

捕獲に対する鹿の逃避行動はカモシカおよび鹿の個体群存続に有益となるか？

Is it beneficial for population viability of Japanese serow and sika deer
that flight response to hunting is expressed by sika deer?

* 國谷紀良・** 八代田千鶴・*** 飛永賢一

* 早稲田大学大学院基幹理工学研究科数学応用数理専攻, ** 岐阜大学大学院連合獣医学研究科,
*** 広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻

***Toshikazu KUNIYA and **Chizuru YAYOTA ***and Kenichi TOBINAGA**

**Department of Pure and Applied Mathematics, Waseda University, Tokyo, 169-8555, JAPAN
tkuniya1041@gmail.com*

***United Graduate School of Veterinary Sciences, Gifu University, Gifu 501-1193 JAPAN
c-yayo @ nifty.com*

****Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science,
Hiroshima University, Higashi-hiroshima 739-8526 JAPAN
k-tobinaga @ hiroshima-u.ac.jp*

The population of Japanese serow has been continuously increasing since the late 1950s. But it has been concerned that the population of Japanese serow has recently decreased, as a result of an increase in sika deer. To clarify the inter-specific relationships between serow and sika deer, we firstly construct the mathematical model of population dynamics in both species. Secondary, we examine the effects of flight response to hunting by sika deer on population viability.

1 はじめに

ニホンカモシカ (*Capricornis crispus*, 以下カモシカ) は日本固有の種であり, 1920 年代から狩猟によって著しく個体数が減少したため, 学術的な価値や個体数減少の懸念から 1955 年には特別天然記念物に指定され保護対策がとられてきた。その結果, 違法狩猟の摘発や拡大造林による生息適地拡大などによって, 一部の地域を除いて個体数が増加し分布域も拡大してきた (小野, 2000)。一方, ニホンジカ (*Cervus nippon*, 以下鹿) は, 1990 年代から全国的に個体数の増加と分布域が拡大し, 農林業に対する被害や植生に対する悪影響も報告されており, 他の野生動物に対する影響も懸念されている。カモシカと鹿はどちらも大型反芻動物であり, 採食する植物や生息環境も類似しているため, 両種は競合関係にあると考えられる。両種の生息数が安定している場合は, 好んで生息する環境は異なると報告されている (Nowicki and Koganezawa, 2001)。しかし, カモシカと鹿が同所的に生息していた地域においては, 鹿の個体数増加によってカモシカ個体数の減少および生息地域の変化が報告されており (Koganezawa, 1999), 岐阜県においても最近数年間でカモシカ生息密度の減少および分布域の縮小が報告されている (岐阜県, 2007)。カモシカは鹿個体を避ける傾向にあるが, 鹿はカモシカが存在を無視して生息する傾向にあるため (Nowicki and Koganezawa, 2002), 現在のような鹿の個体数増加が続いた場合, カモシカに対する負の影響は避けられないものと考えられる。したがって, カモシカ個体群の存続のためには, 鹿の個体数減少のための手段を講じる必要がある。本論文では, 鹿の捕獲による個体数の減少がカモシカおよび鹿個体群の存続に及ぼす影響について数理モデルを構築し, 数学的解析, 数値計算を行うことにより検討した。また, 捕獲に対する鹿の逃避行動をモデリングし, 逃避行動がカモシカおよび鹿の存続に有益かどうかを数学的に解析した。

2 解析部

2.1 準備

本節では、カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) の種間競争に対し捕獲圧の影響および捕獲から逃れようとする鹿の行動の影響を考慮したモデルを構築し、その数学的解析を行うことを目的とする。

初めに、基本的なモデルとして以下の様な Lotka-Volterra 型競争系を導入する。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \alpha_{xy}x(t)y(t) \quad (1)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = (r_y - \beta_y y(t))y(t) - \alpha_{yx}y(t)x(t) \quad (2)$$

上のモデルにおいて、 $x(t)$ は時間 t におけるカモシカの個体群密度、 $y(t)$ は時間 t における鹿の個体群密度を表わすこととする。また $r_x(r_y)$ 、 $\beta_x(\beta_y)$ はそれぞれカモシカ(鹿)の増加率、密度効果を表わすこととする。また $\alpha_{xy}(\alpha_{yx})$ により、カモシカ(鹿)に対する鹿(カモシカ)の競争圧を表わすこととする。但し、これらのパラメータは全て正の実定数であるとし、カモシカよりも鹿の方が増加率が高いことより $r_x < r_y$ 、縄張りを作るカモシカの方が群居性の鹿よりも密度効果の影響を受けやすいことより $\beta_x > \beta_y$ を仮定する。また、カモシカに対する鹿の競争圧の方が鹿に対するカモシカの競争圧よりも大きい ($\alpha_{xy} > \alpha_{yx}$) ということを仮定する。

