

博士論文

複雑な外来種－在来種相互作用系における生態系の管理戦略：

生態系エンジニアリングおよび外来捕食者間の相互作用に注目して

東京大学大学院 農学生命科学研究科
生圏システム学専攻 生物多様性科学研究室

西嶋 翔太

2014 年 3 月

目次

第1章 序論	3
第2章 水草の物理構造が外来ザリガニの採餌効率と成長率に与える影響	7
2.1. はじめに	7
2.2. 材料と方法	8
2.2.1. 実験材料	8
2.2.2. 実験デザイン	9
2.2.3. 安定同位体比分析	10
2.2.4. 統計解析	11
2.3. 結果	12
2.3.1. トンボ幼虫とユスリカ幼虫の生存数	12
2.3.2. ザリガニの成長率	12
2.3.3. 安定同位体比分析	13
2.4. 考察	13
図 2.1-5	16
第3章 外来ザリガニによる群集レジームシフトの発生機構と管理戦略	21
3.1. はじめに	21
3.2. モデル	22
3.3. 解析	24
3.3.1. リター流入量の変化に対する群集の反応	24
3.3.2. リター流入量の制御と水草の導入の有効性	25
3.3.3. パラメータの設定と感度分析	26
3.4. 結果	27
3.4.1. リター流入量の変化に対する群集の反応の種類	27
3.4.2. 群集レジームシフトの強さと閾値	28
3.4.3. リター流入量の制御と水草の導入の有効性	29
3.5. 考察	30

3.5.1. ため池群集管理に対する提言	31
3.5.2. 外来エンジニア、レジームシフト、間接的管理への一般的な示唆	33
表 3.1-2	35
図 3.1-7	37
付録 3.1-4	42
図 A3.1-6	47
第 4 章 複数の外来捕食者存在下における在来種へのインパクトと管理戦略	52
4.1. はじめに	52
4.2. モデル	53
4.3. 解析	55
4.3.1. 上位捕食者除去の影響の評価	55
4.3.2. 管理戦略の有効性の評価	56
4.4. 結果	58
4.4.1. 補助資源が存在しない場合の上位捕食者除去の影響	58
4.4.2. 補助資源が存在する場合の上位捕食者の除去の影響	59
4.4.3. 管理戦略	60
4.5. 考察	62
図 4.1-4	66
付録 4.1-4	70
図 A4.1-6	75
第 5 章 総合考察	81
摘要	86
謝辞	88
引用文献	90

第1章 序論

外来種の侵入は生物多様性の喪失の主要因であり、外来種問題への対策は在来種や生態系を保全するための最重要項目のひとつである (Sala et al. 2000)。こうした背景を受けて外来種を規制する取り組みが世界的に行われており、わが国でも『特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関わる法律』、通称『外来生物法』が 2005 年から施行されている。外来種問題における優先順位の最も高い取り組みは、リスクの高い生物の侵入を阻止することである (Parker et al. 1999; Sakai et al. 2001; Simberloff et al. 2013)。しかし、侵略的な外来種すべての侵入を未然に防ぐことは困難であり、すでに多くの生態系で外来種の影響が発生している (Parker et al. 1999; Lockwood et al. 2008; Davis 2009)。その影響を緩和するために、世界各地で外来種の駆除活動が行われている。最近では、駆除によって外来種の根絶や在来種の回復が達成されたという管理の成功例が報告されているが (Howald et al. 2007; Campbell et al. 2011; Fukasawa et al. 2013; Watari et al. 2013)、島などの孤立した生態系を除けば、外来種の根絶例は極めて少ない。特にすでに多くの外来種が侵入し、人間活動の影響も受けているような生態系では、その状態を完全に元に戻すことは現実的ではないので、外来種の在来種や生態系への影響が許容できる水準まで状態を回復させることが次善の目標となる (Hobbs et al. 2009; Simberloff 2009)。こうした生態系においては、外来種と在来種が形成する相互作用網を理解することで、効果的な外来種管理が可能になると考えられる (Hobbs et al. 2009; 亘 2011)。

外来種管理を困難にする代表的な生物間相互作用として、(1) 生態系エンジニアリング (ecosystem engineering) (Byers et al. 2006; Ehrenfeld 2010) と (2) 複数の外来種間に働く捕食被食関係 (Zavaleta and Hobbs 2001; Courchamp et al. 2003a) が挙げられる。生態系エンジニアリングとは物理環境を改変することで資源の利用可能量を変化させることであり、このプロセスを引き起こす生物を生態系エンジニアという (Jones et al. 1994; Jones et al. 1997)。生態系エンジニアが外来種として侵入すると、その生態的な影響は甚大になることが多い (Vitousek 1990; Lockwood et al. 2008)。その理由のひとつは、生態系エンジニアが自身の個体群に好適な環境を創出するという正

のフィードバックを創出することで (Gurney and Lawton 1996; Jones et al. 1997; Wilson 2007; Jones et al. 2010)、ある代替安定状態から別の代替安定状態へのレジームシフトを引き起こすからである (Gonzalez et al. 2008; Cuddington et al. 2009; Ehrenfeld 2010)。つまり、生態系エンジニアの密度が低いときは物理環境の改変の程度も小さく、エンジニアの密度が抑えられる方向へのフィードバックが働くが、エンジニア密度が高くなると物理環境が大きく改変され、好適な環境を利用することでエンジニアがさらに増加するという逆向きのフィードバックが働く。この2つの逆向きのフィードバックによって、生態系エンジニアが高密度と低密度に状態に極端に分かれるという、2つの代替安定状態 (alternative stable states) が生まれるのである (Gonzalez et al. 2008; Cuddington et al. 2009)。こうしたフィードバック方向の変化によってレジームシフトが一度生じた生態系は、外来種にとって好適な環境が創出されているため、回復させることが困難になる (Vitousek 1990; Byers et al. 2006; Ehrenfeld 2010; Yelenik and Levine 2011)。

一方、外来種間の捕食被食関係は、複数の外来種が侵入している多くの生態系で広く見られる生物間相互作用である (Zavaleta and Hobbs 2001; White et al. 2006)。この状況で特に問題となるのは、外来の捕食者の除去が外来の被食者を増加させ、被食者の餌である在来種を減少させることである (Courchamp et al. 1999a; Zavaleta and Hobbs 2001; Bergstrom et al. 2009)。つまり、生態系を回復させるために行った外来種の駆除がトップダウン栄養カスケードを介して、在来種を減少させるという予想外の効果をもたらす。外来の被食者が動物を摂食する捕食者（雑食者を含む）である場合、上位の捕食者の減少がその餌である中位捕食者を増加させるという、メソプレデター・リリース (mesopredator release; Soule et al. 1988) と呼ばれる現象が引き起こされる。メソプレデター・リリースは外来種管理において、直接効果だけでなく間接効果を考慮することの重要性を認識させるひとつの契機となったプロセスである (Courchamp et al. 1999a; Zavaleta and Hobbs 2001)。

外来種のエンジニアリング効果や外来種間の捕食被食関係がもたらす生態的影響を理解し、効果的な管理戦略を考えるために重要と考えられるのが、外来種を支える補助資源 (subsidized resource) である。補助資源とはドナーコントロール的に供給される（供給率が消費者の影響によってほとんど変化しない）「減らない餌」のことであり、利用する消費者個体群が安定して高密度

状態を維持するのに貢献する (Polis et al. 1997; Huxel and McCann 1998; Rose and Polis 1998; Takimoto et al. 2002)。これまでの証拠からは、様々な生態系エンジニアや中位捕食者が補助資源に支えられていることが示されており (Aplet 1990; Litvaitis 1996; Courchamp et al. 1999a; Moore 2006; Baines et al. 2007; Russell et al. 2009; Brashares et al. 2010; Kobayashi et al. 2011; Norbury et al. 2013)、補助資源が間接的に外来生態系エンジニアやメソプレデター・リリースの影響を規定している可能性が考えられる。また、こうした補助資源は様々な人間活動によって増加する傾向にあるため (Oro et al. 2013)、補助資源の管理によって外来種の影響を緩和させられることが期待されている (Didham et al. 2007)。

本論文の目的は、外来生態系エンジニアによるレジームシフトとメソプレデター・リリースによる在来餌動物の減少という 2 つのプロセスが、補助資源によって引き起こされるという新たな仮説を理論的に提示したうえで、生態系の効果的な管理戦略を構築することである。ここでは、この目的に取り組むうえで数理モデルを用いた。数理モデルは生物間相互作用で結ばれた群集動態を理解するのに有効なアプローチであり、外来種研究においても間接効果や効果的な管理戦略を考えるのに貢献してきた (Courchamp et al. 1999a; Courchamp et al. 1999b; Courchamp et al. 2000; Roemer et al. 2002; Courchamp et al. 2003b; Tompkins and Veltman 2006; Russell et al. 2009)。また、数理モデルはパラメータを変化させることで様々な状況をシミュレートできるため、生態系管理に含まれる様々な不確実性に対応できる管理戦略を調べることができる (Coutts and Yokomizo 2014; Yokomizo et al. 2014)。

本研究では 2 つのタイプの数理モデルを開発し、外来生態系エンジニアとメソプレデター・リリースを管理するための理論的枠組みを構築した。前者のモデルは、生態系エンジニアであるアメリカザリガニ (*Procambarus clarkii*; 以下、ザリガニ) が侵入したため池群集を対象にした。本種は日本やヨーロッパなどに広く定着する侵略的外来生物であり、日本には食用ウシガエルの餌として 1927 年に導入されて以降その分布を拡げ、現在では全国各地の水田やため池に侵入している。本種はすでに多くの地域に蔓延しているという理由から特定外来生物には指定されていないが、その影響は甚大であり、急激に増加することでため池の高い生物多様性を減少させる (福井・

岩本 2001; Maezono and Miyashita 2004; Maezono et al. 2005)。ザリガニは水草を減少させることで水生動物の物理的な隠れ家を破壊する生態系エンジニアであり (Sato et al. 2014)、またため池の外部から流入する陸上のリターを利用することでバイオマスを高めることが知られている (Kobayashi et al. 2011)。一方、メソプレデター・リリースのモデルはため池群集や哺乳類群集を対象にした。多くの日本のため池にはザリガニの他にザリガニを捕食する外来捕食魚 (オオクチバス、ブルーギルなど) が侵入しており、その除去がザリガニを増加させることが示されている (Maezono and Miyashita 2004; Maezono et al. 2005)。また、複数の外来哺乳類が同時に生息する陸上生態系は多く、上位捕食者－中位捕食者の組み合わせの例としては、島嶼におけるノネコ－ネズミ類 (Courchamp et al. 1999a; Rayner et al. 2007)、ニュージーランドにおけるオコジョ－ネズミ類 (Tompkins and Veltman 2006; Ruscoe et al. 2011; Norbury et al. 2013)、オーストラリアにおけるディンゴ－アカギツネ (Johnson and VanDerWal 2009; Wallach et al. 2010) が挙げられる。

本論文の構成は以下のとおりである。第 2 章では、数理モデルの前提として重要な、ザリガニが創出する正のフィードバック機構の妥当性を調べるための水槽実験を行った。第 3 章では、この実験に基づいた数理モデルを解析し、リター流入量の増加がザリガニによる群集レジームシフトを引き起こすことを理論的に示したうえで、リター流入量の制御や水生動物の隠れ家となる水草の導入といった間接的管理 (indirect management) の有効性を検討した。間接的管理とは、外来種にとって不適な環境や在来種にとって好適な環境を創出することで、間接的に外来種の生態的影響を抑えるアプローチであり、外来種管理における重要性が徐々に認識され始めている (Hulme 2006; Didham et al. 2007; Buckley 2008)。第 4 章では、外来上位捕食者の除去がメソプレデター・リリースを介して在来餌動物に与える影響が、補助資源によってどのように変化するかをモデル解析した。加えて、2 種の外来捕食者と補助資源に対する管理努力量の配分を変化させることで、在来餌動物の効果的な保全戦略を探った。第 5 章では総合考察として、補助資源と外来種の相互作用の重要性と、外来種の個体数管理だけでなく間接的管理を組み込んだ統合的な管理戦略の有効性について議論した。

第 2 章 水草の物理構造が外来ザリガニの採餌効率と成長率に与える影響

2.1. はじめに

生態系エンジニアである外来種は、物理環境を改変することで自身の成長や生存を促進するという正のフィードバックを創出し (Jones et al. 1997; Cuddington and Hastings 2004; Wilson 2007)、このフィードバックが代替安定状態間のレジームシフトを引き起こすと考えられている (Gonzalez et al. 2008; Cuddington et al. 2009; Ehrenfeld 2010)。しかし、外来生態系エンジニアが物理環境に与える影響は数多く報告されているものの (e.g., Zhu et al. 2006, Anderson and Rosemond 2007, Matsuzaki et al. 2009)、改変された物理環境が実際に外来エンジニアの成長や生存を促進しているかどうかを調べた研究は植物を対象にしたものに限定されている (Reinhart et al. 2006; Lambrinos and Bando 2008)。レジームシフトにより劣化した生態系を回復させるには、元のフィードバックプロセスの再構築が必要となる場合もあり (Suding et al. 2004)、外来生態系エンジニアが誘発する正のフィードバック機構を解明することは効果的な生態系管理を実践するうえで重要な役割を果たすと考えられる。

本研究では、生態系エンジニアである外来ザリガニが以下の 4 つのプロセスを介して正のフィードバックを引き起こすと考えた (図 2.1)。まず、ザリガニの密度が増加すると、ため池や池沼の水草を大きく減少する (Rodríguez et al. 2003; Maezono et al. 2005; Gherardi and Acquistapace 2007; Matsuzaki et al. 2009)。第二に、水草はトンボ幼虫などの水生動物に物理的な隠れ家を提供するので (Rantala et al. 2004; Warfe and Barmuta 2004; Sato et al. 2014)、水草の減少はザリガニの水生動物に対する捕食率を強める。第三に、水生動物はザリガニにとって重要な餌資源であるため (Momot 1995; Crehuet et al. 2007)、水生動物に対する採餌効率の上昇はザリガニの成長率を高める。最後に、成長率の増加がさらなるザリガニの高密度化を引き起こす。つまり、水草の物理的な隠れ家としての機能を低下させるというエンジニアリング効果によって、ザリガニ個体群の成長を促進するという正のフィードバックを引き起こすと予想される。

本章ではこのフィードバック機構の妥当性を調べるために、上記の 2 番目と 3 番目のプロセス

に着目し、ザリガニのエンジニアリング効果がザリガニ自身に与える影響を明らかにする。具体的には、水槽実験によって以下の 2 つの仮説を検証する：(1) 水草密度の低下がザリガニの捕食率を高めることで、水生動物の生存率を減少させる；(2) 水草密度の低下がザリガニの水生動物への採餌効率を高めることで、ザリガニの成長率が上昇する。水草が捕食者の採餌効率に影響することは既存研究でも多く報告されているが (Manatunge et al. 2000; Burks et al. 2001; Rantala et al. 2004; Warfe and Barmuta 2004)、本研究では捕食者の成長率への水草の物理構造の影響も調べる。さらに、実験材料の安定同位体比分析を行い、(3) ザリガニの成長には水生動物が貢献している、という仮説を検証した。この実験を行ううえで重要な点は、ザリガニに切断されない人工水草を用いることで水草の物理的機能の評価を可能にするということである。小スケールの実験では、自然の水草は短期間でザリガニに切断されてしまうため (Maezono et al. 2005; Gherardi and Acquistapace 2007; Sato et al. 2014)、水草密度の操作は困難であるが、人工水草を使うことでこの問題を解決できると考えた。

2.2. 材料と方法

2.2.1. 実験材料

実験は東京大学の田無演習林で、2011 年の 6 月から 7 月にかけて 28 日間行った。アメリカザリガニの他に、コノシメトンボ (*Sympetrum baccha matutinum*) の幼虫、ユスリカ (chironomid sp.) の幼虫、キクモ (*Limnophila sessiliflora*) を模したプラスチック製の人工水草、落葉広葉樹のリターを使用した。

ザリガニの餌動物としてトンボの幼虫を選んだのは以下の 4 つの理由からである。まず、既存研究ではザリガニの大発生とともにトンボ類が激減することが示されており (福井・岩本 2001; Maezono and Miyashita 2004)、トンボ類はザリガニのレジームシフトと深く関連していると考えられる。次に、トンボ幼虫はザリガニにとって比較的体サイズの大きな餌動物であり、またザリガニに捕まえられやすいため (Momot 1995)、ザリガニにとって重要な餌資源になりうる。第三に、水草が隠れ家としてザリガニのトンボ幼虫への捕食率に影響する (Sato et al. 2014)。最後に、絶滅の

危機に瀕している種が多く、保全上の価値が高い (Kadoya et al. 2009)。ただしコノシメトンボは日本全国に広く分布する普通種であり、実験に使用した個体は千葉県柏市から採集した。

ユスリカの幼虫はトンボ幼虫とザリガニの両方の餌動物として用いた。ザリガニが高密度化し、トンボ幼虫がほとんど観察されない場合でも、ユスリカ幼虫は比較的よく観察される (西嶋 未発表)。したがって、ザリガニが高密度状態を維持するのにユスリカが貢献している可能性が考えられる。ここでは、トンボ幼虫だけでなくユスリカ幼虫を調べることで、短期的な実験結果から長期的な帰結を推察するのに役立てられると考えた。

キクモは本州以南のため池、水路、水田などに分布する沈水植物である (角野 1994)。物理構造が比較的複雑なことから、トンボ幼虫やユスリカ幼虫の隠れ家として機能することが期待される。1 個の人工水草は 4 本の茎をもち、茎の長さは 10 cm 程度である。人工水草はザリガニへの水草の栄養的な貢献がないという点で実際とは異なる。しかし、人工水草の代わりに自然の水草を十分量導入した水槽実験においても、安定同位体分析からは水草の貢献度は 10%程度と推定されており、他の餌資源と比べて栄養的な影響は小さいと考えられる (西川 2013)。

リターは、ザリガニの代替の餌資源や水槽の底質として使用した。リターは実験を行った田無演習林の落葉広葉樹林から収集した。

2.2.2. 実験デザイン

20 個の水槽 (底面積 $73 \times 103 \text{ cm}^2$ × 高さ 30 cm) を以下の 5 つの処理に均等に 4 つずつ割り当てた。まず、ザリガニとトンボ幼虫の両方を入れた処理が 3 つである。これらの処理は人工水草の密度が異なり (無し: 0 個, 低密度: 72 個, 高密度: 144 個)、この密度はため池での自然密度 (Wang et al. 2000) に基づいて決定した。残りの 2 つの処理のうち、1 つはザリガニを導入せず、もうひとつにはトンボ幼虫を導入しなかった。これら 2 つの処理は、ザリガニとトンボ幼虫を両方導入した処理と比較することで、それぞれザリガニの捕食の影響とトンボ幼虫がザリガニの成長率に与える影響を明らかにするために設けた。この 2 つの処理には人工水草は導入しなかった。ユスリカ幼虫とリターは全ての水槽に導入した。これら 5 つの処理を空間的な偏りがないように設置

した。

ザリガニはメス 3 個体を各水槽に導入した。メス個体のみを用いたのは、メスの体サイズが繁殖した際の卵の数や幼体の数に強く影響するので (Gutierrez-Yurrita and Montes 1999)、メスの成長率が個体群成長率を大きく左右すると考えられるからである。また、成長率を測定するために体サイズの小さな個体を用い、実験開始時の重量 (平均 \pm 標準偏差) は $2.1\pm 0.5\text{g}$ 、甲羅長は $16.0\pm 1.0\text{mm}$ であった。本実験におけるザリガニの個体数やバイオマスは、野外観察 (Maezono et al. 2005; Rodríguez et al. 2005; Gherardi and Acquistapace 2007; Kobayashi et al. 2011) と比べるとやや低いが、これはザリガニが増加する前の状態を想定してるからである。

トンボ幼虫は実験開始時に各水槽に 50 個体導入し、その後 1 週間につき 20 個体ずつ追加した。またユスリカ幼虫も同様に、実験開始時に 30 個体導入し、その後 1 週間につき 30 個体ずつ追加した。これは、実際のため池はトンボやユスリカが断続的に移入する開放系であることに加えて、侵入したザリガニはため池内を広く動き回ること、今回の水槽より広いスケールの餌資源を利用できると考えられるからである。トンボ幼虫とユスリカ幼虫の密度は自然密度の範囲 (Benke 1976; 福井・岩本 2001; Maezono et al. 2005) に含まれるように設定した。

リターは各水槽に 300g (乾重量) ずつ導入した。また、ザリガニの共食いを減らすために、各水槽に塩化ビニル製のパイプ (直径 2.8~4.0cm, 長さ 8.0cm 程度) を 6 個導入した。

ザリガニの重量とトンボ幼虫の数は 1 週間につき 2 回測定した。この際にザリガニが死亡していた場合には、死亡個体に重量が近かった個体を代わりに導入した。ユスリカ幼虫は、実験を終了させた 28 日目のみ数えた。

2.2.3. 安定同位体比分析

実験期間中のザリガニの成長に貢献した餌資源を推定するために、実験に使用したザリガニ、トンボ幼虫、ユスリカ幼虫、リターの安定同位体比分析を行った。また、ザリガニが実験によって安定同位体比が変化したかどうかを調べるために、実験に使用しなかったザリガニ個体の分析も行った。ユスリカ幼虫に関しても、十分量のサンプルを確保するために、実験に使用しなかった

個体も分析の対象とした。採集したサンプルは即座に 60℃で 48 時間乾燥させたのちに、粉末化した。ザリガニに関しては腹部の筋肉を使用し、そのほかのサンプルは全部位を用いた。

分析は 2011 年の 11 月に柏市の東京大学大気海洋研究所で行った。炭素と窒素の安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) を元素分析計と質量分析計を組み合わせたオンラインの自動分析システム (FLASH EA/ConFlo III/DELTA plus XP, Thermo Fisher Scientific, Bremen, German) を計測した。分析はザリガニと体サイズの大きなトンボ幼虫に関しては個体ごとに行ったが、ユスリカ幼虫と体サイズの小さなトンボ幼虫に関しては、数個体をまとめて分析した。リターは水槽ごとに数個のサンプルを分析した。サンプルの安定同位体比は、標準物質 (炭素はベレムナイトの化石 (Pee Dee Belemnite)、窒素は大気中の窒素ガス) からの偏差の千分率 (‰) で表される：

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000. \quad (2.1)$$

R は炭素では $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 、窒素では $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ である。同位体比がすでに分かっている標準資料も分析し、サンプルの安定同位体比を補正した。補正のための標準物質として、動物 (ザリガニ、トンボ幼虫、ユスリカ幼虫) のサンプルに対してはアラニン、リターに対しては小麦を使用した。炭素と窒素の安定同位体比は栄養段階が 1 つ上がるごとに、それぞれおよそ 0.4‰, 3.4‰上昇すると推定されている (Post 2002)。

2.2.4. 統計解析

合計で 3 種類の統計解析を行った。すべての解析で一般化線形モデル (GLM) を構築し、各説明変数の有意性を尤度比検定によって調べた。解析は統計解析ソフト R 2.13.0 (R Development Core Team 2011) においてパッケージ”MASS” (Venables and Ripley 2002) を使用して行った。

まず、トンボ幼虫とユスリカ幼虫の生存数に対するザリガニと人工水草の密度の影響を解析した。独立性の仮定を満たすために実験終了時 (28 日目) の生存数のみを目的変数として使用した。トンボ幼虫における説明変数はザリガニの在不在と人工水草の密度であり、ユスリカ幼虫ではこれら 2 変数に加えてトンボ幼虫の在不在を用いた。人工水草の密度は連続変数とした (以下同様)。誤差分布はポワソン分布、リンク関数は対数リンクを用いた。

次に、各水槽におけるザリガニの平均成長率を目的変数とした解析を行った。まず、個体あたりの成長率である、最終重量の初期重量に対する自然対数比を求めた。途中で死亡した個体に対しては、その個体の死亡までの成長率と、代わりに導入した個体のその後の成長率を足した値を算出した。ただし、他個体に捕食された形跡がある死亡個体を発見した水槽については ($N = 4$)、個体あたりの成長率が増加していると考えられるため、解析から除いた。次に、各水槽でザリガニ 3 個体の平均成長率を計算した。説明変数として、トンボ幼虫の存在、人工水草の密度の 2 つを用いた。誤差分布は正規分布を仮定した。

最後に、安定同位体比分析の結果を解析した。各水槽において、ザリガニとトンボ幼虫の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の平均値を算出し、目的変数として用いた。ただし、捕食した餌が安定同位体比に反映されるまでに一定期間かかるため、実験の途中から導入した個体は解析から除いた。ザリガニの安定同位体比に対してはトンボ幼虫の存在と人工水草の密度を、トンボ幼虫の安定同位体比に対してはザリガニの存在と人工水草の密度を説明変数として用いた。誤差分布は正規分布を仮定した。

2.3. 結果

2.3.1. トンボ幼虫とユスリカ幼虫の生存数

ザリガニはトンボ幼虫とユスリカ幼虫の生存数を有意に減少させた (図 2.2; トンボ幼虫 : $P < 10^{-15}$, ユスリカ幼虫 : $P < 10^{-4}$)。一方、人工水草の密度が高まると、トンボ幼虫とユスリカ幼虫ともに生存数は有意に増加した (図 2.2; トンボ幼虫 : $P < 10^{-7}$, ユスリカ幼虫 : $P < 0.002$)。また、トンボ幼虫はユスリカの生存数に対して有意な影響を及ぼさなかった (図 2.2b; $P = 0.49$)。

2.3.2. ザリガニの成長率

実験終了後のザリガニの体重 (平均 \pm 標準偏差) は $5.9 \pm 1.7\text{g}$ であり、実験開始時から平均して 2.7 倍に増加した。トンボ幼虫はザリガニの成長率を有意に増加させた (図 2.3; $P < 10^{-4}$)。人工水草の密度が増加によって、ザリガニの成長率は有意に減少した (図 2.3; $P = 0.01$)。

2.3.3. 安定同位体比分析

ザリガニ、トンボ幼虫、ユスリカ幼虫、リターの安定同位体比は大きく異なっていた（図 2.4）。ザリガニの餌となるトンボ幼虫、ユスリカ幼虫、リターよりも $\delta^{15}\text{N}$ が高かった。また、実験に用いたザリガニ個体は実験に用いなかった個体よりも $\delta^{15}\text{N}$ が低く、実験によって安定同位体比が変化したことが示唆された。リターは 2 種類の餌動物（トンボ幼虫、ユスリカ幼虫）よりも $\delta^{15}\text{N}$ の値が明らかに低かった。トンボ幼虫とユスリカ幼虫の $\delta^{15}\text{N}$ は同程度であったが、 $\delta^{13}\text{C}$ は大きく異なっていた。トンボ幼虫の $\delta^{13}\text{C}$ はザリガニより高い傾向にあったのに対し、ユスリカ幼虫の $\delta^{15}\text{N}$ はザリガニよりも明らかに低かった。

処理間でのザリガニの安定同位体比を比較したところ、トンボ幼虫を入れた処理では $\delta^{13}\text{C}$ が有意に高かった（図 2.5a; $P = 0.005$ ）。つまり、トンボ幼虫を入れた水槽の方が、ザリガニの $\delta^{13}\text{C}$ はトンボ幼虫の $\delta^{13}\text{C}$ に近い値を示した。一方、トンボ幼虫はザリガニの $\delta^{15}\text{N}$ に対しては有意な影響を与えなかった（図 2.5b; $P = 0.84$ ）。人工水草の密度はザリガニの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ のどちらにも有意に影響しなかった（ $\delta^{13}\text{C}$: $P = 0.24$; $\delta^{15}\text{N}$: $P = 0.61$ ）。

処理間でのトンボ幼虫の安定同位体比を比較したところ、ザリガニを入れていない水槽では、ザリガニを入れた水槽よりも $\delta^{15}\text{N}$ が有意に高かった（図 2.5b; $P < 10^{-11}$ ）。一方でトンボ幼虫の $\delta^{13}\text{C}$ に対しては、ザリガニは有意な影響を及ぼさなかった（図 2.5a; $P = 0.22$ ）。人工水草の密度は、トンボ幼虫の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ のどちらにも有意な影響を与えなかった（ $\delta^{13}\text{C}$: $P = 0.82$; $\delta^{15}\text{N}$: $P = 0.40$ ）。

2.4. 考察

本章では水槽実験により、人工水草の密度がザリガニの採餌効率と成長率を低下させることを明らかにした（図 2.2-3）。また、実験に使用したザリガニの炭素安定同位体比がトンボ幼虫に近づいており（図 2.5a）、トンボの幼虫がザリガニの成長に貢献していることが示唆された。水草の物理構造が捕食者から被食者へのトップダウン効果に影響することは多くの既存研究で示されているが（Manatunge et al. 2000; Burks et al. 2001; Rantala et al. 2004; Warfe and Barmuta 2004）、被食

者から捕食者へのボトムアップ効果に影響することを示したのは本研究が初めてである。本実験の結果は、ザリガニが水草の隠れ家効果を喪失させることで、自身の個体群の成長を促進するという正のフィードバック機構のプロセスの一部が実証されたことを意味している（図 2.1）。

この正のフィードバック機構全体を実証するためには、さらに、（1）ザリガニ密度が高くなることで成長率が高まるかどうかと、（2）成長率の上昇がザリガニの高密度化を導くかどうか、の 2 点を調べる必要がある。最初の点については、本実験の後に行われた同様の水槽実験において既に実証されている（西川 2013）。この実験では自然の水草を用いて、ザリガニ密度が高い水槽では、水草の減少率が高まり、個体あたりの成長率も上昇したという結果が得られている。2 番目の点については、ザリガニの世代をまたぐほどの長期的な実験や観察を行う必要があるだろう。採餌効率の上昇がザリガニの成長率を一時的に高めたとしても、餌資源が大きく減少してしまえば、最終的にはザリガニ密度への正のフィードバックはあまり働かないかもしれない。しかし本実験では、トンボ幼虫だけでなくユスリカ幼虫に対するザリガニの採餌効率にも水草の影響が検出されている（図 2.2）。また、ザリガニの安定同位体比は水草密度の影響を受けておらず（図 2.5）、水草密度によるザリガニの成長率の違いはトンボ幼虫だけでなくユスリカ幼虫によっても引き起こされている可能性が考えられる。野外では、ザリガニが大発生しトンボ幼虫はほとんど観察されなくなった系においても、ユスリカ幼虫は比較的良好に観察されるため（西嶋 未発表）、こうしたユスリカ幼虫がザリガニの高密度状態の維持に貢献している可能性が考えられる。ザリガニ高密度化におけるトンボ幼虫とユスリカ幼虫の観察頻度の違いはおそらく、ため池に供給される期間の連続性に起因していると考えられる。つまり、トンボは不連続的に、ある限定的な期間しかため池に供給されない餌であるのに対し、ユスリカは比較的連続的に、絶えず供給されるような餌であると思われる。大発生後にザリガニが高密度状態を維持するのに、ユスリカのような、ため池外部から連続的に供給される餌動物が貢献していると推測される。

本研究において興味深い結果のひとつに、ザリガニを導入した水槽ではそうでない水槽に比べて、トンボ幼虫の窒素安定同位体比が低下していたことが挙げられる（図 2.5b）。また、ユスリカの生存数に対してはザリガニの存在は影響していたが、トンボ幼虫の影響は検出されなかった

(図 2.2b)。これらの結果を統合すると、ザリガニの存在がトンボ幼虫のユスリカ摂食量を減少させたと考えられる。したがって、トンボ類はユスリカをめぐるザリガニとの資源競争によって負の影響を受けているかもしれない。本実験の短期的な影響が個体群レベルの影響に反映されるかは定かではないが、潜在的には、トンボ類は (1) 捕食、(2) 生態系エンジニアリング、(3) 資源競争、という 3 つのプロセスによってザリガニからの負の影響を被ると考えられ、ザリガニに対する脆弱性が高い分類群であると推測される。

本実験で用いたような人工水草は、ザリガニが増加した淡水生態系を再生するのに貢献するかもしれない。水草の回復やそれを住み場所とする水生動物の保全のために、自然の水草を人為的に導入することが試みられているが、ザリガニの切断によって水草の定着が妨げられる (西嶋・西川, 未発表)。しかし、人工水草であればザリガニに切断されることはないので、水生動物に隠れ家を提供すると同時に、ザリガニの成長率を遅らせることもできるかもしれない。人工水草を導入するという考えは新しいわけではなく、富栄養化した湖沼において既に実施されている (Jeppesen et al. 1997; Schou et al. 2009)。人工水草を利用することによって動物プランクトンの個体数が増加し、植物プランクトンへのトップダウン効果が強まることが期待されている (Jeppesen et al. 1997; Schou et al. 2009)。人工水草は高価なので導入するのは沿岸域の一部に限られるが、確実に水草が定着するという利点があり、動物プランクトンの生存率を高めるのに一定の効果を示すようである (Schou et al. 2009)。ザリガニが増加したため池において、自然の水草や人工水草を導入することの有効性は、次章で数理モデルを用いて検討する。

