

〈寄稿〉

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

清田雅史^{1,2†}, 米崎史郎¹, 亘 真吾³

A practical guide to ecosystem modeling based on Ecopath with Ecosim software and fishery-related data

Masashi KIYOTA^{1,2†}, Shiroh YONEZAKI¹ and Shingo WATARI³

本稿は海洋モニタリング、水産資源調査や漁獲統計等から得られるデータや文献情報と Ecopath with Ecosim ソフトウェアを使用して生態系モデルを構築し、食物網構造や生産特性、漁業の影響を分析する手順を示す。Ecopath の入力値として衛星観測やプランクトン調査、資源評価や胃内容分析の結果を利用できる。生態系を構成する機能群のバイオマスフロー収支を調整しながら、パラメータ推定値が表すシステムの状態を理解することが重要である。Ecosim では vulnerability パラメータの設定がシミュレーション結果を左右するため、時系列データを用いたチューニングが必要である。適切なモデルの構築には関連研究者の分野横断的協力が重要であり、モデルの出力に基づき、研究者、漁業者、管理者はじめ海の利用に関わる人々が意見交換を行うことで、生態系と水産業の評価に向けた実践的な理解が深まることが期待される。

This paper presents the methods to construct ecosystem models based on Ecopath with Ecosim software and fishery-related data for evaluating ecosystem structure and fishery impacts. Data from satellite chlorophyll images, plankton surveys, stock assessments and stomach content analyses can be used as Ecopath input parameters for standing stock biomass (B), production per biomass (P/B), consumption per biomass (Q/B), and diet composition (DC). Additional information from scientific literature and empirical equations is also helpful in modeling under data-limited situation. Mass balancing is a critical process that takes the balance of production and expenditure of biomass for each functional group by manipulating DC of predators or B, P/B, Q/B of prey. In the course of the balancing process, it is important to check the status of each functional group and the entire system represented by the estimated parameters. Foodweb structure, interspecific relationship, mixed trophic impacts, keystone and fisheries impacts can be quantified using the network analysis tools of the Ecopath. However, network properties such as connectance and ascendancy are not suitable for model comparison because these values may vary depending on the model structure such as aggregation of functional groups. Impacts of resource utilization and fishery management can be estimated by using the Ecosim forward simulation module, but the simulation results are affected by vulnerability parameters that determine the functional response of predators to prey density change. Therefore, proper setting of the vulnerability parameters by using time-series data is a key of the Ecosim simulation. Interdisciplinary collaboration of scientists is indispensable for data

2015年4月30日受付, 2015年8月25日受理

¹ 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外洋資源部
〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4

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

² 東京海洋大学海洋生命科学専攻

〒108-8477 東京都港区港南4-5-7

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

³ 国立研究開発法人水産総合研究センター中央水産研究所資源管理研究センター

〒236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4

National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency
2-12-4 Fukuura, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

† kiyo@affrc.go.jp

preparation and model interpretation. Broad review of the model outputs with fishers, managers and other stakeholders would facilitate discussion on ecosystem values, management objectives, monitoring and evaluation for the ecosystem-based fisheries management.

Key words: ecological network analysis, ecosystem approach, ecosystem based management, food web, mass balance model

1. はじめに

近年欧米では、単一種資源管理から生態系に基づく管理 (ecosystem-based management, EBM) や生態系アプローチ (ecosystem approach, EA) への転換を求める意識が高まっており、生態系保全を考慮するためのモニタリング体制の構築や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). 実際に水産物の流通消費の面でも、持続的利用と海洋環境保全に配慮した水産物であることを表すマリンエコラベル認証を受けた商品が求められる状況が生じ始めている (Brécard et al., 2009). 一方我が国では生態系に基づく管理の必要性や基本概念が十分論議されておらず、水産業を通じて生態系に関する情報を収集する体制は整っていない。しかし日本周辺では水産資源調査や海洋モニタリングが長年にわたり実施され、海洋環境、低次生産から漁獲対象資源までデータが蓄積されている。こうした既存のデータを活用して我が国周辺水域の生態系の状態や水産業との関係を分析し、今後の生態系の利用と管理のあり方について具体的な議論を始めるべきであろう。

生態系研究の様々なアプローチのなかでも、生態系モデリングは中心的な位置を占めるが、生態系モデルは万能のツールではなく、解析の目的と利用できるデータに応じて適切なモデルを選択して使用することが大切である (清田, 2013). Ecopath with Ecosim (EwE, Christensen and Walters, 2004) は捕食被食関係に主眼を置いた生態系モデルで、水産関連の調査データ、漁業データを取り込みやすく、食物網構造の分析や漁業の影響評価のための付加機能を多く含んでおり、我が国の水産関連データを用いて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。単独水域のEwEモデルを用いた評価だけでなく、文献発表されているEwEモデルも含めた複数水域間の比較が有効である。しかし、文献モデルの構造や用いられるデータの質は様々で、EwEモデルの前提条件であるマスバランス (2節, 3-10節を参照) が取れていないものもある (清田ほか, 2015). 我が国周辺のEwEモデルを構築して相互比較を進めるためには、モデルとデータの特徴を理解した上で、一定の手順に沿ってモデリングを行うことが大切である。そこで本稿は、海洋モニタリングや水産資源調査、漁獲統計から得られるデータを用いてEwEモデルを構築し、食物網構造や生産特性、漁業の影響を分析する方法を例示する。ここに示す方法を参考にしながら具体的なデータを用いてモデルを構築することによって、生態系モ

デルの利用可能性やデータが不足している箇所などが明らかになり、今後の改善に向けた課題が浮き彫りになるものと期待される。

EwEはバージョンアップを重ねながら数多くの機能が追加されているが、限られた紙面ではその全てを網羅できないため、本稿ではEcopathとEcosimについて、原理、プログラムの使い方、データの入力とモデルのチューニング方法を解説する。

2. EcopathとEcosimの基本式

EwEはデトリタス、基礎生産者から高次捕食者まで、生態系を構成する要素を摂餌生態の面で類似したグループ (機能群) にまとめ、機能群間の食う・食われるの関係 (捕食被食関係) をバイオマスの収支として表現する食物網モデルである。モデルの基本構造を説明する論文やマニュアルは多数刊行されているが、著者や年代によって数式の内容や表記法が異なり、マニュアルには誤植も含まれるため混乱を招きやすかった。まずここでは、Christensen and Pauly (1992), Christensen and Walters (2004), Christensen et al. (2008) を参考にしながら、EwEの基本的な考え方を解説する。その他に日本語の文献として松田・岡村 (2002), 岡村 (2004), 松石 (2005) が参考になる。

ある機能群 i の現存量 B_i の動態について、次の微分方程式を考える、

$$\frac{dB_i}{dt} = P_i - F_i \cdot B_i - M2_i \cdot B_i - MO_i \cdot B_i - EX_i \quad (1)$$

P_i は生産、 $F_i \cdot B_i$ は漁獲、 $M2_i \cdot B_i$ は被食死亡、 $MO_i \cdot B_i$ はその他死亡、 EX_i は移出入である。微分方程式は瞬間的な状態を表すことから、 F_i は漁獲死亡係数、 $M2_i$ は被食死亡係数、 MO_i はその他死亡係数と見なすことができる。Ecopathは (1)式が、ある一定の値 BA_i (生物量蓄積) に等しい定常的な状態にあると仮定する、

$$P_i - F_i \cdot B_i - M2_i \cdot B_i - MO_i \cdot B_i - EX_i = BA_i \quad (2)$$

通常のEcopathモデリングでは、 $BA_i=0$ (B_i に変化がない平衡状態) および $EX_i=0$ (移出入がない閉じた系) を想定することが多い。実際初期のEcopathはそのようなモデリングしかできなかったが (Polovina, 1984), 移出入を考慮するための EX_i 項や、一定の増加・減少傾向を表す BA_i 項が後から追加された (Christensen and Pauly, 1992; Christensen and Walters, 2004)。