(1), (2) の解析自体はよく知られている (例えば「進化ゲームと微分方程式」(ホッフバウアーら著, 竹内康博ら訳, 現代数学社) を参照されたい)。このモデルには四種の平衡点が存在する, すなわち両種が絶滅する平衡点 $E_0 = (0, 0)$, カモシカのみが生き残る平衡点 $E_1 = (\frac{r_x}{\beta_x}, 0)$, 鹿のみが生き残る平衡点 $E_2 = (0, \frac{r_y}{\beta_y})$, 及び両種が共存する平衡点 $E^* = (x^*, y^*)$ である。ここにおいて,

$$x^* = \frac{\beta_y r_x - r_y \alpha_{xy}}{\beta_x \beta_y - \alpha_{xy} \alpha_{yx}} \quad \text{かつ} \quad y^* = \frac{\beta_x r_y - r_x \alpha_{yx}}{\beta_x \beta_y - \alpha_{xy} \alpha_{yx}}$$

である。アイソクライン法 (図 1) を用いることにより、両種が共存するための条件は

$$\frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{r_x}{r_y} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (3)$$

であることが分かる。

今、我々はカモシカと鹿の種間競争においては鹿の方がより強く、カモシカは絶滅するということを仮定している。即ち鹿一種のみが生き残る条件 (図 1)

$$\frac{r_x}{r_y} < \min\left\{\frac{\alpha_{xy}}{\beta_y}, \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}}\right\} \quad (4)$$

が成立している状況と考えられる。パラメータのこれらの仮定の下で、(1)(2) に捕獲圧の影響さらには捕獲から逃れようとする鹿の行動の影響を導入したモデルの数学的解析を、以下では行うこととする。

2.2 モデル 1

捕獲圧の影響を考慮したモデルとして、初めに以下のモデルを取り扱う。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \alpha_{xy}x(t)y(t) \quad (5)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = (r_y - \beta_y y(t))y(t) - \alpha_{yx}y(t)x(t) - Hy(t) \quad (6)$$

ここで、 H は捕獲圧の影響を表わす実定数とする。すなわち鹿の個体群密度 $y(t)$ に比例して捕獲圧を与える状況を、このモデルでは仮定している。(6) は以下の様書き換えることが出来る。

