

外来捕食者侵入による見かけの競争の効果の変質に関する数理モデル解析

Analysis of A Mathematical Model
on The Modification of Apparent Competition Effect with The Invasion of Alien Predator

瀬野裕美¹・恩田 芳²

¹ 広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻, ² 広島大学理学部数学科

Hiromi SENO¹ and Kaoru ONDA²

¹Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science,

²Department of Mathematics, Faculty of Science,

Hiroshima University, Higashi-hiroshima 739-8526 JAPAN

seno @ math.sci.hiroshima-u.ac.jp

Making use of Lotka-Volterra prey-predator system (1), we investigated the transition of equilibrium state with the modification of apparent competition between two preys due to the invasion of an alien predator into 2 prey-1 predator system. We consider the system (1) of two predators and two preys, where there is no direct inter-specific interaction between two preys. Since two preys have common predators, we can say that they are in an apparent competition. Moreover, there is no direct interaction between predators which have common preys so that they are in an exploitative competition. We do not assume (i.e., do ignore) the intra-specific density effect for the predator. Our analysis can demonstrate the case that the endangered species could be rescued and recovered with the introduction of an alien predator.

1 緒言

共通の資源によって増殖が規定されている 2 種の生物集団を考えれば、「一方の集団の資源利用が、他方の集団の資源利用効率に影響を与える」関係がある。これら 2 種は資源をめぐる競争関係 (competitive relationship) にあり、このような関係をしばしば搾取型競争関係 (exploitative competitive relationship) と呼んでいる [10]。搾取型競争関係は「一方の種が他方の種の利得を減少させるような影響を及ぼし、その結果、利得によって定まる個体群サイズ成長率を低下させるという種間関係」と定義でき、本質的に 2 種間に直接の関係があるわけではない [10]。この意味から、この搾取型競争関係は、広い意味の間接効果 (indirect effect) の一種であり、間接的競争 (indirect competition) の典型である。一方、直接的競争 (direct competition) は、一方の種が直接的に他方の種に影響を及ぼす場合に現れ、しばしば、干渉型競争 (interference competition) と呼ばれる種間関係である。たとえば、営巣、採餌あるいは天敵に対する防衛に必要な地域を確保するための威嚇や闘争は干渉型競争である。

競争関係にある種は、多くの場合に共存が不可能だということは古くから多くの生態学者が言及してきた。最初に明確な形で提示したのは J. Grinnell (1917) [5] である：『完全に同じニッチ関係をもつ 2 種の生物は、同一の生息地で共存することはできない』。ここで、ニッチ (niche) とは生物の生息に関連した無機的及び生物的環境における位置を表す概念である。G.F. Gause (1934) [4] はゾウリムシやイーストを用いて詳細な実験を行い、理論が示すこの排他性の予測を確かめることに成功した。その後、この主張は、しばしば Gause の競争排他律あるいは競争的排除則 (competitive exclusion principle) と呼ばれている [9, 10]。

Holt (1977, 1984) [6, 7] が見かけの競争 (apparent competition) と呼び、また他の研究者たちには、敵のいない空間をめぐる競争と呼ばれることもある間接効果がある。見かけの競争に当てはまると考えられる 2 種間の間接的な相互作用としては、たとえば、種 2 と種 3 が互いに負の (相害的な) 影響を及ぼし合い、種 1 と種 2 が正の (相利的な) 影響を及ぼし合う場合を考えることができる。この場合、種 1 と種 3 は、ある共通の資源をめぐる競争ではなく、あるいは、共通の捕食者を持つわけでもなく、間接的に負の影響を及ぼし合っていると考えることができる。

この見かけの競争について、Williamson (1972) [12] は、種間競争以外のメカニズムが、生態系の安定性を誘引しているかもしれないと考え、捕食者を共有する構造のメカニズムについて考察した。被食者 2 種と

捕食者 1 種の場合、どちらの被食者も捕食者から被害を受け、捕食者はどちらの被食者からも利益を得る。被食者 1 の消費によって捕食者の個体数が増せば、被食者 2 が受ける捕食による被害を増大させる。従って、間接的に、被食者 1 は被食者 2 に有害な影響を及ぼし、その逆も同様である。このときの被食者 2 種の関係が見かけの競争である。

Dodson (1974) [3] は、この間接効果を、動物プランクトン *D. minnehaha* と *D. middendorffiana* の生息地排除の例で説明している。2 種のうち小さい方の *D. minnehaha* は、大きい方の *D. middendorffiana* が生息する池に入れられると増殖した。さらに、捕食性のカイアシ類 *Diaptomus shoshone* をこの池に入れると、*D. minnehaha* は餌として効率的に食べられていたが、大きい方の種 *D. middendorffiana* については小さい個体だけが捕食された。捕食者が小さな池から *D. minnehaha* を排除したので、Dodson は、間接的競争排除が起こったのではないかと推測した。Dodson は可能性を明示しなかったが、被食者 2 種は、たとえ資源をめぐる競争がなくても間接的に相互作用する、つまり、捕食者個体群のサイズを増加させる効果によって、ある被食者種が他の被食者種からの排除に巻き込まれる可能性がある。

アメリカの数理学者 A.J. Lotka (1925) [8] とイタリアの数学者 V.I. Volterra (1926) [11] によって独立に提示された被食者-捕食者相互作用に関する Lotka-Volterra 型被食者-捕食者系とも呼ばれる次の方程式は、現在でも、生物の種間相互作用を取り扱う方程式の基本としての役割をもつ：

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = -\delta_1 P_1 + c_{11} b_{11} H_1 P_1 \\ \frac{dH_1}{dt} = (r_1 - \beta_1 H_1) H_1 - b_{11} H_1 P_1 \end{cases} \quad (1)$$

ここで、 P_1 は捕食者の個体群密度、 H_1 は被食者の個体群密度、 δ_1 は捕食者の自然死亡率、 r_1 は被食者の内的自然増加率、 β_1 は被食者の種内密度効果係数、 b_{11} は被食者の捕食係数、 c_{11} は捕食による捕食者の繁殖へのエネルギー変換係数である。餌である被食者の個体数が豊富であれば、十分な栄養資源を得て捕食者の増殖が促進され、捕食者の個体数が増加するが、それにつれて、被食者の個体数が捕食によって減少する。被食者個体群密度の減少が今度は捕食者に負の効果になってはねかえる。

系 (1) の平衡点は、 $(0, r_1/\beta_1)$, $(0, 0)$, 共存平衡点

$$(P_1^*, H_1^*) = \left(\frac{\beta_1}{c_{11} b_{11}^2} \left(\frac{c_{11} b_{11}^2}{\beta_1} \cdot \frac{r_1}{b_{11}} - \delta_1 \right), \frac{\delta_1}{c_{11} b_{11}} \right)$$

の三つである。共存平衡点の存在条件は、 $P_1^* > 0$, $H_1^* > 0$ より、

$$\delta_1 < \delta_1^* := \frac{c_{11} b_{11}^2}{\beta_1} \cdot \frac{r_1}{b_{11}} \quad (2)$$

である。共存平衡点の固有値は全て負の実部をもつ複素数であり、さらに、存在すれば大域的に安定であることは、(たとえば、cobwebbing 法も応用して) 容易に示すことができる。共存平衡点 (P_1^*, H_1^*) が存在しない場合には、平衡点 $(0, r_1/\beta_1)$ が大域的に安定である。平衡点 $(0, 0)$ は常に不安定である。

Lotka-Volterra 型 1 捕食者-1 被食者系 (1) に外来の捕食者を導入した Lotka-Volterra 型 2 捕食者-1 被食者系

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = -\delta_1 P_1 + c_{11} b_{11} H_1 P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} = -\delta_2 P_2 + c_{21} b_{12} H_1 P_2 \\ \frac{dH_1}{dt} = (r_1 - \beta_1 H_1) H_1 - b_{11} H_1 P_1 - b_{12} H_1 P_2 \end{cases} \quad (3)$$

