

**宮地賞受賞者総説****食物網の複雑性と柔軟性、個体群の安定性について**

近藤 倫生

龍谷大学理工学部環境ソリューション工学科

On food-web complexity, flexibility and population stability. Kondoh Michio (Department of Environmental Solution Technology, Faculty of Science and Technology, Ryukoku University)

食物網とは生物群集内の捕食・被食関係を描いたグラフである。個体群動態は直接・間接の種間相互作用の影響を受けるが、捕食・被食関係を通じた相互作用の生じ方は食物網の構造に依存する。したがって、食物網構造は個体群動態を理解するうえでの鍵となる。これまで、食物網の複雑性（種数、結合度）と安定性の間の関係について多くの研究がなされてきたが、数理モデルを用いた理論研究ではしばしば食物網の複雑性が高くなると安定性が低下するとの予測がなされてきた。その後、現実の食物網の特徴や現実的な仮定を組み込むことによって、複雑な食物網が安定に存続しうることが理論的に示されてきた。しかし、これらの研究の多くは「食物網の構造は固定的で変化しない」という生物の根本的な特徴を無視した仮定にとらわれてきた。生物の最も重要な特徴のひとつは、表現型可塑性や進化のためにその行動や形態が適応的に変化するということだ。捕食行動や対捕食者防御行動が適応的に変化する場合、食物網を構成する捕食・被食関係のリンクもやはり時とともに変化しうる柔軟なものとして捉えなくてはならない。このような適応のひとつである適応的餌選択とそれに由来する食物網の柔軟性を考慮すると、食物網・生物多様性の維持に関してこれまでとはまったく異なる理論予測が導かれる。第一に、複雑性 - 安定性関係が正になりうる。第二に、食物網の結合度と安定性の間の関係が時間スケールと結合度の差を生み出すメカニズムに依存するようになる。第三に、生物の適応が生物間の相互作用の歴史の結果にできたものであることから、歴史こそが群集を安定化する鍵になっていると考えることができる。食物網の柔軟性が個体群動態におおきな影響を与えることが多くの研究によって示唆されているが、それを確かめるのは容易ではない。なぜなら食物網の時とともに変動する詳細な構造を調べ上げることは簡単ではないからだ。工夫を凝らした実証研究によってこれらの理論予測をテストしていくことが今後の課題であろう。

キーワード：生物多様性の逆理、適応的食物網仮説、適応的捕食、数理モデル、生物複雑性

**食物網の構造と間接効果、個体群の安定性**

食物網は生態系における「食う - 食われる」関係を描いたネットワークである (Elton 1927 ; Lindeman 1942 ; Cohen et al. 1990)。ネットワークのノードはそれぞれ一種の生物種、あるいはいくつかの種をまとめたもの（栄養種； trophic species）であり、リンクはつながれた種または栄養種（これ以降、まとめて「種」と表記）の間に「食う - 食われる」関係があることを示している。食物網

のなかでも、ある群集内に存在するすべての生物とそれらの間の栄養的依存関係を描きあげたものを「群集食物網」と呼ぶ。この総説では、この群集食物網（以下、食物網）に注目して話を進める。

食物網構造の話をする前に、食物網で描けるものの限界をきちんと認識しておく必要がある。まず、食物網は時間と場所を限定しなくては決して描くことができない。なぜなら「食う - 食われる」関係は、時間が経過したり、あるいは場所が変化したりするとしばしば変わってしまうからである (Warren 1989 ; Winemiller 1990)。また、食物網に含まれる生物と相互作用していてもその

場所に存在しない生物は食物網には描かれないので、場所を限定して描かれた食物網は決してすべての生物の「食う - 食われる」関係を描ききれてはいない。さらに、一つのノードはかならずしも種に対応しない場合が多い。種の定義が曖昧なバクテリアなどの無性生殖生物のみならず、同定に労力がかかる生物種はしばしば一つにまとめられる。どれくらいの生物を一つにまとめるかを「食物網の解像度 (resolution ; Martinez 1991, 1993)」というが、この解像度に依存して食物網の構造的特徴がおおきく変わってしまうだろう (Martinez et al. 1999 ; Goldwasser and Roughgarden 1993 ; 当てはまらない例として Sugihara et al. 1989 も参照のこと)。食物網の描かれる時間や場所、解像度は主観的に決定されるので、すべての食物網は例外なく「概略図」であり、そもそも「真の」食物網というものは存在しないということに注意が必要である。

ともあれいったん描き方のルールを決めてしまえば、食物網はその構造 (トポロジー) によって特徴づけることができるようになる。栄養段階の数、雑食の数、ノードの数、リンクの数、食物網上でのリンクの分布など食物網構造を表す指標は数えきれない (Jordán and Scheuring 2004)。これらの指標についてここでは多くを論じないが、食物網の構造に関わるほとんどすべての問題は大きく二つの問いに集約される。一つは、「なにによってこのような構造が生まれるか」という視点。もう一つは「食物網構造はどのような生態学的帰結を導くのか」という視点である。この総説ではこれらのうち後の視点に重点をおいて話を進めたいと思う。

食物網の構造は物質循環を含むさまざまな生態学的過程に影響を与えるが、そのなかでも特に注目されているのは個体群動態への影響である (Pimm 1991)。食物網構造と個体群動態を結びつけた最も古典的な例のひとつは「競争系」である (MacArthur 1958 ; Tilman 1982 ; Holt et al. 1994)。ガウゼ (Gause 1932) 以来、同一資源を利用する複数種は安定に共存しにくいことが知られており、これは競争排除則と呼ばれている。また、同一種に被食される複数種もまた共存しにくいと理論的に予測されており (Holt 1977 ; Holt et al. 1994 ; Bonsall and Hassell 1997)、これは「見かけの競争 (apparent competition)」と呼ばれる (Holt 1977)。これらの理論的予測には数理モデルが重要な役割を果たしてきた。多くの研究では、比較的単純な食物網 (例えば 1 捕食者 - 2 被食者、1 栄養段階など) における個体数の増減を表現する数理モデルを作り、その振る舞いを調べることで構造と安定性の間の関

係を明らかにしてきた (例 Holt 1977 ; Tilman 1982, 1994)。

食物網構造と安定性の関係は、間接効果によって説明できる。間接効果とは、ある生物の個体数が変化した時に、それが第三者の生物の個体数や形質の変更を通して、別の生物種の個体数に与える影響のことである (Schoener 1993 ; Wootton 1994 ; Menge 1995)。間接効果がどのように働くかを推察することによって、単純な食物網においてどの生物が繁栄し、どの生物が衰えるかをある程度予測することができる。例えば、二種の捕食者が共通の被食者をめぐって争う競争系では、捕食者は被食者を減らすので、これは結果的に別の捕食者を苦しめることになる。この負の間接効果が競争種の共存を助け、資源利用の上手な生物の繁栄を助ける力だということができる。また、二種の被食者が一種の捕食者を共有するときには、一方の被食者は捕食者を増やすことによって、結果的にもう一方の被食者に負の影響を与える。これが捕食者を共有する被食者の共存を難しくする「見かけの競争」の正体である。これらの例からも分かるように、間接効果とは直接効果の連鎖として理解できる場合がおおく、食物網の構造が個体群・群集の安定性に影響を与えるという理論予測は直感にもよくあう。

