

雑食と食物網の安定性

Omnivory and Stability of Food Webs

* 難波利幸

* 大阪府立大学大学院理学系研究科生物科学専攻

*Toshiyuki Namba

**Department of Biological Science, Graduate School of Science,
Osaka Prefecture University, Sakai 599-8531 JAPAN*

tnamba@b.s.osakafu-u.ac.jp

Omnivory, defined as feeding on more than one trophic level, is critical to determine the food web architecture and stability. Omnivory can create chaos in a simple food web model of resource, consumer, and omnivore with linear functional responses (Tanabe and Namba, [18]). Namba et al. ([10]) also examined the similar model numerically, and found that chaos spontaneously appears when the energy transfer efficiency through direct path from the resource to the omnivore is much lower than the one through indirect path via the intermediate consumer. They added a species consuming either the resource, the consumer or the omnivore into the basic 3-species model in Tanabe and Namba ([18]). They found that the introduction of a predator that consumes the intermediate consumer highly stabilizes the food web and inferred that the reduction of the relative efficiency of the indirect path by the introduced predator might cause the stabilizing effect. They also discussed implications of their results for the stability of natural food webs. In this article, I summarize and explain Tanabe and Namba ([18]) and Namba et al. ([10]) and introduce some related literature on food web stability.

1 はじめに

食物網は、多くの生物種が食う食われる関係で結ばれた複雑なネットワークである ([9], [2])。食う食われる関係は食物網の構造を決め、この構造と相互作用の強さが、食物網の動態に影響する。雑食の普及度は食う食われる関係で結ばれるネットワークの重要な幾何学的指標の一つである ([3], [9])。二つ以上の栄養段階にまたがって採餌することと定義される ([13]) 雑食は食物網を複雑にし、栄養カスケード、すなわち中間消費者を通じた資源への捕食者の間接的影響の現れ方を変える ([5], [6], [16])。

捕食者と被食者が共通の資源を利用するギルド内捕食系は最も単純な雑食系の一つである ([15], [14])。この系では、ギルド内捕食者、ギルド内被食者と資源の三者は、栄養カスケード、消費型競争、見かけの競争の三つを通じて間接的に相互作用するため、ギルド内捕食系の数理モデルは複雑な動態を生み出す可能性をもつ。Tanabe and Namba ([18]) と Namba et al. ([10]) は、ギルド内捕食の 3 種 Lotka-Volterra 型モデルを調べ、Namba et al. ([10]) は、これら 3 種のうちのいずれかを食う第 4 の種を導入した 4 種 Lotka-Volterra 型モデルを研究した。本稿では、彼らの結果を紹介し、これらの結果と自然界での食物網の安定性との関係について論ずる。

2 3種ギルド内捕食モデル

N_1, N_2, N_3 を、それぞれ、資源、中間消費者（ギルド内被食者）、雑食者（ギルド内捕食者）の密度とする。3者間の相互作用は Lotka-Volterra 型であると仮定し、次のモデルを考える ([8], [7])。

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= (r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 - a_{13}N_3) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (-r_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2 - a_{23}N_3) N_2 \\ \frac{dN_3}{dt} &= (-r_3 + a_{31}N_1 + a_{32}N_2 - a_{33}N_3) N_3\end{aligned}\quad (1)$$

ここで、 r_1, r_2, r_3 は、それぞれ、資源の内的自然増加率、被食者と捕食者の死亡率である。 a_{ii} ($i = 1, 2, 3$) は自己調節あるいは種内競争の係数、 a_{ij} ($i < j$) は第 j 種による第 i 種の消費率、 a_{ij} ($i > j$) は、被食者または捕食者 i の成長率への資源または被食者 j の寄与を測る係数である。したがって、 $e_{ij} = a_{ji}/a_{ij}$ ($i < j$) は、広義の資源 i の、広義の消費者 j への転換効率である。これらのパラメータの値はすべて非負である。