においては、捕食者 2 種は、共通の被食者を巡って搾取型競争下にある。

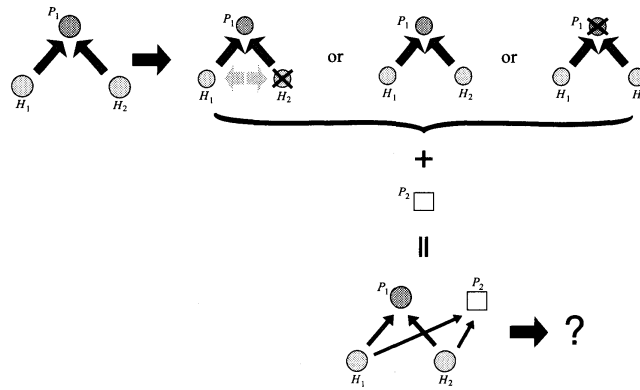


Fig. 1: 1捕食者-2被食者系に外来の捕食者1種を導入する概念図。 P_i ($i = 1, 2$) は捕食者, H_j ($j = 1, 2$) は被食者。被食者間には直接的な種間相互作用はないが、共通の捕食者を介した間接効果による見かけの競争が存在するため、被食者1種が絶滅することがある (詳細は本文参照)。

この系について存在し得る平衡点は、 $(P_1^*, 0, H_1^*)$, $(0, P_2^*, H_1^*)$, $(0, 0, H_1^*)$, $(0, 0, 0)$ の四つである。3種共存平衡点 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) は、 $\delta_1/(c_{11}b_{11}) = \delta_2/(c_{21}b_{12})$ が成り立つ特殊な場合には存在するが、このパラメータ間の関係式が恒常的に成り立つ捕食者-被食者系は一般的な数理モデル足り得ないので、ここでは考えない。したがって、この系においては、捕食者2種の少なくとも1種は絶滅に向かう (数学的に示すことは難しい)。すなわち、この系では、Gauseの競争排他律が成立する。具体的には、

$$\delta_1 < \delta_1^* \quad \text{かつ} \quad \delta_1 < \frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2$$

が成り立てば、捕食者2が絶滅に向かい、系は、捕食者1と被食者の1捕食者-1被食者系に遷移する。

$$\delta_2 < \delta_2^* := \frac{c_{21}b_{12}^2}{\beta_1} \cdot \frac{r_1}{b_{12}} \quad \text{かつ} \quad \delta_1 > \frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2$$

が成り立てば、捕食者1が絶滅に向かい、系は、捕食者2と被食者の1捕食者-1被食者系に遷移する。また、

$$\delta_1 > \delta_1^* \quad \text{かつ} \quad \delta_2 > \delta_2^*$$

が成り立てば、捕食者2種はいずれも絶滅に向かい、系は、被食者1種のみ状態に遷移する。

したがって、Lotka-Volterra型1捕食者-1被食者系(1)において、捕食者が絶滅に向かっている場合に、外来の捕食者を導入して、系をLotka-Volterra型2捕食者-1被食者系(3)に変えても、在来の捕食者の絶滅を回避することは不可能である。また、1捕食者-1被食者系(1)において、捕食者と被食者の共存が確立している状態に外来の捕食者を導入した場合には、在来の捕食者が絶滅し、外来の捕食者がそれに取って代わり得る。

一方、1捕食者-2被食者系において、ある被食者が絶滅しかかっている状態に、新たに外来捕食者を導入しても、やはり、被食者の絶滅を加速するだけだろうか。外来捕食者の侵入によって起こる被食者間の間接的相互作用 (見かけの競争) の効果が変化することによって、むしろ絶滅を回避できる場合があるのではないだろうか。本論文では、この可能性を理論的に示すことに焦点をおき、1捕食者-2被食者系に外来捕食者1種を侵入させた場合に起こる、被食者間の見かけの競争の変質による平衡状態遷移を調べる (Fig. 1参照)。

2 Model

捕食者 1 種と被食者 2 種から成る次の Lotka-Volterra 型 1 捕食者-2 被食者系

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = -\delta_1 P_1 + c_{11} b_{11} H_1 P_1 + c_{12} b_{21} H_2 P_1 \\ \frac{dH_1}{dt} = (r_1 - \beta_1 H_1) H_1 - b_{11} H_1 P_1 \\ \frac{dH_2}{dt} = (r_2 - \beta_2 H_2) H_2 - b_{21} H_2 P_1 \end{cases} \quad (4)$$

および、この 1 捕食者-2 被食者系に（外来の）別の捕食者 1 種が加わった、次の Lotka-Volterra 型 2 捕食者-2 被食者系を考える：

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = -\delta_1 P_1 + c_{11} b_{11} H_1 P_1 + c_{12} b_{21} H_2 P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} = -\delta_2 P_2 + c_{21} b_{12} H_1 P_2 + c_{22} b_{22} H_2 P_2 \\ \frac{dH_1}{dt} = (r_1 - \beta_1 H_1) H_1 - b_{11} H_1 P_1 - b_{12} H_1 P_2 \\ \frac{dH_2}{dt} = (r_2 - \beta_2 H_2) H_2 - b_{21} H_2 P_1 - b_{22} H_2 P_2 \end{cases} \quad (5)$$

ここで、 P_i は捕食者 i の個体群密度、 H_i は被食者 i の個体群密度、 δ_i は捕食者 i の自然死亡率、 r_i は被食者 i の内的自然増加率、 c_{ij} は被食者 j を捕食者 i が捕食した場合のエネルギー変換係数、 b_{ij} は捕食者 j による被食者 i の被食係数、 β_i は被食者 i の種内密度効果係数である。捕食者 2 が外来種である。

これらのモデルでは、被食者 2 種間の相互作用はなく、捕食者と被食者の捕食関係のみが存在する。被食者 2 種は共通の捕食者をもつので、見かけの競争関係にあるといえる。また、捕食者 2 種間にも直接の相互作用はないが、共通の被食者をもつので、搾取型の競争関係にあるといえる。このモデルでは、捕食者の種内密度効果は存在しない（無視する）。

被食者の初期条件に関しては、 $0 < H_i(0) \leq r_i/\beta_i$ ($i = 1, 2$) とする。 r_i/β_i は被食者 i の環境許容量であり、数理モデルとして、初期値 $H_i(0)$ が環境許容量を超えない条件は自然に要請されるものである。

さらに、数学的な便宜として、次の条件が満たされるように被食者の番号付けをする：

$$\frac{r_1}{b_{11}} \geq \frac{r_2}{b_{21}} \quad (6)$$

この番号付けによって一般性は損なわれない。この条件は、捕食者種 1 の被食者 2 種への捕食の偏向性を反映している。たとえば、 b_{11} が b_{21} に比べて十分に小さければ、条件 (6) は満たされるが、それは、捕食者種 1 が被食者種 1 を被食者種 2 よりも（十分に偏って）好んで捕食している場合に相当する。もちろん、条件 (6) は、被食者 2 種の増殖能力の差を反映しているので、さらに、被食者種 2 が被食者種 1 に比べてかなり低い増殖能力しかもたなければ、この条件がより満たされ易い。

実は、後述の通り、1 捕食者-2 被食者系 (4) において、条件 (6) が満たされるならば、被食者 1 が絶滅することはないが、被食者 2 が見かけの競争の効果によって絶滅することは起こりえる。つまり、条件 (6) は、見かけの競争に関して、被食者 2 が被食者 1 に対して劣位である特性を導入するものである。

本論文では、1 捕食者-2 被食者系 (4) において、被食者 2 が（見かけの競争の効果によって）絶滅に向かっている状態、あるいは、捕食者が絶滅に向かっている状態に対して、外来の捕食者 2 を導入し、系を 2 捕食者-2 被食者系 (5) に変化させることによって、絶滅に向かっている種を存続させるような平衡状態に遷移させることができるかどうかを考える (Fig. 1 参照)。以下では、特に、導入する外来捕食者が被食者 2 種のいずれかのみを捕食する specialist である場合について詳しく調べる。