群集生態学においては、二種系、三種系といった単純な系の振る舞いを調べる研究が数多くなされてきた (例として Pimm and Lawton 1977, 1978)。複雑な食物網のごく一部分に注目したこのようなアプローチの有効性は疑う余地がない。単純化によって、複雑な世界では見えにくくなってしまうようなプロセスとその効果を「単離」できるようになるからだ。しかし、この利点は同時に問題点にもなりうる。系が大きくなると、間接効果の伝わる経路はとたんに大きな数になる。このような場合、単純な系から得られた予測は、複雑な系ではもはや当てはまらない (Yodzis 1988)。それだけではない。間接効果が直接効果の重ね合わせであるという事実は、間接効果はそれを伝える生物種の特徴に強く依存するということの意味している。単純な例を挙げると、直線上につながった食物連鎖では、互いに離れた二種の間に生じる間接効果は、それらの間に挟まれた生物種の数が偶数であるか奇数であるかによって、正にも負にもなりうる (Fretwell 1977 ; Oksanen et al. 1981)。つまり間接効果の影響は直接効果についての十分な情報がなくてはわからないということだ。さらに、それぞれの生物の特徴は個体レベルでの可塑性や進化によって変化するし、また、存在する生物種の構成は、移出や移入、種分化、絶滅等のイベン

## 食物網の構造と個体群の安定性

トのせいで、様々な時間スケールで刻々と変化する (Gilpin and Hanski 1991 ; Leibold et al. 2004)。このようにダイナミックに構造を変える群集では、注目する二種の間にどのような間接効果が生じるかを判断することはきわめて困難である。

では、複雑な食物網においては、その構造と個体群動態の間の関係について一般的な法則をみつけることはできないのだろうか？群集生態学の理論によると、一つの突破口がある。食物網の巨視的な特徴と群集全体の平均的な安定性について、なんらかの関係を見いだすことができる可能性があるのだ (May 1973 ; Pimm 1991 ; McCann 2000)。このトピックは「食物網複雑性と安定性の間の関係」としてよく知られている。以降の節では、この問題をめぐってどのような議論がなされてきたかを概説し、その問題点を指摘し、さらに将来の方向性について私の考えを述べたい。

## 食物網の複雑性と安定性

一般に食物網の複雑性というとき、二つの尺度が注目されることが多い。一つは、結合度 (connectance ;  $C$ ) である (Martinez 1991)。これは食物網から選ばれた任意の2種が「食う - 食われる」関係で結ばれている可能性であり、

$$[\text{結合度}] = [\text{リンクの数}] / [\text{種数}]^2$$

と定義される。ある生物群集において、「食う - 食われる」関係がまったく存在しなければこの値は0であり、すべての生物がすべての生物を捕食していれば結合度は1である。結合度が高いほど、食物網は複雑だということになる。もう一つの尺度は種数 (食物網に含まれる種の数) である。結合度を一定にしても、種数が多いほど種あたりの平均リンク数は増加し、食物網はより複雑であるとされる。

安定性の指標にはさまざまなものがある。よく利用される指標だけをあげてみる (Pimm 1991)。

局所安定性：生物の個体数が変動しないような安定な状態があるとして、いくつかの生物の個体数がほんの少し変化した時に元の安定な状態に戻るか。元に戻るならばその系は局所安定である。

存続性・持続性 (パーシステンス、パーマネンス)：群集の持続性はどの生物種も絶滅しないで生存し続けるかで、個体群の持続性はその個体群が絶滅しないかどうか

かで評価される。

回復性 (レジリアンス)：局所安定な系において元の安定な状態にどれだけ素早く戻るかによって評価される。

抵抗性 (レジスタンス)：ある種を取り除いた時にどの種も絶滅しないか。

考える状況によって適当な安定性の指標は異なるし、用いる安定性の指標によって「複雑性 - 安定性」関係は変化するるので注意が必要である (Pimm 1991)。

生物群集の複雑性と安定性について最初にフォーマルな数理モデルを用いて考察をおこなったのは May (1972) である。May はランダムに作った群集行列が局所安定になる可能性を生物間相互作用ネットワークの複雑性と関連づけた (注：このモデルには共生関係等、「食う - 食われる」以外の様々な種間相互作用が含まれている)。群集行列は種数 ( $S$ ) と結合度 ( $C$ )、相互作用の強さ ( $\alpha$ ) によって特徴づけられる。このモデルの解析から、群集の安定性は複雑性が増すとともに低下し、安定性の条件は  $\alpha(SC)^{1/2} < 1$  で与えられることが予測された。すなわち、食物網は、種数が多いほど、結合度が高いほど、種間相互作用が強いほど不安定になるというのである。

この予測は、その後多数の研究によって支持されることになる (Gilpin 1975 ; Schmitz and Booth 1997 ; Keitt 1997 ; Chen and Cohen 2001b)。これらの研究で利用されている複雑性や安定性の指標は多岐にわたるが、基本的な予測 (複雑性が増すと安定性は低下する) は変わらない。しかし、この予測が本当だとすると、自然界では複雑な食物網はすぐに壊れてしまい、観察されにくいことになる。だが、私たちは、地球上にたくさんの生物種が存在し、複雑な相互作用をおこなっていることを「知って」いる。この直観と理論のひらき (生物多様性の逆理) は、「複雑な食物網はどうして存在できるのか？」という新たな問題へと生態学者を導いた。

この問いに答えようとした研究は枚挙にいとまがないが、それらの研究の多くは共通の「メッセージ」をもっている。それはこんな風に要約できるだろう：

複雑な食物網の中には安定なものもあり、自然の食物網は (理由はともかく) この安定な構造をとっている。

このアイデアの前半部分を最も直接的に示したのは Haydon (2000) であろう。彼は May (1972, 1973) と同じようにランダムに作った食物網の群集行列の線形安定性解析をした。May (1972, 1973) の研究との小さな、しかし重要な違いは、平均の安定性だけでなく、安定性の程度の頻度分布に着目したところである。この解析

からきわめて重要な結果が得られた。それは、より複雑な食物網ほど、平均的にはより不安定であるが、最も安定な食物網だけに着目すれば、より複雑な食物網ほどより安定なものを含んでいる、ということである。この研究は、複雑な食物網ほど安定性の変異が大きいことを示している。次に生じる疑問は、「現実には存在する食物網はランダムにつくった食物網よりも安定な構造をしているのだろうか？」ということであろう。

### 現実の食物網とその安定性

現実の食物網の構造がランダムに作った食物網よりも安定かどうかを考える前に、この仮説はまったくことなる二つのアイデアに基づいていることを指摘しておく。一つは、「生物がもっている特徴それ自体が系を安定させる力を持っている」という生物に内在する効果に注目した考え方であり、もう一方は「不安定な食物網は壊れやすいので、安定な食物網のみが残っている」という食物網に対する一種の選択を仮定する考え方である。

前者の考え方をとる研究に、DeAngelis (1975) がある。この研究は、生産者と消費者を区別した数理モデルを用い、同化効率が十分に低ければ、局所安定性は複雑性ととも増加することを示している。あるいは、食物網の複雑さと相互作用の強さの間の関係に着目した研究もある。Lawlor (1978) は結合度、種数と種間相互作用の強さとのあいだに「相互作用 (捕食) する相手が多いほど、一種類の被食者に利用できる捕食努力が低くなるために、一つ一つの種間相互作用は弱くなる」という制約条件があることを想定すれば、このパラドクスは解決できると考えた。たとえば、ランダムな食物網では1種あたり平均して  $[SC/2]$  種を捕食しているが、捕食者の捕食努力量が餌種の数に反比例とする最も単純な仮定の元では、種間相互作用の強さの平均は  $[1/SC]$  に比例するであろう。つまり、食物網が複雑になるほど  $(SC)^{1/2}$  の項は大きくなるが、それよりも早く相互作用の強さ  $\alpha$  が低下するのである。これは、食物網が複雑になるほど食物網が安定化する可能性を示している。