このモデルは、潜在的に 5 つの非負の定常状態を持つ。

- (i) $(0, 0, 0)$,
- (ii) $(r_1/a_{11}, 0, 0)$,
- (iii) $((r_1a_{22} + r_2a_{12})/(a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}), (r_1a_{21} - r_2a_{11})/(a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}), 0)$,
- (iv) $((r_1a_{33} + r_3a_{13})/(a_{11}a_{33} + a_{13}a_{31}), 0, (r_1a_{31} - r_3a_{11})/(a_{11}a_{33} + a_{13}a_{31}))$,
- (v) $(N_1^*, N_2^*, N_3^*) = (N_1^{*n}/D, N_2^{*n}/D, N_3^{*n}/D)$,

ここで $D = a_{11}a_{22}a_{33} - a_{12}a_{23}a_{31} + a_{13}a_{21}a_{32} + a_{11}a_{23}a_{32} + a_{13}a_{22}a_{31} + a_{12}a_{21}a_{33}$

$r_1 > r_2a_{11}/a_{21}$ かつ $r_1 > r_3a_{11}/a_{31}$ で、ギルド内被食者が絶滅する定常状態 (iv) とギルド内捕食者が絶滅する定常状態 (iii) が存在するとき、共存定常状態 (v) の分母 D が負になると (v) は不安定になり、(iii) と (iv) が双安定になる ([8], [10])。したがって、共存定常状態が不安定で双安定性が現れるための必要条件の一つが、

$$-a_{12}a_{23}a_{31} + a_{13}a_{21}a_{32} < 0 \quad (2)$$

あるいは、

$$\frac{a_{31}}{a_{13}} > \frac{a_{21}}{a_{12}} \times \frac{a_{32}}{a_{23}}, \quad \text{すなわち } e_{13} > e_{12} \times e_{23} \quad (3)$$

で、直接経路の転換効率が間接経路の 2 つの転換効率の積より大きいことである。 D には、他に各栄養段階での密度効果 a_{ii} ($i = 1, 2, 3$) を含む 4 つの正の項が含まれているので、直接経路の効率が間接経路の効率よりもかなり高いときに限り双安定性が出現する。特に、ギルド内被食者とギルド内捕食者の密度効果を無視できる ($a_{22} = a_{33} = 0$) とき、 $e_{12}e_{23}/e_{13} < 1 - a_{11}a_{32}/(a_{12}a_{31})$ ならば、この系は双安定となる。

$D > 0$ であるとき、共存定常状態の安定性は、特性方程式を

$$\lambda^3 + c_1\lambda^2 + c_2\lambda + c_3 = 0, \quad (4)$$

とすると,

$$\begin{aligned}
 c_1 c_2 - c_3 = & a_{12} a_{23} a_{31} N_1^* N_2^* N_3^* - a_{13} a_{21} a_{32} N_1^* N_2^* N_3^* + 2 a_{11} a_{22} a_{33} N_1^* N_2^* N_3^* \\
 & + a_{11} a_{12} a_{21} N_1^{*2} N_2^* + a_{11}^2 a_{22} N_1^{*2} N_2^* + a_{11} a_{22}^2 N_1^* N_2^{*2} + a_{12} a_{21} a_{22} N_1^* N_2^{*2} \\
 & + a_{22} a_{23} a_{32} N_2^{*2} N_3^* + a_{22}^2 a_{33} N_2^{*2} N_3^* + a_{22} a_{33}^2 N_2^* N_3^{*2} + a_{23} a_{32} a_{33} N_2^* N_3^{*2} \\
 & + a_{11} a_{33}^2 N_3^{*2} N_1^* + a_{13} a_{31} a_{33} N_3^{*2} N_1^* + a_{11} a_{13} a_{31} N_3^* N_1^{*2} + a_{11}^2 a_{33} N_3^* N_1^{*2}
 \end{aligned} \quad (5)$$