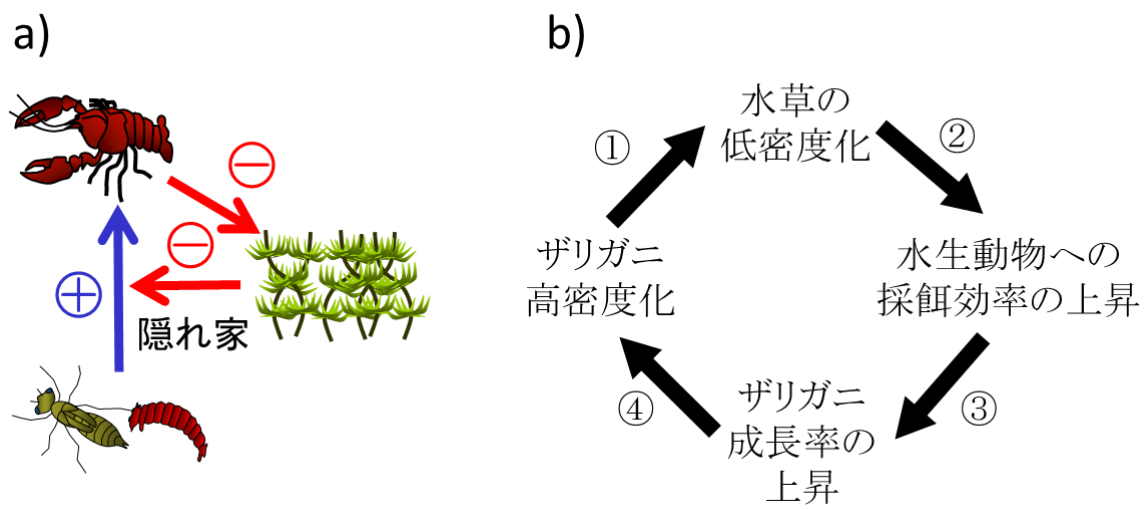


図 2.1. (a) ザリガニ－水草－水生動物の相互作用関係。(b) 正のフィードバックを引き起こす 4 つのプロセス。

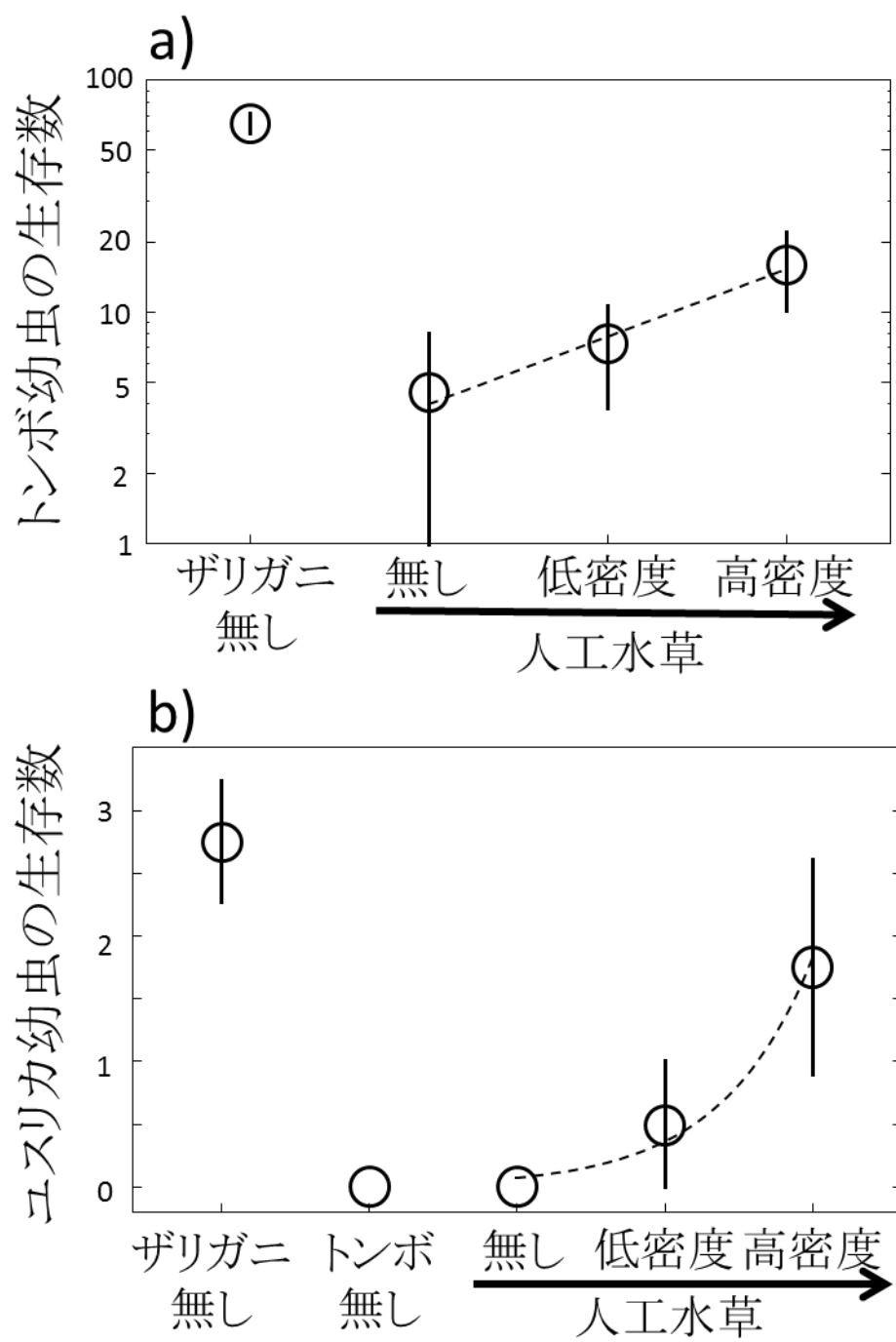


図 2.2. 各処理における実験終了時の (a)トンボ幼虫と (b)ユスリカ幼虫の生存数 (平均±標準誤差)。

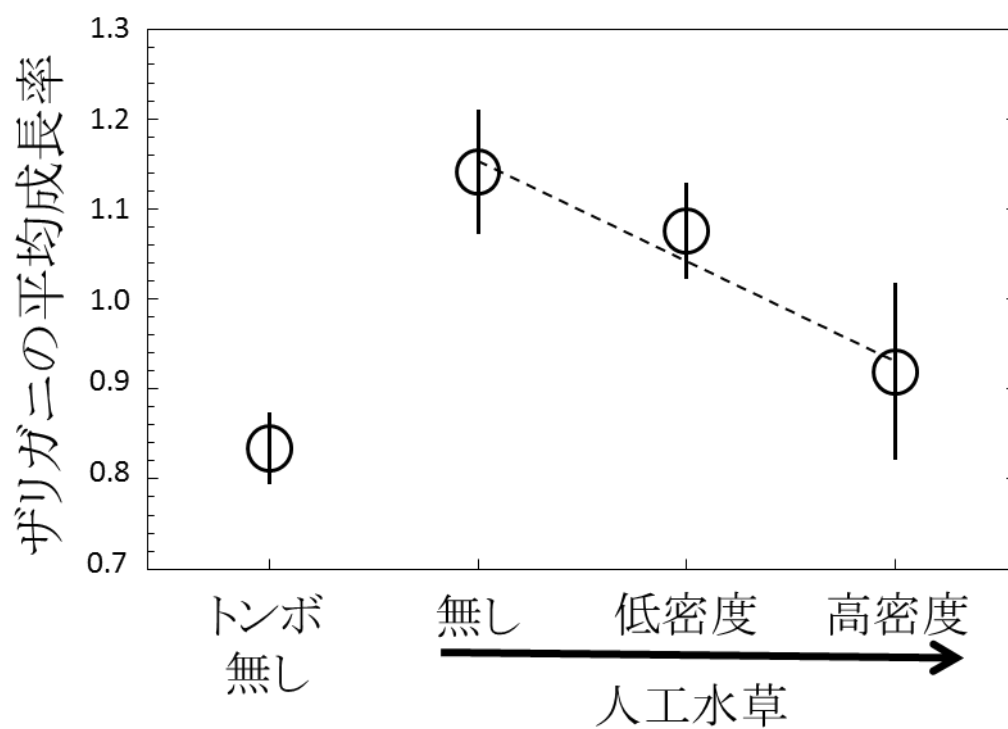


図 2.3. 各処理におけるザリガニの平均成長率（平均±標準誤差；水槽ごとに個体の平均成長率を算出）。

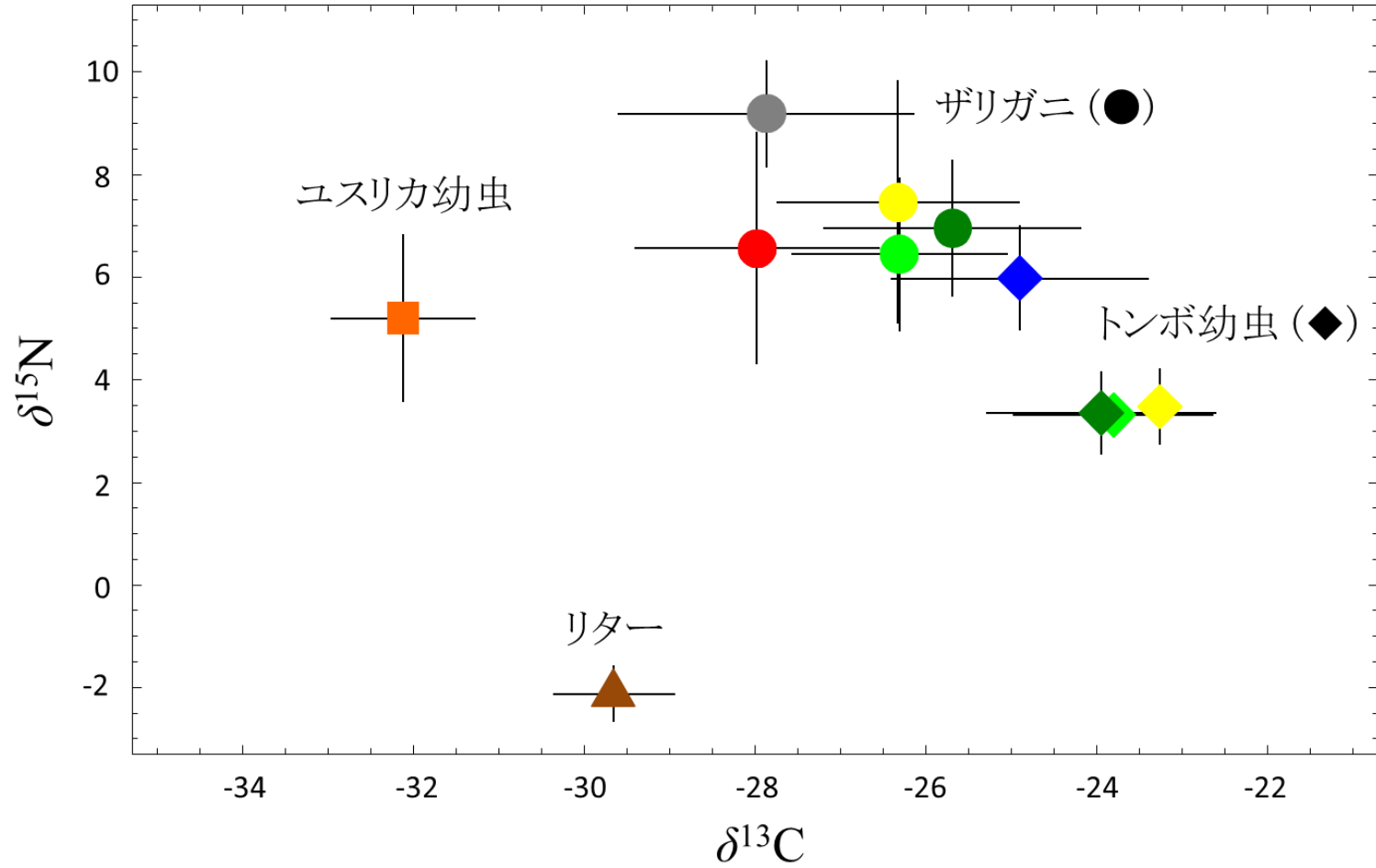


図 2.4. 各サンプルにおける炭素と窒素の安定同位体比 (平均±標準偏差)。トンボ幼虫とザリガニにおける色の違いは処理の違いを表す (青：ザリガニ無し、赤：トンボ無し、黄：人工水草無し、黄緑：人工水草低密度、緑：人工水草高密度、灰：実験未使用個体)。ユスリカ幼虫とリターは処理によって差がほとんど見られなかったため、まとめて表示した。

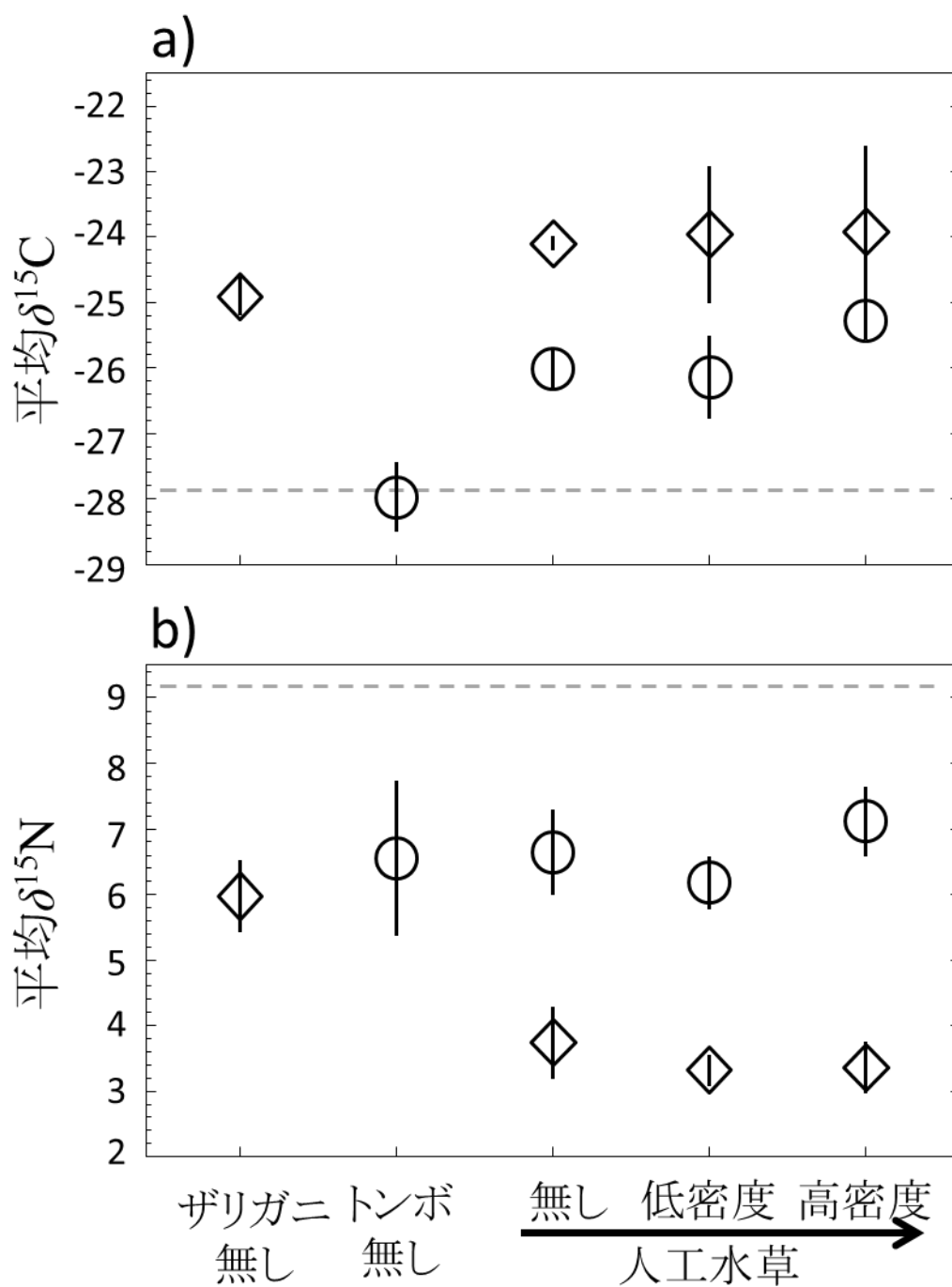


図 2.5. 各処理におけるザリガニ (○) とトンボ幼虫 (◇) の (a)炭素と (b)窒素の平均安定同位体比 (平均±標準誤差; 水槽ごとに安定同位体比の平均値を算出)。灰色の点線は実験に使用しなかったザリガニの安定同位体比の平均値を表す。

第3章 外来ザリガニによる群集レジームシフトの発生機構と管理戦略

3.1. はじめに

一般に、生態学的レジームシフトは生態系が元の状態を維持する能力、すなわちレジリエンスが外的な環境変化によって弱まることで引き起こされる (Scheffer et al. 2001; Scheffer and Carpenter 2003; Folke et al. 2004; Roff and Mumby 2012)。そのため、レジームシフトの予測と管理には、正のフィードバック機構の解明だけでなく、レジームシフトの駆動要因となる外的な環境変化を特定することも重要である (Suding et al. 2004; Roff and Mumby 2012; Altieri et al. 2013)。本章では、補助資源の増加が外的要因として、外来生態系エンジニアのよるレジームシフトを引き起こすという仮説を理論的に提示する。

ザリガニを支える補助資源であるリターの流入量の増加が、以下のプロセスによってため池群集のレジームシフトを引き起こすと考えた (図 3.1)。これまでの研究で、ため池へのリター流入量がザリガニのバイオマスを決める重要な要素であることが示されている (Kobayashi et al. 2011)。したがって、リター流入量が少ない状況ではザリガニの密度は低く維持され、水草は高密度で保たれる。これによりザリガニの水生動物への採餌効率は低下し、ザリガニの増加率が抑えられ、ザリガニの低密度状態が維持される。しかし、一旦リター流入量が高くなると、ザリガニが増加できるようになり、ザリガニの増加が水草の減少を引き起こす。さらに、隠れ家である水草の減少がザリガニの水生動物に対する採餌効率を高めることで、ザリガニの増加率がさらに高まる。つまりリター流入量の増加が、ザリガニの増加率を急激に高め、ザリガニが高密度の状態へのレジームシフトが生じ、これにより水生動物は大きく減少すると考えられる。

本章では数理モデルを用いて、この仕組みによってため池群集のレジームシフトが生じることを理論的に示す。生態系エンジニアリング効果を扱った理論研究は実証研究に比べて少なく (Wright and Jones 2006; Hastings et al. 2007; Jones et al. 2010)、特に栄養的相互作用も同時に扱っている研究は極めて少ない (但し Gilad et al. 2007 を参照)。野外で観察されているレジームシフトの多くには物理的なプロセスと栄養的なプロセスの両方が関与していることが多い (Folke et al.

2004; Suding et al. 2004; Byers et al. 2006)、生態系エンジニアリングと栄養的相互作用を統合した数理モデルを開発することは、レジームシフトの理解や管理に大きく貢献できると考えられる。ここでは、系外補助資源とザリガニのエンジニアリング効果による群集レジームシフトを理解し、効果的に管理するための2つの解析を行う。まず、群集レジームシフトの生起条件やパターンが、(1) 水草の隠れ家効果と (2) ザリガニに対する水草の脆弱性という、2つの水草の特性にどのように影響されるかを解析する。これは、これらの水草の特性は種類によって変化することが分かっており (Cronin et al. 2002; Sato et al. 2014)、ザリガニの生態系エンジニアリングの効果の大きさを決める重要な要素であると考えられるからである。次に、レジームシフトによりザリガニが高密度化した状況を対象に、(1) リター流入量の制御と (2) 水草の導入という2種類の間接的管理の有効性を調べる。この解析は、間接的管理によって系のレジリエンスを適切に操作し、生態系の回復を促進するという考え (resilience-based management) に基づいて行う。つまり、レジームシフトが生じたため池では、ザリガニが多く水草や水生動物の少ない状態のレジリエンスが高く、元の状態のレジリエンスが喪失していると考えられる (図 3.2a)。こういった状態ではザリガニを駆除しても効果的ではなく、駆除をやめればすぐにザリガニの個体数は回復してしまうだろう。しかし、リター流入量の制御や水草の導入によって、元の状態のレジリエンスを復活させることができれば、一度ザリガニを減少させることで元の状態を維持できる可能性が生まれる (図 3.2b)。さらに、ザリガニの高密度状態のレジリエンスを低めることができれば、回復に必要なザリガニの駆除量を減らすことができるだろう (図 3.2c)。この仮説に基づき、リター流入量の制御と水草の導入が系のレジリエンスに与える影響を解析する。

3.2. モデル

本モデルでは、水生動物 (N)、リター (L)、ザリガニ (C) のバイオマス密度の動態を表す。始めに水草の物理構造を介したエンジニアリング効果を考慮しない、栄養的相互作用のみを扱った基本モデルを示す：

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{a_N NC}{1 + a_N h_N N + a_L h_L L}, \quad (3.1a)$$

$$\frac{dL}{dt} = I - dL - \frac{a_L LC}{1 + a_N h_N N + a_L h_L L}, \quad (3.1b)$$

$$\frac{dC}{dt} = C \left[\frac{b_N a_N N + b_L a_L L}{1 + a_N h_N N + a_L h_L L} - e \right]. \quad (3.1c)$$

ザリガニからの摂食がなければ、水生動物は内的自然増加率 (r) と環境収容力 (K) で表されるロジスティック成長をし、リターは流入率 (I) と密度非依存の分解率 (d) で表されるドナーコントロールの動態を示す。ザリガニは水生動物とリターをそれぞれ、 $a_N N / (1 + a_N h_N N + a_L h_L L)$, $a_L L / (1 + a_N h_N N + a_L h_L L)$ の速度で消費する。これは、複数の餌に対するホリングの II 型（飽和型）の機能反応を表しており、 a_X と h_X ($X=N, L$) はそれぞれ、餌資源 X に対する捕食率と処理時間である。消費された水生動物とリターはそれぞれ、 b_N, b_L の効率でザリガニに同化し、ザリガニは呼吸や排せつにより一定の速度 e でバイオマスを失う。

次に、この基本モデルに水草を介した生態系エンジニアリングの効果を組み込む。物理構造は機能の反応の（処理時間よりも）捕食率に影響するという既存研究の提案 (Kéfi et al. 2012) に従って、水草の隠れ家効果がザリガニから水生動物への捕食率 (a_N) を弱めると仮定する。つまり、ザリガニから水生動物への捕食率が水草の密度 (M) が上昇すると減少すると仮定し、減少の程度は単位密度あたりの水草の隠れ家効果を表すパラメータ s によって決まるとする：

$$a_N = \frac{a_{N0}}{1 + sM}. \quad (3.2)$$

a_{N0} は水草が存在しない状況下におけるザリガニの捕食率である。さらに、水草の密度はザリガニ密度の増加に伴い単調に減少すると仮定し、減少の程度は水草の脆弱性を表すパラメータ v によって決まるとする：

$$M = \frac{M_0}{1 + vC}. \quad (3.3)$$

M_0 はザリガニが存在しない状況における水草密度である。これら 2 つの式を組み合わせると、ザリガニの水生動物に対する捕食率は

$$a_N = a_{N0} \left(\frac{1 + vC}{1 + vC + sM_0} \right) \quad (3.4)$$

となり、解析では sM_0 を水草の隠れ家効果を表すパラメータとして扱う。水草の隠れ家効果 (sM_0) が小さいほど、また水草のザリガニに対する脆弱性 (v) が高いほど、捕食率は大きくなる。またザリガニ密度が高まるほど、この捕食率は大きくなるので、ザリガニにアリー効果、つまり正の密度依存性が生じる。また本モデルでは、解析を容易に行うために、水草はザリガニに対する栄養的貢献がないことを仮定した。これは、胃内容物分析や安定同位体比分析、水槽実験においてザリガニ個体に対する水草の貢献度は水生動物やリターと比べて低いと推定されている結果 (Ilheu and Bernardo 1993; Alcorlo et al. 2004; Rudnick and Resh 2005; Kobayashi et al. 2011; Miyake and Miyashita 2011; 西川 2013) に基づいている。水草の栄養的貢献がモデル結果に与える影響については付録 3.2 で検討した。

3.3. 解析

3.3.1. リター流入量の変化に対する群集の反応

ここでは、リター流入に対する群集の反応に関する、2 種類の解析を行った。まず、リター流入量の変化に対する群集の反応を場合分けし、水草の隠れ家効果とザリガニに対する脆弱性の観点から、各反応タイプが生じる条件を求めた。ここでの反応タイプとは、代替安定状態によって生じる履歴現象 (ヒステリシス; hysteresis) や不可逆性 (irreversibility) のことである。すなわち、リター流入量を増加させたときと減少させたときで群集状態が変化する経路が異なる (履歴現象; 図 3.3 参照) かどうかや、増加させたのちに減少させたときに群集の状態が元に戻らない (不可逆性) かどうかに基づいて場合分けを行った。この解析は平衡点を数値計算で算出し、平衡点の局所安定性はヤコビアン行列の固有値を用いて判別した。

次に、これらの水草の特性 (隠れ家効果とザリガニに対する脆弱性) がレジームシフトの閾値や強さに与える影響を解析した。ここでは Genkai-Kato and Carpenter (2005) に倣って、本モデルで得られる履歴現象の特徴を表す 4 つの値 (C_0 , N_0 , I_0 , I_1 ; 図 3.3) を定義した。 C_0 と N_0 はレジームシフトが生じたときのザリガニと水生動物の平衡密度である。 C_0 が大きくなれば、または N_0 が小さくなれば、強いレジームシフトが生じることを意味している。 I_0 はザリガニが増加するレジーム

ムシフトが生じるリター流入量の閾値である。他方、 I_1 はザリガニが増加した状態を元に戻す際のリター流入量の閾値である。この2つのリター流入量の閾値の差 ($I_0 - I_1$) は履歴現象の強さに相当する。これら4つの値が水草の隠れ家効果とザリガニに対する脆弱性によってどのように変化するかを解析した。 I_0 は解析的に得られた式を用いて算出し、それ以外の3つの値 (C_0, N_0, I_1) は数値計算によって求めた。

3.3.2. リター流入量の制御と水草の導入の有効性

最後に、ザリガニのレジームシフトにより劣化した生態系を回復させるうえで、リター流入量の制御と水草の導入という2種類の有効性を調べた。具体的には、これらの管理を行うことでザリガニが増加した状態のレジリエンスを低め、同時に元の状態のレジリエンスを高めることが効果的かどうかを解析した。これは図 3.2 で示したように、もし間接的管理によって系のレジリエンスを適切に操作できれば、回復に必要なザリガニの駆除努力量を低めることが可能となり、また駆除をやめても元の状態が維持されるという考えに基づいている。ザリガニが増加した状態の相対的なレジリエンス (RRI; relative resilience index) を以下の式で定義する：

$$RRI = \begin{cases} 1 & \text{ザリガニが定着する平衡点のみ安定の場合} \\ 0 & \text{ザリガニが絶滅する平衡点のみ安定の場合} \\ 1 - \frac{C_{US}}{C_{LS}} & \text{両方の平衡点が安定の場合} \end{cases} \quad (3.5)$$

C_{LS} はザリガニが定着している局所安定の平衡点におけるザリガニ密度 (図 3.3a における上の実線) であり、 C_{US} は不安定平衡点におけるザリガニ密度 (図 3.3a における点線) である。すなわち RRI は、2つの安定平衡点を分ける不安定平衡点を越えて、系を元の状態へと戻すために必要なザリガニ除去の割合である。また、本モデルではザリガニが絶滅する平衡点を回復の目標値として扱っているが、実際の系では外部からのザリガニの移入が起こるため、ザリガニを根絶させることは困難である。したがって、本モデルにおけるザリガニ絶滅の平衡点は、野外ではザリガニが水生動物や水草に影響を与えない程度の低密度を維持している状態に相当すると考えられる。

リター流入量の制御と水草導入の効果は、モデルのパラメータを以下のように再定義すること

で組み込んだ：

$$I = \frac{I_D}{1 + \eta}, sM_0 = sM_D(1 + \theta), \text{ and } v = \frac{v_D}{1 + \omega\theta}. \quad (3.6)$$

I_D, sM_D, v_D はそれぞれ、リター流入量、水草の隠れ家効果、ザリガニに対する水草の脆弱性の管理前の値である。ザリガニが増加するレジームシフトが起きた状態からの管理を考えるので、 $I_D > I_0$

(図 3.3 参照) を仮定する。 η はリター流入量の制御レベルを表すパラメータであり、 $\eta = 1$ はリター流入量を半分にすることを意味している。この解析では、管理上の現実性を考慮して $0 \leq \eta \leq 1$ と仮定した。これは、ため池周辺の樹木を過剰に伐採すると、その樹木を利用する生物（鳥類など）に悪影響を及ぼす可能性が考えられるからである。一方、 θ は導入する水草量を表すパラメータであり、 $\theta = 1$ は元の量の水草を導入することを意味している。実際には、元の量より多い水草を導入すること非現実的であるので、ここでは $0 \leq \theta \leq 1$ を仮定した。また、 ω は水草の導入に伴う、水草の脆弱性を弱める効果を表すパラメータである。ザリガニ切断されにくい水草や前章で用いたような人工水草などを選択的に導入すれば、水草の導入は隠れ家効果を高めるだけでなくザリガニに対する脆弱性を弱められると考えた。 $\omega = 0$ は元と同じ種類の水草を導入することを、 $\omega = 1$ は全く切断されない水草を導入することを意味する。以上の条件下で、 η, θ, ω の変化が RRI に与える影響を解析した。

3.3.3. パラメータの設定と感度分析

本研究は、野外において代替安定状態とレジームシフトが生じる可能性に着目するため、まず既存研究や前章の実験から推定したパラメータの値を用いて解析を行った (表 3.1)。しかし、この推定値は様々な不確実性によって変化すると考えられるため、パラメータの感度分析を行った (付録 3.1-4)。この感度分析では、初期値の $\pm 50\%$ の範囲からランダムにパラメータ値を選んだ 10,000 個のパラメータセットを用いて、初期設定における結果の妥当性や解析結果に影響するパラメータを調べた。数理計算には Mathematica 8.0 (Wolfram Research 2010) を用い、感度分析で行った統計解析には R 2.13.0 (R Development Core Team 2011) を使用した。

3.4. 結果

3.4.1. リター流入量の変化に対する群集の反応の種類

水草の脆弱性と隠れ家効果を変化させることによって、リター流入量に対する系の反応は 4 種類に変化した (cases A-D; 図 3.4)。まず case A では、リター流入量によらずザリガニは侵入可能となり、水生動物の密度は常に低くなる (図 3.4a)。このパターンは水草の隠れ家効果が小さいときに生じる (図 3.5)。これは、水草の隠れ家効果が低いと、リター流入量が低い状態でもザリガニが水生動物を十分に捕食できるためである。Case A の条件は解析的に求めることが可能であり、ザリガニが侵入可能となるリター流入量

$$I_0 = \frac{d[e(1 + sM_0) - a_{N0}K(b_N - eh_N)]}{a_L(1 + sM_0)(b_L - eh_L)}, \quad (3.3)$$

が I_{\min} (=14 [g/m²][yr]⁻¹; 表 3.1 参照) よりも小さいことがその条件である。 I_0 は (3.1c) 式の $(1/C)(dC/dt)=0$ に、 $N=K$, $L=I_0/d$, $C=0$ を代入することで得られる。

Case B では、リター流入量が小さいときにはザリガニが絶滅する平衡点が安定であるが、リター流入量が I_0 よりも高まるとザリガニが侵入可能になり、平衡密度が徐々に大きくなる (図 3.4b)。水生動物の平衡密度は、リター流入量が高まるにつれて環境収容力から緩やかに減少する。この反応は、水草の隠れ家効果がある程度高く、ザリガニに対する水草の脆弱性が非常に低いときに生じる (図 3.5)。

水草の隠れ家効果と脆弱性の両方がある程度以上高いと、代替安定状態が生じる (cases C-D; 図 3.4c-d, 3.5)。これは、ザリガニのエンジニアリング効果が強く働くことによって、代替安定状態が生じることを示している。このとき、リター流入量が高まり I_0 を超えると、ザリガニの密度が急激に増加し、水生動物の密度が激減するという群集レジームシフトが生じる。