$$\frac{dy(t)}{dt} = \{(r_y - H) - \beta_y y(t)\} y(t) - \alpha_{yx}y(t)x(t)$$

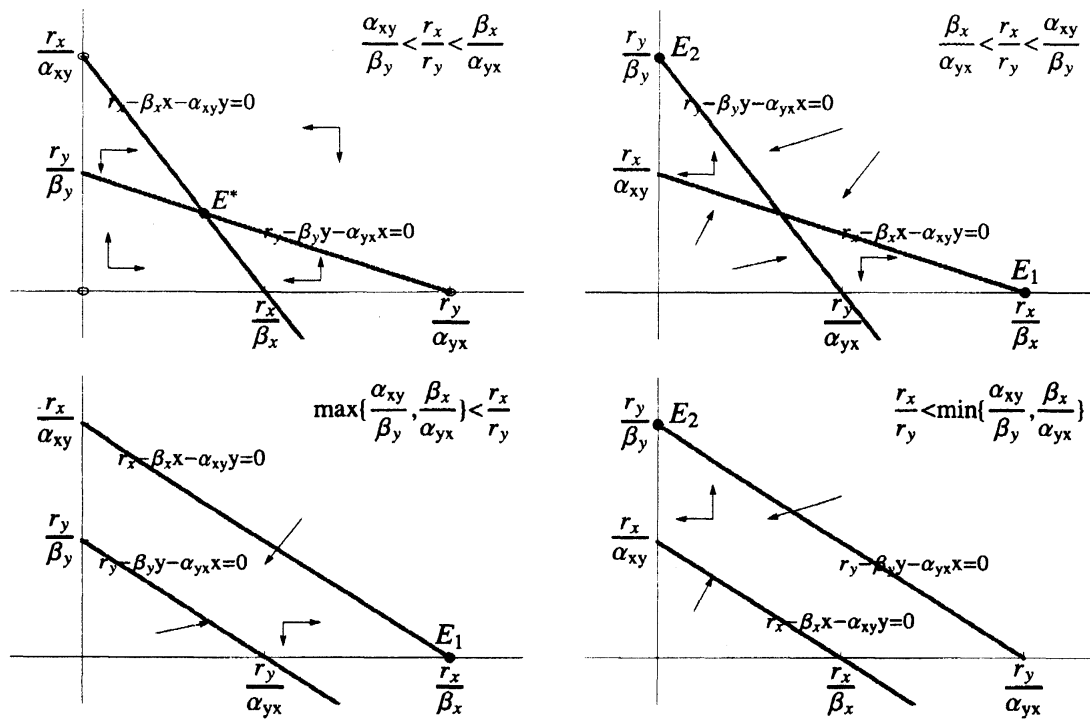


図 1: パラメータの大小関係に依存する平衡点の安定性

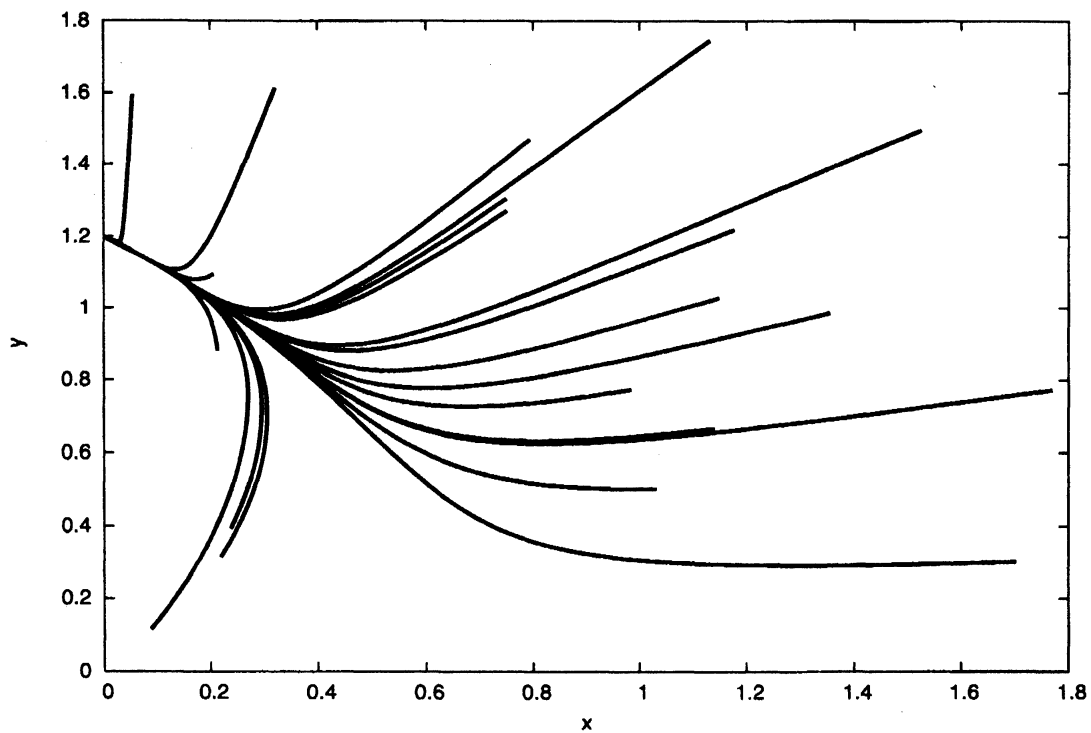


図 2: 鹿一種のみが生き残る条件における解軌道例。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7$ 。平衡点 $E_2 = (0, 1.2)$ に解は漸近する。

即ち, (3) における r_y を $r_y - H$ に置き換えた

$$\frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{r_x}{r_y - H} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (7)$$

がモデル 1 における両種が共存する為の十分条件であることが分かる。現在, 捕獲圧の無い状況では鹿のみが生き残る条件 (4) を仮定しているが, 例えば

$$\frac{r_x}{r_y} < \frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (8)$$

が成立しているならば, (7) を満たすある $H > 0$ が存在することが分かる。即ち, 本来は鹿のみが生き残る競争に捕獲圧を与えることによって両種を共存させることが可能になる, ということが分かる。ここにおいて, (8) の条件は $\alpha_{xy}\alpha_{yx} < \beta_x\beta_y$ と同値であるが, これはすなわち, 系全体を減少させる効果としては密度効果による影響の方が, 競争によるものよりも大きいという仮定を意味している。

一方, H が r_y に十分近くなると,

$$\begin{aligned} \frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} &< \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} < \frac{r_x}{r_y - H} \\ \Rightarrow \max \left\{ \frac{\alpha_{xy}}{\beta_y}, \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \right\} &< \frac{r_x}{r_y - H} \end{aligned}$$

より, カモシカのみが生き残る十分条件が成立することとなる (図 1)。即ち, 捕獲圧が強すぎる場合に鹿は絶滅してしまうということが分かる。

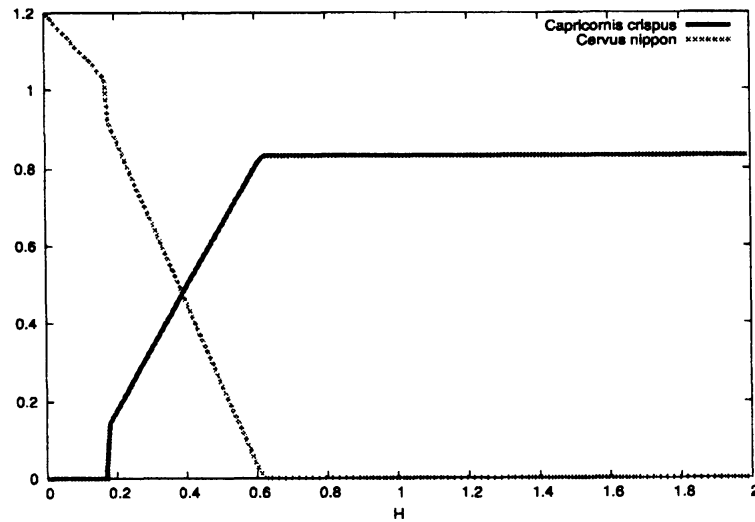


図 3: モデル (5)(6) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7, n = 1$ 。

2.3 モデル 2

次に, 捕獲から逃れようとする鹿の行動を考慮したモデルとして, 以下のものを取り扱う。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \alpha_{xy}x(t)y(t) \quad (9)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = (r_y - \beta_y y(t))y(t) - \alpha_{yx}y(t)x(t) - \frac{\gamma}{1 + H^n}Hy(t) \quad (10)$$