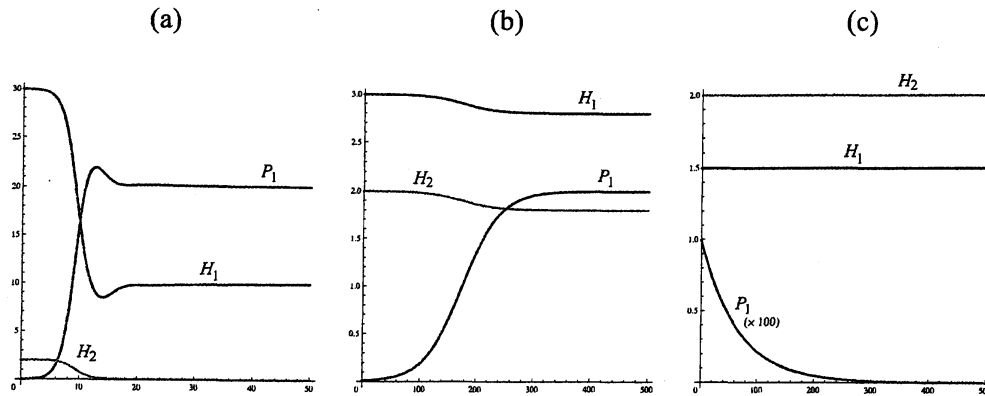


Fig. 2: 1捕食者-2被食者系(4)の個体群密度の時間変動の数値計算例。(a) 見かけの競争により被食者2の絶滅がおこる；(b) 被食者2種と捕食者が共存する；(c) 捕食者の絶滅がおこる。(a) $\beta_1 = 0.1$, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, 30.0, 2.0)$ ；(b) $\beta_1 = 1.0$, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, 3.0, 2.0)$ ；(c) $\beta_1 = 2.0$, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, 1.5, 2.0)$ 。 $\delta_1 = 0.3$, $b_{11} = 0.1$, $b_{21} = 0.1$, $c_{11} = 0.3$, $c_{12} = 1.2$, $\beta_2 = 1.0$, $r_1 = 3.0$, $r_2 = 2.0$ 。各数値計算における初期値 $H_i(0)$ は、それぞれの被食者個体群の環境許容量 $(= r_i/\beta_i)$ に等しい ($i = 1, 2$)。

3 Analysis

3.1 1捕食者-2被食者系の平衡点の存在性と安定性

1捕食者-2被食者系(4)について存在し得る平衡点は、 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) , $(P_1^*, H_1^*, 0)$, $(P_1^*, 0, H_2^*)$, $(0, H_1^*, H_2^*)$, $(0, H_1^*, 0)$, $(0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, 0)$ の七つである。

共存平衡点 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) は次のように与えられる：

$$\begin{aligned} P_1^* &= \frac{1}{c_{11}b_{11}^2/\beta_1 + c_{12}b_{21}^2/\beta_2} (\delta_1^* + \delta_1^{**} - \delta_1); \\ H_1^* &= \frac{b_{11}}{\beta_1} \left(\frac{r_1}{b_{11}} - P_1^* \right); \quad H_2^* = \frac{b_{21}}{\beta_2} \left(\frac{r_2}{b_{21}} - P_1^* \right) \end{aligned} \quad (7)$$

ただし、

$$\delta_1^{**} := \frac{c_{12}b_{21}^2}{\beta_2} \cdot \frac{r_2}{b_{21}} \quad (8)$$

である。存在条件は、

$$\delta_1^+ := \frac{c_{11}b_{11}^2}{\beta_1} \left(\frac{r_1}{b_{11}} - \frac{r_2}{b_{21}} \right) < \delta_1 < \delta_1^* + \delta_1^{**} \quad (9)$$

で与えられ、Appendix で示されるように、存在すれば大域安定であることを Lyapunov 関数を用いて示すことができる (Fig. 2(b) 参照)。

平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ は次のように与えられる：

$$P_1^* = \frac{\beta_1}{c_{11}b_{11}^2} (\delta_1^* - \delta_1); \quad H_1^* = \frac{\delta_1}{c_{11}b_{11}} \quad (10)$$

存在条件は、 $\delta_1 < \delta_1^*$ であり、線形安定である条件は、

$$\delta_1 < \delta_1^+ \quad (11)$$

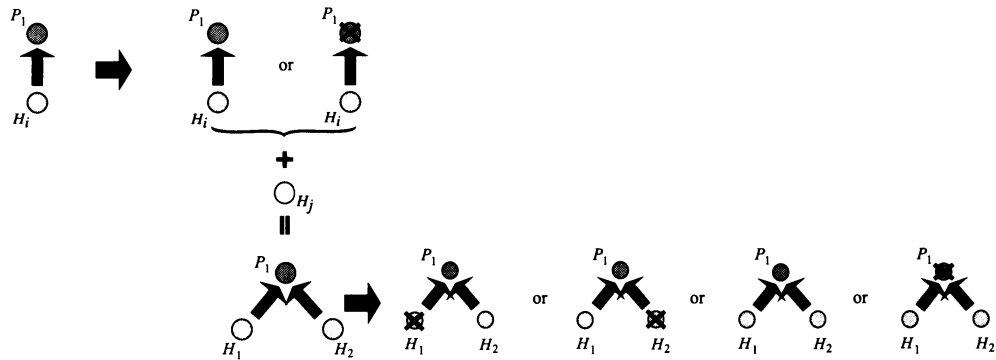


Fig. 3: 1 捕食者-1 被食者系に外来の被食者 1 種を導入した場合の系の状態遷移の概念図。 P_1 は捕食者, H_i , H_j は被食者。 ($i, j = 1, 2; i \neq j$)

である (Fig. 2(a) 参照)。同様に, 平衡点 $(P_1^*, 0, H_2^*)$ は次のように与えられる:

$$P_1^* = \frac{\beta_1}{c_{12}b_{21}^2}(\delta_1^{**} - \delta_1); \quad H_2^* = \frac{\delta_1}{c_{12}b_{21}} \quad (12)$$

存在条件は, $\delta_1 < \delta_1^{**}$ であるが, 条件 (6) により, 常に不安定であることを容易に示すことができる。

捕食者が絶滅する平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*) = (0, r_1/\beta_1, r_2/\beta_2)$ は, 常に存在し, 線形安定である条件は,

$$\delta_1 > \delta_1^* + \delta_1^{**} \quad (13)$$

である (Fig. 2(c) 参照)。平衡点 $(0, H_1^*, 0)$, $(0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, 0)$ は, 常に存在するが, 常に不安定である。

上記の結果からわかるように, 条件 (6) により, 被食者 2 は, 見かけの競争について, 被食者 1 に対して劣位な種であることに注意する。見かけの競争によって, 被食者 1 が絶滅することはないが, 被食者 2 は絶滅しうる。

3.2 1 捕食者-1 被食者系に外来の被食者を導入した場合の平衡状態遷移

この節では, 1 捕食者-1 被食者系に外来の被食者 1 種を導入して系を 1 捕食者-2 被食者系 (4) に変化した場合の平衡状態遷移についてまとめる (Fig. 3 参照)。前節に述べた結果により, 以下のような結論が得られる (Figs. 2, 4 参照)。

捕食者と被食者 1 が共存している系に被食者 2 を導入する場合: 被食者 2 が十分に捕食されにくい種ならば, 見かけの競争によって被食者 2 の侵入は失敗し, 被食者 2 は絶滅する (Fig. 4(a))。被食者 2 が十分に捕食されやすい種ならば, その侵入は成功し, 被食者 2 種と捕食者の 3 種共存が成立する (Figs. 2(a), 4(a))。

捕食者と被食者 1 の系において捕食者が絶滅に向かっている場合: 導入する被食者 2 の種内密度効果が十分に弱い, もしくは, 被食者 2 が十分に捕食されやすい種ならば, 捕食者は絶滅から免れ, 3 種共存が成立する (Fig. 4(b))。被食者 2 の種内密度効果が強すぎるか, もしくは, 被食者 2 が十分に捕食されにくい種ならば, 捕食者の絶滅は回避できず, 被食者 2 種のみの系に遷移する (Fig. 4(b))。

