

共通の捕食者をもつ被食者間の
競争による共存に関する数理モデル研究

Competition Promotes The Coexistence of Preys
under A Common Predator: Mathematical Considerations

2003

広島大学理学部数学科

1 2 7 1 0 3 0 A

鈴木一之 (Kazuyuki SUZUKI)

Department of Mathematics

Faculty of Science

Hiroshima University

Kagamiyama 1-3-1, Higashi-hiroshima 739-8526

JAPAN

共通の捕食者をもつ被食者間の競争による共存に関する
数理モデル研究

Competition Promotes The Coexistence of Preys under A Common Predator: Mathematical Considerations

鈴木 一之 (Kazuyuki SUZUKI)

広島大学理学部数学科

競争関係により共存不可能な2種の被食者からなる系に捕食者が導入されることによって系が安定化され、(平衡状態や永続する振動状態で)3種が共存する現象があることが知られている。この現象は「捕食者が誘導する共存」と呼ばれる。一方、被食者2種間に直接的な競争がなくても、共通の捕食者の存在によって被食者1種が絶滅する「巻き添え競争」と呼ばれる現象がある。

本研究では、直接的な競争と巻き添え競争、両方の関係をもつ複数の被食者の共存性に焦点をおき、特に、1捕食者-2被食者系において、2被食者間に直接的な競争関係がなければ、巻き添え競争によって1被食者が絶滅する場合に、2被食者間に直接的な競争があれば、1捕食者と2被食者が共存する可能性があるのか、あるいは、捕食者の絶滅を伴う、2被食者の共存が起こる可能性があるのかを考察した。

この課題に関して、本研究では、特に、被食者間に競争関係がある場合の次のLotka-Volterra型2被食者-1捕食者系モデルを考察した：

$$\begin{cases} \frac{dh_1(t)}{dt} = \{\epsilon_1 - \mu_{11}h_1(t) - \mu_{12}h_2(t)\}h_1(t) - \kappa_1p(t)h_1(t) \\ \frac{dh_2(t)}{dt} = \{\epsilon_2 - \mu_{21}h_1(t) - \mu_{22}h_2(t)\}h_2(t) - \kappa_2p(t)h_2(t) \\ \frac{dp(t)}{dt} = \{-\delta + c_1\kappa_1h_1(t) + c_2\kappa_2h_2(t)\}p(t) \end{cases}$$

$h_1(t)$, $h_2(t)$, $p(t)$ は、それぞれ、時刻 t における被食者1, 被食者2, 捕食者の個体群サイズであり、係数は全て正の定数である。一般性は失われないので、 $\kappa_2/\epsilon_2 > \kappa_1/\epsilon_1$ とする。

平衡点の局所安定性解析と数値計算によって、巻き添え競争による被食者の絶滅が起こる系では、被食者間の競争が存在しても、1捕食者と2被食者の共存は不可能であることがわかった。一方、適当な被食者間の種間競争下では、捕食者の絶滅を伴う2被食者の共存は可能である。この共存を「直接的競争による巻き添え競争緩和による共存」と呼ぶことにする。本研究では、直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こりうるための条件を、捕食者の被食者に対するエネルギー変換係数、被食者の種内競争、被食者の種間競争について詳細に考察した。

直接的競争による巻き添え競争緩和による共存を実現するためには、捕食による影響をより受けやすい被食者のエネルギー変換係数が相対的に低くしなければならず、捕食による影響をより受けにくい被食者のエネルギー変換係数がある中庸な値でなければならない。さらに、種内競争の強さは、いずれの被食者についても、中庸でなければならず、捕食による影響をより受けにくい被食者の方が相対的に強くなければならない。種間競争は捕食者が不在な2被食者のみの系での共存が可能になるほど弱くなければならないが、捕食による影響をより受けにくい被食者の受ける種間競争係数はある閾値以上でなければならない。また、捕食者の特性についてもある条件が必要である。

本研究では、上記の2被食者-1捕食者系モデルの解析に加えて、数値実験を用いた解析により、2被食者-1捕食者の系に、新たな3種目の被食者が導入されることによって、3種目の被食者との直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が実現する場合が起こり得ることが示された。これらの結果は、種間の競争が捕食者の侵入を妨げ、種間の共存を保障する役割を果たしうることを示唆している。また、巻き添え競争による絶滅を回避するために種間競争が有効でありうると考えられる。よって、安定に存在する生態系における競争関係は、共存の促進の役割を果たしている可能性がある。さらに、ある食物連鎖網におけるある被食者間の競争が断絶すれば、系にスケールの大きな変移が起こり得ることが示唆される。

1 序

1.1 競争

種内・種間相互作用は生物群集の構造や動態に大きな影響を及ぼす。相互作用の代表的な例として競争が挙げられる。競争は資源やメスなどを巡り種内・種間を問わず行われている。種間の競争関係について干渉的競争 (interference competition) と、搾取的競争 (exploitative competition) という分類がある。生存ならびに子孫の繁栄のために有利な生息条件を獲得するために起こる種間競争, 例えば, 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に行う威嚇や闘いは「干渉的競争」と呼ばれる。これに対して, ある種による資源利用が共通の資源を必要としている他の種の資源利用効率に影響を及ぼす形で現れる競争関係は「搾取的競争」と呼ばれる。ただし, 現実の競争では両方が組み合わさっている場合や, 明確に分類できない場合も少なくない。

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) である [5]: 『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, ニッチとは生物の生息に関連した無機的小および生物的環境における位置を表した概念のことである。競争種についての Lotka-Volterra の理論が出てから後に, G.F. Gause (1934) 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するという論文を提出した [4]。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) と呼ばれる。

1.2 競争系

1.2.1 ロジスティック方程式

時刻 t において個体群サイズ (個体数や個体群密度など) $n(t)$ をもつ生物個体群内における個体間の資源をめぐる競争を導入したとも解釈できる単一種個体群動態に関する基本的なモデルとして次のロジスティック (logistic) 方程式がある:

$$\frac{dn(t)}{dt} = \{\epsilon - \mu n(t)\}n(t)$$

パラメータ ϵ (> 0) は内的自然増加率 (intrinsic growth rate) と呼ばれ, 個体群密度が十分に低いときに実現できる個体当たりの増殖率, すなわち, 考えている生物種の個体の実現しうる個体当たりの増殖率の上限を意味する。 μ (> 0) は種内競争係数 (coefficient of intraspecific competition) と呼ば

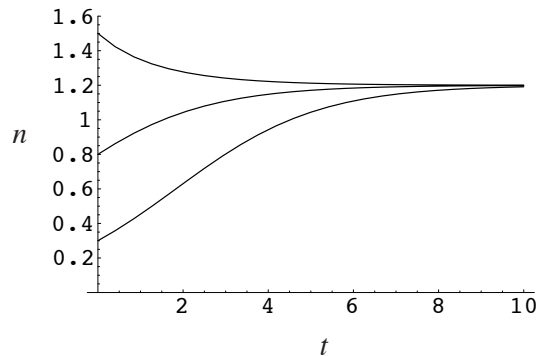


図 1: ロジスティック方程式による個体群サイズ変動。 $\epsilon = 0.6, \mu = 0.5$. 異なる 3 つの初期値からの時間変動を並記。

れ, 密度の増加に伴う餌や棲み場所の不足による生物の生存率, あるいは出生率の減少の効果を表す。

時刻 $t = 0$ における初期値を $n(0)$ とおくと解は次式で与えられる:

$$n(t) = n(0) \frac{\epsilon e^{\epsilon t}}{\epsilon + \mu n(0)(e^{\epsilon t} - 1)}$$

初期値 $n(0)$ が $n(0) < \epsilon/2\mu$ を満たす場合, 初めは指数関数的に増加するが, 次第に増加速度が鈍り, ϵ/μ に漸近する S 字カーブを描く。 $\epsilon/2\mu < n(0) < \epsilon/\mu$ の場合は, 上に凸の単調増加カーブを描きながら ϵ/μ に下から漸近する。また, $\epsilon/\mu < n(0)$ の場合には, 下に凸の単調減少で ϵ/μ に上から漸近する (図 1)。

1.2.2 Lotka-Volterra 型競争系モデル

生物の種間相互作用を数理的に取り扱う場合の基礎的な位置付けをもつ数理モデルとして Lotka-Volterra 型競争系モデルがある。一般の場合として, N 種間の競争を考える。時刻 t における種 i の個体群サイズを $n_i(t)$ と表すとき, Lotka-Volterra 型 N 種競争系モデルは次式で与えられる:

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = \left\{ \epsilon_i - \sum_{j=1}^N \mu_{ij} n_j(t) \right\} n_i(t) \quad (i = 1, 2, \dots, N)$$

ここで, ϵ_i は種 i の内的自然増加率をあらわす。 μ_{ij} ($i \neq j$) は種間競争係数 (coefficient of interspecific competition) と呼ばれ, j 種による競争作用が i 種の増殖を阻害する効果を表す。また, μ_{ii} は種内競争係数と呼ばれ, 同種の個体間土の競争の強さを意味する。ロジスティック方程式は $N = 1$ の場合の (種内) 競争モデルであるということもできる。2 種 ($N = 2$) の場合,

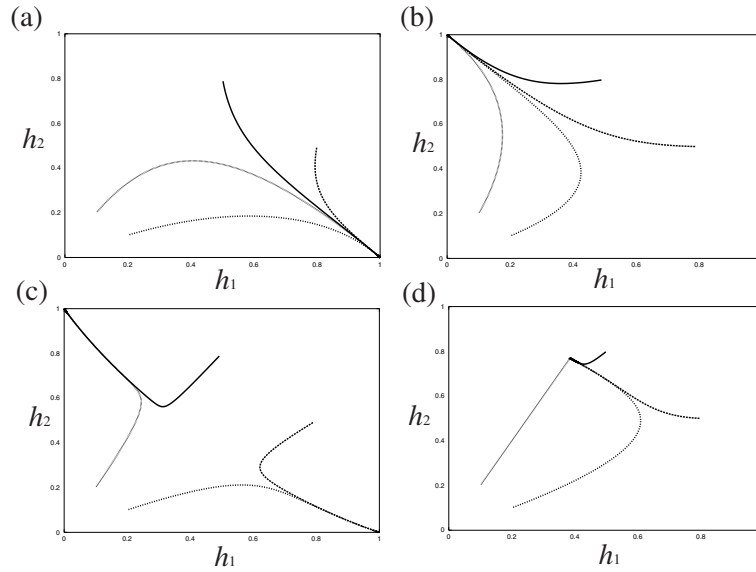


図 2: Lotka-Volterra 型競争系モデル (1) による個体群サイズ変動。 $\epsilon_1 = 1.0$, $\epsilon_2 = 2.0$, $\mu_{11} = 0.4$, $\mu_{22} = 0.3$. (a) 種 1 だけ生き残る場合。 $\mu_{12} = 0.15$, $\mu_{21} = 0.56$; (b) 種 2 だけ生き残る場合。 $\mu_{12} = 0.45$, $\mu_{21} = 0.24$; (c) 初期値に依存して種 1 , 2 のどちらかが生き残る場合。 $\mu_{12} = 0.45$, $\mu_{21} = 0.56$; (d) 2 種ともに生き残り共存する場合。 $\mu_{12} = 0.24$, $\mu_{21} = 0.24$.

Lotka-Volterra 型競争系モデルは次のように表される :

$$\begin{cases} \frac{dn_1(t)}{dt} = \{\epsilon_1 - \mu_{11}n_1(t) - \mu_{12}n_2(t)\}n_1(t) \\ \frac{dn_2(t)}{dt} = \{\epsilon_2 - \mu_{21}n_1(t) - \mu_{22}n_2(t)\}n_2(t) \end{cases} \quad (1)$$

系 (1) の右辺が 0 となる状態では , 2 種の個体数がともに時間的に変化しない定常な値をとり , これらを平衡状態 (equilibrium state) もしくは平衡点 (equilibrium point) と呼ぶ。系 (1) について , 可能な平衡点は以下の 4 つである :

$$P_0(0, 0), \quad P_1\left(\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}}, 0\right), \quad P_2\left(0, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}}\right), \\ P_3\left(\frac{\epsilon_1\mu_{22} - \epsilon_2\mu_{12}}{\mu_{11}\mu_{22} - \mu_{12}\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2\mu_{11} - \epsilon_1\mu_{21}}{\mu_{11}\mu_{22} - \mu_{12}\mu_{21}}\right)$$

系 (1) の解の挙動は次の 4 つの場合のみに分類できることが , 相平面を用いた定性的解析によって容易に示される (図 2):

- (a) $\epsilon_1/\mu_{11} > \epsilon_2/\mu_{21}$, $\epsilon_2/\mu_{22} < \epsilon_1/\mu_{12}$ の場合 : $t \rightarrow \infty$ において種 2 は絶滅し , 種 1 だけが生き残る。平衡点 P_1 に漸近的に収束する。

- (b) $\epsilon_1/\mu_{11} < \epsilon_2/\mu_{21}$, $\epsilon_2/\mu_{22} > \epsilon_1/\mu_{12}$ の場合: $t \rightarrow \infty$ において種 1 は絶滅し, 種 2 だけが生き残る。平衡点 P_2 に漸近的に収束する。
- (c) $\epsilon_1/\mu_{11} > \epsilon_2/\mu_{21}$, $\epsilon_2/\mu_{22} > \epsilon_1/\mu_{12}$ の場合: 初期値に依存して $t \rightarrow \infty$ において種 1, 2 のどちらかが絶滅し, いずれかが生き残る。平衡点 P_1 もしくは P_2 に漸近的に収束する。共存平衡点 P_3 は存在するが不安定であり, 共存はできない。
- (d) $\epsilon_1/\mu_{11} < \epsilon_2/\mu_{21}$, $\epsilon_2/\mu_{22} < \epsilon_1/\mu_{12}$ の場合: $t \rightarrow \infty$ において, 2 種ともに生き残り共存する平衡点 P_3 に漸近的に収束する。

2 種が安定に共存できるのは, (d) の場合に限られることがわかる。今, 両種の増加率が等しく, $\epsilon_1 = \epsilon_2$ であるとすると, (d) の条件は

$$\mu_{11} > \mu_{12}, \quad \mu_{22} > \mu_{21}$$

で与えられる。これらは, 両方の種について, 種内競争の効果が種間競争から受ける効果より強いことを表している。

$N \geq 3$ の場合, 系は安定な平衡状態を複数個もつ多重平衡系となることが多い。リミットサイクルとよばれる周期解や不規則な変動を続けるカオス解が出現する場合もあり, 解の定性的な性質を解析的に調べることは困難を伴う。数値計算による研究によると, 一般に系は複数個の平衡点をもち, その多重度は種数 N とともに増加する。しかし, 各々の安定な平衡状態において生き残っている種の数, N の値によらず平均的にみてわずかに 2, 3 種にすぎなかったと報告されている [8]。