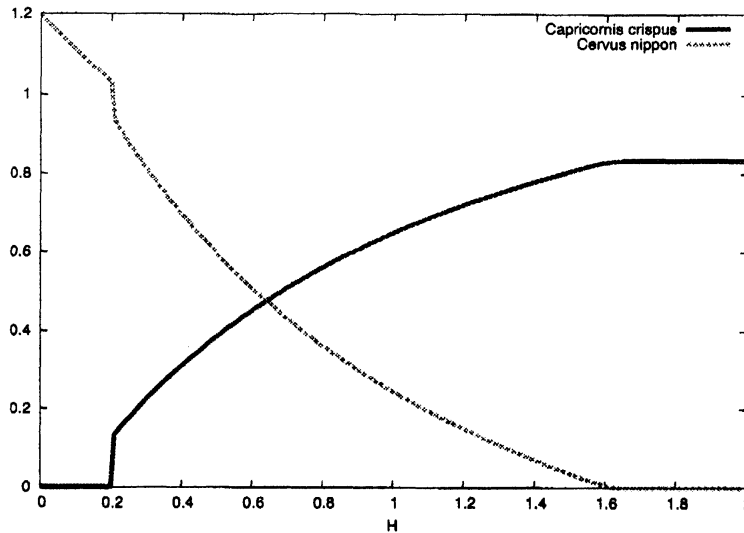


図 4: モデル (9)(10) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7, n = 1$ 。

このモデルでは、(6) における捕獲圧の項 $-Hy(t)$ にの係数に $\frac{\gamma}{1+H^n}$ を与えている。これは、捕獲圧を大きくしていくと鹿が警戒し捕獲から逃れるようになるため、捕獲圧の項による効果が弱くなる状況を表わしている。 $\gamma > 0$ は鹿の警戒の鈍重さを表わす定数である。すなわち、 γ の値が小さいほど鹿は警戒心が強く、大きいほど警戒心が鈍いということが分かる。 n は $n \geq 1$ を満たす自然数とする。

モデル 1 の場合と同様に、カモシカと鹿の両種が生き残るための条件は

$$\frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{r_x}{r_y - \frac{\gamma}{1+H^n}H} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (11)$$

となることが分かる。今、

$$f(H) = \frac{r_x}{r_y - \frac{\gamma}{1+H^n}H}$$

を H の関数として定義すると、その H に関する微分

$$\frac{df(H)}{dH} = \frac{(1-n)r_x\gamma H^n + \gamma r_x}{(r_y(1+H^n) - \gamma H)^2}$$

より、 $n = 1$ ならば $f(H)$ は H に関して単調増加、 $n > 1$ ならば $(1-n)r_x\gamma H^n + \gamma r_x = 0$ を満たす $H = H^*$ において極大値かつ最大値を持つことが分かる。よって以上の二つの場合に分けて解析を行うこととする。

$n = 1$ の場合、 $f(H)$ は H に関して単調増加であり、

$$f(H) = \frac{r_x}{r_y - \frac{\gamma}{H+1}} \rightarrow \frac{r_x}{r_y - \gamma} \quad (H \rightarrow +\infty)$$

となる。即ち、

$$\frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{r_x}{r_y - \gamma} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}}$$

が成立するほど γ が十分大きければ (鹿の警戒が十分鈍いのであれば)、十分大きい捕獲圧 H を与えることによって (11) が成立し、カモシカと鹿の両種を共存させることが可能になる。一方

$$\frac{r_x}{r_y - \gamma} < \frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}}$$

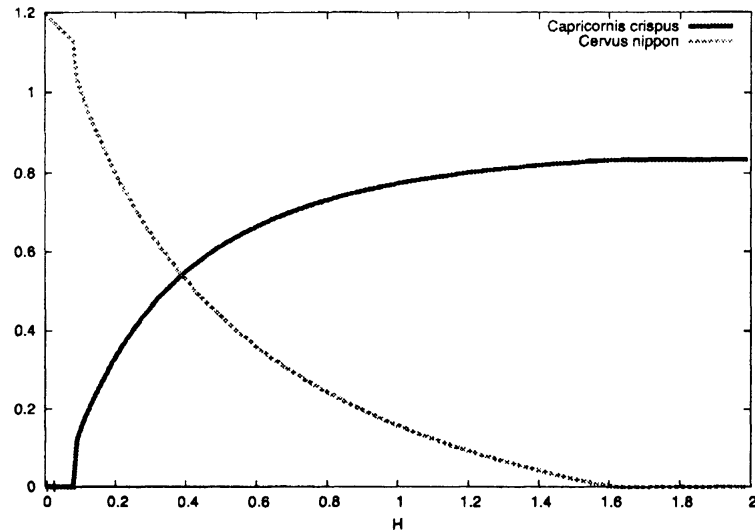


図 5: モデル (12)(13) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。図 4 に比べ鹿の増殖率も捕獲圧 H に影響も受け小さくなると共存する範囲が小さくなる。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7, \gamma_1 = \gamma_2 = \gamma_3 = 1, n = 1$