二つ目の考え方、「安定な食物網のみが残っている」という考えに基づくと、複雑性と安定性の問題はまったく違った様相を見せることになる。複雑な食物網にも安定なものがあるので、食物網はなんらかの方法でこの複雑で安定なものになることができれば、仮に平均的には複雑なほど不安定であったとしても、私たちは複雑な食物網を観察できるからである。このとき生じる問題は、「食

物網はどうやって単純なものから複雑なものに発展できるのか」ということである。一つのアイデアは、単純な食物網に徐々に新たな生物種が加入し、トライ (加入) アンドエラー (絶滅) を繰り返すことで複雑化していくというシナリオである (Post and Pimm 1983 ; Law and Morton 1996)。加入の方法は大きく分けて「種分化」と「移入」しかない。理論的な研究によると、この過程によって極めて複雑な食物網が成立する可能性がある (Post and Pimm 1983 ; Law and Morton 1996)。

こうしてみると二つの「複雑性 - 安定性関係」を定義できることがわかる。一つは、(1)「現実には存在するにせよしないにせよすべての可能な食物網を考慮したとき、複雑な食物網と単純な食物網は平均してどちらが安定であるか？」という問題。もう一つは、(2)「現実には存在する食物網のみについて考えたとき、複雑な食物網と単純な食物網は平均してどちらが安定であるか？」という問題である。この二つの問題設定は明らかに別のものである。特に、Haydon (2000) が示したように、複雑な食物網ほどより不安定だが、もっとも安定なものは複雑であるという関係がある場合には、問題設定によってまったく逆の予測になってしまう。つまり、問題設定1のもとでは負に、問題設定2のもとでは正になる。このことは、複雑性 - 安定性問題を論じる際にはどちらの問題設定について考えているかを明確にする必要があることを示している。この総説では前者の問題について考えていきたい。

現実の世界の食物網の複雑性が生物の持っているある種の特徴によって支えられているにせよ、トライアンドエラーによって成立したものであったにせよ、これらの理論からは一つの予測が導かれる。それは「現実の食物網はランダムに作った食物網よりも安定である」ということである。実証研究から得られた食物網のトポロジーや相互作用の強さを組み込んだ食物網のモデルの解析によって、この予測は支持されているように思える。たとえば、Neutel et al. (2002) は現実の食物網から予測される種間相互作用の強さとその食物網内での位置を組み込んだ数理モデルを作り、リンクの位置をランダムに組み替えた食物網のモデルの安定性と比較した。その結果、現実的モデルはランダムモデルに比べて安定になる可能性がずっと高いことがわかった。また、Emmerson and Raffaelli (2004) は、捕食者と被食者の体サイズ比が相互作用の強さと正の相関を持つという関係が存在することを見いだし、この体サイズから導かれる相互作用の強さを取り入れた数理モデルでは個体群動態は安定になりやすいことを示した。

## 食物網の構造と個体群の安定性

## 食物網の構造を考え直す

May がはじめて生物群集の複雑性 - 安定性関係を理論的に扱ってから、さまざまな研究がなされてきた。あるものは負の「複雑性 - 安定性」関係を予測し (May 1972, 1973 ; Gilpin 1975 ; Schmitz and Booth 1997 ; Keitt 1997 ; Chen and Cohen 2001b)、他の研究はあらたな仮定を加えることでこの予測に反論した (DeAngelis 1975 ; Lawlor 1978 ; Yodzis 1981 ; De Ruiter et al. 1995 ; McCann et al. 1998 ; Haydon 2000 ; Roxburgh and Wilson 2000 ; Sole and Montoya 2001 ; Chen and Cohen 2001a ; Neutel et al. 2002 ; Emmerson and Raffaelli 2004)。これらの研究には一貫した「仮定」が想定されていることに注目したい。その仮定とは「食物網の構造は固定的である」というものである。ある生物群集は一種類の食物網構造を持っており、そのかたちは（少なくとも個体群動態の時間スケールでは）変化しない。言い換えれば「食物網の構造それ自体は安定である」ということになる。この仮定が食物網研究における重要な役割を担ったことは間違いない。この仮定があるからこそ、「ある決まった食物網構造を仮定し、その安定性を解析する」というこれまでの理論的手法が成り立つのである。しかし、現実の食物網の構造は、本当に個体群動態の時間スケールにおいて固定的なのだろうか？

食物網におけるリンクの位置や相互作用の強さは一般に二つの行動の影響を受けて変化しうる。一つは捕食者の捕食行動 (Stephens and Krebs 1987)、もう一つは被食者の対捕食防御行動 (Endler 1986 ; Lima and Dill 1990) である。捕食者が特定の被食者の探索により多くの努力をしたり、より頻繁に利用したりすると、相互作用の強さは大きくなるだろう。また、被食者が特定の捕食者から身を隠したり、防御用の化学物質や物理防御を発達させて食べられにくくなったりした場合には相互作用の強さは弱くなるだろう。これらの行動のうちのどちらか一方でも個体群レベルで変化するならば、食物網は柔軟であるということになる。行動の変化は大きく分けて二つの適応的振る舞いに起因する。すなわち、自然選択による進化和可塑性である。

進化に由来する食物網の柔軟性は、食物網のノードを構成する種が「不均質」であることから生じる。生物群集の研究ではその要素である個体群はしばしば均質な個体の集合と仮定される。しかし、実際には個体群とは様々な遺伝的特徴を持った不均一な個体の集まりであり、リンクの強さはそれらの多様な個体の間の相互作用を平

均化したものにすぎない。環境に応じてそれぞれの遺伝形質が次世代に伝わる可能性は変化するので、環境が変化すれば個体の構成が変化し、種の持つ特徴（どの種とどれくらいの強さで相互作用するか）は変化するであろう。この変化は世代交代を必要とするので、それが起きる時間スケールは注目する生物の世代時間よりも長くなるであろうが、世代時間の時間スケールは生物によって大きく異なるので、ある生物種の進化時間スケールが相互作用している別の生物種の個体群動態の時間スケールと同じになることはそれほど考えにくいことではない。実際、ウィルスの進化は宿主の個体群動態と相互作用して、さまざまな個体群動態のパターンを作り出すことが知られている (例 Dieckman et al. 2002)。自然選択による進化のもとでは、食物網構造は固定的であるとは仮定できない。

第二に、生物の形質の可塑性 (Via et al. 1995 を参照) のために、世代時間内に相互作用の強さが変化する可能性がある。生物は一般に環境に関する情報を収集し、それに反応して臨機応変に行動や形態を変化させることができる。捕食者は様々な資源を利用し学習する事によって、より栄養効率の高い、あるいは見つけやすい餌を利用するように行動・形態を変化させる (Stephens and Krebs 1987)。また、被食者は捕食者が増えてくれば被食リスクを避けるために、行動の様式を変えたり形態を変えたりするだろう。この世代内におこる変化は、あきらかに個体群動態の時間スケールよりも速い。仮に、個体群を構成する個体の環境変化への応答が似ていれば、個体間でこの変化に同調が生じ、食物網構造の変化につながることになる。