1.3 Lotka-Volterra 型被食者 - 捕食者系モデル

1.3.1 1 捕食者 - 1 被食者系

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大するが, それとともに捕食される被食者の数も増し, その個体数が減少してくる。その減少による影響が, 今度は捕食者にマイナスの効果になってはねかえる。

1920~30 年代に Lotka と Volterra によって競争系モデルとともに研究された最も基礎的な 1 捕食者個体群 $p(t)$ と 1 被食者個体群 $h(t)$ の個体群サイズ変動ダイナミクスを与えるモデルは次のものである:

$$\begin{cases} \frac{dh(t)}{dt} = \epsilon h(t) - \kappa p(t)h(t) \\ \frac{dp(t)}{dt} = -\delta p(t) + c\kappa h(t)p(t) \end{cases} \quad (2)$$

ここで, κ は被食者の被る被食率を表す。また, δ は捕食者の自然死亡率, c は捕食によって得られたエネルギーを捕食者の増殖率に変換する変換係数で

ある。与えられている被食者は捕食者にとって不可欠の餌であって、被食者がいないときには捕食者の正味の固体あたりの増殖率は負の値 $(-\delta)$ になって絶滅に向かう。

系 (2) には唯一の正の平衡点 $(h^*, p^*) = (\delta/c\kappa, \epsilon/\kappa)$ が常に存在する。また、次の式を容易に導くことができる：

$$ck\{h(t) - h^* \log h(t)\} + k\{p(t) - p^* \log p(t)\} = s \quad (3)$$

ただし、 s は初期値に依存して定まる定数である。与えられた初期値に対する式 (3) を $(h(t), p(t))$ 相平面に描くと、平衡点 $(\delta/c\kappa, \epsilon/\kappa)$ のまわりを一周する閉じた軌道が導かれる。つまり、解は周期的振動をする。また、別の初期値に対しては別の周期解が存在し、任意の解が時間周期的であることがわかる。もし、何らかの外的要因によってその軌道から外れるような個体数の変化が起きると、その変化に応じた別の軌道に移り、周期や振幅も変化する。すなわち、この周期運動は外からの攪乱に対して抵抗性がない。また、方程式系 (2) に任意に小さい摂動項が加わっても解の性質が変わってしまうという性質をもっている。このような方程式系あるいは力学系は「構造的に不安定 (structurally unstable)」であるという。

1.3.2 種内競争による安定化

Lotka-Volterra 型 1 被食者 - 1 捕食者系モデルに種内競争の効果を考慮にいった

$$\begin{cases} \frac{dh(t)}{dt} = \{\epsilon - \mu_h h(t)\}h(t) - \kappa p(t)h(t) \\ \frac{dp(t)}{dt} = \{-\delta - \mu_p p(t)\}p(t) + c\kappa h(t)p(t) \end{cases}$$

を考える。ここで、 μ_h, μ_p はそれぞれ被食者、捕食者の種内競争係数である。存在しうる平衡点は

$$P_0(0, 0), \quad P_1\left(\frac{\epsilon}{\mu_h}, 0\right), \quad P_2(h^*, p^*)$$

である。ただし、

$$h^* = \frac{\epsilon\mu_p + \delta\kappa}{\mu_h\mu_p + c\kappa^2}$$

$$p^* = \frac{\epsilon c\kappa - \delta\mu_h}{\mu_h\mu_p + c\kappa^2}$$

である。

解の特性について、平衡点 P_2 の存在性 (p^* の正值性) により次の 2 つの場合に分けて考えることができる：

(a) $\delta/c\kappa > \epsilon/\mu_h$: P_1 が安定平衡点であり, 被食者のみが生き残る。被食者の個体数が最大許容個体数に達しても捕食者の生存を維持することが出来ず捕食者は絶滅する。

(b) $\delta/c\kappa < \epsilon/\mu_h$: P_2 が安定平衡点であり, 被食者と捕食者は共存する。

(b) の場合についての証明の概略は以下の通りである。まず, 次の関数を考える:

$$H(h, p) = \frac{h^*}{\kappa} \left\{ \frac{h}{h^*} - 1 - \log \left(\frac{h}{h^*} \right) \right\} + \frac{p^*}{c\kappa} \left\{ \frac{p}{p^*} - 1 - \log \left(\frac{p}{p^*} \right) \right\}$$

ここで, 任意の正なる (h, p) に対して $H(h, p) \geq 0$ が満たされ, $H(h, p) = 0$ は平衡点 P_2 のみで成り立つ。さて,

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial h} \frac{dh}{dt} + \frac{\partial H}{\partial p} \frac{dp}{dt} \\ &= -\frac{\mu_h}{\kappa} (h - h^*)^2 - \frac{\mu_p}{c\kappa} (p - p^*)^2 \leq 0 \end{aligned}$$

となり, この場合も等号は P_2 でのみ成立する。よって, 個体群サイズ $(h(t), p(t))$ の時間変化は常に関数 H の値が減少する方向に起こり, 時間とともに H が最小値をとる P_2 に近づいていく。以上のことを用いて, (b) の場合, P_2 が大域的に漸近安定な平衡点であることが示される。これらの結果は, $\mu_p = 0$ なる場合も含んでいることに注意する。

1.3.3 1捕食者 - 2被食者系

Lotka-Volterra 型 1 捕食者 - 2 被食者系モデルは

$$\begin{cases} \frac{dh_1(t)}{dt} &= \{\epsilon_1 - \mu_1 h_1(t)\} h_1(t) - \kappa_1 p(t) h_1(t) \\ \frac{dh_2(t)}{dt} &= \{\epsilon_2 - \mu_2 h_2(t)\} h_2(t) - \kappa_2 p(t) h_2(t) \\ \frac{dp(t)}{dt} &= \{-\delta + c_1 \kappa_1 h_1(t) + c_2 \kappa_2 h_2(t)\} p(t) \end{cases}$$

で与えられる。各パラメータは正定数であり, κ_1, κ_2 は, それぞれ, 被食者 1 と 2 の被る被食率を表す。また, c_1, c_2 は, それぞれ, 被食者 1 と 2 を捕食することによって得られたエネルギーを捕食者の増殖率に変換する変換係数である。他のパラメータの意味は前節の Lotka-Volterra 型 1 捕食者 - 1 被食者系モデルと同様である。

2 種の被食者だけからなる系では一方が絶滅する場合に, 『捕食者の導入によって 3 種以上が実現する可能性』について, Fujii (1977) は, 共存平衡点が漸近安定となるための条件を導いた [3]。さらに, この条件が満たされず, 共

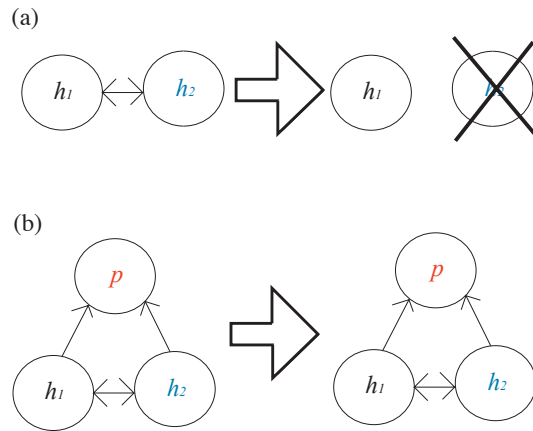


図 3: 捕食者が誘導する共存。(a) 捕食者が不在であれば種間競争により被食者 1 種が絶滅する；(b) 捕食者が存在することにより被食者 2 種は共存できる。

存平衡点が不安定になるときは，リミットサイクルが存在する場合があることも導いた。

競争関係により共存不可能な 2 種の被食者からなる系に捕食者が導入されることによって系が安定化され，（平衡状態や永続する振動状態で）3 種が共存する現象は，「捕食者が誘導する共存 (predator-induced coexistence)」(Vance 1978 [10]) や，「捕食者が媒介する共存 (predator-mediated coexistence)」(Caswell 1978 [2]) と呼ばれることがある（図 3）。

1 捕食者 - 2 被食者系では捕食者が介在することによって 2 種の競争種の共存が可能になることがあるが，安定な状態が複数存在し，3 種共存が実現するかどうかは初期状態に依存する場合もある。Hutson & Vickers (1983) は，次の二つの例を発見した [7]：

1. 3 種共存平衡状態が局所的に安定であるが，被食者のうちの 1 種と捕食者が減びて被食者 1 種だけが残る平衡状態も安定で，初期状態によって 3 種が平衡状態で共存するか 1 種だけが存続する。
2. 3 種共存の局所的に安定なりミットサイクルがあるが，被食者のうちの 1 種と捕食者が減びて被食者 1 種だけが残る平衡状態も安定で，初期状態によって 3 種が振動状態で共存するか 1 種のみが存続する。

1.4 巻き添え競争

従来の議論は，もっぱら，捕食者の存在が競争関係にある被食者の系での共存に有効に働くというものであった。しかし，Holt (1977) は，捕食者を共有する代替被食者がいるとき，被食者間に直接の競争がなくても，餌による制限を受けているジェネラリストの捕食者が代替被食者によって増加し，他

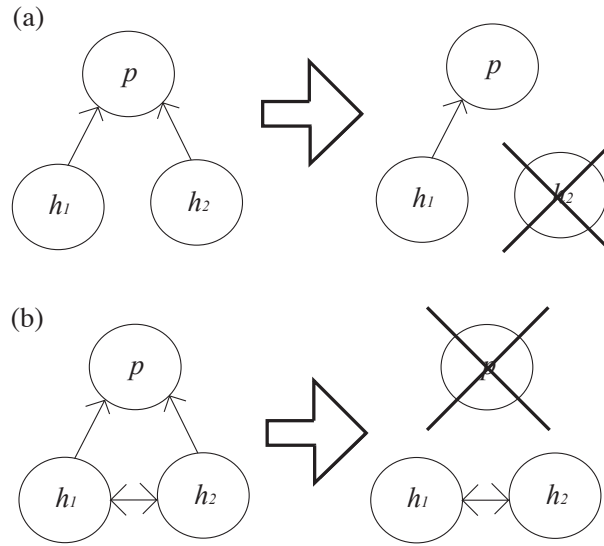


図 4: (a) 巻き添え競争によって 1 被食者が絶滅する場合 ; (b) 直接的な被食者間競争があることによって, 被食者が共存できる場合。

方の被食者の密度が減って絶滅に至ることがあることを示した [6]。捕食者が介在することによって起こる間接競争と考えることのできるこの種間関係は, 巻き添え競争や見かけの競争 (apparent competition) と呼ばれる。(図 4(a))

しかし, 巻き添え競争関係にある被食者間に直接的な競争が同時に存在するという見方も考えられる。本研究では, 直接的な競争と巻き添え競争の両方の関係をもつ被食者間の共存性に焦点をおく。巻き添え競争だけでは 1 被食者が絶滅する場合に, 直接的な競争があることによって, 被食者が共存できる条件について考察する。(図 4)

2 数理モデル

被食者間に競争関係がある場合の Lotka-Volterra 型 2 被食者 - 1 捕食者系モデルを考える :

$$\begin{cases} \frac{dh_1(t)}{dt} = \{\epsilon_1 - \mu_{11}h_1(t) - \mu_{12}h_2(t)\}h_1(t) - \kappa_1p(t)h_1(t) \\ \frac{dh_2(t)}{dt} = \{\epsilon_2 - \mu_{21}h_1(t) - \mu_{22}h_2(t)\}h_2(t) - \kappa_2p(t)h_2(t) \\ \frac{dp(t)}{dt} = \{-\delta + c_1\kappa_1h_1(t) + c_2\kappa_2h_2(t)\}p(t) \end{cases} \quad (4)$$

一般性は失われないので, 以後, $\kappa_2/\epsilon_2 > \kappa_1/\epsilon_1$ とする。例えば, $\epsilon_1 = \epsilon_2$ ならば, 被食者 2 の方が捕食による影響を受けやすいと解釈できる。

解析を簡明にするために、次の無次元化変数変換、パラメータ変換を使う：

$$H_1(t) = \frac{h_1(t)}{\epsilon_1/\mu_{11}}, \quad H_2(t) = \frac{h_2(t)}{\epsilon_1/\mu_{22}}, \quad P(t) = \frac{p(t)}{\epsilon_1/\kappa_1}, \quad \tau = \epsilon_1 t, \quad r = \frac{\epsilon_2}{\epsilon_1},$$

$$m_{12} = \frac{\mu_{12}}{\mu_{22}}, \quad m_{21} = \frac{\mu_{21}}{\mu_{11}}, \quad \tilde{\kappa} = \frac{\kappa_2}{\kappa_1}, \quad \tilde{\delta} = \frac{\delta}{\epsilon_1}, \quad \tilde{c}_1 = \frac{c_1 \kappa_1}{\mu_{11}}, \quad \tilde{c}_2 = \frac{c_2 \kappa_2}{\mu_{22}}$$

これにより、系 (4) は、次の系と同等である：

$$\begin{cases} \frac{dH_1(\tau)}{d\tau} = \{1 - H_1(\tau) - m_{12}H_2(\tau)\}H_1(\tau) - P(\tau)H_1(\tau) \\ \frac{dH_2(\tau)}{d\tau} = \{r - m_{21}H_1(\tau) - H_2(\tau)\}H_2(\tau) - \tilde{\kappa}P(\tau)H_2(\tau) \\ \frac{dP(\tau)}{d\tau} = \{-\tilde{\delta} + \tilde{c}_1H_1(\tau) + \tilde{c}_2H_2(\tau)\}P(\tau) \end{cases} \quad (5)$$

この無次元化により、 $\kappa_2/\epsilon_2 > \kappa_1/\epsilon_1$ なる条件は、 $\tilde{\kappa} > r$ と表される。

3 解析

本研究では、被食者間の競争によって3種が共存できる場合があるかという観点から、直接的な競争がない場合には、巻き添え競争によっていずれかの被食者が絶滅する場合に、どのような直接的競争が被食者2種の共存を可能にするかについて考察する。