となるほど γ が小さければ (鹿の警戒が強ければ), どれほど大きい捕獲圧 H を与えても鹿は生き残ることになり, しかもカモシカとの競争でカモシカを絶滅させてしまうほどの割合で生き残ることが分かる。

$n > 1$ の場合, $(1-n)r_x\gamma H^n + \gamma r_x = 0$ を満たす $H = H^*$ に対して $f(H^*)$ は最大値を持つので, その値が (11) を満足するのであれば両種を共存させる為に適当な捕獲圧 H が存在することが分かる。今,

$$(1-n)r_x\gamma H^n + \gamma r_x = 0 \Leftrightarrow H^n = \frac{1}{n-1}$$

より

$$f(H^*) = \frac{r_x}{r_y - \frac{n-1}{n}\gamma \sqrt[n]{\frac{1}{n-1}}}$$

である。今

$$\frac{d}{dn} \left(\frac{n-1}{n} \gamma \sqrt[n]{\frac{1}{n-1}} \right) = \frac{\log(n-1) (n-1)^{1-\frac{1}{n}}}{n^2} > 0$$

であることにより, $f(H^*)$ は n に関しても単調増加であることが分かる。 $H^* = \frac{1}{n} < 1$ であることより, n を大きくとることは $\frac{\gamma}{1+H^n}$ を増やす方向に働くことが分かる。 $f(H^*)$ が γ に関して単調増加であることから, γ と n が大きくなり鹿の逃避行動の影響 $\frac{\gamma}{1+H^n}$ により捕獲圧の威力 $H_y(t)$ が弱められる効果が小さいほど (つまり鹿の逃避行動の影響が少ないほど), 両種は共存しやすいという結果が得られる。鹿の逃避行動により多くの鹿が生き延びるようになると, その結果としてカモシカが絶滅させられることとなり両種が共存出来なくなる, という解釈が適当であろう。あくまで鹿単独の生存のみに注目をすれば, γ が十分大きいほど (鹿の警戒が十分強いほど) 鹿は生き延びることが出来ることが分かる。すなわち, 鹿の逃避行動は鹿単独の生存には有益であるという結果が, このモデルにおいては得られた。図 3, 4 から捕獲圧 H に対し共存する範囲が広がっていき, 生存に有益であることがわかる。

2.4 モデル 3

鹿の逃避行動に関して, モデル 2 では鹿にとって捕獲から逃れる正の効果のみに着目していた。ところが, 鹿は逃避行動を行うことによってカモシカとの種間競争にも何らかの影響を与えることが考えられる。

以下のモデルは、鹿が逃避行動を行うことによりカモシカと競争をする機会が減り、結果としてカモシカの生存に有利に働くという効果を考慮したものである。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \frac{\gamma_2}{1+H^n} \alpha_{xy} x(t)y(t) \quad (12)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = (r_y - \beta_y y(t))y(t) - \alpha_{yx} y(t)x(t) - \frac{\gamma_1}{1+H^n} H y(t) \quad (13)$$

このモデルにおいて、 $\gamma_1 > 0$ は (10) における γ と同義であり、 $\gamma_2 > 0$ は鹿の逃避行動により鹿のカモシカに対する競争圧が減らされる程度を表す係数である。このモデルにおける両種が共存するための条件は

$$\frac{\gamma_2}{1+H^n} \frac{\alpha_{xy}}{\beta_y} < \frac{r_x}{r_y - \frac{\gamma_1}{1+H^n} H} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (14)$$

であることが、前述の議論と同様に分かる。中央の辺に関する解析は前節と同様である。最左辺は捕獲圧 H を大きくしていくと 0 の値に収束することが分かる。すなわち、(4) が成立している状況において、 $n = 1$ の場合

$$\frac{r_x}{r_y - \gamma_1} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}}$$

ならば十分大きな捕獲圧 H に対して両種は共存

$$\frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} < \frac{r_x}{r_y - \gamma_1}$$

ならば十分大きな捕獲圧 H に対して鹿のみが生き残ることが分かる。 $n > 1$ の場合、 γ_1 の値に関わらず十分大きな H に対して (14) は

$$0 < \frac{r_x}{r_y} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}}$$

に近付くことにより、(4) の条件が成り立っている仮定の下では、十分大きな捕獲圧が与えられれば (14) が成立し、両種は共存されることが分かる。モデル 3 においては、 γ_1, γ_2 の値に関わらず鹿は生存するということが分かる。

2.5 モデル 4

鹿の逃避行動による影響は他にも考えられる。以下のモデルではモデル 3 までの仮定に加え更に、鹿は逃避行動を行うことにより別の地域に移動することによって鹿自身の密度効果が減少するという仮定を導入している。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \frac{\gamma_2}{1+H^n} \alpha_{xy} x(t)y(t) \quad (15)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = \left(r_y - \frac{\gamma_3}{1+H^n} \beta_y y(t) \right) y(t) - \alpha_{yx} y(t)x(t) - \frac{\gamma_1}{1+H^n} H y(t) \quad (16)$$