## 適応が生み出す間接効果

進化や可塑性による適応が食物網における個体群動態に影響を与える可能性はよく知られている (例として Tansky 1978 ; Teramoto et al. 1979 ; Abrams 1984 ; Ives and Dobson 1987 ; Lima 1992 ; Matsuda et al. 1993, 1994, 1996 ; Wilson and Yoshimura 1994 ; Abrams and Matsuda 1996 ; Křivan 1998, 2000 ; Kondoh 2003a, b ; Bolker et al. 2003) が、その影響は適応する行動の種類、適応の制約条件・速度などの要因に依存して大きく変わるので、普遍的な予測を導く事は非常に難しい (Abrams 2000)。しかし、そのなかでも、生物がどの種と相互作用するかを決定する適応的選択 (餌のシフト ; Murdoch 1969) が個体群の存続に与える影響に関しては、多くの研究が似

通った予測をしている。すなわち、適応的選択が個体群の存続可能性を高めるという予測である (Tansky 1978 ; Teramoto et al. 1979 ; Wilson and Yoshimura 1994 ; Abrams and Matsuda 1996 ; McCann et al. 1998 ; Krivan 2000 ; Pelletier 2000 ; Kondoh 2003a, b)。この予測は、種間の間接作用の働き方をまったく変えてしまう点で注目に値する。

先にも述べたように、一般に同じ捕食者を共有する複数の被食者の間には負の間接作用が働くため、それらの共存は難しい。しかし、この予測は捕食者がより食べやすい被食者を好んで食べるという適応的捕食の存在下ではまったく変わってしまう。もう一方の被食者が存在するおかげで、被食によって個体数が低下した被食者はそれ以上食べられないで済む。すなわち、餌のシフトの効果によって、捕食者を共有する被食者間の間接相互作用は負から正へと逆転しうるのである (Abrams and Matsuda 1996)。これと似たような状況が、競争系でもおこりうる。同じ被食者を共有する複数の捕食者の間には負の相互作用 (資源競争) が生じるため、それらの共存は難しい。しかし、この被食者が捕食者特異的な被食防御することができて、かつ適応的に被食防御の相手をかえることができる場合には、まったく結果が違ってくる。複数の捕食者がいる場合、被食者の視点から見ると、より危険の高い「個体数の多い捕食者」にたいして防御をするのが得策であろう (Abrams 2000 ; Bolker et al. 2003)。したがって、二種の捕食者が存在する場合には、片方の捕食者が少なくなってくると、その捕食者は防御されにくくなる。つまり捕食者が複数いるおかげで、被食者に防御されにくくなるのである。このとき、捕食者の間の間接的相互作用は正となる (Matsuda et al. 1993)。

単純な系における適応的選択行動の個体群動態への影響はよく知られているが、たくさんの種が含まれる複雑な系においては、こういった研究はあまりなされていない (ただし例外として Pelletier 2000 も参照のこと)。特に、適応的行動の存在によって、複雑性 - 安定性関係がどのように変化するかを示したものは、ほとんどなかった。しかし、最近の私の理論研究 (Kondoh 2003a, b) から、生物の適応行動に由来する食物網の柔軟性は、複雑性 - 安定性関係にたいしてとても大きな影響を与えうることがわかった。これ以降ではこの研究について紹介し、そこから予測される生物群集の特徴について論を進めたいと思う。

## 柔軟な食物網の数理モデルとその解析

適応のせいで食物網が柔軟にその構造を変えることができる場合、食物網が複雑になると、生物の絶滅は起こりやすくなるだろうか、それとも起こりにくくなるだろうか？ これを知るための一つの方法は、複雑さと柔軟さを様々に変えた食物網の数理モデルをたくさん作って、それぞれのモデルにおける生物の絶滅の起こる頻度を比較することである。

$S$  種の生物種からなる食物網における各種の個体群動態は以下の微分方程式で表すことができる (Kondoh 2003a) :

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[ r_i \left( 1 - \frac{N_i}{K_i} \right) + \sum_{k \in \text{sp. } i's \text{ resource}} e_{ik} f_{ik} a_{ik} N_k - \sum_{k \in \text{sp. } i's \text{ consumer}} f_{ki} a_{ki} N_k \right] \quad (1)$$

ここで  $N_i$  は種  $i$  の生物量、 $r_i$  は内的自然増加率 (または食物網に描かれていない資源を利用することによる増加率)、 $K_i$  は環境収容力 (食物網に描かれていない資源による制限)、 $e_{ij}$  は種  $i$  が種  $j$  を利用した時の栄養転換効率、 $f_{ij}$  は種  $i$  が種  $j$  を利用した時の捕食効率、 $a_{ij}$  は種  $i$  が種  $j$  を利用する捕食努力量である。最初は簡単のために、利用する資源の種類が多くなるに従って、一種類の資源あたりの利用効率が低下してしまう場合 :

$$\sum_{k \in \text{sp. } i's \text{ resource}} a_{ik} = 1 \quad (2)$$

について考えよう。

食物網の複雑さが二つの指標 : 種数 ( $S$ ) と結合度で与えられているとき、その条件を満たす食物網には様々なかたちのものがある。すべての種からランダムに捕食者と被食者を選び出せば「ランダムグラフ (Cohen et al. 1990)」がかかるし、生物の間になんらかの順位性 (たとえば体サイズに関するヒエラルキー) を仮定して、順位が下のものしか資源として利用できないと仮定すれば「カスケードグラフ (Cohen et al. 1990)」がかかる。あるいは、現実の食物網の特徴をうまく表すことができるといわれている「ニッチモデル (Williams and Martinez 2000)」の描画ルールに従って描くこともできる。ここでは、すべての生物が正の内部自然増加率を持ち、食物網構造がランダムモデルの場合について紹介するが、ほとんどの結論は他のモデル (例えば捕食者が負の自然増加率を持つ場合、食物網構造がカスケードモデル、ニッチモデル