3.1 被食者間に直接的な競争がない場合

$$\begin{cases} \frac{dH_1(\tau)}{d\tau} = \{1 - H_1(\tau)\}H_1(\tau) - P(\tau)H_1(\tau) \\ \frac{dH_2(\tau)}{d\tau} = \{r - H_2(\tau)\}H_2(\tau) - \tilde{\kappa}P(\tau)H_2(\tau) \\ \frac{dP(\tau)}{d\tau} = \{-\tilde{\delta} + \tilde{c}_1H_1(\tau) + \tilde{c}_2H_2(\tau)\}P(\tau) \end{cases} \quad (6)$$

3.1.1 1被食者のみ生き残る平衡点

1被食者のみ生き残る平衡点は、 $E_{h_2p}^0(H_1^*, 0, 0) = (1, 0, 0)$ と $E_{h_1p}^0(0, H_2^*, 0) = (0, r, 0)$ の2通りがある。いずれも常に存在するが、局所安定性解析により、いずれの平衡点も不安定であることが容易にわかる（付録 A）。

3.1.2 1被食者のみ絶滅する平衡点

1被食者のみ絶滅する平衡点は、次の2通りがある：

$$E_{h_1}^0(0, H_2^*, P^*) = \left(0, \frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_2}, \frac{1}{\tilde{\kappa}} \left(r - \frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_2} \right) \right)$$

$$E_{h_2}^0(H_1^*, 0, P^*) = \left(\frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_1}, 0, 1 - \frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_1} \right)$$

平衡点 $E_{h_1}^0$ は $r\tilde{c}_2/\tilde{\delta} > 1$ の場合に存在し、局所安定性解析より、存在すれば常に不安定である。一方、平衡点 $E_{h_2}^0$ は $\tilde{c}_1/\tilde{\delta} > 1$ の場合に存在し、局所安定性解析より、 $\tilde{c}_1/\tilde{\delta} > 1/(1-r/\tilde{\kappa})$ ならば局所安定であることがわかる。

もとのパラメータ表示でみると、平衡点 $E_{h_1}^0$ は $c_2\kappa_2/\delta > \mu_{22}/\epsilon_2$ の場合に存在し、存在すれば常に不安定である。一方、平衡点 $E_{h_2}^0$ は $c_1\kappa_1/\delta > \mu_{11}/\epsilon_1$ の場合に存在し、

$$\frac{c_1\kappa_1}{\delta} > \frac{\kappa_2/\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1}$$

ならば局所安定である。

3.1.3 捕食者のみ絶滅する平衡点

捕食者のみ絶滅する平衡点は $E_p^0(H_1^*, H_2^*, 0) = (1, r, 0)$ である。平衡点 E_p^0 は常に存在し、局所安定性解析より、 $\tilde{c}_1/\tilde{\delta} + r\tilde{c}_2/\tilde{\delta} < 1$ ならば局所安定であることがわかる。すなわち、

$$\frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} \cdot \frac{c_1\kappa_1}{\delta} + \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{c_2\kappa_2}{\delta} < \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2}$$

ならば局所安定である。

3.1.4 3種が共存する平衡点

3種が共存する平衡点は、

$$E_0^0(H_1^*, H_2^*, P^*) = \left(1 - P^*, r - \tilde{\kappa}P^*, \frac{\tilde{c}_1 + r\tilde{c}_2 - \tilde{\delta}}{\tilde{c}_1 + \tilde{\kappa}\tilde{c}_2} \right)$$

である。存在するための条件として、 $P^* > 0$ より、

$$\frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} + \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} > 1$$

が得られる。また、 $H_2^* > 0$ のための必要十分条件 $P^* < r/\tilde{\kappa}$ より

$$\frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} < \frac{1}{1 - r/\tilde{\kappa}}$$

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0
I _N	U	U	N	N	U	S
I _U	U	U	U	N	U	S
II	U	U	N	N	S	N
III _N	U	U	N	U	U	S
III _U	U	U	U	U	U	S
IV _N	U	U	N	S	U	N
IV _U	U	U	U	S	U	N

表 1: 被食者間に直接的な競争がない場合の平衡点の局所安定性の分類。図 5 を参照。N は平衡点が存在していないことを表し、U は平衡点が存在するが不安定であること、S は平衡点が存在し、局所安定であることを表す。

が得られる。 $P^* < r/\tilde{\kappa}$ が満たされれば、数理モデリングの仮定 $r < \tilde{\kappa}$ より、 $H_1^* > 0$ も満たされる。以上より、平衡点 E_0^0 は、

$$1 - \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} < \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} < \frac{1}{1 - r/\tilde{\kappa}}$$

の場合に存在する。

平衡点 E_0^0 の固有値 λ を与える特性方程式は次のように得られる：

$$\lambda^3 + (H_1^* + H_2^*)\lambda^2 + (H_1^*H_2^* + \tilde{c}_1H_1^*P^* + \tilde{\kappa}\tilde{c}_2H_2^*P^*)\lambda + (\tilde{c}_1 + \tilde{\kappa}\tilde{c}_2)H_1^*H_2^*P^* = 0$$

Routh-Hurwitz の判定条件（付録 B 参照）を用いれば、全ての固有値の実部が負であることが示されるので、平衡点 E_0^0 は存在すれば常に局所安定であることが判明した。

以上より、平衡点 E_0^0 は、

$$\frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} - \frac{\mu_{11}/\epsilon_1}{\mu_{22}/\epsilon_2} \cdot \frac{c_2\kappa_2}{\delta} < \frac{c_1\kappa_1}{\delta} < \frac{\kappa_2/\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1}$$

の場合に存在し、存在すれば常に局所安定であることがわかる。

3.1.5 平衡点局所安定性の解析結果

以上の局所安定性解析の結果を $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性で分類したものを図 5(a) に示す。捕食者は捕食によって得られる増殖率が十分に死亡率を超えないと絶滅してしまう。また、被食者 1 に対する捕食効率がある閾値以上に高いと（巻き添え競争により）被食者 2 が絶滅する。 $\kappa_2/\epsilon_2 > \kappa_1/\epsilon_1$ の条件下では、捕食者が絶滅する場合を除いて、被食者 2 が生き残り、被食者 1 が絶滅することはない。

さらに、 $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性で分類したものを図 5(b) に示す。被食者間に直接的な競争がない場合、被食者 1、2 の種内競争係数がともに高いと

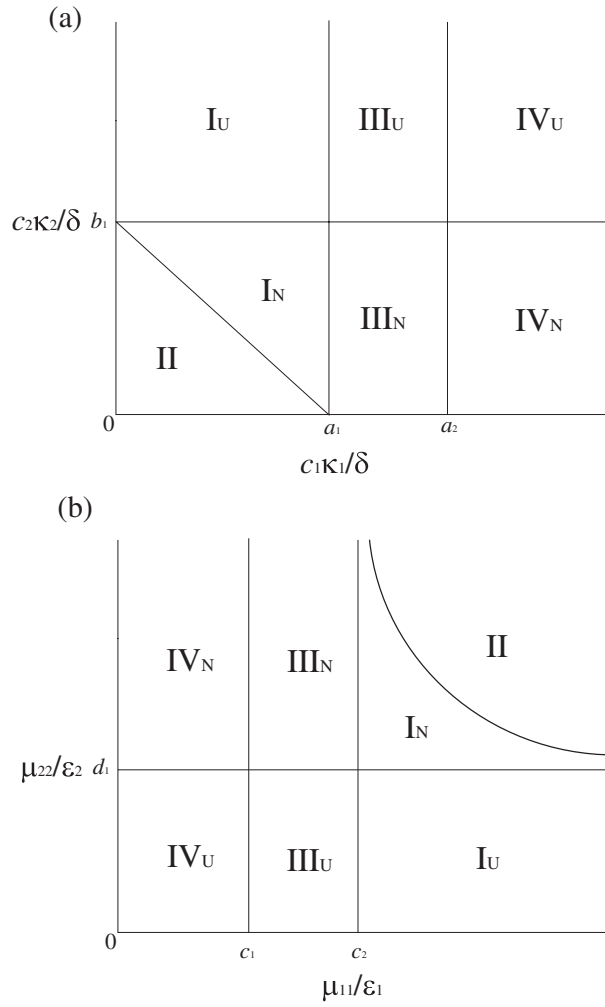


図 5: 被食者間に直接的な競争がない場合の平衡点の局所安定性に関する (a) $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性; (b) $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性。各領域の意味については表 1 を参照。 $a_1 = \mu_{11}/\epsilon_1$, $a_2 = (\kappa_2\mu_{11}/\epsilon_1\epsilon_2)/(\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1)$, $b_1 = \mu_{22}/\epsilon_2$, $c_1 = (1 - \epsilon_2\kappa_1/\epsilon_1\kappa_2)c_1\kappa_1/\delta$, $c_2 = c_1\kappa_1/\delta$, $d_1 = c_2\kappa_2/\delta$.

捕食者は絶滅してしまう。また、被食者 1 の種内競争係数がある閾値以下のとき被食者 2 が絶滅する。

3.2 被食者間に直接的な競争関係がある場合

3.2.1 1 被食者のみ生き残る平衡点

1 被食者のみ生き残る平衡点は次の 2 通りがある： $E_{h_2p}^+(H_1^*, 0, 0) = (1, 0, 0)$, $E_{h_1p}^+(0, H_2^*, 0) = (0, r, 0)$ 。いずれの平衡点も常に存在する。平衡点 $E_{h_2p}^+$ は、 $m_{21}/r > 1$ かつ $\tilde{c}_1/\tilde{\delta} < 1$ ならば局所安定である。平衡点 $E_{h_1p}^+$ は、 $rm_{12} > 1$ かつ $r\tilde{c}_2/\tilde{\delta} < 1$ ならば局所安定である。

すなわち、平衡点 $E_{h_2p}^+$ は、 $\mu_{21}/\epsilon_2 > \mu_{11}/\epsilon_1$ かつ $c_1\kappa_1/\delta < \mu_{11}/\epsilon_1$ ならば局所安定であり、平衡点 $E_{h_1p}^+$ は、 $\mu_{12}/\epsilon_1 > \mu_{22}/\epsilon_2$ かつ $c_2\kappa_2/\delta < \mu_{22}/\epsilon_2$ ならば局所安定である。

3.2.2 1 被食者のみ絶滅する平衡点

1 被食者のみ絶滅する平衡点は、次の 2 通りがある：

$$E_{h_1}^+(0, H_2^*, P^*) = \left(0, \frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_2}, \frac{1}{\tilde{\kappa}} \left(r - \frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_2} \right) \right)$$

$$E_{h_2}^+(H_1^*, 0, P^*) = \left(\frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_1}, 0, 1 - \frac{\tilde{\delta}}{\tilde{c}_1} \right)$$

平衡点 $E_{h_1}^+$ は、 $r\tilde{c}_2/\tilde{\delta} > 1$ の場合に存在し、

$$\frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} < \frac{rm_{12} - r/\tilde{\kappa}}{1 - r/\tilde{\kappa}}$$

ならば局所安定である。平衡点 $E_{h_2}^+$ は、 $\tilde{c}_1/\tilde{\delta} > 1$ の場合に存在し、

$$\frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} > \frac{1 - m_{21}/\tilde{\kappa}}{1 - r/\tilde{\kappa}}$$

ならば局所安定である。

以上より、平衡点 $E_{h_1}^+$ は、 $c_2\kappa_2/\delta > \mu_{22}/\epsilon_2$ の場合に存在し、

$$\frac{c_2\kappa_2}{\delta} < \frac{\kappa_2\mu_{12}/\epsilon_1\epsilon_2 - \kappa_1\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1}$$

ならば局所安定である。平衡点 $E_{h_2}^+$ は、 $c_1\kappa_1/\delta > \mu_{11}/\epsilon_1$ の場合に存在し、

$$\frac{c_1\kappa_1}{\delta} > \frac{\kappa_2\mu_{11}/\epsilon_1\epsilon_2 - \kappa_1\mu_{21}/\epsilon_1\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1}$$

ならば局所安定である。

3.2.3 捕食者のみ絶滅する平衡点

捕食者のみ絶滅する平衡点 E_p^+ は,

$$E_p^+(H_1^*, H_2^*, 0) = \left(\frac{1 - rm_{12}}{1 - m_{12}m_{21}}, \frac{r(1 - m_{21}/r)}{1 - m_{12}m_{21}}, 0 \right)$$

である。平衡点 E_p^+ は,

$$\begin{cases} (1 - m_{12}m_{21})(1 - rm_{12}) < 0 \\ (1 - m_{12}m_{21}) \left(1 - \frac{m_{21}}{r}\right) < 0 \end{cases}$$

ならば存在し,

$$\begin{cases} m_{12}m_{21} < 1 \\ (1 - rm_{12})\frac{\tilde{c}_1}{\delta} + \left(1 - \frac{m_{21}}{r}\right)\frac{r\tilde{c}_2}{\delta} < 1 - m_{12}m_{21} \end{cases}$$

ならば局所安定である。

すなわち, 平衡点 E_p^+ は,

$$\begin{cases} (\mu_{11}\mu_{22} - \mu_{12}\mu_{21}) \left(\frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} - \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2}\right) < 0 \\ (\mu_{11}\mu_{22} - \mu_{12}\mu_{21}) \left(\frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1}\right) < 0 \end{cases}$$

の場合に存在し,

$$\begin{cases} \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} < \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} \\ \left(\frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1}\right)\frac{c_1\kappa_1}{\delta} + \left(\frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} - \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2}\right)\frac{c_2\kappa_2}{\delta} < \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} \end{cases}$$

ならば局所安定である。

3.2.4 3種が共存する平衡点

3種が共存する平衡点 $E_0^+(H_1^*, H_2^*, P^*)$ は, 次のように得られる:

$$H_1^* = \frac{-(1 - r/\tilde{\kappa})r\tilde{c}_2/\tilde{\delta} + rm_{12} - r/\tilde{\kappa}}{(rm_{12} - r/\tilde{\kappa})\tilde{c}_1/\tilde{\delta} + (m_{21}/\tilde{\kappa} - 1)r\tilde{c}_2/\tilde{\delta}}$$

$$H_2^* = \frac{r\{(1 - r/\tilde{\kappa})\tilde{c}_1/\tilde{\delta} + m_{21}/\tilde{\kappa} - 1\}}{(rm_{12} - r/\tilde{\kappa})\tilde{c}_1/\tilde{\delta} + (m_{21}/\tilde{\kappa} - 1)r\tilde{c}_2/\tilde{\delta}}$$

$$P^* = \frac{1 - m_{12}m_{21} - (1 - rm_{12})\tilde{c}_1/\tilde{\delta} - (1 - m_{21}/r)r\tilde{c}_2/\tilde{\delta}}{(rm_{12} - r/\tilde{\kappa})\tilde{c}_1/\tilde{\delta} + (m_{21}/\tilde{\kappa} - 1)r\tilde{c}_2/\tilde{\delta}}$$