Ecopathでは (2)式の被食死亡 $M2_i \cdot B_i$ を,

$$M2_i \cdot B_i = \sum_j Q_j \cdot DC_{ji} \quad (3)$$

とすることで機能群 i と機能群 j の捕食被食関係を表す。 Q_j は機能群 j の摂取量, DC_{ji} は機能群 j の食物組成に占める機能群 i の割合である (i が餌生物, j が捕食者となる)。全機能群に対して (2) と (3) の式を立てることにより, 各機能群が相互関係を持った連立一次方程式ができあがる。Ecopathはこの連立方程式を解き, 各機能群の流入量 (摂取量 Q_i) と支出量 (生産量 P_i , 呼吸量 R_i , 同化されない摂取量 U_i = 排泄量) が釣り合った状態,

$$Q_i = P_i + R_i + U_i \quad (4)$$

を想定することにより, 各機能群における物質の流入量と流出量を推定し, その値に基づいて食物網のネットワーク特性や漁獲の利用特性を計算する。Ecopath以前から存在したネットワーク解析手法 (Kay et al., 1989) やそのプログラム NETWRK (Ulanowicz and Kay, 1991), EcoNetwrk (Ulanowicz, 2004) は必ずしも定常状態を仮定せず, 機能群間の流量を直接入力してネットワーク特性値を計算していた。一方Ecopathでは P_i, Q_i 等を B_i に対する比として (2) 式を次のようにパラメータ化している,

$$B_i (P/B)_i - Y_i - \sum_j B_j (Q/B)_j DC_{ji} - B_i (P/B)_i (1 - EE_i) - EX_i - BA_i = 0 \quad (5)$$

$(P/B)_i$ は機能群 i の現存量あたり生産量, Y_i は漁獲量, $(Q/B)_j$ は機能群 j の現存量あたり摂取量である。また EE_i は ecotrophic efficiency と呼ばれ, 生産量のうち被食, 漁獲, 移出入, 生物量蓄積に関与するものの割合を表す。 $P_i(1 - EE_i) = MO_i \cdot B_i$ は移出入, 漁獲死亡, 被食死亡以外のその他死亡を表し, 実質的には機能群 i からデトリタスへ向かう流量に相当する。後述するように, こうしたパラメータ設

定によってEcopathは水産関連データや文献情報を取り込みやすく, 時間動態のシミュレーション (Ecosim) への拡張を容易にしている。

Ecosimは機能群の経時変動を予測するシミュレーターで, (1)式を現存量の微分方程式として使用する,

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_j Q_{ij} - \sum_j Q_{ji} + I_i - (MO_i + F_i + e_i) B_i \quad (6)$$

右辺の第1項と第2項はそれぞれ生産と被食死亡に相当する。 g_i は gross food conversion efficiency と呼ばれ, $g_i = (P/B)_i / (Q/B)_i = (P/Q)_i$ という一つのパラメータにより摂取した食物が生産へ変換される。 I_i は移入, e_i は移出係数で $e_i B_i - I_i = EX_i$ となる。定常状態にあるEcopathでは捕食者の摂取量 Q_j や食物組成 DC_{ji} は一定と考えたが, Ecosimでは餌生物 i と捕食者 j の豊度変化による摂取量 Q_{ji} の変動を考慮しなければならない。基本となる考え方は foraging arena と呼ばれるもので (Fig. 1), 餌生物 i が捕食者 j によって捕食され得る状態と捕食されない状態の間を移行すると考え, 2つの状態間の移行確率を vulnerability (v) というパラメータで設定する (Walters et al., 1997, 2000; Ahrens et al., 2012)。

初期のEcopathでは平衡状態にある捕食被食関係を比較的単純な次の式で表していた,

$$Q_{ji} = \frac{a_{ji} \cdot v_{ji} \cdot B_j \cdot B_i}{2v_{ji} + a_{ji} \cdot B_j} \quad (7)^4$$

a_{ji} は捕食者 j の餌生物 i に対する探索効率である。 v が大きければ捕食者が餌生物を食べ尽くしやすくトップダウン制御となり, 小さければ餌生物が捕食者に食べ尽くされにくく結果的にボトムアップ効果が強くなる。 $v=0.3$ が両者の中間とされるが, Ecosimの vulnerability 入力値を v^* とすると,

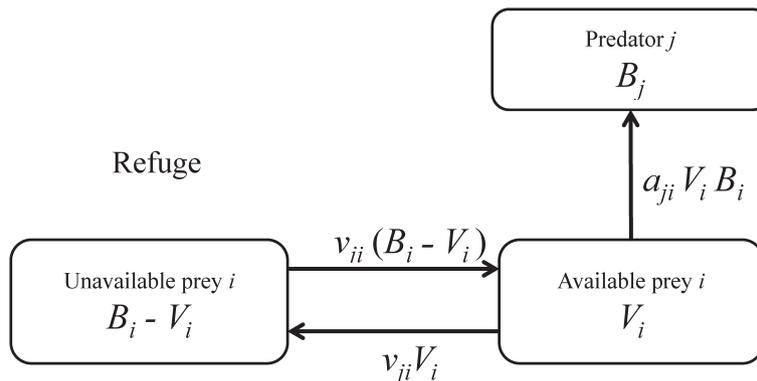


Figure 1. Diagram showing the foraging arena concept of Ecosim in which biomass flow between available biomass and unavailable biomass of prey is manipulated by a vulnerability parameter v_{ji} (modified from Walters et al., 1997). a_{ji} is the effective search rate of predator j feeding on prey i .

$$v^* = e^{2(e^v - 1)} \quad (8)$$

と変換されており, $v=0.3$ はEcosimのデフォルト入力値2.0に相当する(Christensen and Walters, 2004). その後(7)式は摂餌時間や捕食被食の促進抑制効果等を取り込んだ次の複雑な式へ拡張された(Christensen et al., 2008).

$$Q_{ji} = \frac{a_{ji} \cdot v_{ji} \cdot B_j \cdot B_i \cdot T_j \cdot T_i \cdot S_{ji} \cdot M_{ji} / D_j}{v_{ji} + v_{ji} \cdot T_i \cdot M_{ji} + a_{ji} \cdot M_{ji} \cdot B_j \cdot S_{ji} \cdot T_j / D_j} \quad (9)^5$$

T_j は相対的な摂餌時間, D_j はhandling time(餌生物の処理に要する時間)が摂取率へ及ぼす制限効果, S_{ji} は季節的もしくは長期的な変動を組み込むフォーシング(強制関数), M_{ji} は*j*と*i*の捕食被食関係に第三の要因が影響を及ぼす仲介作用(mediation)を想定したフォーシングである(例:藻場による小型魚の被食回避効果;坂本, 2015).何も設定しなければこれらのデフォルト値は1となり(7)式に等しくなる.この他にもEcosimには様々な機能が続々と追加されているが,以下本稿では水産データを用いた基本的なモデルの構築に重点を置いて説明する.

3. Ecopathの使い方

3-1. ソフトの入手

Ecopath with Ecosim ver. 6はMicrosoft Windows®をプラットフォームとするアプリケーションソフトウェアの形をとっており, Ecopath.orgのホームページ(<http://www.ecopath.org/>, 2015年4月1日)からダウンロードできる.本稿ではver. 6.4.3に沿って説明する.以下の説明ではパッケージに添付されている外洋域のサンプルモデル(Ocean ECOST. EwEmdb)を適宜例に挙げる.モデリングにおけるEwEアプリケーションの操作手順は清田(2014)を参照するとよい.

3-2. モデルの基本ディメンジョンの設定

EwEソフトウェアを起動したら,最初にNavigatorメニュー(Fig. 2)のInput data/Model parameters画面で対象水域や年代などの基本情報をメモとして入力する. Ecopathはバイオマスの通貨として,湿重量($t \cdot km^{-2}$)だけでなく炭素量や,乾重量,熱量,窒素・リンなどの栄養塩量を選ぶことができるが,一般的に用いられるのは湿重量もしくは炭素量である.これら単位の中から一つを選び,全機能群に対して同じものを使用する.栄養塩量を用いると基本式(4)から呼吸が除外される. Ecosimで使用するパラメータは,湿重量と年を単位とするのが基本である.年単位でEcopathのバランスをとった後, Ecosimから基礎生産,捕食被食関係,産卵量などに関するフォーシング値を入力して月単位の動態シミュレーションを行うことや,年を他の時間単位と読み替えて運用することも可能である.以下本稿で

^{4,5} 式(3), (5), (6)との一貫性を保つため,式(7), (9)では*i*と*j*の順番をChristensen and Walters (2004), Christensen et al. (2008)とは逆に表記している.

は湿重量と年を単位とする.