Cases C と D は、リター流入量を減少させたときに生態系の状態が元に戻るかどうかで分けられる。代替安定状態が中程度のリター流入量で生じる case C では、一度ザリガニが増加するとリター流入量を I_0 まで戻すだけでは状態は回復しないが、さらにリター流入量を減らせば回復する (図 3.4c)。すなわち、リター流入量を増加させたときと減少させたときで状態が辿る経路が異なる、履歴現象が生じる。この反応タイプは水草の隠れ家効果が強く、ザリガニに対する脆弱性が

中程度のときに生じる（図 3.5）。表 3.1 で示した初期設定のパラメータセットはこの case C を示す（図 3.4c）。

一方、リター流入量が少ないときに代替安定状態が生じる case D では、一度ザリガニが増加するレジームシフトが起こるとリター流入量を最小値まで減らしても系の状態は回復しない（図 3.4d）。すなわち、不可逆性のパターンを示す。Case D は水草の隠れ家効果が中程度で、ザリガニに対する脆弱性が高いときに生じる（図 3.5）。

初期設定値（表 1）を中心にパラメータの値をランダムに変化させて行った感度分析では、ほとんどのパラメータセットが case C (64.5%) か case D (33.8%) を示した（付録 3.1）。残りは case A (1.7%) を示し、case B となるパラメータセットは存在しなかった。また、水草の栄養的貢献を加味すると履歴現象の程度は弱まるものの（図 A3.1）、現実的な仮定の下では依然として履歴現象や不可逆性が生じる可能性が高いことが示された（付録 3.2）。これらの結果は、広いパラメータ領域で代替安定状態が生じており、リター流入量の増加が群集レジームシフトを引き起こす可能性が高いことを示唆している。

3.4.2. 群集レジームシフトの強さと閾値

水草の隠れ家効果は図 3.3 で定義した 4 つの値すべてに影響した（図 3.6a-b）。隠れ家効果が高まると、 C_0 は徐々に大きくなり、 N_0 は緩やかに減少した（図 3.6a）。この結果が興味深いのは、本来は水生動物を守るはずの水草の隠れ家としての機能が、レジームシフトが起こる際には水生動物にとっては負に働き、さらにザリガニには正の影響をもたらすことである。この理由は、水草の隠れ家効果が大きくなると、レジームシフトが生じるリター流入量の閾値 (I_0) が高まるので（図 3.6b）、ザリガニにとっての資源の利用可能量が増加するためである。また、水草の隠れ家効果は、回復の際のリター流入量の閾値 (I_1) も高める（図 3.6b）。したがって、水草の隠れ家効果の大きさは履歴現象の強さ ($I_0 - I_1$) にはあまり影響しない。

一方、水草のザリガニに対する脆弱性は I_0 以外の 3 つの値 (C_0, N_0, I_1) を変化させた（図 3.6c-d）。水草の脆弱性が低い値から少し高まると、レジームシフトの際のザリガニ密度 (C_0) は急激に増加

し、水生動物の密度 (N_0) は急激に減少する(図 3.6c)。しかし、それ以上に水草の脆弱性が高まると、ザリガニ密度と水生動物の密度はともに緩やかに減少する。これは、捕食率が高まることで水生動物が減少し、それに従いザリガニにとっての資源の利用可能量も低下するからである。水草の脆弱性はザリガニが増加するレジームシフトの際のリター流入量の閾値 (I_0) には影響しないが((3.3) 式参照)、脆弱性の増加は回復の際のリター流入量の閾値 (I_1) を低下させる(図 3.6d)。そのため、ザリガニに対する水草の脆弱性の増加は履歴現象の効果 ($I_0 - I_1$) を強める。

水草の隠れ家効果とザリガニに対する脆弱性を含むすべてのパラメータの影響を感度分析で調べたところ、目的変数 ($C_0, N_0, I_0, I_1, I_0 - I_1$) によって影響力のあるパラメータの傾向が大きく異なるという興味深いパターンが得られた(表 3.2; 付録 3.3)。まず、レジームシフトの際のザリガニと水生動物の平衡密度 (C_0, N_0) に対しては、生態系エンジニアリングに関するパラメータ (sM_0, v) の影響が強い傾向にあった(表 3.2; 図 A3.2)。一方、2つのリター流入の閾値 (I_0, I_1) に対しては、これらのパラメータの影響は小さかった(表 3.2; 図 A3.3)。これは、図 3.6b, d で示された水草の隠れ家効果やザリガニに対する脆弱性の影響は、他のパラメータの影響と比べて相対的に小さいことを示唆している。また、 I_0 と I_1 では影響力の強いパラメータが異なっていた。ザリガニが増加する際のリター流入量の閾値に対しては、リターに関するパラメータ (d, b_L, a_L) が強く影響していた(表 3.2; 図 A3.3a)。他方、回復の際のリター流入量の閾値 (I_1) に対してはリターに関するパラメータは重要ではなく、水生動物に関するパラメータ (K, b_N, a_{N0}) が大きな影響を及ぼしていた(表 3.2; 図 A3.3b)。これに伴い、履歴現象の強さ ($I_0 - I_1$) に対してはリターに関するパラメータ (d, b_L, a_L) と水生動物に関するパラメータ (K, b_N) が共に影響していた(表 3.2; 図 A3.4)。この感度分析の結果は、レジームシフトの強さに対しては生態系エンジニアリングに関わるプロセスが重要であるが、レジームシフトが生じる閾値や履歴現象の強さに対しては栄養的な相互作用プロセスが重要であると要約できる。

3.4.3. リター流入量の制御と水草の導入の有効性

リター流入量の制御と水草導入の効果を比較すると、ザリガニが定着している状態におけるレ

レジリエンスを低める効果は前者の方が大きかった（図 3.7）。しかし、リター流入量を半分まで減らしても ($\eta = 1$)、RRI は 1 から 0.8 程度までにしか減少しない。水草の導入に至っては、単独で行ってもレジリエンスはほとんど変化しない。

しかし、リター流入量の制御と水草の導入を組み合わせると、レジリエンスが相乗的に低下する（図 3.7）。たとえば、リター流入量を半分にまで減少させ ($\eta = 1$)、元と同じ種類・量の水草を導入すると ($\theta = 1; \omega = 0$)、RRI は 0.3 程度にまで減少する（図 3.7a）。ザリガニに対する脆弱性が低い水草を選択的に導入すると ($\omega = 0.5$)、相乗効果はさらに強くなり、RRI が 0 となることもある（図 3.7b）。これは 2 種類の間接的管理を組み合わせることで、ザリガニを駆除しなくても生態系が回復することができるという理論的な可能性を示している。

感度分析は上記の結果が広く成立することを示すと同時に、新たに以下の予測を導いた：(1) リター流入量の制御のみでレジリエンスを十分に低める場合がある（図 A3.5a）；(2) 2 種類の間接的管理を組み合わせてもレジリエンスがあまり変化しないことがある（図 A3.5c）；(3) 管理前のリター流入量 (I_D) がレジームシフトの生じた閾値 (I_0) から近い場合、2 つの間接的管理の組み合わせによってレジリエンスを十分に低下させられる可能性が高まる（図 A3.6）。

3.5. 考察

本章では、前章の実験や既存研究に基づいた数理モデルを構築し、外来ザリガニの生態系エンジニアリングの効果と補助資源の効果が組み合わさることによって、群集のレジームシフトが生じることを理論的に示した。さらに、水草の隠れ家効果やザリガニに対する脆弱性が変化することによって、履歴現象のパターン（図 3.4c）だけでなく、不可逆性と呼ばれるパターン（図 3.4d）も起こり得ることが予測された。現時点では、定量的なデータを用いてこのモデル予測を検証することはできていない。しかし定性的には、日本や海外での実証研究（福井・岩本 2001; Rodríguez et al. 2003; Rodríguez et al. 2005）から示唆されているザリガニが急激に大発生し、水生動物や水草が激減するというパターンを説明可能である。また、幅広いパラメータ設定で代替安定状態が生じる結果が得られたことから（付録 3.1-2）、今回提示した仕組みによって外来ザリガニによる

群集レジームシフトが生じる可能性は高いといえるだろう。本章ではさらに、リター流入量の制御と水草の導入という 2 種類の間接的管理の組み合わせが、ザリガニが高密度で定着した状態のレジリエンスを相乗的に低下させることを示した (図 3.7)。一般に、ザリガニの個体数を駆除のみで十分に低下させることは困難であると考えられている (Hein et al. 2006; Freeman et al. 2010; Gherardi et al. 2011)。したがって、間接的管理の有効性を提示したことはため池の生物群集の保全を効果的に行ううえで重要であると考えられる。以下では本結果に基づき、ザリガニが侵入したため池の群集管理への提言を行い、さらに外来の生態系エンジニアや生態学的レジームシフトの影響を理解するための重要な点について議論する。

3.5.1. ため池群集管理に対する提言

本モデルでは、水草の隠れ家効果とザリガニに対する脆弱性が高いときに、履歴現象や不可逆性のパターンが生じた (図 3.5)。これは、ザリガニの生態系エンジニアリング効果が強く働くことで代替安定状態が生じることを示している。一方、水草の隠れ家効果はザリガニによるレジームシフトを引き起こすリター流入量の閾値を高める (図 3.6b)。したがって、ザリガニの個体数が低いため池では、水草を保全することでザリガニのレジームシフトを抑制することができると考えられる。しかし、水草の隠れ家効果が大きくなるとレジームシフトが生じた際のザリガニ密度が高まり、水生動物の密度が低くなる (図 3.6a)。したがって、ザリガニの大発生を防ぐためには、水草の保全とリター流入量の抑制というため池の内外での管理が重要だと考えられる。

ザリガニが一度増加し、駆除が効果的でない系に対しては、まずリター流入量の制御をザリガニ駆除と合わせて行うことで回復を試みるのが優先順位の高い管理戦略となるだろう。これは、リター流入の制御は水草の導入と比べて効果が大きく (図 7a-b)、それだけで十分にレジリエンスを回復させる可能性もあるからである (図 A3.5a)。この結果は、実践的な側面からも理にかなっていると思われる。日本では 1960 年代までは薪や木炭を収穫するために雑木林は定期的に択伐されており、里山に生息する生物はこうした人間の管理によって創出された環境を利用して生存してきた (Kobori and Primack 2003)。したがって、森林管理の再開が在来生物群集に二次的な負の影響

響を与える可能性は低いと考えられる。リター流入量の制御の有効性を妨げるプロセスとして考えられるのは、リターの蓄積量の増加が招く分解率の低下である。つまり、リターが多く蓄積したため池では、溶存酸素濃度が低い底深くではデトリタス分解者によるリターの分解速度が低下し、リター量が減少するまでに長時間を要することが予想される。ため池で伝統的に行われていた「池干し」は底に溜まっている有機物を除去できるので、リター量の低下を促進し、回復の速度と可能性を高められるかもしれない。すでに多くのリターが蓄積しているため池では可能であれば池干しを一度行い、蓄積しているリターを除去することで、リター流入量の制御の効果を高められると考えられる。

水草の導入は単独で行っても効果的でないが（図 3.7, A3.5b）、リター流入量の制御と併用して行うことで効果的になり得る（図 3.7, A3.5c）。したがって、水草の導入はリター流入の制御を行っても回復が見られない場合の有効な管理手法となりうる。しかし、ため池全体に水草を導入するのは実質的には不可能であるため、一部の区画に限定して行うのが現実的であると考えられる。実際に、ザリガニの移入を妨げる柵を設けることで、水草が定着可能になるというパターンが観察されている（未発表）。水草を導入する柵はひとつではトンボ類などの個体群を維持するには不十分であると考えられるので、水生動物の個体群を保全するためにはため池内に複数の柵を設置することが必要となるだろう。しかし、水草がザリガニにとって重要な餌資源である場合には、水草の導入はむしろザリガニを増加させるという意図せぬ帰結をもたらすかもしれない。これまでの研究からはザリガニに対する水草の栄養的貢献は低いと推定されているが（Ilheu and Bernardo 1993; Alcorlo et al. 2004; Rudnick and Resh 2005; Kobayashi et al. 2011; Miyake and Miyashita 2011; 西川 2013）、水草の導入とザリガニ密度の関係は調べられていない。この予想外の帰結を防ぐためにも、ザリガニに消費されにくい水草を特定することは重要な試みとなるだろう。

しかし、リター流入の制御と水草の導入を組み合わせても、レジリエンスがあまり変化しない場合もある（図 A3.5c）。このような、間接的管理に対してレジリエントな系は、管理前のリター流入量がレジームシフトの生じた閾値を大きく上回っている状況で生じやすい（図 A3.6）。逆に、リター流入の制御と水草の導入という間接的管理が十分に効果的であるためには、管理前

のリター流入量がレジームシフトの閾値から近い必要がある（図 A3.6）。したがって、ザリガニの大発生が起きてしまったとしても、さらなるリター流入量の増加を抑制することは、後にリター流入量の減少と水草の導入を集中的に行う際の回復可能性を高めるうえで重要である。

本モデルでは考慮されていないが、実際の多くのため池では外部からのザリガニ個体の移入があると考えられる。したがって、ザリガニの根絶を管理の目標とすることは現実的ではない。しかし、ザリガニの移入量が多くなければ、リター流入量の制御や水草の導入によって水草や水生動物の高密度状態への回復は実現できると考えられる。上述した、ため池に設置した柵の中で水草が定着できた大きな要因はメッシュサイズの小さなネットを用いることで、ザリガニの移入を抑制したことであると考えられる。一度ザリガニが増加してしまった系を管理する際には、在来水草や水生動物への影響が現れない程度にザリガニ密度を抑えることを目標とし、まずはため池の一部を対象とした管理活動から始めるのが現実的な戦略かもしれない。

3.5.2. 外来エンジニア、レジームシフト、間接的管理への一般的な示唆

本モデルの成果はザリガニに侵入されたため池だけでなく、他の系にも応用可能である。まず、ここで提示した新たなレジームシフトのプロセスは他の外来生態系エンジニアも引き起こす可能性が高いと考えられる。一般に、生態系エンジニアは物理的環境を改変することで同種個体群にとっての好適な生息地を創出することが多い (Jones et al. 1997; Cuddington and Hastings 2004; Wilson 2007; Jones et al. 2010)。また、生態系エンジニアは補助資源に支えられることで成長率や個体数を増加させることが示唆されている (Aplet 1990; Moore 2006; Baines et al. 2007)。たとえば、侵入した湖の環境を劇的に改変するカワホトトギスガイ (*Dreissena polymorpha*) は、陸上由来の有機物質によって成長を促進する (Baines et al. 2007)。したがって、外来生態系エンジニアが誘発する正のフィードバックを補助資源が促進することで生じるレジームシフトは普遍性が高いプロセスであると考えられる。

また、本研究はレジームシフトや履歴現象の理解を深めるためには、生態系エンジニアリングの効果と栄養的相互作用を統合的に考慮することの重要性を示唆している。ザリガニによるレジ

ームシフトの強さには水草の隠れ家効果やザリガニに対する脆弱性といった物理的なプロセスが強く影響していたのに対し、レジームシフトが生じる閾値や履歴現象の強さには栄養的相互作用に関わるプロセスの影響が大きかった（表 3.2; 図 A3.2-4）。この結果は、レジームシフトや履歴現象のどの側面に着目するかによって、生態系エンジニアリングと栄養的相互作用の相対的重要性が変化することを示唆している。同じような解析を行っている研究はおそらく存在しないので、現時点ではこの結論がどの程度一般的なのは不明である。しかしながら、これまでに報告された生態系レジームシフトの多くは、ある特定のプロセスによって生じたわけではなく、非栄養的相互作用と栄養的相互作用の両方が関連することで生じたように思われる（Folke et al. 2004; Suding et al. 2004; Byers et al. 2006）。レジームシフトや履歴現象を正確に予測し、適切に管理するためには、栄養的相互作用と非栄養的相互作用の両プロセスを統合することが必要だろう。

最後に、本研究は複数の間接的管理の相乗効果を定量的に示したという点で新規性が高い。最近の外来種管理では、駆除のみでの回復が困難である場合には、間接的管理を併用して行うことで回復を試みるという考え方が普及しつつある（Simberloff et al. 2005; Hulme 2006; Buckley 2008; Simberloff 2009）。このアプローチでは、劣化した状態のレジリエンスを低め、同時に望ましい状態のレジリエンスを高めることをできる適切な管理手法を選択することが重要である。しかし、ある特定の管理手法がレジリエンスを十分に变化させるとは限らないため、複数の管理手法を組み合わせることの重要性を示したことは価値が高いと考えられる。ただし、本モデルの予測はまだ実証されていない。外来種の駆除と複数の間接的管理を組み合わせて行うことの有効性を実証することは、修復困難な生態系を効果的に管理するうえで重要な取り組みとなるだろう。

表 3.1. 本モデルで用いた変数とパラメータの値。

記号	意味	単位	値	推定に用いた文献
状態変数				
N	水生動物のバイオマス密度	g/m^2		
L	リターの重量密度	g/m^2		
C	ザリガニのバイオマス密度	g/m^2		
パラメータ				
r	水生動物の内的自然増加率	yr^{-1}	4.0	Benke 1976
K	水生動物の環境収容力	g/m^2	3.0	Benke 1976
$I (I_D)$	リター流入量(制御前の-)	$(\text{g/m}^2)(\text{yr})^{-1}$	14-464 (400) [†]	Kobayashi et al. 2011
d	リター分解率	yr^{-1}	1.8	Langhans et al. 2008
a_{NO}	水草の不在下におけるザリガニの水生動物への捕食率	$(\text{g/m}^2)^{-1}(\text{yr})^{-1}$	4.2	本論文第 2 章
a_L	ザリガニのリターへの捕食率	$(\text{g/m}^2)^{-1}(\text{yr})^{-1}$	0.08	本論文第 2 章
h_N	ザリガニの水生動物に対する処理時間	yr	0.03	Yodzis & Innes 1992
h_L	ザリガニのリターに対する処理時間	yr	0.005	Yodzis & Innes 1992
b_N	水生動物のザリガニへの同化効率	無次元	0.92	Whitledge & Rabeni 1997
b_L	リターのザリガニへの同化効率	無次元	0.14	Whitledge & Rabeni 1997
e	呼吸や排せつによるザリガニのバイオマス減少率	yr^{-1}	2.8	Yodzis & Innes 1992
$v (v_D)$	水草のザリガニに対する脆弱性 (水草導入前の-)	$(\text{g/m}^2)^{-1}$	5.0	Rodríguez et al. 2005
$sM_0 (sM_D)$	水草の隠れ家効果(水草導入前の-)	無次元	12	本論文第 2 章
η	リター流入量の制御レベル	無次元	0-1	
θ	水草導入レベル	無次元	0-1	
ω	水草導入に伴う水草の脆弱性の減少率	無次元	0, 0.5 [‡]	

[†] 管理戦略の解析では、 $I_D=400 [\text{g/m}^2][\text{yr}]^{-1}$ を使用した。

[‡] 元と同じ種類の水草を導入する場合として $\omega=0$ を、脆弱性の低い水草を導入する場合には $\omega=0.5$ を用いた。

表 3.2. 感度分析で示された履歴現象のパターンに大きく影響するパラメータ（付録 3.2 参照）。

意味	目的変数	影響の強いパラメータ*
レジームシフト時のザリガニの平衡密度	C_0^{\dagger}	sM_0, v, K
レジームシフト時の水生昆虫の平衡密度	N_0^{\ddagger}	v, e, sM_0, b_N, r
ザリガニのレジームシフトが生じるリター流入量の閾値	I_0	e, d, b_L
回復が起こるリター流入量の閾値	I_0	e, K, b_N
履歴現象の強さ	$I_0 - I_1$	K, d, b_L, a_L

* 決定木の上位 3 階層までに選ばれたパラメータ。

† 実際の解析は基準化をした値で行った（付録 3.2 参照）。

‡ 実際の解析には、基準化した値を対数変換したものを使用した（付録 3.2 参照）。

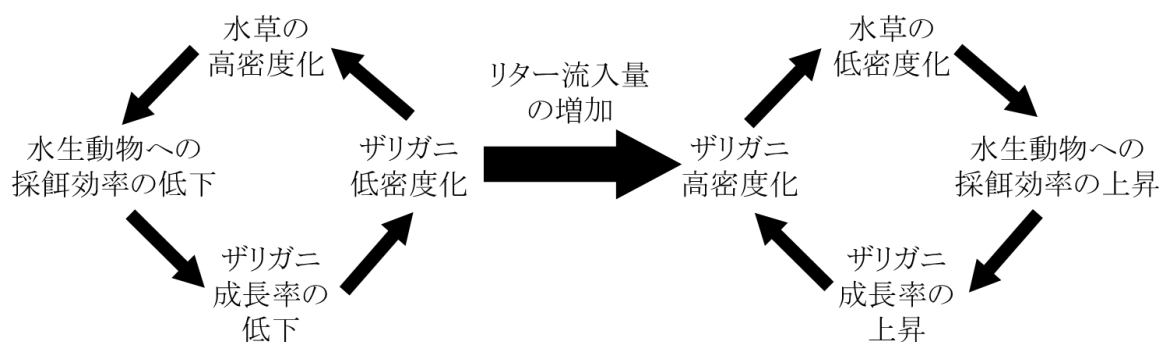


図 3.1. リター流入量の増加が招くフィードバックの方向性の変化。

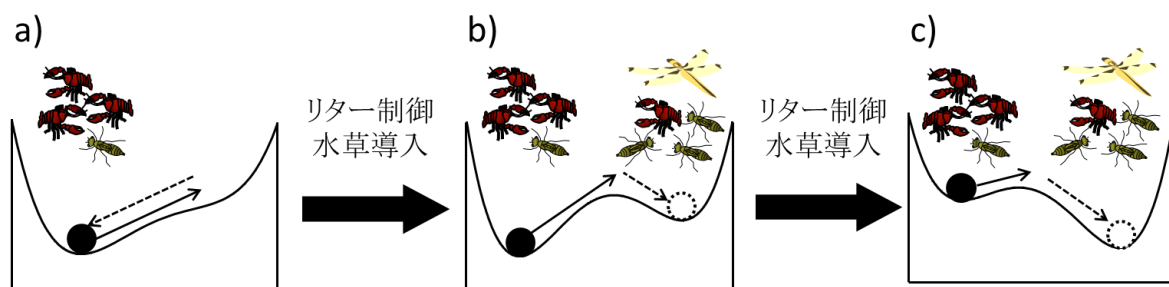


図 3.2. 間接的管理（リター流入量の制御、水草の導入）による安定状態の変化。レジームシフトによりザリガニが増加した生態系では (a)、ひとつの安定状態（黒丸）しか存在しないため、ザリガニの駆除（実線矢印）を行っても、駆除をやめればザリガニが増加し、系は回復しない（点線矢印）。リター制御や水草導入を行うことにより (b)、ザリガニが少なく水生動物が多い、もうひとつの代替安定状態（点線白丸）が創出され、十分量の駆除を行えば系は回復する。間接的管理の効果をさらに強めることにより (c)、2つの代替安定状態のレジリエンス（谷の深さ）が変化し、回復に必要なザリガニの駆除量を低下させることができる。

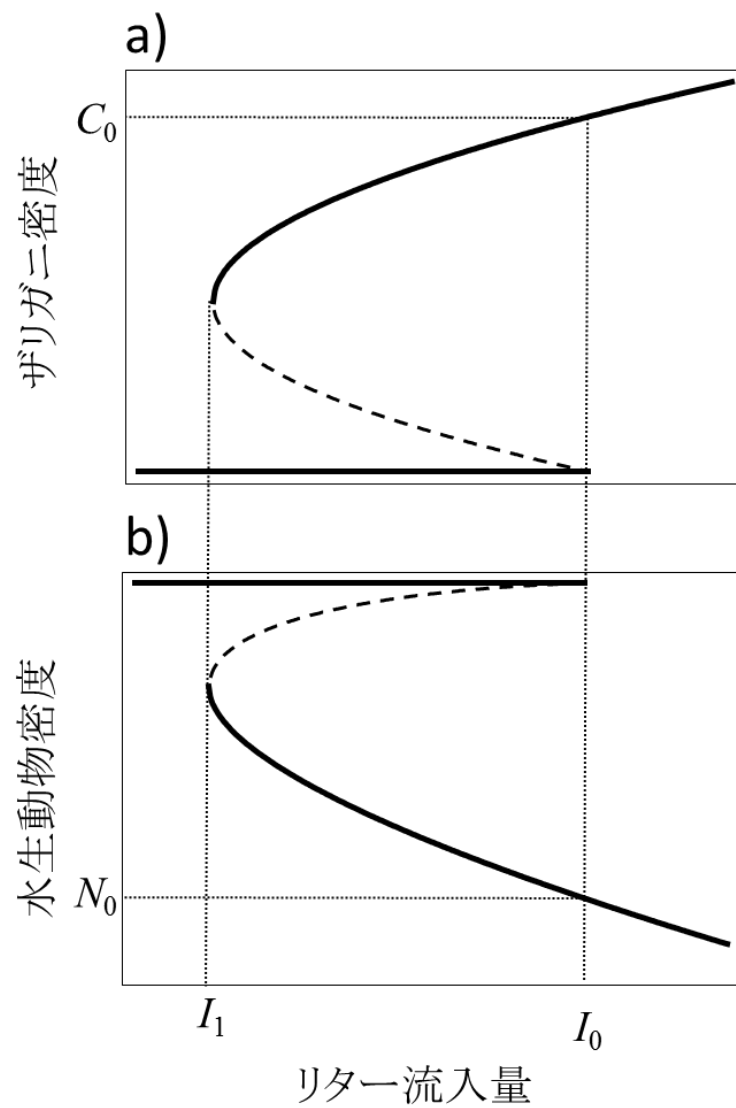


図 3.3. 本モデルで見られる履歴現象のパターンとそれを特徴づける 4 つの値。実線は安定平衡点、点線は不安定平衡点を表す。

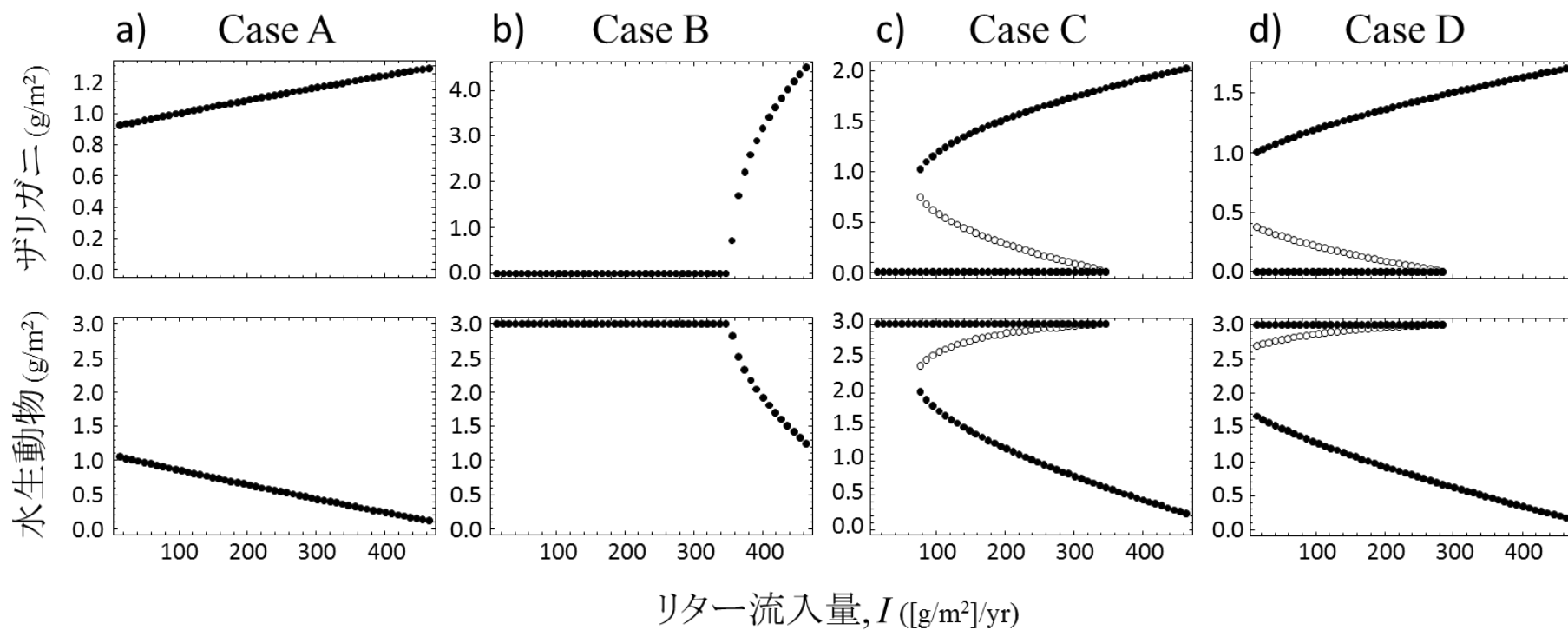


図 3.4. リター流入の変化に対するザリガニと水生動物の反応パターン。黒点は安定平衡点、白点は不安定平衡点を表す。用いたパラメータ値は、(a) $sM_0=2$; $v=5$; (b) $sM_0=12$; $v=0.5$; (c) $sM_0=12$; $v=5$ (表 1 の設定値); (d) $sM_0=8$; $v=6$ 。

