

## Ecopathアプローチによる三陸沖底魚群集を中心とした 漁業生態系の構造把握

米崎史郎<sup>1†</sup>・清田雅史<sup>1,2</sup>・成松庸二<sup>3</sup>・服部 努<sup>3</sup>・伊藤正木<sup>4</sup>

### Quantification of the demersal marine ecosystem structure in the northern district of the Tohoku sea area, northeastern Japan based on Ecopath approach

Shiroh YONEZAKI<sup>1†</sup>, Masashi KIYOTA<sup>1,2</sup>, Yoji NARIMATSU<sup>3</sup>, Tsutomu HATTORI<sup>3</sup> and Masaki ITO<sup>4</sup>

三陸沖の底魚漁業の漁獲統計データおよび底魚類現存量調査データを用いて、底魚群集を中心に46機能群を有したEcopath生態系モデルを構築し、Ecopathのアウトプットや指標から、生態系食物網構造を記述し、漁業の生態系への影響評価を行った。重要な餌生物となる機能群は、マクロベントス、中深層性魚類、ツノナシオキアミであったが、これらに対する捕食者間の餌選択性は異なった。また、現存量が小さいものの、三陸沖の底層生態系において鍵となる機能群は、中深層性さめ類、マダラ2+歳魚およびムネダラであったが、これら間の餌生物を巡る重複度は低く、競合関係は見られなかった。漁業活動の生態系への影響評価において、漁獲量に必要な基礎生産量は、かけ廻し漁業が2そう曳き網漁業よりも低く、高次捕食者の餌生物に対する影響は逆にかけ廻し漁業が2そう曳き網漁業よりも高かった。

An Ecopath model for the demersal marine ecosystem (46 functional groups) was constructed based on fisheries resources survey data and commercial fisheries catch statistics in the northern district of northeastern Japan. This is the first Ecopath model for demersal marine ecosystems in the sea area around Japan. We used outputs of the Ecopath model and network analysis tools to quantitatively describe the food web structure and examine the fisheries impacts on the ecosystem. Macrobenthos, mesopelagic fishes, and Pacific krill *Euphausia pacifica* were identified as important prey species, but prey selectivity of these species differed by predators. Keystone functional groups were demersal sharks, Pacific cod *Gadus macrocephalus* (2+years), and giant grenadier *Coryphaenoides pectoralis*. In primary production required (PPR%), Danish seine-trawl fishery was lower than pair-trawl fishery, whereas in relative loss in production (L-index), Danish seine-trawl fishery was higher than pair-trawl fishery.

**Key words:** Ecopath, demersal fishes, marine ecosystem, Trawl fishery, Fishing impact

#### はじめに

漁業活動はFishing down (Pauly et al., 1998) や Trophic cascade (e.g., Daskalov, 2002; Scheffer et al., 2005) などを引き起こすことで、海洋生態系に負の影響を与えるという批判

が、20世紀終盤以降多くなってきた。それに伴って現在では、海洋生態系全体を保全した上で漁業資源を持続的に利用していく必要性が認識されてきており、その典型的かつ基本的な概念である生態系に基づく漁業管理 (EBFM:

2015年4月28日受付, 2015年11月30日受理

<sup>1</sup> 国立研究開発法人水産総合研究センター国際水産資源研究所

National Research Institute of Far Seas Fisheries, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

<sup>2</sup> 東京海洋大学

Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

<sup>3</sup> 国立研究開発法人水産総合研究センター東北水産研究所

Tohoku National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 25-259 Same-machi, Hachinohe, Aomori 031-0841, Japan

<sup>4</sup> 国立研究開発法人水産総合研究センター北海道水産研究所

Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 116 Katsurakoi, Kushiro, Hokkaido 085-0802, Japan

† yonez@affrc.go.jp

Ecosystem-Based Fisheries Management) (Link, 2010) や漁業における生態系アプローチ (EAF: Ecosystem Approach to Fisheries) (FAO, 2003) などが提唱されている。これらは、漁業活動を生態系の中に位置づけたうえで、海洋生態系にかかわるすべての要因を包括的に捉え、持続可能な漁業の発展や漁業管理を目指す考え方である。しかし漁業を取り巻く生態系の実像を理解することは容易ではなく、我が国ではこれらの概念を盛り込んだ管理施策を立案し実施するまでにはいまだ至っていない。生態系を保全しつつ漁業資源を持続的に利用していくためには、まずは漁業活動を海洋生態系の中に位置づけたうえで生態系の構造と機能を把握しなければならない。

本研究が対象とする三陸沖は、黒潮系の暖水と親潮系の冷水が混合することで複雑な海洋構造が形成されている海域である (川合, 1989)。さらに陸棚や陸棚斜面など多様な地理的な特徴も有しておりそれらの結果、多様で豊富な水産資源が育まれ世界でも有数の好漁場となっている (水産庁, 2010)。

水産総合研究センター東北区水産研究所 (以下、東北水研) では、三陸沖の主要底魚類の資源量を推定することを目的に、1995年から着底トロール底魚類現存量調査を行っている (永尾ほか, 2014)。本研究ではこれらのデータに加え沖合底びき網漁業等の漁獲統計データを用いて、海洋生態系モデルを構築した。このモデルを用いて三陸沖の底魚類を中心とした生態系の構造を定量的に把握し、生態系構成種間の相互関係や生態系に対する底びき網漁業の影響について検討した。

## 材料と方法

### 海洋生態系モデル

本研究に使用したEcopath with Ecosim (EwE; Ver. 6.4.11414.0) は、捕食-被食関係を通じた現存量の収支を定量化する代表的なマスバランス型・end-to-end型であり、デトリタスから高次捕食者までを対象としている (Christensen and Walters, 2004)。このモデルは、生態系を考慮した漁業管理のための生態系モデルとして開発され、高次捕食者と漁業を対象としたシミュレーションに広く用いられている (Coll  ter et al., 2015)。また本モデルは、生態系における機能群 (Functional group) の食物組成 (DC: Diet Composition) を必須のパラメータとしており、それを用いて被食量を他種との関係に拡張し、生産量 (P: Production)、摂取量 (Q: Consumption) および現存量でバランスさせることを前提としている (e.g., 清田ほか, 2016)。

### 機能群の区分

詳細な種間関係を把握するために、底魚類については原則として種レベルで機能群を設定した。さらに主要な漁獲対象種であるマダラ *Gadus macrocephalus*、スケトウダラ *G. chalcogrammaus* については、年齢によってそれぞれ0歳魚

(機能群番号9、以後機能群番号を#とする、Table 1)、1歳魚 (#10)・2+歳魚 (#11)、0歳魚 (#12)、1+歳魚 (#13) を個別の機能群として設定した。キチジ *Sebastolobus macrochir* については、体サイズ別に小型 (標準体長16 cm未満, #21) と大型 (標準体長16 cm以上, #22) に区分して機能群を設定した。以上の結果、底魚類28群、中深層性さめ類1群、中深層性魚類1群、表層性浮魚類1群、頭足類7群、ベントス類4群、動物プランクトン2群、植物プランクトン1群、デトリタス1群の計46の機能群によって本モデルを構築した (Table 1)。

### 各機能群の現存量の推定

本研究では青森県尻屋崎沖から宮城県気仙沼沖の水深100–1,000 mの14,344 km<sup>2</sup>を対象としている。その海域内に設置した46定点において、春季 (2002年と2003年の4月) と秋季 (1997年–2009年の10月) に東北水研所属の漁業調査船・若鷹丸 (692 t) によって、着底トロールによる調査を行った (Fig. 1, 永尾ほか, 2014)。その結果を用いて、海域の底魚類の現存量を等深線に推定し、さらに面積密度法によって各機能群の現存量を推定した。そのうえで機能群ごとに単位面積当たりの現存量 (B: t km<sup>-2</sup>) を算出した。

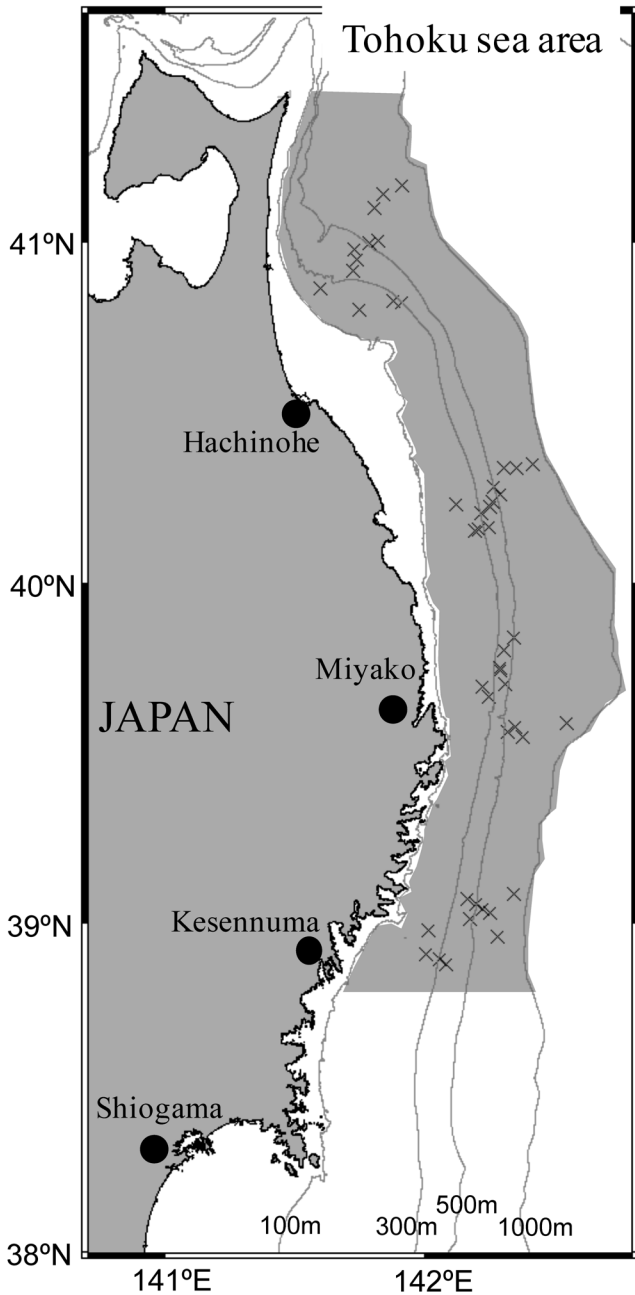
### 各機能群の生物特性値の設定方法

各機能群の現存量当たりの生産量 (P (t km<sup>-2</sup>) B<sup>-1</sup>) と摂取量 (Q (t km<sup>-2</sup>) B<sup>-1</sup>) は、主に魚類生物特性情報データベース FishBase (<http://www.fishbase.org/search.php>, 2015年4月7日) のLife-history toolを用いた。マダラ (#9–11)、スケトウダラ (#12, 13)、キチジ (#21, 22) のP/Bは、全死亡係数 (Z) を用いた。なぜならZはP/Bと同値であるためである (Christensen et al., 2008)。なおLife-history toolでは、P/BはPauly (1980) の経験式にベルタランフィー成長式のパラメータ (極限体長や成長速度) を入力することにより計算され、Q/BはPalomares and Pauly (1989) の経験式にZや極限体重などを入力することにより計算される。なお、適切なP/BまたはQ/B値がない場合には、摂取量当たりの生産量 (食物転換効率, P/Q) を、表層性浮魚類 (#5) については0.25、中深層性魚類 (#6)、ずわいがに類 (#39)、その他のかに類 (#40)、およびマクロベントス (#44) については0.30とした。モデルによって現存量を推定した機能群の、モデル内で利用される割合 (EE: Ecotrophic Efficiency) は0.90–0.99の範囲に設定した。現存量が既知の機能群については、EEをモデルで計算した。対象海域に周年生息しない機能群については、当海域から移出する割合 (Emigration rate) やDCにおける系外での摂取割合 (Import) で調節した (Table 2)。各機能群の生物特性値が調査によって得られない場合や、複数の種を含む機能群については、FishBaseのLife-history toolから近縁種や代表性のある種の値を引用するか、もしくは文献値を引用した。

中深層性さめ類 (#1) のP/BとQ/Bは、FishBaseのLife-

**Table 1.** List of functional groups in the Ecopath model for the demersal ecosystem model in the northern district of northeastern Japan.