3-3. マスバランス状態の考え方

Ecopathは(1)の微分方程式を根底に置いており,初期のモデルは系全体および各機能群が瞬間的に釣り合いの取れた定常状態にあることを前提としていた(Polovina, 1984; Christensen and Pauly, 1992).しかし,その後の解説論文では,ある一定期間(通常1年~数年間)を平均化した状態で(5)式が成り立つことをマスバランスと解釈している(Christensen and Walters, 2004).後者の近似的な考え方はモデルの前提条件を必ずしも満たさない恐れがあり,瞬間値である筈の漁獲死亡係数*F*等の取り扱いを曖昧にするが,仮定の破れがモデルに及ぼす影響は十分吟味されていない.モデル運用上は,期間平均的なバランスをとった上で, Ecosimで期間内の季節変動を作り出したり, Ecospaceで空間的不均一性を作り出ししたりすることが一般的に行われている.

3-4. 機能群の設定

EwEメインウィンドウのメニューバーからEcopath/Define Groupsを選択すると現れるDefine Groups画面上で,デトリタス,生産者,消費者に分けて機能群を登録する(Fig. 2).機能群をどの程度まとめるか決まったルールはなく,モデリングの目的やデータの解像度を勘案して決める.通常植物プランクトンや動物プランクトンなど低次栄養段階の生物は大きくまとめ,高次生物の中で個別動態に関心があり,必要な情報が揃う生物は細分することになる.ただし,系を構成する機能群の栄養段階と*B*が逆相関を示すバイオマススペクトルに沿った全体的傾向を示し,モデルに含まれる機能群の最小の*B*と最大の*B*の比が 10^5 ~ 10^7 程度となるようなグルーピングが推奨されている(Link, 2010).

3-5. 齢構造の導入

成長に応じて捕食被食関係が大きく変化する生物の場合,同一種をmulti-stanzaと呼ばれる複数の成長段階に分割することができる.メニューバーのEcopathから選択できるEdit Multi-Stanza Groupsサブウィンドウにおいて,ベルタランフィ成長式の成長係数を入力し,最若齢段階(leading stanza)には*B*, *Z*, *Q/B*, *BA/B*を,それ以降の段階には階級の開始年齢(月)と*Z*を入力すれば,初期状態に安定齢構成を想定した遅延差分(Delay-difference)型モデルとベルタランフィ成長式から予測した年齢体重関係式に基づき個体群動態が月別にプログラム内で計算され,上位段階の*B*と*Q/B*が推定される.同時に齢別個体数やバイオマスのグラフも描かれる.推定値が妥当でないときには*Z*や最若齢段階の入力値を調整するが,少ないパラメータから推定を重ねているため調整の自由度は限られる.各段階に対する*DC*の入力も別途必要である.

3-6. 機能群のパラメータ初期値の入力

各機能群に対して, NavigatorウィンドウのInput data/Basic inputを選択するとメインスクリーン上に表示される表形式

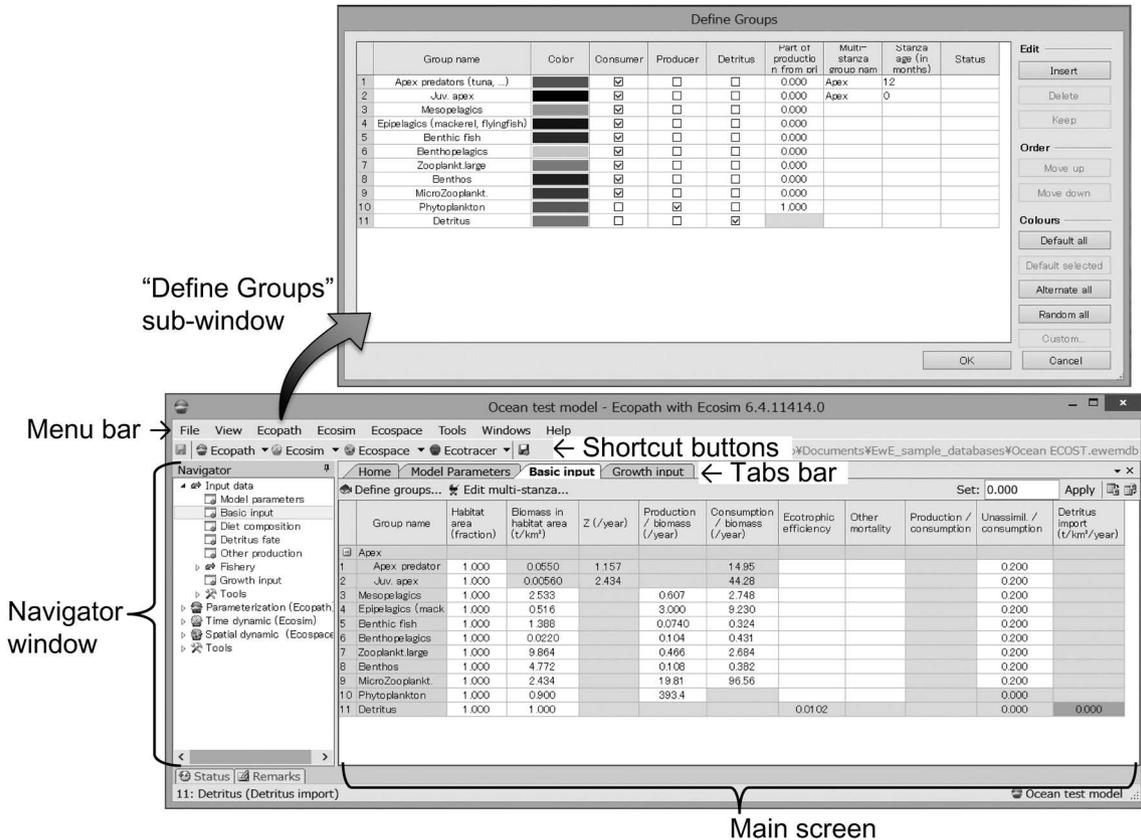


Figure 2. Graphic user interface of the Ecopath with Ecosim ver. 6.4 showing the main window with basic input form and a sub-window for defining functional groups of the Ocean ECOST sample model.

の入力フォームから、 B , P/B , Q/B , U/Q などのパラメータを入力する (Fig. 2)。さらに、Diet compositionを選択すると表示される入力フォームから捕食者の食物組成を、Other productionを選択すると表示される入力フォームから移出入や BA を入力する。Ecopathでは各機能群の B , P/B , P/Q , Q/B , EE のうち3つが必須で、それ以外の BA や U/Q , R/Q , 移出入は必要に応じて入力する。

(1) 現存量 B

B ($t \cdot km^{-2}$ もしくは $g \cdot m^{-2}$)はモデル対象水域の単位面積あたりバイオマスである。資源評価対象種であれば資源量推定値を利用できる。また資源調査が行われていれば、面積密度法やCPUE換算等に基づき推定可能であろう。植物プランクトンは、人工衛星観測によるクロロフィル a 海面濃度をMorel and Berthon (1989)などのモデルを用いて水柱全体の積分値に変換し、クロロフィル a :炭素比(1:50が良く用いられる)を用いた炭素換算値を経て、さらに湿重量へ変換することにより計算できる(亀田, 2015)。動物プランクトンは、現場調査データが利用できればそれに基づき推定する(田所ほか, 2015)。観測情報がない機能群は、近隣水域の文献情報を引用せざるを得ない。古い資料ではあるが外洋域についての基礎情報であるFAO (1981)

(動物プランクトン)やGjøsaeter and Kawaguchi (1980) (中深層性魚類)は、現存量水準の目安として参考になるであろう。 B についての情報を全く利用できない場合には、 B を空欄として EE に文献や他のモデルから妥当と思われる値を入力し、モデルに B を推定させることも可能である。一般的傾向として、被食者より捕食者の B は1~2桁小さい。機能群全体として栄養段階とともに B が小さくなる傾向を示し、栄養段階に対する $\log B$ の傾きは-5~-10%になるのが望ましいと言われている(Link, 2010)。

デトリタスの現存量はセジメントトラップ等による現場観測を実施しなければ情報を得にくい。Ecopath内では供給過剰になれば自動的に系外へ流出する取り扱いがなされており、厳密な設定にこだわる必要はあまりないと思われる。Pauly et al. (1993)は基礎生産量 PP (gCm^{-2})と有光層深度 E (m)とデトリタス現存量 D (gCm^{-2})の間の経験式、

$$\log_{10}(D) = -2.41 + 0.954 \log_{10} PP + 0.863 \log_{10} E \quad (10)$$

を示しており、情報がない場合にはこれを参考値とするのも一法である。デトリタスの湿重量あたり炭素含有率として、湖沼で0.1を用いた例がある(Wondie et al., 2012)。デ

トリタスの B は深海など特殊な環境を除けば、基礎生産量より1桁以上大きくなることはないと言われている (Link, 2010).