この平衡点 E_0^+ は

$$\left\{ \begin{array}{l} \left(rm_{12} - \frac{r}{\tilde{\kappa}} \right) \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} + \left(\frac{m_{21}}{\tilde{\kappa}} - 1 \right) \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} > 0 \\ \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} < \frac{rm_{12} - r/\tilde{\kappa}}{1 - r/\tilde{\kappa}} \\ \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} > \frac{1 - m_{21}/\tilde{\kappa}}{1 - r/\tilde{\kappa}} \\ (1 - rm_{12}) \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} + \left(1 - \frac{m_{21}}{r} \right) \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} < 1 - m_{12}m_{21} \end{array} \right.$$

または,

$$\left\{ \begin{array}{l} \left(rm_{12} - \frac{r}{\tilde{\kappa}} \right) \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} + \left(\frac{m_{21}}{\tilde{\kappa}} - 1 \right) \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} < 0 \\ \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} > \frac{rm_{12} - r/\tilde{\kappa}}{1 - r/\tilde{\kappa}} \\ \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} < \frac{1 - m_{21}/\tilde{\kappa}}{1 - r/\tilde{\kappa}} \\ (1 - rm_{12}) \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} + \left(1 - \frac{m_{21}}{r} \right) \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} > 1 - m_{12}m_{21} \end{array} \right.$$

の場合に存在する。

平衡点 E_0^+ の固有値 λ を与える特性方程式は次のように得られる:

$$\lambda^3 + (H_1^* + H_2^*)\lambda^2 + \left\{ (1 - m_{12}m_{21})H_1^*H_2^* + \tilde{c}_1H_1^*P^* + \tilde{\kappa}\tilde{c}_2H_2^*P^* \right\} \lambda + \frac{\tilde{\kappa}}{r} \left\{ \left(\frac{r}{\tilde{\kappa}} - rm_{12} \right) \tilde{c}_1 + \left(1 - \frac{m_{21}}{\tilde{\kappa}} \right) r\tilde{c}_2 \right\} H_1^*H_2^*P^* = 0$$

Routh-Hurwitz の判定条件を用いて,

$$\left\{ \begin{array}{l} m_{12}m_{21} < 1 \\ \left(rm_{12} - \frac{r}{\tilde{\kappa}} \right) \frac{\tilde{c}_1}{\tilde{\delta}} + \left(\frac{m_{21}}{\tilde{\kappa}} - 1 \right) \frac{r\tilde{c}_2}{\tilde{\delta}} < 0 \end{array} \right.$$

の場合に平衡点 E_0^+ が局所安定であることが導かれる。

以上より, 平衡点 E_0^+ は,

$$\left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \cdot \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} - \frac{\kappa_1}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} \right) \frac{c_1\kappa_1}{\delta} + \left(\frac{\kappa_1}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} - \frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \cdot \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \right) \frac{c_2\kappa_2}{\delta} > 0 \\ \frac{c_2\kappa_2}{\delta} < \frac{\kappa_2\mu_{12}/\epsilon_1\epsilon_2 - \kappa_1\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1} \\ \frac{c_1\kappa_1}{\delta} > \frac{\kappa_2\mu_{11}/\epsilon_1\epsilon_2 - \kappa_1\mu_{21}/\epsilon_1\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1} \\ \left(\frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \right) \frac{c_1\kappa_1}{\delta} + \left(\frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} - \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} \right) \frac{c_2\kappa_2}{\delta} < \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} \end{array} \right.$$

	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I _N	U	U	N	N	U	S
I _U	U	U	U	N	U	S
II _N	U	U	N	U	U	S
II _U	U	U	U	U	U	S
III _N	U	U	N	S	U	N
III _U	U	U	U	S	U	N
IV _N	U	U	N	N	S	N
IV _U	U	U	U	N	S	N
V	U	U	N	U	S	N
VI	U	U	N	S	S	U

表 2: 被食者 2 種が共存する場合の平衡点の局所安定性の分類。図 6 を参照。

または,

$$\left\{ \begin{array}{l} \left(\frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \cdot \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} - \frac{\kappa_1}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} \right) \frac{c_1 \kappa_1}{\delta} + \left(\frac{\kappa_1}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} - \frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \cdot \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \right) \frac{c_2 \kappa_2}{\delta} < 0 \\ \frac{c_2 \kappa_2}{\delta} > \frac{\kappa_2 \mu_{12} / \epsilon_1 \epsilon_2 - \kappa_1 \mu_{22} / \epsilon_1 \epsilon_2}{\kappa_2 / \epsilon_2 - \kappa_1 / \epsilon_1} \\ \frac{c_1 \kappa_1}{\delta} < \frac{\kappa_2 \mu_{11} / \epsilon_1 \epsilon_2 - \kappa_1 \mu_{21} / \epsilon_1 \epsilon_2}{\kappa_2 / \epsilon_2 - \kappa_1 / \epsilon_1} \\ \left(\frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \right) \frac{c_1 \kappa_1}{\delta} + \left(\frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} - \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} \right) \frac{c_2 \kappa_2}{\delta} > \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} \end{array} \right.$$

の場合に存在し,

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} < \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} \\ \left(\frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \cdot \frac{\mu_{12}}{\epsilon_1} - \frac{\kappa_1}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} \right) \frac{c_1 \kappa_1}{\delta} + \left(\frac{\kappa_1}{\epsilon_1} \cdot \frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} - \frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \cdot \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \right) \frac{c_2 \kappa_2}{\delta} < 0 \end{array} \right.$$

ならば局所安定である。

3.2.5 平衡点の局所安定性の解析結果

被食者 2 種が共存する場合 被食者 1 に対する捕食効率がある閾値以上に高いと被食者 2 が絶滅する (図 6 参照)。その閾値は、被食者間に競争がない場合のそれよりも小さい。また、被食者 1 に対する捕食効率がある閾値よりも小さいとき、2 被食者は共存できる。さらに、被食者 2 に対する捕食効率がある閾値以上に高いと 3 種が共存できる。

被食者 1 が被食者 2 を絶滅させる場合 被食者 1 が被食者 2 を競争によって絶滅させる場合の平衡点の局所安定性は、図 7 で表されるように分類できる。

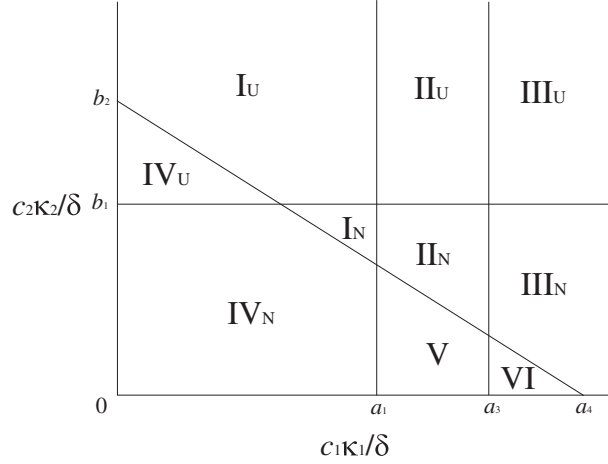


図 6: 被食者 2 種が共存する場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 2 を参照。 $c_1\kappa_1/\delta$ と $c_2\kappa_2/\delta$ が領域 I, II, IV, V, VI の値をとる場合に、被食者 2 種が共存できる。特に領域 I, II の値をとる場合には 3 種が共存する。 $a_3 = (\kappa_2\mu_{11}/\epsilon_1\epsilon_2 - \kappa_1\mu_{21}/\epsilon_1\epsilon_2)/(\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1)$, $a_4 = (\mu_{11}\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2 - \mu_{12}\mu_{21}/\epsilon_1\epsilon_2)/(\mu_{22}/\epsilon_2 - \mu_{12}/\epsilon_1)$, $b_2 = (\mu_{11}\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2 - \mu_{12}\mu_{21}/\epsilon_1\epsilon_2)/(\mu_{11}/\epsilon_1 - \mu_{21}/\epsilon_2)$.

	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I_N	S	U	N	N	N	N
I_U	S	U	U	N	N	N
II_N	U	U	N	S	N	N
II_U	U	U	U	S	N	N

表 3: 被食者 1 が被食者 2 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性の分類。図 7 参照。 E_p^+, E_0^+ とともに存在しないので、2 被食者が共存することはない。

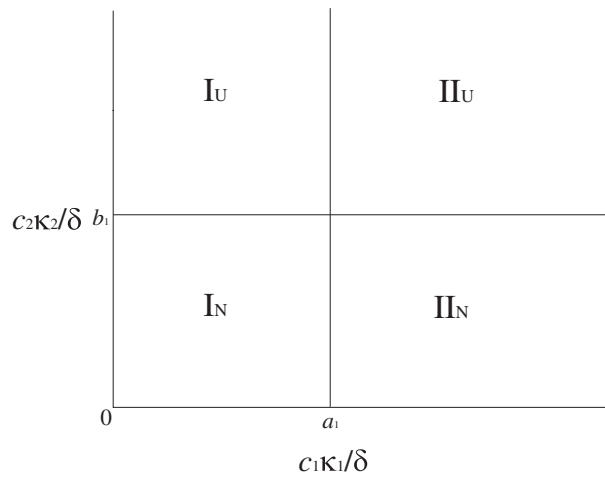


図 7: 被食者 1 が被食者 2 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 3 を参照。 $c_1\kappa_1/\delta$ と $c_2\kappa_2/\delta$ が領域 I の値をとる場合に、被食者 1 のみが生き残る。領域 II の値をとる場合に、被食者 1 と捕食者が生き残る。

捕食者を導入しても必ず被食者 2 は絶滅する。被食者 1 に対する捕食効率がある閾値以上に高いと捕食者も生き残る。

被食者 2 が被食者 1 を絶滅させる場合 被食者 2 が被食者 1 を競争によって絶滅させる場合の平衡点の局所安定性は、図 8 で表されるように分類できる。捕食者が絶滅し、2 被食者が共存する場合はない。被食者 1 に対する捕食効率がある閾値以上に高く、被食者 2 に対する捕食効率がある閾値より低いと 3 種が共存できる。

初期値に依存して、被食者 1, 2 のいずれかのみが絶滅する場合 初期値に依存して、種間競争により、被食者 1, 2 のいずれかが絶滅し、いずれかが生き残る場合の平衡点の局所安定性は、図 9 で表されるように分類できる。捕食者が絶滅し、2 被食者が共存する場合はない。被食者 1 に対する捕食効率がある閾値以上に高く、被食者 2 に対する捕食効率がある閾値より低いと 3 種が共存できる。

被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が共に相対的に小さい場合 平衡点の局所安定性は、図 10 で表されるように分類できる。被食者 1 の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき、被食者 2 が絶滅し、被食者 2 の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき、被食者 1 が絶滅する。被食者 1, 2 の種内競争係数がともにある閾値以上に高いと 2 被食者は共存できる。3 種が共存する場合はない。被食者間の種間競争係数がそれぞれある閾値よりも小さ

	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I_N	U	S	N	N	N	N
I_U	U	S	N	U	N	N
II_N	U	U	S	N	N	N
II_U	U	U	S	U	N	N
III	U	U	U	S	N	N
IV	U	S	N	S	N	U
V	U	U	S	S	N	U
VI_N	U	U	U	N	N	S
VI_U	U	U	U	U	N	S

表 4: 被食者 2 が被食者 1 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性の分類。図 8 を参照。

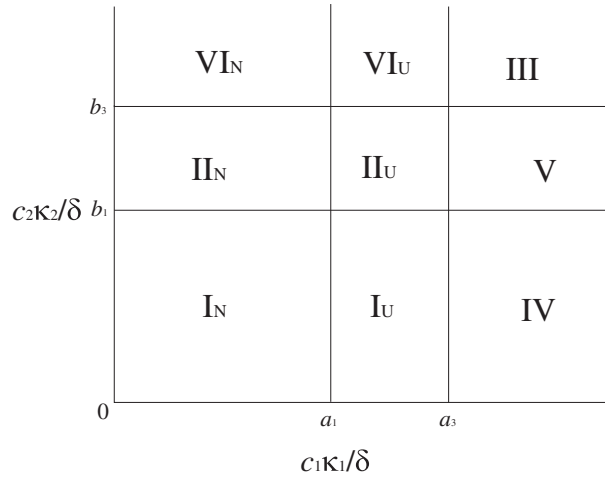


図 8: 被食者 2 が被食者 1 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 4 を参照。 $c_1\kappa_1/\delta$ と $c_2\kappa_2/\delta$ が領域 VI の値をとる場合に、被食者 2 種が共存でき、さらに、このとき、3 種が共存できる。 $b_3 = (\kappa_2\mu_{12}/\epsilon_1\epsilon_2 - \kappa_1\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2)/(\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1)$.