Functional groups	Scientific name and/or main group description
1 Demersal sharks	Blackbelly lanternshark <i>Etmopterus lucifer</i> , North Pacific spiny dogfish <i>Squalus acanthias suckleyi</i> , and Whitefin dogfish <i>Centroscyllum ritteri</i>
2 Spiny eel	<i>Notacanthus chemnitzii</i>
3 Kaup's arrowtooth eel	<i>Synaphobranchus kaupii</i>
4 Duck-billed eel	<i>Nettastoma parviceps</i>
5 Pelagic fishes	Chub mackerel <i>Scomber japonicus</i> , Japanese anchovy <i>Engraulis japonica</i> , Japanese sardine <i>Sardinops melanostictus</i> , Pacific saury <i>Cololabis saira</i> , and Skipjack tuna <i>Katsuwonus pelamis</i>
6 Mesopelagic fishes	Lanternfishes
7 Japanese codling	<i>Physiculus maximowiczi</i>
8 Threadfin hakeling	<i>Laemonema longipes</i>
9 Pacific cod 0 yr	<i>Gadus macrocephalus</i>
10 Pacific cod 1 yr	<i>G. macrocephalus</i>
11 Pacific cod 2+yr	<i>G. macrocephalus</i>
12 Walleye pollock 0 yr	<i>Gadus chalcogrammaus</i>
13 Walleye pollock 1+yr	<i>G. chalcogrammaus</i>
14 Giant grenadier	<i>Coryphaenoides pectoralis</i>
15 Longfin grenadier	<i>Coryphaenoides longifilis</i>
16 Pacific grenadier	<i>Coryphaenoides acrolepis</i>
17 Popeye grenadier	<i>Coryphaenoides cinereus</i>
18 Largenose grenadier	<i>Coryphaenoides nasutus</i>
19 Longarm grenadier	<i>Abyssicola macrochir</i>
20 Yellow goosfish	<i>Lophius litulon</i>
21 Broadbanded thornyhead-small	<i>Sebastobolus macrochir</i>
22 Broadbanded thornyhead-large	<i>S. macrochir</i>
23 Darkfin sculpin	<i>Malacocottus zonurus</i>
24 Soft eelpout	<i>Bothrocara zestum</i>
25 Jelly eelpout	<i>Bothrocara tanakae</i>
26 Longsnout prickback	<i>Lumpenella longirostris</i>
27 Kamchatka flounder	<i>Atheresthes evermanni</i>
28 Flathead flounder	<i>Hippoglossoides dubius</i>
29 Roughscale flounder	<i>Clidoderma asperrimum</i>
30 Willowy flounder	<i>Tanakius kitaharae</i>
31 Slime flounder	<i>Microstomus achne</i>
32 Japanese flying squid	<i>Todarodes pacificus</i>
33 Spear squid	<i>Loligo bleekeri</i>
34 Sparkling enope squid	<i>Watasenia scintillans</i>
35 Other squids	
36 North Pacific giant octopus	<i>Paroctopus dofleini</i>
37 Chestnut octopus	<i>Paroctopus conispadiceus</i>
38 Other octopuses	
39 Snow crabs	Snowcrab <i>Chionoecetes opilio</i> , and Red snow crab <i>C. japonicus</i>
40 Other crabs	
41 Shrimps	Alaskan pink shrimp <i>Pandalus eous</i>
42 Pacific krill	<i>Euphausia pacifica</i>
43 Other zooplankton	Copepods
44 Macrobenthos	
45 Phytoplankton	
46 Detritus	



**Figure 1.** Map showing the area studied along the Pacific coast of Aomori, Iwate, and Miyagi Prefectures, northeastern Japan. Crosses indicate fixed stations for the bottom-trawl survey. The grey portion indicates the study area (14,344 km<sup>2</sup>).

history toolを用いてフジクジラ *Etmopterus lucifer* の値を引用し, Bを推定した. この機能群の一部(アブラツノザメ *Squalus acanthias suckley* など)は対象海域に周年生息しないことから, Emigration rateを0.10, またDCのImportを0.10とした.

表層性浮魚類(#5)は主にマサバ *Scomber japonicus*, カタクチイワシ *Engraulis japonica*, サンマ *Cololabis saira*,

カツオ *Katsuwonus pelamis* から構成される. この機能群は沖合底びき網漁業以外で漁獲されることから, それぞれの漁獲対象種のMおよび漁獲死亡係数(F)を考慮してP/Bを1.20とした. また, この機能群は, 本研究の対象海域に季節来遊すること(渡辺ほか, 1995; 目黒ほか, 2002; 中神ほか, 2014), またこの機能群を捕食する高次捕食者(海生哺乳類など)の影響を考慮して, Emigration rateを0.12, DCのImportを0.20とし, Bを推定した.

中深層性魚類(#6)は, 主にはだかいわし類から構成される. P/Bは, Yamamura (2004) および Ikeda et al. (2008) にしたがって, 1.50とした. また海生哺乳類などの高次捕食者の影響を考慮して, Emigration rateを0.10とし, Bを推定した.

スケトウダラ1+歳魚(#13)の主産卵海域は北海道噴火湾周辺である(Nishimura et al., 2002). 従って本研究の対象海域以外でも摂餌していることを考慮して, Emigration rateを0.20, DCのImportを0.30とした. また, テナガダラ *Abyssicola macrochir* (#19)も季節的に本研究の対象海域へ来遊することを考慮して(Fujiwara et al., 2005), Emigration rateを0.20およびDCのImportを0.30とした.

クロソコギス *Notacanthus chemnitzii* (#2), イラコアナゴ *Synphobranchius kaupii* (#3), クズアナゴ *Nettastoma parviceps* (#4), コブシカジカ *Malacocottus zonurus* (#23), カンテンゲンゲ *Bothrocara tanakae* (#25), ヤナギムシガレイ *Tanakius kitaharae* (#30)のP/BとQ/Bについては, Fish-BaseのLife-history toolの値を採用し, Bを推定した. クズアナゴ(#4)は, 成熟個体が対象海域において採集されていないことから, 周年生息していないと考え, Emigration rateを0.10とした. また, カンテンゲンゲ(#25)のQ/Bは, シロゲンゲ *Bothrocara zestum* (#24)の値で代用した.

頭足類のP/BとQ/Bについては, 村田・嶋津(1982), Brodeur et al. (1999)に従って, スルメイカ *Todarodes pacificus* (#32), ヤリイカ *Loligo bleekeri* (#33), ミズダコ *Paroctopus dofleini* (#36), ヤナギダコ *P. conispadiceus* (#37)を2.56(P/B), 7.30(Q/B), その他のいか類(#35), その他のたこ類(#38)を3.00(P/B), 15.00(Q/B)とした. またホタルイカ *Watasenia scintillans* (#34)のP/BとQ/Bについては, 2.56, 8.00とした. スルメイカ(#32)とヤリイカ(#33)は, 対象海域に季節来遊することから(森・中村, 2001; 服部ほか, 2014), Emigration rateを0.12とし, DCのImportを0.40(スルメイカ, #32), 0.20(ヤリイカ, #33)とした. ホタルイカ(#34)とその他のいか類(#35)は, 海生哺乳類などの高次捕食者による捕食の影響を考慮して, Emigration rateを0.12とした.

底生性甲殻類のP/Bは, Ainsworth et al. (2002), Aydin et al. (2003)に従って, ずわいがに類(#39), その他のかに類(#40)を2.50, えび類(ホッコクアカエビ *Pandalus eous* など含む, #41)を2.56とした.



**Table 2.** Main input and output in the Ecopath model for the demersal ecosystem model in the northern district of northeastern Japan. Bold type values are estimated in Ecopath.

Functional groups	Trophic level	Biomass (t/km <sup>2</sup> )	P/B (year <sup>-1</sup> )	Q/B (year <sup>-1</sup> )	P/Q (year <sup>-1</sup> )	EE	Emigration rate (year <sup>-1</sup> )	PPR (PP) (%)*
1 Demersal sharks	<b>4.64</b>	<b>0.107</b>	0.33	2.90	—	0.90	0.10	<b>0.728</b>
2 Spiny eel	<b>3.19</b>	<b>0.003</b>	0.13	1.70	—	0.90	0.00	
3 Kaup's arrowtooth eel	<b>3.61</b>	<b>0.042</b>	0.16	2.20	—	0.90	0.00	<b>0.041</b>
4 Duck-billed eel	<b>3.23</b>	<b>0.001</b>	0.35	4.50	—	0.90	0.10	
5 Pelagic fishes	<b>4.05</b>	<b>5.73</b>	1.20	—	0.25	0.90	0.12	
6 Mesopelagic fishes	<b>3.21</b>	<b>40.96</b>	1.50	—	0.25	0.90	0.10	
7 Japanese codling	<b>3.89</b>	0.115	0.36	3.40	—	<b>0.85</b>	0.00	<b>0.068</b>
8 Threadfin hakeling	<b>3.76</b>	3.262	0.37	2.80	—	<b>0.33</b>	0.00	<b>0.100</b>
9 Pacific cod 0 yr	<b>3.43</b>	0.085	0.31	3.70	—	<b>0.96</b>	0.00	<b>0.000</b>
10 Pacific cod 1 yr	<b>4.26</b>	0.500	0.90	3.00	—	<b>0.34</b>	0.00	<b>0.608</b>
11 Pacific cod 2+yr	<b>4.67</b>	0.981	1.13	1.50	—	<b>0.28</b>	0.00	<b>2.785</b>
12 Walleye pollock 0 yr	<b>3.12</b>	0.224	0.31	3.20	—	<b>0.85</b>	0.00	
13 Walleye pollock 1+yr	<b>3.54</b>	1.980	0.90	2.10	—	<b>0.60</b>	0.20	<b>0.439</b>
14 Giant grenadier	<b>4.27</b>	0.589	0.41	1.80	—	<b>0.17</b>	0.00	<b>0.383</b>
15 Longfin grenadier	<b>4.06</b>	0.511	0.36	1.70	—	<b>0.23</b>	0.00	<b>0.028</b>
16 Pacific grenadier	<b>3.47</b>	0.546	0.22	1.90	—	<b>0.36</b>	0.00	<b>0.023</b>
17 Popeye grenadier	<b>3.24</b>	0.654	0.79	5.60	—	<b>0.16</b>	0.00	<b>0.008</b>
18 Largenose grenadier	<b>3.16</b>	0.209	0.75	4.80	—	<b>0.32</b>	0.00	<b>0.002</b>
19 Longarm grenadier	<b>3.78</b>	0.168	0.62	2.30	—	<b>0.69</b>	0.20	<b>0.003</b>
20 Yellow goosefish	<b>4.60</b>	0.045	0.76	1.40	—	<b>0.47</b>	0.00	<b>0.061</b>
21 Broadbanded thornyhead-small	<b>3.19</b>	0.407	0.22	3.80	—	<b>0.58</b>	0.00	<b>0.013</b>
22 Broadbanded thornyhead-large	<b>3.68</b>	0.311	0.22	2.20	—	<b>0.72</b>	0.00	<b>0.026</b>
23 Darkfin sculpin	<b>3.13</b>	<b>1.751</b>	0.18	1.70	—	0.90	0.00	
24 Soft eelpout	<b>3.44</b>	1.694	0.22	5.70	—	<b>0.42</b>	0.00	
25 Jelly eelpout	<b>3.15</b>	<b>0.797</b>	0.22	5.20	—	0.90	0.00	
26 Longsnout prickback	<b>3.09</b>	1.466	0.23	3.40	—	<b>0.47</b>	0.00	
27 Kamchatka flounder	<b>3.64</b>	0.094	0.22	2.30	—	<b>0.97</b>	0.00	<b>0.076</b>
28 Flathead flounder	<b>3.21</b>	0.079	0.64	3.80	—	<b>0.65</b>	0.00	<b>0.002</b>
29 Roughscale flounder	<b>3.20</b>	0.057	0.47	1.70	—	<b>0.77</b>	0.00	<b>0.001</b>
30 Willowy flounder	<b>3.37</b>	<b>0.045</b>	0.48	5.30	—	0.90	0.00	<b>0.001</b>
31 Slime flounder	<b>3.10</b>	0.197	0.46	2.60	—	<b>0.45</b>	0.00	<b>0.003</b>
32 Japanese flying squid	<b>4.06</b>	<b>1.200</b>	2.56	7.30	—	0.95	0.12	<b>2.307</b>
33 Spear squid	<b>3.55</b>	<b>0.631</b>	2.56	7.30	—	0.95	0.12	<b>0.039</b>
34 Sparkling enope squid	<b>3.12</b>	<b>1.099</b>	3.00	8.00	—	0.99	0.12	
35 Other squids	<b>3.49</b>	<b>6.183</b>	3.00	15.00	—	0.95	0.12	
36 North Pacific giant octopus	<b>3.54</b>	0.240	2.56	7.30	—	<b>0.52</b>	0.00	<b>0.014</b>
37 Chestnut octopus	<b>3.66</b>	0.135	2.56	7.30	—	<b>0.69</b>	0.00	<b>0.031</b>
38 Other octopuses	<b>3.72</b>	<b>0.132</b>	3.00	15.00	—	0.95	0.00	
39 Snow crabs	<b>3.72</b>	0.619	2.50	—	0.30	<b>0.14</b>	0.00	<b>0.001</b>
40 Other crabs	<b>2.96</b>	<b>0.585</b>	2.50	—	0.30	0.95	0.00	<b>0.001</b>
41 Shrimps	<b>2.43</b>	<b>28.61</b>	2.56	<b>8.52</b>	—	0.95	0.00	<b>&lt;&lt;0.001</b>
42 Pacific krill	<b>2.10</b>	<b>72.94</b>	2.56	12.05	—	0.95	0.10	<b>0.361</b>
43 Other zooplankton	<b>2.02</b>	11.20	23.16	<b>45.35</b>	—	0.95	0.12	
44 Macrobenthos	<b>2.10</b>	<b>34.72</b>	3.44	—	0.30	0.90	0.00	
45 Phytoplankton	<b>1.00</b>	13.61	129.56	—	—	<b>0.61</b>	0.00	
46 Detritus	<b>1.00</b>	406.0	—	—	—	<b>0.58</b>	0.00	

