭吾 (1988) 日本海のスルメイカの資源構造. 北海道区水産研究所, 昭和 62 年度イカ類資源・漁海況検討会議研究報告 22-30
- 村上弘章 (2019) 海産魚類の生態調査に資する環境 DNA 技術の開発に関する研究. 京都大学博士論文
- Nagasawa T (1993) Planktonic larvae and pelagic juveniles of the rockfish, *Sebastes minor* (Scorpaenidae). *Japanese Journal of Ichthyology* 40(1): 87-97
- 長沼光亮 (2000) 生物の生息環境としての日本海. 日本海区水産研究所研究報告 50: 1-42
- 中野昌次 (1993) クロザコエビの抱卵親エビの養成とふ出、飼育結果について. 日本海区水産研究所研究報告 29:77-91
- Neat FC, Campbell N (2013) Proliferation of elongate fishes in the deep sea. *Journal of Fish Biology* 83(6): 1576-1591
- Nichol DG, Kotwicki S, Zimmermann M (2013) Diel vertical migration of adult Pacific cod *Gadus macrocephalus* in Alaska. *Journal of Fish Biology* 83(1): 170-189
- 西村三郎 (1974) 日本海の成立：生物地理学からのアプローチ. 築地書館, 東京. pp 227
- 西川潤, 園田武, 桜井泉, 瀬戸雅文, 中尾繁 (2000) 苫小牧沿岸域における底生魚類群集の食性とマクロベントス. *日本水産学会誌* 66(1): 33-43
- Nishimura S (1983) Okhotsk Sea, Japan Sea, East China Sea. In *Ecosystems of the World Vol. 26 Estuaries and Enclosed Seas* 375-402

- Noto M, Yasuda I (1999) Population decline of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, in relation to sea surface temperature in the Kuroshio Extension. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 973-983
- 農林水産庁(2020) 令和2年度水産白書. 水産庁漁政部企画課, 東京
- Nédélec C, Prado J (1990) Definition and classification of fishing gear categories (No. 222). FAO
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. The Ecological Design and Planning Reader pp 203-216
- Odum WE, Heald EJ (1975) The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: L.E. Cronin (ed.) Estuarine Research. Academic Press, New York, pp 265-286
- Ohshimo S, Tanaka H, Hiyama Y (2009) Long-term stock assessment and growth changes of the Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the Sea of Japan and East China Sea from 1953 to 2006. Fisheries Oceanography 18: 346-358
- Okamura H, Yatsu A, Hiramatsu K (2002) Fisheries management based on ecosystem models A case study using Ecopath and Ecosim. Fisheries Science 68(sup1), 154-157
- 岡村悠梨子 (2021) 仙台湾におけるソウハチの生物学的特性. 宮城県水産研究報告 (21): 15-17
- Okiyama M (2004) Deepest demersal fish community in the Sea of Japan: a review. Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University 29: 409-429
- Omweri JO, Suzuki KW, Lavergne E, Yokoyama H, Yamashita Y (2018) Seasonality and occurrence of the dominant mysid *Neomysis awatschensis* (Brandt, 1851) in the Yura River estuary, central Sea of Japan. Estuarine Coastal and Shelf Science 211: 188-196
- Orlov AM (1998) The diets and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the northern Kuril Islands and southeastern Kamchatka. Alaska Fishery Research Bulletin 5(1): 1-17