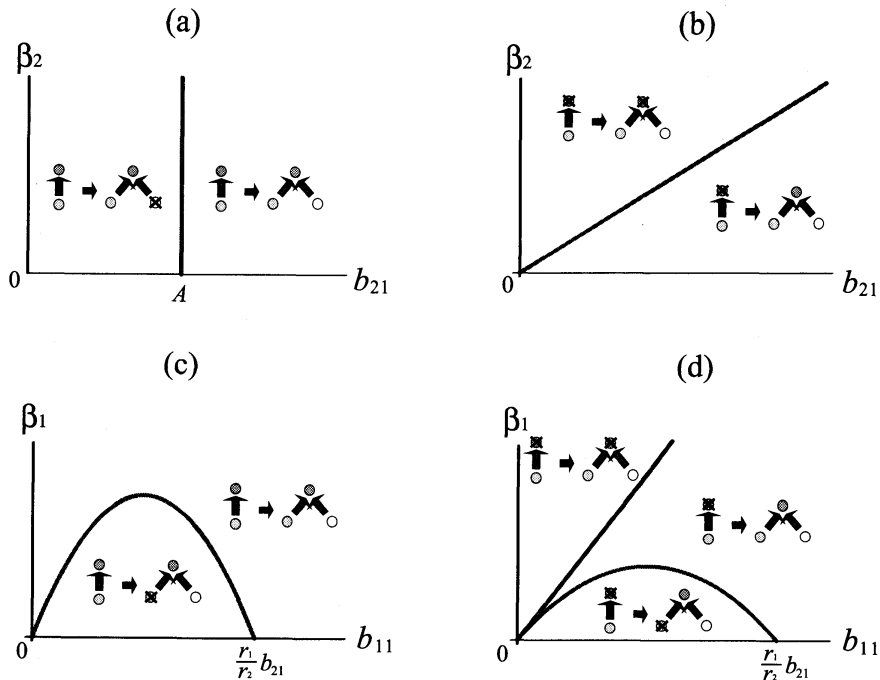


Fig. 4: 1 捕食者-1 被食者系に外来の被食者が侵入した系としての (4) の安定平衡状態のパラメータ依存性。外来被食者 i のもつパラメータ (b_{ij}, β_i) 空間。(a) 被食者 1 と捕食者が共存している系に被食者 2 が侵入した場合；(b) 被食者 1 と捕食者のみの系では捕食者が絶滅する場合に被食者 2 が侵入した場合；(c) 被食者 2 と捕食者が共存している系に被食者 1 が侵入した場合；(d) 被食者 2 と捕食者のみの系では捕食者が絶滅する場合に被食者 1 が侵入した場合。 $A = b_{11}\beta_1r_2/(\beta_1r_1 - \delta_1c_{11}b_{11})$ 。

捕食者と被食者 2 が共存している系に被食者 1 を導入する場合： 導入する被食者 1 の種内密度効果が十分に弱ければ、被食者 1 の侵入が成功し、見かけの競争の効果により、被食者 2 が絶滅する (Fig. 4(c))。被食者 1 の種内密度効果が十分に強いと 3 種共存が成立する (Fig. 4(c))。また、被食者 1 の種内密度効果が弱い場合、被食者 1 が十分に捕食されにくい、あるいは、十分に捕食されやすいときに限り共存が成立し、中庸なときには、被食者 1 の侵入は失敗する。

捕食者と被食者 2 の系において捕食者が絶滅に向かっている場合： 導入する被食者 1 の種内密度効果が十分に弱いと被食者 1 の侵入が成功し、見かけの競争により、被食者 2 が絶滅する (Fig. 4(d))。被食者 2 の種内密度効果が強いと、3 種共存が成立し、強すぎると、捕食者の絶滅は回避できず、被食者 2 種のみの系に移移する (Figs. 2(c), 4(d))。

いずれの場合についても、適当な外来被食者の導入によって、在来の捕食者、被食者と外来被食者の 3 種共存が実現しうる。このように、導入する外来種の特性によって、在来の系の平衡状態の遷移を制御しうる事がわかる。すなわち、外来種の導入によって、在来の生態系の安定性を (少なくとも質的に) 制御する可能性が考えられる。

3.3 被食者 1 に特化した外来の捕食者を 1 捕食者-2 被食者系に導入した場合

導入された外来の捕食者種 2 が在来被食者種 1 のみを捕食する specialist である場合を考える。系 (5) において、 $b_{22} = 0$ の場合である。

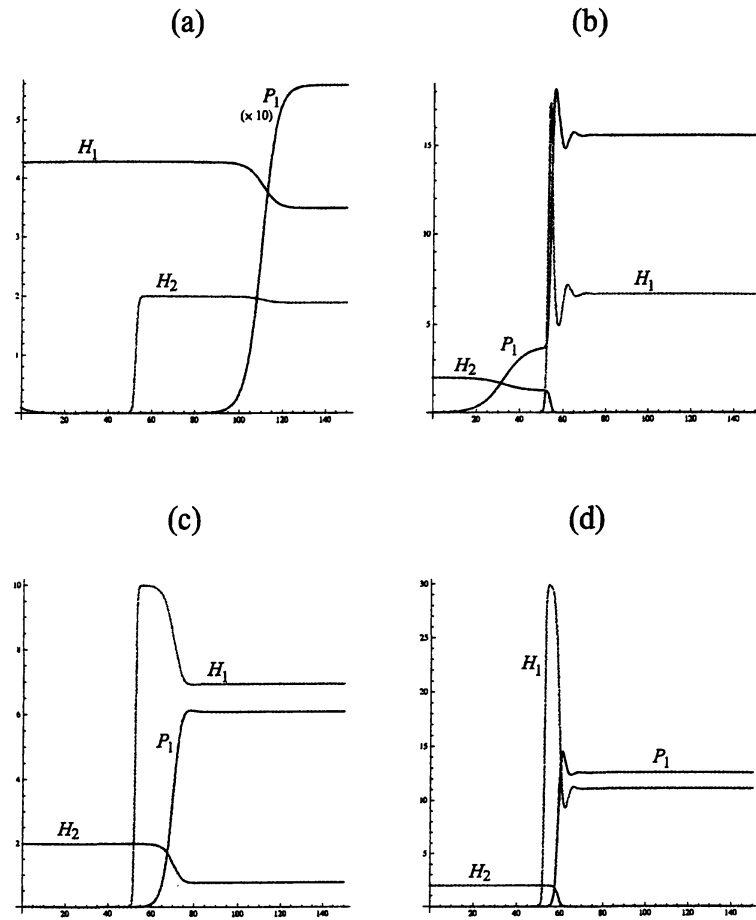


Fig. 5: 1 捕食者-1 被食者系 (1) に外来の被食者 1 種を導入した場合の系の状態遷移の数値計算例。(a) 被食者 1 と捕食者の系では捕食者が絶滅する系に被食者 2 を導入することで 3 種共存に遷移する；(b) 被食者 2 と捕食者が共存する系に被食者 1 を導入することで在来被食者 2 が絶滅に向かい、捕食者と外来被食者 1 が共存する系に遷移する（見かけの競争による被食者種の置き換え）；(c) 被食者 2 と捕食者の系では捕食者が絶滅する系に被食者 1 を導入することで 3 種共存に遷移する；(d) 被食者 2 と捕食者の系では捕食者が絶滅する系に被食者 1 を導入することで在来被食者 2 が絶滅に向かい、捕食者と外来被食者 1 が共存する系に遷移する（見かけの競争による被食者種の置き換え）。(a) $\delta_1 = 1.5$, $b_{11} = 1.0$, $\beta_1 = 0.7$; (b) $\delta_1 = 0.3$, $b_{11} = 0.15$, $\beta_1 = 0.3$; (c) $\delta_1 = 0.5$, $b_{11} = 0.15$, $\beta_1 = 0.3$; (d) $\delta_1 = 0.5$, $b_{11} = 0.15$, $\beta_1 = 0.1$. $b_{21} = 0.2$, $c_{11} = 0.3$, $c_{12} = 1.2$, $\beta_2 = 1.0$, $r_1 = 3.0$, $r_2 = 2.0$. 外来被食者は $t = 50.0$ において侵入する。(a) については, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, r_1/\beta_1, 0.0)$, $H_2(50.0) = 0.01$, (b-d) については, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, 0.0, r_2/\beta_2)$, $H_1(50.0) = 0.01$. 各数値計算における初期値 $H_i(0)$ は, 被食者個体群の環境許容量 $(= r_i/\beta_i)$ に等しい ($i = 1, 2$)。

外来捕食者導入後の2捕食者-2被食者系の平衡点の存在性と安定性

$b_{22} = 0$ の場合の2捕食者-2被食者系 (5) の平衡点については, $(0, 0, 0, 0)$, $(0, 0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, 0)$, $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, 0, 0, H_2^*)$, $(0, P_2^*, H_1^*, 0)$, $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$, $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, 0, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ の10個が存在しうる。

平衡点 $(0, 0, 0, 0)$, $(0, 0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, 0)$, $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ は常に存在するが, $(0, 0, 0, 0)$, $(0, 0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, 0)$ は常に不安定である。 $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ が線形安定である条件は, 1捕食者-2被食者系における平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*)$ が線形安定である条件 (13) に加えて, 条件

$$\frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2 > \delta_1^* \quad (14)$$