\*PPR: Primary production required of primary producer (phytoplankton)

Aydin et al. (2003) に従ってツノナシオキアミ *Euphausia pacifica* (#42) の P/B と Q/B を 2.56, 12.05 とし, B を推定した. またツノナシオキアミ (#42) は海生哺乳類などの高次捕食者による捕食の影響を考慮して, Emigration rate を 0.10 とした. その他の動物プランクトン (#43) は主にかいし類で, B については田所ほか (2016) に従って  $11.20 \text{ t km}^{-2}$ , P/B については, 山口 (2011) に従って  $23.16 \text{ t km}^{-2}$  とした. また動物プランクトン (#43) は海生哺乳類などの高次捕食者による捕食の影響を考慮して, Emigration rate を 0.12 とし, Q/B を推定した. マクロベントス (#44) は主にくもひとで類で, 分布情報 (藤田, 1988; Kojima and Ohta, 1989) や Tumbiolo and Downing (1994) の経験式から P/B を算出し ( $129.56 \text{ t km}^{-2}$ ), B を推定した.

植物プランクトン (#45) の B および P/B は, 三陸沖の年平均クロロフィル *a* の現存量と月平均基礎生産速度 (亀田, (投稿準備中)) を基に, それぞれ  $13.61 \text{ t km}^{-2}$ ,  $129.56 \text{ t km}^{-2}$  とし, EE を推定した. デトリタス (#46) の B は, Pauly et al. (1993) の経験式から求めた.

#### 漁獲量データ

EwE は, 水揚げ量, 投棄量, 投棄魚の死亡率を漁業種類別に入力することで, 現存量に対するそれらの影響を評価できる (清田ほか, 2016). そのデータとして, 本研究では 1997–2008 年までの, 沖合底びき網漁業漁場別漁獲統計資料 (東北水研八戸支所, 1999–2010) と, 青森および岩手農林水産統計年報に記載されている漁獲量を用いた. 前者からは, 尻屋崎小海区および岩手沖小海区におけるかけ廻しおよび1そう曳きオッターコントロール, 2そう曳き漁業による各漁獲対象種の漁獲量を, また後者からは, 船びき網漁業によるおきあみ類の漁獲量を, それぞれ抽出し, 4つの漁業種類による各漁獲対象種の年平均漁獲量を求め, さらに対象海域における単位面積当たりの年平均漁獲量を求めた. なお, そこだら類やたこ類の水揚げ量については, 種別の値がないため, 沖合底びき網漁業漁場別漁獲統計資料に記載されているそこだら類やたこ類の値を, 調査で得られた種別の現存量で重みづけして配分することにより求めた.

#### マスバランス

Ecopath は各系全体および各機能群が, ある平均化した一定期間において B の釣り合いの取れた定常状態をマスバランスと定義している (Christensen and Walters 2004). 本モデルのマスバランスは, 上述のように各機能群の生物特性値を入力後, 以下のことに留意し, 文献情報 (Table 3) に基づきながら各機能群の DC 値を調整した; 1) EE が 1 を超えない (系内で利用される現存量を各機能群の現存量内に抑える), 2) P/Q が 1 を超えない (食物転換効率を 1 未満にする), 3) EE を少なくとも 0.10 以上にする (系内で利用される各機能群の現存量が極端に小さくならないようにする), 4) 各機能群の呼吸量 (R: Respiration) が負の値

をとらないようにする. さらに, マスバランス調整後, Ecosim シミュレーション機能 (Ecosim パラメータはデフォルト値, また漁獲努力割合を現状の 1 と設定した) を活用し, 構築した Ecopath モデルの各機能群の B の挙動が安定していることを確認した.

#### Ecopath のアウトプットおよびネットワーク分析による食物網特性の把握

マスバランス調整後, Ecopath から出力される, 次の 5 つの指標および指数等を抽出した; 1) フローダイアグラム (Flow diagram), 2) Mixed Trophic Impact (MTI, ある機能群の B が微増することによる他の機能群への食物網を通じた影響度), 3) Keystoneness index (MTI に各機能群の B で逆の重みづけを行い, 系内のキーストーン種を表す指標, Libralato et al., 2006), 4) Electivity index (餌選択性指数), 5) Prey niche overlap index (捕食を巡るニッチ重複度), 6) Primary production required (PPR%: ある機能群の水揚げ量を生産するために必要な基礎生産量の割合, Pauly and Christensen, 1995). なお, Electivity index は, Keystoneness index が 0 に近い (よりキーストーン種に近い) 機能群について確認した. さらに, Ecopath から出力されるシステム転換効率 (Transfer efficiency) を用いて, 漁業種類ごとの漁獲による高次捕食者の食物量の損失を表す指数 (L-index: Relative loss in production, Libralato et al., 2008) も計算した. これらの Ecopath アウトプットや指標などから, 三陸沖の底層生態系の食物網構造を記述し, 各種漁業の生態系への影響評価を行った.

## 結 果

### Ecopath モデルの構築およびフローダイアグラム

DC 値の調整後, EE, P/Q, R に異常値は認められず, 漁獲努力量を一定とした Ecosim シミュレーションでも, 各機能群の B は安定していたため, マスバランスのとれた Ecopath モデルが構築できたと考えそれを用いた. 本モデルを用いて推定した各機能群の生物特性値を Table 2 に太字で示す. 推定した EE は 0.14–0.97 の範囲で, ずわいがに類 (#39) が最も低く, アブラガレイ *Atheresthes evermanni* (#27) が最も高くなった. 表層性浮魚類 (#5), 中深層性魚類 (#6), ツノナシオキアミ (#42), およびマクロベントス (#44) の B は, それぞれ 5.73, 40.96, 72.94,  $34.72 \text{ t km}^{-2}$  であった. また漁獲対象種となっているスルメイカ (#32) とヤリイカ (#33) の B は, 1.200,  $0.631 \text{ t km}^{-2}$  となった. さらに, 底魚類現存量調査では漁獲されていなかったが, 漁獲対象種であるヤナギムシガレイ (#30) の B は,  $0.045 \text{ t km}^{-2}$  となった. 栄養段階 (TL: Trophic level) と相対的な B を示したフローダイアグラムを Fig. 2 に示した. 本モデルにおける TL は, マダラ 2+ 歳魚 (#11), フジクジラを主体とする中深層性さめ類 (#1), キアンコウ *Lophius litulon* (#20), ムネダラ *Coryphaenoides pectoralis*

**Table 3.** Diet composition in the Ecopath model for the demersal ecosystem model in the northern district of northeastern Japan. Diets sum to one.

Prey/Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 Demersal sharks											0.010	
2 Spiny eel	0.001											
3 Kaup's arrowtooth eel	0.001											
4 Duck-billed eel	0.001											
5 Pelagic fishes	0.010				0.120		0.040			0.160	0.200	
6 Mesopelagic fishes	0.010		0.100		0.250		0.200	0.450	0.210	0.165	0.050	0.020
7 Japanese codling	0.005									0.010	0.010	
8 Threadfin hakeling	0.055										0.200	
9 Pacific cod 0 yr	0.005										0.005	
10 Pacific cod 1 yr	0.050										0.015	
11 Pacific cod 2+yr	0.060											
12 Walleye pollock 0 yr	0.005									0.005	0.001	
13 Walleye pollock 1+yr	0.030										0.010	
14 Giant grenadier	0.060											
15 Longfin grenadier	0.015											
16 Pacific grenadier	0.015											
17 Popeye grenadier	0.035											
18 Largenose grenadier	0.015											
19 Longarm grenadier	0.015											
20 Yellow goosefish	0.030											
21 Broadbanded thorny-head-small	0.035										0.020	
22 Broadbanded thorny-head-large	0.035										0.020	
23 Darkfin sculpin	0.005						0.100			0.030	0.010	
24 Soft eelpout	0.005						0.040					
25 Jelly eelpout	0.005						0.040					
26 Longsnout prickback	0.005						0.040					
27 Kamchatka flounder	0.005										0.010	
28 Flathead flounder	0.050										0.010	
29 Roughscale flounder	0.010										0.010	
30 Willow flounder	0.010										0.010	
31 Slime flounder	0.050										0.010	
32 Japanese flying squid	0.020				0.050						0.010	
33 Spear squid	0.020				0.050						0.010	
34 Sparkling enope squid	0.020		0.150		0.060		0.100	0.050	0.050	0.050	0.020	
35 Other squids	0.030		0.150		0.070	0.050	0.050		0.020	0.100	0.050	
36 North Pacific giant octopus	0.040									0.100	0.100	
37 Chestnut octopus	0.030									0.100	0.050	
38 Other octopuses	0.030						0.010			0.050	0.089	
39 Snow crabs	0.020										0.050	
40 Other crabs	0.020	0.050			0.010		0.020			0.030		
41 Shrimps	0.030	0.200	0.150	0.400	0.070	0.200	0.150	0.330	0.100	0.040		0.020
42 Pacific krill	0.005	0.300	0.150	0.200	0.080	0.500	0.100	0.130	0.450	0.050		0.850
43 Other zooplankton		0.300	0.100	0.200	0.030	0.200	0.050	0.040	0.150	0.030		0.100
44 Macrobenthos	0.002	0.150	0.200	0.100		0.040	0.060		0.020	0.080	0.020	0.010
45 Phytoplankton					0.010	0.010						
46 Detritus												
Import	0.100			0.100	0.200							

Reference	三河 (1971), 橋本ほか (1982), 馬場ほか (1987)	Yamamura et al. (1993), Gordon and Mauchline (1996), 藤原 (2005)	Carrassón and Cartes (2002)		Moku et al. (2000), 藤原 (2005), Takagi et al. (2009)	Yamamura et al. (1993), Yamamura (1994)	橋本ほか (1982), Yamamura (1994)	Yamamura (1994), Takatsu et al. (1995), Takatsu et al. (2002)	橋本 (1974), Yamamura (1994)	橋本 (1974), Yamamura (1994)	Yamamura (1994), et al. (2002), 藤原 (2005)
-----------	-------------------------------------	--	-----------------------------	--	---	---	------------------------------	---	----------------------------	----------------------------	---

Table 3. (continued).