このモデルにおける両種が共存するための十分条件は、

$$\frac{\gamma_2 \alpha_{xy}}{\gamma_3 \beta_y} < \frac{r_x}{r_y - \frac{\gamma_1}{1+H^n} H} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (17)$$

である。中央の辺に関する解析は前節までと同様に行われる。最左辺において、 $\frac{\gamma_2}{\gamma_3}$ の値が 1 より小さいのであれば両種はより共存しやすく、1 より大きいのであれば共存しにくくなるということが容易に分かるが、これは即ち鹿の逃避行動が、カモシカに対する鹿の競争圧か、鹿自身の密度効果か、どちらにより大きく影響を与えるかで両種が共存しやすくなるかどうかに変化するということを意味している。即ち、カモシカに対する鹿の競争圧を減らす影響の方が大きいのであれば、

$$\gamma_2 < \gamma_3 \Leftrightarrow \frac{\gamma_2}{\gamma_3} < 1$$

となり、両種はより共存しやすくなる。逆に、鹿自身の密度効果を減らす影響の方が大きいのであれば

$$\gamma_2 > \gamma_3 \Leftrightarrow \frac{\gamma_2}{\gamma_3} > 1$$

となり、両種はより共存しにくくなるということが分かる。図 6 は $\gamma_2 (= 0.9) < \gamma_3 (= 1)$ 、図 7 は $\gamma_2 (= 1.1) > \gamma_3 (= 1)$ のグラフである。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7, \gamma_1 = 1, n = 1$ 。

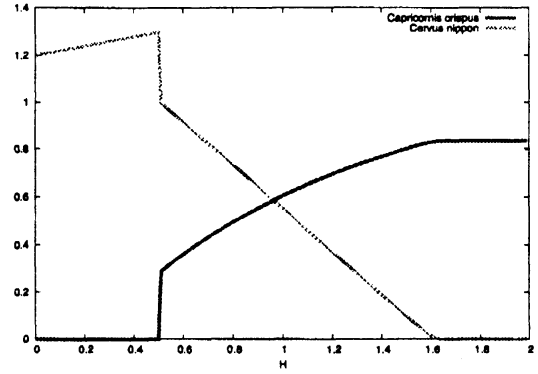
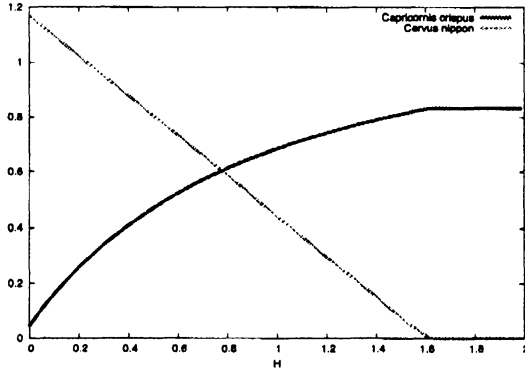


図 6: モデル (15)(16) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。 $\gamma_2 = 0.9, \gamma_3 = 1$ 。
図 7: モデル (15)(16) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。 $\gamma_2 = 1.1, \gamma_3 = 1$ 。

2.6 モデル 5

鹿の逃避行動の影響として、鹿自身の資源を食べる機会が減少するという効果が考えられる。以下のモデルでは、モデル 4 までの仮定に加え逃避行動が鹿の成長率を減少させる方向に働くと仮定した。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t)) x(t) - \frac{\gamma_2}{1 + H^n} \alpha_{xy} x(t) y(t) \quad (18)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = \left(\frac{\gamma_4}{1 + H^n} r_y - \frac{\gamma_3}{1 + H^n} \beta_y y(t) \right) y(t) - \alpha_{yx} y(t) x(t) - \frac{\gamma_1}{1 + H^n} H y(t) \quad (19)$$

このモデルにおける両種が共存するための十分条件は

$$\frac{\gamma_2 \alpha_{xy}}{\gamma_3 \beta_y} < \frac{(1 + H^n) r_x}{\gamma_4 r_y - \gamma_1 H} < \frac{\beta_x}{\alpha_{yx}} \quad (20)$$

但し、

$$H < \frac{\gamma_4}{\gamma_1} r_4 \quad (21)$$

とする。このとき、(20) の中央の辺を H の関数として $g(H)$ とおくと、 $n \geq 1$ に対して

$$\begin{aligned} \frac{dg(H)}{dH} &= \frac{-(n-1)\gamma_1 r_x H^n + r_x (\gamma_1 + n\gamma_4 r_y H^{n-1})}{(\gamma_4 r_y - \gamma_1 H)^2} \\ &= \frac{r_x \gamma_1 + H^{n-1} (-(n-1)\gamma_1 r_x H + n\gamma_4 r_y r_x)}{(\gamma_4 r_y - \gamma_1 H)^2} \\ &> \frac{r_x \gamma_1 + H^{n-1} \left(-(n-1)\gamma_1 r_x \frac{\gamma_4}{\gamma_1} r_4 + n\gamma_4 r_y r_x \right)}{(\gamma_4 r_y - \gamma_1 H)^2} \\ &= \frac{r_x \gamma_1 + H^{n-1} \gamma_4 r_y r_x}{(\gamma_4 r_y - \gamma_1 H)^2} > 0 \end{aligned}$$