(2) 現存量あたり生産量 P/B

P/B (year^{-1}) は、機能群の生産力を表す重要なパラメータであるが、現場観測は容易ではない。漁獲対象種に対しては、生産と消費が釣り合った (2) 式の状態では、 P/B が全死亡係数 (Z) に等しいという関係が一般的に利用されている (Christensen and Walters, 2004; Christensen et al., 2008). これはコホートの個体数が指数減少、体重の成長関数が線形、べき乗、ロジスティック式、ベルタランフィ式のいずれかに従う場合、 $P/B=Z$ が成り立つことを解析的に示した Allen (1971) を根拠としている。漁獲対象種の Z 値は、資源解析結果から得られればそれを利用し、なければ生活史パラメータから経験式を用いて M や Z を推定する⁶。FishBase (<http://www.fishbase.org/>, 2015年4月1日) の Life-history tool に掲載されている Pauly (1980) の経験式、

$$\log M = -0.2107 + 0.4627 \log T + 0.6757 \log K - 0.0824 \log W_{\infty} \quad (11)$$

および Beverton and Holt (1957) の式、

$$Z = K \frac{L_{\infty} - \bar{L}}{\bar{L} - L_c} \quad (12)$$

がしばしば用いられる。 T は平均生息水温 ($^{\circ}\text{C}$)、 K (year^{-1}) はベルタランフィ式の成長係数、 W_{∞} は極限体重、 L_{∞} は極限体長、 \bar{L} は漁獲物平均体長、 L_c は漁獲開始体長である。生活史パラメータを利用した他の関係式 (Vetter, 1988) も利用できるであろう。

植物プランクトンでは海面クロロフィル a 濃度、有光層深度、最大同化指数、海面日射量、日照時間等から、モデルを用いて一日の基礎生産量を求めることが可能であり (Behrenfeld and Falkowski, 1997; 亀田, 2015)、得られた値から期間平均値を計算し、 B で割ることで P/B を算出できる。動物プランクトンの生産速度は水域や季節によって異なり、サイズ組成や水温を始めとする様々な情報に基づき推定されることから、現場観測に基づく専門家の研究を引用するのが確実であろう。底生無脊椎動物については Tumbilio and Downing (1994) の式、

$$\log_{10} P = 0.18 + 0.97 \log B - 0.22 W_m + 0.04 T_b - 0.014 T_b \log_{10}(D+1) \quad (13)$$

が参考になる。 P の単位は $\text{mg DW} \cdot \text{year}^{-1}$ 、 W_m は最大体重 (mg DW)、 T_b は年平均底層水温 ($^{\circ}\text{C}$)、 D は水深 (m) で

⁶ EwE version 5 には、経験式を用いて P/B や P/Q などのパラメータを推定する補助プログラム Ecoempire が搭載されていたが、version 6 ではこの機能は削除され、それに代わる役割を FishBase の Life-history tool が果たしている。

ある。また Brey (2012) は水深、水温、分類群、生活型などの情報からニューラルネットを用いて P/B を計算する方法を考案しており、ウェブサイト (<http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook/>, 2015年4月1日) に用意された計算シートを利用できる。それ以外の生物については情報が少なく、対象水域での研究成果がなければ、類似した水域における近縁種の文献値を引用せざるを得ない。

一般に P/B は基礎生産者が最大で、栄養段階が高いほど小さい値を取る。 P/B の逆数が世代時間の目安として妥当な値になっているか点検するとよい。Christensen et al. (2009a) は情報が乏しい外洋域において文献情報から Eco-path モデルを構築する方法を解説しており、論文中の Table 2 は代表的な機能群が取り得る P/B 値の目安として参考になる。

(3) 現存量あたり摂取量 Q/B

Q/B (year^{-1}) は給餌実験や現場調査における胃内容量の経時変化から推定可能であるが、そうした情報を用いた研究例は少なく、経験式や近縁種の日間・年間摂餌量などの文献情報に頼ることが多い。魚類については Palomares and Pauly et al. (1998) の経験式、

$$\log(Q/B) = 7.964 - 0.204 \log W_{\infty} - 1.965 T' + 0.083 A + 0.532 h + 0.398 d \quad (14)$$

もしくは、

$$\log(Q/B) = 5.847 + 0.280 \log Z - 0.152 \log W_{\infty} - 1.360 T' + 0.062 A + 0.510 h + 0.390 d \quad (15)$$

がよく用いられる (Christensen et al., 2008)。 W_{∞} は極限体重 (g)、 T' は平均経験水温を T ($^{\circ}\text{C}$) としたとき $T'=1000/(T+273.15)$ 、 A は尾鰭のアスペクト比、 h はダミー変数 (植物食種は1、肉食種、腐食種は0)、 d もダミー変数 (腐食種は1、植物食および肉食種は0)、 Z は全死亡係数の推定値である。(14)式は FishBase の Life-history tool から使用できる (<http://www.fishbase.org/>, 2015年4月1日)。一般に魚類の日間摂餌量が体重の0.5–1%と考えると Q/B は年あたり2–4程度となり、高次栄養段階の大型魚種ほど低くなる。また、温度にも依存し、熱帯域は温帯、寒帯に比べ大きな値をとる傾向がある (Link, 2010)。

恒温動物である哺乳類や鳥類は魚類に比べ高い値を示す。Christensen et al. (2009a) は以下の式を挙げている。

$$\text{ひげ鯨類} \quad Q/B = \frac{8 \times 30 \times 1.66 \times \bar{W}^{0.559}}{\bar{W}} \quad (16)$$

$$\text{歯鯨類} \quad Q/B = \frac{365 \times 317 \times \bar{W}^{0.714}}{\bar{W}} \quad (17)$$

$$\text{鰭脚類 (あしか科)} \quad Q/B = \frac{365 \times 320 \times \bar{W}^{0.714}}{\bar{W}} \quad (18)$$

$$\text{鯖脚類 (あざらし科)} Q/B = \frac{365 \times 200 \times \bar{W}^{0.714}}{\bar{W} \times 1134} \quad (19)$$

\bar{W} は平均個体重 (kg) である。海鳥類については、食性や餌のエネルギー含有量を考慮して日間摂餌量を計算する方法が Karpouzi et al. (2007) に記載されており、Ellis and Gabrielsen (2002) の代謝率や Barrett et al. (2002) の餌のエネルギー含有量などの情報と組み合わせれば算出可能である。

(4) Ecotrophic efficiency EE

EE (year^{-1}) は当該機能群の生産が食物網や漁業を通じて利用される効率を表し、 $P_i(1-EE_i)$ がデトリタスへの流量となる。直接観測は困難であり、通常 B や P/B などのパラメータを入力してモデル内で推定する。逆に、Christensen et al. (2009a) が多用しているように、 B について利用できる情報がない場合に、関連文献を参考にしてそれらしい EE 値を入力し、モデルに B を推定させることも可能である。 EE は $[0, 1]$ の範囲をとり得るが、0.5 以上となるのが普通である。漁獲も捕食もされない最高位捕食者や、食物として利用されにくい海藻などの機能群は小さい値を取り得る。また後述するように、系外での死亡が大きい移動性種は、低い値に設定する。

(5) 食物組成 DC

DC は捕食者 j の食物組成における被食者 i の比率を i 行 j 列の表形式で入力する。各列の合計は 1 となる。胃内容分析結果や文献を参考にして入力することが多いが、元情報はいずれもスナップショット的であることが多く、必ずしも平均的な状態を表すとは限らない。安定同位体比分析により栄養段階を推定できる場合には、その値を参考にしながら DC を調整できる。種をまとめた機能群に対し種別情報を利用できる場合には、各種の B で重み付けした平均を用いる。また、多様な体サイズや摂餌生態をもつ生物を一つの機能群にまとめた場合、 DC に共食 (セルフープ) を組み込むことを検討した方がよい。セルフープの有無によって、その機能群の栄養段階やシステム全体の流量、ネットワーク特性値、Ecosim の挙動が変わってくる。

魚類についてのインターネット情報として FishBase があるが、日本周辺の魚類に関するデータはまだ少ない。海生哺乳類については、Pauly et al. (1998) がまとめた文献情報として参考になる。