Prey/Predator	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1 Demersal sharks												
2 Spiny eel												
3 Kaup's arrowtooth eel												
4 Duck-billed eel												
5 Pelagic fishes								0.300		0.040		
6 Mesopelagic fishes	0.150	0.020	0.330	0.040	0.020	0.020	0.200	0.200		0.250		0.200
7 Japanese codling												
8 Threadfin hakeling		0.050										
9 Pacific cod 0 yr		0.005						0.010				
10 Pacific cod 1 yr		0.030						0.040				
11 Pacific cod 2+yr		0.005						0.040				
12 Walleye pollock 0 yr	0.005	0.020						0.020				
13 Walleye pollock 1+yr		0.040						0.030				
14 Giant grenadier												
15 Longfin grenadier		0.030										
16 Pacific grenadier		0.030										
17 Popeye grenadier		0.060										
18 Largenose grenadier		0.040										
19 Longarm grenadier		0.030										
20 Yellow goosfish												
21 Broadbanded thorny-head-small												
22 Broadbanded thorny-head-large												
23 Darkfin sculpin												
24 Soft eelpout												
25 Jelly eelpout												
26 Longsnout prickback												
27 Kamchatka flounder								0.015				
28 Flathead flounder								0.020				
29 Roughscale flounder								0.020				
30 Willowy flounder								0.020				
31 Slime flounder								0.020				
32 Japanese flying squid								0.020				
33 Spear squid								0.020				
34 Sparkling enope squid	0.100	0.140	0.050	0.060	0.020	0.010	0.050	0.040		0.060		
35 Other squids	0.025	0.340	0.350	0.150	0.020	0.010	0.100	0.045	0.050	0.100		
36 North Pacific giant octopus								0.020				
37 Chestnut octopus								0.010				
38 Other octopuses								0.020				
39 Snow crabs								0.020				0.010
40 Other crabs				0.040	0.010			0.020				
41 Shrimps	0.020	0.090	0.200	0.080	0.250	0.060	0.200	0.040	0.070	0.070	0.070	0.300
42 Pacific krill	0.300				0.030		0.100		0.050	0.020		0.010
43 Other zooplankton	0.100	0.030	0.050	0.050	0.300	0.100			0.030	0.010		0.010
44 Macrobenthos		0.040	0.020	0.580	0.350	0.800	0.050	0.010	0.800	0.450	0.930	0.470
45 Phytoplankton												
46 Detritus												
Import	0.300						0.300					
Reference	Yamamura (1994), Yamamura et al. (2001)	橋本ほか (1982), 本多ほか (2000), 山内ほか (2008)	橋本ほか (1982), 本多ほか (2000)	橋本ほか (1982), 本多ほか (2000)	橋本ほか (1982), 本多ほか (2000)	橋本ほか (1982), 本多ほか (2000)	藤原 (2005), Fujiwara et al. (2005)	小坂 (1966), Yamamura (1994)	後藤 (2004), Hattori et al. (2009)	後藤 (2004), Hattori et al. (2009)	Yamamura (1994)	藤原 (2005)



Table 3. (continued).

Prey/Predator	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1 Demersal sharks												
2 Spiny eel												
3 Kaup's arrowtooth eel												
4 Duck-billed eel												
5 Pelagic fishes			0.020	0.020				0.150	0.100			
6 Mesopelagic fishes	0.010		0.030					0.200	0.100		0.350	
7 Japanese codling												
8 Threadfin hakeling			0.040									
9 Pacific cod 0 yr			0.020	0.020								
10 Pacific cod 1 yr			0.040									
11 Pacific cod 2+yr												
12 Walleye pollock 0 yr			0.010	0.010								
13 Walleye pollock 1+yr			0.030									
14 Giant grenadier												
15 Longfin grenadier												
16 Pacific grenadier												
17 Popeye grenadier												
18 Largenose grenadier												
19 Longarm grenadier												
20 Yellow goosefish												
21 Broadbanded thorny-head-small			0.030									
22 Broadbanded thorny-head-large			0.020									
23 Darkfin sculpin			0.010									0.030
24 Soft eelpout			0.010									
25 Jelly eelpout			0.010									
26 Longsnout prickback			0.010									
27 Kamchatka flounder												
28 Flathead flounder												
29 Roughscale flounder												
30 Willow flounder												
31 Slime flounder			0.010									
32 Japanese flying squid			0.005									
33 Spear squid			0.005									
34 Sparkling enope squid			0.020	0.090								
35 Other squids			0.010					0.050				0.050
36 North Pacific giant octopus												
37 Chestnut octopus												
38 Other octopuses			0.010									0.020
39 Snow crabs	0.010											
40 Other crabs			0.010		0.010	0.200						0.200
41 Shrimps	0.080	0.010	0.120	0.100	0.010	0.300	0.020		0.200	0.150	0.050	0.400
42 Pacific krill	0.010	0.010	0.380	0.300	0.010	0.200	0.030	0.100	0.200	0.450	0.350	0.000
43 Other zooplankton	0.010	0.200	0.050	0.050	0.050		0.100	0.100	0.200	0.400	0.250	
44 Macrobenthos	0.880	0.780	0.100	0.500	0.830	0.300	0.850					0.300
45 Phytoplankton												
46 Detritus												
Import								0.400	0.200			
Reference	Yamamura (1994)	橋本ほか (1982), 藤原 (2005)	三河 (1955), 橋本ほか (1982)	Yamamura (1994), 横山ほか (1994)	三河 (1953), 橋本ほか (1982), 本多ほか (2000), 佐伯 (2001)	五十嵐・島村 (2000)	三河 (1953)	沖山 (1965)	服部ほか (2014)	柰・日高 (2002), 杉崎 (2007)	柰・日高 (2002), 杉崎 (2007)	丸山・田村 (1959)

**Table 3.** (continued).

Prey/Predator	37	38	39	40	41	42	43	44
1 Demersal sharks								
2 Spiny eel								
3 Kaup's arrowtooth eel								
4 Duck-billed eel								
5 Pelagic fishes								
6 Mesopelagic fishes			0.350					
7 Japanese codling								
8 Threadfin hakeling								
9 Pacific cod 0 yr								
10 Pacific cod 1 yr								
11 Pacific cod 2+yr								
12 Walleye pollock 0 yr								
13 Walleye pollock 1+yr								
14 Giant grenadier								
15 Longfin grenadier								
16 Pacific grenadier								
17 Popeye grenadier								
18 Largenose grenadier								
19 Longarm grenadier								
20 Yellow goosfish								
21 Broadbanded thornyhead-small								
22 Broadbanded thornyhead-large								
23 Darkfin sculpin	0.010	0.060						
24 Soft eelpout	0.020	0.060						
25 Jelly eelpout	0.020	0.060						
26 Longsnout prickback	0.020	0.060						
27 Kamchatka flounder								
28 Flathead flounder								
29 Roughscale flounder								
30 Willowy flounder								
31 Slime flounder								
32 Japanese flying squid								
33 Spear squid								
34 Sparkling enope squid								
35 Other squids		0.100	0.100					
36 North Pacific giant octopus								
37 Chestnut octopus								
38 Other octopuses	0.100	0.010						
39 Snow crabs								
40 Other crabs	0.280	0.150						
41 Shrimps	0.280	0.250	0.300					
42 Pacific krill		0.050		0.300				
43 Other zooplankton	0.140	0.100		0.100	0.100	0.100	0.020	0.100
44 Macrobenthos	0.130	0.100	0.240	0.480	0.300			
45 Phytoplankton			0.010	0.120	0.150	0.700	0.750	0.100
46 Detritus					0.450	0.200	0.230	0.800
Import								
Reference	Cortez et al. (1995)	丸山・田村 (1959), Cortez et al. (1995)	安田 (1967)		養松 (2014)	Nakagawa et al. (2001), 瀧ほか (2002)	大塚・西田 (1997)	藤田 (1988)

(#14), マダラ1歳魚 (#10) の順に高かった。漁獲対象種の中で最も低いTLは、ツノナシオキアミ (#42) の2.02で、また底魚類の中では、ババガレイ *Microstomus achne* (#31) の3.10が最も低かった。

### Mixed Trophic Impact

TLの高かった順に、それら機能群の影響度をみると、マダラ2+歳魚 (#11) は中深層性さめ類 (#1), エゾイソアイナメ *Physiculus maximowiczi* (#7), ずわいがに類 (#39) などに対して負の影響があったが、キアンコウ (#20), ム

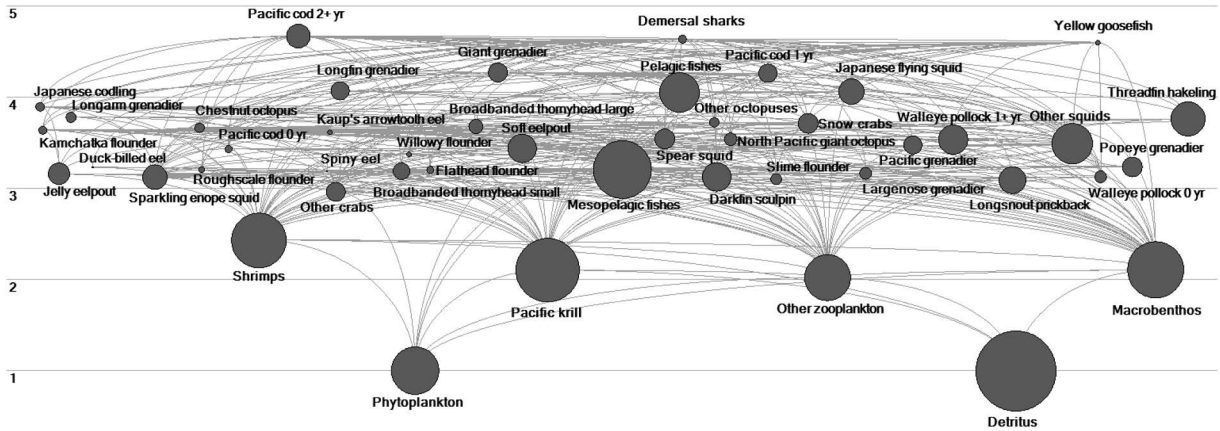


Figure 2. Diagram representing trophic relationships among functional groups in the demersal ecosystem off the northern district of the Tohoku sea area, northeastern Japan. The vertical positions of functional groups represent trophic levels, whereas the area of circles is proportional to biomass of given functional group.