- Paine RT (1995) A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology* 962-964
- Pauly D, Christensen V (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255-257
- Pauly D, Christensen V, Walters C (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57: 697-706
- Phillips R, Bearhop S, McGill RR, Dawson D (2009) Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the nonbreeding period. *Oecologia* 160: 795-806
- Piet GJ, van Overzee HMJ, Miller DCM, Gelabert ER (2017) Indicators of the ‘wild seafood’ provisioning ecosystem service based on the surplus production of commercial fish stocks. *Ecological Indicators* 72: 194-202
- Pikitch EK, Santora C, Babcock EA, Bakun A, Bonfil R, Conover DC, Dayton P, Doukakis P, Fluharty D, Heneman B, Houde ED, Link J, Livingston PA, Mangel M, McAllister MK, Pope J, Sainsbury KJ (2004) Ecosystem-based fishery management. *Science* 305(5682): 346-347
- Piroddi C, Giovanni B, Villy C (2010) Effects of local fisheries and ocean productivity on the northeastern Ionian Sea ecosystem. *Ecological Modelling* 221(11): 1526-1544
- Polovina JJ (1984) Model of a coral reef ecosystem. *Coral Reefs* 3:1-11
- Preikshot D, Beamish RJ, Neville CM (2013) A dynamic model describing ecosystem-level changes in the Strait of Georgia from 1960 to 2010. *Progress in Oceanography* 115: 28-40
- Puneeta P, Vijai D, Yoo HK, Matsui H, Sakurai Y (2015) Observations on the spawning behavior, egg masses and paralarval development of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus* in a laboratory mesocosm. *Journal of Experimental Biology* 218(23): 3825-3835
- Raschka S, Patterson J, Nolet C (2020) Machine learning in Python: Main developments and

- technology trends in data science, machine learning, and artificial intelligence. *Information* 11(4): 193
- Rose KA, Fiechter J, Curchitser EN, Hedstrom K, Bernal M, Creekmore S, Haynie A, Ito S, Lluch-Cota S, Megrey BA, Edwards CA, Checkley D, Koslow T, McClatchie S, Werner F, MacCall A, Agostini V (2015) Demonstration of a fully-coupled end-to-end model for small pelagic fish using sardine and anchovy in the California Current. *Progress in Oceanography* 138:348-380
- Sakamoto A, Shirakihara K (2017) Ecosystem dynamics in Tokyo Bay with a focus on high trophic levels using Ecopath with Ecosim. *Journal of Marine Science and Technology* 22: 1-10
- Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Goto T, Hiyama Y (2000) Changes in inferred spawning areas of *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 57(1): 24-30
- Sasano S, Murakami H, Suzuki KW, Minamoto T, Yamashita Y, Masuda R (2022) Seasonal changes in the distribution of black sea bream *Acanthopagrus schlegelii* estimated by environmental DNA. *Fisheries Science* 88(1): 91-107
- Seibel BA, Drazen JC (2007) The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362(1487): 2061-2078
- Serpetti N, Baudron AR, Burrows MT, Payne BL, Helaouet P, Fernandes PG, Heymans J. J (2017) Impact of ocean warming on sustainable fisheries management informs the Ecosystem Approach to Fisheries. *Scientific Reports* 7(1): 13438
- Skaret G, Pitcher TJ (2016) An Ecopath with Ecosim Model of the Norwegian Sea and Barents Sea Validated Against Time Series of Abundance. *Fisken og Havet* nr. 7. Institute of Marine Research, Bergen

- Steenbeek J, Buszowski J, Christensen V, Akoglu E, Aydin K, Ellis N, ... & Walters C (2016) Ecopath with Ecosim as a model-building toolbox: source code capabilities, extensions, and variations. *Ecological Modelling* 319: 178-189
- Sugisaki H, Terazaki M, Wada E, Nemoto T (1991) Feeding habits of a pelagic amphipod, *Themisto japonica*. *Marine Biology* 109: 241-244
- 水産庁 (2021) 令和 2 年度水産白書. 水産庁漁政部企画課, 東京
- Sánchez F, Olaso I (2004) Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecological Modelling* 172(2-4): 151-174
- Takasuka A, Oozeki Y, Kubota H, Lluch-Cota SE (2008) Contrasting spawning temperature optima: why are anchovy and sardine regime shifts synchronous across the North Pacific? *Progress in Oceanography* 77: 225-232
- 瀧憲司, 壺純子, 中川至純 (2002) 道東および常磐沿岸域におけるツノナシオキアミ *Euphausia pacifica* の胃内容物の特徴. *水産海洋研究* 66(3): 155-163
- 玉置泰司 (2018) 定置網漁業の今日的評価. *地域漁業研究* 58(1): 1-10
- 為石日出生, 藤井誠二, 前林篤 (2005) 日本海水温のレジームシフトと漁況 (サワラ・ブリ) との関係. *沿岸海洋研究* 42(2): 125-131
- Tecchio S, Coll M, Christensen V, Company JB, Ramirez-Llodra E, Sarda F (2013) Food web structure and vulnerability of a deep-sea ecosystem in the NW Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 75: 1-15
- Terashima Y, Yamashita Y, Asano K (2020) An economic evaluation of recreational fishing in Tango Bay, Japan. *Fisheries Science* 86: 925-937
- Tian Y (2014) Impacts of climate and marine environmental changes on the long-term variability in the fish populations around Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 80: 327-330
- Tian Y, Kidokoro H, Watanabe T (2006) Long-term changes in the fish community structure from the