	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	S	S	N	N	U	N
II _U	S	U	U	N	U	N
II _S	S	U	S	N	U	N
III	U	S	N	S	U	N
IV _U	U	U	U	S	U	N
IV _S	U	U	S	S	U	N
V	S	U	S	N	U	U
VI	U	S	N	S	U	U
VII	U	U	S	S	U	U
VIII	S	U	U	N	U	S

表 5: 初期値に依存して、被食者 1, 2 のいずれかのみが絶滅する場合の平衡点の局所安定性の分類。図 9 を参照。

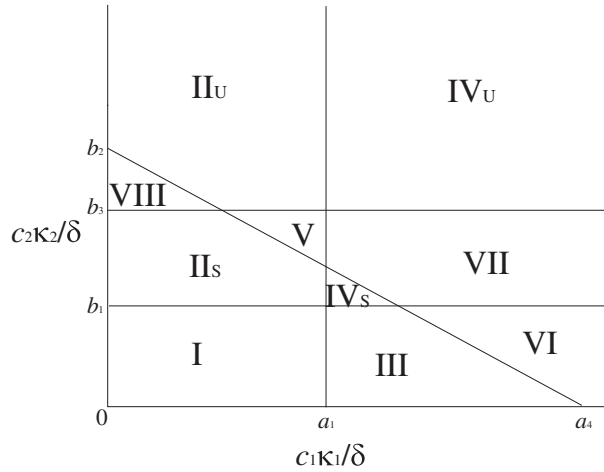


図 9: 初期値に依存して、被食者 1, 2 のいずれかのみが絶滅する場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 5 を参照。 $c_1\kappa_1/\delta$ と $c_2\kappa_2/\delta$ が領域 VIII の値をとる場合に、被食者 2 種が共存できる。さらにこのとき 3 種が共存できる。

	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I _{NN}	U	U	N	S	N	N
I _{UN}	U	U	U	S	N	N
II _N	U	U	S	N	N	N
II _U	U	U	S	U	N	N
III _N	U	S	N	N	N	N
III _U	U	S	N	U	N	N
IV _{NN}	U	S	N	S	N	N
V _{NNN}	S	U	N	N	N	N
V _{UNN}	S	U	U	N	N	N
VI _N	U	U	U	N	N	U
VI _U	U	U	U	U	N	U
VII _{NU}	U	U	S	S	N	U
IV _{NU}	U	S	N	S	N	U
VIII _{UNN}	U	U	U	N	N	S
VIII _{UUN}	U	U	U	U	N	S
I _{NU}	U	U	N	S	U	N
I _{UU}	U	U	U	S	U	N
VII _{UN}	U	U	S	S	U	N
IV _{UN}	U	S	N	S	U	N
V _{UUN}	S	U	U	N	U	N
IX _N	S	U	S	N	U	N
X	S	S	N	N	U	N
VII _{UU}	U	U	S	S	U	U
IV _{UU}	U	S	N	S	U	U
V _{UUU}	S	U	U	N	U	U
IX _U	S	U	S	N	U	U
VIII _{NNU}	U	U	N	N	U	S
VIII _{NUU}	U	U	N	U	U	S
VIII _{UNU}	U	U	U	N	U	S
VIII _{UUU}	U	U	U	U	U	S
XI _{NN}	U	U	N	N	S	N
XI _{NU}	U	U	N	U	S	N
XI _{UN}	U	U	U	N	S	N
XII	U	U	N	S	S	U

表 6: 被食者間に直接的な競争がある場合の平衡点の局所安定性の分類。図 10, 11, 12, 13 を参照。

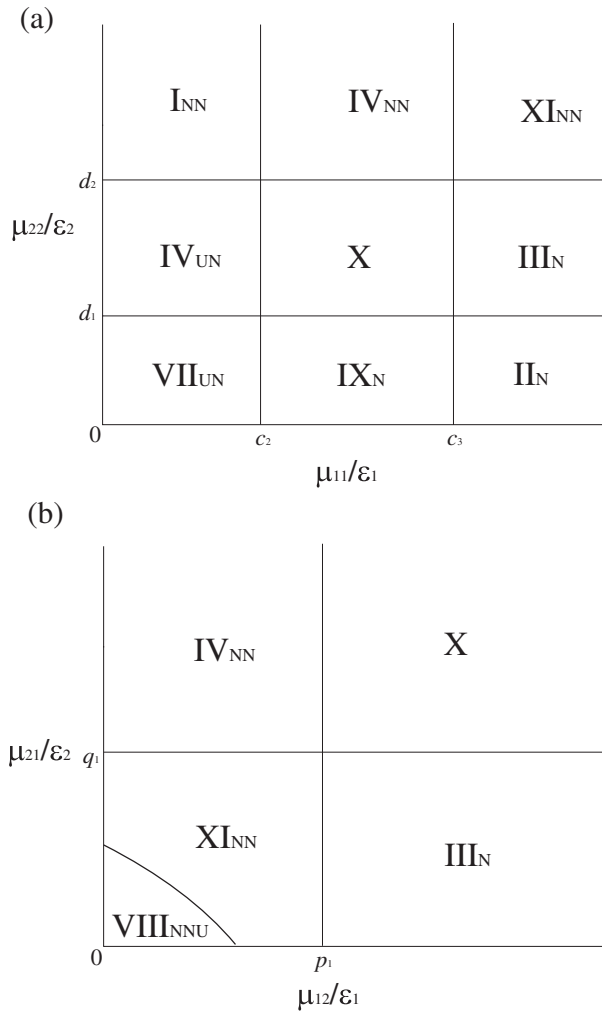


図 10: 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が共に相対的に小さい場合の平衡点の局所安定性に関する (a) $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性; (b) $(\mu_{12}/\epsilon_1, \mu_{21}/\epsilon_2)$ 依存性. 各領域の意味については表 6 を参照. μ_{11}/ϵ_1 と μ_{22}/ϵ_2 , または μ_{12}/ϵ_1 と μ_{21}/ϵ_2 が領域 X の値をとる場合に被食者 2 種が共存でき, 領域 IX の値をとる場合に 3 種が共存できる. $c_3 = \mu_{21}/\epsilon_2$, $d_2 = \mu_{12}/\epsilon_1$, $p_1 = \mu_{22}/\epsilon_2$, $q_1 = \mu_{11}/\epsilon_1$.

いとき，2被食者は共存できる。種間競争係数がともに相当に低い値をとるとき，3種が共存できる。

被食者1による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さく，被食者2による寄与が相対的に大きい場合 平衡点の局所安定性は，図11で表されるように分類できる。被食者1の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき，被食者2が絶滅し，被食者2の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき，被食者1が絶滅する。

被食者1による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きく，被食者2による寄与が相対的に小さい場合 平衡点の局所安定性は，図12で表されるように分類できる。被食者2の種間競争係数がある閾値よりも小さく，被食者1の種間競争の強さが中庸の値をとるとき，2被食者が共存できる。さらに被食者間の種間競争の強さがそれぞれある閾値より小さいとき，3種が共存できる。被食者1の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき，被食者2が絶滅し，被食者2の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき，被食者1が絶滅する。

被食者1，2による捕食者の繁殖への寄与が共に相対的に大きい場合 局所安定性は，図13で表されるように分類できる。被食者1の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき，被食者2が絶滅し，被食者2の種内競争係数がある閾値よりも小さいとき，被食者1が絶滅する。被食者1，2の種内競争係数がともに高いと捕食者は絶滅してしまう。被食者間の種間競争の強さがそれぞれある閾値より小さいとき，3種が共存できる。

3.3 被食者間の直接的な競争の効果

第3.1.5節と第3.2.5節の解析結果より，被食者間に直接的な競争がない場合に捕食者を含む3種が共存できなければ，被食者間に直接的な競争がある場合にも3種が共存できる場合はない。

本節では，被食者間に直接的な競争がない場合に被食者2が絶滅し，被食者間に直接的な競争がある場合に捕食者が絶滅して被食者が共存する場合を考える。本論文では，この場合の被食者間の共存を直接的競争による巻き添え競争緩和による共存と呼ぶことにする。

3.3.1 被食者2種が共存する場合

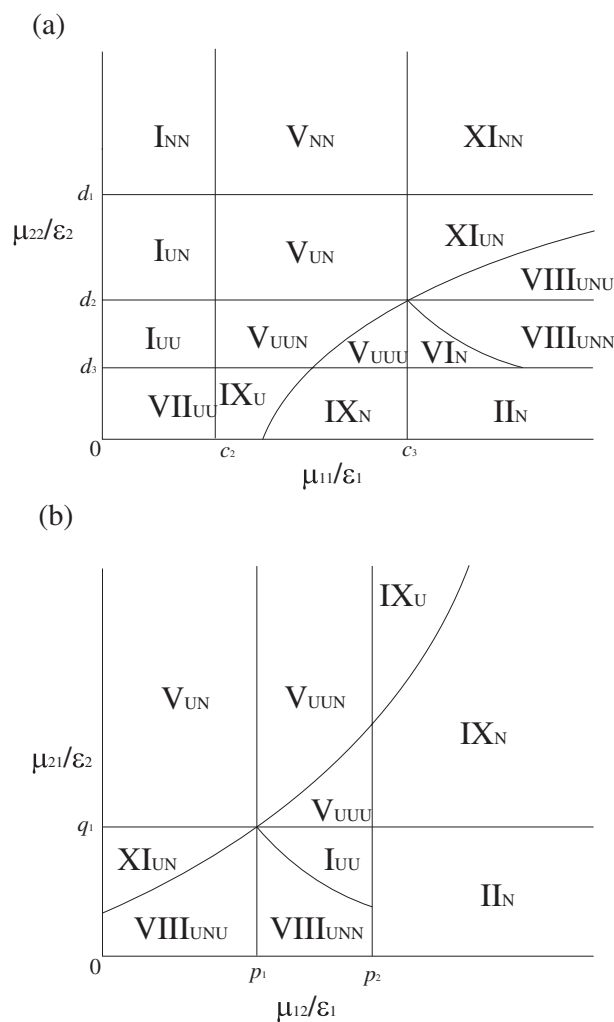


図 11: 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さく, 被食者 2 による寄与が相対的に大きい場合の平衡点の局所安定性に関する (a) $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性; (b) $(\mu_{12}/\epsilon_1, \mu_{21}/\epsilon_2)$ 依存性. 各領域の意味については表 6 を参照. μ_{11}/ϵ_1 と μ_{22}/ϵ_2 , または $(\mu_{12}/\epsilon_1, \mu_{21}/\epsilon_2)$ が領域 XI の値をとる場合に被食者 2 種が共存でき, 領域 V, X の値をとる場合に 3 種が共存できる. $d_3 = \kappa_2 \mu_{12} / \kappa_1 \epsilon_2 - (\kappa_2 \epsilon_1 / \kappa_1 \epsilon_2 - 1) c_2 \kappa_2 / \delta$, $q_2 = \kappa_2 \mu_{11} / \kappa_1 \epsilon_1 + (\kappa_2 \epsilon_1 / \kappa_1 \epsilon_2 - 1) c_1 \kappa_1 / \delta$.

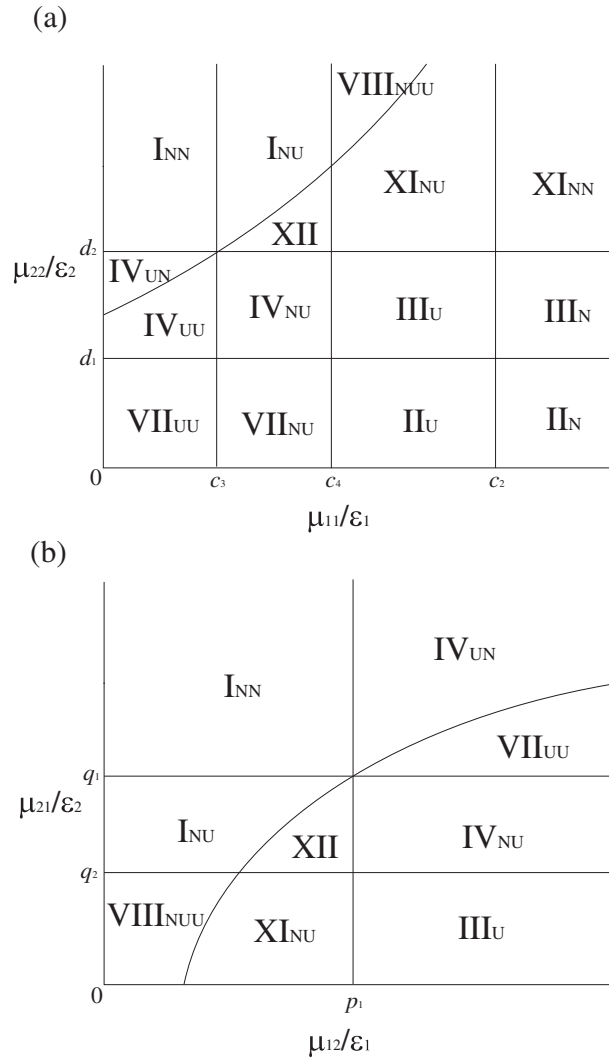


図 12: 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きく, 被食者 2 による寄与が相対的に小さい場合の平衡点の局所安定性に関する (a) $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性; (b) $(\mu_{12}/\epsilon_1, \mu_{21}/\epsilon_2)$ 依存性。各領域の意味については表 6 を参照。 μ_{11}/ϵ_1 と μ_{22}/ϵ_2 , または μ_{12}/ϵ_1 と μ_{21}/ϵ_2 が領域 VIII, IX の値をとる場合に被食者 2 種が共存でき, 領域 VII の値をとる場合に 3 種が共存できる。 $c_4 = \kappa_1 \mu_{21} / \kappa_2 \epsilon_1 + (1 - \kappa_1 \epsilon_2 / \kappa_2 \epsilon_1) c_1 \kappa_1 / \delta$.

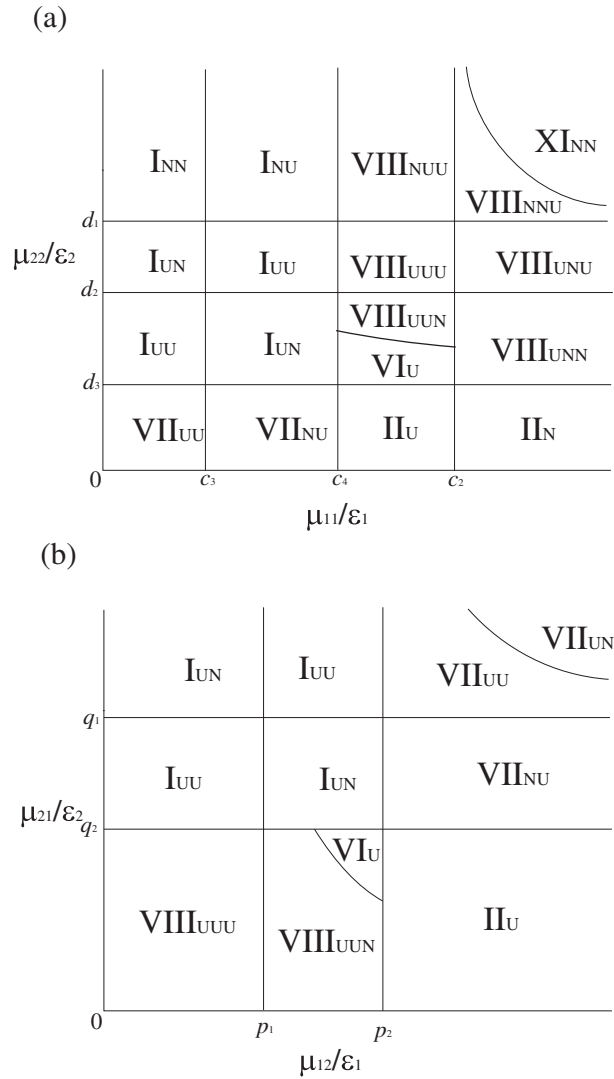


図 13: 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が共に相対的に大きい場合の平衡点の局所安定性に関する (a) $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性; (b) $(\mu_{12}/\epsilon_1, \mu_{21}/\epsilon_2)$ 依存性。各領域の意味については表 6 を参照。 μ_{11}/ϵ_1 と μ_{22}/ϵ_2 , または μ_{12}/ϵ_1 と μ_{21}/ϵ_2 が領域 IX の値をとる場合に被食者 2 種が共存でき、領域 V, VIII, IX の値をとる場合に 3 種が共存できる。