が成り立つことである。

平衡点 $(P_1^*, 0, 0, H_2^*)$ は, 1捕食者-2被食者系における平衡点 $(P_1^*, 0, H_2^*)$ についての (12) によって与えられ, 存在条件も, 1捕食者-2被食者系における平衡点 $(P_1^*, 0, H_2^*)$ についてと同一の $\delta_1 < \delta_1^*$ であるが, 1捕食者-2被食者系の場合と同じく, 存在しても常に不安定である。

平衡点 $(0, P_2^*, H_1^*, 0)$ は次のように与えられる:

$$P_2^* = \frac{\beta_1}{c_{21}b_{12}^2} (\delta_2^* - \delta_2); \quad H_1^* = \frac{\delta_2}{c_{21}b_{12}}$$

存在条件は, $\delta_2 < \delta_2^*$ であるが, 存在しても常に不安定である。

平衡点 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ は, 1捕食者-2被食者系における平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ についての (10) によって与えられ, 存在条件も, 1捕食者-2被食者系における平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ についてと同一の $\delta_1 < \delta_1^*$ であるが, 線形安定である条件は, 1捕食者-2被食者系における平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ の線形安定条件 (11) に加えて, 条件

$$\delta_1 < \frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2 \quad (15)$$

が成り立つことである。

平衡点 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は次のように与えられる:

$$P_2^* = \frac{\beta_1}{c_{21}b_{12}^2} (\delta_2^* - \delta_2); \quad H_1^* = \frac{b_{12}}{\beta_1} \left(\frac{r_1}{b_{12}} - P_2^* \right); \quad H_2^* = \frac{r_2}{\beta_2}$$

存在条件は,

$$\frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2 < \delta_1^* \quad (16)$$

であり, 線形安定である条件は,

$$\frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2 < \delta_1 - \delta_1^{**} \quad (17)$$

である。

平衡点 $(P_1^*, 0, H_1^*, H_2^*)$ は, 1捕食者-2被食者系における (7) によって与えられ, 存在条件も, 1捕食者-2被食者系における条件 (9) によって与えられるが, 存在すれば大域安定であった1捕食者-2被食者系の共存平衡状態 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) と異なり,

$$\frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2 > \frac{c_{11}b_{11}^2/\beta_1}{c_{11}b_{11}^2/\beta_1 + c_{12}b_{21}^2/\beta_2} (\delta_1 + \delta_1^{\dagger\dagger}) \quad (18)$$

が平衡点 $(P_1^*, 0, H_1^*, H_2^*)$ の線形安定条件である。ただし,

$$\delta_1^{\dagger\dagger} := \frac{c_{12}b_{21}^2}{\beta_2} \left(\frac{r_1}{b_{11}} - \frac{r_2}{b_{21}} \right)$$

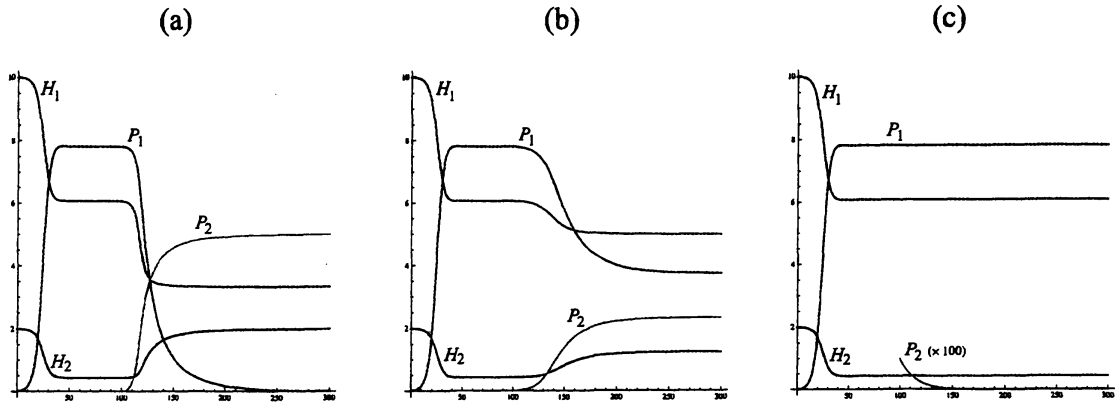


Fig. 6: 3種が共存する1捕食者-2被食者系(4)に外来の捕食者1種(P_2)を導入した場合の系(5)の状態遷移の数値計算例。外来捕食者の捕食が被食者1に特化している場合。(a) 在来捕食者が絶滅し、外来捕食者と在来被食者の3種共存に遷移する(S_2 ; 捕食者間の搾取的競争排除); (b) 外来捕食者の定着により、4種共存に遷移する(C_2); (c) 外来捕食者の侵入が失敗し、被食者2が絶滅する(F_3)。 (a) $\delta_2 = 0.4$; (b) $\delta_2 = 0.6$; (c) $\delta_2 = 0.8$ 。 $\delta_1 = 0.3$, $b_{11} = 0.15$, $b_{12} = 0.4$, $b_{21} = 0.2$, $c_{11} = 0.3$, $c_{12} = 0.3$, $c_{21} = 0.3$, $\beta_1 = 0.3$, $\beta_2 = 1.0$, $r_1 = 3.0$, $r_2 = 2.0$, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, r_1/\beta_1, r_2/\beta_2)$, $P_2(100.0) = 0.01$ 。 外来被食者 P_2 は $t = 100.0$ において侵入する。 各数値計算における初期値 $H_i(0)$ は、被食者個体群の環境許容量 ($= r_i/\beta_i$) に等しい ($i = 1, 2$)。 後掲の Figs. 7, 8 を参照。

である。3種共存平衡状態にある1捕食者-2被食者系にこの条件を満たさない外来捕食者が侵入した場合には、従来の3種共存状態から遷移が生じる (Fig. 6 参照)。

共存平衡点 ($P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*$) は次のように与えられる：

$$\begin{aligned} P_1^* &= \frac{r_2}{b_{21}} - \frac{\beta_2}{b_{21}} H_2^*; & P_2^* &= \frac{r_1}{b_{12}} - \frac{\beta_1}{b_{12}} H_1^* - \frac{b_{11}}{b_{12}} P_1^*; \\ H_1^* &= \frac{\delta_2}{c_{21} b_{12}}; & H_2^* &= \frac{\delta_1}{c_{12} b_{21}} - \frac{c_{11} b_{11}}{c_{12} b_{21}} H_1^* \end{aligned} \quad (19)$$

存在するためには、 $P_1^* > 0$, $P_2^* > 0$, $0 < H_1^* < r_1/\beta_1$, $0 < H_2^* < r_2/\beta_2$ とななければならない。存在条件は、

$$\begin{aligned} \frac{c_{11} b_{11}}{c_{21} b_{12}} \cdot \delta_2 &< \delta_1 \\ \frac{c_{11} b_{11}}{c_{21} b_{12}} \cdot \delta_2 &< \delta_1^* \\ \frac{c_{11} b_{11}}{c_{21} b_{12}} \cdot \delta_2 &< \frac{c_{11} b_{11}^2 / \beta_1}{c_{11} b_{11}^2 / \beta_1 + c_{12} b_{21}^2 / \beta_2} (\delta_1 + \delta_1^{**}) \\ \frac{c_{11} b_{11}}{c_{21} b_{12}} \cdot \delta_2 &> \delta_1 - \delta_1^{**} \\ \delta_1 &< \delta_1^* + \delta_1^{**} \end{aligned} \quad (20)$$

である。

被食者2が絶滅に向かっている1捕食者-2被食者系への外来捕食者導入

1捕食者-2被食者系(4)において、被食者2が絶滅に瀕しており、(10)で与えられる平衡点($P_1^*, H_1^*, 0$)に漸近している状況に被食者1に特化した外来の捕食者を導入する場合について考える。平衡点($P_1^*, H_1^*, 0$)の線形安定条件(11)が成り立っている。

