

## 修士論文要旨

### 外来種侵入に対する栄養段階カスケード系の脆弱性に関する数理モデル解析 A Model Analysis on The Vulnerability of Trophic Cascade System for Alien Species Invasion

飛永賢一

広島大学理学研究科数理分子生命理学専攻

Ken-ichi TOBINAGA

Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science, Hiroshima University  
Kagamiyama 1-3-1, Higashi-hiroshima, 739-8526 JAPAN

k-tobinaga @ hiroshima-u.ac.jp

We theoretically discuss the vulnerability/tolerance of the trophic cascade system for alien species, analyzing a Lotka–Volterra type of food chain model (1). As a result of our analysis on the model (1), the invasion success of alien species is determined by the equilibrium biomass of the trophic level which the alien species consumes. We classify the equilibria with respect to the distribution of equilibrium biomass, in order to determine which trophic level is the most vulnerable/tolerant to the alien invasion. Let  $S$  be the area of parameter region for which the coexistent equilibrium exists, according to the  $(\delta_2, \delta_3)$ -parameter space. Moreover, let  $S_i^{\max}$  be the area of parameter region for which the  $i$  th trophic level has the largest equilibrium biomass  $N_i^*$ , and  $S_i^{\min}$  be that for which it has the smallest equilibrium biomass  $N_i^*$ . We denote their frequencies by  $f_i^{\max} = S_i^{\max}/S$  and  $f_i^{\min} = S_i^{\min}/S$ , and regard them respectively as the frequency of existing trophic cascade systems for which the  $j+1$  st trophic level is the most vulnerable to the alien invasion and that for which it is the most tolerant. From their parameter dependence, we find that the system with high tolerance of the intermediate trophic level against the alien invasion could exist with high probability especially when the density effect of producer level is strong.

外来種は自然分布域外に意図的あるいは非意図的に導入され、野生化、定着した生物種であり、農業被害、健康・人命被害、生態系への被害をもたらす。生産者、消費者、高次消費者の順に相互作用が繋がる系を栄養段階カスケードと呼ぶ。栄養段階上位への外来種の侵入については、直下の栄養段階の生物種数や個体数のトップダウン式制御についての報告や、栄養段階上位から下位までほぼ同等の強さで影響を及ぼすカスケード効果の報告がある [1]。栄養段階上位への外来種の侵入についての報告は少なくない [2, 3] が、対照的に、栄養段階中位への外来種の侵入については報告が少なく、その場合の上位や下位の種に与える影響に関する考察も不十分である。栄養段階中位への外来種の侵入による生態系・生物多様性への影響についてのさらなる研究が必要である。

本研究では、「外来生物がどの栄養段階に侵入するか」に焦点を当て、栄養段階中位への外来種の侵入成功性に着目しながら、次に示す Lotka–Volterra 型相互作用による栄養段階カスケード系モデルを解析し、その結果に基づいて、外来種侵入に対する脆弱性や強堅性に関する栄養段階カスケード系（食物連鎖）の特性についての理論的な考察を行った：

$$\begin{aligned}\frac{dN_1(t)}{dt} &= \{r - \beta N_1(t)\}N_1(t) - b_1 N_2(t)N_1(t) \\ \frac{dN_k(t)}{dt} &= c_k b_{k-1} N_{k-1}(t)N_k(t) - \delta_k N_k(t) - b_k N_{i+1}(t)N_k(t) - \gamma X(t)N_k(t) \\ \frac{dN_i(t)}{dt} &= c_i b_{i-1} N_{i-1}(t)N_i(t) - \delta_i N_i(t) - b_i N_{i+1}(t)N_i(t) \quad (i = 2, 3, \dots, n-1; i \neq k) \\ \frac{dN_n(t)}{dt} &= c_n b_{n-1} N_{n-1}(t)N_n(t) - \delta_n N_n(t) \\ \frac{dX(t)}{dt} &= c_X \gamma N_k(t)X(t) - \delta_X X(t)\end{aligned}\tag{1}$$

$N_1, N_i, N_k, N_n, X$  は、それぞれ、生産者、第  $i-1$  次消費者、第  $k-1$  次消費者、最高次消費者、そして、段階  $k+1$  への外来種の生物量（biomass）である。生産者（ $N_1$ ）についてのみ栄養段階内の密度効果を仮定している。 $\beta, b_1$  は、それぞれ、生産者段階における密度効果係数、第 1 次消費者による生産者の消費係数である。 $\delta_i, b_i, c_i$  は、それぞれ、第  $i-1$  次消費者  $N_i$  の自然死亡率、 $N_{i+1}$  による  $N_i$  の消費係数、消費