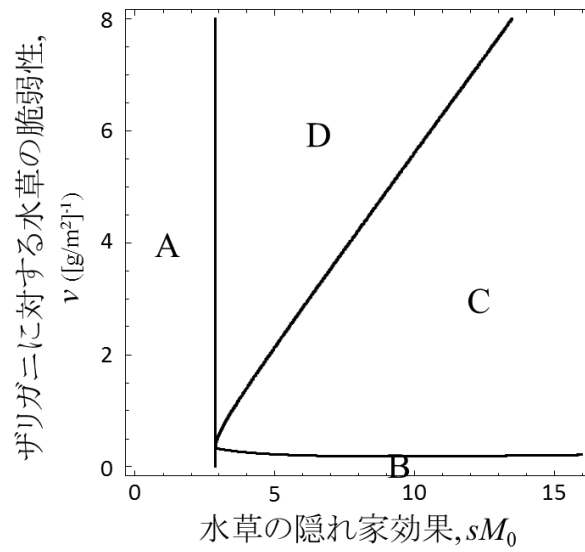


図 3.5. 4 つのリター流入量の変化に対する系の反応タイプ（図 3.4 参照）が生じる条件。

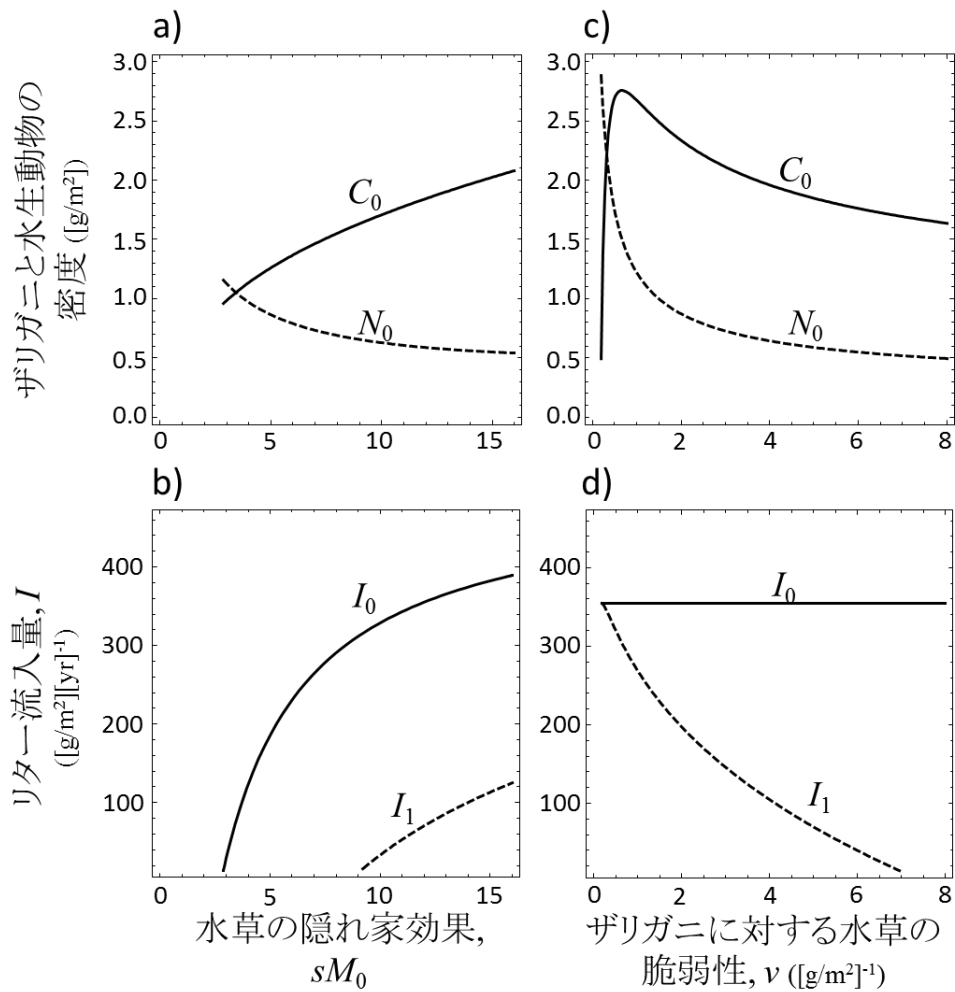


図 3.6. 水草の隠れ家効果とザリガニに対する水草の脆弱性が、履歴現象を特徴づける 4 つの値（図 3 参照）に与える影響。

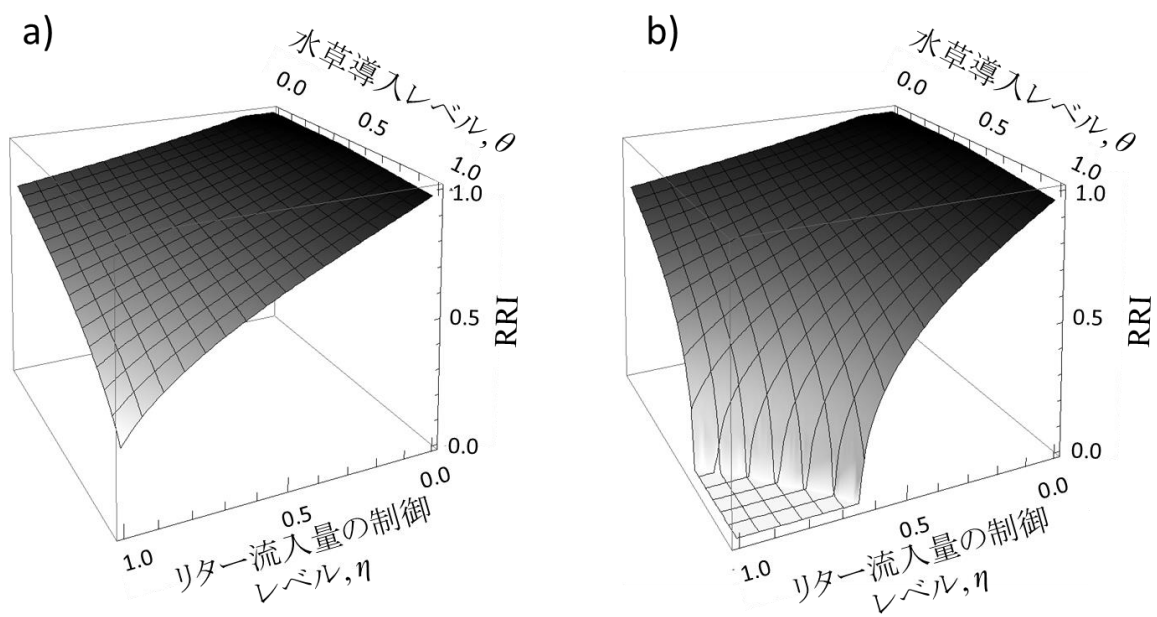


図 3.7. リター流入量の制御と水草の導入が、ザリガニの定着した状態の相対的レジリエンス (RRI) に与える影響。(a) 元と同じ種類の水草を導入する場合 ($\omega=0$); (b) ザリガニに対する脆弱性の低い水草を導入する場合 ($\omega=0.5$)。

付録 3.1. 反応タイプに関する感度分析

本モデルの結果の妥当性やパラメータ依存性を調べるために、感度分析を行った。初期設定値（表 3.1）の $\pm 50\%$ の範囲からランダムに値を抽出した 10,000 個のパラメータセットを作成した。ただし、水生動物の同化効率 b_N は、定義上、上限値を 1 とした。また、リター流入量の値が最大でもザリガニが侵入できない ($I_0 > I_{\max} = 464 \text{ [g/m}^2\text{][yr]}^{-1}$) パラメータセット ($N=3,923$) は現実的には起こるとは考えにくいと、解析の対象からは除いた。

リター流入量に対する群集の反応タイプを調べたところ、代替安定状態が生じる case C (64.4%; $N=3,919$) か D (33.8%; $N=2,055$) がほとんどを占めた。それ以外は case A を示し (1.7%; $N=103$)、case B を示したパラメータセットはなかった。この結果は、高い確率で履歴現象や不可逆性のパターンが生じることを示唆している。

付録 3.2. 水草の栄養的貢献が反応タイプに与える影響

本付録では、水草のザリガニへの栄養的貢献を考慮すると、リター流入量の変化に対する系の反応がどのように変化するかを推測するための解析を行う。水草の栄養的貢献があることによる結果の変化として最も容易に想定されるのは、ザリガニが絶滅した平衡点のレジリエンスの変化である。つまりこの状態では、水草が高密度に存在するので、ザリガニが水草を餌資源として利用することによって、ザリガニ個体群の定着が容易になることが予想される。一方、ザリガニが高密度で定着している場合には水草は低密度なので、水草の栄養的貢献の影響は相対的に小さいと考えられる。したがって、図 3.3 の履歴現象を特徴づける 4 つの値のうち、水草の栄養的貢献によって I_0 は低下するが、他の 3 つの値 (C_0, N_0, I_1) はそれほど変化しないと考えられる。 I_0 の低下によって履歴現象の程度は弱まるが、それが群集の反応タイプ（図 3.4）を変化させるほどかどうかを解析する。

ここでは単純に水草がザリガニの成長に貢献している割合を p として、ザリガニの動態を表す式を以下のように変形する：

$$\frac{dC}{dt} = c \left[\left(\frac{b_N a_N N + b_L a_L L}{1 + a_N h_N N + a_L h_L L} \right) \left(\frac{1}{1-p} \right) - e \right]. \quad (\text{A3.1})$$

ここでは、ザリガニが定着している平衡点では $p=0$ (水草の栄養的貢献がない)、ザリガニが絶滅する平衡点では $p>0$ (水草の栄養的貢献がある) を仮定する。この仮定はやや極端ではあるが、ある程度は妥当であると考えられる。つまり、野外でザリガニが定着した状態における安定同位体比分析からは水草はほとんど成長に貢献していないと推測されている (Rudnick and Resh 2005; Kobayashi et al. 2011)。一方、水生動物やリターに加えて、水草を十分量用いた実験においては、水草がザリガニに貢献する程度は平均 10% 程度であり、多く見積もっても 20% 程度と推定されている (西川 2013)。水草の栄養的貢献によって、ザリガニが増加するリター流入量の閾値のみが変化すると考えて、その閾値を水草の栄養的貢献の関数として表した：

$$I_0(p) = \frac{d[(1-p)e(1+sM_0) - a_{N0}K(b_N - (1-p)eh_N)]}{a_L(1+sM_0)(b_L - (1-p)eh_L)}. \quad (\text{A3.2})$$

ザリガニが増加するリター流入量の閾値は、水草の栄養的貢献が増加するにしたがって、おおよそ線形に減少し (図 A3.1)、リター流入量の増加によって群集レジームシフトが起こりやすくなる。初期設定のパラメータセットにおいては (表 3.1)、履歴現象が生じなくなるのは (i.e., $I_0 = I_1$)、 $p = 0.55$ のときであり (図 A3.1)、水草がザリガニの成長に半分以上貢献していない限りは履歴現象が生じる。水草の栄養的貢献が 1~2 割程度であれば、以前として強い履歴現象が生じる。

このパラメータの初期設定における結論の頑健性を確かめるために、付録 3.1 で群集の反応タイプを調べた多数のパラメータセット ($N = 6,077$) を用いて感度分析を行った。水草の栄養的貢献によって、群集の反応タイプが以下のように変化すると想定した。付録 3.1 における元の反応タイプが **case C** ($N = 3,919$) の場合は、水草の栄養的貢献によって $I_0(p) \leq I_1$ となれば、ザリガニの定着と絶滅の閾値が一致すると考えられるので、反応タイプは **case B** に変化する。逆に $I_0(p) < I_1$ であれば、反応タイプは **case C** のまま変化しない。元の反応タイプが **case D** ($N = 2,055$) の場合は、水草の栄養的貢献によって $I_0(p) \leq I_{\min}$ ($=14 \text{ [g/m}^2\text{][yr]}^{-1}$; 表 3.1 参照) となれば、リター流入量によらずザリガニは侵入できるので、反応タイプは **case A** に変化する。逆に $I_0(p) > I_{\min}$ であれば、反応タイプは **case D** のまま変化しない。水草が栄養的に貢献する割合は $p = 0.1, 0.2$ の 2 通りを考え

た。

解析の結果、水草の栄養的貢献を加味した場合でも、代替安定状態が生じる case C や case D が起こる割合は高かった。水草の栄養的貢献が一割の場合には ($p = 0.1$)、94.3%のパラメータセットで case C (61.7%; $N = 3,750$) か D (32.6%; $N = 1,983$) の反応タイプが生じた。Cases A と B が生じるパラメータセットの割合はそれぞれ、2.9% ($N = 175$) と 2.8% ($N = 169$) であった。水草の栄養的貢献が二割の場合には ($p = 0.2$)、81.6%のパラメータセットで case C (50.9%; $N = 3,095$) か D (30.7%; $N = 1,865$) の反応タイプが生じた。Cases A と B が生じるパラメータセットの割合はそれぞれ、4.8% ($N = 293$) と 13.6% ($N = 824$) であった。したがって、水草の栄養的貢献によって代替安定状態が生じない反応タイプ（特に case B）の可能性がやや高まるが、履歴現象や不可逆性が引き起こされる可能性は依然として高いといえる。

付録 3.3. レジームシフトの強さと閾値に関するパラメータ感度分析

ここでは付録 3.1 で得られたパラメータセットを使用して、履歴現象の特徴を表す 4 つの値 (C_0 , N_0 , I_0 , I_1) と履歴現象の強さ ($I_0 - I_1$) に影響する要因を調べた。解析には決定木 (classification and regression tree: CART) を用いた。決定木は、多くの変数の非線形性や交互作用効果のある複雑なデータを解析するのにすぐれており (Breiman et al. 1984; De'ath and Fabricius 2000)、数理モデルの結果の解析にも使用される (Esther et al. 2010; Coutts and Yokomizo 2014)。ザリガニによるレジームシフトが生じた際のザリガニ密度と水生動物の密度の解析においては、基準化した値 ($C_0/(r/a_{N0})$, N_0/K) を用いた。前者の分母の r/a_{N0} は、水草が存在せず、餌を消費する処理時間がかからない状況を仮定したときの、水生動物を絶滅させるのに必要なザリガニ密度を表している。したがって、 $C_0/(r/a_{N0})$ のパラメータ依存性を調べることによって、水生動物にとってのザリガニ密度を評価することが可能となる。また N_0/K は、水生動物がレジームシフトによって、元の密度 (環境収容力) に対してどの程度減少するかを表す。正規性の仮定を満たすために、解析はこの値を対数変換したもの ($\text{Log}(N_0/K)$) を使用した。説明変数は、基準化に使用したパラメータ ($C_0/(r/a_{N0})$ では r , a_{N0} ; N_0/K では K) を除くすべてのパラメータを用いた。解析には、case C と D を示したパラメータセ

ット ($N=5,974$) を使用した。リター流入量の閾値 (I_0, I_1) と履歴現象の強さ ($I_0 - I_1$) の値については、そのままの値を使用し、すべてのパラメータを説明変数として使用した。解析には、case C を示したパラメータセット ($N=3,919$) を使用した。これらの解析は統計解析ソフト R 2.13.0 (R Development Core Team 2011) においてパッケージ”rpart” (Therneau et al. 2012) を使用して行った。

解析の結果、目的変数によって影響するパラメータが大きく異なっていた (図 A3.2-4)。レジームシフトが起きた際のザリガニ密度 ($C_0/(r/a_{N0})$) に対しては、水草の隠れ家効果 (sM_0) とザリガニに対する脆弱性 (v) の 2 つのパラメータが大きく影響していた (図 A3.2a)。レジームシフト時の水生動物密度 (N_0/K) に対しては、これらのパラメータ (sM_0, v) に加え、ザリガニの代謝率 (e) と水生動物に関するパラメータ (b_N, r, a_{N0}) の影響が大きかった (図 A3.2b)。ザリガニによるレジームシフトが起こるリター流入量の閾値 (I_0) に対しては、ザリガニの代謝率 (e) に加えて、リターに関するパラメータ (d, b_L, a_L) の影響が大きかった (図 A3.3a)。一方、回復が起こるリター流入量の閾値 (I_1) に対しては、ザリガニの代謝率 (e) に加えて、水生動物に関するパラメータ (K, b_N, a_{N0}) の影響が大きかった (図 A3.3b)。履歴現象の強さ (I_0-I_1) には、 K, d, b_L, a_L, b_N といった、水生動物とリターに関わるパラメータの効果が高かった (図 A3.4)。

要約すると、物理的プロセスに関わる要因 (sM_0, v) はレジームシフトとの強さには大きく影響していたが、閾値や履歴現象の強さへの影響力は弱かった。代わりに栄養的相互作用の影響が強かったが、興味深いのは、ザリガニの大発生が起こるときの閾値にはリター流入に関わるパラメータが効いていたのに対し、回復のときの閾値には水生動物に関わるパラメータの影響が強かったことである。この結果は、リター流入量の増加という外的要因の変化によってフィードバックの方向性が変化してしまうと (図 3.1)、新たなフィードバックを導く内的な要因によって回復のしやすさが左右されること示唆している。

付録 3.4. リター制御と水草導入の有効性に関する感度分析

最後に、リター流入量の制御と水草導入の有効性に関する感度分析を行った。まず、case C か D を示したパラメータセット ($N=5,974$) において、管理前のリター流入量を $I_0 < I_D < I_{\max}$ の範囲か

ら選んだ。そのうえで、(1) リター流入の制御のみ ($\eta=1; \theta=0$)、(2) 水草導入のみ ($\eta=0; \theta=1$)、(3) リター流入の制御と水草の導入の両方 ($\eta=0; \theta=1$)、をそれぞれ行ったときの RRI を調べた。元の水草よりもザリガニに対する脆弱性の低い水草を導入することを仮定した ($\omega=0.5$)。なお、管理を行う前の RRI は全ての場合で 1 である。

感度解析は、初期設定における結果を概ね支持する結果を示した (図 A3.5)。まず、水草の導入のみを行った場合では、ほとんどレジリエンスに変化がなかった (図 A3.5b)。それに比べると、リター流入の制御のみ行った場合はレジリエンスの変化が見られ、十分にザリガニ高密度状態のレジリエンスが低下する場合も見られた (図 A3.5a)。両方の管理を行うと、ザリガニ高密度状態のレジリエンスが十分に低くなる割合が高まり (図 A3.5c)、これは 2 つの管理が相乗効果をもたらすことを示している。つまり、水草の導入はそれ単独で実施しても効果的でないが、リター流入量の制御を組み合わせることで効果的になる。

しかし、両方の間接的管理を組み合わせても、レジリエンスが改善しない場合もある (図 A3.5c)。そこで管理前のリター流入量 (I_0) とザリガニのレジームシフトを引き起こすリター流入量の閾値 (I_0) の対数比と、RRI の関係を調べたところ、強い相関がみられた (図 A3.6)。つまり、管理前のリター流入量がレジームシフトの閾値から大きく離れていると回復が困難になり、逆にあまり離れていないと回復可能性が高まる。この結果は、ザリガニによるレジームシフトが生じたとしても、リター流入量の増加を抑制しておくことが、のちに集中的に管理を行う上で重要であることを示唆している。

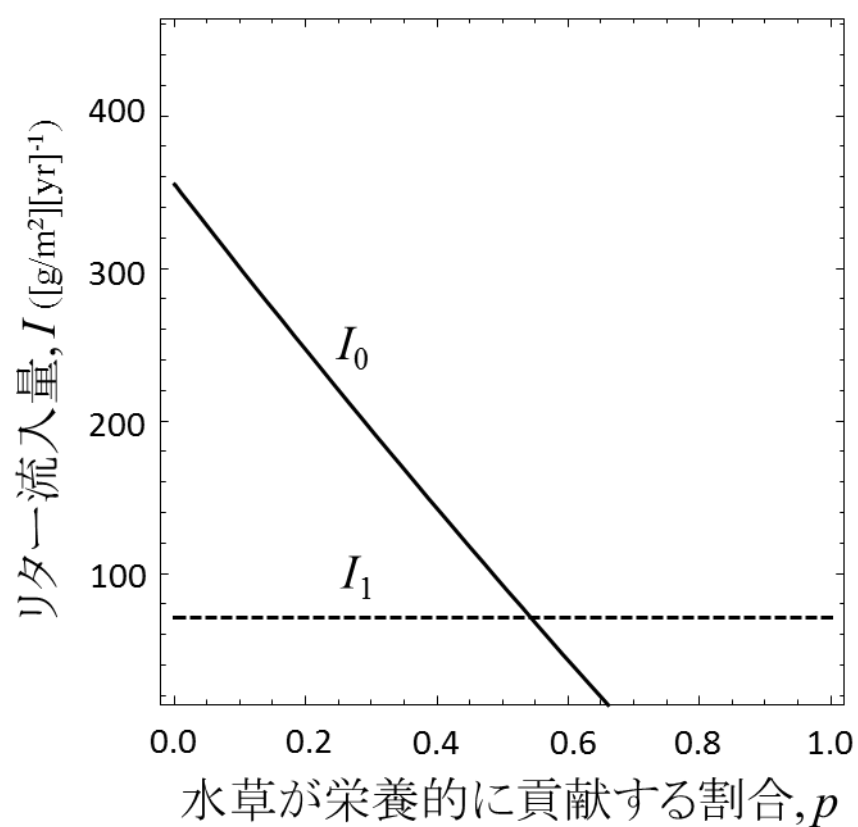


図 A3.1. 水草のザリガニに対する栄養的貢献が、ザリガニが増加するレジームシフトのリター流入量の閾値 (I_0) に与える影響。回復のリター流入量の閾値 (I_1) は水草の栄養的な貢献を受けないと仮定した。表 3.1 のパラメータ値を使用した。

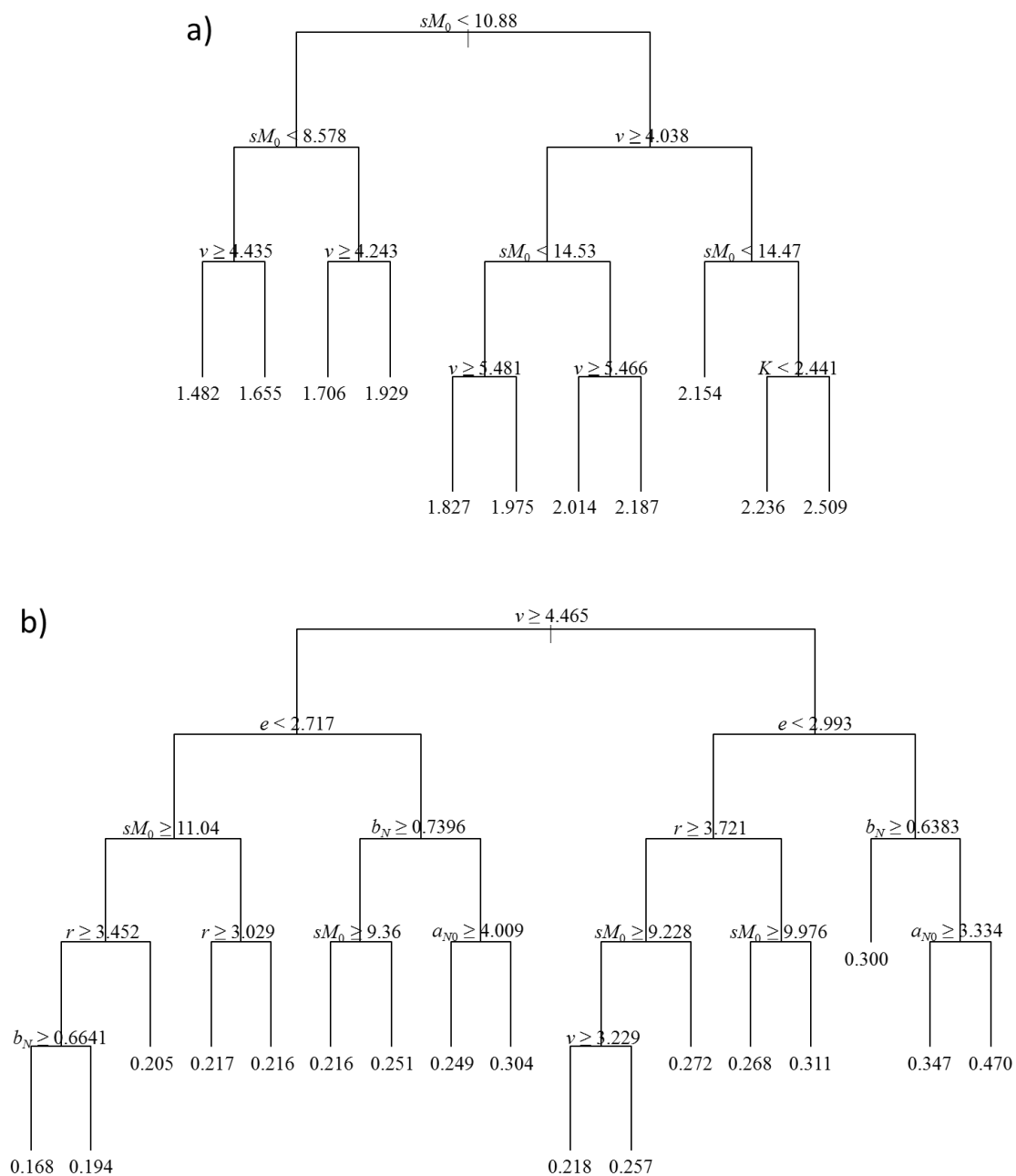


図 A3.2. レジームシフトが生じたときのザリガニ密度 (a) と水生動物密度 (b) を説明する回帰木。(b)の解析では正規性を確保するために対数変化した値で解析したが、図には実際の値 (N_0/K) に戻した値を示した。

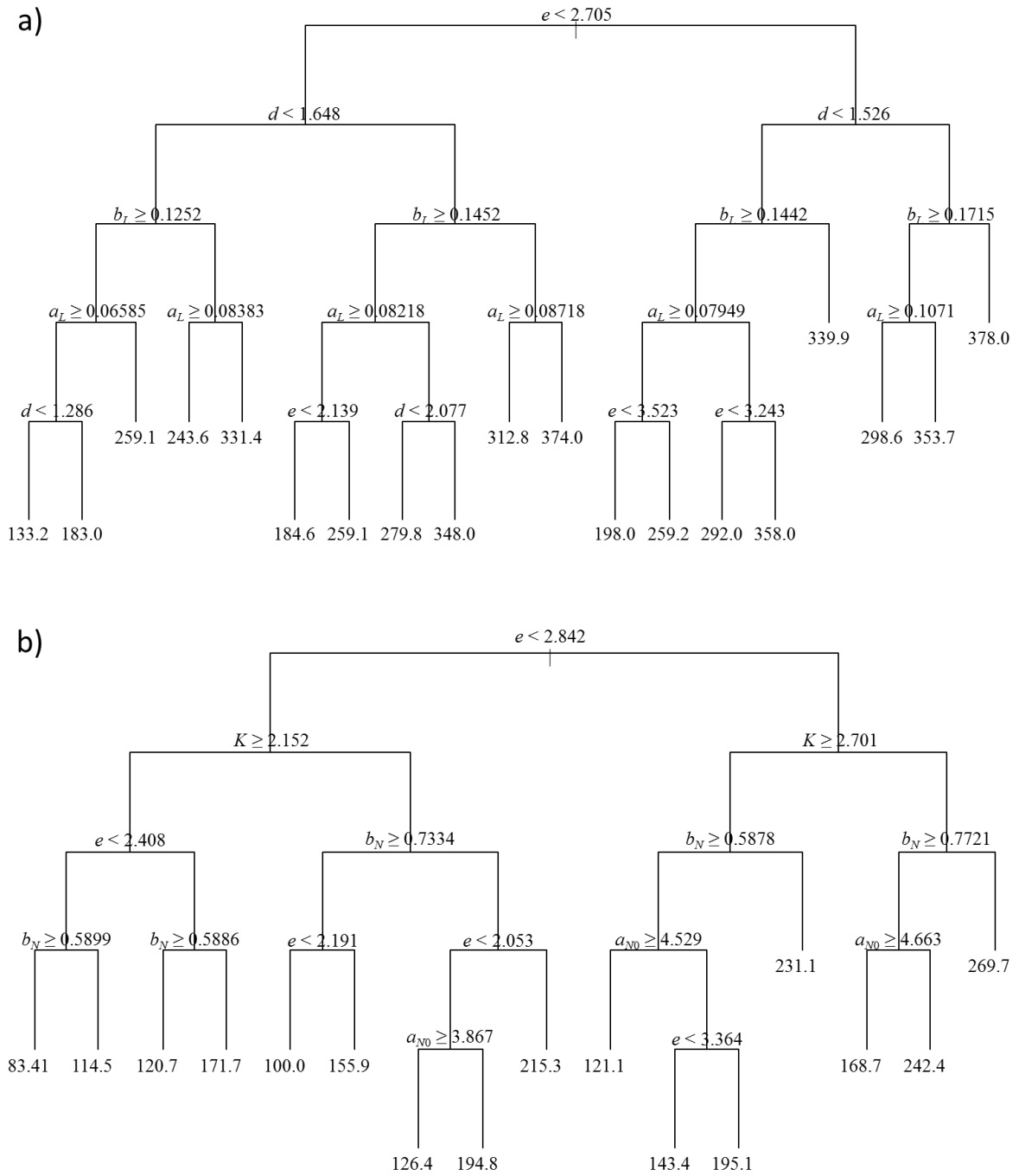


図 A3.3. 履歴現象におけるリター流入量の閾値 (a: I_0 , b: I_1) を説明する回帰木。

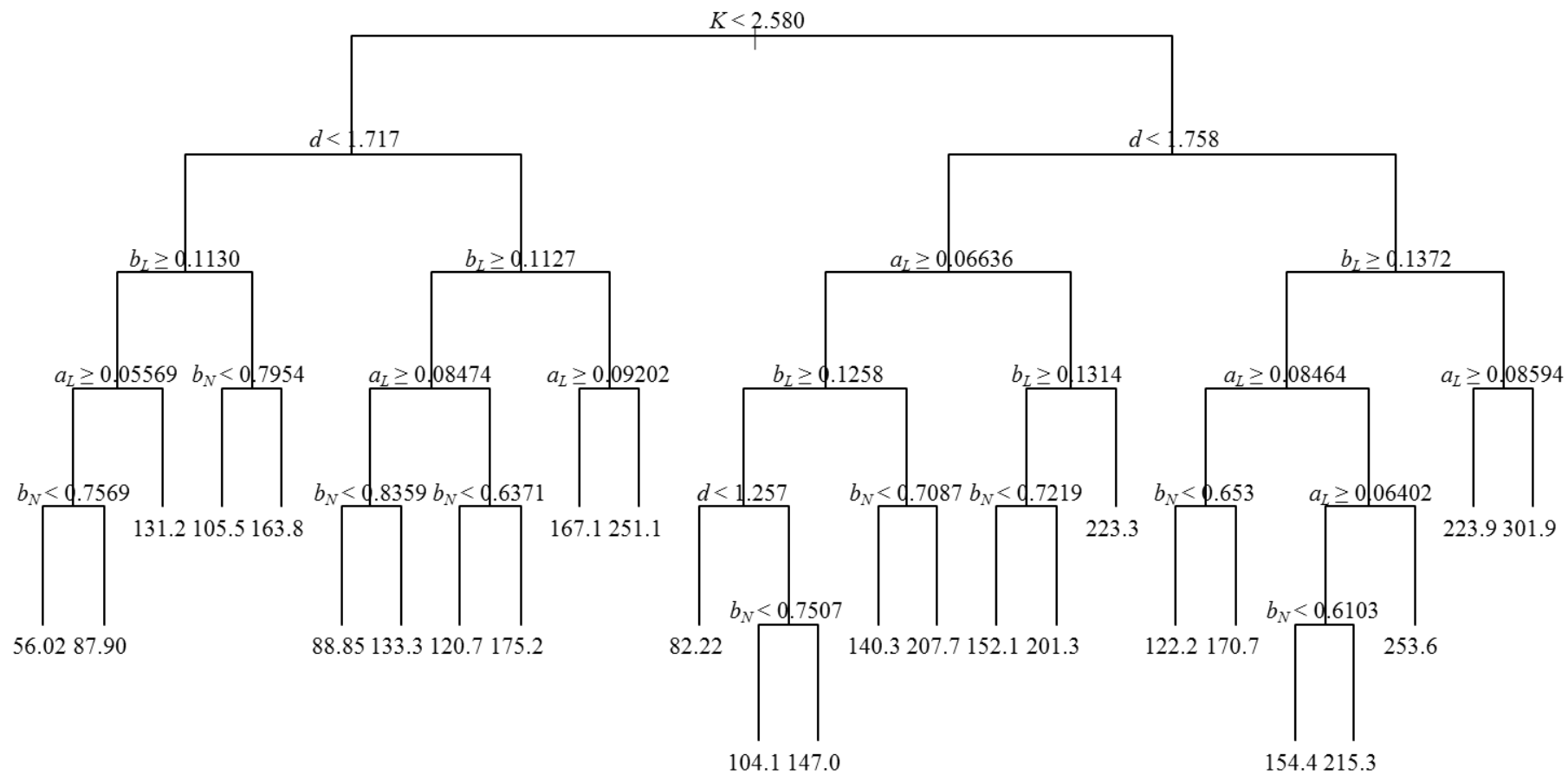


図 A3.4. 履歴現象の強さ ($I_0 - I_1$) を説明する回帰木。

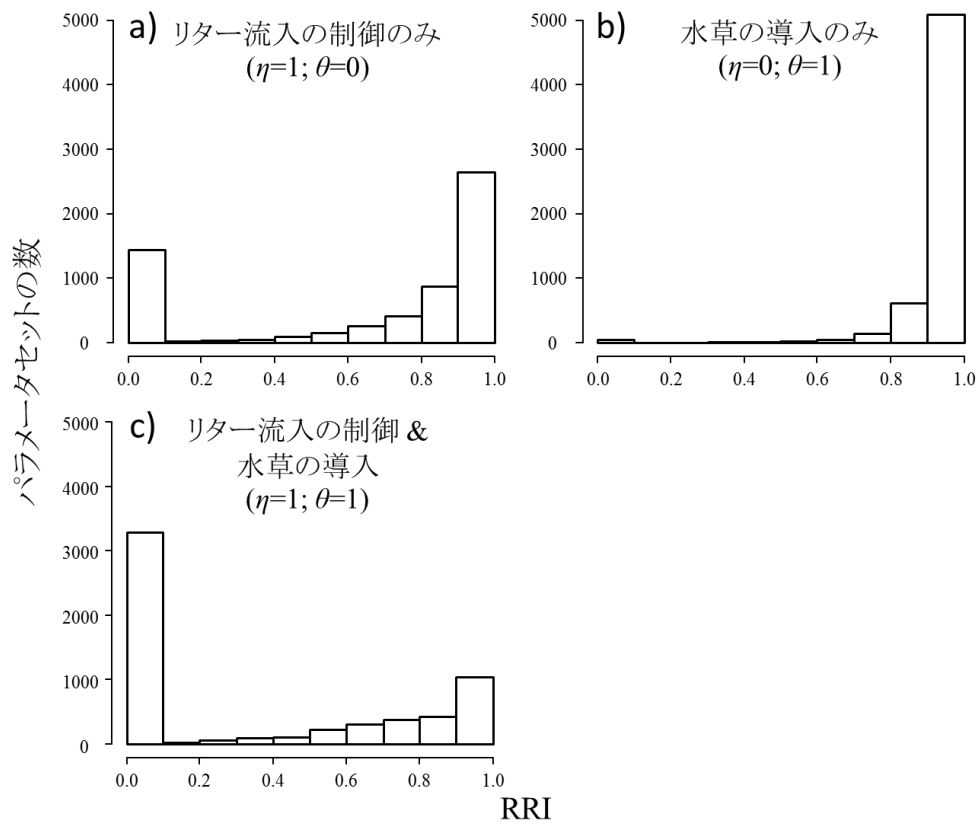


図 A3.5. 間接的管理を行ったときの RRI の分布 ($N=5874$)。 (a) リター流入の制御のみ ($\eta=1; \theta=0$); (b) 水草導入のみ ($\eta=0; \theta=1$); (c) リター流入の制御と水草の導入の両方 ($\eta=1; \theta=1$)。