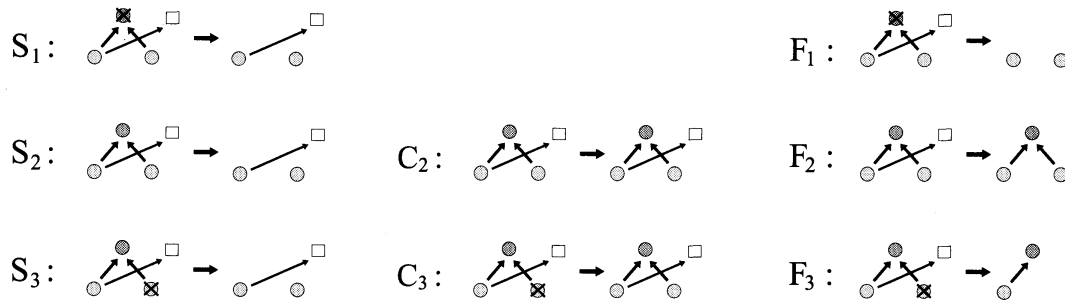


Fig. 7: 1 捕食者-2 被食者系 (4) に被食者 1 に特化した外来の捕食者を導入した場合に起こりうる状態遷移。詳細は本文参照。各状態遷移のパラメータ依存性は Fig. 8 参照。

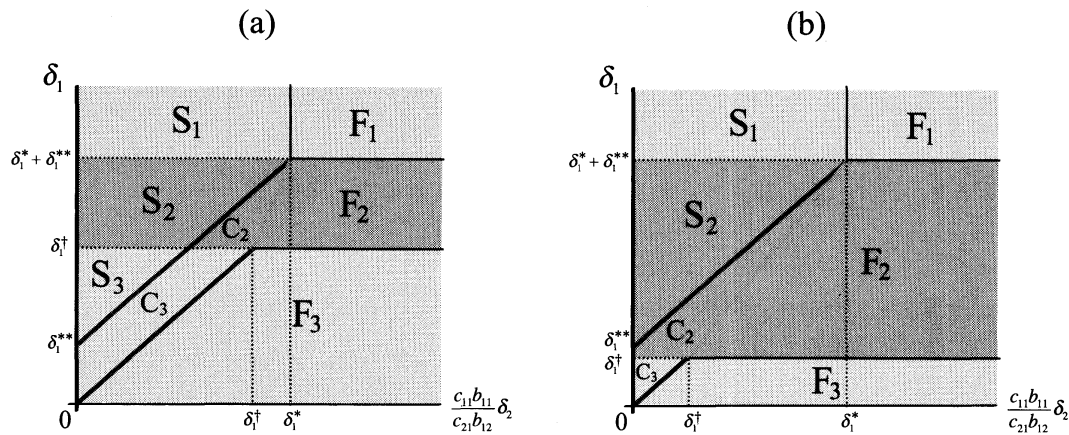


Fig. 8: 1 捕食者-2 被食者系 (4) に被食者 1 に特化した外来の捕食者を導入した場合の状態遷移のパラメータ依存性。1 捕食者-2 被食者系 (4) について、条件 (23) が (a) 満たされる場合；(b) 満たされない場合。各領域に対応する状態遷移は Fig. 7 参照。詳細は本文参照。各領域の境界線は (14), (15), (17), (18) が与える。 δ_1^* , δ_1^{**} , $\delta_1^* + \delta_1^{**}$ については、(2), (8), (9) を参照。

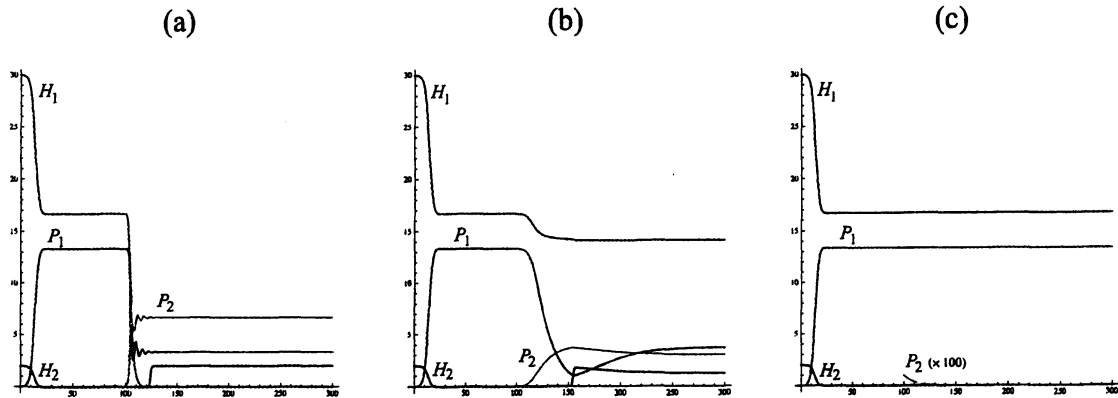


Fig. 9: 被食者 2 が絶滅に向かっている 1 捕食者-2 被食者系 (4) に外来の捕食者 1 種を導入した場合の系 (5) の状態遷移の数値計算例。外来捕食者の捕食が被食者 1 に特化している場合。(a) 被食者 2 の絶滅は回避されるが、在来捕食者が絶滅し、外来捕食者と在来被食者の 3 種共存に遷移する (S_3 ; 捕食者間の搾取的競争排除); (b) 外来捕食者の定着により、被食者 2 の絶滅が回避され、4 種共存に遷移する (C_3 ; 見かけの競争の緩和); (c) 外来捕食者の侵入が失敗し、被食者 2 が絶滅する (F_3)。 (a) $\delta_2 = 0.4$; (b) $\delta_2 = 1.7$; (c) $\delta_2 = 2.1$ 。 $\delta_1 = 0.5$, $b_{11} = 0.1$, $b_{12} = 0.4$, $b_{21} = 0.2$, $c_{11} = 0.3$, $c_{12} = 0.3$, $c_{21} = 0.3$, $\beta_1 = 0.1$, $\beta_2 = 1.0$, $r_1 = 3.0$, $r_2 = 2.0$, $(P_1(0), H_1(0), H_2(0)) = (0.01, r_1/\beta_1, r_2/\beta_2)$, $P_2(100.0) = 0.01$ 。外来捕食者は $t = 100.0$ において侵入する。各数値計算における初期値 $H_i(0)$ は、被食者個体群の環境許容量 ($= r_i/\beta_i$) に等しい ($i = 1, 2$)。Figs. 7, 8 を参照。

前節の結果により、この場合、外来捕食者導入後の 2 捕食者-2 被食者系 (5) (ただし、 $b_{22} = 0$) において、安定な平衡点として存在しうるのは、 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$, $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ の三つであることがわかる。

特に、 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ が線形安定である場合には、平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ に漸近している 1 捕食者-2 被食者系 (4) に被食者 1 に特化した外来捕食者を導入しても外来捕食者の侵入は失敗し、在来の被食者 2 の絶滅を回避することはできない。一方、 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ が不安定ならば、系は $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ もしくは $(P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ に向かうので、在来の捕食者 2 の絶滅が回避される。ただし、前者の場合には、在来の捕食者 1 が絶滅に向かい、外来の捕食者 2 に取って代わられる結果となっている。

1 捕食者-2 被食者系 (4) において $(P_1^*, H_1^*, 0)$ が線形安定に存在する条件 (11) の下での 2 捕食者-2 被食者系 (5) における $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ の線形安定条件は (15) である。条件 (15) が成り立たず、 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ が不安定であるとき、 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は存在して、条件 (17), すなわち、条件

$$\frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{21}} \cdot \delta_2 < \delta_1 - \delta_1^* \quad (21)$$

が成り立てば線形安定である。共存平衡点 $(P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は、存在条件 (20) により、 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ と $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ が共に不安定である場合に限り存在する。

以上の結果により、被食者 2 が絶滅に向かっている 1 捕食者-2 被食者系へ被食者 1 に特化した外来捕食者を導入することによって被食者 2 の絶滅を回避するためには、導入する外来捕食者が

$$\frac{c_{11}b_{11}}{c_{21}b_{12}} \cdot \delta_2 < \delta_1 \quad (22)$$

を満たす特性をもつことが必要であることがわかる (Figs. 7, 8 参照)。よって、被食者 1 が十分に高い捕食・繁殖効率を実現する餌種であって、自身の自然死亡率が十分に小さいような外来捕食者の導入が被食者 2 の絶滅を回避するために必要である。

ただし、在来の 1 捕食者-2 被食者系が、条件

$$\frac{c_{11}b_{11}^2/\beta_1}{c_{11}b_{11}^2/\beta_1 + c_{12}b_{21}^2/\beta_2} \cdot \frac{r_1}{b_{11}} > \frac{r_2}{b_{21}} \quad \text{かつ} \quad \delta_1 > \delta_1^* \quad (23)$$