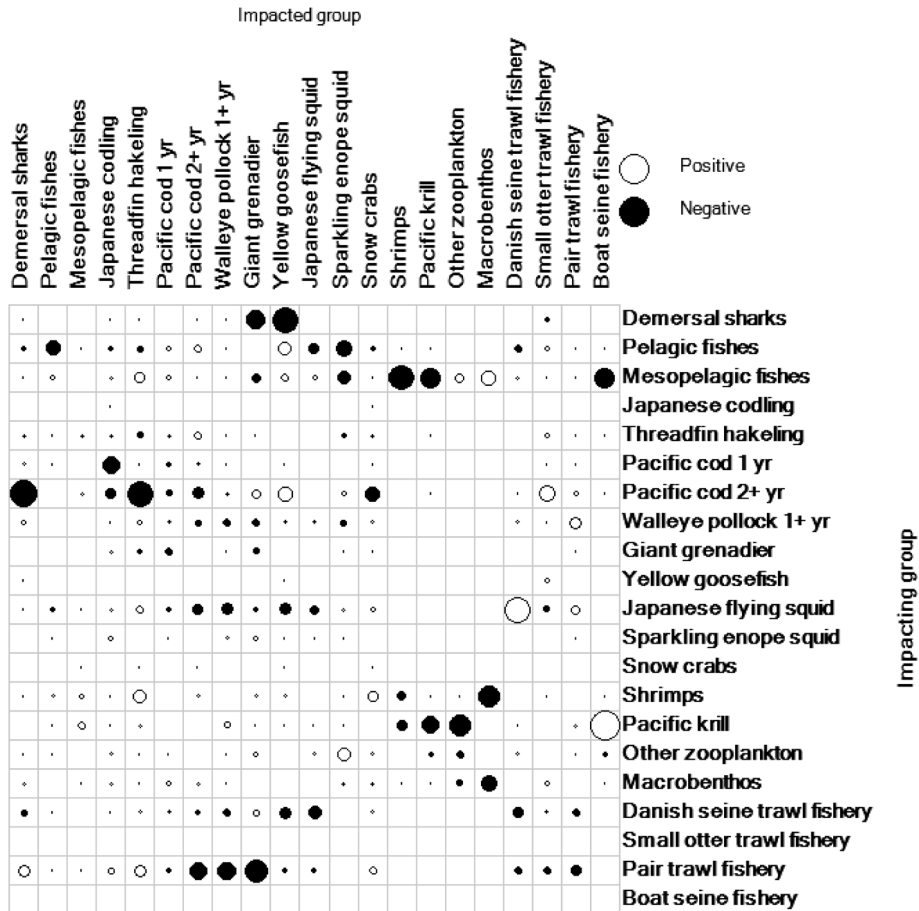
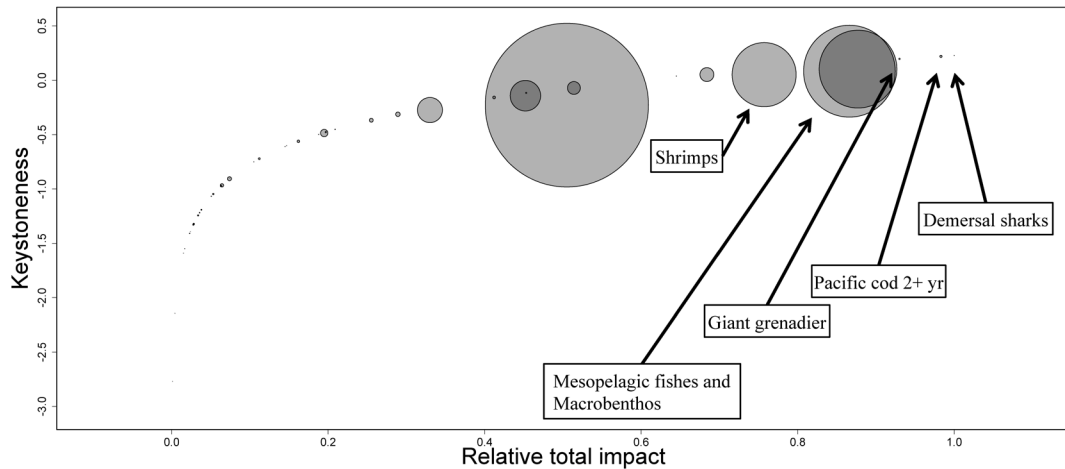


Figure 3. Diagram showing mixed trophic impact between major functional groups in the Ecopath model for demersal ecosystem off the northern district of the Tohoku sea area, northeastern Japan. White circles indicate positive impact, while black circles indicate negative impact. The diameters of circles are relative and comparable between groups, and represent the impact that an infinitesimal increase of the impacting group will have on the impacted groups.

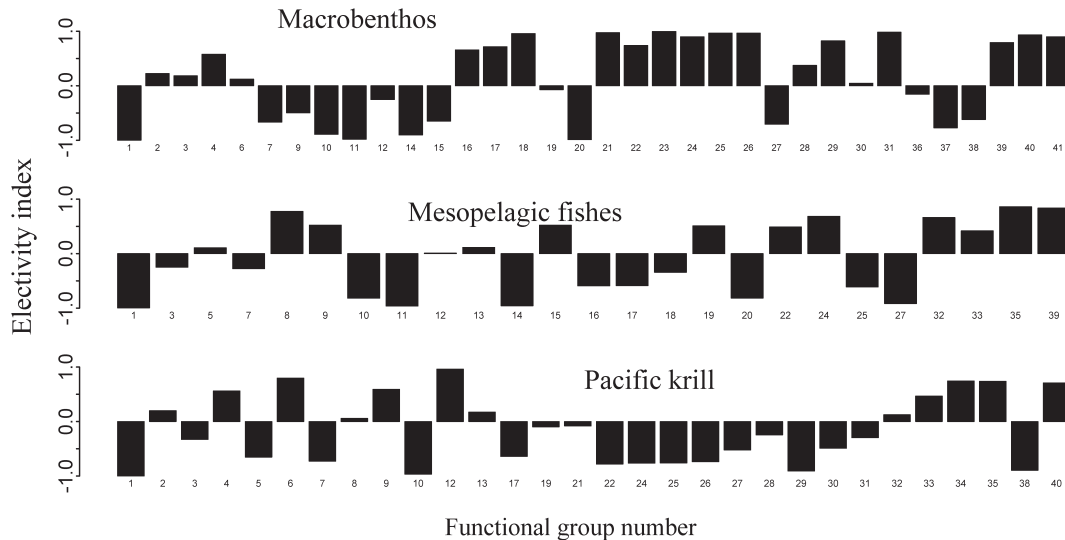
ネダラ (#14) に対しては, 正の影響があった (Fig. 3). 中深層性さめ類 (#1) は, キアンコウ (#20), ムネダラ (#14) に対して負の影響があった. ムネダラ (#14) は, マダラ 1歳魚 (#10), イトヒキダラ *Laemonema longipes* (#8) などに対して負の影響があったが, エゾイソアイナメ (#7), たこ類 (#38) などに対しては正の影響があった. マダラ 1歳魚 (#10) は, たこ類 (#38), エゾイソアイナメ (#7) に対して負の影響があった.

主要な餌生物群の影響度は, 中深層性魚類 (#1) については, えび類 (#41), ツノナシオキアミ (#42), ホタルイカ (#34) に対しては負の影響があったが, コブシカジカ

(#23), カンテンゲンゲ (#25) などに対しては正の影響があった. ツノナシオキアミ (#42) については, かいあし類を主体としたその他の動物プランクトン (#43) に対して負の影響があった. マクロベントス (#44) は, コブシカジカ (#23), カンテンゲンゲ (#25) に正の影響を示していた. 漁業では, かけ廻し漁業はスルメイカ (#32), キアンコウ (#20) に対して負の影響を示し, また2そう曳き網漁業はマダラ 2+歳魚 (#11), スケトウダラ 1+歳魚 (#13), ムネダラ (#14) に対して負の影響を示した. 1そう曳きオッターロール漁業については, 正および負いずれの影響を与える機能群も見られなかった.



**Figure 4.** Keystoneness index for each functional group, plotted against their relative total impact, calculated following Libralato et al. (2006) from output parameters of the Ecopath model for demersal ecosystem off the northern district of the Tohoku sea area, north-eastern Japan. Area of circles is proportional to group biomass.



**Figure 5.** Electivity index for macrobenthos, mesopelagic fishes, and Pacific krill (*Euphausia pacifica*) from output parameters of the Ecopath model for demersal ecosystem in the northern district of the Tohoku sea area, northeastern Japan. Numbers indicate functional group numbers that refer to Table 1.



### KeystonenessおよびElectivity index

中深層性さめ類 (#1), マダラ2+歳魚 (#11), ムネダラ (#14), くもひとで類を主体とするマクロベントス (#44), 中深層性魚類 (#6), ホッコクアカエビを含むえび類 (#41) は, この生態系においてキーストーン種となっていた (Fig. 4). これらの機能群うち, マクロベントス (#44), 中深層性魚類 (#6), ツノナシオキアミ (#42) を餌生物とする捕食者のElectivity indexを見ると, マダラ (#9-11), スケトウダラ (#12, 13), キアンコウ (#20) などは負の選択性を示すのに対し, アブラガレイ (#27) を除くかれい類は正の選択性を示した (Fig. 5). 一方でそこだら類は種によって正負が異なっていた. 中深層性魚類 (#6) に対して, マダラ (#9-11) は0歳魚 (#9) 以外負の選択性を示したが, スケトウダラ (#12, 13) は正の選択性を示していた. そこだら類は, マクロベントス (#44) と同様, 種によって正負が異なっていた. ツノナシオキアミ (#42) は, 全体的に負の選択性を示す捕食者が多かったが, マダラ (#10-12)・スケトウダラ0歳魚 (#12), ホタルイカ (#34), 中深層性魚類 (#6) などが, 正の選択性を示していた.

### Prey niche overlap index

TLの高かった中深層性さめ類 (#1), マダラ2+歳魚 (#11), キアンコウ (#20), ムネダラ (#14), マダラ1歳魚 (#10) は, 餌生物を巡る重複度は高くなかった (Table 4). 中深層性魚類 (#6) およびマダラ0歳魚 (#9) とホタルイカ (#34) が, 比較的高い値を示していた. たら類では, マダラ0歳魚 (#9) とスケトウダラ1+歳魚 (#13) は0.91と高い値であった. そこだら類において, イバラヒゲ *Coryphaenoides acrolepis* (#16) とハナソコダラ *C. nasutus* (#18) は0.93と高かったが, その他の関係については, 高くはなかった. かれい類においても, サメガレイ *Clidoderma asperrimum* (#29) とババガレイ (#31) は0.99と非常に高かったが, その他の関係については, 高くはなかった.

### Primary production required (PPR) および Relative loss in production (L-index)

漁獲対象種の漁獲量を支える基礎生産量の割合は, マダラ2+歳魚 (#11) が最も高く, 次いで, スルメイカ (#32), 中深層性さめ類 (#1) と続いた. 一方, そこだら類やかれい類は, 0.4%未満であった (Table 2). 生態系に対する漁業の影響を検討するために, 漁業種別別に漁獲物平均栄養段階 (MTLc: Mean trophic level of the catch) を見ると, かけ廻しは4.00, 1そう曳きオッタートロールは4.27, 2そう曳きは3.79, 船びき網は2.10であった (Table 5). PPR%は1そう曳きオッタートロールと船びき網漁業は1%未満であったが, かけ廻し漁業では3.64%, 2そう曳き網漁業では4.15%であった. また, L-indexはかけ廻し漁業では4.47, 1そう曳きオッタートロール漁業では0.01未満, 2そう曳き網漁業では3.83, 船びき網漁業では5.31であった.

### 考察

三陸沖は複雑な海洋環境および地理的な特徴を有しており, その結果多様で豊富な生態系が形成されている. 一方で, その時空間的変動も非常に大きいと考えられる. 10年スケールで見ると, この海域では黒潮続流の北限位置が南退し, さらに親潮第一分枝の南端緯度も南下することで低温化傾向にあることが報告されている (伊藤ほか, 2010). さらに漁獲物の組成も長期的に大きく変動しており (Yonezaki et al., 2015), 海洋環境の変化に伴って回遊性海洋生物の分布が変化している可能性が示唆されている (e.g., 清藤・岡本, 2011). したがってEcopathモデルの前提条件となっている現存量の定常状態を三陸沖で仮定することは極めて難しいものの, 本研究ではEmigration rateやDCのImportパラメータを用いて, 季節回遊する海洋生物や海生哺乳類などの高次捕食者を考慮した. これらのパラメータの妥当性については今後検討していく必要があるが, Ecopathモデルによって, 対象海域の高次捕食者としてフジジラをはじめとする中深層性さめ類とマダラ成魚, 中位捕食者としてスケトウダラ, そこだら類, かれい類, またこれら捕食者を支える餌生物として, 中深層性魚類 (はだかいわし類), 底生性えび類, ツノナシオキアミ, かいあし類, マクロベントスが, 主要な構成要素となっていることを推測した (Figs. 2 and 4). 本研究の対象海域より南の仙台湾沖合では, 底魚群集で優占するマダラ, スケトウダラ, イトヒキダラは, おきあみ類, かいあし類, ホタルイカ, はだかいわし類を重要な餌生物として利用していることが胃内容物の分析から明らかとなっている (Yamamura et al., 1993; Yamamura, 1994; Yamamura and Inada, 2001). 本研究では, Ecopathモデルによって, はだかいわし類のほか, マクロベントスも重要な餌生物群となっていることが示されたが, 本研究の対象海域における捕食者の餌選択性は種によって異なることが示された (Fig. 5). ただし, 今回の研究は底魚群集を対象としているためにそれ以外の海生哺乳類や海鳥類などの表層の捕食者 (e.g., Ohizumi et al., 2003; Yonezaki et al., 2008) を機能群として組み込んでいない. したがって, 表層に生息する高次捕食者を考慮した場合には, 海洋生態系全体におけるホタルイカやツノナシオキアミの餌生物としての重要性はさらに高まる可能性がある.