## 食物網の構造と個体群の安定性

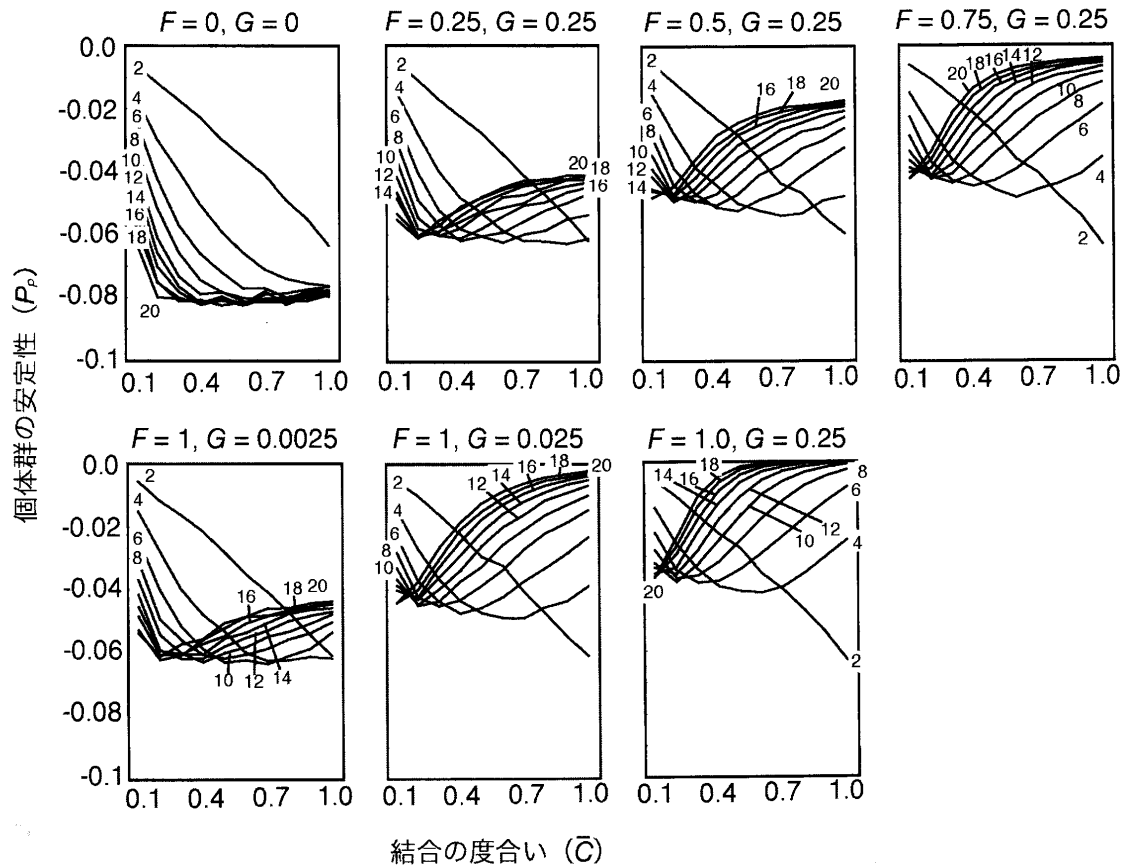


図1. 適応的捕食が「食物網複雑性 ( $S, \bar{C}$ ) - 個体群存続性 ( $P_p$ )」関係に与える影響。図中の数字は種数 ( $S$ ) を表す。適応的捕食者の割合 ( $F$ )、適応速度 ( $G$ ) が速いほど、関係は正に近づく。ここではパラメタは以下のものを利用した:  $r_i = K_i = 0.0 - 0.1$ ,  $e = 0.15$ ,  $f_{ij} = 0.0 - 0.1$ ,  $N_i(0) = 0.0 - 0.1$ ,  $t = 10^5$  の時点での群集構成を利用して存続性を評価した。絶滅の判定基準は  $N_i < 10^{-13}$ 。数理モデルの詳細は Kondoh (2003a) を参照のこと。

などで表される場合) を用いても成り立つことを既に確認している (Kondoh 印刷中)。この数理モデルではカニバリズム、二種が互いに捕食し合う相互捕食はないものとしている。したがってこれらのリンクを除いたすべてのリンクのうち結合しているリンクの割合  $\bar{C} = 2$  [リンクの数] / [ $S(S-1)$ ] で複雑性が定義されている。このとき結合度は  $[\bar{C}(S-1) / 2S]$  で表される。 $S$  が一定のとき結合度は  $\bar{C}$  の増加関数なので、 $\bar{C}$  の増加を結合度の増加と見なすことができる。

食物網の構造的特徴や変数の値などの条件を適当に変えながら数値計算を繰り返すと、ある条件のもとでは生物の絶滅が起こる。すべての種が絶滅せずに生き延びる場合もあるが、一種しか絶滅しない場合や、たくさんの生物が絶滅する場合もある。食物網安定性を評価するために、ある食物網における個体群の絶滅のしにくさ ( $P_p$ ; 存続性、以下とくに説明がない限りこのモデルにお

ける安定性は存続性を指す) を以下の方法で計算することにして：

$$P_p = \ln[\text{どの生物種も絶滅しなかった確率}] / S \quad (3)$$

個体群あたりの絶滅確率が同じだったとしても、種数が多ければすべての個体群が生き残る可能性は低くなってしまうだろう。ここでは、その効果を差し引くため上の指標を利用している。この指標を利用することによって、複雑性の増加によって一種あたりの存続可能性がどのように変化するかを見ることができる。

図1 ( $F=0, G=0$ : 適応的な捕食者の割合、適応速度がともにゼロであることを表す) は、食物網の複雑性をいろいろに変えた時に個体群安定性がどのように変化するかを示したものである。横軸に結合の度合い ( $\bar{C}$ ) を、縦軸に個体群の安定性をとっている。図中の数字 (2

-10) は種数を表している。ここから二つのことがわかる。第一に、 $\bar{C}$  の大きさに関わらず、種数が多いほど個体群は不安定になること。そして第二に、種数に関わらず、結合度が高いほど個体群は不安定になることである。種の絶滅は食物網が複雑であるほどおこりやすいということになる。

次に、割合  $F$  の捕食者が適応的捕食をすることができる場合について考えてみよう。適応的捕食は以下の式で表すことができる：

$$\frac{da_{ij}}{dt} = G_i a_{ij} \left[ e_{ij} f_{ij} N_j - \sum_{k \in \text{sp. i's resource}} e_{ik} f_{ik} a_{ik} N_k \right]$$

かつ

$$\sum_{k \in \text{sp. i's resource}} a_{ik} = 1 \quad (4)$$

この式が表していることは以下のように表現できる：

(1) 捕食者は一定量の「捕食努力 ( $\sum_{k \in \text{sp. i's resource}} a_{ik}$ )」を保有しており、これをより多く配分することでより効率よくその被食者を利用できる。

(2) ある被食者から得られる単位努力量あたりの獲得栄養量 ( $e_{ij} f_{ij} N_j$ ) が、現在利用している被食者の平均の単位努力量あたりの獲得栄養量 ( $\sum_{k \in \text{sp. i's resource}} e_{ik} f_{ik} a_{ik} N_k$ ) を上回る場合、その被食者により多くの捕食努力が与えられる。

(3) 逆に、得られる単位努力量あたりの獲得栄養量 ( $e_{ij} f_{ij} N_j$ ) が平均 ( $\sum_{k \in \text{sp. i's resource}} e_{ik} f_{ik} a_{ik} N_k$ ) を下回る場合、捕食努力は低下する。

(4)  $G_i$  は捕食者  $i$  の適応速度を表している。 $G_i = 0$  の場合には餌のシフトをしないことを表し、 $G_i$  が大きい時には餌のシフトが素早く起こることを表している。本総説では簡単のためすべての適応的捕食者は同じ速度で適応する ( $G_i = G$ ) と仮定する。

なお、この場合にはリンクの強さが捕食者の行動に依存して変化するので、「結合度」は「潜在的な結合度」と読み替えなくてはならないことに注意が必要である。

図1のそれぞれの図は、さまざまな適応レベル ( $F$ ,  $G$ ) のもとでの「複雑性 - 安定性関係」を描いたものである。すべての捕食者が十分に速い速度で適応するとき ( $F = 1$ ,  $G = 0.25$ )、個体群の安定性は、種数 ( $S$ ) が増えるほど、潜在的な結合度 ( $\bar{C}$ ) が高まるほど、大きくなる場合があることがわかる。この正の関係は、適応速度 ( $G$ ) が遅くなったり、適応的捕食者の割合 ( $F$ ) が低下したりするとともに負に近づいていく。