が満たす場合には、外来捕食者の導入によって在来の捕食者が絶滅に向かう可能性もある (Figs. 7, 8(a) の S_3 , Fig. 9(a))。条件 (23) が満たされない場合には、適切な性質をもつ外来捕食者の導入によって、在来の捕食者、被食者をいずれも存続させる状態への遷移を誘導できる (Figs. 7, 8(b) の C_3 , Fig. 9(b))。

捕食者が絶滅に向かっている 1 捕食者-2 被食者系への外来捕食者導入

1 捕食者-2 被食者系 (4) において、捕食者が絶滅に瀕しており、平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*)$ に漸近している状況に被食者 1 に特化した外来の捕食者を導入する場合について考える。平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*)$ の線形安定条件 (13) が成り立っている。

この場合、外来捕食者導入後の 2 捕食者-2 被食者系 (5) (ただし、 $b_{22} = 0$) において、安定な平衡点として存在しうるのは、 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$, の二つのみである。

したがって、被食者 1 に特化した外来捕食者を導入することでは、在来の捕食者の絶滅を回避させることはできない (Figs. 7, 8 の S_1 , F_1)。

1 捕食者-2 被食者系 (4) において $(0, H_1^*, H_2^*)$ が線形安定に存在する条件 (13) の下での 2 捕食者-2 被食者系 (5) における $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ の線形安定条件は (14) である。

条件 (14) が成り立たないときに限り、 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ が存在することは、存在条件 (16) から明らかである。そして、条件 (21) が成り立てば、平衡点 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は線形安定である。

結局、条件 (14) が成り立つときに、線形安定な平衡点は $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ のみ、成り立たないときに、線形安定な平衡点は $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ のみであることがわかる。

以上の結果により、捕食者が絶滅に向かっている 1 捕食者-2 被食者系へ被食者 1 に特化した外来捕食者を導入した場合、導入した外来捕食者の侵入が成功するか失敗するかは、その特性に依存して決まるものの、在来捕食者の絶滅を回避することは不可能である (Figs. 7, 8 の S_1 , F_1)。

3.4 被食者 2 に特化した外来の捕食者を 1 捕食者-2 被食者系に導入した場合

導入された外来の捕食者種 2 が在来被食者種 2 のみを捕食する specialist である場合を考える。系 (5) において、 $b_{12} = 0$ の場合である。

外来捕食者導入後の 2 捕食者-2 被食者系の平衡点の存在性と安定性

$b_{12} = 0$ の場合の 2 捕食者-2 被食者系 (5) の平衡点については、 $(0, 0, 0, 0)$, $(0, 0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, 0)$, $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, 0, 0, H_2^*)$, $(0, P_2^*, 0, H_2^*)$, $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$, $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, 0, H_1^*, H_2^*)$, $(P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ の 10 個が存在しうる。

平衡点 $(0, 0, 0, 0)$, $(0, 0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, 0)$, $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ は常に存在するが、 $(0, 0, 0, 0)$, $(0, 0, 0, H_2^*)$, $(0, 0, H_1^*, 0)$ は常に不安定である。 $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ が線形安定である条件は、1 捕食者-2 被食者系における平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*)$ が線形安定である条件 (13) に加えて、条件

$$\frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 > \delta_1^{**} \quad (24)$$

が成り立つことである。

平衡点 $(P_1^*, 0, 0, H_2^*)$ は、1 捕食者-2 被食者系における平衡点 $(P_1^*, 0, H_2^*)$ についての (12) によって与えられ、存在条件も、1 捕食者-2 被食者系における平衡点 $(P_1^*, 0, H_2^*)$ についてと同一の $\delta_1 < (c_{12}b_{21}^2/\beta_2)(r_2/b_{21})$ であるが、1 捕食者-2 被食者系の場合と同じく、存在しても常に不安定である。

平衡点 $(0, P_2^*, 0, H_2^*)$ は次のように与えられる:

$$P_2^* = \frac{\beta_2}{c_{12}b_{21}b_{22}} \left(\delta_1^{**} - \frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 \right); \quad H_2^* = \frac{\delta_2}{c_{22}b_{22}}$$

存在条件は, $(c_{12}b_{21}/c_{22}b_{22})\delta_2 < \delta_1^{**}$ であるが, 存在しても常に不安定である。

平衡点 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ は, 1 捕食者-2 被食者系における平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ についての (10) によって与えられ, 存在条件も, 1 捕食者-2 被食者系における平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ についてと同一の $\delta_1 < (c_{11}b_{11}^2/\beta_1)(r_1/b_{11})$ である。条件 (6) により, 存在すれば常に線形安定である。

平衡点 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は次のように与えられる:

$$P_2^* = \frac{\beta_2}{c_{12}b_{21}b_{22}} \left(\delta_1^{**} - \frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 \right); \quad H_1^* = \frac{r_1}{\beta_1}; \quad H_2^* = \frac{\delta_2}{c_{22}b_{22}}$$

存在条件は,

$$\frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 < \delta_1^{**} \quad (25)$$

であり, 線形安定である条件は,

$$\frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 < \delta_1^* \quad (26)$$

である。

平衡点 $(P_1^*, 0, H_1^*, H_2^*)$ は, 1 捕食者-2 被食者系における (7) によって与えられ, 存在条件も, 1 捕食者-2 被食者系における条件 (9) によって与えられるが, 存在すれば大域安定であった 1 捕食者-2 被食者系の共存平衡状態 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) と異なり,

$$\frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 > \frac{c_{12}b_{21}^2/\beta_2}{c_{11}b_{11}^2/\beta_1 + c_{12}b_{21}^2/\beta_2} (\delta_1 - \delta_1^*) \quad (27)$$

が平衡点 $(P_1^*, 0, H_1^*, H_2^*)$ の線形安定条件である。3 種共存平衡状態にある 1 捕食者-2 被食者系にこの条件を満たさない外来捕食者が侵入した場合には, 従来の 3 種共存状態から遷移が生じる。

共存平衡点 $(P_1^*, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は次のように与えられる:

$$\begin{aligned} P_1^* &= \frac{r_1}{b_{11}} - \frac{\beta_1}{b_{11}} H_1^*; & P_2^* &= \frac{r_2}{b_{22}} - \frac{\beta_2}{b_{22}} H_2^* - \frac{b_{21}}{b_{22}} P_1^*; \\ H_1^* &= \frac{\delta_1}{c_{11}b_{11}} - \frac{c_{12}b_{21}}{c_{11}b_{11}} H_2^*; & H_2^* &= \frac{\delta_2}{c_{22}b_{22}} \end{aligned} \quad (28)$$

存在するためには, $P_1^* > 0, P_2^* > 0, 0 < H_1^* < r_1/\beta_1, 0 < H_2^* < r_2/\beta_2$ となければならない。存在条件は,

$$\begin{aligned} \frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 &< \delta_1^{**} \\ \frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 &< \frac{c_{12}b_{21}^2/\beta_2}{c_{11}b_{11}^2/\beta_1 + c_{12}b_{21}^2/\beta_2} (\delta_1 - \delta_1^*) \\ \frac{c_{12}b_{21}}{c_{22}b_{22}} \cdot \delta_2 &> \delta_1 - \delta_1^* \\ \delta_1 &< \delta_1^* + \delta_1^{**} \end{aligned} \quad (29)$$

である。

被食者2が絶滅に向かっている1捕食者-2被食者系への外来捕食者導入

1捕食者-2被食者系(4)において、被食者2が絶滅に瀕しており、(10)で与えられる平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ に漸近している状況に被食者2に特化した外来の捕食者を導入する場合について考える。平衡点 $(P_1^*, H_1^*, 0)$ の線形安定条件(11)が成り立っている。

前節の結果により、この場合、外来捕食者導入後の2捕食者-2被食者系(5)(ただし、 $b_{22} = 0$)において、存在しうる平衡点は、 $(P_1^*, 0, H_1^*, 0)$ のみであり、必ず線形安定であることがわかる。このことは、1捕食者-2被食者系(4)において、被食者2が絶滅に瀕している状況において、被食者2に特化した外来の捕食者を導入しても、その侵入は失敗することを意味している。