はだかいわし類を主体とした中深層性魚類は外洋生態系において重要な餌生物であるが, 漁獲対象種ではないため, その現存量に大きな関心が集まっている. 本モデルでは, その現存量を, 40.96 t km<sup>-2</sup>と推定した (Table 2). 杉崎 (2007) は, 移行域における中深層性魚類の生物量を2.0 g C m<sup>-2</sup>と報告しており, 湿重量に換算すると20.0 t km<sup>-2</sup> (湿重量: 炭素=10:1と仮定) となる. また, Gjosaeter and Kawaguchi (1980) や Sassa et al. (2002) は, 北西太平洋の亜寒帯水域において中深層性魚類のBをそれぞれ6.5,

**Table 4.** Niche overlap index of the Ecopath model for the demersal ecosystem model in the northern district of northeastern Japan. Dark cells indicate high value of niche overlap index (>0.9).

Functional groups	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
1 Demersal sharks																							
2 Spiny eel	0.06																						
3 Kaup's arrowtooth eel	0.16	0.68																					
4 Duck-billed eel	0.09	0.87	0.65																				
5 Pelagic fishes	0.17	0.27	0.56	0.28																			
6 Mesopelagic fishes	0.06	0.88	0.58	0.77	0.29																		
7 Japanese codling	0.18	0.48	0.75	0.54	0.81	0.43																	
8 Threadfin hakeling	0.09	0.41	0.52	0.57	0.71	0.42	0.72																
9 Pacific cod 0 yr	0.06	0.77	0.62	0.61	0.55	0.90	0.60	0.63															
10 Pacific cod 1 yr	0.27	0.26	0.57	0.23	0.76	0.22	0.68	0.45	0.37														
11 Pacific cod 2+yr	0.40	0.02	0.15	0.01	0.38	0.01	0.23	0.11	0.07	0.64													
12 Walleye pollock 0 yr	0.01	0.59	0.33	0.40	0.18	0.84	0.23	0.24	0.80	0.12	<0.01												
13 Walleye pollock 1+yr	0.08	0.66	0.65	0.46	0.63	0.75	0.66	0.52	0.91	0.44	0.09	0.62											
14 Giant grenadier	0.27	0.16	0.64	0.22	0.34	0.17	0.39	0.19	0.15	0.40	0.24	0.01	0.21										
15 Longfin grenadier	0.14	0.22	0.62	0.35	0.67	0.22	0.64	0.72	0.38	0.55	0.18	0.03	0.35	0.70									
16 Pacific grenadier	0.05	0.39	0.64	0.32	0.13	0.16	0.30	0.14	0.13	0.32	0.09	0.02	0.09	0.34	0.30								
17 Popeye grenadier	0.06	0.77	0.70	0.76	0.19	0.46	0.43	0.36	0.34	0.29	0.05	0.13	0.24	0.25	0.31	0.75							
18 Largenose grenadier	0.01	0.36	0.46	0.27	0.04	0.13	0.18	0.07	0.08	0.20	0.05	0.03	0.04	0.11	0.09	0.93	0.70						
19 Longarm grenadier	0.18	0.44	0.76	0.59	0.80	0.44	0.87	0.78	0.58	0.61	0.16	0.22	0.60	0.49	0.76	0.30	0.41	0.15					
20 Yellow goosefish	0.22	0.05	0.28	0.09	0.76	0.04	0.52	0.44	0.23	0.77	0.63	0.01	0.26	0.21	0.44	0.10	0.09	0.04	0.44				
21 Broadbanded thomyhead-small	0.02	0.35	0.47	0.28	0.04	0.16	0.18	0.06	0.11	0.20	0.05	0.08	0.05	0.14	0.11	0.93	0.67	0.99	0.17	0.03			
22 Broadbanded thomyhead-large	0.06	0.34	0.70	0.29	0.44	0.16	0.52	0.46	0.30	0.52	0.18	0.06	0.26	0.32	0.51	0.90	0.66	0.79	0.52	0.35	0.79		
23 Darkfin sculpin	0.01	0.28	0.39	0.22	0.01	0.09	0.14	0.04	0.04	0.16	0.04	0.01	<0.01	0.08	0.06	0.88	0.60	0.98	0.12	0.02	0.99	0.73	
24 Soft eelpout	0.06	0.46	0.64	0.57	0.32	0.25	0.50	0.56	0.28	0.37	0.09	0.04	0.17	0.20	0.43	0.84	0.79	0.79	0.55	0.23	0.79	0.89	
25 Jelly eelpout	0.01	0.30	0.41	0.24	0.02	0.10	0.15	0.06	0.06	0.17	0.04	0.03	0.02	0.09	0.07	0.90	0.63	0.99	0.14	0.03	0.99	0.76	
26 Longsnout prickleback	0.01	0.41	0.45	0.28	0.02	0.16	0.16	0.03	0.11	0.18	0.04	0.05	0.06	0.09	0.06	0.91	0.73	0.99	0.11	0.02	0.97	0.76	
27 Kamohatka flounder	0.14	0.79	0.65	0.67	0.37	0.89	0.53	0.41	0.87	0.32	0.13	0.73	0.82	0.16	0.19	0.27	0.41	0.22	0.53	0.14	0.26	0.31	
28 Flathead flounder	0.03	0.67	0.66	0.53	0.15	0.58	0.34	0.22	0.51	0.28	0.06	0.49	0.40	0.12	0.10	0.83	0.71	0.82	0.33	0.06	0.84	0.75	
29 Roughscale flounder	0.01	0.31	0.44	0.21	0.02	0.10	0.16	0.02	0.07	0.18	0.05	0.03	0.04	0.11	0.05	0.91	0.64	0.99	0.12	0.03	0.99	0.77	
30 Willowy flounder	0.10	0.69	0.66	0.75	0.21	0.58	0.47	0.42	0.46	0.29	0.03	0.36	0.34	0.19	0.25	0.65	0.70	0.56	0.52	0.09	0.60	0.59	
31 Slime flounder	0.01	0.35	0.42	0.24	0.02	0.14	0.15	0.03	0.09	0.18	0.04	0.06	0.04	0.09	0.05	0.90	0.66	1.00	0.12	0.02	0.99	0.76	
32 Japanese flying squid	0.09	0.36	0.45	0.24	0.87	0.35	0.66	0.51	0.56	0.75	0.43	0.24	0.65	0.20	0.49	0.09	0.21	0.04	0.58	0.76	0.03	0.35	
33 Spear squid	0.10	0.83	0.62	0.82	0.59	0.76	0.68	0.61	0.76	0.47	0.20	0.45	0.72	0.17	0.40	0.12	0.57	0.09	0.65	0.41	0.08	0.23	
34 Sparkling enope squid	0.03	0.90	0.49	0.72	0.24	0.93	0.35	0.35	0.83	0.17		0.76	0.69	0.09	0.15	0.08	0.52	0.09	0.31	0.02	0.09	0.07	
35 Other squids	0.04	0.68	0.52	0.50	0.63	0.73	0.60	0.71	0.92	0.41	0.08	0.63	0.83	0.08	0.47	0.09	0.36	0.07	0.55	0.32	0.06	0.34	
36 North Pacific giant octopus	0.12	0.50	0.57	0.70	0.17	0.30	0.44	0.42	0.16	0.27	0.05	0.02	0.04	0.29	0.36	0.66	0.73	0.56	0.50	0.12	0.57	0.58	
37 Chestnut octopus	0.15	0.58	0.46	0.67	0.17	0.33	0.43	0.36	0.21	0.26	0.07	0.04	0.12	0.19	0.27	0.40	0.67	0.31	0.40	0.12	0.30	0.32	
38 Other octopuses	0.19	0.62	0.64	0.73	0.28	0.45	0.62	0.40	0.32	0.35	0.07	0.14	0.24	0.44	0.45	0.41	0.65	0.27	0.59	0.14	0.28	0.36	
39 Snow crabs	0.10	0.37	0.66	0.54	0.62	0.24	0.69	0.84	0.39	0.52	0.14	0.03	0.29	0.35	0.77	0.59	0.60	0.47	0.79	0.42	0.47	0.80	
40 Other crabs	0.01	0.65	0.61	0.43	0.13	0.56	0.28	0.13	0.51	0.25	0.04	0.50	0.42	0.09	0.05	0.79	0.67	0.79	0.24	0.02	0.81	0.71	
41 Shrimps	<0.01	0.26	0.29	0.17	0.02	0.10	0.11	0.01	0.07	0.13	0.03	0.02	0.04	0.06	0.04	0.51	0.45	0.51	0.07	0.01	0.50	0.45	
42 Pacific krill		0.08	0.03	0.05	0.03	0.06	0.02	0.01	0.04	0.01		0.02	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.07	0.02		0.01	<0.01	
43 Other zooplankton		0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	<0.01	<0.01	0.01	<0.01		<0.01	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	
44 Macrobenthos		0.07	0.02	0.04	0.01	0.04	0.01	0.01	0.03	0.01		0.01	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.06	0.02		<0.01	<0.01	

Table 4. (continued).

Functional groups	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
1 Demersal sharks																						
2 Spiny eel																						
3 Kaup's arrowtooth eel																						
4 Duck-billed eel																						
5 Pelagic fishes																						
6 Mesopelagic fishes																						
7 Japanese codling																						
8 Threadfin hakeling																						
9 Pacific cod 0 yr																						
10 Pacific cod 1 yr																						
11 Pacific cod 2+yr																						
12 Walleye pollock 0 yr																						
13 Walleye pollock 1+yr																						
14 Giant grenadier																						
15 Longfin grenadier																						
16 Pacific grenadier																						
17 Popeye grenadier																						
18 Largenose grenadier																						
19 Longarm grenadier																						
20 Yellow goosefish																						
21 Broadbanded thornyhead-small																						
22 Broadbanded thornyhead-large																						
23 Darkfin sculpin	0.75																					
24 Soft eelpout	1.00	0.78																				
25 Jelly eelpout	0.96	0.74	0.96																			
26 Longsnout prickback	0.19	0.35	0.21	0.22																		
27 Kamchatka flounder	0.77	0.76	0.80	0.81	0.67																	
28 Flathead flounder	0.98	0.75	0.99	0.98	0.21	0.80																
29 Roughscale flounder	0.53	0.76	0.56	0.53	0.65	0.78	0.53															
30 Willowy flounder	0.99	0.75	0.99	0.99	0.23	0.81	0.99	0.54														
31 Slime flounder	0.19	0.01	0.06	0.06	0.40	0.17	0.02	0.12	0.03													
32 Japanese flying squid	0.03	0.34	0.05	0.11	0.72	0.37	0.03	0.50	0.07	0.67												
33 Spear squid	0.02	0.15	0.04	0.17	0.74	0.46	0.05	0.42	0.10	0.36	0.76											
34 Sparkling enope squid	0.01	0.28	0.02	0.11	0.66	0.37	0.03	0.30	0.07	0.66	0.73	0.76										
35 Other squids	0.53	0.81	0.55	0.51	0.34	0.59	0.51	0.90	0.51	0.01	0.37	0.18	0.07									
36 North Pacific giant octopus	0.26	0.53	0.28	0.31	0.30	0.36	0.27	0.77	0.28	0.10	0.49	0.33	0.19	0.84								
37 Chestnut octopus	0.22	0.51	0.24	0.26	0.44	0.39	0.22	0.74	0.23	0.18	0.59	0.39	0.25	0.78	0.86							
38 Other octopuses	0.42	0.86	0.45	0.41	0.31	0.47	0.41	0.60	0.41	0.41	0.45	0.14	0.47	0.69	0.48	0.53						
39 Snow crabs	0.74	0.66	0.76	0.80	0.64	0.96	0.78	0.67	0.79	0.19	0.33	0.48	0.40	0.45	0.28	0.31	0.37					
40 Other crabs	0.47	0.42	0.48	0.52	0.14	0.46	0.50	0.31	0.50	0.05	0.09	0.11	0.08	0.29	0.20	0.18	0.24	0.51				
41 Shrimps	<0.01	<0.01	<0.01	0.03	0.01	0.01	0.01		0.02	0.03	0.06	0.09	0.06		0.04	0.03	0.02	0.21	0.47			
42 Pacific krill	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	<0.01		<0.01	0.01	0.01	0.02	0.01		0.01	0.01	0.02	0.19	0.46	0.99		
43 Other zooplankton	<0.01	<0.01	<0.01	0.03	0.01	0.01	0.01		0.01	0.03	0.05	0.08	0.05		0.03	0.03	<0.01	0.04	0.78	0.40		
44 Macrobenthos	<0.01	<0.01	<0.01	0.03	0.01	0.01	0.01		0.01	0.03	0.05	0.08	0.05		0.03	0.03	<0.01	0.04	0.78	0.40		0.41

**Table 5.** Indices of fishing impacts calculated from the Ecopath outputs for the demersal ecosystem model in the northern district of northeastern Japan.