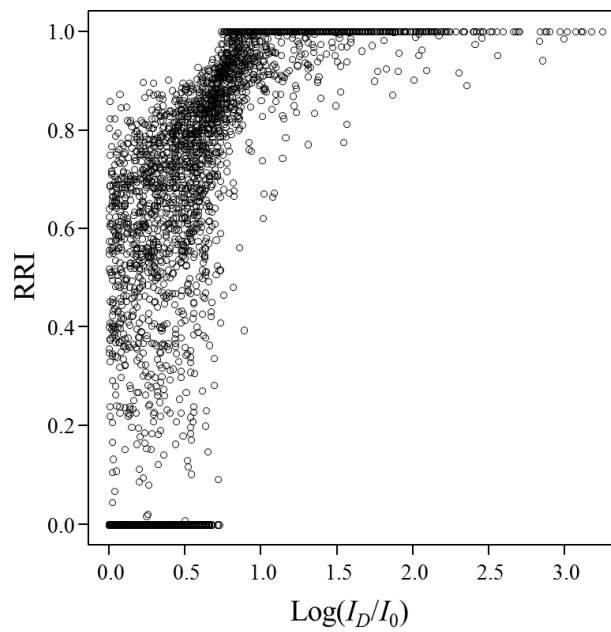


図 A3.6. 管理前のリター流入量 (I_D) とザリガニのレジームシフトを引き起こすリター流入量の閾値 (I_0) の対数比と RRI の関係。

第4章 複数の外来捕食者存在下における在来種へのインパクトと管理戦略

4.1. はじめに

上位捕食者除去によるメソプレデター・リリースにおいて特徴的なのは、在来餌動物への影響を予測するのが難しいという点である (Prugh et al. 2009)。上位捕食者は中位捕食者だけでなく、中位捕食者と共通の餌動物（共有餌）も捕食するため、上位捕食者・中位捕食者・共有餌の関係はギルド内捕食構造をとる（図 4.1）。つまり、上位捕食者は共有餌に対して負の直接効果と中位捕食者を介した正の間接効果の両方を与えるため、それらの相対的な強さが上位捕食者除去の共有餌への影響を決める (Prugh et al. 2009)。これまでの実証研究からは、上位捕食者除去の効果が状況依存的に変化することが示唆されている (Rayner et al. 2007; Ritchie and Johnson 2009; 西嶋・宮下 2011)。たとえばニュージーランドのリトル・バリア島では、ノネコ（上位捕食者）の根絶は外来クマネズミ（中位捕食者）の増加を招いたが、ミズナギドリ（共有餌）の反応は地域によって異なっていた (Rayner et al. 2007)。つまり標高の低い地域では、ノネコの除去によりミズナギドリの生存率は増加したが、標高が高い地域では逆に減少した。しかし、こういった上位捕食者除去に対する共有餌の正と負の両方の反応を説明したメソプレデター・リリースの理論研究は存在しない。複数の外来捕食者を含むギルド内捕食系を適切に管理するためには、上位捕食者除去の負と正の両方の影響を説明できる理論的な枠組みが求められる。

一般に中位捕食者は食性の幅が広く、上位捕食者が利用できない補助資源（図 4.1）を摂食することができる (Brashares et al. 2010)。この補助資源は、上位捕食者除去の影響の変化を説明するうえで重要な要素であると考えられる。補助資源を含まないギルド内捕食の理論では、(1) 両捕食者が共存するためには、共有餌をめぐる資源競争において中位捕食者は上位捕食者よりも優れている必要があり、(2) 共存状態では、上位捕食者は共有餌に対して必ず正の影響（栄養カスケード）を及ぼすことが示されている (Holt and Polis 1997)。しかし最近の理論研究から、中位捕食者を支える補助資源が競争劣位の中位捕食者の定着を促進することが明らかされている (Briggs and Borer 2005; Daugherty et al. 2007; Holt and Huxel 2007)。このような場合では、上位捕食者の方が

中位捕食者よりも共有餌の密度を減少させることができると考えられる。したがって、中位捕食者を支える補助資源が競争劣位の中位捕食者と競争優位の上位捕食者の共存を可能にし、上位捕食者の除去が共有餌に対して正の影響をもたらす状況を創出すると期待される。また一方で、補助資源の利用可能量の増加は見かけの競争 (apparent competition; Holt 1977) によって、中位捕食者の共有餌への影響を強めることが予測されている (Briggs and Borer 2005)。したがって補助資源の利用可能量が高い状況では、上位捕食者除去は中位捕食者を大きく増加させ、共有餌密度を大きく低下させると考えられる。

本章ではギルド内捕食系に中位捕食者の補助資源を組み込んだ数理モデルを構築し、以下の2つの項目に取り組む。まず、上位捕食者除去のカスケード効果が(1) 中位捕食者が共有餌を抑制する能力、(2) 上位捕食者が共有餌を抑制する能力、(3) 補助資源の利用可能量、の3要素によってどのように変化するかを解析する。これらの要素を同時に考慮した既存モデル (Courchamp et al. 1999a; Fan et al. 2005; Russell et al. 2009) は存在しない。次に、上位捕食者・中位捕食者・補助資源の3者にどのように駆除努力量を配分すれば、効果的に共有餌個体群を保全できるかを調べる。複数外来捕食者の管理戦略を調べた先行研究 (Courchamp et al. 1999a; Fan et al. 2005) においては、駆除対象への努力量のトレードオフや、補助資源の除去という手法は考えられていない。一般に中位捕食者の個体数を駆除で減少させることが難しく (Prugh et al. 2009)、また補助資源の利用可能量を減少させることの有効性が示唆されており (Kennedy et al. 2005; Didham et al. 2007; Bino et al. 2010)、補助資源の除去の効果を理論的に明らかにすることは重要な取り組みであると考えられる。

4.2. モデル

本モデルでは、共有餌 (S)、補助資源 (A)、中位捕食者 (M)、上位捕食者 (P) の密度の動態を表す (図 4.1)。中位捕食者は共有餌と補助資源を捕食し、上位捕食者は共有餌と中位捕食者を捕食する。共有餌は、捕食されなければ内的自然増加率 (r) と環境収容力 (K) で表されるロジスティック成長を示す。一方、補助資源は一定の速度 (I) で供給され、密度非依存の減少率 (e) で失

われるか、あるいは中位捕食者に利用されなくなる。これは中位捕食者の補助資源が、人為的な残飯 (Litvaitis 1996; Prange and Gehrt 2004; Fischer et al. 2012)、果実や種子、葉などの植物体 (Rayner et al. 2007; Caut et al. 2008; Russell et al. 2009; Norbury et al. 2013)、陸上由来のリター (Kobayashi et al. 2011) であることに起因している。つまり、これらの補助資源の供給率は中位捕食者の捕食の影響を受けにくいいため、補助資源はドナーコントロールの餌として表すのが妥当であると考えられるからである。モデル式は

$$\frac{dS}{dt} = rS \left(1 - \frac{S}{K}\right) - \delta_M f_{SM}(S)M - \delta_P f_{SP}(S)P, \quad (4.1a)$$

$$\frac{dA}{dt} = I - eA - (1 - \delta_M) f_{AM}(A)M, \quad (4.1b)$$

$$\frac{dM}{dt} = [\delta_M b_{SM} f_{SM}(S) + (1 - \delta_M) b_{AM} f_{AM}(A) - m_M]M - (1 - \delta_P) f_{MP}(M)P, \quad (4.1c)$$

$$\frac{dP}{dt} = [\delta_P b_{SP} f_{SP}(S) + (1 - \delta_P) b_{MP} f_{MP}(M) - m_P]P, \quad (4.1d)$$

である。捕食者 Y の特定の餌 X に対する機能の反応 $f_{XY}(X)$ ($XY = SM, SP, AM, MP$) は、ホリングの II 型を仮定した：

$$f_{XY}(X) = \frac{a_{XY}X}{1 + a_{XY}h_{XY}X}. \quad (4.2)$$

a_{XY} は捕食率、 h_{XY} は処理時間である。中位捕食者は共有餌と補助資源を捕食するのに、それぞれ δ_M 、 $1-\delta_M$ の割合で採餌労力をかける。同様に上位捕食者は共有餌と中位捕食者を捕食するのに、それぞれ δ_P 、 $1-\delta_P$ の割合で採餌労力をかける。消費された餌 X は一定の効率 b_{XY} で捕食者 Y に転換される。ここでは、中位捕食者と上位捕食者がそれぞれの餌から得られる相対的なエネルギー量に応じて、配分する変化することを仮定する：

$$\delta_M = \frac{b_{SM} f_{SM}(S)}{b_{SM} f_{SM}(S) + b_{AM} f_{AM}(A)} \text{ and } \delta_P = \frac{b_{SP} f_{SP}(S)}{b_{SP} f_{SP}(S) + b_{MP} f_{MP}(M)}. \quad (4.3)$$

$b_{XY} f_{XY}(X)$ は捕食者 Y の 1 個体がすべての採餌労力を餌 X に配分したときに得られるエネルギー量である。同様のアプローチは准最適採餌捕食者 (suboptimal forager) のモデルで用いられている (van Baalen et al. 2001)。中位捕食者は、補助資源より共有餌から得られるエネルギー量の方が多ければ、共有餌により多くの労力を費やし、逆もまた同様である。もし共有餌と補助資源から得ら

れるエネルギー量が同じであれば、等しい採餌労力を共有餌と補助資源に費やす。上位捕食者も、共有餌と中位捕食者に対して同様の方法で餌の選択を行う。この餌選択の関数は、ホリングの II 型の機能反応と組み合わせることにより、(ホリングの III 型のような) スイッチング反応をもたらす (van Baalen et al. 2001)。前章では考えなかったスイッチング反応を本章で仮定したのは、本モデルが主に、餌資源の利用可能量に応じて餌選択を行う哺乳類 (Courchamp et al. 1999a; Prugh et al. 2009; Rodewald et al. 2011) や魚類 (Post et al. 2000; Takimoto et al. 2002) を対象としているからである。中位捕食者と上位捕食者の死亡率はそれぞれ、 m_C と m_P である。

4.3. 解析

4.3.1. 上位捕食者除去の影響の評価

まず、補助資源が存在しない状況 (i.e., $A = 0$) における上位捕食者の除去が共有餌密度に与える影響を調べた。ここでは上位捕食者除去の影響を、3 者 (上位捕食者、中位捕食者、共有餌) が共存している場合と、上位捕食者か中位捕食者 (あるいはどちらも) が共有餌と共存していない場合も解析した。これは、このような場合でも補助資源があれば捕食者が定着できるようになり、上位捕食者除去の影響が変化することが予想されるからである。本モデルでは局所安定な平衡点をもつ系を解析し、平衡点の密度が野外における長期的な平均密度に相当すると考えた。補助資源なしのモデルは解析的に調べた。

次に、上位捕食者ありのモデルを解析し、補助資源が上位捕食者除去の影響をどのように変化させるか解析した。このモデルは平衡点が解析的に求められないため、定常状態に至るまでモデル式を数値積分し、初期の過渡的な動態を除いた、シミュレーションの後半部分における平均密度を計算した。本文では、局所安定な平衡点をもつように選んだ、あるパラメータ設定を用いた場合の結果を示すが、このパラメータ設定に対する結果の依存性を調べるためにパラメータ感度分析を行った。初期設定値の $\pm 50\%$ の範囲からランダムにパラメータ値を選んだ 10,000 個のパラメータセットを作り、初期設定における結論が幅広いパラメータ設定に当てはまる一般的なものであることを確かめた (付録 4.1)。

上位捕食者除去が共有餌に与える影響は、対数比を用いて評価した：

$$E_{-P} = \ln \left(\frac{\bar{S}_{-P}}{\bar{S}_{+P}} \right). \quad (4.4)$$

\bar{S}_{+P} と \bar{S}_{-P} はそれぞれ、上位捕食者が存在するときと除去したときの共有餌の平均密度である。この指標はさまざまな実証研究と理論研究において、栄養カスケードの強さの評価や、ギルド内捕食系における上位捕食者の除去（あるいは導入）が共有餌を減少させるか増加させるかを判別するのに用いられてきた（Shurin et al. 2002; Shurin and Seabloom 2005; Hall et al. 2007; Vance-Chalcraft et al. 2007; Leroux and Loreau 2008）。本モデルでは、 $E_{-P} < 0$ は上位捕食者除去が共有餌密度を減少させることを表し、 $E_{-P} > 0$ は上位捕食者除去が共有餌密度を増加させることを表す。共有餌の密度が上位捕食者除去によって変化しなければ、 $E_{-P} = 0$ となる。

4.3.2. 管理戦略の有効性の評価

共有餌個体群を回復させるうえで、上位捕食者、中位捕食者、補助資源の除去の有効性を解析した。モデル (4.1) に除去の効果を組み込むために、捕食者の死亡率と補助資源の供給率のパラメータを再定義した： $m_P = m_{P0}(1 + \rho_P D)^{\theta_P}$, $m_M = m_{M0}(1 + \rho_M D)^{\theta_M}$, $I = I_0/(1 + \rho_A D)^{\theta_A}$ 。上位捕食者と中位捕食者の自然死亡率が m_{P0} と m_{M0} であり、 I_0 は管理前の補助資源の供給率である。ある除去対象 X ($X = P, M, A$) に割り当てられる管理努力量は、総管理努力量 D と分配率 ρ_X の積 (i.e., $\rho_X D$; $X = P, M, A$) で与えられる。 $\rho_P + \rho_M + \rho_A = 1$ を仮定するので、ある除去対象に多くの努力量を配分すれば、その他の対象に割り当てられる努力量が減少するというトレードオフが存在する。除去対象 X の除去効率は θ_X ($X = P, M, A$) で表される。除去効率が 1 であるときには ($\theta_X = 1$)、上位食者と中位捕食者の死亡率は、配分された努力量 ($\rho_X D$) に対して線形に増加し、共有餌の供給率は反比例的に減少する。除去効率が 1 より高くなるにつれて ($\theta_X > 1$)、捕食者の死亡率の増加と補助資源の供給率の減少の程度は大きくなる。逆に除去効率が 1 より小さければ ($\theta_X < 1$)、管理に対する変化の反応はより緩やかになる。これらのパラメータ D , ρ_X , and θ_X は無次元である。

現実の管理に即した状況を考えるために、モデルのパラメータにいくつかの制約を設けた。まず、管理を行っていない状況において 2 つの捕食者によって共有餌が低密度に抑えられている状

況が生じるパラメータ設定を選んだ、これは、実際の管理活動は共有餌個体群が低密度に抑えられている状況で行われることが多いためである。次に、中位捕食者の除去効率が上位捕食者の除去効率よりも低いことを仮定した ($\theta_M = 1/2, \theta_P = 1$)。これは一般に、上位捕食者は中位捕食者よりも体サイズが大きく、除去によって比較的容易に減少するのに対し、中位捕食者は個体群増加率が高く、駆除の効果が低いからである (Palomares et al. 1995; Rodríguez et al. 2006; Prugh et al. 2009)。さらに、補助資源の除去効率は系によって変化しうるため (Didham et al. 2007)、補助資源の除去効率は、中位捕食者と上位捕食者の除去効率を包含する範囲で変化させた ($0.25 \leq \theta_A \leq 2$)。最後に、管理努力量の上限値を、補助資源の除去を行わなければ中位捕食者の根絶が不可能である範囲に設定した ($0 \leq D \leq 50$)。これらの仮定を満たす 5,000 個以上のパラメータセットを生成し、管理戦略の有効性を調べた (付録 4.2)。

効果的な管理戦略を探るために、2 つの相補的なアプローチを用いた。まず、以下の 7 つの単純な管理戦略下における、共有餌密度を比較した。7 つの管理戦略とは、(1) P, 上位捕食者のみ除去 ($\rho_P = 1$); (2) M, 中位捕食者のみ除去 ($\rho_M = 1$); (3) A, 補助資源のみ除去 ($\rho_A = 1$); (4) PM, 上位捕食者と中位捕食者を等しい努力量配分で除去 ($\rho_P = \rho_M = 1/2$); (5) PA, 上位捕食者と補助資源を等しい努力量配分で除去 ($\rho_P = \rho_A = 1/2$); (6) MA, 中位捕食者と補助資源を等しい努力量配分で除去 ($\rho_M = \rho_A = 1/2$); (7) PMA, 上位捕食者、中位捕食者、補助資源を等しい努力量配分で除去 ($\rho_P = \rho_M = \rho_A = 1/3$)、である。このアプローチを採用したのは、実際の管理においては様々な不確実性によって、共有餌密度を最大にする最適な努力量配分を事前に把握することは困難であるため、単純な管理戦略をとることが現実的と考えられるからである。2 番目のアプローチでは、その理想的な最適管理戦略を調べた。これは、最適な管理戦略を把握しておけば上記の 7 つの単純な管理戦略が効果的でなかった状況に対して、どのように努力量を再配分すればいいかを推測できると考えられるからである。この解析では、努力量の配分率 ρ_P, ρ_M, ρ_A を細かく変化させることで最適な管理戦略を探った。

4.4. 結果

4.4.1. 補助資源が存在しない場合の上位捕食者除去の影響

ここでは、補助資源が存在せず、そのため中位捕食者がすべての採餌労力を共有餌に費やす状況における ($A = 0, \delta_M = 1$)、上位捕食者除去の影響を解析する。中位捕食者と上位捕食者の共有餌を抑制する能力はそれぞれ、

$$S_M^* = \frac{m_M}{a_{SM}(b_{SM} - h_{SM}m_M)} \text{ and } S_P^* = \frac{m_P}{a_{SP}(b_{SP} - h_{SP}m_P)} \quad (5)$$

として表される。この2つの値は (4.1a) 式において、それぞれ $P = 0$ と $M = 0$ を代入したときの $(1/S)(dS/dt) = 0$ の共有餌密度の解である。 S_M^* (S_P^*) の値が減少するほど、中位捕食者 (上位捕食者) の共有餌を減少させる能力が増加する。これら2つの値と共有餌の環境収容力 (K) の相対的な大きさが、ギルド内捕食系の構造を決めるうえで重要であることが示されている (Holt and Polis 1997; Takimoto et al. 2007)。そこで、上位捕食者の除去が共有餌密度に与える影響を以下の3つの場合に分けて示す: (I) 両捕食者の競争能力が低い ($K < S_M^*, S_P^*$), (II) 中位捕食者の競争能力が上位捕食者より高い ($S_M^* < S_P^*, K$), (III) 上位捕食者の競争能力が中位捕食者より高い ($S_P^* < S_M^*, K$)。これら3つの場合が生じる条件は、上位捕食者除去の影響の結果と合わせて図 4.2 に示す。この図における両軸は中位捕食者と上位捕食者の死亡率であるが、これは死亡率が駆除によって変化するパラメータであるからである。中位捕食者と上位捕食者の死亡率が高くなると、共有餌を抑制する能力が低下する。

Case I ($K < S_M^*, S_P^*$) では、そもそも上位捕食者がこの系に定着できないので、上位捕食者除去が共有餌密度に与える影響はないとみなすことができる ($E_P = 0$)。Case II ($S_M^* < S_P^*, K$) は、上位捕食者が中位捕食者と共存できるかどうかによって、2つに分けられる。上位捕食者が定着できない場合は (case IIa と定義する)、case I と同様に上位捕食者の除去は共有餌密度を変化させないとみなせられる ($E_P = 0$)。一方、上位捕食者が定着できる場合は (case IIb)、上位捕食者の除去は共有餌密度を減少させる ($E_P < 0$; 付録 4.3 参照)。Case III ($S_P^* < S_M^*, K$) では、中位捕食者は上位捕食者と共存できず、上位捕食者除去は共有餌を増加させる ($E_P > 0$)。この理由は、case III の条件 ($S_P^* < S_M^*, K$) が、上位捕食者ありの共有餌密度 (i.e., S_P^*) が上位捕食者なしの状況での共有餌密度

(S_M^* or K) よりも小さいことを意味しているからである。上位捕食者がいない状況での共有餌密度は、 $S_M^* < K$ のときは S_M^* であり (case IIIa と定義する)、 $K < S_M^*$ のときは K である (case IIIb)。

限定されたパラメータ領域において (図 4.2 における灰色部分)、本モデルは代替安定状態を創出する (詳細は付録 4.4 参照)。このパラメータ領域は、どの平衡点が代替安定状態を形成するかによって 4 つに分けられる (cases IIa', IIb', IIIa', IIIb')。上位捕食者除去の影響は、case IIb' を除いて 2 つの代替安定状態間で異なる。しかし両捕食者が共存している代替安定状態では、上位捕食者の除去は常に共有餌密度を減少させる。

4.4.2. 補助資源が存在する場合の上位捕食者の除去の影響

補助資源の供給率を増加させると、中位捕食者や上位捕食者の定着や高密度化が促進され、上位捕食者除去の影響が変化する (図 4.3)。Case I と II では、補助資源の供給量が増加するにつれて、 E_p はゼロから減少する (図 4.3a-b)。補助資源の供給率の増加が上位捕食者の定着を促し、これによって中位捕食者の密度が抑制される。上位捕食者の存在は、補助資源の供給率の増加が共有餌密度に与える負の影響を弱めるか (case I)、逆転させる (case IIa)。しかし、上位捕食者がいない状況では、補助資源の供給率の上昇は中位捕食者密度を大きく増加させ、共有餌密度を著しく減少させる。したがって、補助資源の供給率が高い状況では、上位捕食者の除去は共有餌密度を激減させる。

Case IIb では、補助資源の供給率によらず、 E_p は常に負の値をとり、補助資源の供給率の増加は E_p をさらに減少させる (図 4.3c)。この場合では補助資源は 2 種の捕食者の定着には影響しないが、補助資源の増加が上位捕食者密度を高めることでトップダウン栄養カスケードが強まる。興味深いことに、補助資源の供給率のわずかな増加は中位捕食者と共有餌の両方の密度を少し減少させるということである。これは、共有餌から補助資源への非適応的なスイッチング反応が中位捕食者密度を減少させ、さらに上位捕食者が中位捕食者から共有餌にスイッチングすることによって生じたと考えられる。

Case IIIa と IIIb では、補助資源の供給率が増加するにしたがって、 E_p の値が正から負に変わる

(図 4.3d-e)。補助資源の供給率の増加は中位捕食者を定着させるが、上位捕食者が中位捕食者の密度の増加を抑制し、共有餌の密度はある程度の水準で保たれる。しかし、上位捕食者が除去されると、補助資源の利用可能量が高い状況では中位捕食者が大きく増加し、共有餌密度が著しく減少する。つまり、補助資源の供給率の増加が、上位捕食者の除去が共有餌に与える影響を正から負に変えるのである。重要なのは、補助資源の供給率が中程度の際には、上位捕食者と中位捕食者が平衡点において共存しており、かつ上位捕食者の除去が共有餌を増加させるということである。

補助資源なしのモデルで現れた代替安定状態は、補助資源の供給率が比較的低い状況で消滅する (図 A4.6)。代替安定状態がなくなると、cases IIa', IIb', IIIa', IIIa"における定性的な結果は、それぞれ対応する cases (i.e., IIa, IIb, IIIa, IIIa) における結果と同じになる。したがって、代替安定状態は上位捕食者除去の影響を大きく変化させることはない。

補助資源を加味したことによるモデル予測の変化は以下のように要約できる。まず、定常状態において上位捕食者と中位捕食者が共存している場合でも、上位捕食者の除去は共有餌密度を増加させることができる (図 4.3d-e)。これは補助資源が、共有餌をめぐる資源競争で上位捕食者に劣っている中位捕食者を定着させることで生じる。次に、補助資源の利用可能量が高いと、中位捕食者と上位捕食者の競争関係に関係なく、上位捕食者の除去は共有餌密度を大きく減少させる (図 4.3)。したがって本結果を実際の系に当てはめて考えると、補助資源が存在しないか少ない場合にはメソプレデター・リリースによる共有餌の絶滅は起こりにくいが、補助資源の供給率が高い場合には確率的なプロセス (環境変動や人口学的偶然性) によって共有餌個体群が絶滅することが予想される。

4.4.3. 管理戦略

さまざまなパラメータ設定における多くの場合において、3 つの除去対象すべてに努力量を配分する戦略 (PMA) が 7 つの単純な管理戦略の中で最も効果的であった (図 4.4; 付録 4.2)。上位捕食者の駆除を行わない、中位捕食者か補助資源のみを除去する戦略 (M, A) とそれら両方を除

去する戦略 (MA) は、共有餌の密度を増加させなかった。これは上位捕食者が中位捕食者から共有餌へスイッチングすることによって、中位捕食者の減少が共有餌個体群にもたらす正の影響が相殺されるからである。一方、上位捕食者のみの駆除 (P) と上位捕食者と中位捕食者の駆除 (PM)、上位捕食者と補助資源の除去 (PA) は努力量が低い状況では共有餌密度を増加させた。これは上位捕食者の適度な駆除によって上位捕食者が低密度に維持され、中位捕食者の大発生が抑えられることで、共有餌への捕食圧の総和が減少するからである。しかし、さらなる管理努力量の増加はメソプレデター・リリースを介して共有餌密度を減少させる。3 つの除去対象すべてを管理する戦略 (PMA) もそのような共有餌密度の減少を導く。しかし、たとえ補助資源の除去効率が中位捕食者より低いか同じ場合でも、努力量が中程度のときには他の戦略よりも共有餌密度が高い (図 4.4a-b)。したがってこの結果は、3 者を除去する管理がメソプレデター・リリースの負の影響を回避するうえで優れた戦略であることを示唆している。さらに、補助資源の除去効率が上位捕食者と同じ場合には、さらに努力量を増加させることで共有餌密度はもう一度増加する (図 4.4c)。補助資源の除去効率が最も高い場合では、中程度の努力量で見られる共有餌の減少はわずかで、努力量を増加させることで共有餌密度は環境収容力まで回復する (図 4.4d)。したがって、外来の上位捕食者と中位捕食者の駆除に加えて補助資源の制御も行うことは、共有餌個体群を保全するための効果的な管理戦略となりうる。

最適な管理戦略は総管理努力量と補助資源の除去効率によって変化した (図 4.4)。総努力量が極端に低いときは上位捕食者の駆除のみを行うのが最適だが、努力量が増加するにつれて上位捕食者に対する配分率は減少する。補助資源の除去効率が中位捕食者より低いか同じである場合には、中位捕食者に対する配分率を高めるのが最適となる (図 4.4a-b)。しかし、これらの最適管理戦略は努力量を増加させても、わずかにしか共有餌密度が増加しない。これは、中位捕食者と補助資源の除去効率が共に低いことで、中位捕食者を効果的に減らすことができないためである。補助資源の除去効率が中位捕食者より高く、上位捕食者と同じ場合には、中位捕食者よりも補助資源に多くの努力量を配分する戦略が最適となる (図 4.4c)。補助資源の除去効率が最も高い場合では、努力量が増加すると最適戦略下での上位捕食者への配分率は増加する (図

4.4d)。この結果は、補助資源の除去効率が高いことによって中位捕食者の根絶が可能となり、メソプレデター・リリースが生じるリスクがなくなり、上位捕食者の駆除が共有餌を増加させられることを表している。

4.5. 考察

実証研究から、外来の上位捕食者の除去は在来の共有餌を減少させること (Maezono and Miyashita 2004; Johnson et al. 2007; Letnic et al. 2009a; Letnic and Dworjanyn 2011; Norbury et al. 2013) も増加させること (Rayner et al. 2007; Bonnaud et al. 2010; Watari et al. 2011) もあることが示されている。しかしながら、ギルド内捕食系における栄養カスケードの生起や強さに影響する要因はほとんど解明されてこなかった。本章では数理モデルを用いて、上位捕食者の除去が共有餌に与える影響は、中位捕食者と上位捕食者の競争能力だけでなく、中位捕食者の補助資源の有無や利用可能量によって決まることを示した。本モデルではさらに、中位捕食者と上位捕食者の駆除に加えて、補助資源を除去することが共有餌個体群の保全のために効果的な管理戦略となることを明らかにした。

本モデルでは、中位捕食者が上位捕食者よりも競争優位である場合には、上位捕食者の除去は共有餌密度を減少させることを示した (図 4.3c)。この予測は、実証例から支持されている。Vance-Chalcraft et al. (2007) はギルド内捕食系を対象とした実験のメタ解析を行い、中位捕食者は上位捕食者に比べて、共有餌を抑制する効果が強いことが多く、上位捕食者の除去 (導入) は共有餌密度を減少 (増加) させることを示した。またオーストラリアでは、ディンゴの除去はアカギツネの増加を介して小型哺乳類を減少させるという栄養カスケードを広い範囲で引き起こした (Johnson et al. 2007; Letnic et al. 2009b; Letnic et al. 2011)。アカギツネ (中位捕食者) はディンゴ (上位捕食者) より、小型哺乳類 (共有餌) を抑制させる効果が強いことが示唆されており (Cupples et al. 2011; Letnic and Dworjanyn 2011)、このアカギツネの競争能力の強さによって栄養カスケードが広範囲で生じたと考えられる。

補助資源は、資源競争で上位捕食者に劣っている中位捕食者の定着を促進することで、両捕食

者の共存下で上位捕食者の除去が共有餌密度を増加させる条件を創出する（図 4.3d, e）。これは、中位捕食者が生息する状況で外来の上位捕食者を除去しても、共有餌個体群が回復する可能性を示唆している。Courchamp ら（1999）は、島嶼生態系における外来ノネコ（上位捕食者）の根絶が、外来ネズミ（中位捕食者）を増加させ、鳥類（共有餌）を激減させることを予測した。しかし最近の研究では、たとえ外来ネズミが生息していたとしても、ノネコの除去は海鳥の個体群に正の影響をもたらすことが示されている（Rodríguez et al. 2006; Rayner et al. 2007; Hughes et al. 2008; Bonnaud et al. 2010）。これらの実証研究と本章の結果から考えると、ネズミはノネコよりも鳥類を減少させる効果が小さいことと考えられる。したがって、補助資源（植物など）の利用可能量が高くなければ、外来のネズミが定着していたとしても、ノネコの除去は鳥類を回復させられると考えられる。

補助資源の利用可能量が高いときには、中位捕食者と上位捕食者の競争能力に関係なく、上位捕食者の除去は共有餌密度を大きく減少させる（図 4.3）。これは、人間活動に由来する補助資源が、メソプレデター・リリースを介した強い栄養カスケードを引き起こす状況を創出することを示唆している。たとえば、生産性の高い外来牧草（補助資源）が、外来の上位捕食者（ノネコ、フェレット、オコジョ）の除去に伴う外来ネズミ（中位捕食者）のメソプレデター・リリースを強め、絶滅危惧種のトカゲ個体群（共有餌）を減少させることが報告されている（Norbury et al. 2013）。また日本のため池では、外来のオオクチバス（上位捕食者）の除去によってアメリカザリガニ（中位捕食者）が大発生し、トンボ類（共有餌）の種数が減少したことが示されているが（Maezono and Miyashita 2004）、前章でも述べたようにザリガニを支えるリター流入は雑木林の管理放棄によって増加したと考えられる。上位捕食者の除去と補助資源の増加という、どちらも人間活動に由来する要因の相互作用が、メソプレデター・リリースとそれによる餌動物の減少というカスケード効果をもたらすのである。

本モデルで考えた 7 つの単純な管理戦略のうち、上位捕食者、中位捕食者、補助資源に対して管理努力量を均等に配分する戦略が最も効果的であった（図 4.4）。この戦略は他の戦略よりも、上位捕食者への努力量の配分を低くし、中位捕食者と補助資源に対する配分を高くすることによ

って、メソプレデター・リリースのリスクを減らし、共有餌密度を増加させることができる。つまり、補助資源も除去の対象とし、努力量を配分することは、共有餌の保全と、生物多様性や人間に悪影響を与える上位捕食者（オオクチバスやディンゴなど）の根絶を両立させるうえで重要である。たとえば日本の奄美大島では、外来のマングース（上位捕食者）の駆除事業によって、アマミノクロウサギなどの絶滅危惧の固有種（共有餌）が回復しつつあるが (Fukasawa et al. 2013; Watari et al. 2013)、外来のクマネズミ（中位捕食者）はおそらく農作物や残飯（補助資源）の増加によって、農地化や市街地化といった土地利用改変から正の影響を受けている (Fukasawa et al. 2013)。したがって、さらなる土地利用の改変は外来クマネズミのメソプレデター・リリースを強め、それによって固有種個体群に負の影響が及ぶ可能性がある。農地化や市街地化を防ぎ、森林を保護することは固有種の回復とマングースの根絶の両方を達成するうえで重要であると考えられる。ここで重要なのは、2 種の捕食者と補助資源に等しい努力量を配分するという管理戦略の有効性は、幅広いパラメータ設定で成立するということである（付録 4.2）。この単純な管理戦略は、さまざまな保全計画に応用可能な、管理戦略の基本指針となりえるだろう。