さて、数理モデルにおいて注目すべき変数 (種数、結

合度、適応的捕食者の割合、適応速度) に依存して、どのように安定性が変化するかがわかった。しかし、柔軟な食物網ではすべてのリンクは必ずしも繋がっていないので、食物網においてどのような「複雑性 - 安定性関係」が観察されるかを見るためには、実現する食物網の構造をより詳しく見る必要がある (Kondoh 印刷中)。適応的 food 網の構造の持つ特徴を説明し、その後で「複雑性 - 安定性」関係の話題に戻りたいと思う。

## 適応的食物網の柔軟な構造

適応的捕食者の存在下では、すべての潜在的なリンクが繋がっているわけではない (Matsuda and Namba 1991; Kondoh 2003a)。したがって、どのような関係が食物網構造と安定性との間に生じるかを論じるには、どのような食物網構造が成立しているかを詳細にみ定める必要がある。適応的食物網においてもっとも重要な特徴は、実際に利用される資源が時とともに変化していくということである。そこで、ある短い時間のみに注目して、その瞬間におけるスナップショットの結合度を「短期結合度」と呼ぶことにしよう (Kondoh 印刷中)。短期結合度を評価する際には  $a_{ij} > 10^{-13}$  を満たすリンクを「つながっている」と判断することにする。数理モデルの解析によると、短期結合度は (1) 適応的捕食者の割合が多いほど低くなる、(2) 潜在的な結合度が高いほど高くなる、という特徴を持っている (図2)。

食物網の構造は個体群動態と餌のシフトの間の相互作用による内的な駆動力によって変化することもあるし、あるいは、定常状態に落ち着いたとしても環境条件が変

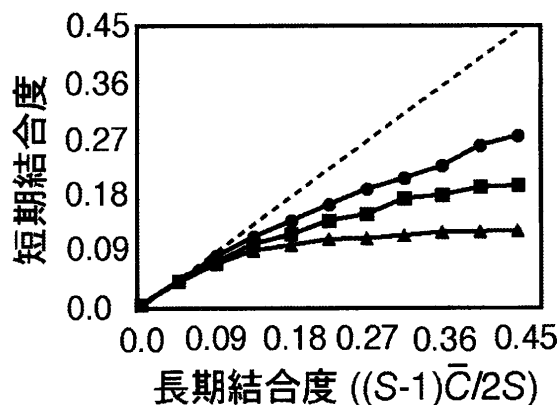


図2. 短期結合度の適応的捕食者の割合 ( $F$ ) と長期結合度への依存性。以下のパラメタを利用した: ( $S$ ,  $G$ ) = (10, 0.25)。その他のパラメタは図1に同じ。



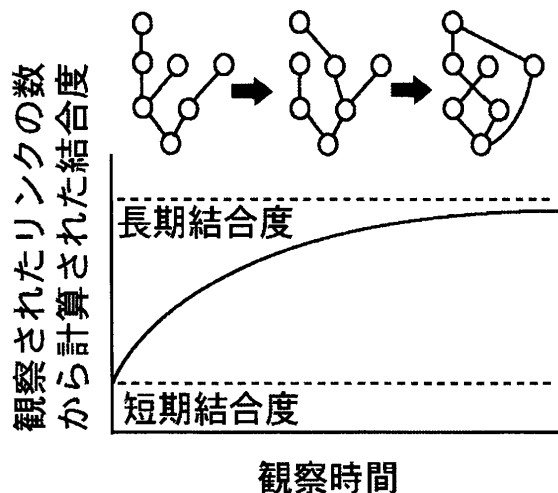


図3. 適応的な捕食者が構成する食物網では、結合度は観察時間とともに増加する。これは食物網構造が時とともに変化するため、観察時間が長いほど活性化されたリンクの数が増えるからである。

化すればそれに合わせて変化することもあるだろう。どのようなメカニズムであったにせよ、食物網の構造がこのような時間変化をする時には従来の静的な食物網構造とは異なる扱いが必要になる。結合度は従来の食物網研究で頻繁に使われてきたトポロジーの一指標だが、柔軟な食物網では結合度を簡単には定義できない。なぜなら、(1) 結合度は刻々と変化する (Kondoh 印刷中) し、(2) どれくらいの時間をかけて食物網を観察するかに依存して結合度が変化してしまうからである。

結合度は観察時間の関数として描くことができるだろう (図3; Kondoh 印刷中)。観察時間が極めて短い時には、実際に利用されている資源 (活性化されているリンク) はほんの一部である。しかし、観察時間が長くなってくると、それまで不活性だったリンクが活性化される可能性があるので、観察され食物網に描きこまれるリンクの数はだんだんと増加するだろう。食物網の構造が頻繁に大きく変わる時にはこの増加率は高いだろうし、たまにしか変わらない場合にはゆっくりと増加するだろう。いずれにしても、結合度は観察時間とともに増加し、そして、やがてこれ以上増えられないポイントが現われるはずだ。なぜならば、生物にはもともと利用不可能な資源があり、これが結合度の上限を規定するからだ。この無限に長い時間の間観察した時に計測される累積結合度は潜在的な結合度 ( $\bar{C} (S - 1) / 2 S$ ) に一致するだろう。これを「長期結合度」と呼ぶことにしよう。

### 「柔軟な食物網」仮説による 多様性のパラドクスの解決

個体群の安定性は短期結合度、長期結合度とそれぞれどのような関係になるだろうか？数理モデルの解析から予測できることは、「結合度 - 安定性関係」は (1) によって結合度の差異が生じているか、(2) どの結合度に注目しているか、に大きく依存するということである (Kondoh 印刷中)。ここでの短期結合度は同じ特徴 (適応性、食物網構造) をもったたくさんの食物網の短期結合度の平均をさす。

長期結合度は、すべての捕食者の潜在的な資源利用を考慮した場合の結合度なので、原則的には捕食スイッチのあるなしには依存しない。適応的捕食者がいないとき、「長期結合度 - 安定性関係」は負になる。これは先の理論研究 (諸研究は Pimm 1991 にて紹介されている) と同じである。それに対して、適応的捕食者の存在下では関係は正になりうる。これは、適応的捕食者の存在によって、「結合度 - 安定性関係」が逆転することを意味している。

短期結合度は、先に述べたように、適応的捕食者の割合と長期的結合度の両方の影響を受ける (Kondoh 2003a)。したがって、短期結合度と安定性の間の関係を論じるには、群集間の短期結合度の差異が何によって生じているかを見極めなくてはいけない。最初に、差異が適応的捕食者の割合によって決まっている場合について考えよう。食物網の構造に関わらず、適応的捕食者の割合が多いほど個体群の安定性は増す。一方、適応的捕食者は利用できる資源のごく一部しか利用しないので、その割合が多いほど短期的結合度は低くなる。これら二つの関係から、長期的結合度が同じであれば「短期結合度 - 安定性関係」は負になることが予測される。次に、群集間で適応的捕食者の割合が同じであり、短期結合度の群集間差異が長期的結合度の差のみによって決まっている場合について考えよう。この場合の「短期結合度 - 安定性関係」は、適応的捕食者の割合に依存する。適応的捕食者がいないとき、短期結合度は長期結合度に一致し、かつ先に見たように長期結合度と安定性との関係は負となる。したがって、「短期結合度 - 安定性関係」は負になると予測される。それに対して、適応的捕食者の割合が十分に高い時には、短期結合度は長期結合度が高くなるほど高くなり、さらに「長期結合度 - 短期結合度関係」は正である。したがって、「短期結合度 - 安定性関係」は正になると予測される。