Fishing type	Landings (t/km <sup>2</sup> )	MTLc	PPR (PP)%	L-index (*10 <sup>4</sup> )
Danish seine-trawl fishery	1.33	4.00	3.64	4.47
Small otter-trawl fishery	0.00002	4.27	0.0002	≪0.01
Pair-trawl fishery	1.14	3.97	4.15	3.83
Boat-seine fishery	1.58	2.10	0.36	5.31
All fisheries	4.05	3.25	10.29	13.63

1.14 g m<sup>-2</sup>と推定している。本研究のEcopathモデルより出力されたBは、過去の知見より、大きな値を示していたが、海生哺乳類などの高次捕食者の影響を加味すると、中深層性魚類の現存量は本モデルの推定値よりもさらに大きくなる可能性がある。

三陸沖の中深層性えび類としてはシンカイエビ *Bentheogennema borealis* やキタノサクラエビ *Sargestes similis* などが優占し、それらは底魚類の重要な餌生物となっていると考えられている (南部ほか, 2005)。本研究ではえび類として、ホッコクアカエビを主体とした底生性えび類を想定したが、中深層性えび類は、ホタルイカ、ツノナシオキアミと同様に重要な餌生物となっている可能性がある。

ネットワーク分析 (Keystoneness index) によって現存量が小さいものの、キーストーン度が高かった機能群としては、中深層性さめ類、マダラ2歳魚、ムネダラが示された。これらの機能群はTLが比較的高く、高次捕食者として位置づけられた (Figs. 2 and 4)。また、これらの機能群間の餌生物を巡る重複度は低く、競争関係にはないことから (Table 4)、これらの生態系へ与える影響は種によって異なると推測された。一方で、中深層性さめ類のふじくじら類やアブラツノザメなどは、分布水深、回遊生態、食性などの生活史特性が異なる可能性もあるが不明な点も多いため、これらを今後明らかにしていくことが課題である。

本モデルでは、三陸沖の底層生態系の構造と機能の特徴を示したが、底魚類の分布の地理的な変動については考慮していない。仙台湾沖では深度およびそれに伴う水温、塩分といった物理的環境の変化に伴って優占種や現存量が異なることが報告されており、特に陸棚域 (200 m以浅) と大陸棚斜面域では魚類相が不連続性に大きく変化することが報告されている (Fujita et al., 1993, 1995; 後藤, 2003)。そのため、餌生物の各水深帯における分布密度の違いや、それに伴うそこだら類やかれい類の主要な分布生息水深の差が、本モデルの高・中次捕食者間における餌選択性の高低差や餌生物を巡る弱い競争関係の原因となっている可能性がある。今後、各機能群の中規模スケールでの地理的な分布特性が明らかになれば、各底魚類の種間関係をより明

確に把握することができるようになると思われる。

三陸沖における底魚漁業の生態系への影響をMTI (Fig. 3) でみると2そう曳き網漁業以外のかげ廻し、1そう曳きオッターロール、船びき網漁業では、すべての機能群に対して大きな影響は見られなかった。これは1そう曳きオッターロールの漁獲量は少なく、また船びき網漁業についてはおきあみ類の漁獲量のみを使用したためである。船びき網漁業ではL-indexが高かったのも、おきあみ類の漁獲量のみを使用したためである。なぜなら栄養段階のより低い機能群であるおきあみ類データのみを使用することで、高次へ配分される餌生物の配分が減少してしまうためである。一方で、かけ廻しの平均漁獲量 (1.33 t km<sup>-2</sup>) は2そう曳き網漁業 (1.14 t km<sup>-2</sup>) よりも大きいにもかかわらず、負の影響を示す機能群は2そう曳き網漁業でより多くなっていた。これは2そう曳き網漁業は、他の漁業に比べて栄養段階の高いマダラやムネダラなどをより多くまたは、選択的に漁獲していたためと推測された。

本研究では水揚げ量を漁獲量とし投棄量や混獲死亡の影響を考慮していない。底びき網漁業では、漁獲対象の種・サイズ以外の生物も混獲されるため、これらの要因をモデルに組み込んだ場合、漁業の影響に関する評価が変わる可能性もある。しかし、かけ廻しと2そう曳き網漁業はともに底びき網漁業であるため、現時点では混獲および投棄死亡は同様と考えられ、漁法の違いによる生態系への影響は現時点では大きく変わらないと推測している。一方で、漁法の違いによらず、投棄・混獲死亡は、持続的な漁業資源の利用に対しては今後大きな影響を与えると考えられる。そのため北西大西洋における国際的な漁業資源であるカラスガレイ *Reinhardtius hippoglossoides* やアカウオ *Sebastes norvegicus* などを管理している北西大西洋漁業管理機関 (NAFO: Northwest Atlantic Fisheries Organization) は、投棄・混獲に関する生態系への影響について議論を活発に進めている。国内においても瀬戸内海周防灘において、小型底びき網や刺し網による健全な漁業を実践するためには、混獲・投棄魚の適切な管理や情報収集が必要であることが指摘されている (亘, 2015)。これらのことから、三陸沖でも底びき網漁業における底魚類、特にそこだら・かれい類の投棄・混獲死亡に関するデータの収集と蓄積が重要であると考えられ、今後持続的に漁業資源を利用していくためには混獲をより低減させるための技術の開発も必要であると考えられる。また、本研究のEcopathモデルを用いて、漁獲努力量や投棄・混獲死亡などのパラメータの感度分析など様々なシナリオに基づくEcosimシミュレーションを行えば、生態系に基づく漁業管理 (EBFM) が目指すべき方向性が明示され、必要な情報や行うべき調査・研究を重点化できると考えられる。

これまで行われてきた資源調査・食性研究の知見を統合的に扱えるEwEをはじめとしたend-to-end型生態系モデル



は、既往の情報を有効に活用できるうえに、モデルからのアウトプットが学際的な議論の材料となり得るため、非常に有用な手段となる。また、漁業データと調査データの双方を取り扱うことは、生態系変動を把握するのに欠かせない研究アプローチとなっている (e.g., Branch et al., 2010; Travers et al., 2007; Yonezaki et al., 2015)。このような研究アプローチもまた、漁業資源の持続的な利用と生態系保全の両立を図るための第一歩となると考えられる。

本研究では、漁獲統計データおよび調査データを用いて、三陸沖の底層生態系についてのEcopathモデルを構築した。それに必要なDC情報は、これまで我が国の研究者が進めてきた多くの研究結果を利用した。また植物・動物プランクトンなどの低次生産系に関するデータは、水産総合研究センターや各都道府県などの水産研究機関等が取得した実測データを利用した (亀田, (投稿準備中); 田所ほか, 2016)。今後漁業資源の持続的な利用と生態系の保全を日本周辺海域で進めて行くためには、三陸沖のみならず日本周辺海域でもこれまでのデータの収集を進め、効率的に研究展開していくことが重要であろう。

## 謝辞

機能群の各種パラメータおよび食物組成情報に関して、国立研究開発法人水産総合研究センター東北水産研究所の田所和明博士、中央水産研究所の巨 真吾博士、国際水産資源研究所の瀧 憲司博士、西海区水産研究所の亀田卓彦博士に、有益な情報を頂いた、ここにお礼申し上げます。また、日本海区水産研究所の藤原邦浩博士には、本稿に対して適切かつ非常に有益な助言を頂いた、ここに感謝申し上げます。本研究は、平成23~27年度水産総合研究センター交付金研究課題実施細目「海域高次食物網の構造把握と変動履歴の解明」、水産庁委託事業「我が国周辺水域資源評価等推進委託事業」、および平成24~28年度文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究「新海洋像：その機能と持続的利用：広域回遊性魚類の資源変動メカニズムと海洋区系」(研究課題番号：24121008)の一部として実施された。また、本研究内容の一部は、2014年度水産海洋研究発表大会水産海洋シンポジウム「我が国周辺海域の生態系と漁業の比較分析：地域特性に応じた持続的利用と管理をめざして」において発表したものである。

## 引用文献

- Ainsworth, C., J. J. Haymans, T. J. Pitcher and M. Vasconcellos (2002) Ecosystem models of Northern British Columbia for the time periods 2000, 1950, 1900 and 1750. Fisheries Centre Research Reports, **10**, 41 pp.
- Aydin, K. Y., G. A. McFarlane, J. R. King and B. A. Megrey (2003) The Biomass/Model report on trophic models of the subarctic Pacific basin ecosystems. PICES Sci. Rep., No. 25, 93 pp.
- 馬場 治・谷内 透・能勢幸雄 (1987) 銚子沖産小型ツノザメ類3種の生息水深と食性. 日本水産学会誌, **53**, 417-424.
- Branch, T. A., R. Watson, E. A. Fulton, S. Jennings, C. R. McGilliard, G. T. Publico, D. Richard and S. R. Tracey (2010) The trophic fingerprint of marine fisheries. Nature, **468**, 431-435.
- Brodeur, R., S. McKinnell, K. Nagasawa, W. Pearcy, V. Radchenko and S. Takagi (1999) Epipelagic nekton of the North Pacific subarctic and transition zones. Prog. Oceanogr., **43**, 365-397.
- Carrassón, M. and J. E. Cartes (2002) Trophic relationships in a Mediterranean deep-sea fish community: partition of food resources, dietary overlap and connections within the benthic boundary layer. Mar. Ecol. Prog. Ser., **241**, 41-55.
- Colléter M., A. Valls, J. Guitton, D. Gascuel, D. Pauly and V. Christensen (2015) Global overview of the application of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. Ecol. Model., **302**, 42-53.
- Cortez, T., B. G. Castro and A. Guerra (1995) Feeding dynamics of *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) in northern Chile waters. Mar. Biol., **123**, 497-503.
- Christensen, V. and C. J. Walters (2004) Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. Ecol. Model., **172**, 109-139.
- Christensen, V., C. J. Walters, D. Pauly and R. Forrest (2008) Ecopath with Ecosim version 6 users guide. Lenfest Ocean Futures Project, University of British Columbia, Vancouver, 235 pp.
- Daskalov, G. M. (2002) Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., **225**, 53-63.
- FAO (2003) The ecosystem approach to fisheries. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries, No. 4, Suppl. 2, Rome, 112 pp.
- 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.
- Fujita, T., T. Inada and Y. Ishito (1993) Density, biomass and community structure of demersal fishes off the Pacific coast of northeastern Japan. J. Oceanogr., **49**, 211-229.
- Fujita, T., T. Inada and Y. Ishito (1995) Depth-gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser., **118**, 13-23.
- 藤原邦浩 (2005) 大陸斜面域における底魚類の生物生産構造に関する研究. 東北大学博士学位論文, 139 pp.
- Fujiwara, K., S. Katayama, M. Omori and D. Kitagawa (2005) Seasonal distribution of *Abyssicola macrochir* (Günther) on the upper continental slope off the southern Tohoku coast, northeastern Japan, in relation to their life history. Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. **69**, 83-90.
- Gjøsaeter, J. and K. Kawaguchi (1980) A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fish. Tech. Pap., **193**, 151 pp.
- Gordon, J. D. M. and J. Mauchline (1996) The distribution and diet of the dominant, slope-dwelling eel, *Synphobranchius kaupii*, of the Rockall Trough. J. Mar. Biol. Ass. U.K., **76**, 493-503.
- 後藤友明 (2003) 岩手県沖合域における底生性魚類群集構造. 岩手水技セ研報, **3**, 1-8.
- 後藤友明 (2004) 岩手県沖合域に生息するキチジ *Sebastolobus macrochir* の年齢, 成長, 成熟および食性. 岩手水技セ研報, **4**, 39-47.
- 橋本良平 (1974) 東北海区漁場におけるマダラの食性と生息水深の変動に関する研究. 東北水研報, **33**, 51-67.
- 橋本良平・渡辺光男・小谷地 栄 (1982) 東北海区の深海性タラ目魚類の生態について. 東北水研報, **41**, 1-24.
- 服部 努・伊藤正木・成松庸二・柴田泰宙 (2014) 平成25年度ヤリイカ太平洋系群の資源評価. 平成25年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第3分冊, 水産庁・水産総合研究センター, 1739-1750.
- Hattori, T., T. Okuda, Y. Narimatsu, Y. Ueda and M. Ito (2009) Spatio-temporal variations in nutritional status and feeding habits of immature female bighead thornyhead *Sebastolobus macrochir* off the Pacific coast of northern Honshu, Japan. Fish. Sci., **75**, 611-618.