の符号で決まる ([8], [10])。 $N_i^* > 0$ ($i = 1, 2, 3$) であるときには, 条件 (2) または (3) が成り立てば $c_1 c_2 - c_3 > 0$ なので, $D > 0$ であるときには共存定常状態は安定となる。式 (6) には, 他に密度効果 a_{ii} ($i = 1, 2, 3$) を含む 13 の正の項が含まれているので, 条件 (2), (3) が成り立たない (直接経路の効率が低い) ときにも, 多くの場合に $c_1 c_2 - c_3 > 0$ が成り立つ。しかし, 直接経路の効率 e_{13} が極端に低い (a_{13} が大きく a_{31} が小さい) ときには, $c_1 c_2 - c_3 < 0$ となり, Hopf 分岐を経て振動解が現れる。直接経路の効率がさらに低くなる (捕食者による資源の利用率 a_{13} が高くなる) と周期倍分岐を経てカオスが現れる ([18], [10])。したがって, 直接経路の効率が間接経路の効率と比べてかなり高いときに双安定性が, かなり低いときに振動解が現れ, 直接経路の効率が低いか, あるいは間接経路の効率よりわずかに高めれば, 共存定常状態が安定である。数値計算の結果からは, 直接経路の効率が低いときには, 共存定常状態が不安定になっても系は永続的 (permanent) であり, 種の絶滅は起こらない。

3 4種雑食モデル

次に, 基本モデル (1) に, 資源, 中間消費者, 雑食者のいずれか 1 種を食う第 4 の種を加えた, 4 種雑食系の Lotka-Volterra モデルを考える ([10])。

$$\begin{aligned}
 \frac{dN_1}{dt} &= (r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 - a_{13}N_3 - a_{14}N_4) N_1 \\
 \frac{dN_2}{dt} &= (-r_2 + a_{21}N_1 - a_{23}N_3 - a_{24}N_4) N_2 \\
 \frac{dN_3}{dt} &= (-r_3 + a_{31}N_1 + a_{32}N_2 - a_{34}N_4) N_3 \\
 \frac{dN_4}{dt} &= (-r_4 + a_{41}N_1 + a_{42}N_2 + a_{43}N_3) N_4
 \end{aligned} \quad (6)$$

ここで, N_4 は第 4 の種の個体群密度である。簡単のために, ギルド内被食者, ギルド内捕食者, 第 4 の種の密度効果は無視した。第 4 の種は, N_1, N_2, N_3 のうちのいずれか 1 種を食うとしているので, a_{i4} と a_{4i} ($i = 1, 2, 3$) は, いずれか一つの添え字 i に対してのみ正の値をとり, 残りは 0 である。

以下では, 3 種系で明らかになった, 資源からギルド内捕食者への直接経路と間接経路の相対的効率が系の安定性に果たす役割が, 4 種系でも成り立つかどうかを明らかにすることを目的にこの系を調べる。特に, 3 種系でカオスが現れるときに, 第 4 の種が 3 種のうちのどの種を食う場合に系が安定化するかを, 数値的な分岐解析で調べる。したがって, カオスを引き起こす 3 種系の例として, パラメータの値は, $r_1 = 5, r_2 = 1, r_3 = 1.2, a_{11} = 0.4, a_{12} = 1, a_{13} = 10, a_{21} = 1, a_{23} = 1, a_{31} = 0.1, a_{32} = 1$ を使う ([18])。また, a_{i4}