- Tsushima warm current region of the Japan/East Sea with an emphasis on the impacts of fishing and climate regime shift over the last four decades. *Progress in Oceanography* 68(2-4): 217-237
- Tian Y, Kidokoro H, Watanabe T, Igeta Y, Sakaji H, Ino S (2012) Response of yellowtail, *Seriola quinqueradiata*, a key large predatory fish in the Japan Sea, to sea water temperature over the last century and potential effects of global warming. *Journal of Marine Systems* 91: 1-10
- Tian Y, Kidokoro H, Watanabe T, Iguchi N (2008) The late 1980s regime shift in the ecosystem of Tsushima warm current in the Japan/East Sea: evidence from historical data and possible mechanisms. *Progress in Oceanography* 77(2-3): 127-145
- Tian Y, Nashida K, Sakaji H (2013) Synchrony in the abundance trend of spear squid *Loligo bleekeri* in the Japan Sea and the Pacific Ocean with special reference to the latitudinal differences in response to the climate regime shift. *ICES Journal of Marine Science* 70: 968-979
- Tian Y, Uchikawa K, Ueda Y, Cheng J (2014) Comparison of fluctuations in fish communities and trophic structures of ecosystems from three currents around Japan: synchronies and differences, *ICES Journal of Marine Science* 71(1):19-34
- 戸嶋孝, 太田武行, 児玉晃治, 木所英昭, 藤原邦浩 (2013) 漁獲状況および標識放流試験からみた近年の日本海におけるサワラの分布・移動. 京都府農林水産技術センター海洋センター研究報告 35:1-12
- Tomczak MT, Niiranen S, Hjerne O, Blenckner T (2012) Ecosystem flow dynamics in the Baltic Proper-Using a multi-trophic dataset as a basis for food-web modelling. *Ecological Modelling* 230: 123-147
- 友田努, 堀田和夫, 森岡泰三 (2006) 七尾湾および富山湾で放流したハタハタ人工種苗の成育, 産卵と移動. *日本水産学会誌* 72(6): 1039-1045
- Trites AW, Livingston PA, Mackinson S, Vasconcellos M, Springer AM, Pauly D (1999) Ecosystem

- change and the decline of marine mammals in the Eastern Bering Sea: testing the ecosystem shift and commercial whaling hypotheses. *Fisheries Centre Research Reports* 7(1): 106
- Turner CR, Barnes MA, Xu CCY, Jones SE, Jerde CL, Lodge DM (2014) Particle size distribution and optimal capture of aqueous microbial eDNA. *Methods in Ecology and Evolution* 5:676-684
- 内野憲, 山崎淳, 藤田真吾 (1994) 京都府沖合海域のアカガレイの生態に関する研究 (1): 食性. 京都府農林水産技術センター海洋センター研究報告 41-45
- Ulanowicz RE, Puccia CJ (1990) Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 7-16
- Valls A, Coll M, Christensen V (2015) Keystone species: toward an operational concept for marine biodiversity conservation. *Ecological Monographs* 85: 29-47
- Virnstein RW (1977) The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58:1199-1217
- Walters C, Christensen V, Pauly D (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7(2):139-172
- Walters C, Pauly D, Christensen V (1999) Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2(6):539-554
- Walters CJ, Pauly D, Christensen V, Kitchell JF (2000) Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems* 3(1):70-83
- Walters CJ, Christensen V, Martell SJ, Kitchell JF (2005) Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES Journal of Marine Science* 62(3):558-68
- Watanabe K, Kasai A, Fukuzaki K, Ueno M, Yamashita Y. (2017) Estuarine circulation-driven entrainment of oceanic nutrients fuels coastal phytoplankton in an open coastal system in Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 184:126-137
- Watari S, Murase H, Yonezaki S, Okazaki M, Kiyofuji H, Tamura T, Hakamada T, Kanaji Y, Kitakado