以上の結果から、「結合度 - 安定性関係」が正になる条

件は以下のようにまとめられる：

(A1) 長期結合度が解析に利用されている時で、適応的捕食者が存在する場合。

(A2) 短期結合度が解析に利用されている時で、適応的捕食者が存在し、かつ食物網間の結合度の差が長期結合度の差に由来する場合。

逆に、負になるのは以下の場合である：

(B1) 長期結合度が解析に利用されている時で、適応的捕食者が存在しない場合。

(B2) 短期結合度が解析に利用されている時で、かつ食物網間の結合度の差が適応的捕食者の割合の差に由来する場合。

(B3) 短期結合度が解析に利用されている時で、適応的捕食者が存在しない場合。

食物網の種数と安定性の間の関係は、長期結合度と適応の程度（適応的捕食者の割合、適応速度）に依存する。適応性がない場合や十分に低い場合には、個体群の安定性は種数が増えるに従ってつねに低下する。それに対して、適応性が十分に高く食物網に柔軟性が保たれている時には、種数が増えるとともに安定性が増加する。柔軟性の存在下では、「種数 - 安定性関係」が逆転するのである。この結果は、潜在的結合度が同じくらいであれば、平均的に、生物種は種数が少ない群集でよりも種数が多い群集でより絶滅しにくいということを意味する。

### 歴史性と群集の構造、安定性

食物網の複雑性に関わらず、捕食者の適応の能力が高いほど個体群は存続しやすくなる。この結果は、群集成立の歴史が個体群の存続にとって重要であることを意味しているかもしれない。先に述べたように、種が絶滅と加入（または種分化）の過程を繰り返すことによって複雑な食物網ができる可能性が示されてきた（例として Post and Pimm 1983 ; Law and Morton 1996）。これは群集成立の歴史が複雑な食物網を作り出すことを示している一つの例であろう。しかし、歴史は群集の構成を決定するのみならず、各個体群の環境に対する反応を作り上げるという重要な役割を持っている。「柔軟な食物網」仮説は、群集内における生物進化・学習の歴史が複雑な食物網の維持に重要であることを示唆している。

適応的捕食スイッチが一世代内における行動的可塑性に由来するにせよ、数世代にわたって起こる進化的メカニズムに由来するにせよ、それが起こるためには、注目する捕食者と被食者が遭遇した経験を持っていることが

必要である。適応的捕食は、(1) 捕食者が異なる被食者を異なる対象として認識／区別できること、(2) 認識した被食者を正しい方法で扱えることを前提とする (Stephens and Krebs 1987) が、そのためには両者が十分に長い間ともに生きていることが必要だからだ。最近、初めて出会った生物どうしの種間相互作用と出会いの経験を持つ生物どうしの種間相互作用の比較研究がなされているが、これらの研究から遭遇経験の欠落によって本来おこるべき適応的行動がおこらない場合があることが知られている (Ware 1971 ; Croy and Hughes 1991 ; Maloney and Mclean 1995)。

遭遇経験の欠落が適応的行動を阻害する (Ware 1971 ; Croy and Hughes 1991 ; Maloney and Mclean 1995) ならば、遭遇経験のない種間の相互作用は個体群を不安定化するかもしれない。遭遇経験のない生物同士が相互作用するひとつの主要なメカニズムは生物学的侵入（例として Williams 1996）である。生物学的侵入とはもともとそこに生息していなかった生物が他の生息地から持ち込まれることをさす。もちこまれた生物が在来群集には存在しない種だった場合、この新しく持ち込まれた種を外来種という。外来種と在来種は、一般に、互いに対する遭遇経験を持たない。したがって、外来種は在来種に対して、在来種は外来種に対して適応的行動をとることができないかもしれない。また、同様のことが異なる場所から持ち込まれた外来種どうしについてもいえる。多種からなる生物群集に少数の外来種が侵入した時にどの程度の影響を与えるかは疑問であるが、食物網の一部をほとんど独立した系として捉えられる場合には、生物学的侵入が個体群動態を不安定させるかもしれない。

### これからの食物網研究： ダイナミックな構造と安定性

これからの食物網研究はどこに行くのだろうか？構造の詳細な記述と一般的構造的特徴の発見、個体群動態との関係に関する諸仮説の検証、食物網の構造とより高次の生態学的プロセスとのリンク、など未解決の研究されるべきテーマは多い。この中でも、食物網構造のダイナミックさ、あるいはそれが個体群動態や生態系レベルの現象に及ぼす影響というのは少数の記載的論文 (Warren 1989 ; Winemiller 1990) を除けば、ほとんど研究されていないという印象を受ける。これは、先に述べたように多くの理論研究が食物網の柔軟性の重要な役割を指摘しているのに関わらず、である。

## 食物網の構造と個体群の安定性

食物網の柔軟性に関する研究をすすめるうえでの当面の問題は、食物網の柔軟性、そしてその特徴をまず理解することだろう。そういった研究が少ない理由は実証研究の難しさにあるのではないだろうか。食物網の柔軟な構造を実際に「追う」ためには連続した種間相互作用の強さの評価という極めて労力のかかる作業が必要になる。しかし、食物網全体の構造を長時間にわたって、何度も短い時間で観察することはほとんど不可能であろう。そこで食物網の柔軟性に関する研究を進めるにはいくつかの工夫が必要だと思う。

食物網の構造を実際に調べることは困難であるが、あらかじめ相互作用のわかっている生物種を利用すれば、食物網の構造と個体群の安定性に関する情報が得られるかもしれない。Fox and McGrady-Steed (2002) は利用資源のわかっている生物種を用いて複雑性の異なるマイクロコスムをつくり、複雑性の高さが個体群の維持にどのような影響を与えるかを調べた。この方法は食物網が個体群ダイナミクスに与える影響を調べるのに良いだろう。この研究と同様にして、柔軟性の程度の異なる食物網を実際にマイクロコスムでつくって、そのダイナミクスを比較するのはおもしろいアプローチだと思われる。問題は柔軟性をどのようにしてコントロールするか、であろう。ひとつの可能性のある方法は、生物の進化能力を決定する遺伝的多様性（ストレインの数）を変えることや、捕食者、被食者が相手の検知に利用する化学物質等を利用することだ。あるいは、同じ種の組み合わせでも、互いにであったことのない個体どうし、出会ったことのある個体どうしの場合で個体群動態にどのような差が出るのかを見るのも面白い方法かも知れない。食物網研究は理論研究が実証研究の先を行き過ぎている分野のひとつだと思う。今後は、これまでに蓄積された数多くの理論を実証するための系を構築したり、方法論の開発に力を入れたりする必要があるだろうと思う。