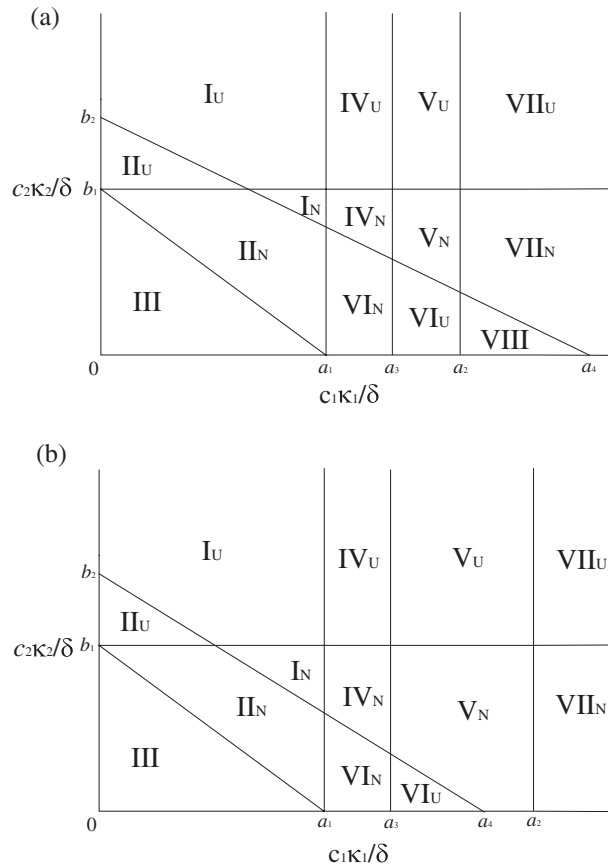


図 14: 被食者 2 種が共存する場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。(a) 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こりうる場合 ; (b) 起こりえない場合。各領域の意味については表 7 を参照。 $c_1\kappa_1/\delta$ と $c_2\kappa_2/\delta$ が領域 VIII の値をとる場合に、直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こる。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I _N	U	U	N	N	U	S	U	U	N	N	U	S
I _U	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	U	S
II _N	U	U	N	N	U	S	U	U	N	N	S	N
II _U	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	S	N
III	U	U	N	N	S	N	U	U	N	N	S	N
IV _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	U	U	S
IV _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	U	U	S
V _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	U	N
V _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	U	N
VI _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	U	S	N
VI _U	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	S	U
VII _N	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	U	N
VII _U	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	U	N
VIII	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	S	U

表 7: 被食者 2 種が共存する場合の平衡点の局所安定性の分類。図 14 を参照。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I _N	U	U	N	N	U	S	S	U	N	N	N	N
I _U	U	U	U	N	U	S	S	U	U	N	N	N
II	U	U	N	N	S	N	S	U	N	N	N	N
III _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	N	N
III _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	N	N
IV _N	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	N	N
IV _U	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	N	N

表 8: 被食者 1 が被食者 2 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性の分類。図 15 を参照。

直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こりうる場合 この場合の必要条件は、

$$\frac{\mu_{11}\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2 - \mu_{12}\mu_{21}/\epsilon_1\epsilon_2}{\mu_{11}\mu_{22}/\epsilon_1\epsilon_2 - \mu_{11}\mu_{12}/\epsilon_1^2} > \frac{\kappa_2/\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1}$$

である。この条件を満たす場合の平衡点の局所安定性は、図 14(a) で表されるように分類できる。被食者 1 に対する捕食効率はある中庸な値でなければならず、被食者 2 に対する捕食効率は相当に低い値でなければならない。

直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得ない場合 平衡点の局所安定性は、図 14(b) で表されるように分類できる。

3.3.2 競争によって 1 被食者が絶滅する場合

被食者 1 が被食者 2 を競争によって絶滅させる場合の平衡点の局所安定性は、図 15 で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存は起こり得ない。

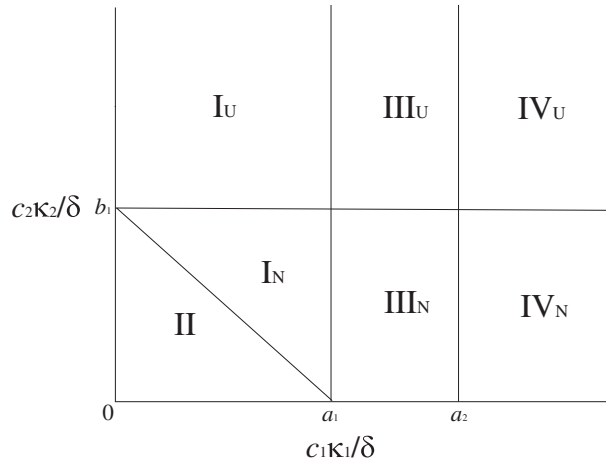


図 15: 被食者 1 が被食者 2 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 8 参照。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	U	U	N	N	S	N	U	S	N	N	N	N
II	U	U	N	N	U	S	U	S	N	N	N	N
III	U	U	U	N	U	S	U	U	S	N	N	N
IV	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	N	S
V	U	U	N	U	U	S	U	S	N	U	N	N
VI	U	U	U	U	U	S	U	U	S	U	N	N
VII	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	N	N
VIII	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	N	U
IX	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	N	U
X	U	U	U	U	U	S	U	U	U	U	N	S
XI	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	N	N
XII	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	N	U
XIII	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	N	U

表 9: 被食者 2 が被食者 1 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性の分類。図 16 を参照。

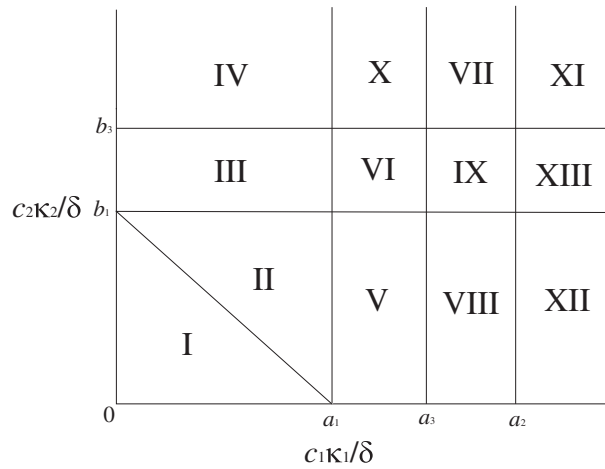


図 16: 被食者 2 が被食者 1 を絶滅させる場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1K_1/\delta, c_2K_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 9 参照。

被食者 2 が被食者 1 を競争によって絶滅させる場合の平衡点の局所安定性は、図 16 で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存は起こり得ない。

初期値に依存して、被食者 1, 2 のいずれかのみが絶滅する場合の平衡点の局所安定性は、図 17 で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存は起こり得ない。

3.3.3 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さい場合

この場合の平衡点の局所安定性は、図 18 で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存は起こり得ない。

3.3.4 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さく、被食者 2 による寄与が相対的に大きい場合

この場合の平衡点の局所安定性は、図 19 で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存は起こり得ない。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	U	U	N	N	S	N	S	S	N	N	U	N
II	U	U	N	N	U	S	S	S	N	N	U	N
III	U	U	U	N	U	S	S	U	U	N	U	N
IV _N	U	U	U	N	U	S	S	U	S	N	U	N
IV _U	U	U	U	N	U	S	S	U	S	N	U	U
V	U	U	U	N	U	S	S	U	U	N	U	S
VI _N	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	U	N
VI _U	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	U	U
VII	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	U	N
VIII _N	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	U	N
VIII _U	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	U	U
IX _N	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	U	N
IX _U	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	U	U
X	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	U	N
XI	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	U	U

表 10: 初期値に依存して、被食者 1, 2 のいずれかのみが絶滅する場合の平衡点の局所安定性の分類。図 17 を参照。

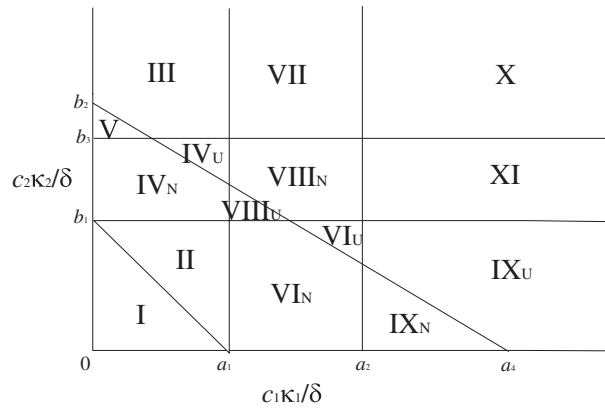


図 17: 初期値に依存して、被食者 1, 2 のいずれかのみが絶滅する場合の平衡点の局所安定性に関する $(c_1\kappa_1/\delta, c_2\kappa_2/\delta)$ 依存性。各領域の意味については表 10 参照。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	U	U	N	N	S	N	U	S	N	N	N	N
II	U	U	N	N	S	N	S	U	N	N	N	N
III	U	U	N	N	U	S	U	S	N	N	N	N
IV	U	U	N	N	U	S	S	U	N	N	N	N
V	U	U	U	N	U	S	U	U	S	N	N	N
VI	U	U	N	N	S	N	S	S	N	N	U	N
VII	U	U	N	N	U	S	S	S	N	N	U	N
VIII	U	U	U	N	U	S	S	U	S	N	U	N
IX	U	U	N	N	S	N	U	U	N	N	S	N
X	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	N	N
XI	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	U	N
XII	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	U	N
XIII	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	N	N
XIV	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	U	N
XV	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	U	N

表 11: 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さい場合の平衡点の局所安定性の分類。図 18 を参照。

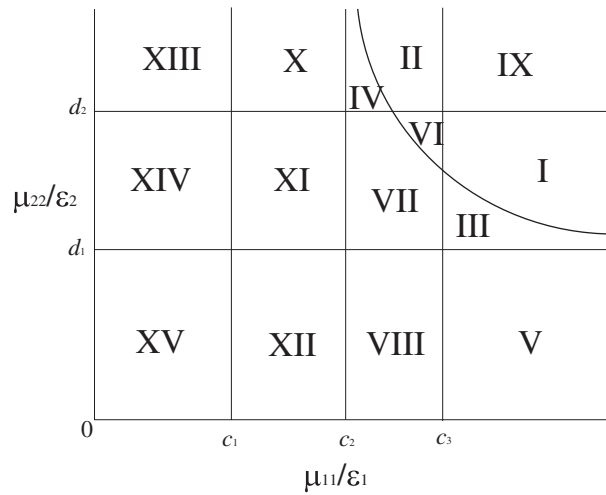


図 18: 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さい場合の平衡点の局所安定性に関する $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性。各領域の意味については表 11 参照。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	U	U	N	N	S	N	S	U	N	N	N	N
II _N	U	U	N	N	U	S	S	U	N	N	N	N
II _U	U	U	U	N	U	S	S	U	U	N	N	N
III	U	U	U	N	U	S	U	U	S	N	N	N
IV	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	N	U
V	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	N	S
VI _N	U	U	U	N	U	S	S	U	U	N	U	N
VI _U	U	U	U	N	U	S	S	U	U	N	U	U
VII _N	U	U	U	N	U	S	S	U	S	N	U	N
VII _U	U	U	U	N	U	S	S	U	S	N	U	U
VIII	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	U	S
IX	U	U	N	N	S	N	U	U	N	N	S	N
X _N	U	U	N	N	U	S	U	U	N	N	S	N
X _U	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	S	N
XI _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	N	N
XI _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	N	N
XII	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	N	N
XIII	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	U	U
XIV _N	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	N	N
XIV _U	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	N	N
XV	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	U	N
XVI	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	U	U

表 12: 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さく, 被食者 2 による寄与が相対的に大きい場合の平衡点の局所安定性の分類。図 19 を参照。

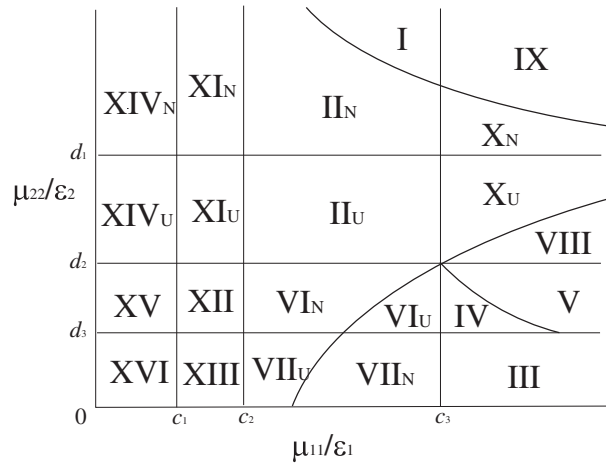


図 19: 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に小さく, 被食者 2 による寄与が相対的に大きい場合の平衡点の局所安定性に関する $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性。各領域の意味については表 12 参照。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	U	U	N	N	U	S	U	S	N	N	N	N
II	U	U	N	N	S	N	U	S	N	N	N	N
III	U	U	U	N	U	S	U	U	S	N	N	N
IV	U	U	N	N	U	S	U	U	N	N	S	N
V	U	U	N	N	S	N	U	U	N	N	S	N
X_N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	N	N
VI	U	U	N	U	U	S	U	S	N	U	N	N
VII	U	U	U	U	U	S	U	U	S	U	N	N
VIII	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	N	U
IX_N	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	N	U
X_U	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	U	N
XI_N	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	U	N
XI_U	U	U	N	U	U	S	U	S	N	S	U	U
IX_U	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	U	U
XII	U	U	N	U	U	S	U	U	N	U	U	S
XIII	U	U	N	U	U	S	U	U	N	U	S	N
XIV	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	S	U
XV	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	N	N
XVI	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	N	U
XVII	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	N	U
XVIII	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	U	N
XIX_N	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	U	N
XIX_U	U	U	N	S	U	N	U	S	N	S	U	U
XX	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	U	U
XXI	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	S	U

表 13: 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きく, 被食者 2 による寄与が相対的に小さい場合の平衡点の局所安定性の分類。図 20 を参照。