- T (2019) Ecosystem modeling in the western North Pacific using Ecopath, with a focus on small pelagic fishes. Marine Ecology Progress Series 617: 295-305
- 亙真吾 (2015) 瀬戸内海周防灘における Ecopath with Ecosim による多魚種・多漁業を一括対象とした資源解析. 水産海洋研究 79(4): 255-265
- Watson RA, Nowara GB, Tracey SR, Fulton EA, Bulman CM, Edgar GJ, Barrett NS, Lyle JM, Frusher SD, Buxton CD (2013) Ecosystem model of Tasmanian waters explores impacts of climate-change induced changes in primary productivity. Ecological Modelling 264: 115-129
- Whiterod NS, Zukowski S (2019) It's not there, but it could be: a renewed case for reintroduction of a keystone species into the Lower River Murray. Transactions of the Royal Society of South Australia 143: 51-66
- Wilcox TM, McKelvey KS, Young MK, Lowe WH, Schwartz MK (2015) Environmental DNA particle size distribution from brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Conservation Genetics Resources 7:639–641
- Xu S, Chen Z, Li S, He P (2011) Modeling trophic structure and energy flows in a coastal artificial ecosystem using mass-balance Ecopath model. Estuaries and Coasts 34(2): 351-363
- Yamakami R, Wada S (2022) Stomach contents of the deep-water whelks *Buccinum kashimanum* and *Neptunea* sp. (Caenogastropoda: Buccinidae) off the coast of Cape Esan, Southwestern Hokkaido, Japan, in the Western North Pacific Ocean. Venus (Journal of the Malacological Society of Japan) 80(1-2): 40-46
- Yamamoto S, Masuda R, Sato Y, Sado T, Araki H, Kondoh M, Minamoto T, Miya M (2017) Environmental DNA metabarcoding reveals local fish communities in a species-rich coastal sea. Scientific Reports 7: 40368
- 山本孝治 (1949) 底魚類の食性に関する研究第 1 報カレヒの食性に就いて. 日本水産学会誌 15(5): 203-208

- 山内務巨, 濱津友紀, 大村敏昭 (2008) 北海道東部沖太平洋大陸斜面における底魚類の分布パターンと優占種の食性. 北海道大学水産科学研究彙報 58:11-19
- 山崎淳, 大木繁, 内野憲 (1999) 京都府沖合海域のアカガレイの生態に関する研究(4): 産卵期の分布様式. 京都府立海洋センター研究報告 21:1-7
- Yang MS (2006) Food habits of groundfishes in the Gulf of Alaska in 1999 and 2001. NOAA technical memorandum NMFS-AFSC-164
- 安田徹 (1967) 若狭湾におけるズワイガニの食性-I 胃内容物組成について. 日本水産学会誌 33(4): 315-319
- Yasui M, Yasuoka T, Tanioka K, Shiota O (1967) Oceanographical studies of the Japan Sea (1) -Water characteristics. The Oceanographical Magazine 19: 177-192
- Yatsu A (2019) Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago. Fisheries Science 85: 611-639
- Yokoyama H, Hayashi I (1980) Zonation and species diversity of smaller macrobenthos in the westernmost part of Wakasa Bay (the Sea of Tango). Journal of the Oceanographical Society of Japan 36: 46-58
- 横山寿, 林勇夫, 浜中雄一 (1977) 若狭湾由良川沖海域における底生動物の分布について -春季相. 昭和 50 年度京都府水産試験場報告 pp 53-65
- 米崎史郎, 清田雅史, 成松庸二, 服部努, 伊藤正木 (2016) Ecopath アプローチによる三陸底魚群集を中心とした漁業生態系の構造把握. 水産海洋研究 80(1): 1-19