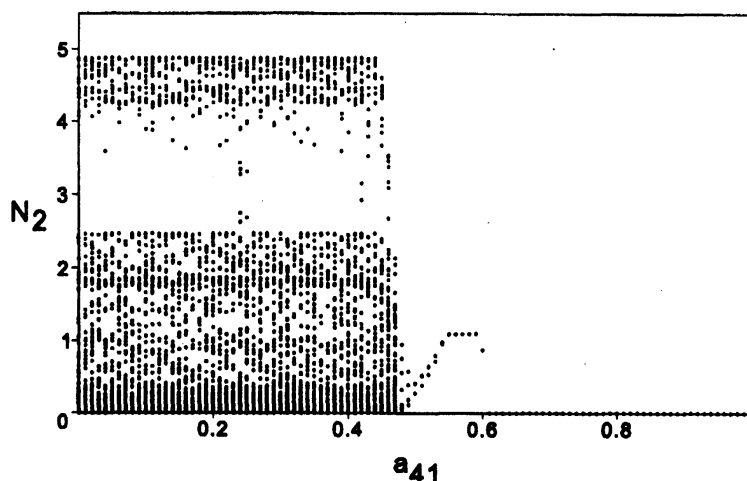


図 1: 種 4 が種 1 を食う場合の分岐図。 $r_4 = 0.6$ 。

は定常状態の安定性には影響せず、振動の振幅などにしか関係しないので、 $a_{i4} = 1$ を仮定する。

図 1 は、種 4 が種 1 を食う場合、図 2 は、種 4 が種 2 を食う場合、図 3 は、種 4 が種 3 を食う場合の、いずれも横軸の a_{4i} をパラメータとする分岐図で、縦軸には、平面 $(dN_1/dt)/N_1 = 0$ を横断する点での N_2 の値をとっている。種 4 が種 1 を食うときには、種 4 の効率が高くなって 3 種系に侵入すると、種 2、3、4 の消費型競争のため種 2 と種 3 が絶滅し（図 1）、食物連鎖が崩壊して種 1 と種 4 の 2 種系になる。

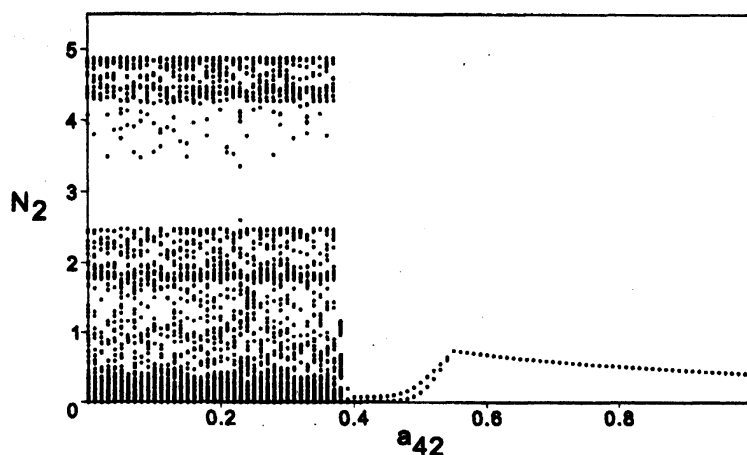


図 2: 種 4 が種 2 を食う場合の分岐図。 $r_4 = 0.4$ 。

種 4 が種 2 を食うときには、種 4 の侵入後、激しい振動はすぐにリミットサイクルに変わり、さらに共存定常状態が安定になる（図 2）。これに対して、種 4 が種 3 を食うときは、種 4 の侵入後も激しい振動は治まらない（図 3）。この結果は、間接経路の効率が直接経路の効率よりはるかに高く 3 種系が振動状態にあるとき、種 2 を食って種 2 の個体数を減らし間接経路の効率を落とす役割を果たすとき、種 4 は系を安定化すると解釈できる。これに対して、種 4 が雑食者である種 3 を食うときには、種 4 は直接経路と間接経路の相