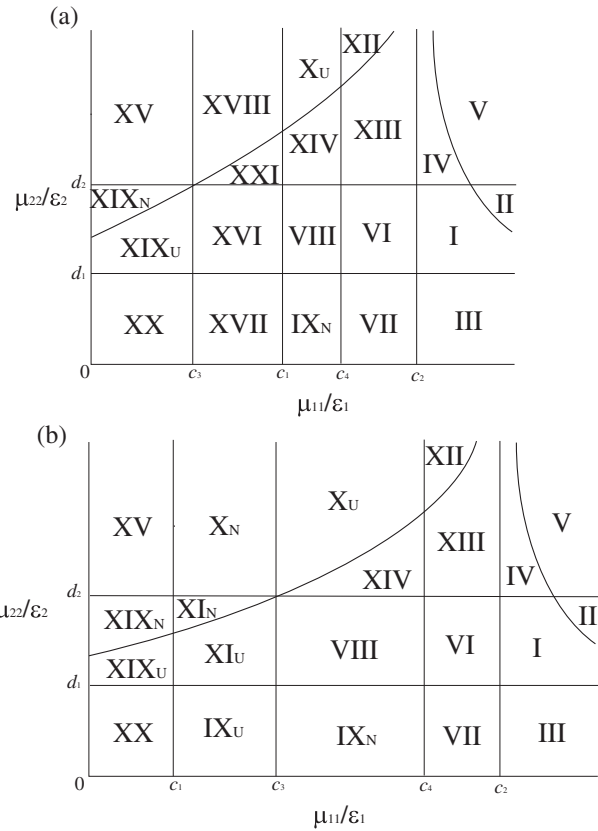


図 20: 被食者 1 による捕食者への繁殖への寄与が相対的に大きく, 被食者 2 による寄与が相対的に小さい場合の平衡点の局所安定性に関する $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性。(a) 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こりうる場合; (b) 起こりえない場合。各領域の意味については表 13 参照。 μ_{11}/ϵ_1 と μ_{22}/ϵ_2 が領域 XXI の値をとる場合に直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こる。

	$E_{h_2p}^0$	$E_{h_1p}^0$	$E_{h_1}^0$	$E_{h_2}^0$	E_p^0	E_0^0	$E_{h_2p}^+$	$E_{h_1p}^+$	$E_{h_1}^+$	$E_{h_2}^+$	E_p^+	E_0^+
I	U	U	U	N	U	S	U	U	S	N	N	N
II	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	N	S
III _N	U	U	N	N	U	S	U	U	N	N	U	S
III _U	U	U	U	N	U	S	U	U	U	N	U	S
IV	U	U	N	N	S	N	U	U	N	N	S	N
V	U	U	N	N	U	S	U	U	N	N	S	N
VI _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	N	N
VI _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	N	N
VII	U	U	U	U	U	S	U	U	S	U	N	N
VIII _N	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	N	U
VIII _U	U	U	U	U	U	S	U	U	S	S	U	U
IX	U	U	U	U	U	S	U	U	U	U	N	S
X _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	S	U	N
X _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	S	U	N
XI _N	U	U	N	U	U	S	U	U	N	U	U	S
XI _U	U	U	U	U	U	S	U	U	U	U	U	S
XII _N	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	N	N
XII _U	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	N	N
XIII _N	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	N	U
XIII _U	U	U	U	S	U	N	U	U	S	S	U	U
XIV _N	U	U	N	S	U	N	U	U	N	S	U	N
XIV _U	U	U	U	S	U	N	U	U	U	S	U	N

表 14: 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きい場合の平衡点の局所安定性の分類。図 21 を参照。

3.3.5 被食者 1 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きく、被食者 2 による寄与が相対的に小さい場合

直接的競争による巻き添え競争緩和による共存がこりうる場合 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存がこりうる必要条件は,

$$\frac{\mu_{21}}{\epsilon_2} < \left(1 - \frac{\kappa_1/\epsilon_1}{\kappa_2/\epsilon_2}\right) \frac{c_1\kappa_1}{\delta}$$

である。この条件を満たす場合の平衡点の局所安定性は、図 20(a) で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存を実現するためには、種内係数の強さは被食者 1, 2 とともに中庸でなければならず、被食者 1 のほうが強くなければならない。

直接的競争による巻き添え競争緩和による共存がこり得ない場合 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存がこり得ない場合の平衡点の局所安定性は、図 20(b) で表されるように分類できる。

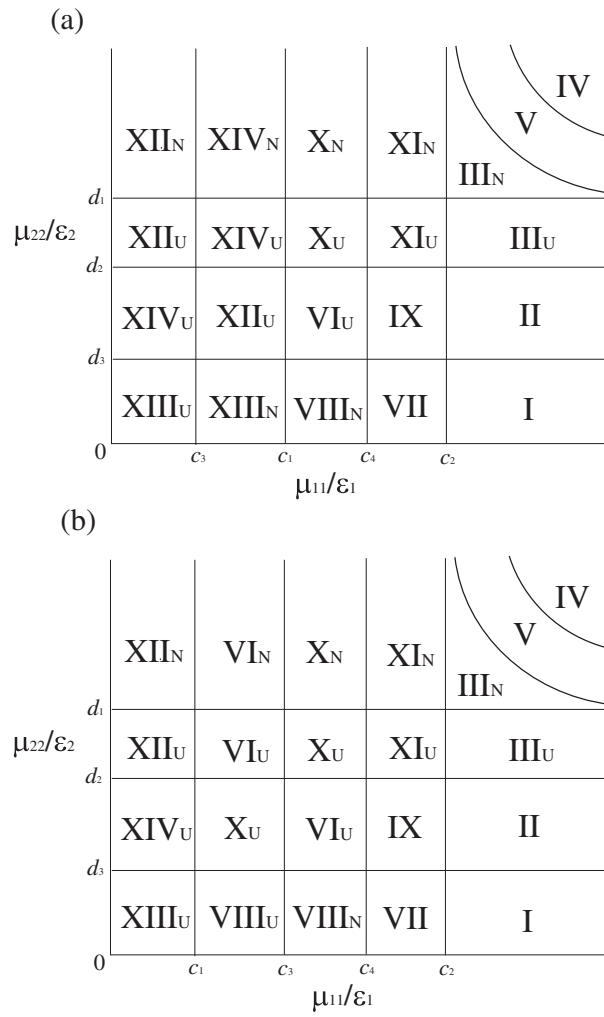


図 21: 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きい場合の平衡点の局所安定性に関する $(\mu_{11}/\epsilon_1, \mu_{22}/\epsilon_2)$ 依存性。各領域の意味については表 14 参照。

3.3.6 被食者 1, 2 による捕食者の繁殖への寄与が相対的に大きい場合

この場合の平衡点の局所安定性は、図 21 で表されるように分類できる。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存は起こり得ない。

3.4 捕食者の侵入に対する種間競争の効果

被食者 1, 2 の個体群サイズが環境許容量にある初期条件にわずかな捕食者個体群の侵入が起こった場合を考える。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こりうる条件を満たすパラメータ値を用いた数値計算の 1 つを図 22 に示す。被食者に種間競争のない場合には、侵入は成功し、被食者 2 が絶滅する。しかし、被食者に適当な種間競争がある場合には、捕食者の侵入は失敗し、捕食者の絶滅が起こる。

3.5 密度感受性の視点

競争係数 μ_{ij} が次のようにそれぞれ 2 つの因子の積で与えられると仮定する：

$$\mu_{ii} = \sigma_i \alpha_i, \quad \mu_{ij} = \sigma_i \beta_j \quad (i, j = 1, 2; i \neq j)$$

α と β は能動的因子でそれぞれ同種内および他種の個体に対する干渉の強さを表し、 σ は受動的因子で他個体からの干渉によって増殖率がどれだけの影響を受けるかという割合を示す。 σ が小さいほど受ける影響が小さい。

前節までの解析の結果を用いれば、直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得るためには、種内競争の相乗平均の方が種間競争の相乗平均よりも高くなければならないことが導かれる。さらに、被食者 1 については、種間競争による干渉が弱すぎず、種内競争による干渉が強すぎない特性が必要である。被食者 2 については、種間競争による干渉が強すぎず、種内競争による干渉が弱すぎない特性が必要である。以下の条件も必要である：

$$\frac{\kappa_2/\epsilon_2}{\kappa_2/\epsilon_2 - \kappa_1/\epsilon_1} \cdot \frac{c_2\kappa_2/\delta}{c_1\kappa_1/\delta} \cdot \alpha_1 < 1.$$

直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こる条件の $(1/\sigma_1, 1/\sigma_2)$ 依存性を図 23 に示す。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得るためには 2 被食者の感受性の値がそれぞれある中庸でなければならない。

3.6 時間的に増大する種間競争係数による数値実験

被食者間の競争係数が、時間とともに単調増大し、ある値に下から漸近する次のような関数で表される場合に関する数値計算を行った：

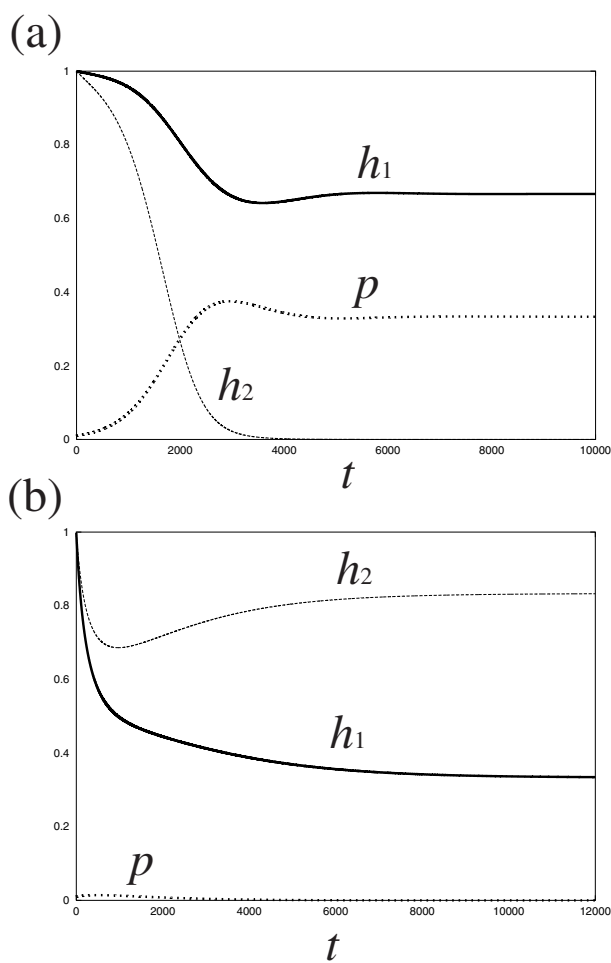


図 22: 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得る場合の数値計算。(a) 被食者間に競争がない場合 ; (b) 被食者間に競争がある場合。
 $\epsilon_1 = 1.0$, $\epsilon_2 = 1.0$, $\mu_{12} = 0.24$, $\mu_{21} = 0.2$, $\mu_{11} = 0.4$, $\mu_{22} = 0.3$, $\kappa_1 = 0.4$,
 $\kappa_2 = 2.0$, $c_1 = 1.5$, $c_2 = 0.03$, $h_1(0) = 1.0$, $h_2(0) = 1.0$, $p(0) = 0.01$.

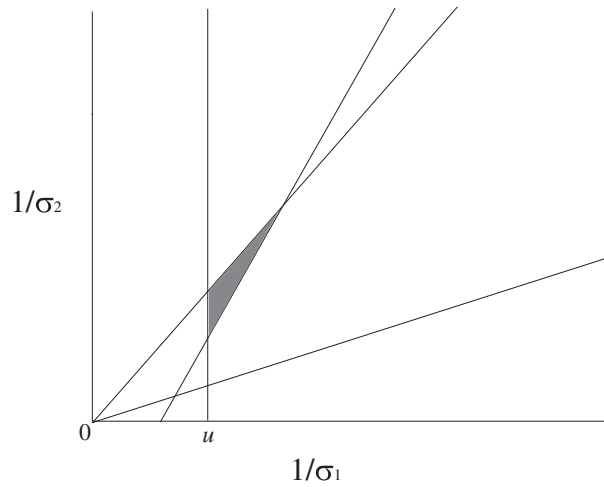


図 23: 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得る場合の $(1/\sigma_1, 1/\sigma_2)$ 依存性。 $(1/\sigma_1, 1/\sigma_2)$ が灰色の領域の値をとるとき、直接的競争による巻き添え競争緩和による被食者の共存が実現する。 $u = \alpha_1 \kappa_2 \delta / (\kappa_2 \epsilon_1 - \kappa_1 \epsilon_2) c_1 \kappa_1$.

$$\mu_{12} = \mu_{12}^*(1 - e^{-at}), \quad \mu_{21} = \mu_{21}^*(1 - e^{-at}) \quad (7)$$

この数値計算結果がしめすように、十分に時間が経った後に、初期条件として、被食者 1, 2 の個体群サイズがそれぞれ環境許容量にあり、微妙な捕食者個体群の侵入が起こった場合を考える。数値計算結果の一つを図 24(a) に示す。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が実現し得るかどうかは種間競争係数の増大速度に依存する。このことをより詳細に調べた結果を図 25 に示す。図 25 は、平衡状態での個体群サイズの種間競争係数の時間的な増大速度係数 a への依存性を数値計算によって調べたものである。式 (7) から明らかなように、 a が大きいほど増大速度が大きい。図 25 が示すように、ある閾値以上の速さで種間競争係数が増大しなければ、巻き添え競争緩和による被食者の共存は起こりえない。

3.7 第 3 の被食者の侵入の影響

2 被食者 - 1 捕食者の系に新たな 3 種目の被食者 3 が侵入する場合を考える。本節では、特に、被食者 3 の侵入により、4 種が共存できる可能性があるか、または、被食者 3 による直接的競争が巻き添え競争緩和による共存を起こし得るかについて検討する。