したがって、被食者2が絶滅に向かっている1捕食者-2被食者系へ被食者2に特化した外来捕食者を導入することによって被食者2の絶滅を回避することは不可能である。

捕食者が絶滅に向かっている1捕食者-2被食者系への外来捕食者導入

1捕食者-2被食者系(4)において、捕食者が絶滅に瀕しており、平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*)$ に漸近している状況に被食者2に特化した外来の捕食者を導入する場合について考える。平衡点 $(0, H_1^*, H_2^*)$ の線形安定条件(13)が成り立っている。

この場合、外来捕食者導入後の2捕食者-2被食者系(5)(ただし、 $b_{22} = 0$)において、安定な平衡点として存在しうるのは、 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ 、 $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ の二つのみである。

したがって、被食者2に特化した外来捕食者を導入することでも、在来の捕食者の絶滅を回避させることはできない。

1捕食者-2被食者系(4)において $(0, H_1^*, H_2^*)$ が線形安定に存在する条件(13)の下での2捕食者-2被食者系(5)における $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ の線形安定条件は(24)である。

条件(14)が成り立たないときに限り、 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ が存在することは、存在条件(25)から明らかである。そして、条件(26)は、条件(13)の下では、存在条件(25)が成り立てば、必ず成り立つ。すなわち、平衡点 $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ は、存在すれば線形安定である。

結局、条件(24)が成り立つときに、線形安定な平衡点は $(0, 0, H_1^*, H_2^*)$ のみ、成り立たないときに、線形安定な平衡点は $(0, P_2^*, H_1^*, H_2^*)$ のみであることがわかる。

以上の結果により、捕食者が絶滅に向かっている1捕食者-2被食者系へ被食者2に特化した外来捕食者を導入した場合、導入した外来捕食者の侵入が成功するか失敗するかは、その特性に依存して決まるものの、在来捕食者の絶滅を回避することは不可能である。

3.5 まとめ

本研究では、特に、在来の1捕食者-2被食者系(4)の安定平衡点に十分小さな初期値の外来捕食者個体群 P_2 を導入した場合の2捕食者-2被食者系(5)が向かう平衡状態について調べた。

外来捕食者導入の失敗

導入する外来捕食者 P_2 の自然死亡率 δ_2 が大きすぎる場合には、常に、導入された P_2 は絶滅に向かい、系は在来の1捕食者-2被食者系の安定平衡点に向かう(Figs. 6(c), 9(c); Figs. 7, 8の F_1, F_2, F_3)。

絶滅危惧被食者の救済

1 捕食者-2 被食者の系で被食者 H_2 が絶滅しかかっている状態に、自然死亡率が十分に小さな外来捕食者 P_2 を導入することによって被食者 H_2 を存続させることが可能である (Figs. 9(a, b); Figs. 7, 8 の S_3 , C_3)。ただし、これが可能であるためには、在来捕食者の死亡率 (δ_1) が適当な中庸の大きさでなければならない。

捕食者の交代

導入する外来捕食者の死亡率が相当に小さい場合に起こり得るのが、在来捕食者が絶滅し、導入した外来捕食者が定着して、捕食者の交代を伴う平衡状態遷移である (Figs. 7, 8 の S_1 , S_2 , S_3)。1 捕食者-2 被食者の系で H_2 が絶滅しかかっている状態では、在来捕食者の自然死亡率があまり小さくない場合に起こる (Figs. 7, 8 の S_3 ; Figs. 6(a), 9(a))。1 捕食者-2 被食者の系で3種が共存している状態や在来捕食者 P_1 が絶滅しかかっている状態では、在来捕食者の絶滅を伴う外来捕食者への交代は起こり易いといえる (Figs. 7, 8 の S_1 , S_2)。特に、在来捕食者 P_1 が絶滅しかかっている状態への外来捕食者 P_2 の導入によっては、外来捕食者 P_2 の定着が成功する場合には、在来捕食者 P_1 の絶滅は避けられないが、生態系の構造上は、平衡状態が1 捕食者-2 被食者系へ「回復」する遷移とみなされる場合もあるかもしれない。本研究では、導入される外来捕食者 P_2 が被食者1に特化した場合についてのみ数学的な解析を行っているが、この結果の大筋は、導入される外来捕食者が被食者2も捕食する場合であっても、被食者2への捕食率が十分に小さければ成り立つはずである。

在来系への加害

外来種の導入が在来系を破壊する影響をもつ危険があることは例をあげるまでもない。Figs. 7, 8 の S_2 , S_3 が示すように、そのような外来捕食者導入による影響は、自然死亡率 δ_2 が十分に小さな外来捕食者 P_2 によってもたらされる。ただし、被食者1に特化した外来捕食者の導入である限りにおいて、被食者2の絶滅が誘因されることは決してない。被食者2が絶滅する場合には、そのような外来捕食者の導入以前に、在来生態系における見かけの競争の効果が原因である。

4 結語

1 捕食者-2 被食者の系に外来捕食者を導入して、在来の絶滅危惧種を救える場合があることを示すことができた。しかし、導入する外来捕食者の特性によっては、導入に失敗し、絶滅危惧種を救えない場合や、他の在来の種の絶滅が引き起こされることもあり得る。当然ながら、期待される生態系制御のために外来捕食者を導入する際、どのような外来捕食者の導入が適切か慎重に検討しなければならない。

本研究では、見かけの競争について劣位な被食者 H_2 が絶滅しかかっている系に外来捕食者 P_2 を導入することで、被食者 H_2 が救済され、代わりに、被食者 H_1 が絶滅に向かうという、絶滅危惧種の反転が起こる結果は得られなかった。しかし、 H_1 に対する捕食率が H_2 に対するそれより十分に大きな外来捕食者 P_2 を導入すれば、絶滅危惧被食者の反転が起こる可能性はあるだろう。これは、在来捕食者を介した2被食者間の見かけの競争と外来捕食者を介したそれとの間のバランスによって起こると考えられる。この可能性の検討は今後の課題の一つである。

参考文献

- [1] Brooks, J.L. and Dodson, S.I., 1965. Predation, body size, and competition of plankton, *Science*, **150**: 28–35.
- [2] Connell, J.H., 1990. Apparent versus ‘real’ competition in plants, in: *Perspectives on Plant Competition*, Academic Press & Company, New York.
- [3] Dodson, S.I., 1974. Zooplankton competition and predation: An experimental test of the size-efficiency hypothesis, *Ecology*, **55**: 605–613.
- [4] Gause, G.F., 1934. *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore.
- [5] Grinnel, J., 1917. The niche relationship of the California thrasher, *Ark*, **34**: 427–433.
- [6] Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities, *Theor. Pop. Biol.*, **12**: 197–229.
- [7] Holt, R.D., 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species, *Am. Nat.*, **124**: 377–406.
- [8] Lotka, A.J., 1925. *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore.
- [9] マイケル・ベゴン, ジョン・ハーパー, コリン・タウンゼンド, 2003. 「生態学 — 個体・個体群・群集の科学 [原著第3版]」(堀・神埼 監訳), 京都大学学術出版会, 京都.
- [10] 瀬野裕美, 2007. 「数理生物学 — 個体群動態の数理モデリング入門」, 共立出版, 東京.
- [11] Volterra, V.I., 1926. Variazione e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi, *Mem. Acad. Lincei.*, **6**: 31–113.
- [12] Williamson, M. H., 1972. *The Analysis of Biological Populations*, Edward Arnold, London.

Appendix 1 捕食者–2被食者系の共存平衡点の大域安定性

共存平衡点 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) を用いて定義される次の関数を考える：

$$V(t) = P^* \left\{ \frac{P(t)}{P^*} - 1 - \log \frac{P(t)}{P^*} \right\} + \sum_{i=1}^2 c_{1i} H_i^* \left\{ \frac{H_i(t)}{H_i^*} - 1 - \log \frac{H_i(t)}{H_i^*} \right\}$$

すると,

$$\frac{dV(t)}{dt} = - \sum_{i=1}^2 c_{1i} \beta_i \{H_i(t) - H_i^*\}^2 \leq 0$$

であるから, V は時間について単調減少な関数である。 $dV/dt = 0$ となるのは共存平衡点においてのみである。さらに, $P(t) > 0$ かつ $H_i(t) > 0$ である限り, $V \leq 0$ であり, $V = 0$ となるのは, 共存平衡点においてのみであることもわかる。よって, 関数 V は, 共存平衡点 (P_1^*, H_1^*, H_2^*) に関する系 (4) の Lyapunov 関数となっている。したがって, (P_1^*, H_1^*, H_2^*) は存在すれば, 大域安定である。