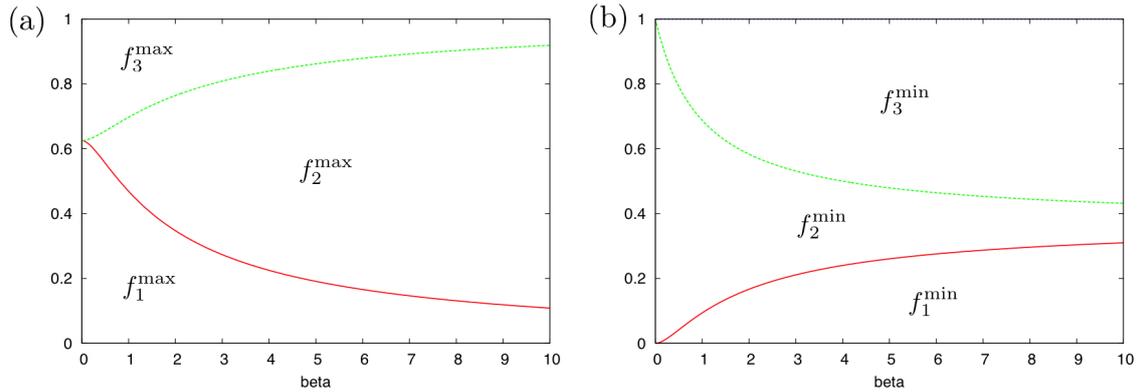


図 1: 3 栄養段階カスケード系における  $f_j^{\max}$ ,  $f_j^{\min}$  ( $j = 1, 2, 3$ ) の数値計算 . (a)  $c_3 = b_2 = 0.5$ ,  $c_2 = 0.8$ ,  $b_1 = 1.0$  . (b)  $c_3 = b_2 = 0.5$ ,  $c_2 = 0.8$ ,  $b_1 = 1.0$  .  $\beta$  が大きいとき,  $f_1^{\max}$  が大きく,  $f_1^{\min}$  が小さい . よって, 密度効果が強い場合, 栄養段階中位への侵入がし難い系の存在頻度が高い .

した  $N_{i-1}$  から  $N_i$  の増殖へのエネルギー変換係数である .  $\delta_X$ ,  $\gamma$ ,  $c_X$  は, それぞれ, 外来種  $X$  の自然死亡率,  $X$  による  $N_i$  の消費係数,  $X$  におけるエネルギー変換係数である . 系 (1) の解析により, 段階  $k+1$  への外来種の侵入が成功する条件

$$N_k^* > \frac{\delta_X}{c_X \gamma} \quad (2)$$

を導くことができる . 左辺の  $N_k^*$  は, 外来種侵入以前の系の共存平衡状態における  $N_k$  の平衡生物量であるのに対して, 右辺は外来種に固有の特性のみによって定まる . よって, 系 (1) における外来種の侵入成功性は, 侵入以前の栄養段階の平衡状態の生物量によって決まることがわかる .

条件 (2) が示すように, 外来種の侵入の成功失敗は, 外来種侵入以前の平衡状態における, 外来種が利用する栄養段階の平衡生物量によって決まるので, どの栄養段階への外来種の侵入が相対的に最も難しいかについての平均的な特性を議論するには, 外来種侵入以前の系の平衡状態における生物量分布を調べればよい . そこで, 本研究では,  $n$  段階栄養カスケード系 (1) の共存平衡点の存在条件を満たすパラメータ領域に着目した .  $(\delta_2, \delta_3)$ -パラメータ空間において,  $n$  段階栄養カスケード系の共存平衡点が存在するパラメータ領域の広さを  $S$  とする . 段階  $j$  の平衡生物量  $N_j^*$  が全段階中最大となるパラメータ領域の広さを  $S_j^{\max}$ ,  $N_j^*$  が最小となるパラメータ領域の広さを  $S_j^{\min}$ ,  $S$  に対する  $S_j^{\max}$ ,  $S_j^{\min}$  の頻度を,  $f_j^{\max} = S_j^{\max}/S$ ,  $f_j^{\min} = S_j^{\min}/S$  とする ( $j = 1, 2, \dots, n$ ) . そして,  $f_j^{\max}$  の大きさを段階  $j+1$  への外来種の侵入が最も成功しやすい系の存在頻度に,  $f_j^{\min}$  の大きさを段階  $j+1$  への侵入が最も成功しにくい系の存在頻度に対応するとみなす . これら  $f_j^{\max}$ ,  $f_j^{\min}$  のパラメータ依存性を調べることにより, 外来種の侵入に関して, どの栄養段階への侵入が成功し易い, あるいは, 成功し難いか, つまり, 外来種侵入に対する栄養段階カスケード系の平均的な脆弱性や強靭性について議論することができる . 本研究では, 特に,  $n = 3, 4, 5$  の場合についての詳細な解析を行った . その結果, 生産者段階内の密度効果が強い場合に, 栄養段階中位への侵入がし難い系の存在頻度が高いことが示唆された . 特に, 3 栄養段階カスケード系では, それが顕著に見られた (図 1 参照) . 結果を総括して検討した結果, より一般的な  $n$  段階栄養カスケード系においても, この傾向が存在することが示唆された .

## 参考文献

- [1] Pacala, S.W. and Roughgarden, J., 1984. Control of arthropod abundance by *Anolis* lizards on St. Eustatius (Neth. Antilles). *Oecologia*, **64**: 160–162.
- [2] 村上興正, 鷲谷いづみ . 2003 . 外来種ハンドブック . 地人書館, 東京 .
- [3] 日本魚類学会自然保護委員会 . 2002 . 川と湖沼の侵略者ブラックバス — その生物学と生態系への影響 . 恒星社厚生閣, 東京 .