対的効率に影響を与えないので、系を安定化させることができないのであろう。

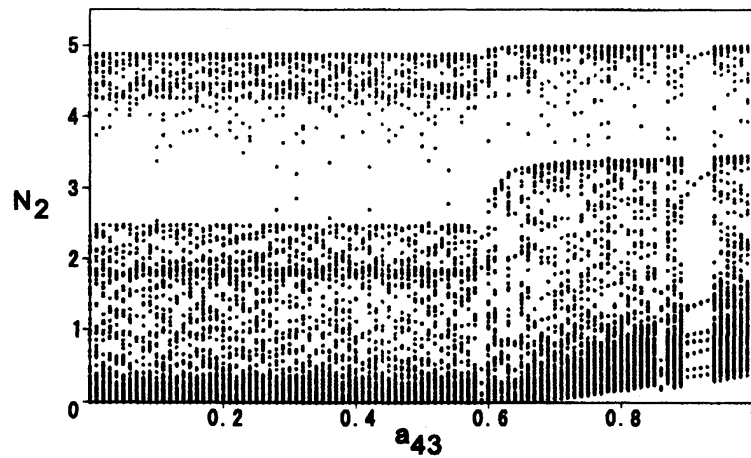


図 3: 種 4 が種 3 を食う場合の分岐図。 $r_4 = 0.2$ 。

4 おわりに

3 種ギルド内捕食系では、資源からギルド内捕食者への直接経路の効率が間接経路の効率に比べてある程度高いときに、ギルド内被食者とギルド内捕食者のいずれかが絶滅する 2 つの定常状態が双安定となる。Takimoto et al. ([17]) は、ギルド内被食者と捕食者が分け合う資源のさらに下に基底資源を加えた 4 変数のモデルで、4 種共存状態が安定である場合を含む、多重安定性のための必要十分条件を求めたが、そこでも直接経路の効率が高いことが双安定性の必要条件になっている。一方、3 種ギルド内捕食系で、直接経路の効率が間接経路の効率より低いときは、共存平衡状態が安定であるか、これが不安定で振動が起こっても系は永続的である。

最近、食物網の複雑性と安定性の議論に関連して、弱い方に偏った相互作用強度の分布に注目が集まっているが、相互作用強度の分布と食物網の安定性の関係には、食物網に内在するギルド内捕食系が大きな役割を果たしている。Emmerson and Yearsley ([4]) は、Pimm and Lawton ([12], [13]) が研究した食物連鎖の長さや雑食と食物網の安定性の関係を、Pimm と Lawton が無視した正の平衡状態の存在条件も考慮して、調べ直した。この結果は、安定な食物網では相互作用の強度は弱い方に歪んでいることを示した研究の一つとしてよく知られている。彼らの結果では、ギルド内捕食をとまなう系で、「反時計回り」に弱い方に歪んだ相互作用強度の分布が現れる。彼らは、相互作用強度を群集行列（ヤコビ行列）の要素で測っているのだから、本稿の記号で書くと、安定な連鎖では $a_{12}N_1^*$, $a_{23}N_2^*$, $a_{31}N_3^*$ が小さい方に歪んだ分布をしており、間接経路の効率高く（利用率 a_{12} , a_{23} が低く成長への寄与は高い）、直接経路の効率が低い（利用率が高く成長への寄与 a_{31} が低い）ということに他ならない。

また、Bascompte et al. ([1]) は、カリブ海の多くの食物網のデータを解析し、被食者に対する捕食者の影響の大きさ a_{ij} ($i < j$) を相互作用の強さとして計算した。そして、雑食を含まない 3 栄養段階の直鎖では強い相互作用が続いて現れることは稀で、2 つの強い相

相互作用が続いて現れる連鎖は、強い雑食のリンクを持つことを示した。この結果は、 a_{12} と a_{23} が大きいときには、 a_{13} も大きいことを意味し、 a_{21}/a_{12} と a_{32}/a_{23} が小さくて間接経路の効率が低いときには、 a_{31}/a_{13} も小さく、直接経路の効率も低くなっていることを示唆している。

土壌中の食物網の初期遷移を解析した Neutel et al. ([11]) は、データから求めた群集行列の非対角成分にランダムな成分を加え、種内の密度効果（相互作用行列の対角成分）を入れて、固有値の実部をすべて負にするのに必要な対角成分の大きさが小さいほど群集は安定であると考えた。この対角成分の大きさを、3種からなる雑食のループの重みに対してプロットし、この重みが小さいほど食物網が安定になることを発見した。彼らの言う長さ3のループの最大重みは、

$$\max_{E_3} \left\{ \left(\frac{f_{23}}{d_3} \frac{f_{12}}{d_2} e_{13} \frac{f_{13}}{d_1} \frac{B_3}{B_1} \right)^{\frac{1}{2}} \right\} \quad (7)$$