(6) その他の生物パラメータ

摂取量あたり排泄量 ($U/Q, \text{year}^{-1}$) は EwE のデフォルト値である 0.2 のまま用いられることが多い。文献情報を多用して外洋域のモデルを構築した Christensen et al. (2009a) では、動物プランクトンだけが 0.4 に変更されている。摂取量あたり生産量 ($P/Q, \text{year}^{-1}$) を入力することは少なく、通常 P/B と Q/B から計算される。0.1–0.3 程度の値をとり (Christensen et al., 2008; Tecchio et al., 2013)、一般に高次捕

食者ほど低くなる。

3-7. 移出入の設定

Ecopath は元来閉じた系を想定して開発されたモデルであるため、回遊魚のように季節や成長段階によってモデル水域を出入りする種に対しては特別な設定が必要となる。系外での摂餌が多いと考えられる場合、Navigator ウィンドウの Input data/Diet composition を選択するとメインスクリーン上に表示される入力フォームの Import 行で、系外での摂餌割合を設定する。系外死亡をモデルに組み込む場合には、死亡割合に応じて EE を下げ、Input data/Detritus fate を選択すると表示される画面の Export を上げる。また、深海生態系のようにデトリタスの移入を明示的に与える必要がある場合には、Input data/Basic input を選択するとメインスクリーンに表示される入力フォームの Detritus import 欄に値を入力する (例、Tecchio et al., 2013)。

3-8. 漁業の設定

メニューバーから Ecopath/Define fleets を選択すると現れるサブウィンドウにおいて漁業種類 (fleet) 毎に名称を登録し、年間の水揚げ量 (Landings, $\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$) と投棄量 (Discards, $\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$) を入力する。水揚げ量は漁獲統計を利用できるが、モデル対象水域と統計海区が一致していなければ漁場面積に応じた比例配分などの工夫が必要となる。さらに情報があれば、投棄物の生存割合や、水揚げ物の価格、操業のコストなども入力する。

3-9. 入力パラメータの信頼性の格付け (Pedigree)

各機能群の $B, P/B, Q/B, DC$ および漁獲量の入力値の信頼性を評価する機能が Pedigree である。例えば B であれば、1) Sampling/locally, high precision, 2) Sampling/locally, low precision, 3) Approximate or indirect method, 4) Guesstimate, 5) From other model, 6) Estimated by Ecopath という予め設定されたランクから選択して入力する (番号順に信頼性は低くなる)。すべてのパラメータに対して Pedigree を設定すると、モデル全体の信頼性を表すスコアである Pedigree index が $[0, 1]$ の範囲で Parametrization (Ecopath) の Tools/Statistics に出力される。Pedigree は、モデルの信頼性の相对比较に用いるほか、Ecosim 予測値の不確実性を確認するためのモンテカルロシミュレーションにおいて、パラメータの信頼区間の事前分布を与える目的にも利用される。Pedigree スコアの定義はメニューバーの Ecopath/Define Pedigree から与え、各機能群のパラメータのスコアを Navigator ウィンドウの Input data/Tools/Pedigree から入力する。

Pedigree 機能の使用の如何にかかわらず、入力パラメータの情報源と初期値を別途一覧表にまとめて記録しておくことが大切である。その表を見ながらマスバランス調整を行い、変更箇所を書き残すことで、モデルの成り立ちを説明する重要な資料ができ上がり、第三者への説明や論文執筆の際に役立つ。また、現時点で精度の低いデータが何であるか一目でわかり、今後必要な調査研究を優先順位づけ

できる。

3-10. マスバランス

基本パラメータの初期値を入力した後, NavigatorウィンドウからParametrization (Ecopath)/Basic estimatesを選択することで未知のパラメータが推定される。ほとんどの場合, 初期入力値ではマスバランスが取れておらず, エラーメッセージが現れ, 問題のあるパラメータが赤字で表示される(表示が赤くならない箇所もあるので注意が必要である)。エラーの内容としては, $EE > 1$, $P/Q > 1$, 呼吸量 $R < 0$ となっていることが多い。これらは当該機能群の消費が生産を超過した状態, もしくは生産が摂取より大きい状態を意味する。また, エラーメッセージが出ていなくても, 推定されたパラメータが不適切な値になっていないか点検が必要である。 P/Q は通常0.1-0.3で高次捕食者ほど低く, P/B はZに相当し一般に寿命が短いほど高く, EE は通常0.5以上だが捕食者が少ない生物では低くなる。また R/B は魚では1-10程度, 動物プランクトンでは50-100とされる(Christensen et al., 2008)。Mortality rates/Mortalitiesを選択すると現れる画面において, 全死亡, 漁獲死亡, 被食死亡, その他死亡の関係を確認し, EwEモデリングとは独立して資源解析等から推定されたZやFの値があれば, それと比較する。被食死亡が大きすぎる場合には, Mortality rates/Predation mortality ratesを選択すると表示される画面から捕食者ごとの値を確認し, 特定の捕食者による死亡が過大になっていれば捕食者側のDCを修正する。さらに, マスバランスが取れていない機能群について P/B , Q/B , B を調整する。これらパラメータのうち, 文献や経験式から初期値を入力したものから先に修正し, 実際の調査に基づく値は大きく変更しないようにする。

このようにマスバランス調整では, 入力データの不確実

性や推定値の生物学的妥当性を勘案しながら試行錯誤を重ね, 最適点を探ることになる。Pedigree機能を利用して自動的にマスバランスを取るアルゴリズムも考案されているが(Kavanagh et al., 2004), EwE ver. 6.4にも実装されていない。機械的にバランスを取ったとしても生態学的に必ずしも最良の状態に落ち着くとは限らず, いずれにせよモデルの利用者がEcopathの推定結果の妥当性を点検することが重要である。さらに, バランスが取れたモデルを用いて漁獲努力量一定のままEcosimのシミュレーションを実行し, 定常状態を保つことを確認しておくとうい。ただし, BAを設定したモデルは一定状態に留まらない。

3-11. Ecopathモデルの応用

マスバランス調整が済んだEcopathモデルの応用方法について以下簡単に紹介する。Flow diagramは機能群の栄養段階と捕食被食関係を表す図である。EwE ver. 6形式の図は食物網を構成する機能群の栄養段階と連結状況をワンクリックで簡単に描出できるが, 読み取れる情報は少ない(Fig. 3左)。EwE ver. 5形式の図は, 位置や大きさを調整しながら描くため手間がかかるが, 摂取, 被食, 呼吸, デトリタスへの流出, 移出入がそれぞれ数値とともに表示されるため, 機能群間の物質の挙動を詳細に確認するのに役立つ(Fig. 3右)。ニッチ重複度(niche overlap)は, 機能群間の食物もしくは捕食者の類似度を[0, 1]の範囲の尺度で示す表である。一般的な生態研究における食性比較を一步進め, DCとBや Q/B の情報を組み合わせて作った食物網を通じた相互関係を定量的に評価できるのがEcopathの利点である。さらに捕食被食関係を要約し, 機能群*i*が*j*を食べる割合 DC_{ij} と*j*に食べられる割合 FC_{ji} の差,

$$MTI_{ij} = DC_{ij} - FC_{ji} \quad (20)$$

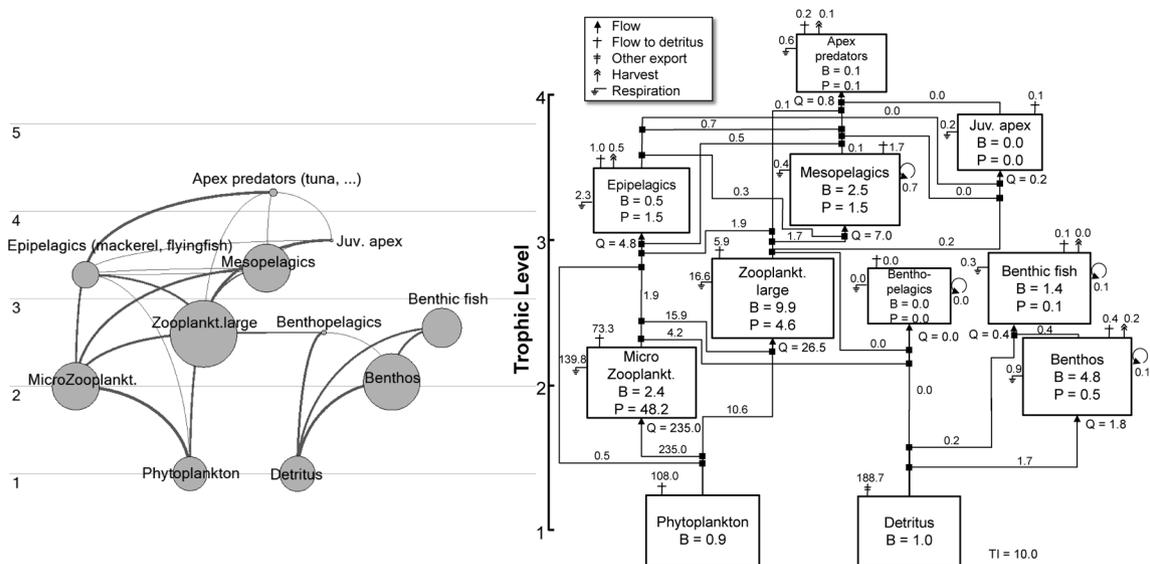


Figure 3. Flow diagrams of the Ocean ECOST sample model drawn in the format of EwE ver. 6 (left) and ver. 5 (right).