しかしながら、この戦略は全ての状況で効果的なわけではない。補助資源の除去効率が低い状況では、中程度から高レベルの総管理努力量において、共有餌は減少する。したがって、管理活動は低努力量から開始し、共有餌個体群をモニタリングしながら徐々に努力量を高めていくことが良いだろう。努力量を高めても共有餌が回復しない場合の対処策として2つ考えられる。まず、最適戦略に近づけるように、管理努力量を上位捕食者から中位捕食者か補助資源（あるいは、その両者）に再配分することである。しかし補助資源の除去効率が、中位捕食者よりも低いと同程度である場合には、仮に最適な管理戦略を行ったとしても、努力量の増加に対して共有餌の密度の変化は小さい（図 4.4a, b）。したがって2 番目の有効な選択肢としては、管理の総努力量を減少させ、コストを抑えるという管理戦略である。この管理戦略において重要なのは、上位捕食者の個体群を絶滅しないように低密度に維持することである。

単純なギルド内捕食系の枠を超えて、本章で提示した効果的な戦略は複数の外来捕食者が生息する、より複雑な系の管理にも応用できるかもしれない。現在の生態系の多くは、複数の外来種

の侵入によって、以前とは群集構成が大きく変わっている新規な生態系 (novel ecosystems; Hobbs et al. 2006; Hobbs et al. 2009) である (Tompkins and Veltman 2006; Ramsey and Norbury 2009; Wallach et al. 2010; Miyake and Miyashita 2011; Ruscoe et al. 2011)。複数の外来捕食者を含む新規な生態系では、メソプレデター・リリースやコンペティター・リリースが高い確率で起こるため、適切な管理戦略を構築するのが難しい (Tompkins and Veltman 2006, Ramsey and Norbury 2009, Ruscoe et al. 2011)。しかし、既存研究は外来捕食者の個体数を減少させる手法のみに注目しており、捕食者の適度な駆除や資源の利用可能量の抑制といった管理手法は考慮されていない。本モデル結果は、上位捕食者がある程度減少させ、さらに外来捕食者を支えている補助資源を除去するという管理戦略が、複数外来種の脅威にさらされている絶滅危惧の餌動物を保全するのに効果的であることを示唆している。

本章では、ギルド内捕食系のトップダウン栄養カスケードの予測と管理における、中位捕食者を支える補助資源の重要性を明らかにした。補助資源は上位捕食者除去の影響に対して 2 つの役割を果たす。まず、競争劣位の中位捕食者の定着を促進することで、上位捕食者の除去によって共有餌個体群が増加する条件を創出する。次に、補助資源が多い場合は、メソプレデター・リリースが強まり、上位捕食者の除去が共有餌を大きく減少させる状況が生じる。重要なのは、人間活動が補助資源の増加を招くことが多いという点である (Oro et al. 2013)。外来捕食者の駆除に加えて、人間活動に由来する補助資源を適切に管理することは、メソプレデター・リリースのリスクにさらされている在来の餌動物を保全するうえで効果的なアプローチであると考えられる。

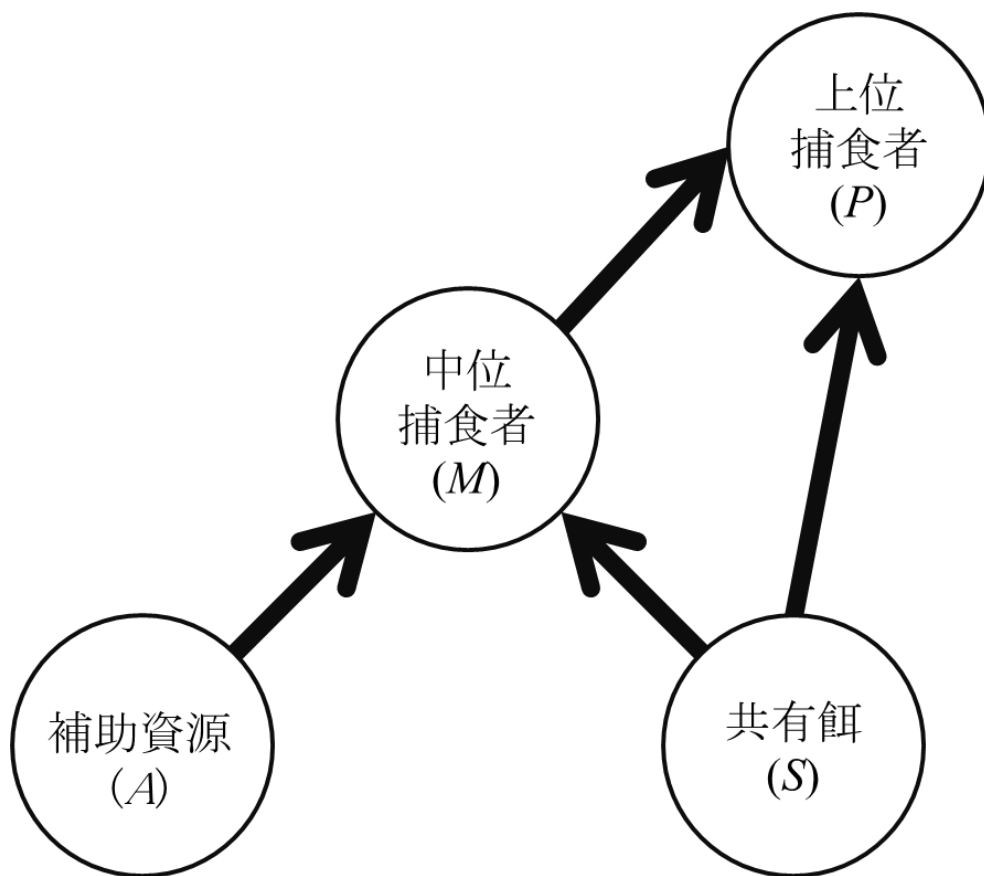


図 4.1. 上位捕食者・中位捕食者・共有餌・補助資源の相互作用。上位捕食者と中位捕食者が外来種、共有餌が保全対象の在来種を含む餌動物群を想定している。

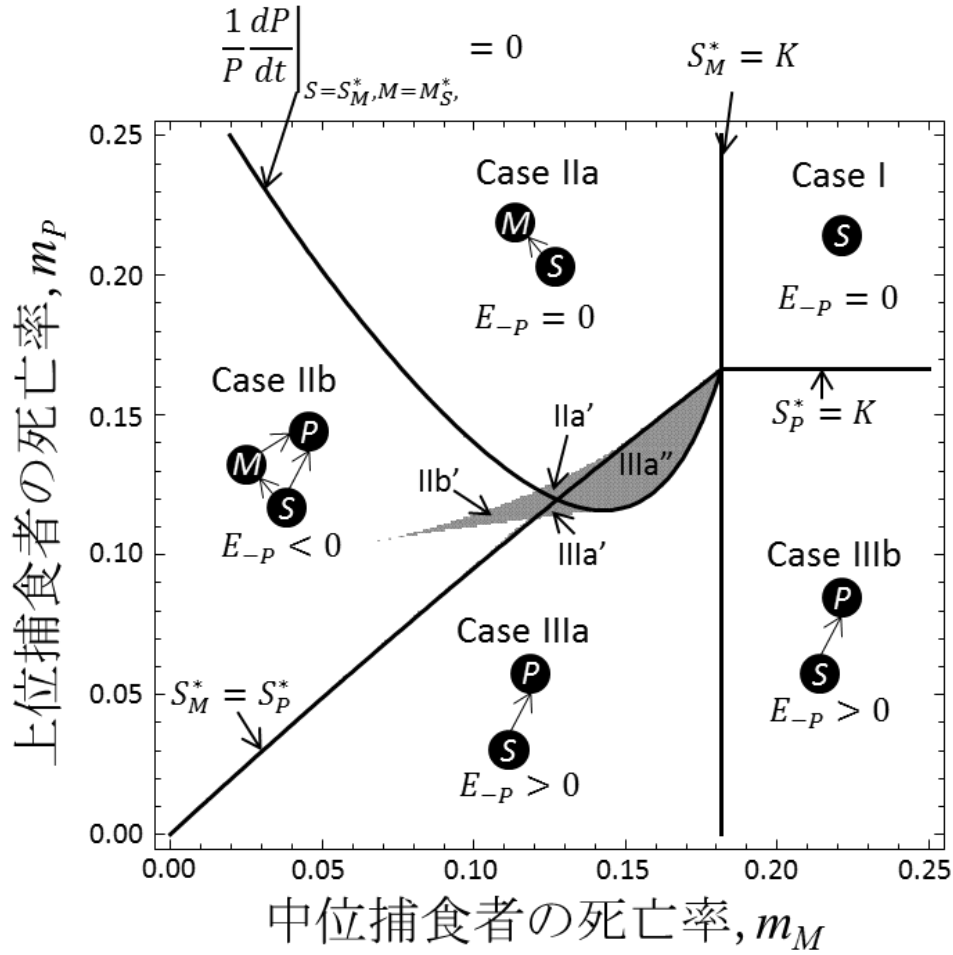


図 4.2. 平衡点の構造と上位捕食者除去が共有餌密度の与える影響 (E_{-P})。 M_S^* は上位捕食者が存在しない状況下における中位捕食者の密度である： $M_S^* = (r/a_{SM})(1 - S_M^*/K)(1 + a_{SM}h_{SM}S_M^*)$ 。灰色の部分では代替安定状態が生じ、上位捕食者除去の影響は case IIa': $E_{-P} = 0$ or $E_{-P} < 0$; case IIb': $E_{-P} < 0$; case IIIa': $E_{-P} > 0$ or $E_{-P} < 0$; case IIIa'': $E_{-P} > 0$ or $E_{-P} = 0$ (詳細は付録 4.4 参照)。使用したパラメータ値は $r = 1$; $K = 10$; $a_{SM} = 0.1$; $a_{SP} = a_{MP} = 0.2$; $h_{SM} = h_{SP} = 0.1$; $h_{MP} = 0.2$; $b_{SM} = b_{MP} = 0.2$; $b_{SP} = 0.1$ である。

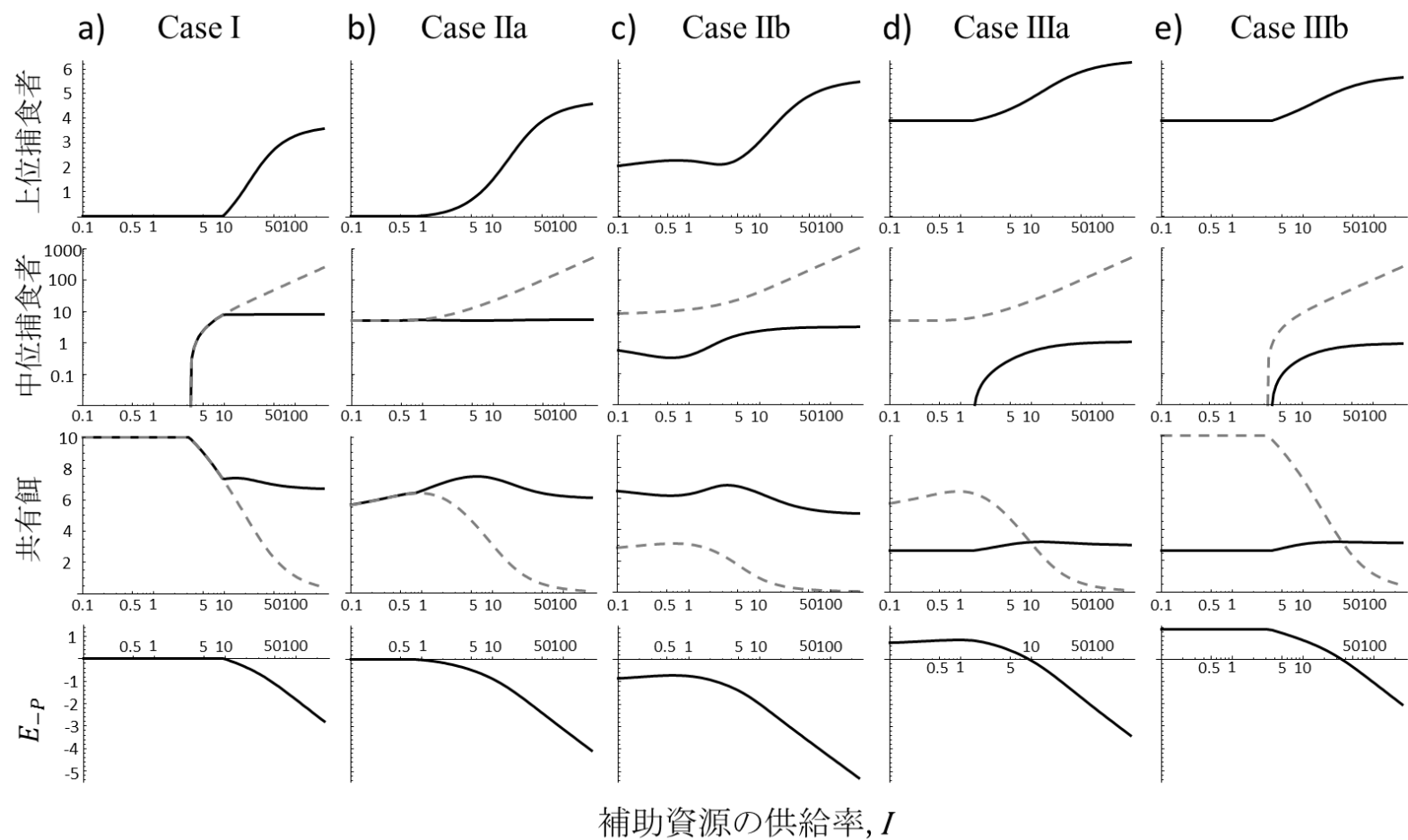


図 4.3. 補助資源の供給率の変化が上位捕食者・中位捕食者・共有餌の密度と上位捕食者除去の共有餌への効果 (E_P) に与える影響。黒い実線は上位捕食者がいる状況、灰色の点線は上位捕食者がいない状況を表している。使用したパラメータ値は $e = 1$; $a_{AM} = 0.5$; $h_{AM} = 0.3$; $b_{AM} = 0.2$; $(m_M, m_P) = (0.2, 0.2)$ (a), $(0.1, 0.15)$ (b), $(0.05, 0.1)$ (c), $(0.1, 0.05)$ (d), $(0.2, 0.05)$ (e) である。他のパラメータ値は図 4.2 と同じである。

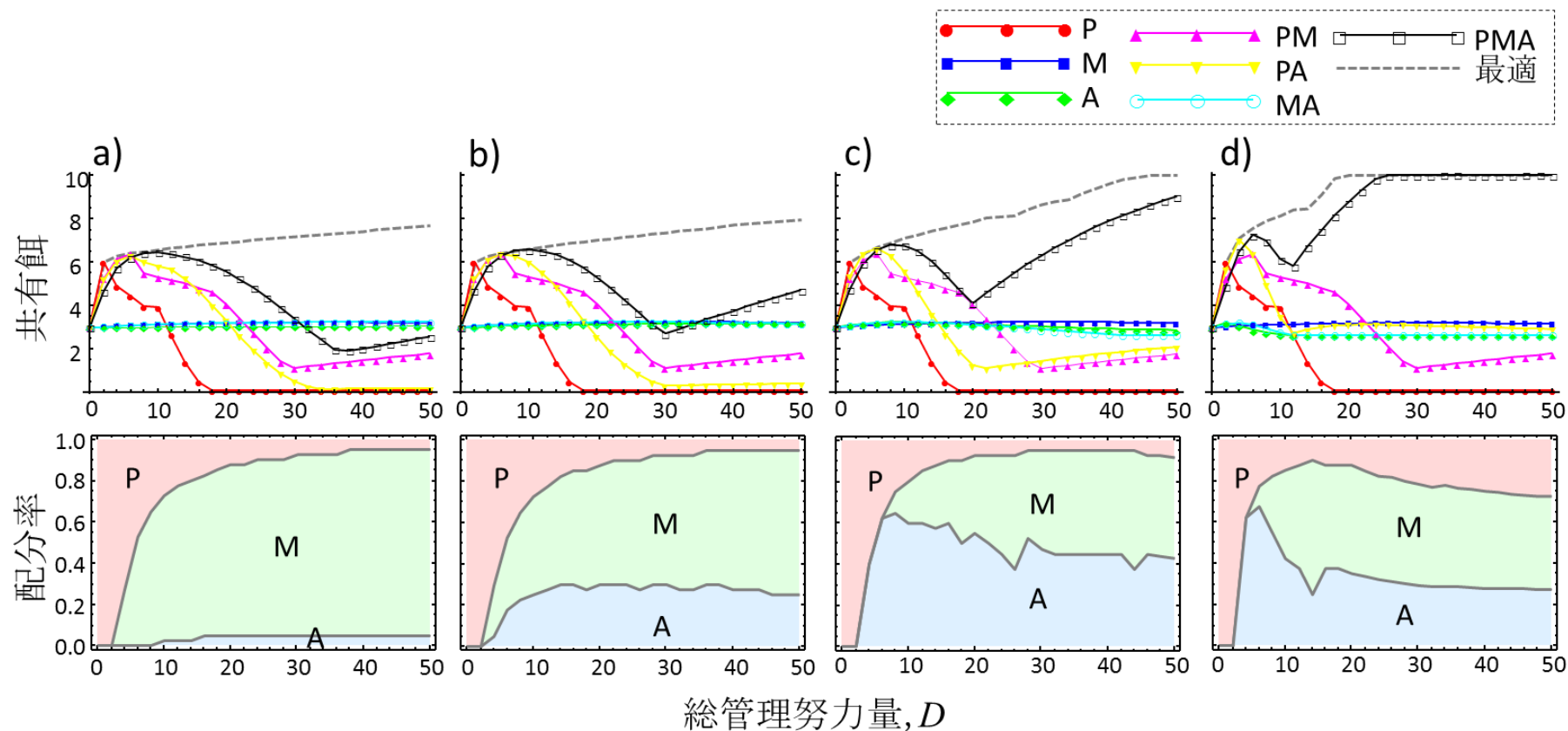


図 4.4. 上段：7つの単純な管理戦略と最適な管理戦略が共有餌密度に与える影響。下段：最適戦略下における、上位捕食者 (P)、中位捕食者 (M)、補助資源に対する総管理努力量の配分率 ($y=1$ から上の灰色線までの長さが上位捕食者に対する配分率、上の灰色線から下の灰色線までの長さが中位捕食者に対する配分率、下の灰色線から $y=0$ までの長さが補助資源に対する配分率)。使用したパラメータ値は $m_{M0} = m_{P0} = 0.05$; $I_0 = 100$; $\theta_M = 0.5$; $\theta_P = 1$; $\theta_A = 0.25$ (a), 0.5 (b), 1 (c), 2 (d) である。他のパラメータ値は図 4.2 と図 4.3 と同じである。

付録 4.1. 上位捕食者除去が共有餌に与える影響に関するパラメータ感度分析

パラメータの初期設定で得られた以下のパターン（図 4.3）の頑健性を確かめるための感度分析を行った。Cases I と IIa では、補助資源の供給率が増加するにつれて E_p はゼロから減少する。Case IIb では、補助資源の供給率によらず E_p は負の値をとり、補助資源の供給率の増加は E_p をさらに減少させる。Cases IIIa と IIIb では、補助資源の供給率が増加すると E_p が正から負に変わる。

まず、共有餌の内的自然増加率 (r) を除くすべてのパラメータについて、元の値（図 4.3）から $\pm 50\%$ の範囲の一様分布からランダムに値を選んだパラメータセットを 10,000 個生成した。共有餌の内的自然増加率は元の値に固定した ($r = 1$)。これは、このパラメータが系の動態の時間スケールの基準尺度としてみなせるからである。中位捕食者と上位捕食者の死亡率は $m_M = m_P = 0.12$ を一様分布の平均値として使用した。このパラメータセットを cases I, IIa, IIb, IIIa, IIIb に分類し、9 つの異なる補助資源供給率 ($I = 0, 1, 2, 5, 10, 20, 50, 100, 200$) での E_p を計算した。代替安定状態が生じたパラメータセット ($N = 440$) はこの解析からは除いた。

パラメータ値をランダムに変化させたときの補助資源の変化に対する E_p のパターン（図 A4.1）は初期設定のパラメータ値を用いたもの（図 4.3）とほとんど変わらなかった。補助資源がない状況では ($I = 0$)、 E_p は 5 つの cases によって異なっていた。補助資源の供給率が増加すると多くの場合で E_p は減少するが、cases I, IIa, IIb において 補助資源の供給率がゼロから少し上がる際に E_p が少し増加し、正の値をとることがある。これは、中位捕食者の共有餌から代替餌へのスイッチングが上位捕食者除去による在来餌の増加を引き起こしやすくしているためである。補助資源の供給率が高い状況では、すべての cases において上位捕食者除去は共有餌を大きく減少させた。ただし case IIIb の 0.5% のパラメータセット ($N = 9$) では、補助資源の供給率が最も高い値 ($I = 200$) でも E_p は正だった。

付録 4.2. 管理戦略に関するパラメータ感度分析

ここでは幅広いパラメータ設定において異なる管理戦略の有効性を比較した。最初に、以下の

方法でパラメータ値をランダム選んだ 10,000 個のパラメータセットを生成した。補助資源の除去効率と総管理努力量は本文と同じ範囲 ($0.25 \leq \theta_A \leq 2$ and $0 \leq D \leq 50$) の一様分布からランダムに選んだ。共有餌の内的自然増加率（付録 4.1 参照）を除く他のパラメータについては、元の値（図 4.4）の $\pm 50\%$ を範囲とする一様分布からランダムに値を選んだ。次に、管理をしない状況で ($D = 0$)、中位捕食者と上位捕食者が絶滅するパラメータセットを除外した。さらに、管理をしない状況で共有餌の密度が環境収容力の 30% 以下のパラメータセットのみを解析の対象とした。これは、実際の管理は在来の共有餌密度が大きく減少している場合に行われるからである。選ばれたパラメータセットに対して ($N = 5026$)、本文で考えた 7 つの単純な管理戦略の有効性を調べた。管理戦略の有効性は、管理前後における共有餌密度の長期平均の対数比 (E_{mg} と定義する) を使用した。この値が負であれば、共有餌が減少するという管理の失敗を引き起こす。

大部分のパラメータセットにおいて、上位捕食者・中位捕食者・補助資源の 3 者を除去する PMA は他の管理戦略よりも有効性が高かった。全体では、PMA は 63% の割合 ($N = 3,168$) で 7 つの中で最も優れた管理戦略であり、P (13%, $N = 663$) と PA (9%, $N = 428$) がそれに続いた。他の管理戦略がベストになることは稀であった (PM: 6%, $N = 298$; MA: 4%, $N = 187$; A: 4%, $N = 179$, M: 2%, $N = 103$)。PMA の有効性を他の 6 つの管理戦略とペアワイズの比較を行ったところ、どの管理戦略に対しても PMA は 75% 以上の割合で優れていた（図 A4.2）。さらに、PMA は E_{mg} が負の値をとる割合が最も少なく (7%, $N = 354$)、M (30%, $N = 1,486$) と PM (30%, $N = 1,522$) がそれに続いた。したがって、PMA は管理の失敗を招く確率が最も低い。

さらに、管理戦略の有効性に対する各パラメータの影響を知るために、上記のシミュレーションデータを用いて 2 種類の解析を行った。最初の解析は 7 つの単純な管理戦略のベストを決めるうえで重要なパラメータを特定するため、2 番目の解析は PMA が共有餌密度を減少させる条件を明らかにするために行った。PMA において共有餌が減少する条件を理解しておけば、最も良いと考えられる PMA を実施する前に管理が失敗するリスクを低下させられるかもしれない。この感度分析も前章と同様に決定木 (CART) を使用した。最初の解析の目的変数はベスト戦略、2 番目の解析の目的変数は PMA における E_{mg} の正負とした。説明変数は、両解析とも全部のパラメータ

を使用した。決定木の“不純度”の計測にはジニ (Gini) 係数を使用し、Breiman ら (1984) が提唱した 1 標準誤差ルールに基づいて枝を剪定した。これらの統計解析は R 2.13.0 (R Development Core Team 2011) 上でパッケージ”rpart” (Therneau et al. 2012) を使用して行った。

解析の結果、総管理努力量 (D) がベスト戦略を最もよく説明するパラメータであった。総管理努力量が低いときには ($D < 6.642$)、上位捕食者のみを駆除する戦略 (P) がベストな管理戦略として分類された (図 A4.3a)。総管理努力量が高いときには ($D \geq 6.642$)、PMA はほとんどの場合でベストな戦略であった (図 A4.3a)。ただし、上位捕食者の駆除効率と自然死亡率が共に低く ($\theta_P < 0.7667$, $m_{P0} < 0.04282$)、かつ総管理努力量が中程度のときは ($6.642 \leq D < 15.08$)、ベスト戦略は P か PA になった (図 A4.3a)。しかし PMA がこれらの戦略に劣ると分類された場合でも、PMA における E_{mng} は P や PA における E_{mng} とあまり変わらない (図 A4.2a における赤紫色と黄色の点、図 A4.2b における緑色の点)。

2 番目の解析では以下の条件がすべて満たされるときに PMA が負の値をとりやすいことが示された：補助資源と中位捕食者の除去効率が低く ($\theta_A < 0.8331$, $\theta_M < 0.3263$)、上位捕食者の駆除効率と自然死亡率が高く ($\theta_P \geq 0.9773$, $m_{P0} \geq 0.03051$)、総管理努力量が高い ($D \geq 11.27$) (図 A4.3b)。つまり、PMA による共有餌の減少は、管理努力量を徐々に増加させ、共有餌密度のモニタリングを行えば、避けることができると考えられる。ここで重要なことは、 m_{P0} を除いた生物学的パラメータ (捕食率や処理時間など) は PMA の成否に影響しないという点である。したがって、この解析結果は、3 者を等しい努力量で除去するという単純な管理戦略を実施すべきかの決断は詳細な生物学的パラメータを把握しなくても可能であることを示唆している。

最後に、PMA が負の E_{mng} を導くパラメータセットにおいて、共有餌密度を最大にできる努力量の配分率を計算した。その結果、最適な管理戦略においては、上位捕食者への努力量の配分率は中位捕食者や補助資源への配分率を大きく下回っていた (図 A4.4)。したがって、PMA による共有餌密度の減少に気づいた場合は、上位捕食者の管理努力量を中位捕食者か補助資源に再配分するのがいいと考えられる。

付録 4.3. 補助資源なしで両捕食者が共存している場合の上位捕食者除去の影響

ここでは、上位捕食者と中位捕食者が補助資源なしで平衡点に共存している場合には、上位捕食者の除去は必ず共有餌を減少させることを示す。両捕食者が平衡点 (S^*, M^*, P^*) で共存していることを仮定すると、(4.1c) 式において $(1/M)(dM/dt) = 0$ を解くことで以下の不等式が得られる：

$$b_{SM}f_{SM}(S^*) - m_M = \frac{(1 - \delta_P)a_{MP}M^*}{1 + a_{MP}h_{MP}M^*} > 0. \quad (\text{A4.1})$$

$b_{SM}f_{SM}(S_M^*) - m_M = 0$ (S_M^* については本文参照)、かつ $f_{SM}(S)$ は S の増加関数であるので、 $b_{SM}f_{SM}(S^*) - m_M > b_{SM}f_{SM}(S_M^*) - m_M$ 、 $f_{SM}(S^*) > f_{SM}(S_M^*)$ 、となり $S^* > S_M^*$ が成り立つ。この不等式は、両捕食者が補助資源なしで共存している限り、上位捕食者の除去は共有餌を必ず減少させることを表している。この結果は、線形の機能反応を仮定したギルド内捕食モデル (Holt and Polis 1997) と合致する。

付録 4.4. 代替安定状態における上位捕食者除去の影響

本付録ではまず、本モデルにおける代替安定状態が、既存のギルド内捕食モデルでは見られなかった新しい共存平衡点によって生じることを示す。この平衡点では上位捕食者の餌スイッチングによって、中位捕食者が共有餌に正の影響を与える。次に、代替安定状態において上位捕食者除去が共有餌に与える影響を調べる。

(4.1d) 式において $(1/P)(dP/dt) = 0$ を解くことで以下の式が得られる：

$$\frac{[b_{SP}f_{SP}(S^*)]^2 + [b_{MP}f_{MP}(M^*)]^2}{b_{SP}f_{SP}(S^*) + b_{MP}f_{MP}(M^*)} - m_P = 0. \quad (\text{A4.2})$$

この式は以下のように変形できる：

$$b_{SP}f_{SP}(S^*) - m_P = \frac{b_{MP}f_{MP}(M^*)[b_{SP}f_{SP}(S^*) - b_{MP}f_{MP}(M^*)]}{b_{SP}f_{SP}(S^*) + b_{MP}f_{MP}(M^*)}. \quad (\text{A4.3})$$

もし上位捕食者が中位捕食者からよりも共有餌から多くのエネルギーを得ることができれば (i.e., $b_{SP}f_{SP}(S^*) > b_{MP}f_{MP}(M^*)$)、 $b_{SP}f_{SP}(S^*) - m_P > 0$ となる。 $b_{SP}f_{SP}(S_P^*) - m_P = 0$ (S_P^* については本文参照)、かつ $f_{SP}(S)$ は S の増加関数なので、 $b_{SP}f_{SP}(S^*) - m_P > b_{SP}f_{SP}(S_P^*) - m_P$ 、 $f_{SP}(S^*) > f_{SP}(S_P^*)$ となり $S^* > S_P^*$ が成り立つ。この不等式は、中位捕食者の存在が平衡点における共有餌密度を高めていることを表し

ている。これは、中位捕食者が上位捕食者の採餌労力を引き付けることで共有餌への捕食が弱まることで生じる。補助資源なしのモデルを数値解析したところ、この新たな共存平衡点は代替安定状態のひとつとして生じることが分かった(図 A4.5 の case IIa', IIb', IIIa'における右側の平衡点)。興味深いのは、case IIb'では2つの代替安定状態がともに共存の平衡点であることである。ひとつは中位捕食者が多い平衡点 (case IIb に相当する元の平衡点)、もうひとつは上位捕食者が多い平衡点 (本モデルで発見された新しい平衡点) である。Case IIIa''では、この平衡点は存在するが局所不安定になり、代替安定状態には上位捕食者か中位捕食者のどちらかしか定着できない。

代替安定状態における上位捕食者の除去が共有餌に与える影響は単純に平衡点の構造で決まる (図 A4.5)。中位捕食者は定着できるが上位捕食者が定着できない場合は (cases IIa', IIIa''), 上位捕食者の除去は共有餌の密度を変化させない (i.e., $E_P = 0$)。両方の捕食者が共存している場合は (cases IIa', IIb', IIIa'), 付録 4.3 で証明したように、上位捕食者除去は必ず共有餌密度を減少させる ($E_P < 0$)。上位捕食者が定着できるが中位捕食者が定着できない場合は (cases IIIa', IIIa''), 上位捕食者除去は共有餌密度を増加させる ($E_P > 0$)。これは、この代替安定状態が生じるのは、上位捕食者が共有餌をめぐる資源競争において中位捕食者より優れているときであり (i.e., $S_P^* < S_M^*$)、上位捕食者なしの共有餌密度 (S_M^*) は上位捕食者ありの共有餌密度 (S_P^*) よりも大きいからである。したがって、cases IIa', IIIa', IIIa''では上位捕食者除去が共有餌に与える影響は2つの代替安定状態で異なる。他方、case IIb'では両方の代替安定状態において、上位捕食者除去によって共有餌密度は減少する。

補助資源を加味すると、これらの代替安定状態は補助資源の供給率が比較的低い値で消滅する (図 A4.6)。代替安定状態がなくなると、cases IIa', IIb', IIIa', IIIa''における上位捕食者除去の影響は、それぞれの対応する cases (i.e., IIa, IIb, IIIa, IIIa) の結果と定性的には一致する。