で、ここで d_i は被食以外による死亡率、 B_i は生物量、 f_{ij} は群集行列の要素、 e_{13} は資源からギルド内捕食者への転換効率である。したがって、この結果は、直接経路の効率が低く（ e_{13} が小さい）、群集行列の要素の意味で消費者による資源の利用効率 f_{12} と雑食者による中間消費者の利用効率 f_{23} が低い系が安定であることを示している。中間消費者と雑食者が存続するためには、これらの成長への資源や消費者の寄与がある程度大きくなければならないから、利用効率が高いことは利用効率が低いことを意味し、間接経路の効率が低いことになる。また、死亡率が高いほど重みが小さく安定になることは、回転率が高い系が安定であることを示唆している。しかし、なぜこのループの最大重みが安定性を決めるかについての彼らの数学的説明はない。

本稿では、雑食が食物網の構造と動態を理解する鍵であることを示し、直接経路と間接経路の相対的効率、あるいは直接効果と間接効果の相対的強さが、安定性の重要な指標であることを明らかにした。また、食物網が安定であるためには、相互作用強度が一般に弱い方に歪んでいるだけでは不十分で、どのリンクの（食われるものから食うものへと、食うものから食われるものへの）どちらの方向への効果が強いかを知る必要がある。今後は、3種や4種の雑食系での結果を多種からなる食物網に拡張し、Neutel et al. ([11]) の言う3種ギルド内捕食ループの最大重みが安定性の指標となることを数学的に裏づけることなどが必要となる。

参考文献

- [1] Bascompte, J., Melian, C. J., and Sala, E., 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102, 5443–5447.
- [2] Dunne, J. A., 2005. The network structure of food webs. In; M. Pascual and J. A. Dunne (Editors), *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, Oxford, pp. 27–86.
- [3] Dunne, J. A., Williams, R. J. and Martinez, D. N., 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–567.

- [4] Emmerson, M. and Yearsley, J. M., 2004. Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271, 397–405.
- [5] Finke, D. L. and Denno, R. F., 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429, 407–410.
- [6] Finke, D. L. and Denno, R. F., 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in damping trophic cascades. *Ecol. Lett.* 8, 1299–1306.
- [7] Holt, R. D., 1997. Community modules. In: A. C. Gange and V. K. Brown (Editors), *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Science, Oxford, pp. 333–350.
- [8] Holt, R. D. and Polis, G. A., 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* 149, 745–764.
- [9] Jordán, F. and Scheuring, I., 2004. Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Phys. Life. Rev.* 1, 139–172.
- [10] Namba, T., Tanabe, K., and Maeda, M. 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecol. Complex. in press*.
- [11] Neutel, A.-M., Heesterbeek, J. A. P., van de Koppel, J., Hoenderboom, G., Vos, A., Kaldewey, C., Berendse, F., and de Ruiter, P. C. 2007. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature* 449, 599–602.
- [12] Pimm, S. L. and Lawton, J. H., 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268, 329–331.
- [13] Pimm, S. L. and Lawton, J. H., 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542–544.
- [14] Polis, G. A. and Holt, R. D., 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 7, 151–154.
- [15] Polis, G. A., Myers, C. A. and Holt, R. D., 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, 297–330.
- [16] Shurin, J. B., Gruner, D. S. and Hillebrand, H., 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273, 1–9.
- [17] Takimoto, K., Miki, T. and Kagami, M., *in press*. Intraguild predation promotes complex alternative states along a productivity gradient. *Theor. Popul. Biol.*
- [18] Tanabe, K., and Namba, T. 2005. Omnivory creates chaos in simple food web models. *Ecology* 86, 3411–3414.