を MTI (Mixed Trophic Impact) と呼び、 B_i の変化が捕食被食関係を通じて機能群 j に及ぼす効果の正負と大きさを表す (Fig. 4). 機能群 i の MTI の 2 乗和を total impact と呼び、食物網を通じて他種に及ぼす影響の大きさ全体を示す. この値は B_i とともに大きくなることから、 $p_i = B_i / \sum_i B_i$ として p_i^{-1} もしくは $1 - p_i$ で重み付けを行い、少ない現存量でも大きな影響を及ぼす鍵種を表す keystone value を導出する. Ecopath は Libralato et al. (2006) の指数 (Ecopath 中では #1 と表示される) と Power et al. (1996) の指数 (#2 と表示される) の 2 種類の値を出力する. 前者は B_i が小さいだけで大きな値を取りがちな後者の欠点を改善したもので、値が 0 に近いもしくは 0 より大きい機能群が鍵種と見なされる (Fig. 5). いずれにせよ Graph content でグラフ表示を切り替えて、 B と total impact のどちらが効果を持っているか確認しながら判断すると良い.

Ecopath は元々食物網のネットワーク解析プログラムとして開発されており (Heymans and Baird, 2000; Dame and Christensen, 2008), MTI や keystone value の他にもネットワーク分析関係の出力を Network Analysis の下に多く含む. しかし、ノード数 (機能群数) やコネクタンス (機能群間の

連結度)、平均経路長、およびフローの不確実性を表す情報学的指標である Ascendency, Capacity などは、生態系の特性だけでなく機能群のまとめ方などのモデル構造に応じて値が変化する (Abarca-Arenas and Ulanowicz, 2002; Heymans, 2003). このため、同一モデルの経時変化の評価には有用だが、異なる成り立ちのモデルを比較する目的には適さない. 水域間の比較には、システム全体の生産量、流量、転換効率や、栄養段階別に集計した特定値の方が役に立つ. Flows and biomasses は経路ごとに栄養段階を計算し、現存量や流量を栄養段階別に集約するものである. 現存量、生産量の栄養段階別分布や栄養段階間の流量、転換効率を計算し、モデル間で比較することができる.

漁業の影響評価として、栄養段階別漁獲量 (Catch by trophic level) やその重み付け平均値である漁獲物平均栄養段階 (Statistics に表示される Mean trophic level of the catch)、および漁獲を生産するために必要な基礎生産量 (Primary production required, PPR) などが出力される (Pauly, 2000). PPR は漁獲が基礎生産にあたるフットプリント (負荷量) を示す値である (Pauly and Christensen, 1995). Ecopath から出力されるシステム転換効率を用いて、漁獲によってもた

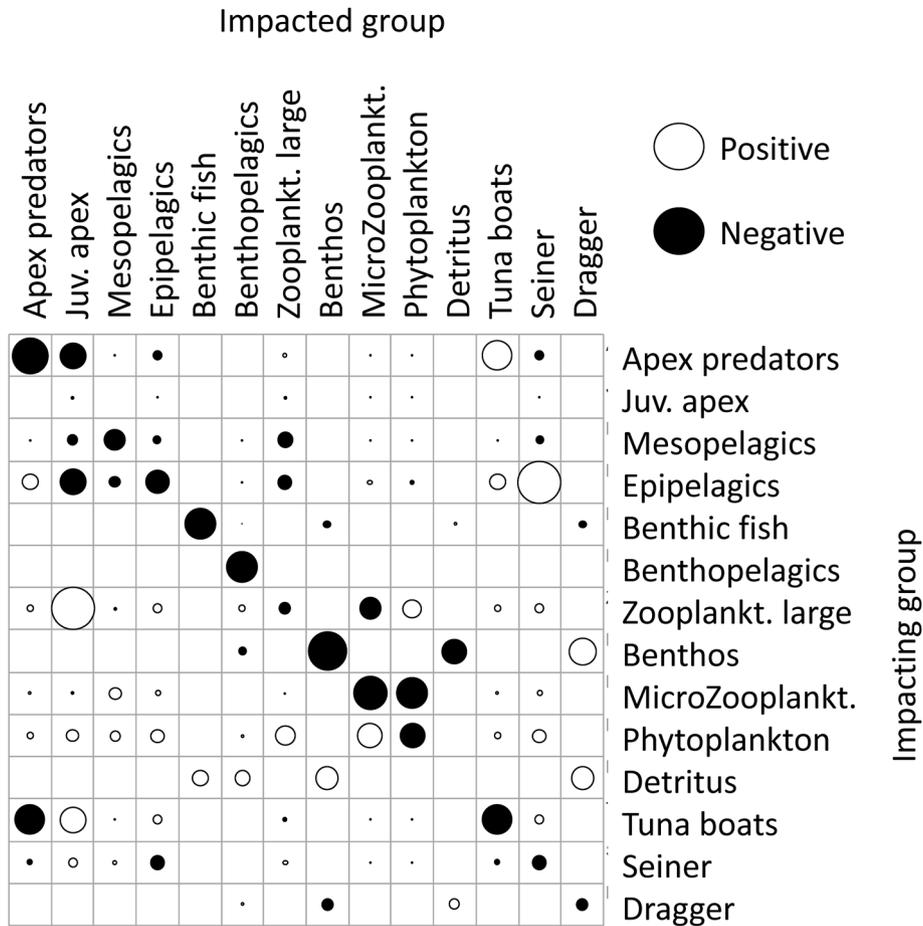


Figure 4. Mixed Trophic Impact plot of the Ocean ECOST sample model.

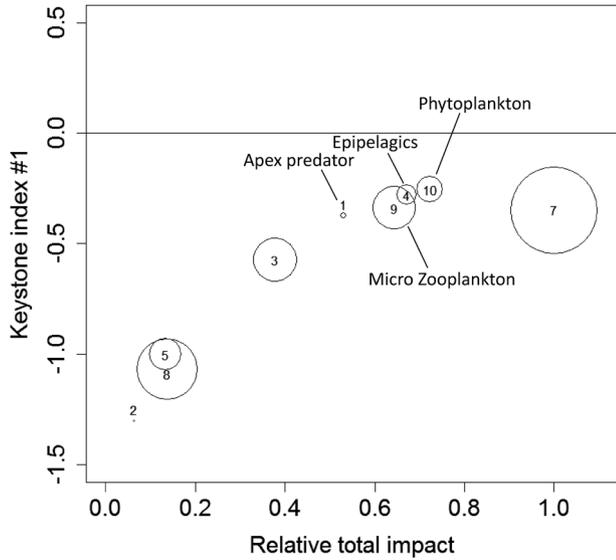


Figure 5. Keystoneness plot of the Ocean ECOST model. The keystone index of Libralato et al. (2006) is indicated as #1 in the EwE program. Those functional groups that have keystone values close to or larger than 1 are supposed to be keystone groups. This model does not include distinct keystone groups, but the four functional groups labelled with their names have relatively high keystone values.

らされる高次捕食者の食物損失を計算することもできる (Libralato et al., 2008).