- 本多 仁・山下秀幸・梨田一也・阪地英男 (2000) 大陸斜面における底魚類の分布と食物関係. 漁業資源研究会議 底魚部会報, **3**, 23–33.
- 五十嵐 敏・島村信也 (2000) 福島県海域におけるヤナギムシガレイの食性. 福島水試研報, **9**, 53–58.
- Ikeda, T., N. Shiga and A. Yamaguchi (2008) Structure, biomass distribution and trophodynamics of the pelagic ecosystem in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Oceanogr.*, **64**, 339–354.
- 伊藤進一・清水勇吾・寛 茂穂 (2010) 親潮第一分枝の長期変化. 東北底魚研究, **30**, 73–79.
- 亀田卓彦 (投稿準備中) 日本周辺海域のクロロフィル *a* 濃度と基礎生産量の季節変動. 水産海洋研究.
- 川合英夫 (1989) 東北海区近海の黒潮統流軸北限と親潮水南限の長期変動. 水産海洋研究, **53**, 353–363.
- 清藤秀理・岡本 俊 (2011) カツオ回遊動態と環境要因との関連. 海洋と生物, **33**, 62–68.
- 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.
- Kojima, S. and S. Ohta (1989) Patterns of bottom environments and macrobenthos communities along the depth gradient in the bathyal zone off Sanriku, northwestern Pacific. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **45**, 95–105.
- 小坂昌也 (1966) キアソウの食生活. 東海大学紀要海洋学部, **1**, 51–70.
- Libralato, S., V. Christensen and D. Pauly (2006) A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Model.*, **195**, 153–171.
- Libralato, S., M. Coll, S. Tudela, I. Palomera and F. Pronovi (2008) Novel index for quantification of ecosystem effects of fishing as removal of secondary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **355**, 107–129.
- Link, J. S. (2010) Ecosystem-based fisheries management—Confronting tradeoff. Cambridge University Press, New York, 207 pp.
- 丸山恵敬・田村 正 (1959) 函館湾産ミズダコ *Octopus dofleini* の食性. 水産増殖, **7**, 48–54.
- 目黒清美・梨田一也・三谷卓美・西田 宏・川端 淳 (2002) マサバとゴマサバの分布と回遊一成魚. 月刊海洋, **34**, 256–260.
- 三河正男 (1953) 東北海区に於ける底魚類の消化系と食性に就いて 第2報サメガレイ・ババガレイ. 東北水研報, **2**, 26–36.
- 三河正男 (1955) 東北海区に於ける底魚類の消化系と食性に就いて 第3報アブラガレイ. 東北水研報, **4**, 136–146.
- 三河正男 (1971) 底生性サメ類の食餌. 東北水研報, **31**, 109–124.
- 杵 雅利・日高清隆 (2002) マイクロネクトンによる動物プランクトンの捕食. 日本プランクトン学会報, **49**, 52–60.
- Moku, M., K. Kawaguchi, H. Watanabe and A. Ohno (2000) Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **207**, 129–140.
- 森 賢・中村好和 (2001) 標識放流から推定したスルメイカ太平洋系群の回遊経路. 北水研報, **65**, 21–43.
- 村田 守・嶋津靖彦 (1982) 北西太平洋海域におけるアカイカの資源特性値について. 北水研報, **47**, 1–10.
- 永尾次郎・伊藤正木・服部 努・成松庸二・柴田泰宙・矢野寿和 (2014) 2013年の底魚類現存量調査結果. 東北底魚研究, **34**, 133–145.
- 中神正康・巢山 哲・納谷美也子・酒井光夫 (2014) 平成25年度サンマ太平洋北西部系群の資源評価. 平成25年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第1分冊, 水産庁・水産総合研究センター, 254–296.
- Nakagawa, Y., Y. Endo and K. Taki (2001) Diet of *Euphausia pacifica* Hansen in Sanriku waters off northeastern Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **48**, 68–77.
- 南部竜也・内川和久・桜井泰憲・伊藤正木 (2005) 東北沖・陸棚斜面周辺海域におけるエビ類の群集構造. 東北底魚研究, **25**, 28–32.
- Nishimura, A., K. Hamatsu, K. Yabuki and O. Shida (2002) Recruitment fluctuations and biological response of walleye pollock in the Pacific coast of Hokkaido. *Fish. Sci.*, **68**, 206–209.
- Ohizumi, H., T. Kuramochi, T. Kubodera, M. Yoshioka and N. Miyazaki (2003) Feeding habits of Dall's porpoises (*Phocoenoides dalli*) in the subarctic North Pacific and the Bering Sea basin and the impact of predation on mesopelagic micronekton. *Deep-Sea Research I*, **50**, 593–610.
- 大塚 攻・西田周平 (1997) 海産浮遊性カイアシ類 (甲殻類) の食性再考. 海の研究, **6**, 299–320.
- 沖山宗雄 (1965) 日本海沖合におけるスルメイカ *Todarodes pacificus* (STEENSTRUP) の食性. 日水研報, **14**, 31–41.
- Palomares, M. L. D. and D. Pauly (1989) A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, **40**, 259–273.
- Pauly, D. (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stock. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **39**, 175–192.
- Pauly, D. and V. Christensen (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374**, 255–257.
- Pauly, D., M. L. Soriano-Bartz and M. L. D. Palomares (1993) Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. In: Trophic models of aquatic ecosystems, eds. V. Christensen & D. Pauly, ICLARM Conf. Proc., 26, Manila, Philippines, pp. 1–13.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese and F. Torres Jr. (1998) Fishing down marine food webs. *Science*, **279**, 860–862.
- 佐伯光広 (2001) 三陸・常磐沖合で漁獲されたサメガレイの生態と資源管理について. 宮城水産研報, **1**, 93–102.
- Sassa, C., K. Kawaguchi, T. Kinoshita and C. Watanabe (2002) Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **11**, 193–204.
- Scheffer, M., S. Carpenter and B. de Young (2005) Cascading effects of overfishing marine systems. *TREE*, **20**, 579–581.
- 杉崎宏哉 (2007) III-1. 中深層性魚類の摂餌生態研究. 日本水産学会誌, **73**, 935–936.
- 水産庁 (2010) 平成21年度水産白書—第1章 特集 これからの漁業・漁村に求められるもの 第2節 我が国の魚食文化を支えてきた漁業・漁村, 17–18.
- 田所和明・日高清隆・広田祐一・市川忠史・亀田卓彦・北島聡・森本晴之・西内 耕・杉崎宏哉 (2016) 日本周辺水域における動物プランクトンの特性. 水産海洋研究, **80**, 58–60.
- Takagi, K., A. Yatsu, H. Itoh, M. Moku and H. Nishida (2009) Comparison of feeding habits of myctophid fishes and juvenile small epipelagic fishes in the western North Pacific. *Mar. Biol.*, **156**, 641–659.
- Takatsu, T., T. Nakatani, T. Mutoh and T. Takahashi (1995) Feeding habits of Pacific cod larvae and juveniles in Mutsu Bay, Japan. *Fish. Sci.*, **61**, 415–422.
- Takatsu, T., T. Nakatani, T. Miyamoto, K. Kooka and T. Takahashi (2002) Spatial distribution and feeding habits of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) larvae in Mutsu Bay, Japan. *Fish. Oceanogr.*, **11**, 90–101.
- 瀧 憲司・壺 純子・中川至純・遠藤宜成 (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**, 155–163.
- Travers, M., Y.-J. Shin, S. Jennings and P. Cury (2007) Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.*, **75**, 751–770.
- Tumbiolo, M. L. and J. A. Downing (1994) An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate

- populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **114**, 165–174.
- 亘 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した資源解析. *水産海洋研究*, **79**, 255–265.
- 山口 篤 (2011) 親潮域における動物プランクトン研究の最近の進歩. *北大水産紀要*, **53**, 13–18.
- Yamamura, O. (1994) Ecological study on demersal fish community off Sendai Bay, northern Japan, with special reference to niche dynamics among dominant fishes. Ph.D. thesis, Hokkaido University, 245 pp.
- Yamamura, O. (2004) Trophodynamic modeling of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the Doto area, northern Japan: Model description and baseline simulations. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 138–154.
- Yamamura, O. and T. Inada (2001) Importance of micronekton as food of demersal fish assemblages. *Bull. Mar. Sci.*, **68**, 13–25.
- Yamamura, O., T. Inada and K. Shimazaki (1993) Predation on firefly squid *Watasenia scintillans* by demersal fishes off Sendai Bay, North Japan. In: *Recent advances in fisheries biology*, eds. T. Okutani, R. K. O'Dor & T. Kubodera, Tokai University Press, Tokyo, pp. 633–639.
- Yamamura, O., S. Honda, O. Shida and T. Hamatsu (2002) Diets of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Doto area, northern Japan: Ontogenetic and seasonal variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **238**, 187–198.
- Yamamura, O., K. Yabuki, O. Shida, K. Watanabe and S. Honda (2001) Spring cannibalism on 1 year walleye pollock in the Doto area, northern Japan: Is it density dependent? *J. Fish. Biol.*, **59**, 645–656.
- 山内務巨・濱津友紀・大村敏昭・高津哲也・高橋豊美 (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. *北大水産彙報*, **58**, 11–19.
- 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**, 315–319.
- 横山信一・前田辰昭・中谷敏邦 (1994) 噴火湾およびその沖合におけるアカガレイの食物組成とメガロベントスの分布. *日本水産学会誌*, **60**, 719–726.
- 養松郁子 (2014) 平成25年度ホッコクアカエビ日本海系群の資源評価. 平成25年度我が国周辺水域の漁業資源評価 第3分冊, 水産庁・水産総合研究センター, 1668–1688.
- Yonezaki, S., M. Kiyota and N. Baba (2008) Decadal changes in the diet of northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) migrating off the Pacific coast of northeastern Japan. *Fish. Oceanogr.*, **17**, 231–238.
- Yonezaki, S., M. Kiyota and H. Okamura (2015) Long-term ecosystem change in the western North Pacific inferred from commercial fisheries and top predator diet. *Deep-Sea Research II*, **113**, 91–101.
- 渡辺 洋・小倉末基・田邊智唯 (1995) 標識放流からみたカツオの回遊について—南下期を過ぎてからの移動経路—. *東北水産研報*, **57**, 31–60.

**Appendix.** Abbreviations and long forms in this thesis.

Abbreviation	Long form
B	Biomass
DC	Diet Composition
EE	Ecotrophic Efficiency
L-index	Relative Loss in production
MTLc	Mean Trophic Level of the Catch
MTI	Mixed Trophic Impact
P	Production
PPR	Primary Production Required
Q	Consumption
R	Respiration
TL	Trophic Level