## 引用文献

Abrams PA (1984) Foraging time optimization and interactions in food webs. *Am Nat* 124: 80-96  
 Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 79-105  
 Abrams PA, Matsuda H (1996) Positive indirect effects between prey species that share predators. *Ecology* 77: 610-616  
 Bolker B, Holyoak M, Kivan V, Rowe L, Schmit O (2003) Connecting theoretical and empirical studies of trait-

mediated interactions. *Ecology* 84: 1101-1114  
 Bonsall MB, Hassell MP (1997) Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature* 388: 371-373  
 Chen X, Cohen JE (2001a) Transient dynamics and food-web complexity in the Lotka-Volterra cascade model. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 268: 869-877  
 Chen X, Cohen JE (2001b) Global stability, local stability and permanence in model food webs. *J Theor Biol* 212: 223-235  
 Cohen JE, Briand F, Newman CM (1990) Community food webs: data and theory (Biomathematics, vol.20). Springer, New York  
 Croy MI, Hughes RN (1991) The role of learning and memory in the feeding behaviour of the fifteen-spined stickleback (*Spinachia spinachia* L.). *Anim Behav* 41: 149-160  
 DeAngelis DL (1975) Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56: 238-243  
 De Ruiter PC, Neutel A, Moore JC (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269: 1257-1260  
 Elton CS (1927) Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London  
 Emmerson MC, Raffaelli DG (2004) Body size, patterns of interaction strength and the stability of a real food web. *J Anim Ecol* 73: 399-409  
 Endler JA (1986) Defence against predators. In: Feder ME, Lauder GV (eds) Predator-prey relationships. University of Chicago Press, Chicago, pp 109-134  
 Fox JW, McGrady-Steed J (2002) Stability and complexity in microcosm communities. *J Anim Ecol* 71: 749-756  
 Fretwell SD (1977) The regulation of plant communities by food chain exploiting them. *Persp Biol Med* 20: 169-185  
 Gause GF (1932) Experimental studies on the struggle for existence. *J Exp Biol* 9: 389-402  
 Gilpin ME (1975) Stability of feasible predator-prey systems. *Nature* 254: 137-139  
 Gilpin ME, Hanski I (1991) Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, London  
 Goldwasser L, Roughgarden J (1993) Construction and analysis of a large Caribbean food web. *Ecology* 74: 1216-1233  
 Haydon DT (2000) Maximally stable model ecosystems can be highly connected. *Ecology* 81: 2631-2636  
 Holt RD (1977) Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor Popul Biol* 12: 197-229  
 Holt RD, Grover J, Tilman D (1994) Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *Am Nat* 144: 741-771  
 Ives AR, Dobson AP (1987) Antipredator behavior and the population dynamics of simple predator-prey systems. *Am Nat* 130: 431-437  
 Jordán F, Scheuring I (2004) Network ecology: topological constraints on ecosystems dynamics. *Phys Life Rev* 1: 139-172  
 Keitt TH (1997) Stability and complexity on a lattice:

- coexistence of species in an individual-based food web model. *Ecol Modell* 102: 243-258
- Kondoh M (2003a) Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* 299: 1388-1391
- Kondoh M (2003b) Response to comment on "foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability". *Science* 301: 918c
- Kondoh M (印刷中) Linking flexible food-web structure to population stability: a theoretical consideration on adaptive food webs. In: de Ruiter PC, Wolters V, Moore JC (eds) *Dynamic food webs: Multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Academic Press, London
- Křivan V (1998) Effects of optimal antipredator behavior of prey on predator-prey dynamics: the role of refuges. *Theor Popul Biol* 53: 131-142
- Křivan V (2000) Optimal intraguild foraging and population stability. *Theor Popul Biol* 58: 79-94
- Law R, Morton RD (1996) Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology* 77: 762-775
- Lawlor LR (1978) A comment on randomly constructed model ecosystems. *Am Nat* 112: 445-447
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7: 601-613
- Lima SL (1992) Life in a multi-predator environment: some considerations for antipredatory vigilance. *Ann Zool Fenn* 29: 217-226
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool* 68: 619-640
- Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418
- MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619
- Maloney RF, Mclean IG (1995) Historical and experimental learned predator recognition in free-living New Zealand Robins. *Anim Behav* 59: 1193-1201
- Martinez ND (1991) Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecol Monogr* 61: 367-392
- Martinez ND (1993) Effects of resolution on food web structure. *Oikos* 66: 403-412
- Martinez ND, Hawkins BA, Dawah HA, Feifarek BP (1999) Effects of sampling effort on characterization of food-web structure. *Ecology* 80: 1044-1055
- Matsuda H, Abrams PA, Hori M (1993) The effect of adaptive antipredator behavior on exploitative competition and mutualism between predators. *Oikos* 68: 549-559
- Matsuda H, Hori M, Abrams PA (1994) Effects of predator-specific defense on predator persistence and community complexity. *Evol Ecol* 8: 628-639
- Matsuda H, Hori M, Abrams PA (1996) Effects of predator-specific defense on biodiversity and community complexity in two-trophic-level communities. *Evol Ecol* 10: 13-28
- Matsuda H, Namba T (1991) Food web graph of a coevolutionarily stable community. *Ecology* 72: 267-276
- May RM (1972) Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414
- May RM (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton
- McCann K (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233
- McCann K, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798
- Menge BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecol Monogr* 65: 21-74
- Murdoch WW (1969) Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol Monogr* 39: 335-354
- Neutel A, Heesterbeek JAP, de Ruiter PC (2002) Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296: 1120-1123
- Oksanen L, Fretwell SD, Arruda J, Niemelä P (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am Nat* 118: 240-261
- Pelletier JD (2000) Are large complex ecosystems more unstable? A theoretical reassessment with predator switching. *Math Biosci* 163: 91-96
- Pimm SL (1991) The balance of nature?: Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, Chicago
- Pimm SL, Lawton J (1977) On the number of trophic levels. *Nature* 268: 329-331
- Pimm SL, Lawton J (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275: 542-544
- Post WM, Pimm SL (1983) Community assembly and food web stability. *Math Biosci* 64: 169-192
- Roxburgh SH, Wilson JB (2000) Stability and coexistence in a lawn community: Mathematical prediction of stability using a community matrix with parameters derived from competition experiments. *Oikos* 88: 395-408
- Schmitz OJ, Booth G (1997) Modelling food web complexity: The consequences of individual-based, spatially explicit behavioural ecology on trophic interactions. *Evol Ecol* 11: 379-398
- Schoener TW (1993) On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. In: Kawanabe H, Cohen JE, Iwasaki K (eds) *Mutualism and community organization: behavioral, theoretical and food web approaches*. Oxford University Press, Oxford, pp 365-411
- Sole RV, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 268: 2039-

食物網の構造と個体群の安定性

2045

- Stephens DW, Krebs JR (1987) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton
- Sugihara G, Schoenly K, Trombla A (1989) Scale invariance in food web properties. *Science* 245: 48-52
- Tansky M (1978) Switching effect in prey-predator system. *J Theor Biol* 70: 263-271
- Teramoto E, Kawasaki K, Shigesada N (1979) Switching effect of predation on competitive prey species. *J Theor Biol* 79: 305-315
- Tilman D (1982) Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16
- Via S, Gomulkiewicz R, de Jong G, Scheiner S, Schlichting CD, van Tienderen PH (1995) Adaptive phenotypic plasticity: Consensus and controversy. *Trends Ecol Evol* 5: 212-217
- Ware DM (1971) Predation by rainbow trout: the effect of experience. *J Fish Res Board Can* 28: 1847-1852
- Warren PH (1989) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Oikos* 55: 299-311
- Williams DF (1996) Exotic Ants. Biology, Impact, and Control of Introduced Species. Westview Press, Boulder
- Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404: 180-183
- Wilson DS, Yoshimura J (1994) On the coexistence of specialists and generalists. *Am Nat* 144: 692-707
- Winemiller KO (1990) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol Monogr* 60: 331-367
- Wootton JT (1994) The nature and consequence of indirect effects. *Annu Rev Ecol Syst* 25: 443-466
- Yodzis P (1981) The stability of real ecosystems. *Nature* 289: 674-676
- Yodzis P (1988) The indeterminacy of ecological interactions, as perceived through perturbation experiments. *Ecology* 69: 508-515