4. Ecosimの使い方

4-1. 簡単な使用例：漁獲の影響予測

Ecosimは平衡状態にあるEcopathのバランスを崩した後に生じる変化を予測するシミュレーターである。漁獲圧の増減や基礎生産の変動などを入力し、捕食被食関係を通じて各機能群に現れる経時変化を予測する。漁獲の影響予測であれば、NavigatorウィンドウのTime dynamics (Ecosim)/Input/Fishing effortを選択すると現れるサブウィンドウからシナリオを選び (もしくはメニューバーのEcosimのNew ScenarioやLoad Scenarioからシナリオを作成・選択し)、メインスクリーンに戻ってFleetを選択し将来どのように漁獲努力を変化させるか指定したうえで、Output/Run Ecosim画面右下にあるRunボタンを押すとシミュレーションが始まる。結果はすぐに計算され、メインスクリーン上に現存量の変化図が表示される (Fig. 6)。このように手軽にシミュレーションを実行できるが、得られる結果はvulnerability (v) パラメータの設定によって大きく様変わりする。一般に v の値が大きいと大幅な振動を繰り返すが、 v 値が小さければ変動はすぐに収束する (Fig. 6A, B)。このように v 値がシミュレーション結果を大きく左右することから、Ecosimを使用する際には v 値の適切な設定が鍵となる。

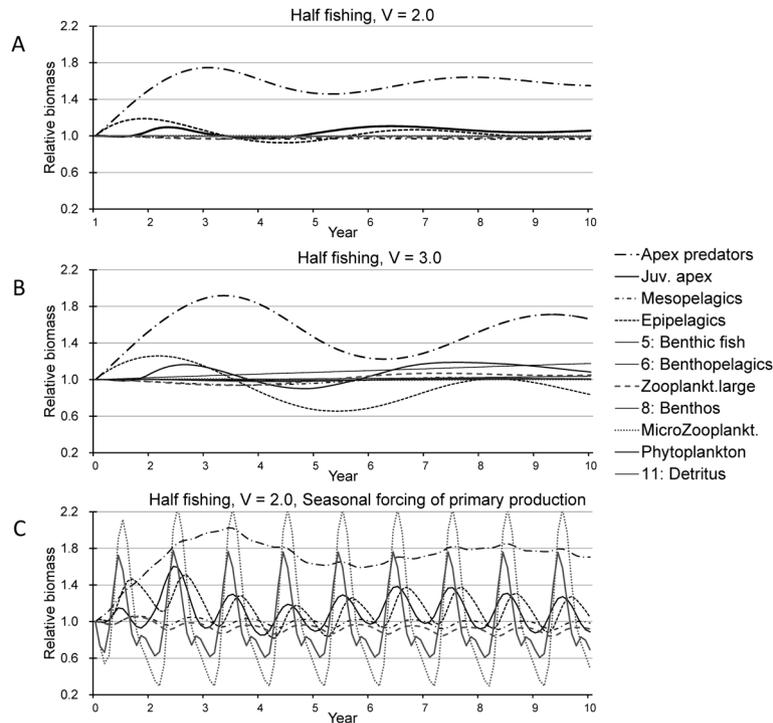


Figure 6. Results of Ecosim simulation in the Ocean ECOST model with a half fishing scenario. Vulnerability parameters were set at 2.0 (A, C) or at 3.0 (B). Seasonal fluctuation of primary production was given via forcing function in C.

4-2. vulnerabilityのチューニング

v は、餌生物の豊度変化に対する捕食者の機能的応答を表すパラメータであるが、現場観測や実験から直接推定することは不可能に近い。Ecosimでは v 値を、機能群の現存量相対値（資源量推定値やCPUEなど）と漁獲努力量の時系列データを使ってチューニングする機能を持っている。Time dynamic (Ecosim)/Input/Time seriesから時系列データとして努力量や機能群の現存量指標を入力し、Tools/Fit to time seriesからSearchを実行することによって、残差平方和が最小になる v 値が推定される。チューニングVPAで資源豊度の相対指標であるCPUEを使って資源動態パラメータを探索するのに似ている。

4-3. フォーシングによる季節変動、長期変動の再現

Ecopathでは基礎生産量を年平均値として入力するが、Ecosimでは基礎生産量の季節変動や長期変動をInput/Forcing function/Apply FF (producer)のSeasonalもしくはLong-termから月別パターン値を入力することで操作できる。この機能を用いると、植物プランクトンの季節変化を組み入れることができる (Fig. 6C)。 P/Q 値が大きく植物プランクトンを直接摂食する動物プランクトンのような機能群は、基礎生産量に応じて B が変動する。一方、多くの栄養段階を経由する高次捕食者は影響を受けにくい。栄養塩量と植物プランクトンの関係を利用して、このフォーシング関数を栄養塩負荷量の変化として扱い、沿岸域における栄養塩負荷量の変化が生態系に与える影響の評価へ応用することも可能である (Cerco et al., 2010)。

4-4. おわりに

上述したように、Ecopathを使用する利点は、現存量、食性情報と生産・消費に関するパラメータを組み合わせることで、生態系を構成する各機能群の食物網を通じた関係性や、システム全体としての特性を把握できる点にある。EcosimはEcopathのマスバランスが崩れた後の挙動を予測する単純なシミュレーターとして開発されたが、その後モンテカルロシミュレーションによる予測誤差の計算、シミュレーション結果からのEcopathモデルの抽出、漁獲圧の変化に対する漁獲量のシミュレーションに基づくMSY計算 (Walters et al., 2005) など、多くの機能が追加された。さらに近年では、格子状空間における移動や環境選択性を与えて空間分布の偏りを発生させ、海洋保護区など空間管理の効果検証などを行うEcospace (Walters et al., 1999; Christensen et al., 2009b, 2014)、経済価値評価 (Christensen et al., 2011) や管理戦略評価 (Shannon, 2002) のモジュールなども搭載されている。しかしこれら拡張機能はいずれもマスバランスが取れたEcopathモデルを出発点としており、モデルの基本構造と入力データの特徴を理解したうえで、シミュレーション結果がどのような状態を表しているか確認することが大切である。また、Ecosimは、単一資源管理におけるMSYのような最適戦略を探索するよりも、

『あすればこうなるだろう』といった選択肢と予測結果を例示し、説明や合意形成を助ける戦略ツールとして有用である。これはEwEに限らず不確実性を多く含む生態系モデル全般に言えることである (Plagányi, 2007)。

EwEは既存の水産関連データを活用しやすい特徴をもつが、適切なモデルを構築するためにはデータや生物、漁業についての実践的理解が求められる。このように生態系モデリングでは海洋学、プランクトン学、水産資源学など多様な研究者の学際的な協力が重要である。さらに、生態系研究を応用科学として根付かせるためには、研究対象水域の漁業者、管理者および水産業以外の海の利用に関わる多くの人たちとの情報交換が欠かせない。本稿が一助となって海洋生態系と水産業の評価に向けた実践的な取り組みが各地で始まり、生態系の価値や管理目標に関する議論が具体化し、データ収集やモニタリング体制が整備されることを期待したい。

謝 辞

中央水産研究所岡村 寛博士からは、Ecopathのパラメータ設定について重要なコメントをいただいた。香川県水産試験場山本昌幸博士には、初期の原稿をご通読いただき、説明不足の箇所等ご指摘いただいた。また本誌2名の査読者からは、原稿に対し貴重なコメントを賜った。これらの方々へ深く感謝申し上げる。本研究は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」および科学研究費補助金・新学術領域研究「新海洋像：その機能と持続的利用」の一部として実施したものである。

引用文献

- Abarca-Arenas, L. G. and R. E. Ulanowicz (2002) The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecol. Model.*, **149**, 285–296.
- Ahrens, R. N. M., C. J. Walters and V. Christensen (2012) Foraging arena theory. *Fish Fish.*, **13**, 41–59.
- Allen, K. R. (1971). Relation between production and biomass. *J. Fish. Board Can.*, **28**, 1573–1581.
- Barrett, R. T., T. Anker-Nilssen, G. W. Gabrielsen and G. Chapdelaine (2002) Food consumption by seabirds in Norwegian waters. *ICES J. Mar. Sci.*, **59**, 43–57.
- Behrenfeld, M. J. and P. G. Falkowski (1997) Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1–20.
- Beverton, R. J. H. and S. J. Holt (1957) On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. 2*, Vol. 19, UK Min. Agric. Fish. Food, London, UK, 533 pp.
- Brécard, D., B. Hlaimi, S. Lucas, Y. Perraudeau and F. Salladarré (2009) Determinants of demand for green products: An application to eco-label demand for fish in Europe. *Ecol. Econ.*, **69**, 115–125.
- Brey, T. (2012) A multi-parameter artificial neural network model to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production. *Limnol. Oceanogr.-Meth.*, **10**, 581–589.
- Cerco, C. F., D. Tillman and J. D. Hagy (2010) Coupling and comparing a spatially- and temporally-detailed eutrophication model with an