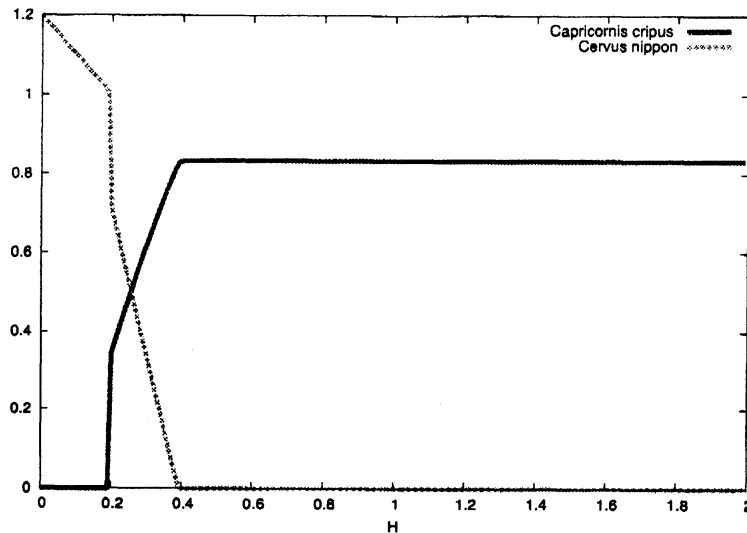


図 8: モデル (18)(19) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。図 4, 5 に比べ鹿の増殖率も捕獲圧 H に影響も受け小さくなると共存する範囲が小さくなる。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7, \gamma_1 = \gamma_2 = \gamma_3 = 1, n = 1$

より, $g(H)$ は H に関して単調増加, $H \rightarrow \frac{\gamma_4}{\gamma_1} r_4$ で $g(H) \rightarrow +\infty$ と発散することが分かる。これはすなわち, 捕獲圧が十分大きければ ($\frac{\gamma_4}{\gamma_1} r_4$ に十分近ければ), 鹿は絶滅しカモシカのみが生き残ることを意味する。それまでのモデルでは十分大きい捕獲圧に対し鹿の生存に影響を及ぼすことは無かったが, 今回のモデルにおいては十分大きい捕獲圧に対し鹿は絶滅することになる。これは即ち, 本来鹿の生存のために正の効果であるはずの逃避行動が, 鹿自身の資源を食べる機会を減らすという負の効果をもたらすと仮定した場合, 鹿は絶滅することを意味する。しかも, 鹿がより逃避行動を行い資源の無い場所へ移動することは γ_4 の値を下げることにつながり, これはより少ない捕獲圧 H で鹿が絶滅することにつながる。

2.7 モデル 6

最後に鹿の個体群密度に関係なく一定の捕獲圧をかける場合において, 逃避行動がある場合とない場合について考える。この場合, 数学的解析ではなく, 数値計算のみによって調べてた。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \alpha_{xy}x(t)y(t) \quad (22)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = (r_y - \beta_y y(t))y(t) - \alpha_{yx}y(t)x(t) - H \quad (23)$$

(22), (23) は逃避行動を考えないモデルである。鹿の個体群密度に関係なく捕獲圧 H をかける。 H の値によっては $x(t)$ の値が負になるので, 数値計算では $x(t) < 0$ の場合, $x(t) = 0$ とした。 H に対するカモシカと鹿の個体群密度の平衡状態を表したグラフが図 9 である。

鹿が逃避することにより, カモシカに対する鹿の競争圧が小さくなることと, 鹿同士の種内競争圧が小さくなるモデルのみを考える。

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r_x - \beta_x x(t))x(t) - \frac{\alpha_{xy}}{1 + H^n}x(t)y(t) \quad (24)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = (r_y - \frac{\beta_y}{1 + H^n}y(t))y(t) - \alpha_{yx}y(t)x(t) - \frac{H}{1 + H^n} \quad (25)$$

(24), (25) は逃避行動を考えたモデルである。逃避行動を取り入れ同様に捕獲圧 H に対する平衡状態を表

したグラフが図 10 である。図 9, 10 より、逃避行動を考えたモデルの方がカモシカと鹿の共存する。逃避行動はカモシカと鹿の共存を促進させることがわかる。

図 9, 10 のグラフは、 $x, y < 0$ となる場合 $x, y = 0$ としている。 $r_x = 1, \beta_x = 1.2, \alpha_{xy} = 0.9, r_y = 1.2, \beta_y = 1, \alpha_{yx} = 0.7, n = 1$ これらのグラフから鹿の逃避行動はカモシカと鹿の共存を促進させていることがわかる。