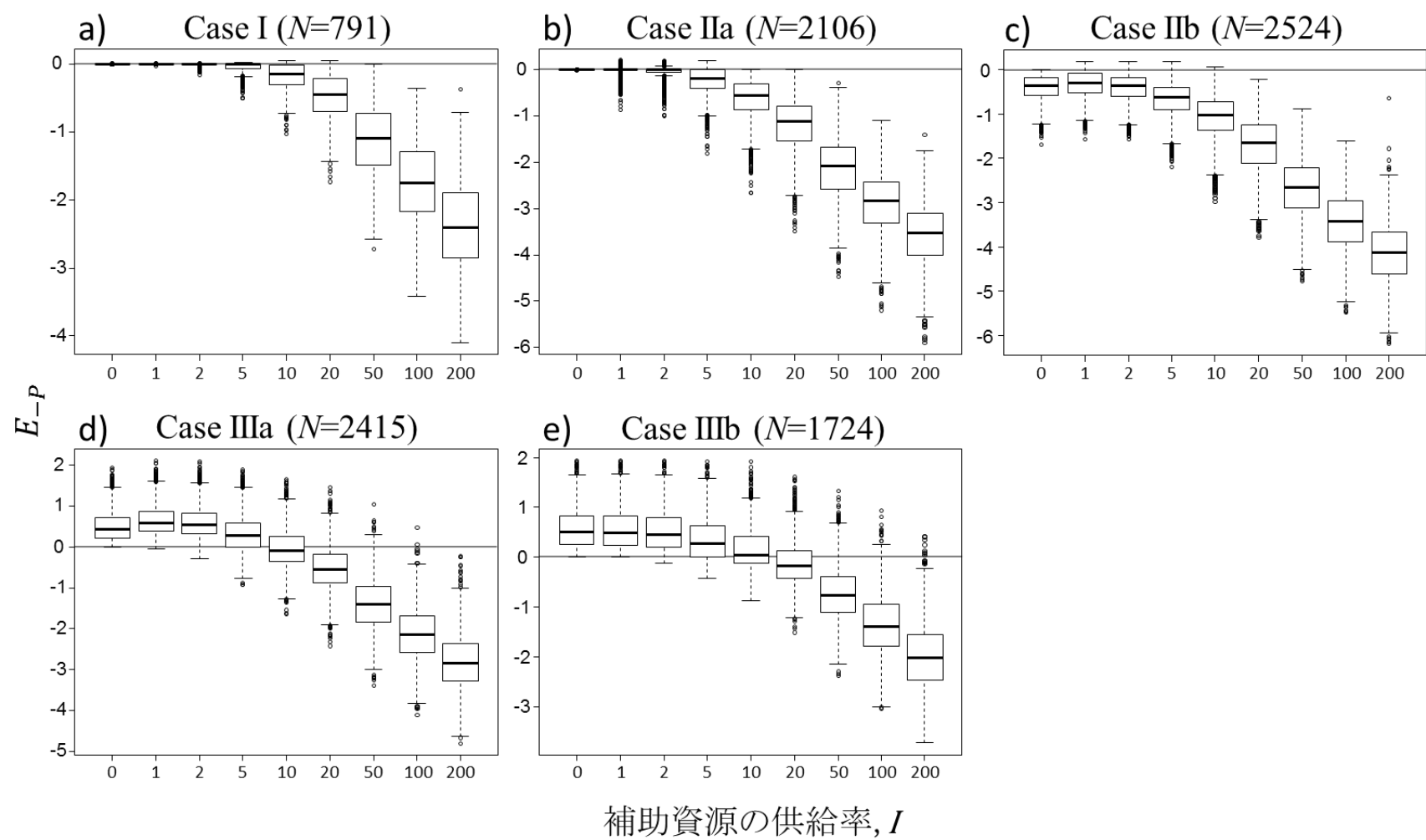


図 A4.1. それぞれの case における、上位捕食者除去が共有餌に与える影響の補助資源の供給率に対する変化。

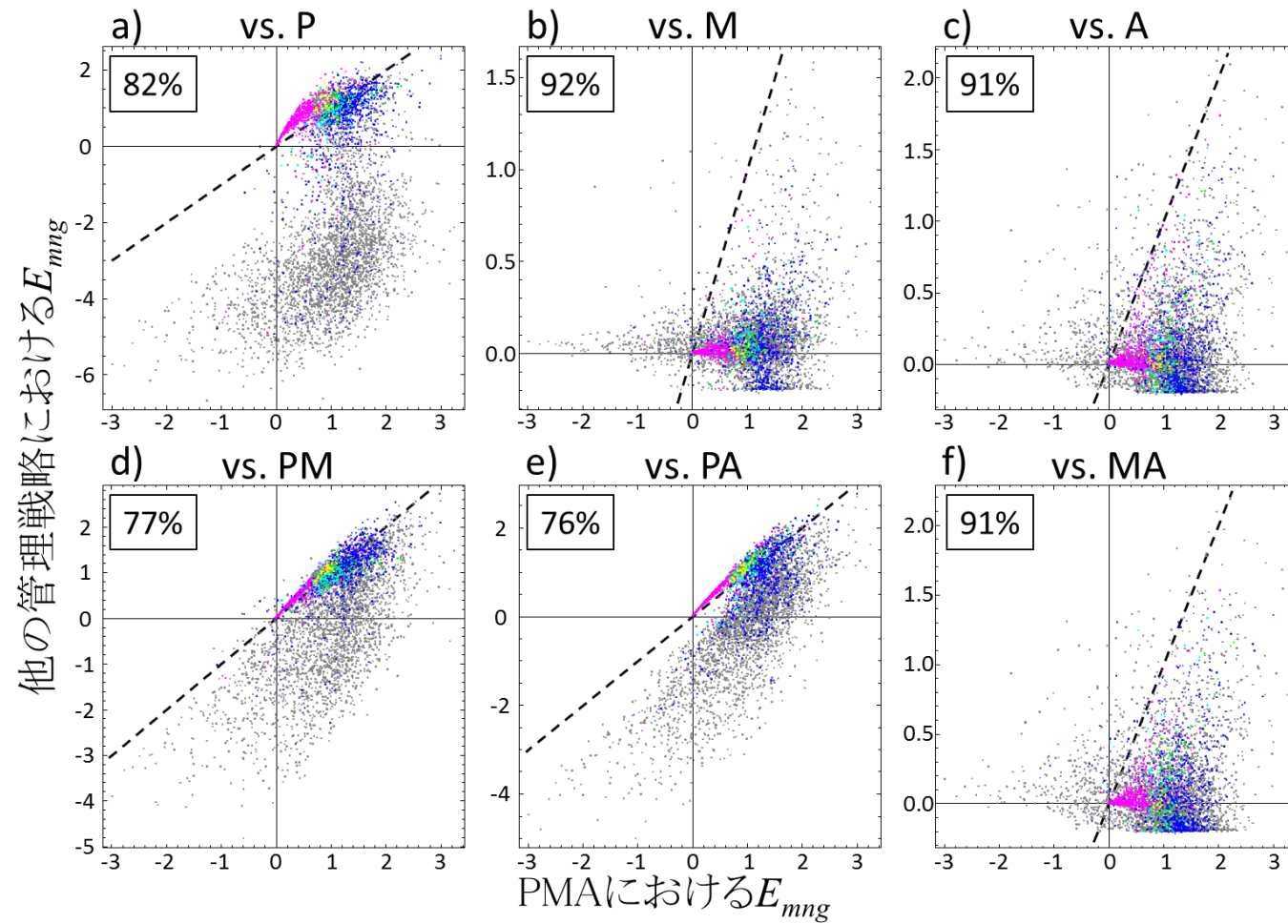


図 A4.2. PMA（横軸）と他の管理戦略（縦軸）の有効性のペアワイズ比較。各点はひとつのパラメータセットを表し、色はベスト戦略を説明する決定木の分類（図 A4.3a 参照）を示す。点線は $y=x$ の直線であり、2つの戦略が等しい効果をもつことを意味している。左上のパーセンテージは PMA の方が高い有効性を示すパラメータセットの（点線の下側に位置する）割合を表す。

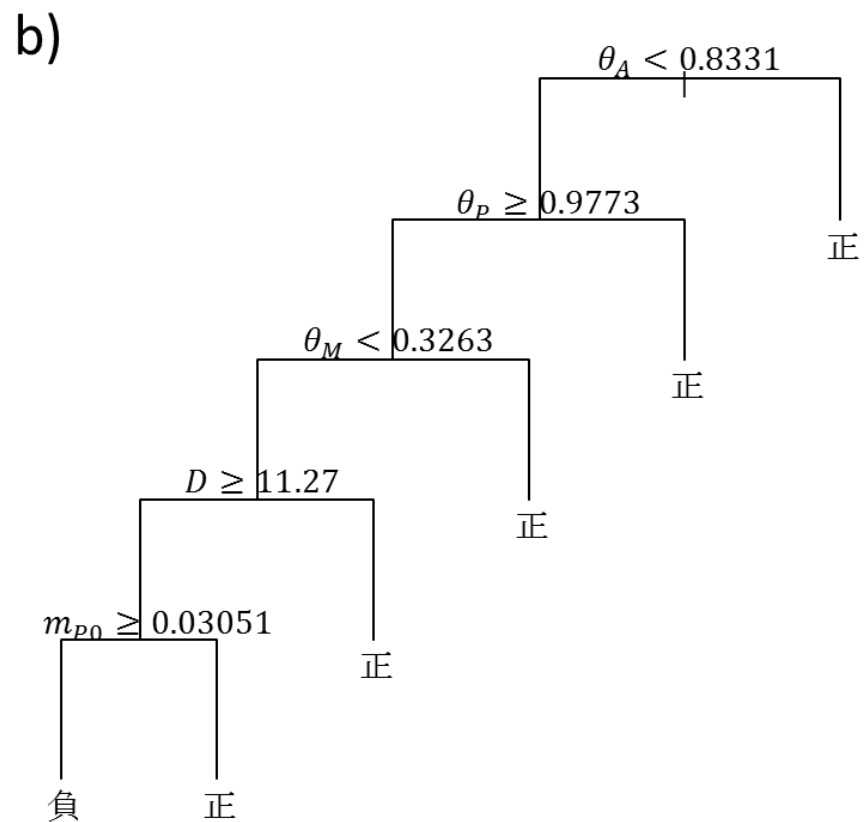
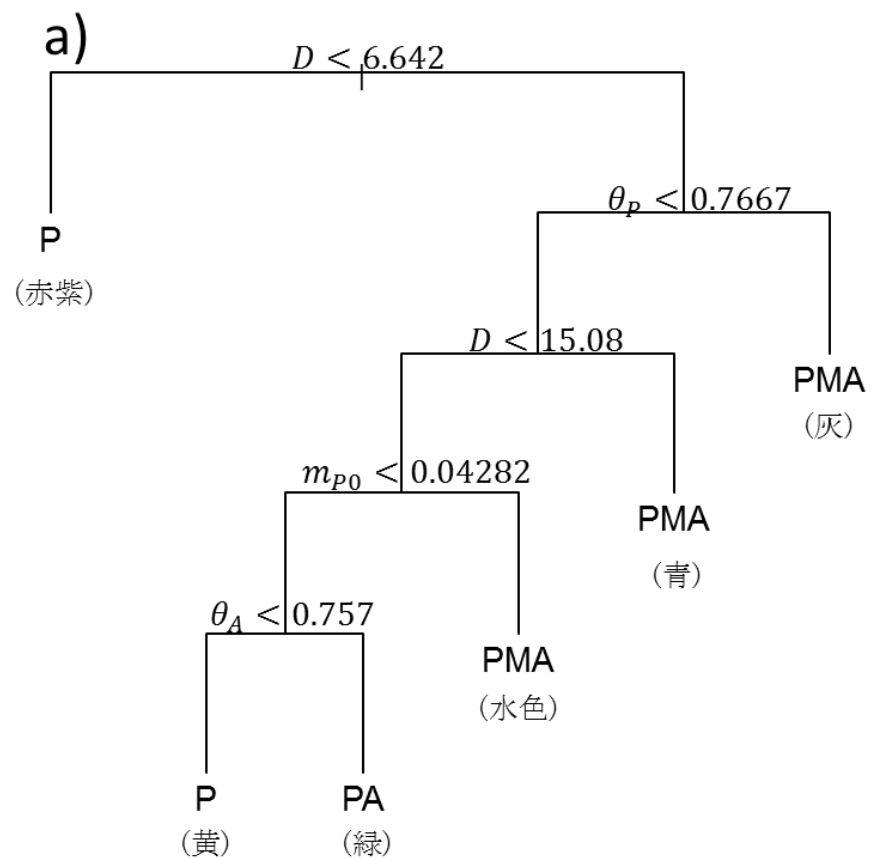


図 A4.3. ベスト管理戦略 (a) と PMA における E_{mng} の正負 (b) を説明する決定木。色は図 A4.2 における点の色を表す。

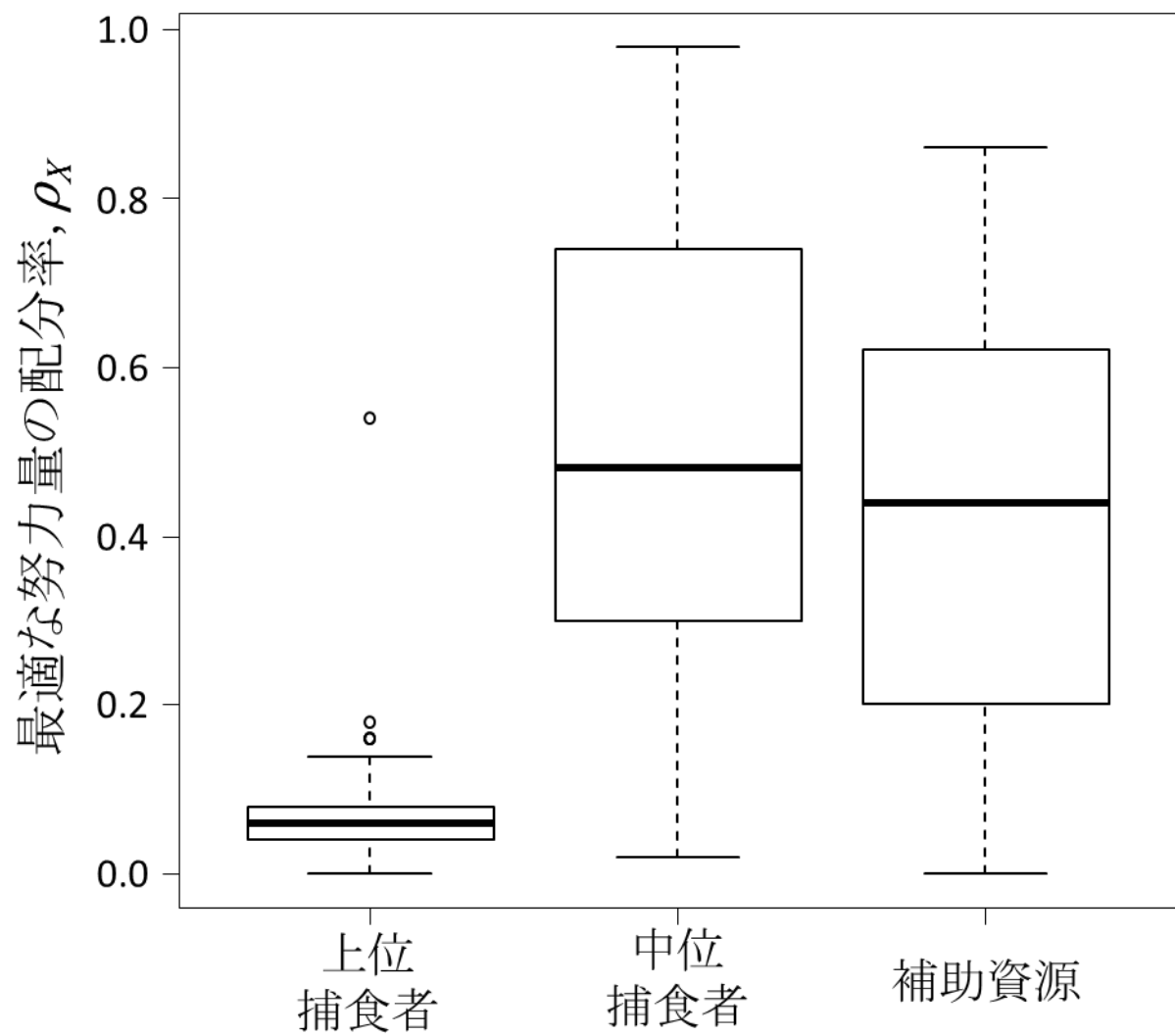


図 A4.4. 最も共有餌の密度を高めることのできる上位捕食者・中位捕食者・補助資源に対する管理努力量の配分率。PMAによって共有餌密度が減少したパラメータセットを使用した ($N = 354$)。

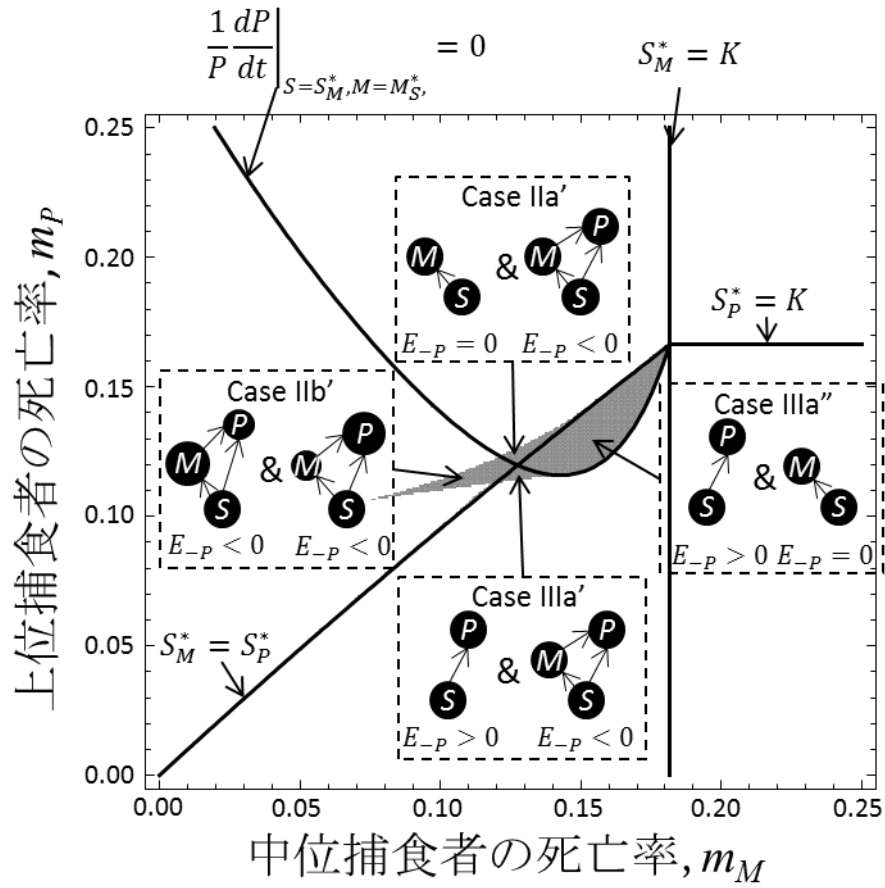


図 A4.5. 代替安定状態が生じる状況（灰色の部分）における、ギルド内捕食系の構造と上位捕食者除去が共有餌に与える影響 (E_{-P})。代替安定状態の4つの組み合わせは2つの線によって分けられる： $S_M^* = S_P^*$; $(1/P)(dP/dt)|_{S=S_M^*, M=M_S^*} = 0$ 。使用したパラメータ値は図 4.2 と同じである。

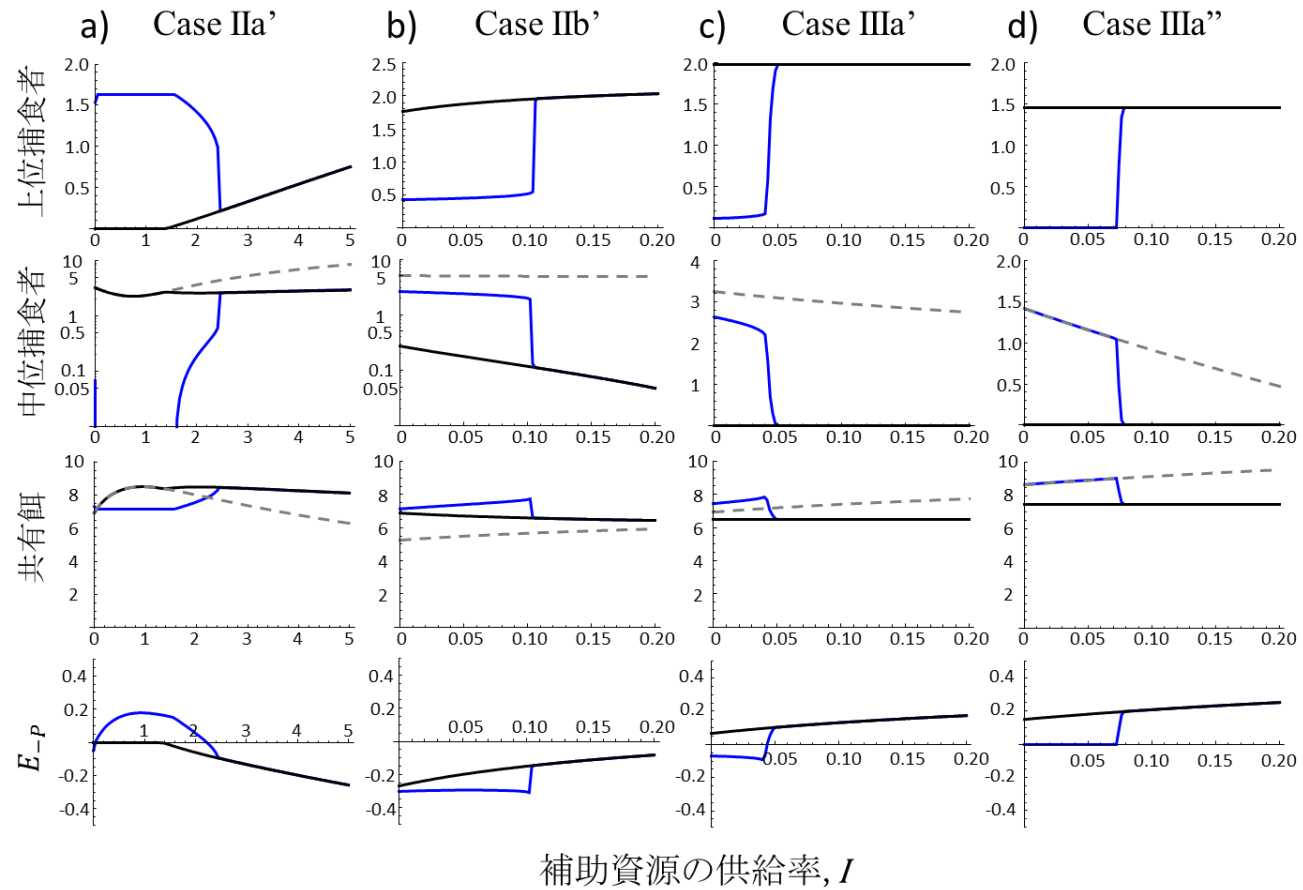


図 A4.6. 代替安定状態が生じる状況における補助資源の供給率の変化が上位捕食者・中位捕食者・共有餌の密度と上位捕食者除去の共有餌への効果 (E_P) に与える影響。黒い実線は元の cases IIa (a), IIb (b) and IIIa (c, d) に相当し、青い実線は補助資源の供給率が低い状況でしか生じない代替安定状態を表す。灰色の点線は上位捕食者がいない状況での中位捕食者と共有餌の密度を表す。使用したパラメータ値は $(m_M, m_P) = (0.13, 0.125)$ (a), $(0.1, 0.112)$ (b), $(0.13, 0.115)$ (c), $(0.16, 0.13)$ (d) である。他のパラメータ値は図 4.3 と同じである。

第 5 章 総合考察

本研究では、外来種とそれを支える補助資源に関する 2 種類の数理モデルを構築し、外来種と在来種が複雑な相互作用を形成する生態系の効果的な管理戦略を提示した。第 3 章では、前章の水槽実験で示唆されたザリガニの正のフィードバック機構を組み込んだ数理モデルを構築し、補助資源の増加が外来ザリガニの急激な増加と水生動物の激減という群集レジームシフトを引き起こすことを予測した。さらに、リター流入の制御と水草の導入の相乗効果が、ザリガニが増加した生態系の回復可能性を高めることを理論的に示した。第 4 章では、外来上位捕食者の除去が在来餌動物に与える影響の状況依存性を説明する理論的枠組みを構築し、補助資源の増加によってメソプレデター・リリースが在来餌動物を大きく減少させる状況が引き起こされることを予測した。そのうえで上位捕食者と中位捕食者だけでなく、中位捕食者を支える補助資源も除去対象とした管理戦略の有効性を提示した。ここで重要なのは、これらのモデルから導かれる予測が、これまでの野外での観察パターンを少なくとも定性的には説明できることである。最初のモデルは、急激に増加したザリガニが水草や水生動物を激減させることで生態系の状態を大きく改変するという現象 (福井・岩本 2001; Rodríguez et al. 2003; Rodríguez et al. 2005; Matsuzaki et al. 2009) を説明可能である。次のモデルは、外来の中位捕食者の存在下で観察されている、外来の上位捕食者の除去が在来餌動物に与える正 (Rayner et al. 2007; Bonnaud et al. 2010; Watari et al. 2011) と負 (Maezono and Miyashita 2004; Johnson et al. 2007; Letnic et al. 2009a; Letnic and Dworjanyn 2011; Norbury et al. 2013) の両方の影響を説明できる。また、様々な不確実性により野外の状況を完全に把握することは困難であると考え、幅広いパラメータ範囲で成り立つ有効な管理戦略を構築した点も重要である。

本論文では数理モデルを用いて、補助資源と外来種の相互作用が生物群集の動態や構造を変化させる新たなプロセスを提示した。外来種の個体数や影響を理解するうえで、補助資源に着目した研究は多く存在する (Courchamp et al. 2000; Lim et al. 2003; Rand and Louda 2006; Didham et al. 2007; Ruffino et al. 2013)。これらの研究が想定しているプロセスは、ドナーコントロール的に供給

される補助資源が外来の捕食者を増加させ、在来の餌動物を減少させるという見かけの競争やハイパー・プレデーション (hyperpredation; Smith and Quin 1996) である (Courchamp et al. 2000; Rand and Louda 2006; Didham et al. 2007)。本研究では、このハイパー・プレデーションのプロセスを拡張し、以下の 2 つの新たなプロセスを示した：(1) 補助資源を受け取る外来種が生態系エンジニアである場合、レジームシフトや履歴現象が生じる；(2) 複数の外来捕食者が相互作用している場合、補助資源の利用可能量の増加が上位捕食者除去に伴うメソプレデター・リリースを強め、在来餌動物を大きく減少させる。外来の生態系エンジニアや複数の外来捕食者が侵入した生態系において外来種の在来種への影響を理解し、適切な管理戦略を構築するうえで補助資源に注目することは重要だと考えられる。

多くの外来種が侵入した生態系を管理するうえで生物間相互作用を理解することの重要性は指摘されているが (Hobbs et al. 2009; 亘 2011)、生物群集内における相互作用の全貌を解き明かすのは容易ではない。そこで効果的な管理戦略を導くためのひとつのアプローチとして、以下の手順が考えられる。まず、在来種の保全や生態系の回復のために、優先的に抑制すべき外来種を特定することである。この管理の鍵となる外来種の特定には、保全対象種や生態系への影響の大きさだけでなく、管理のしにくさも考慮した方がいいと考えられる。すなわち、たとえ現時点において個体数が低くても、一度増加すると生態系の回復が困難になる種を認識することが重要である。駆除効率の低い体サイズの小さな動物や、レジームシフトを起こしやすいと考えられる物理的・化学的プロセスを改変する種は、優先的に抑制すべき外来種とみなすことができるだろう。つまり本研究においては、生態系エンジニアであるザリガニや中位捕食者がこれに相当する。そのうえで、この外来種を中心とした相互作用プロセスを明らかにすること重要となる。この外来種に強いボトムアップ効果を与える餌資源を特定し、それが制御可能であれば、その餌資源を管理することによってその外来種を抑制できるだろう (Didham et al. 2007)。これまで述べてきたとおり、生態系エンジニアや中位捕食者は外来植物や残飯などに支えられていることが多いので、この手法の実現可能性は比較的高いと考えられる。また、その外来種をトップダウン効果によって抑制する外来捕食者を特定することも重要である (Miyake and Miyashita 2011)。ただし、この外

来捕食者が保全対象の在来種も捕食するギルド内捕食者である場合には、ある程度駆除したほうが在来種の密度が高まる可能性が考えられる（第4章参照）。したがって、トップダウン効果を利用した管理には、単純に駆除するかしないかという定性的な判断に加えて、どの程度駆除するかという定量的な判断が求められる。これらの栄養的な相互作用の理解には、胃内容物分析や糞分析、安定同位体比分析といったアプローチが有効であると考えられる（Cupples et al. 2011; Kobayashi et al. 2011; Miyake and Miyashita 2011）。しかし、すでにレジームシフトが生じた生態系では、このような栄養的な相互作用のみの操作では回復が見られないかもしれない。こうした生態系の回復には、正のフィードバック機構を創出している非栄養のプロセスを明らかにしたうえで、元のフィードバックの再構築が求められる（Byers et al. 2006; Suding and Hobbs 2009; Altieri et al. 2013）。具体的には、野外パターンの観察や操作実験、モデルを併用してフィードバック機構に関する妥当な仮説を導きだし、その仮説から実行可能な管理手法を採用して実験的にフィードバックの再構築を試みることが必要だろう（Suding and Hobbs 2009; Altieri et al. 2013）。

このアプローチ有効性を、以下の2つの具体的な系を例にして議論する。まずは、多くの外来哺乳類の脅威にさらされている絶滅危惧種のトカゲが生息する、ニュージーランドのオタゴ地方の乾燥地における外来種管理について考える。ここではトカゲを保全するために、外来哺乳類を駆除する様々な戦略が検討されているが、効果的な管理戦略は見出されていない（Ramsey and Norbury 2009）。この系における抑制すべき外来種はハツカネズミであると考えられている（Norbury et al. 2013）。これは、ハツカネズミの増加によりトカゲ類が減少することは知られており（Norbury et al. 2013）、また体サイズのハツカネズミはフェンスを使っても除去することが難しい（Innes et al. 2012）からである。ハツカネズミを捕食する種としてはノネコ、フェレット、オコジョ、イタチが存在するが、オコジョの捕食圧が比較的強いと推定されている（Tompkins and Veltman 2006; Ramsey and Norbury 2009）。一方、ハツカネズミは外来牧草を利用することで個体数を増加させることが知られており、灌木地から牧草地への転換の阻止や生産性の低い在来草本の再生を行うことでハツカネズミを抑制する管理戦略が考えられている（Norbury 2001; Norbury et al. 2013）。ハツカネズミ、オコジョ、外来牧草の3者を対象にした総合的管理が有効となる可能性が考えら

れるが、これまでの研究ではこの管理戦略は検討されていない。

もうひとつの具体的な系として、静岡県磐田市の桶ヶ谷沼におけるトンボ類の保全戦略について考える。桶ヶ谷沼において抑制すべき外来種はアメリカザリガニであるが、ザリガニの捕食者であるカムルチー、ウシガエル、ミシシippアカミミガメも生息している。これら 3 種の外来捕食者の中ではカムルチーがザリガニを抑制する効果が大きいと推定されているが (Miyake and Miyashita 2011)、以前行われていた駆除によってカムルチーは一度減少してしまった。この証拠と本論文の成果を合わせると、有効な管理戦略はザリガニの駆除、カムルチー密度の適度な回復、水草の導入、リター流入量の制御の組み合わせであると考えられる。この 4 つの戦術の中で最初の 3 つはすでに実施されているが、リター流入量の制御は大々的には行われていない。2014 年の 1~3 月の間に沼周囲の森林の伐採が行われる予定であり、今後のザリガニの減少と水草やトンボ類の回復が期待される。東京大学の生物多様性科学研究室では数年前から毎年、ザリガニを含む水生動物の個体数やリター量のモニタリングを行っており、今後もモニタリングを継続することでこれらの管理活動の効果を評価できると考えられる。

最後に、外来種と在来種が複雑な相互作用を形成する生態系を管理するうえで重要だと考えられる、2 つのアプローチを提示する。まず、補助資源の除去や隠れ家の創出といった間接的管理の実施である。外来種管理において駆除による個体数管理のみによるのではなく、外来種にとって不適な生息環境の創出などの間接的管理を統合したアプローチの重要性が認識され始めたのは比較的最近のことである (Hulme 2006; Buckley 2008)。これまでに行われてきた間接的管理の例としては、外来草本を抑制するための土壌中の窒素量を減少させる試み (Firn et al. 2010; James et al. 2011; Isbell et al. 2013) や、害虫の天敵にとっての資源量が多い生息地の創出 (Woltz et al. 2012) などが挙げられる。しかし害虫を除けば、外来動物に対する間接的管理の有用性を示した研究は定性的な概念を提示したもの (Byers et al. 2006; Didham et al. 2007) か、外来動物の捕食者を利用した生物防除の効果を評価したもの (Fenichel et al. 2010; Horan and Fenichel 2011) がほとんどである。本研究もあくまで数理モデルの成果であるが、より実際の管理に即した状況を想定し、補助資源の除去や隠れ家の創出といった間接的管理の有効性を定量的に示したという点で価値が高いと考