- ecosystem network model: An initial application to Chesapeake Bay. *Environ. Modell. Softw.*, **25**, 562–572.
- Christensen, V. and C. J. Walters (2004) Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.*, **172**, 109–139.
- Christensen, V., C. J. Walters, R. Ahrens, J. Alder, J. Buszowski, L. B. Christensen, W. W. L. Cheung, J. Dunne, R. Froese, V. Karpouzi, K. Kaschner, K. Kearney, S. Lai, V. Lam, M. L. D. Palomares, A. Peters-Mason, C. Piroddi, J. L. Sarmiento, J. Steenbeek, R. Sumaila, R. Watson, D. Zeller and D. Pauly (2009a) Database-driven models of the world's Large Marine Ecosystems. *Ecol. Model.*, **220**, 1984–1996.
- Christensen, V. and D. Pauly (1992) ECOPATH II — A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, **61**, 169–185.
- Christensen, V., C. J. Walters and D. Pauly (2008) Ecopath with Ecosim version 6: User guide. 235 pp.
- Christensen, V., J. Steenbeek and P. Failler (2011) A combined ecosystem and value chain modeling approach for evaluating societal cost and benefit of fishing. *Ecol. Model.*, **222**, 857–864.
- Christensen, V., M. Coll, J. Steenbeek, J. Buszowski, D. Chagaris and C. Walters (2014) Representing variable habitat quality in a spatial food web model. *Ecosystems*, **17**, 1397–1412.
- Christensen, V., Z. Ferdaña and J. Steenbeek (2009b) Spatial optimization of protected area placement incorporating ecological, social and economical criteria. *Ecol. Model.*, **220**, 2583–2593.
- Dame, J. K. and R. R. Christian (2008) Evaluation of ecological network analysis: Validation of output. *Ecol. Model.*, **210**, 327–338.
- Ellis, H. I. and G. W. Gabrielsen (2002) Energetics of free-ranging seabirds. In: *Biology of marine birds*, eds. E. A. Schreiber & J. Burger, CRC Press, Boca Raton., pp. 359–407.
- FAO (1981) Atlas of the living resources of the seas, ed. FAO, Rome, 69 pp.
- Gjøsaeter, J. and K. Kawaguchi (1980) A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Paper*, **193**, FAO, Rome, 151 pp.
- Greenstreet, S. P. R., S. I. Rogers, J. C. Rice, G. J. Piet, E. J. Guirey, H. M. Fraser and R. J. Fryer (2010) Development of the EcoQO for the North Sea fish community. *ICES J. Mar. Sci.*, **68**, 1–11.
- Heslenfeld, P. and E. L. Enserink (2008) OSPAR Ecological Quality Objectives: The utility of health indicators for the North Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, **65**, 1392–1397.
- Heymans, J. (2003) Comparing the Newfoundland-Southern Labrador marine ecosystem models using information theory, Ecosystem models of Newfoundland and Southeastern Labrador (2J3KLN0): Additional information and analyses for “back to the future”. *UBC Fish. Ctr. Res. Rep.*, **11**, 62–71.
- Heymans, J. J. and D. Baird (2000) Network analysis of the northern Benguela ecosystem by means of netwrk and ecopath. *Ecol. Model.*, **131**, 97–119.
- 亀田卓彦 (2016) 日本周辺海域の海洋環境の特徴. *水産海洋研究*, **80**, 57–58.
- Karpouzi, V. S., R. Watson and D. Pauly (2007) Modelling and mapping resource overlap between seabirds and fisheries on a global scale: A preliminary assessment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **343**, 87–99.
- Kavanagh, P., N. Newlands, V. Christensen and D. Pauly (2004) Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. *Ecol. Model.*, **172**, 141–149.
- Kay, J. J., L. A. Graham and R. E. Ulanowicz (1989) A detailed guide to network analysis. In: *Network analysis in marine ecology: Methods and applications*, eds. F. Wuff, J. G. Field & K. H. Mann, Springer, Berlin, pp. 15–61.
- 清田雅史 (2013) 海と漁業と生態系: 3. 海洋生態系モデルの群像. *水研センター研究開発情報なつ海から*, **5**, 15–22.
- 清田雅史 (2014) 海と漁業と生態系: 4. Ecopathモデルを作ってみよう. *水研センター研究開発情報なつ海から*, **6**, 13–21.
- 清田雅史・米崎史郎・成松庸二・伊藤正木・服部 努 (2015) 生態系モデリングによる食物網構造の把握と漁業の影響評価: 東北沖底層生態系へのEcopath適用例. *沿岸海洋研究*, **53**, 55–64.
- Libralato, S., M. Coll, S. Tudela, I. Palomera and F. Pranovi (2008) Novel index for quantification of ecosystem effects of fishing as removal of secondary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **355**, 107–129.
- Libralato, S., V. Christensen and D. Pauly (2006) A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Model.*, **195**, 153–171.
- Link, J. S. (2005) Translating ecosystem indicators into decision criteria. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 569–576.
- Link, J. S. (2010) Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: A plea for PREBAL. *Ecol. Model.*, **221**, 1580–1591.
- 松田裕之・岡村 寛 (2002) 生物資源の持続的管理. 「生態系とシミュレーション」巖佐 庸, 楠田哲也編, 朝倉書店, 東京, 46–61.
- 松石 隆 (2005) ECOPATH with ECOSIM. *海洋*, **37**, 212–220.
- Morel, A. and J.-F. Berthon (1989) Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships re-investigated in view of remote-sensing applications. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 1545–1562.
- 岡村 寛 (2004) 海産哺乳類を中心とした生態系モデリングのための数理統計学的研究. *水研センター研究報告*, **10**, 18–100.
- Palomares, M. L. D. and D. Pauly (1998) Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshwater Res.*, **49**, 447–453.
- Pauly, D. (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES J. Mar. Sci.*, **39**, 175–192.
- Pauly, D. (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 697–706.
- Pauly, D., A. Trites, E. Capuli and V. Christensen (1998) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J. Mar. Sci.*, **55**, 467–481.
- Pauly, D., M. L. Soriano-Bartz and M. L. D. Palomares (1993) Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. *ICLARM Conf. Proc.*, **26**, 1–13.
- Pauly, D. and V. Christensen (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374**, 255–257.
- Plaganyi, E. E. (2007) Models for an ecosystem approach to fisheries. *FAO Fish. Tech. Paper*, **477**, 108 pp.
- Polovina, J. J. (1984) An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte*, **2**, 5–7.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco and R. T. Paine (1996) Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, **46**, 609–620.
- 坂本綾香 (2016) Ecopathを用いた藻場再生活動の漁業への影響評価: 東京湾の場合. *水産海洋研究*, **80**, 61–62.
- Shannon, L. (2002) The Use of Ecosystem Models to investigate multi-species management strategies for capture fisheries: Report on southern Benguela simulations. *UBC Fish. Ctr. Res. Rep.*, **10**, 118.
- 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.
- Tecchio, S., M. Coll, V. Christensen, J. B. Company, E. Ramirez-Llodra and F. Sardà (2013) Food web structure and vulnerability of a deep-sea ecosystem in the NW Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res. Pt I*, **75**, 1–15.
- 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**, 165–165.
- Ulanowicz, R. E. (2004) Quantitative methods for ecological network analysis. *Comput. Biol. Chem.*, **28**, 321–339.
- Ulanowicz, R. E. and J. J. Kay (1991) A package for the analysis of ecosystem flow networks. *Environ. Softw.*, **6**, 131–142.
- Vetter, E. (1988) Estimation of natural mortality in fish stocks: A review. *Fish. Bull.*, **86**, 25–43.
- Walters, C., D. Pauly and V. Christensen (1999) Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, **2**, 539–554.
- Walters, C., D. Pauly, V. Christensen and J. F. Kitchell (2000) Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, **3**, 70–83.
- Walters, C., V. Christensen and D. Pauly (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, **7**, 139–172.
- Walters, C. J., V. Christensen, S. J. Martell and J. F. Kitchell (2005) Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 558–568.
- Wondie, A., S. Mengistou and T. Fetahi (2012) Trophic interactions in Lake Tana, a large turbid highland lake in Ethiopia. In: *Models of the ecological hierarchy: From molecules to the ecosphere*, eds. F. Jordan & S. E. Jørgensen, Elsevier, Amsterdam, pp. 217–235.