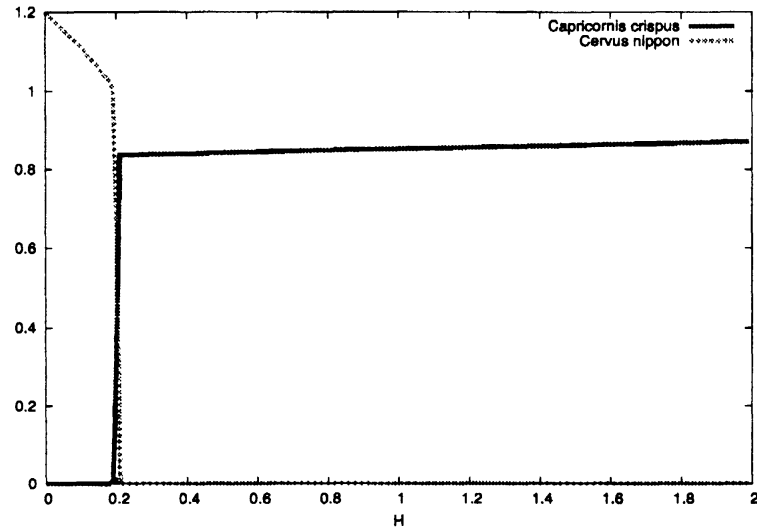


図 9: モデル (22), (23) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。 H に対して共存する範囲は小さい。

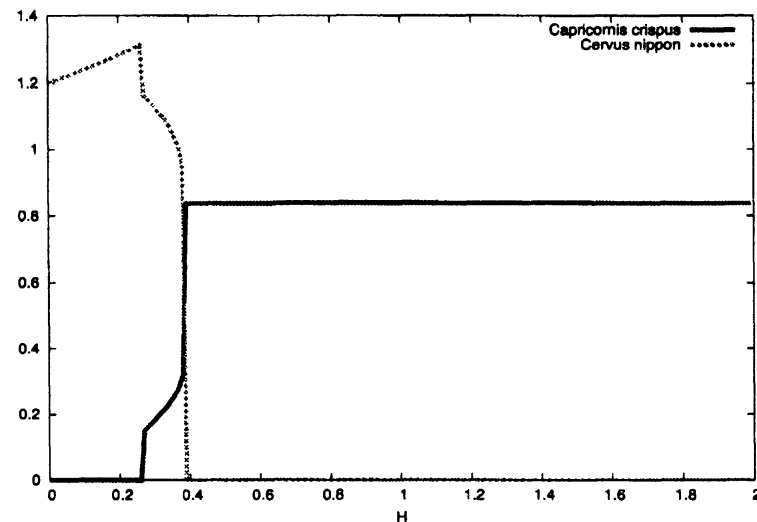


図 10: モデル (24), (25) における横軸捕獲圧 H に対する縦軸カモシカ (*Capricornis crispus*) と鹿 (*Cervus nippon*) それぞれの個体群密度の十分に時間がたった後の定常状態値。 H に対して共存する範囲は逃避行動を考えないモデルと比べ大きい。

3 考察

本論文では鹿の行動的進化、捕獲圧からの逃避行動がカモシカと鹿の個体群存続に有益になるかどうか調べた。逃避行動として、捕食圧から逃れる効果、鹿に対するカモシカの競争率、カモシカの種内競争率、鹿の増殖率の変化をモデリングを行い数学的解析、数値計算を行った。捕獲圧のかけ方は鹿の個体群密度に比例するかけ方と、鹿の個体群に独立し一定の捕食圧のかけ方を考えた。逃避行動を取り入れたモデルはモデル5以外すべて鹿とカモシカの共存に有益となった。よって、鹿自身にとっても逃避行動は有益である可能性がある結果となった。しかし、捕獲圧のかけ方、具体的な逃避行動（逃避行動のモデリング）についてさらに深く議論し、モデリングを行う必要がある。また、モデルのパラメータを変化させて、数値計算を行い、考察する必要がある。今後の発展として、生産者（植生）や空間構造を取り入れたモデルを構築し、このカモシカと鹿の問題について考察していく必要があると考えられる。さらにこの考察がカモシカの保全に繋がることを期待したい。

参考文献

- [1] 岐阜県 (2007) 特定鳥獣保護管理計画 (カモシカ) (第3期) . 25pp.
- [2] Koganezawa, M. (1999) Changes in the population dynamics of Japanese serow and sika deer as a results of competitive interactions in the Ashio Mountains, central Japan. *Biosphere Conservation* 2(1): 35-44.
- [3] Nowicki, P., M. Koganezawa (2001) Densities and habitat selection of the sika deer and the Japanese serow in Nokko National Park, central Japan, as revealed by aerial census and GIS analysis. *Biosphere Conservation* 3(2): 71-87.
- [4] Nowicki, P., M. Koganezawa (2002) Space as the potential limiting resource in the competition between the Japanese serow and the sika deer in Ashio, central Japan. *Biosphere Conservation* 4(2): 69-77.
- [5] 小野勇一 (2000) ニホンカモシカのたどった道. 中公新書. 184pp.