えられる。次に、外来の上位捕食者を適度に管理するアプローチである。これまでの外来種管理の多くは、外来種の個体数を大きく減少させることに主眼が置かれてきたが、その結果、他の外来種が大幅に増加し、生態系の回復が妨げられる例も少なくない (Maezono and Miyashita 2004; Bergstrom et al. 2009; Ruscoe et al. 2011)。外来種の密度を適度に維持することで他の外来種を抑制し、在来種個体群が維持し続けられる状態を創出するというアプローチは、すべての外来種の根絶が困難な生態系において有効な管理戦術となるかもしれない。以上の2点を統合して考えると、効果的な管理戦略のひとつとして、上位捕食者への管理努力量を少なめに設定し、その分の努力量を補助資源の除去や隠れ家の創出といった間接的管理に配分するという戦略が挙げられる。外来種の個体数管理だけでなく間接的管理も選択肢に含めて、管理手法の適切な組み合わせや努力量の配分を探ることが、複雑な外来種－在来種相互作用系を効果的に管理するうえで重要であると考えられる。

摘要

外来種の根絶が困難な生態系においては、外来種の影響を許容できる水準にまで抑えることが次善の目標となり、これを実現するためには外来種と在来種が形成する相互作用網を理解することが重要である。外来種管理を困難にする代表的なプロセスとして、生態系エンジニアリングと外来捕食者間の相互作用が挙げられる。生態系エンジニアは自身の個体群成長を促進するという正のフィードバックを創出し、レジームシフトを引き起こす。また、複数の外来捕食者が同時に生息している状況では、上位の外来捕食者の除去が外来の中位捕食者を増加させることで（メソプレデター・リリース）、中位捕食者の餌である在来動物を減少させることがある。

本論文では、外来生態系エンジニアによる群集レジームシフトとメソプレデター・リリースによる在来餌動物の減少の新たな発生機構を理論的に提示したうえで、効果的な生態系の管理戦略を構築することを目的とした。既存研究からは、様々な生態系エンジニアと中位捕食者がドナーコントロール的に供給される補助資源を利用していることが示されており、補助資源が外来エンジニアとメソプレデター・リリースの影響を強めるという仮説を立てた。

第2章と第3章では、ため池の群集構造を劇的に改変するアメリカザリガニが引き起こす群集レジームシフトの発生機構の解明に取り組んだ。ここでは以下の5つのプロセスによって正のフィードバックが生じ、レジームシフトが引き起こされると考えた：(1) ため池からのリター流入量がザリガニの個体数を増加させる；(2) ザリガニ個体数の増加が、水生動物にとっての物理的な隠れ家である水草を減少させる；(3) 隠れ家である水草の減少がザリガニの水生動物への採餌効率を高める；(4) 採餌効率の上昇がザリガニの成長率を速める；(5) 成長率の増加がザリガニ個体数をさらに増加させる。第2章ではこの正のフィードバック機構の妥当性を調べるために、

(3) と (4) のプロセスを水槽実験で検証した。その結果、水草密度が低下するほど、ザリガニのトンボ幼虫とユスリカ幼虫への採餌効率が上昇し、ザリガニの成長率も増加することが明らかになった。第3章ではこの実験結果に基づいた数理モデルを構築し解析を行った。その結果、水草の隠れ家効果とザリガニに対する水草の脆弱性が高いと代替安定状態が生じ、リター流入量の

増加により、ザリガニが急激に増加し水生動物が激減するという群集レジームシフトが起こることが予測された。また、リター流入量の制御と水草の導入は個別に実施しても効果は低い、両方行うことで相乗的に生態系のレジリエンスが変化し、回復に必要なザリガニ除去量を大きく減少することが示された。

第4章ではザリガニと外来捕食魚を含むため池群集や、哺乳類群集を対象とした数理モデルを構築し、2種の外来捕食者が相互作用する状況下での効果的な管理戦略を探った。このモデルでは、上位捕食者が中位捕食者と在来餌、中位捕食者が在来餌と補助資源を捕食することを仮定している。解析の結果、補助資源を組み込むことで、野外で観察された上位捕食者除去に対する在来餌の反応の状況依存性を説明できることが分かった。さらに、補助資源の利用可能量が高い場合には、上位捕食者の除去によるメソプレデター・リリースが強まり、在来餌動物が大きく減少することが示された。最後に在来餌を効果的に保全できる戦略を解析したところ、上位捕食者・中位捕食者だけでなく補助資源に管理努力量を配分する戦略が、幅広いパラメータ設定において在来餌個体群を回復させることが明らかになった。一方、両捕食者のみを対象にした管理戦略は、補助資源も管理する戦略よりも効果が低く、在来餌を減少させる可能性も高いことが予測された。

これらの結果は、外来の生態系エンジニアや複数の外来捕食者を含む群集動態を左右する要因として、補助資源が重要であることを示唆している。また本研究は、こうした生態系を再生するうえで、補助資源の除去や隠れ家の創出といった間接的管理の有効性を定量的に示した点で新規性が高い。外来種と在来種が複雑な相互作用を形成する生態系を効果的に管理するためには、外来種の個体数管理だけでなく間接的管理も選択肢に含めて、管理手法の適切な組み合わせや努力量の配分を探ることが重要であると考えられる。

謝辞

本研究を遂行するにあたって多くの方々のご助力をいただいた。この場を借りて深く感謝の意を表す。指導教員である宮下直氏には、学部4年から博士過程の7年間にわたって研究のあらゆる側面においてご指導いただいた。ときに厳しい言葉をかけられたが、それが励みになった。共同研究者の瀧本岳氏には、数理モデルの解析方法から論文の書き方に至るまで相当なサポートをしていただいた。お二方には特に厚く御礼申し上げる。

第2章の実験は多くの方々のお力をお借りして実現できた。東京大学・田無演習林の安村直樹氏には実験を快く許可していただいた。楠本大氏には田無演習林の設備の説明していただくなど、実験期間中に大変お世話になった。技術職員の皆様には実験施設を準備していただいた。千谷久子氏、明星亜理沙氏、宇留間悠香氏、久保優氏、佐藤允昭氏、武田智氏、跡部峻史氏、深澤真梨奈氏、小松功武氏、濱崎健吏氏、中村隆宏氏には、ザリガニとヤゴの収集や、ヤゴの生存数とザリガニの体重の計測を手伝っていただいた。東京大学・大気海洋研究所の宮島利宏氏には、同研究所で安定同位体比分析を行うことを許可していただき、さらに分析手法まで教えていただいた。

以下の方々には、フィールド経験の少ない筆者に対して貴重な調査機会を提供していただいた。福井順治氏、細田昭博氏、保崎由香氏、桶ヶ谷沼ビジターセンターの皆様には、桶ヶ谷沼の調査にご協力していただき、さらには桶ヶ谷沼に関する情報を教えてくださった。高村典子氏には兵庫県のため池での調査機会を提供していただいた。西廣淳氏には、印旛沼での水草再生実験の機会を提供していただいた。

生物多様性科学研究室の皆様には日々の研究生活を通じてお世話になった。樋口広芳氏、藤田剛氏には研究室の演習で有益なご助言をいただいた。亘悠哉氏と美濃和駿氏には、外来種研究において生物間相互作用を考慮することの重要さと面白さを教えていただいた。学年が近く、多くの時間を共にした片山直樹氏、高木俊氏、長田穰氏には頻繁に議論していただいた。小林頼太氏、三宅もえ氏、西川知里氏にはザリガニの情報を提供していただいた。清川紘樹氏には本論文の製本を手伝っていただいた（おかげで事務提出に間に合った）。その他の先輩・同期・後輩の方々に

も多くの励ましの言葉をいただいた。

最後に、これまでの研究生生活を支えてくれた両親と妻に深く感謝する。

本研究は以下の助成を受けて行われた：日本学術振興会特別研究員奨励費 (DC1, 22-4267), 住友財団環境研究助成 (093117), グローバルCOEプログラム「自然共生社会を拓くアジア保全生態学」.

引用文献

- Alcorlo, P., W. Geiger, and M. Otero. 2004. Feeding preferences and food selection of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in habitats differing in food item diversity. *Crustaceana* 77:435–453.
- Altieri, A. H., M. D. Bertness, T. C. Coverdale, E. E. Axelman, N. C. Herrmann, and P. L. Szathmary. 2013. Feedbacks underlie the resilience of salt marshes and rapid reversal of consumer-driven die-off. *Ecology* 94:1647–57.
- Anderson, C. B., and A. D. Rosemond. 2007. Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhances ecosystem function in Cape Horn, Chile. *Oecologia* 154:141–153.
- Aplet, G. H. 1990. Alteration of earthworm community biomass by the alien *Myrica faya* in Hawai'i. *Oecologia* 82:414–416.
- Baines, S., N. Fisher, and J. Cole. 2007. Dissolved organic matter and persistence of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) under low food conditions. *Limnology and Oceanography* 52:70–78.
- Benke, A. 1976. Dragonfly production and prey turnover. *Ecology* 57:915–927.
- Bergstrom, D. M., A. Lucieer, K. Kiefer, J. Wasley, L. Belbin, T. K. Pedersen, and S. L. Chown. 2009. Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *Journal of Applied Ecology* 46:73–81.
- Bino, G., A. Dolev, D. Yosha, A. Guter, R. King, D. Saltz, and S. Kark. 2010. Abrupt spatial and numerical responses of overabundant foxes to a reduction in anthropogenic resources. *Journal of Applied Ecology* 47:1262–1271.
- Bonnaud, E., D. Zarzoso-Lacoste, K. Bourgeois, L. Ruffino, J. Legrand, and E. Vidal. 2010. Top-predator control on islands boosts endemic prey but not mesopredator. *Animal Conservation* 13:556–567.
- Brashares, J. S., L. R. Prugh, C. J. Stoner, and C. W. Epps. 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release. In J. Terborgh & J. A. Estes, eds., *Trophic Cascades: Predators, Prey and the Changing Dynamics of Nature* (pp. 221–240). Island Press, Washington DC.
- Breiman, L., J. H. Friedman, R. A. Olshen, and C. G. Stone. 1984. *Classification and Regression Trees*. Wadsworth International Group, Belmont, California, USA.
- Briggs, C., and E. Borer. 2005. Why short-term experiments may not allow long-term predictions about intraguild predation. *Ecological Applications* 15:1111–1117.

- Buckley, Y. 2008. The role of research for integrated management of invasive species, invaded landscapes and communities. *Journal of Applied Ecology* 45:397–402.
- Burks, R. L., E. Jeppesen, and D. M. Lodge. 2001. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography* 46:230–237.
- Byers, J. E., K. Cuddington, C. G. Jones, T. S. Talley, A. Hastings, J. G. Lambrinos, J. A. Crooks, et al. 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution* 21:493–500.
- Campbell, K., G. Harper, and C. Hanson. 2011. Review of feral cat eradications on islands. In D. R. Veitch, M. N. Clout, & D. R. Towns, eds., *Island Invasives: Eradication and Management* (pp. 37–46). IUCN, Gland, Switzerland.
- Caut, S., E. Angulo, and F. Courchamp. 2008. Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *Journal of Applied Ecology* 45:428–437.
- Caut, S., J. G. Casanovas, E. Virgos, J. Lozano, G. W. Witmer, and F. Courchamp. 2007. Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Austral Ecology* 32:858–868.
- Courchamp, F., J.-L. Chapuis, and M. Pascal. 2003a. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* 78:347–383.
- Courchamp, F., M. Langlais, and G. Sugihara. 1999a. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68:282–292.
- Courchamp, F., M. Langlais, and G. Sugihara. 1999b. Control of rabbits to protect island birds from cat predation. *Biological Conservation* 89:219–225.
- Courchamp, F., M. Langlais, and G. Sugihara. 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology* 69:154–164.
- Courchamp, F., R. Woodroffe, and G. Roemer. 2003b. Removing protected populations to save endangered species. *Science* 302:1532.
- Coutts, S. R., and H. Yokomizo. 2014. Meta-models as a straightforward approach to the sensitivity analysis of complex models. *Population Ecology* 56:7–19.

- Crehuet, M., P. Alcorlo, M. A. Bravo-Utrera, A. Baltanas, and C. Montes. 2007. Assessing the trophic ecology of crayfish: a case study of the invasive *Procambarus clarkii*. In F. Gherardi, ed., *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats* (pp. 559–576). Springer, New York, USA.
- Cronin, G., D. Lodge, M. Hay, and M. Miller. 2002. Crayfish feeding preferences for freshwater macrophytes: the influence of plant structure and chemistry. *Journal of Crustacean Biology* 22:708–718.
- Cuddington, K., and A. Hastings. 2004. Invasive engineers. *Ecological Modelling* 178:335–347.
- Cuddington, K., W. G. Wilson, and A. Hastings. 2009. Ecosystem engineers: feedback and population dynamics. *American Naturalist* 173:488–498.
- Cupples, J. B., M. S. Crowther, G. Story, and M. Letnic. 2011. Dietary overlap and prey selectivity among sympatric carnivores: could dingoes suppress foxes through competition for prey? *Journal of Mammalogy* 92:590–600.
- Daugherty, M. P., J. P. Harmon, and C. J. Briggs. 2007. Trophic supplements to intraguild predation. *Oikos* 662–677.
- Davis, M. A. 2009. *Invasion Biology*. Oxford University Press, New York, USA.
- De'ath, G., and K. E. Fabricius. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81:3178–3192.
- Didham, R., J. Tylianakis, N. Gemmell, T. Rand, and R. Ewers. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* 22:489–496.
- Ehrenfeld, J. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41:59–80.
- Esther, A., J. Groeneveld, N. J. Enright, B. P. Miller, B. B. Lamont, G. L. W. Perry, F. B. Blank, et al. 2010. Sensitivity of plant functional types to climate change: classification tree analysis of a simulation model. *Journal of Vegetation Science* 21:447–461.
- Fan, M., Y. Kuang, and Z. Feng. 2005. Cats protecting birds revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 67:1081–1106.
- Fenichel, E. P., R. D. Horan, and J. R. Bence. 2010. Indirect management of invasive species through bio-controls: A bioeconomic model of salmon and alewife in Lake Michigan. *Resource and Energy Economics* 32:500–518.

- Firn, J., A. House, and Y. Buckley. 2010. Alternative states models provide an effective framework for invasive species control and restoration of native communities. *Journal of Applied Ecology* 47:96–105.
- Fischer, J. D., S. H. Cleeton, T. P. Lyons, J. R. Miller, and P. Timothy. 2012. Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities. *BioScience* 62:809–818.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson, and C. S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:557–581.
- Freeman, M., J. Turnbull, W. Yeomans, and C. Bean. 2010. Prospects for management strategies of invasive crayfish populations with an emphasis on biological control. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20:211–223.
- Fukasawa, K., T. Miyashita, T. Hashimoto, M. Tatara, and S. Abe. 2013. Differential population responses of native and alien rodents to an invasive predator , habitat alteration and plant masting. *Proceedings of the Royal Society B* 280:20132075.
- Genkai-Kato, M., and S. R. Carpenter. 2005. Eutrophication due to phosphorus recycling in relation to lake morphometry, temperature, and macrophytes. *Ecology* 86:210–219.
- Gherardi, F., and P. Acquistapace. 2007. Invasive crayfish in Europe: the impact of *Procambarus clarkii* on the littoral community of a Mediterranean lake. *Freshwater Biology* 52:1249–1259.
- Gherardi, F., L. Aquiloni, J. Diéguez-Urbeondo, and E. Tricarico. 2011. Managing invasive crayfish: is there a hope? *Aquatic Sciences* 73:185–200.
- Gilad, E., J. von Hardenberg, A. Provenzale, M. Shachak, and E. Meron. 2007. A mathematical model of plants as ecosystem engineers. *Journal of Theoretical Biology* 244:680–91.
- Gonzalez, A., A. Lambert, and A. Ricciardi. 2008. When does ecosystem engineering cause invasion and species replacement? *Oikos* 117:1247–1257.
- Gurney, W., and J. Lawton. 1996. The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos* 76:273–283.
- Gutierrez-Yurrita, P. J., and C. Montes. 1999. Bioenergetics and phenology of reproduction of the introduced red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in Donana National Park, Spain, and implications for species management. *Freshwater Biology* 42:561–574.

- Hall, S. R., J. B. Shurin, S. Diehl, and R. M. Nisbet. 2007. Food quality, nutrient limitation of secondary production, and the strength of trophic cascades. *Oikos* 116:1128–1143.
- Hastings, A., J. E. Byers, J. A. Crooks, K. Cuddington, C. G. Jones, J. G. Lambrinos, T. S. Talley, et al. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10:153–164.
- Hein, C., B. Roth, A. R. Ives, and M. J. Vender Zanden. 2006. Fish predation and trapping for rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) control: a whole-lake experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 393:383–393.
- Hobbs, R., S. Arico, and J. Aronson. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1 – 7.
- Hobbs, R., E. Higgs, and J. Harris. 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 24:599–605.
- Holt, R. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 229:197–229.
- Holt, R. D., and G. R. Huxel. 2007. Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology* 88:2706–12.
- Holt, R. D., and G. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist* 149:745–764.
- Horan, R., and E. Fenichel. 2011. Managing ecological thresholds in coupled environmental–human systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:7333–7338.
- Howald, G., C. J. Donlan, J. P. Galván, J. C. Russell, J. Parkes, A. Samaniego, Y. Wang, et al. 2007. Invasive rodent eradication on islands. *Conservation Biology* 21:1258–1268.
- Hughes, B. J., G. R. Martin, and S. J. Reynolds. 2008. Cats and seabirds: effects of feral Domestic Cat *Felis silvestris catus* eradication on the population of Sooty Terns *Onychoprion fuscata* on Ascension Island, South Atlantic. *Ibis* 150:122–131.
- Hulme, P. 2006. Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* 43:835–847.

- Huxel, G. R., and K. McCann. 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *American Naturalist* 152:460–469.
- Ilheu, M., and J. M. Bernardo. 1993. Experimental evaluation of food preferences of red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*: vegetal versus animal. *Freshwater Crayfish* 9:359–364.
- Innes, J., W. G. Lee, B. Burns, C. Campbell-Hunt, C. Watts, H. Phipps, and T. Stephens. 2012. Role of predator-proof fences in restoring New Zealand's biodiversity: a response to Schofield et al. (2011). *New Zealand Journal of Ecology* 36:232–238.
- Isbell, F., D. Tilman, S. Polasky, S. Binder, and P. Hawthorne. 2013. Low biodiversity state persists two decades after cessation of nutrient enrichment. *Ecology Letters* 16:454–60.
- James, J., R. Drenovsky, and M. Rinella. 2011. Managing soil nitrogen to restore annual grass-infested plant communities: effective strategy or incomplete framework? *Ecological Applications* 21:490–502.
- Jeppesen, E., J. Jensen, M. Søndergaard, T. L. Lauridsen, L. Pederson, and L. Jensen. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343:151–164.
- Johnson, C. N., J. L. Isaac, and D. O. Fisher. 2007. Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia. *Proceedings of the Royal Society B* 274:341–6.
- Johnson, C. N., and J. VanDerWal. 2009. Evidence that dingoes limit abundance of a mesopredator in eastern Australian forests. *Journal of Applied Ecology* 46:641–646.
- Jones, C. G., J. L. Gutiérrez, J. E. Byers, J. A. Crooks, J. G. Lambrinos, and T. S. Talley. 2010. A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119:1862–1869.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373–386.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946–1957.
- Kadoya, T., S. Suda, and I. Washitani. 2009. Dragonfly crisis in Japan: a likely consequence of recent agricultural habitat degradation. *Biological Conservation* 142:1899–1905.
- Kéfi, S., E. L. Berlow, E. A. Wieters, S. A. Navarrete, O. L. Petchey, S. A. Wood, A. Boit, et al. 2012. More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters* 291–300.

- Kennedy, T. A., J. C. Finlay, and S. E. Hobbie. 2005. Eradication of invasive *Tamarix ramosissima* along a desert stream increases native fish density. *Ecological Applications* 15:2072–2083.
- Kobayashi, R., Y. Maezono, and T. Miyashita. 2011. The importance of allochthonous litter input on the biomass of an alien crayfish in farm ponds. *Population Ecology* 53:525–534.
- Kobori, H., and R. B. Primack. 2003. Participatory conservation approaches for satoyama, the traditional forest and agricultural landscape of Japan. *Ambio* 32:307–11.
- Lambrinos, J. G., and K. J. Bando. 2008. Habitat modification inhibits conspecific seedling recruitment in populations of an invasive ecosystem engineer. *Biological Invasions* 10:729–741.
- Langhans, S. D., S. D. Tiegs, M. O. Gessner, and K. Tockner. 2008. Leaf-decomposition heterogeneity across a riverine floodplain mosaic. *Aquatic Sciences* 70:337–346.
- Leroux, S. J., and M. Loreau. 2008. Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology Letters* 11:1147–56.
- Letnic, M., M. S. Crowther, and F. Koch. 2009a. Does a top-predator provide an endangered rodent with refuge from an invasive mesopredator? *Animal Conservation* 12:302–312.
- Letnic, M., and S. A. Dworjanyn. 2011. Does a top predator reduce the predatory impact of an invasive mesopredator on an endangered rodent? *Ecography* 34:827–835.
- Letnic, M., A. Greenville, E. Denny, C. R. Dickman, M. Tischler, C. Gordon, and F. Koch. 2011. Does a top predator suppress the abundance of an invasive mesopredator at a continental scale? *Global Ecology and Biogeography* 20:343–353.
- Letnic, M., F. Koch, C. Gordon, M. S. Crowther, and C. R. Dickman. 2009b. Keystone effects of an alien top-predator stem extinctions of native mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 276:3249–56.
- Lim, H., N. Sodhi, B. Brook, and C. Soh. 2003. Undesirable aliens: factors determining the distribution of three invasive bird species in Singapore. *Journal of Tropical Ecology* 19:685–695.
- Litvaitis, J. 1996. Intraguild predation, mesopredator release, and prey stability. *Conservation Biology* 10:676–677.
- Lockwood, J., M. Hoopes, and M. Marchetti. 2008. *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Malden.
- Maezono, Y., R. Kobayashi, M. Kusahara, and T. Miyashita. 2005. Direct and indirect effects of exotic bass and bluegill on exotic and native organisms in farm ponds. *Ecological Applications* 15:638–650.

- Maezono, Y., and T. Miyashita. 2004. Impact of exotic fish removal on native communities in farm ponds. *Ecological Research* 19:263–267.
- Manatunge, J., T. Asaeda, and T. Priyadarshana. 2000. The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes* 58:425–438.
- Matsuzaki, S. S., N. Usio, N. Takamura, and I. Washitani. 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia* 158:673–86.
- Miyake, M., and T. Miyashita. 2011. Identification of alien predators that should not be removed for controlling invasive crayfish threatening endangered odonates. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21:292–298.
- Momot, W. T. 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Reviews in Fisheries Science* 3:33–63.
- Moore, J. W. 2006. Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience* 56:237–246.
- Norbury, G. 2001. Conserving dryland lizards by reducing predator-mediated apparent competition and direct competition with introduced rabbits. *Journal of Applied Ecology* 38:1350–1361.
- Norbury, G., A. Byrom, R. Pech, J. Smith, D. Clarke, D. Anderson, and G. Forrester. 2013. Invasive mammals and habitat modification interact to generate unforeseen outcomes for indigenous fauna. *Ecological Applications* 23:1707–1721.
- Oro, D., M. Genovart, G. Tavecchia, M. S. Fowler, and A. Martinez-Abrain. 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters* 16:1501–1514.
- Palomares, F., P. Gaona, P. Ferreras, and M. Delibes. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology* 9:295–305.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, et al. 1999. Impact : toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 3–19.
- Polis, G., W. Anderson, and R. Holt. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:289–316.

- Post, D., M. Conners, and D. Goldberg. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology* 81:8–14.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703–718.
- Prange, S., and S. D. Gehrt. 2004. Changes in mesopredator-community structure in response to urbanization. *Canadian Journal of Zoology* 82:1804–1817.
- Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, and J. S. Brashares. 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59:779–791.
- R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Ramsey, D. S. L., and G. L. Norbury. 2009. Predicting the unexpected: using a qualitative model of a New Zealand dryland ecosystem to anticipate pest management outcomes. *Austral Ecology* 409–421.
- Rand, T. A., and S. M. Louda. 2006. Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 20:1720–9.
- Rantala, M. J., J. Ilmonen, J. Koskimäki, J. Suhonen, and K. Tynkkynen. 2004. The macrophyte, *Stratiotes aloides*, protects larvae of dragonfly *Aeshna viridis* against fish predation. *Aquatic Ecology* 38:77–82.
- Rayner, M. J., M. E. Hauber, M. J. Imber, R. K. Stamp, and M. N. Clout. 2007. Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20862–5.
- Reinhart, K. O., F. T. Maestre, and R. M. Callaway. 2006. Facilitation and inhibition of seedlings of an invasive tree (*Acer platanoides*) by different tree species in a mountain ecosystem. *Biological Invasions* 8:231–240.
- Ritchie, E. G., and C. N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12:982–98.
- Rodewald, A. D., L. J. Kearns, and D. P. Shustack. 2011. Anthropogenic resource subsidies decouple predator-prey relationships. *Ecological Applications* 21:936–43.

- Rodríguez, C., E. Bécares, and M. Fernández-Aláez. 2003. Shift from clear to turbid phase in Lake Chozas (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia* 1997:421–426.
- Rodríguez, C., E. Bécares, M. Fernández-Aláez, and C. Fernández-Aláez. 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* 7:75–85.
- Rodríguez, C., R. Torres, and H. Drummond. 2006. Eradicating introduced mammals from a forested tropical island. *Biological Conservation* 130:98–105.
- Roemer, G. W., C. J. Donlan, and F. Courchamp. 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:791–6.
- Roff, G., and P. J. Mumby. 2012. Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution* 27:404–13.
- Rose, M. D., and G. A. Polis. 1998. The distribution and abundance of coyotes: the effects of allochthonous food subsidies from the sea. *Ecology* 79:998–1007.
- Rudnick, D., and V. Resh. 2005. Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod crustacea. *Freshwater Biology* 50:1323–1336.
- Ruffino, L., J. Russell, and E. Vidal. 2013. Anthropogenic subsidies mitigate environmental variability for insular rodents. *Oecologia* 172:737–749.
- Ruscoe, W. A., D. S. L. Ramsey, R. P. Pech, P. J. Sweetapple, I. Yockney, M. C. Barron, M. Perry, et al. 2011. Unexpected consequences of control: competitive vs. predator release in a four-species assemblage of invasive mammals. *Ecology Letters* 1035–1042.
- Russell, J. C., V. Lecomte, Y. Dumont, and M. Le Corre. 2009. Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. *Ecological Modelling* 220:1098–1104.
- Sakai, A., F. Allendorf, J. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, et al. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305–332.
- Sala, O. E., F. S. Chapin III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774.

Sato, M., S. Nishijima, and T. Miyashita. 2014. Differences in refuge function for prey and tolerance to crayfish among macrophyte species. *Limnology* 15:27–35.

Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–6.

Scheffer, M., and S. R. Carpenter. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18:648–656.

Schou, M. O., C. Risholt, T. L. Lauridsen, M. Søndergaard, P. Grønkjaer, L. Jacobsen, S. Berg, et al. 2009. Restoring lakes by using artificial plant beds: habitat selection of zooplankton in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology* 54:1520–1531.

Shurin, J. B., E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, et al. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5:785–791.

Shurin, J. B., and E. W. Seabloom. 2005. The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. *Journal of Animal Ecology* 74:1029–1038.

Simberloff, D. 2009. We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects. *Biological Invasions* 11:149–157.

Simberloff, D., J. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28:58–66.

Simberloff, D., I. Parker, and P. Windle. 2005. Introduced species policy, management, and future research needs. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:12–20.

Smith, A., and D. Quin. 1996. Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilurine rodents. *Biological Conservation* 77:243–267.

Soule, M. E., D. T. Bolger, A. C. Alberts, R. Sauvajot, J. Wright, M. Sorice, and S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2:75–92.

Suding, K. N., K. L. Gross, and G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19:46–53.

- Suding, K. N., and R. J. Hobbs. 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in ecology & evolution* 24:271–9.
- Takimoto, G., T. Iwata, and M. Murakami. 2002. Seasonal subsidy stabilizes food web dynamics: balance in a heterogeneous landscape. *Ecological Research* 17:433–439.
- Takimoto, G., T. Miki, and M. Kagami. 2007. Intraguild predation promotes complex alternative states along a productivity gradient. *Theoretical Population Biology* 72:264–73.
- Therneau, T. M., B. Atkinson, and B. Ripley (author of R port). 2012. rpart: Recursive Partitioning. R package version 3.1-51.
- Tompkins, D. M., and C. J. Veltman. 2006. Unexpected consequences of vertebrate pest control: predictions from a four-species community model. *Ecological Applications* 16:1050–61.
- Van Baalen, M., V. Krivan, P. C. van Rijn, and M. W. Sabelis. 2001. Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *American Naturalist* 157:512–24.
- Vance-Chalcraft, H. D., J. A. Rosenheim, J. R. Vonesh, C. W. Osenberg, and A. Sih. 2007. The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology* 88:2689–96.
- Venables, W. N., and B. D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S (Fourth.)*. Springer, New York, USA.
- Vitousek, P. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7–13.
- Wallach, A. D., C. N. Johnson, E. G. Ritchie, and A. J. O'Neill. 2010. Predator control promotes invasive dominated ecological states. *Ecology Letters* 13:1008–18.
- Wang, G.-X., H. Watanabe, A. Uchino, and K. Itoh. 2000. Response of a Sulfonylurea (SU)-Resistant Biotype of *Limnophila sessiliflora* to Selected SU and Alternative Herbicides. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 68:59–66.
- Warfe, D. M., and L. A. Barmuta. 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141:171–8.
- Watari, Y., S. Caut, E. Bonnaud, K. Bourgeois, and F. Courchamp. 2011. Recovery of both a mesopredator and prey in an insular ecosystem after the eradication of rodents: a preliminary study. In C. R. Veitch, M. N.

Clout, & D. R. Towns, eds., *Island Invasives: Eradication and Management* (pp. 377–383). IUCN, Gland, Switzerland.

Watari, Y., S. Nishijima, M. Fukasawa, F. Yamada, S. Abe, and T. Miyashita. 2013. Evaluating the “recovery level” of endangered species without prior information before alien invasion. *Ecology and Evolution* 3:4711–4721.

White, E. M., J. C. Wilson, and A. R. Clarke. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12:443–455.

Whitledge, G. W., and C. F. Rabeni. 1997. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: insights from stable isotopes and gut analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:2555–2563.

Wilson, W. G. 2007. A new spirit and concept for ecosystem engineering. In K. Cuddington, J. E. Byers, W. G. Wilson, & A. Hastings, eds., *Ecosystem Engineers: Plants to Protists* (pp. 47–68). Academic Press, California.

Wolfram Research, I. 2010. *Mathematica 8.0*. Wolfram Research, Inc., Campaign, Illinois.

Woltz, J., R. Isaacs, and D. Landis. 2012. Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 152:40–49.

Wright, J. P., and C. G. Jones. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *BioScience* 56:203–209.

Yelenik, S., and J. Levine. 2011. The role of plant-soil feedbacks in driving native-species recovery. *Ecology* 92:66–74.

Yodzis, P., and S. Innes. 1992. Body size and consumer-resource dynamics. *American Naturalist* 139:1151–1175.

Yokomizo, H., S. R. Coutts, and H. P. Possingham. 2014. Decision science for effective management of populations subject to stochasticity and imperfect knowledge. *Population Ecology* 56:41–53.

Zavaleta, E., and R. Hobbs. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16:454–459.

Zhu, B., D. G. Fitzgerald, C. M. Mayer, L. G. Rudstam, and E. L. Mills. 2006. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida Lake: impacts on submerged macrophytes. *Ecosystems* 9:1017–1028.

角野康郎. 1994. 日本水草図鑑. 文一総合出版, 東京.

西川知里. 2013. アメリカザリガニの成長に対する“自己促進効果.” 東京大学.

西嶋翔太・宮下直. 2011. 外来捕食者の駆除と中位捕食者の解放—その発生機構と生態系の管理戦略—. 西川潮・宮下直 編. 外来生物—生物多様性と人間社会への影響— (pp. 63–83). 裳華房, 東京.

福井順治・岩本亜弓. 2001. 桶ヶ谷沼におけるベッコウトンボの増殖法の研究. *昆虫と自然* 36:20–24.

亘悠哉. 2011. 外来種を減らせても生態系が回復しないとき：意図せぬ結果に潜むプロセスと対処法を整理する. *哺乳類科学* 51:27–38.