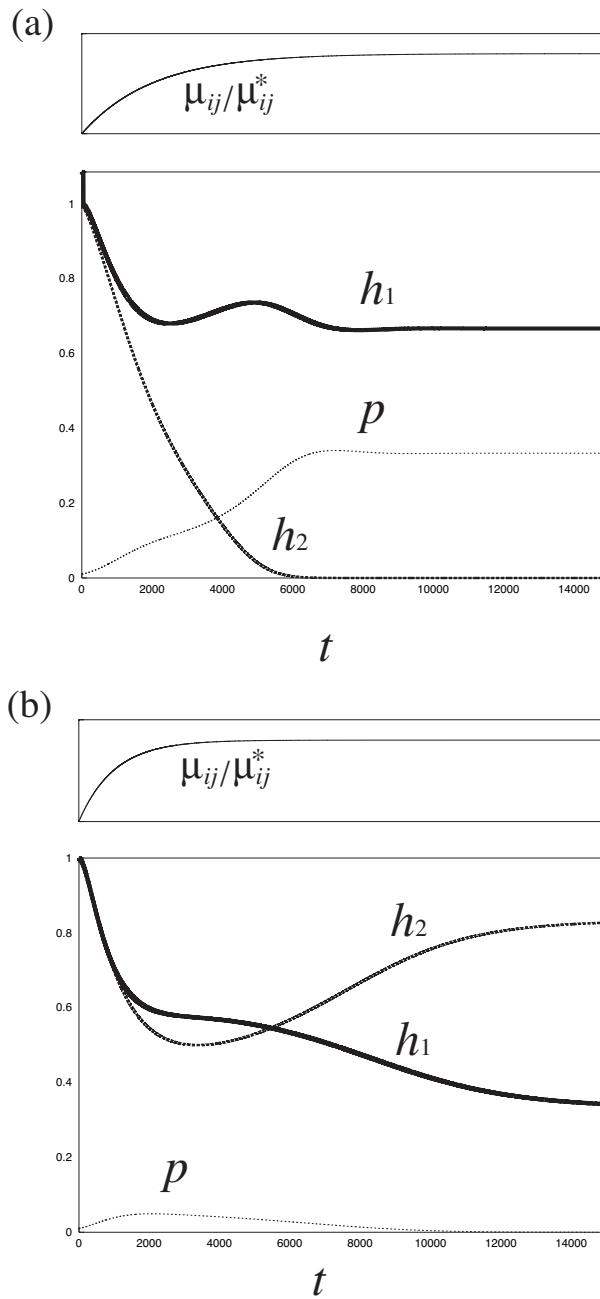


図 24: 種間競争係数が時間とともに単調増加する場合の数値計算結果。式 (7) 参照。 $\mu_{12}^* = 0.24$, $\mu_{21}^* = 0.2$ 。他のパラメータ値は図 22 と同じである。(a) 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得ない場合。 $a = 1/2000$; (b) 直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得る場合。 $a = 1/1000$ 。

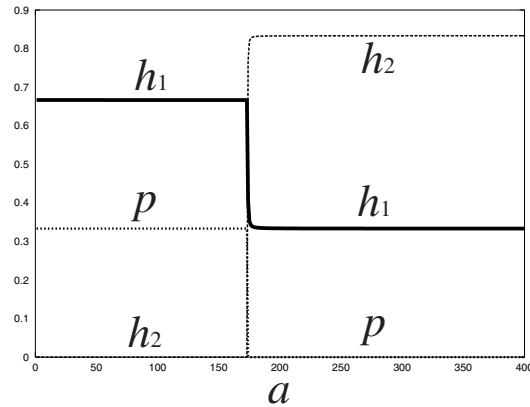


図 25: 種間競争係数の時間的な増大速度係数 a への平衡状態での個体群サイズの依存性。数値計算。パラメータの値は図 24 と同じ。

3.7.1 捕食者の被食者 3 に対するエネルギー変換効率が被食者 1 と同等な場合

2 被食者 - 1 捕食者の系で、巻き添え競争によって被食者 2 が絶滅する場合、それだけで被食者 2 が絶滅し、捕食者と被食者 1 が生き残る。

2 被食者 - 1 捕食者の系で、直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得る場合、被食者 3 と被食者 2 との競争がない、または競争が相対的に弱ければ、被食者 2 が絶滅し、捕食者と被食者 1 が生き残る。ただし、被食者 3 と被食者 2 との競争が中庸であれば、被食者 3 と被食者 1 との競争によって被食者 2 は絶滅せず捕食者が絶滅する場合がある。また、このとき、被食者 3 と被食者 2 との競争が相対的に強ければ、被食者 3 の個体群サイズが小さくなるため 2 被食者 - 1 捕食者の系にあまり影響を与えず、捕食者が絶滅する。

3.7.2 捕食者の被食者 3 に対するエネルギー変換効率が被食者 2 と同等な場合

2 被食者 - 1 捕食者の系で、巻き添え競争によって被食者 2 が絶滅する場合、被食者 1 に対する競争が相対的に弱い、もしくは競争がなければ被食者 2 が絶滅し、捕食者と被食者 1 が生き残る。また、被食者 1 に対する競争が相対的に強いとき、被食者 2 と競争していても被食者 3 が十分大きな個体群サイズを維持できるときは、被食者 3 から被食者 1 への競争によって被食者 1 が抑えられる。そのため捕食者は絶滅し、2 被食者が生き残る。被食者 2

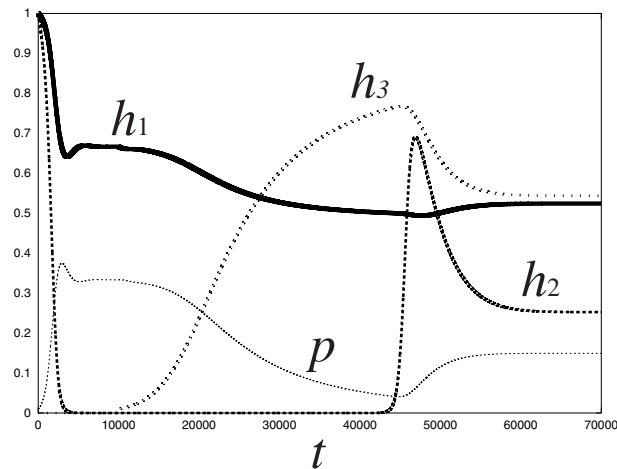


図 26: 巻き添え競争によって被食者 2 が絶滅する場合に被食者 3 が侵入して 4 種が共存できる場合。

との競争で被食者 3 が十分大きな個体群サイズを維持できないときは、被食者 1 の個体群サイズが緩やかに抑えられ、それにより捕食者の個体群サイズも抑えられ 4 種が共存できる。被食者 1 に対する競争が中庸なときも、同様に 4 種が共存できる (図 26)。

2 被食者 - 1 捕食者の系で、直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が起こり得る場合、被食者 3 と被食者 2 との競争が相対的に強ければ、被食者 2 が絶滅する。また、このとき、被食者 3 と被食者 1 との競争が相対的に強ければ、被食者 1 の個体群サイズが抑えられ、そのため捕食者が絶滅し、2 被食者が生き残る。被食者 1 に対する競争が相対的に強いとき、捕食者が絶滅する。さらに、被食者 2 との競争が相対的に弱い、もしくは競争がなければ、被食者 1 を攻撃する被食者の個体群サイズが大きくなるため被食者 1 も絶滅する。

4 まとめ

巻き添え競争による被食者の絶滅が起こる系では、被食者間の競争が存在しても、1 捕食者と 2 被食者の共存は不可能であることがわかった。直接的競争による巻き添え競争緩和による共存を実現するためには、捕食による影響をより受けやすい被食者のエネルギー変換効率が相当に低くしなければならず、捕食による影響をより受けにくい被食者のエネルギー変換効率がある中庸な値でなければならない。さらに、種内競争の強さは、いずれの被食者についても、中庸でなければならず、捕食による影響をより受けにくい被食者の方が相対的に強くなければならない。種間競争は 2 被食者のみの系での共

存が可能であるほど弱くなければならないが、捕食による影響をより受けにくい被食者の受ける種間競争の強さはある閾値以上でなければならない。捕食による影響をより受けにくい被食者の受ける種間競争の強さの方が相対的に強くなければならない。捕食者の特性についての条件として、

$$\frac{c_1 \kappa_1}{\delta} \left(\frac{\kappa_1}{\epsilon_1} - \frac{\kappa_2}{\epsilon_2} - \frac{c_2 \kappa_2}{\delta} \right) < \frac{\kappa_2}{\epsilon_2} \left(\frac{c_1 \kappa_1}{\delta} - \frac{\mu_{11}}{\epsilon_1} \right) \left(\frac{\mu_{22}}{\epsilon_2} - \frac{c_2 \kappa_2}{\delta} \right)$$

が必要である。

2 被食者 - 1 捕食者系に新たな 3 種目の被食者が導入されることによって、4 種の共存や 3 種目の被食者との直接的競争による巻き添え競争緩和による共存が実現する場合が起こり得ることがわかった。

これらの結果は、種間の競争が捕食者の侵入を防げ、種間の共存を保障する役割を果たしうることを示唆している。また、巻き添え競争による絶滅を回避するために種間競争が有効でありうると考えられる。よって、安定に存在する生態系における種間関係は、共存の促進の役割を果たしている可能性がある。さらに、ある食物連鎖におけるある被食者間の競争が断絶すれば、系にスケールの大きな変移が起こり得ることが示唆される。

5 謝辞

本研究を作成するに当たり、研究の進路についてや叱咤激励など、様々な面で瀬野先生にお世話になりました。本当にありがとうございました。また、同じ研究室で刺激を与えてくれ、意欲を湧かせてくれた緒方さん、佐藤君にも、お世話になりました。ありがとうございました。

付録

A. $E_{h_2p}^0$ の局所安定性解析

線形近似法で、この平衡点の局所安定性を考える。 $E_{h_2p}^0$ の近傍での振る舞いを見るために

$$H_1(\tau) = H_1^* + x(\tau), \quad H_2(\tau) = 0 + y(\tau), \quad P(\tau) = 0 + z(\tau)$$

とにおいて、式 (6) に代入する。

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} &= \{1 - (H_1^* + x) - z\}(H_1^* + x) \\ \frac{dy}{d\tau} &= \{r - y - \kappa z\}y \\ \frac{dz}{d\tau} &= \{-\tilde{\delta} + \tilde{c}_1(H_1^* + x) + \tilde{c}_2 y\}z \end{cases}$$

x, y, z が十分小さいとしてそれらの 2 次の項を省略した線形近似の方程式を求めると,

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = -H_1^*x - H_1^*z \\ \frac{dy}{d\tau} = ry \\ \frac{dz}{d\tau} = (-\tilde{\delta} + \tilde{c}_1H_1^*)z \end{cases} \quad (8)$$

となる。解を $x = ue^{\lambda t}$, $y = ve^{\lambda t}$, $z = we^{\lambda t}$ として, (8) 式に代入すると連立方程式

$$\begin{cases} -(H_1^* + \lambda)x - H_1^*z = 0 \\ (r - \lambda)y = 0 \\ (-\tilde{\delta} + \tilde{c}_1H_1^* - \lambda)z = 0 \end{cases}$$

が得られる。これを満たす $(u, v, w) = (0, 0, 0)$ 以外の解が存在するためには, 係数の行列式が

$$\begin{vmatrix} -H_1^* - \lambda & 0 & H_1^* \\ 0 & r - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & -\tilde{\delta} + \tilde{c}_1H_1^* - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

を満たしていなければならない。これは, 線形方程式 (8) の係数の行列に対する固有値を決める式であり, 固有値 λ は $H_1^* = 1$ を考慮すると,

$$(\lambda + 1)(\lambda - r)(\lambda + \tilde{\delta} - \tilde{c}_1) = 0$$

の解として

$$\lambda = -1, \quad r, \quad \tilde{c}_1 - \tilde{\delta} \quad (9)$$

で与えられることがわかる。

λ が複素解で負の実部をもつ場合, x, y, z は振動しながら減少して平衡点に漸近的に収束する。負の実数をもつ場合, x, y, z は単調に減少して 0, したがって (H_1, H_2, P) は平衡点に漸近的に収束する。このように, λ がすべて負の実部をもつときの平衡点を局所安定な平衡点という。式 (9) より, λ は正の値 r を解としてもつ。

B. Routh-Hurwitz の判定条件

3 次の Routh-Hurwitz の判定条件

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0$$

の方程式の全ての解の実部が負 ($\text{Re}\lambda < 0$) であるための必要十分条件は

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_1 a_2 - a_3 > 0$$

である。

4 次の Routh-Hurwitz の判定条件

$$\lambda^4 + a_1 \lambda^3 + a_2 \lambda^2 + a_3 \lambda + a_4 = 0$$

の方程式の全ての解の実部が負 ($\text{Re}\lambda < 0$) であるための必要十分条件は

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_4 > 0, \quad a_1 a_2 a_3 > a_3^2 + a_1^2 a_4$$

である。

5 次の Routh-Hurwitz の判定条件

$$\lambda^5 + a_1 \lambda^4 + a_2 \lambda^3 + a_3 \lambda^2 + a_4 \lambda + a_5 = 0$$

の方程式の全ての解の実部が負 ($\text{Re}\lambda < 0$) であるための必要十分条件は

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0, \quad a_4 > 0, \quad a_1 a_2 a_3 > a_3^2 + a_1^2 a_4, \\ (a_1 a_4 - a_5)(a_1 a_2 a_3 - a_3^2 - a_1^2 a_4) > a_5 (a_1 a_2 - a_3)^2 + a_1 a_5^2$$

である。

一般的な Routh-Hurwitz の判定条件

$$\lambda^n + a_1 \lambda^{n-1} + \cdots + a_{n-1} \lambda + a_n = 0$$

の方程式の全ての解の実部が負 ($\text{Re}\lambda < 0$) であるための必要十分条件は

$$a_1 > 0, \quad a_2 > 0, \cdots, a_n > 0 \\ \Delta_1 > 0, \quad \Delta_2 > 0, \cdots, \Delta_n > 0$$

である。ただし,

$$\Delta_k = \begin{vmatrix} a_1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & a_1 & 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{2k-1} & a_{2k-2} & a_{2k-3} & a_{2k-4} & a_{2k-5} & a_{2k-6} & \cdots & a_k \end{vmatrix}$$

である。

参考文献

- [1] 甘利 他 (編), 1993. 「岩波講座 応用数学 4 生命・生物科学の数理」, 岩波書店, 東京.
- [2] Caswell, H., 1978. Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *American Naturalist* 112: 127-154.
- [3] Fujii, K., 1977. Complexity-stability relationship of two-prey-one-predator species system model: local and global stability. *Journal of Theoretical Biology* 69; 613-623.
- [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. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- [7] Hutson, V. and Vickers, G.T., 1983. A criterion for permanent coexistence of species, with an application to a two-prey one-predator system. *Mathematical Biosciences* 63: 253-269.
- [8] 巖佐 庸 (編), 1997. 「シリーズ・ニューバイオフィジクス 10 数理生態学」, 共立出版, 東京.
- [9] 寺本 英, 1997. 「数理生態学」, 朝倉書店, 東京.
- [10] Vance, R.R., 1978. Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. *American Naturalist* 112: 797-813.